

POTENTIEL DE STOCKAGE DE CARBONE DANS LES VIEILLES FORETS PYRENEENNES



Novembre 2019

Soisick Figueres, Jean-Luc Denou, Simon Martel, Denis Loustau
INRA BORDEAUX – NOUVELLE AQUITAINE

INRA

Potentiel de stockage du carbone dans les *vieilles forêts* pyrénéennes

Rapport final du projet INRA 22001268/3196.

Novembre 2019

Figueres Soisick, Denou Jean-Luc, Loustau Denis (INRA, UMR 1391 ISPA, 33140, Villenave d'Ornon), Martel Simon (CNPFF-IDF)

Contacts :

Soisick Figueres (soisick.figueres@inra.fr)

Denis Loustau (denis.loustau@inra.fr)

En partenariat avec :



Citation de ce rapport :

Figueres, S., Denou, J.L., Martel, S., Loustau, D., 2019. Potentiel de stockage du carbone dans les vieilles forêts pyrénéennes. Rapport final. INRA, UMR ISPA, Villenave d'Ornon, 81p.

Remerciements

Ce rapport présente les résultats obtenus dans le cadre de la convention INRA – Association Nature Comminges no. 3196. L'étude a été financée par une subvention de la DREAL Midi-Pyrénées et une bourse de MASTER-2 du Labex COTE. Les auteurs remercient en premier lieu M. Philippe Falbet (Association Nature Comminges) qui a initié cette étude, participé directement à la prospection des sites, aux recherches documentaires et aux campagnes de terrain ainsi que le Pr. Jean-Michel Savoie (École d'Ingénieurs de Purpan) qui a guidé la prospection de terrain, participé aux prélèvements et inventaires, et apporté toute sa connaissance écologique et floristique de ces écosystèmes. Nous sommes également redevables à M. Pierre Vertut, Mme Nelly Monteil et M. Pascal Frbezar, agents de l'Office National des Forêts pour leur contribution aux mesures de terrain, et leur expertise apportée sur la sylviculture de forêts du Haut Comminges. Nous tenons également à remercier l'Unité Expérimentale de l'INRA, les élèves du Centre de Formation Professionnelle et de Promotion Agricole Ariège-Comminges, leurs professeurs et les bénévoles de l'Association Nature Comminges pour leur contribution aux mesures de terrain. Enfin, nous remercions Mme Delphine Fallour et Mme Maria Infante Sanchez qui ont mené les inventaires botaniques sur les sites étudiés, et M. Michel Bartoli pour avoir aidé à reconstituer l'histoire de ces sites.

Résumé

Cette étude a pour objet le devenir des stocks de carbone de forêts anciennes du Haut Comminges. Elle se compose d'une comparaison des stocks de carbone mesurés dans trois paires de forêts gérées et non gérées (i.e. vieilles forêts) réparties selon un gradient altitudinal dans les Pyrénées et d'une modélisation du devenir de ces stocks en Hêtraie pure sous plusieurs scénarios climatiques.

Les stocks de carbone ont été mesurés selon une version adaptée des protocoles standards internationaux développés par l'infrastructure européenne ICOS. Les forêts non gérées abritent les stocks de carbone les plus élevés qui varient entre 265 ± 13 et 544 ± 24 tC.ha⁻¹, contre 193 ± 22 et 419 ± 21 tC.ha⁻¹ en forêt gérée. Les stocks de carbone de la biomasse aérienne et dans le bois mort constituent la principale différence entre ces deux types de forêts (respectivement 85 ± 4 à 254 ± 12 tC.ha⁻¹ en forêt non gérée contre 106 ± 3 à 167 ± 9 tC.ha⁻¹ en forêt gérée pour la biomasse aérienne, et 48 ± 5 à 76 ± 5 tC.ha⁻¹ en forêt non gérée contre 8 ± 2 à 17 ± 4 tC.ha⁻¹ en forêt gérée pour le bois mort).

La modélisation des dynamiques de stockage du carbone dans deux des sites étudiés (hêtraies) sous deux scénarios climatiques (RCP 4.5 et RCP 8.5) a également montré que les forêts non gérées ont tendance à accumuler des stocks de carbone jusqu'à plus de 150 ans tandis que la séquestration carbone *in situ* est artificiellement limitée dès l'âge de 80 ans par la gestion sylvicole. Cependant, la croissance des arbres dans le peuplement non géré est apparue comme étant limitée à long terme par le changement climatique et en particulier par l'augmentation de la fréquence de longues périodes de sécheresse. La modélisation proposée montre que la gestion sylvicole actuelle ne permettrait de limiter que marginalement les dégâts causés par les événements climatiques extrêmes.

Enfin, pour que l'exploitation de forêts anciennes reste neutre du point de vue atmosphérique l'utilisation des produits récoltés devrait compenser la diminution des stocks de carbone *in situ* par l'évitement d'émissions de carbone fossile selon un facteur de substitution supérieur à 1.

Table des matières

Remerciements	3
Résumé	4
Table des matières	5
Glossaire	7
Variables	7
Liste des figures	8
Liste des tables	9
Liste des équations	9
Liste des annexes	10
Introduction	11
1. La forêt et le carbone	13
1.1. Définitions	13
1.1.1. Notion de vieille forêt	13
1.1.2. Le cycle du carbone en forêt	14
1.1.3. Les vieilles forêts et les politiques de lutte contre le changement climatique	15
1.2. Le potentiel de séquestration carbone des vieilles forêts : Synthèse de la littérature récente.	16
1.2.1. Les stocks de carbone en vieille forêt	17
1.2.2. Les flux de carbone en vieille forêt	20
2. Matériel et méthode	22
2.1. Estimation des stocks de carbone in situ	22
2.1.1. La zone d'étude et présentation des sites échantillonnés	22
2.1.2. Mesure des stocks de carbone in situ	24
2.2. Modélisation de la dynamique de carbone des hêtraies du Haut Comminges	28
2.2.1. Description du modèle	28
2.2.2. Paramétrage du modèle	29
3. Résultats	33
3.1. Les stocks de carbone in situ	33
3.1.1. La biomasse des arbres et le stock de carbone associé	33
3.1.2. Le carbone stocké dans le bois mort	34
3.1.3. Le carbone du sol	35
3.1.4. Le stock de carbone total	36
3.2. Dynamique 2006-2100 des stocks de carbone	37
3.2.1. RCP 4.5 et RCP 8.5 : Les trajectoires climatiques	37
3.2.2. Évaluation du modèle	37
3.2.3. Les prédictions du modèle pour la période 2006-2100	39
4. Discussion générale	44
4.1. Évaluation critique des résultats	44
4.1.1. Estimation des stocks de carbone in situ	44
4.1.2. Modélisation de la dynamique du carbone	45
4.2. Les réservoirs de carbone forestiers	45
4.3. Perspectives	46
4.3.1. Préservation des vieilles forêts : Risques et bénéfices	47
4.3.2. Exploitabilité des vieilles forêts	47
4.3.3. Une gestion par compromis ?	49

Conclusion	50
Bibliographie	51
Annexes	57

Glossaire

CWD	Gros bois mort (<i>Coarse woody Debris</i>)
CO ₂	Dioxyde de carbone
DBH	Diamètre à 1,30 m (<i>Diameter at Breast Height</i>)
FWD	Petit bois mort (<i>Fine Woody Debris</i>)
GES	Gaz à Effet de Serre
GIEC	Groupe International d'Experts pour le Climat (<i>IPCC</i>)
GPP	Productivité primaire brute (<i>Gross primary productivity</i>)
ICOS	Integrated Carbon Observation System
LIS	Line Intersect Sampling
LW	Rayonnement de grande longueur d'onde (<i>Long wave radiations</i>)
MS	Matière sèche
NEE	Productivité primaire nette de l'écosystème (<i>Net Ecosystem Exchange</i>)
NEP	Productivité primaire nette (<i>Net Ecosystem Productivity</i>)
RECO	Respiration de l'écosystème (<i>Ecosystem Respiration</i>)
SDT	Bois mort sur pied (<i>Standing Dead Tree</i>)
SW	Rayonnement de courte longueur d'onde (<i>Short wave radiations</i>)
VPD	Déficit de pression de vapeur (<i>Vapor Pressure Deficit</i>)

Variables

A	Surface étudiée
b _i	Constantes
C _{CWD}	Stock de carbone dans le gros bois mort
C _{FWD}	Stock de carbone dans le petit bois mort
C _{DW}	Stock de carbone dans le bois mort
C _{géré}	Stock de carbone moyen dans une hêtraie gérée
C _{non géré}	Stock de carbone moyen dans une hêtraie non-gérée
[C] _{org}	Teneur en carbone organique d'un échantillon
C _{organique}	Stock de carbone dans les couches organiques de sol
C _{minéral}	Stock de carbone dans les couches organo-minérales de sol
C _{récolté}	Stock de carbone moyen dans le bois récolté dans une hêtraie gérée
C _{SDT}	Stock de carbone dans le bois mort sur pied
C _{total}	Stock de carbone total dans une parcelle
C _{WT}	Stock de carbone dans la biomasse des arbres
C _{WU}	Stock de carbone dans le sous-bois
dbh	Diamètre à 1,30m
dh	Diamètre au sommet d'une chandelle
h	Hauteur individuelle d'arbre ou de chandelle
S _{site}	Pierrosité d'une parcelle
S _{eq}	Coefficient de substitution
n	Nombre d'échantillons
W _i	Biomasse d'un arbre
W _{o,i}	Teneur en carbone d'un échantillon de sol

Liste des figures

Figure 1 : Représentation simplifiée du cycle du carbone en écosystème forestier	15
Figure 2 : Processus de sélection des études portant sur la dynamique du carbone en vieille forêt.	17
Figure 3 : Stocks de carbone totaux en fonction de l'âge des peuplements.	17
Figure 4 : Comparaison de la répartition du stock de carbone forestier entre les différents réservoirs, dans les vieilles forêts et les forêts gérées.	18
Figure 5 : Distribution des stocks de carbone dans un échantillon de 20 peuplements âgés de 106 à 500 ans.	18
Figure 6 : Variation des proportions de carbone stocké dans chaque réservoir dans plusieurs vieilles forêts.	19
Figure 7 : Évolution du stock de carbone dans une chronoséquence de Pin ponderosa (d'après Law et al., 2003.)	19
Figure 8 : Variation de la productivité primaire nette d'une vieille forêt de 500 ans dans la région de Washington (d'après Wharton et Falk, 2016).	20
Figure 9 : Comparaison des flux de carbone (NEE , R_{ECO} et GPP) dans une vieille forêt de 350 ans et une forêt de 70 ans entre 2002 et 2003 (d'après Desai et al., 2005).	21
Figure 10 : Distribution des peuplements de vieille forêt dans la région Occitanie.	22
Figure 11 : Localisation des placettes étudiées.	23
Figure 12 : Plan d'échantillonnage appliqué dans chaque parcelle pour estimer les stocks de carbone	25
Figure 13 : Description des processus successifs implémentés dans le modèle $GO+$.	29
Figure 14 : Construction des peuplements d'âges initiaux différents utilisés pour chaque simulation.	30
Figure 15 : Construction de la trajectoire moyenne d'accumulation de carbone dans la biomasse des arbres pour la hêtraie non gérée.	30
Figure 16 : Gestion forestière implémentée dans le modèle pour simuler la sylviculture appliquée à la hêtraie gérée (d'après les guides de sylvicultures pour les hêtraies pyrénéennes de l'ONF).	32
Figure 17 : Distribution de la biomasse aérienne par classe de diamètre du tronc pour les six parcelles étudiées.	33
Figure 18 : Stocks de carbone dans la biomasse aérienne, répartis entre les différents compartiments de l'arbre (tronc, branches, feuillage) dans les six parcelles étudiées.	34
Figure 19 : Stocks de carbone dans le bois mort, répartis entre les différents types de bois mort (petit bois mort, gros bois mort, bois mort sur pied) dans les six parcelles étudiées.	34
Figure 20 : Stocks de carbone totaux, répartis entre les différents réservoirs de carbone forestier, dans les six parcelles étudiées.	36
Figure 21 : Distribution moyenne du carbone entre les différents réservoirs dans les vieilles forêts pyrénéennes et les forêts pyrénéennes exploitées.	37
Figure 22 : Trajectoires climatiques données par les scénarios RCP 4.5 et 8.5.	37
Figure 23 : Reconstitution de la dynamique du carbone dans la hêtraie gérée et dans la hêtraie non gérée (1913 à 2010) à l'aide du modèle $GO+$.	38
Figure 24 : Évaluation du modèle $GO+$ par comparaison des prédictions de l'évolution de la surface terrière et du diamètre moyen avec des données d'inventaire obtenues dans quatre hêtraies européennes.	39
Figure 25 : Simulations des dynamiques d'accumulation de carbone dans la biomasse des arbres entre 2006 et 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non gérée, sous deux scénarios climatiques.	39
Figure 26 : Évolution de l'indice de stress hydrique à l'horizon 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée, sous deux scénarios climatiques.	40
Figure 27 : Diagrammes ombro-thermiques correspondant aux années d'effondrement de la biomasse des arbres.	41
Figure 29 : Simulation des dynamiques d'accumulation de carbone dans les différentes fractions du sol entre 2006 et 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non gérée, sous deux scénarios climatiques.	42
Figure 28 : Simulation des dynamiques d'accumulation de carbone dans le sol entre 2006 et 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée, sous deux scénarios climatiques.	42
Figure 30 : Évolution de la différence de stock de carbone à l'horizon 2100 entre une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée	43

Liste des tables

Table 1 : Caractéristiques des peuplements étudiés	24
Table 2 : Table de correspondance (d'après Randle et al. (2011))	26
Table 3 : Estimation de la pierrosité dans les parcelles étudiées.	35
Table 4 : Stock de carbone du sol (tC.ha ⁻¹)	35
Table A : État sanitaire des arbres sur pied (ICOS, 2018a).	65
Table B : Classes de décomposition du bois mort (d'après Maser et al. 1979, Sollins 1982).	65
Table C : Hêtre commun (<i>Fagus sylvatica</i>):	67
Table D : Sapin pectiné (<i>Abies alba</i>):	67
Table E : Orme (<i>Ulmus glabra</i>)	67
Table F : Chêne (<i>Quercus robur</i>)	67
Table G : Coefficients utilisés dans les équations allométriques	68
Table H : Stocks de carbone totaux	75
Table I : Stocks de carbone dans le bois mort	75
Table J : Stocks de carbone dans la biomasse aérienne	75
Table K : Détail des teneurs en carbone des couches minérales de sol	76
Table L : Détail des teneurs en carbone des couches organiques de sol	77
Table M : Résultats d'inventaire	78
Table N : Résultats d'inventaire des chandelles	80
Table O : Correspondances diamètre-hauteur	81

Liste des équations

Equation 1	Calcul du stock total de carbone
Equation 2	Forme de base d'une équation allométrique
Equation 3	Forme d'équation allométrique utilisée pour le buis
Equation 4	Calcul du stock de carbone dans les couches organiques de sol
Equation 5	Calcul du stock de carbone dans les couches organo-minérales de sol
Equation A1	Calcul du stock de carbone dans le sous-bois
Equation A2	Calcul du stock de carbone dans le bois mort sur pied
Equation A3	Calcul du volume d'une chandelle
Equation A4	Calcul du diamètre au sommet d'une chandelle
Equation A5	Calcul du volume total de gros bois mort
Equation A6	Calcul du stock de carbone dans le gros bois mort
Equation A7	Calcul du stock de carbone dans le petit bois mort
Equation A8	Calcul du stock de carbone dans les couches organiques de sol
Equation A9	Calcul du stock de carbone dans les couches organo-minérales de sol
Equation A10	Calcul du facteur de correction pour la pierrosité
Equation A11	Calcul du stock de carbone dans une couche organo-minérale de sol
Equation A12	Calcul de la densité apparente de la terre fine

Liste des annexes

- Annexe 1** : Liste des publications utilisées pour la revue bibliographique
- Annexe 2** : Clé de détermination développée pour l'inventaire des *vieilles forêts* pyrénéennes
- Annexe 3** : Présentation des sites étudiés
- Annexe 4** : Présentation des sols
- Annexe 5** : Compte rendu de la première campagne de terrain à l'attention des partenaires du projet
- Annexe 6** : État sanitaire des arbres sur pied
- Annexe 7** : Classe de décomposition du bois mort
- Annexe 8** : Fiches de terrain
- Annexe 9** : Détail des équations de biomasse utilisées pour calculer le stock de carbone de chaque réservoir
- Annexe 10** : Protocoles de préparation des échantillons de sol
- Annexe 11** : Détail des stocks de carbone et erreur standard associée
- Annexe 12** : Carbone du sol : Détail des données
- Annexe 13** : Résultats d'inventaire des campagnes de terrain

Introduction

Le Protocole de Kyoto, les Accords de Paris et autres accords pour la lutte contre le changement climatique ont abouti à un engagement international des pays signataires à éviter, réduire et compenser leurs émissions de gaz à effet de serre.

Parmi les différentes solutions développées pour atténuer les effets du changement climatique, la séquestration de carbone dans les écosystèmes terrestres fait l'objet d'une attention particulière de la part des décideurs. Si l'on considère le cycle biogéochimique rapide du carbone, les écosystèmes terrestres sont en effet le deuxième réservoir de carbone le plus important sur Terre ($2\,100 \pm 400$ Gt C), après les océans (38 000 Gt C) (IPCC, 2013). En outre, les forêts stockent 60 % du carbone contenu dans les écosystèmes terrestres, alors qu'elles ne représentent que 30 % de l'utilisation mondiale des terres (FAO, 2018; IPCC, 2019). Les forêts séquestrent ainsi plus de $1,0 \pm 1,5$ Gt C par an (Pan et al., 2011), ce qui en fait le type d'utilisation des terres le plus efficace pour la séquestration du carbone, après les zones humides (Lal et al., 2018). En plus de constituer de vastes réservoirs de carbone *in situ*, les forêts contribuent également à réduire la teneur en carbone atmosphérique grâce à deux mécanismes additionnels liés à la filière sylvicole. Connus sous le nom des « 3S » (Forêt Privée Française, 2019; Martel et al., 2015), ces mécanismes sont donc la **séquestration** de carbone *in situ* dans les arbres sur pied, le **stockage** de carbone *ex situ* dans les produits bois, et la **substitution** résultant de la réduction d'émissions de carbone fossile grâce à l'utilisation de produits bois. Par conséquent, les forêts sont au cœur des accords sur le climat, notamment les actions de boisement et de reboisement. Ainsi, les stratégies bas-carbone de la plupart des pays à forte couverture forestière incluent non seulement les forêts mais aussi la gestion sylvicole dans leurs portefeuilles d'action.

Cependant, les politiques d'utilisation des forêts comme puits de carbone et de substitution par les produits bois ont soulevé des inquiétudes quant à l'avenir de certains types de forêts, comme les *vieilles forêts* (Scott, 2001) car ces incitations pourraient encourager l'exploitation des peuplements de *vieille forêt* et épuiser d'importants stocks de carbone *in situ* pour un effet de stockage *ex situ* et un effet supposé de substitution tous deux limités. Ce conflit entre exploitation forestière et préservation des stocks de carbone *in situ* s'observe également à l'échelle nationale : la France, comme beaucoup d'autres pays, prévoit d'utiliser la forêt et la filière sylvicole pour compenser une partie de ses émissions de gaz à effet de serre. Le Plan National Forêt Bois 2016-2026 (PNFB) témoigne de l'engagement du pays à atteindre ses objectifs de réduction des émissions carbone grâce au secteur forestier (Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation, 2016). De fait, le PNFB indique clairement que la réussite de la transition écologique s'appuie sur le remplacement des ressources fossiles par des ressources durables, si possible à faible bilan carbone comme le bois, ce qui pourrait encourager la substitution au détriment de la séquestration carbone *in situ*. Le PNFB prévoit donc d'augmenter le taux d'extraction de bois de 12 millions de mètres cubes à l'horizon 2026 sur le territoire métropolitain afin de répondre à la future demande, tout en assurant une gestion forestière durable et le maintien des services écosystémiques fournis par les forêts sur pied. Cette mobilisation de ressources supplémentaires concernera principalement les peuplements présentant un déficit de gestion. Toutefois, les critères de sélection des peuplements concernés et les options de gestion applicables ne sont pas clairement définies et les associations environnementales s'inquiètent de l'avenir des *vieilles forêts* qui sont présentent un volume de bois sur pied très important qui pourrait s'avérer utile pour atteindre les objectifs du PNFB.

A l'heure actuelle, il n'existe que peu d'éléments permettant de guider la définition des stratégies d'aménagement des *vieilles forêts*. De plus, rares sont les études qui évaluent quantitativement l'impact de la gestion forestière sur les stocks de carbone *in situ*. La comparaison des mérites respectifs de l'exploitation des *vieilles forêts* et de la conservation des stocks *in situ* est également peu étudiée. Par exemple, l'ampleur de l'effet de substitution nécessaire pour compenser la perte des stocks de carbone en *vieille forêt* est inconnu.

Cette étude porte ainsi sur le cas des *vieilles forêts* pyrénéennes du Haut-Comminges, qui abrite de vieux peuplements de hêtre et de sapin pectiné aménagés de multiples façons. Les plus accessibles d'entre eux n'ont pas subi d'intervention humaine depuis plus d'un siècle. Cette étude s'inscrit dans le cadre d'un projet mené conjointement par l'INRA et l'association Naturaliste Nature Comminges. A travers la comparaison de forêts gérées et non-gérées du Haut-Comminges, nous examinons le potentiel de séquestration du carbone des *vieilles forêts* pyrénéennes et à évaluer l'impact de la gestion sylvicole sur la dynamique de carbone *in situ* à l'horizon 2100.

Cette étude s'articule autour de trois objectifs, dont le premier était de synthétiser l'état des connaissances actuelles sur la dynamique du carbone dans les *vieilles forêts* à partir d'une recherche bibliographique. Les stocks de carbone *in situ* de trois paires représentatives de *vieilles forêts* gérées et non gérées réparties selon un gradient altitudinal a ensuite été mesurés *in situ* et comparés. Enfin, la réponse de la dynamique du carbone dans ces forêts à différents modes de gestion et au changement climatique a été modélisée avec le modèle GO+ développé par l'INRA (Moreaux et al., 2019).

1. La forêt et le carbone

1.1. Définitions

1.1.1. Notion de *vieille forêt*

Au sens commun, les *vieilles forêts* sont considérées comme des peuplements de vieux arbres où l'homme peine à s'aventurer avec un enchevêtrement d'arbres morts partiellement ensevelis sous des mousses et des lichens. Bien que cette description puisse s'appliquer aux forêts tempérées, les *vieilles forêts* peuvent prendre de nombreux aspects, selon les conditions dans lesquelles elles se développent. Par conséquent, il n'existe pas de définition unique pour décrire les *vieilles forêts*. Le mot « vieux » fait généralement référence à l'âge d'une forêt, une notion assez vague qui ne peut s'appliquer qu'aux forêts équiennes, régulières. Elle pourrait être extrapolée à l'âge des arbres dominants d'un peuplement. Les écosystèmes forestiers présentant une grande variété de cycles et de durées de vie, il n'existe cependant pas de définition quantitative du terme « vieux » par exemple en termes de valeur-seuil d'âge. Les arbres sont des organismes à longue durée de vie dont l'âge maximal est mal connu. La notion de *vieille forêt* est donc imprécise. Les forêts primaires et les *vieilles forêts* constituent un seul et même type de forêt. En revanche, on définit sous le terme « forêt ancienne » un ensemble boisé n'ayant pas subi de changement d'usage du sol (défrichement) depuis une date de référence (IGN, 2018 ; Dupouey *et al.*, 2012). Cette notion d'ancienneté est donc principalement liée à l'utilisation historique des terres comme forêts. Néanmoins, quatre grands critères de classement se dégagent des nombreuses tentatives de description des *vieilles forêts* (Davis, 1996; Hilbert and Wiensczyk, 2007; Wirth, 2009) :

- **Les critères structuraux**

Ces critères pratiques sont basés sur la structure du peuplement (répartition des classes d'âge, répartition de la taille des arbres, proportions d'arbres morts...). Typiquement, « *les caractéristiques structurales d'une vieille forêt comprennent : de grands arbres ; de grandes variations dans la taille et l'espacement des arbres ; des accumulations de grands arbres morts sur pied et tombés ; des cimes brisées et déformées ; la pourriture du tronc et des racines ; des strates multiples ; et des taches au sous-étage* » (Johnson *et al.*, 1995). Bien que cette définition soit largement acceptée et déclinée dans plusieurs études (Arsenault, 2003; British Columbia Ministry of Forests, 1992; MacKinnon, 2003; Spies and Franklin, 1996; White and Lloyd, 1994), elle apparaît trop générale pour être utilisée de façon unanime dans les inventaires forestiers. Pour simplifier l'identification des vieux peuplements en fonction de leur structure, certains groupes de recherche ont développé des critères quantitatifs basés sur le nombre de gros arbres, la quantité de bois mort au sol ou les proportions de bois mort sur pied, et adaptés au type de peuplement étudié (Davis, 1996; Old Growth Definition Task Group, 1986; Savoie *et al.*, 2015).

Une définition alternative de la structure des peuplements dépend de l'âge minimum des peuplements, généralement compris entre 150 et 200 ans (FEMAT, 1993; Helms, 1998; NCASI, 2005). Ce seuil est habituellement basé sur la longévité maximale des essences, mais peut être interprété de différentes façons (Mosseler *et al.*, 2003). Trois critères basés sur l'âge peuvent être utilisés pour identifier un vieux peuplement : le peuplement est constitué d'arbres de tous âges, ou alors les plus vieux arbres du peuplement approchent de leur longévité maximale, ou bien l'âge moyen du peuplement est proche de la longévité maximale des essences présentes. Cependant son application se heurte à des difficultés pratiques. L'âge d'un arbre est difficile à mesurer. Une approximation couramment utilisée est qu'il existe une forte corrélation entre l'âge et le diamètre d'un arbre. Cette approximation peut induire une large erreur dans l'estimation de l'âge d'un arbre, certaines espèces (les sapins par exemple) adaptant leur vitesse de croissance secondaire aux conditions locales du milieu et capables de végéter sous couvert jusqu'à ce que des conditions de croissance redeviennent favorables (Bazzaz, 1979; Bugmann, 1996).

- **Les stades de succession**

Ces critères reposent sur l'hypothèse qu'une *vieille forêt* est le stade de succession ultime du développement atteint en l'absence de perturbations naturelles ou anthropiques (incendie, avalanche, épisodes de ravageurs, exploitation...) (Oliver and Larson, 1996). En d'autres termes, serait considéré comme un « vieux » peuplement, un peuplement dont l'âge est supérieur à la période moyenne de retour des perturbations naturelles (DNR Old-growth forest Committee, 2002; FAO, 2002; Forest.ru, 2019). Une

variante de cette définition est fondée sur l'absence de perturbation depuis un temps donné. Le seuil est souvent fixé à un minimum de 150 ans (DNR Old-growth forest Committee, 2002). Il est étendu à la colonisation pré-européenne pour certaines forêts des États-Unis (Duffy and Meier, 1992; White and Mladenoff, 1994).

Ce critère présente toutefois deux faiblesses. Tout d'abord, la fréquence des perturbations à l'origine d'une régénération du peuplement varie fortement en fonction des conditions environnementales, ce qui implique d'adapter le pas de temps utilisé à chaque site. Deuxièmement, le critère de succession qui caractérise le stade *vieille forêt* varie d'une définition à l'autre mais est souvent basé sur l'absence de certaines espèces végétales (Oliver and Larson, 1996). Cela peut être problématique dans les forêts contenant des espèces pionnières à longue durée de vie (Wirth et al., 2009) : ces forêts ne seraient alors pas considérées comme des *vieilles forêts* même si elles répondent à la plupart des critères du stade vieille forêt.

- **Définitions biogéochimiques**

Ces définitions sont fondées sur la théorie écologique selon laquelle la productivité forestière diminue avec l'âge des peuplements jusqu'à atteindre un équilibre, au moins sous conditions stables (Odum, 1969). Les critères utilisés ici sont la productivité primaire nette (NPP)¹, l'accumulation de biomasse, la disponibilité en nutriments – autant d'éléments qui devraient diminuer dans une *vieille forêt* (Besnard et al., 2018; Ryan et al., 2004, 1997). Cependant, ces paramètres sont difficiles à mesurer et coûteux, ce qui ne facilite pas leur utilisation. D'autre part, cette définition ne s'applique plus en environnement non stationnaire, comme le montre toute une série d'études récentes sur le bilan de carbone de *vieilles forêts* (Luyssaert et al., 2008).

- **Approche économique**

Ce critère suppose que toute forêt qui a dépassé l'optimum économique de récolte comme une *vieille forêt* (Karvonen, 2000; Wells et al., 1998). Le déclenchement de la récolte est généralement défini par des guides forestiers adaptés aux zones géographiques et aux essences, en fonction du diamètre d'exploitation, de la surface terrière ou de l'âge des arbres. Ici encore, ce critère purement économique dépend fortement de la localisation des peuplements car chaque pays – voir région – a développé sa propre politique de gestion forestière. Par ailleurs, les usages et le cours du bois étant soumis à des fluctuations, il est difficile de rendre ce critère stable dans le temps.

Ces critères sont relatifs et développés dans un contexte écologique et une politique de gestion spécifiques. Ils peuvent être combinés pour se compléter les uns les autres. La définition de *vieille forêt* utilisée dans cette étude a été développée par le Groupe d'Étude des Vieilles Forêts Pyrénéennes (GEVFP) et s'appuie sur un mélange de critères structuraux et de critères d'âge. Les clés d'identification utilisées pour l'inventaire des *vieilles forêts* pyrénéennes sont données en Annexe 11 : elles sont essentiellement basées sur le diamètre du plus gros arbre, le nombre de bois morts, le nombre de souches, le nombre de très gros arbres et le nombre de gros arbres à l'hectare (Savoie et al., 2015).

1.1.2. Le cycle du carbone en forêt

Le fonctionnement des écosystèmes forestiers est déterminé par les échanges d'énergie et de masse avec l'atmosphère et le sous-sol. Ces processus primaires contrôlent notamment les échanges gazeux entre le couvert végétal et l'atmosphère, en particulier les flux de dioxyde de carbone (CO₂) (Figure 1). D'une part, les arbres assimilent le CO₂ par photosynthèse, transformant le carbone minéral en carbone organique par une séquence de processus de transport et de transformations bio chimiques. L'énergie et le carbone organique sont alors utilisés ou stockés dans les tissus végétaux sous forme de glucides. Cette assimilation de carbone est appelée production primaire brute (GPP). En parallèle, les organismes autotrophes libèrent du dioxyde de carbone dans l'atmosphère par le processus de respiration autotrophe (R_a). Enfin, le CO₂ est également libéré dans l'atmosphère par la respiration de décomposeurs et autres microorganismes hétérotrophes (R_h) à partir du bois mort, de litière, etc., minéralisant ainsi le carbone organique. Ces deux processus respiratoires forment la respiration écosystémique (R_{ECO}).

¹ Voir 1.1.2. Le cycle du carbone en forêt.

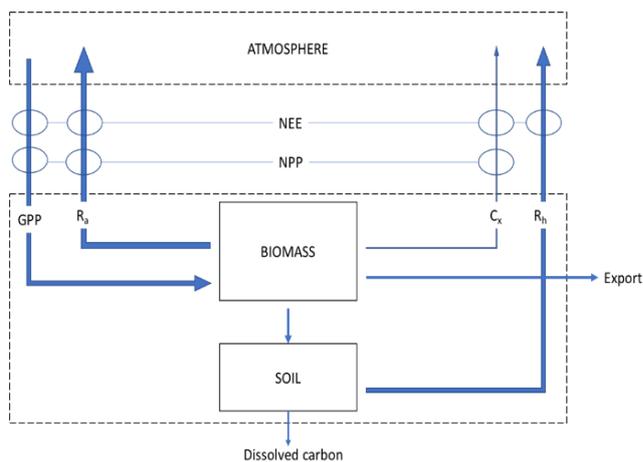


Figure 1 : Représentation simplifiée du cycle du carbone en écosystème forestier. Cx représente les flux de gaz autres que le CO₂ (méthane, composés organiques volatiles, etc.) et le terme *export* fait référence au transport de carbone hors de l'écosystème (récolte, etc.)

Le stockage de carbone dans un écosystème forestier provient du déséquilibre entre GPP et R_{ECO} . Lorsque le flux entrant de carbone (GPP) est supérieur au flux sortant de carbone (R_{ECO}), l'écosystème se comporte comme un puit de carbone. Dans le cas contraire, l'écosystème est une source de carbone. Les forêts sont des puits de carbone durant une partie de leur cycle de croissance, séquestrant environ 2×10^9 tCO₂ chaque année (FAO, 2018). Les forêts du monde constituent un stock de carbone important, d'environ 1 204 Gt de carbone (Carvalhais et al., 2014). Cette séquestration de carbone élevée et durable est intrinsèquement liée aux caractéristiques spécifiques de la forêt.

Les arbres sont constitués d'organes de stockage du carbone à longue durée de vie :

les troncs. Ils demeurent en place pour toute la durée d'un cycle forestier et accumulent le carbone tout au long de leur croissance. Un cycle forestier peut durer plusieurs siècles. Par conséquent, la séquestration du carbone s'étale sur une longue durée, ce qui conduit à former des stocks importants dans la biomasse et surtout dans le sol. Enfin, les stocks de carbone ainsi formés sont préservés dans des conditions relativement stables. Les troncs sont constitués de nombreux composés difficilement décomposables (lignine, cellulose, composés phénoliques, etc.). De même, le carbone du sol est stocké sous une forme stable, de par son lien avec la matrice minérale et les conditions physico-chimiques du sol qui limitent les processus de décomposition (anoxie, acidité, température, obscurité, etc.). Le système racinaire important des arbres et la microflore associée permettent aussi de distribuer du carbone organique en profondeur dans le sol.

Le carbone stocké par un écosystème forestier peut être divisé en six compartiments :

- La **biomasse aérienne des arbres**, qui est constituée des troncs, des branches et du feuillage des arbres.
- Le **sous-bois** qui est constitué de jeunes arbres, d'arbustes, de mousses et de la strate herbacée.
- La **biomasse racinaire**, qui peut être subdivisée en grosses racines, et racines fines.
- Le **bois mort**, qui peut être subdivisé en gros débris ligneux, petit débris ligneux et bois mort sur pied.
- Les **couches organiques du sol ou humus**, qui fait référence à la litière, aux feuilles mortes, aux aiguilles et aux horizons organiques du sol (O).
- Le **carbone organique des horizons organo-minéraux**, qui fait référence aux horizons du sol à proprement parler.

1.1.3. Les vieilles forêts et les politiques de lutte contre le changement climatique

En dépit des récents efforts pour réduire l'impact de la déforestation, on estime que 2,3 millions de km² de forêts naturelles ont disparu entre 2000 et 2012 (Hansen et al., 2013), dont 0,4% de forêts primaires (Mackey et al., 2015). En parallèle, le rôle des forêts dans l'atténuation du changement climatique est de plus en plus mis en avant notamment dans les politiques « bas-carbone » des gouvernements des pays signataires (Mackey et al., 2013).

Le Protocole de Kyoto tient compte de ces deux considérations en termes de changement d'utilisation des terres, en récompensant les actions qui renforcent la séquestration du carbone comme le boisement et le reboisement, et en pénalisant les actions qui contribuent aux émissions de carbone dans l'atmosphère, comme la déforestation (UNFCCC, 1998). Le système de comptabilisation carbone développé dans le protocole de Kyoto n'est cependant basé que sur les flux de carbone liés aux

changements d'affectation des terres et ne tient pas compte des stocks de carbone existants ni de l'impact de la gestion forestière dans les forêts existantes² (Pugh et al., 2019).

Ainsi, les forêts boréales présentent le stock de carbone à l'hectare le plus élevé (408 tC.ha⁻¹), suivies des forêts tropicales (243 tC.ha⁻¹) et enfin des forêts tempérées (153 tC.ha⁻¹) (IPCC, 2000). L'âge des peuplements influence également le stockage de carbone *in situ*. On a longtemps supposé que les *vieilles forêts* étaient neutres en carbone (c'est-à-dire que R_{ECO} est égal à GPP) alors que les forêts plus jeunes n'ont pas encore atteint leur plein potentiel de séquestration (Odum, 1969). Ainsi, si on ne prend en compte que les émissions de carbone *in situ*, émissions ici négatives, remplacer des forêts à l'équilibre par des peuplements plus jeunes peut apparaître comme une option pour lutter contre le changement climatique (Scott, 2001). Cependant, des études récentes ont démontré que les *vieilles forêts* séquestrent encore du carbone (Fredeen et al., 2005; Hoover et al., 2012; Luyssaert et al., 2008). En outre, il est prouvé que les *vieilles forêts* constituent des stocks importants de carbone *in situ* et offrent de nombreux co-bénéfices : réservoirs de biodiversité, protection contre l'érosion du sol, espaces récréatifs, assainissement et approvisionnement en eau, etc. (FAO, 1990). Toutes ces considérations remettent en question l'exclusion des *vieilles forêts* des systèmes de comptabilisation carbone.

Cependant, il existe peu de cadres juridiques internationaux et nationaux permettant de préserver les *vieilles forêts*. D'après (Mackey et al., 2015), seulement 22% des forêts primaires mondiales sont recensées dans les catégories I à VI des aires protégées de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature). En France, il existe différents statuts de protection des vieux peuplements (création d'îlots de sénescence dans le cadre *Natura 2000* (Ministère de la Transition Écologique et Solidaire, 2012), réserve biologique en forêt publique, réserve naturelle, zone cœur de parc national). Localement, certaines régions ont déployé diverses mesures destinées à mieux protéger les vieux peuplements. En Occitanie, l'association naturaliste Nature Comminges et les décideurs de la Région ont travaillé conjointement sur le nouveau Plan Régional Forêt-Bois (PRFB 2019-2029) afin de mettre en évidence l'importance des *vieilles forêts* dans cette région en tant que stocks conséquents de carbone *in situ* et réservoirs de biodiversité (DRAAF Occitanie, 2019). Certaines dispositions ont également été prises pour identifier les *vieilles forêts* susceptibles de faire l'objet de conflits d'utilisation des terres et pour établir des incitations financières et contractuelles afin d'encourager les propriétaires privés et les gestionnaires publics à préserver ces forêts. Cependant, bien que ce supplément constitue un grand progrès pour la conservation des *vieilles forêts*, il ne s'applique qu'à une seule région. En outre, le PNF et le PRFB sont des cadres réglementaires. Cela signifie que ces documents définissent les grandes orientations de la filière sylvicole, mais qu'il appartient aux organismes locaux de concevoir et de mettre en œuvre les politiques permettant d'atteindre les objectifs fixés. Ainsi, les *vieilles forêts* françaises ne sont pas systématiquement préservées des actions de gestion appliquées dans le cadre du PNF ou des PRFB et peuvent être exploitées partiellement (éclaircies sélectives) ou dans leur intégralité (coupe rase). Toutefois, près de 75% des *vieilles forêts* inventoriées par le GEVFP bénéficient d'au moins une mesure en faveur de leur protection, soit au titre de préservation de la nature (zone cœur de parc national, réserve naturelle, etc.), soit au titre de préservation du paysage (site classé, etc.) (Savoie et al., 2015).

1.2. Le potentiel de séquestration carbone des *vieilles forêts* : Synthèse de la littérature récente.

La dynamique de croissance et la dynamique de carbone dans les forêts gérées sont des processus bien connus. Ce n'est en revanche pas le cas dans les vieilles forêts. Cette synthèse de la littérature récente a donc pour objectif de dresser un bilan rapide des connaissances actuelles sur le carbone et les *vieilles forêts*. Afin d'identifier les publications scientifiques les plus pertinentes portant sur l'estimation des stocks de carbone et les flux de carbone dans les *vieilles forêts*, le moteur de recherche *Web of Science*® a été utilisé. La Figure 2 décrit le processus de sélection des études utilisées dans cette section.

² Étant donné la grande diversité de couverture forestière existant sur Terre et pour replacer les pays sur un pied d'égalité, le Protocole de Kyoto met en place un certain nombre de règles qui définissent la façon dont les puits de carbone forestiers devraient être intégrés dans le bilan carbone national. Ces règles ne seront pas développées ici.

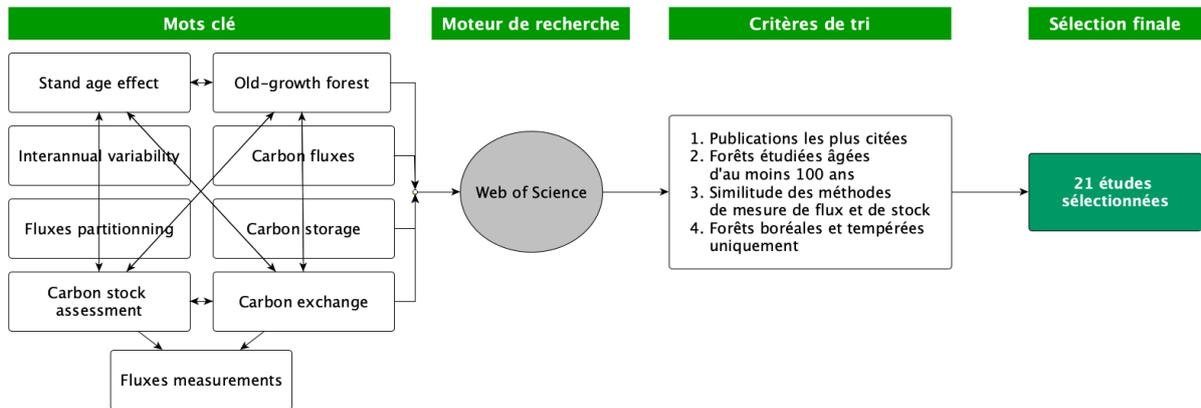


Figure 2 : Processus de sélection des études portant sur la dynamique du carbone en *vieille forêt*.

Les données brutes sur les stocks de carbone *in situ*, et les flux de carbone (productivité primaire nette de l'écosystème NEE, productivité primaire brute GPP, Respiration écosystémique R_{ECO} , etc.) sont extraites de chacune des études sélectionnées et compilées pour créer une base de données sous Excel[®] afin d'appliquer des traitements statistiques. Les informations sur le type de peuplement, les coordonnées géographiques, le climat, le type de sol, l'altitude et l'âge des forêts étudiées complètent cette base de données.

Au total, ce sont 21 études qui sont sélectionnées : 11 d'entre elles portent sur la quantification des stocks de carbone en *vieille forêt*, et les 10 restantes étudient les flux de carbone. Cela représente 22 peuplements de *vieille forêt* où les flux de carbone ont été suivis pendant au moins un an, et 38 peuplements de *vieille forêt* examinés pour évaluer leurs stocks de carbone.

1.2.1. Les stocks de carbone en *vieille forêt*

Le cycle de vie d'un arbre se caractérise par une croissance continue et une accumulation de biomasse (et donc de carbone) *in situ* (Stephenson et al., 2014). Il n'est donc pas surprenant que les *vieilles forêts* constituent des réservoirs de carbone importants. Le stock total de carbone des *vieilles forêts* étudiées ici est en moyenne de $357 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$, soit plus du double de celui mesuré dans des forêts exploitées ($150 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$ (IPCC, 2000)). Toutefois, il convient de noter que certaines forêts très productives sont incluses dans cette étude et que leur stock total de carbone est beaucoup plus élevé que la moyenne (Smithwick et al., 2002).

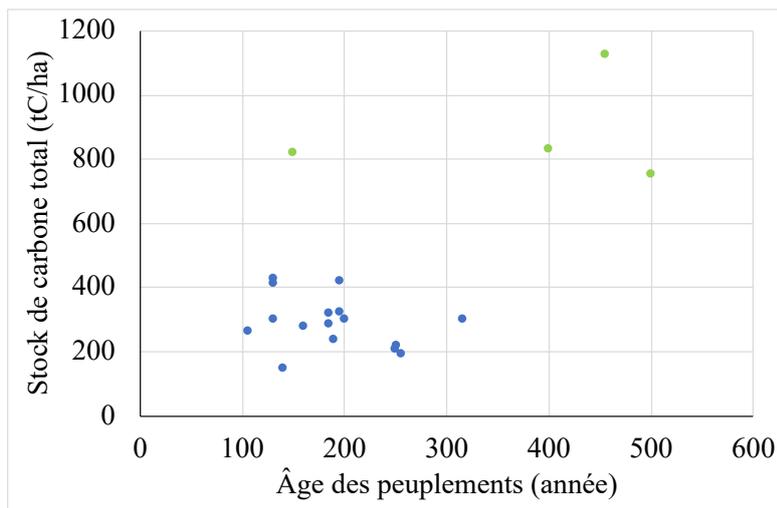


Figure 3 : Stocks de carbone totaux en fonction de l'âge des peuplements. Les points verts représentent les forêts étudiées par Smithwick et al., 2002. Les points bleus représentent les autres forêts étudiées (voir la liste des publications en Annexe 1).

La Figure 3 illustre la distribution du stock total de carbone selon l'âge des vieux peuplements étudiés : à l'exception des forêts mentionnées ci-dessus (points verts sur la figure), la plupart des stocks varient entre $200 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$ et $400 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$, soit une moyenne de $292 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$. Ce résultat est par ailleurs plus représentatif des *vieilles forêts* de conifères, puisque plus de 80 % des vieux peuplements étudiés sont dominés par des résineux.

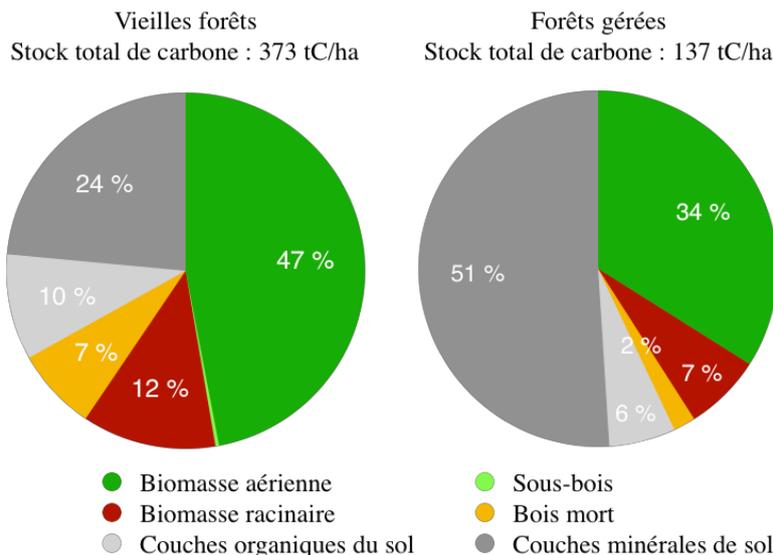


Figure 4 : Comparaison de la répartition du stock de carbone forestier entre les différents réservoirs, dans les *vieilles forêts* et les forêts gérées.

La Figure 4 illustre la répartition du carbone entre les différents réservoirs dans les *vieilles forêts* et les forêts gérées : la majeure partie du carbone est stockée dans la biomasse aérienne et dans le sol, tandis que le sous-bois est considéré comme négligeable (moins de 1 % du stock total). De manière générale, les réserves de carbone sont plus importantes dans les *vieilles forêts*, mais la distribution du carbone diffère également de celle observée dans des forêts exploitées : la biomasse aérienne, le sol organo-minéral et le bois mort constituent les principaux réservoirs de carbone dans les *vieilles forêts* tandis que la biomasse aérienne et le sol organo-minéral sont les principaux réservoirs de carbone des forêts exploitées.

La comparaison des différents vieux peuplements montre également une grande variabilité entre la valeur des stocks et la distribution du carbone. Les stocks totaux de carbone varient entre 150 tC.ha⁻¹ pour une forêt de conifères de 140 ans en Finlande (Finér et al., 2003) et 1 127 tC.ha⁻¹ dans une forêt de conifères de 455 ans en Oregon (Smithwick et al., 2002). Cependant, les stocks de carbone mesurés dans la plupart des vieux peuplements étudiés sont compris entre 200 et 400 tC.ha⁻¹, comme le montre la Figure 5.

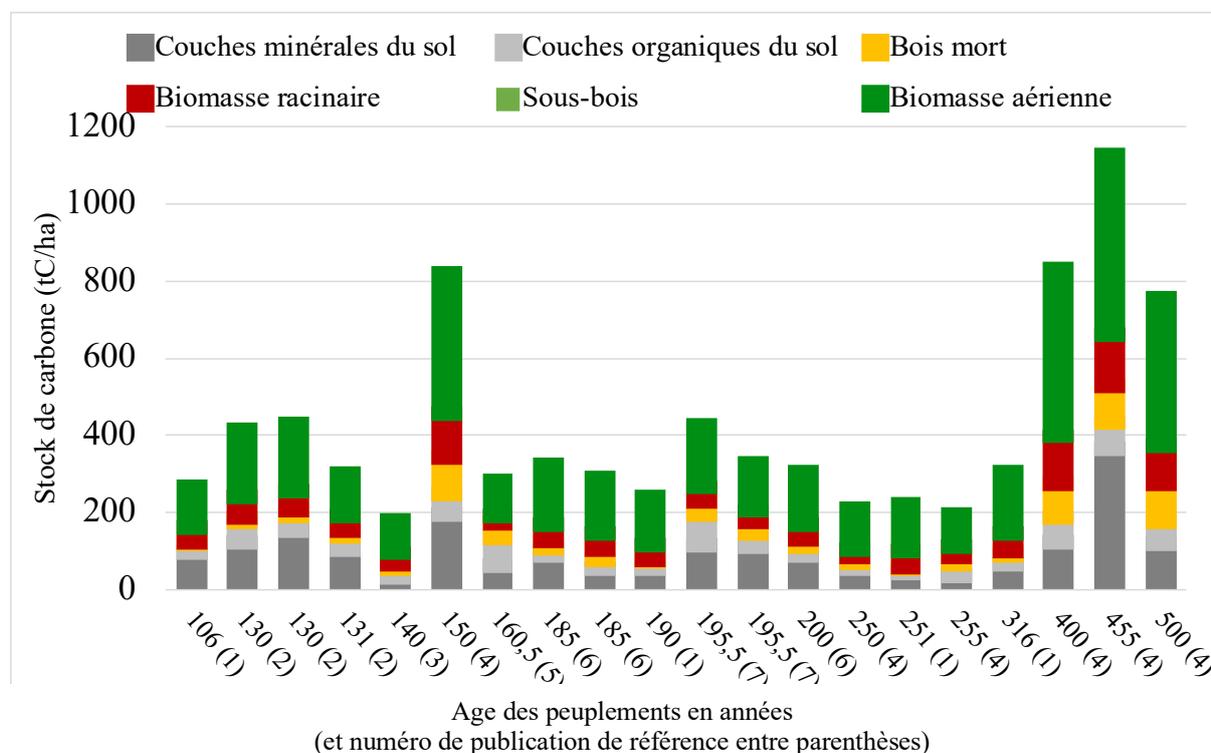


Figure 5 : Distribution des stocks de carbone dans un échantillon de 20 peuplements âgés de 106 à 500 ans (voir la liste des publications en Annexe 1).

Plusieurs paramètres peuvent expliquer cette variabilité, comme les conditions climatiques, le type de sol, les essences d'arbre, etc. Les peuplements étudiés par Smithwick *et al.*, (2002) constituent un bon exemple : ils se situent dans la région Nord-Ouest Pacifique (États Unis), où les conditions climatiques peuvent grandement varier d'une écorégion à l'autre. Les peuplements âgés de 150, 400, 455 et 500 ans présentent des stocks de carbone très élevés par rapport aux autres peuplements étudiés. Ils poussent sur les chaînes côtières du Pacifique, dans les états de Washington et Oregon, où les précipitations annuelles varient entre 1 500 mm à plus de 3000 mm aux plus hautes altitudes. Le peuplement de 255 ans (~200 tC.ha⁻¹) est quant à lui situé à l'Est de la chaîne qui crée un effet d'« ombrage » pluviométrique sur les vallées situées derrière la chaîne (Nasa Earth Observatory, 2012). Les précipitations y sont donc significativement plus faibles (Turner and Kuhlman, 2014). A l'inverse, la distribution du carbone entre les différents réservoirs ne semble pas être affectée par les conditions environnementales, comme le montre la Figure 6 : quel que soit l'âge des vieux peuplements étudiés, la distribution du carbone ne varie que faiblement.

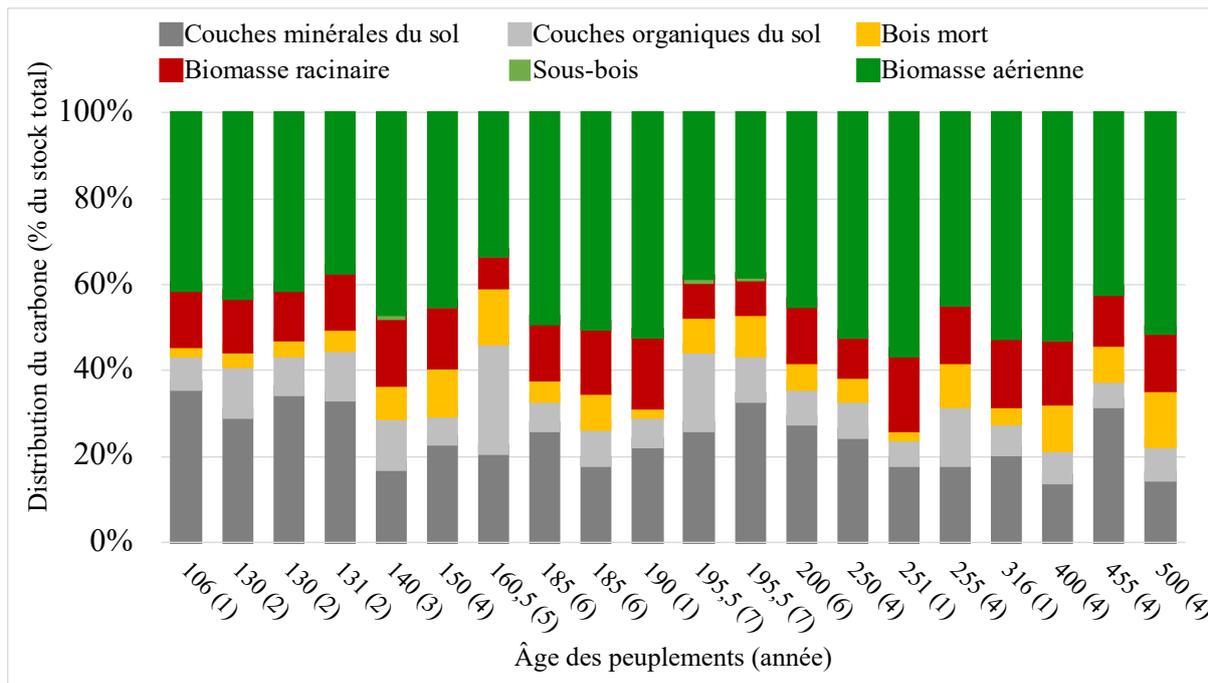


Figure 6 : Variation des proportions de carbone stocké dans chaque réservoir dans plusieurs vieilles forêts (voir liste des publications en Annexe 1).

Cela signifie également que la masse totale de carbone des différents réservoirs augmente avec l'âge du peuplement mais que la répartition entre réservoirs est conservée. Enfin, il semblerait qu'à l'exception des forêts très productives (Smithwick *et al.*, 2002), le stock total de carbone semble se stabiliser avec l'âge du peuplement (environ 100 ans), ce qui corrobore l'hypothèse selon laquelle le potentiel de

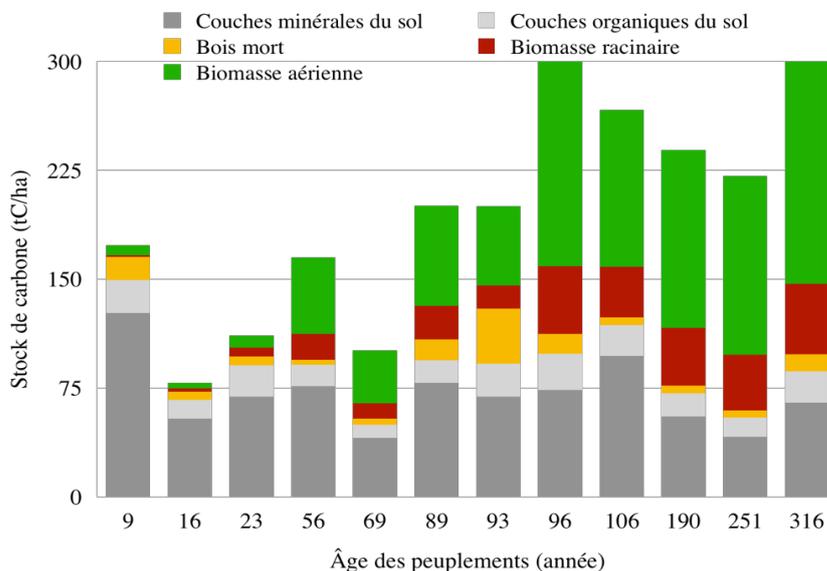


Figure 7 : Évolution du stock de carbone dans une chronoséquence de Pin ponderosa (d'après Law *et al.*, 2003.)

séquestration carbone d'une forêt ne serait pas illimité dans le temps et atteindrait une valeur maximale à partir d'un âge seuil (Odum, 1969).

Les stocks mesurés sur une chronoséquence de pins ponderosa corroborent également cette théorie (Figure 7) : l'augmentation du stock de carbone dans la biomasse des arbres durant les cent premières années de croissance du peuplement est nette mais les peuplements de plus de 100 ans et jusqu'à plus de 300 ans présentent des stocks de carbone à peu près similaires. Il faut cependant garder à l'esprit qu'une telle chronoséquence ne représente pas la dynamique d'un unique peuplement, elle se compose de peuplements qui se sont développés sous des conditions climatiques différentes : l'environnement des jeunes stades des *vieilles forêts* d'aujourd'hui remonte à 200 voire 300 ans et était plus froid, plus humide et moins riche en CO₂ que l'environnement actuel. Or, il a été démontré que l'enrichissement de l'atmosphère en CO₂ a un impact sur la croissance des forêts (Giguère-Croteau et al., 2019; McMahon et al., 2010).

1.2.2. Les flux de carbone en vieille forêt

La deuxième partie de cette synthèse bibliographique concerne les flux de carbone observés dans les *vieilles forêts*. Dix études portant sur le suivi des échanges nets de CO₂ déterminés par la méthode des covariances turbulentes³ dans 13 sites ont été sélectionnées.

Parmi les sites étudiés, 9 peuplements se sont comportés comme des puits de carbone continus sur la période suivie, trois peuplements ont alterné entre source et puit de carbone, et le dernier s'est comporté comme une source. Les échanges nets de CO₂ (*NEE*) varient de -74 à - 490 gC.m⁻².an⁻¹ dans les *vieilles forêts* de feuillus et de -300 à + 67 gC.m⁻².an⁻¹ dans les *vieilles forêts* de conifères. Par convention, les valeurs négatives signifient que le peuplement se comporte comme un puits de carbone pour l'atmosphère et les valeurs positives signifient que le peuplement se comporte comme une source de carbone. La variabilité de la *NEE* s'explique principalement par le fait que la variabilité climatique interannuelle est importante (Chen et al., 2004; Falk et al., 2008; Wharton and Falk, 2016). Les perturbations environnementales comme les épisodes prolongés de sécheresse ou les hivers rigoureux jouent un rôle déterminant dans le bilan carbone annuel des *vieilles forêts*. Ainsi, une seule année de

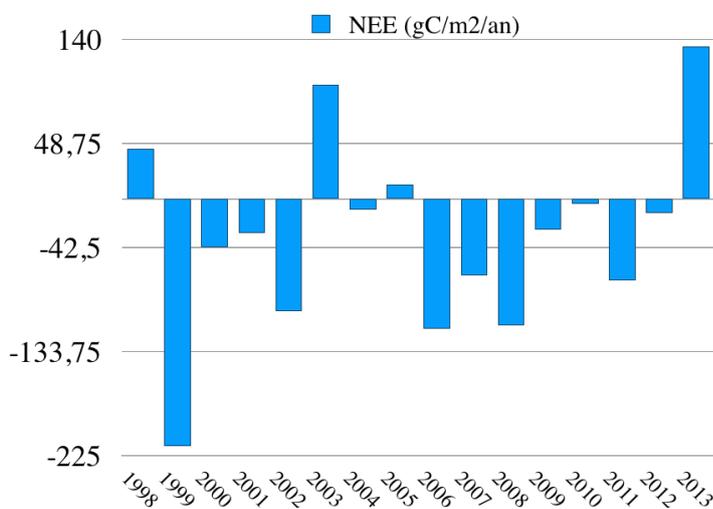


Figure 8 : Variation de la productivité primaire nette d'une vieille forêt de 500 ans dans la région de Washington (d'après Wharton et Falk, 2016).

la variabilité de la *NEE* s'explique surtout par la respiration de l'écosystème. Cependant, ils n'ont pas été en mesure d'établir un modèle de réponse des flux de carbone à la variabilité climatique.

Les *vieilles forêts* se comportent comme des puits de carbone non négligeables (Luyssaert et al., 2008), ce qui contredit l'hypothèse précédemment avancée selon laquelle le bilan carbone des vieux peuplements est neutre (Odum, 1969). Dans certains cas, les *vieilles forêts* présentent même des valeurs de la *NEE* comparables à celles de forêts plus jeunes, comme cette hêtraie de 250 ans en Allemagne

³ La méthode des covariances turbulentes est une méthode micro-météorologique utilisée notamment pour quantifier les échanges de chaleur ou de masse entre un couvert végétal et l'atmosphère.

(Hainich) qui s'est avérée être un important puit de carbone au cours des deux années de suivi avec une NEE de 494 et 490 $\text{gC}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ (Knohl et al., 2003). Cependant, la NEE de la plupart des *vieilles forêts* reste très inférieure à celle des peuplements gérés plus jeunes. La comparaison des flux de carbone entre une forêt de feuillus de 350 ans et une forêt de feuillus voisine d'environ 70 ans montre que les deux peuplements se comportent comme des puits de carbone (Desai et al., 2005) mais le peuplement de 70 ans est un puit quatre fois plus important que le vieux peuplement. D'après les auteurs de l'étude, cela s'expliquerait par une respiration écosystémique plus élevée et une GPP légèrement inférieure dans le vieux peuplement (Figure 9).

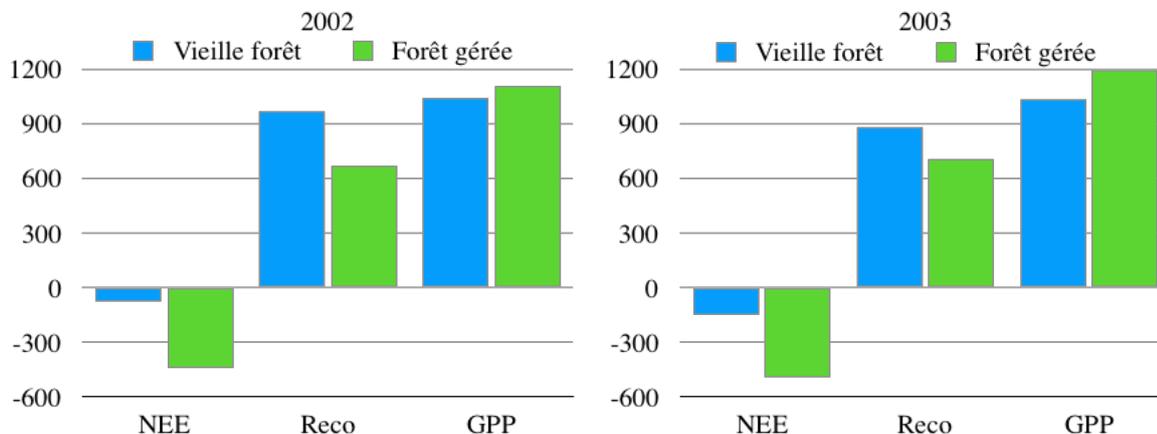


Figure 9 : Comparaison des flux de carbone (NEE , R_{ECO} et GPP) dans une vieille forêt de 350 ans et une forêt de 70 ans entre 2002 et 2003 (d'après Desai et al., 2005).

La diminution du potentiel de séquestration de carbone dans les *vieilles forêts* s'explique généralement par une baisse de la productivité primaire nette (Gower et al., 1996; Odum, 1969; Ryan et al., 1997). Plusieurs études suggèrent que la diminution de la NEE avec l'âge du peuplement est principalement due à une augmentation de la respiration écosystémique R_{ECO} tandis que la productivité primaire brute GPP ne diminue pas significativement (Chen et al., 2004; Desai et al., 2005; Hollinger et al., 1994; Law, 2001; Law et al., 2003). L'augmentation de la respiration avec l'âge de l'arbre pourrait être attribuée à l'accumulation croissante de tissus à entretenir, et donc à la respiration de maintenance (Ryan et al., 2004). Cependant, d'autres études ont montré que l'augmentation de la respiration de maintenance n'expliquait pas à elle seule la diminution importante de la NEE des *vieilles forêts* (Ryan and Waring, 1992). D'autres hypothèses comme un stress hydrique permanent dû à la complexification de l'architecture hydraulique des arbres ou à la diminution de la disponibilité en nutriments pourraient expliquer une diminution du potentiel de séquestration du carbone avec l'âge (Gower et al., 1996).

Les résultats présentés précédemment doivent être interprétés avec prudence car la mesure des flux de carbone n'est pas aisée. Le flux de CO_2 d'un couvert forestier est mesuré selon la méthode des covariances turbulentes. Cette méthode micro-météorologique s'accompagne d'un certain nombre d'incertitudes et de biais : les données manquantes en conditions stables et la méthode de reconstitution de ces données influencent les résultats obtenus (Soloway et al., 2017). D'autre part, l'agrégation d'une multitude de données qu'elle impose multiplie les sources d'erreur. Par ailleurs, les calculs de la respiration écosystémique (R_{ECO}) et de la production primaire brute (GPP) sont dérivés des mesures de NEE et ne sont donc pas mesurés indépendamment. De fait, la méthode de partitionnement de la NEE entre GPP et R_{ECO} peut également être une importante source d'erreur. Enfin, les stations de mesure de flux sont généralement implantées sur des sites dits « idéaux », où les peuplements forestiers sont sains et homogènes sur une grande surface. Les études examinées ici ne sont donc pas représentatives de la diversité des faciès sylvicoles (montagnes, peuplements à essences multiples, peuplements dépérissant, etc.), qui demeurent donc peu étudiés.

2. Matériel et méthode

2.1. Estimation des stocks de carbone *in situ*

2.1.1. La zone d'étude et présentation des sites échantillonnés

Le dernier inventaire des *vieilles forêts* (Savoie et al., 2015) dans les Pyrénées de la région Occitanie a permis d'identifier plus de 7 000 ha de vieux peuplements, soit environ 2% de la superficie forestière de la zone étudiée. Ils sont dispersés dans toute la chaîne de montagnes, avec un total de 200 sites inventoriés (Figure 10). Les *vieilles sapinières* sont les plus représentées (5 963 ha) avec 83,7% de *vieilles forêts* dominées par le sapin contre 2,5% pour le hêtre et 12% pour le pin (pin à crochets et pin Sylvestre).

Leur répartition dans la chaîne Pyrénéenne est très dispersée. Plus de 42 % des sites de vieille forêt se situent entre 1200 m et 1600 m d'altitude, et la moitié poussent sur des pentes allant de 70 à 100 % ce qui les aura sans doute préservés de l'exploitation. Les *vieilles forêts* inventoriées s'étalent sur trois départements (Ariège, Haute Garonne et Hautes-Pyrénées), mais 35% de la surface totale de ces *vieilles forêts* sont situés en Haute Garonne.

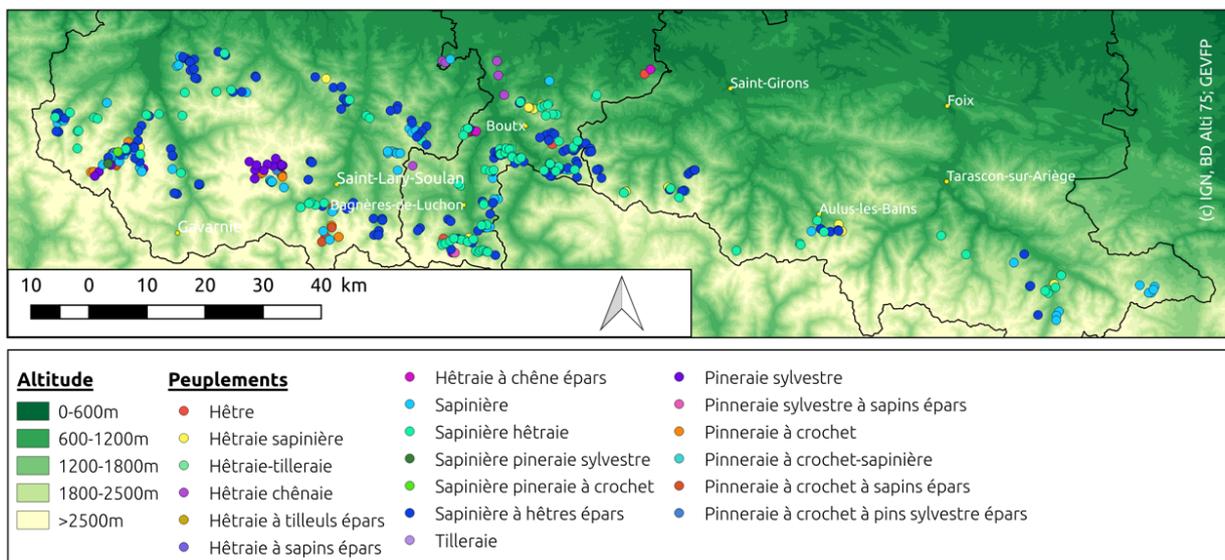


Figure 10 : Distribution des peuplements de *vieille forêt* dans la région Occitanie.

Six peuplements forestiers ont été sélectionnés selon les critères suivants :

- **Représentativité des peuplements** : les types de peuplements les plus courants dans les Pyrénées ont été sélectionnés : hêtraie, hêtraie-sapinière, sapinière)
- **L'âge des peuplements** ou temps écoulé depuis la dernière exploitation (i.e. minimum 100 ans depuis la dernière récolte).
- **Accessibilité des peuplements** : pour des raisons pratiques, les parcelles doivent donc être situées à moins de 40 minutes de marche depuis un accès en voiture.
- **Gestion** : cette étude a pour objectif d'évaluer les différences de stocks de carbone entre les *vieilles forêts* et les forêts gérées. Ainsi, chaque vieux peuplement doit être apparié à un peuplement géré se développant dans des conditions similaires (altitude, exposition, pente...) et suffisamment âgé (fin de rotation).
- **Proximité des peuplements** : les périodes allouées aux campagnes de terrain sont limitées, donc toutes les parcelles doivent être situées dans la même zone géographique pour limiter le temps de trajet entre elles.

Ces critères ont été soumis aux aménagistes forestiers et aux experts qui ont supervisé le premier inventaire des *vieilles forêts* pyrénéennes (Savoie et al., 2015, 2011). Trois paires de peuplements, chacune composée d'un peuplement géré et d'un vieux peuplement non-géré, ont été sélectionnées à partir des données cartographiques. L'emplacement exact des six placettes a ensuite été prédéterminé à

partir de photographies aériennes afin de vérifier l'homogénéité du peuplement, puis déterminé précisément sur le terrain par GPS.

Les caractéristiques des 6 placettes sélectionnées sont présentées dans le tableau 1. Les trois types de forêt sont représentatifs de l'étagement de la végétation dans les Pyrénées (Gruber, 1980). Ils forment un gradient altitudinal allant de 500 m à 1500 m d'altitude au-dessus du niveau de la mer (Figure 11).



Figure 11 : Localisation des placettes étudiées. Chaque étoile représente une paire de placettes (peuplement géré + peuplement de vieille forêt)

- Les **hêtraies** sont situées à l'étage collinéen. Le peuplement inexploité de *Montreich* est dominé par le hêtre commun (*Fagus sylvatica*), mélangé à des tilleuls épars (*Tilia cordata*). Le sous-bois est majoritairement constitué de buis (*Buxus sempervirens*) mesurant 2 à 5 m de haut, affaiblis par la pyrale du buis (*Cydalima perspectalis*), mais ces derniers semblent activement limiter la régénération du hêtre. Ce peuplement n'a pas été exploité depuis les derniers charbonnages en 1860 et est donc considéré comme non géré, aucune trace d'exploitation forestière n'étant visible. Ce vieux peuplement est apparié à une hêtraie pure voisine gérée, située sous la *Crête de l'Homme Mort*. Le peuplement a été exploité de 1994 à 2010. Il est conduit en futaie régulière et est actuellement en attente de coupe d'amélioration (éclaircie permettant d'améliorer la qualité et à moyen terme la stabilité d'un peuplement). Dans les deux peuplements, les sols sont de type sol brun à humus de type mull, bien drainés, et présentent une activité biologique importante, comme en témoignent les nombreuses galeries de vers de terre observées.
- Les **sapinières-hêtraies** sont situées à l'étage montagnard (*Burat* et *Cap de Tus*) et dominées par le sapin pectiné (*Abies alba*) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica*). Le sous-bois de la parcelle gérée *Cap de Tus* est composé de fougères et de mousses tandis que celui de la parcelle non gérée *Burat* est uniquement composé de mousses. Les deux peuplements présentent des sols à très forte pierrosité et sont sur des pentes abruptes.
- Les **sapinières** sont dominées par le sapin pectiné (*Abies alba*) et comprennent aussi quelques hêtres communs (*Fagus sylvatica*) et des sorbiers des oiseleurs (*Sorbus aucuparia*). La régénération du sapin est limitée dans le vieux peuplement non géré, *Seube*, probablement à cause de la pression herbivore des ongulés (comme en témoigne la forte densité de laisses de cerfs et de chevreuils). Le sous-bois du peuplement géré *Courraou* est principalement composé de mousses, alors qu'il est absent sur le site de *vieille forêt*. Le site de la *Seube* présente une pente très forte et des sols peu développés. Il s'agit d'un sol très rocailleux, de texture limoneuse et sablonneuse, qui ne présente aucune stratification claire des horizons et qui est vraisemblablement sujet aux avalanches et à la solifluxion. La litière est également absente, probablement en raison du ruissellement. Le peuplement géré *Courraou* présente un sol très similaire, peu développé avec une forte pierrosité mais la litière est présente par endroits.

Table 1 : Caractéristiques des peuplements étudiés

Site	Montreich	Burat	Seube
Code	MTR	BUR	SB
Nom de la forêt	Forêt domaniale de Montreich	Forêt domaniale de Burat-Palarquère	Forêt communale de Boutx
Coordonnées X, Y	42.99425, 0.95821	42.87460, 0.66550	42.9036, 0.76087
Altitude	577 m	1152 m	1585 m
Type de peuplement	Feuillus	Mixte	Conifères
Essences	<i>Fagus sylvatica</i> (65%) <i>Tilia cordata</i> (35%)	<i>Abies alba</i> (77%) <i>Fagus sylvatica</i> (23%)	<i>Abies alba</i> (70%) <i>Fagus sylvatica</i> (10%) <i>Sorbus aucuparia</i> (20%)
Statut	Vieille forêt	Vieille forêt	Vieille forêt
Durée de non exploitation	159 ans (1860)	159 ans (1860)	64 ans (1955)
Température moyenne annuelle	13°C	12°C	12°C
Précipitations moyennes annuelles	1055 mm	913 mm	913 mm
Exposition	Nord-Ouest	Nord-Est	Nord
Pente (degrés)	~ 40°	~ 50°	~ 55°
Site	Crête de l'Homme Mort	Cap de Tus	Courraou
Code	HM	CT	CO
Nom de la forêt	Forêt domaniale de Montreich	Forêt communale de Saint Bêat	Forêt communale de Boutx
Coordonnées X, Y	42.98589, 0.94975	42.89313, 0.67646	42.90474, 0.76092
Altitude	706 m	1147 m	1572 m
Type de peuplement	Feuillus	Mixte	Conifères
Essences	<i>Fagus sylvatica</i> (70%) <i>Ulmus glabra</i> (30%)	<i>Abies alba</i> (67%) <i>Fagus sylvatica</i> (33%)	<i>Abies alba</i> (90%) <i>Fagus sylvatica</i> (10%)
Statut	Forêt gérée	Forêt gérée	Forêt gérée
Durée de non exploitation	15 ans (2004)	15 ans (2004)	16 ans (2002)
Température moyenne annuelle	12°C	12°C	12°C
Précipitations moyennes annuelles	1176 mm	913 mm	913 mm
Exposition	Nord-Est	Nord	Nord
Pente (degrés)	~ 45°	~ 45°	~ 45°

2.1.2. Mesure des stocks de carbone *in situ*

Les protocoles utilisés pour la mesure des stocks de carbone dans la biomasse aérienne, le sous-bois, le bois mort et le sol sont dérivés des protocoles élaborés par l'infrastructure de recherche ICOS (ICOS, 2018a, 2018b). Une parcelle de 40m x 40m a été délimitée dans chaque peuplement et toutes les mesures détaillées dans les paragraphes suivants sont réalisées dans les limites de cette parcelle d'étude (Figure 12). La pente moyenne et l'exposition de la placette d'échantillonnage sont indiquées dans la table 1.

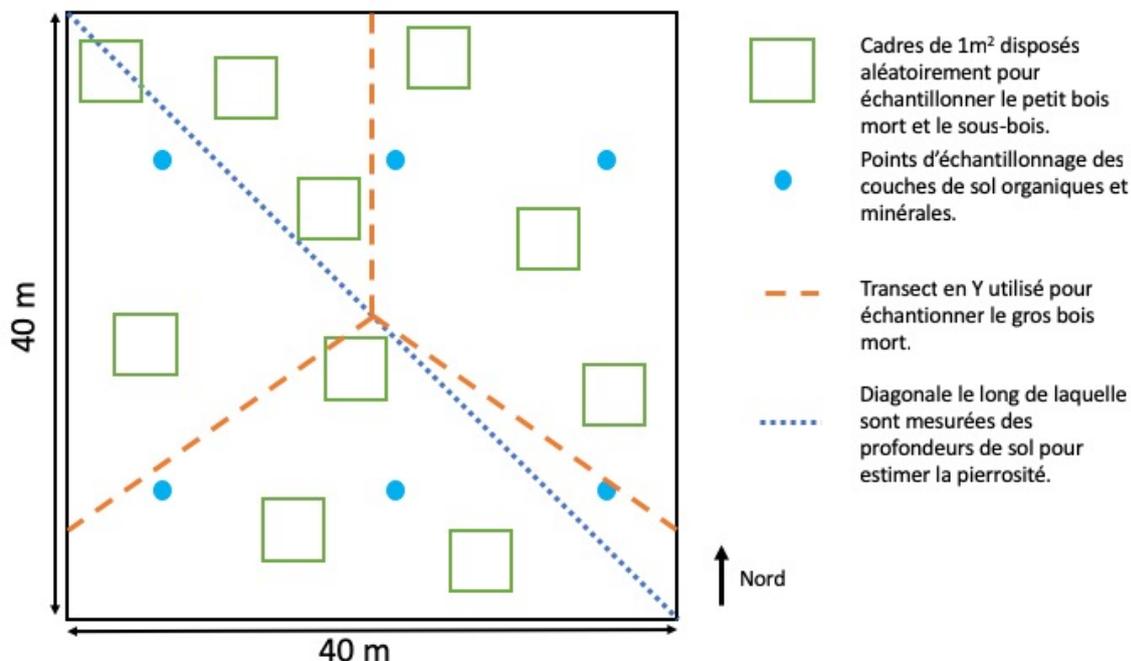


Figure 12 : Plan d'échantillonnage appliqué dans chaque parcelle pour estimer les stocks de carbone

Le stock de carbone total d'un peuplement forestier, C_{total} (tC.ha⁻¹), est calculé comme la somme des stocks de carbone de chaque réservoir (Équation (1)).

$$C_{total} = C_{WT} + C_{WU} + C_{deadwood} + C_{organic\ soil} + C_{mineral\ soil} \quad (1)$$

où

- C_{total} est le stock total de carbone à chaque placette (tC.ha⁻¹)
- C_{WT} le carbone stocké dans la biomasse des arbres (tC.ha⁻¹)
- C_{WU} le carbone stocké dans le sous-étage (tC.ha⁻¹)
- $C_{Deadwood}$ le carbone stocké dans le bois mort (tC.ha⁻¹)
- $C_{organic\ soil}$ le carbone stocké dans le sol organique (tC.ha⁻¹)
- $C_{mineral\ soil}$ le carbone stocké dans le sol organo-minéral (tC.ha⁻¹)

La plupart des équations ont été déplacées dans l'Annexe 6 et numérotées A1 à AX. Le contenu en carbone de la biomasse est égal à 0.50 gC.gMS⁻¹.

A. Biomasse des arbres (aérienne et racinaire)

Au sein d'une même placette, les circonférences de tous les arbres sur pied sont mesurées à 1,30 m si leur diamètre est supérieur à 5 cm. Pour chaque arbre, l'essence est également identifiée et un score de santé est attribué (Annexe 3). Dans la mesure du possible, la hauteur des arbres est mesurée avec un Vertex[®]. De plus, la circonférence de chaque souche est mesurée à 5 cm au-dessus du sol et l'essence est déterminée.

Lorsqu'il n'a pas été possible d'effectuer des mesures de hauteur sur le terrain, la hauteur individuelle des arbres a été estimée à partir des données brutes d'inventaire forestier de l'Institut Géographique National (IGN, 2016). Des jeux de données sont créés pour chaque essence, à partir de toutes les données d'inventaire disponibles dans la région pyrénéenne (Mars 2014 à Septembre 2015). Dans le cas des essences principales (sapin pectiné, hêtre commun, tilleul), si le jeu de données est trop petit (i.e. moins de 300 couples [diamètre, hauteur]), les données d'inventaire de la région des Alpes sont ajoutées. Des classes de diamètres sont ensuite créées pour associer la hauteur la plus vraisemblable à chaque arbre inventorié sur les parcelles d'étude. Les valeurs obtenues sont comparées à des mesures *in situ* pour vérifier leur précision, car la hauteur et le diamètre de chaque arbre dépendent fortement de la fertilité du sol et des autres conditions environnementales locales (Annexe 13).

Enfin, les peuplements gérés se caractérisent par la présence de nombreuses souches. Bien qu'elles représentent une biomasse aérienne négligeable, leurs racines constituent toujours une importante biomasse souterraine. A partir du diamètre de la souche, il est possible d'approximer le *DBH*

(Shrivastava and Singh, 2003). Les équations de biomasse racinaire sont alors applicables puisqu'elles ne dépendent que du diamètre et de l'essence de l'arbre.

Des équations allométriques développées pour chaque essence sont utilisées pour déterminer la biomasse aérienne et racinaire dans chaque placette. Ces équations sont dérivées de l'équation de puissance :

$$W_i = b_0 \times DBH^{b_1} \times h^{b_2} \quad (2)$$

où h représente la hauteur individuelle d'un arbre (m), DBH (cm) représente le diamètre individuel de l'arbre à 1.30 m, W_i est la biomasse individuelle d'un arbre ($\text{kg}\cdot\text{arbre}^{-1}$) et peut représenter soit la biomasse totale soit la biomasse des parties sélectionnées de l'arbre, b_0 , b_1 , b_2 sont des coefficients allométriques.

Les équations de biomasse développées par Wutzler *et al.* (2007) pour le hêtre ont été utilisées car qu'il s'agit de l'étude la plus exhaustive sur la biomasse du hêtre en Europe (76 peuplements). De plus, les équations utilisées dans le modèle GO+ pour simuler la biomasse du hêtre sont également tirées de cette étude (Annexe 6, Table C). En revanche, il existe peu d'équations de biomasse pour le sapin pectiné. Par conséquent, les équations allométriques développées par Ruiz-Peinado *et al.* (2011) ont été utilisées car elles ont été testées sur des sapins pectinés des Pyrénées Espagnoles, dans une zone proche de nos sites d'étude (Annexe 6, Table D). Ce choix se justifie puisque les sapins étudiés en Espagne et ceux de nos parcelles se sont développés dans des conditions environnementales comparables.

Dans le cas des autres essences pour lesquelles aucune équation allométrique n'a été développée, la table de correspondance de Randle *et al.* (2011) a été utilisée pour calculer la biomasse des arbres. En effet, la biomasse de certaines essences peut être estimée à l'aide d'équations allométriques élaborées pour d'autres espèces car leurs dynamiques de croissance sont similaires (Table 2). Ainsi, les équations allométriques du chêne (*Quercus robur*) développées par Balboa-Murias *et al.* (2006) sont utilisées pour estimer la biomasse aérienne des noisetiers, des sorbiers et des tilleuls inventoriés dans les parcelles, tandis que l'équation allométrique de l'aune rouge (*Alnus rubra*) est utilisée pour calculer la biomasse racinaire (Randle *et al.*, 2011) (Annexe 6, Table F).

Table 2 : Table de correspondance (d'après Randle *et al.* (2011))

Essences	Essence correspondante pour la biomasse aérienne	Essence correspondante pour la biomasse racinaire
Charme commun, Houx, Châtaigner	Hêtre	Aulne rouge
Noisetier, Sorbier des oiseleurs, Tilleul	Chêne	Aulne rouge

L'erreur commise sur l'estimation de la biomasse des arbres est calculée en tenant compte des termes d'erreur individuels d'estimation de la hauteur et des équations allométriques, à l'aide d'une approche de Monte Carlo avec $n=1000$ répétitions. L'erreur sur le DBH est considérée comme nulle puisque mesurée à la résolution de 10^{-3} m. L'incertitude sur la biomasse des arbres est donc l'écart-type des 1000 valeurs obtenues.

B. Végétation du sous-étage

Une méthode destructive est mise en place à l'aide d'un cadre de 1m x 1m. 10 placeaux d'échantillonnage sont distribués aléatoirement dans une placette échantillon et toute la biomasse vivante à l'intérieur du cadre est collectée et ramenée au laboratoire. Le poids frais de chaque échantillon est déterminé et un sous-échantillon représentatif est séché à 65°C pour en déterminer le poids sec.

Cas particulier du sous-bois dans la vieille hêtraie :

Le sous-bois de la vieille hêtraie est dominé par une couverture dense de buis presque mort. Un protocole spécifique a été élaboré pour évaluer la biomasse dans cette fraction du sous-bois. Trois cercles de 100 m^2 ont été délimités à l'intérieur de la parcelle et le diamètre à 1,30m de tous les pieds de buis ont été mesurés. En parallèle, dix pieds de buis représentatifs des gammes de diamètres et de hauteur observées sur la parcelle ont été abattus. La hauteur et le diamètre à 1,30m de chaque tige ont été mesurés. Quatre des pieds abattus (le plus petit, le plus grand et deux tiges moyennes) ont été ramenés au laboratoire

pour être séchés à 65°C afin d'estimer leur poids sec. Une équation allométrique spécifique au buis est ensuite ajustée par régression non linéaire, de la forme :

$$W_i = b_0 \times DBH^{b_1} \times h^{b_2} \quad (3)$$

où

- b_0, b_1, b_2 sont les coefficients à déterminer
- DBH le diamètre individuel de l'arbre à 1,30m (cm)
- h la hauteur individuelle de l'arbre (m)
- W_i la biomasse aérienne de l'arbre (kg.arbre⁻¹)

Les coefficients b_0, b_1, b_2 sont déterminés en minimisant la somme des carrés des différences entre les valeurs observées de la biomasse et les valeurs du modèle (Équation A2).

C. Le carbone du bois mort

Ce réservoir de carbone, $C_{Deadwood}$, est divisé en trois compartiments : gros bois mort C_{CWD} (dont le diamètre est supérieur à 10 cm), petit bois mort C_{FWD} (dont le diamètre varie entre 2 cm et 10 cm), et le bois mort sur pied C_{SDT} .

- **Gros bois mort (C_{CWD})**

Le volume à l'hectare de gros bois mort est estimé par la méthode des intersections (LIS). Trois transects de 25 m sont matérialisés à l'aide d'une corde : ils partent tous de centre de la placette et sont respectivement orientés à partir du Nord à 0°, 120° et 240°. On suppose que tous les débris qui interceptent la ligne et dont le diamètre est supérieur à 10cm, ont une forme cylindrique. Le diamètre au point d'intersection et la longueur totale du débris sont mesurés, ainsi que l'angle d'interception avec le transect. Chaque débris est ensuite associé à un degré de décomposition (Annexe 4). Enfin, une portion de chaque débris est récoltée pour évaluer sa densité moyenne du gros bois mort dans la parcelle. C_{CWD} est ensuite déterminé à partir de ces mesures (Équations A6, A7) (Marshall et al., 2003).

- **Petit bois mort (C_{FWD})**

Les points d'échantillonnage sont les mêmes que ceux utilisés lors de l'échantillonnage du sous-bois (à savoir 10 points sélectionnés au hasard dans la parcelle, séparés les uns des autres d'au moins 5m). Le cadre de 1m² est également réutilisé. Tous les débris inclus dans le périmètre 1x1m et dont le diamètre est compris entre 2 cm et 10 cm sont récoltés, transportés au laboratoire, séchés à 65°C, pesés et leur teneur en carbone est déterminée. Le stock de carbone contenu dans le petit bois mort est donné par l'équation (A8).

- **Arbres morts sur pied (C_{SDT})**

Le diamètre à 1,30m et la hauteur totale de chaque arbre mort sur pied sont mesurés et chacun d'eux est associé à un degré de décomposition (Harmon et al., 2011). Le volume des arbres morts sur pied est assimilé à celui d'un cône tronqué (Équation A4) (Eräjää et al., 2010) et un facteur de réduction de densité est appliqué pour tenir compte de la perte de biomasse liée à la décomposition du bois mort (Harmon et al., 2011). La biomasse des arbres morts sur pied est donnée par l'équation (A3) (Russell et al., 2015).

D. Le carbone du sol organo-minéral et des couches organiques

Quatre à six points sont sélectionnés au hasard dans chaque parcelle pour échantillonner le sol. Les couches organiques du sol (litière et horizons O_o à O_a) sont collectées à la main dans un cadre de 20cm x 20cm. Une fois que la couche de sol organo-minéral est atteinte, une tarière est utilisée pour collecter les échantillons. Le poids frais de chaque échantillon est déterminé, puis ces derniers sont séchés à température ambiante et tamisés à 2 mm. Le poids sec à 70°C des échantillons de sol organique, $W_{O,i}$ est également déterminé (Annexe 8). La teneur en carbone organique de chaque échantillon, $[C]_{O,i}$ (gC.gMS⁻¹) est ensuite déterminée par le Laboratoire Central d'Analyse des Sols d'Arras (CSAL). Les stocks de carbone des couches organiques de sol et du sol organo-minéral sont respectivement déterminés selon les équations (4) et (5).

$$C_O = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{W_{O,i}}{A} \times [C]_{org,i} \quad (4)$$

où :

- C_O est le stock de carbone dans les couches organiques du sol (tC.ha⁻¹),
- n le nombre d'échantillons de sol organique collectés dans chaque placette,
- A la surface du cadre utilisé pour collecter l'échantillon (ha),
- $W_{O,i}$ le poids sec à 70°C de l'échantillon (tMS),
- $[C]_{org,i}$ la teneur en carbone organique de l'échantillon i (tC.tMS⁻¹).

$$C_{mineral} = (1 - S_{site}) \times \sum_{j=1}^p [C]_{org,j} \times SD_j \quad (5)$$

où

- $C_{mineral}$ est le stock de carbone dans le sol organo-minéral (tC.ha⁻¹),
- S_{site} la pierrosité de la parcelle,
- SD_j la densité apparente de la terre fine dans la couche j de sol (tMS.m⁻³),
- p désigne la couche de sol (0-15cm; 15-30cm; 30-45 cm),
- $[C]_{org,j}$ la teneur en carbone organique de la couche de sol j (tC.ha⁻¹).

En raison de l'importante pierrosité observée dans les hêtraies-sapinières et dans les sapinières, la densité apparente de la terre fine, SD , (tMS.m⁻³) n'a pu être déterminée qu'à partir de quelques carottes de sol intactes extraites à l'aide d'une tarière racinaire dans les hêtraies (*Montreich et Homme Mort*). Les valeurs moyennes de densité obtenues pour ces sites ont donc été appliquées au reste des échantillons. La pierrosité du sol a été estimée en adaptant une méthode de sondage développée par (Eriksson and Holmgren, 1996). Elle consiste à enfoncer dans le sol une tige en métal jusqu'à ce qu'elle soit arrêtée par une pierre. La tige utilisée a une longueur de 1,30 m et un diamètre de 10 mm. Le marteau pèse 1,6 kg et tombe de 30 cm sur la tige. La profondeur maximale est fixée à 45 cm à partir de la couche de sol organo-minéral. L'opération est répétée tous les 1,5m le long de transects suivant les deux diagonales de chaque placette jusqu'à ce qu'un écart type des valeurs de pénétration inférieur à 10% de la moyenne soit atteint avec un maximum de 50 sondages. La pierrosité du sol, S_{site} (m³ cailloux.m⁻³ de volume de sol), est ensuite calculée en utilisant une régression linéaire établie pour les sols morainiques suédois et adaptée à la profondeur de 45 cm (Équation A11). L'erreur sur les valeurs de stock de carbone du sol organo-minéral n'a pas été calculée car le principal terme d'erreur, la densité apparente du sol, n'a pu être évalué correctement.

2.2. Modélisation de la dynamique de carbone des hêtraies du Haut Comminges

Cette étude a pour but de comparer les effets de la sylviculture sur le stockage du carbone en forêt et son interaction avec le climat indépendamment de l'âge du peuplement. Pour cela, un modèle à base de processus (GO+) simulant le cycle biogéochimique du carbone en forêt et la croissance forestière a été utilisé afin de modéliser la dynamique du carbone sous deux régimes de gestion (géré, non géré) et deux scénarios climatiques (RCP 4.5 et RCP 8.5).

2.2.1. Description du modèle

Le modèle GO+ simule la dynamique du carbone forestier et permet de saisir les tendances à long terme de la croissance des arbres tout en développant une prévision réaliste de la dynamique du carbone du sol (Moreaux et al., 2019). GO+ considère deux couches de couvert végétal et le sol. Dans chaque couche, la dynamique de la végétation est contrôlée par des processus physiques (bilan radiatif, bilan

d'énergie, évaporation, transfert du CO₂), biologiques (phénologie, métabolisme du carbone, état de l'eau, hydraulique de l'arbre et du sol) et des opérations forestières (Figure 13).

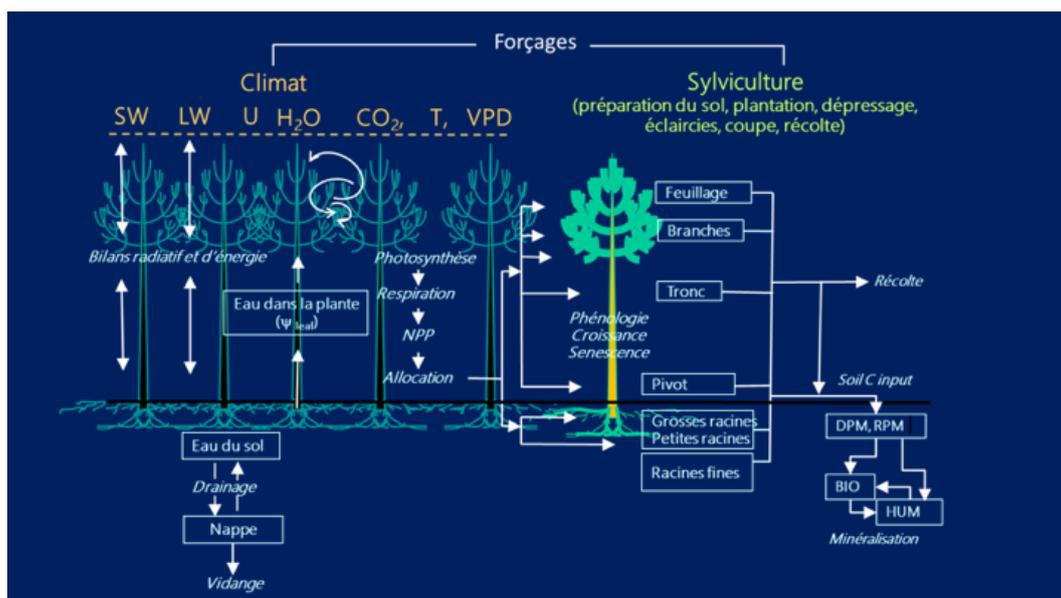


Figure 13 : Description des processus successifs implémentés dans le modèle GO+. Le modèle fonctionne avec un pas de temps horaire, et est initialisé avec des variables météorologiques, et une sylviculture spécifique (préparation du sol, régénération du peuplement, dynamique de croissance du sous-bois, éclaircies, coupe rase, etc.)

Le modèle décrit le fonctionnement biogéochimique du bilan énergétique et le développement, la croissance et la mortalité des arbres. GO+ relie explicitement le fonctionnement stomatique du couvert végétal au potentiel hydrique des feuilles et à l'hydraulique des plantes. Il permet également de relier des processus biophysiques et biogéochimiques rapides à des processus de croissance des plantes et de transformation du carbone du sol plus lents, et offre une grande souplesse pour décrire les opérations de gestion, les exportations de récolte et en simuler les impacts. Les résultats du modèle peuvent être utilisés pour analyser les effets interactifs de la gestion et du changement climatique sur les bilans d'énergie forestière, les bilans hydriques et le bilan de carbone de l'écosystème ainsi que sur la production commerciale (Ciais et al., 2011; Loustau et al., 2005). Par rapport à notre objectif, GO+ est pertinent puisqu'il est capable d'intégrer les opérations d'aménagement en cours dans les hêtraies du Haut-Comminges et leurs impacts sur les stocks de carbone de la biomasse, du sous-bois, du bois mort et du sol.

GO+ est actuellement opérationnel pour trois espèces d'arbres : le pin maritime (*Pinus pinaster*), le sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica*). Par conséquent, la modélisation de la réponse de la dynamique du carbone à la gestion forestière dans les *vieilles forêts* par rapport aux forêts aménagées ne concernera que les hêtraies (*Montreich* et *Crête de l'Homme Mort*). La correction de l'interception et de la diffusion du rayonnement solaire direct et diffus pour l'exposition et la pente des peuplements a été appliquée d'après Demain et al., (2013).

2.2.2. Paramétrage du modèle

A. Caractéristiques des peuplements initiaux

L'objectif de cette étude n'est pas de prédire la dynamique du carbone dans un peuplement spécifique à l'horizon 2100, mais plutôt de caractériser de façon générale l'impact de la sylviculture sur la dynamique du carbone dans les hêtraies du Haut-Comminges. Par conséquent, bien que les caractéristiques des hêtraies sélectionnées pour l'estimation des stocks de carbone *in situ* soient utilisées pour initialiser le modèle (exposition, pente, densité d'arbres), les biais liés à la structure des peuplements (âge du peuplement, distribution des diamètres) ont été limités autant que faire se peut.

Afin de résoudre les problèmes d'effet de seuil lié à l'âge, quinze peuplements d'âge initial différent (2 à 140 ans avec un pas de 10 ans) ont été simulés de 2010 à 2100 pour les deux méthodes de gestion et sous les différents scénarios climatiques sélectionnés. Une trajectoire moyenne de l'accumulation de biomasse est alors obtenue en moyennant les résultats de ces cinq simulations. La structure de chaque

peuplement (DBH et densité d'arbres) est extraite de la simulation précédente selon un schéma en cascade. Le premier peuplement simulé a un âge de 2 ans : ses caractéristiques structurales à 40 ans (après 38 ans de simulation) sont extraites et utilisées pour construire un peuplement initial âgé de 40 ans. A nouveau, la structure de ce peuplement est extraite à 70 ans (après 30 ans de simulation) pour créer un peuplement de 70 ans, et ainsi de suite (Figure 14).

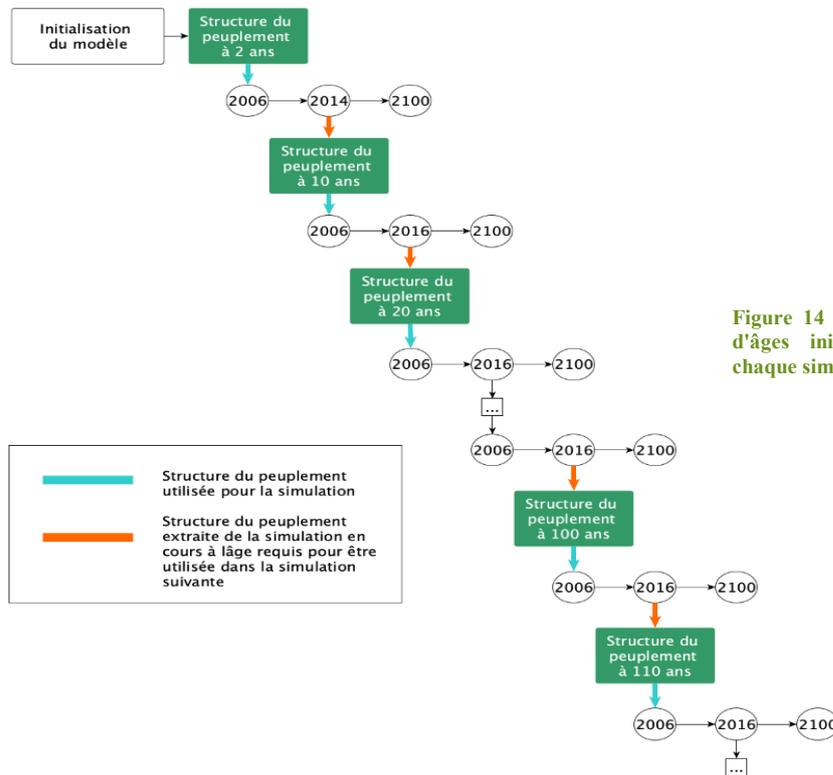


Figure 14 : Construction des peuplements d'âges initiaux différents utilisés pour chaque simulation.

Les autres valeurs initiales telles que la teneur carbone du sol et la biomasse du sous-bois sont les mêmes à chaque début de simulation, et non pas extraites de la simulation précédente en même temps que la structure du peuplement. L'effet de la sylviculture sur l'accumulation du carbone est déterminé en utilisant uniquement la moyenne des simulations (Figure 15).

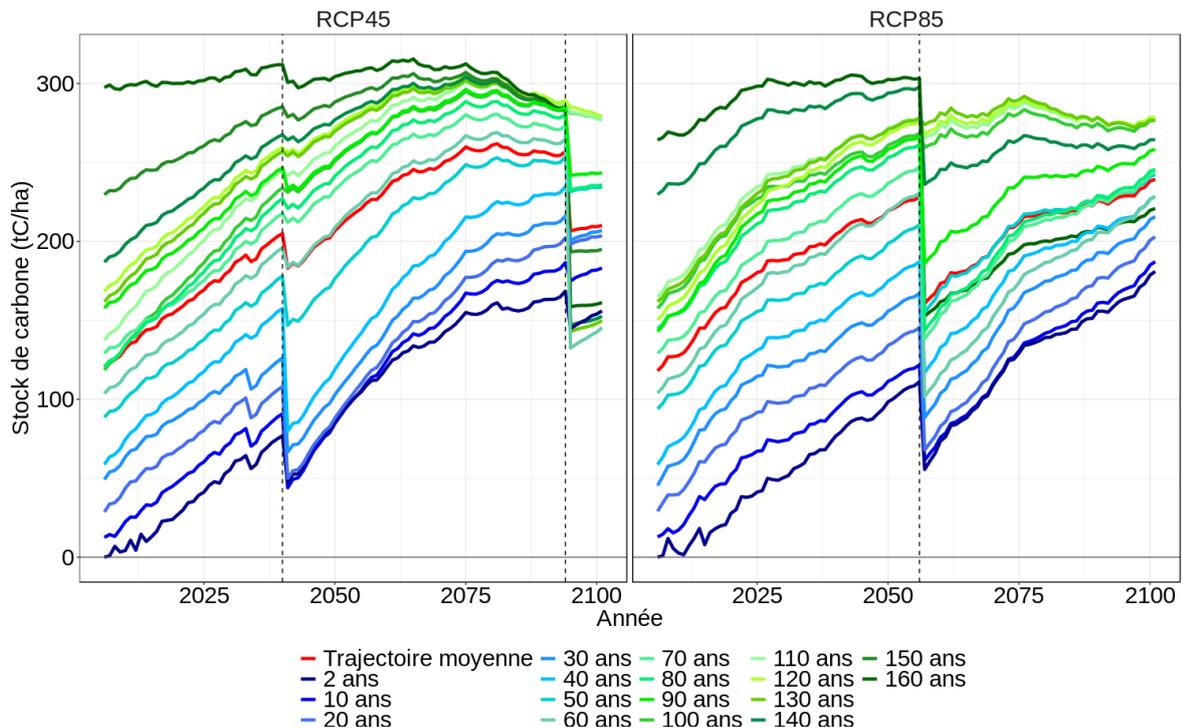


Figure 15 : Construction de la trajectoire moyenne d'accumulation de carbone dans la biomasse des arbres pour la hêtraie non gérée. Elle est obtenue en moyennant les résultats des simulations initialisées à 17 âges différents. Le taux de croissance positif observé (hors peuplement de 160 ans) montre que les stocks de carbone n'ont pas atteint leur maximum au début de la simulation en 2006. Les effondrements de stock de carbone observés correspondent à des épisodes de mortalité et seront expliqués dans la section Résultats.

Enfin, la dynamique d'accumulation de biomasse passée dans les hêtraies étudiées est reproduite afin d'évaluer le modèle. La structure des peuplements en 1913 et l'historique de gestion (coupes, éclaircies) entre 1913 et 2019 ont donc été reconstitués à partir des archives de l'ONF (Pauly, 1972) afin de les implémenter dans le modèle. Les résultats obtenus sont ensuite comparés aux données de l'ONF et aux données obtenues lors de la campagne de terrain (structure des peuplements, stocks de carbone...).

B. Forçage climatique

Les données climatiques utilisées pour évaluer le modèle sont des données historiques de 1958 à 2010. Compte tenu du fait que la dynamique de développement des hêtraies est reproduite entre 1913 et 2010, et que les données climatiques historiques les plus anciennes datent de 1958, les données climatiques de la période 1958 – 1980 ont été répétées pour reconstituer cette période. En effet, aucune tendance climatique n'est observée sur cette période, donc nous avons fait l'hypothèse qu'il n'y avait pas non plus de tendance climatique avant 1958.

Les deux scénarios climatiques sélectionnés pour paramétrer le modèle sont les RCP 4.5 et 8.5 (Moss et al., 2010). Les scénarios RCP (*Representative Concentration Pathways*) projettent les trajectoires de forçage radiatif d'ici 2300. Chaque scénario simule les conditions climatiques futures à l'horizon 2300, sur la base d'un niveau hypothétique d'émissions de gaz à effet de serre. Les quatre scénarios principaux utilisés dans la recherche sur le changement climatique sont (Moss et al., 2010; van Vuuren et al., 2011) :

- **RCP 2.6**, qui correspond à un forçage radiatif de $+2,6 \text{ W.m}^{-2}$
- **RCP 4.5**, qui correspond à un forçage radiatif de $+4,5 \text{ W.m}^{-2}$
- **RCP 6.0**, qui correspondent à un forçage radiatif de $+6 \text{ W.m}^{-2}$
- **RCP 8.5**, qui correspondent à un forçage radiatif de $+8.5 \text{ W.m}^{-2}$

Ces scénarios ont été sélectionnés car le RCP 4.5 est la trajectoire climatique qui serait suivie si tous les accords internationaux sur le climat sont mis en place et respectés, et le RCP 8.5 correspond à la trajectoire climatique envisagée si aucune action n'est mise en place. Le RCP 2.6 n'a pas été utilisé puisqu'on suppose que ce scénario est déjà dépassé. Les scénarios RCP 4.5 et 8.5 ont donc été adaptés à une échelle locale et projetés sur la grille SAFRAN. Cette régionalisation ne concerne pas la concentration atmosphérique en CO_2 , considérée homogène à la surface du globe.

Les simulations du modèle ALADIN-Climat (CNRM) basées sur les scénarios RCP développés par le GIEC de 2006 à 2100 sont utilisées à une résolution de $8 \times 8 \text{ km}$ en France (CNRM, 2014). Ces données climatiques (température journalière, précipitations, rayonnement solaire, pression atmosphérique et humidité relative) ont été utilisées pour simuler le développement des hêtraies étudiées à l'horizon 2100.

Afin de tenir compte du contexte montagnard des sites d'étude, les données climatiques utilisées ont également été corrigées en utilisant une régression de la température moyenne et des précipitations moyennes par rapport à l'altitude : $-0,48^\circ\text{C}$ et $+8 \text{ mm}$ par 100 m d'altitude (Trouvé et al., 2014). Étant donné que les données sont disponibles à une échelle de temps journalière, les données horaires sont calculées avec une approche simple et robuste pour s'adapter aux besoins de GO+.

C. Forçage gestion

Deux options de gestion ont été développées et codées afin de traduire la gestion actuelle des deux hêtraies étudiées :

- Le **peuplement non géré** ne fait ainsi l'objet d'aucune action de gestion durant la simulation. Cependant, un critère d'auto-éclaircie est mis en place, basé sur l'indice RDI (Le Moguédec et Dhôte, 2012). Il est déclenché par la compétition entre les arbres pour les ressources (eau, lumière, etc.) et se base sur la densité d'arbres dans la parcelle et la surface terrière.
- Le **peuplement géré** suit quant à lui la gestion préconisée par le guide de sylviculture appliqué par l'ONF dans les hêtraies pyrénéennes (Mirault et al., 2013; Sardin, 2013). Ce document décrit plusieurs classes de hêtraies (en fonction de la fertilité du sol et de la difficulté d'exploitation) et la gestion la plus adéquate dans chaque cas. L'aménagiste de la forêt de *Montreich* a indiqué que les deux peuplements étudiés présentaient une fertilité de classe 2 et que la difficulté d'exploitation était de classe DE2. La Figure 16 illustre la structure du code implémenté dans le modèle pour simuler la gestion sylvicole du peuplement géré, conformément aux lignes directrices données par l'ONF.

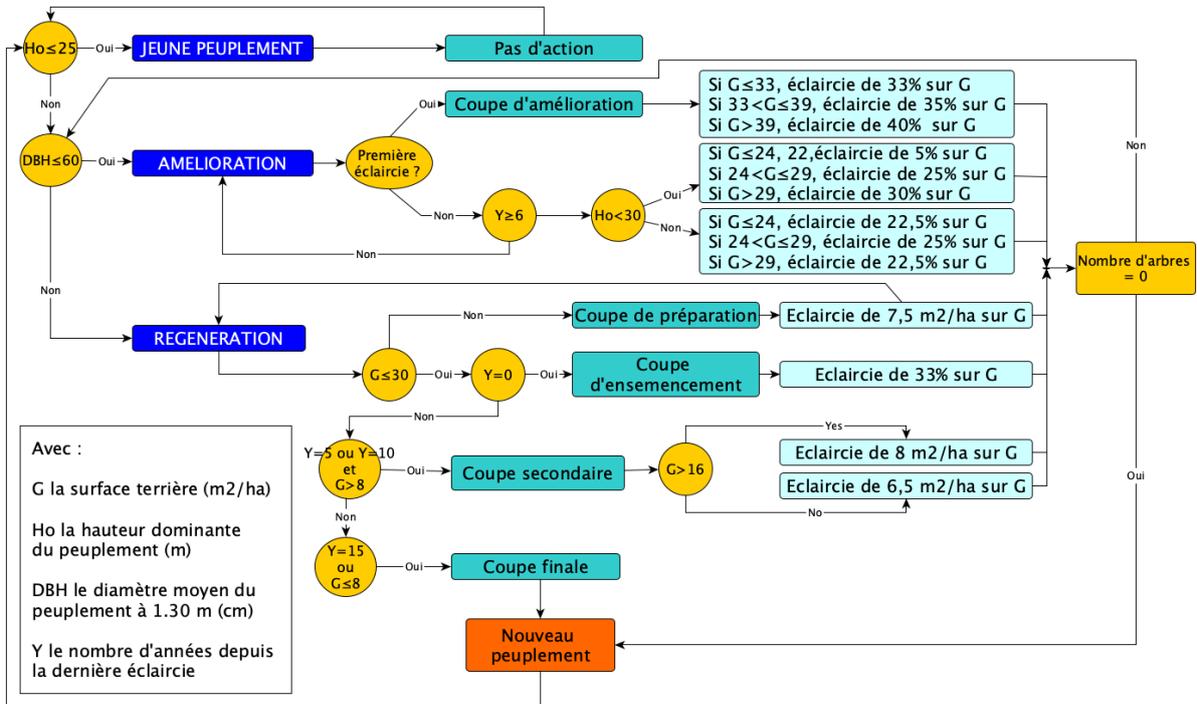


Figure 16 : Gestion forestière implémentée dans le modèle pour simuler la sylviculture appliquée à la hêtraie gérée (d'après les guides de sylvicultures pour les hêtraies pyrénéennes de l'ONF).

3. Résultats

3.1. Les stocks de carbone *in situ*

3.1.1. La biomasse des arbres et le stock de carbone associé

La Figure 17 présente la distribution de la biomasse des arbres par classe de diamètre. Les peuplements non gérés comptent généralement un plus grand nombre de gros arbres et une classe de très gros arbres qui est absente dans les peuplements gérés. Toutefois, les sapinières font exception à ce résultat puisque les classes des gros et très gros arbres sont manquantes dans la vieille sapinière. Ceci est vraisemblablement dû à un épisode de mortalité récent causé par une avalanche. Dans toutes les parcelles, sauf la vieille hêtraie, la classe de diamètre la plus représentée est celle des petits arbres (~50% des arbres appartiennent à cette classe), ce qui témoigne par ailleurs d'une phase de régénération bien présente. Les plus gros arbres concentrent cependant la majorité de la biomasse, et donc la plupart du carbone. Par exemple, dans la vieille hêtraie-sapinière, les 50 arbres dont le diamètre est inférieur à 20cm cumulent 5% de la biomasse tandis que l'arbre le plus large (diamètre supérieur à 120 cm) représente à lui seul 15% de la biomasse.

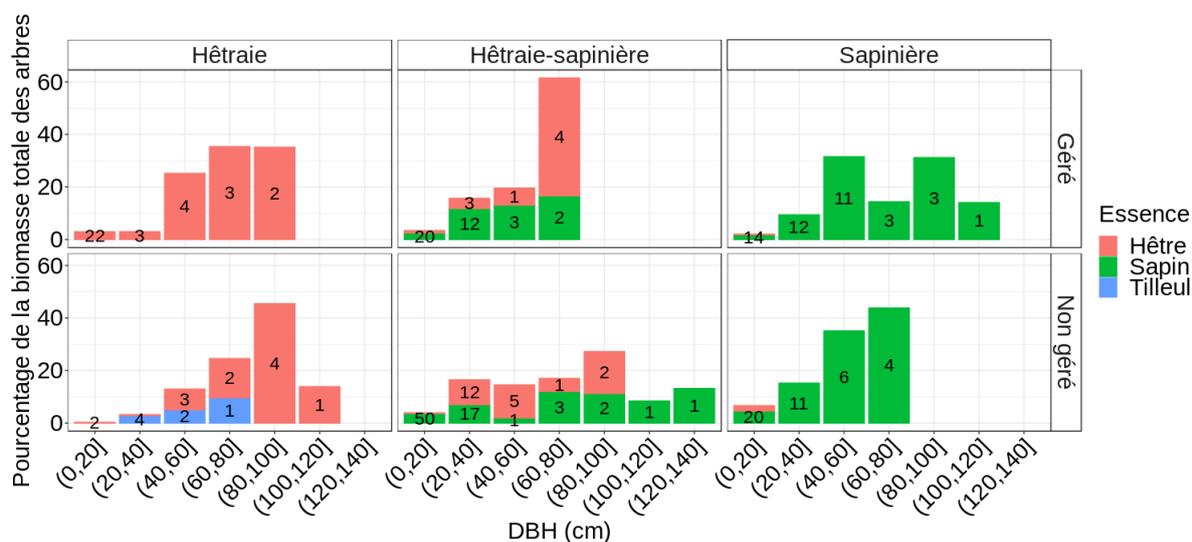


Figure 17 : Distribution de la biomasse aérienne par classe de diamètre du tronc pour les six parcelles étudiées.

La répartition du carbone entre les différentes parties aériennes (tronc, branches, feuillage) varie également entre les peuplements gérés et non gérés, comme le montre la Figure 18. La majeure partie du carbone est stockée dans le tronc puisqu'il s'agit d'un organe accumulateur de carbone, peu importe le type forestier ou la gestion. A l'inverse, le carbone stocké dans le feuillage est négligeable. La proportion de carbone stocké dans les branches est cependant plus importante dans le peuplement de feuillu, ce qui était prévisible puisque les feuillus présentent une plus grande proportion de branches que les conifères.

Si l'on reconstitue la biomasse aérienne totale attribuée aux très larges chandelles observées dans la vieille sapinière (fraction rayée), le stock de carbone s'en trouve plus que doublé, ce qui montre que la perturbation qui a provoqué la mort des plus gros arbres a eu un effet critique sur le stock de carbone.

Les erreurs associées au calcul de stocks de carbone dans la biomasse aérienne des arbres mettent en évidence deux schémas distincts de stockage du carbone *in situ* entre les forêts gérées et non gérées. Les peuplements non-gérés présentent des stocks de carbone significativement plus importants que les peuplements gérés. La vieille hêtraie-sapinière présente ainsi le stock de carbone le plus élevé, suivie par la vieille hêtraie et la vieille sapinière. En revanche, la hêtraie gérée et la hêtraie-sapinière gérée présentent des stocks de carbone dans la biomasse aérienne équivalents, tandis que le stock de carbone de la sapinière gérée est significativement plus élevé.

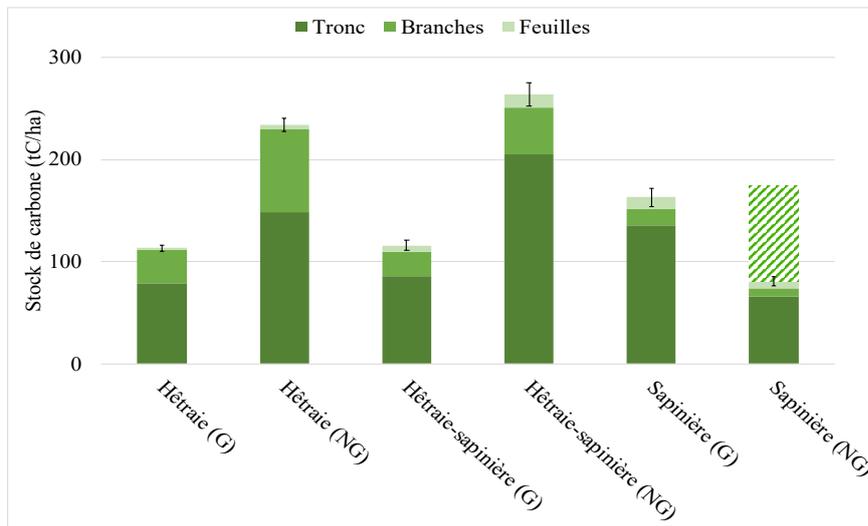


Figure 18 : Stocks de carbone dans la biomasse aérienne, répartis entre les différents compartiments de l'arbre (tronc, branches, feuillage) dans les six parcelles étudiées. Les traits verticaux illustrent l'erreur standard sur le calcul du stock de carbone dans la biomasse aérienne, en tenant compte des incertitudes des modèles de biomasse et des incertitudes sur l'estimation de la hauteur d'arbre.

3.1.2. Le carbone stocké dans le bois mort

La différence la plus flagrante et visible à l'œil nu entre les parcelles gérées et les parcelles non-gérées réside dans le compartiment du bois mort. Dans les peuplements non gérés, le bois mort contient en moyenne 24% du stock de carbone total (soit 50 à 70 tC.ha⁻¹). En revanche, le bois mort ne contient que 7% du carbone dans les peuplements gérés (8 à 18 tC.ha⁻¹), ce qui est directement lié à la sylviculture : les arbres ne meurent pas de causes naturelles, et le tronc et les larges branches sont récoltées. À l'instar de la biomasse aérienne des arbres, l'ordre de grandeur de l'incertitude associée à l'estimation du stock de carbone du bois mort est inférieur aux valeurs absolues mesurées.

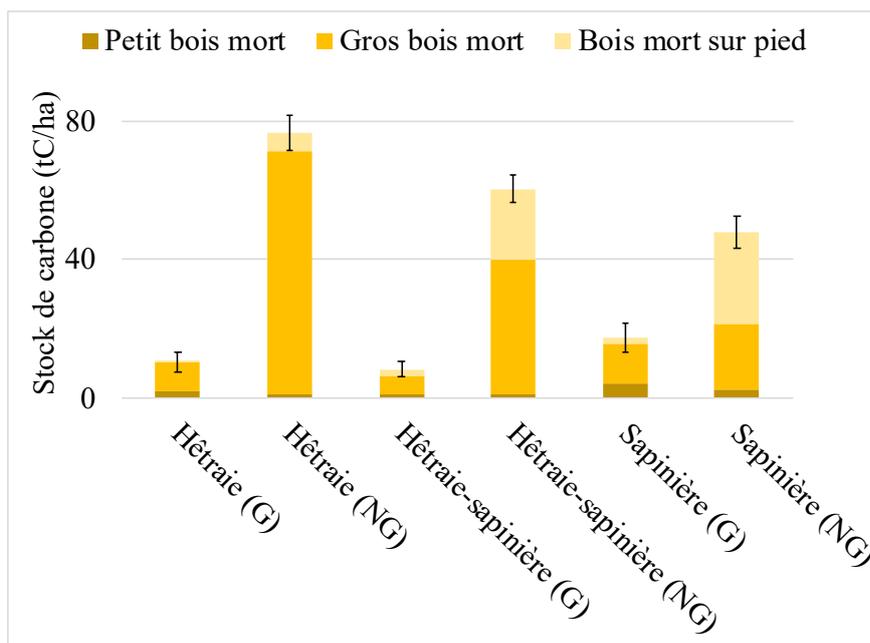


Figure 19 : Stocks de carbone dans le bois mort, répartis entre les différents types de bois mort (petit bois mort, gros bois mort, bois mort sur pied) dans les six parcelles étudiées. Les traits verticaux illustrent l'erreur standard sur le calcul du stock de carbone dans le bois mort, en tenant compte des incertitudes de mesure.

La proportion des différents types de débris ligneux varie également entre les trois parcelles de vieille forêt (Figure 19). Le bois mort de la vieille hêtraie est très majoritairement constitué de troncs au sol (gros bois mort), tandis que le bois mort dans la vieille sapinière se compose d'une fraction plus importante d'arbres morts sur pied. Le compartiment du bois mort de la vieille hêtraie-sapinière présente également une plus grande proportion de gros bois mort, associée à une fraction non négligeable de bois mort sur pied. Le petit bois mort ne représente quant à lui qu'une faible fraction du compartiment, quel que soit le site. Ceci s'explique par une minéralisation plus rapide, et donc un temps de rémanence plus faible.

La raison de ces différences de distribution du bois mort en vieille forêt est inconnue. La proportion élevée de gros bois mort dans la vieille hêtraie-sapinière est constituée de chablis, probablement provoqués par l'instabilité du sol. Dans la vieille hêtraie, le gros bois mort est constitué de quelques très gros arbres dont le tronc s'est brisé. Toutefois, le site n'est pas sujet à des épisodes de tempêtes et de

vents violents qui pourraient expliquer la chute des arbres. Dans la vieille sapinière, une partie importante du bois mort est représentée par des chandelles de sapin pectiné de diamètre très important (supérieur à 1m), qui correspondent à la classe de très gros arbres vivants manquante. Il semblerait que ces arbres, les plus vieux et les plus larges de la parcelle, soient morts il y a quelques années. Cependant, la cause de leur mort est inconnue.

3.1.3. Le carbone du sol

Les stocks de carbone dans les couches de sol organique et organo-minérale sont déterminés à partir des résultats d'analyse de la teneur en carbone des échantillons prélevés, puis corrigés en fonction de la pierrosité estimée à chaque site d'étude (Table 3). Le détail des teneurs en carbone organique brutes de chaque échantillon est présenté en Annexe 12.

Table 3 : Estimation de la pierrosité dans les parcelles étudiées.

Hêtraie		Hêtraie-sapinière		Sapinière	
Gérée	Non gérée	Gérée	Non gérée	Gérée	Non gérée
19%	0%	28%	37%	28%	35%
(± 3%)		(± 6%)	(± 8%)	(± 6%)	(± 8%)

La table 4 présente les stocks de carbone estimés dans les couches de sol organiques et organo-minérales de chaque parcelle. Toutefois, ces valeurs ne sont présentées qu'à titre indicatif car l'effort d'échantillonnage déployé est trop faible pour garantir la fiabilité des résultats. La composition des échantillons dépend notamment de façon significative du point de prélèvement puisque les carottes n'ont été réalisées qu'à des endroits où la pierrosité était faible et qui correspondent parfois à des cuvettes de litière.

La quantité de carbone stocké dans les couches organiques du sol la plus faible se trouve dans les hêtraies. Les hêtraies-sapinières présentent quant à elles les stocks les plus importants. Cependant, il n'y a pas de différence significative de stock dans les couches organiques entre les peuplements gérés et les peuplements non gérés. Ces résultats sont conformes à ce qui a été observé *in situ* : la couche de sol organique est très mince dans les hêtraies, donc séquestre peu de carbone, tandis que les sapinières et les hêtraies sapinières présentent une couche de sol organique dont l'épaisseur varie entre 10 et 15 cm.

Table 4 : Stock de carbone du sol (tC.ha⁻¹)

Type de peuplement	Hêtraie		Hêtraie-sapinière		Sapinière	
Gestion	Gérée	Non gérée	Gérée	Non gérée	Gérée	Non gérée
Couches organiques	11,18	4,43	41,95	43,30	19,31	27,68
Couches organo-minérale						
0-15 cm	29,22	41,58	111,25	76,08	66,51	52,94
15-30 cm	15,45	24,95	120,81	57,02	50,72	35,67
(40-45 cm)	(16,18)	(26,52)	(104,71)	(-)	(47,23)	(58,19)
Sous-total	44,67	66,53	232,06	133,11	117,24	88,61
Total	55,86	70,96	274,01	176,41	136,55	116,30

Le stock de carbone dans la couche organo-minérale de sol a également été estimé dans les 30 premiers centimètres du sol. Les valeurs surlignées en gris ne sont mentionnées qu'à titre indicatif car trop peu d'échantillons de sol entre 30 et 45 cm ont été collectés. Les hêtraies-sapinières et les sapinières présentent les stocks de carbone dans la couche organo-minérale de sol les plus importants, tandis que les hêtraies présentent des stocks moins élevés. Toutefois, aucune tendance de séquestration ne se distingue entre les peuplements gérés et les peuplements non gérés compte tenu de l'importance de l'erreur standard. La seule exception possible serait la hêtraie-sapinière exploitée dont le stock de carbone dans la couche de sol organo-minéral excède de 100 tC.ha⁻¹ le stock observé dans la hêtraie-sapinière non gérée. Cette différence de stock potentiellement significative s'expliquerait par une pente plus forte dans la parcelle non gérée, ce qui peut provoquer un glissement de la litière vers l'aval de la pente et par conséquent une diminution du potentiel de séquestration du carbone dans le sol puisque la minéralisation de la litière est limitée.

Les teneurs en carbone du sol estimées dans les sapinières et dans les hêtraies-sapinières étudiées correspondent aux gammes observées dans les zones à très forte teneur en carbone dans le sol identifiées dans les Pyrénées (GisSol et al., 2017). Les teneurs en carbone observées dans les hêtraies s'approchent quant à elles des teneurs moyennes en carbone dans les sols forestiers de plaine (ADEME, 2014). Les stocks de carbone du sol dans ces forêts pourraient cependant s'avérer être bien plus importants car les analyses des échantillons prélevés après 30 cm de profondeur ont révélé des teneurs en carbone organique élevés, contrairement à ce qui est observé jusqu'alors en forêt française (Jonard et al., 2017). Le carbone n'est donc pas uniquement stocké dans les 30 premiers centimètres du sol mais probablement plus profond.

3.1.4. Le stock de carbone total

La quantité de carbone séquestrée dans les cinq principaux réservoirs de carbone forestier a été estimée pour chaque peuplement étudié. La Figure 20 présente les résultats obtenus et les stocks détaillés se trouvent en Annexe 9.

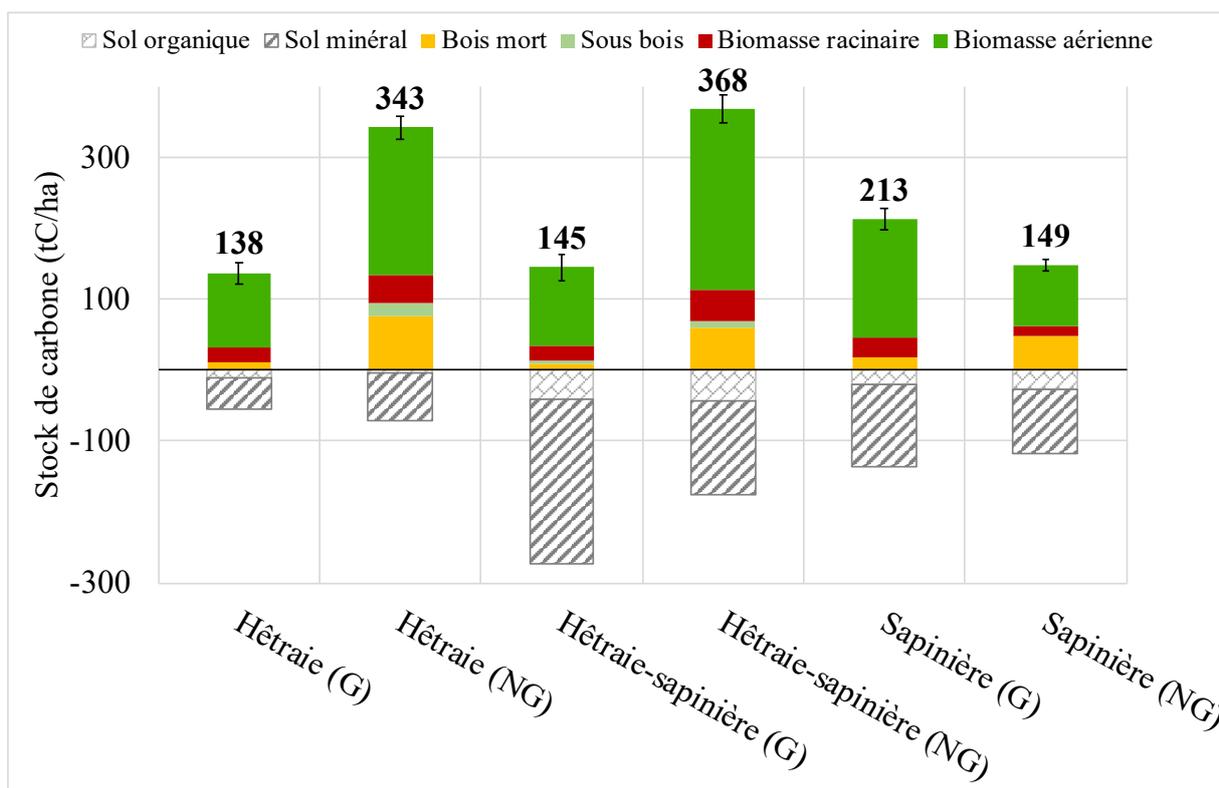


Figure 20 : Stocks de carbone totaux, répartis entre les différents réservoirs de carbone forestier, dans les six parcelles étudiées. Le stock de carbone du sol n'est pas représenté en plein car les résultats ne sont pas assez solides et ne sont donnés qu'à titre indicatif. Les valeurs de stock inscrites au-dessus de chaque barre donnent le stock de carbone total hors carbone du sol (organique et minéral). Les traits verticaux illustrent l'erreur standard sur le calcul de stock de carbone total en tenant compte de l'incertitude sur chaque sous-stock.

Conformément aux conclusions de l'étude bibliographique, les *vieilles forêts* constituent des stocks de carbone très importants. Deux des vieux peuplements étudiés, la vieille hêtraie et la vieille hêtraie-sapinière, présentent des stocks de carbone significativement plus élevés que leur paire exploitée. La vieille sapinière fait exception, avec un stock moins important que sa paire exploitée. Ceci pourrait s'expliquer par les contraintes environnementales locales : avalanches et éboulis fréquents, solifluction, pression des ongulés qui limitent la régénération des sapins, etc. De plus, la distribution des classes de diamètres met en évidence l'absence des très gros arbres dans la parcelle de vieille forêt, tandis que certains arbres de large diamètre ont été conservés dans la parcelle exploitée (Figure 17).

La différence de stock entre les parcelles gérées et les parcelles non gérées s'explique principalement par une biomasse des arbres plus importante et un compartiment du bois mort plus développé dans les vieux peuplements (Figure 21). Dans tous les peuplements, le sous-bois ne contribue que faiblement au stockage du carbone, sauf éventuellement dans la vieille hêtraie où il atteint 4% du stock total.

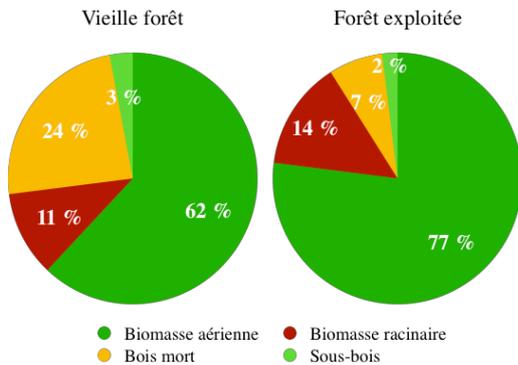


Figure 21 : Distribution moyenne du carbone entre les différents réservoirs dans les vieilles forêts pyrénéennes et les forêts pyrénéennes exploitées.

similaires mais plus faibles. Cependant, le type de sol, le type d'humus et l'altitude de la hêtraie pourraient expliquer son stock de carbone moins important.

La comparaison des stocks de carbone (hors carbone du sol) par type de peuplement montre que, pour les vieilles forêts, la hêtraie-sapinière et la hêtraie présentent les stocks de carbone des plus élevés, et la sapinière présente le stock le plus bas. Ces résultats sont en partie cohérents avec les conclusions de l'IGN selon lesquelles les peuplements de feuillus stockent plus de carbone que les peuplements mixtes et les peuplements de conifères (ADEME and IGN, 2019; Martel et al., 2015). En revanche, la tendance inverse est observée dans les peuplements gérés : la sapinière présente le stock de carbone le plus important, tandis que la hêtraie et la hêtraie-sapinière présentent des stocks

3.2. Dynamique 2006-2100 des stocks de carbone

3.2.1. RCP 4.5 et RCP 8.5 : Les trajectoires climatiques

La Figure 22 illustre les trajectoires climatiques attendues sous les deux scénarios RCP choisis. La concentration en CO₂ augmente de façon exponentielle dans le RCP 8.5 tandis qu'elle se stabilise autour de 500 ppm dans le RCP 4.5. L'impact de l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique sur les forêts est encore mal connu. Il pourrait cependant avoir un effet positif sur la photosynthèse et donc sur la croissance des arbres (Giguère-Croteau et al., 2019; McMahon et al., 2010). D'autre part, dans les deux scénarios climatiques, les températures et le déficit de pression de vapeur devraient augmenter tandis que les précipitations suivraient la tendance opposée. Concrètement, cela veut dire que les épisodes de sécheresse vont se multiplier à l'avenir. Ces tendances sont susceptibles d'affecter la dynamique de croissance des arbres, mais l'ampleur de l'impact est difficilement prévisible car très dépendant des conditions environnementales locales de chaque forêt.

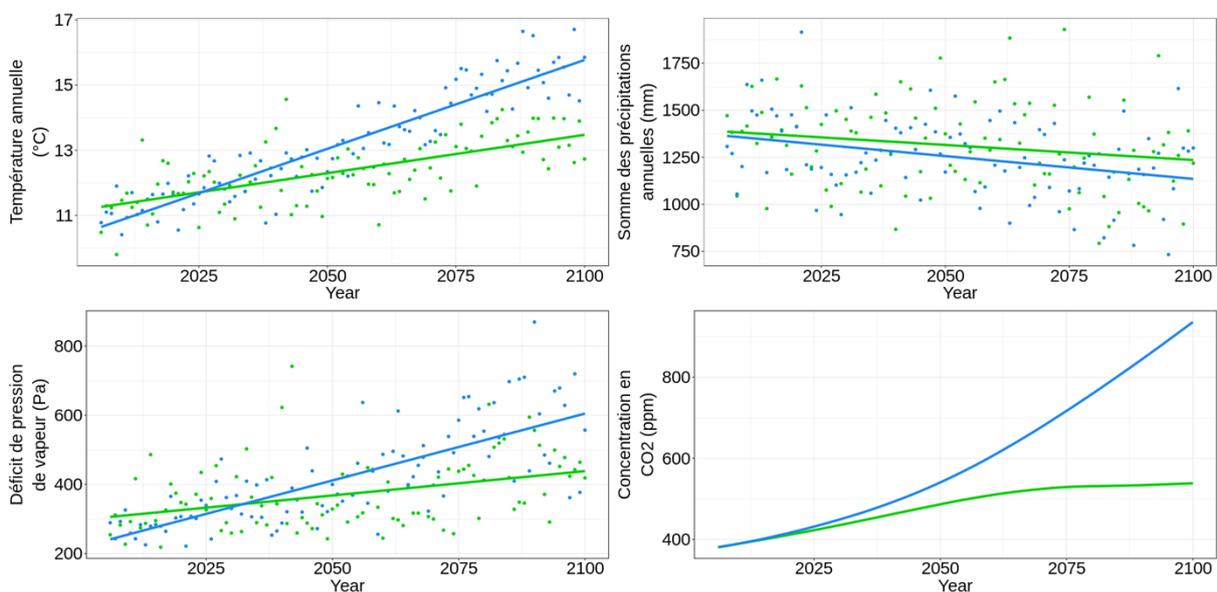


Figure 22 : Trajectoires climatiques données par les scénarios RCP 4.5 et 8.5. Les courbes sont obtenues à partir de régressions sur les valeurs simulées. Les trajectoires de température, précipitation et déficit de pression de vapeur sont corrigée grâce aux point de grille Safran pour refléter l'évolution locale du climat. La concentration en CO₂ est supposée homogène de par le globe.

3.2.2. Évaluation du modèle

Avant d'effectuer des simulations de la dynamique future des peuplements, la précision du modèle a été évaluée par rapport :

- Aux stocks de carbone *in situ* estimés dans les deux hêtraies
- Aux séries d'inventaires forestiers à long terme recueillies et vérifiées en qualité par les projets ISI-MIP et Profound à Potsdam.

Des simulations rétrospectives ont été réalisées en fonction du climat historique et des mêmes règles de gestion que celles appliquées dans les simulations futures (Figure 16), en supposant que le même type de gestion a été maintenu sur toute la période 1913-2010 dans la parcelle exploitée. Dans chaque simulation rétrospective (une pour le peuplement géré et une pour le peuplement non géré), le peuplement est initialisé à un âge de 40 ans et sa structure est reconstituée d'après les données d'inventaire de 1913. Les caractéristiques du sol et la profondeur d'enracinement sont celles observées sur place, en 2019.

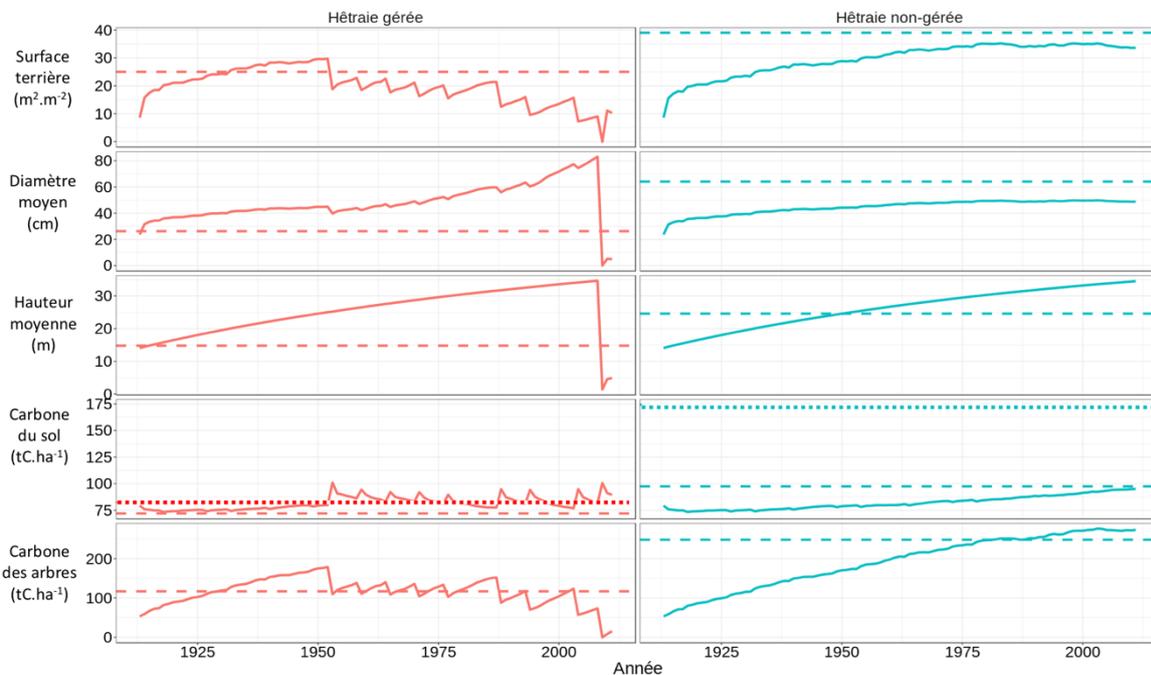


Figure 23 : Reconstitution de la dynamique du carbone dans la hêtraie gérée et dans la hêtraie non gérée (1913 à 2010) à l'aide du modèle GO+. Les traits pleins illustrent les prédictions du modèle et les lignes en tirets marquent les valeurs observées sur le terrain en 2019. Dans la section *Carbone du sol*, les lignes en pointillés correspondent au stock de carbone mesuré dans le sol et dans le bois mort, tandis que les lignes en tirets correspondent au stock de carbone mesuré dans le sol uniquement.

Les résultats des simulations sont comparés aux données obtenues en 2019. La Figure 23 présente la comparaison sur la surface terrière moyenne, le diamètre moyen, la densité d'arbres, la hauteur, le stock de carbone du sol et le stock de carbone de la biomasse des arbres (biomasse racinaire et aérienne). Les simulations convergent globalement vers les caractéristiques du peuplement en 2019, exception faite du carbone du sol. Le stock calculé dans le peuplement exploité par le modèle en fin de simulation coïncide avec celui mesuré en 2019, mais pas dans le peuplement non géré : le modèle sous-estime ici le stock de carbone. Ceci s'explique par la paramétrisation du modèle. GO+ a été développé pour simuler des parcelles en exploitation avec peu de bois mort, ce dernier étant donc inclus dans la couche du sol. Or, l'une des spécificités des *vieilles forêt* est cette abondance de bois mort. Le modèle n'a pas été évalué avec des quantités importantes de bois mort, ce qui peut expliquer le décalage entre les simulations et les valeurs observées *in situ*. Si on soustrait le carbone du bois mort des données de 2019, la simulation et les mesures *in situ* convergent de nouveau. Le stockage du carbone dans la biomasse des arbres est quant à lui relativement bien simulé puisque les projections convergent vers la valeur de stock calculée *in situ* en 2019.

Cette évaluation du modèle par comparaison ne constitue pas une validation stricte du modèle mais permet de montrer que les projections du modèle et les stocks de carbone estimés sont du même ordre de grandeur, et permet de prédire la différence de séquestration du carbone entre des peuplements gérés et non gérés. Par conséquent, on suppose que le modèle est capable de caractériser l'effet de la gestion sur la dynamique du carbone à long terme dans les hêtraies de montagne.

La Figure 24 montre une comparaison de la surface terrière, de l'indice de surface foliaire et du diamètre des arbres dans quatre hêtraies situées respectivement au Danemark, en Allemagne, en France et en

Italie. Elle confirme que le modèle prédit raisonnablement bien la croissance des arbres pour toute une gamme de conditions pédologiques et climatiques.

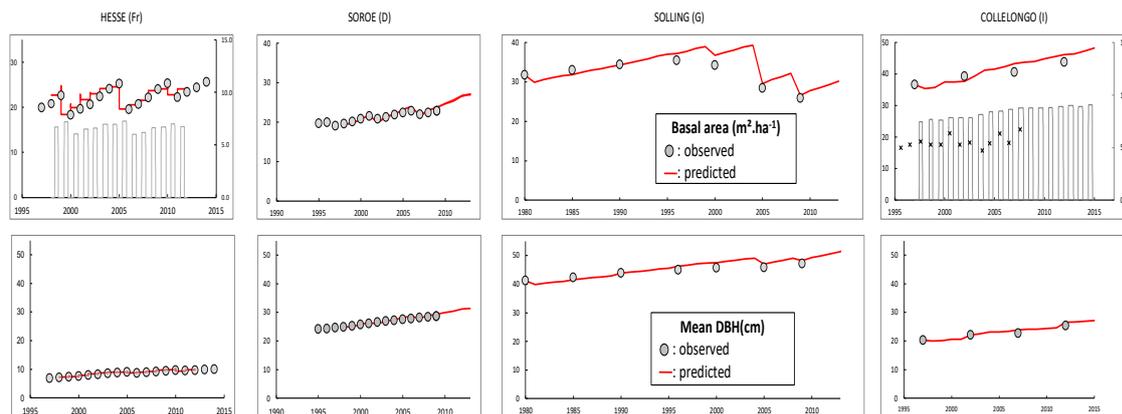


Figure 24: Évaluation du modèle GO+ par comparaison des prédictions de l'évolution de la surface terrière et du diamètre moyen avec des données d'inventaire obtenues dans quatre hêtraies européennes. Le modèle a été paramétré en utilisant les données d'initialisation et de gestion sylvicole du projet ISIS-MIP.

3.2.3. Les prédictions du modèle pour la période 2006-2100

Les graphiques présentés dans cette section illustrent un scénario moyen d'accumulation du carbone obtenu en combinant les résultats des simulations pour une gamme d'âges initiaux.

A. L'accumulation du carbone dans la biomasse des arbres

La Figure 25 représente la dynamique d'accumulation du carbone dans la biomasse des arbres (biomasse aérienne et biomasse racinaire) ainsi que la quantité cumulée de carbone extrait de la parcelle par exploitation forestière en hêtraie gérée et non gérée, sous deux scénarios climatiques. Ces courbes sont les courbes moyennes de 12 à 16 classes d'âge. Sous les deux scénarios climatiques, le modèle prévoit une accumulation de carbone beaucoup plus forte dans les peuplements non gérés que dans les peuplements gérés. Les deux simulations démarrent avec des valeurs de stock proches, mais le peuplement non géré accumule en continu du carbone sur toute la période de simulation tandis que l'accumulation de carbone est contrôlée par les opérations sylvicoles dans le peuplement géré. Ce résultat est cohérent avec les conclusions de la littérature et le calcul de stocks *in situ*. Il montre également que l'effet « climat » n'interagit pas avec l'effet « gestion » car l'amplitude de différence de stock entre le peuplement géré et le peuplement non géré est conservée.

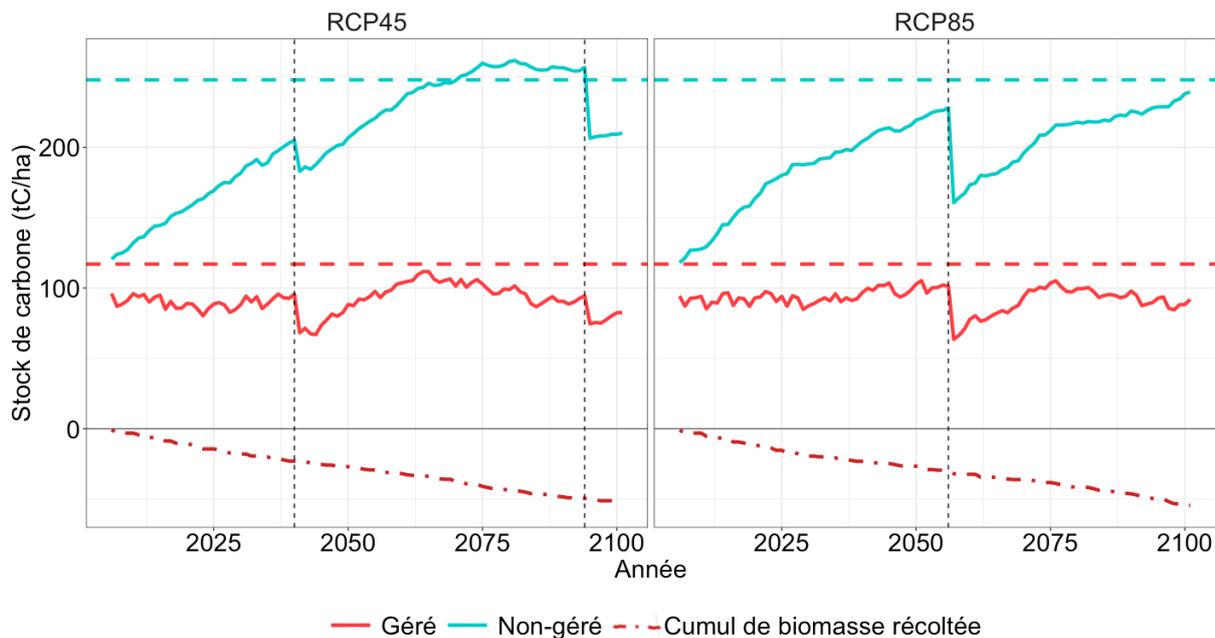


Figure 25 : Simulations des dynamiques d'accumulation de carbone dans la biomasse des arbres entre 2006 et 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non gérée, sous deux scénarios climatiques. Les lignes en pointillés représentent les valeurs de stock *in situ* mesurées en 2019 dans les Pyrénées.

Les simulations mettent en évidence un second résultat notable : le peuplement non-géré accumule de façon continue du carbone dans la biomasse vivante durant la période de simulation. Cela indique que l'équilibre entre la production primaire brute et la respiration écosystémique n'est pas atteint. Toutefois, on observe sous les deux scénarios climatiques un ralentissement du taux d'accumulation de carbone à partir de 2075. Sous le RCP 4.5, un plateau se dessine d'ailleurs avant qu'un épisode de mortalité conséquent ne relance la croissance. Cette baisse du taux de séquestration carbone a déjà été observé et remet en question la capacité des écosystèmes forestiers à accumuler du carbone en continu (Law et al., 2003; Nabuurs et al., 2013). Dans le cas présent, le ralentissement du taux d'accumulation de carbone est lié à la dégradation des conditions climatiques qui deviennent de moins en moins favorables à la croissance des arbres. En effet, ce plateau est observé dans toutes les simulations à partir de 2075, quel que soit l'âge initial du peuplement, ce qui exclue un rôle de la vieillesse du peuplement. En revanche, les projections climatiques des RCP 4.5 et RCP 8.5 prévoient des épisodes de sécheresse plus longs et plus fréquents, ainsi qu'une augmentation critique du stress hydrique à partir de 2075.

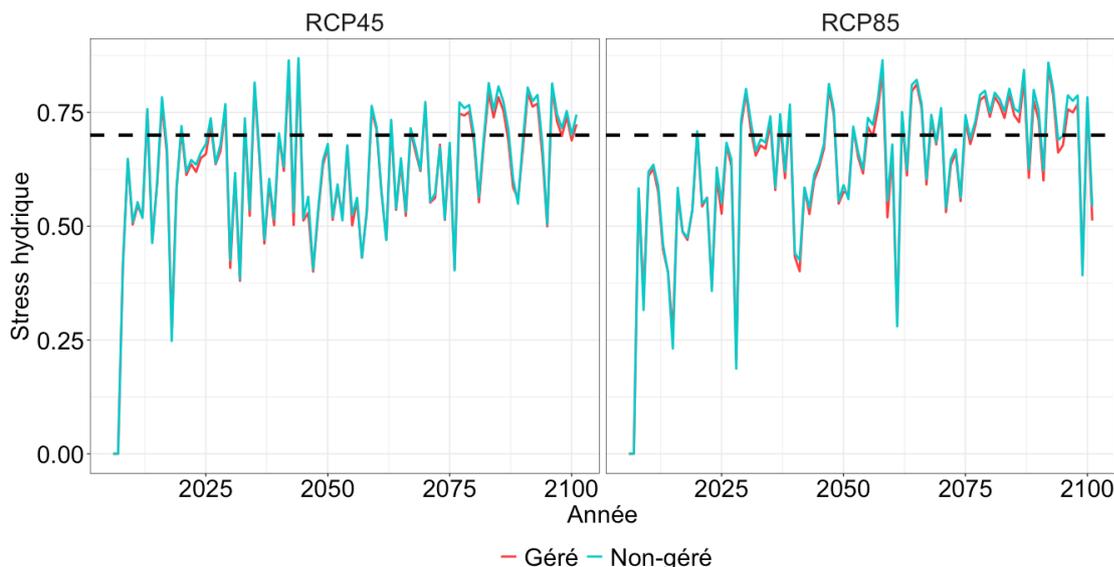


Figure 26 : Évolution de l'indice de stress hydrique à l'horizon 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée, sous deux scénarios climatiques. Les lignes en pointillés marquent le seuil critique de stress, à 0,7. À partir de cette valeur, on considère que les conditions de croissance deviennent défavorables.

Les résultats des simulations sont également comparés aux stocks de carbone mesurés *in situ* en 2019 (lignes en pointillés). Les plafonds d'accumulation de carbone détectés dans les simulations coïncident relativement bien avec les valeurs de stock mesurées. En ce qui concerne les peuplements gérés, ce résultat était attendu et montre que le modèle simule correctement les opérations sylvicoles menées dans la hêtraie gérée. En revanche, cela signifierait que la hêtraie non gérée étudiée aurait presque atteint la saturation en carbone. Toutefois, des perturbations climatiques intenses sont susceptibles de réinitialiser partiellement le stock de carbone et donc de relancer le processus de séquestration, comme on peut le voir en 2094 sous le scénario RCP 4.5 (Figure 25).

Comme il a été expliqué haut, le modèle prévoit une augmentation du stress hydrique au fil du temps (Figure 26), et des perturbations climatiques extrêmes qui coïncident avec des épisodes de mortalité importants. Des périodes de sécheresse prolongées ont précédé les effondrements de stock observés en 2041 et 2094 sous le RCP 4.5, et en 2057 sous le RCP 8.5, ce qui s'est traduit dans le modèle par une mortalité importante provoquée par le stress hydrique (Figure 27). Cette dégradation des conditions climatiques se manifeste dans le modèle par une chute brutale du volume de bois et donc du stock de carbone. Ce phénomène pourrait s'approcher de ce qui se passerait dans la réalité dans les sites étudiés

car cette tendance a déjà été observée par le passé dans les Pyrénées (Camarero, 2017; Département de la santé des forêts, 2019a).

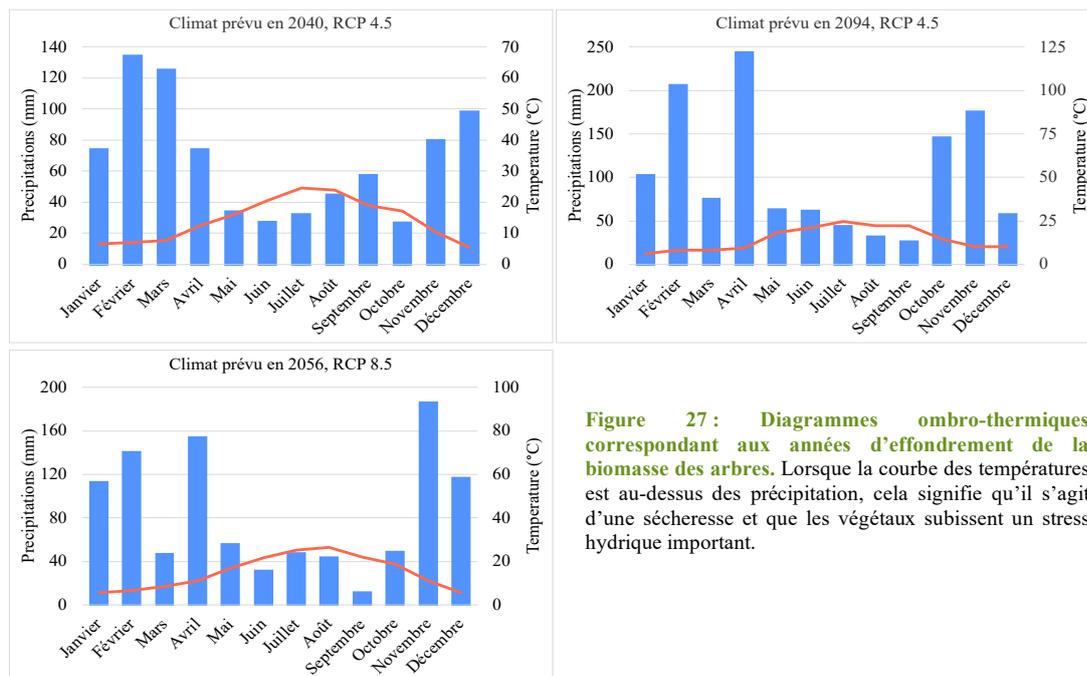


Figure 27 : Diagrammes ombro-thermiques correspondant aux années d'effondrement de la biomasse des arbres. Lorsque la courbe des températures est au-dessus des précipitation, cela signifie qu'il s'agit d'une sécheresse et que les végétaux subissent un stress hydrique important.

Enfin, la production forestière ne semble que peu affectée par l'évolution du climat. En effet, la quantité cumulée de bois récolté sur une période de 100 ans (Figure 25, courbe rouge foncé) est presque égale sous les deux scénarios climatiques, quoique légèrement plus élevée sous le scénario RCP 8.5. Ceci peut être induit par la gestion sylvicole appliquée au peuplement, qui a pour but de maintenir des conditions optimales de croissance en régulant notamment la densité d'arbres et donc la compétition pour la ressource en eau. Toutefois, la gestion telle qu'elle est implémentée dans le modèle ne permet d'éviter que partiellement les crises de mortalité durant les épisodes de sécheresse mentionnés plus haut : l'effondrement du stock de carbone dans la biomasse des arbres est bien visible à chaque période de crise mentionnée plus haut, mais l'amplitude de mortalité est plus faible que dans les parcelles non-gérées. De plus, le stress hydrique est également le même dans les deux parcelles, peu importe le scénario climatique (Figure 26).

B. L'accumulation du carbone dans le sol

La Figure 28 présente la dynamique d'accumulation du carbone dans le sol entre 2010 et 2100 dans une hêtraie gérée et une hêtraie non gérée, sous deux scénarios climatiques. Les valeurs de stock de carbone du sol en 2019 ne sont pas représentées. Dans le modèle GO+, le compartiment du sol est alimenté par les apports de débris ligneux (arbres morts, feuillage, etc.). Les pics d'approvisionnement observables sous les deux scénarios climatiques, aussi bien dans le peuplement géré que dans le peuplement non géré, correspondent aux épisodes de mortalités importants mentionnés dans la section précédente. Si l'on exclut ces apports irréguliers, il est difficile de distinguer des tendances d'accumulation de carbone dans le sol propres aux peuplement géré ou non géré, quel que soit le scénario climatique. Toutefois, la dynamique du carbone dans le sol est beaucoup plus lente que celle du carbone dans la biomasse vivante. Il est donc cohérent de ne pas observer de tendance car une période de simulation de 100 ans est trop courte pour observer une réponse du carbone du sol à la gestion sylvicole et au climat.

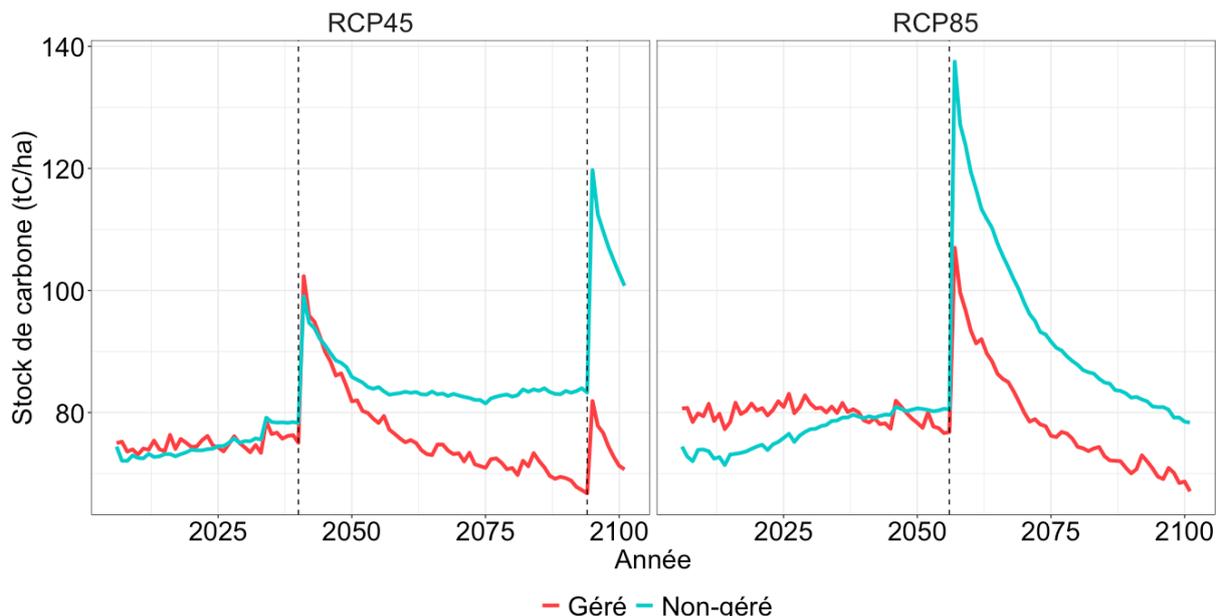


Figure 29 : Simulation des dynamiques d'accumulation de carbone dans le sol entre 2006 et 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée, sous deux scénarios climatiques.

Le compartiment du sol peut être décomposé en quatre fractions dans le modèle (Figure 29) : une fraction biologique, une fraction résistante (qui représente notamment le bois mort, lentement décomposable), une fraction décomposable (qui correspond aux couches organiques du sol rapidement minéralisées) et l'humus (qui correspond à la litière). La quantité de carbone stocké dans la fraction résistante est celle qui varie le plus au cours du temps selon les deux types de gestion et sous les deux scénarios climatiques. Cette fraction explique d'ailleurs presque à elle seule la dynamique d'accumulation du carbone dans le sol. Une tendance légère se dessine, montrant une accumulation de carbone dans le bois mort plus importante dans le peuplement non géré, sous les deux scénarios climatiques : $+30 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$ sous le RCP 4.5 et $+10 \text{ tC}\cdot\text{ha}^{-1}$ sous le RCP 8.5. Les autres fractions du sol restent relativement stables.

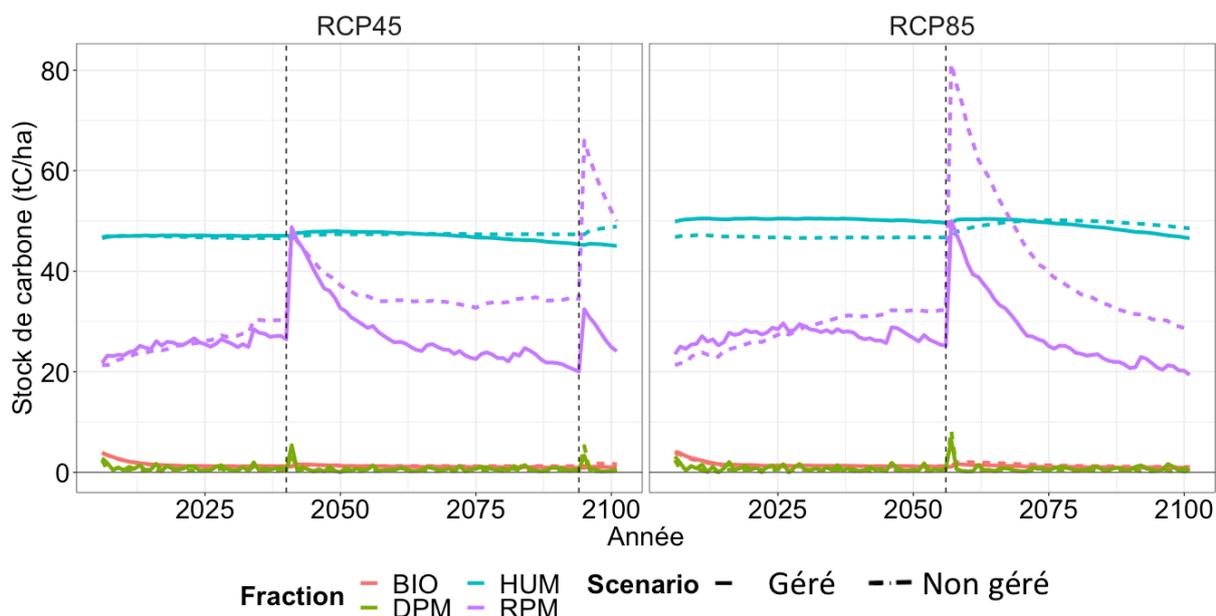


Figure 28 : Simulation des dynamiques d'accumulation de carbone dans les différentes fractions du sol entre 2006 et 2100, dans une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée, sous deux scénarios climatiques. Le sol est fractionné en quatre parties : BIO qui correspond à la fraction biologique du sol, HUM qui correspond à la litière, DPM qui correspond aux couches organiques rapidement décomposables, RPM qui correspond à une fraction résistante lentement décomposable comme le bois mort.

C. Remplacement du carbone récolté

La Figure 30 illustre l'évolution de la différence de stock total de carbone *in situ* (carbone du sol et biomasse des arbres) entre les hêtraies gérées et non gérées, sous deux scénarios climatiques. Le facteur qui contrôle l'accumulation de carbone *in situ* est la gestion sylvicole. En effet, la différence de stock est très similaire sous le scénario RCP 4.5 et le scénario RCP 8.5, donc le facteur climatique n'est pas prépondérant.

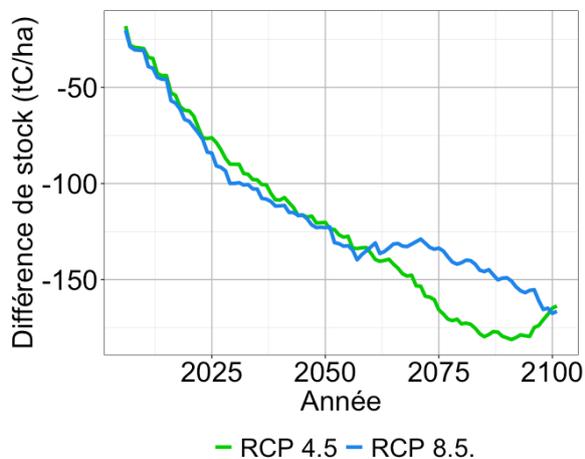


Figure 30 : Évolution de la différence de stock de carbone à l'horizon 2100 entre une hêtraie gérée et une hêtraie non-gérée

Les usages du bois supplémentaire récolté en forêt viennent généralement remplacer d'autres matériaux ou énergies dont le cycle de vie émet davantage de carbone fossile : ce sont les effets de substitution. Nous avons ici estimé un coefficient de remplacement S_{eq} associé à l'exploitation des *vieilles forêts* des Pyrénées afin de déterminer la quantité d'émissions de gaz à effet de serre issus du carbone fossile qu'il faudrait éviter pour compenser l'extraction d'une tonne de carbone issu des *vieilles* hêtraies pyrénéennes. Par exemple, si le coefficient de remplacement S_{eq} vaut 1, cela signifie que pour compenser l'extraction de 1 tC issue des *vieilles* hêtraies, il faut éviter l'émission de 1 tC de carbone fossile. Le calcul de la valeur de S_{eq} est donné par l'équation suivante.

$$S_{eq} = \frac{C_{Unmanaged,Y} - C_{Managed,Y}}{\sum_{y=2006}^Y C_{harvested}} \quad (6)$$

où

- S_{eq} la valeur du coefficient de remplacement
- $C_{Unmanaged}$ le stock de carbone total dans le peuplement non-géré à l'année Y ($tC \cdot ha^{-1}$)
- $C_{Managed}$ le stock de carbone total dans le peuplement géré à l'année Y ($tC \cdot ha^{-1}$)
- $C_{Harvested}$ la quantité cumulée de bois récoltée dans le peuplement géré entre l'année 2006 et l'année Y ($tC \cdot ha^{-1}$)

La dynamique calculée est très sensible aux conditions initiales et montre que la hêtraie non gérée aurait une croissance plus rapide en termes de biomasse que la hêtraie gérée. Ce résultat contre intuitif s'explique par la faible densité d'arbres initiale utilisée dans la simulation, qui induit une croissance rapide des arbres dans le peuplement non géré (lequel n'atteint jamais l'auto-éclaircie) alors que la croissance est ralentie dans le peuplement géré par éclaircies et récoltes. Vers 2075, les effets liés à l'initialisation de la simulation s'estompent et la valeur du coefficient de remplacement se rapproche logiquement de la valeur 1.

4. Discussion générale

4.1. Évaluation critique des résultats

L'estimation des stocks de carbone forestiers dans des conditions « non idéales », comme c'est le cas des *vieilles forêts* de montagne, est difficile en raison de leur diversité spatiale et de leur complexité. De nombreuses méthodes ont été développées afin d'améliorer les mesures de stocks de carbone *in situ* et la modélisation de la dynamique du carbone à long terme, mais d'importantes lacunes subsistent encore.

4.1.1. Estimation des stocks de carbone *in situ*

La quantification exhaustive des stocks de carbone forestiers constitue donc un véritable défi, aussi bien en termes de temps qu'en termes de ressources. Dans cette étude, mais aussi dans les publications étudiées, les approximations et les choix scientifiques effectués influencent les résultats obtenus.

Tout d'abord, certains réservoirs de carbone ne sont pas réellement mesurés mais plutôt approximatifs, et la dynamique du carbone qui y est stocké est encore mal connue. C'est le cas de la biomasse racinaire : en général, le stock de carbone est estimé à l'aide des équations allométriques utilisées pour mesurer le stock de carbone de la biomasse aérienne mais il s'agit souvent d'un ratio établi entre les deux composantes de l'arbre. En effet, les équations allométriques sont développées à partir de méthodes d'échantillonnages robustes afin d'établir une relation entre le diamètre, la hauteur et la biomasse. Cependant, la biomasse racinaire est souvent mal estimée car il est difficile d'extraire tout le réseau racinaire d'un arbre, en particulier les petites racines. De fait, la proportion de ces racines, leur dynamique de croissance et de décomposition sont mal connues. A cela s'ajoute une incertitude supplémentaire sur le volume de sol prospecté par les racines et l'importance des associations mycorhiziennes dans le processus d'accumulation de carbone.

Le choix de l'équation allométrique lui-même a une influence directe sur le résultat obtenu. Plusieurs modèles de biomasse ont été développés pour chaque essence et certains sont plus adaptés aux objectifs d'étude que d'autres. Certains modèles présentent une plus grande précision parce qu'ils reposent sur un protocole d'échantillonnage plus robuste, ou bien parce qu'ils incluent des variables supplémentaires (âge de l'arbre, altitude, pente, etc.) mais ne peuvent pas toujours être utilisés car ces données ne sont pas mesurables. C'est le cas dans notre étude pour le hêtre. Il existe deux versions des équations de biomasse développées par (Wutzler et al., 2007) : l'une s'appuie uniquement sur la hauteur et le diamètre, tandis que l'autre, plus précise, fait notamment appel à l'âge individuel des arbres que nous n'avons pas été en mesure d'obtenir. Enfin, ces équations ont été établies sur des hêtraies de plaine et il est possible que l'allométrie des hêtres pyrénéens soit différente.

La question de la dynamique de décomposition concerne également le compartiment du bois mort (Harmon and Hua, 1991). Le phénomène de pourriture du cœur des arbres est fréquent dans les *vieilles forêts*, mais il est rarement pris en compte dans les protocoles d'estimation des stocks de carbone (Harmon et al., 2004). En effet, la pourriture du cœur est indétectable sans abattage des arbres, et il n'existe aucune méthode non-destructive permettant d'évaluer la proportion de tronc atteinte, ni le degré de décomposition. La mesure du carbone des autres parties mortes de l'arbre encore sur pied (branches mortes par exemple) n'est pas non plus évidente, et le compartiment dans lequel devraient être inclus ces éléments morts pour la comptabilisation carbone fait l'objet d'une confusion : la biomasse aérienne (à laquelle on appliquerait un coefficient de réduction de la biomasse) ou le bois mort ?

Un autre réservoir de carbone complexe à étudier est le sol. L'estimation du stock de carbone du sol repose sur des méthodes de prélèvement destructives qui demandent du temps et des analyses relativement coûteuses. D'autre part, les caractéristiques du sol étudié peuvent également rendre l'échantillonnage très difficile. Dans la présente étude, l'effort d'échantillonnage déployé est donc limité et les résultats présentés doivent être interprétés avec prudence. L'importante pierrosité et la texture du sol, ainsi que l'importante variabilité spatiale au sein d'une même parcelle ont restreint le nombre de prélèvements.

Cependant, les choix méthodologiques effectués pour estimer les stocks de carbone des *vieilles forêts* pyrénéennes semblent pertinents puisque deux tendances de stockage se distinguent clairement entre les *vieilles forêts* et les forêts gérées, et sont largement supérieures aux erreurs standards calculées. Le protocole utilisé constitue donc un compromis acceptable entre les ressources allouées à ce projet et la

précision que l'on s'attend à obtenir pour ce type de mesures, et pourrait être réutilisé pour l'estimation des stocks de carbone dans d'autres sites de *vieilles forêts* pyrénéennes. Si cette étude a permis de mettre en évidence l'impact de la gestion sur les stocks de carbone forestiers, il serait intéressant de consolider ces résultats en augmentant le nombre et la diversité des peuplements étudiés (altitudes, expositions, essences, etc.) afin d'obtenir une vue d'ensemble de la dynamique d'accumulation du carbone dans les *vieilles forêts* pyrénéennes et de pouvoir proposer des recommandations aux gestionnaires.

4.1.2. Modélisation de la dynamique du carbone

Simuler la dynamique du carbone en forêt en intégrant l'impact du changement climatique est également un processus complexe. Le modèle utilisé pour projeter l'évolution des hêtraies gérées et non gérées à l'horizon 2050 présente des limites qui nécessitent de relativiser les résultats obtenus.

Tout d'abord, le cycle des nutriments ne fait pas partie des processus implémentés dans le modèle GO+. Or, il semblerait que celui-ci joue un rôle important dans la « productivité » des *vieilles forêts*. En effet, la diminution de la disponibilité en nutriment avec l'âge du peuplement pourrait expliquer la baisse du taux d'accumulation de carbone de ces forêts (Gower et al., 1996; Ryan et al., 1997).

D'autre part, le modèle a été développé pour simuler des peuplements gérés où la proportion de bois mort est faible puisque les troncs sont récoltés. De fait, le bois mort est assimilé à la fraction résistante du sol, lentement décomposée. Cette approximation fonctionne dans un peuplement où le bois mort est composé d'un faible volume de petits débris ligneux qui sont rapidement intégrés au sol, mais se révèle peu adaptée pour la simulation de forêts non-gérées car le compartiment du bois mort se comporte différemment du sol. Le temps alloué à ce projet n'a pas permis de développer un nouveau module consacré au bois mort, incluant une dynamique de décomposition spécifique ainsi qu'une distribution des différents types de bois mort (bois mort sur pied, gros bois mort, petit bois mort).

Une autre limite du modèle qui n'a permis de simuler que les peuplements de hêtraie pure, est que GO+ n'est paramétré que pour simuler des peuplement mono-spécifiques et mono-strates. Il n'est donc pas adapté pour simuler la dynamique du carbone à long terme dans des peuplements multi-essences ou multi-étages que l'on a pu observer dans les Pyrénées (hêtraie-sapinière). En effet, outre le mélange d'essences qui est souvent observé en forêt non-gérée, les peuplements de *vieille forêt* présentent des structures multi-étages avec des arbres adultes dominants, des arbres dominés formant une strate intermédiaire, et des poches de régénération

De plus, le modèle est à l'origine paramétré pour simuler des peuplements de plaine. Des ajustements ont été effectués pour améliorer la simulation des peuplements de montagne, notamment en intégrant les facteurs de pente et d'exposition et en corrigeant le rayonnement solaire. Toutefois, ces ajustements n'ont pas été évalués à grande échelle et leur fiabilité demeure donc relative. D'autre part, certaines questions sont toujours en suspens, telles que l'impact de la neige, du gel, des avalanches. La structure du sol serait également à adapter car les couches sont supposées parallèles à la surface dans le modèle d'origine, mais cette structure est beaucoup plus irrégulière en montagne. De même, la profondeur et les modes d'enracinement sont simplifiés et ne reflètent pas nécessairement la réalité des forêts pyrénéennes. Il serait donc judicieux de réaliser d'autres simulations sur de nouveaux peuplements en intégrant l'exposition, l'altitude et la fertilité des sols pour consolider les résultats déjà obtenus.

Enfin, les prédictions du modèle sont très sensibles aux valeurs d'initialisation (densité d'arbres, âge initial du peuplement, etc.). La croissance continue observée dans les simulations de la hêtraie non-gérée pourrait ainsi résulter de la faible densité initiale d'arbres : il n'y aurait pas de compétition pour les ressources et les arbres continueraient de pousser sans se gêner, ce qui est confirmé par l'absence de mortalité due à la surdensité dans le modèle. Une autre explication serait que le taux de croissance des jeunes peuplements (2 à 40 ans) est tellement élevé qu'il compense le taux de croissance plus lent des vieux peuplements, donnant ainsi une impression de croissance continue dans la trajectoire moyenne. De nouvelles simulations avec des densités initiales plus élevées sont donc nécessaires.

4.2. Les réservoirs de carbone forestiers

Il a été démontré que les *vieilles forêts* tempérées et les *vieilles forêts* boréales constituent en soit des réservoirs de carbone considérables, mais également significativement plus importants que des forêts plus jeunes (Finér et al., 2003; Fredeen et al., 2005; Smithwick et al., 2002). Ceci est directement lié à la croissance continue des arbres et donc à l'accumulation de biomasse permanente au fil du temps. De

plus, la plupart des *vieilles forêts* examinées dans l'analyse bibliographique se comportent comme des puits de carbone pour l'atmosphère, bien que moins importants que les forêts plus jeunes (Luyssaert et al., 2008). Cependant, les réservoirs de carbone forestiers ne sont peut-être pas infinis : de récentes études, dont celle-ci, montrent que le taux d'accumulation de carbone dans la biomasse des arbres tend à se stabiliser au bout d'un certain nombre d'années et que certaines *vieilles forêts* ont peut-être même déjà atteint cet équilibre (Law et al., 2003; Nabuurs et al., 2013). Toutefois, le temps nécessaire pour atteindre ce plateau dépend grandement du site, du type de peuplement et de l'âge des arbres. Les lacunes qui subsistent quant à la dynamique d'accumulation de carbone dans le sol et dans les racines ne permettent pas de conclure pour ces réservoirs, mais il semblerait qu'à première vue, ils ne suivraient pas cette trajectoire.

Cette stabilisation du taux d'accumulation de biomasse, qui se traduit par une baisse de « productivité », pourrait être attribuée à une diminution de la productivité primaire brute (*GPP*), à une augmentation de la respiration (R_{ECO}), ou encore à ces deux phénomènes combinés. Toutefois, aucune de ces hypothèses n'a encore été prouvée sans ambiguïté. L'impact de ces processus sur le déclin de la productivité primaire nette de l'écosystème (*NEE*) est très relatif et varie selon les peuplements et les années. L'accroissement de la respiration d'entretien des tissus ligneux, la diminution de la disponibilité en nutriments, ou encore l'augmentation du stress hydrique dû à la complexification du réseau hydraulique de l'arbre avec l'âge sont autant de facteurs pouvant potentiellement affecter ces processus (Gower et al., 1996).

D'autres facteurs extérieurs, tels que le changement climatique, pourraient également influencer la capacité des forêts à séquestrer du carbone et contrebalancer les effets de la baisse de « productivité » des *vieilles forêts* (Zhu et al., 2018). La fréquence accrue des perturbations climatiques (Seidl et al., 2017) pourrait ainsi retarder la saturation des puits de carbone forestiers en provoquant des épisodes de mortalité qui relanceraient la croissance du peuplement. En parallèle, la modification de la composition atmosphérique (augmentation de la concentration en CO_2 et des dépôts en azote) et l'allongement des saisons de croissance stimulent la croissance des arbres (Norby et al., 2005; Quinn Thomas et al., 2010; Dragoni et al., 2011; McMahon et al., 2010). Cet effet positif peut toutefois s'accompagner d'une diminution de la densité du bois (Pretzsch et al., 2018).

Le changement climatique pourrait également avoir des effets négatifs sur l'accumulation de carbone par les *vieilles forêts* : la variabilité climatique interannuelle a un impact plus important sur le bilan carbone annuel des *vieilles forêts* que sur celui des forêts plus jeunes (Anthoni et al., 2002; Wharton and Falk, 2016). Cela tient au fait que les *vieilles forêts* sont proches de l'équilibre et que la productivité primaire nette de l'écosystème est plus faible. En effet, les *vieilles forêts* ne sont *a priori* pas plus sensibles au changement climatique que les autres forêts, mais étant donné que la marge entre puit et source de carbone est plus faible, les perturbations climatiques induisant un accroissement de la respiration (i.e. une diminution de l'assimilation de carbone) ont un impact plus important sur le bilan carbone annuel. À l'inverse, les forêts plus jeunes ont une productivité primaire nette plus élevée donc les variations du taux d'assimilation de carbone sont lissées.

Un autre facteur susceptible d'influencer la dynamique d'assimilation de carbone par les *vieilles forêts* est la structure du peuplement. Les *vieilles forêts* se caractérisent notamment par des poches de régénération et donc par le recrutement continu de jeunes arbres. Le maintien d'une diversité de classes d'âge pourrait contribuer au maintien de la productivité primaire nette du peuplement (Bradford et al., 2008; Knohl et al., 2003) : la productivité élevée des jeunes arbres compenserait alors la baisse de productivité des vieux arbres et donnerait l'illusion d'une productivité moyenne maintenue. De même, la diversité d'essences permet d'allonger la période d'assimilation du carbone au cours de l'année : un peuplement mixte de conifères et de feuillus séquestre ainsi du carbone sur une plus longue période qu'un peuplement de feuillus pur car les conifères conservent leurs aiguilles durant l'hiver et photosynthétisent donc plus longtemps (Hadley and Schedlbauer, 2002). La diversité des essences joue également un rôle dans la séquestration du carbone dans le sol, en particulier dans les trente premiers centimètres (Grüneberg et al., 2014; Schulp et al., 2008; Vesterdal et al., 2013). Toutefois, il n'existe pas de consensus quant à quel type de peuplement (feuillus, conifères ou mixtes) stocke le plus de carbone dans le sol (Boča et al., 2014; Grüneberg et al., 2014; Gurmessa et al., 2013; Malý et al., 2014). Cela dépend largement de la localisation et du type de sol étudié.

4.3. Perspectives

4.3.1. Préservation des *vieilles forêts* : Risques et bénéfices

Les *vieilles forêts* fournissent les mêmes services écosystémiques que n'importe quelle autre forêt : protection des sols contre l'érosion, qualité de la ressource en eau, réservoir de biodiversité, réservoir de carbone, espace récréatif, etc. Si elles ne sont pas exploitées, elles ne remplissent pas le service de fourniture du produit « bois ». Cependant, elles jouent également des rôles qu'elles seules peuvent remplir.

Les *vieilles forêts* abritent une biodiversité très spécifique, puisqu'elles constituent un habitat privilégié pour toutes les espèces qui requièrent une grande diversité de bois mort pour accomplir tout ou partie de leur cycle de vie. L'abondance de dendro-microhabitats attire ainsi de nombreuses espèces tels que les coléoptères saproxyliques (Martikainen et al., 2000; Savoie et al., 2015), les oiseaux cavernicoles (hibou, pics) et les mammifères cavernicoles (chauve-souris, martres, loir), mais aussi des champignons saproxyliques (Reber et al., 2015) et d'autres espèces végétales. L'intervention humaine, même limitée, peut avoir des impacts significatifs sur ces écosystèmes, en perturbant un fragile équilibre. Par exemple, l'accessibilité des forêts aux hommes peut aussi bien affecter certaines espèces très sensibles au dérangement (Grand tétras), que la dynamique de renouvellement du bois mort à cause du prélèvement (Behjou et al., 2018). De même, la gestion de certaines *vieilles forêts* par éclaircies partielles menace l'existence de certaines espèces (Law et al., 2013). De récentes études ont également montré que les *vieilles forêts* pourraient protéger certaines espèces d'oiseaux sensibles au changement climatique en jouant un rôle de « tampon » (Betts et al., 2018). La préservation de ces réservoirs de biodiversité semble donc essentielle, et les politiques de gestion forestière prennent en compte cet aspect, même si des efforts supplémentaires en termes de surface protégée pourraient être fournis dans certains contextes (Brown et al., 2019 ; Savoie et al., 2015).

Cependant, les *vieilles forêts* constituent également des stocks considérables de carbone *in situ*, et leur maintien de dépend pas uniquement de la gestion sylvicole appliquée. Bien que toutes les études ne s'accordent pas sur la façon dont évolue la résilience d'un écosystème forestier avec l'âge, plusieurs d'entre elles montrent que certaines essences deviennent, en vieillissant, plus vulnérables à toute une gamme de perturbations. Paradoxalement, le principal risque associé à la préservation des stocks de carbone *in situ* vient de la taille du stock : plus un stock est important, plus la quantité de carbone potentiellement réémise dans l'atmosphère suite à une perturbation est importante. Bien que le risque de feu de forêt soit peu présent dans les Pyrénées et ne tende pas à augmenter d'ici 2040 (Météo France, 2010), les épisodes de sécheresse de plus en plus intenses et les épidémies de ravageurs représentent une menace bien réelle dans les Pyrénées. Dans le *Haut Comminges*, la fréquence des dépérissements provoqués par les sécheresses augmente progressivement et la distribution des essences en fonction de l'altitude change en raison de leur sensibilité à la sécheresse (Département de la santé des forêts, 2019a, 2019b). D'après les projections des scénarios RCP 4.5 et 8.5 (Météo France, 2016), ces épisodes de sécheresse vont se multiplier, ce qui pourrait accroître la tendance de mortalité des sapins pectinés observée depuis les années 80 dans les Pyrénées (Camarero, 2017). Les arbres affaiblis par des sécheresses successives deviennent également plus vulnérables aux épidémies de ravageurs. Le scolyte du sapin qui provoque des dégâts considérables dans d'autres massifs français et paralyse le marché du bois de sapin (Le Bois International, 2019) n'a pas encore atteint les Pyrénées, mais il est susceptible de causer des dommages importants sur les peuplements de sapin pectiné, qui dominent dans ce massif (Département de la santé des forêts, 2019b).

4.3.2. Exploitabilité des *vieilles forêts*

A. Stocks de carbone *in situ* et exploitation sylvicole

La remise en gestion des *vieilles forêts* non-gérées a un impact significatif sur la séquestration de carbone. Toutefois, l'ampleur de cet impact sur le potentiel de séquestration des *vieilles forêts* est mal connue, bien qu'on sache déjà que l'exploitation partielle et la conversion progressive des *vieilles forêts* en forêts plus jeunes ont des répercussions significatives sur le stockage du carbone.

La présente étude a clairement mis en évidence l'impact de la gestion forestière sur les stocks de carbone *in situ*. L'appauvrissement du stock total de carbone est d'au moins 50% dans les parcelles gérées, soit 125 à 200 tC.ha⁻¹ (hors carbone du sol, hors sapinières), et le stock de carbone du bois mort est diminué de près de 90% (50 à 70 tC.ha⁻¹).

Plusieurs études s'accordent ainsi à montrer que l'exploitation forestière diminue le stock de carbone *in situ*, et réduit le potentiel de séquestration du carbone par les *vieilles forêts*. Le prélèvement des arbres dominants peut induire une diminution significative à la fois du stock de carbone *in situ* et du potentiel de séquestration du carbone car, dans les forêts tempérées, près de la moitié du stock total de carbone se trouve dans la biomasse aérienne des arbres (Kēniņa et al., 2018; Knohl et al., 2003; Matsuzaki et al., 2013). C'est d'ailleurs le phénomène que l'on observe dans la *vieille* sapinière pyrénéenne étudiée ici : les très larges arbres sont morts et le stock de carbone de la biomasse aérienne s'en trouve diminué de moitié (Figure 18), et la régénération ne compense pas cette perte de stock. De fait, plus l'exploitation est intense, plus la période de reconstitution des stocks de carbone est longue et plus la quantité d'émissions de carbone à compenser augmente (Harmon et al., 1990; Matsuzaki et al., 2013).

L'exploitation forestière impacte également le stockage du carbone dans le sol, en particulier dans les couches organiques. D'après (Achat et al., 2015), dans le cas des forêts tempérées, les couches de sol organo-minérales ne que peu affectées par les opérations sylvicoles, tandis que le stock de carbone des couches organiques (en particulier la litière) diminue en moyenne de 20%. La vulnérabilité des stocks de carbone du sol dépend également du type de sol et des techniques d'exploitation sylvicole. Cependant, ces pertes ne sont pas nécessairement permanentes et le stock est susceptible d'être reconstitué plus rapidement que le stock de la biomasse aérienne (Nave et al., 2010).

B. Contrainte d'exploitation

Les *vieilles forêts* européennes sont devenues rares. La difficulté historique d'exploitation de ces zones explique en partie leur préservation. Selon l'Institut Géographique National (IGN), le degré d'exploitabilité d'une forêt est déterminé selon quatre critères (IGN, 2018):

- **La présence d'une piste** pour débarder les bois. S'il n'y en a pas, alors l'exploitabilité est toujours considérée comme difficile.
- **La distance de débardage** pour acheminer les bois du point d'inventaire à une route accessible aux camions. Au-delà de 2 km l'exploitabilité est toujours considérée comme difficile.
- **La pente maximale** que rencontre l'engin de débusquage. À partir de 30 %, l'exploitabilité est toujours considérée comme difficile.
- **La portance et l'aspérité du terrain**. Un terrain jamais portant ou très accidenté ne peut pas être facile à exploiter.

D'après les inventaires de *vieilles forêts* précédemment menés (Savoie et al., 2015) et nos propres observations de terrain, les *vieilles forêts* pyrénéennes cumulent généralement tous les critères d'exploitation difficile : peu d'accès, pentes très fortes, etc. Des ressources économiques conséquentes devraient donc être déployées pour rendre ces forêts accessibles, et donc exploitables. Et, même dans ce cas, la rentabilité de cette opération n'est pas garantie. En effet, les principales essences recensées dans les *vieilles forêts* pyrénéennes sont le sapin pectiné (*Abies alba*), le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et une minorité de feuillus tels que le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le tilleul (*Tilia cordata*). Ces essences ne sont pas les plus demandées et les mieux valorisées sur les marchés actuels, même pour des diamètres exceptionnellement importants (Le Bois International, 2019). De plus, la qualité du bois extrait de ces forêts est incertaine. La fréquence de hêtre au cœur rouge augmente avec l'âge et le diamètre de l'arbre, or cette caractéristique peut fortement dévaluer le prix du bois (Arnal and Potter, 2011). La pourriture du cœur est également plus fréquente chez les sapins pectiné âgés, et dans les vieux peuplements de manière générale (Chomicz-Zegar et al., 2016), et cette maladie induit également une dévaluation des prix du bois. Les problèmes de pourriture et de couleur du cœur sont presque impossible à détecter avant l'abattage, et les arbres abîmés sont généralement abandonnés sur place (Matsuzaki et al., 2013), quand ils auraient pu continuer de remplir leurs fonctions écologiques en restant sur pied.

Enfin, la stratégie bas-carbone de la France prévoit notamment de s'appuyer sur le pouvoir de substitution du bois, c'est-à-dire d'utiliser prioritairement le bois plutôt que d'autres énergies ou matériaux qui entraînent des émissions de carbone fossile conséquentes et ainsi d'éviter des émissions de gaz à effet de serre. Dans le cas des *vieilles forêts*, il est peu probable que les émissions liées à la construction de chemins d'accès, au transport des marchandises, à la récolte, etc. soient compensables à l'échelle d'un cycle forestier (Harmon et al., 1990). De plus, la faible qualité présumée du bois récolté (et par extension la non utilisation d'une grande partie de ce bois) rend difficile, voire irréaliste l'effet de substitution nécessaire d'ici 2100 pour atteindre les valeurs d'équilibre estimées dans la présente étude.

4.3.3. Une gestion par compromis ?

La gestion des *vieilles forêts* constitue un défi pour les gestionnaires et aménagistes forestiers. Les plans d'aménagement doivent déterminer un équilibre entre la préservation des stocks de carbone et des réservoirs de biodiversité, l'exploitation des *vieilles forêts* économiquement intéressantes, et la gestion des forêts à risque. Une optimisation de l'aménagement forestier permettrait de déterminer quelles forêts peu sujettes au risque de perturbation devraient être préservées au titre de réservoir de biodiversité et de carbone, et quelles forêts très susceptibles de subir des perturbations devraient être gérées afin de contrôler l'étendue des dégâts (notamment en termes de pertes de carbone) (Nabuurs et al., 2013).

Il existe déjà des schémas d'exploitation permettant de maintenir les stocks de carbone, qui pourraient être appliqués aux *vieilles forêts* susceptibles d'entrer en exploitation. L'exploitation partielle, par exemple, ne diminuerait pas le potentiel de séquestration carbone de certaines *vieilles forêts* (Matsuzaki et al., 2013). Le mode de gestion (régulier ou irrégulier), la fréquence et l'intensité des coupes, sont des paramètres importants à prendre en compte pour établir un plan d'exploitation qui maintient le niveau des stocks de carbone *in situ* dans les vieilles forêts exploitées (Harmon et al., 2009). La détermination du niveau d'exploitation dépend également de la forêt concernée. Dans une étude menée par (Matsuzaki et al., 2013), le taux d'exploitation qui n'impacte pas le stock de carbone est de 30% de la surface du peuplement.

La gestion sylvicole pourrait également être profitable aux zones de *vieilles forêts* sujettes aux épisodes de sécheresse, en limitant la compétition pour la ressource en eau et en garantissant des conditions favorables aux arbres restant (Law et al., 2013). D'autres opérations à but sanitaire peuvent être menées dans le cadre de la gestion, comme la suppression de peuplements atteints par des pathogènes ou des ravageurs afin de protéger les peuplements voisins.

Enfin, la préservation des *vieilles forêts* peut servir la stratégie bas-carbone de la France, au même titre que l'exploitation forestière. En effet, des incitations financières ont été développées dans le cadre des marchés volontaires du carbone, sous la forme de crédits carbone générés par des projets carbone forestiers. Ces projets s'appuient notamment sur la preuve qu'une méthode alternative de gestion d'un espace permettra de séquestrer plus de carbone ou de diminuer les émissions de carbone que la méthode actuellement en vigueur. Plusieurs standards volontaires ont développé des méthodes permettant d'encadrer les projets carbone. Pour n'en citer qu'un, Verra (anciennement Verified Carbon Standard) recense plusieurs projets de carbone forestiers qui concernent les *vieilles forêts* (Verra, 2017). Ses méthodes sont ainsi utilisées dans des projets de mise en réserve de *vieille forêt*, comme le *Afognak Forest Carbon Project* en Alaska qui préserve une forêt primaire de 200 ans (American Land Conservancy et al., 2012), ou encore le *Bethlehem Authority Improved Forest Management Project* aux États Unis qui empêche l'exploitation d'une autre forêt primaire (Blue Source LLC, 2013)⁴. D'autres projets carbone visent à reproduire les caractéristiques des *vieilles forêts* dans des peuplement exploités en prolongeant notamment le cycle de rotation (Ecotrust Forest Management, 2014) ou à empêcher le passage d'une gestion extensive à une gestion intensive dans les *vieilles forêts* (The Nature Conservancy of Canada and Lock Haven Improved Forest Management Project, 2011).

Verra n'est qu'un organisme parmi tant d'autres, œuvrant pour la préservation des *vieilles forêts* à travers le monde. En France, le label Bas-Carbone, porté par le Ministère de la transition écologique et solidaire ouvre la voie à des projets de compensation carbone en forêt. Bien que les premières méthodes ne concernent que des forêts gérées (Grimault et Gleizes, 2019), une méthode portant sur les vieilles forêts pourrait être proposée pour enrichir ce dispositif.

⁴ Les méthodes utilisées pour mettre en place ces projets carbone sont la VM0010 (*Methodology for Improved Forest Management : Conversion from logged to protected forest*) (GCS, 2016), et la VM0012 (*Methodology for Improved Forest Management on temperate boreal forests*) (3GreenTree Ecosystem Services Ltd and ERA Ecosystem Restoration Associates Inc., 2011).

Conclusion

Comme l'atteste les données de la littérature prise en compte ici et nos résultats, les *vieilles forêts* constituent des stocks conséquents de carbone *in situ*, généralement plus importants que les stocks de carbone observés dans des forêts gérées. Cependant, la réciproque n'est pas toujours vraie : une *vieille forêt* ne représente pas nécessairement un stock de carbone *in situ* exceptionnel. Certaines poussent dans des conditions extrêmes qui limitent la croissance des arbres et l'accumulation de carbone dans la biomasse et dans le sol (avalanches fréquentes, fortes pentes, forte pression herbivore, etc.). D'autre part, les *vieilles forêts* continuent de séquestrer du carbone, contrairement à l'opinion populaire. Toutefois, la plupart des vieux peuplements accumulent du carbone à un taux moins important que des forêts plus jeunes. Ceci s'expliquerait notamment par le changement climatique qui impacte la croissance des arbres, notamment à cause de l'accroissement du stress hydrique qui découle directement des épisodes de sécheresse plus fréquents et plus longs. La sensibilité des *vieilles forêts* au changement climatique dépend cependant de leur localisation, des essences forestières et des conditions climatiques actuelles : dans les Pyrénées, le climat tend à devenir plus sec, or les *vieilles forêts* pyrénéennes sont dominées par le sapin pectiné, qui est une essence sensible à la sécheresse. L'affaiblissement progressif des arbres pourrait alors les rendre plus vulnérables à certains ravageurs ou maladies.

Les résultats obtenus à partir des déterminations *in situ* des stocks de carbone concordent avec les résultats de la littérature examinés dans notre synthèse bibliographique. Les méthodes utilisées, bien que simples, ont permis d'obtenir une précision suffisante sur les stocks de carbone dans la biomasse des arbres et dans le bois mort pour quantifier une différence significative entre les peuplements gérés et non-gérés. Toutefois, le stock de carbone du sol n'a pas pu être évalué avec la précision requise.

Nous avons également utilisé un modèle pour extrapoler nos conclusions à la totalité du cycle de vie des hêtraies, afin de mieux saisir les interactions de la dynamique du carbone avec les scénarios climatiques dérivés des RCP 4.5 et RCP 8.5 et la gestion sylvicole. Les prévisions obtenues confirment l'impact à long terme de la gestion sur les stocks de carbone *in situ*. Elles montrent également que le climat futur est susceptible de limiter la croissance des arbres, conduisant à une stagnation du stock de carbone *in situ* à long terme, et de provoquer une mortalité conséquente des arbres suite à des épisodes extrêmes de sécheresse, quel que soit le type de gestion. Nous concluons donc que le stock de carbone forestier est vulnérable et probablement limité. Nous encourageons également une évaluation critique de l'aménagement des *vieilles forêts*, afin d'optimiser le stockage du carbone *in situ*. L'objectif serait de privilégier l'exploitation de peuplements forestiers où la qualité du bois récolté est assurée, tout en préservant les peuplements à forte valeur de stock de carbone *in situ* dont l'exploitation ne permettrait pas d'atteindre la neutralité carbone. Les prévisions du modèle pourraient permettre d'estimer la quantité d'émissions de carbone fossile à éviter pour compenser la diminution des stocks de carbone *in situ*.

Ainsi, d'un point de vue strictement biogéochimique, nous pouvons conclure que la conversion des *vieilles forêts* non-gérées doit tenir compte de la qualité des produits ligneux récoltés et de leur éventuel potentiel de substitution pour faire en sorte que le bilan carbone de l'exploitation de ces forêts soit neutre. Cet objectif pourrait s'avérer difficile à atteindre dans les zones où la qualité du bois est faible et où l'accessibilité est restreinte. Cependant, bien qu'il existe de nombreux freins à une exploitation à but économique des *vieilles forêts*, l'intégration de ces espaces dans les futurs plans d'aménagement forestier est cruciale pour accroître leur résilience face au changement climatique, préserver les stocks de carbone *in situ* et les réservoirs de biodiversité qu'ils constituent.

Nous soulignons que ce rapport concerne exclusivement la dynamique du carbone mais que les forêts âgées, renfermant des stocks de bois mort importants, rendent par ailleurs des services écosystémiques de protection et conservation uniques et irremplaçables.

Bibliographie

3GreenTree Ecosystem Services Ltd, ERA Ecosystem Restoration Associates Inc., 2011. VM0012 Improved Forest Management on Privately Owned Properties in Temperate and Boreal Forests (LtPF).

Achat, D.L., Fortin, M., Landmann, G., Ringeval, B., Augusto, L., 2015. Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Scientific Reports* 5, 15991.

ADEME, 2014. Carbone organique des sols : L'énergie de l'agro-écologie, une solution pour le climat. ADEME.

ADEME, IGN, 2019. Contribution de l'IGN à l'établissement des bilans carbone des forêts des territoires (PCAET). ADEME.

Alberti, G., Candido, P., Peressotti, A., Turco, S., Piussi, P., Zerbi, G., 2005. Aboveground biomass relationships for mixed ash (*Fraxinus excelsior* L. and *Ulmus glabra* Hudson) stands in Eastern Prealps of Friuli Venezia Giulia (Italy). *Annals of Forest Science* 62, 831–836.

American Land Conservancy, Rocky Mountain Elk Foundation, Camco Global, 2012. Afognak Forest Carbon Project.

Anthoni, P.M., Unsworth, M.H., Law, B.E., Irvine, J., Baldocchi, D.D., Tuyl, S.V., Moore, D., 2002. Seasonal differences in carbon and water vapor exchange in young and old-growth ponderosa pine ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 111, 203–222.

Arnal, D., Potter, B.D., 2011. HÊTRE AU CŒUR ROUGE ET HÊTRE BLANC : LES FAUX JUMEAUX 10.

Arsenault, A., 2003. A note on the ecology and management of old-growth forests in the Montane Cordillera. *The Forestry Chronicle* 79, 441–454.

Balboa-Murias, M., Rojo, A., G. Álvarez, J., Merino, A., 2006. Carbon and nutrient stocks in mature *Quercus robur* L. stands in NW Spain. *Annals of Forest Science* 63, 557–565.

Bazzaz, F.A., 1979. The Physiological Ecology of Plant Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10, 351–371.

Behjou, F., Lo Monaco, A., Tavankar, F., Venanzi, R., Nikooy, M., Mederski, P., Picchio, R., 2018. Coarse Woody Debris Variability Due to Human Accessibility to Forest. *Forests* 9, 509.

Besnard, S., Carvalhais, N., Arain, M.A., Black, A., de Bruin, S., Buchmann, N., Cescatti, A., Chen, J., Clevers, J.G.P.W., Desai, A.R., Gough, C.M., Havrankova, K., Herold, M., Hörtnagl, L., Jung, M., Knohl, A., Kruijt, B., Krupkova, L., Law, B.E., Lindroth, A., Noormets, A., Roupsard, O., Steinbrecher, R., Varlagin, A., Vincke, C.,

Reichstein, M., 2018. Quantifying the effect of forest age in annual net forest carbon balance. *Environmental Research Letters* 13, 124018.

Betts, M.G., Phalan, B., Frey, S.J.K., Rousseau, J.S., Yang, Z., 2018. Old-growth forests buffer climate-sensitive bird populations from warming. *Diversity and Distributions* 24, 439–447.

Bisbing, S.M., Alaback, P.B., DeLuca, T.H., 2010. Carbon storage in old-growth and second growth fire-dependent western larch (*Larix occidentalis* Nutt.) forests of the Inland Northwest, USA. *Forest Ecology and Management* 259, 1041–1049.

Blue Source LLC, 2013. Bethlehem Authority Improved Forest Management Project.

Boča, A., Van Miegroet, H., Gruselle, M.-C., 2014. Forest Overstory Effect on Soil Organic Carbon Storage: A Meta-analysis. *Soil Science Society of America Journal* 78, S35.

Bradford, J.B., Birdsey, R.A., Joyce, L.A., Ryan, M.G., 2008. Tree age, disturbance history, and carbon stocks and fluxes in subalpine Rocky Mountain forests. *Global Change Biology* 14, 2882–2897.

British Columbia Ministry of Forests, 1992. Old growth strategy for British Columbia.

Brown, J.A., Lockwood, J.L., Avery, J.D., Curtis Burkhalter, J., Aagaard, K., Fenn, K.H., 2019. Evaluating the long-term effectiveness of terrestrial protected areas: a 40-year look at forest bird diversity. *Biodiversity and Conservation* 28, 811–826.

Bugmann, H., 1996. Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing. *Journal of Vegetation Science* 7, 359–370.

Camarero, J.J., 2017. The Multiple Factors Explaining Decline in Mountain Forests: Historical Logging and Warming-Related Drought Stress is Causing Silver-Fir Dieback in the Aragón Pyrenees, in: Catalan, J., Ninot, J.M., Aniz, M.M. (Eds.), *High Mountain Conservation in a Changing World*. Springer International Publishing, Cham, pp. 131–154.

Carvalhais, N., Forkel, M., Khomik, M., Bellarby, J., Jung, M., Migliavacca, M., Mu, M., Saatchi, S., Santoro, M., Thurner, M., Weber, U., Ahrens, B., Beer, C., Cescatti, A., Randerson, J.T., Reichstein, M., 2014. Global covariation of carbon turnover times with climate in terrestrial ecosystems. *Nature* 514, 213–217.

Chen, J., Paw U, K.T., Ustin, S.L., Suchanek, T.H., Bond, B.J., Brosofske, K.D., Falk, M., 2004. Net Ecosystem Exchanges of Carbon, Water, and Energy in Young and Old-growth Douglas-Fir Forests. *Ecosystems* 7.

- Chomicz-Zegar, E., Niemtur, S., Kapsa, M., Ambroży, S., 2016. Butt rot occurrence in plus trees of Silver fir *Abies alba* Mill. and Norway spruce *Picea abies* (L.) from the Carpathians. *Forest Research Papers* 77, 212–220.
- Ciais, P., Loustau, D., Ogee, J., Dufrene, E., François, C., Davi, H., Viovy, N., Delage, F., Piao, S., 2011. How will the production of French forests respond to climate change? An integrated analysis from site to country scale., in: *Forests, Carbon Cycle and Climate Change*. Denis Loustau, Paris, pp. 201–227.
- CIFOR, CIRAD, CEC, IFRI, 2015. Countries of REDD+ projects worldwide [WWW Document]. International Database on REDD+ projects and programmes.
- Davis, M., 1996. *Eastern Old-Growth Forests: Prospects for Rediscovery and Recovery*. Island Press.
- Demain, C., Journée, M., Bertrand, C., 2013. Evaluation of different models to estimate the global solar radiation on inclined surfaces. *Renewable Energy* 50, 710–721.
- Département de la santé des forêts, 2019a. La lettre du DSF : Spéciale sécheresses 8.
- Département de la santé des forêts, 2019b. Recrudescence des mortalités de sapins pectinés : l'est de la France semble plus touché.
- Desai, A.R., Bolstad, P.V., Cook, B.D., Davis, K.J., Carey, E.V., 2005. Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. *Agricultural and Forest Meteorology* 128, 33–55.
- DNR Old-growth forest Committee, 2002. *DNR's Old-growth Forests Guideline: Implementation Results 2002*.
- DRAAF Occitanie, 2019. Programme régional de la forêt et du bois Région Occitanie 2019 – 2029.
- Dragoni, D., Schmid, H.P., Wayson, C.A., Potter, H., Grimmond, C.S.B., Randolph, J.C., 2011. Evidence of increased net ecosystem productivity associated with a longer vegetated season in a deciduous forest in south-central Indiana, USA: INCREASED NEP IN A DECIDUOUS FOREST. *Global Change Biology* 17, 886–897.
- Duffy, D.C., Meier, A.J., 1992. Do Appalachian Herbaceous Understories Ever Recover from Clearcutting? *Conservation Biology* 6, 196–201.
- Dupouey, J.L., Sciama, D., Koerner, W., Dambrine, E., Rameau, J.C., 2002. La végétation des forêts anciennes. *Revue forestière française*.
- Ecotrust Forest Management, 2014. *Ecotrust Forest Management (EFM) Improved Forest Management Group Project*.
- Eräjää, S., Halme, P., Kotiaho, J., Markkanen, A., Toivanen, T., 2010. The volume and composition of dead wood on traditional and forest fuel harvested clear-cuts. *Silva Fennica* 44.
- Eriksson, C.P., Holmgren, P., 1996. Estimating stone and boulder content in forest soils — evaluating the potential of surface penetration methods. *CATENA* 28, 121–134.
- Falk, M., Wharton, S., Schroeder, M., Ustin, S., U, K.T.P., 2008. Flux partitioning in an old-growth forest: seasonal and interannual dynamics. *Tree Physiology* 28, 509–520.
- FAO, 2018. *The state of the world's forests : Forest pathways to sustainable development*. FAO, Rome.
- FAO, 2002. *Second Expert Meeting on harmonizing forest-related definitions for use by various stakeholders* 83.
- FAO, 1990. *Why are forests important ?*
- FEMAT, 1993. *Forest Ecosystem Management: An Ecological, Economic, and Social Assessment*.
- Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S., Starr, M., 2003. Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting. *Forest Ecology and Management* 174, 51–63.
- Forest.ru, 2019. *Russian old-growth forests*. Forest.ru, All about russian forests. URL
- Fredeen, A.L., Bois, C.H., Janzen, D.T., Sanborn, P.T., 2005. Comparison of coniferous forest carbon stocks between old-growth and young second-growth forests on two soil types in central British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1411–1421.
- GCS, 2016. *VM0010 Methodology for Improved Forest Management: Conversion from Logged to Protected Forest*.
- Giguère-Croteau, C., Boucher, É., Bergeron, Y., Girardin, M.P., Drobyshev, I., Silva, L.C.R., Hélie, J.-F., Garneau, M., 2019. North America's oldest boreal trees are more efficient water users due to increased [CO₂], but do not grow faster. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116, 2749–2754.
- GisSol, ICGS-RMQS, INRA, 2017. *Estimation des stocks de carbone organique de 0 à 30cm de profondeur en France métropolitaine hors Corse*.
- Gower, S.T., McMurtrie, R.E., Murty, D., 1996. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 378–382.
- Grimault, J., Gleizes, O., 2019. *Du projet Vocal au label Bas-Carbone...La certification de projets carbone en forêt française*. Forêt Entreprise 24–29.
- Gruber, M., 1980. *Étages et séries de végétation de la chaîne pyrénéenne*.
- Grüneberg, E., Ziche, D., Wellbrock, N., 2014. *Organic carbon stocks and sequestration rates of*

- forest soils in Germany. *Global Change Biology* 20, 2644–2662.
- Gurmesa, G.A.G.A., Schmidt, I.K.S.K., Gundersen, P., Vesterdal, L., 2013. Soil carbon accumulation and nitrogen retention traits of four tree species grown in common gardens. *Forest Ecology and Management* 47–57.
- Hadley, J.L., Schedlbauer, J.L., 2002. Carbon exchange of an old-growth eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) forest in central New England. *Tree Physiology* 22, 1079–1092.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L.P., Justice, C.O., Townshend, J.R., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342, 850–853.
- Harmon, M.E., Bible, K., Ryan, M.G., Shaw, D.C., Chen, H., Klopatek, J., Li, X., 2004. Production, Respiration, and Overall Carbon Balance in an Old-Growth *Pseudotsuga-Tsuga* Forest Ecosystem. *Ecosystems* 7, 498–512.
- Harmon, M.E., Ferrell, W.K., Franklin, J.F., 1990. Effects on Carbon Storage of Conversion of Old-Growth Forests to Young Forests. *Science* 247, 699–702.
- Harmon, M.E., Hua, C., 1991. Coarse Woody Debris Dynamics in Two Old-Growth Ecosystems. *BioScience* 41, 604–610.
- Harmon, M.E., Moreno, A., Domingo, J.B., 2009. Effects of Partial Harvest on the Carbon Stores in Douglas-fir/Western Hemlock Forests: A Simulation Study. *Ecosystems* 12, 777–791.
- Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fath, B., Sexton, J., Yatkov, Misha., 2011. Differences between standing and downed dead tree wood density reduction factors: A comparison across decay classes and tree species (No. NRS-RP-15). U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, Newtown Square, PA.
- Helms, J., 1998. *The dictionary of forestry*. Bethesda, MD : Society of American Foresters.
- Hilbert, J., Wienszyk, A., 2007. Old-growth definitions and management: A literature review. *BC Journal of Ecosystems and Management* 8, 18.
- Hollinger, D.Y., Kelliher, F.M., Byers, J.N., Hunt, J.E., McSeveny, T.M., Weir, P.L., 1994. Carbon Dioxide Exchange between an Undisturbed Old-Growth Temperate Forest and the Atmosphere. *Ecology* 75, 134–150.
- Hoover, C.M., Leak, W.B., Keel, B.G., 2012. Benchmark carbon stocks from old-growth forests in northern New England, USA. *Forest Ecology and Management* 266, 108–114.
- ICOS, 2018a. Instructions for ancillary vegetation measurements in forest: Green area index, aboveground biomass, litter biomass.
- ICOS, 2018b. Instructions for soil sampling and preparation for monitoring the soil organic carbon and nitrogen.
- IGN, 2018. Les forêts anciennes: État des lieux des forêts déjà présentes dans la première moitié du XIXe siècle. (No. 42), L'IF Synthèse périodique de l'inventaire forestier. IGN.
- IGN, 2018. La forêt française - Etat des lieux et évolutions récentes - Panorama des résultats de l'inventaire forestier – Édition 2018.
- IGN, 2016. Données brutes. IGN Inventaire Forestier.
- IPCC, 2000. Summary for policymakers: land use, land-use change, and forestry : a special report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Intergovernmental Panel on Climate Change.
- Johnson, E.A., Miyanishi, K., Weir, J.M.H., 1995. Old-growth, disturbance, and ecosystem management. *Canadian Journal of Botany* 918–926.
- Jonard, M., Nicolas, M., Coomes, D.A., Caignet, I., Saenger, A., Ponette, Q., 2017. Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of The Total Environment* 574, 616–628.
- Karvonen, L., 2000. Guidelines for Landscape Ecological Planning. Forestry Publications of Metsähallitus 49.
- Ķēniņa, L., Elferts, D., Bādērs, E., Jansons, Ā., 2018. Carbon Pools in a Hemiboreal Over-Mature Norway Spruce Stands. *Forests* 9, 435.
- Knohl, A., Schulze, E.-D., Kolle, O., Buchmann, N., 2003. Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology* 118, 151–167.
- Larsen, D.R., 2017. Simple taper: Taper equations for the field forester 14.
- Law, B.E., 2001. Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages 755–777.
- Law, B.E., Hudiburg, T.W., Luysaert, S., 2013. Thinning effects on forest productivity: consequences of preserving old forests and mitigating impacts of fire and drought. *Plant Ecology & Diversity* 6, 73–85.
- Law, B.E., Sun, O.J., Campbell, J., Tuyl, S.V., Thornton, P.E., 2003. Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine. *Global Change Biology* 9, 510–524.
- Le Bois International, 2019. Cours des bois sur pied : Novembre - Décembre 2018.
- Le Moguédec, Dhôte, 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 69, 257–269.

- Loustau, D., Bosc, A., Colin, A., Ogée, J., Davi, H., François, C., Dufrêne, E., Déqué, M., Cloppet, E., Arrouays, D., Le Bas, C., Saby, N., Pignard, G., Hamza, N., Granier, A., Bréda, N., Ciais, P., Viovy, N., Delage, F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level. *Tree Physiol* 25, 813–823.
- Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B.E., Ciais, P., Grace, J., 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature* 455, 213–215.
- Mackey, B., DellaSala, D.A., Kormos, C., Lindenmayer, D., Kumpel, N., Zimmerman, B., Hugh, S., Young, V., Foley, S., Arsenis, K., Watson, J.E.M., 2015. Policy Options for the World's Primary Forests in Multilateral Environmental Agreements. *Conservation Letters* 8, 139–147.
- Mackey, B., Prentice, I.C., Steffen, W., House, J.I., Lindenmayer, D., Keith, H., Berry, S., 2013. Untangling the confusion around land carbon science and climate change mitigation policy. *Nature Climate Change* 3, 552–557.
- MacKinnon, A., 2003. West coast, temperate, old-growth forests. *The Forestry Chronicle* 79, 475–484.
- Malý, S., Fiala, P., Reininger, D., Obdržálková, E., 2014. The relationships among microbial parameters and the rate of organic matter mineralization in forest soils, as influenced by forest type. *Pedobiologia* 57, 235–244.
- Marshall, P.L., Davis, G., Taylor, S.W., 2003. Using Line Intersect Sampling for Coarse Woody Debris: Practitioners Questions Addressed 10.
- Martel, S., Gleizes, O., Casset Loïck, 2015. Forêt et carbone : Comprendre, agir, valoriser. CNPF-IDF, Paris.
- Martikainen, P., Siitonen, J., Punttila, P., Kaila, L., Rauh, J., 2000. Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* 94, 199–209.
- Matsuzaki, E., Sanborn, P., Fredeen, A.L., Shaw, C.H., Hawkins, C., 2013. Carbon stocks in managed and unmanaged old-growth western redcedar and western hemlock stands of Canada's inland temperate rainforests. *Forest Ecology and Management* 297, 108–119.
- McMahon, S.M., Parker, G.G., Miller, D.R., 2010. Evidence for a recent increase in forest growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 3611–3615.
- Météo France, 2016. Présentation générale du modèle de surface.
- Météo France, 2010. Carte nationale des zones potentiellement sensibles aux incendies de forêts : Modélisation 2040.
- Ministère de la Transition Ecologique et Solidaire, 2012. Circulaire du 27/04/12 relative à la gestion contractuelle des sites Natura 2000 majoritairement terrestres en application des articles R. 414-8 à 18 du code de l'environnement.
- Mirault, J., Sardin, T., Villiers, T., 2013. Hêtraies et hêtraies sapinières des Pyrénées : Référentiels sylvicoles.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., Wilbanks, T.J., 2010. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature* 463, 747–756.
- Mosseler, A., Lynds, J.A., Major, J.E., 2003. Old-growth forests of the Acadian Forest Region. *Environmental Reviews* 11, S47–S77.
- Nabuurs, G.-J., Lindner, M., Verkerk, P.J., Gunia, K., Deda, P., Michalak, R., Grassi, G., 2013. First signs of carbon sink saturation in European forest biomass. *Nature Climate Change* 3, 792–796.
- Nasa Earth Observatory, 2012. Oregon Rain Shadow.
- Nave, L.E., Vance, E.D., Swanston, C.W., Curtis, P.S., 2010. Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 259, 857–866.
- NCASI, 2005. Defining Old-Growth in Canada and Identifying Wildlife Habitat in Old-Growth Boreal Forest Stands (No. 909).
- Norby, R.J., DeLucia, E.H., Gielen, B., Calfapietra, C., Giardina, C.P., King, J.S., Ledford, J., McCarthy, H.R., Moore, D.J.P., Ceulemans, R., De Angelis, P., Finzi, A.C., Karnosky, D.F., Kubiske, M.E., Lukac, M., Pregitzer, K.S., Scarascia-Mugnozza, G.E., Schlesinger, W.H., Oren, R., 2005. Forest response to elevated CO₂ is conserved across a broad range of productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 18052–18056.
- Odum, E.P., 1969. *The Strategy of Ecosystem Development*.
- Old Growth Definition Task Group, 1986. *Interim Definitions for Old-Growth Douglas-Fir and Mixed-Conifer Forests in the Pacific Northwest and California*.
- Oliver, C., Larson, B., 1996. *Forest stand dynamics: updated edition*, John Wiley and Sons. ed.
- Pauly, J., 1972. *Projet d'aménagement de la forêt domaniale de Saleich*.
- Paw U, K., Falk, M., Suchanek, ThomasH., Ustin, SusanL., Chen, J., Park, Y.-S., Winner, WilliamE., Thomas, SeanC., Hsiao, TheodoreC., Shaw, RogerH., King, ThomasS., Pyles, R.D., Schroeder, M., Matista, AnthonyA., 2004. *Carbon Dioxide*

- Exchange Between an Old-growth Forest and the Atmosphere. *Ecosystems* 7.
- Pugh, T.A.M., Arneth, A., Kautz, M., Poulter, B., Smith, B., 2019. Important role of forest disturbances in the global biomass turnover and carbon sinks. *Nat. Geosci.* 12, 730–735.
- Pretzsch, H., Biber, P., Schütze, G., Kemmerer, J., Uhl, E., 2018. Wood density reduced while wood volume growth accelerated in Central European forests since 1870. *Forest Ecology and Management* 429, 589–616.
- Quinn Thomas, R., Canham, C.D., Weathers, K.C., Goodale, C.L., 2010. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience* 3, 13–17.
- Quintana-Seguí, P., Le Moigne, P., Durand, Y., Martin, E., Habets, F., Baillon, M., Canellas, C., Franchisteguy, L., Morel, S., 2008. Analysis of Near-Surface Atmospheric Variables: Validation of the SAFRAN Analysis over France. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 47, 92–107.
- Randle, T., Matthews, R., Jenkins, T., 2011. Technical Specification for the Biomass Equations Developed for the 2011 Forecast.
- Reber, A., Larrieu, L., Schubert, M., Bütler, R., 2015. Guide de poche des dendro-microhabitats.
- Ruiz-Peinado, R., Del Rio, M., Montero, G., 2011. New models for estimating the carbon sink capacity of Spanish softwood species. *Forest Systems* 20, 176.
- Russell, M.B., Fraver, S., Aakala, T., Gove, J.H., Woodall, C.W., D'Amato, A.W., Ducey, M.J., 2015. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management* 350, 107–128.
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., 1997. Age-Related Decline in Forest Productivity: Pattern and Process, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 213–262.
- Ryan, M.G., Binkley, D., Fownes, J.H., Giardina, C.P., Senock, R.S., 2004. An Experimental Test of the Causes of Forest Growth Decline with Stand Age. *Ecological Monographs* 74, 393–414.
- Ryan, M.G., Waring, R.H., 1992. Maintenance Respiration and Stand Development in a Subalpine Lodgepole Pine Forest. *Ecology* 73, 2100–2108.
- Rytter, R.-M., 2012. Stone and gravel contents of arable soils influence estimates of C and N Stocks. *Catena* 95, 153–159.
- Sardin, T., 2013. Hêtraies et hêtraies sapinières des Pyrénées : Guide des sylvicultures.
- Savoie, J.-M., Bartoli, M., Brin, A., Brustel, H., Cateau, E., Corriol, G., Dejean, S., Gouix, N., Hannoire, C., Infante Sanchez, M., Larrieu, L., Marcillaud, Y., Vallardes, L., Victoire, C., 2015. Vieilles forêts pyrénéennes de Midi- Pyrénées : Deuxième phase. Evaluation et cartographie des sites. Recommandations. Rapport final. Ecole d'Ingénieurs de PURPAN/DREAL Midi-Pyrénées.
- Savoie, J.-M., Bartoli, M., Brustel, H., Corriol, G., Hannoire, C., Larrieu, L., Brin, A., Celle, J., Coste, C., Harrel, M., Sarthou, V., Vallardes, L., 2011. Forêts pyrénéennes anciennes de Midi-Pyrénées : Rapport d'étude de projet FEDER 2008-2011. Ecole d'Ingénieurs de PURPAN/DREAL Midi-Pyrénées.
- Schulp, C.J.E., Nabuurs, G.-J., Verburg, P.H., De Waal, R., 2008. Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecology and Management* 256, 482–490.
- Scott, D.N., 2001. Carbon Sinks and the Preservation of Old-Growth Forests Under the Kyoto Protocol. *Journal of Environmental Law and Practice* 10, 105.
- Seedre, M., Kopáček, J., Janda, P., Bače, R., Svoboda, M., 2015. Carbon pools in a montane old-growth Norway spruce ecosystem in Bohemian Forest: Effects of stand age and elevation. *Forest Ecology and Management* 346, 106–113.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M.J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T.A., Reyer, C.P.O., 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change* 7, 395–402.
- Shrivastava, M., Singh, T., 2003. Interrelationships among Crown diameter, Diameter at breast height and Stump diameter of Silver fir trees. Presented at the XII World Forestry Congress, Quebec.
- Smithwick, E.A.H., Harmon, M.E., Remillard, S.M., Acker, S.A., Franklin, J.F., 2002. Potential upper bounds of carbon stores in forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications* 12, 1303–1317.
- Soloway, A.D., Amiro, B.D., Dunn, A.L., Wofsy, S.C., 2017. Carbon neutral or a sink? Uncertainty caused by gap-filling long-term flux measurements for an old-growth boreal black spruce forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 233, 110–121.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., 1996. The diversity and maintenance of old-growth forests. *Biodiversity in managed landscapes*.
- Stephenson, N.L., Das, A.J., Condit, R., Russo, S.E., Baker, P.J., Beckman, N.G., Coomes, D.A., Lines, E.R., Morris, W.K., Rüger, N., Álvarez, E., Blundo, C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Davies, S.J., Duque, Á., Ewango, C.N., Flores, O., Franklin, J.F., Grau, H.R., Hao, Z., Harmon, M.E., Hubbell, S.P., Kenfack, D., Lin, Y., Makana, J.-R., Malizia, A., Malizia, L.R., Pabst, R.J., Pongpattananurak, N., Su, S.-H., Sun, I.-F., Tan, S., Thomas, D., van Mantgem, P.J., Wang, X., Wisser, S.K., Zavala, M.A., 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507, 90–93.

- The Nature Conservancy of Canada, Lock Haven Improved Forest Management Project, 2011. Darkwoods Forest Carbon Project.
- Trouvé, R., Bontemps, J.-D., Collet, C., Seynave, I., Lebourgeois, F., 2014. Growth partitioning in forest stands is affected by stand density and summer drought in sessile oak and Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 334, 358–368.
- Turner, M., Kuhlman, E., 2014. *Trees & Shrubs of Pacific Northwest*. Timber Press Field Guide.
- UNFCCC, 1998. Kyoto Protocol to the United Nations Framework Convention on Climate Change.
- van Vuuren, D.P., Edmonds, J., Kainuma, M., Riahi, K., Thomson, A., Hibbard, K., Hurtt, G.C., Kram, T., Krey, V., Lamarque, J.-F., Masui, T., Meinshausen, M., Nakicenovic, N., Smith, S.J., Rose, S.K., 2011. The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change* 109, 5–31.
- Verra, 2017. Agriculture, Forestry and Other Land Use (AFOLU) Requirements.
- Vesterdal, L., Clarke, N., Sigurdsson, B.D.S.D., Gundersen, P., 2013. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management* 4–18.
- Vidal, J.-P., Martin, E., Franchistéguy, L., Baillon, M., Soubeyrou, J.-M., 2010. A 50-year high-resolution atmospheric reanalysis over France with the Safran system. *International Journal of Climatology* 30, 1627–1644.
- Wells, R., Lertzmann, K., Saunders, S., 1998. Old-growth definitions for the Forests of British Columbia, Canada. *Natural Areas Journal* 18.
- Wharton, S., Falk, M., 2016. Climate indices strongly influence old-growth forest carbon exchange. *Environmental Research Letters*.
- White, M.A., Mladenoff, D.J., 1994. Old-growth forest landscape transitions from pre-European settlement to present. *Landscape Ecology* 9, 191–205.
- White, P., Lloyd, F., 1994. Defining old growth: Implications for management.
- Wirth, C., 2009. Old-Growth Forests: Function, Fate and Value – a Synthesis, in: Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), *Old-Growth Forests*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 465–491.
- Wirth, C., Messier, C., Bergeron, Y., Frank, D., Fankhänel, A., 2009. Old-Growth Forest Definitions: a Pragmatic View, in: Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (Eds.), *Old-Growth Forests*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 11–33.
- Wutzler, T., Köstner, B., Bernhofer, C., 2007. Spatially explicit assessment of carbon stocks of a managed forest area in eastern Germany. *European Journal of Forest Research* 126, 371–383.
- Zhu, K., Zhang, J., Niu, S., Chu, C., Luo, Y., 2018. Limits to growth of forest biomass carbon sink under climate change. *Nature Communications* 9, 2709.

Annexes

1. Annexe 1 : Liste des publications utilisées pour la revue bibliographique

Titre	Auteur et date de publication	Thème	N°
Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany	(Knohl et al., 2003)	Stocks et flux	—
Benchmark carbon stocks from old-growth forests in northern New England, USA	(Hoover et al., 2012)	Stocks	—
Comparison of coniferous forest carbon stocks between old-growth and young second-growth forests on two soil types in central British Columbia, Canada	(Fredeen et al., 2005)	Stocks	7
Carbon storage in old-growth and second growth fire-dependent western larch (<i>Larix occidentalis</i> Nutt.) forests of the Inland Northwest, USA	(Bisbing et al., 2010)	Stocks	6
Tree age, disturbance history, and carbon stocks and fluxes in subalpine Rocky Mountain forests	(Bradford et al., 2008)	Stocks	5
Potential upper bounds of carbon stores in forests of the Pacific Northwest.	(Smithwick et al., 2002)	Stocks	4
Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages	(Law, 2001)	Stocks et flux	—
Carbon and nitrogen pools in an old-growth, Norway spruce mixed forest in eastern Finland and changes associated with clear-cutting	(Finér et al., 2003)	Stocks	3
Carbon Pools in a Hemiboreal Over-Mature Norway Spruce Stands	(Kēniņa et al., 2018)	Stocks	—
Carbon stocks in managed and unmanaged old-growth western redcedar and western hemlock stands of Canada's inland temperate rainforests	(Matsuzaki et al., 2013)	Stocks	—
Carbon pools in a montane old-growth Norway spruce ecosystem in Bohemian Forest: Effects of stand age and elevation	(Seedre et al., 2015)	Stocks	2
Changes in carbon storage and fluxes in a chronosequence of ponderosa pine	(Law et al., 2003)	Stocks et flux	1
Carbon Dioxide Exchange Between an Old-growth Forest and the Atmosphere	(Paw U et al., 2004)	Flux	—
Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA	(Desai et al., 2005)	Flux	—
Net Ecosystem Exchanges of Carbon, Water, and Energy in Young and Old-growth Douglas-Fir Forests	(Chen et al., 2004)	Flux	—
Carbon exchange of an old-growth eastern hemlock (<i>Tsuga canadensis</i>) forest in central New England	(Hadley and Schedlbauer, 2002)	Flux	—
Production, Respiration, and Overall Carbon Balance in an Old-Growth <i>Pseudotsuga-Tsuga</i> forest ecosystem	(Harmon et al., 2004)	Flux	—
Flux partitioning in an old-growth forest: seasonal and interannual dynamics	(Falk et al., 2008)	Flux	—
Climate indices strongly influence old-growth forest carbon exchange	(Wharton and Falk, 2016)	Flux	—

2. Annexe 2 : Clé de détermination développée pour l'inventaire des *vieilles forêts* pyrénéennes, d'après Savoie *et al.* (2015).

Figure 15. CLE DE DETERMINATION DES TYPES DE PLACETTES DE SAPINIÈRE

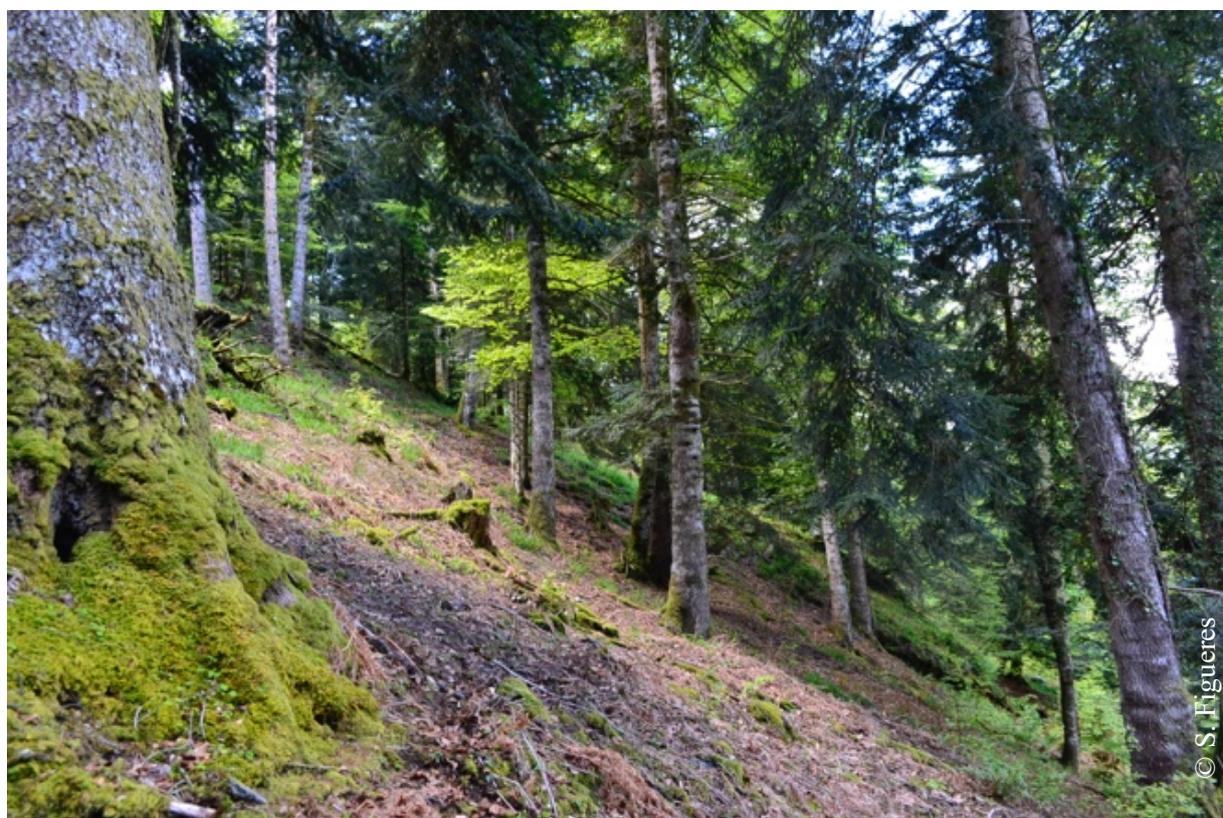
- 0 Au moins une des propositions suivantes vérifiée :
- . au moins 4 TTGB, 30 TGB et 30 bois morts (BM) / ha, \varnothing du plus gros vivant > 110 cm
 - . au moins 4 TTGB, de 20 à 30 TGB et au moins 50 BM / ha, \varnothing du plus gros vivant > 110 cm 1
- 0 Aucune des propositions précédente vérifiée 2
- 1 Absence de souche et de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à très forte maturité, sans trace d'exploitation**
- 1 Présence de souches ou de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à très forte maturité, anciennement exploitée**
- 2 Au moins une des propositions suivantes vérifiée :
- . moins de 4 TTGB, au moins 30 TGB et au moins 30 BM / ha
 - . au moins 4 TTGB, au moins 30 TGB et moins de 30 BM / ha
 - . au moins de 4 TTGB, moins de 30 TGB et au moins 30 BM / ha 3
- 2 Aucune des propositions précédente vérifiée 4
- 3 Absence de souche et de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à forte maturité, sans trace d'exploitation**
- 3 Présence de souches ou de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à forte maturité, anciennement exploitée**
- 4 Au moins une des propositions suivantes vérifiée :
- . au plus 3 TTGB, 15 à 30 TGB et au moins 30 BM / ha
 - . au moins 4 TTGB, moins de 15 TGB et au moins 70 BM / ha 5
- 4 Aucune des propositions précédente vérifiée 6
- 5 Absence de souche et de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à assez forte maturité, sans trace d'exploitation**
- 5 Présence de souche ou de trace d'exploitation, même très ancienne ; moins de 50 BM / ha
..... **sapinière à assez forte maturité, anciennement exploitée**
- 5 Présence de souches ou de trace d'exploitation, même très ancienne ; au moins 50 BM / ha
..... **sapinière à forte maturité, anciennement exploitée, à nombreux bois morts**
- 6 Au moins une des propositions suivantes vérifiée :
- . absence de TTGB, de 15 à 20 TGB et au plus 30 BM / ha
 - . absence de TTGB, au plus 15 TGB et de 30 à 50 BM / ha
 - . au plus 3 TTGB, au plus 15 TGB et moins de 30 BM / ha
 - ... et absence de souche et de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à maturité la plus faible, sans trace d'exploitation**
 - ... et présence de souches ou de trace d'exploitation, même très ancienne
..... **sapinière à maturité la plus faible, anciennement exploitée**

3. Annexe 3 : Présentation des sites étudiés

3.1. Vieille hêtraie-sapinière (*Burat*)



3.2. Hêtraie-sapinière gérée (*Cap de Tus*)



3.3. Vieille hêtraie (*Montreich*)



3.4. Hêtraie gérée (*Crête de l'Homme Mort*)



3.5. Vieille sapinière (*Seube*)



3.6. Sapinière gérée (*Courraou*)



4. Annexe 4 : Présentation des sols



Sol de la vieille sapinière-hêtraie



Sol de la vieille hêtraie



Sol de la vieille sapinière



Sol de la sapinière-hêtraie gérée



Sol de la hêtraie gérée



Sol de la sapinière gérée

5. Annexe 5 : Compte rendu de la première campagne de terrain à l'attention des partenaires du projet.

Compte rendu Campagne de terrain du 15/04/2019 au 18/04/2019

Participants

LOUSTAU	Denis	(INRA)
FIGUERES	Soisick	(INRA – ENSAT)
FALBET	Philippe	(Nature Comminges)
SAVOIE	Jean Marie	(PR, École Purpan)
VERTUT	Pierre	(ONF)

A. Rappel du contexte de l'étude

Cette étude, menée conjointement par l'INRA Bordeaux-Aquitaine et l'association naturaliste Nature Comminges, vise à déterminer les stocks de carbone dans les vieilles forêts pyrénéennes et à comparer l'impact de différentes actions de gestion sylvicole sur les dynamiques du carbone dans ces écosystèmes. Elle comporte une étude de terrain destinée à déterminer les stocks de carbone dans la biomasse, le bois mort et le sol en comparant des parcelles non exploitées de vieilles forêts et des parcelles exploitées. Cette étude de terrain sera réalisée en trois campagnes, la première desquelles faisant l'objet du présent compte-rendu.

C. Objectifs de la campagne de terrain (1)

- Identifier les parcelles dont l'étude permettra de répondre au mieux à la problématique posée.
- Tester les protocoles d'estimation des stocks de carbone dans les différents compartiments, et les ajuster si nécessaire.
- Rencontrer les experts et acteurs de l'aménagement et de la préservation de ces forêts afin de préciser leur historique et connaître les actions de gestion déjà appliquées (ONF, associations naturalistes ...).

D. Choix des parcelles

En concertation avec les différents experts et acteurs, trois sites ont été identifiés comme susceptibles de convenir à cette étude. Il s'agit de parcelles de vieilles forêts anciennement exploitées (lâchées en libre évolution depuis plus de 100 ans), et de parcelles comparables sur le plan écologique mais exploitées. Quatre parcelles ont ainsi été sélectionnées et visitées, sur des critères de représentativité des forêts pyrénéennes mais aussi d'accessibilité. Les premières mesures ont pu être testées et en partie réalisées. Elles seront terminées au cours de la 2^{ème} campagne. Deux parcelles doivent encore être visitées, délimitées et échantillonnées dans la sapinière de la Seube au cours de la 3^{ème} campagne, le peuplement étant encore inaccessible à cause de la neige.

Les caractéristiques des parcelles déjà sélectionnées sont résumées dans le tableau ci-dessous :

Site	Burat	Cap de Tus	Montreich	Crête de l'Homme Mort
Code	BUR	CT	MTR	HM
Forêt	Forêt domaniale de Burat-Palarquère	Forêt communale de Saint Béat	Forêt domaniale de Montreich	Forêt domaniale de Montreich

Parcelle	P10	P13	P37	P4
Y	0.66550	0.67646	0.95821	0.94975
X	42.87460	42.89313	42.99425	42.98589
Altitude	1152m	1147m	577m	706m
Peuplement	Hêtraie-sapinière	Hêtraie-sapinière	Hêtraie	Hêtraie
Statut	Vieille forêt	Forêt exploitée	Vieille forêt	Forêt exploitée

E. Prélèvements effectués

L'objectif principal de cette campagne de terrain était de choisir et délimiter les parcelles à étudier. Cependant, afin de tester les protocoles d'estimation des stocks de carbone, des premiers prélèvements ont été effectués. Il s'agit notamment d'un ensemble de 41 échantillons de sol de 500 à 2000g, qui ont été prélevés à la tarière entre 0 et 60 cm de profondeur et ramenés en laboratoire pour analyse. Des fosses pédologiques ont également été ouvertes pour déterminer le type de sol.

F. Suite des opérations

La campagne de terrain (2) est prévue du 20/05/2019 au 23/05/2019 afin de finir l'estimation des stocks de carbone dans la biomasse et le bois mort notamment, sur les parcelles de *Montreich* et du Burat. La campagne (3) est organisée du 27/05/2019 au 29/05/2019 afin d'aller délimiter et mesurer les parcelles à étudier dans la sapinière de la *Seube*.

Dans le même temps, les analyses de sol sont en cours afin d'estimer les quantités de carbone contenues.

6. Annexe 6 : État sanitaire des arbres sur pied

Table A : État sanitaire des arbres sur pied (ICOS, 2018a).

Health class	Health status	Description
1	Healthy	No visual indication of the crown affected being affected by diseases, herbivory, storm damage. Damage is defined branches that lost leaves or where leaves have changed color
2	Minor diseases	Visual indication of the crown is affected by diseases, herbivory, storm damage. Damage is defined branches that lost leaves or where leaves have changed color. The crown is affected by less than 50%
3	Major diseases	Visual indication of the crown is affected by diseases, herbivory, storm damage. Damage is defined branches that lost leaves or where leaves have changed color. The crown is affected by more than 50% but still healthy leaves are present
4	Dead	The tree contains no more living branches and leaves

7. Annexe 7 : Classes de décomposition du bois mort

Table B : Classes de décomposition du bois mort (d'après Maser et al. 1979, Sollins 1982).

Decay class	Structural integrity	Texture and rotten portions	Color of wood	Invading roots	Branches and twigs
1	Sound, freshly fallen, intact logs	Intact, no rot. Conk of stem decay absent	Original color	Absent	If branches are present, twigs are still attached and have tight bark
2	Sound	Mostly intact, soft (starting to decay), but can't be pulled apart by hand	Original color	Absent	If branches are present, many fine twigs are gone. Those remaining have peeling bark
3	Heartwood sound, piece supports its own weight	Hard, large pieces. Sapwood can be pulled apart by hand or sapwood absent	Reddish brown or original color	Sapwood only	Branch stubs will not pull out
4	Heartwood rotten, piece doesn't support its own weight but maintains its shape	Soft, small blocky pieces. A metal pin can be pushed into heartwood	Reddish or light brown	Throughout	Branch stubs pull out
5	None, piece no longer maintains its shape, it spread out on the ground	Soft, powdery when dry	Red brown to dark brown	Throughout	Branch stubs and pitch pocket have usually rotted down

8. Annexe 8 : Fiches de terrain

Fiche d'inventaire pour la biomasse aérienne							
Site :			Date :		Expérimentateur :		
N°	Essence	Diamètre (cm)	Note sanitaire	N°	Essence	Diamètre (cm)	Note sanitaire

Fiche d'inventaire pour le gros bois mort				
Site :		Date :		Expérimentateur :
Diamètre (cm)	Longueur (m)	Angle (°)	Décomposition	Forme
Transect 0° (Nord)				
Transect 120°				
Transect 240°				

Fiche d'inventaire pour le bois mort sur pied									
Site :				Date :		Expérimentateur :			
N°	Essence	Diamètre (cm)	Hauteur (m)	Note sanitaire	N°	Essence	Diamètre (cm)	Hauteur (m)	Note sanitaire

9. Annexe 9 : Détail des équations de biomasse utilisées pour calculer le stock de carbone de chaque réservoir.

9.1. Équations et coefficients utilisés pour la biomasse des arbres (biomasse aérienne et racinaire)

Avec

- W_i la biomasse du compartiment i (kg.arbre⁻¹)
- C_i des coefficients (C_0 in kg.arbre⁻¹, C_1 et C_2 sans unité)
- $[C]$ la teneur en carbone (égale à 50%)
- h la hauteur d'arbre individuelle (m)
- DBH le diamètre à 1,30 m (cm)

Table C : Hêtre commun (*Fagus sylvatica*):

Biomasse aérienne	$W_{ag} = b_0 \times DBH^{b_1} \times h^{b_2}$	(Wutzler et al., 2007)
Biomasse racinaire	$W_r = b_0 \times DBH^{b_1}$	(Wutzler et al., 2007)
Total	$W = W_{ag} + W_r$	(Wutzler et al., 2007)

Table D : Sapin pectiné (*Abies alba*):

Tronc	$W_s = b_0 \times DBH^2 \times h$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Branches	$W_b = b_0 \times DBH^2$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Feuillage	$W_n = b_0 \times DBH^2 + b_1 \times h$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Biomasse aérienne	$W_{ag} = W_s + W_b + W_f$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Biomasse racinaire	$W_r = b_0 \times DBH^2$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Total	$W = W_{ag} + W_r$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)

Table E : Orme (*Ulmus glabra*)

Biomasse aérienne	$W_{ag} = b_0 \times DBH^{b_1}$	(Alberti et al., 2005)
Biomasse racinaire	$W_r = b_0 \times DBH^{b_1}$	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Total	$W = W_{ag} + W_r$	—

Table F : Chêne (*Quercus robur*)

Tronc	$W_s = b_0 + b_1 \times DBH^2 \times h$	(Balboa-Murias et al., 2006)
Très grosses branches (>7cm)	$W_b = b_0 \times (DBH^2 h)^{b_1}$	(Balboa-Murias et al., 2006)
Grosses branches (7-2cm)	$W_b' = b_0 + b_1 \times DBH^2 \times h$	(Balboa-Murias et al., 2006)
Petites branches (2-0.5cm)	$W_{tb} = b_0 \times DBH^{b_1}$	(Balboa-Murias et al., 2006)
Brindilles (<0,5cm)	$W_t = b_0 + b_1 \times DBH^2 \times h$	(Balboa-Murias et al., 2006)

Feuillage	$W_l = b_0 \times (DBH^2 \times h)^{b_1}$	(Balboa-Murias et al., 2006)
Biomasse aérienne	$W_{ag} = W_s + W_b + W'_b + W_{tb} + W_t + W_l$	(Balboa-Murias et al., 2006)
Biomasse racinaire	$W_r = b_0 \times DBH^{b_1}$	(Randle et al., 2011)
Total	$W = W_{ag} + W_r$	(Balboa-Murias et al., 2006) (Randle et al., 2011)

Table G : Coefficients utilisés dans les équations allométriques

Essence	Compartiment	b ₀	b ₁	b ₂	Source
Hêtre commun	Tronc	0,0293	0,974	-	(Wutzler et al., 2007)
	Branches	0,123	3,09	-1,17	(Wutzler et al., 2007)
	Feuillage	0,0377	2,43	-0,913	(Wutzler et al., 2007)
	Racines	0,0282	2,39	-	(Wutzler et al., 2007)
Sapin pectiné	Tronc	0,0189	-	-	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
	Branches	0,0584	-	-	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
	Feuillage	0,0371	0,968	-	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
	Racines	0,101	-	-	(Ruiz-Peinado et al., 2011)
Chêne	Tronc	-5,714	0,018	-	(Balboa-Murias et al., 2006)
	Branches (>7 cm)	3,427 x 10 ⁻⁹	2,310	-	(Balboa-Murias et al., 2006)
	Branches (2-7 cm)	4,268	0,003	-	(Balboa-Murias et al., 2006)
	Branches (<2 cm)	0,039	1,784	-	(Balboa-Murias et al., 2006)
	Brindilles	1,379	0,00024	-	(Balboa-Murias et al., 2006)
	Racines	0,020	0,737	-	(Randle et al., 2011)
Orme	Tronc	0,10	2,56	-	(Alberti et al., 2005)
	Branches	0,34	1,12	-	(Alberti et al., 2005)
	Feuillage	0,13	1,12	-	(Alberti et al., 2005)
	Racines	0,0227	2,5	-	(Randle et al., 2011)
	Total	0,13	2,49	-	(Alberti et al., 2005)

9.2. Équations utilisées pour le sous-bois

Le stock de carbone du sous-bois est calculé comme suit :

$$C_{understory} = \frac{1}{A} \times [C] \times \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{WS_{i\ dry} \times WT_{i\ fresh}}{WS_{i\ fresh}} \quad (A1)$$

Où

- n le nombre d'échantillons collectés (i.e. 10)
- A la surface de la parcelle étudiée (ha)
- $[C]$ la teneur en carbone (tC.tMS⁻¹)
- i l'échantillon
- $C_{understory}$ le stock de carbone dans le sous-bois (tC.ha⁻¹)
- WS_{dry} le poids sec de l'aliquot de l'échantillon i (t MS)
- WS_{fresh} le poids frais de l'aliquot de l'échantillon i (t MS)

- WT_{fresh} le poids frais de l'échantillon i (t MS)

Cas du buis :

L'équation de biomasse du buis est :

$$W_{buis} = 0,143 \times DBH^{2,106} \times h^0 \quad (A2)$$

Où

- W_{buis} la biomasse du buis (kg.arbre⁻¹)
- DBH le diamètre à 1,30 m (cm)
- h la hauteur d'arbre individuelle (m)

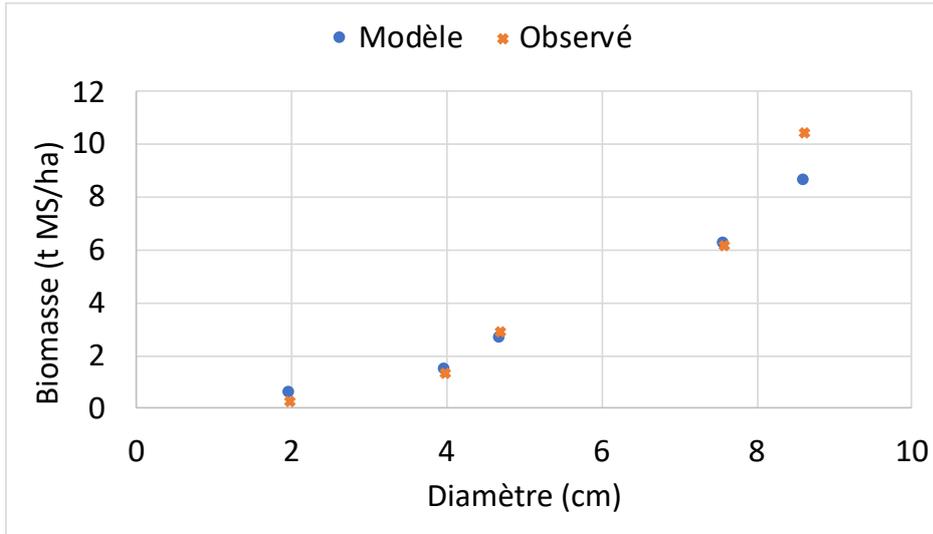


Figure 32 : Comparaison du modèle de biomasse du buis avec les valeurs observées

9.3. Equations for carbon content in the deadwood

Bois mort sur pied :

Le stock de carbone du bois mort sur pied est calculé d'après (Russell et al., 2015):

$$C_{SDT} = \frac{1}{A} \times [C] \times \sum_{i=1}^n V_i \times d_{essence} \times (1 - DRF_{stand\ type}) \times 1000 \quad (A3)$$

Où

- C_{SDT} le stock de carbone du bois mort sur pied (tC.ha⁻¹)
- A la surface de la parcelle étudiée (ha)
- $[C]$ la teneur en carbone (tC.tMS⁻¹)
- n le nombre de chandelles dans la parcelle
- V_i le volume d'une chandelle (m³.arbre⁻¹) (voir Équation (3))
- $d_{essence}$ la densité du bois associée à l'essence de la chandelle
- $DRF_{stand\ type}$ le facteur de réduction de densité associé aux feuillus ou aux résineux, et au degré de décomposition de la chandelle

La formule de volume du cône tronqué appliquée à chaque chandelle est donnée par (Eräjää et al., 2010) :

$$V_i = \frac{1}{3} \times \pi \times (dbh^2 + DBH \times dh + dh^2) \times h \quad (A4)$$

Où

- V_i le volume d'une chandelle (m³.arbre⁻¹)

- d_h le diamètre au sommet de la chandelle (m)
- DBH le diamètre à 1,30 m (m)
- h la hauteur de la chandelle (m)

L'équation pour le diamètre au sommet de la chandelle est donnée par (Larsen, 2017):

$$d_h = DBH + p_s \times (h - bh) \quad (A5)$$

Où

- d_h le diamètre au sommet de la chandelle (m)
- DBH le diamètre à 1,30 m (m)
- p_s le facteur de réduction du diamètre du tronc par unité de hauteur
- h la hauteur de la chandelle (m)
- bh la hauteur 1.30m

Table H: Coefficients

<p>Facteur correctif de la densité du bois (Harmon et al., 2011):</p> <ul style="list-style-type: none"> - Feuillus =0,43 - Résineux = 0,55
<p>Densité du bois :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Hêtre = 0,8 - Sapin pectiné =0,5
<p>Facteur de réduction du diamètre du tronc par unité de hauteur (Larsen, 2017):</p> <ul style="list-style-type: none"> - Hêtre =- 0,0172 - Sapin pectiné =- 0,0120

• **Gros bois mort (CWD) :**

Le volume total de gros bois mort est exprimé en $m^3 \cdot ha^{-1}$ et est calculé comme suit (Marshall et al., 2003) :

$$V = \frac{\pi^2}{8 \times L} \sum_{j=1}^n \frac{d_{ij}^2}{\cos(\lambda_{ij})} \quad (A6)$$

Où

- V le volume total estimé de gros bois mort ($m^3 \cdot ha^{-1}$)
- n le nombre de gros débris ligneux interceptés.
- d_i le diamètre de le $i^{ème}$ débris intercepté par le transect (m)
- L la longueur cumulée des transects (m)
- λ_i l'angle formé par le débris et une surface horizontale (pente)

La teneur en carbone par hectare est donnée par :

$$C_{CWD} = [C] \times \overline{RD} \times V \quad (A7)$$

Où

- C_{CWD} le stock de carbone dans le gros bois mort ($tC \cdot ha^{-1}$)
- \overline{RD} la densité moyenne du gros bois mort dans la parcelle
- V le volume total de gros bois mort ($m^3 \cdot ha^{-1}$)
- $[C]$ la teneur en carbone

• **Petit bois mort :**

Le stock de carbone dans le petit bois mort est calculé comme suit :

$$C_{FWD} = [C] \times \frac{1}{n} \times \sum_{i=1}^n W_{i,dry} \quad (\text{A8})$$

Où

- C_{FWD} le stock de carbone dans le petit bois mort (tC.ha⁻¹)
- n le nombre d'échantillons (i.e. 10)
- $W_{i,dry}$ le poids sec de l'échantillon i (tMS.ha⁻¹)
- $[C]$ la teneur en carbone (tC.tMS⁻¹)

9.4. Équations utilisées pour le sol

• Couches organiques de sol :

Le stock de carbone dans les couches organiques de sol est calculé comme suit :

$$C_O = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{W_{O,i}}{A} \times [C]_{org,i} \quad (\text{A9})$$

Où

- C_O le stock de carbone dans les couches organiques de sol (tC.ha⁻¹)
- n le nombre d'échantillons
- A la surface du cadre utilisé pour collecter les échantillons (ha)
- $W_{O,i}$ le poids sec à 70°C de l'échantillon i (t MS)
- $[C]_{org,i}$ la teneur en carbone de l'échantillon i (tC.tMS⁻¹)

• Couches organo-minérales de sol :

Le stock de carbone dans les couches organo-minérales de sol sont calculées comme suit :

$$C_{mineral} = (1 - S_{site}) \times \sum_{j=1}^p [C]_{org,j} \times SD_j \quad (\text{A10})$$

Où

- $C_{mineral}$ le stock de carbone dans les couches organo-minérales de sol (tC.ha⁻¹)
- S_{site} la pierrosité du site en fraction de volume
- SD_j la densité apparente de la terre fine dans la couche de sol j (tMS.m⁻³)
- p les couches de sol (0-15cm; 15-30cm; 30-45 cm)
- $[C]_{org,j}$ la teneur en carbone de la couche de sol j (tC.ha⁻¹)

Le facteur de correction de pierrosité est calculé pour chaque site, adapté de (Rytter, 2012):

$$S_{site} = 0,746 - 1,82 \times 0,4 \times \frac{D_p}{45} \quad (\text{A11})$$

Où

- S_{site} le facteur de correction de pierrosité
- D_p la profondeur de pénétration moyenne de la tige (m)

Le stock de carbone de chaque couche de sol est calculé comme suit :

$$C_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n d_i \times \Delta z \quad (\text{A12})$$

Où

- C_j la teneur en carbone de la couche de sol j (tC.ha⁻¹)
- n le nombre d'échantillons pour la couche de sol j
- d_i la densité apparente de l'échantillon i (tMS.m⁻³)
- Δz la longueur de la carotte (m)

La densité apparente de la terre fine est donnée par :

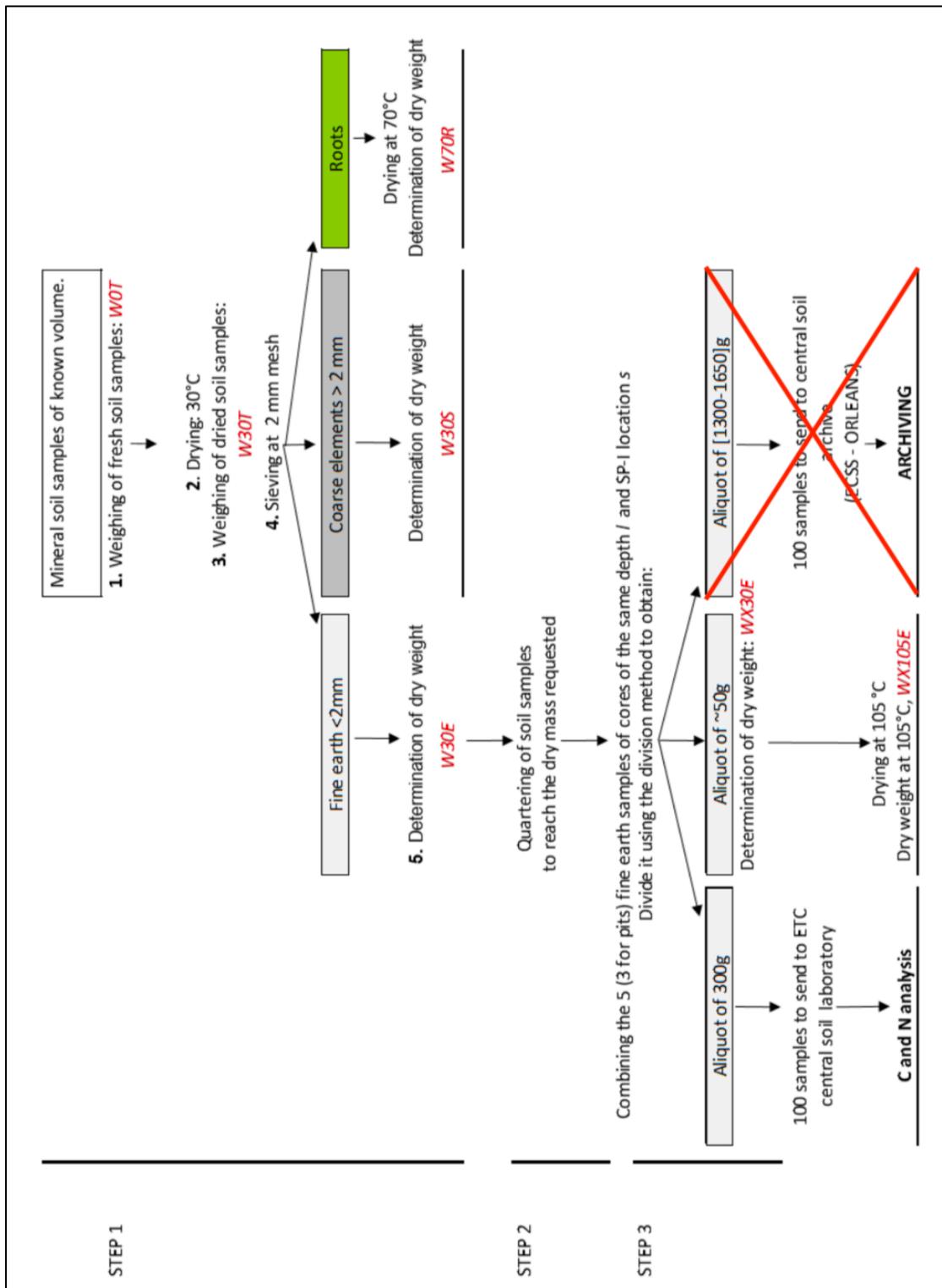
$$d_i = \frac{W_{105}}{\pi \times r^2 \times \Delta z} \quad (\text{A13})$$

Où

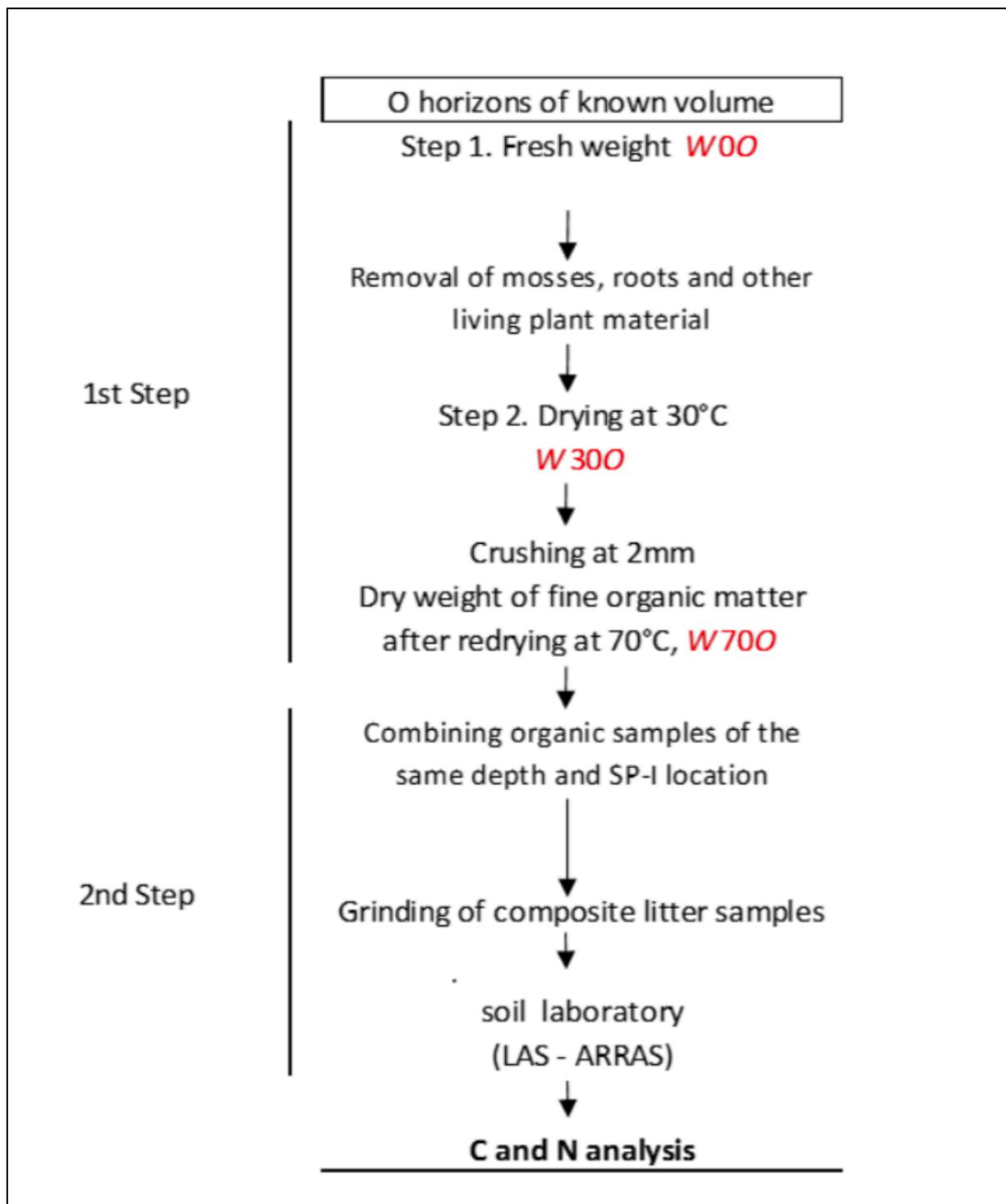
- d_i la densité apparente de l'échantillon i (tMS.m⁻³)
- W_{105} le poids sec à 105°C de l'échantillon i (t MS)
- r le diamètre intérieur de la tarière racinaire (m)
- Δz la longueur de la carotte (m)

10. Annexe 10 : Protocoles de préparation des échantillons de sol

10.1. Couches organo-minérales de sol, d'après (ICOS, 2018b)



10.2. Couches organiques de sol, d'après (ICOS, 2018b)



11. Annexe 11 : Détail des stocks de carbone et erreur standard associée (tC.ha⁻¹)

Table H : Stocks de carbone totaux

Site	Biomasse aérienne	Erreur	Biomasse racinaire	Erreur	Sous-bois	Erreur	Bois mort	Erreur	Sol	Erreur	Total	Erreur
Hêtraie gérée	106,27	3,08	20,31	11,01	0,76	0,12	10,42	0,775	55,85	-	193,61	14,98
Vieille hêtraie	207,02	6,18	41,14	10,11	17,60	0,04	76,79	0,63	70,96	-	413,51	16,96
Hêtraie-sapinière gérée	109,81	5,2	20,46	8,47	6,52	4,17	8,29	1,2	274,01	-	419,09	19,04
Vieille hêtraie-sapinière	254,59	11,61	44,69	6,43	8,31	1,39	60,53	0,58	176,41	-	544,43	20,01
Sapinière gérée	167	9,02	27,13	3,41	1,68	0,60	17,54	1,51	136,55	-	349,90	14,54
Vieille sapinière	85,52	4,44	14,98	1,51	0,54	0,20	48,05	2,24	116,29	-	265,38	8,39

Table I : Stocks de carbone dans le bois mort

Site	Petit bois mort	Erreur	Gros bois mort	Erreur	Bois mort sur pied	Erreur	Total	Erreur
Hêtraie gérée	2,08	0,77	8,1	2,12	0,24	0,005	10,42	2,895
Vieille hêtraie	1,06	0,33	70,3	4,38	5,43	0,30	76,79	5,01
Hêtraie-sapinière gérée	0,85	0,44	5,4	0,84	2,04	0,76	8,29	2,04
Vieille hêtraie-sapinière	0,92	0,29	39,1	3,62	20,51	0,29	60,53	4,02
Sapinière gérée	3,90	1,47	11,7	1,73	1,94	0,04	17,54	4,24
Vieille sapinière	2,43	0,92	19	2,48	26,62	1,32	48,05	4,72

Table J : Stocks de carbone dans la biomasse aérienne

Site	Tronc	Branches	Feuillage
Hêtraie gérée	82	34	2
Vieille hêtraie	148	81	5
Hêtraie-sapinière gérée	86	24	6
Vieille hêtraie-sapinière	125	14	12
Sapinière gérée	138	15	13
Vieille sapinière	66	8	7

12. Annexe 12 : Carbone du sol – Détail des données

Table K : Détail des teneurs en carbone des couches organo-minérales de sol

Carotte de sol	Profondeur (cm)	Densité (g.cm ⁻³)	Teneur en carbone organique (g.kg ⁻¹)	Matière sèche (tMS.ha ⁻¹)	Stock de carbone (tC.ha ⁻¹)
Hêtraie (Forêt gérée) – Crête de l'Homme Mort					
1	0:15	1,00	29,3	0,15	43,95
2	0:16	0,90	27,8	0,144	40,032
	16:26	1,30	14,5	0,13	18,85
	30:45	1,50	14	0,225	31,5
3	0:15	1,20	17,1	0,18	30,78
	15:27	1,70	9,21	0,204	18,7884
	27:40	1,50	13,6	0,195	26,52
4	40:45	1,50	10,9	0,075	8,175
	0:9	0,90	36,6	0,081	29,646
5	0:14	1,00	25,7	0,14	35,98
	14,5:25,5	1,30	13,7	0,143	19,591
	25:35	1,50	13	0,15	19,5
	35:48	1,50	7,28	0,195	14,196
Hêtraie (Vieille forêt) – Montreich					
1	0:15	0,70	37,5	0,105	39,375
	15:25	0,90	22,3	0,09	20,07
2	0:13	1,30	26,4	0,169	44,616
	13:23	1,30	19,5	0,13	25,35
	23:29	1,30	17,2	0,078	13,416
	29:42	1,50	15,3	0,195	29,835
3	45:52	1,50	16,4	0,105	17,22
	0:14	1,00	30,8	0,14	43,12
	13:28	1,30	21	0,195	40,95
4	27:38	1,50	19,7	0,165	32,505
	0:14	1,10	22,3	0,154	34,342
5	0:12	1,00	38,7	0,12	46,44
Hêtraie-sapinière (Forêt gérée) – Cap de Tus					
1	0:10	1,00	131	0,1	131
	20:30	1,30	141	0,13	183,3
	30:40	1,50	118	0,15	177
2	0:13,5	1,00	154	0,135	207,9
	15:29	1,30	113	0,182	205,66
3	0:11	1,00	97,8	0,11	107,58
	12:23	1,30	80	0,143	114,4
	30:40	1,50	75,9	0,15	113,85
4	0:11	1,00	156	0,11	171,6
Hêtraie-sapinière (Vieille forêt) – Burat					
1	0:10	1,00	87,9	0,1	87,9
	15:25	1,30	52,9	0,13	68,77
	25:35	1,50	83,9	0,15	125,85
2	0:13,5	1,00	83,3	0,135	112,455
	0:16	1,00	77,9	0,16	124,64
3	18:30	1,30	49,3	0,156	76,908
	0:16	1,00	98,8	0,16	158,08
Sapinière (Forêt gérée) – Courraou					
1	0:17,5	1	48,7	0,175	85,225
	17,5:29	1,3	46,7	0,1495	69,8165
	29:38	1,5	41,5	0,135	56,025
	38:51	1,5	34,3	0,195	66,885
	51:55	1,5	19,8	0,06	11,88
2	0:14	1	64,1	0,14	89,74
	14:26	1,3	41,2	0,156	64,272
	26:40	1,5	22,8	0,21	47,88

3	0:15	1	35,2	0,15	52,8
	15:28	1,3	20,6	0,169	34,814
	28:59	1,5	27,1	0,465	126,015
4	0:15	1	45,3	0,15	67,95
	15:21	1,3	35,3	0,078	27,534
	21:39,5	1,5	30,4	0,2775	84,36
5	5:20	1,3	58,2	0,195	113,49
6	0:16	1	90,2	0,16	144,32
	16:38	1,3	54,3	0,286	155,298
Sapinière (Vieille forêt) – Seube					
1	0:15	1	49,8	0,15	74,7
	15:28	1,3	30	0,169	50,7
2	0:16	1	51,6	0,16	82,56
	16:24	1,3	36,7	0,104	38,168
3	0:17	1	92,8	0,17	157,76
4	0:10	1	31,9	0,1	31,9
	15:37	1,3	26,5	0,286	75,79
	37:58,5	1,5	25,3	0,3225	81,5925
5	0:18	1	51,8	0,18	93,24
6	0:12	1	40,4	0,12	48,48
	20:38	1,5	36,1	0,27	97,47

Table L : Détail des teneurs en carbone des couches organiques de sol

Carotte	Teneur en carbone organique (g.kg ⁻¹)	Poids sec à 70°C (g MS)	Stock de carbone (tC.ha ⁻¹)
Hêtraie (Forêt gérée) – Crête de l'Homme Mort			
1	539,0	443,82	17,98
2	68,6	387,20	6,64
3	485,0	431,45	18,01
4	168,0	49,06	2,06
5	419,3	224,54	7,749
6	424	380,36	14,65
Hêtraie (Vieille forêt) – Montreich			
1	624	59,02	4,92
2	294	89,25	6,56
3	326	28,61	2,33
4	230	66,96	3,85
5	257	75,38	4,84
6	473	77,51	4,07
Hêtraie-sapinière (Forêt gérée) – Cap de Tus			
1	646	526,22	33,83
2	628	692,12	41,89
3	486	918,06	50,11
Hêtraie-sapinière (Vieille forêt) – Burat			
1	516	1404,3	50,48
2	490	822,26	29,34
3	531	1044,06	42,12
4	620	1057,26	51,28
Sapinière (Forêt gérée) – Courraou			
1	173	144,808	6,26
2	235	280,232	16,46
3	145	911,582	33,04
4	187	482,034	22,54
5	104	416,714	10,83
6	107	999,626	26,74
Sapinière (Vieille forêt) – Seube			
1	149	269,146	10,03
2	250	566,49	35,41
3	237	905,878	53,67
4	93,7	177,652	4,16
5	141	555,542	19,58

6	220	786,554	43,26
---	-----	---------	-------

13. Annexe 13 : Résultats d'inventaire des campagnes de terrain

13.1. Inventaire des arbres sur pied

Table M : Résultats d'inventaire

Essence	Circonférence à 1,30m (cm)	Essence	Circonférence à 1,30m (cm)	Essence	Circonférence à 1,30m (cm)
Vieille hêtraie (Montreich)					
Hêtre	305	Hêtre	71,5	Tilleul	82,3
Hêtre	147	Hêtre	320	Tilleul	123,2
Hêtre	274	Hêtre	62,8	Tilleul	82,3
Hêtre	23,8	Hêtre	250	Tilleul	129,7
Hêtre	305	Hêtre	138	Tilleul	125,8
Hêtre	242,3	Hêtre	187,5	Tilleul	186,8
Hêtre	290,6			Tilleul	229,4
Hêtraie gérée (Crête de l'Homme Mort)					
Hêtre	89,3	Hêtre	45,5	Hêtre	43,6
Hêtre	234,7	Hêtre	165,2	Hêtre	260,3
Hêtre	32,3	Hêtre	148,3	Orme champêtre	58
Hêtre	15,6	Hêtre	43,2	Orme champêtre	35,9
Hêtre	17,3	Hêtre	49,5	Orme champêtre	28,5
Hêtre	18,5	Hêtre	42,5	Orme de montagne	21,7
Hêtre	217,4	Hêtre	17,7	Orme de montagne	35
Hêtre	35,6	Hêtre	19,9	Orme de montagne	48,3
Hêtre	27	Hêtre	77,7	Orme de montagne	29
Hêtre	29,2	Hêtre	206,5	Orme de montagne	45,2
Hêtre	72,5	Hêtre	39,4	Orme de montagne	18,5
Hêtre	30,5	Hêtre	40	Houx	26,2
Hêtre	50,6	Hêtre	26	Houx	27,8
Hêtre	50,5	Hêtre	24	Châtaigner	61,8
Hêtre	174,6	Hêtre	257,8	Châtaigner	56
Hêtre	26,7	Hêtre	184,9	Charme	37,8
Vieille hêtraie-sapinière (Burat)					
Hêtre	175,2	Sapin pectiné	45,4	Sapin pectiné	59,3
Hêtre	275	Sapin pectiné	269,7	Sapin pectiné	25,5
Hêtre	49,4	Sapin pectiné	41,2	Sapin pectiné	211,7
Hêtre	121,5	Sapin pectiné	16	Sapin pectiné	12,5
Hêtre	118	Sapin pectiné	21,2	Sapin pectiné	14
Hêtre	76,7	Sapin pectiné	31,1	Sapin pectiné	40,3
Hêtre	41,6	Sapin pectiné	23,2	Sapin pectiné	11,5
Hêtre	120,2	Sapin pectiné	22,7	Sapin pectiné	45,4
Hêtre	110,1	Sapin pectiné	65,5	Sapin pectiné	42,2
Hêtre	219	Sapin pectiné	100,4	Sapin pectiné	38,5
Hêtre	79,3	Sapin pectiné	53,4	Sapin pectiné	63,2
Hêtre	171,4	Sapin pectiné	105,4	Sapin pectiné	73,6
Hêtre	114,2	Sapin pectiné	96	Sapin pectiné	54,9
Hêtre	115	Sapin pectiné	95,3	Sapin pectiné	401
Hêtre	69	Sapin pectiné	253,6	Sapin pectiné	47,5
Hêtre	171,3	Sapin pectiné	31,3	Sapin pectiné	41,4

Hêtre	154,3	Sapin pectiné	67,5	Sapin pectiné	19,3
Hêtre	142,4	Sapin pectiné	26,4	Sapin pectiné	88
Hêtre	256,2	Sapin pectiné	61,2	Sapin pectiné	60,4
Hêtre	74,8	Sapin pectiné	62,8	Sapin pectiné	60,2
Hêtre	100,3	Sapin pectiné	45,5	Sapin pectiné	35,8
Hêtre	101,1	Sapin pectiné	17,7	Sapin pectiné	35,3
Hêtre	36,5	Sapin pectiné	52,5	Sapin pectiné	43,1
Sapin pectiné	20	Sapin pectiné	17	Sapin pectiné	66,5
Sapin pectiné	74,9	Sapin pectiné	16,4	Sapin pectiné	22
Sapin pectiné	166	Sapin pectiné	320	Sapin pectiné	41
Sapin pectiné	72,1	Sapin pectiné	38,8	Sapin pectiné	61,5
Sapin pectiné	46,6	Sapin pectiné	29,5	Sapin pectiné	24,5
Sapin pectiné	47,2	Sapin pectiné	56,6	Sapin pectiné	86,4
Sapin pectiné	88,7	Sapin pectiné	53,5	Sapin pectiné	31,8
Sapin pectiné	57,5	Sapin pectiné	24,5	Sapin pectiné	124,2
Sapin pectiné	242,6	Sapin pectiné	44	Sapin pectiné	91,5
Sapin pectiné	69,6	Sapin pectiné	217,5	Noisetier	23,3
Hêtraie-sapinière géré (Cap de Tus)					
Hêtre	25,7	Sapin pectiné	196,9	Sapin pectiné	64,3
Hêtre	171,6	Sapin pectiné	156,8	Sapin pectiné	168,5
Hêtre	209,4	Sapin pectiné	168,3	Sapin pectiné	30,8
Hêtre	71	Sapin pectiné	45	Sapin pectiné	26
Hêtre	243,6	Sapin pectiné	23,3	Sapin pectiné	79,6
Hêtre	109,9	Sapin pectiné	32,9	Sapin pectiné	20,9
Hêtre	20	Sapin pectiné	48,8	Sapin pectiné	38
Hêtre	21,3	Sapin pectiné	19,6	Sapin pectiné	52,5
Hêtre	42,6	Sapin pectiné	19	Sapin pectiné	65,9
Hêtre	35,7	Sapin pectiné	231,2	Sapin pectiné	108,4
Hêtre	24,3	Sapin pectiné	100,7	Sapin pectiné	33,7
Hêtre	19,8	Sapin pectiné	112,4	Sapin pectiné	79,6
Hêtre	208,1	Sapin pectiné	58	Sapin pectiné	19,1
Hêtre	82,9	Sapin pectiné	102,5	Sapin pectiné	35,4
Hêtre	21,8	Sapin pectiné	69,9	Sapin pectiné	44,8
Hêtre	206,4	Sapin pectiné	74,5	Sapin pectiné	24,1
Hêtre	35,6	Sapin pectiné	26,5	Sapin pectiné	27,5
Hêtre	41,4	Sapin pectiné	56,5	Orme champêtre	48,9
Sapin pectiné	98,5	Sapin pectiné	67,9		
Vieille sapinière (Seube)					
Hêtre	32	Sapin pectiné	136	Sapin pectiné	30
Hêtre	45	Sapin pectiné	200	Sapin pectiné	42
Hêtre	57	Sapin pectiné	33	Sapin pectiné	53
Hêtre	35	Sapin pectiné	89	Sapin pectiné	59
Hêtre	47	Sapin pectiné	155	Sapin pectiné	194
Hêtre	31	Sapin pectiné	107	Sapin pectiné	158
Hêtre	42	Sapin pectiné	163	Sapin pectiné	114
Sapin pectiné	44	Sapin pectiné	67	Sapin pectiné	32
Sapin pectiné	187	Sapin pectiné	226	Sapin pectiné	78
Sapin pectiné	70	Sapin pectiné	147	Sapin pectiné	53
Sapin pectiné	87	Sapin pectiné	33	Sorbier des oiseleurs	77
Sapin pectiné	30	Sapin pectiné	18	Sorbier des oiseleurs	31
Sapin pectiné	33	Sapin pectiné	55	Sorbier des oiseleurs	44
Sapin pectiné	61	Sapin pectiné	205	Sorbier des oiseleurs	33
Sapin pectiné	98	Sapin pectiné	51	Sorbier des oiseleurs	39
Sapin pectiné	32	Sapin pectiné	64	Sorbier des oiseleurs	47
Sapin pectiné	30	Sapin pectiné	21	Sorbier des oiseleurs	51

Sapin pectiné	87	Sapin pectiné	23	Sorbier des oiseleurs	46
Sapin pectiné	81	Sapin pectiné	39	Sorbier des oiseleurs	38
				Sorbier des oiseleurs	41
Sapinière gérée (Courraou)					
Hêtre	19	Sapin pectiné	25	Sapin pectiné	23
Hêtre	18	Sapin pectiné	59	Sapin pectiné	77
Hêtre	36	Sapin pectiné	54	Sapin pectiné	77
Hêtre	40	Sapin pectiné	25	Sapin pectiné	55
Sapin pectiné	107	Sapin pectiné	262	Sapin pectiné	49
Sapin pectiné	93	Sapin pectiné	127	Sapin pectiné	39
Sapin pectiné	166	Sapin pectiné	21	Sapin pectiné	89
Sapin pectiné	302	Sapin pectiné	46	Sapin pectiné	90
Sapin pectiné	183	Sapin pectiné	47	Sapin pectiné	83
Sapin pectiné	170	Sapin pectiné	192	Sapin pectiné	180
Sapin pectiné	35	Sapin pectiné	48	Sapin pectiné	117
Sapin pectiné	132	Sapin pectiné	190	Sapin pectiné	53
Sapin pectiné	128	Sapin pectiné	170	Sapin pectiné	75
Sapin pectiné	90	Sapin pectiné	131	Sapin pectiné	180
Sapin pectiné	202	Sapin pectiné	96	Sapin pectiné	325
Sapin pectiné	104	Sapin pectiné	273	Sapin pectiné	131

13.2. Inventaire des chandelles

Table N : Résultats d'inventaire des chandelles

Essence	Circonférence à 1,30m (cm)	Hauteur (m)	Essence	Circonférence à 1,30m (cm)	Hauteur (m)
Vieille hêtraie (Montreich)					
Tilleul	196,5	8,3	Hêtre	94,9	1,7
Hêtre	189,0	2,7	Hêtre	36,6	4,0
Hêtre	143,5	1,0	Hêtre	32,5	4,3
Hêtre	118,9	8,0			
Hêtraie gérée (Crête de l'Homme Mort)					
Hêtre	41,8	8,3	Hêtre	45,4	7,0
Hêtre	36,6	6,0	Hêtre	41,9	5,1
Vieille hêtraie-sapinière (Burat)					
Hêtre	119	13	Sapin pectiné	58,4	8,6
Hêtre	67,5	4	Sapin pectiné	36,8	2,2
Hêtre	64,5	3,9	Sapin pectiné	44,0	5,0
Hêtre	93,3	14,9	Sapin pectiné	20,7	4,7
Hêtre	172,7	11,5	Sapin pectiné	10,8	2,1
Sapin pectiné	219,7	9,6	Sapin pectiné	13,9	2,7
Sapin pectiné	255	14,6	Sapin pectiné	6,2	1,8
Sapin pectiné	126,6	2,0	Sapin pectiné	5,9	2,0
Sapin pectiné	65,2	5,4	Sapin pectiné	21,3	2,5
Sapin pectiné	28	3,2	Sapin pectiné	76,1	8,0
Sapin pectiné	12,1	1,6	Sapin pectiné	21,4	1,6
Sapin pectiné	40,0	10,1	Sapin pectiné	33,2	5,2
Sapin pectiné	18,0	2,4	Sapin pectiné	22,5	5,0
Sapin pectiné	182,8	1,5	Sapin pectiné	150,9	7,5
Sapin pectiné	12,8	1,9	Sapin pectiné	183,6	2,1
Sapin pectiné	32,0	6,7			
Hêtraie-sapinière gérée (Cap de Tus)					
Sapin pectiné	51,1	5,3	Sapin pectiné	219,8	8,0
Sapin pectiné	71,0	2,1			
Vieille sapinière (Seube)					
Sapin pectiné	195,8	10,0	Sapin pectiné	210,6	21,8

Sapin pectiné	124,3	4,5	Sapin pectiné	365,0	14,9
Sapin pectiné	132,1	7,9	Sapin pectiné	74,0	6,4
Sapin pectiné	340,0	10,7	Hêtre	71,4	9,6
Sapin pectiné	258,7	11,9			
Sapinière gérée (Courraou)					
Sapin pectiné	40,9	5,2	Sapin pectiné	23,6	3,1
Sapin pectiné	53,7	3,9	Sapin pectiné	104,4	12,7
Sapin pectiné	78,2	3,1	Sapin pectiné	61,5	1,3
Sapin pectiné	71,3	4,8	Sapin pectiné	65,4	6,6
Sapin pectiné	55,4	4,7	Sapin pectiné	54,4	1,8
Sapin pectiné	49,9	2,7	Sapin pectiné	35,3	5,7
Sapin pectiné	66,4	4,6	Sapin pectiné	117,0	2,3
Sapin pectiné	163,2	3,8	Sapin pectiné	22,0	1,4
Sapin pectiné	30,9	2,0	Sapin pectiné	36,0	7,4

13.3. Correspondances utilisées pour déterminer la hauteur d'arbre individuelle

Table O : Correspondances diamètre-hauteur

Essence	Circonférence à 1,30m (cm)	Hauteur (m)
Hêtre	20 : 30	8
	30 : 40	10
	40 : 50	12
	50 : 60	13
	60 : 70	15
	70 : 80	16
	80 : 90	18
	90 : 100	19
	100 : 110	20
	110 : 120	21
	120 : 130	22
	130 : 150	23
	150 : 170	25
	170 : 190	27
190 : 250	28	
250 et plus	30	
Sapin pectiné	20 : 30	6
	30 : 40	8
	40 : 60	12
	60 : 80	15
	80 : 100	18
	100 : 120	22
	120 : 140	24
	140 : 160	25
	160 : 180	26
	180 : 220	29
220 : 240	30	
240 et plus	31	