

---

# BILAN CARBONÉ DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

---

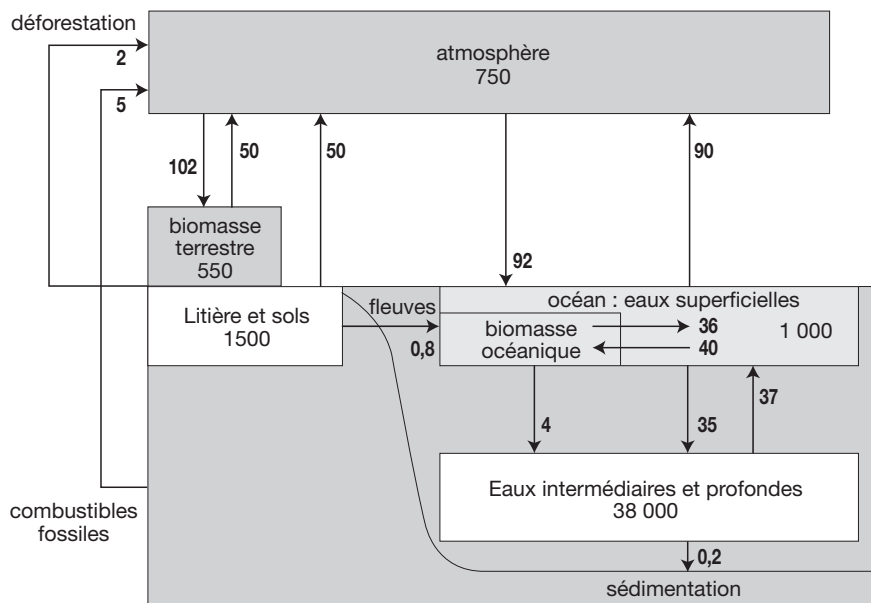
B. SAUGIER

La composition de l'atmosphère terrestre a beaucoup varié au cours des temps géologiques. Avant l'apparition de la vie, l'atmosphère était sans doute dominée par le gaz carbonique produit par les éruptions volcaniques, comme c'est encore le cas pour les planètes sans vie qui nous entourent, Vénus et Mars. Au cours des temps géologiques, l'absorption du CO<sub>2</sub> par la photosynthèse, et l'enfouissement de grandes quantités de carbone dans les roches sédimentaires ont progressivement réduit la teneur en CO<sub>2</sub> et élevé la teneur en oxygène de l'air. À la fin du Secondaire, au moment de l'extinction des dinosaures, il y avait encore environ deux fois plus de CO<sub>2</sub> qu'en 1800, avant l'ère industrielle (Berner, 1994). La composition actuelle de l'atmosphère résulte d'un équilibre entre des processus biologiques comme la photosynthèse et la respiration, et des processus physico-chimiques comme l'absorption du CO<sub>2</sub> par les eaux froides des océans, sous-saturées en CO<sub>2</sub>, et son rejet par les eaux chaudes, sur-saturées en CO<sub>2</sub>. On sait, par l'analyse des bulles d'air piégées dans les glaces de l'Antarctique et du Groenland, que la teneur en CO<sub>2</sub> de l'air a varié relativement récemment en fonction de la température de la Terre, d'environ 200 ppmv (parties par million en volume) pendant les périodes glaciaires, à environ 280 ppmv pendant les périodes plus chaudes, comme celle que nous connaissons depuis près de 10 000 ans (Barnola *et al.*, 1991).

L'équilibre naturel qui a conduit à ces teneurs basses en CO<sub>2</sub> est actuellement modifié à l'échelle globale par les activités humaines, qui rejettent des quantités croissantes de CO<sub>2</sub> en brûlant des combustibles fossiles (charbon, pétrole, gaz naturel) et le bois des forêts défrichées pour l'agriculture ou le pâturage. La figure 1 (p. 240) présente l'état de nos connaissances sur les principaux réservoirs de carbone à la surface de la Terre, et sur les flux annuels échangés entre ces réservoirs. On remarque que la biomasse continentale (essentiellement le bois des arbres) contient 550 Gt<sub>C</sub> ou milliards de tonnes de carbone, soit environ les trois quarts du carbone stocké dans l'atmosphère sous forme de CO<sub>2</sub> (750 Gt<sub>C</sub>), et que la matière organique des sols (1 500 Gt<sub>C</sub>) en représente deux fois plus. Les flux échangés annuellement par la photosynthèse (102 Gt<sub>C</sub>/an) et la respiration des plantes (50 Gt<sub>C</sub>/an) et des animaux (50 Gt<sub>C</sub>/an, pour l'essentiel provenant des décomposeurs du sol) sont élevés en regard de la taille des réservoirs, ce qui signifie un renouvellement rapide du CO<sub>2</sub> atmosphérique. La figure 1 indique également les flux liés aux combustibles fossiles (5 Gt<sub>C</sub>/an en moyenne de 1980 à 1989) et à la déforestation (2 Gt<sub>C</sub>/an, chiffre fort imprécis). Depuis 1990 environ, un groupe de scientifiques coordonne régulièrement les données concernant les changements climatiques et leurs causes (cycle du carbone); il est connu sous l'acronyme d'IPCC

Figure 1

SCHÉMA DU CYCLE GLOBAL DU CARBONE



(Intergovernmental Panel on Climatic Change) ou en français GIEC (Groupe intergouvernemental d'Étude du Climat). Il est divisé en trois groupes. On trouvera dans Houghton *et al.* (1996) le dernier rapport du premier groupe, qui étudie l'effet de serre, ses causes et ses conséquences sur le climat. Le deuxième groupe étudie les conséquences des changements globaux sur les écosystèmes et les activités humaines, et le troisième groupe les divers scénarios possibles pour limiter l'effet de serre, avec leurs conséquences socio-économiques et politiques.

Tableau I Sources et puits de carbone moyens pour la période 1980-1989 (Houghton *et al.*, 1995).  
Les valeurs sont en milliards de tonnes de carbone par an (Gt<sub>c</sub>/an).  
Le puits biosphérique est calculé pour équilibrer le bilan

	Valeur	Incertitude
<b>Sources</b>		
Combustion de C fossile .....	5,5	0,5
Déforestation tropicale .....	1,6	1,0
<b>Total des sources</b> .....	<b>7,1</b>	<b>1,1</b>
<b>Puits</b>		
Atmosphère .....	3,2	0,2
Océans .....	2,0	0,8
Biosphère continentale .....	1,9	1,5
<b>Total des puits</b> .....	<b>7,1</b>	<b>1,8</b>

Le tableau I (p. 240) présente le bilan des échanges annuels de carbone entre les principaux réservoirs. On voit que, des 7,1 milliards de tonnes de carbone rejetés annuellement par les activités humaines, un peu moins de la moitié s'accumule dans l'atmosphère sous forme de CO<sub>2</sub>, le reste étant absorbé à parts presque égales par les océans et par la biosphère continentale. Où passe le carbone absorbé par les continents ? Les seuls réservoirs possibles sont la biomasse et les sols. L'essentiel de la biomasse est constitué du bois des arbres. Y a-t-il augmentation de la quantité de bois sur pied dans le monde dans les zones non touchées par la déforestation ? Le stock de matière organique des sols est-il en train d'augmenter ? Cette augmentation sera-t-elle durable ? Pour tenter d'y voir plus clair, nous allons présenter les mesures du CO<sub>2</sub> atmosphérique, puis les méthodes permettant d'étudier les échanges de CO<sub>2</sub> à l'échelle d'un écosystème forestier, puis de l'ensemble des continents. Nous analyserons ensuite ce qui se passe dans un écosystème en équilibre avec son milieu, puis dans un écosystème dont la production primaire est en augmentation. Enfin, nous analyserons les arguments suggérant une augmentation de la production primaire au cours des dernières décennies. Le lecteur intéressé pourra trouver quelques développements complémentaires dans Saugier (1996).

### LES MESURES DU CO<sub>2</sub> ATMOSPHÉRIQUE

En 1958, à la suite de l'Année géophysique internationale, Keeling a établi la première station de mesure du CO<sub>2</sub> atmosphérique sur une île de l'archipel Hawaï, Mauna Loa. Un coup d'œil sur une carte nous apprend que cet archipel est en plein Pacifique par 20 °N de latitude. Le site a été choisi pour être représentatif de la concentration atmosphérique moyenne de cette latitude. On sait que la végétation terrestre, par les processus de photosynthèse et de respiration, modifie la teneur en CO<sub>2</sub> de l'air. En se plaçant sur une petite île, Keeling minimisait cet effet ; il a choisi de placer sa station à 3 000 mètres d'altitude, au sommet d'un volcan éteint, également pour réduire les effets locaux. Il a réussi à maintenir la station opérationnelle jusqu'à maintenant, malgré de nombreuses attaques d'administratifs souhaitant réduire les dépenses d'entretien. Il est rapidement apparu que le CO<sub>2</sub> n'était pas constant mais augmentait régulièrement. Lorsqu'assez d'années de mesure ont été disponibles, il est apparu que cette augmentation était de plus en plus rapide. Plusieurs questions se sont alors posées : cette augmentation est-elle un phénomène général ? quelle en est la cause ? depuis quand se produit-elle ?

*A priori*, le phénomène paraissait général car l'atmosphère est un milieu bien brassé par les vents, dont la composition est relativement stable d'un point du globe à l'autre. On a pu le vérifier en ajoutant à Mauna Loa d'autres stations de mesures. Il en existe actuellement une cinquantaine ; la plupart prélèvent des échantillons d'air dans des bouteilles qui sont envoyées à un laboratoire central pour analyses, les autres, comme Mauna Loa, enregistrent en continu la teneur en CO<sub>2</sub> de l'air et établissent des moyennes journalières et mensuelles. La France a deux stations de ce type, l'une sur l'île d'Amsterdam dans l'océan Indien (38 °S) et l'autre à Mace Head (53 °N) sur la façade occidentale de l'Irlande, utilisable lorsque les vents sont d'ouest et viennent de l'océan, ce qui est le plus fréquent. Que nous ont appris ces nombreuses mesures ? D'abord que l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique est générale, avec un taux d'augmentation indépendant de la station de mesures. Ensuite, on a remarqué que la teneur en CO<sub>2</sub> présentait des fluctuations saisonnières bien marquées et que l'amplitude de ces fluctuations variait avec la latitude. Ainsi on voit sur la figure 2 (p. 242) qu'à Mauna Loa le maximum de concentration est atteint en mai et le minimum en septembre-octobre. À Barrow en Alaska, la concentration est presque constante de décembre à mai puis diminue brutalement de mai à août. L'amplitude saisonnière est de 14-15 ppmv à Barrow, contre 6-7 ppmv à Mauna Loa. Dans l'hémisphère Sud, les variations saisonnières sont très faibles

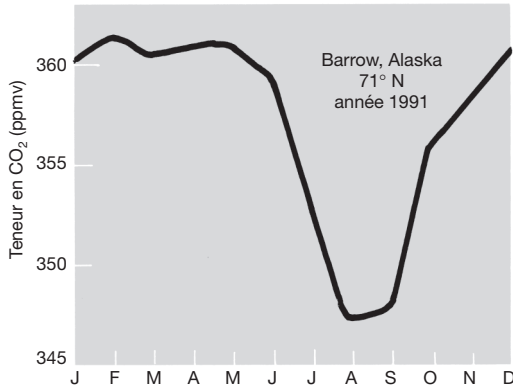


Figure 2  
**FLUCTUATIONS SAISONNIÈRES  
DE LA TENEUR ATMOSPHERIQUE EN CO<sub>2</sub>  
À MAUNA LOA (20 °N) ET À BARROW (71 °N)**

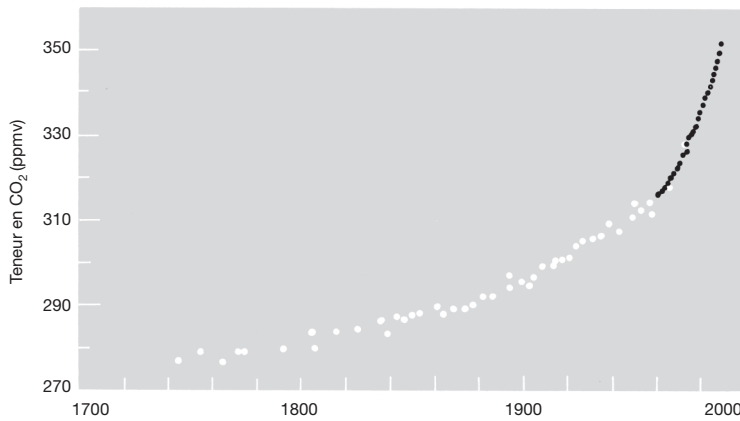
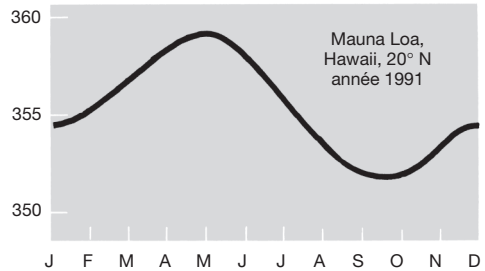


Figure 3  
**AUGMENTATION  
DE LA TENEUR MOYENNE  
EN CO<sub>2</sub> DE L'ATMOSPHERE**

Les cercles blancs correspondent aux mesures effectuées sur l'air des bulles de glace de la station Siple en Antarctique (Nefel *et al.*, 1985), les ronds noirs aux mesures directes dans l'atmosphère à Mauna Loa (Keeling *et al.*, 1989)

(< 1 ppmv) et inversées par rapport à celles de l'hémisphère Nord. Pour savoir si ces fluctuations étaient causées par les échanges avec les océans ou avec les continents, Keeling et ses collègues ont mesuré le rapport isotopique  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  du  $\text{CO}_2$  atmosphérique. On sait en effet que les échanges avec les océans ne modifient pratiquement pas ce rapport, alors que, sur les continents, la photosynthèse de la plupart des plantes (dites en C3 parce que le premier produit de la photosynthèse est une molécule à trois atomes de carbone) utilise de préférence le  $^{12}\text{C}$ , entraînant un enrichissement du  $\text{CO}_2$  de l'air en  $^{13}\text{C}$ . La conclusion a été claire : pour 80 % au moins les fluctuations saisonnières du  $\text{CO}_2$  proviennent des échanges avec les continents. On comprend alors facilement pourquoi l'amplitude de ces variations dépend de la latitude : dans l'hémisphère Nord, qui comporte beaucoup de surface de continents, les fluctuations augmentent avec la saisonnalité du climat et donc avec la latitude ; dans l'hémisphère Sud, on trouve très peu de continents au-delà de 40 °S, ce qui explique des fluctuations peu marquées.

Pour savoir depuis quand le CO<sub>2</sub> augmentait, plusieurs équipes de chercheurs français et suisses ont eu l'idée d'analyser la composition de l'air piégé dans les glaces de l'Antarctique ou du Groenland (qui ne fondent jamais à cause des basses températures qui y règnent). Lorsque la neige tombe dans ces régions, elle s'accumule et forme progressivement de la glace lorsqu'elle est soumise à un poids suffisant de la colonne de neige qui la surmonte. À ce moment, l'air est emprisonné dans des bulles sans contact avec l'air extérieur et conserve la composition qu'il avait au moment de la fermeture des bulles. On peut, en forant la glace, remonter le temps jusqu'à environ 250 000 ans dans l'Antarctique qui renferme plus de 3 000 mètres d'épaisseur de glace en certains points comme Vostok (Barnola *et al.*, 1991). L'analyse de l'air emprisonné récemment a permis de tracer la courbe de la figure 3 (p. 242) qui se raccorde bien aux mesures directes du CO<sub>2</sub> atmosphérique faites à Mauna Loa. On voit que la concentration a augmenté à partir de 1750, très lentement au départ, puis de plus en plus vite. Comme la révolution industrielle n'a commencé qu'après 1850, l'augmentation était sans doute liée au début aux défrichements importants qui ont accompagné l'accroissement de la population humaine. La teneur avant 1750 était d'environ 280 ppm, elle a dépassé 360 ppm en 1995. Quelle est la cause de cette augmentation ? Les soupçons se sont rapidement portés vers l'utilisation de combustible fossile, charbon d'abord, puis pétrole et gaz naturel. On a montré que la consommation de ces combustibles a crû de façon exponentielle depuis environ 1920, avec des périodes de relative stagnation dues aux deux guerres mondiales et aux chocs pétroliers. Comme le carbone fossile a été produit par la photosynthèse de plantes en C3 (les seules qui existaient jusqu'il y a environ 10 millions d'années), il est appauvri en <sup>13</sup>C et sa combustion doit entraîner un appauvrissement en <sup>13</sup>C du CO<sub>2</sub> atmosphérique. Ce phénomène a bien été mis en évidence. Toutefois, il ne permet pas de conclusion définitive car le bois des arbres est lui aussi appauvri en <sup>13</sup>C : on ne peut donc pas savoir de cette façon si le CO<sub>2</sub> excédentaire provient des combustibles fossiles ou de la déforestation. À l'heure actuelle, on a pu établir la consommation de combustibles fossiles avec moins de 10 % d'erreur ; en revanche, les estimations de rejets de CO<sub>2</sub> liées à la déforestation sont entachées d'une erreur de 80 % (tableau I, p. 240). Dans le tableau I, l'absorption de CO<sub>2</sub> par la biosphère continentale est calculée par différence entre les émissions et l'accumulation de carbone dans l'atmosphère et les océans, ce dernier terme étant lui-même calculé à l'aide d'un modèle et susceptible d'une erreur importante. Certains chercheurs ont mis en doute cette absorption de carbone par la biosphère continentale, mais au moins deux travaux récents confirment un puits important de carbone par la végétation terrestre de l'hémisphère Nord : l'un (Ciais *et al.*, 1995) utilise un modèle inverse pour calculer les sources et puits biosphériques et océaniques de carbone par bandes de latitude à partir du réseau de mesures de CO<sub>2</sub> et du rapport <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ; l'autre (Denning *et al.*, 1995) calcule ces puits et sources en comparant le gradient latitudinal de CO<sub>2</sub> avec ce qu'on devrait obtenir compte tenu de la répartition préférentielle des sources de carbone fossile dans l'hémisphère Nord.

## MÉTHODES DE MESURES DES ÉCHANGES DE CO<sub>2</sub> D'UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER

### Flux de CO<sub>2</sub> au niveau de l'écosystème

Les échanges de CO<sub>2</sub> au niveau de l'écosystème ont d'abord été étudiés sur des végétations basses (cultures, prairies) à l'aide d'enceintes en plastique transparent renfermant une portion d'écosystème. On a aussi utilisé des méthodes micrométéorologiques qui se fondent sur les variations naturelles de teneur en CO<sub>2</sub> provoquées par la présence de la végétation (diminution en cas de photosynthèse, augmentation en cas de respiration) pour en déduire F<sub>c</sub>, le flux net de CO<sub>2</sub> échangé entre l'écosystème et l'atmosphère. Dans le cas d'une végétation basse, on peut mesurer le profil vertical de teneur en CO<sub>2</sub> et quelques autres profils microclimatiques (vitesse du vent, température et humidité de l'air) pour calculer ce flux F<sub>c</sub>. L'avantage des

méthodes micrométéorologiques est qu'elles ne modifient pas le microclimat à la différence des enceintes en plastique. Leur inconvénient est qu'elles nécessitent une grande surface homogène (de l'ordre de l'hectare) pour que le flux de  $\text{CO}_2$  mesuré soit représentatif de la surface sous-jacente.

Dans le cas des forêts, l'usage d'enceintes est évidemment peu pratique (il a néanmoins été utilisé quelques fois) et on préfère les méthodes micrométéorologiques. Toutefois, les profils microclimatiques sont faibles au-dessus des forêts dont la forte rugosité provoque un brassage vigoureux de l'air qui tend à homogénéiser la composition de l'air. De plus, la théorie reliant les flux aux profils ne marche pas bien dans la zone située immédiatement au-dessus des éléments de rugosité. On utilise donc de préférence la technique dite des corrélations turbulentes, brièvement présentée sur la figure 4 (ci-dessous). Pendant la journée, la teneur en  $\text{CO}_2$  de l'air est plus faible dans la couronne des arbres à cause de la photosynthèse, et elle augmente vers la surface du sol à cause de sa respiration. On observe donc le profil de  $\text{CO}_2$  présenté à droite de la figure 4. Par ailleurs, le frottement de l'air sur les houppiers des arbres entraîne la formation de tourbillons comme celui représenté sur la partie gauche de la figure 4. L'air qui descend est en moyenne enrichi en  $\text{CO}_2$  par rapport à la moyenne de l'air situé à une hauteur fixe, et l'air qui monte est en moyenne appauvri par la photosynthèse du feuillage. Il y a donc une corrélation entre la composante verticale de la vitesse du vent ( $w'$ ) (de moyenne nulle), et l'écart à la moyenne de la concentration en  $\text{CO}_2$  ( $C' = C - \langle C \rangle$ ), où  $C$  représente la concentration instantanée en  $\text{CO}_2$  et  $\langle C \rangle$  la moyenne de cette concentration sur une durée fixe. Le produit  $w'C'$  a donc une moyenne non nulle  $\langle w'C' \rangle$  qui est proportionnelle au flux vertical de  $\text{CO}_2$  au-dessus de la forêt considérée. Granier *et al.* présentent dans ce numéro des mesures de ce type réalisées au-dessus d'une hêtraie. Ruimy *et al.* (1995) ont résumé les mesures de flux réalisées sur divers types de végétation comprenant plusieurs forêts.

Pour comprendre la signification du flux mesuré  $F_c$ , on peut se reporter à la figure 5 (p. 245) qui représente les échanges de  $\text{CO}_2$  de toute une forêt. Si on appelle PPB la production primaire brute, ou somme de la fixation diurne de carbone par le feuillage, et  $R_a$  la respiration autotrophe, somme de la respiration nocturne des feuilles et de la respiration sur 24 heures des autres organes, on voit que la productivité primaire nette PPN est égale à  $\text{PPB} - R_a$ . Par ailleurs, les organismes hétérotrophes (essentiellement les micro-organismes du sol) respirent également ( $R_h$ ) en sorte qu'on peut définir une productivité nette de l'écosystème PNE, égale à la différence entre PPN et  $R_h$ . PNE représente la somme sur 24 heures du flux net de carbone au-dessus de l'écosystème  $F_c$ . Les micrométéorologistes, qui s'intéressent surtout à

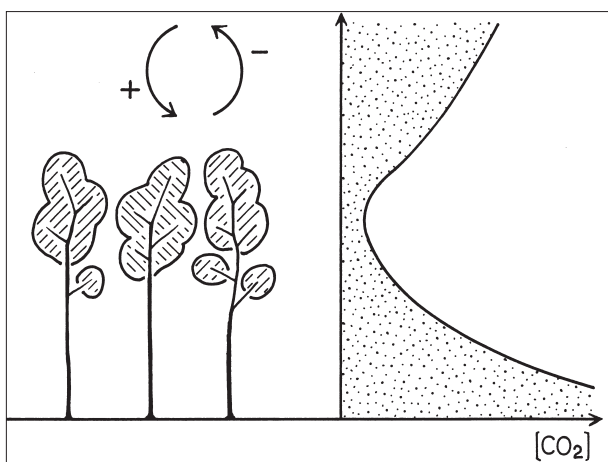


Figure 4

**PRINCIPE DE LA MÉTHODE  
DES CORRÉLATIONS TURBULENTES  
POUR LA MESURE DU FLUX DE  $\text{CO}_2$   
AU-DESSUS D'UNE FORÊT**

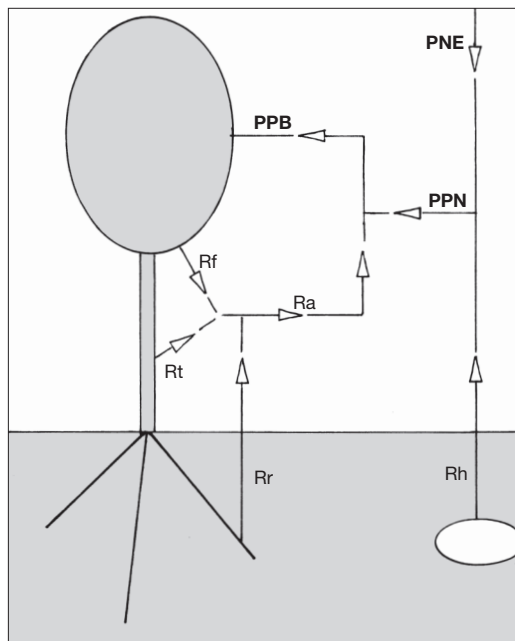
L'air qui monte est appauvri (-) en  $\text{CO}_2$  par la photosynthèse du feuillage, l'air qui descend est par contraste enrichi (+) en  $\text{CO}_2$ . Il y a donc corrélation entre la vitesse verticale du vent et l'écart à la moyenne de la concentration en  $\text{CO}_2$ . Leur produit, moyenné sur une demi-heure, mesure le flux vertical de  $\text{CO}_2$

Figure 5  
ÉCHANGES DE CARBONE  
DANS UN ÉCOSYSTÈME FORESTIER

PPB, productivité primaire brute, est la somme de la photosynthèse du feuillage pendant la journée.

PPN, productivité primaire nette, est la différence entre PPB et la respiration autotrophe  $R_a$  (somme de la respiration du feuillage pendant la nuit  $R_f$ , des tiges  $R_t$  et des racines  $R_r$  sur 24 heures).

PNE est la productivité nette de l'écosystème, différence entre PPN et  $R_h$ , la respiration des organismes hétérotrophes. Une PNE positive correspond à un stockage de carbone par l'écosystème



l'atmosphère, comptent  $F_c$  positivement lorsqu'il correspond à un rejet net de carbone dans l'atmosphère. À l'inverse, les écophysiolgistes comptent PNE positive lorsqu'il y a stockage de carbone par l'écosystème. Ce terme est donc fondamental pour savoir si un écosystème particulier absorbe ou rejette du carbone dans l'atmosphère. Il n'est souvent pas aisé de conclure, car PNE résulte d'une différence entre deux termes d'importance comparable : une absorption nette de carbone par l'écosystème le jour, et un rejet pendant la nuit. Une petite erreur sur l'un de ces termes entraîne donc une grosse erreur sur PNE. En outre, on cherche de plus en plus à prédire l'évolution du bilan carboné des écosystèmes avec les changements globaux : augmentations de la teneur en  $CO_2$  de l'atmosphère, de la température, et des dépôts azotés dans certaines régions. Pour cela, il faut connaître non seulement le flux global de carbone  $F_c$  au niveau de l'écosystème, mais aussi les divers processus qui composent ce flux et leurs variations avec ces changements globaux.

### Échanges gazeux de la branche

Pour étudier la photosynthèse du feuillage, diverses méthodes sont utilisables : on peut enfermer une feuille ou un petit rameau dans une chambre et mesurer les échanges nets de  $CO_2$  en fonction des facteurs du milieu : éclairage, teneur en  $CO_2$ , température et humidité de l'air. Certaines chambres permettent de faire varier ces facteurs dans la chambre, quelles que soient les conditions extérieures. On peut ainsi caractériser la réponse photosynthétique d'une feuille (ou d'un rameau) à un moment donné de la période de végétation, mais il faut répéter ces mesures pour savoir si cette réponse varie au cours de la saison. On peut aussi mesurer de façon automatique les échanges de  $CO_2$  et de vapeur d'eau d'une branche à l'aide d'une enceinte à branche du type représenté sur la figure 6 (p. 246) (Dufrène *et al.*, 1993). L'intérêt de ce dispositif est de fournir ces échanges en continu (jour et nuit) sur un grand nombre de feuilles, ce qui permet de détecter les variations saisonnières éventuelles de la photosynthèse et de la transpiration. C'est un bon complément des mesures micrométéorologiques décrites ci-dessus, permettant d'analyser assez finement l'influence des principaux facteurs du milieu.

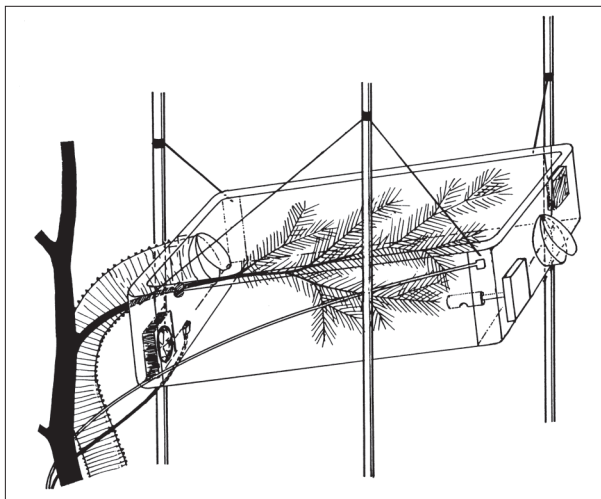


Figure 6

**ENCEINTE À BRANCHE  
POUR LA MESURE DES ÉCHANGES  
GAZEUX, normalement parcourue  
par un fort débit d'air.**

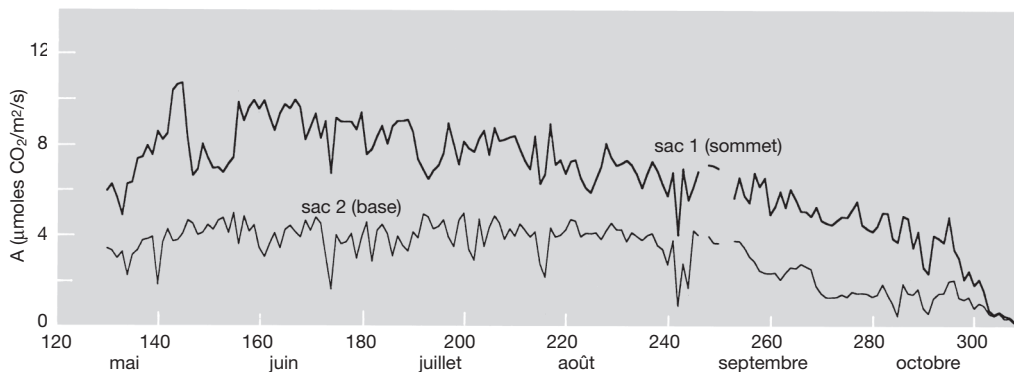
Toutes les demi-heures le débit d'air est arrêté, ce qui ferme l'enceinte ; on enregistre alors les variations de température, humidité et teneur en  $\text{CO}_2$  dans l'enceinte, ce qui permet de déterminer les échanges de  $\text{CO}_2$  et d' $\text{H}_2\text{O}$  de la branche

La figure 7 (ci-dessous) présente l'évolution saisonnière des échanges de  $\text{CO}_2$  (maximum journalier) d'une branche de Hêtre en forêt de Hesse. On remarque une diminution de ces échanges au cours de la saison, plus sensible sur le sac du haut contenant une branche bien ensoleillée que sur celui du bas contenant une branche ombragée. Cette diminution est en partie causée par une diminution du rayonnement solaire et par une augmentation du déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau. Elle est peut-être aussi liée à une diminution des capacités photosynthétiques des feuilles qui accompagne leur sénescence.

Figure 7

**VARIATION SAISONNIÈRE DES ÉCHANGES GAZEUX DE BRANCHES DE HÊTRE  
situées au sommet de l'arbre (sac 1) et vers le bas du houppier (sac 2).**

Les valeurs représentées sont les maxima journaliers, obtenus en 1997 en forêt de Hesse, près de Sarrebourg



**Respiration du bois et du sol**

Pour mesurer les échanges de  $\text{CO}_2$  des troncs ou des branches, on utilise des enceintes cylindriques balayées par un débit d'air connu et on mesure l'enrichissement de cet air en  $\text{CO}_2$  provoqué par la respiration. Le flux de  $\text{CO}_2$  ainsi mesuré est rapporté au volume ou à la biomasse de bois (si possible de bois vivant), ou encore à la surface de bois, dans la mesure où une partie importante de la respiration a lieu dans le cerne en croissance, dont la masse est



proportionnelle à la surface externe du tronc. Ryan (1991) a proposé de rapporter la respiration d'un organe à la quantité d'azote de cet organe, qui est un bon indicateur de la biomasse active de l'organe. Dans le cas du bois, la teneur en azote du bois de cœur est bien plus faible que celle du bois d'aubier, et on peut alors rapporter la respiration au contenu total en azote du bois, sans avoir à séparer l'aubier du bois de cœur.

Pour le sol, on utilise également des enceintes à circuit ouvert ou fermé, qui mesurent la respiration des racines et des micro-organismes. Il est nécessaire d'éviter au maximum les différences de pression entre la chambre et l'extérieur, qui peuvent modifier considérablement le flux mesuré. De nombreuses mesures ont été obtenues avec des chambres fermées, contenant un produit chimique absorbant le CO<sub>2</sub> (soude ou potasse). La mesure est alors au mieux journalière et on peut sommer les valeurs obtenues sur une année. On préfère actuellement mesurer les échanges de CO<sub>2</sub> sur des périodes plus courtes (demi-heure) pour pouvoir les relier aux valeurs globales de flux F<sub>C</sub> au-dessus de la forêt. Les racines représentent en général une part importante de la respiration du sol (entre un tiers et deux tiers d'après Raich et Nadelhoffer, 1989) ; cette part varie avec leur vitesse de croissance. La respiration du sol varie avec la température et l'humidité du sol.

La respiration des micro-organismes, cumulée sur un an, équilibre à peu près les apports de litière (aérienne et racinaire) dans une forêt mature. On peut comparer la respiration annuelle du sol R<sub>s</sub> à la production de litière aérienne P<sub>a</sub> ; la différence entre ces deux termes correspond à la décomposition des racines mortes (qui équilibre la croissance des nouvelles racines) et à la respiration des racines vivantes. Raich et Nadelhoffer (1989) ont établi, sur 30 forêts feuillues et résineuses de latitudes variées (1° à 65 °N), la relation suivante :

$$R_s = 2,92 P_a + 130 \quad (r^2 = 0,71, n = 30)$$

avec R<sub>s</sub> et P<sub>a</sub> exprimés en g<sub>C</sub>/m<sup>2</sup>/an

Le terme (R<sub>s</sub>-P<sub>a</sub>) correspond à la quantité totale de carbone investie dans les racines pour la croissance et la respiration ; il représente environ deux fois la production de litière aérienne P<sub>a</sub>.

Raich et Schlesinger (1992) ont utilisé une série de 171 mesures de respiration du sol sur 9 biomes (types de végétation) ; ils ont calculé des moyennes par biome et les ont reliées à la production primaire nette PPN de chaque biome, déterminée d'après des tables. Ils ont obtenu une bonne relation linéaire entre les deux :

$$R_s = 1,24 PPN + 24,5 \quad (r^2 = 0,87, n = 9)$$

avec R<sub>s</sub> et PPN en g<sub>C</sub>/m<sup>2</sup>/an

Si on considère que ces biomes sont en équilibre et n'accumulent pas de carbone, on doit avoir, d'après la figure 5 (p. 245), égalité entre PPN et R<sub>m</sub>. Comme R<sub>s</sub> est la somme de la respiration des racines R<sub>r</sub> et des micro-organismes R<sub>m</sub>, on peut écrire :

$$R_r = R_s - R_m = R_s - PPN = 0,24 PPN + 24,5$$

Cette relation exprime qu'en moyenne la respiration racinaire représente environ un quart de la production primaire nette, mais ce chiffre doit être considéré avec prudence, compte tenu des hypothèses fortes faites par Raich et Schlesinger. En moyenne, on estime que la respiration totale d'une plante est voisine de sa production nette et représente donc la moitié de la production primaire brute PPB. Les rares études menées dans des prairies permanentes ou des forêts donnent des chiffres un peu supérieurs : 53 % à 66 % de PPB d'après Ryan (1991), alors que les chiffres sur les cultures sont en général plus faibles (30 % de PPB pour du maïs en conditions contrôlées d'après Ruget, 1981). Les fractions les plus élevées proviennent des régions tropicales : Dufrêne *et al.* (1990) ont estimé la respiration annuelle de palmiers à huile

à 67 % de la PPB, évaluée à 105 t/ha/an à partir d'un modèle de photosynthèse basé sur des mesures ; Kira (1978) évalue à 67 % de la PPB (82 t/ha/an) la respiration d'une forêt tropicale humide dans la réserve de Pasoh en Malaisie. Il est clair qu'on manque encore beaucoup de mesures de ce type pour pouvoir tirer des conclusions généralisables. Une discussion plus approfondie du bilan de carbone des forêts a été présentée par Saugier (1993).

## Y A-T-IL DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS EN ÉQUILIBRE AVEC LE CLIMAT ?

La littérature écologique classique sur le fonctionnement des écosystèmes a été bien résumée par Odum (1969), qui distingue les stades pionniers et intermédiaires du développement de l'écosystème des stades avancés proches du climax (état d'équilibre avec le climat). Les stades pionniers et intermédiaires sont caractérisés par de petites plantes à croissance rapide, avec des échanges importants d'éléments minéraux avec le milieu extérieur à l'écosystème ; les stades avancés contiennent des espèces de grande taille à croissance plus lente, dépendant pour leur alimentation minérale du recyclage des éléments par les décomposeurs. Autrement dit, les cycles biogéochimiques tendent à se fermer lorsque l'écosystème s'approche du climax. C'est le cas en particulier du cycle du carbone : alors que les écosystèmes jeunes stockent du carbone dans la biomasse et la matière organique du sol, les écosystèmes matures ont une biomasse et un stock de matière organique du sol qui ne varient presque plus : il y a équilibre approximatif — à l'échelle de l'année — entre la fixation de carbone par photosynthèse et son dégagement par la respiration des plantes et des animaux. Si l'on appelle  $C_v$  et  $C_s$  les stocks de carbone dans la végétation et le sol, et  $M$  les pertes de carbone par mortalité ou consommation, on peut écrire (figure 5, p. 245) :

$$dC_v/dt = PPN - M$$

$$dC_s/dt = M - R_h$$

Dans un écosystème au climax, la mortalité équilibre la productivité ( $M = PPN$ ) et tout ce qui meurt est décomposé ( $R_h = M$ ), il n'y a donc plus de variation des stocks de carbone  $C_v$  et  $C_s$ . Les mesures de longue durée du flux de  $CO_2$  réalisées au-dessus de forêts indiquent toutes une augmentation du stock de carbone de l'écosystème  $C_v + C_s$  et cela même au-dessus de la forêt amazonienne pourtant considérée comme proche du climax (Grace *et al.*, 1995). Il faut donc considérer que ces écosystèmes ne sont pas (ou plus) en équilibre. Une interprétation possible est que la productivité PPN augmente en réponse aux changements globaux, et que la mortalité et la respiration hétérotrophe suivent cette augmentation, mais avec un retard qui entraîne une augmentation des stocks de carbone. Ceci permettrait d'expliquer le stockage important de carbone par la biosphère continentale, estimé à 1,8  $Gt_C$ /an soit 3 % de la productivité nette, ce qui est considérable.

Pourquoi la productivité augmenterait-elle ? On a vu que la teneur en  $CO_2$  de l'air augmente de façon importante, ce qui entraîne une stimulation de la photosynthèse des plantes en C3 dont font partie tous les arbres (cf. Guehl *et al.* dans ce numéro, p. 254). Il semble bien que les arbres présentent une stimulation de croissance plus importante que les plantes herbacées (Ceulemans et Mousseau, 1994). Une explication possible de ce fait est la présence chez diverses espèces d'arbres d'une résistance interne à la diffusion du  $CO_2$  dans la feuille (Epron *et al.*, 1995), ce qui pourrait expliquer que les feuilles d'arbres présentent en moyenne une photosynthèse plus faible que les plantes herbacées (Ceulemans et Saugier, 1991). Gifford (1994) a clairement montré qu'on peut expliquer un puits de carbone important par l'effet fertilisant du  $CO_2$ . Par ailleurs, la température augmente également (d'environ 0,3 °C globalement sur les derniers 25 ans) ; ceci peut accroître la productivité des forêts limitées par le froid en hiver, en allongeant la durée de la saison de croissance. Un réchauffement peut aussi dimi-

nuer cette productivité en augmentant les pertes par respiration autotrophe, mais l'effet stimulant semble prépondérant. Enfin, les dépôts azotés ont augmenté dans de vastes zones proches des régions industrialisées, et ceci peut également stimuler la productivité.

Est-ce que l'augmentation de PPN est suffisante pour expliquer une absorption importante de carbone ? On sait que la teneur en  $\text{CO}_2$  augmente de 0,4 à 0,5 % par an. On sait aussi qu'un doublement du  $\text{CO}_2$  entraîne une augmentation de productivité de 30 à 40 % chez les plantes cultivées (souvent plus chez les arbres d'après Ceulemans et Mousseau, 1994). On appelle "facteur  $\beta$ " le rapport entre la variation relative de PPN et celle de la teneur en  $\text{CO}_2$ . Ce facteur est de l'ordre de 0,35 et peut monter jusqu'à 0,8 chez certaines espèces (Hêtre). Cela signifie que l'augmentation relative annuelle de PPN est de l'ordre de  $0,45 \times 0,35$  ou 0,15 % par an. Si l'on admet une PPN globale de 60  $\text{Gt}_\text{C}/\text{an}$  (Atjay *et al.*, 1979), l'augmentation annuelle est de 60.0,0015, soit 0,09  $\text{Gt}_\text{C}/\text{an}^2$ , ce qui paraît bien faible. Mais ce calcul ne tient pas compte du temps de résidence du carbone dans la biomasse et dans le sol. Lorsqu'on est en régime transitoire, c'est-à-dire lorsque PPN augmente, les pertes par mortalité  $M$  et la respiration hétérotrophe  $R_h$  augmentent également, mais avec un retard qui entraîne une accumulation de carbone approximativement égale au produit de l'augmentation de PPN par le temps de résidence du carbone (Kohlmaier *et al.*, 1987). En pratique, le stock de carbone total de la biosphère continentale ( $C_v + C_s$ ) divisé par la PPN actuelle donne un temps de résidence moyen de 2 060/60 soit 34 ans. Lorsqu'on multiplie ce temps de résidence par l'augmentation supposée de PPN de 0,09  $\text{Gt}_\text{C}/\text{an}^2$ , on obtient 3  $\text{Gt}_\text{C}/\text{an}$ , ce qui est du même ordre de grandeur que l'absorption supposée par la biosphère continentale. Ce calcul est évidemment grossier, puisqu'on a supposé un facteur  $\beta$  uniforme et égal à 0,35 pour toute la végétation terrestre, ainsi qu'un temps de résidence constant pour la biomasse et pour la matière organique du sol. Il donne néanmoins le bon ordre de grandeur et montre l'importance de pouvoir généraliser les études sur l'effet d'un enrichissement en  $\text{CO}_2$  sur la production végétale, afin de pouvoir déterminer la valeur de  $\beta$  pour les principaux types d'écosystèmes. Il est aussi très important de savoir si les temps de résidence du carbone dans la biomasse (c'est-à-dire essentiellement dans le bois des arbres) et dans la matière organique du sol sont susceptibles de varier avec l'augmentation de la productivité.

### ARGUMENTS EN FAVEUR D'UNE ABSORPTION NETTE DE CARBONE PAR LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS

Le bilan global de carbone présenté dans le tableau I (p. 240) nous a montré que la biosphère continentale semblait absorber chaque année près de 2 milliards de tonnes de carbone, ce qui est considérable. Nous venons de voir que cette hypothèse n'est pas improbable, compte tenu du temps de transit du carbone dans la biomasse (principalement les arbres qui ont la plus grande durée de vie parmi les végétaux), et dans la matière organique des sols. Est-on capable de détecter cette augmentation du stock de carbone dans la biomasse et les sols ? Se produit-elle de façon homogène sur la surface des continents ou dans des zones privilégiées ? En dépit des travaux déjà cités de Ciais *et al.* (1995) et Denning *et al.* (1995), on ne sait pas répondre clairement à ces questions. Un flux de 2  $\text{Gt}_\text{C}/\text{an}$  ne représente qu'environ un pour mille du stock actuel de carbone, ce qui explique que la détection directe d'une augmentation du stock soit très difficile. On a cependant trois arguments en faveur d'une augmentation de productivité terrestre et, partant, d'un stockage de carbone.

#### L'amplitude des fluctuations saisonnières du $\text{CO}_2$ a augmenté

Les mesures soigneuses de teneur en  $\text{CO}_2$  réalisées en divers points de la surface terrestre ont montré que l'amplitude des fluctuations saisonnières a augmenté en au moins deux points (Keeling *et al.*, 1996) : à Mauna Loa, elle a augmenté de 20 % depuis 1975, après une période

(1958-1975) où elle semblait constante (figure 8, ci-dessous). À Barrow (71 °N, Alaska), l'enregistrement est moins long, mais l'augmentation est encore plus prononcée, d'environ 40 % depuis 1975. Des mesures soignées ont aussi montré que la date de décroissance de la teneur en CO<sub>2</sub> au printemps était de plus en plus précoce, ce qui suggère que la végétation démarre plus tôt, peut-être en relation avec l'augmentation des températures constatée depuis 1975.

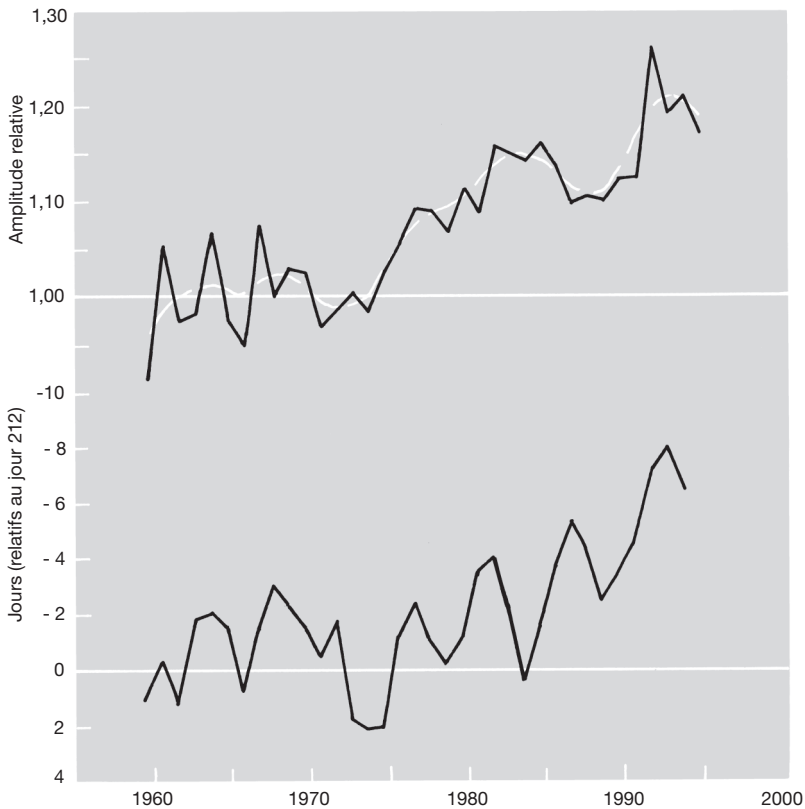


Figure 8  
**VARIATIONS  
DE L'AMPLITUDE  
RELATIVE (HAUT)  
ET DE LA DATE (BAS)  
DES FLUCTUATIONS  
SAISONNIÈRES  
DE LA TENEUR  
DE L'ATMOSPHÈRE  
EN CO<sub>2</sub>**

La teneur en CO<sub>2</sub> décrit une courbe sinusoïdale (cf. figure 2 à droite, p. 242) qui coupe la courbe moyenne en fin d'hiver (montée) et en début d'été (descente) ; la date retenue sur la figure 7 (p. 246) correspond à la descente. On voit que cette date est de plus en plus précoce par rapport au jour 212 (1<sup>er</sup> juillet)

### La saison de croissance végétale dure plus longtemps dans l'hémisphère Nord

Un article récent (Myneni *et al.*, 1997) a réexaminé l'ensemble des données d'indice de végétation des capteurs NOAA-AVHRR de 1981 à 1991 et conclu que la durée pendant laquelle le sol est couvert de végétation a augmenté en moyenne de 8 jours au cours de cette période, pour toute la zone de continents située au nord de 45 °N. Ce phénomène correspond à une forte augmentation de température, en moyenne annuelle et particulièrement en mars-avril, soit avant le démarrage de la végétation. Ce résultat a été critiqué car les mesures sur une longue période font appel à plusieurs satellites équipés de capteurs différents et on a des doutes sur la qualité de l'intercalibration de ces capteurs. Mais le résultat fondamental, à savoir une avancée significative dans le début de la saison de végétation, ne semble pas devoir être remis en cause. En de nombreux points (forêts boréales), l'augmentation de l'indice de végétation traduit sans doute plus la fonte de la neige que l'apparition de feuilles vertes, mais les deux événements sont certainement corrélés et l'analyse de Myneni reste significative.

## Les forêts européennes poussent plus vite

Les lecteurs de la *Revue forestière française* connaissent les travaux de Becker et de son équipe à Nancy, sur les cernes de croissance des arbres. Ces travaux ont été d'abord effectués pour savoir si le dépérissement des arbres de certaines régions, constaté à partir de mesures de jaunissement du feuillage (ou de pertes d'aiguilles chez les conifères), était corrélé à des diminutions de la croissance des arbres. Le résultat principal a été que, mis à part quelques années particulièrement déficitaires à cause de sécheresses marquées, on avait au contraire une tendance générale à la hausse de la croissance des principales espèces forestières françaises : Sapin et Épicéa, Chênes sessile et pédonculé, Hêtre. Plusieurs rencontres européennes ont confirmé que ces résultats n'étaient pas propres aux Vosges ou au Jura, mais qu'on les observait aussi en Suisse ou en Scandinavie (Spiecker *et al.*, 1996). On a donc une tendance au moins régionale (Europe de l'Ouest) à la hausse des productivités forestières. Quelle en est la raison ? L'augmentation du CO<sub>2</sub> a bien sûr été invoquée, ainsi que l'augmentation des dépôts d'azote et de soufre, qui constituent une sorte d'apport involontaire d'engrais à travers les mécanismes d'émission et de diffusion des polluants atmosphériques. Enfin, l'augmentation des températures depuis le début du siècle, particulièrement sensible depuis 1975, joue probablement aussi un rôle important. Il n'existe pas encore de modèle de productivité forestière permettant de prendre en compte ces divers facteurs et de hiérarchiser leur importance, mais c'est un objectif sur lequel écophysiologistes et forestiers pourraient converger dans les années qui viennent. L'intérêt n'en est pas seulement académique. Si les diverses espèces ou provenances utilisées actuellement répondent de façon différente à ces facteurs (CO<sub>2</sub>, N, S, température), il est important de le savoir dès maintenant pour éviter des erreurs involontaires dans le choix des espèces plantées. Un point particulièrement important concerne le statut azoté des sols forestiers. Pour être durable, l'influence d'un enrichissement en CO<sub>2</sub> doit s'accompagner d'une augmentation du flux d'azote disponible chaque année pour les arbres (McGuire *et al.*, 1995). Cette augmentation se produit naturellement après une période glaciaire, lorsque la forêt regagne les surfaces laissées nues par la fonte des glaciers, mais sur une période nettement plus longue que celle envisagée pour un doublement du CO<sub>2</sub> (un siècle environ). L'importance à terme du puits de carbone continental dépend de cette relation entre les cycles du carbone et de l'azote.

## CONCLUSIONS

Les arguments fournis ci-dessus plaident en faveur d'une augmentation de productivité des forêts et plus généralement de la végétation des zones tempérées. Certains auteurs ont laissé entendre sur des bases théoriques que les forêts tropicales pouvaient aussi répondre de façon importante à l'augmentation du CO<sub>2</sub> car la photorespiration consomme une part plus importante de la photosynthèse à température élevée, et que l'effet stimulant d'une élévation du CO<sub>2</sub> se manifeste donc davantage à haute température. Les quelques mesures de flux de CO<sub>2</sub> réalisées dans ces régions semblent indiquer en effet un puits de carbone significatif même dans des forêts considérées comme à l'équilibre (Grace *et al.*, 1995). Pour généraliser ces mesures à l'échelle globale, un modèle est nécessaire, basé soit sur des estimations satellitaires du recouvrement végétal (Ruimy *et al.*, 1994, 1996) soit sur des processus pilotés par les variables climatiques et la composition de l'atmosphère en CO<sub>2</sub>.

Nous avons dans cet article abordé de nombreux aspects, le plus souvent sans pouvoir conclure de façon définitive. Nous avons montré quels étaient les enjeux de la recherche sur la végétation terrestre et particulièrement les écosystèmes forestiers, et les progrès attendus au cours des prochaines années. Il paraît clair d'après ce qui précède, que ces écosystèmes forestiers ne sont plus en équilibre comme ils l'ont été pendant de nombreuses années. Les

## B. SAUGIER

progrès récents dans l'instrumentation permettent maintenant d'obtenir, sur divers types de forêts, des mesures continues de flux de CO<sub>2</sub> entre la forêt et l'atmosphère, pendant plusieurs années. Il reste à comprendre et interpréter les résultats obtenus, particulièrement les variations d'une année à l'autre, liées à la variabilité climatique, et les tendances à long terme, qui sont inscrites dans les largeurs de cernes de croissance, et peuvent aussi être détectées au moins en partie par des mesures satellitales. Mais il ne suffit pas de comprendre, il faut aussi examiner les conséquences de ces changements sur la gestion des forêts. Ceci nécessite une collaboration accrue entre les forestiers et les chercheurs qui s'efforcent de comprendre les mécanismes en jeu. Une telle collaboration est nécessaire pour arriver à une véritable prédiction des effets des changements globaux sur la productivité, et par la suite sur la qualité du bois, les risques de maladie ou d'attaques d'insectes.

B. SAUGIER

Laboratoire d'Écophysiologie végétale

UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD XI

Bâtiment 362

F-91405 ORSAY CEDEX

## BIBLIOGRAPHIE

- AJTAY (G.L.), KETNER (P.), DUVIGNEAUD (P.). — Terrestrial primary production and phytomass. *In*: The Global Carbon Cycle, SCOPE 13 / B. Bolin, E.T. Degens and P. Ketner Eds. — New York : John Wiley and Sons, 1979. — pp. 129-182.
- BARNOLA (J.M.), RAYNAUD (D.), KOROTKEVITCH (Y.S.), LORIUS (C.). — Vostok ice cores provides 160,000-year record of atmospheric CO<sub>2</sub>. — *Nature*, 329, 1991, pp. 408-414.
- BECKER (M.), BERT (G.D.), BOUCHON (J.), DUPOUEY (J.-L.), PICARD (J.-F.), ULRICH (E.). — Long-term changes in forest productivity in northeastern France : the dendroecological approach. *In*: Forest decline and atmospheric deposition effects in the french mountains / G. Landmann, M. Bonneau Eds. — Berlin, Heidelberg, New-York : Springer, 1995. — pp. 143-156.
- BERNER (R.A.). — GEOCARB II : a revised model of atmospheric CO<sub>2</sub> over phanerozoic time. — *American Journal of Science*, 294, 1994, pp. 56-91.
- CEULEMANS (R.J.), MOUSSEAU (M.). — Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. Tansley review n° 71. — *New Phytologist*, 127, 1994, pp. 425-446.
- CEULEMANS (R.J.), SAUGIER (B.). — Photosynthesis. *In*: Physiology of trees / A.S. Raghavendra, dir. publ. — John Wiley, 1991. — pp. 21-50.
- CIAIS (P.), TANS (P.P.), TROLIER (M.), WHITE (J.W.C.), FRANCEY (R.J.). — A large northern hemisphere terrestrial CO<sub>2</sub> sink indicated by the <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ratio of atmospheric CO<sub>2</sub>. — *Science*, 269, 1995, pp. 1098-1102.
- DENNING (A.S.), FUNG (I.Y.), RANDALL (D.). — Latitudinal gradient of atmospheric CO<sub>2</sub> due to seasonal exchange with land biota. — *Nature*, 376, 1995, pp. 240-243.
- DUFRÈNE (E.), OCHS (R.), SAUGIER (B.). — Photosynthèse et productivité du palmier à huile en liaison avec les facteurs climatiques. — *Oléagineux*, 45, 1990, pp. 345-355.
- DUFRÈNE (E.), PONTAILLER (J.Y.), SAUGIER (B.). — A branch bag technique for simultaneous CO<sub>2</sub> enrichment and assimilation measurements on beech (*Fagus sylvatica* L.). — *Plant, Cell and Environment*, 16, 1993, pp. 1131-1138.
- EPRON (D.), GODARD (D.), CORNIC (G.), GENTY (B.). — Limitation of net CO<sub>2</sub> assimilation rate by internal resistances to CO<sub>2</sub> transfer in leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). — *Plant, Cell and Environment*, 18, 1995, pp. 43-51.
- GIFFORD (R.M.). — The global carbon cycle - A viewpoint on the missing sink. — *Australian Journal of Plant Physiology*, 21, 1994, pp. 1-15.
- GRACE (J.), LLOYD (J.), MCINTYRE (J.), MIRANDA (A.C.), MEIR (P.), MIRANDA (H.S.), NOBRE (C.), MONCRIEFF (J.), MASSHEDER (J.), MALHI (Y.), WRIGHT (I.), GASH (J.). — Carbon Dioxide Uptake by an Undisturbed Tropical Rain Forest in Southwest Amazonia, 1992 to 1993. — *Science*, 270, 1995, pp. 778-780.

## Bilan carboné des écosystèmes forestiers

- HOUGHTON (J.T.), MEIRA FILHO (L.G.), CALLANDER (B.A.), HARRIS (N.), KATTENBERG (A.), MASKELL (K.) Eds. — Climate Change 1995 : The Science of Climate Change. — Cambridge : University Press, 1996. — 572 p.
- KEELING (C.D.), CHIN (J.F.S.), WHORF (T.P.). — Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO<sub>2</sub> measurements. — *Nature*, 382, 1996, pp. 146-149.
- KIRA (T.). — Primary productivity of Pasoh forest. A synthesis. — *Malay. Nat. J.*, 30, 1978, pp. 291-297.
- KOHLMAIER (G.H.), BRÖHL (H.), SIRÉ (E.O.), PLÖCHL (M.), REVELLE (R.). — Modelling stimulation of plants and ecosystem response to present levels of excess atmospheric CO<sub>2</sub>. — *Tellus*, 39B, 1987, pp. 155-170.
- MCGUIRE (A.D.), MELILLO (J.M.), JOYCE (L.A.). — The role of nitrogen in the response of forest net primary production to elevated atmospheric carbon dioxide. — *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26, 1995, pp. 473-503.
- MYNENI (R.B.), KEELING (C.D.), TUCKER (C.J.), ASRAR (G.), NEMANI (R.R.). — Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. — *Nature*, 386, 1997, pp. 698-702.
- ODUM (E.P.). — The strategy of ecosystem development. — *Science*, 164, 1969, pp. 262-270.
- RAICH (J.W.), NADELHOFFER (K.J.). — Belowground allocation in forest ecosystems : global trends. — *Ecology*, 70, 1989, pp. 1346-1354.
- RAICH (J.W.), SCHLESINGER (W.H.). — The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. — *Tellus*, 44B, 1992, pp. 81-89.
- RUGET (F.). — Respirations de croissance et d'entretien du maïs dans différentes conditions artificielles de culture. — *Agronomie*, 1, 1981, pp. 845-852.
- RUIFY (A.), DEDIEU (G.), SAUGIER (B.). — Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. — *Journal of Geophysical Research (Atmospheres)*, 99, D3, 1994, pp. 5263-5283.
- RUIFY (A.), JARVIS (P.), BALDOCCHI (D.D.), SAUGIER (B.). — CO<sub>2</sub> fluxes over plant canopies and solar radiation : a review. — *Advances in Ecological Research*, 26, 1995, pp. 1-68.
- RUIFY (A.), DEDIEU (G.), SAUGIER (B.). — TURC : A diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. — *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 1996, pp. 269-285.
- RYAN (M.G.). — Effects of climate change on plant respiration. — *Ecological Applications*, 1, 1991, pp. 157-167.
- SAUGIER (B.). — Bilan carboné d'un écosystème forestier. In : Les climats subtropicaux et leur évolution : de l'observation spatiale à la modélisation. École d'été du CNES, La Londe-les-Maures, sept. 1992. — Toulouse : Cépadués Éd., 1993. — pp. 587-618.
- SAUGIER (B.). — Végétation et atmosphère. — Paris : Flammarion, 1996. — 126 p. (Coll. Dominos).
- SPIECKER (H.), MIELIKÄINEN (K.), KÖHL (M.), SKOVSGAARD (J.). — Growth trends in European forests. Studies from 12 countries. European Forest Institute Report n° 5. — Berlin : Springer, 1996. — 372 p.

---

### BILAN CARBONÉ DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS (Résumé)

Les activités humaines rejettent dans l'atmosphère un peu plus de 7 milliards de tonnes de carbone par an. L'augmentation mesurée du CO<sub>2</sub> atmosphérique représente un peu moins de la moitié de ces rejets, le reste s'accumulant à parts égales dans les océans et les écosystèmes terrestres, et en particulier dans les forêts. Cette accumulation résulte d'un accroissement de la productivité terrestre, qui semble lié à une fertilisation par le CO<sub>2</sub> et par les dépôts azotés, et au réchauffement global qui induit un allongement de la saison de croissance dans les zones boréales et tempérées. Les mesures de largeurs de cernes effectuées dans diverses forêts européennes confirment cet accroissement de productivité à l'échelle régionale. Plusieurs programmes sont en cours pour caractériser le bilan carboné de forêts européennes et réaliser des modèles permettant de prévoir l'évolution future de ce bilan, qui dépend pour une part importante de l'évolution de la disponibilité du sol en éléments minéraux et particulièrement en azote.

### THE CARBON BALANCE OF FOREST ECOSYSTEMS (Abstract)

Human activity releases something in excess of 7 billion metric tons of carbon per year into the atmosphere. The measured increase in atmospheric CO<sub>2</sub> represents just under half these emissions, with the remainder accumulating in equal shares in the oceans and terrestrial ecosystems, in particular in forests. This accumulation is the result of an increase in terrestrial productivity which appears to be related to fertilization arising from CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition, as well as global warming that has led to a prolonged growing season in boreal and temperate zones. Measurements of growth layer widths performed in various European forests confirm this productivity increase on a regional scale. Several programs are in process which aim at characterizing the carbon balance in European forests and establishing models for the purpose of predicting future trends which depend a great deal on how mineral availability in soil, particularly nitrogen, evolves.