



HAL
open science

**Variabilité environnementale et botanique de la densité
du bois des espèces forestières et variabilité temporelle
de la biomasse aérienne des forêts françaises : une
analyse sur un échantillon systématique de l'inventaire
forestier national**

Baptiste Kerfriden

► **To cite this version:**

Baptiste Kerfriden. Variabilité environnementale et botanique de la densité du bois des espèces forestières et variabilité temporelle de la biomasse aérienne des forêts françaises : une analyse sur un échantillon systématique de l'inventaire forestier national. Sylviculture, foresterie. AgroParisTech, 2021. Français. NNT : 2021AGPT0006 . tel-03970190

HAL Id: tel-03970190

<https://pastel.hal.science/tel-03970190>

Submitted on 2 Feb 2023

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

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

THESE DE DOCTORAT

pour obtenir le grade de

Docteur d'AgroParisTech

Spécialité : Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes

École doctorale n° 607
Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelles (SIReNa)

par

Baptiste KERFRIDEN

Variabilité environnementale et botanique de la densité du bois des espèces forestières et variabilité temporelle de la biomasse aérienne des forêts françaises : une analyse sur un échantillon systématique de l'inventaire forestier national

Directeur de thèse : Jean-Michel LEBAN
Co-directeur de thèse : Jean-Daniel BONTEMPS

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 3 juin 2021

Composition du jury :

Marie-Laure NAVAS, Professeure, Institut Agro - Montpellier SupAgro
Pierre COUTERON, Directeur de recherche, IRD
Annabel PORTÉ, Directrice de recherche, INRAE Bordeaux
Emilie JOETZJER, Chargée de recherche, INRAE Nancy
Patrick VALLET, Chargé de recherche, INRAE Grenoble
Jean-Michel LEBAN, Directeur de recherche, INRAE Nancy
Jean-Daniel BONTEMPS, Directeur de recherche, IGN

Présidente
Rapporteur & Examineur
Rapporteur & Examinatrice
Examinatrice
Examineur
Directeur de thèse
Co-Directeur de thèse

Franck FUCHS, Docteur, IGN

Invité

UPR 1138 BEF, INRAE Grand Est-Nancy
Rue d'Amance, 54280 Champenoux, France

Laboratoire d'Inventaire Forestier (LIF), IGN
14 rue Girardet, 54000 Nancy, France

Remerciements

Une sacrée épopée se termine donc ici. De nombreuses personnes ont apporté une pierre à cet édifice, que ce soit par leur présence centrale, leur accompagnement, leur soutien sans faille et leur apport en sagesse.

Ainsi et tout d'abord je tiens à remercier mon directeur de thèse Jean-Michel Leban en premier lieu pour m'avoir fait confiance dans cette thèse et aussi pour avoir toujours été à l'écoute et m'avoir toujours poussé malgré les difficultés. Je remercie mon co-directeur Jean-Daniel Bontemps pour le temps passé avec minutie sur l'ensemble de mes écrits et les apports précis de savoirs extrêmement précieux.

Je remercie également les membres de mon comité de suivi de thèse et l'ensemble des conseils qu'ils ont pu m'apporter : Jérôme Chave, Patrick Fonti, Olivier Bouriaud, Jean-Luc Dupouey et Jean-François Dhôte.

Je remercie mes camarades doctorants et post-doctorants pour le soutien, les paroles, les conversations, les goûters et les jeux vidéo (ACNH) : Antoine, Lucie, Timothée, Soline, Clara, Sandrine, Rodolphe, Rémi, Anna, Jérémy, Marie, Jérémie, Clémentine, Jonathan, Miguel, Ankit.

Merci aussi pour l'accompagnement et leur présence sans faille aux camarades, collègues et nos supers stagiaires à INRAE (et du B') : Fleur, Frédéric, Philippe, Maxime, Sarah-Louise, Lucile, Amélie, Caroline, Aro, Robin, Sanjoy, Mathilde, Charline, Isabelle, Murielle, Kévin, Bernd, Laurent, et au LIF : Cédric, Jean-Pierre, Olivier, Hélène, Lina. Un grand merci aussi aux différents acteurs et actrices de l'IGN avec qui j'ai travaillé pour la mise en place de la base de données et dans le projet XDM : Cédric, François, Stéphanie, Vincent, Henri et Antoine.

Je remercie l'ADEME et la région Grand-Est pour avoir financé ce projet de thèse, et tout particulièrement Miriam Buitrago (mon ingénieure référent) et Valérie Pineau pour leur soutien. Je remercie aussi tous les membres de la plateforme Silvatech de INRAE et l'ensemble du personnel de terrain de l'inventaire forestier national de l'IGN sans qui ce travail n'aurait pas été possible.

Evidemment je ne peux pas passer à côté de toutes ces amitiés, de passage ou pour la vie, qui ont ponctué ces années de thèse, et qui m'ont tant apporté. Ainsi je remercie ceux rencontrés au fil de ma scolarité et qui me suivent toujours aujourd'hui : Jean-Baptiste (Maternel et Primaire), Célia, Léna, Hélène, Camille, Manon, Tanguy, Greg, Anaïs, Odile, Tiffany (Collège et Lycée), Roxanne, Manon, Cosette, Mathilde, Loranne, Thomas (Prépa BCPST), Marion, Odile, Julie, Audrey, Hélène (Ecole d'ingénieur ENSTIB et master FAGE-BFD), ou encore à travers de nombreux réseaux et connections internet à travers le monde : Jimmy, Anaïs, Maela, Shona (JAMBS), Kysan, Nicolas, Nico, Aubin, Ruben, Alexis, Matt, Dakota, Victor, Max, Louis, Lucille, Robin (Twitter & Tumblr), Alec, Clément, Solly, Matthieu, Jérémy, Kévin, Jean-François, Kayenne, Alyssa, Lorelei, Justin (Vie associative : Equinoxe Centre LGBTI+ de Nancy, SOS homophobie, Quidam·e·s), Vincent, Charles, Sonny, Luc, Jérémy, Antoine, Kyllian, Alexis, Joris, Valentin, Luka, Alain, Florian, Yann, Matthia, Leandro, Antoine, Quentin, Awen, Maxime, Doniphan, Thomas, Sezgin, Anthony, Jonathan, Enzo, Kévin, Jean, Nicolas, Carlos, Romain, Jérôme, Anthony, Baptiste, Xavier, Dorian, Léo, Cornélia, Chris, Bertrand, Marine, Jules, Xavier, Andréa et bien d'autres.

En écrivant ce texte j'ai une pensée toute particulière pour mon amie Scylla, notre comète, disparue en 2020, qui m'a laissé dans sa traînée une énergie pour se battre toujours pour ses convictions les plus profondes, de bienveillance et de justice.

Je remercie aussi tout particulièrement Angèle qui m'accompagne au plus près depuis bien des années, et sûrement pour bien plus encore. Que nos projets se réalisent, que notre amitié grandisse, et que l'on trouve nos jardins à cultiver.

Enfin, et bien évidemment, je remercie ma famille : mes parents pour avoir toujours été à l'écoute et pour leur soutien, ma grande sœur et mon neveu, mes grands-mères incroyables et enfin ma petite Cannelle partie en 2020.

Table des matières

Remerciements.....	5
Liste des contributions:.....	13
Chapitre 1 : Introduction et Etat de l'art.....	15
1.1. Introduction générale, forêts et diversité ligneuse.....	17
1.2. La densité du bois : une propriété fondamentale à la compréhension du fonctionnement de l'arbre et à la quantification de la qualité du bois.....	18
1.2.1. Définition et utilisation.....	18
1.2.2. Constitution du bois et plans anatomiques.....	19
1.3. Variabilité de la densité du bois.....	20
1.3.1. Niveau interspécifique.....	20
1.3.2. Niveau intraspécifique.....	21
1.4. Estimation du carbone forestier.....	22
1.4.1. Séquestration du carbone forestier et inventaire forestier.....	22
1.4.2. Aperçu des modèles disponibles pour la densité du bois.....	24
1.5. Diversité interspécifique de la densité du bois et compromis entre croissance et densité du bois.....	24
1.6. Conclusion et plan de la thèse.....	26
Chapitre 2 : Matériel et méthodes d'obtention des valeurs d'infradensité du bois.....	29
2.1. L'inventaire forestier national et ses données.....	31
2.2. La mesure de densité du bois par tomographe à rayon X.....	32
2.2.1. Mesures au tomographe.....	32
2.2.2. Calibration du logiciel CARDEN.....	34
2.2.3. Vérifications réalisées et identification de biais éventuels dans les données et les méthodes utilisées.....	37
2.3. Une autre métrique de la densité du bois : le « ratio de biomasse ».....	47
Chapitre 3 : Analyse exploratoire de la variabilité de la densité du bois.....	49
3.1. Premier regard sur les données produites.....	51
3.1.1. Variation interspécifique et intraspécifique de la densité du bois.....	51
3.1.2. Variation géographique de l'infradensité du bois.....	67
3.2. Variabilité intraspécifique de l'ID : influence des dimensions des arbres et des caractéristiques environnementales des peuplements mesurées par l'IFN.....	71
3.2.1. Rappel sur l'état de l'art et démarche d'analyse des données.....	71
3.2.2. Origine géographique de la variabilité de l'infradensité du bois.....	73
3.2.3. Origine environnementale de la variabilité de l'infradensité du bois.....	75
3.2.4. Origine sylvicole de la variabilité de l'infradensité du bois.....	77

3.2.5.	Origine liée à des attributs individuels de la variabilité de l'infradensité du bois	80
3.2.6.	Illustrations graphiques des principaux effets des variables âge et LC sur l'ID	84
3.2.7.	Bilan des sources de variations intraspécifiques de l'infradensité du bois	86
3.3.	Relations entre variabilité intraspécifique de l'infradensité du bois et variables climatiques	87
3.3.1.	Variables annuelles	88
3.3.2.	Variables mensuelles	88
3.4.	Conclusion du chapitre 3	95
Chapitre 4 : Essai de modélisation de l'infradensité du bois		97
4.1.	Préambule	99
4.2.	Régressions linéaires multiples au niveau de l'espèce	99
4.3.	Essai d'élaboration d'un modèle générique d'infradensité du bois	101
4.4.	Capacité prédictive de modèles par espèce	104
4.5.	Prédictions de l'infradensité du bois par des méthodes d'imputation conditionnelles	111
4.5.1.	Recherche d'une méthode de prédiction alternative	111
4.5.2.	Evaluation d'une méthode d'imputation locale de l'infradensité du bois de l'inventaire forestier national par validation croisée	112
4.5.3.	Evaluation de ces méthodes d'imputation sur l'ensemble du jeu de données de XyloDensMap	114
4.6.	Conclusion du chapitre 4	119
Chapitre 5 : Application : Estimation des stocks et flux de biomasse et de carbone forestier aérien des forêts françaises sur une période récente (2005-2018)		121
5.1.	Article: Ten years of French forests carbon sink	124
	Abstract (275 words)	124
	Introduction	125
	Material and methods	126
	Results	129
	Discussion	136
	Conclusion	137
	References	138
	Supplementary materials	141
5.2.	Conclusion chapitre 5	155
Chapitre 6 : Variation de l'infradensité du bois, de la biomasse et du volume à grandes échelles le long de gradients environnementaux		157

6.1. Article: Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density (publié dans <i>Plant Ecology</i>)	159
Supplementary materials.....	175
6.2. Relation entre le Stem Biomass Ratio et les normales climatiques (complément de l'article en 6.1.).....	182
6.3. Variation de la biomasse et du « volume bois for tige » le long de trois gradients environnementaux.....	183
6.2.1. Variation du volume bois fort tige.....	184
6.2.2. Variation de la biomasse	191
6.2.3. Effet du BR sur la variation de biomasse.....	196
6.3. Conclusion chapitre 6.....	198
Chapitre 7 : Diversité interspécifique de la densité du bois et compromis entre croissance et densité du bois	201
7.1. Analyse des variations d'infradensité du bois selon les niveaux d'organisation botanique	204
7.1.1. Structuration de la variabilité interspécifique de la densité du bois par niveaux taxonomiques	204
7.1.2. Structuration de la variabilité interspécifique de la densité du bois par niveaux phylogénétiques.....	208
7.2. Article: Trade-off between growth and wood density of trees identified at multiples biological scales in Northern temperate forests.....	213
Abstract (269 words)	213
Introduction	214
Material and methods.....	216
Results.....	218
Discussion.....	225
Conclusion	227
References.....	228
Supplementary materials.....	232
7.3. Conclusion chapitre 7.....	248
Chapitre 8 : Discussion générale et conclusion.....	249
8.1. Discussion.....	251
8.1.1. Limite du matériel : Représentativité de carottes à 1,30 m.....	251
8.1.2. A propos de la variabilité intraspécifique	252
8.1.3. Modélisation et estimation du carbone forestier	253
8.1.4. Compromis croissance densité et stratégies des espèces	257
8.1.5. Perspectives	264

8.2. Conclusion générale.....	267
References	269
Annexe	283
Annexe 1 : Valeur de retrait volumique total employée	283
Annexe 2 : Définitions des variables de l'inventaire forestier national et des variables climatiques utilisées	289
Annexe 3 : Tableau des 123 espèces.....	294
Annexe 4 : Distribution d'ID pour espèces n > 30 échantillons	299
Annexe 5 : Carte d'ID pour les espèces principales (> 1000 échantillons)	308
Annexe 6 : Analyse en intraspécifique de la variabilité de l'ID (régression linéaire et anova)	315
Variables géographiques.....	315
Variables environnementales.....	321
Variables sylvicoles	327
Variables arbre.....	335
Annexe 7 : Succession forestière des espèces (Rameau et al. 1989).....	345
Annexe 8 : Graphique entre ID et LC/âge dans le cas des relations significatives.....	350
Annexe 9 : Evolution des relations significatives entre ID et température pendant l'année	357
Annexe 10 : Classification des espèces par ordre, famille botanique et genre	367
Annexe 11 : Classification des espèces (Durka & Michalski 2012), âge des nœuds (Zanne et al. 2013), et écart-type de densité du bois au sein des nœuds.	372

Abréviations utilisées

Abréviations	Correspondance
XDM	XyloDensMap (Projet de collecte et d'exploitation de carottes de bois prélevées par l'IFN)
IGN	Institut national de l'information géographique et forestière
IFN / NFI	Inventaire Forestier National / National Forest Inventory
INRAE	Institut National de la Recherche Agronomique et Environnementale
SISFE	Service de l'Information Statistique Forestière et Environnementale
ID / WD	Infradensité / Wood Density (kg/m^3)
LC / RW	Largeur de cerne / Ring Width (mm)
Dg	Diamètre quadratique moyen (m)
G	Surface terrière totale (m)
N	Nombre de tige par hectare
BAL	Basal area of the largest trees / Surface terrière des plus gros arbres (m^2)
SBR	Stem biomass ratio / le ratio de biomasse par le volume de la tige principale (kg/m^3)
V	Volume (m^3)
bft	Bois fort tige = volume de la tige principale de l'arbre jusqu'à une découpe terminale de 7 cm.
B	Biomasse (kg)
C	Carbone (kg)
SWHC	Soil Water Holding Capacity / Réserve utile (RUT, mm)
SBI	Soil Basicity Index / Niveau de richesse trophique (TROPH)
GRECO	Grandes régions écologiques (IFN)
SER	Sylvoécorégions (IFN)
P	Précipitations (mm)
TM	Températures moyennes ($^{\circ}\text{C}$)
TX	Températures maximales ($^{\circ}\text{C}$)

TN	Températures minimales (°C)
SP	Species / Espèces
ZIP / RP	Désigne le plan ligneux : Zone initiale poreuse / Ring-porous
ZSP+ / SRP+	Désigne le plan ligneux : Zone semi-poreuse / Semi ring porous
DP	Désigne le plan ligneux : Pores diffus / Diffuse porous
R / C	Résineux / Conifers
F / B	Feuillus / Broadleaves
PL / WS	Plan ligneux / Wood structure
GWT	Growth wood density trade-off / Compromis croissance densité du bois
ANOVA	Analysis of variance / Analyse de variance
ANCOVA	Analysis of covariance / Analyse de covariance
RMSE	Root mean square error / Erreur quadratique moyenne

Liste des contributions:

Jacquin, P., Mothe, F., Longuetaud, F., Billard, A., **Kerfriden, B.**, & Leban, J. M. (2019). CarDen: A software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 156, 606-617.

Leban, J. M., **Kerfriden, B.**, Jacquin, P., Lacarin, M., Taupin, A., Mola, C., Duprez, C., Chabot S., Dauffy, V., Morneau F., Wurpillot, S., Hervé, J. C. (2020). "Wood basic density for 125 tree forest species from the French forests", <https://doi.org/10.15454/XFOPL1>

Leban, J. M., **Kerfriden, B.**, Lacarin, M., Taupin, A., Hervé, J.-C. (2020). La biomasse des forêts méditerranéennes Les premiers résultats du projet XyloDensMap. *Forêt Méditerranéenne*, XLI(4), 267–274.

Kerfriden, B., Bontemps, J. D., & Leban, J. M. (2021). Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density. *Plant Ecology*, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01106-0>

Conférences nationales et internationales :

Présentation de thèse. Summer School CARSEQ – Carbon Sequestration in Forest Ecosystems organisé par NFZ. 19 au 24 août 2018. Davos (Suisse). <https://www.researchgate.net/publication/326989582> [Poster de these pour la summer school Carseq du 19 au 24 aout 2018 a Davos Suisse](#)

The measurement of wood shrinkage and bark thickness on increment cores Hardwoods in the French Forests. 8th Hardwood Conference organisé par uni-Sopron. 25 et 26 octobre 2018. Sopron (Hongrie). <https://www.researchgate.net/publication/328530169> [The measurement of wood shrinkage and bark thickness on increment cores Hardwoods in the French Forests](#)

Biomass ratio varies along soil water availability: An analysis based on wood density data collected by the French NFI. A century of national forest inventory, organisé par NIBIO. 20 au 23 mai 2019. Krokkleiva (Norvège).

Evolution du puits du carbone forestier aérien des forêts françaises sur la période 2005-2018. Apports de la nouvelle base de données XyloDensMap sur la densité du bois des espèces forestières. Séminaire DEEPSURF#3. Le stockage de carbone, une solution pour la transition écologique ? 15 octobre 2020. Nancy (France).

Chapitre 1 : Introduction et Etat de l'art

1.1. Introduction générale, forêts et diversité ligneuse

La forêt couvre 30,6 % de la surface terrestre (FAO 2015a). Ce taux de boisement est remarquablement similaire en France : 31 % avec 16,9 millions d'hectares (IGN 2018). Elle assure de nombreuses fonctions écologiques, économiques et sociétales, dénommées « services » (Millenium Ecosystem Assessment 2005) : d'approvisionnement (nourriture, eau, bois, fibres), de régulation (climat, qualité de l'eau, inondation, déchets, pollinisation...), culturels (récréationnel, esthétique, spirituelle), et de soutien (formation du sol, photosynthèse, cycle des nutriments). La forêt abrite plus de la moitié de la biodiversité terrestre existante et joue un rôle important de séquestration de CO₂ sous forme de biomasse (Pan et al. 2011). Les espèces ligneuses ont développé des stratégies et des traits fonctionnels (trait morpho-physio-phénologique ayant un impact sur la valeur sélective ou « fitness » de l'espèce, Reich 2014) très diversifiés, spécifiques à leur environnement, démontrant parfois des compromis dans l'allocation des ressources (Reich et al. 2003).

Sur quatorze types forestiers européens, la forêt française en comprend treize, ce qui en fait la forêt la plus diversifiée d'Europe, devant l'Italie (onze types, Barbati et al. 2014). On y rencontre quatre types de climats (atlantique, continental, alpin et méditerranéen) qui placent cette forêt en 2^{ème} position en termes de diversité environnementale au sein de l'union européenne (Après la Roumanie, Roekaerts 2002). Cette variabilité environnementale génère une diversité écologique importante, avec de nombreuses espèces forestières (au total 194 espèces d'arbres relevées par l'Inventaire Forestier National Français, IGN 2019, contre 125 dans cette thèse). La France présente ainsi une diversité de milieux propices à l'étude de la variabilité d'un trait fonctionnel comme la densité du bois.

Les stratégies des espèces sont intimement liées à leurs milieux, donnant lieu à une variabilité de leurs traits fonctionnels (variation interspécifique), incluant la densité du bois (Shipley et al. 2016). Ces traits peuvent également varier au sein des populations d'une même espèce, en réponse à l'environnement via des mécanismes d'adaptation ou de plasticité phénotypique (Albert et al. 2011). Ceci constitue alors une variabilité dite intraspécifique, qui dépend beaucoup du trait fonctionnel étudié (Siefert et al. 2015). A cet égard, la densité du bois est souvent – mais pas forcément justement - considérée comme un trait conservatif en écologie (Fajardo 2016).

Parmi les services écosystémiques, les forêts assurent une fonction de stockage de carbone fossile, et permettent une absorption annuelle de 2,4 Pg¹ de carbone (Pan et al. 2011). Via les mécanismes de la photosynthèse, le CO₂ de l'atmosphère est incorporé par les plantes sous forme de composés organiques assurant la formation du bois. La biomasse séquestrée est le résultat du bilan entre croissance des arbres, prélèvements et mortalité, influencé pour les forêts européennes par la gestion forestière (Forest Europe 2020). Estimer ces quantités de carbone et de biomasse est devenu une nécessité des politiques publiques climatiques, pour la mise en œuvre d'actions visant à l'atténuation du changement climatique. La biomasse est calculée à partir du volume de bois dans les forêts, qui est régulièrement mesuré par les inventaires forestiers nationaux des grands pays forestiers, et de la densité du

¹ Pétagramme (Pg) = 10¹⁵ grammes ou 10⁹ tonnes ou un milliard de tonnes.

bois, qui est une donnée plus rare et jamais mesurée conjointement avec les volumes.

La diversité interspécifique de la densité provient d'une adaptation des forêts à différents milieux écologiques et à l'existence de compromis fonctionnels entre différents traits. En particulier, le compromis entre croissance et densité du bois se traduit par deux stratégies principales : occupation rapide ou pérenne d'un environnement (Reich 2014), se traduisant par une croissance rapide produisant du bois de faible densité, cela faisant également référence à la notion de stratégie r/K (MacArthur & Wilson 1967) : deux stratégies séparant les espèces avec une mortalité élevée/faible, une durée de vie courte/longue, une faible/forte descendance, et dans notre cas une densité du bois faible/forte. Ce modèle évolutif a été mis en évidence chez les plantes (Bohn et al. 2014). Le compromis entre croissance et densité du bois a beaucoup été étudié en climat tropical (King et al. 2006, Muller-Landau 2004, Poorter et al. 2008, Wright et al. 2010) mais peu en milieu tempéré (Aiba & Nakashizuka 2009, Woodall et al. 2015) et jamais en Europe, éludant les particularités que l'on trouve en forêts tempérées. Parmi ces particularités, se trouve la grande diversité de plans ligneux caractérisant l'anatomie du bois : les résineux avec principalement des trachéides, des feuillus avec du bois à vaisseaux, des fibres et du parenchyme incluant des bois à zone initiale poreuse, à zone semi-poreuse et à pores diffus (Boura & De Franceschi 2007, Wheeler & Baas 2019).

L'étude de la densité des bois implique donc de quantifier les variations intra et interspécifiques. Cette propriété est le support de nombreuses questions écologiques et d'estimation de carbone qui sont les suivantes: quelle est l'importance de la variation en intraspécifique comparée à la variation en interspécifique de la densité du bois ? De combien la densité du bois varie le long de gradients environnementaux ? Quelle structuration existe dans le compromis entre croissance et densité du bois en connaissance des spécificités des forêts tempérées ? Comment estimer la densité du bois dans un cadre de production de données de biomasse et de carbone forestier ?

1.2. La densité du bois : une propriété fondamentale à la compréhension du fonctionnement de l'arbre et à la quantification de la qualité du bois

1.2.1. Définition et utilisation

La densité du bois (sans unité) désigne la masse volumique du bois en kilogramme par mètre cube rapportée à la masse volumique de l'eau (1000 kg/m^3), elle est souvent utilisée directement pour parler de masse volumique par abus de langage. Le bois étant un matériau hygroscopique qui assure la conduction de l'eau dans l'arbre, il est nécessaire de préciser à quel pourcentage d'humidité sont réalisées les mesures de masse et de volume. Pour le calcul de la biomasse, on utilise l'infradensité ou densité du bois basale, qui est définie par le rapport entre la masse anhydre et le volume vert (volume au-dessus du point de saturation des fibres de 30 % d'humidité) (Williamson & Wiemann 2010). C'est de celle-ci dont il sera question dans ce document lorsque l'on parlera de densité du bois, sauf précision du contraire. Dans la littérature, on rencontre aussi la densité du bois anhydre qui

correspond à la masse de bois anhydre divisée par le volume anhydre, ou encore la densité du bois à 12 % (humidité souvent considérée comme celle de mise en œuvre à l'intérieur des bâtiments) qui correspond à la masse de bois et le volume mesurés à 12 % d'humidité, ce qui correspond à un conditionnement à 20 °C et à une humidité relative de l'air de 65 %.

La densité du bois est un bon indicateur de la résistance mécanique du bois et de sa rigidité (van Gelder et al. 2007) : en effet le module d'élasticité (MOE) et le module de rupture (MOR) sont corrélés positivement à la densité du bois (Raikila et al. 2006, Steffenrem et al. 2007, Lenz et al. 2010). De même, c'est également un bon indicateur de la qualité des produits bois obtenus : papier, bois scié, etc. (Blair et al. 1976). Ainsi elle est aussi utilisée dans l'industrie pour connaître le poids d'une structure et notamment dimensionner et respecter les règles de construction (Eurocodes 5 : réglementation européenne pour le calcul des structures bois, EN 1995). En écologie la densité du bois est aussi décrite comme un trait fonctionnel, c'est-à-dire un « trait morpho-physio-phénologique qui a un impact indirect sur la valeur sélective (« fitness ») via son effet sur la croissance, la reproduction et la survie, les trois composantes de la performance individuelle » (Reich 2014, Violle 2007). La densité du bois est alors aussi liée aux propriétés hydrauliques du bois (Hacke & Sperry 2001, Hacke et al. 2001) puisque une densité du bois élevée est liée à des diamètres d'éléments conducteurs de sève plus étroits et/ou moins nombreux. Elle est aussi liée et à de nombreux autres traits fonctionnels (mortalité, croissance, tolérance à la sécheresse et à l'ombre, etc., Reich 2014).

1.2.2. Constitution du bois et plans anatomiques

On se basera dans cette thèse sur la classification des plans anatomiques présentée dans la « InsideWood Database » (Wheeler et al. 2007) et les travaux de Schweingruber (1996).

Le bois est constitué, pour les résineux (bois homoxylé) de trachéides et pour les feuillus (bois hétéroxylé), de vaisseaux, fibres, parenchyme et trachéides (Bailey & Tupper 1918, Schweingruber 1996). La paroi des éléments conducteurs du bois (pour la sève brute et élaborée), est principalement constituée de cellulose, d'hémicellulose et de lignine, l'ensemble ayant une densité de 1,5 (Walker 1993). Ainsi l'épaisseur de la paroi, la taille des éléments de vaisseaux et leur nombre par unité de surface expliquent la valeur de la densité du bois (Decoux et al. 2004, Preston et al. 2006, Björklund et al. 2017).

Le bois homoxylé des résineux correspond à un seul plan anatomique. En revanche les bois hétéroxylés des feuillus sont regroupés en trois principaux plans anatomiques :

- **Les bois à zone initiale poreuse (ZIP)**, c'est-à-dire possédant une majorité de vaisseaux à diamètre important dans le bois de printemps, puis un bois d'été constitué majoritairement de fibres et de petits vaisseaux, comme le Chêne sessile (*Quercus petraea*), le Châtaignier (*Castanea sativa*) ou encore le Frêne commun (*Fraxinus excelsior*) en Europe,

- **Les bois à pores diffus** (DP) sont constitués de vaisseaux et de fibres, mais disposés de façon homogène dans le cerne, comme par exemple l'Erable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le Bouleau verruqueux (*Betula pendula*) ou encore le Charme (*Carpinus betulus*),
- **Les bois à zone semi-poreuse** (ZSP+), ou espèces dites plastiques, dont les plans ligneux varient entre bois à zone semi-poreuse et bois à pores diffus selon les conditions de croissance et l'âge (Schreiber et al. 2015). Ces espèces ont une proportion de vaisseaux plus importante dans le bois de printemps que dans le bois d'été avec un changement **progressif** dans le cerne. Le Peuplier blanc (*Populus alba*), le Hêtre (*Fagus sylvatica*) ou encore le Merisier (*Prunus avium*) font partie de cette catégorie.

Les espèces à zone initiale poreuse constituent 18 % des espèces en forêts tempérées contre seulement 1 % en forêts tropicales (Boura & De Franceschi 2007). Cette différence provient de deux types d'adaptation face aux conditions spécifiques des milieux tempérés. La première s'explique par la forte variation des conditions climatiques intra-annuelles (Baas & Wheeler 2011) et se traduit par un changement de structure dans les bois à zone initiale poreuse, avec des vaisseaux larges (similaires à ceux des bois à pores diffus des forêts tropicales) produits au printemps puis des fibres en été. Cette organisation du bois est liée à une adaptation à la saisonnalité climatique (Baas & Wheeler 2011). La seconde résulte d'une réduction de la taille de l'ensemble des vaisseaux dans les bois à pores diffus (McCulloh et al. 2010). Cette adaptation permet de réduire les risques d'embolie dus aux phases de gel-dégel rencontrées en forêt tempérée (Baas 1986, Davis et al. 1999).

1.3. Variabilité de la densité du bois

1.3.1. Niveau interspécifique

La densité du bois diffère entre feuillus et résineux, entre espèces (niveau interspécifique), au sein d'une même espèce, et au sein même de l'arbre. Au niveau interspécifique, elle a été décrite comme variant de 100 kg/m³ à 1300 kg/m³ en forêt tropicale (Global Wood Density Database : Zanne *et al.* 2009, Chave *et al.* 2009). En Europe, la gamme de variation interspécifique se réduit à 280 à 840 kg/m³.

Malgré une variabilité interspécifique moins importante en forêt tempérée qu'en forêt tropicale, on relève une plus grande diversité de plans ligneux. En effet, les études menées en forêt tropicale portent essentiellement sur les feuillus, qui sont majoritairement des bois à pores diffus (Wheeler & Baas 2019). De même, le climat tempéré permet une présence importante de résineux, pouvant former des peuplements (contrairement aux forêts tropicales où ils sont minoritaires et dispersés, malgré un nombre d'espèces plus important dans ces milieux, Farjon 2018). Ainsi cette diversité de plans ligneux caractéristique des forêts tempérées interroge sur les particularités qu'elle peut engendrer, notamment en termes de stratégie de croissance et densité du bois.

La forêt française présente des particularités intéressantes puisqu'elle est constituée de deux tiers de feuillus et d'un tiers de résineux. On y dénombre plus de 150 espèces d'arbres (définis par l'IFN comme « un végétal ligneux d'une hauteur supérieure ou égale à cinq mètres ou susceptible d'atteindre cette dimension à maturité *in situ* ») ce qui ouvre la perspective de bien quantifier la variabilité interspécifique de la densité des bois des forêts tempérées.

Enfin, puisque la densité des bois résulte du type et des dimensions des éléments anatomiques, toute variation de leur nombre et de leurs dimensions conduira à des variations de densité des bois. Pour les feuillus il s'agit principalement des tailles et nombre de vaisseaux (mais également de la proportion de fibres), tandis que chez les résineux ce sont les dimensions et l'épaisseur des parois des trachéides (Björklund et al. 2017). Les variations dimensionnelles de ces éléments anatomiques sont liées à des adaptations des arbres à différentes conditions environnementales : eau, température, nutriments, lumière (Chapin et al. 1987). Celles-ci entraînent plusieurs niveaux de tolérance : à la sécheresse, à l'acidité du sol, au froid, à l'engorgement, à l'ombre (Gegout et al. 2005, Niinemets & Valladares 2006, Laanisto et al. 2015), qui dépendent alors aussi à d'autres traits fonctionnels (mortalité, croissance, masse surfacique des feuilles, propriétés hydrauliques, respiration, etc.) (Violle et al. 2007, Reich 2014) qui permettent de décrire les espèces et leurs spécificités.

1.3.2. Niveau intraspécifique

La description de la variabilité intraspécifique de la densité du bois sur des espèces européennes reste limitée. Très peu d'études se focalisent à un niveau inter-arbre où la densité du bois est une moyenne par individu (Kimberley et al. 2017, Fajardo 2018).

L'étude de cette variabilité est souvent confondue avec des mesures de densité du bois au niveau cerne. Les valeurs de densité du bois varient alors de 660 à 830 kg/m³ pour le chêne sessile, (*Quercus petraea* : Bergès et al. 2008, Bergès et al. 2000, Le Moguedec et al. 2002) de 370 à 500 kg/m³ pour l'épicéa commun (*Picea abies* : Franceschini et al. 2010), de 320 à 530 kg/m³ pour le douglas (*Pseudotsuga menziesii* : Kimberley et al. 2017) ou encore le de 590 à 780 kg/m³ pour le hêtre (*Fagus sylvatica* : Bouriaud et al. 2004, Bontemps et al. 2013).

Ainsi la variabilité intraspécifique de la densité du bois semble être moins importante qu'entre espèces, en cohérence avec le principe d'adaptation environnementale. Elle a été identifiée comme variant peu avec des conditions abiotiques et biotiques contrastées (Fajardo 2016, Fajardo 2018). Seulement 26 % de la variabilité de la densité du bois est expliquée par la variation intraspécifique contre 74 % expliquée par la variation interspécifique en forêt tropicale (Sungpalee et al. 2009).

Les sources de ces variations intraspécifiques ont une origine en partie génétique (Nepveu 1984), mais des influences environnementales ont aussi été trouvées comme avec l'altitude (Fajardo 2018), les nutriments et l'eau (Bergès et al. 2008). L'étude au niveau cerne a pour but d'étudier l'effet de la croissance, de l'âge, de la gestion forestière (Guilley et al. 1999, Guilley et al. 2004, Filipescu et al. 2014) et l'effet des données météorologiques (température et précipitations au niveau date)

sur la densité du bois (Lassen & Okkonen 1969, Franceschini et al. 2012, Franceschini et al. 2013, Vannoppen et al. 2018).

La variabilité intra-arbre de la densité du bois se retrouve aussi entre compartiments (branches, nœuds, duramen/aubier), dans la direction verticale (Repola et al. 2006, Billard et al. 2020) et radiale c'est-à-dire directement en fonction de la distance relative le long du rayon (Longuetaud et al. 2015, Wassenberg et al. 2015). **Ces sources de variation (radiale et verticale) ne sont pas considérées dans cette thèse.**

Ainsi les variations interspécifiques et intraspécifiques de la densité du bois existent selon les conditions environnementales et de gestion forestière. Mais les degrés de variations diffèrent, ce qui amène à s'interroger sur la part de variabilité de la densité du bois expliquée à ces deux niveaux par des gradients environnementaux. Enfin, en écologie, des interrogations persistent sur l'importance respective des variabilités intra et interspécifiques de traits fonctionnels en fonction des gradients environnementaux (Shiple et al. 2016).

1.4. Estimation du carbone forestier

1.4.1. Séquestration du carbone forestier et inventaire forestier

Les forêts jouent un rôle important dans la séquestration du carbone émis par les activités humaines, estimé à 2,4 PgC/an (Pan et al. 2011). En Europe, elles bénéficient d'une extension de surface sur les 100 dernières années : en France, les forêts ont doublé de surface en 200 ans et augmenté de 50 % en volume de bois sur pied en 30 ans (IGN 2019, Denardou et al. 2017, Audinot et al. 2020). Il y a donc un besoin de quantification du carbone et de la biomasse en forêt, notamment pour suivre son évolution. C'est d'ailleurs l'objet de reporting international exigé par le protocole de Kyoto (UNFCCC 1997), avec des directives globales pour effectuer cette quantification (IPPC 2006, IPCC 2019) : celles-ci fournissent notamment des valeurs de densité du bois moyenne par espèce (Dietz 1975 en forêts tempérées). Les objectifs sont aujourd'hui d'atteindre des émissions nettes nulles d'ici 2050, (Stratégie nationale bas carbone pour suivre les objectifs des Accord de Paris, UNFCCC 2015).

Les inventaires forestiers sont par définition les meilleurs outils pour effectuer ces estimations (Tomppo et al. 2010), puisque leurs missions sont l'estimation des volumes des biomasses forestières et leurs accroissements. En France, depuis 1958, l'Inventaire Forestier National (IFN) conduit une enquête statistique publique réalisant un inventaire permanent des ressources forestières nationales. L'IFN mesure et collecte des données environnementales des forêts, relatives aux couverts forestiers et aux populations d'arbres sur l'ensemble du territoire français. Ces données reflètent les conditions de croissance des arbres. L'IFN se base sur une grille d'échantillonnage kilométrique. **Cet inventaire est annuel et systématique sur le territoire métropolitain depuis 2005.** Il est basé sur un échantillonnage en deux phases, une première de photo-interprétation de la forêt française, puis une seconde de mesure sur le terrain, dans les zones identifiées comme forêt de

production. Celle-ci est définie comme possédant une surface minimale de 0,5 ha, une largeur minimum de 20 m, une couverture de canopée de plus de 10 % avec des arbres de 5 m ou plus de hauteur ou capable d'atteindre cette hauteur *in situ* (Robert et al. 2010, Hervé 2016), et où aucun usage tiers ne s'oppose à l'exploitation de la forêt.

L'IFN mesure la circonférence des arbres à 1,30 m de hauteur, leur hauteur totale, ainsi que la hauteur de découpe de l'arbre (hauteur de la première branche ou déformation abrupte). Ces variables permettent de calculer un volume dit « bois fort tige » (volume de la tige principale jusqu'à un diamètre de 7 cm) via des tarifs développés par l'IFN (IGN 2018).

Le volume aérien total n'est pas estimé en routine par l'inventaire. Il peut être calculé grâce à des équations de volume aérien total pour chaque espèce (issues de Vallet et al. 2006) et c'est cette méthode qui actuellement utilisée pour le reporting international. D'autres méthodes existent dans le contexte français, notamment les tarifs aériens totaux issus du projet EMERGE (Deleuze et al. 2013, Deleuze et al. 2014) qui sont directement fonction de la circonférence à 1,30 m et de la hauteur, mais qui faute de validation suffisante, restent actuellement inapplicables à échelle nationale. Enfin le volume total qui prend en compte les racines s'obtient en utilisant un coefficient d'expansion racinaire : un pour les feuillus et un pour les résineux (CARBOFOR, Loustau et al. 2004).

La biomasse totale est ensuite estimée à partir de valeurs de densité du bois moyenne (kg/m^3) par espèces issues d'une compilation bibliographique réalisée par Dupouey (2002) à partir des données Matthieu (1877), avec un faible échantillonnage (5 répétitions par espèce en moyenne) et des hypothèses sur l'humidité des échantillons lors des mesures. Enfin le carbone forestier se déduit de la biomasse forestière à partir d'un pourcentage de carbone, estimé à 47,5 % pour le contexte français (Loustau et al. 2004). Ces calculs ne tiennent pas compte du carbone stocké dans le sol (Balesdent et al. 2018) en dehors des racines.

On dispose ainsi d'une estimation de 16 millions de tonnes de C/an (0.016 Pg/an) en 2018 séquestrés par la forêt française dans le compartiment aérien et racinaire (biomasse forestière excluant le compartiment du sol), c'est-à-dire environ 13 % des émissions annuelles de gaz à effet de serre de la France (IGN 2018).

Les données de densité du bois anciennes et issues d'un échantillonnage restreint posent la question de la représentativité des données du contexte français. C'est pourquoi un partenariat entre INRAE (Institut national de recherche pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement) et l'IGN (Institut national de l'information géographique et forestière) est né en 2015, donnant naissance au projet XyloDensMap (XDM, Leban et al. 2016). Celui-ci a permis de collecter les carottes de bois échantillonnées par les équipes de l'inventaire qui servaient à mesurer l'accroissement récent (5 ans) et à estimer l'âge des arbres (carottes à cœur). Le but opérationnel est de **produire une nouvelle base de données de mesures de la densité du bois, sur un large échantillon représentatif des forêts françaises, et ainsi renouveler l'estimation de la biomasse forestière.**

Face aux enjeux du changement climatique, et à la nécessité de réduire nos émissions de CO_2 pour limiter le réchauffement à 1,5 °C (IPCC 2018), le rôle de la forêt est d'autant plus important. Prédire et mesurer son évolution est capital pour évaluer son impact dans la limitation de nos émissions. Estimer la densité du bois de

façon plus intégrative, et coupler cette estimation à l'échantillonnage des volumes de bois réalisé par l'IFN permet ainsi de produire une nouvelle estimation des stocks de biomasse et de carbone et d'en déduire le puits annuel de carbone et sa potentielle évolution.

1.4.2. Aperçu des modèles disponibles pour la densité du bois

Etant une propriété difficile à mesurer, notamment sur l'ensemble d'une ressource ou sans matériel coûteux, la densité du bois doit être estimée si l'on veut faire des bilans de carbone sur de grands territoires, et répétés dans le temps. Pour cela on utilise des techniques de modèles empiriques.

Pour le carbone forestier aérien, cela peut passer par un modèle de biomasse forestière, mais qui est souvent limité à des prédicteurs dimensionnels, ou seulement une valeur de densité du bois moyenne de l'espèce (IPCC 2006) ou du genre de l'espèce (Chave et al. 2006). Ainsi deux arbres de même dimension et de même espèce peuvent correspondre à une biomasse similaire, sans prise en compte de la variabilité intraspécifique (voire interspécifique, Henry et al. 2010).

Les modèles de densité du bois existants sont plus souvent au niveau « cerne » (moyenne de densité du bois par cernes analysée en inter-arbre et intra-arbre) -plutôt que des moyennes de densité du bois par arbre- prenant en compte l'âge cambial de celui-ci ou la largeur du cerne dans leurs analyses. Certains ajoutent des données météorologiques comme la température et les précipitations et différentes méthodes de gestion sylvicole (voir ci-avant). Ces modèles à cette échelle peuvent atteindre des performances importantes ($R^2 = 0,69$ pour l'épicéa commun, Franceschini et al. 2012, $R^2 = 0,76$ pour le chêne sessile, Guilley et al. 1999).

Mais de façon générale, la variabilité intraspécifique de la densité du bois, lorsque qu'elle est mesurée comme moyenne sur l'arbre, est considérée comme difficile à modéliser (Zobel & van Buijtenen 1989). En effet la variabilité entre arbres au sein d'un même peuplement (proximité génétique et de conditions de croissance) montre une variabilité importante pouvant aller jusque 200 kg/m^3 pour le pin à encens par exemple (Zobel & Talbert 1984). De même au sein de clones, cette variabilité reste élevée (pour les Quercus, Nepveu 1984) et dépasse même la variabilité entre niveau de fertilité (pour *Picea abies*, Chantre et Gouma 1993). Ceci rend alors difficiles les études des effets de l'environnement ou de la sylviculture sur la variation intraspécifique de la densité du bois (Zobel & van Buijtenen 1989).

1.5. Diversité interspécifique de la densité du bois et compromis entre croissance et densité du bois

Les niveaux phylogénétiques sont définis par l'Angiosperm Phylogeny Group IV : classification of angiosperms (APG IV, 2016) et complétés ici avec Durka & Michalski (2012). Ils se séparent en divisions ou classes (ici séparant feuillus et résineux), ordres, familles botaniques, genres et espèces. Calculer une distance évolutive correspond à dater la divergence entre deux espèces à partir de données génétiques

(ADN, ARN) selon les principes de la phylogénie moléculaire. Pour les espèces forestières, ces distances ont été calculées dans Zanne et al. (2013). Ces données peuvent être utilisées pour placer les espèces françaises dans une hiérarchie phylogénétique avec une divergence datée entre espèces.

Il a été démontré que des espèces proches d'un point de vue phylogénétique possèdent une densité du bois également proche (Chave et al. 2006). Plusieurs études en contexte tropical ont ainsi essayé d'identifier le niveau botanique où se situait la plus grande part de variabilité, c'est-à-dire les nœuds de divergence principaux de la densité du bois. Le genre botanique a souvent été identifié comme permettant d'expliquer la variabilité de la densité du bois (Baker et al. 2004, Ibanez et al. 2016). En revanche peu d'études considèrent le contexte tempéré, ou alors elles se basent seulement sur un nombre de familles très restreint (Fagaceae et Pinaceae, Rosas et al. 2019, Vila-cabrera et al. 2015), et les combinaisons de niveaux botaniques étudiés sont changeantes.

Les compromis entre traits fonctionnels (l'un variant dans le sens contraire de l'autre) sont divers et montrent l'importance de la diversité interspécifique : croissance-défense contre des pathogènes (Huot et al. 2014), sécurité-efficacité d'un point de vue hydraulique au niveau de l'ouverture des stomates (Henry et al. 2019), croissance-longévité (Wright et al. 2010), surface de vaisseaux-densité de vaisseaux dans le bois (Preston et al. 2006), tolérance au stress-fécondité liée à la taille des graines (Muller-Landau 2010), etc. Le compromis croissance-densité est particulièrement important puisqu'il permet de distinguer un gradient de stratégies dites « rapides » ou « lentes » (Reich et al. 2003, Reich 2014) qui correspondent à une croissance rapide avec densité du bois faible et une croissance lente avec densité du bois forte. Ces deux stratégies sont alors liées à d'autres propriétés hydrauliques, de nutrition et d'assimilation de carbone (Reich 2014). Ce compromis a été largement étudié et démontré en forêts tropicales (King et al. 2006, Swenson & Enquist 2007, Poorter et al. 2008, Larjavaara & Muller-Landau 2010, Wright et al. 2010, Reich 2014, Nunes Santo Terra et al. 2018) ainsi que sa relation avec la mortalité (plus élevée pour les espèces avec croissance rapide et faible densité du bois). Une étude a également été réalisée en forêt tempérée au Japon et une autre aux Etats-Unis démontrant l'existence de ce compromis entre croissance et densité du bois en forêts tempérées, mais celles-ci sont limitées aux feuillus et sans distinction entre plans ligneux (Aiba & Nakashizuka 2009, Woodall et al. 2015).

Ainsi cette limitation au contexte tropical ne permet pas l'inclusion des résineux ou de la diversité des plans anatomiques qui existe chez les feuillus en forêts tempérées : bois à zone initiale poreuse, à zone semi-poreuse et à pores diffus (Wheeler et al. 2007, Schweingruber 1996). Or, ces types de plans ligneux spécifiques aux forêts tempérées proviennent de différentes stratégies d'adaptation à la saisonnalité (McCulloh et al. 2010, Wheeler & Baas 2019) et correspondent à différentes utilisations des ressources de l'environnement par l'arbre (Barbaroux & Breda 2002). Des différences de compromis croissance-densité du bois sont donc envisageables entre ces groupes.

Des interrogations demeurent sur l'existence de résultats similaires en forêts tempérées : sur l'importance des différents niveaux botaniques sur la densité du bois, et sur le compromis entre croissance et densité du bois. La diversité des plans ligneux en forêts tempérées et le cas des résineux donnent-ils des compromis entre croissance et densité du bois différents de celui observé en forêts tropicales ?

1.6. Conclusion et plan de la thèse

Cette analyse des travaux sur la densité des bois fait apparaître que la description de la variabilité de la densité du bois a été conduite de manière approfondie pour un nombre limité d'essences forestières de zone tempérée présentant un fort intérêt économique (les chênes, le hêtre, le douglas, l'épicéa, les pins maritime, sylvestre et laricio). Il s'agit le plus souvent d'études destinées à quantifier l'impact de la gestion forestière sur la densité des bois, et souvent limitées à des mesures faites au niveau cerne. Ces études conduisent à des modèles empiriques permettant de simuler les variations de la densité du bois en fonction de l'âge des peuplements et de l'accroissement annuel moyen. Le domaine d'application de ces modèles va de l'échelle de la placette forestière jusqu'à l'ensemble d'une ressource nationale d'une essence donnée.

A contrario, il y a eu peu ou pas d'études pour la densité des bois des essences forestières tempérées ne présentant pas d'intérêt commercial avéré. De même la variabilité inter-arbre de la densité du bois a été très peu étudiée pour l'ensemble de ces espèces de forêts tempérées.

On fait ainsi le constat qu'il n'existe pas de base de données de densité du bois des essences forestières françaises constituée de manière homogène à partir d'une seule méthode de mesure et permettant de décrire la variabilité statistique de la densité des bois présents dans nos forêts.

Ainsi, dans le second chapitre, nous allons décrire la méthode d'obtention des données collectées dans le projet XDM.

Nous établirons dans un troisième chapitre une description systématique de la variabilité interspécifique et intraspécifique de la densité du bois, en essayant de la relier à différents descripteurs des arbres, de leur environnement, et du climat. Le but étant de déterminer si le pouvoir prédictif de la densité du bois par les variables mesurées par l'inventaire forestier et les données climatiques est important, ainsi que de comprendre l'impact de conditions de croissance sur la densité du bois.

Dans le quatrième chapitre nous étudierons la possibilité de prédiction de cette variabilité de la densité du bois de différentes façons : modèle générique, modèles par espèces, et méthodes d'imputations conditionnelles.

On appliquera ensuite dans le cinquième chapitre la méthode d'imputation conditionnelle développée précédemment, dans un but d'étudier la variabilité temporelle de la biomasse forestière française, en se basant sur une nouvelle base de données de densité du bois générée par le XDM. Ceci permettra une estimation sur 10 ans du stock de la biomasse forestière française ainsi que son puits de biomasse et de carbone correspondant.

La variabilité environnementale de la densité du bois sera étudiée plus en détail dans le sixième chapitre puisque l'eau, les nutriments et la température constituent les facteurs de croissance primordiaux (Chapin 1987). On explorera alors les variations de la densité du bois à l'échelle des peuplements forestiers (Biomass Ratio, Kauppi et al. 2006) sur des gradients environnementaux (réserve utile, niveau trophique et altitude). La variation d'un trait moyen possède une part de variations interspécifique et intraspécifique. Quantifier ces deux aspects est important pour savoir si la

moyenne par espèce d'un trait fonctionnel (c'est-à-dire seule la variabilité interspécifique est prise en compte) est suffisante pour décrire ce trait à une échelle de ressource ou sa variabilité sur des gradients environnementaux (Shipley et al. 2016). Nous étudierons alors l'impact respectif des variations inter- et intraspécifiques de la densité du bois sur la structuration de ces gradients. De plus la production en volume et biomasse sera étudiée, pour les comparer le long des gradients et pour étudiée l'impact de la première sur la deuxième.

Le septième chapitre sera consacré à l'étude de la variabilité botanique de la densité du bois et donc de sa structuration, cette fois-ci en interspécifique, selon les niveaux d'organisation botanique où l'on identifie le plus grand niveau de variabilité de la densité du bois. Contrairement au contexte des forêts tropicales, le contexte des forêts tempérées permet encore d'étudier le compromis croissance-densité du bois au niveau feuillus et résineux, mais aussi selon différents plans ligneux traduisant une adaptation en anatomie du bois à la saisonnalité.

Chapitre 2 : Matériel et méthodes d'obtention des valeurs d'infradensité du bois

Cette thèse s'intègre dans le projet XyloDensMap (XDM, Leban et al. 2016), dont un des buts est de mesurer massivement la densité du bois sur des carottes de bois prélevées par l'inventaire forestier national (IFN) français (IGN). Ainsi sont combinées les mesures faites par les équipes de l'inventaire forestier et les échantillons prélevés, avec des mesures de la densité du bois réalisées au scanner médical (INRAE). Les tâches du projet XDM sont la constitution d'une xylothèque et l'exécution de mesures sur carottes de bois (densité du bois, taux de carbone, éléments minéraux, retrait du bois, description anatomique) permettant la production de modèles de densité du bois, d'un atlas anatomique, de fiches de propriétés des bois et d'une évaluation de la biomasse forestière (Convention n°A6.01/2017 « Projet XyloDensMap »).

2.1. L'inventaire forestier national et ses données

L'inventaire forestier national français est chargé de l'inventaire permanent des ressources forestières nationales. Il se base sur une grille d'échantillonnage kilométrique et des points de sondage. Il est annuel et systématique sur le territoire métropolitain depuis 2005 (Hervé 2016). 10 années permettent de couvrir l'ensemble de la grille. Celle-ci comporte des variantes dans les zones de montagnes, les forêts homogènes (landes, chênaies pubescentes), les zones populicoles ou les maquis et garrigues. Ces degrés d'échantillonnage permettent de calculer un poids statistique des points de sondage. A partir du centre de la maille, sont tirées aléatoirement les coordonnées du point de sondage à l'origine duquel est positionnée la placette sur laquelle sont conduites les opérations d'inventaire (Robert et al. 2010).

La placette d'inventaire est constituée de zones circulaires concentriques centrées sur le point d'inventaire, de rayon 6, 9, 15 et 25 m. La placette de 25 m permet la description du peuplement. Celle de 15 m permet les relevés floristiques et la description du sol. Les arbres sont mesurés sur les placettes de rayon de 6, 9 et 15 m, selon leur taille : sur le premier cercle sont sélectionnés les arbres de plus de 7,5 cm de diamètre, sur le deuxième ceux de plus de 22,5 cm de diamètre, et enfin sur le dernier ceux donc le diamètre est supérieur à 37,5 cm (gros bois et très gros bois). Cette technique permet d'inclure les arbres avec un diamètre important moins présents en nombre, mais aussi de réduire l'effort d'échantillonnage des arbres plus petits et nombreux. Un poids statistique est ensuite attribué à chaque arbre et correspond au nombre de tiges par hectare qu'il représente.

Pour chaque arbre inventorié, l'espèce est identifiée et la circonférence à 1,30 m de hauteur est mesurée. Pour chaque classe de diamètre (5 classes) et à espèce identique, un seul arbre bénéficie des mesures supplémentaires telles que la hauteur, ou **le prélèvement de carotte à 1,30 m de hauteur à l'aide d'une tarière de Pressler (4,5 mm de diamètre) permettant la mesure de « l'IR5 » (longueur de l'accroissement des cinq derniers cernes).** Ces carottes sont alors appelées **carottes de périphérie ou carottes d'IR5.** L'écorce n'est pas toujours incluse dans le prélèvement ou entièrement conservée, les mesures de densité ne sont de toute façon pas calibrées pour la mesure de densité d'écorce. Les valeurs ainsi obtenues sont appliquées aux arbres possédant les mêmes caractéristiques (espèce et classe de diamètre). Enfin deux arbres dominants sont sélectionnés pour réaliser **un prélèvement de carottes dites « à cœur »** (aussi appelées carottes d'âge), ciblant

la moelle de l'arbre, et permettant de compter les cernes pour estimer l'âge de l'arbre à 1,30 m et également une mesure de l'IR5.

Sur la période 2016-2019, sous l'impulsion du projet XyloDensMap, et après 50 ans de collecte de carottes de bois avec une tarière de Pressler (1866), utilisées pour des mesures de croissance et d'âge, ces dernières ont été collectées par les équipes d'inventaire pour envoi en laboratoire. Cette thèse se limitera aux données recueillies en 2016 et 2017, dans la mesure où l'inventaire systématique permet une représentativité de l'ensemble du territoire. Cet échantillon est constitué de 55 000 carottes de bois : 17 500 carottes à cœur et 37 500 carottes d'IR5.

2.2. La mesure de densité du bois par tomographe à rayon X

2.2.1. Mesures au tomographe

L'objectif était de mesurer l'infradensité moyenne (ID) des carottes de bois qui ont été stockées sur le terrain dans des plaques alvéolaires de polycarbonate (**Fig. 2.1**).



Figure 2.1 : boîte de collecte contenant les carottes de bois d'une placette d'inventaire

Les boîtes de collectes assemblées en paquets (**Fig. 2.2**) ont été passées à l'étuve à 103 °C, puis passées au scanner médical à rayons X (plateforme Silvatech, INRAE Champenoux). Ce dispositif permet d'obtenir une image tous les 0,625 mm dans le long des carottes (chaque image est appelée couche, ou « slide »), avec une résolution de 0,32 mm par pixel (environ 80 pixels par image). On obtient ainsi environ 400 images par paquet. Chaque pixel a un niveau de gris (unité de Hounsfield mesurant la radiodensité), converti en valeur de densité via une procédure de calibration du scanner (**première calibration** donnant un $R^2 > 0,999$ et un RMSE entre 5,4 et 7,7 kg/m³ et décrite dans Freyburger et al. 2009).

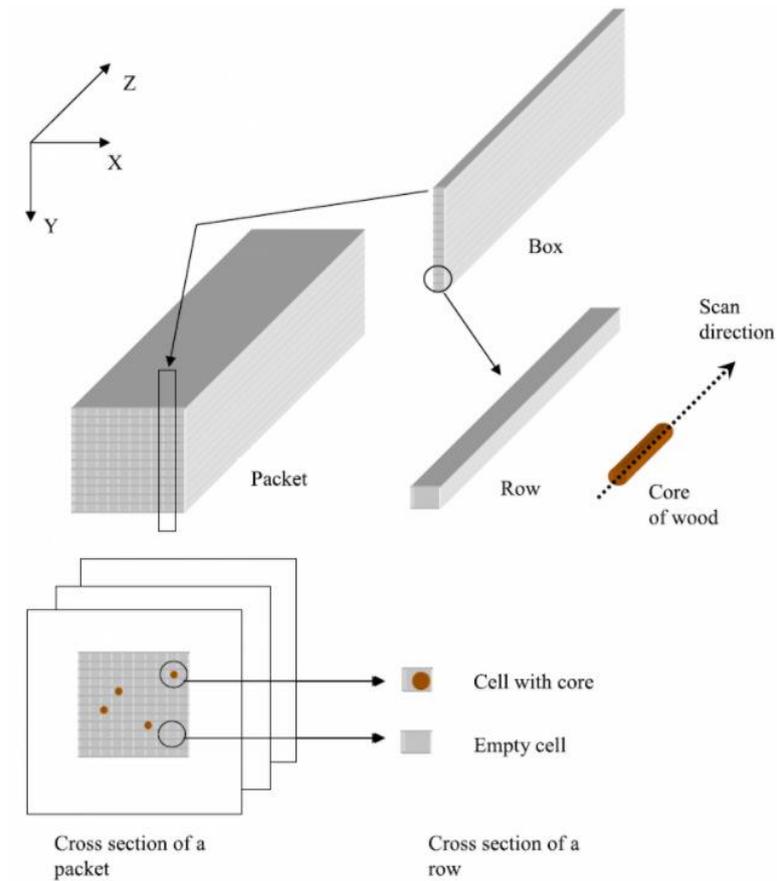


Figure 2.2 : Paquet constitué de boîtes de collecte, elles-mêmes constituées d'alvéoles contenant des carottes de bois (Figure issue de Jacquin et al. 2019).

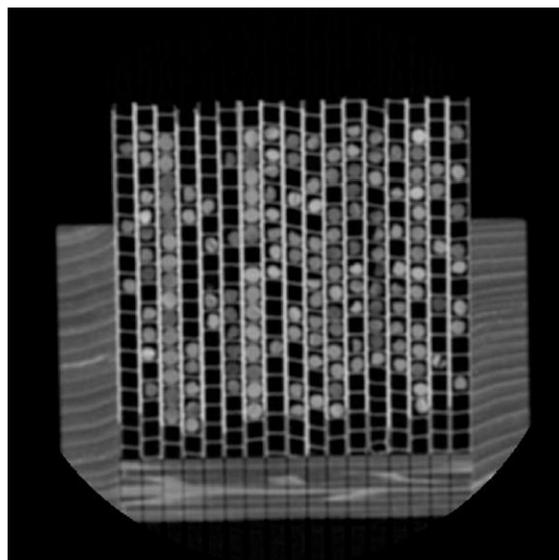


Figure 2.3 : Image tomographique d'une section transversale d'un paquet constitué de 17 boîtes de carottes en position verticale issue du scanner médical (Figure issue de Jacquin et al. 2019)

L'exploitation des images tomographiques du scanner est réalisée à l'aide du logiciel CARDEN (Jacquin et al. 2019) qui a été développé pour traiter de manière semi-automatique les images du scanner (**Fig. 2.3**). Il détecte d'abord les différentes alvéoles, si celles-ci sont vides ou pleines, et calcule dans chaque alvéole pleine une moyenne des pixels correspondant à la carotte (en repérant son centre de gravité et en sélectionnant un nombre de pixels prédéfini) tous les 0,625 mm dans la direction radiale.

Le résultat du traitement est un profil de densité du bois le long de chaque carotte (avec un pas de 0,625 mm), laquelle est référencée par son numéro de boîte et son numéro d'alvéole, ces identifiants permettant de relier les mesures de densité du bois de chaque carotte avec les mesures de terrain qui décrivent l'arbre et le peuplement dont elle provient. Une moyenne arithmétique le long des carottes est ensuite calculée (D_{carden}).

Lorsque la longueur des carottes dépasse la longueur de la boîte, elles sont coupées en deux parties et placées dans deux alvéoles avec un codage spécifique permettant de produire *in fine* un profil de densité du bois regroupant des deux morceaux (A et B) et une densité arithmétique moyenne (D) calculée en pondérant chaque morceau par sa longueur (L, obtenue en multipliant le nombre d'images acquises par 0,625) selon (1) :

$$D = \frac{D_A \cdot L_A + D_B \cdot L_B}{L_A + L_B} \quad (1)$$

2.2.2. Calibration du logiciel CARDEN

Une deuxième calibration a été développée pour vérifier les données obtenues à la fin de ce processus, c'est-à-dire vérifier la sélection de pixels pour une moyenne par couche tomographique pour une carotte, puis la moyenne le long de la carotte. Un ensemble de 63 cylindres de bois furent réalisés par tournage. Ils proviennent de 16 espèces (Epicéa commun, Douglas, If, Sequoia, Pin à encens, Tremble, Tulipier de Virginie, Chêne sessile, Orme champêtre, Hêtre, Erable sycomore, Noyer commun, Alisier torminal, Ebène, Bambou et Ginkgo) et couvrent une large gamme de densité du bois (de 345 à 1168 kg/m³). Les échantillons étant cylindriques, on mesure facilement leur volume et leur poids ce qui permet d'avoir une référence pour calibrer les mesures de densité du bois des carottes faites sur les images tomographiques. Ces échantillons sont ainsi passés au scanner pour produire des valeurs de densité du bois comme décrit précédemment via CARDEN.

Ces échantillons ont été pesés sur une balance électronique (précision 10⁻³ g) et leur volume a été calculé comme un cylindre à partir de mesures du diamètre en deux points et de la longueur de la carotte au pied à coulisse. Les deux séries de valeurs de densité du bois sont comparées sur la **Figure 2.4**.

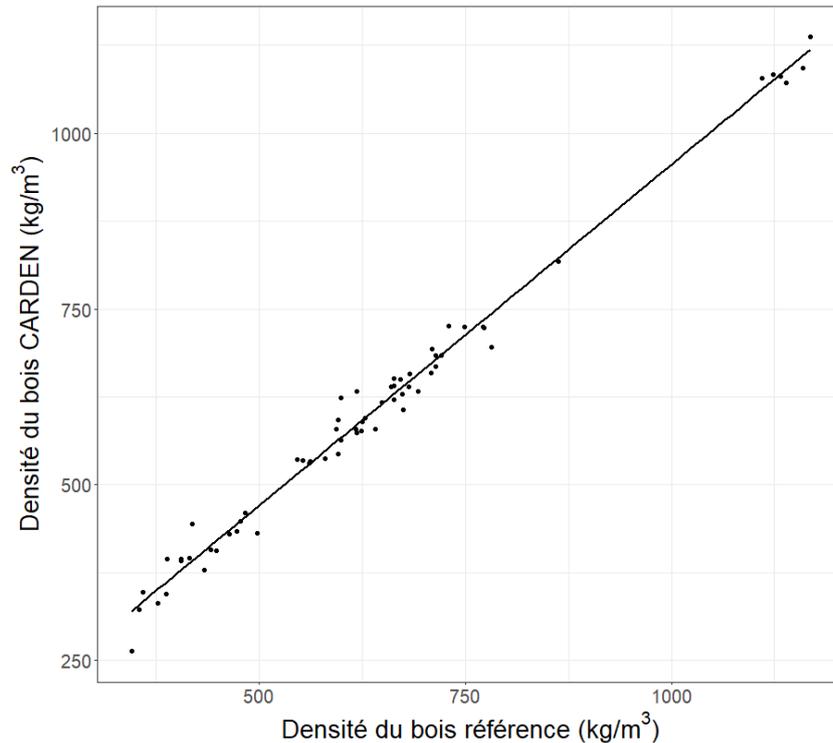


Figure 2.4 : Relation entre la densité du bois de référence et la densité du bois mesurée avec CARDEN : $R^2 = 0,988$ ($p < 10^{-4}$, $RSE = 22 \text{ kg/m}^3$)

On obtient alors l'équation de calibration suivante :

$$D_{carden} = 0,97.D_H - 14,615 \quad (2)$$

Où D_H (kg/m^3) est la densité à une humidité H et D_{carden} (kg/m^3) la densité mesurée par CARDEN. L'écart observé peut donc être associé à la sélection des pixels sur chacune des images tomographiques. Ceci peut s'expliquer par un mauvais positionnement du centre de gravité si celui-ci ne correspond pas au centre de la carotte au sein de chaque couche tomographique ou parce que certains pixels correspondant à la carotte n'ont pas été sélectionnés.

Après séchage et avant passage au scanner, sur les campagnes 2016-2017, les carottes étaient stockées en espace fermé conventionnel (température ambiante d'un bureau), et malgré l'occlusion des boîtes à carottes par adhésif sur les extrémités, une reprise d'humidité a eu lieu, fonction du temps écoulé entre séchage et passage au scanner variant d'un passage immédiat à plusieurs mois d'attente. Ce temps étant connu car le séchage et le passage au scanner étaient datés, il a été possible de corriger cette reprise d'humidité à l'aide d'une équation d'humidité (3, modèle monomoléculaire) calibrée sur 448 échantillons (47 espèces) (**Fig. 2.5**), atteignant une humidité d'équilibre du bois avec l'air ambiant ($H = 7,27 \%$) après 45 jours :

$$H = 7,27 \cdot (1 - e^{-0,178 \cdot nbr})^{1,877} \quad (3)$$

Où H est l'humidité de la carotte en % et nbr le nombre de jours entre séchage et passage au scanner.

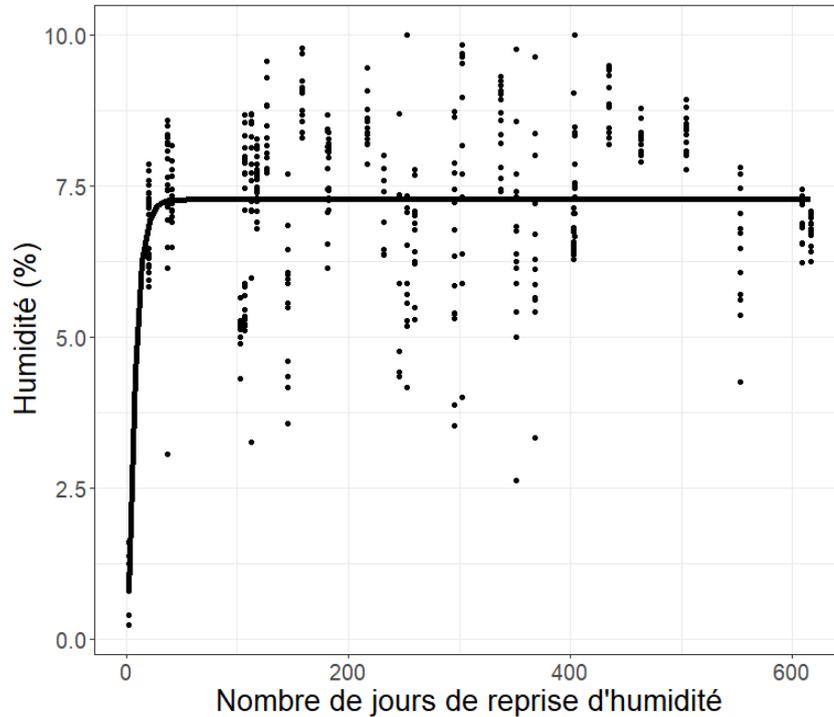


Figure 2.5 : Relation entre l'humidité et le nombre de jours de reprise d'humidité et ajustement du modèle associé : $R^2 = 0,41$ ($p < 10^{-4}$, RSE = 0,85 %).

Pour convertir une valeur de densité à H % (< 30 %) d'humidité à une densité anhydre puis à une infradensité, on utilise le retrait volumique total. Celui-ci a été établi à partir de différentes sources (voir **annexe 1**).

$$D_0 = \frac{D_H}{\left(1 + \frac{H}{100}\right) \cdot \left(1 - \frac{R_{VT} \cdot H}{PSF \cdot 100}\right)} \quad (4)$$

$$ID = D_0 \cdot \left(1 - \frac{R_{VT}}{100}\right) \quad (5)$$

Avec D_H (kg/m^3) la densité à une humidité H connue, H (%) l'humidité de la carotte, R_{VT} le retrait volumique total de l'essence, PSF le point de saturation des fibres de 30 %, D_0 (kg/m^3) la densité du bois à l'état anhydre, et ID (kg/m^3) l'infradensité du bois.

Après avoir validé les identifiants de chaque carotte, les 55 000 valeurs d'ID calculées sont intégrées à la base de données constituée par le Service de l'Inventaire Forestier et Environnemental (SIFE), pour l'analyse des variations de l'ID en fonction des variables mesurées sur le terrain (**annexe 2**) qui caractérisent les arbres et les placettes d'inventaire.

On a ainsi une nouvelle base de données de densité du bois sur la période 2016-2017 grâce au projet XDM et aux prélèvements de carottes de bois par les équipes de l'IFN.

2.2.3. Vérifications réalisées et identification de biais éventuels dans les données et les méthodes utilisées

Ce jeu de données nouveau a nécessité des vérifications notamment dans la procédure d'appariement entre densité du bois et données IFN, mais aussi dans la méthode utilisée pour obtenir une valeur moyenne de densité du bois à partir des profils obtenus. De plus il était nécessaire d'évaluer l'impact de certaines spécificités du jeu de données comme l'exploitation de seulement deux campagnes et l'existence de deux types de carotte de bois : carotte à cœur et carotte de périphérie.

2.2.3.1. Procédure d'appariement carotte/arbre

Pour constituer notre base de données il a fallu s'assurer pendant tout le processus, que chaque valeur d'infradensité du bois obtenue soit associée aux bons identifiants de carottes (numéro de boîte, numéro d'alvéole et donc numéro de placette –le npp- et numéro d'arbre). En effet, l'association entre les valeurs de densité du bois mesurées et les différentes mesures réalisées sur le terrain ne peut se réaliser qu'au travers des identifiants cités précédemment. Ainsi chaque valeur d'infradensité du bois doit être associée par exemple à la bonne espèce, les bonnes dimensions de l'arbre, et les bonnes caractéristiques de la placette.

Chaque carotte est identifiée par un numéro de boîte à carottes et par un numéro d'alvéole. Le logiciel CARDEN (Jacquin et al. 2019) détecte automatiquement les alvéoles de chaque boîte à carottes puis isole dans chaque alvéole les pixels qui correspondent à du bois. Des anomalies de détection peuvent conduire à un décalage de numéro d'alvéole, ce qui génère une erreur d'identification.

La vérification rigoureuse de cet appariement fut un travail important de la première année de thèse avec l'établissement des méthodes d'obtention des valeurs d'infradensité du bois. Les erreurs les plus courantes étaient des décalages au sein des boîtes à carottes, c'est-à-dire que la valeur d'infradensité du bois était associée au numéro d'alvéole d'au-dessus ou d'au-dessous de son numéro d'alvéole correspondant. Plusieurs méthodes ont été développées pour palier à ce problème comme l'identification des alvéoles vides sur un critère de longueur du profil obtenu dans chaque alvéole (20 % des boîtes étaient concernées par ce type d'erreur), ou

encore l'association des données IFN d'espèces identifiées : en effet si une valeur d'infradensité du bois n'était pas associée à une espèce et inversement, on cherchait à comprendre l'origine de l'erreur et on pouvait ainsi facilement identifier un décalage (une trentaine de boîtes étaient concernées sur environ 4 300).

Enfin les valeurs extrêmes de densité du bois (mais aussi d'âge, de diamètre, de LC et de hauteur) ont été étudiées pour identifier des erreurs de mesures à la fois pour l'infradensité du bois et les données de l'IFN. Une dizaine de carottes ont alors été éliminées sur ces critères.

Malgré ces vérifications minutieuses, après fixation du jeu de données pour la thèse, des explorations supplémentaires ont été réalisées dans les données par Maxime Lacarin (INRAE) et Vincent Dauffy (SIFE de l'IGN). On a par exemple dans le jeu de données actuel environ 200 carottes que j'ai utilisées pour ma thèse qui ont été éliminées notamment sur des critères de taille de carotte (inférieure ou égale à 1 cm qui concernait une trentaine de carottes) qui posaient des problèmes vis-à-vis de la résolution du scanner (0,625 mm le long des carottes) d'autant plus si il y avait présence d'écorce sur celles-ci. Mais on a aussi 170 carottes supplémentaires des campagnes 2016-2017 issues d'un arrivage très tardif à INRAE. Enfin on a, pour 30 carottes un changement au niveau de l'espèce, en effet celles-ci étaient repérées comme « autres feuillus » et « autres résineux ». On a ainsi des nouvelles espèces (**Tab. 2.1**) telles que : l'Arbre à perruques (*Cotinus coggygria*), le Cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea*), le Laurier cerise (*Prunus laurocerasus*), le Néflier (*Mespilus germanica*), le Saule noircissant (*Salix nigricans*), le Cyprès de Leyland (*Cupressus x leylandii*) et le Genévrier de Phénicie (*Juniperus phenicie*). 6 carottes de Pommier domestique ont aussi été retrouvées dans cette catégorie.

Espèce	ID (kg/m³)	Nombre de carottes
Arbre à perruques	492	3
Cornouiller sanguin	689	5
Cyprès de Leyland	513	1
Genévrier de Phénicie	488	6
Laurier cerise	630	4
Néflier	712	4
Saule noircissant	444	2

Tableau 2.1 : Espèces récupérées pour les campagnes 2016-2017 initialement classées dans les catégories « autres feuillus » ou « autres résineux et leur valeur d'infradensité du bois moyenne respective

2.2.3.2. Estimation d'une densité du bois moyenne par carotte

Les sorties du logiciel CARDEN sont sous la forme d'un profil de densité du bois le long de chaque carotte avec un pas de mesure de 0,625 mm (Jacquin et al. 2019). A partir de celui-ci on a calculé une moyenne arithmétique de densité du bois pour chaque carotte.

L'étude de Williamson & Wiemann (2010) souligne qu'il est préférable de calculer une moyenne pondérée, puisque la densité du bois détectée en périphérie de la carotte s'applique à une plus grande aire de la rondelle à 1,30 m, que celle mesurée vers la moelle. Cela est d'autant plus important pour les essences dont la densité du bois présente de fortes variations en fonction de la position radiale. La méthode de calcul d'une moyenne pondérée n'étant pas encore mise en place lors de l'exploitation des données pour produire les résultats de cette thèse, seules les moyennes arithmétiques ont été utilisées.

Des moyennes pondérées d'ID ont en revanche été produites en 2020 sur l'ensemble du jeu de données constitué au cours du projet XDM (2016-2019), c'est-à-dire sur plus de 110 000 carottes. Ceci permet de comparer ces deux métriques (moyenne arithmétique et moyenne pondérée) sur l'ensemble des carottes (périphérie et à cœur) et ainsi observer un éventuel impact de cette deuxième méthode de calcul sur les valeurs d'ID obtenues ici (**Fig. 2.6, fig. 2.7**).

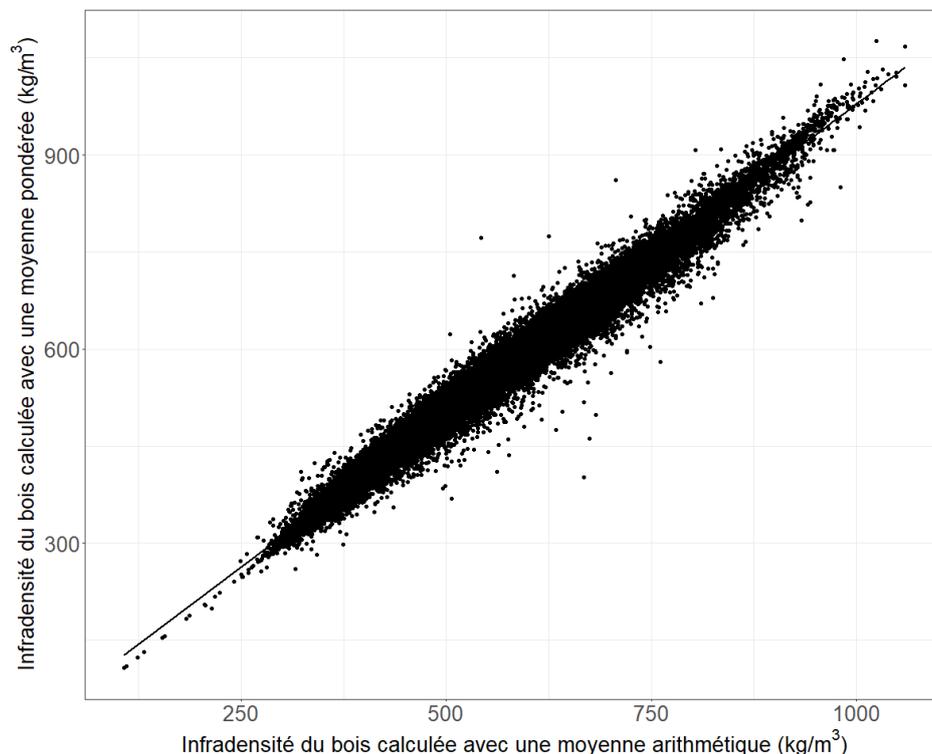
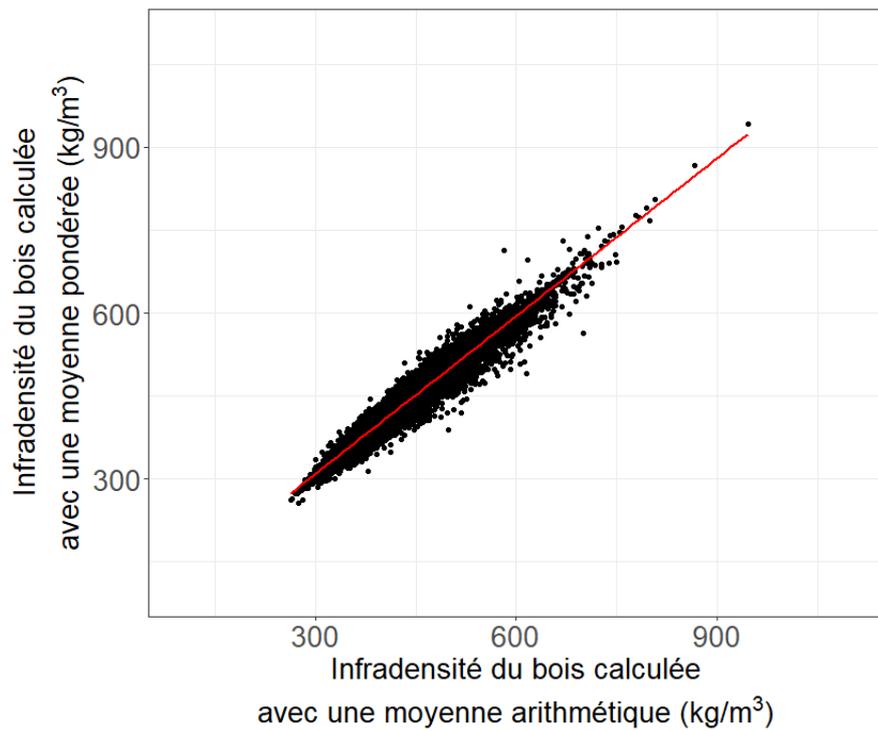


Figure 2.6 : Infradensité du bois calculée avec une moyenne arithmétique et une moyenne pondérée. $R^2 = 0,99$ ($p < 10^{-4}$, RSE = 13 kg/m³).

(a)



(b)

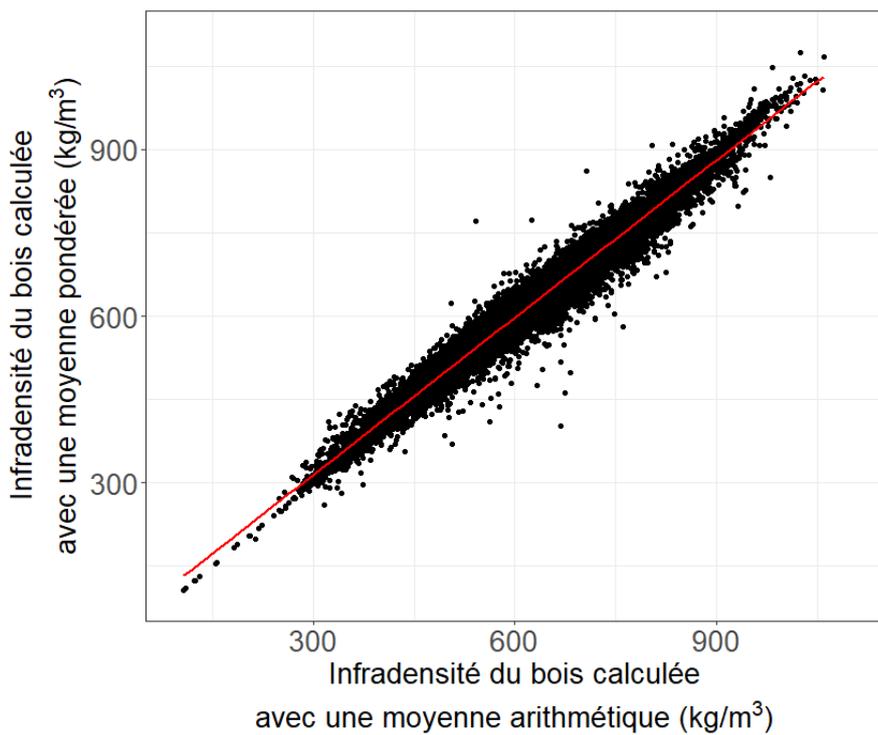


Figure 2.7 : Infradensité du bois calculée avec une moyenne arithmétique et une moyenne pondérée pour (a) les feuillus et (b) les résineux. Feuillus : $R^2 = 0,98$ ($p < 10^{-4}$, RSE = 14 kg/m³), résineux : $R^2 = 0,97$ ($p < 10^{-4}$, RSE = 12 kg/m³).

On trouve une relation de $D_{pond} = 0,95.D_{arith} + 25$, D_{pond} étant la densité du bois calculée avec la méthode pondérée dans la direction radiale et D_{arith} la densité du bois calculée avec la méthode arithmétique (Fig. 2.6, RSE = 13 kg/m³, R² = 0,99). La déclinaison feuillus et résineux (Fig. 2.7) donne une équation feuillus de $D_{pond} = 0,94.D_{arith} + 31$ et une équation de résineux de $D_{pond} = 0,96.D_{arith} + 24$. Ainsi l'effet de la méthode de calcul est faible sur l'ensemble des valeurs de densité du bois, le biais systématique est de +0.04 % (moyenne sur l'ensemble des carottes de l'écart relatif issu de l'utilisation d'une moyenne arithmétique plutôt que la moyenne pondérée de la densité du bois).

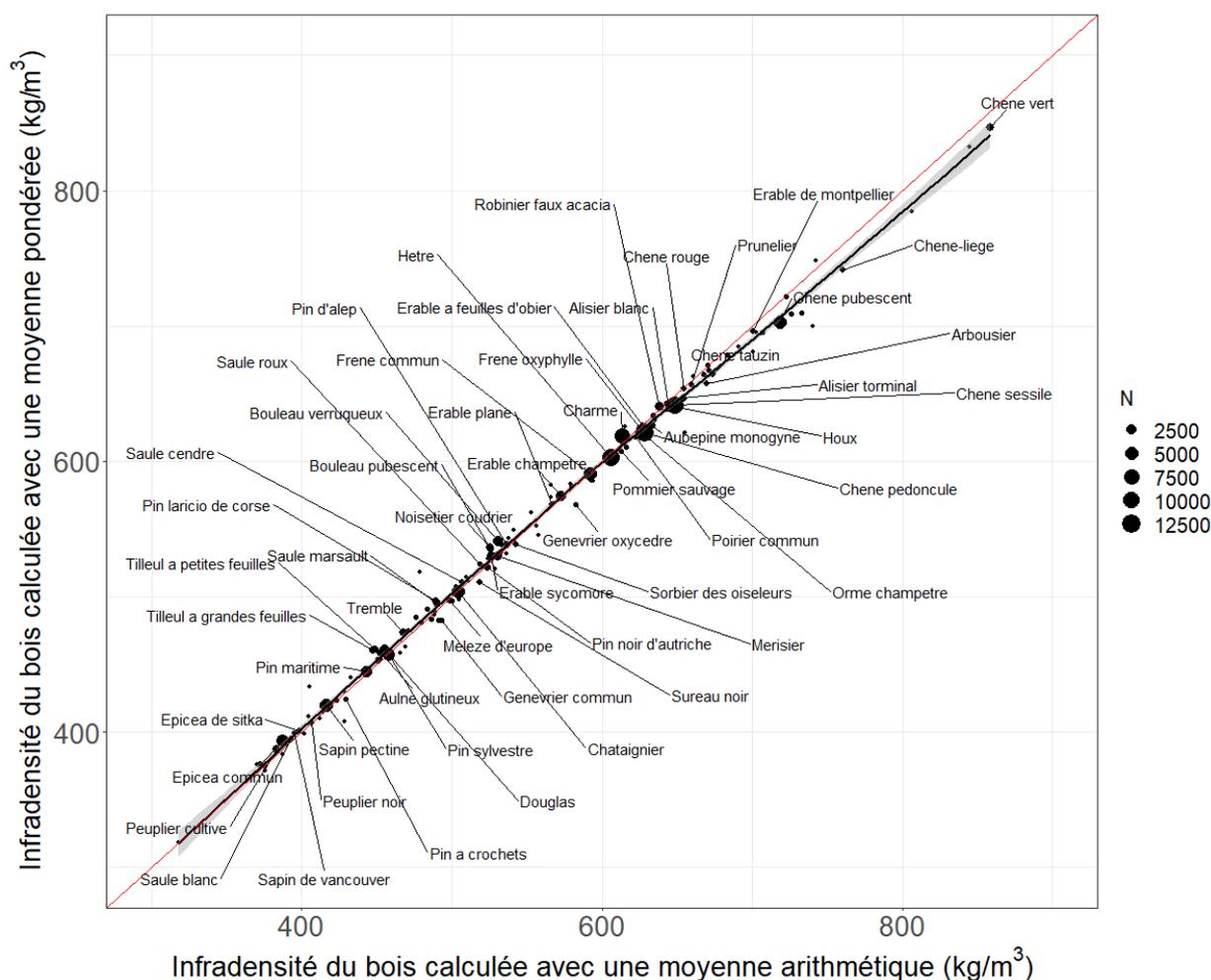


Figure 2.8 : Infradensité du bois calculée avec une moyenne arithmétique et une moyenne pondérée pour chaque espèce. En rouge la relation $y = x$. R² = 0,994 ($p < 10^{-4}$, RSE = 8 kg/m³).

En interspécifique (Fig. 2.8), on observe une faible différence entre la valeur moyenne de l'espèce selon que l'infradensité de la carotte est calculée de façon arithmétique ou pondérée pour les espèces à faible densité du bois. Les biais les

plus importants sont observés d'abord sur des espèces à faible effectif de carottes (qui s'éloignent le plus de la relation de référence $y = x$ en rouge), mais aussi lorsque l'infradensité du bois de l'espèce est particulièrement élevée (différence absolue de 12 kg/m^3 pour le Chêne vert, de 16 kg/m^3 pour le Chêne pubescent ou encore 18 kg/m^3 pour le Chêne-liège). La moyenne arithmétique a donc tendance à surestimer la densité du bois de l'espèce jusque 5,9 % pour le Nerprun alaterne ($N > 1$) ou 3,3 % pour le Buis ($N > 30$). On peut aussi avoir pour certaines espèces une sous-estimation jusque 7,7 % pour le Mimosa ($N > 0$) à 2,9 % pour le Tilleul à petites feuilles et le Tilleul à grandes feuilles ($N > 30$).

2.2.3.3. Type de carottes : âge et ir5

Le protocole de l'IFN prévoit le prélèvement de deux types de carottes : les carottes à cœur ou carottes d'âge (pour déterminer l'âge de l'arbre en comptant les cernes depuis la moelle sur deux arbres dominants sur une placette) et les carottes de périphérie ou d'IR5 (qui permettait la mesure de l'accroissement des 5 dernières années). On peut alors s'interroger sur la représentativité des secondes par rapport aux premières sur la densité du bois puisqu'elles sont généralement plus courtes (5,7 cm en moyenne contre 13,7 cm pour les carottes d'âge).

En effet la variation radiale de la densité du bois (Longuetaud et al. 2017, Wassenberg et al. 2015), est plus ou moins importante selon les espèces, avec donc la possibilité qu'une carotte de périphérie ne représente pas forcément la densité du bois à 1,30 m.

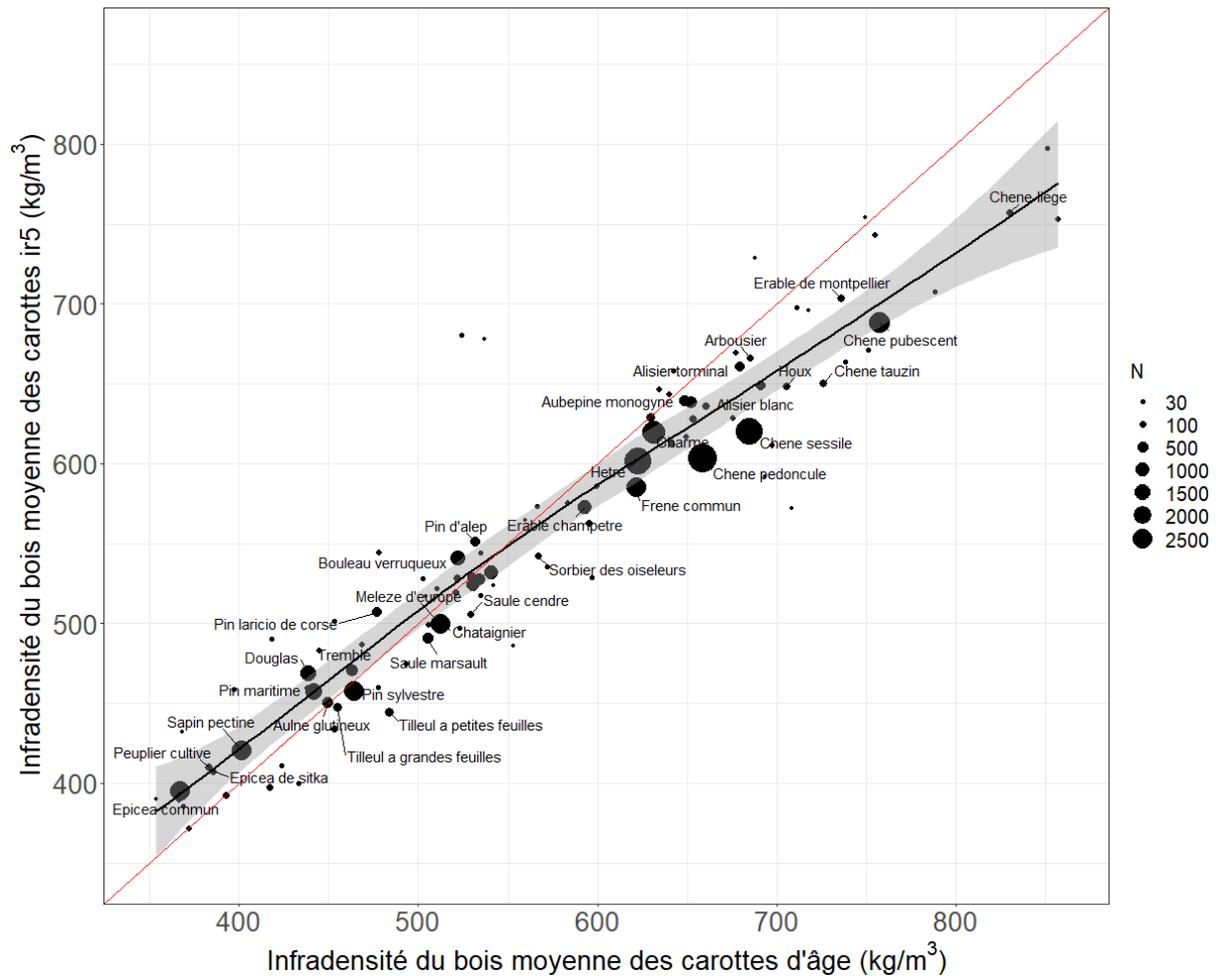


Figure 2.9 : Infradensité du bois moyenne par espèces pour les carottes d'ir5 et les carottes d'âge. En rouge la relation $y = x$. $R^2 = 0,89$ ($p < 10^{-4}$, $RSE = 35 \text{ kg/m}^3$).

On calcule donc par espèce une moyenne de densité du bois sur les carottes d'ir5 et une moyenne pour les carottes d'âge (Fig. 2.9). On constate un biais entre ces deux valeurs, **avec des espèces à forte densité du bois où la variation est importante** entre les deux valeurs et où la densité du bois des carottes d'âge est plus élevée que celle des carottes IR5. Au contraire pour les espèces à faible densité du bois, la tendance est inversée et moins importante.

Espèce	Nombre de carottes total	ID carottes d'ir5 (kg/m ³)	ID carottes d'âge (kg/m ³)	Différence absolue (kg/m ³)
Buis	41	753	857	104
Chêne tauzin	207	650	726	76
Chêne-liège	136	757	830	73

Cormier	36	688	758	70
Chêne pubescent	2737	689	757	69
Mélèze du japon	42	544	478	66
Chêne sessile	5398	620	685	65
Poirier commun	70	622	686	64
Houx	216	648	706	58
Chêne pédonculé	6418	604	658	55

Tableau 2.2 : Liste des espèces (n > 30) ayant une différence absolue d'ID entre carotte d'âge et d'IR5 supérieure à 50 kg/m³

Dans le **tableau 2.2** sont listées les espèces pour lesquelles la différence absolue entre les deux moyennes est supérieure à 50 kg/m³. Pour l'ensemble de ces espèces (à l'exception du Mélèze du Japon) c'est l'ID des carottes d'âge qui est supérieure à celle des carottes d'IR5. De plus ces écarts affectent des espèces importantes en termes de volume dans la forêt française : Chêne sessile, Chêne pubescent et Chêne pédonculé. L'analyse de ce biais n'a pas été envisagée dans la thèse.

L'interprétation de ce biais est en revanche relativement aisée. En effet, on a déjà pu aborder la variation en intra-arbre qui existe dans le sens radial et qui est plus ou moins importante selon les espèces. Cette variation entraîne alors une densité du bois différente selon si l'on calcule celle-ci sur la périphérie de la carotte (carottes d'IR5) ou sur l'ensemble de la carotte (carottes d'âge). Il existe à la fois des variations positives et négatives de la densité du bois dans le sens radial expliquant les différences positives et négatives observées dans le **tableau 2.2** (Mélèzes : Karlman et al. 2015, Chênes : Longuetaud et al. 2017). De même la duraminisation du bois (processus de maturation chimique pouvant être à l'origine d'un changement de couleur du bois en son cœur, Hillis 1987), pour les espèces ayant un duramen comme les chênes, a elle aussi un effet sur la densité du bois (Guilley et al. 2000, Klumpers 1994) et explique alors aussi qu'une carotte d'IR5, uniquement représentative de l'aubier (bois non duraminisé), possède une densité du bois moins élevée qu'une carotte d'âge comprenant duramen et aubier.

Ainsi le protocole suivi lors de ces campagnes, avec deux types de carottes prélevées, peut entraîner un biais dans les valeurs d'infradensité du bois.

2.2.3.4. Positionnement des campagnes 2016-2017 par rapport aux campagnes 2018-2019

La progression du projet XDM, et particulièrement l'obtention des valeurs d'infradensité du bois a limité le jeu de données de cette thèse aux campagnes 2016-2017. Les valeurs issues de ces deux années ont pu être appariées méticuleusement pour que chaque valeur de densité du bois obtenue soit associée aux données mesurées par l'IFN correspondantes lors de la première année de thèse, fixant alors le jeu de données.

Depuis deux autres campagnes ont pu être ajoutées, on peut alors comparer le jeu de données utilisé (2016-2017) et celui à présent disponible.

Entre 2016 et 2017 il n'y avait pas d'effet campagne détecté dans une analyse de variance globale sur l'ensemble du jeu de données entre ID des carottes et année ($p < 0,15$). En revanche avec les 4 campagnes, on a une différence significative entre 2016 et 2018 et entre 2016 et 2019 ($p < 10^{-4}$). Ceci peut notamment s'expliquer par une augmentation des prélèvements de carottes pour le Chêne vert et le Peuplier cultivé (**Tab. 2.3**), mais également et surtout par un effet de fluctuation d'échantillonnage statistique propre à la procédure de l'inventaire forestier.

Année de campagne	Chêne vert	Peuplier cultivé
2016	293	82
2017	177	86
2018	386	384
2019	402	377

Tableau 2.3 : Nombre de carottes prélevées par campagne pour le Chêne vert et le Peuplier cultivé.

L'ajout des campagnes 2018 et 2019 permet de passer de 66 espèces avec plus de 30 carottes (condition du TCL) à 81 espèces. Avec 66 espèces on atteignait 99,4 % du volume bois fort tige total de la forêt française, on passe à 99,7 % avec les 81 espèces. A l'échelle de la France cet effort d'échantillonnage supplémentaire ne change pas beaucoup la représentativité de l'échantillon

En interspécifique, on compare les valeurs d'infradensité du bois entre les campagnes 2016-2017 avec les campagnes 2018-2019 avec un test t, on obtient pour 66 espèces (> 30 carottes sur 2016-2017), 48 espèces avec une différence de moyenne non significative, il n'y a pas d'effet campagne. La liste des 18 espèces

pour lesquelles la moyenne de densité du bois diffère significativement entre les deux périodes se trouve dans le **tableau 2.4**.

Espèce	test-t	Effectif 2016-2017	Moyenne 2016-2017 (kg/m ³)	Effectif 2018-2019	Moyenne 2018-2019 (kg/m ³)
Chêne pédonculé	<10 ^{-4***}	6424	619	6349	637
Chêne sessile	<10 ^{-4***}	5393	638	5423	658
Hêtre	<10 ^{-4***}	5387	601	5608	610
Chêne pubescent	<10 ^{-4***}	2737	711	2602	727
Peuplier cultivate	<10 ^{-4***}	168	403	761	379
Pin maritime	<10 ^{-4***}	1702	448	1759	438
Chêne rouge	<10 ^{-4***}	138	639	202	665
Châtaignier	<10 ^{-3***}	2689	502	2744	507
Pin a crochets	<10 ^{-2**}	74	442	84	418
Pin sylvestre	<10 ^{-2**}	2448	460	2309	455
Sapin de Vancouver	0,01*	59	384	47	408
Mélèze du japon	0,02*	42	504	48	465
Houx	0,02*	216	642	217	654
Arbousier	0,02*	122	661	114	681
Charme	0,02*	3742	615	3850	613
Erable sycomore	0,02*	867	523	894	528
Chêne-liège	0,03*	136	779	100	741
Bouleau verruqueux	0,03*	1343	533	1285	529

Tableau 2.4 : moyenne d'infradensité du bois (kg/m³) pour les périodes 2016-2017 et 2018-2019 ainsi que le test t < 0.05 de comparaison des moyennes.
p*<0.05, *p*<0.01, ****p*<0.001

Cette différence de moyenne n'est pas aisée à interpréter, dans la mesure où les fluctuations observées sont équitablement réparties entre valeurs négatives et positives (**Fig. 2.10**).

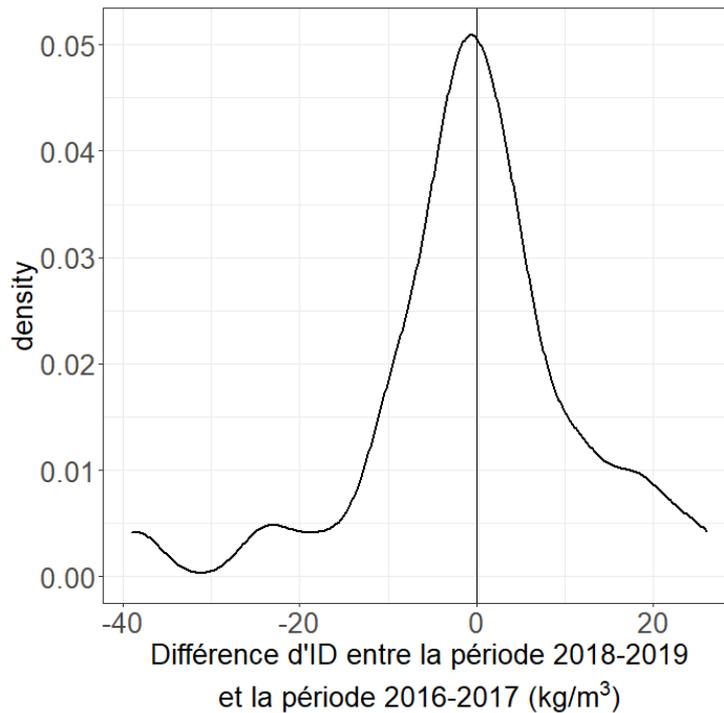


Figure 2.10 : Distribution des différences d'infradensité du bois entre la période 2018-2019 et la période 2016-2017. 66 espèces.

On peut aussi constater une grande disparité entre les effectifs de carottes selon les espèces, avec pour certaines plus de 5000 carottes sur les campagnes 2016-2017. Ici on a plusieurs éléments de réponses. D'un côté deux campagnes suffisaient amplement pour couvrir les principales espèces de la forêt française. En revanche on voit que ces espèces importantes ont une moyenne différente ($p < 10^{-4}$) entre les deux pairs de campagnes.

La question du nombre de campagne (et donc du nombre d'échantillons par espèces) peut aussi être débattue à travers la nécessité d'une connaissance complète et exhaustive de l'infradensité du bois pour toutes les espèces présentes en France métropolitaine, mais aussi à travers l'intérêt de données à différentes échelles : par exemple pour une espèce connaître sa moyenne d'infradensité au sein d'un GRECO ou sylvoécotériorités nécessite un minimum d'échantillons à ces niveaux-là. Ceci peut aussi être discuté à la vue des résultats que l'on développera dans les chapitres 3 et 4 sur l'impact du partitionnement géographique ou de données écologiques sur l'infradensité du bois en intraspécifique.

2.3. Une autre métrique de la densité du bois : le « ratio de biomasse »

Dans cette thèse, la nécessité de disposer d'une « métrique » de la densité du bois plus agrégée que la valeur de densité moyenne à 1,30 m du bois à l'échelle de

l'individu ou de l'espèce s'est aussi manifestée, et en particulier au niveau de la placette forestière échantillonnée (analyse de gradients notamment, chapitre 6). En effet, le point de sondage d'inventaire permet un positionnement aisé de la biomasse des forêts dans l'espace physique, mais aussi sur des gradients environnementaux. Or la moitié des points d'inventaire (donc la moitié de la surface forestière française), correspond à des peuplements mélangés (Morneau et al. 2008) en essences.

A cette fin, le « biomass ratio » (BR) – ou ratio de biomasse – constitue le rapport entre la biomasse totale d'une population d'arbres et le volume total de cette même population (Kauppi et al. 2006). C'est ainsi une densité du bois moyenne pondérée par le volume des arbres, prenant en compte à la fois la variation intraspécifique et interspécifique de la densité du bois dans la population.

Ce calcul a été opéré sur les placettes d'inventaire, et sur les années 2016-2017. Il prend donc en compte les valeurs d'ID pour chaque arbre inventorié ainsi que le poids statistique des arbres (c'est-à-dire le nombre de tige par hectare que représente l'arbre inventorié). Son calcul se définit comme ci-après :

$$SBR = \frac{\sum_i ID_i \cdot V_i \cdot w_i}{\sum_i V_i \cdot w_i}$$

SBR étant le « stem biomass ratio », puisque dans notre cas le volume utilisé est le volume de la tige principale jusqu'à la découpe à 7 cm de diamètre (volume bois fort tige), ID est l'infradensité du bois de la carotte de l'arbre *i* considéré au sein du point d'inventaire, et *V* le volume bois fort tige et *w* le poids statistique de l'arbre *i*.

La moitié des arbres sur une placette étant carottée, la moitié des valeurs d'ID est issue des mesures sur les carottes, et l'autre moitié est issue d'imputations locales (placettes) conditionnelles aux espèces et classes de diamètre (voir section 4.5.1).

Chapitre 3 : Analyse exploratoire de la variabilité de la densité du bois

3.1. Premier regard sur les données produites

Comme observé dans l'introduction, des bases de données de densité du bois existent telles que la *Global Wood Density Database* (Zanne et al. 2009, Chave 2009), ou dans des contextes plus précis en Afrique (Carsan et al. 2012), en Amérique du nord (Miles & Smith 2009) ou en France (Loustau et al. 2004, Dupouey 2002, Mathieu 1877).

Ces données de référence ont pour point commun l'absence de description de la variabilité intraspécifique. De plus la base de données française (Mathieu 1877) ne couvre pas l'ensemble des espèces du territoire forestier (soucis de représentativité de l'ensemble des contextes de la forêt française, y compris au plan de la gestion forestière) et comporte des regroupements d'espèces. Dans celle-ci, il manque la documentation sur l'origine géographique des échantillons dont le nombre par espèces est relativement faible (< 10).

Dans ce contexte lacunaire, on pourra s'étonner que la communauté scientifique considère la densité du bois comme un trait conservatif (Fajardo 2016), c'est-à-dire ne variant pas au sein d'une espèce, et qui peut résulter simultanément d'un manque de communication de et avec la communauté des sciences du bois et d'un défaut initial de données représentatives.

Avec la base de données issue de XyloDensMap, nous comblons cette lacune puisqu'il est désormais possible de décrire simultanément la variabilité inter et intraspécifique de la densité du bois sur l'ensemble des espèces des forêts françaises.

3.1.1. Variation interspécifique et intraspécifique de la densité du bois

3.1.1.1. Caractéristiques de l'échantillon

Dans ce jeu de données, les effectifs **sont très fortement asymétriques, et résultent du sondage systématique d'une population d'espèces à la distribution d'abondance elle-même très asymétrique, courant en analyse de la diversité végétale.** Les effectifs par essence sont très variables puisque l'échantillonnage de l'IFN rend compte de l'importance de chaque essence dans les ressources forestières, par exemple pour les trois essences les plus représentées, Chêne sessile, Chêne pédonculé et Hêtre, nous avons plus de 5 000 échantillons par essence.

Ces effectifs varient de 1 carotte (9 espèces) à 6419 pour le Chêne pédonculé, avec 14 espèces ayant plus de 1000 carottes (**Fig. 3.1, Tab. 3.1**), et près de 90 espèces pour lesquelles on atteint plus de 30 échantillons (conditions d'estimation sans biais de la moyenne de la densité dans la population échantillonnée, loi des grands nombres).

L'ensemble des espèces et leurs effectifs respectifs se trouvent en **annexe 3**.

Seuil (nombre de carottes de bois)	Nombre d'espèces
1	125
10	89
30	66
100	44
500	22
1000	14
5000	3

Tableau 3.1 : Nombre d'espèces pour chaque seuil de nombre de carottes de bois.

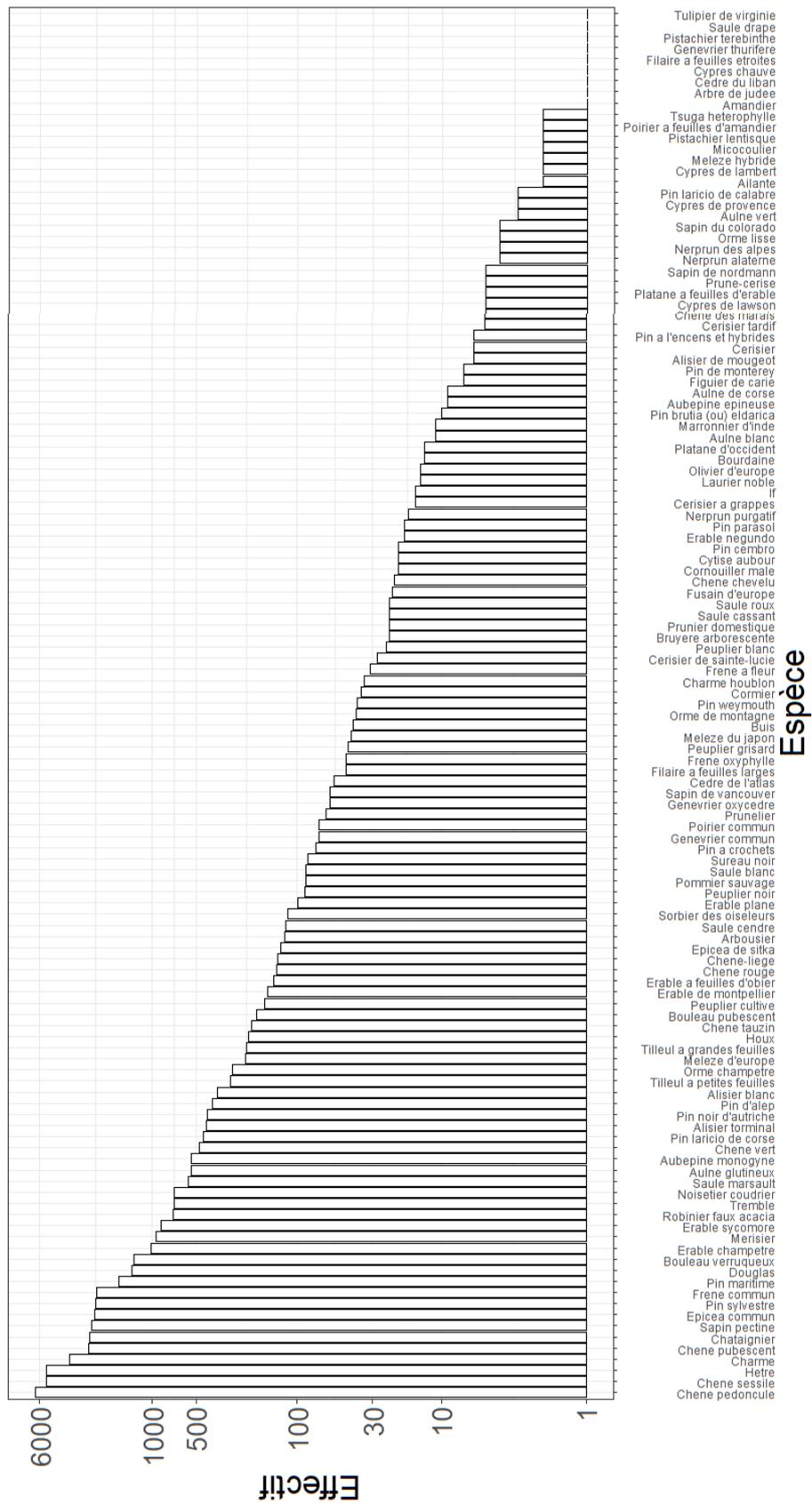


Figure 3.1 : Représentation semi-logarithmique de la distribution des effectifs de carottes de bois par espèce par ordre décroissant d'effectif (125 espèces).

3.1.1.2. Analyse de la variabilité interspécifique

Les valeurs individuelles de densité du bois obtenues (décrites au chapitre 2) associées aux données de l'inventaire forestier permettent de relier densité du bois à l'espèce correspondante. Les valeurs moyennes de densité du bois des espèces inventoriées sont présentées sur la **Figure 3.2** avec les densités du bois les plus fortes pour des feuillus et les plus faibles pour des résineux.

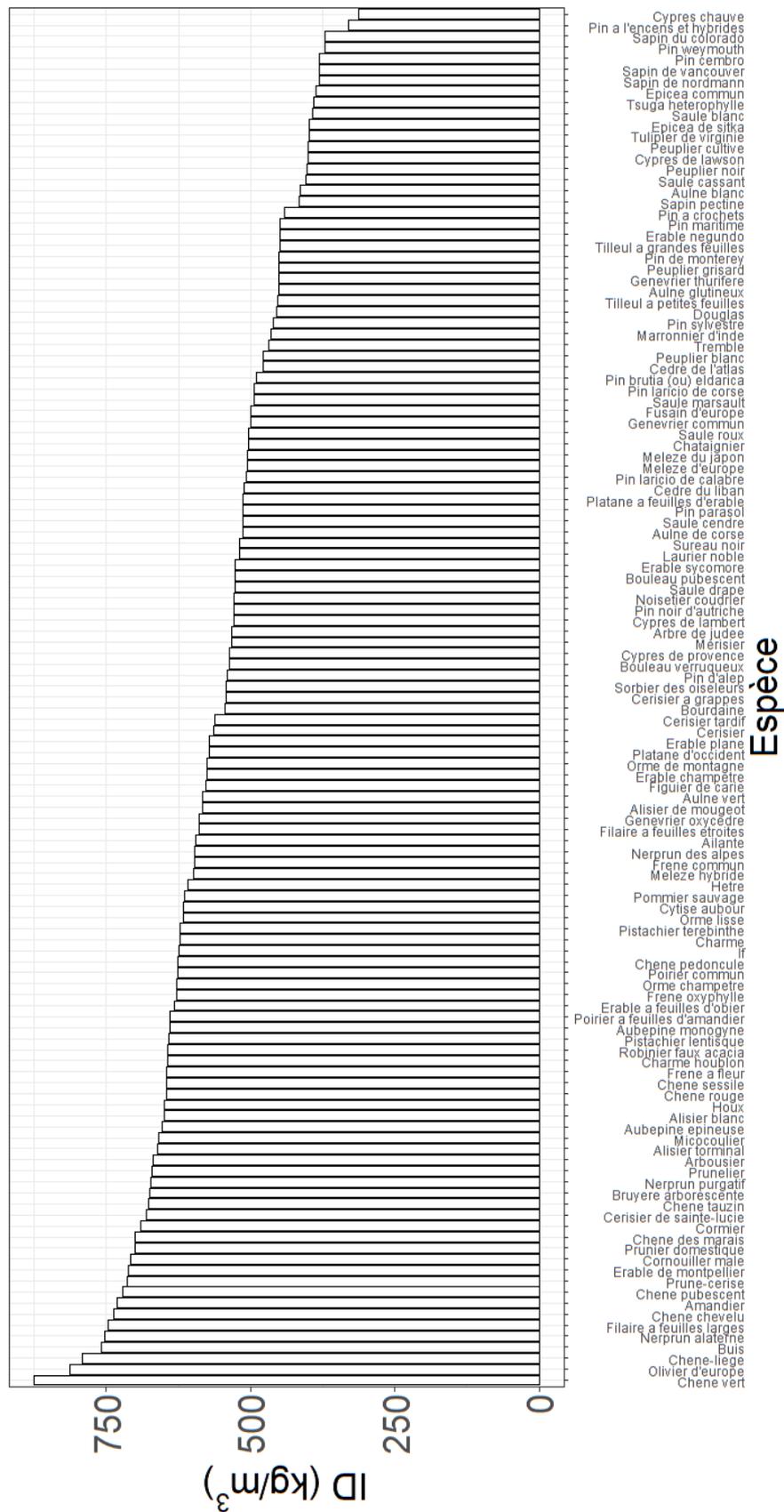


Figure 3.2 : Distribution de l'infradensité moyenne par espèce classé par ordre décroissant d'ID (125 espèces).

On dispose ainsi des mesures d'ID pour 125 espèces ligneuses (Leban et al. 2020), dont les valeurs de densité du bois s'étalent de 300 à 900 kg/m³ (**Fig. 3.3**).

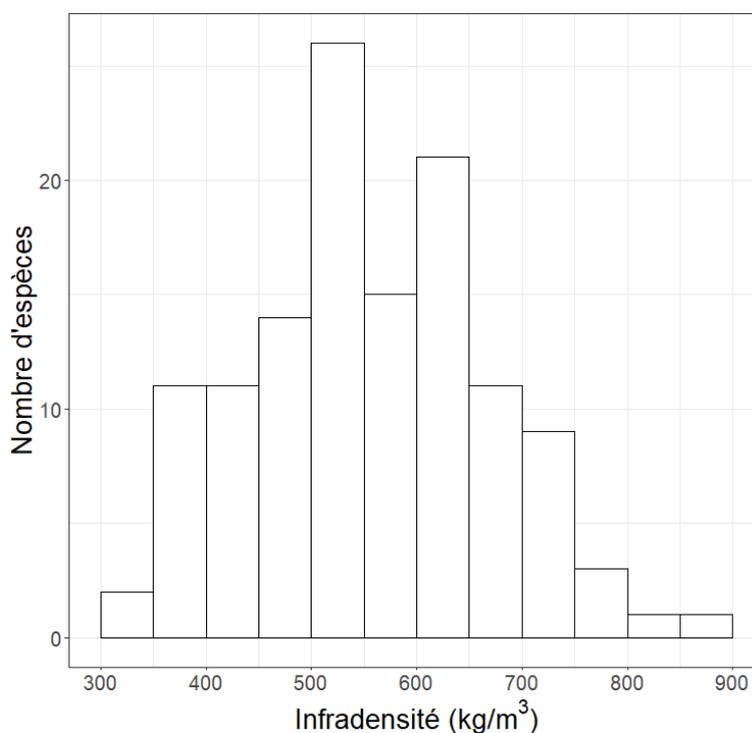


Figure 3.3 : Nombre d'espèces par classe d'infradensité du bois sur un ensemble de 125 espèces arborées couvertes par l'inventaire forestier national français au cours des campagnes 2016 et 2017.

On constate une **variabilité de la densité du bois sur l'ensemble des carottes individuelles allant de 200 kg/m³ pour le Tilleul à grandes feuilles (*Tilia platyphyllos*) à 1080 kg/m³ pour le Chêne vert (*Quercus ilex*)**. La moyenne d'infradensité du bois sur l'ensemble des carottes est de 567 kg/m³ avec un écart-type de 113 kg/m³ et une asymétrie, due aux résineux et aux feuillus dont les moyennes atteignent respectivement 441 kg/m³ et 605 kg/m³. La variabilité interspécifique (espèces dépassant 30 échantillons individuels) couvre une amplitude allant de 372 kg/m³ pour *Pinus strobus* et 875 kg/m³ pour *Quercus ilex* soit un gradient de 500 kg/m³ (**Fig. 3.2**).

Ces observations sont relativement cohérentes avec la base de données *Global Wood Density Database* (GWDD, Zanne et al. 2009, Chave et al. 2009) : on a une relation significative ($p < 10^{-4}$, $R^2 = 0,86$) entre ID XDM et ID GWDD pour 49 espèces ayant plus de 30 carottes et ayant une correspondance dans cette base de données en Europe, et confirment une **variabilité interspécifique inférieure en forêts tempérées par comparaison à celle trouvée en forêts tropicales qui peut dépasser 700 kg/m³** (Chave et al. 2009) mais pour un nombre bien plus grand d'essences (8 400 espèces).

3.1.1.3. Analyse de la variabilité intraspécifique

Au sein des espèces, les écart-types de densité du bois varient de 30 à 100 kg/m³ (Tab. 3.2), ce qui correspond à une variation à un niveau de confiance de 95 % pouvant aller jusqu'à 400 kg/m³ au sein d'une espèce. Cela reste inférieur à la gamme de variation interspécifique, **mais c'est d'une ampleur considérable pour un trait souvent considéré comme conservatif.**

Espèce	Effectif	Moyenne (kg/m ³)	Écart-type (kg/m ³)	Min (kg/m ³)	Max (kg/m ³)
Chêne pédonculé	6419	626	67	327	868
Chêne sessile	5397	645	71	347	924
Hêtre	5376	608	46	344	848
Charme	3737	622	42	357	770
Chêne pubescent	2738	721	75	420	988
Châtaignier	2699	503	57	317	748
Sapin pectine	2620	415	48	277	644
Epicéa commun	2503	386	47	267	673
Pin sylvestre	2446	461	60	274	756
Frêne commun	2439	597	57	388	783
Pin maritime	1703	448	63	283	807
Douglas	1385	455	51	309	647
Bouleau verruqueux	1344	536	59	345	718
Erable champêtre	1026	576	43	361	813
Merisier	938	533	48	398	730
Erable sycomore	863	526	48	313	728
Robinier faux acacia	718	643	66	364	862
Tremble	711	468	53	334	660

Noisetier coudrier	706	528	45	326	830
Saule marsault	567	494	54	241	703
Aulne glutineux	543	450	47	325	648
Aubépine monogyne	539	640	46	459	816
Chêne vert	472	875	65	468	1083
Pin laricio de corse	441	493	70	341	705
Alisier torminal	422	661	49	353	790
Pin noir d'Autriche	416	529	74	357	750
Pin d'Alep	384	540	52	432	797
Alisier blanc	352	650	47	419	766
Tilleul à petites feuilles	287	453	73	240	678
Orme champêtre	278	629	65	406	858
Mélèze d'Europe	227	506	64	375	693
Tilleul à grandes feuilles	224	449	73	204	723
Houx	216	650	51	336	760
Chêne tauzin	207	677	73	418	837
Bouleau pubescent	189	526	51	415	678
Peuplier cultive	166	400	52	272	533
Erable de Montpellier	160	711	47	432	830
Erable a feuilles d'obier	144	632	42	492	742

Chêne rouge	138	646	46	462	814
Chêne-liège	136	791	95	464	1005
Epicéa de Sitka	130	398	46	299	535
Arbousier	122	668	71	400	802
Saule cendre	119	514	51	336	706
Sorbier des oiseleurs	116	543	38	464	657

Tableau 3.2 : Extrait du tableau pour les espèces ayant plus de 100 échantillons décrivant leur infradensité du bois (Tableau complet en annexe 3)

On trouve une relation significative positive ($p < 10^{-4}$, $R^2 = 0,12$) entre moyenne et écart-type d'infradensité du bois (Fig. 3.4). L'écart-type augmente donc avec la moyenne ce qui pourrait s'interpréter par une plus grande plasticité intraspécifique absolue pour les espèces à forte infradensité du bois moyenne. En revanche il n'y a pas de relation entre effectif de carottes et écart-type (Fig. 3.5, $p = 0,86$).

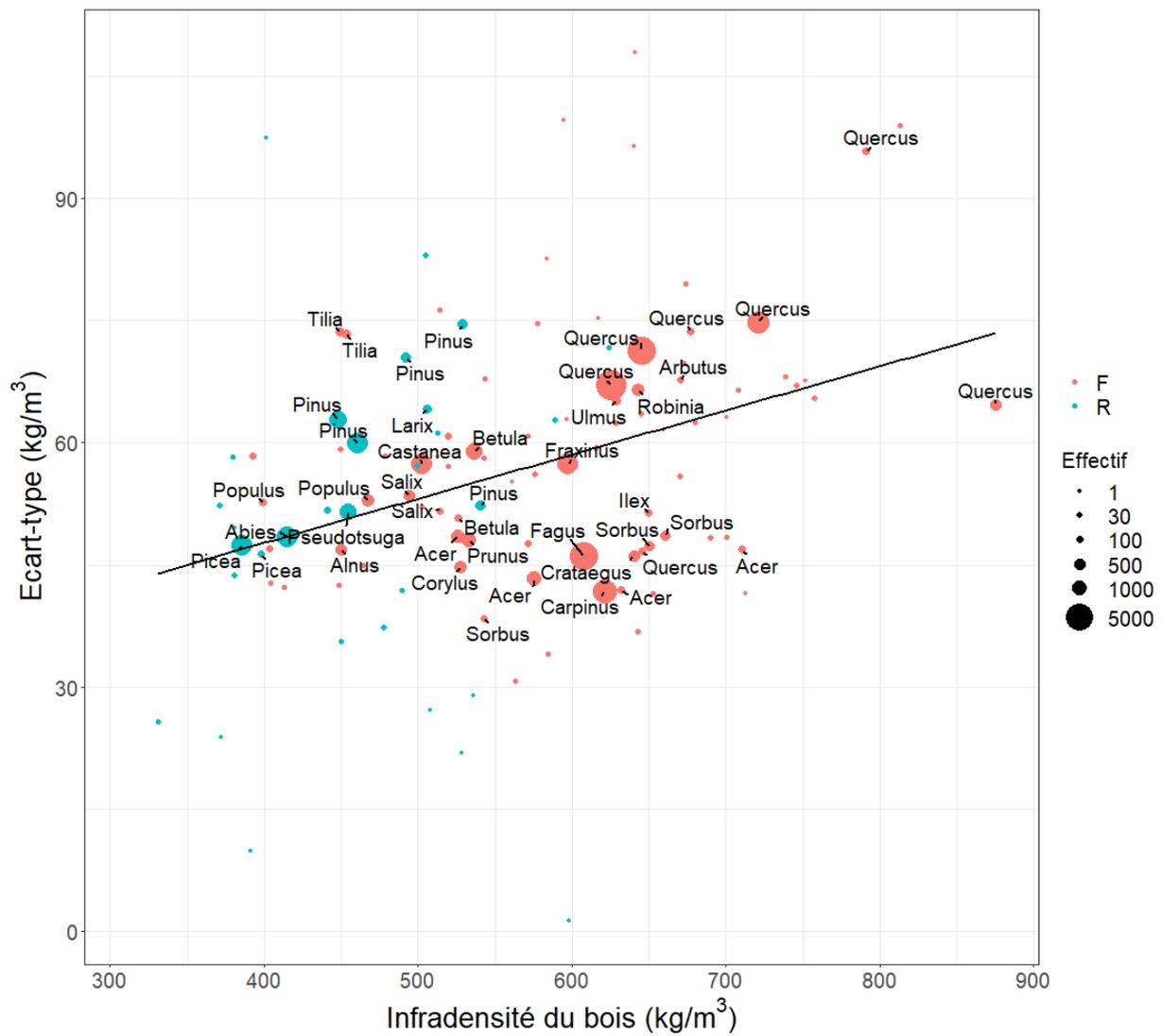


Figure 3.4 : Relation entre l'écart-type de l'infradensité du bois et sa valeur moyenne au niveau interspécifique, pour les 125 espèces échantillonnées sur le dispositif IFN au cours des campagnes 2016 et 2017.

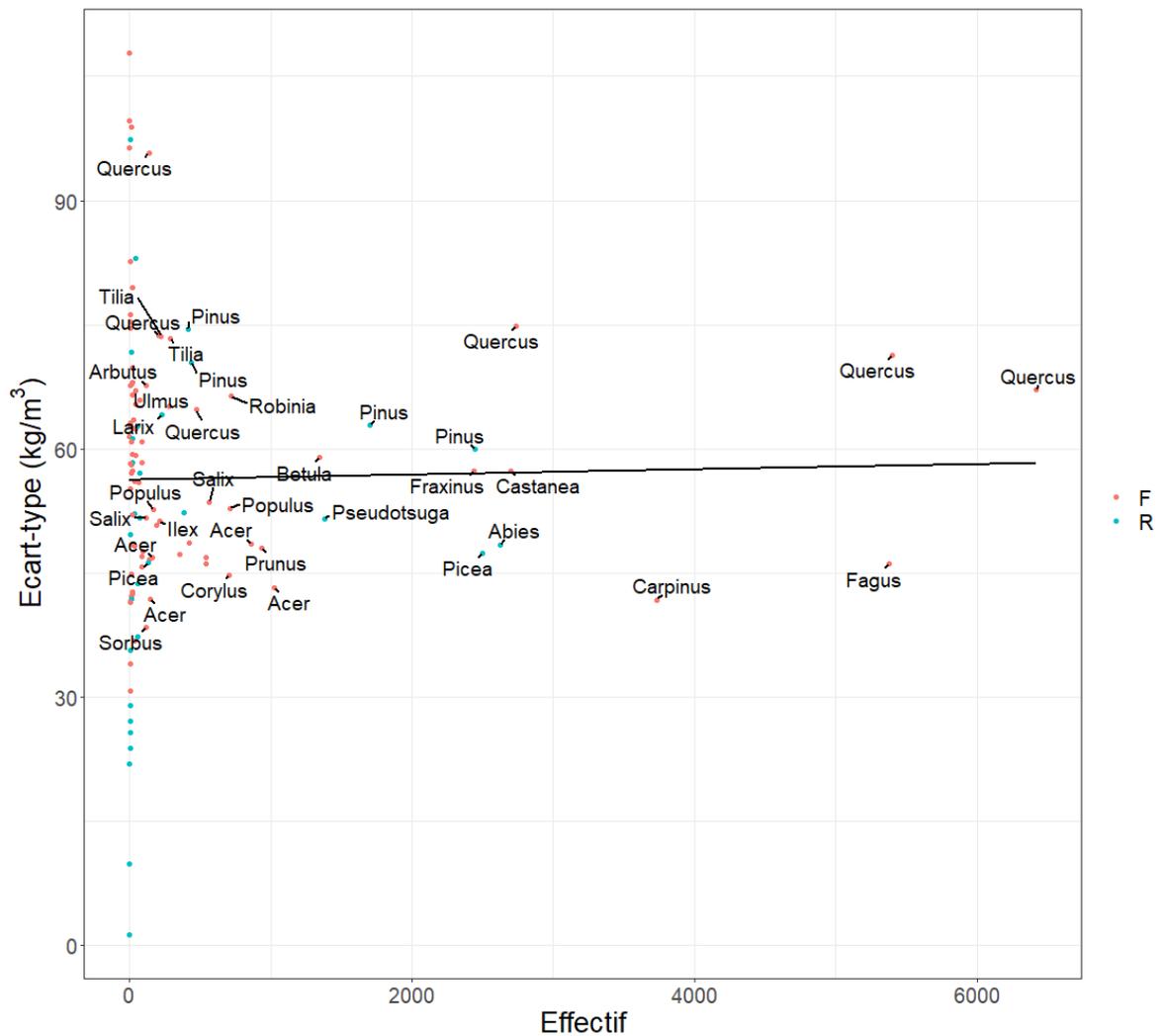


Figure 3.5 : Relation entre l'écart-type de l'infradensité du bois et l'effectif au niveau interspécifique, sur l'ensemble des 125 espèces échantillonnées sur le dispositif IFN en 2016 et 2017.

Le coefficient de variation (écart-type/moyenne) intraspécifique varie de 7 % à plus de 15 % et illustre ainsi un autre aspect de la variabilité entre les espèces (**Fig. 3.6**).

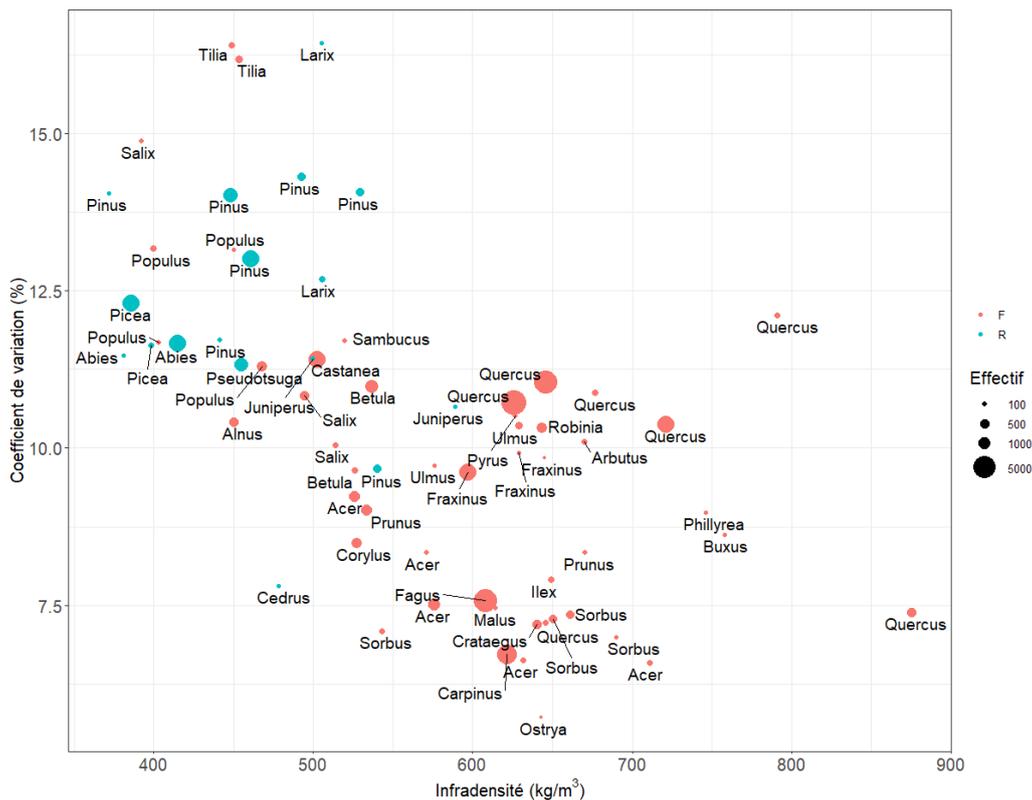


Figure 3.6 : Relation entre le coefficient de variation de l'infradensité du bois et sa valeur moyenne au niveau interspécifique, sur l'ensemble des 66 espèces échantillonnées (N > 30) sur le dispositif IFN en 2016 et 2017.

On retrouve ainsi la majorité des résineux avec un coefficient de variation élevé, ainsi que des genres feuillus tel que Salix, Populus, Tilia, ces derniers ayant un plan ligneux de type à pores diffus ou zone semi-poreuse, et une infradensité plutôt faible ($< 550 \text{ kg/m}^3$). Les essences dont l'ID est supérieure à 550 kg/m^3 sont principalement feuillues. On y trouve des espèces du genre Acer, Sorbus, Carpinus, Fagus, Quercus représentant les trois plans ligneux feuillus.

Puisque nous présentons des valeurs moyennes par essence, il convient de s'assurer que la variation du nombre de carottes entre essences n'introduit pas de biais dans le calcul du coefficient de variation (CV) de l'ID. Pour cela on examine avec une régression linéaire multiple comment varie le CV en fonction de l'ID moyenne et du nombre de carottes. Les résultats de l'ajustement montrent une absence d'impact du nombre de carottes ($p = 0,90$) sur le coefficient de variation et un effet significatif négatif de l'infradensité ($-8,9 \cdot 10^{-3} \text{ m}^3/\text{kg}$, $p < 10^{-3}$), avec un R^2 de 0,09.

L'ensemble des distributions intraspécifiques de densité du bois est fourni en **annexe 4**. On trouve sur la **figure 3.7**, les distributions d'ID pour les essences les plus représentées dans les forêts métropolitaines (nombre de carottes > 1 000). On constate qu'il y a une superposition des courbes reflétant une gamme de variation intraspécifique importante de la densité du bois. Celle-ci montre aussi la plasticité de ces espèces. **Ainsi en se plaçant entre 500 et 700 kg/m^3 , on peut trouver une**

valeur de densité du bois pour chaque espèce dans un intervalle de confiance à 99 %.

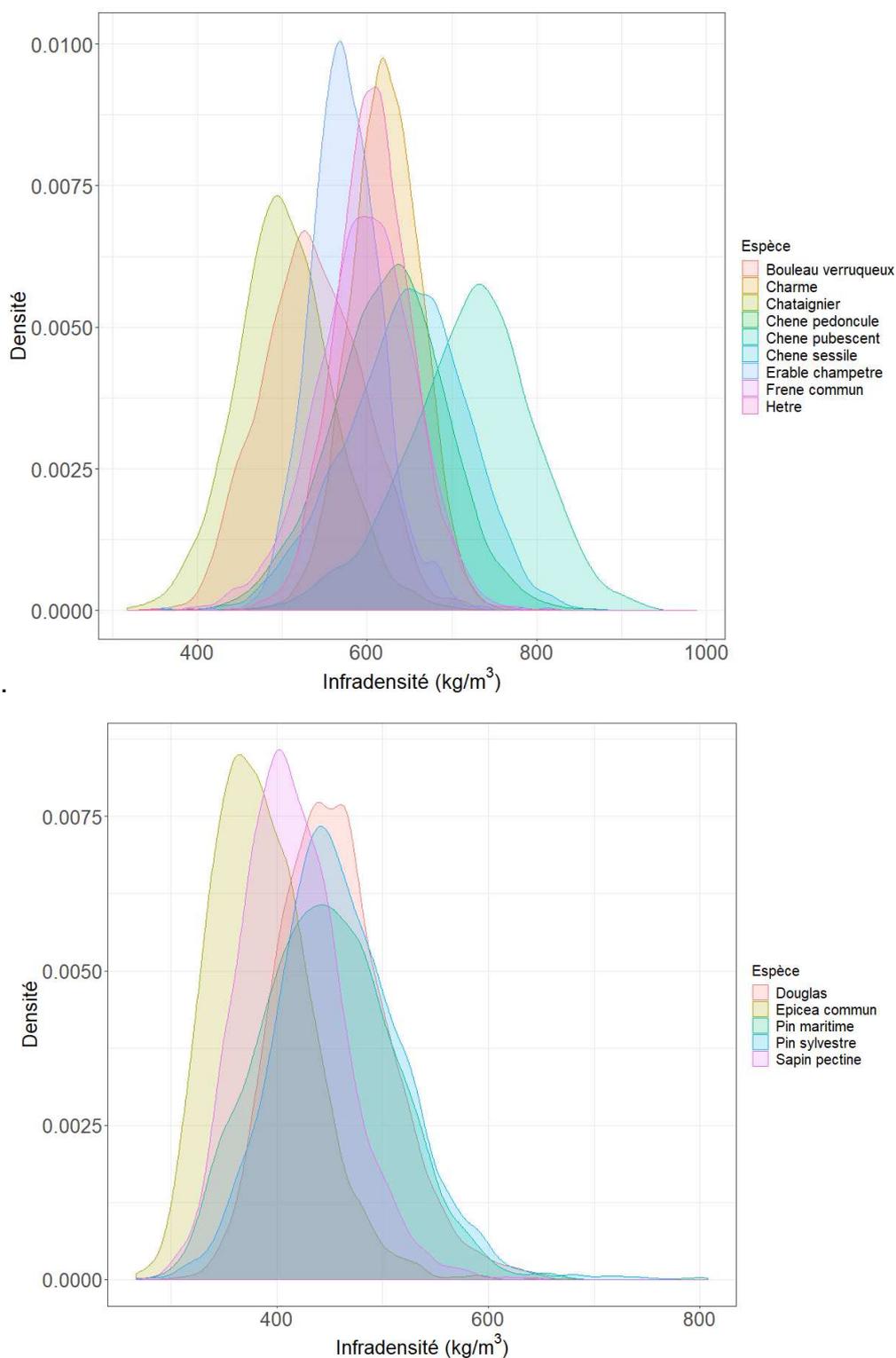


Figure 3.7 : Distribution de la densité du bois des espèces principales (> 1 000 échantillons)

Le niveau de variabilité intraspécifique est cohérent avec la littérature : pour le Douglas avec un intervalle de confiance à 95 % [$\mu - 2\sigma$, $\mu + 2\sigma$] de 200 kg/m³ (180 kg/m³ dans le jeu de données de Kimberley 2017), l'Epicéa commun avec un intervalle de 185 kg/m³ (130 kg/m³ pour Franceschini et al. 2010), le hêtre avec 180 kg/m³ (190 kg/m³ pour Vannoppen et al. 2018) et le chêne sessile avec 280 kg/m³ (170 kg/m³ dans Bergès et al. 2008, mais cette étude est limitée à la densité au sein des cernes, et dans le nord-est et le centre de la France en peuplements purs, limitant les comparaisons). On note que seul le Chêne-liège présente un niveau de variation intraspécifique dans un intervalle de confiance à 99 % [$\mu - 3\sigma$, $\mu + 3\sigma$] (570 kg/m³) supérieur au niveau de variation interspécifique vu précédemment.

Parmi les espèces ayant la plus grande variabilité intraspécifique de la densité du bois, on retrouve les feuillus (**Tab. 3.2**) tels que les genres Quercus, Fraxinus et Castanea (bois à zone initiale poreuse) mais aussi le Hêtre ou le Charme avec une variabilité un peu moins importante (bois à zone semi-poreuse et pores diffus). La gamme d'infradensité du bois moyenne par espèce couverte par les feuillus est très importante (300 à 950 kg/m³), alors que pour les résineux dont le bois est essentiellement composé de trachéides, celle-ci varie de 300 à 600 kg/m³. Sur les carottes, on retrouve chez les feuillus l'ensemble de la gamme décrite pour l'ensemble des carottes (200 à 1 100 kg/m³) alors que chez les résineux elle s'étend de 250 à 800 kg/m³.

Pour caractériser les distributions, les coefficients d'asymétrie et d'aplatissement se trouvent dans le **Tableau 3.3**.

Espèce	Nombre de carottes	Coefficient d'asymétrie	Coefficient d'aplatissement	Test de normalité
Chêne pédonculé	6418	-3,18**	3,29***	#N/A
Chêne sessile	5398	-6,47***	0,66	#N/A
Hêtre	5375	0,41	11,81***	#N/A
Charme	3736	-6,39***	9,01***	***
Chêne pubescent	2737	-5,85***	2,50*	***
Châtaignier	2699	4,05***	3,39***	***
Sapin pectine	2624	10,81***	5,79***	***
Epicéa commun	2501	13,64***	8,75***	***
Pin sylvestre	2446	10,62***	7,69***	***
Frêne commun	2438	-4,28***	2,19*	***
Pin maritime	1703	6,63***	5,02***	***
Douglas	1385	7,40***	2,63*	***
Bouleau verruqueux	1343	1,76	-1,86	*
Erable champêtre	1026	5,45***	7,34***	***

Merisier	938	6,15***	2,86**	***
Erable sycomore	863	0,71	3,17	*
Robinier faux acacia	719	-1,78	3,93	***
Tremble	711	1,81	0,02	0,06
Noisetier coudrier	705	5,19***	8,52***	***
Saule marsault	567	-0,70	5,80***	***
Aulne glutineux	542	3,64***	1,99*	**
Aubépine monogyne	539	-0,93	3,01**	*
Chêne vert	472	-5,50***	7,35***	***
Erable de Montpellier	460	-4,67***	5,54***	***
Pin laricio de corse	441	1,39	-1,71	*
Alisier torminal	422	-5,06***	6,10***	***
Pin noir d'Autriche	416	2,78*	-1,45	***
Pin d'Alep	384	7,94***	5,78***	***
Alisier blanc	352	-7,05***	5,93***	***
Tilleul à petites feuilles	287	-1,12	0,84	0,14
Orme champêtre	278	-0,06	1,36	0,79
Mélèze d'Europe	227	1,83	-0,60	0,06
Tilleul à grandes feuilles	224	0,72	3,33***	***
Houx	216	-7,15***	6,18***	***
Chêne tauzin	207	-2,40*	0,71	0,05
Bouleau pubescent	189	2,60*	0,10	*
Peuplier cultivate	166	-0,05	-1,95	0,35
Erable a feuilles d'obier	144	0,55	0,78	0,17
Chêne rouge	138	-0,73	3,14**	*
Chêne-liège	136	-3,06**	1,96*	**
Epicéa de Sitka	130	2,17*	0,74	0,12
Arbousier	121	-3,62***	0,95	***
Saule cendre	119	1,24	2,65*	*

Sorbier des oiseleurs	116	0,77	-0,45	0,55
Erable plane	98	0,09	1,10	0,28
Peuplier noir	88	-0,13	-1,34	0,67
Pommier sauvage	87	-0,64	-0,59	0,39
Saule blanc	86	4,44***	3,84***	***
Sureau noir	84	1,09	-0,69	0,49
Pin a crochets	74	3,88***	2,82**	***
Genévrier commun	70	2,88**	1,75	*
Poirier commun	70	0,50	0,06	0,60
Prunelier	63	-0,63	-0,79	0,45
Genévrier oxycedre	59	4,32***	4,15***	***
Sapin de Vancouver	59	2,70*	1,97*	*
Cèdre de l'atlas	55	-0,58	-0,20	0,87
Frêne oxyphylle	46	1,12	0,47	0,57
Filaire a feuilles larges	46	0,47	2,01*	0,21
Peuplier grisard	44	2,86**	2,79*	*
Mélèze du japon	42	1,46	0,12	0,35
Buis	41	0,32	1,30	0,77
Orme de montagne	39	-4,42***	4,09***	***
Pin weymouth	38	1,39	1,49	0,14
Cormier	36	1,29	0,56	0,63
Charme houblon	34	0,61	-0,16	0,86
Frêne a fleur	31	-1,64	1,57	0,28
Cerisier de Sainte-Lucie	28	-1,61	1,75	*
Peuplier blanc	24	-1,17	1,32	0,31
Saule roux	23	-1,61	0,36	0,20
Saule cassant	23	1,01	0,04	0,48
Bruyère arborescente	23	-0,49	-0,04	0,50
Prunier domestique	23	-0,48	-1,54	0,08

Fusain d'Europe	22	3,31***	2,84***	**
Chêne chevelu	21	-1,64	0,93	0,13
Pin cembro	20	3,88***	3,31***	***
Cornouiller male	20	-0,57	-1,22	0,11
Cytise aubour	20	0,41	-0,49	0,76

Tableau 3.3 : Coefficients des distributions (asymétrie, aplatissement) de l'infradensité du bois de l'ensemble des carottes et test de normalité de Shapiro-Wilk's pour chaque espèce (79 espèces). * p < 0.05, ** p < 0.01, * p < 0.001**

Les conditions d'application de ces coefficients sont une taille d'échantillon supérieure à 20, nous limitant à 79 espèces. Enfin pour tester la normalité de ces distributions, on réalise un test de Shapiro-Wilk's. Celui-ci est limité à des tailles d'échantillons ne pouvant pas dépasser 5000 et n'est donc pas réalisé pour le Chêne pédonculé, Chêne sessile et le Hêtre.

Les espèces avec un nombre d'échantillons supérieur à 300 (sauf le Tremble) ont un test de Shapiro-Wilk's significatif. En tout ce sont 43 espèces pour qui l'hypothèse de normalité est rejetée. 39 espèces ont un aplatissement significatif, et 37 une asymétrie significative. **Les asymétries négatives se retrouvent uniquement chez des feuillus tandis que les asymétries positives concernent principalement les résineux**, mais aussi des feuillus à croissance rapide, à faible infradensité du bois, couvrant des bois à pores diffus et zone semi-poreuse (bouleau, aulne, saule et peuplier). Ces asymétries peuvent venir en partie de l'existence de deux types de carottes : à cœur et de périphérie, lorsqu'il existe une variabilité intra-arbre dans le sens radial.

3.1.2. Variation géographique de l'infradensité du bois

Chaque placette inventoriée étant géolocalisée, nous avons pu représenter des cartes de valeur moyenne d'ID par placette (sans pondération par le volume) quelque soit la composition spécifique des peuplements (**Fig. 3.8**).

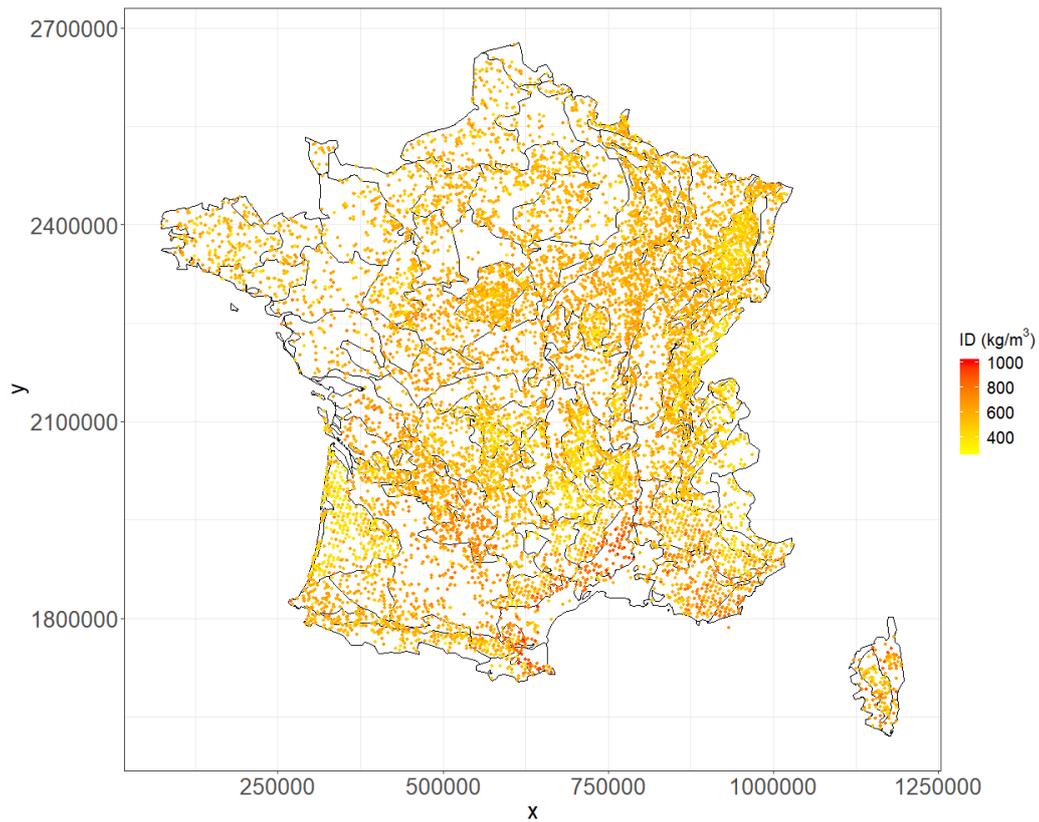
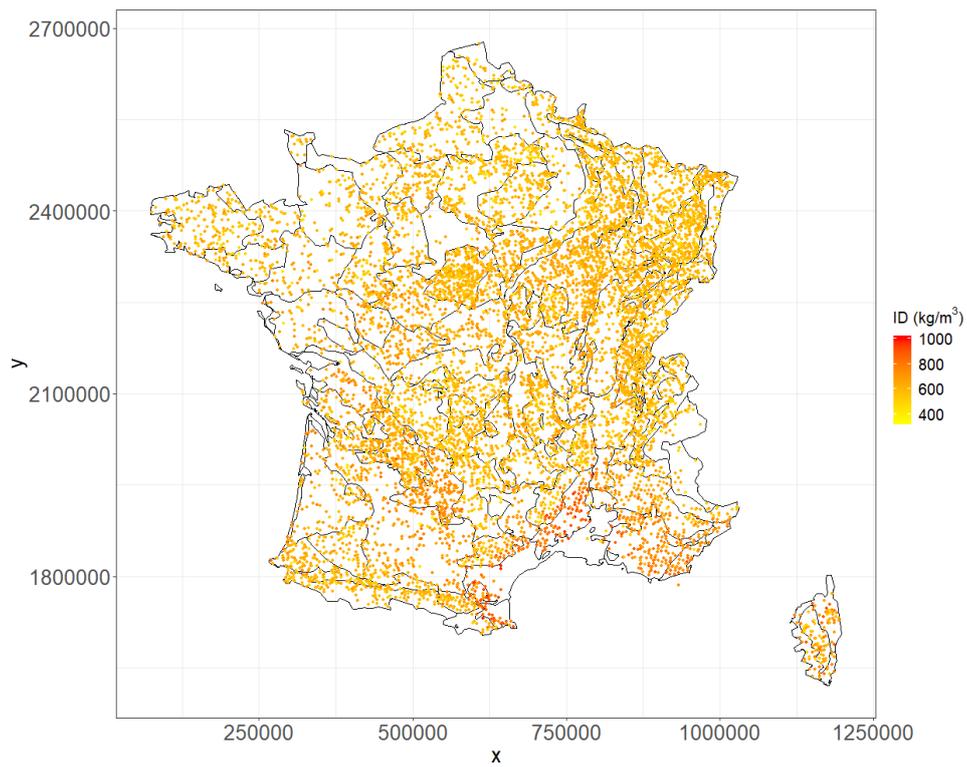
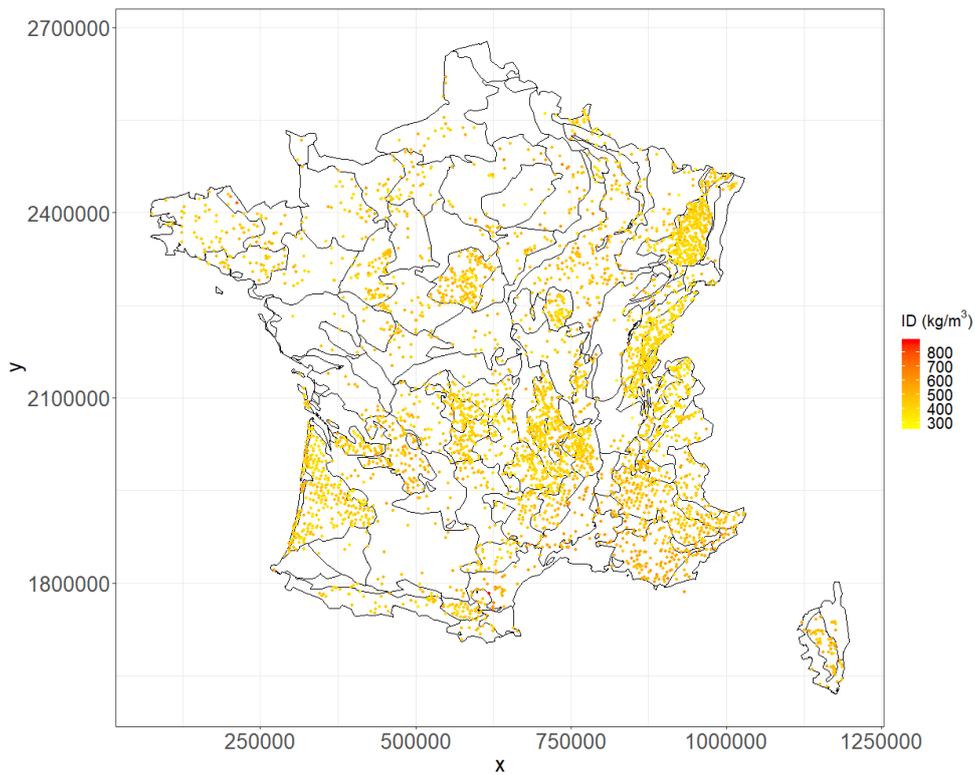


Figure 3.8 : Carte de l'infradensité du bois moyenne sur les points de sondage de l'inventaire forestier

On observe des zones de densité du bois plus faibles en montagne et dans les landes. Ces points correspondent à la présence de résineux dans ces environnements plus favorables à leur développement (Farjon 2018).



Feuillus



Résineux

Figure 3.9 : Cartes de l'infradensité du bois moyenne sur les points de sondage de l'inventaire forestier : feuillus et résineux

En séparant les espèces feuillues et résineuses (**Fig. 3.9**), des patrons spatiaux sont détectés : a) une densité du bois plus importante chez les feuillus dans le contexte méditerranéen, ce qui s'explique notamment par la présence d'espèces à forte densité du bois comme le Chêne vert et Chêne-liège spécifique à cette région (**Tab. 3.2**). Ce gradient est moins évident chez les résineux.

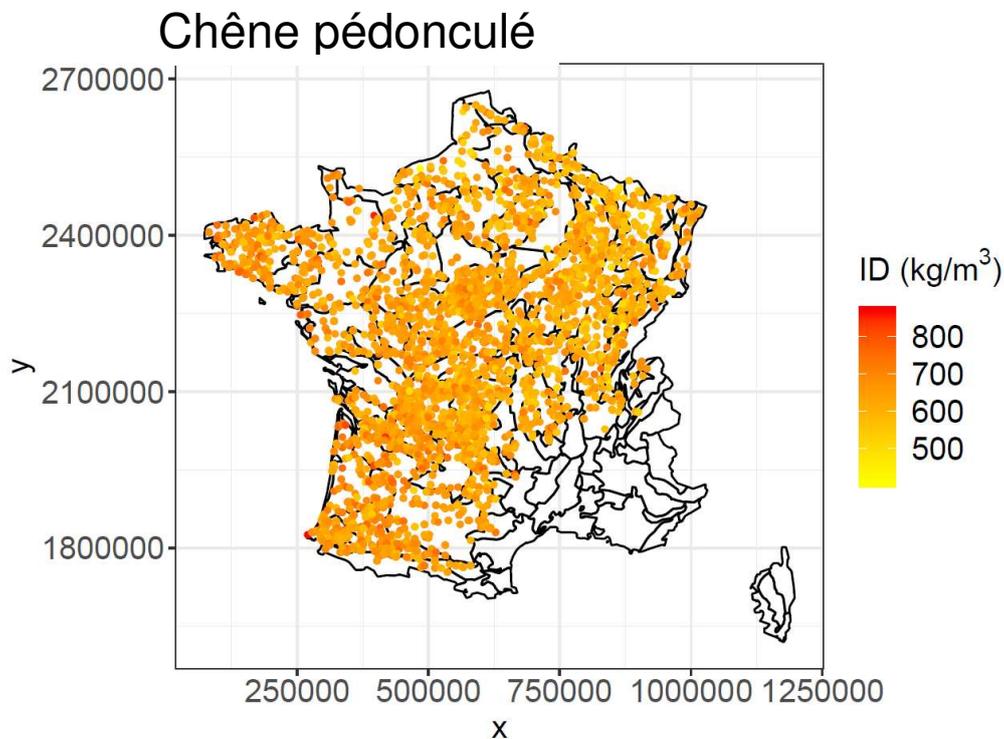


Figure 3.10 : Cartes de de l'infradensité du bois moyenne sur les points de sondage de l'inventaire forestier : l'exemple du chêne pédonculé

A un niveau intraspécifique (voir **annexe 5**) en revanche, on identifie difficilement des patrons de distribution de la densité du bois à partir d'une représentation cartographique. Néanmoins, par exemple, pour le chêne pédonculé (**Fig. 3.10**), on observe un léger gradient est-ouest. Des analyses plus précises pour détecter ces tendances intraspécifiques sont développées ci-après.

Avec ces premières observations on constate déjà une variabilité interspécifique importante que ce soit en moyenne d'ID mais aussi dans la variabilité intraspécifique, plus ou moins importante d'une espèce à l'autre. Cette variabilité intraspécifique a été repérée comme importante avec un coefficient de variation variant de 7 à 15 % selon les espèces, mais qui reste inférieure à la variabilité interspécifique. On peut à présent rechercher l'origine de cette variabilité de l'infradensité du bois.

3.2. Variabilité intraspécifique de l'ID : influence des dimensions des arbres et des caractéristiques environnementales des peuplements mesurées par l'IFN

3.2.1. Rappel sur l'état de l'art et démarche d'analyse des données

L'origine de la variabilité intraspécifique de la densité du bois a été décrite dans la littérature comme étant multifactorielle, incluant a) des aspects dimensionnels relatifs à la croissance des arbres (dimensions, largeur de cerne et âge, Guilley et al. 1999, Franceschini et al. 2010), b) des conditions de croissance environnementales (peuplements forestiers, facteurs écologiques/climatiques, géographiques, Bergès et al. 2008), c) mais aussi une variabilité d'origine génétique (Rozenberg et al. 2001) impossible à documenter hormis dans des dispositifs expérimentaux. Cependant, la variabilité intraspécifique de la densité du bois reste difficile à expliquer par ces facteurs, du fait d'une variabilité résiduelle importante observée dans des conditions fortement contrôlées, incluant des arbres issus de peuplements homogènes et de même âge, ou même d'un même clone (Zobel & van Buijtenen 1989, Nepveu 1984). Néanmoins quelques tendances existent et ont pu être étudiées.

Les principales espèces forestières françaises ont pu faire l'objet d'étude sur leur variabilité intraspécifique, mais limitée à des mesures au niveau cerne, incluant Guilley et al. 1999 (*Quercus petraea*, *Quercus robur*, qui a étudié des effets du stade de développement, des régions et de la dynamique sylvicole et qui montre notamment un effet arbre supérieur à un effet site qui prenait déjà en compte gestion sylvicole, génétique et climat), Bontemps et al. 2013 (*Fagus sylvatica*), Liepiņš & Rieksts-Riekstiņš 2013 (*Betula pendula*), Bouriaud et al. 2005, Franceschini et al. 2010 (*Picea abies*), Filipescu et al. 2014 (*Pseudotsuga menziesii*) ou encore Bouffier et al. 2008 (*Pinus pinaster*). La majorité de ces études abordent la description de la variabilité de la densité du bois à l'échelle intra-arbre, de la moelle à l'écorce (Longuetaud et al. 2017), qui peut constituer une approximation de la relation entre infradensité du bois et âge. L'impact des variables climatiques ou environnementales est plus rarement étudié, principalement à partir de mesures de densité du bois dans les cernes (Franceschini et al. 2013, Bergès et al. 2008). On ne s'intéresse par ici aux nombreux travaux visant les reconstructions climatiques qui ont porté sur la mise en relation entre la densité maximale intra-cerne et des variables climatiques. Par ailleurs il est plus difficile de trouver des études sur les variations d'ID pour certaines espèces : avec bois à zone semi-poreuse (*Salix caprea*, *Salix cinerea*, *Corylus avellana*) et d'autres avec bois à pores diffus (*Acer campestre*, *Acer monspessalanum*, *Tilia cordata*, *Tilia platyphyllos*, *Alnus glutinosa* ou *Crataegus monogyna*).

A l'échelle des cernes annuels, lorsqu'ils sont décrits par leur âge compté depuis la moelle et leur largeur de cerne, les grandes tendances qui se dégagent sont (i) pour les résineux une décroissance de l'ID avec la largeur de cerne (LC), une augmentation avec l'âge (pour les épicéas et le sapin, on a un effet important de LC et un effet faible de l'âge, l'inverse pour les pins) (ii) pour les feuillus à ZIP, principalement les Chênes sessile, pédonculé et pubescent, une augmentation de l'ID avec LC et une diminution avec l'âge et (iii) pour les feuillus à pores diffus, de plus faibles variations, plutôt négatives de l'ID avec LC (Kollmann 1968).

Les données collectées par l'IFN sur chaque placette sont nombreuses et permettent d'explorer l'effet de nombreuses variables relatives à ces facteurs causaux sur la variabilité de l'infradensité du bois pour chaque espèce, sans hypothèse préconçue (screening). **Pour étudier au mieux ces relations, on se limitera aux carottes d'âge, prélevées de l'écorce à la moelle et permettant donc d'avoir une meilleure représentation de la densité du bois de l'arbre à 1,30 m, mais se limitant aux arbres dominants de chaque placette. De plus, nous allons considérer les espèces ayant plus de 30 carottes d'âge, ce qui permet d'avoir 36 espèces couvrant les 4 plans ligneux étudiés.** Les tendances entre infradensité du bois et les variables quantitatives sont quantifiées et testées par des régressions linéaires, tandis que l'effet de chaque variable qualitative est évalué par des analyses de variance (ANOVA à un facteur). On peut alors identifier pour chaque espèce, les relations significatives entre ID et chaque variable, le signe de leur effet, et le pourcentage de la variance expliquée (tableaux complets en **annexe 6**).

Ces variables descriptives des placettes d'inventaire sont réparties dans quatre familles : (i) géographique (localisation, appartenance aux grandes régions écologiques (GRECO) et sylvoécorégions, altitude), (ii) environnementale (réserve en eau du sol, acidité, substrats), (iii) conditions de croissance du peuplement forestier et gestion (propriété foncière, pureté du peuplement, indices de compétition) et (iv) propriétés dimensionnelles des arbres (dimensions de l'arbre, âge, accroissement). La liste complète de ces descripteurs est fournie en **annexe 2**.

Ce screening permet aussi de vérifier si les variations intra-arbre connues de l'infradensité du bois (variation au niveau cerne ou dans le sens radial) sont similaires à un niveau inter-arbre (variation entre infradensité du bois moyenne de la carotte et diamètre ou hauteur de l'arbre).

De plus nous avons rajouté aux variables disponibles le type de plan ligneux du bois de chaque essence (bois homoxylé, bois à zone initiale poreuse « ZIP », bois à zone semi-poreuse « ZSP+ » et bois à pores diffus), ce qui permettra d'examiner une possible structuration de la variabilité de la densité des bois avec cette variable anatomique. Les différents plans ligneux seront repérés par un code couleur (**Tab. 3.4**).

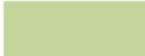
Plan ligneux	Codification couleur
Résineux	
Pores diffus	
Zone semi-poreuse	
Zone initiale poreuse	

Tableau 3.4 : Codification couleur des différents plans ligneux

Les tableaux présentés dans les sections suivantes concerneront uniquement les espèces pour lesquelles on observe une relation significative ($p < 0.05$) entre infradensité du bois et la variable étudiée (les tableaux avec les résultats pour les 36 espèces se trouvent en **annexe 6**). On y retrouvera la liste des espèces ayant une relation positive et la liste de celles ayant une relation négative quand les variables quantitatives augmentent, ainsi que le nombre d'espèces, les variations minimums et maximums sur le gradient de la variable couvert par l'espèce (ou la différence des extrêmes pour les variables qualitatives), le R^2 moyen (moyenne des R^2 pour les espèces ayant une relation significative) et le R^2 maximum (R^2 le plus élevé trouvé pour une relation entre ID et la variable étudiée).

3.2.2. Origine géographique de la variabilité de l'infradensité du bois

Différentes variables géographiques sont disponibles : coordonnées des points d'inventaire (longitude, latitude, altitude : variables quantitatives) et différentes partitions géographiques (Grandes régions écologiques – GRECO, sylvoécorégions – SER et départements – DEP : variables qualitatives).

Les SER sont définies comme « l'aire correspondant à la plus vaste zone géographique à l'intérieur de laquelle la combinaison des valeurs prises par les facteurs déterminant la production forestière ou la répartition des habitats forestiers est originale, c'est-à-dire différente de celle caractérisant les SER adjacentes », et les GRECO constituent un regroupement de SER et sont définies comme « Une grande région écologique est une synthèse, à l'échelle de la France, des bioclimats, de la nature des roches et de la topographie, traduite notamment par les étages et les séries de végétation, où l'ensemble de ces conditions est relativement homogène et présente une discontinuité majeure avec les GRECO voisines » (Cavaignac 2009). Elles permettent de comparer des conditions de croissance différentes.

Le nombre de départements, SER et GRECO peut varier selon les espèces pour l'analyse de variance, dépendant de la présence de celles-ci dans chaque modalité. Le nombre total de modalité pour chaque partition géographique est indiqué dans le **Tableau 3.5**.

Partition	Nombre de modalités
Département	93
SER	86
GRECO	11

Tableau 3.5 : Nombre de modalités maximum des trois variables qualitatives

Variables étudiées	Relations positives significatives (p < 0.05)	Relations négatives significatives (p < 0.05)	Nombre d'espèces	Variation minimum	Variation maximum	R ² moyen	R ² maximum	
Longitude	Tilleul à petites feuilles	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Châtaignier, Frêne commun, Robinier faux-acacia	Bouleau verruqueux	14	+18 (Epicéa commun)	-91 (Chêne pédonculé)	0,04	0,11 (Chêne pédonculé)
	Epicéa commun, Pin maritime, Pin laricio de Corse	Saule marsault, Noisetier coudrier	Pin sylvestre					
Latitude	Aubépine monogyne	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Chêne tauzin, Frêne commun, Robinier faux-acacia	Erable sycomore, Aulne glutineux	17	+20 (Sapin pectiné)	+93 (Pin noir d'Autriche)	0,05	0,15 (Aubépine monogyne)
	Sapin pectiné, Douglas, Pin sylvestre, Pin noir d'Autriche	Tremble, Saule marsault	Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe					
Altitude	Erable sycomore, Tilleul à grandes feuilles	Chêne pédonculé, Chêne pubescent, Châtaignier	Sapin pectiné, Douglas, Pin sylvestre, Pin noir d'Autriche	12	-32/1200m (Châtaignier)	-105/1600m (Pin noir d'Autriche)	0,05	0,11 (Tilleul à grandes feuilles)
	Pin maritime, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe							
Relations significatives (p < 0.05)								
GRECO	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Chêne tauzin, Châtaignier, Frêne commun, Robinier faux-acacia	Bouleau verruqueux, Erable sycomore, Aulne glutineux	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	21	21 (Frêne commun)	154 (Mélèze d'Europe)	0,08	0,23 (Mélèze d'Europe)
	Hêtre, Tremble, Saule marsault							
SER	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Chêne tauzin, Châtaignier, Robinier faux-acacia	Bouleau verruqueux, Erable sycomore, Aulne glutineux	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	22	115 (Epicéa commun)	273 (Pin laricio de Corse)	0,27	0,75 (Noisetier coudrier)
	Hêtre, Tremble, Saule marsault, Saule cendré, Noisetier coudrier							
DEP	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Chêne rouge, Châtaignier	Bouleau verruqueux, Erable sycomore, Tilleul à grandes feuilles, Aulne glutineux	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	21	126 (Douglas)	301 (Pin noir d'Autriche)	0,3	0,74 (Peuplier cultivé)
	Hêtre, Peuplier cultivé, Tremble, Saule marsault							

Tableau 3.6 : Espèces pour lesquelles la relation entre infradensité du bois et variable étudiée est significative (p < 0.05).

- Seuls quelques résineux et un feuillu à bois homogène (Tilleul à petites feuilles) ont des relations positives significatives entre ID et la coordonnée longitudinale plane des points de sondage, **c'est-à-dire une augmentation de l'infradensité d'Ouest en Est. Tous les autres feuillus (ZIP et ZSP+) présentent systématiquement une relation négative dans cette même direction.** Pour la coordonnée latitudinale, une tendance de séparation feuillus/résineux semble apparaître (**Tab. 3.6**), avec une augmentation de l'infradensité du sud au nord pour plusieurs résineux, et une diminution pour la majorité des feuillus, notamment pour les ZIP et ZSP+.

→ **De nombreux facteurs peuvent être à l'origine de ces relations comme les précipitations, le type de sol (roches, acidité), ou encore à des effets de l'âge ou types de sylviculture.**

Par exemple, pour le Pin maritime, la relation positive entre infradensité du bois et la longitude peut s'expliquer par la sélection génétique et une croissance plus rapide entraînant une baisse de l'infradensité dans les landes, contrairement aux autres arbres en dehors de cette zone. Pour la latitude, le gradient Nord-Sud semble principalement traduire des différences de température.

- Les espèces à bois de type ZIP présentent une relation négative entre ID et l'altitude (**Tab. 3.6**), alors que les essences à pores diffus présentent une relation positive. Aucun bois à ZSP+ ne présente de relation significative avec l'altitude. Les résineux présentent les deux types de variations.
- Selon les besoins, les résultats d'inventaire peuvent être ventilés soit selon un découpage administratif (départements) soit par grandes régions écologiques « GRECO » ou sylvoécorigions « SER » (**Tab. 3.5**) (Cavaignac, 2009).

On constate (**Tab. 3.6**) encore que les espèces ayant plus de 800 carottes individuelles présentent toutes un test F significatif ($p < 0.05$) pour l'ANOVA entre infradensité du bois et chaque partition, avec un effet trivial de la taille de l'échantillon. Le nombre d'espèces est similaire entre les stratifications en sylvoécorigions (SER) et départements (DEP).

→ **Le R² tend à augmenter quand la stratification est plus fine (du GRECO à SER à DEP), ce qui provient directement de la réduction de la taille des effectifs dans les strates.** Cela peut aussi traduire l'influence de facteurs très localisés dans les variations d'infradensité au sein des espèces.

3.2.3. Origine environnementale de la variabilité de l'infradensité du bois

On analyse ensuite les variables liées à la disponibilité en eau et en éléments minéraux (Chapin et al. 1987) et leurs effets sur l'ID (**Tab. 3.7**). Pour cela on étudiera la réserve utile à 1 m de profondeur et le niveau trophique (variables quantitatives), le type de roche mère et d'humus (variable qualitative). Ces deux dernières variables sont liées à l'acidité du sol et donc aussi au niveau trophique (Toutain 1981). Puisque notre analyse porte sur les carottes des seuls arbres dominants, on fait ici l'hypothèse que l'accès à la lumière n'est pas un facteur d'intérêt.

Variables étudiées	Relations positives significatives ($p < 0.05$)		Relations négatives significatives ($p < 0.05$)		Nombre d'espèces	Variation minimum	Variation maximum	R ² moyen	R ² maximum
Réserve utile	Chêne pubescent		Chêne pédonculé, Chêne sessile	Erable champêtre, Erable sycomore, Tilleul à grandes feuilles	13	-16 (Hêtre)	-100 (Tilleul à grandes feuilles)	0,04	0,23 (Tilleul à grandes feuilles)
		Pin maritime, Douglas	Merisier, Hêtre	Epicéa commun, Pin laricio de Corse, Sapin pectiné					
Niveau trophique	Chêne sessile	Erable champêtre	Chêne pédonculé, Châtaignier		8	+16(Hêtre)	+79 (Erable champêtre)	0,02	0,11 (Erable champêtre)
	Hêtre	Epicéa commun, Pin maritime		Sapin pectiné					
Relations significatives ($p < 0.05$)									
Type de roche	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne rouge, Frêne commun		Charme, Erable champêtre, Tilleul à grandes feuilles		15	37 (Hêtre)	144 (Chêne rouge)	0,08	0,24 (Chêne rouge)
		Hêtre	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe						
Type d'humus	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Châtaignier		Erable sycomore		11	18 (Hêtre)	137 (Erable sycomore)	0,04	0,12 (Erable sycomore)
		Hêtre	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin laricio de Corse						

Tableau 3.7 : Espèces pour lesquelles la relation entre infradensité du bois et variable étudiée est significative ($p < 0.05$).

- La réserve utile indique une capacité de stockage en eau d'un sol à une profondeur donnée, et donc mobilisable pour la croissance (Baize & Jabiol 1995; Baize 1988). Son calcul est détaillé dans l'**annexe 2**. **Les feuillus présentent majoritairement une relation négative avec la réserve utile (Tab. 3.7)**. Une exception est le chêne pubescent, espèce adaptée à des environnements plutôt méditerranéens. Pour les résineux on trouve à la fois des relations positives et négatives.
- Le niveau trophique varie selon 11 modalités ordonnées, allant de 1 : hyperacidiphile à 11 : calcaricole, et est calculé à partir du relevé de flore présente sur la placette, en utilisant les indices de bioindication de la flore forestière française (Rameau et al. 1989). Il est directement lié à la disponibilité d'éléments minéraux (Ca, Mg) nécessaires au développement des plantes (Van der heijden et al. 2011; Jonard et al. 2012; Rowley et al. 2018).

Peu d'espèces (**Tab. 3.7**) présentent une relation significative entre ID et niveau trophique. Le R^2 maximum est de 0,11 pour l'Erable champêtre, connu pour sa forte sensibilité aux conditions nutritionnelles (Coudun et al. 2006). Celui-ci présente aussi la distribution la plus large, avec une présence sur un gradient de 5 à 10 de niveau trophique, et une variation de $+79 \text{ kg/m}^3$ sur ce même gradient.

→ **Au niveau intraspécifique, on a donc peu d'impact de ces deux variables environnementales sur l'infradensité du bois avec des R^2 très faibles pour la majorité des espèces.**

- Type de roche et d'humus sont des variables qualitatives étant toutes les deux liées à l'acidité du sol ou à la disponibilité en nutriments (Toutain 1981). Les types de roche sont regroupés en 11 modalités, les humus en 7 modalités (voir **annexe 2, Tab. 3.8**). On constate que ces regroupements sont moins prédictifs que les GRECO (**Tab. 7**).

→ **Roche et humus sont des variables qualitatives qui ne sont presque pas reliées directement aux variations d'ID, avec peu d'espèces pour lesquelles la relation entre ID et roche/humus est significative.**

Variables	Nombre de modalités
Roche	11
Humus	7

Tableau 3.8 : Nombre de modalités maximum des deux variables qualitatives

3.2.4. Origine sylvicole de la variabilité de l'infradensité du bois

Le type de gestion forestière peut être appréhendé au travers de différentes variables décrivant les peuplements échantillonnés. Au niveau des points de sondage, des variables reflétant les conditions de croissance liées à la sylviculture ont été sélectionnées, comme des indicateurs de niveau de compétition (variables quantitatives), la propriété forestière, et des variables liées à la composition des peuplements (variables qualitatives).

- La compétition entre individus est connue pour affecter la croissance des espèces (Kunstler et al. 2016). Dans notre cas, les arbres étudiés sont toujours dominants sur la placette, on suppose donc un effet faible de la compétition. On dispose de variables quantitatives permettant de décrire le niveau de compétition entre arbres : il s'agit du nombre de tiges par hectare (N), de la surface terrière totale (G), du diamètre quadratique moyen (Dg) ou encore du coefficient de Gini qui mesure le niveau d'inégalité de la distribution des diamètres. Il varie de 0 : l'ensemble des diamètres sont identiques, à 1 : on approche d'une inégalité parfaite, jamais observée en pratique (l'ensemble des individus sauf un ont une taille nulle).

Variables étudiées	Relations positives significatives (p < 0.05)		Relations négatives significatives (p < 0.05)		Nombre d'espèces	Variation minimum	Variation maximum	R ² moyen	R ² maximum
N	Chêne sessile		Châtaignier		5	-23 (Sapin pectiné)	+52 (Chêne sessile)	0,01	0,01 (Chêne sessile)
	Hêtre			Sapin pectiné, Pin maritime					
G	Chêne pubescent, Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau pubescent, Bouleau verruqueux	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Châtaignier, Frêne commun		19	-20 (Chêne pédonculé)	+138 (Pin maritime)	0,05	0,13 (Pin sylvestre)
		Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse	Hêtre, Merisier	Sapin pectiné, Epicéa commun, Epicéa de Sitka					
Dg	Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau pubescent, Bouleau verruqueux	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Châtaignier, Frêne commun	Erable champêtre	21	-7 (Sapin pectiné)	+183 (Bouleau verruqueux)	0,08	0,21 (Pin noir d'Autriche)
	Peuplier cultivé, Noisetier coudrier	Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	Hêtre	Epicéa commun, Epicéa de Sitka					
Gini	Chêne pubescent, Chêne rouge, Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Frêne commun	Erable champêtre	19	-13 (Hêtre)	+120 (Pin laricio de Corse)	0,05	0,13 (Pin maritime)
		Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	Hêtre, Merisier						
Relations significatives (p < 0.05)									
Propriété forestière	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Robinier faux-acacia		Bouleau verruqueux, Tilleul à grandes feuilles		11	14 (Epicéa commun)	54 (Robinier faux-acacia)	0,04	0,25 (Tilleul à grandes feuilles)
			Epicéa commun, Douglas, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse						
Diversité du peuplement	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne rouge, Châtaignier		Erable de Montpellier		10	22 (Chêne pédonculé)	133 (Peuplier cultivé)	0,09	0,31 (Erable de Montpellier)
	Peuplier cultivé		Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin maritime						
Composition feuillus ou résineux	Chêne-liège, Saule marsault		Epicéa commun, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse		6	104 (Chêne-liège)	29 (Epicéa commun)	0,07	0,12 (Chêne-liège)

Tableau 3.9 : Espèces pour lesquelles la relation entre infradensité du bois et variable étudiée est significative (p < 0.05).

On constate **tableau 3.9** que seules 5 espèces ont une relation significative entre ID et N (Chêne sessile, Châtaignier, Hêtre, Sapin pectiné et Pin maritime). Cette variable ne semble pas suffisante pour étudier l'effet de la compétition.

En revanche pour les variables G et Dg, on trouve respectivement 19 et 21 espèces ayant une relation significative avec l'infradensité du bois (Tab. 3.9). Plusieurs types de variations sont observés, avec une distinction au sein des résineux entre un groupe Sapin/Epicéa (diminution de l'ID avec une augmentation de la compétition c'est-à-dire de G et Dg) et un groupe Pins/Douglas/Mélèze (augmentation de l'ID avec une augmentation de la compétition).

Bien que l'interprétation soit limitée puisque les variables G et Dg varient avec le temps, ces variations peuvent être expliquées par la succession forestière (qui correspond à l'établissement successif au sein d'un peuplement de plusieurs espèces) (**annexe 7**). En effet, ces deux groupes sont connus comme dryades pour le premier et pionnières pour le second (Rameau et al. 1989). S'établir longtemps (présence faible au début de l'espèce qui prend le dessus par la suite dans la composition spécifique du peuplement) nécessite de produire un bois dense dès le début (Henry et al. 2010) quand la compétition est forte et ainsi éviter la mortalité (King et al. 2006) alors que s'établir vite ne nécessite pas une forte densité du bois. On retrouve aussi cette division pour les feuillus avec comme espèces pionnières : le Robinier faux acacia et le Bouleau verruqueux et en espèces dryades : le Hêtre.

Pour l'indice de Gini (**Tab. 3.9**), on trouve des relations positives et négatives avec l'infradensité du bois pour les feuillus. En revanche au sein des résineux on ne trouve que des relations positives, avec une densité du bois qui augmente dans des situations d'hétérogénéité des diamètres. Un indice de Gini de 0 désigne des peuplements équiens ou des plantations pouvant alors être lié à une sylviculture plus intensive qui expliquerait ces différences.

→ Dans l'ensemble de ces analyses, les feuillus dépassent difficilement 0,10 de R², il est important de rappeler que les données analysées portent sur des arbres dominants, qui ne subissent peu ou pas la compétition au niveau intra-placette (notamment à la lumière), mais les peuplements sont à divers stades de développement donc les comparaisons restent limitées. Les R² moyen restent très bas.

- Selon les propriétés forestières on ne retrouve pas toujours le même type de gestion forestière tant en termes de composition spécifique, que de durée de révolution et donc de sylviculture (Le Jeannic et al. 2015). Cela peut donc se traduire par des différences en termes de valeur d'ID puisque celle-ci peut être reliée à l'accroissement annuel moyen (Houllier et al. 1995, Zhang et al. 1993).

Le type de propriété comprend trois catégories : forêts domaniales, « forêts communales et autres forêts publiques » et forêts privées. Deux espèces (Chêne tauzin et Saule cendre) sont présentes uniquement en forêts privées ce qui ne permet pas de comparaison. Une espèce (Peuplier cultivé) était présente sur

seulement deux modalités (forêts communales et forêts privées) limitant la comparaison.

La relation entre infradensité du bois et type de propriété est significative pour 11 espèces (**Tab. 3.9**) avec un écart significatif d'infradensité du bois entre forêts publiques et privées (**Annexe 6**) sauf pour le Pin noir d'Autriche et le Pin maritime (différence entre forêts communales et domaniales). **Cette différence donne dans des forêts privées une ID plus élevée pour le Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Robinier faux-acacia, Bouleau verruqueux et une ID plus faible pour l'Épicéa commun, le Douglas, le Pin laricio de Corse et le Tilleul à grandes feuilles.**

La gamme de variation d'ID entre types de propriété varie de 14 kg/m³ (Épicéa commun, entre forêts domaniales et forêts privées) à 54 kg/m³ (Robinier faux acacia, entre forêts communales et privées).

Ceci pourrait être expliqué par une gestion plus intensive en forêts privées, qui conduirait à une croissance plus importante (Fichtner et al. 2012) et donc à un impact positif sur l'ID pour les chênes (infradensité plus élevée chez les chênes plus jeunes, Zhang et al. 1993) et un effet négatif sur l'ID des résineux puisque une croissance plus importante signifie une largeur de cerne plus élevée qui correspond par exemple pour l'épicéa à une ID plus faible (Franceschini et al. 2010). Ces effets de croissance sont confirmés dans la section 3.2.5. avec l'effet d'attributs individuels sur l'ID, **Tab 3.11**, sauf pour le Bouleau verruqueux et le Robinier faux-acacia où la relation est inversée.

- On sait que la diversité des peuplements et leur composition influencent la productivité forestière (Zhang et al. 2012) ainsi que la qualité du bois (Russo et al. 2020) qui est directement liée à la densité du bois (Raiskila et al. 2006, Steffenrem et al. 2007, Lenz et al. 2010). On étudie donc l'effet de deux variables disponibles : le degré de diversité de peuplements (codé en 6 modalités : peuplement pur, à une, deux, trois, quatre essences prépondérantes ou bien un mélange au-delà de quatre), et la division des peuplements en feuillus ou résineux (pur ou prépondérant) (**Tab. 3.10**).

Variables	Nombre de modalités
Propriété forestière	3
Diversité du peuplement	6
Composition feuillus ou résineux	4

Tableau 3.10 : Nombre de modalités maximum des trois variables qualitatives

Les effets de la composition spécifique des peuplements (diversité ou majorité de feuillus/résineux) sur les valeurs moyenne d'ID sont significatifs pour peu d'essences (**Tab. 3.9**). Les R^2 sont plutôt faibles. Entre un peuplement pur et un peuplement avec plusieurs essences (2, 3, 4 ou mélange), on peut voir chez 7 de ces espèces (Châtaignier, Douglas, Peuplier cultivé, Chêne rouge, Chêne sessile, Pin maritime et Epicéa commun) une augmentation d'ID quand la diversité augmente, alors qu'on a au contraire une diminution de l'ID avec la diversité pour le Sapin pectiné, le Chêne pédonculé et l'Erable de Montpellier.

Au niveau de la composition, on observe des évolutions graduelles d'ID entre feuillus et résineux pour l'épicéa commun, le pin laricio et le pin maritime avec une augmentation d'ID quand le peuplement contient davantage de feuillus avec un écart de 30 à 45 kg/m³. Seuls deux feuillus montrent un effet significatif de la composition en feuillus et résineux sur l'ID, le saule marsault ayant une ID plus importante en présence de résineux (+ 82 kg/m³), et le chêne-liège uniquement présent en peuplement pur feuillus ou majoritairement feuillus gagnant 103 kg/m³ quand celui-ci est pur, peut-être là aussi un effet de sylviculture particulière en plantations.

→ **Le peu d'espèces concernées par une relation significative ne permet pas de conclure sur un impact en intraspécifique de la composition ou diversité du peuplement sur l'infradensité du bois.**

3.2.5. Origine liée à des attributs individuels de la variabilité de l'infradensité du bois

On considère ici l'effet des caractéristiques mesurées sur chaque arbre. Les données mesurées sont le diamètre à 1,30 m (**d13**), la hauteur **htot**, pour le calcul du volume bois fort tige **V** et de l'élancement **h/d**, l'âge (ce qui permet le calcul de **LC**, la largeur moyenne de cerne de l'arbre étant le rayon de l'arbre divisé par l'âge) et la largeur des cinq derniers cernes formés (**IR5**). On peut ainsi aussi calculer deux indices de compétition : le rapport diamètre sur Dg (**d/Dg**), la surface terrière des arbres plus gros (**BAL**).

- Le rapport d/Dg est donc un indice de rang social lui-même lié à la croissance (Dhôte et al. 1994), et l'indice BAL (« Basal Area of Larger trees » ou surface terrière des arbres plus gros) est la somme des surfaces terrières de l'ensemble des arbres ayant un diamètre supérieur à celui de l'arbre étudié permettant de situer l'arbre en termes de compétition dans le peuplement.

La séparation entre les relations positives et négatives avec ces deux indices est similaire à celle observée avec G et Dg (à l'exception de l'Epicéa commun), avec un R^2 moyen de 0,05 pour d/Dg et 0,07 pour BAL (**Tab. 3.11**).

Variables étudiées	Relations positives significatives (p < 0.05)		Relations négatives significatives (p < 0.05)		Nombre d'espèces	Variation minimum	Variation maximum	R ² moyen	R ² maximum
d/Dg	Chêne pubescent, Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Erable sycomore	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Frêne commun		19	-26 (Hêtre)	+186 (Pin maritime)	0,05	0,16 (Noisetier coudrier)
	Noisetier coudrier	Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse	Hêtre, Merisier						
BAL		Charme, Bouleau verruqueux	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Frêne commun	Erable champêtre	13	-48 (Hêtre)	+206 (Pin noir d'Autriche)	0,07	0,21 (Pin noir d'Autriche)
	Noisetier coudrier	Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin laricio de Corse	Hêtre						
d13	Chêne pubescent, Chêne rouge, Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Bouleau pubescent, Aulne glutineux	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Châtaignier, Frêne commun		22	+32 (Charme)	+234 (Pin laricio de Corse)	0,13	0,34 (Pin noir d'Autriche)
	Noisetier coudrier	Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	Hêtre, Merisier	Epicéa de Sitka					
htot	Chêne pubescent, Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Bouleau pubescent	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Châtaignier, Frêne commun	Erable champêtre	21	+42 (Charme)	+249 (Pin noir d'Autriche)	0,13	0,37 (Pin noir d'Autriche)
		Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	Hêtre, Merisier, Saule marsault	Epicéa de Sitka					
h/d	Chêne pédonculé, Chêne sessile		Chêne rouge, Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Erable sycomore, Erable champêtre, Erable de Montpellier, Aulne glutineux	20	+19 (Chêne pédonculé)	-208 (Noisetier coudrier)	0,08	0,43 (Noisetier coudrier)
	Hêtre	Sapin pectiné, Douglas	Chêne-liège, Tremble, Saule Marsault, Noisetier coudrier	Pin maritime, Pin d'Alep, Mélèze d'Europe					
v	Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Bouleau pubescent	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Frêne commun, Châtaignier	Erable champêtre	20	-40 (Erable champêtre)	+253 (Pin maritime)	0,11	0,26 (Pin noir d'Autriche)
	Noisetier coudrier	Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	Hêtre, Merisier	Epicéa de Sitka					
ir5	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Frêne commun			Bouleau verruqueux	16	+37 (Frêne commun)	-165 (Pin noir d'Autriche)	0,1	0,23 (Pin maritime)
	Hêtre		Saule cendré	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe					
âge	Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Bouleau pubescent, Erable sycomore, Tilleul à grande feuilles, Aulne glutineux	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Châtaignier, Frêne commun		25	+39 (Charme)	+403 (Pin maritime)	0,15	0,43 (Pin noir d'Autriche)
	Tremble, Noisetier coudrier	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noir d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe	Hêtre, Merisier						
LC	Chêne pédonculé, Chêne sessile, Chêne pubescent, Chêne rouge, Frêne commun		Robinier faux-acacia	Charme, Bouleau verruqueux, Tilleul à grandes feuilles	20	+24 (Frêne commun)	-253 (Pin laricio de Corse)	0,13	0,39 (Pin maritime)
	Hêtre		Tremble	Sapin pectiné, Epicéa commun, Douglas, Pin sylvestre, Pin maritime, Pin noirs d'Autriche, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse					

Tableau 3.11 : Espèces pour lesquelles la relation entre infradensité du bois et variable étudiée est significative (p < 0.05).

➔ L'examen au niveau arbre d'indices de compétition ne permet donc pas une meilleure prédiction de la variabilité intraspécifique de l'infradensité du bois.

- On examine ensuite le diamètre à 1,30 m (d13) et la hauteur de l'arbre (htot). Ces deux variables sont notamment très liées avec l'âge des arbres et leur stade de développement. Les résineux (**Tab. 3.11**) à l'exception de l'Epicéa de Sitka présentent une relation positive entre infradensité du bois et le diamètre ou la hauteur. Pour les feuillus les réponses sont plutôt diverses avec des relations positives et des relations négatives. Le R^2 moyen est de 0,13 pour les deux variables. La variation en diamètre et hauteur a deux origines, la croissance et l'âge, deux facteurs importants pour la variabilité de l'ID (Franceschini et al. 2010, Guilley et al. 1999).
- **Ces relations inter-arbre sont cohérentes avec des relations intra-arbre entre densité du bois et rayon qui ont pu être observées, notamment pour le Douglas et le Chêne (Longuetaud et al. 2017). On dépasse 0,10 de R^2 moyen et 0,30 pour quelques espèces.**
- On étudie ensuite des combinaisons de ces deux variables que sont le volume (bois fort tige) et l'élancement. Le volume est calculé via des tarifs de cubage développés par l'IGN (IGN 2018). On ajoute l'élancement c'est-à-dire le rapport de la hauteur de l'arbre par le diamètre qui permet de visualiser une stratégie de croissance en hauteur ou diamètre.
Les relations entre ID et volume sont très similaires à celles trouvées avec le diamètre de même avec l'élancement, à l'exception du Douglas (**Tab. 3.11**).
- **Ces combinaisons n'apportent pas plus d'informations que les variables diamètre et hauteur et concernent moins d'espèces en termes de relations significatives ($p < 0.05$).**
- On regarde l'effet de l'accroissement récent, correspondant à la largeur des 5 derniers cernes (ir5). En effet la relation entre largeur de cerne moyenne de l'arbre (LC) et ir5 est significative ($p < 10^{-4}$) avec un R^2 de 0,53, or l'ir5 est disponible pour l'ensemble des carottes contrairement à la largeur de cerne moyenne (calculée avec la variable âge disponible seulement pour les carottes à cœur étudiées ici). On souhaite ainsi aussi vérifier son pouvoir prédictif pour cette partie du jeu de données.
Les bois de type ZIP ayant une relation significative présentent tous une relation positive, avec le Hêtre, tandis que résineux et bois à pores diffus ont des relations négatives (**Tab. 3.11**).
- **Les R^2 restent faibles, de 0,10 en moyenne entre ID et IR5 ce qui est cohérent puisque cet accroissement ne reflète pas exactement la croissance moyenne sur l'ensemble de la durée de vie de l'arbre (avec tout de même une bonne relation entre IR5 et LC).**
- Enfin deux autres variables peuvent être examinées : l'âge de l'arbre qui est déterminé par comptage des cernes de l'arbre, et la largeur de cerne moyenne (LC) calculée en divisant le rayon (d13/2) par l'âge. LC représente ainsi la croissance moyenne de l'arbre comparé à la variable IR5 qui était limitée aux 5 dernières années. Age et LC sont les variables les plus utilisées au sein des modèles intra-arbre (Franceschini et al. 2010, Guilley et al. 1999, Bontemps et al. 2013).

L'âge (**Tab. 3.11**) est la variable dont la relation avec l'ID est significative avec le plus grand nombre d'espèces (25/36) et avec un R^2 moyen de 0,15 (maximum de 0,43 pour le pin noir d'Autriche). Avec la largeur de cernes, le R^2 moyen atteint 0,13 avec un maximum de 0,39 pour le pin maritime. Pour ces deux variables, semble apparaître une distinction ZIP (sauf le robinier) d'un côté et pores diffus et résineux de l'autre.

- **Les tendances observées entre ID et LC concernent les mêmes espèces qu'entre ID et ir5, la croissance moyenne sur les 5 dernières années permet donc une approximation des tendances (positives ou négatives) observées avec une croissance moyenne sur l'ensemble de la vie de l'arbre. En revanche LC permet de meilleures performances (R^2 de 0,15 en moyenne contre 0,10 avec l'IR5) ce qui peut s'expliquer par une meilleure représentativité de l'ensemble de la durée de vie de l'arbre.**

Comparaison avec les relations en intra-arbre entre ID et LC issues de la littérature

Les relations entre infradensité du bois et la croissance ou l'âge ont beaucoup été étudiées pour plusieurs des essences principales européennes, le plus souvent à des niveaux intra-arbre avec la densité du bois et la largeur du cerne.

Ces relations entre ID et LC étaient décrites comme positives pour les ZIP (Kollmann 1968, Zhang et al. 1993, Genet et al. 2013, Giagli et al. 2018) mais plus particulièrement pour les genres *Quercus*, et *Fraxinus*. On retrouve des relations positives entre ID et LC en inter-arbre ici pour ces deux genres. Pour le châtaignier, des relations positives et négatives ont été identifiées (Romagnoli et al. 2014), mais ne sont pas significatives ici. Pour le Robinier faux-acacia des relations positives et négatives ont été mise en évidence au niveau intra-arbre (Adamopoulos et al. 2010), notamment à cause d'un effet du bois juvénile avec ici une relation positive en inter-arbre. Ces différences s'expliquent probablement par des gammes des variations de chaque variable qui sont différentes avec notre échantillonnage portant sur tous les diamètres disponibles dans les forêts à partir du diamètre 7 cm, chaque arbre étant caractérisé par une valeur moyenne de LC et d'ID (variations entre arbres seulement). Les travaux auxquels on se réfère portent en général sur un nombre bien plus faible d'arbres et sur une gamme plus faible de diamètre (les arbres exploitables) avec des échantillonnages réalisés au niveau intra-arbre et inter-arbre.

A l'inverse pour les résineux, la présence de relations négatives entre ID et LC au niveau intra-arbre est connue (Kollmann 1968). On les retrouve pour l'Epicéa commun (Bouriaud et al. 2005), le Douglas (Gigli et al. 2019), le Mélèze d'Europe (Karlman et al. 2005) et les Pins sylvestre et d'Alep (Kollmann 1968, Foti et al. 2018). Les relations sont moins fortes pour le Pin maritime et le Pin noir (Dias et al. 2018). En inter-arbre on retrouve ici que des relations négatives entre ID et LC.

Pour les pores diffus et les zones semi-poreuses les relations sont moins évidentes, plutôt négatives mais faibles (Kollmann 1968). Ce sont les groupes avec le moins d'études dans la littérature sur la relation entre ID et LC. On trouve néanmoins : des relations positives pour le Hêtre (Bontemps et al. 2013) et Merisier (Nocetti et al. 2012) et négatives pour le Peuplier et Tremble (Heräjärvi & Junkkonen 2006), les Bouleaux verruqueux et pubescens (Heräjärvi 2004) en intra-arbre. En inter-arbre

ces résultats sont cohérents avec en plus ici des relations négatives significatives pour le Charme et le Tilleul.

→ **Les relations observées en intra-arbre semblent ainsi être cohérentes avec les relations en inter-arbre puisque on retrouve des tendances similaires entre densité du bois et largeur de cerne au sein des différentes espèces.**

3.2.6. Illustrations graphiques des principaux effets des variables âge et LC sur l'ID

On a pu voir précédemment que les variables âge et LC sont celles qui ont été le plus étudiées (même si ces études restent focalisées sur un nombre réduit d'espèces d'intérêt commercial), et celles impactant ici le plus grand nombre d'espèces (25 relations significatives avec l'infradensité du bois pour l'âge). Pour ces deux raisons, on cherche à identifier les types de variation entre ID et ces deux variables par espèce ou par groupe d'espèces.

L'ensemble des graphiques sont disponibles en **annexe 8**.

3.2.6.1. Accroissement annuel moyen (LC)

Parmi les relations positives, on observe deux grands types de forme de réponse (**Fig. 3.11**) : des relations linéaires (Hêtre, Frêne commun) et à tendance asymptotique : Chêne pédonculé et Chêne pubescent.

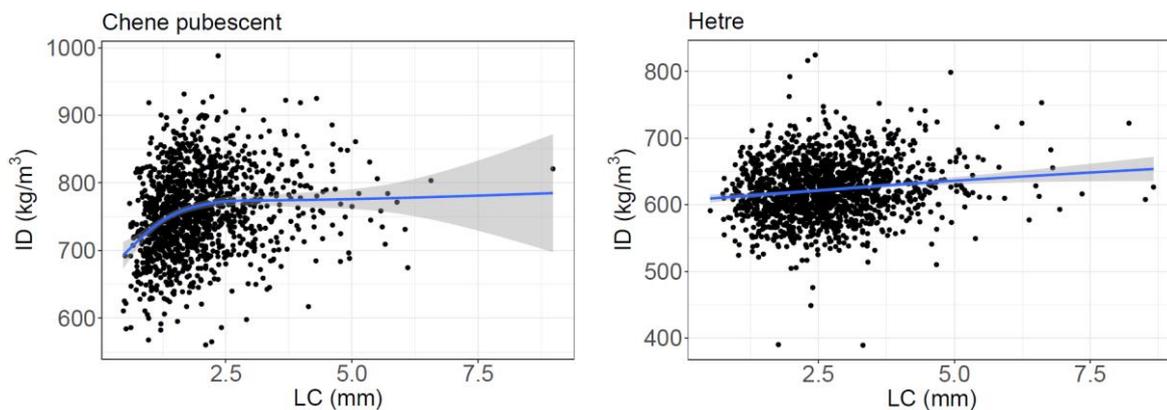


Figure 3.11 : Deux types de relations positives entre ID et LC

De même parmi les relations négatives (**Fig. 3.12**), on observe des relations linéaires (Pin sylvestre, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Charme, Tremble, Robinier faux-acacia) et à tendance asymptotique (Epicéa commun, Sapin pectiné, Pin maritime).

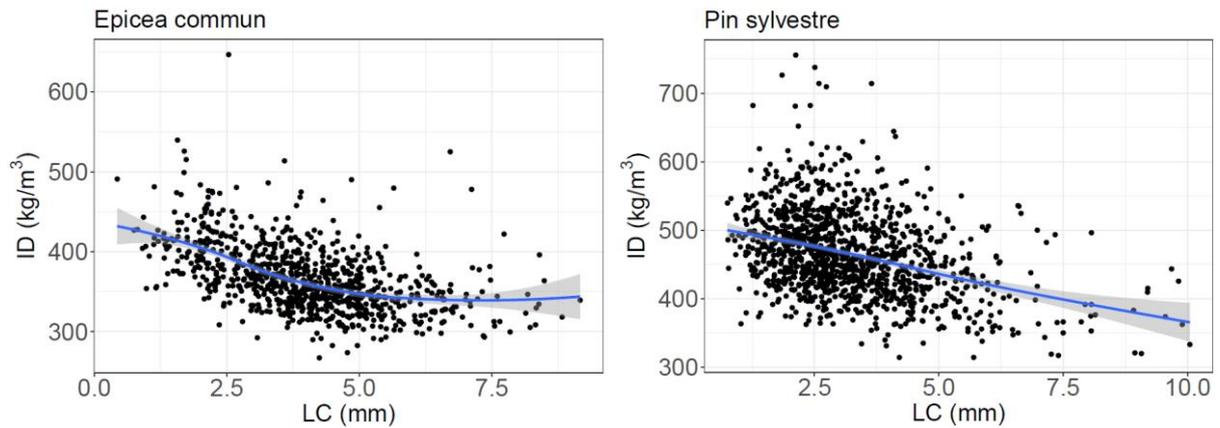


Figure 3.12 : Deux types de relations négatives entre ID et LC

3.2.6.2. Age

La même observation peut se faire au sein des relations entre ID et l'âge avec des relations positives (**Fig. 3.13**) plutôt linéaires (Aulne glutineux, Sapin pectiné, Douglas), ou à tendance asymptotique (Charme, Bouleau verruqueux, Pin sylvestre, Pin d'Alep, Pin laricio de Corse, Mélèze d'Europe).

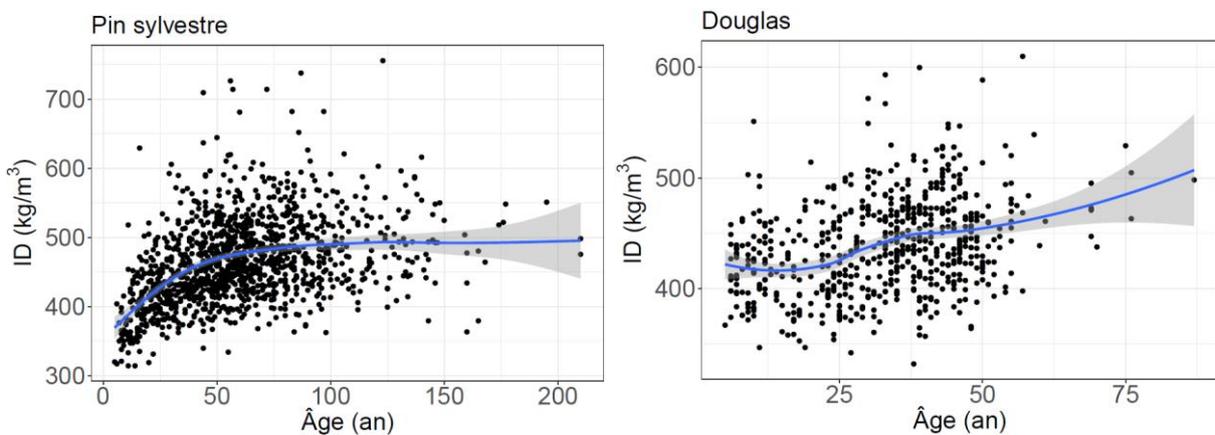


Figure 3.13 : Deux types de relations positives entre ID et âge

Dans les relations négatives (**Fig. 3.14**) il semble apparaitre deux typologies, une accélération de la diminution de l'ID avec l'âge à partir d'un seuil (ZIP : Chêne pédonculé, Chêne pubescent, Frêne commun) ou un ralentissement de cette diminution (ZSP : Hêtre, Merisier).

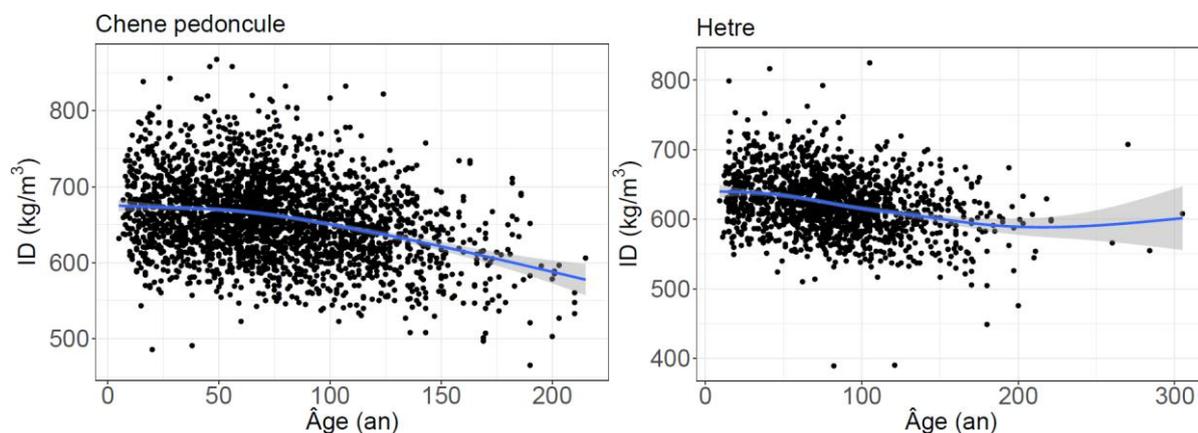


Figure 3.14 : Deux types de relations négatives entre ID et âge

A la différence des analyses précédentes (effets positifs et négatifs des variables sur les variations d'ID), on visualise ici une diversité de forme de réponse de l'ID entre les espèces qui **ajoute une forme de variabilité interspécifique supplémentaire**.

3.2.7. Bilan des sources de variations intraspécifiques de l'infradensité du bois

Variables quantitatives	R² moyen des relations significatives	Nombre d'espèces avec une relation significative
Âge	0,15	25
Diamètre	0,13	22
Hauteur	0,13	21
Largeur de cerne	0,13	20
Volume	0,11	20
Accroissement récent	0,1	16
Dg	0,08	21
Elancement	0,08	20
BAL	0,07	13
YI	0,05	17
Altitude	0,05	12
G	0,05	19
Gini	0,05	19

d/Dg	0,05	19
XI	0,04	14
Réserve utile	0,04	13
Niveau trophique	0,02	8
N	0,01	5

Tableau 3.12 : Variables quantitatives et leur R² moyen ainsi que le nombre d'espèces ayant une relation significative entre ID et cette variable

Les variables les plus prédictives de l'infradensité du bois de l'arbre (**Tab. 3.12**) identifiées sont l'âge, puis la largeur de cerne, le diamètre et la hauteur à égalité en termes de R² moyen. **Ce sont donc les variables de niveau « arbre » qui permettent le mieux de prédire l'ID.** Les autres variables ayant un R² moyen inférieur ou égal à 0,10 ont une capacité faible pour des prédictions d'ID. Les résineux ont en moyenne des R² plus importants (0,23 avec l'âge, 0,21 avec LC) que les feuillus (0,1 avec l'âge, 0,09 avec l'élanement). En revanche la variable élanement donne un R² faible pour les résineux (0,04). De la même façon, 9 espèces sur 10 parmi les résineux ont des relations significatives pour certaines variables, alors que pour les feuillus le maximum est de 16 sur 26.

De plus certaines espèces n'ont une relation significative avec ID qu'avec une seule variable : Chêne tauzin (latitude), Peuplier cultivé (Dg), Tilleul à petites feuilles (longitude), l'aubépine monogyne (yl) et le saule cendré (ir5).

Les variables âge et LC semblent être les variables les plus appropriées pour prédire la variabilité du bois dans notre jeu de données, à la fois par leur capacité prédictive, mais aussi parce qu'elles ont été beaucoup étudiées dans la littérature comme vu précédemment.

3.3. Relations entre variabilité intraspécifique de l'infradensité du bois et variables climatiques

Les variables climatiques, température et précipitation, sont directement liées aux besoins fondamentaux de la croissance et développement des plantes que sont l'eau et l'énergie (Chapin et al 1987, Reich 2014). Leurs variabilités sont à l'origine de nombreuses différences écologiques ayant un impact sur la diversité spécifique.

Plusieurs études évoquent l'effet de ces deux variables sur la densité du bois. Mais on ne retrouve, cependant, que des études au niveau intra-arbre, et qui prennent souvent en compte la densité du bois maximum ou celle du bois d'été ainsi reliée aux conditions climatiques correspondantes. C'est typique des travaux réalisés par la communauté des dendrochronologistes. Un exemple original de résultat est la relation positive entre densité du bois et température pour le hêtre (Elzami 2018), ou encore pour l'Épicéa commun une relation positive entre la densité maximale du

cerne et la température, ainsi que la diminution de la densité moyenne du cerne avec les précipitations (Franceschini et al. 2012).

La base de données de température et précipitation Aurelhy (Canellas et al. 2014) a été intégrée à nos données. Ces données sont des normales sur la période 1981-2010, annuelles et par mois pour les températures et les précipitations (P). Dans le cas des températures, on distingue les températures moyenne (TM), minimale (TN) et maximale (TX).

La relation de ces différentes variables sera étudiée avec la densité du bois pour la variabilité intraspécifique.

On effectue des régressions linéaires systématiques pour chaque espèce avec les 54 variables (précipitations, températures minimales, moyennes et maximales, mensuelles et annuelles).

3.3.1. Variables annuelles

Variables climatiques	Nombre d'espèces (sur 36) avec une relation significative	R² moyen
TMan	18	0,06
TNan	21	0,06
TXan	15	0,05
Pan	5	0,05

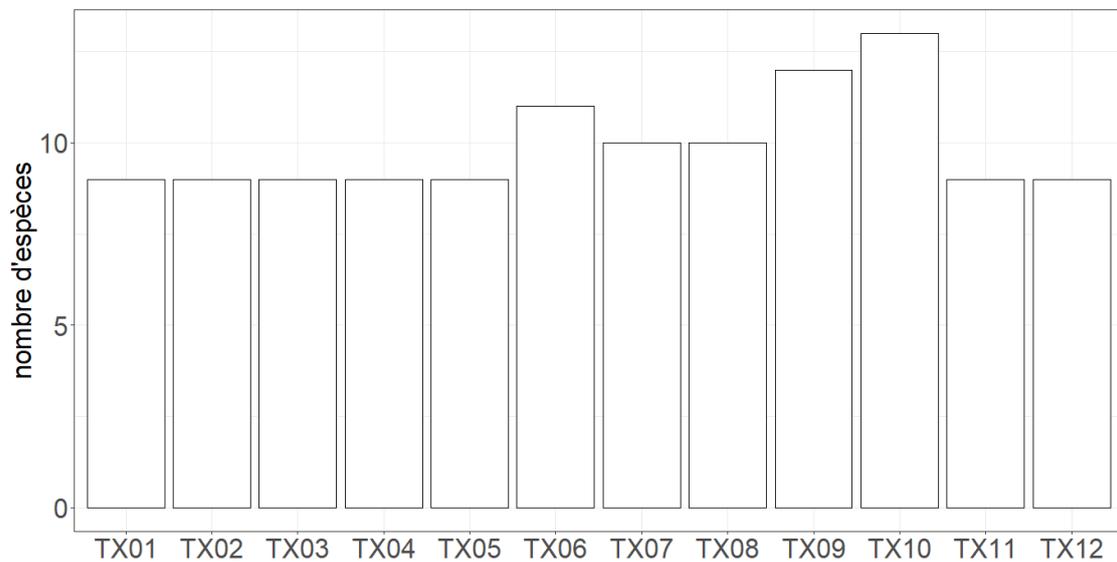
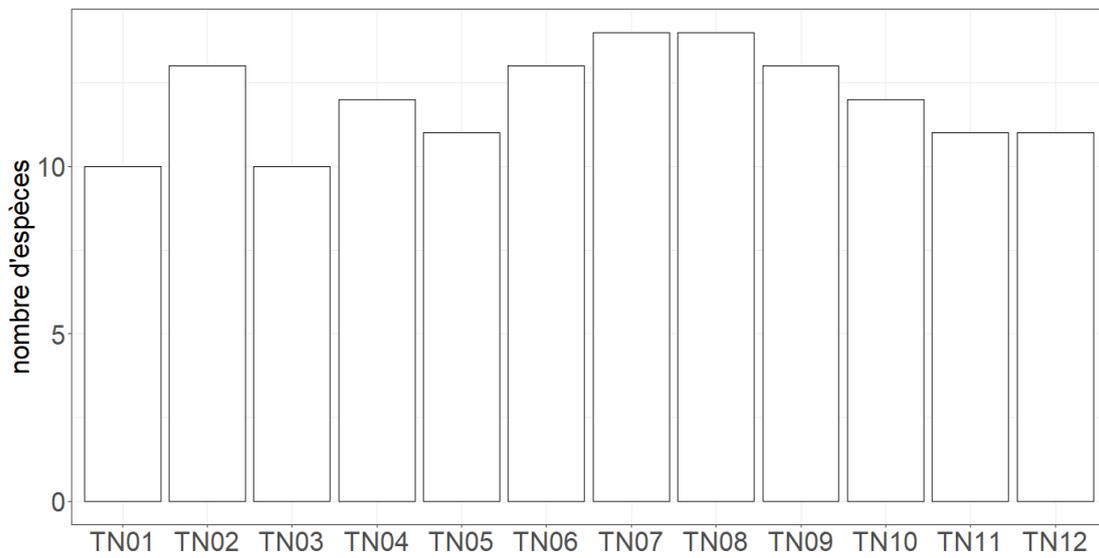
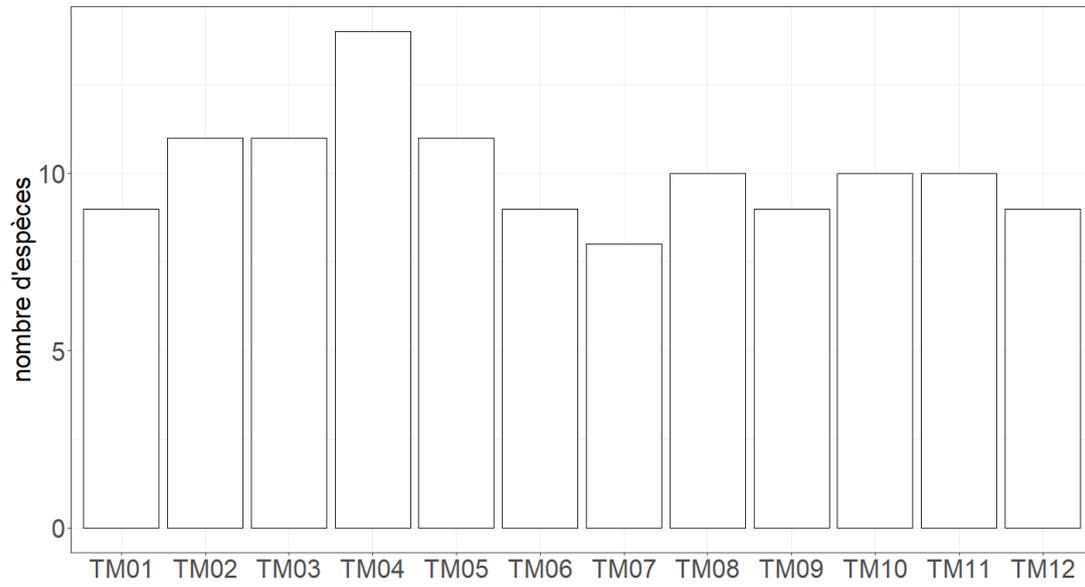
Tableau 3.13 : relations significatives entre ID et variables climatiques annuelles

On constate que la température minimale a un effet positif (sauf pour le Tilleul à grandes feuilles et le Mélèze d'Europe) sur l'infradensité du bois pour le plus grand nombre d'espèces (**Tab. 3.13**). La principale hypothèse serait un effet sur la durée de la période de végétation, qui augmenterait si TN atteint certains seuils pour les espèces. Les précipitations impactent peu d'espèces. Enfin le R² moyen des relations significatives entre ID et variables climatiques annuelles ne dépasse pas 0,06.

3.3.2. Variables mensuelles

Au niveau des variables mensuelles, on examine aussi les R² moyens par mois et le nombre d'espèces ayant une relation significative entre ID et chaque variable (**Fig. 3.15**) permettant d'identifier les mois ayant le plus d'effets sur la variation de leur

infradensité du bois, et d'identifier des périodes dans l'année qui influenceraient l'infradensité du bois sur le plus grand nombre d'espèces.



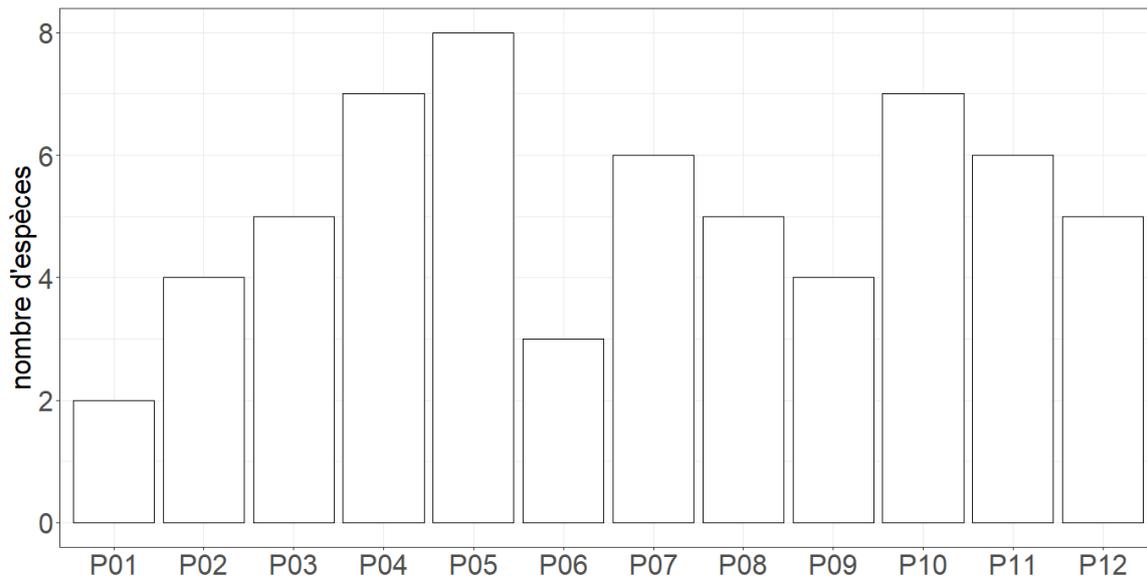


Figure 3.15 : Evolution du nombre d'espèces ayant une relation significative entre ID et les variables climatiques pour chaque mois

Pour la température moyenne, la période de février à mai a une influence sur le plus grand nombre d'espèces. Pour la température minimale, on retrouve le plus grand nombre d'espèce avec relation significative entre ID et les variables mensuelles sur la période de juin à septembre et pour la température maximale c'est sur la période de septembre à octobre. On trouve des R^2 dépassant 0,07 en moyenne pour les précipitations de janvier ($R^2 = 0,09$) et les températures minimales de mars, avril, mai et septembre ($R^2 = 0,08$). **A nouveau une influence de la durée de la période de végétation semble responsable de l'importance de ces mois.**

De la même façon, on calcule un R^2 moyen pour chaque espèce pour les relations significatives ($p < 0,05$) entre ID et variables climatiques mensuelles, pour identifier les espèces les plus sensibles à ces variables. Enfin, les tendances positives et négatives significatives ($p < 0,05$) entre ID et variables climatiques des espèces sont disponibles en **annexe 10**. On note quelques espèces sans relation significative : Tilleul à petites feuilles, Aulne glutineux, Bouleau pubescent, Charme, Chêne pubescent, Douglas et Erable sycomore.

Espèce	R^2 moyen
Tilleul à grandes feuilles	0,15
Chêne rouge	0,14
Aubépine monogyne	0,14
Noisetier coudrier	0,12
Saule cendre	0,11

Erable de Montpellier	0,11
Epicéa de Sitka	0,09
Peuplier cultivate	0,09
Chêne tauzin	0,08
Mélèze d'Europe	0,06
Chêne-liège	0,06
Saule marsault	0,05
Merisier	0,04
Pin noir d'Autriche	0,04
Pin laricio de corse	0,03
Erable champêtre	0,03
Robinier faux acacia	0,03
Aulne glutineux	0,03
Tremble	0,03
Pin d'Alep	0,02
Erable sycomore	0,02
Bouleau verruqueux	0,01
Douglas	0,01
Châtaignier	0,01
Pin sylvestre	0,01
Sapin pectine	0,01
Frêne commun	0,01
Chêne pubescent	0,01
Pin maritime	0,01
Hêtre	0,01
Epicéa commun	4,67E-03
Chêne sessile	4,06E-03
Chêne pédonculé	3,26E-03

Tableau 3.14 : R² moyen par espèce des relations significatives entre ID et variables climatiques mensuelles

Les R² moyens les plus importants se retrouvent chez des feuillus avec un maximum de 0,15 pour le Tilleul à grandes feuilles (**Tab. 3.14**). La majorité des espèces ont une relation faible entre ID et variables climatiques.

Au niveau mensuel, on atteint 0,23 de R² pour le Chêne rouge et la variable température moyenne d'avril. On dépasse 0,2 aussi pour le Chêne rouge et les températures minimales d'avril, juillet et août, ainsi que pour le Tilleul à grandes feuilles pour les températures maximales et moyennes de mai et juillet.

Plan ligneux	Codification couleur
Résineux	
Pores diffus	
Zone semi-poreuse	
Zone initiale poreuse	

Rappel codification couleur des plans ligneux

Espèces	Relation positive	Relation négative	TN	TM	TX
Chêne pédonculé					5, 6, 8
Chêne sessile					4, 5, 6, 7
Chêne pubescent					
Chêne rouge			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	2, 3, 4, 5, 6, 9, 10, 11, 12
Chêne tauzin			2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11	1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 11, 12	1, 2, 3, 9, 10, 11, 12
Châtaignier			7	4, 5, 6, 8	3, 9, 10
Frêne commun				1, 2, 9, 10, 11, 12	1, 2, 3, 9, 10, 11, 12
Robinier faux-acacia			4, 5, 6, 7, 8, 9, 10	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12
Chêne-liège				8	10
Hêtre			1, 2, 3, 11, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12	1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12
Merisier			2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	2, 3, 4, 5, 8, 9, 10, 11, 12	2, 11
Peuplié cultivé			4, 5, 6, 7, 8, 10		
Tremble			1, 2, 4, 6, 8, 9, 10, 11, 12		
Saule marsault			1, 2, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12
Saule cendré			6, 7, 8, 9		
Noisetier coudrier			1, 2, 3, 11, 12		
Charme					
Bouleau verruqueux				5 (-), 6 (-), 7 (-)	1 (+), 5 (-), 6 (-), 7 (-), 8 (-), 12 (+)
Bouleau pubescent					
Erable sycomore					
Erable champêtre					7
Erable de Montpellier					1
Tilleul à grande feuilles			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11	3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10
Tilleul à petites feuilles					
Aulne glutineux					
Aubépine monogyne			1 (+), 2 (+), 3 (+), 4 (+), 9 (+), 10 (+), 11 (+), 12 (+)		
Sapin pectiné			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	4	
Epicéa commun					5, 6
Epicéa de Sitka			4, 5, 6, 7, 8, 9	3, 4, 10	
Douglas					
Pin sylvestre					7, 8
Pin maritime			2 (-), 7 (+), 8 (+)	1 (-), 2 (-), 3 (-), 4 (-), 7 (+), 8 (+)	2 (-), 3 (-), 4 (-), 5 (-), 7 (+), 9 (-), 10 (-)
Pin noir d'Autriche			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	4, 5	1, 12
Pin d'Alep					
Pin laricio de Corse			5, 6, 7, 8, 9, 10	5, 6, 9, 10	6, 8, 9, 10, 11
Mélèze d'Europe			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12	1, 2, 3, 4, 5, 11, 12	

Tableau 3.15 : Sens de la relation entre ID et variables de température mensuelles minimale, moyenne et maximale ainsi que la liste des mois où la relation est significative ($p < 0,05$). Les mois sont désignés par leur numéro (janvier = 1, décembre = 12), le sens de la relation est précisée entre parenthèse, lorsque les deux sens ont été trouvés pour une espèce.

Avec la température (**Tab. 3.15**) on a majoritairement une augmentation de l'ID (c'est le cas de toutes les espèces à bois à ZIP) avec les exceptions du Tilleul à grandes feuilles, du Mélèze d'Europe et du Chêne-liège. On a aussi des espèces hybrides avec des relations positives et négatives : Pin maritime, Bouleau verruqueux et Aubépine monogyne.

Les relations positives semblent montrer une tendance : l'influence importante des mois de printemps et d'automne qui pourrait permettre un allongement de la période de végétation. Cette majorité d'espèce ayant une relation positive entre ID et température est cohérent avec les résultats trouvés en intra-arbre dans la littérature (Elzami 2018, Briffa et al. 1988).

Espèces	Relation positive	Relation négative	P
Chêne pédonculé	■	■	2 (+), 4 (+), 5 (-), 9 (-), 10 (+), 12 (+)
Chêne sessile	■	■	3, 6
Chêne pubescent	■	■	3, 4, 10, 11, 12
Chêne rouge	■	■	11
Chêne tauzin	■	■	4, 8
Châtaignier	■	■	3, 5
Frêne commun	■	■	4 (+), 7 (-)
Robinier faux-acacia	■	■	7
Chêne-liège	■	■	
Hêtre	■	■	
Merisier	■	■	
Peuplié cultivé	■	■	
Tremble	■	■	
Saule marsault	■	■	7
Saule cendré	■	■	11
Noisetier coudrier	■	■	6, 7, 8
Charme	■	■	
Bouleau verruqueux	■	■	
Bouleau pubescent	■	■	
Erable sycomore	■	■	5
Erable champêtre	■	■	
Erable de Montpellier	■	■	
Tilleul à grande feuilles	■	■	1, 2, 3, 5, 7, 10, 11, 12
Tilleul à petites feuilles	■	■	
Aulne glutineux	■	■	7, 8
Aubépine monogyne	■	■	
Sapin pectiné	■	■	
Epicéa commun	■	■	
Epicéa de Sitka	■	■	
Douglas	■	■	4, 5, 9, 10
Pin sylvestre	■	■	10, 11
Pin maritime	■	■	2 (-), 5 (+), 8 (-), 9 (+), 10 (+)
Pin noir d'Autriche	■	■	11
Pin d'Alep	■	■	
Pin laricio de Corse	■	■	4, 5, 9, 10, 11, 12
Mélèze d'Europe	■	■	1, 2, 3, 5, 6, 8, 12

Tableau 3.16 : Sens de la relation entre ID et variable de précipitations ainsi que la liste des mois où la relation est significative ($p < 0,05$). Les mois sont désignés par leur numéro (janvier = 1, décembre = 12), le sens de la relation est précisée entre parenthèse, lorsque les deux sens ont été trouvés pour une espèce.

Avec les précipitations (**Tab. 3.16**) on a une majorité de relations négatives, avec diminution de l'ID quand on augmente les précipitations. Cela pourrait venir d'une augmentation de la surface et du nombre de vaisseaux et ainsi entraîner une diminution de l'ID (Preston et al. 2006). On trouve aussi des relations positives pour le Tilleul à grandes feuilles, l'Erable sycomore, le Pin laricio de corse, le Saule cendré, le Chêne tauzin et le Chêne rouge. A nouveau des relations hybrides sont

identifiées pour le Chêne pédonculé, le Pin maritime et le Frêne commun, avec les mois proches de l'été entraînant des relations négatives : mai et septembre pour le Chêne pédonculé, août pour le Pin maritime, juillet pour le Frêne commun.

Cela peut être cohérent avec les croissances différentes observées chez le Chêne sessile en intra-arbre avec des printemps humide, et l'impact des précipitations d'automne sur la formation du bois de printemps (Lebourgeois et al. 2004).

Dans l'ensemble, il n'y a pas de tendance visible avec une période de l'année ayant une plus grande influence sur ces variations.

→ Comme observées avec les variables de l'IFN les relations entre l'ID et les variables climatiques en intraspécifique sont plutôt faibles. On obtient en revanche de meilleurs R^2 moyens pour les relations entre ID et ces variables de température et précipitations qu'avec les variables environnementales que sont la réserve utile et le niveau trophique (3.2.3.).

Il faut ensuite garder à l'esprit que la période de mesure de ces données météorologiques (30 ans) dépassent souvent l'âge des arbres étudiés, ainsi elles ne sont pas toujours représentatives des conditions climatologiques de la période de croissance de ces arbres.

De la même façon comme ces valeurs sont des moyennes sur une période de 30 ans, elles ne peuvent couvrir l'impact des événements de sécheresse importants et exceptionnels sur la densité du bois. Puisqu'en effet de nombreuses études ont relié conditions climatiques exceptionnelles et l'impact sur la largeur des cernes, la proportion de bois de printemps et d'été, la taille et nombre d'éléments conducteurs de sève, et donc l'infradensité du cerne (Bouriaud et al. 2005, Franceschini et al. 2012, Elzami 2018).

Ce niveau de précision ne pouvait être atteint dans cette étude, notamment par l'absence de technologie systématique pour délimiter les cernes, et augmenter la résolution de l'analyse.

3.4. Conclusion du chapitre 3

Dans ce chapitre, on a quantifié la variabilité interspécifique et intraspécifique de la densité du bois. L'amplitude de la variation intraspécifique a été trouvée comme variant selon les espèces, mais restant inférieure à la variabilité interspécifique de la densité du bois. Elle reste néanmoins loin d'être une variable conservative au sein d'une espèce puisque sa variation dans un intervalle de confiance de 95 % varie entre 200 kg/m^3 et 300 kg/m^3 pour la majorité des espèces.

La mise en relation de la variabilité intraspécifique avec des variables descriptives des placettes d'inventaire et climatiques, fait apparaître des relations différentes selon qu'il s'agisse des feuillus ou des résineux, selon les plans ligneux ou au sein d'un genre commun, que ce soit en termes d'intensité des relations ou du sens de celles-ci. Cela rendrait difficile une stratégie d'analyse basée sur un regroupement d'espèces.

Les variables dites environnementales ainsi que climatiques ont montré très peu d'effet sur la densité du bois des espèces en intraspécifique. Ceci explique probablement que, lorsque les variations de la densité des bois sont étudiées sur des gradients environnementaux (Fajardo 2018), ce trait a été considéré comme conservatif au sein des espèces. Ainsi on aurait une faible plasticité de ce trait selon les conditions de croissance.

A l'inverse, on a une plus grande part de la variabilité qui est expliquée par des variables au niveau arbre, ce qui est alors d'avantage liée à une stratégie de l'espèce (infradensité élevée selon le stade de développement ou la vitesse de croissance) que directement aux conditions environnementales.

Âge, LC, diamètre et hauteur sont les variables qui semblent être le plus appropriées pour prédire l'ID avec des R^2 atteignant 0,15. Les relations entre les variables Âge et LC et la densité du bois ont en plus été étudiées sur plusieurs espèces dans la littérature.

De ces constats, on conclue d'ores et déjà que la recherche de modèles génériques sera difficile (variabilité interspécifique dans les signes et intensité des relations) et que l'on risque d'avoir à produire des modèles de variation de l'infradensité essence par essence ou bien de mettre en œuvre d'autres méthodes comme l'imputation conditionnelle.

Chapitre 4 : Essai de modélisation de l'infradensité du bois

4.1. Préambule

En France, l'étude de la variabilité de la densité du bois a été réalisée pour les principales essences forestières commerciales. Il s'agit des travaux de « modélisation des variations de la densité des bois » qui s'intègrent dans une approche de modélisation conjointe de la croissance des peuplements et des propriétés de leur bois (Houllier et al. 1995, Leban et al. 1997, Saint-André et al. 1997).

Elle reste cependant définie à une échelle très fine dans l'arbre, et même au niveau du cerne annuel défini par sa largeur et son âge compté depuis la moelle. Sur cette base, des modèles de variations de la densité du bois ont été obtenus pour le Chêne sessile (Guilley et al. 1999), le Hêtre (Bontemps et al. 2013) ou l'Epicéa commun (Franceschini et al. 2010). Ces modèles sont par ailleurs fragmentaires, et ne couvrent que peu d'essences. Ils constituent donc a priori une base utile mais d'intérêt relatif en ce qui concerne la modélisation de la densité du bois moyenne horizontale de l'arbre à 1,30m, c'est-à-dire sur l'ensemble de son histoire de vie, et pour l'ensemble des espèces ligneuses de la forêt française.

Ces modèles font intervenir la largeur de cerne ou l'âge comme prédicteurs de la densité du bois. Comme examiné au chapitre précédent, l'infradensité répond assez fortement à ces mêmes variables, transposées à la durée de vie de l'arbre (âge final et croissance moyenne).

Le chapitre se décompose de la façon suivante : 1) dans un premier temps, on mesure la capacité prédictive potentielle des relations identifiées au chapitre précédent au niveau de l'espèce, 2) on examine ensuite la possibilité d'un modèle générique unique pour la modélisation simultanée de l'infradensité entre espèces, 3) on présente un essai de modélisation au niveau de l'espèce, 4) on aborde enfin une méthode de prédiction alternative fondée sur des méthodes d'imputation conditionnelle, équivalentes à des modèles d'analyse de variance.

4.2. Régressions linéaires multiples au niveau de l'espèce

Pour mesurer la capacité prédictive de l'ensemble des variables identifiées au chapitre précédent, on établit un R^2 maximal potentiel atteignable dans une régression linéaire multiple avec l'ensemble des variables quantitatives. On se limitera ici aux espèces ayant une taille d'échantillon suffisante pour utiliser 18 variables (âge, diamètre, hauteur, largeur de cerne, volume, accroissement récent, diamètre quadratique moyen -Dg-, élancement, BAL, latitude, altitude, surface terrière, indice de Gini, diamètre/Dg, longitude, réserve utile, niveau trophique et nombre de tiges par hectare). Pour cela on utilise la formule de Milton (1986) qui relie la taille de l'échantillon au nombre de variables et aux corrélations multiples et minimales entre infradensité du bois :

$$n = k + 1 + \frac{t^2(1 - R^2)}{\Delta r_i^2}$$

Avec k le nombre de variables, t la statistique de test t de Student étant liée au niveau de confiance voulu (ici on cherche $p < 0.05$, donc $t = 2$ puisque $n > 30$), le R^2 anticipé (ici il sera de 0,4 qui est le maximum obtenu pour une espèce, afin d'obtenir un effectif minimal) et Δr_i^2 le dernier r^2 ajouté minimum (on le supposera à 0,01 car c'est le plus faible R^2 moyen pour une variable que l'on trouve). **On a donc un $n = 259$, ce qui limite l'analyse à 14 espèces.**

Les variables ont ensuite été introduites dans des modèles de régressions multiples pour ces 14 espèces.

Espèce	R^2 max (toutes les variables quantitatives)
Pin maritime	0,53
Bouleau verruqueux	0,40
Epicéa commun	0,36
Douglas	0,33
Erable sycomore	0,32
Pin sylvestre	0,29
Sapin pectine	0,29
Chêne sessile	0,24
Chêne pédonculé	0,18
Chêne pubescent	0,16
Frêne commun	0,13
Hêtre	0,11
Charme	0,11
Châtaignier	0,11

Tableau 4.1 : R^2 maximum atteint avec l'ensemble des variables quantitatives.

On constate (**Tab. 4.1**) qu'une seule espèce dépasse un R^2 de 50 %, et trois dépassent 30 %. Ainsi la prédiction de la variabilité intraspécifique reste très inégale entre espèce, avec des opportunités de modélisation très bonnes pour certaines. Notamment, les espèces à ZIP ont les plus faibles R^2 max variant de 0,11 à 0,24 (ce qui peut notamment s'expliquer par les relations non linéaires entre ID et LC ou l'âge vu précédemment), tandis que les résineux ont les plus hautes de 0,29 à 0,53. On a donc cette grande hétérogénéité interespèce, inter-plan ligneux et intra-plan ligneux.

Cette diversité rejoint l'absence de tendances claires dans les sens de variations entre ID et les différentes variables, que ce soit au sein d'un même genre botanique, plans ligneux ou entre feuillus ou résineux. L'intensité des relations varie aussi fortement entre les espèces avec une gamme importante dans les pentes observées. De même, en étudiant les tendances avec des variables avec un R^2 moyen important comme LC et l'âge on voit qu'en plus des sens de variations qui changent, les formes de variations varient aussi entre espèces.

Ainsi dans l'ensemble on ne trouve pas de tendances moyennes claires qui concerneraient l'ensemble des espèces et permettrait des formes de regroupements.

Des effets « arbre » conséquents existent, d'origine génétique (contrôle individuel de l'infradensité, Nepveu 1984) ou provenant d'un effet de microsite (Reich 2003). Celui-ci est difficile à prendre en compte et peut empêcher de visualiser des tendances claires entre ID et les différentes variables, que ce soit pour des facteurs écologiques ou de sylviculture (Zobel & van Buijtenen 1989).

Pour quelques résineux dont les conditions de développement sont plus homogènes, la densité du bois s'est avérée plus prédictible avec les différentes variables testées.

4.3. Essai d'élaboration d'un modèle générique d'infradensité du bois

Bien que l'exploration précédente suggère une forte hétérogénéité de la capacité prédictive de modèles fondés sur un ensemble commun de variable, nous allons essayer d'élaborer un modèle générique de l'infradensité du bois.

Age et largeur moyenne de cerne sont deux variables récurrentes à la fois dans la bibliographie (Guilley et al. 1999, Franceschini et al. 2010) et identifiées comme étant deux prédicteurs de la variabilité de la densité du bois en intraspécifique dans le chapitre 3 (R^2 atteignant 0,15). C'est donc pour ces deux raisons qu'elles sont sélectionnées ici pour un premier modèle. On essaiera aussi dans un deuxième modèle d'ajouter les variables diamètre et hauteur, deux autres variables identifiées précédemment comme deux bons prédicteurs. Les deux données âge et LC étant uniquement disponibles pour les carottes à cœur ou carottes d'âge (qui sont des carottes allant jusqu'à la moelle de l'arbre prélevées sur les deux arbres dominants de la placette d'inventaire selon le protocole de l'IFN), cette étude de modèle sera limitée à ce jeu de données restreint.

Pour évaluer la faisabilité d'un modèle générique, nous allons mettre en œuvre un modèle mixte à effets aléatoires (Laird & Ware 1982) qui permet d'ajuster l'effet moyen des variables et de mesurer la variabilité populationnelle (ici la variance de la population d'espèces étudiées pour le prédicteur concerné) dans la partie aléatoire sur ces mêmes variables. On obtient alors des coefficients pour chaque espèce. Ainsi, on réalise un seul ajustement pour obtenir la décomposition de la variance de l'infradensité du bois à la fois selon des composantes communes et spécifiques à chaque essence.

L'objectif est de mettre en évidence les performances d'un modèle moyen d'ID pour toutes les espèces. On utilise la fonction lme sous R (Pinheiro et al. 2009).

Malgré les différentes formes de réponses identifiées précédemment, on décide ici de ne pas transformer les variables puisqu'on est dans l'objectif de construire un seul modèle générique.

Les modèles utilisés s'écrivent comme ci-après :

$$ID_{ij} = (m + m_i) + (a + a_i).Age_{ij} + (b + b_i).LC_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

$$ID_{ij} = (m + m_i) + (a + a_i).Age_{ij} + (b + b_i).LC_{ij} + (c + c_i).D_{ij} + (d + d_i).H_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (2)$$

Avec ID_{ij} l'infradensité moyenne des carottes j et d'espèce i , Age l'âge compté sur la carotte, LC la largeur de cerne moyenne calculée à partir du diamètre de l'arbre et de l'âge, D le diamètre de l'arbre mesuré à 1,30 m, H la hauteur de l'arbre, $m_i/a_i/b_i/c_i/d_i$ les variables aléatoires sous l'hypothèse d'une variation gaussienne de variance $\sigma_m^2/\sigma_a^2/\sigma_b^2/\sigma_c^2/\sigma_d^2$ associée à la variabilité intraspécifique, les espérances $m/a/b$, avec une matrice de variance-covariance symétrique et ε_{ij} les résidus que l'on suppose suivant une variation gaussienne et indépendants des effets aléatoires.

A partir de la seule partie fixe du modèle, on établit un premier R^2 , atteignant seulement 5 % pour (1) et 6 % pour (2) de la variance de l'ID totale. En ajoutant la partie aléatoire avec m_i , a_i et b_i -non expliquée mais localisée- on établit pour (1) un deuxième R^2 , de 85 % (86 % pour le second modèle), indiquant une variation considérable de ce déterminisme à un niveau interspécifique. Cette différence peut s'observer lorsque l'on compare les valeurs prédites avec les effets fixes seuls, et les valeurs prédites avec les effets fixes et aléatoires, avec les valeurs mesurées (**Fig. 4.1**).

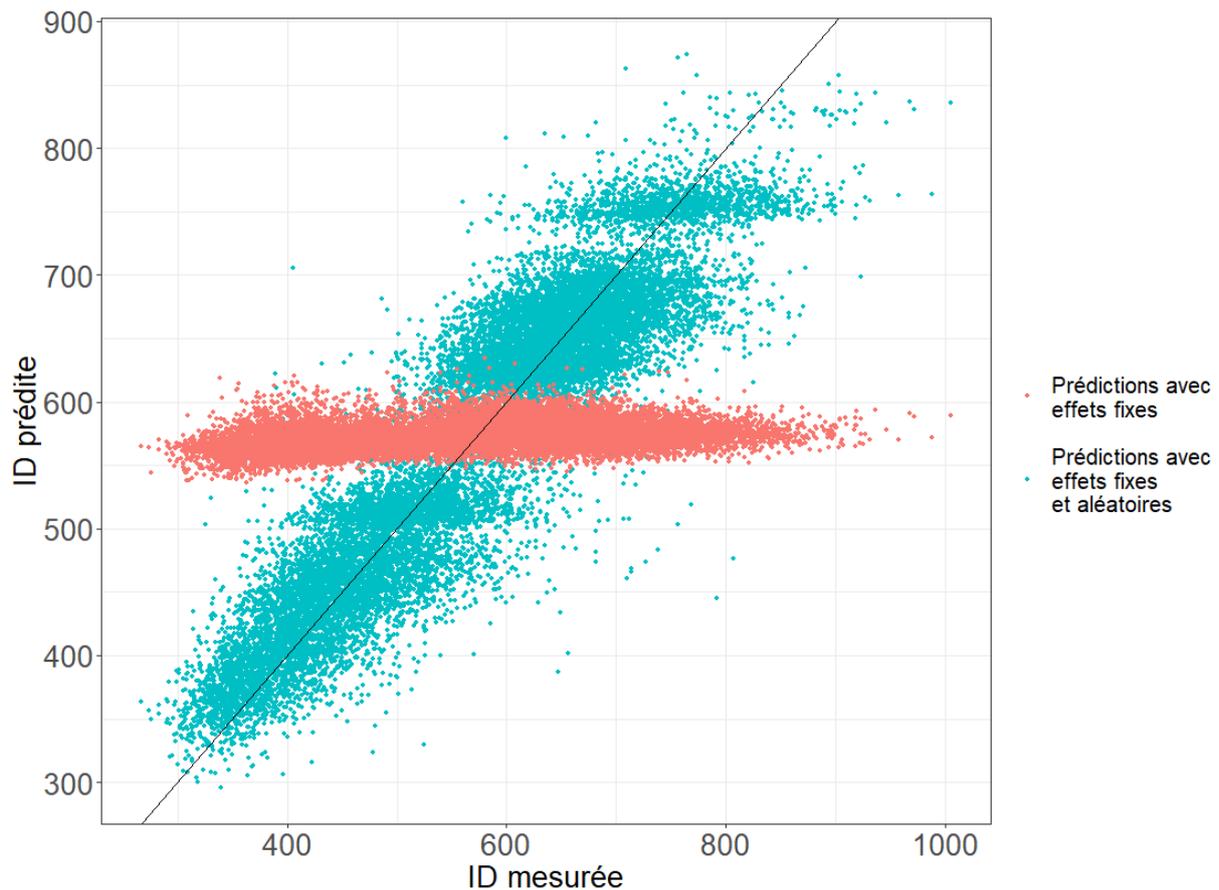


Figure 4.1 : Valeurs d'infradensité du bois prédites en fonction des valeurs mesurées avec les effets fixes puis avec les effets fixes et aléatoires du modèle (1)

Ce second modèle est identifié comme significativement meilleur (test LRT, $p < 10^{-4}$). Malgré cela et pour plus de simplicité d'interprétation (effet de la croissance issue uniquement de LC et effet de l'âge), nous garderons le premier modèle car les différences entre les deux modèles restent faibles.

Pour observer la variabilité interspécifique, on regarde donc la distribution des coefficients du modèle 1 de la partie aléatoire a_i et b_i , pour les variables âge et LC (**Fig. 4.2**).

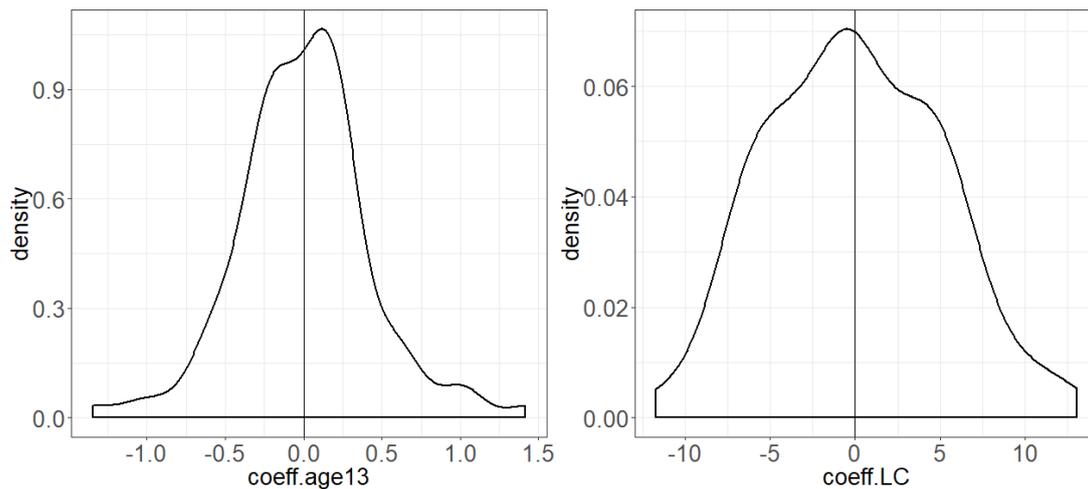


Figure 4.2 : Distribution des coefficients d'âge et LC (a_i et b_i) de la partie aléatoire

On constate que ces coefficients couvrent une gamme importante de valeurs ($\sigma_a = 0,62 \text{ kg/m}^3/\text{an}$ et $\sigma_b = 6,15 \text{ kg/m}^3/\text{mm}$). On retrouve la variabilité interspécifique des réponses des différentes espèces, positives et négatives et variant en intensité identifiées dans le chapitre 3.

Ces résultats mettent en évidence la non-pertinence d'un modèle générique puisque les effets fixes seuls expliquent une très faible variabilité de la densité du bois en comparaison à l'ajout des effets aléatoires. Ceci traduit l'impact de la variabilité interspécifique importante au sein des relations entre ID et les variables étudiées, déjà détectée dans le chapitre 3, que l'on retrouve ici dans la distribution des coefficients de la partie aléatoire.

Malgré cette ambition, on a en effet observé que pour de nombreuses espèces, la variabilité intraspécifique restait peu prédictible, avec des R^2 dépassant difficilement 0,3 même en prenant en compte l'ensemble des 18 variables quantitatives (4.2.). Dans ce contexte, une approche de modélisation générique n'est peut-être pas la meilleure méthode pour réaliser des estimations d'ID de façon pragmatique.

En revanche on peut espérer de bonnes performances de modèles pour certaines espèces, pour lesquelles on obtenait une bonne capacité de prédiction de l'ID avec les variables de l'IFN. **On va donc étudier quels sont les performances de modèles développés pour chaque espèce séparément.**

4.4. Capacité prédictive de modèles par espèce

On a vu dans le chapitre 3 que quelques espèces montraient une possibilité de prédictions de l'infradensité du bois (R^2 élevés) avec les différentes variables de l'IGN et les variables climatiques. L'impossibilité d'un modèle générique identifiée précédemment, n'empêche pas le développement de modèle par espèce. Compte

tenu de la charge de travail, nous avons décidé de confier la réalisation de modèles par essence à Henri Cuny (Département Ressources Forestières et Carbone de l'IGN, **Cuny 2021**). Nous présentons ici les principaux résultats obtenus à la date de rédaction de ce manuscrit.

A la différence de cette thèse qui porte sur l'analyse des données des deux premières campagnes, l'analyse d'Henri Cuny porte sur l'ensemble des données des quatre campagnes d'inventaire (2016-2019) qui sont disponible depuis le début 2021. Deux techniques sont mises en œuvre, la régression linéaire multiple et le modèle additif généralisé (GAM).

Sachant que le jeu de données est composé de carottes à cœur (permettant de mesurer l'âge de deux arbres dominants sur la placette d'inventaire) allant de l'écorce jusqu'à la moelle et de carottes de périphérie (permettant de mesurer l'accroissement récent de l'arbre ou « ir5 ») de longueur variable, des modèles ont été développés pour chacun de ces types de carottes, ici appelées « âge » et « ir5 » permettant dans le premier cas d'utiliser la variable telle que l'âge spécifique à ce type de carotte.

Le nombre de variables étudiées est de 14 (**Tab. 4.2**), en effet une sélection a été réalisée en prenant des variables sur des critères de corrélation avec la densité du bois, la technique de mesure fiable et en écartant les variables très corrélées entre elles. Le nombre d'espèces sélectionné est de 22.

Variables sélectionnées	Abréviations utilisées
Largeur de cerne moyen (correspondant à ir5/5 ou d13/2/âge selon les carottes)	LC
Circonférence de l'arbre à 1m30	c13
Hauteur de l'arbre	htot
Indice de rang social	d/Dg
Coordonnée de longitude	xl
Coordonnée de latitude	yl
Altitude	zp
Coefficient de pente	pent2
Niveau trophique	troph_r
Indice de	rayo

rayonnement	
Réserve utile	reserutile
Température minimale annuelle	TNan
Température maximale annuelle	TXan
Précipitations annuelles	Pan

Tableau 4.2 : Liste des 14 variables sélectionnées

Le jeu de données est séparé avec une partie pour l'ajustement des modèles (70 %) et une partie pour la validation de modèles (30 %).

Le modèle optimum pour chaque espèce est construit à partir du modèle complet à 14 variables, en supprimant pas à pas le terme le moins significatif jusqu'à ce qu'il ne reste qu'un seul terme (**Fig. 4.3**). Le modèle final est celui qui a le meilleur R2-ajusté en prenant au maximum les 5 derniers termes supprimés.

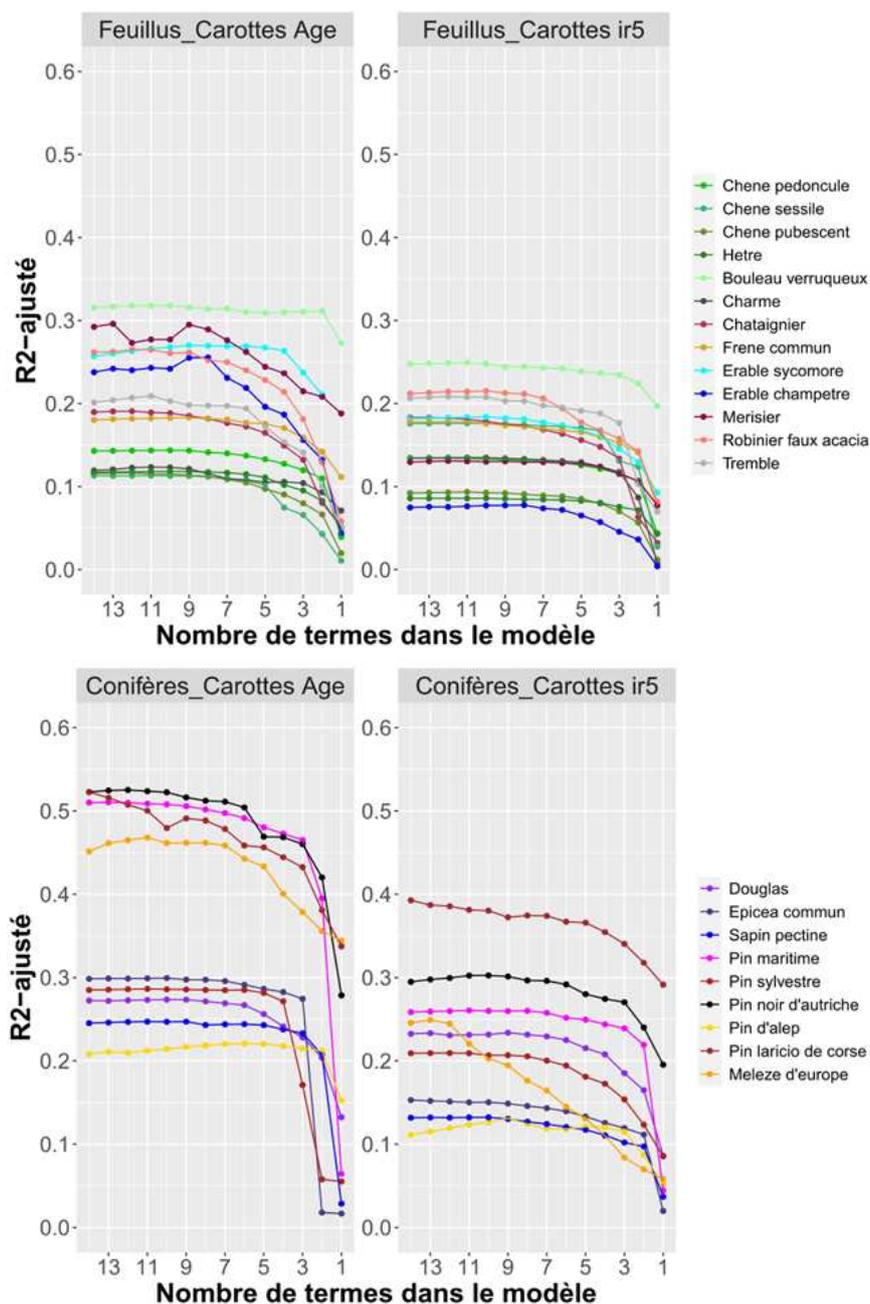


Figure 4.3 : Exemple des LM : évolution du R2-ajusté selon le nombre de termes dans le modèle (par suppression séquentielle du terme le moins significatif jusqu'à n'avoir plus qu'un seul terme). *Graphiques réalisés par Henri Cuny, Cuny 2021.*

Comme dans le chapitre 3, on retrouve principalement parmi les variables sélectionnées (Tab. 4.3) les variables de niveau arbre que l'on a étudié. On retrouve pour les carottes d'âge, la variable LC puisque issue de la variable âge de l'arbre, que l'on avait identifié comme meilleur prédicteur de la densité du bois, puis c13 et htot ce qui est cohérent avec nos résultats. Pour les carottes d'ir5 ce sont les variables c13, LC (mesure de l'accroissement récent -ir5- divisé par 5) et htot. On peut noter que quelques variables environnementales et climatiques ont été sélectionnées pour certaines espèces.

Type de carotte	Type d'essence	Essence	Nombre de carottes	R2 ajustement	R2 validation	Termes
Age	Conifères	Douglas	1320	0,27	0,19	zp, htot, troph_r, xl, TXan
		Epicea commun	1599	0,29	0,21	zp, htot, LC, troph_r, yl
		Meleze d'europe	193	0,48	0,45	LC, c13, TXan, yl, TNan
		Pin d'alep	433	0,24	0,07	c13, LC, d_dg, xl, rayo
		Pin laricio de corse	411	0,48	0,48	LC, htot, TXan, d_dg, troph_r
		Pin maritime	2044	0,49	0,53	zp, htot, LC, TNan, yl
		Pin noir d'autriche	439	0,49	0,45	c13, LC, zp, htot, Pan
		Pin sylvestre	2326	0,29	0,28	zp, yl, htot, LC, xl
		Sapin pectine	1462	0,26	0,24	TNan, LC, yl, pent2, reserutile
		Bouleau verruqueux	670	0,32	0,36	c13, LC, zp
	Feuillus	Charme	1048	0,12	0,09	c13, LC, htot, TXan, zp
		Chataignier	1436	0,18	0,08	zp, htot, c13, TNan, LC
		Chene pedoncule	5299	0,14	0,11	yl, xl, htot, LC, c13
		Chene pubescent	2578	0,1	0,05	yl, LC, zp, c13, troph_r
		Chene sessile	4401	0,11	0,1	troph_r, xl, c13, pent2, LC
		Erable champetre	323	0,23	0,05	c13, htot, LC, TNan, troph_r
		Erable sycomore	411	0,3	0,28	htot, c13, LC, yl, reserutile
		Frene commun	1638	0,18	0,13	htot, LC, yl, xl, troph_r
		Hetre	3241	0,12	0,08	c13, LC, TNan, troph_r, htot
		Merisier	318	0,28	0,19	htot, TXan, yl, pent2, zp
IR5	Conifères	Robinier faux acacia	523	0,26	0,1	yl, c13, troph_r, htot, TNan
		Tremble	443	0,19	0,23	yl, LC, c13, zp, pent2
		Douglas	1497	0,23	0,13	zp, htot, troph_r, TXan, pent2
		Epicea commun	3112	0,14	0,12	TNan, LC, reserutile, htot, c13
		Meleze d'europe	254	0,17	0,01	LC, zp, xl, troph_r, c13
		Pin d'alep	336	0,16	0,03	c13, d_dg, LC, rayo, xl
		Pin laricio de corse	430	0,39	0,44	htot, TXan, rayo, troph_r, c13
		Pin maritime	1417	0,26	0,16	pent2, htot, c13, yl, rayo
		Pin noir d'autriche	397	0,3	0,18	htot, LC, pent2, zp, reserutile
		Pin sylvestre	2431	0,19	0,19	htot, c13, LC, xl, zp
	Feuillus	Sapin pectine	3893	0,12	0,12	yl, LC, htot, d_dg, c13
		Bouleau verruqueux	1958	0,24	0,27	c13, LC, troph_r, pent2, TXan
		Charme	6544	0,13	0,12	troph_r, htot, c13, yl, Pan
		Chataignier	3997	0,16	0,12	zp, yl, htot, c13, LC
		Chene pedoncule	7474	0,13	0,11	xl, c13, LC, yl, Pan
		Chene pubescent	2761	0,09	0,07	TNan, c13, yl, LC, d_dg
		Chene sessile	6415	0,17	0,17	yl, c13, troph_r, LC, TXan
		Erable champetre	1765	0,08	0,06	htot, c13, TXan, troph_r, reserutile
		Erable sycomore	1350	0,18	0,13	c13, reserutile, pent2, htot, d_dg
		Frene commun	3349	0,17	0,13	c13, LC, yl, troph_r, pent2
Feuillus	Hetre	7754	0,09	0,07	c13, LC, TNan, troph_r, Pan	
	Merisier	1536	0,14	0,11	htot, d_dg, pent2, troph_r, reserutile	
	Robinier faux acacia	913	0,19	0,19	c13, LC, zp, d_dg, htot	
	Tremble	923	0,21	0,1	yl, zp, c13, LC, rayo	

Tableau 4.3 : R² obtenus (d'ajustement et de validation) par modèles GAM avec pour chaque espèce les 5 variables sélectionnées pour les deux types de carottes

Avec les carottes d'âge, plusieurs espèces montrent de très bonnes performances avec des R² atteignant 0,48 pour le Pin laricio de Corse et une moyenne de R² de 0,27. Avec les carottes d'ir5 ce maximum descend à 0,44 pour la même espèce, et le

R² moyen est de 0,18. Pour ce deuxième type de carotte, quelques espèces peinent à dépasser 0,1 de R² tel que le Hêtre, le Chêne pubescent et l'Erable champêtre.

Pour les modèles linéaires, trois variables sont transformées avec la fonction racine : LC, htot et c13, pour linéariser les relations avec l'infradensité du bois.

Type de carotte	Type d'essence	Essence	Nombre de carottes	R2 ajustement	R2 validation	Termes
Age	Conifères	Douglas	1320	0,22	0,2	zp, rac_htot, rac_LC, Pan, troph_r
		Epicea commun	1599	0,28	0,19	rac_LC, zp, rac_htot, yl, troph_r
		Meleze d'europe	193	0,4	0,53	rac_LC, rayo, pent2, TXan, rac_c13
		Pin d'alep	433	0,23	0,07	rac_c13, rac_LC, xl, d_dg, rayo
		Pin laricio de corse	411	0,43	0,49	rac_LC, TXan, rac_htot, d_dg, TNan
		Pin maritime	2044	0,47	0,5	rac_LC, rac_htot, xl, rac_c13, TXan
		Pin noir d'autriche	439	0,47	0,39	rac_c13, rac_LC, yl, TXan, rayo
		Pin sylvestre	2326	0,27	0,27	rac_htot, rac_LC, TXan, xl, zp
		Sapin pectine	1462	0,22	0,2	rac_LC, TNan, troph_r, yl, xl
		Bouleau verruqueux	670	0,26	0,33	rac_c13, rac_LC, d_dg, zp
	Feuillus	Charme	1048	0,04	0,03	rac_htot, rac_LC, TXan
		Chataignier	1436	0,1	0,12	TNan, rac_htot, rac_c13, xl, rayo
		Chene pedoncule	5299	0,12	0,08	xl, rac_htot, Pan, TXan, troph_r
		Chene pubescent	2578	0,09	0,05	rac_LC, yl, zp, d_dg, troph_r
		Chene sessile	4401	0,08	0,08	rac_LC, troph_r, xl, pent2, rac_c13
		Erable champetre	323	0,14	0,08	rac_htot, rac_c13, TNan, rac_LC, troph_r
		Erable sycomore	411	0,25	0,26	rac_c13, rac_htot, reserutile, yl, rac_LC
		Frene commun	1638	0,15	0,14	rac_htot, yl, rac_LC, zp, rac_c13
		Hetre	3241	0,08	0,08	rac_c13, rac_LC, TNan, troph_r, yl
		Merisier	318	0,24	0,26	rac_htot, TXan, yl, rac_c13, rayo
Robinier faux acacia	523	0,15	0,09	yl, rac_c13, rac_htot, rayo, troph_r		
Tremble	443	0,17	0,19	yl, rac_LC, rac_c13, zp, pent2		
IR5	Conifères	Douglas	1497	0,17	0,11	rac_htot, zp, pent2, troph_r, yl
		Epicea commun	3112	0,11	0,11	rac_LC, zp, reserutile, rac_c13, TXan
		Meleze d'europe	254	0,14	0,01	rac_LC, zp, xl, yl, d_dg
		Pin d'alep	336	0,07	0,05	rac_c13, d_dg, rayo, rac_LC, xl
		Pin laricio de corse	430	0,32	0,37	rac_htot, TXan, troph_r, TNan, xl
		Pin maritime	1417	0,22	0,16	rac_htot, pent2, TXan, rayo, xl
		Pin noir d'autriche	397	0,26	0,17	rac_htot, rac_LC, pent2, rayo, zp
		Pin sylvestre	2431	0,14	0,17	rac_htot, rac_LC, zp, yl, rac_c13
		Sapin pectine	3893	0,08	0,06	rac_LC, yl, rayo, d_dg, TNan
		Bouleau verruqueux	1958	0,21	0,24	rac_c13, rac_LC, pent2, TXan, zp
	Feuillus	Charme	6544	0,07	0,08	rac_htot, troph_r, yl, Pan, zp
		Chataignier	3997	0,14	0,08	rac_htot, TNan, rac_LC, rac_c13, Pan
		Chene pedoncule	7474	0,12	0,1	rac_c13, xl, rac_LC, TXan, troph_r
		Chene pubescent	2761	0,06	0,06	rac_c13, rac_LC, yl, TNan, rac_htot
		Chene sessile	6415	0,16	0,16	rac_c13, rac_LC, yl, troph_r, TXan
		Erable champetre	1765	0,04	0,03	rac_htot, rac_c13, yl, troph_r, TNan
		Erable sycomore	1350	0,14	0,12	rac_c13, zp, reserutile, rac_htot, rac_LC
		Frene commun	3349	0,11	0,08	rac_LC, rac_c13, yl, pent2, troph_r
		Hetre	7754	0,07	0,05	rac_c13, rac_LC, TNan, troph_r, xl
		Merisier	1536	0,12	0,12	rac_htot, d_dg, pent2, reserutile, rac_LC
Robinier faux acacia	913	0,16	0,17	rac_htot, rac_LC, zp, d_dg, rac_c13		
Tremble	923	0,13	0,08	yl, zp, rac_htot, rac_LC, d_dg		

Tableau 4.4 : R² obtenus (d'ajustement et de validation) par modèles LM avec pour chaque espèce les 5 variables sélectionnées pour les deux types de carottes

Comme pour les modèles GAM, on retrouve avec les modèles LM principalement LC, puis c13 et htot, mais aussi yl à la fois pour les carottes d'âge et les carottes d'ir5 (**Tab. 4.4**).

Les R² atteignent 0,47 pour le Pin maritime et Pin noir d'Autriche dans le groupe des carottes d'âge avec une moyenne de 0,22. On retrouve le Pin laricio de Corse pour le R² maximum dans le groupe de carotte d'ir5 avec une moyenne de 0,14.

On peut alors comparer les résultats des régressions linéaires multiples obtenus dans la section 4.1., avec ceux issus de cette étude (carottes d'âge et R² d'ajustement), que l'on peut retrouver en **tableau 4.5**.

Espèce	R ² max (toutes les variables quantitatives)	R ² (lm)	R ² (gam)
Pin maritime	0,53	0,47	0,49
Bouleau verruqueux	0,4	0,26	0,32
Epicéa commun	0,36	0,28	0,29
Douglas	0,33	0,22	0,27
Erable sycomore	0,32	0,25	0,3
Pin sylvestre	0,29	0,27	0,29
Sapin pectine	0,29	0,22	0,26
Chêne sessile	0,24	0,08	0,11
Chêne pédonculé	0,18	0,12	0,14
Chêne pubescent	0,16	0,09	0,1
Frêne commun	0,13	0,15	0,18
Hêtre	0,11	0,08	0,12
Charme	0,11	0,04	0,12
Châtaignier	0,11	0,1	0,18

Tableau 4.5 : R² maximum atteint avec l'ensemble des variables quantitatives (section 4.1.) et les R² d'ajustement obtenus sur les carottes d'âge par sélection de 5 variables pour chaque espèce avec approche gam et lm.

Ainsi avec les carottes d'âge (issues des campagnes 2016-2017) et des régressions linéaires multiples (avec 14 variables) on atteignait un R² de 0,53 pour le Pin maritime (**Tab. 4.5**). On a ici, comme dans nos résultats, les résineux qui atteignent des R² élevés dans ces modèles et des feuillus à R² plus faibles (< 0,1 pour le Chêne pubescent, Chêne sessile, Hêtre et Charme). La transformation de certaines variables avec une fonction racine avec les modèles LM, ou l'usage de modèle GAM permet d'augmenter le R² obtenu comparé au « R² max » pour quelques espèces (Frêne commun en LM et GAM, et Hêtre, Charme et Châtaignier en GAM) car rendant possible la prise en compte de l'effet de la forme de réponse (non linéaire) de certaines variables avec l'ID détecté dans la section 3.2.6.

Il reste malgré tout pour certaines des espèces une variabilité non prédictibles avec les variables de l'IFN et climatiques.

Malgré une légère meilleure performance des GAM avec des R^2 plus élevés que ceux obtenus avec des modèles LM, on peut noter que la différence entre R^2 d'ajustement et R^2 de validation est plus faible avec les modèles de type LM indiquant que ceux-ci sont plus conservateurs que les GAM. Ces deux éléments peuvent donc permettre de trancher entre les deux types de modèles. **Les LM, plus simples de conception et d'utilisation, et n'offrant des performances que très peu inférieures aux GAM, seront privilégiés.**

Ces modèles complètent donc l'exploration du chapitre 3. Ces analyses montrent à nouveau la diversité interspécifique avec des espèces dont l'infradensité du bois a une très bonne prédictibilité par modèles alors que pour d'autres une grande part de variation n'est pas prédite. De même la diversité des variables sélectionnées renforce ces différences entre espèces. Ces modèles sont encore en voie de finalisation au sein de l'IGN, à des fins de prédiction de la biomasse et du carbone.

4.5. Prédications de l'infradensité du bois par des méthodes d'imputation conditionnelles

4.5.1. Recherche d'une méthode de prédiction alternative

La variabilité interspécifique des réponses de l'ID avec les variables explicatives les plus efficaces pour prédire l'ID n'a pas permis le développement d'un modèle générique unique d'infradensité. De plus la capacité prédictive intraspécifique des variables mesurées par l'inventaire forestier national, s'est avérée extrêmement variable selon les espèces (même aux niveaux feuillus/résineux ou plans ligneux ne permettant pas de regroupements possibles). A cela s'ajoute le fait que les variables les plus prédictives (âge et LC), ne sont présentes que sur une fraction restreinte du jeu de données, ne permettant ainsi même pas de réaliser une application de modèles sur l'ensemble des arbres inventoriés par l'IFN. Enfin sur l'ensemble des variables quantitatives étudiées précédemment seul x_l , y_l , z_p et d_{13} existent pour chaque arbre, et on perd jusque 600 carottes si l'on veut ajouter la réserve utile, le niveau trophique, l'ir5 ou les variables de compétition.

On va donc évaluer dans cette partie des méthodes d'imputations conditionnelles de l'ID, qui correspondent au plan théorique au modèle de l'analyse de variance à plusieurs facteurs avec interaction quand le conditionnement s'opère sur des variables qualitatives. On va s'inspirer ici d'une méthode déjà employée par l'IFN. En effet l'échantillonnage des arbres à carotter était basé sur plusieurs principes : sur les 120 000 arbres inventoriés, 54 000 ont été carottés. Pour cela, sur chaque placette définie par un NPP, on identifie les arbres étant de même classe de dimension (nommé dimess, **Tab. 4.6**, qui permet de d'obtenir des classes de diamètre séparant ce qu'on appelle très petit bois, petit bois, moyen bois, gros bois et très gros bois correspondant à plusieurs stades de développement du peuplement) et de même espèce pour ne carotter qu'un arbre sur

deux (ou plus), avec la prévision de l'imputation de la valeur de densité du bois obtenue sur l'autre arbre (ou les autres arbres).

Ainsi, cette méthode est locale, puisqu'elle se fait au sein de la placette, et permet par ailleurs de contrôler l'ensemble des facteurs implicites ayant une dimension locale. Cette méthode est cohérente avec les résultats obtenus dans le chapitre 3, avec des effets de la dimension de l'arbre importante (classe de diamètre, voir **Tab. 4.6**) et une prise en compte de l'environnement voire de population proche (ici au niveau placette mais l'on peut aussi penser aux sylvoécorégions et greco avec une application à plus grande échelle). Elle présente tout de même l'inconvénient de sous-estimer l'effet dit « arbre individuel » puisque tous les arbres mesurés ne sont pas carottés.

Libellé	Classe de diamètre (cm)
Très petit bois (TPB)	[7,5 ; 12,5[
Petit bois (PB)	[12,5 ; 22,5[
Moyen bois (MB)	[22,5 ; 37,5[
Gros bois (GB)	[37,5 ; 52,5[
Très gros bois (TGB)	[52,5 ; +∞ [

Tableau 4.6 : Classes de dimensions de la variable « dimess ». Dimess correspond aux classes de dimensions utilisées par l'inventaire forestier national pour sa méthode de simplification des mesures puis d'imputations de certaines variables.

4.5.2. Evaluation d'une méthode d'imputation locale de l'infradensité du bois de l'inventaire forestier national par validation croisée

Pour évaluer une telle méthode d'imputation, il faut pouvoir l'appliquer à des arbres mesurés avec carotte (notion de validation). **Une approche de validation croisée a donc été mise en œuvre.**

Pour cela, parmi les arbres carottés, on a établi un sous-échantillon de carottes partageant le même triptyque (i) d'identifiants placette (NPP, pouvant prendre en compte des conditions de croissance locales et des aspects populations), (ii) classe de dimension diamétrique (DIM), et (iii) espèce d'arbre (SP), d'un effectif de 12 000.

Cet échantillon a été scindé en deux (ici 2 groupes indexés par i) de façon aléatoire et stratifiée par le triptyque de facteurs de catégorisation (NPP/DIMESS/SP), et on impute la densité du bois d'un arbre j d'un groupe i de l'un sur l'autre ($ID_{imp} = ID$ imputée), puis l'on compare cette valeur avec la valeur mesurée d'infradensité du bois de la carotte ($ID_c = ID$ mesurée sur la carotte). Cette méthode est opérée en deux phases successives. On peut alors calculer une erreur de prédiction pour

l'ensemble de cet échantillon témoin, ou "RMSEP" (root mean square error of prediction) :

$$RMSEP = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^{n/2} (ID_{imp_{ij}} - ID_{c_{ij}})^2}{n}} \quad (2)$$

Avec ID_{imp} l'infradensité imputée, ID_c l'infradensité mesurée de la carotte, n le nombre d'arbres du sous-échantillon, i les groupes 1 et 2, et j le numéro d'arbre.

Des méthodes d'imputations conditionnelles à différents niveaux ont été opérées, fondées sur l'espèce (SP) en considérant la variabilité interspécifique identifiée dans le chapitre précédent, les classes de dimension diamétrique (DIM) prenant en compte la variabilité intraspécifique de l'ID en lien avec le diamètre de l'arbre, et enfin de façon similaire à un appariement à la placette, on a considéré des variables de niveau géographique comme les sylvoécórégions (SER) et les GRECO.

Sept approches différentes ont donc été testées : i) une moyenne par espèce, ii) une moyenne par croisement de deux facteurs (espèces et classe de dimension/ espèces et greco/ espèces et sylvoécórégions) et une moyenne par croisement de trois variables (espèces, classe de dimension, greco/ espèce, classe de dimension, sylvoécórégions) que l'on pourra comparer avec le regroupement npp/ classe de dimensions et espèce sur le même sous-échantillon. Ces méthodes sont listées **tableau 4.7**.

Facteurs de conditionnement de l'imputation	RMSEP (kg/m ³)
SP	62,2
SP/DIM	55,0
SP/SER	59,2
SP/GRECO	60,6
SP/DIM/SER	54,7
SP/DIM/GRECO	54,0
SP/DIM/NPP	61,9

Tableau 4.7 : RMSEP pour les différentes combinaisons utilisées à partir du sous-échantillonnage, SP = espèce, DIM = classe de dimensions, SER = Sylvoécórégions, GRECO = Grandes régions écologiques.

On constate (**Tab. 4.7**) que la RMSEP la plus faible est celle obtenue pour un conditionnement à trois facteurs : SP/DIM/GRECO, avec 54 kg/m³ d'erreur résiduelle, ce qui reste considérable (intervalle de confiance résiduel à 95 % de

l'ordre de +/- 100 kg.m³ à comparer à l'étendue de la variabilité intraspécifique, **chapitre 3 Tab. 3.2).**

Avec l'augmentation de la résolution GRECO, SER à NPP (augmentation du nombre de modalités), l'erreur de prédiction augmente. On a donc une variabilité inter-arbre telle au sein d'un point de sondage, qu'une donnée moyenne sur des plus grands domaines géographiques permet de réduire l'erreur de prédiction. Ceci est cohérent avec la variabilité inter-arbre importante, même au sein d'arbres partageant le même patrimoine génétique, dépassant même la variabilité entre conditions de croissance différente (Nepveu 1984, Chantre & Gouma 1993) rendant difficile l'estimation de la variabilité en intraspécifique. Une moyenne à une plus grande échelle évite ici ce biais. **Ceci permet de positionner la méthode SP/DIM/NPP comme aussi bonne que celle avec seulement l'espèce (SP).**

Il faut noter que cette méthode de prédiction peut être biaisée à cause d'une séparation qui **dépend** des couples (par 2 ou plus) d'arbres partageant les mêmes identifiants npp/dim/ser et non une séparation complètement aléatoire. Elle permet néanmoins de positionner cette méthode sp/dim/npp de l'IFN en comparaison des autres. Pour évaluer les différentes combinaisons entre elles pour une imputation à grande échelle, il faut un échantillonnage aléatoire des groupes.

4.5.3. Evaluation de ces méthodes d'imputation sur l'ensemble du jeu de données de XyloDensMap.

On évalue ensuite ces méthodes de façon plus globale, sur l'ensemble de l'échantillon 2016-2017, avec une validation croisée séparant le jeu de données en trois blocs de même taille, échantillonnés aléatoirement dans le jeu de données et stratifiés par le niveau le plus fin qu'est SP/DIM/SER.

On vérifie bien que chaque strate contienne 30 échantillons au préalable pour obtenir des moyennes représentatives de densité du bois dans la strate : on obtient alors 21 614 carottes représentant 27 espèces.

Chacun des blocs (environ 7 200 carottes) est utilisé alternativement comme jeu de validation (« k-fold cross-validation »), c'est-à-dire qu'on impute les moyennes issues de deux blocs sur le troisième. La RMSEP se calcule de façon similaire que précédemment.

La variabilité des erreurs de prédiction entre les combinaisons (Tab. 4.8) est ici plus faible que précédemment (4.5.2.), mais reste par ailleurs élevée (plus de 55 kg/m³). On constate que les combinaisons SP/DIM/GRECO et SP/DIM sont les meilleures pour réaliser l'imputation avec un RMSEP de 55 kg/m³.

Facteurs de conditionnement de l'imputation	RMSEP (kg/m ³)
SP	58,9

SP/DIM	55,8
SP/SER	57,1
SP/GRECO	58,2
SP/DIM/SER	55,1
SP/DIM/GRECO	55,3

Tableau 4.8 : RMSEP pour les différentes combinaisons utilisées pour l'échantillonnage. SP = espèce, DIM = classe de dimensions, SER = Sylvoécorégions, GRECO = Grandes régions écologiques.

Afin de choisir entre les deux méthodes ayant un résultat proche, on peut voir que sur l'ensemble du jeu de données, les facteurs de conditionnement SP/DIM/SER (86 sylvoécorégions) donnent des strates avec de faibles effectifs de carottes, tandis que la combinaison SP/DIM/GRECO (11 GRECO) offre un plus grand nombre d'échantillons par strate (Condition du TCL) pour une RMSEP similaire.

Ainsi pour réaliser l'imputation on utilisera la méthode SP/DIM/GRECO.

Dans ce qui suit nous allons comparer et commenter, pour l'ensemble du jeu de données, les distributions mesurées et simulées issues du 4.5.2. (SP/DIM/NPP pour 12 000 échantillons) et pour les différentes modalités d'imputation décrites précédemment (SP/DIM/SER, SP/DIM/GRECO, SP/DIM et SP sur 21 600 échantillons).

On peut ainsi observer la capacité à restituer la distribution de l'ID via l'imputation. On obtient les graphiques présentés en **Figure 4.4 et 4.5**.

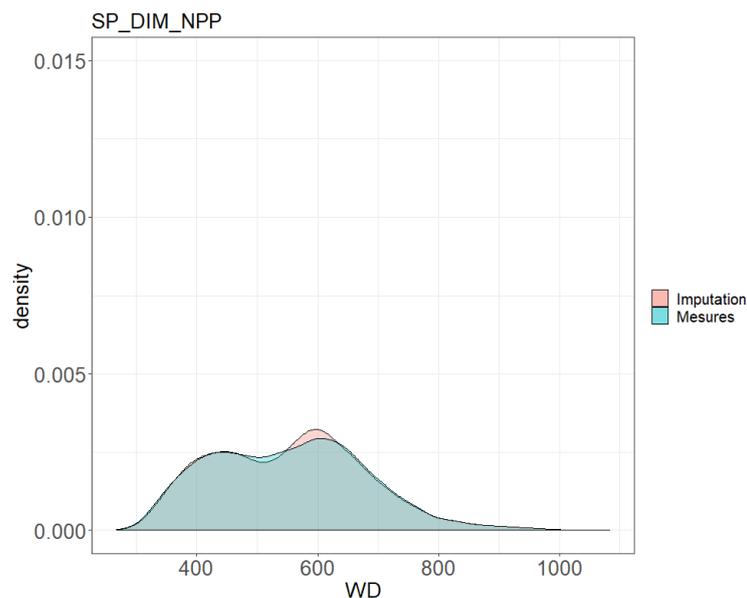


Figure 4.4 : Distribution comparée de l'infradensité observée et imputée selon les facteurs de conditionnement NPP, DIM, SP (4.5.2.) sur 12 000 échantillons. SP = espèce, DIM = classe de dimensions, NPP = identifiant de la placette.

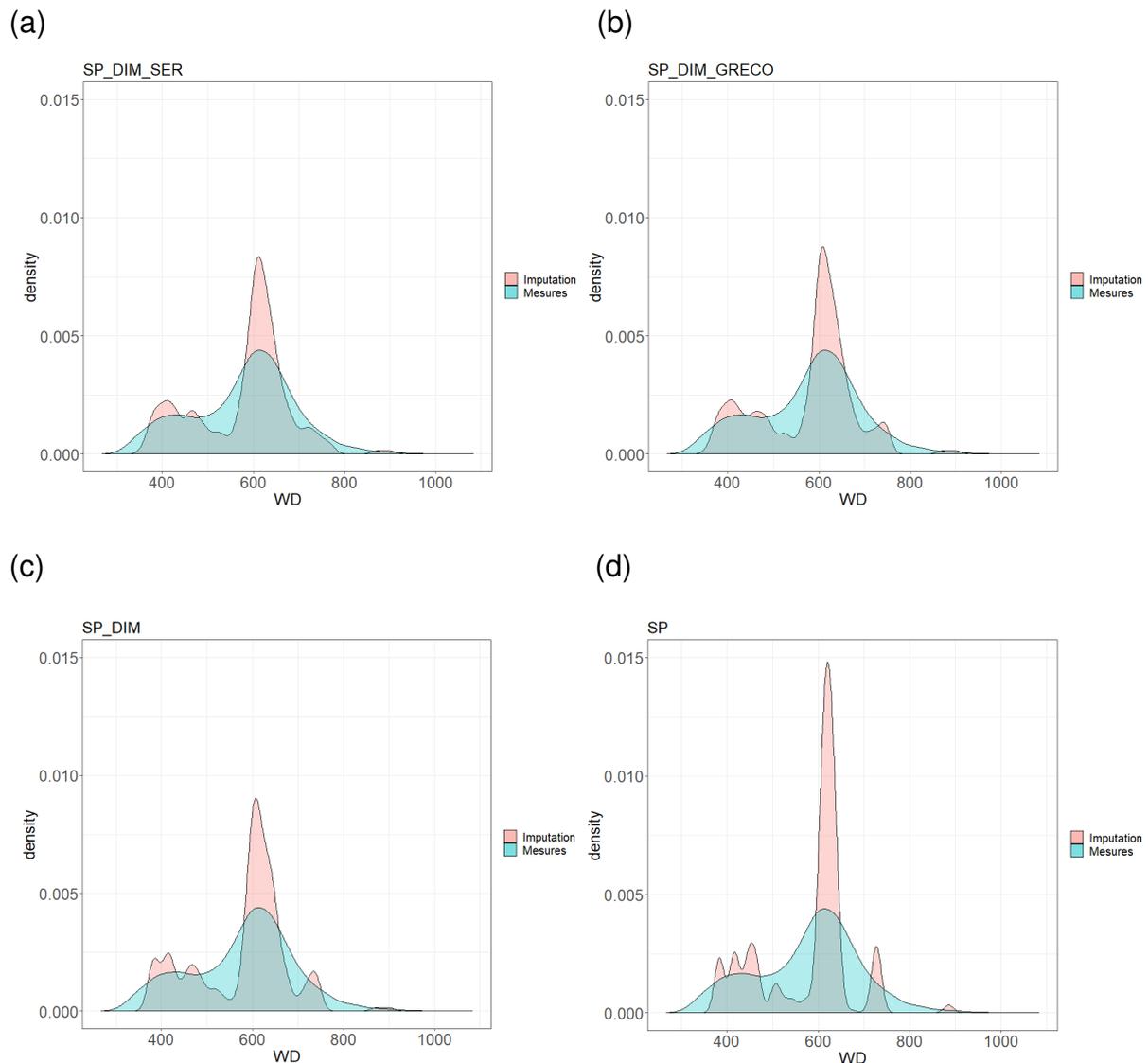


Figure 4.5 : Distribution de l'ID entre imputations et mesures sur les campagnes 2016 et 2017 pour quatre méthodes d'imputations : (a) SP/DIM/SER, (b) SP/DIM/GRECO, (c) SP/DIM et (d) SP sur 21 600 échantillons. SP = espèce, DIM = classe de dimensions, SER = Sylvoécorégions, GRECO = Grandes régions écologiques.

On observe une très bonne superposition des valeurs mesurées et imputées avec l'imputation SP/DIM/NPP (sur le sous échantillon) malgré l'erreur résiduelle élevée (**Fig. 4.4**). Sur l'échantillon global (**Fig. 4.5**), on retrouve un effet marqué de l'imputation pour les feuillus, avec un pic important autour de 650 kg/m³ dans la distribution d'ID de l'imputation. La superposition est moins bonne quand l'imputation est conditionnée par moins de facteurs (3 niveaux à un seul niveau : SP).

On trouve donc que la combinaison SP/DIM/GRECO combine à la fois la meilleure RMSEP (à égale avec SP/DIM) mais permet aussi de mieux restituer la variabilité globale de l'ID comparé à SP/DIM.

Espèce	Nombre de carottes	SP	SP_GRECO	SP_SER	SP_DIM	SP_DIM_GRECO	SP_DIM_SER
Alisier blanc	47	47,0	47,0	47,0	47,0	47,0	47,0
Alisier torminal	65	39,2	38,6	38,6	39,2	38,6	38,6
Aubepine monogyne	66	47,2	47,2	47,2	47,2	47,2	47,2
Bouleau verruqueux	103	46,1	46,1	46,1	47,6	47,6	47,6
Charme	2252	42,0	41,9	41,8	40,0	40,1	40,0
Chataignier	491	51,3	48,8	48,6	49,7	48,0	48,0
Chene pedoncule	3633	69,6	67,4	65,9	65,4	63,7	63,8
Chene pubescent	1636	74,2	73,8	72,8	73,1	72,4	71,1
Chene sessile	3082	73,1	72,9	70,4	66,9	66,5	66,6
Chene vert	191	57,7	57,7	57,7	56,2	56,2	56,3
Douglas	194	50,3	50,3	49,6	49,2	49,2	49,6
Epicea commun	1340	45,6	44,8	44,8	45,6	44,6	44,7
Erbale champetre	316	40,8	40,8	40,8	41,3	41,3	41,3
Erbale de montpellier	31	40,0	40,0	40,0	40,0	40,0	40,0
Erbale sycomore	65	54,0	54,0	54,0	52,2	52,2	52,2
Frene commun	506	51,0	51,2	50,9	51,0	51,7	51,6
Hetre	3369	45,3	45,1	44,9	44,0	43,9	43,8
Merisier	67	40,0	40,0	40,0	41,2	41,2	41,2
Noisetier coudrier	111	47,2	47,2	47,2	47,2	47,2	47,2
Pin d'alep	192	55,5	55,5	55,5	54,5	54,5	54,5
Pin laricio de corse	64	63,5	63,5	63,5	63,5	63,5	63,5
Pin maritime	1068	64,3	63,7	59,3	52,1	52,1	51,2
Pin noir d'autriche	111	71,3	70,3	70,3	70,5	70,2	70,2
Pin sylvestre	1080	57,7	57,9	57,9	57,6	57,5	57,8
Robinier faux acacia	32	71,2	71,2	71,2	71,2	71,2	71,2
Sapin pectine	1470	46,7	45,9	45,9	46,8	46,2	46,2
Saule marsault	32	40,2	40,2	40,2	40,2	40,2	40,2

Tableau 4.9 : RMSEP pour les différentes combinaisons utilisées pour l'échantillonnage pour chaque espèce. SP = espèce, DIM = classe de dimensions, SER = Sylvéoécorigions, GRECO = Grandes régions écologiques. En vert la RMSEP la plus faible.

Si l'on regarde les RMSEP par espèce (**Tab. 4.9**), on retrouve la combinaison SP/DIM/GRECO avec la meilleure RMSEP pour le plus grand nombre d'espèces (11). Plusieurs espèces ont une RMSEP indifférente de la combinaison, ce sont celles à faible effectif. Les différences de RMSEP restent faibles pour chaque espèce.

La méthode d'imputation d'ID ventilée par espèces, classe de dimensions et grandes régions écologiques (GRECO) est donc identifiée comme la meilleure par validation croisée et par sa capacité prédictive.

On peut alors calculer le R^2 correspondant à la combinaison SP/DIM/GRECO en se basant sur les mêmes effectifs par espèce et en comparant la valeur mesurée avec la valeur imputée. On peut alors mettre celui-ci en parallèle avec le R^2 obtenu sur les carottes d'ir5 avec les modèles linéaires à 5 variables développés dans la section 4.4 (**Tab. 4.10**).

Espèce	Nombre de carottes (imputations)	R ² (imputations)	Nombre de carottes (LM IR5)	R ² (LM IR5)
Pin maritime	1068	0,34	1417	0,22
Bouleau verruqueux	103	2,69E-05	1958	0,21
Epicéa commun	1340	0,05	3112	0,11
Douglas	194	0,04	1497	0,17
Erable sycomore	65	0,06	1350	0,14
Pin sylvestre	1080	0,01	2431	0,14
Sapin pectine	1470	0,02	3893	0,08
Chêne sessile	3082	0,17	6415	0,16
Chêne pédonculé	3633	0,16	7474	0,12
Chêne pubescent	1636	0,05	2761	0,06
Frêne commun	506	7,32E-04	3349	0,11
Hêtre	3369	0,06	7754	0,07
Charme	2252	0,08	6544	0,07
Châtaignier	491	0,12	3997	0,14
Pin laricio de corse	64	0,10	430	0,32
Merisier	67	0,08	1536	0,12
Robinier faux acacia	32	0,07	913	0,16
Pin d'Alep	192	0,03	336	0,07
Pin noir d'Autriche	111	0,01	397	0,26
Erable champêtre	316	1,29E-03	1765	0,04

Tableau 4.10 : R² calculés à partir des données imputées (combinaison SP/DIM/GRECO) et données mesurées pour chaque espèces et R² d'ajustement obtenus sur les carottes d'ir5 par sélection de 5 variables pour chaque espèce avec approche lm.

On constate sur les 20 espèces ayant été analysées dans les deux cas, que pour 4 espèces (Pin maritime, Chêne sessile, Chêne pédonculé et le Charme) l'imputation donne un résultat supérieur ou égal au modèle à 5 variables. Le cas du Pin maritime peut s'expliquer par une couverture spatiale de l'espèce plus réduite avec des peuplements homogènes et peu de variations des gradients environnementaux.

A cela on peut ajouter le Chêne pubescent, le Hêtre et le Châtaignier pour lesquels les résultats restent très proches. En revanche, pour la majorité des résineux et quelques feuillus (Frêne commun, Bouleau verruqueux et Erable champêtre), on a une différence très importante entre les deux approches.

Ces différences peuvent en partie s'expliquer par les effectifs, parfois faibles, pour certaines espèces dans l'étude avec imputations. Les modèles à 5 variables prennent évidemment en compte un plus grand nombre de facteurs pour estimer l'ID et on pouvait s'attendre à ce résultat, bien que pour certaines espèces le passage par un modèle n'apporte pas grand-chose.

Ainsi l'utilisation de l'imputation donne des résultats similaires ou moins bons que des modèles spécifiques (sauf pour 3 espèces), et particulièrement pour

les résineux. Ces derniers étant encore en cours de développement, nous nous limiterons à l'usage de l'imputation conditionnelle par la suite, qui est alors calquée sur les méthodes actuelles de l'IFN de simplification.

4.6. Conclusion du chapitre 4

Dans ce chapitre on a voulu prédire la densité du bois à partir de notre base de données. Dans un premier temps, on a étudié l'impact de l'ensemble des variables quantitatives sur l'estimation de l'ID, permettant de montrer les seuils atteignables par une approche de régression linéaire multiple avec une forte variabilité entre espèces.

On a ensuite tenté une modélisation de la densité du bois en utilisant les variables qui expliquaient la plus grande part de variance que l'on a trouvé dans le chapitre 3. La diversité interspécifique n'a pas permis de produire un modèle générique de densité du bois par des regroupements.

Pour les modèles par espèces, ont été sélectionnés les modèles linéaires à 5 variables pour leur simplicité et capacité de conservation entre ajustement et validation. Ceux-ci fonctionnent mieux sur les carottes d'âge atteignant un R^2 maximum de 0,53 au sein des résineux et 0,33 au sein des feuillus. Plusieurs espèces ne dépassent quand même pas 0,10 de R^2 . Ainsi, on a une grande disparité entre espèce, cohérente avec nos résultats précédents. De plus, les types de variables sélectionnées varient aussi entre les espèces, le plus souvent on retrouve les variables niveau arbre qui avaient aussi été identifiées dans le chapitre 3. Ainsi on obtient des modèles performants avec les carottes d'ir5 (applicables pour l'ensemble des arbres inventoriés) pour quelques espèces ($R^2 > 0,2$) : Pin laricio de Corse, Pin maritime, Pin noir d'Autriche et Bouleau verruqueux.

On a ensuite voulu développer une autre méthode générique, en optant pour des méthodes d'imputations conditionnelles inspirées par les méthodes déjà employées par l'IGN pour de nombreuses variables, équivalentes à des modèles d'analyse de variance. On a évalué différentes combinaisons de facteurs de catégorisation et conclue que la combinaison espèces, classe de diamètre et greco était la plus appropriée. Cette méthode s'est avérée moins bonne que l'approche de modèle linéaire à 5 variables par espèces (surtout pour les résineux), à l'exception de 3 espèces. L'approche des modèles étant encore en développement, et l'approche par imputations étant similaires aux méthodes actuelles de simplification de l'IFN, nous utiliserons cette méthode dans la suite de nos analyses.

On peut ainsi appliquer cette dernière méthode sur une période qui concerne la nouvelle méthode de l'IFN avec un inventaire annuel de l'ensemble du territoire ayant débuté en 2005, sur l'ensemble des arbres inventoriés qui possèdent donc ces trois caractéristiques. Ceci permet alors d'estimer le stock annuel de biomasse et de carbone, ainsi que leur évolution.

Chapitre 5 : Application : Estimation des stocks et flux de biomasse et de carbone forestier aérien des forêts françaises sur une période récente (2005-2018)

La croissance forestière permet la conversion de CO₂ en matière organique grâce à la photosynthèse et ainsi permettre un stockage de carbone dans la biosphère (Pan et al. 2011). Dans un contexte de changement climatique résultant de l'émission des gaz à effets de serre d'origine anthropique, les forêts sont alors nécessaires pour réduire le CO₂ atmosphérique (en France 13% des émissions de GES sont absorbées par la croissance des forêts, IGN 2018). Par ailleurs les forêts ont également un rôle de régulation des températures au niveau local (Bright et al. 2017).

En Europe, la conversion des surfaces non-forêts en forêts reste la plus importante source de l'augmentation du puits de carbone (Nabuurs et al. 2017). Cela conduit néanmoins à des débats sur l'intensité de la gestion forestière, Faut-il augmenter la surface des forêts et ne faire aucun prélèvement ? Ou encore est-ce qu'une augmentation de la récolte de bois réduit la quantité de carbone stocké dans les forêts ? Effectivement toute récolte de bois réduit la quantité de carbone stockée dans les forêts (Lamers et al. 2013, Keith et al. 2014, Bouriaud et al. 2019), mais il faut comptabiliser les bénéfices de la substitution de produits manufacturés à partir d'énergies fossiles par du bois qui lui peut être renouvelable (Tollefson 2017, Roux et al. 2020, Sathre & O'connor 2010).

Les débats sur ces sujets sont utiles et nécessaires, ils ne conduisent pas aux mêmes solutions selon les différentes régions forestières du monde et pour chaque cas ils doivent se baser sur les meilleures connaissances disponibles et validées scientifiquement.

En Europe, comme en France, on observe depuis des décennies une augmentation continue des surfaces forestières et conjointement une accumulation spectaculaire des stocks de bois sur pied (Forest Europe 2020), en dépit des récoltes et des événements climatiques extraordinaires comme les tempêtes Klaus ou Lothar (Denardou et al. 2017, Audinot et al. 2020). Récemment des études ont tout de même pointé une diminution de cette augmentation de stocks de bois en Europe due à l'augmentation de la récolte de bois et à des effets du réchauffement climatique : feux de forêts, tempêtes et prolifération d'attaque d'insectes tels que les scolytes (Nabuurs et al. 2013, Ceccherini et al. 2020, IGN 2020).

La connaissance toujours plus précise de l'évolution de la forêt française est donc nécessaire pour arbitrer à la fois la substitution des matériaux non renouvelables par le bois et le maintien d'un stock de carbone aérien en forêt, dans un cadre d'augmentation de la demande, notamment pour le bois-énergie (Pelkonen et al. 2014). Pour cela une estimation fiable de la biomasse et de son évolution est nécessaire. Les estimations de biomasse et de stock de carbone en forêts françaises sont basées sur une mesure systématique, sur l'ensemble du territoire, d'un échantillon statistique représentatif, du volume du bois, mais aussi sur des valeurs d'infradensité du bois. Plusieurs niveaux de précision existent pour cette donnée avec des valeurs issues de base de données globales : recommandation de l'IPCC 2006 avec des valeurs d'ID issues de Dietz (1975) pour les forêts tempérées ou la GlobalWoodDensityDatabase (Zanne et al 2009, Chave et al. 2009) et dans quelques rares cas des bases de données nationales sont utilisées (Miles & Smith 2009 aux Etats-Unis, Loustau et al. 2004 en France). Mais la variabilité intraspécifique est assez mal prise en compte, puisque les valeurs d'infradensité publiées résultent de compilations de mesures anciennes dont les sources (origine

des échantillons) sont mal documentées et de ce fait, ne peuvent pas être considérées comme représentatives de la variabilité des ressources forestières.

Ainsi à partir des résultats du chapitre précédent nous réaliserons une nouvelle estimation de la biomasse aérienne des forêts françaises, à partir de notre nouvelle base de données et d'une méthode d'imputations conditionnelles de la densité du bois.

5.1. Article: Ten years of French forests carbon sink

Kerfriden Baptiste^{1, 2}, Bontemps Jean-Daniel², Leban Jean-Michel¹

1 - INRAE, UR 1138, 54280 Champenoux, France

2 - IGN, Laboratoire d'Inventaire Forestier, 14 rue Girardet, 54000 Nancy, France

Abstract (275 words)

Forest aerial carbon stock and its evolution need to be accurately estimated to help making decisions for wood harvests and climate change mitigation strategies. Aerial carbon stock depends on two essential variables: wood density and total aerial volume. National forests inventories are the best potential tools to estimate these two variables, with field measurements possible at country level.

New approaches allowed us to estimate carbon stocks and compare them with reference methods. Wood density was estimated with the current reference method based on mean species values from old literature, and with the new extensive wood density data collected on the French NFI in 2016 and 2017. Aerial volume was estimated with two methods based on allometric equations. Bootstrap resampling in the sampling distributions of the French NFI was used to determine forest carbon stock and sink uncertainty.

The French Forest carbon stock as estimated from the reference method was found underestimated by 9 % with respect to new wood density data from the French NFI (2.30 ± 0.04 Pg of biomass or 1.09 ± 0.02 Pg of carbon in 2018), and by 7 % when using both these density data and new allometric equations (2.25 ± 0.04 Pg of biomass or 1.07 ± 0.02 Pg of carbon in 2018). The new estimation of French annual carbon uptake is comprised between 0.011 and 0.016 Pg/yr for both allometric equations.

These methods may be used to estimate past biomass and carbon stocks from NFI inventories prior to 2005 (when French NFI was not annual and systematic over metropolitan France), and also in a prospective approach based on large-scale forest dynamic models, with the potential to give a better picture of forest carbon absorption capacity over the long term.

Keywords: wood density, carbon stock, carbon sink temperate forests, national forest inventory, biomass

Introduction

Forests play a role in regulating climate change, and control local climate and water cycle (Anderson-Teixeira et al. 2012), and sequester CO₂ as organic matter in wood during their whole life (Luyssaert et al. 2008). They have been estimated as a positive carbon sink in the world with 2.4 ± 0.4 Pg C/year (Pan et al. 2011). Increasing carbon sink in forest is an option encompassed in the Paris agreement (2015), while being a limited solution to reduced climate warming (Arora and Montenegro 2011). Wood products also have a substitution function by replacing fossil energy and energy-intensive construct material, therefore sequestering carbon in wood structure (Tollefson 2017). Yet, harvesting wood for biomass energy versus forest protection is contested (Keith et al. 2014) and different scenarios with harvest intensification needs to be studied accurately (Akujarvi et al. 2019). To assess this, proper carbon stock and sink estimation is needed at a country level (Chave et al. 2004). Recent studies have shown that underestimation of biomass stocks is plausible, and new estimations can be necessary (Egusa et al. 2020).

National Forest Inventory (NFI) are an accurate tool to estimate carbon stocks through field measurements of individual trees performed with sampling designs offering statistical inclusiveness and unbiasedness. While volumes can be estimated based on individual measurements, wood density is most often provided by mean values for each tree species, not necessarily representative of country specificity and diversity, and not taking intraspecific variability into account, contrary to volume estimation. For example, in temperate forests, the IPCC (2006) recommends mean species value of wood density (Dietz 1975) with varying sample size and regional cover.

In France, carbon estimation is currently based on aerial volume estimation based on allometric equations (Vallet et al. 2006). The CARBOFOR project (Loustau et al. 2004) defines the wood density values that are provided by a previous reference (Mathieu 1877) with small sample size and weak regional coverage. These data were converted into basic wood density by Dupouey (2002) owing to water content hypotheses on the reference samples. Moreover, it does not account for the intraspecific variability in wood density, resulting from variations in trees dimensions or environmental conditions of growth. Yet, wood density has been found to greatly vary with ring width or age (Bergès et al. 2008).

New wood density data collected on the French forest inventory have been developed in the framework of XyloDensMap (XDM) project (Leban et al. 2016, Jacquin et al. 2019, Leban et al. 2020), with wood increment cores collected by the French NFI during 2016-2017 and wood density measurements performed with an X-ray tomograph. Indeed French NFI is annual and systematic over metropolitan French territory, with 10 000 plots visited each year, therefore the wood density values are representative of French forests' diversity (all species cover) with a total coverage of the country (all ecological regions) and a great sample size. Since 2005 a new forest inventory method has also been implemented the French NFI, being systematic annual. Therefore, carbon stocks can now be estimated annually, using this new wood density database, and allows estimating the strength of the aerial forest carbon sink. For this purpose, predictive approaches of wood density for years other than those of data collection (2016-2017) are requested. Last, new allometric

equations have also been produced (Emerge project, Deleuze et al. 2013, Deleuze et al. 2014), at a species or species-group level.

Since current national reports have identified a slowdown of annual carbon uptake in the land use, land-use change and forestry (LULUCF) sector including forests and wood products (CITEPA 2020), exploring this specific issue is also an objective of the present study.

In this contribution, we perform new estimations of biomass and carbon stocks and sinks over 2005-2018, and also try to infer their sampling-related uncertainty. Four estimation methods have been implemented that cross two aerial volume estimation methods, and two sets of wood density data at different scales.

Compared to the current technique we hypothesize to find with XDM and EMERGE projects:

- (H1) a different biomass and carbon stocks for each year. Indeed the new wood density dataset (Leban et al. 2020) is based on NFI samplings (Robert et al. 2010, Hervé 2016, IGN 2019) making it more representative of the country diversity in terms of species and environment with a great number of measured trees, therefore knowing environmental impact on wood density (Kerfriden et al. 2021, Bergès et al. 2008), these values should be different from the ancient wood density dataset with limited regional coverage.
- (H2) a positive carbon sink, already detected in the current methods (CITEPA 2020, IGN 2018) because an increase in forest surface and volume is well known in France context (Denardou et al. 2017, Audinot et al. 2020) therefore new volume equations and wood density data should not change this tendency.
- (H3) a slow-down of this positive carbon sink, based on what was detected in national report (CITEPA 2020). This still needs to be confirmed using NFI standard errors.

Material and methods

Wood density data acquisition and processing

The process of wood density measurements (X-ray scanner process) and increment cores acquisition (NFI systematic sampling method) is described in Kerfriden et al. (2021). In total we disposed of > 54,000 increments cores collected in 2016-2017 representing 125 tree species from national forest inventory (NFI) plots covering French metropolitan forests (Leban et al. 2020).

WD obtained by X-ray scanning varied from 200 to 1080 kg/m³ across the whole sample, and from 372 kg/m³ for *Pinus strobus* to 875 kg/m³ for *Quercus ilex*, on average across species.

Prediction of wood density at tree level

To predict wood density values for trees inventoried from 2005 to 2018, we used conditional imputation of the wood density values measured 2016 and 2017. Different combinations of conditions (based on species, diameter classes, and geographical patterns) were tested and compared by cross-validation on our dataset (see

supplementary material 1). We selected the best one which takes into account tree species, diameter class (5 classes) and great ecological regions (or GRECO described in Cavaignac (2009) as regions where bioclimatic conditions are homogeneous). We then calculated mean wood density values for each of the combined conditions using our former dataset.

These mean values were then imputed on all inventoried trees (which were sharing the same combined conditions) over the years 2005 to 2018 except for orphan trees. If trees did not have any of the combined conditions found in 2016-2017, we used instead mean values based on two conditions: species and diameter class, and then again for some orphan trees mean value by species. 36 species found on this period were not found at all in 2016 and 2017 (Species list available in **supplementary material 2**); therefore we applied mean species value used by Mathieu (1877).

Estimation of total aerial biomass and carbon stocks with NFI data

We estimated total aerial volume of the living trees with two methods: with allometric equations (Vallet et al. 2006) based on diameter and height as the current method, and with new allometric equations from the EMERGE project (Deleuze et al. 2013, Deleuze et al. 2014) also based on diameter and height for species or species group (see **supplementary material 2**).

French NFI method is based on two-phase sampling design and a kilometric systematic grid. A post-stratification of the forest is made by forest types, ownership category and French department, with the calculation of each stratum surface by photo-interpretation. Field measurements are then conducted on plots with environmental, stands and tree measurements. This method makes it possible to produce statistical estimations of different variables.

Therefore for each year, we used this statistical estimation method of the NFI, with tree weights, plot statistical weights, and stratum surface to estimate biomass:

$$B = \sum_k S_k / \left(\sum_{j(k)} p_j \right) \cdot (p_j) \cdot \sum_{i(j)} w_i v_i WD_i$$

With S being the stratum areas, p the weight of the point depending of the sampling intensity on the NFI grid, w the tree weight being the number of trees per hectare the tree represent, v being the tree aerial volume, WD the wood density, i tree index, j plot index, k stratum index based on the post-stratification.

Carbon stock was assessed from biomass stock using a 0.475 conversion factor, as the average carbon fraction of wood biomass estimated in the French context (CARBOFOR, Loustau et al. 2004).

In this preliminary attempt, only standard-errors of sampling uncertainty of stem volume were available from the NFI. We therefore derived standard-errors for carbon and biomass stocks by multiplying for each year the ratio between carbon or biomass stocks and stem volume stocks with stem volume standard-deviation:

$$\sigma_{B_y} = \frac{B_y}{V_{S_y}} \cdot \sigma_{V_{S_y}}$$

$$\sigma_{C_y} = \frac{C_y}{V_{S_y}} \cdot \sigma_{V_{S_y}}$$

With $\sigma_{B_y}/\sigma_{C_y}/\sigma_{V_{S_y}}$ the standard-deviation of the biomass/carbon/stem volume stock for the year y , $B_y/C_y/V_{S_y}$ the biomass/carbon/stem volume stock value for the year y .

Four methods were evaluated for the calculation of biomass and carbon stocks: M1 (reference method with the old wood density database from CARBOFOR and aerial volume estimation from Vallet et al. 2006), M2 (with aerial volume estimation calculated with EMERGE compared to M1), M3 (with XDM wood density database compared to M1) and M4 (with both aerial volume estimation from EMERGE and XDM wood density database).

Biomass and carbon sink estimation

To estimate the net metropolitan forest sink of biomass and carbon over the period 2005-2018, we used a linear regression approach between biomass or carbon stocks and the time period. Then to estimate its range of uncertainty over the period, we used the bootstrap method (Efron 1979). For each method, under the assumption of a Gaussian distribution for annual estimate of biomass and carbon stocks, we sampled 1000 values at random for each year using the average estimate and its standard-error previously calculated.

Those 1000 values obtained for each year make it possible to compute 1000 linear regressions between biomass or carbon stocks and the time period. We obtained 1000 slopes thus corresponding to the biomass or carbon sink. From them, we computed mean estimates and standard-deviations of biomass or carbon sinks (amount of carbon sequestering each year).

To identify a possible slow-down of carbon uptake, we adjusted a quadratic model between carbon stocks and time period. The same way that with estimate the carbon sink mean, we estimated the quadratic coefficient mean and its standard deviation with 1000 quadratic model and the same 1000 random biomass and carbon stocks values for each year. The derived models obtained from these quadratic models have therefore a slope (quadratic coefficient multiplied by 2) showing a speed-up or slow-down of the sink depending on its sign with its respective standard deviations.

Data analysis

We used covariance analysis (ANCOVA) of the carbon or biomass stocks against time period and the estimation method (M3 or M1, M3 or M4, in their additive or interactive form) to assess the statistical differences between carbon stocks (H1) and carbon sink intensity across the different methods.

Linear and quadratic regressions between carbon or biomass stocks and calendar years over 2005-2018 were used for each method to quantify biomass and carbon stocks variation and its respective sink (H2).

We used a likelihood ratio test to compare nested models: linear regression and the quadratic models between carbon stocks and time period. The null hypothesis of this

test is that the more complex model improves significantly the fit of the model under the assumption that the initial model is correct. This test is implemented in each of the 1000 linear regression and quadratic model to identify the amount of cases where a slow-down was proven to sustain H3.

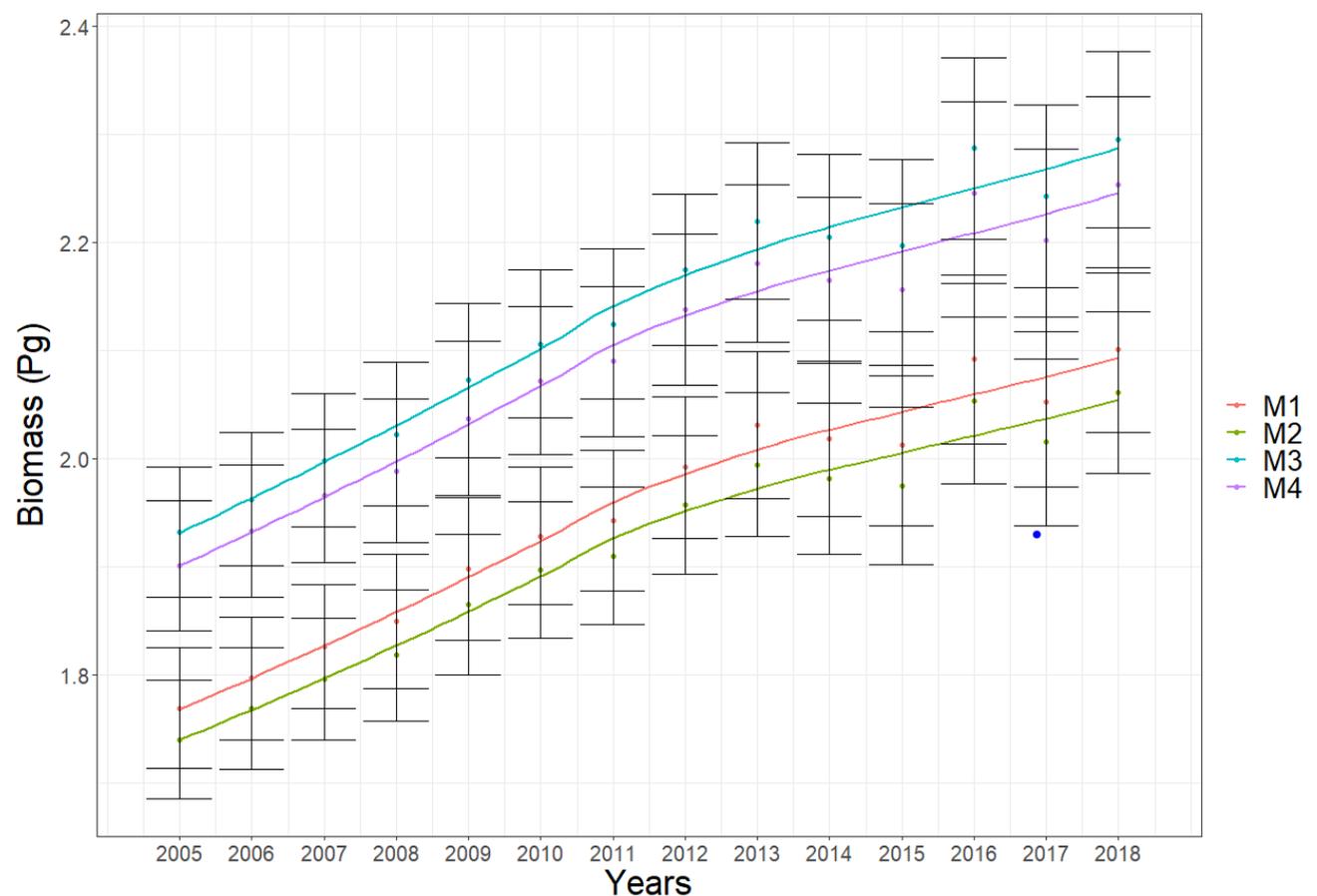
Data were analyzed with the R software (R Development Core Team 2011).

Results

Total aerial biomass and carbon stock

Biomass stocks in 2005-2018 are reported and figured out in **Table 5.1** and **Figure 5.1**.

(a)



(b)

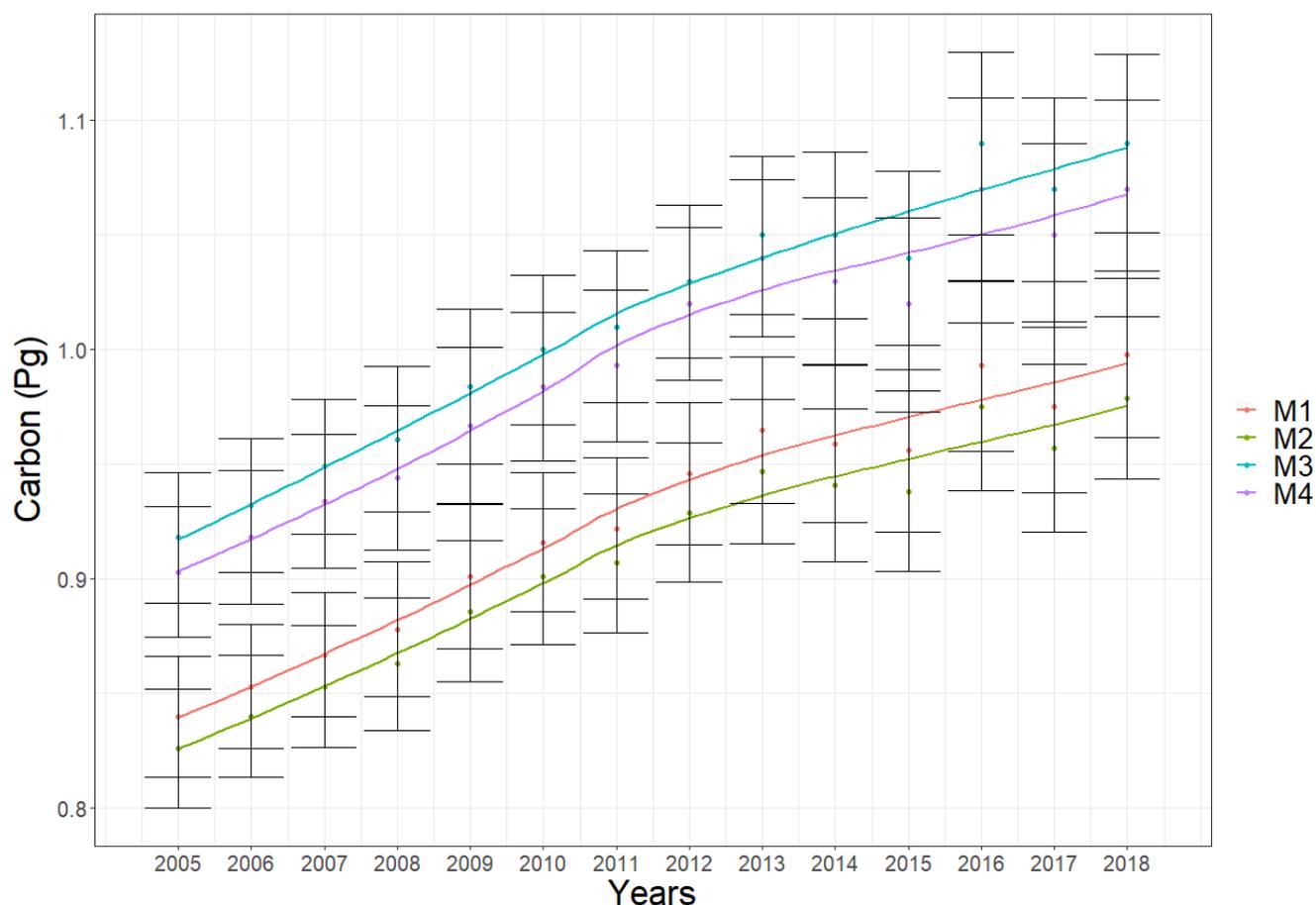


Figure 5.1: Total aerial Biomass (a) and carbon (b) stocks estimation and its 95% confidence interval (based on NFI standard error) between 2005 and 2018 in France with four methods. M1 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: Vallet), M2 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: EMERGE), M3 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: Vallet), M4 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: EMERGE).

Year	Aerial Biomass stock (Pg) mean \pm sd				Aerial carbon stock ($\times 10^{-3}$ Pg) mean \pm sd			
	M1	M2	M3	M4	M1	M2	M3	M4
2005	1,77 \pm 0,03	1,74 \pm 0,03	1,93 \pm 0,03	1,90 \pm 0,03	840 \pm 14	826 \pm 13	918 \pm 15	903 \pm 15
2006	1,80 \pm 0,03	1,77 \pm 0,03	1,96 \pm 0,03	1,93 \pm 0,03	853 \pm 14	840 \pm 14	932 \pm 15	918 \pm 15
2007	1,83 \pm 0,03	1,80 \pm 0,03	2,00 \pm 0,03	1,97 \pm 0,03	867 \pm 14	853 \pm 14	949 \pm 15	934 \pm 15
2008	1,85 \pm 0,03	1,82 \pm 0,03	2,02 \pm 0,04	1,99 \pm 0,03	878 \pm 15	863 \pm 15	961 \pm 16	944 \pm 16
2009	1,90 \pm	1,86 \pm	2,07 \pm	2,04 \pm	901 \pm	886 \pm	984 \pm	967 \pm

	0,04	0,03	0,04	0,04	16	16	17	17
2010	1,93 ± 0,03	1,90 ± 0,03	2,11 ± 0,04	2,07 ± 0,04	916 ± 16	901 ± 15	1000 ± 17	984 ± 17
2011	1,94 ± 0,03	1,91 ± 0,03	2,12 ± 0,04	2,09 ± 0,04	922 ± 16	907 ± 16	1010 ± 17	993 ± 17
2012	1,99 ± 0,03	1,96 ± 0,03	2,17 ± 0,04	2,14 ± 0,04	946 ± 16	929 ± 16	1030 ± 17	1020 ± 17
2013	2,03 ± 0,03	1,99 ± 0,03	2,22 ± 0,04	2,18 ± 0,04	965 ± 16	947 ± 16	1050 ± 18	1040 ± 18
2014	2,02 ± 0,04	1,98 ± 0,04	2,20 ± 0,04	2,16 ± 0,04	959 ± 17	941 ± 17	1050 ± 19	1030 ± 19
2015	2,01 ± 0,04	1,97 ± 0,04	2,20 ± 0,04	2,16 ± 0,04	956 ± 18	938 ± 18	1040 ± 19	1020 ± 19
2016	2,09 ± 0,04	2,05 ± 0,04	2,29 ± 0,04	2,25 ± 0,04	993 ± 19	975 ± 19	1090 ± 20	1070 ± 20
2017	2,05 ± 0,04	2,01 ± 0,04	2,24 ± 0,04	2,20 ± 0,04	975 ± 19	957 ± 19	1070 ± 20	1050 ± 20
2018	2,10 ± 0,04	2,06 ± 0,04	2,30 ± 0,04	2,25 ± 0,04	998 ± 19	979 ± 18	1090 ± 20	1070 ± 20

Table 5.1: Biomass and carbon stocks: mean and standard deviation for each year and each method. M1 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: Vallet), M2 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: EMERGE), M3 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: Vallet), M4 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: EMERGE).

Biomass and carbon stocks have increased over this time period. With the reference method (M1, “Vallet” Aerial volume estimation, CARBOFOR Wood density values) biomass stock varied from 1.77 Pg in 2005 to 2.10 Pg in 2018 (standard-deviations are precised in **Tab. 5.1**), corresponding to an average increase ratio of 19 % between these two dates. With the method M3 (Aerial volume estimation based on Vallet et al. 2006, XDM Wood density values), biomass stocks varied from 1.93 Pg in 2005 to 2.30 Pg in 2018, with the same relative increase as a ratio. The average relative difference of biomass stocks between M1 and M3 reached +9 % in favor of M3. With more recent aerial volume estimation (EMERGE, M4) the biomass stocks underestimation is 7 % compared to M1 (**Tab. 5.2**). Compared to M3, M4 has an average difference of -2 % of biomass stocks.

Reference method	Other methods	New aerial volume estimation (EMERGE)	New wood density values (XDM)	Average relative difference between methods (%)
------------------	---------------	---------------------------------------	-------------------------------	---

	M2	x		-2
M1	M3		x	+9
	M4	x	x	+7

Table 5.2: Method comparison for biomass and carbon stocks. M1 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: Vallet), M2 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: EMERGE), M3 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: Vallet), M4 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: EMERGE).

The carbon stocks varied from 0.92 Pg in 2005 to 1.09 Pg in 2018 for M3 and from 0.90 Pg in 2005 to 1.07 Pg in 2018 for M4 (**Tab. 5.1, Fig. 5.1**).

Total aerial biomass and carbon sink

Estimates of biomass and carbon sinks and their uncertainty are provided in **Table 5.3**. The net biomass sink was estimated at a level of 0.028 Pg/yr (M3), and 0.027 Pg/yr with (M4), with an increase of 9 % and an increase of 6 % respectively, when compared with estimates of method M1.

Method	Biomass and carbon uptake (Mt/yr)	95 % inferior	95 % superior
B (M1)	26 ± 2	21	30
B (M2)	25 ± 2	20	29
B (M3)	28 ± 2	23	33
B (M4)	27 ± 2	22	32
C (M1)	12 ± 1	10	14
C (M2)	12 ± 1	10	14
C (M3)	13 ± 1	11	16
C (M4)	13 ± 1	11	15

Table 5.3: Carbon (C) and biomass (B) sink estimation with 95 % interval. M1 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: Vallet), M2 (wood density data: Mathieu, aerial volume estimation: EMERGE), M3 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: Vallet), M4 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: EMERGE).

The aerial C sink was estimated at 0.013 Pg/yr for both M3 and M4, with 95 % bilateral confidence levels of 0.011 and 0.016 Pg/yr or 0.011 and 0.015 Pg/yr in a 95 % interval (**Tab. 5.3**). All of the 1000 linear regression (**Fig. 5.2**) showed a significant ($p < 10^{-4}$) positive carbon sink (H2).

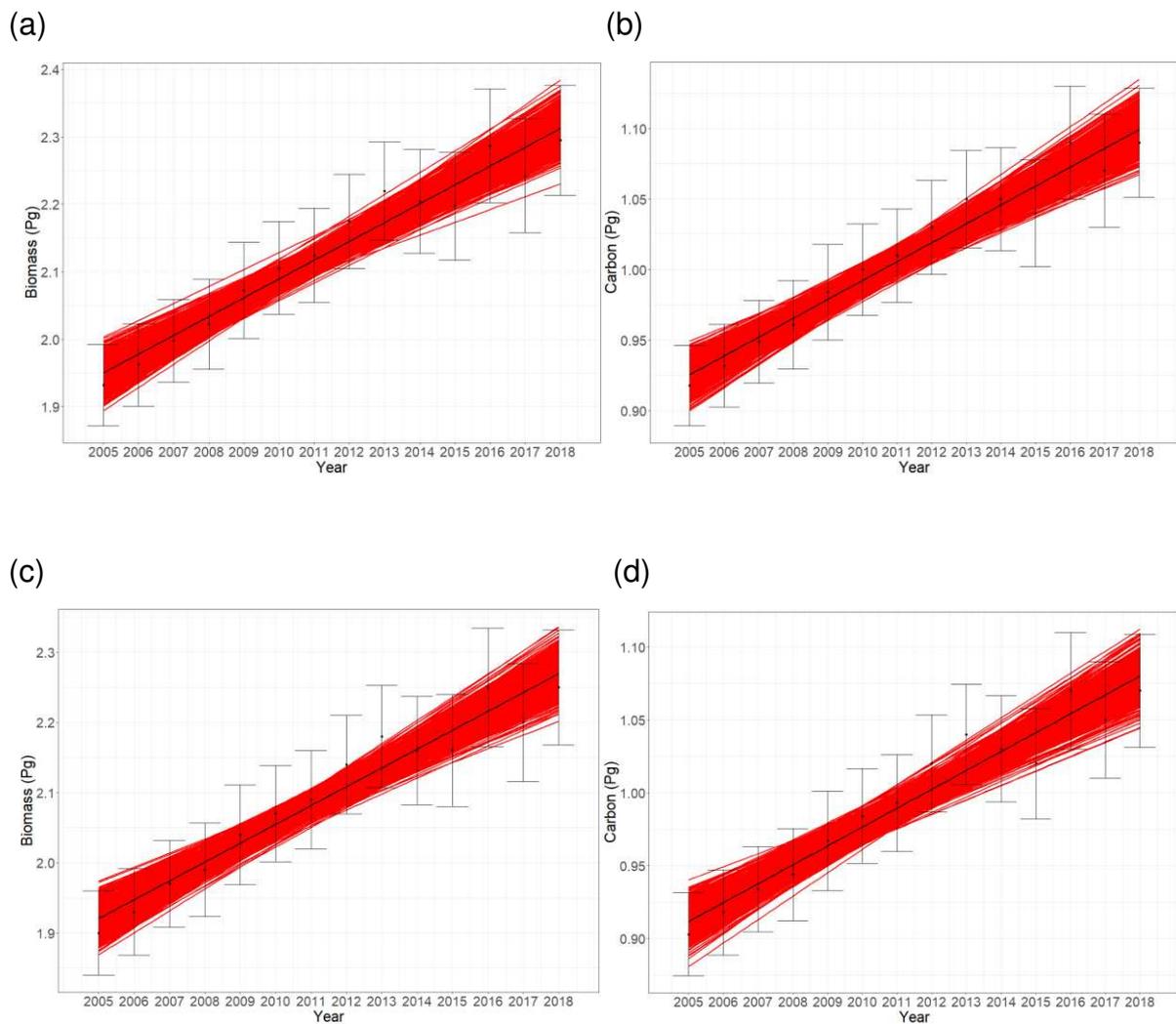


Figure 5.2: 1000 linear regressions between biomass (a and c) and carbon (b and d) stocks against time period (2005-2018) for M3 (a and b) and M4 (c and d). Each linear regression (in red) is performed for biomass or carbon stocks values randomized for each year in a normal distribution based on biomass or carbon stocks means (in black) and their respective standard deviations. M3 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: Vallet), M4 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: EMERGE).

Using a quadratic regression model with method M3, we tried to assess an eventual carbon sink slow-down by deriving the quadratic model and studied its slope. We found a mean decrease of carbon uptake of $-0.45 \cdot 10^{-3}$ Pg C/yr, with an uncertainty of $-1.09 \cdot 10^{-3}$ to $+0.19 \cdot 10^{-3}$ Pg C/yr at a 95 % bilateral confidence (**Fig. 5.3**), this range includes increase (5 % of the models) and decrease (95 % of the models) in the net annual carbon sink as plausible outcomes.

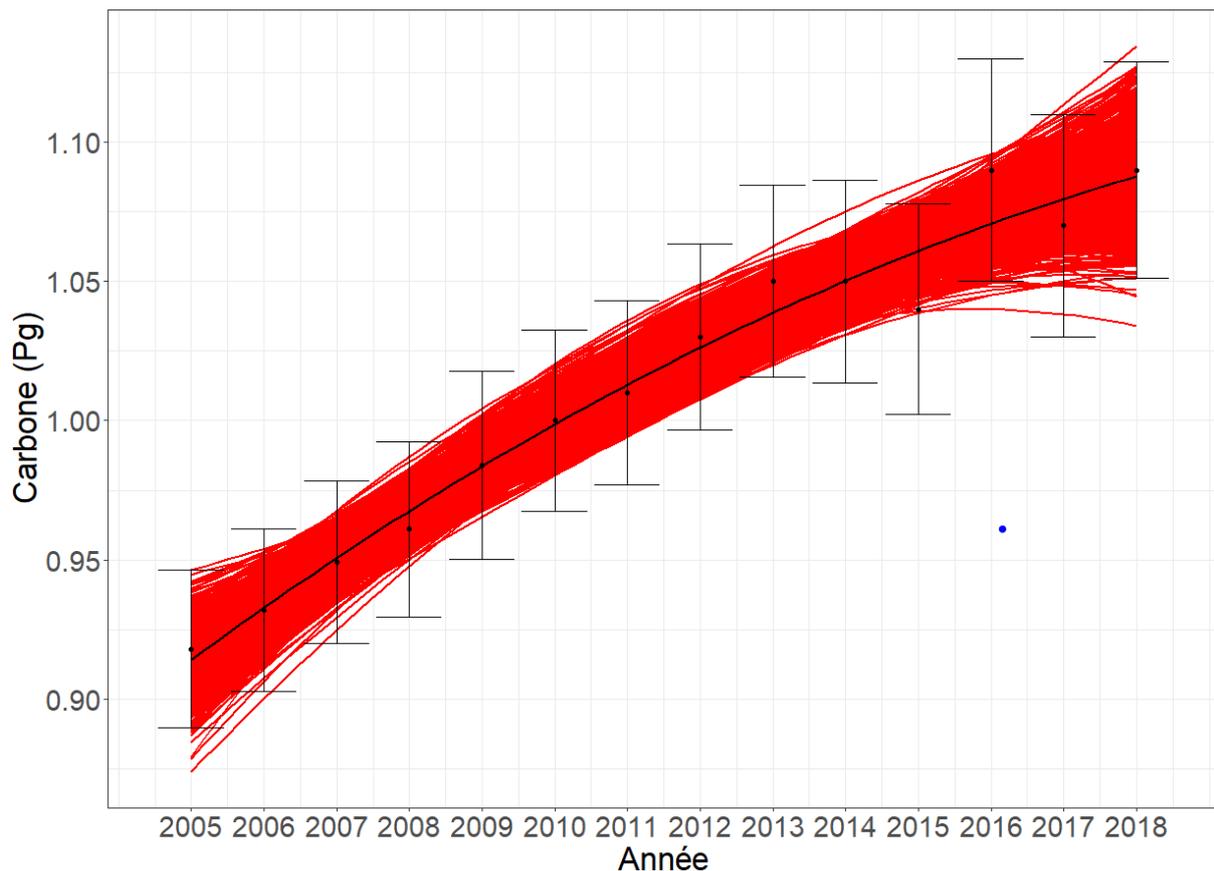


Figure 5.3: 1000 quadratic models between carbon stocks and time period (2005-2018) for M3. Each quadratic model (in red) is performed for carbon stocks values randomize for each year in a normal distribution based on carbon stocks means (in black) and their respective standard deviations. M3 (wood density data: XDM, aerial volume estimation: Vallet).

Linear and quadratic models of the carbon stock were tested against each other as nested models using likelihood ratio test. The null hypothesis is that the more complex model does not improve significantly the fit of the model. 22.3 % of tests were significant (F-test < 0.05) difference between the two models (rejecting the null hypothesis) with a proven slow-down (negative quadratic coefficient) and 0.1 % of tests were significant (F-test < 0.05) between the two models with a proven speed-up (positive quadratic coefficient). 77.7 % of the tests were therefore non-significant with the more complex model not being proven to improve the fit of the model, and does not prove any speed-up or slow-down of the carbon sink (H3).

With M4, and the use of total aerial volume from EMERGE project, this percentage of significant test with a proven slow-down increased to 30.2 %, but with 0 % proven speed-up.

Ancova analysis

The ANCOVA analysis (**Tab. 5.4**) between carbon stocks against time period and methods were performed by pairs of methods to identify carbon sink and carbon stocks differences.

	Data subset	Model structure (additive or interaction)	Time effect (Mt/yr)	Year F-test	Method F-test	Interaction F-test	R ²
Carbon stock	M1/M2	$a_i + b_i$ year	-	$<10^{-4***}$	$<10^{-3***}$	0,68	0,96
	M1/M2	$a_i + b$ year	12	$<10^{-4***}$	$<10^{-3***}$	-	0,96
	M1/M3	$a_i + b_i$ year	-	$<10^{-4***}$	$<10^{-4***}$	0,29	0,98
	M1/M3	$a_i + b$ year	13	$<10^{-4***}$	$<10^{-4***}$	-	0,97
	M1/M4	$a_i + b_i$ year	-	$<10^{-4***}$	$<10^{-4***}$	0,52	0,97
	M1/M4	$a_i + b$ year	13	$<10^{-4***}$	$<10^{-4***}$	-	0,97
	M3/M4	$a_i + b_i$ year	-	$<10^{-4***}$	$<10^{-2**}$	0,74	0,95
	M3/M4	$a_i + b$ year	13	$<10^{-4***}$	$<10^{-2**}$	-	0,95

Table 5.4: Covariance analyses of carbon stocks and time across methods. For each analysis, two models are systematically fitted and compared where only carbon stocks (intercept, a) or carbon stocks and intensity (b) differ between the methods under scrutiny. Indices: i = methods compared. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Between M1 and M2 we found no interaction ($p = 0.68$) between method and time period, showing no significant change in carbon sink when aerial volume is calculated with EMERGE equation and with Vallet equations. There was also a significant difference between the two methods ($p < 10^{-3}$) showing a significant difference between carbon stocks.

Between M1 and M3, we showed that they were no interaction ($p = 0.29$) between method and calendar year on carbon stock, showing that carbon sink was not significantly depending on the wood density dataset under consideration. Yet, the difference in carbon stocks was significant ($p < 10^{-4}$, **Tab. 5.4**) supporting H1 and the underestimation of carbon stocks with M1.

Between M1 and M4, there was no interaction between method and time period ($p = 0.52$), the difference between method was significant ($p < 10^{-4}$).

Finally between M3 and M4, we found no significant interaction ($p = 0.74$) between these two methods. A significant ($p < 10^{-4}$) difference was found between carbon stocks level, showing the importance of the method choice in aerial volume estimation between Vallet and EMERGE for stocks estimation.

Discussion

French forests contribute to 10% of the total aboveground carbon stocks found in Europe (outside Russia, Forest Europe 2020) making it the most important carbon stock. A good estimation is therefore recommended. Moreover central-west Europe (comprising France) has the second highest annual total carbon stock (aboveground and belowground) increase with 35.5 Mt C/yr (or 0.035 Pg/yr) after Central-East Europe in 2010-2020 (Forest Europe 2020).

Current biomass and carbon estimation are based on old wood density values that come from small sample size and limited geographic coverage. This does not take into account any intraspecific variability of wood density. Aerial volume estimations are described in Vallet et al. 2006 with a form factor equation (only 7 equations were developed, for 7 species) applied to cylindrical equations of stem volume.

For both wood density data and aerial volume estimation, more recent techniques exist. We found that the current method has been underestimated biomass and carbon stocks with the new wood density (XDM) values. On the contrary, the current stocks were overestimated if we consider the more recent aerial volume estimation (EMERGE) with a smaller impact of volume equations compared to wood density databases. When considering both of these new methods, the current method would be an underestimation of biomass and carbon stocks (**Fig. 5.1, Tab. 5.2**).

We found that changing the wood density dataset or the volume equations does not change the carbon sink (**Tab. 5.4**). Either way a positive carbon sink was identified which is coherent with other national and international reports (CITEPA 2020, Forest Europe 2020).

Biomass ratio (Total biomass divided by total volume, Kauppi et al. 2006) was found with no significant ($p = 0.58$) variation with a mean value of 557 kg/m^3 for M3 and seems to indicate no change in forest composition in French forests.

We found a significant difference in carbon stocks between all methods. New wood density values were therefore higher than the one calculated by Mathieu (1877) and corrected by Dupouey (2002). Several hypotheses can be developed: XDM project gave a better representation of forest diversity by covering all France forest types and environment conditions, and taking into account intraspecific variability through diameter class and GRECO compared to wood samples used in Mathieu (1877) with an average sample size of 5. Also, humidity hypothesis of 12 % given by Dupouey (2002) could be not accurate, for example in the XDM project, samples reached 7 % at a maximum when stocked, therefore wood density values could have been underestimated. And last hypothesis was an increase in wood density compared to the 19th century with an increase in drought that could reduce vessel diameter in wood and therefore increase wood density (Hacke and Sperry 2001), but this one can be invalidated by the study managed by Pretzsch (2018) showing a decrease in wood density since 1870 in central Europe.

Difference between M1 and M2 was less important than between M1 and M3 (**Tab. 5.2**). This smaller difference was due to the use of different aerial volume equations: Vallet vs EMERGE. We know that allometric equation from Vallet et al. 2006 have been developed for 7 species whereas for EMERGE, equations have been developed for 24 species. Therefore the second one may be more adapted for a greater number of species. On the contrary, with fewer equations, some of them have to be used on species that were not involved in their development and could result in a more biased result. Also it is important to keep in mind that EMERGE equations have never been validated on representative NFI samples to date.

One limitation of the technique we used is applying one wood density value found at breast height to the whole tree volume (including bark) knowing that wood density can vary greatly with height and in branches or bark (Wassenberg et al. 2015). This could mean the need for a correction factor for wood density but this would need further researches.

In this study we added an intraspecific level in the wood density estimation. A lot of studies used only a mean value for each species (Chave et al. 2009). In order to evaluate the impact of this intraspecific variability we used an ANCOVA between aerial biomass of M3 with year and a categorical variable with two types one with one being mean species value and the other the one chosen using species, diameter class and Greco. After checking for interaction ($p = 0.99$), there was no significant difference between the two types under study ($p = 0.60$) with a mean underestimation of 5 Mt of biomass stocks, showing that species mean values can suffice for biomass estimation, when a good estimation of wood density is known (great sample size and geographic coverage).

Recent reports are showing a slow-down of annual carbon uptake for French forests (CITEPA, 2020). This trend was also identified in Europe (Nabuurs et al. 2013) and was associated with an increase in harvest (linked to bioeconomy and replacing non-sustainable material), but also with climate change affecting forest growth and increasing disturbances like fires, windstorms and insect outbreaks (Ceccherini et al. 2020)

We used our new carbon stocks estimation with a quadratic model (**Fig. 5.3**) and we were able to estimate the slow-down with its standard deviation. This results in a 95 % interval with both an increase and decrease of the annual carbon uptake, and the comparison between linear regression and quadratic only showed less than 22.3 % cases for M3 and 30.2 % for M4 (in a bootstrap with 1000 samples) where the slow-down was significant ($F\text{-test} < 0.05$). Therefore a current slow-down in carbon uptake in French forests was not demonstrated. Nonetheless effect of climate change on tree growth have been detected in France (Charru et al. 2017, Ols et al. 2020) with a decline, that may not be already detected with NFI sample errors. Thus, forest incentives should be taken to avoid any strong forest declines in the future under climate change (Nabuurs et al. 2019).

Conclusion

New wood density estimation and more recent aerial volume calculation were found available. We therefore wanted to study the impact of such new information on biomass and carbon estimation for French contexts using NFI data.

We found that there was a great underestimation of biomass and carbon stocks in French forests with the old dataset compared to XDM data, more important for volume estimation from Vallet than EMERGE. We also found that biomass and carbon sinks did not differ significantly when using XDM or the EMERGE project as aerial volume estimation. Slow-down of the annual carbon uptake could not be proven with NFI sample errors, but future evolution of French forest carbon stocks needs to be followed.

A slow-down in carbon sink could be expected in the next years.

This new wood density valued can be used for future biomass and carbon stocks estimation as well as a new estimation of old forests biomass stocks before 2005. Also identifying the part of broadleaves and conifers in carbon uptake are of importance for future studies.

References

Agreement, P. (2015, December). Paris agreement. In Report of the Conference of the Parties to the United Nations Framework Convention on Climate Change (21st Session, 2015: Paris). Retrived December (Vol. 4, p. 2017).

Akujärvi, A., Shvidenko, A., & Pietsch, S. A. (2019). Modelling the impacts of intensifying forest management on carbon budget across a long latitudinal gradient in Europe. *Environmental Research Letters*, 14(3), 034012.

Anderson-Teixeira, K. J., Snyder, P. K., Twine, T. E., Cuadra, S. V., Costa, M. H., & DeLucia, E. H. (2012). Climate-regulation services of natural and agricultural ecoregions of the Americas. *Nature Climate Change*, 2(3), 177-181.

Arora, V. K., & Montenegro, A. (2011). Small temperature benefits provided by realistic afforestation efforts. *Nature Geoscience*, 4(8), 514-518.

Audinot, T., Wernsdörfer, H., & Bontemps, J. D. (2020). Ancient forest statistics provide centennial perspective over the status and dynamics of forest area in France. *Annals of Forest Science*, 77(3), 1-24.

Bergès, L., Nepveu, G., & Franc, A. (2008). Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 567-579.

Ceccherini, G., Duveiller, G., Grassi, G., Lemoine, G., Avitabile, V., Pilli, R., & Cescatti, A. (2020). Abrupt increase in harvested forest area over Europe after 2015. *Nature*, 583(7814), 72-77.

Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 409-420.

CITEPA. (2020). Inventaire des émissions de polluants atmosphériques et de gaz à effet de serre en France – Format Secten.

Deleuze, C., Morneau, F., Constant, T., Saint André, L., Bouvet, A., Colin, A., ... & Jaeger, M. (2013). Le projet EMERGE pour des tarifs cohérents de volumes et biomasses des essences forestières françaises métropolitaines. *Rendezvous Techniques ONF*, 32-36.

Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J. P., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., ... & Vallet, P. (2014). Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. *Rendez-vous Techniques ONF*, 22-32.

Denardou, A., Hervé, J. C., Dupouey, J. L., Bir, J., Audinot, T., & Bontemps, J. D. (2017). L'expansion séculaire des forêts françaises est dominée par l'accroissement du stock sur pied et ne sature pas dans le temps. *Revue forestière française*.

Dietz, P. (1975). Dichte und Rindengehalt von Industrieholz. *Holz als Roh- und Werkstoff*, 33(4), 135-141.

Dupouey, JL, (2002). Estimation de la densité du bois pour les espèces ligneuses de la flore de France à partir d'une synthèse bibliographique. Unpublished work.

Efron, B. Bootstrap methods: Another look at the jackknife, 1979. *The Annals of Statistics*, 7(1), 126.

Egusa, T., Kumagai, T. O., & Shiraishi, N. (2020). Carbon stock in Japanese forests has been greatly underestimated. *Scientific Reports*, 10(1), 1-9.

FOREST EUROPE 2015 (2020) State of Europe's forests

Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., & Leban, J. M. (2009). Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Annals of forest science*, 66(8), 804.

Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 4(2), 97-115.

Hervé JC. (2016) France. In: Vidal C., Alberdi I., Hernández Mateo L., Redmond J. (eds) *National Forest Inventories*. Springer, Cham.

IGN. (2018). Les tarifs de cubage de l'Inventaire forestier national depuis 2005. Unpublished work.

IGN. (2018). La forêt française – État des lieux et évolutions récentes – Panorama des résultats de l'inventaire forestier – Édition 2018, 56 pages.

IGN. (2019). Méthodologie. Pour bien comprendre les résultats publiés 2014-2019, 38 pages.

https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/191023-methodologie_v2.pdf

IPCC, R., & Revised, I. E. A. (2006). IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, 10-1.

- Jacquin, P., Mothe, F., Longuetaud, F., Billard, A., Kerfriden, B., & Leban, J. M. (2019). CarDen: A software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 156, 606-617.
- Keith, H., Lindenmayer, D., Mackey, B., Blair, D., Carter, L., McBurney, L., ... & Konishi-Nagano, T. (2014). Managing temperate forests for carbon storage: impacts of logging versus forest protection on carbon stocks. *Ecosphere*, 5(6), 1-34.
- Leban, J. M., Hervé, J. C., Bontemps, J. D., Longuetaud, F., Mothe, F., Jacquin, P. (2016). Measurement of the annual biomass increment of the French forests – XYLODENSMAP project. In: IUFRO Working Parties 5.01.04 and 3.02.04 (WoodQc), 12–17 June 2016, Québec/Baie-St-Paul, Canada.
- Leban J. M. , Kerfriden B., Jacquin P., Lacarin M., Taupin A., Mola C., Duprez C., Chabot S., Dauffy V., Morneau F., Wurpillot S., Hervé J. C. (2020). Wood basic density for 125 tree forest species from the French forests. <https://doi.org/10.15454/XFOPL1>
- Loustau, D., Déqué, M., Ciais, P., Davi, H., Badeau, V., Dupouey, J. L., ... & Disnar, R. (2004). Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. In Rapport Final Projet GICC 2001" Gestion des impacts du changement climatique" et Convention Gip ECOFOR n 3/2001, Juin 2004, INRA, Bordeaux-Pierroton (France).
- Luyssaert, S., Schulze, E. D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B. E., ... & Grace, J. (2008). Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455(7210), 213-215.
- Mathieu A ., (1877), Flore forestière, 3ème édition, Berger-Levrault, Paris, 618 p.
- 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(9), 792-796.
- Nabuurs, G. J., Verweij, P., Van Eupen, M., Pérez-Soba, M., Pülzl, H., & Hendriks, K. (2019). Next-generation information to support a sustainable course for European forests. *Nature Sustainability*, 2(9), 815-818.
- Ols, C., Hervé, J. C., & Bontemps, J. D. (2020). Recent growth trends of conifers across Western Europe are controlled by thermal and water constraints and favored by forest heterogeneity. *Science of The Total Environment*, 742, 140453.
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... & Ciais, P. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993
- 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.
- R Development Core Team, R. F. F. S. C. (2011). R: A language and environment for statistical computing.

Robert N, Vidal C, Colin A, Hervé JC, Hamza N, Cluzeau C (2010) France. In: Tomppo E, Gschwantner T, Lawrence M, McRoberts RE (eds) National forest inventories—pathways for common reporting. Springer, Heidelberg, pp 207–221.

Tollefson, J. (2017). The wooden skyscrapers that could help to cool the planet. *Nature News*, 545(7654), 280.

Vallet, P., Dhôte, J. F., Le Moguédec, G., Ravart, M., & Pignard, G. (2006). Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3), 98-110.

Wassenberg, M., Chiu, H. S., Guo, W., & Spiecker, H. (2015). Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. *Trees*, 29(2), 551-561.

Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519-524.

Supplementary materials

Supplementary Material 1 for Ten years of French forests carbon sink

Imputation methods

Based on literature knowledge and data available for all increment cores, we selected different level for calculation of mean values. Species (SP) was the first level, it is well known being used to assess mean wood density values (IPCC 2006). Then intra-tree studies found that age and ring width were best predictors of wood density variability (Franceschini et al 2010, Guilley et al. 1999). Diameter (DIM) was the best available variable to approximate these two variables. We used 5 diameter class based on NFI classification described in **Tab. 1**.

Finally growth conditions were also identified as important factor in wood density variability (Bergès et al. 2008, Franceschini et al. 2013). To approximate this, we used ecological regions as defined by the NFI: GRECO and sylvoécorégions (SER, IGN 2013). Therefore we had different combinations available: SP, SP/DIM, SP/GRECO, SP/SER, SP/DIM/GRECO and SP/DIM/SER.

To evaluate these methods we used cross-validation on our initial dataset, the dataset was separated in three dataset with a random and stratified (by the smaller strata SP/DIM/SER, each stratum with more than 30 wood density values) sampling method with 21 614 wood density values. Two-third of the dataset was used to calculate the mean wood density values and one third to apply these wood density values and compared it to the measurements. Doing this three times, changing the data subset, we calculated the root mean square error:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^{n/2} (WD_{imp_{ij}} - WD_{ic_{ij}})^2}{n}}$$

With WD_{imp} the wood density calculated as mean values, WD_{ic} the wood density values measurements on the increment cores, n the number of trees in the data subset, i the group number (here $i = 1, 2$ and 3), and j the tree number.

RMSE can be found in **Tab. 2**.

The best RMSE were found for the combination with species, diameter class and sylvoécórégions, and the one with species, diameter class and Greco. We then chose the second one because to increase the number of wood density values in the strata.

Difference with M3 between XDM values and XDM values after imputations

Using the method using aerial volume estimation with Vallet equations and XDM values (M3), we compared the total biomass stocks in 2016-2017 using the mean values calculated by species diameter class and Greco that was then applied to the inventoried trees, and another method using XDM data, but with the wood density values measured on increment cores (M3.0). The biomass stocks can be found in **Tab. 3**. In 2016 using imputation leads to an overestimation of biomass stocks of +7.5 Mt (+0.33%) and in 2017 there is an underestimation of biomass stocks of -8.5 Mt (-0.38%) showing that this method did not change the final results.

Class	Circumference (mm)	class	Diameter class (cm)
1	[235 ; 395[[7,5 ; 12,5[
2	[395 ; 705[[12,5 ; 22,5[
3	[705 ; 1175[[22,5 ; 37,5[
4	[1175 ; 1645[[37,5 ; 52,5[
5	[1645 ; +∞[[52,5 ; +∞ [

Table 1: Diameter class used in the combinations

Combinations	RMSE (kg/m ³)
SP	58,9
SP/DIM	55,8
SP/SER	57,1
SP/GRECO	58,2

SP/DIM/SER	55,1
SP/DIM/GRECO	55,3

Table 2: RMSE for different combinations

Year	M3 (Pg)	M3.0 (Pg)
2016	2,29	2,28
2017	2,24	2,25

Table 3: Total aerial biomass in 2016 and 2017 using M3 and M3.0 with XDM measurements

References

- Bergès, L., Nepveu, G., & Franc, A. (2008). Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 567-579.
- Franceschini, T., Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J. C., Gegout, J. C., & Leban, J. M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Annals of forest science*, 67(8), 816-816.
- Franceschini, T., Bontemps, J. D., Perez, V., & Leban, J. M. (2013). Divergence in latewood density response of Norway spruce to temperature is not resolved by enlarged sets of climatic predictors and their non-linearities. *Agricultural and forest meteorology*, 180, 132-141.
- Guilley, É., Hervé, J. C., Huber, F., & Nepveu, G. (1999). Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density. *Annals of Forest Science*, 56(6), 449-458
- IPCC, R., & Revised, I. E. A. (2006). IPCC guidelines for national greenhouse gas inventories. Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, 10-1.
- IGN (2013). Fiches descriptives des grandes régions écologiques (GRECO) et des sylvoécorégions (SER). <https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?article773> (visited 31/08/2020).

**Supplementary Material 2 for
Ten years of French forests carbon sink**

Old wood density values

In 1877 Mathieu measured wood density values on an average of 5 samples for each species at anhydrous state or air dried. Based on these measurements, Dupouey (2002) calculated corrected basic wood density data based on humidity hypothesis and volumetric shrinkage equation, these values are currently used by the NFI for biomass calculation and are described in **Tab. 1**. Even when we used the XyloDensMap (XDM) wood density dataset, we had some orphan tree species in 2005-2015, we then used the previous dataset, and the list of these species is provided in **Tab. 2**.

Volume estimations

Volume estimations were based on the current method (total aerial volume equation from Vallet et al. 2006) and the EMERGE project (Deleuze et al. 2013, Deleuze et al. 2014). The allometric equation from Vallet have been developed for 7 species (Vallet et al. 2006) for calculating a form factor used to convert stem volume calculated as a cylindrical tree in aerial total volume (v_{tot} in m^3). The equation is described here:

$$\text{form}(c_{130}, h_{tot}) = (\alpha + \beta \times c_{130} + \gamma \times \text{hdn}) \left(1 + \frac{\delta}{c_{130}^2} \right) + \varepsilon$$

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

With c_{13} the circumference at breast height (in cm), hdn the hardness defined as the square root of c_{13} divided by h_{tot} , the height of the tree (in m). The difference coefficient can be found in **Tab. 1**.

In the EMERGE project, it's all new equations for calculating aerial total volume ($VolTot$ in m^3) given for all species with specific coefficient for each species and group of species (in total 25). The equation is described here:

$$VolTot = \frac{h_{tot} \cdot c_{130}^2}{4\pi \left(1 - \frac{1.3}{h_{tot}} \right)^2} \left(a + b \cdot \frac{\sqrt{c_{130}}}{h_{tot}} + c \cdot \frac{h_{tot}}{c_{130}} \right)$$

With c_{13} the circumference measured at breast height (in m), h_{tot} the height of the tree (in m), and a, b and c the coefficients for each species described in **Tab.1**.

Species name in French	WD (Matthieu)	α	β	γ	δ	a	b	c
Chêne pédoncule	0,54	0,471	-0,000345	0,377	0	0,5610423	0,6610672	-0,0023506
Chêne sessile	0,58	0,471	-0,000345	0,377	0	0,5610423	0,6610672	-0,0023506
Chêne rouge	0,56	0,471	-0,000345	0,377	0	0,5111229	0,6610672	-0,0016648
Chêne pubescent	0,65	0,471	-0,000345	0,377	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne vert	0,73	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne tauzin	0,64	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne faux- liège	0,7	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne-liège	0,7	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Hêtre	0,55	0,395	0,000266	0,421	45,4	0,5418651	0,6610672	-0,0015011
Châtaignier	0,47	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Charme	0,61	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5332108	0,6610672	-0,001498
Bouleau pubescent	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,4933525	0,6610672	-0,0015854
Bouleau verruqueux	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,4933525	0,6610672	-0,0015854
Aulne de corse	0,42	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Aulne glutineux	0,42	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Aulne blanc	0,42	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Robinier faux acacia	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Erable plane	0,51	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Erable sycomore	0,51	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Micocoulier	0,55	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Frêne commun	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,508637	0,6610672	-0,0009658
Frêne a fleur	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,508637	0,6610672	-0,0009658
Frêne oxyphylle	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,508637	0,6610672	-0,0009658
Orme champêtre	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Orme lisse	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572

Orme de montagne	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Peuplier cultivé	0,35	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tilleul à petites feuilles	0,43	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tilleul à grandes feuilles	0,43	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Erable champêtre	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5335184	0,6610672	-0,0016309
Erable de Montpellier	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5335184	0,6610672	-0,0016309
Erable à feuilles d'obier	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5335184	0,6610672	-0,0016309
Merisier	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5214063	0,6610672	-0,0016669
Cerisier	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5214063	0,6610672	-0,0016669
Cerisier à grappes	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5214063	0,6610672	-0,0016669
Cerisier tardif	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5214063	0,6610672	-0,0016669
Figuier de carie	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Poirier à feuilles d'amandier	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Poirier commun	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Pommier sauvage	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Amandier	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Prunier domestique	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Alisier blanc	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Sorbier des oiseleurs	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Cormier	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Alisier de fontainebleau	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Alisier de mougeot	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Poirier à feuilles en	0,58	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572

cour								
Tremble	0,38	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule blanc	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule marsault	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule cendre	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule faux daphné	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule cassant	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule drape	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule pédicelle	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule a cinq étamines	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule rouge	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule a trois étamines	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule des vanniers	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Saule roux	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Platane a feuilles d'érable	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Platane d'occident	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Platane d'orient	0,5	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Noyer commun	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5214063	0,6610672	-0,0016669
Noyer noir	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5214063	0,6610672	-0,0016669
Olivier d'Europe	0,75	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Mimosa	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Erable negundo	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Marronnier d'inde	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Ailante	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Catalpa	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Caroubier	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Plaqueminier	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572

Frêne d'Amérique	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Pistachier vrai	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne écarlate	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne des marais	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tilleul d'Amérique du nord	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tilleul argente	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Liquidambar	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Filao	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Autre feuillu	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Noisetier coudrier	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Charme houblon	0,66	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Peuplier blanc	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Peuplier grisard	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Peuplier noir	0,37	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Chêne chevelu	0,67	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5610423	0,6610672	-0,0023506
Eucalyptus (genre)	0,56	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Aulne vert	0,42	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Cytise aubour	0,6	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Cytise des alpes	0,6	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Cornouiller male	0,74	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Arbousier	0,64	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Alisier torminal	0,62	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tulipier de virginie	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Pin maritime	0,46	0,311	0,000405	0,34	191	0,3958147	1,7559232	-0,0018622
Pin sylvestre	0,44	0,311	0,000405	0,34	191	0,3716064	1,7559232	0,000635

Pin laricio de corse	0,46	0,311	0,000405	0,34	191	0,305668	1,7559232	0,0027875
Pin laricio de Calabre	0,46	0,311	0,000405	0,34	191	0,305668	1,7559232	0,0027875
Pin de salzmann	0,46	0,311	0,000405	0,34	191	0,305668	1,7559232	0,0027875
Pin noir d'Autriche	0,46	0,311	0,000405	0,34	191	0,304806	1,7559232	0,0034877
Pin parasol	0,48	0,311	0,000405	0,34	191	0,3322957	1,7559232	0,0020586
Pin weymouth	0,34	0,311	0,000405	0,34	191	0,356283	1,7559232	0,0010933
Pin d'Alep	0,45	0,311	0,000405	0,34	191	0,4032249	1,7559232	0,0007039
Pin brutia (ou) eldarica	0,45	0,311	0,000405	0,34	191	0,4032249	1,7559232	0,0007039
Pin a crochets	0,44	0,311	0,000405	0,34	191	0,4425746	1,7559232	-0,0005092
Pin cembro	0,39	0,311	0,000405	0,34	191	0,3322957	1,7559232	0,0020586
Pin mugo	0,44	0,311	0,000405	0,34	191	0,4324128	1,7559232	0,0011521
Sapin pectine	0,38	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3978978	1,7559232	0,0016785
Epicéa commun	0,37	0,631	-0,000946	0	0	0,3034232	1,7559232	0,0038966
Mélèze d'Europe	0,48	0,55	-0,00135	0,322	0	0,3765751	1,7559232	0,0010702
Douglas	0,43	0,534	-0,00053	0	56,6	0,2350144	1,7559232	0,0038935
Cèdre de l'atlas	0,36	0,631	-0,000946	0	0	0,3402012	1,7559232	0,0021991
Cyprès de Provence	0,4	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
If	0,58	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Cyprès de Lambert	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Cèdre de chypre	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Cèdre de l'Himalaya	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Pin de Monterey	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Cyprès de l'Arizona	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Epicéa omorica	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Thuja géant	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345

Cyprès de Lawson	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Sapin du Colorado	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Sapin de Cilicie	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Pin de Murray	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Sequoia toujours vert	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Sequoia géant	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Cyprès chauve	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Tsuga heterophylle	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Cryptomeria du japon	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Autre résineux	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Genévrier thurifere	0,48	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Sapin d'Andalousie	0,37	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3595496	1,7559232	0,0030448
Sapin de Céphalonie	0,37	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3595496	1,7559232	0,0030448
Sapin de Turquie	0,37	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3595496	1,7559232	0,0030448
Sapin de nordmann	0,37	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3749583	1,7559232	0,0022321
Sapin de Vancouver	0,36	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3595496	1,7559232	0,0030448
Sapin noble	0,36	0,55	-0,000749	0,277	0	0,3595496	1,7559232	0,0030448
Epicéa de Sitka	0,36	0,631	-0,000946	0	0	0,3505642	1,7559232	0,0017292
Mélèze du japon	0,42	0,55	-0,00135	0,322	0	0,3765751	1,7559232	0,0010702
Mélèze hybride	0,42	0,55	-0,00135	0,322	0	0,3765751	1,7559232	0,0010702
Cèdre du Liban	0,36	0,631	-0,000946	0	0	0,3402012	1,7559232	0,0021991
Pin à l'encens et hybrides	0,44	0,311	0,000405	0,34	191	0,3322957	1,7559232	0,0020586
Tilleul de hollande	0,43	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572

Paulownia	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tilleul vert	0,52	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Thuya du canada	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Tsuga du canada	0,39	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Houx	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Murier blanc	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Murier de chine	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Murier noir	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Oranger des osages	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Vernis vrai	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Sorbier de Finlande	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Sorbier de suède	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Aubépine azerolier	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Aubépine épineuse	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Aubépine monogyne	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Bourdaine	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Buis	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Cognassier	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Oranger	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Cédratier	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Mandarinier	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Arbre de Judée	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Filaire a feuilles larges	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Kaki	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Laurier noble	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Olivier de bohème	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Abricotier	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Prune-cerise	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572

Cerisier de Sainte-Lucie	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Poirier neigeux	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Sumac de virginie	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Sureau noir	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tamaris d'Afrique	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Tamaris de France	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Genévrier commun	0,48	0,428	-0,000191	0,456	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Genévrier oxycedre	0,48	0,631	-0,000946	0	0	0,3563889	1,7559232	0,0017345
Bruyère arborescente	0,53	0,631	-0,000946	0	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Prunelier	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Nerprun alaterne	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Nerprun des alpes	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Nerprun purgatif	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Fusain d'Europe	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Filaire a feuilles étroites	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Prunier de Briançon	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Pistachier lentisque	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Pistachier térébinthe	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572
Sureau rouge	0,53	0,428	-0,000191	0,456	0	0,5219646	0,6610672	-0,0016572

Table 1: Wood density values used in the current method, Vallet coefficients and EMERGE coefficient used in the aerial volume equation.

Species	wood density
<i>Tilia x europaea</i>	0,43
<i>Sorbus intermedia</i>	0,58
<i>Karpatiosorbus latifolia</i>	0,58
<i>Pyrus cordata</i>	0,58
<i>Salix triandra</i>	0,37
<i>Salix pentandra</i>	0,37
<i>Salix purpurea</i>	0,37
<i>Salix daphnoides</i>	0,37
<i>Salix viminalis</i>	0,37
<i>Juglans regia</i>	0,52
<i>Juglans nigra</i>	0,52
<i>Liquidambar styraciflua</i>	0,52
<i>Acacia dealbata</i>	0,52
<i>Eucalyptus (Genus)</i>	0,56
<i>Laburnum alpinum</i>	0,6
<i>Cydonia oblonga</i>	0,53
<i>Crataegus azarolus</i>	0,53
<i>Morus alba</i>	0,53
<i>Citrus x sinensis</i>	0,53
<i>Tamarix africana</i>	0,53
<i>Rhus typhina</i>	0,53
<i>Sambucus racemosa</i>	0,53
<i>Tamarix gallica</i>	0,53
<i>Toxicodendron vernicifluum</i>	0,53
<i>Tamarix gallica</i>	0,53
<i>Pinus nigra subsp. salzmannii</i>	0,46
<i>Cupressus arizonica</i>	0,39

<i>Cedrus brevifolia</i>	0,39
<i>Picea omorika</i>	0,39
<i>Cryptomeria japonica</i>	0,39
<i>Pinus contorta</i>	0,39
<i>Sequoia sempervirens</i>	0,39
<i>Thuja plicata</i>	0,39
<i>Abies Bornmuelleriana</i>	0,37
<i>Abies cephalonica</i>	0,37
<i>Abies pinsapo</i>	0,37

Table 2: Orphan trees and their respective wood density values used

References

- Deleuze, C., Morneau, F., Constant, T., Saint André, L., Bouvet, A., Colin, A., ... & Jaeger, M. (2013). Le projet EMERGE pour des tarifs cohérents de volumes et biomasses des essences forestières françaises métropolitaines. Rendez-vous Techniques ONF, 32-36.
- Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J. P., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., ... & Vallet, P. (2014). Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. Rendez-vous Techniques ONF, 22-32.
- Dupouey, JL, (2002). Estimation de la densité du bois pour les espèces ligneuses de la flore de France à partir d'une synthèse bibliographique. Unpublished work.
- IGN (2018). Les tarifs de cubage de l'Inventaire forestier national depuis 2005. Unpublished work.
- Loustau, D., Déqué, M., Ciais, P., Davi, H., Badeau, V., Dupouey, J. L., ... & Disnar, R. (2004). Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. In Rapport Final Projet GICC 2001" Gestion des impacts du changement climatique" et Convention Gip ECOFOR n 3/2001, Juin 2004, INRA, Bordeaux-Pierroton (France).
- Mathieu A ., (1877), Flore forestière, 3ème édition, Berger-Levrault, Paris, 618 p.
- Vallet, P., Dhôte, J. F., Le Moguédec, G., Ravart, M., & Pignard, G. (2006). Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. Forest Ecology and Management, 229(1-3), 98-110.

5.2. Conclusion chapitre 5

Dans ce chapitre 5 on a appliqué des méthodes d'imputations conditionnelles développées dans le chapitre 4 sur une période de 2005 à 2018 couvrant la nouvelle méthode de l'IFN à savoir un inventaire forestier systématique sur l'ensemble du territoire actualisé annuellement.

On a aussi testé deux méthodes de calcul du volume aérien total que sont la méthode actuelle (Equations de Vallet et al. 2006) et la méthode EMERGE plus récente (Deleuze et al. 2013, Deleuze et al. 2014) mais pas encore implémentée par l'IFN.

On a trouvé que la méthode actuelle (données d'infradensité du bois issues de CARBOFOR et données d'équations de volume de Vallet) entraînait une sous-estimation importante de 9 % en comparaison à l'utilisation des données d'infradensité du bois XDM issues de l'imputation conditionnelle. En changeant aussi la méthode de calcul du volume aérien totale, c'est-à-dire en passant de Vallet à EMERGE, cette sous-estimation n'est plus que de 7 %.

Avec un changement de base de données de densité du bois ou de méthode d'estimation du volume aérien total, le puits annuel de carbone ne diffère pas.

On n'a pas pu détecter un ralentissement avéré du puits annuel de carbone. Plusieurs années pourraient être nécessaires pour confirmer un possible ralentissement de ce puits, déjà détecté en Europe qui semble s'expliquer par une augmentation de la récolte de bois (Nabuurs et al. 2013, Ceccherini et al. 2020) mais cette augmentation est disputée dans le cas de la France (Picard et al. 2021).

Après avoir cherché à estimer la densité du bois pour des calculs de biomasse, on va passer à l'échelle de la ressource nationale, sur des gradients environnementaux. Dès lors que l'on étudie une telle échelle, les variabilités intraspécifique et interspécifique de la densité du bois jouent toutes les deux un rôle dans la variabilité totale de la densité du bois. Il faut donc quantifier l'impact respectif de ces deux variabilités, et le rôle des gradients environnementaux sur la croissance des arbres.

Chapitre 6 : Variation de l'infradensité du bois, de la biomasse et du volume à grandes échelles le long de gradients environnementaux

Nous avons pu voir dans les chapitres précédents une première analyse des variations intra et interspécifiques des mesures d'ID de notre nouvelle base de données. On a ainsi observé la faible part de variance de l'ID expliquée en intraspécifique par des variables mesurées par l'IFN et par des variables climatiques. Il n'en demeure pas moins qu'il existe une variabilité intraspécifique importante de l'ID sur toutes les espèces échantillonnées.

On s'interroge alors sur une variabilité plus globale, à échelle de la ressource et donc au rôle respectif de la variabilité intra et interspécifique, en connaissance de stratégies des espèces, notamment dans l'utilisation des ressources et leur tolérance à différents milieux (Gégout et al. 2005, Markesteijn et al. 2011, Niinemets et Valladares 2006, Laanisto et Niinemets 2015).

Ainsi, à partir d'un raisonnement basé sur les ressources nécessaires au développement des plantes (Chapin et al. 1987), nous étudierons dans un premier temps, les variations du stem biomass ratio (Kauppi et al. 2006) le long de trois gradients environnementaux. Le biomass ratio étant à une échelle donnée, le rapport entre la biomasse aérienne totale et le volume total correspondant : c'est de fait une infradensité moyenne pondérée par le volume de chaque arbre présent sur une parcelle, quelque soit la composition spécifique de la parcelle. Il prend ainsi en compte à la fois la variabilité en interspécifique et la variabilité en intraspécifique. Ici on parlera de stem biomass ratio puisqu'on s'intéresse au volume bois fort tige.

Pour cette analyse nous allons considérer séparément les deux classes botaniques que sont les feuillus et les résineux. Enfin nous identifierons les rôles respectifs de la variabilité intraspécifique et interspécifique sur la variabilité de ce trait fonctionnel, et si la variabilité intraspécifique est négligeable ou pas, le long de ces gradients (Albert et al. 2010, Shipley et al. 2016).

Dans un deuxième temps, nous étudierons également la variation du volume et de la biomasse des forêts le long de ces mêmes gradients, ainsi que leur productivité. Nous pourrons alors identifier les rôles respectifs de la variation en volume et de la variation en biomass ratio sur la variation en biomasse.

6.1. [Article: Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density \(publié dans *Plant Ecology*\)](#)



Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density

Baptiste Kerfriden · Jean-Daniel Bontemps · Jean-Michel Leban

Received: 3 July 2020 / Accepted: 28 November 2020

© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. part of Springer Nature 2021

Abstract Stem biomass ratio (SBR, kg m^{-3}) is a forest state variable that converts forest volume of growing stock into biomass. However, huge intraspecific variation in wood density (WD) driven by biotic and abiotic environments of tree growth remains ignored in C budgets. The aims of this study were (i) to identify variations in SBR along water, soil nutrition and elevation gradients, (ii) to test for differences between broadleaved and conifer tree species in SBR variations, and (iii) to weight the contributions of interspecific and intraspecific diversity in SBR variations. Analyses were based on massive X-ray WD measurements performed on 54,700 tree cores collected in 2016 and 2017 on the spatially systematic plot sampling design of the French national forest inventory (NFI) programme. Stem biomass ratio (SBR) variations along the three gradients were found to be significant, with

differences between botanical classes found on the water gradient only. SBR hence decreased by 73 kg m^{-3} (conifers) and 126 kg m^{-3} (broadleaves) along a 180 mm gradient of soil water holding capacity (SWHC), increased by 153 kg m^{-3} along a full gradient of soil basicity index (SBI), and decreased by 155 kg m^{-3} from 200 to 2000 m of elevation asl. Species distribution, not intraspecific variation in WD, was found to be the main cause of SBR variation along these gradients. SBR was found to be efficient for analysing large scale vegetation changes along environmental gradients, with interspecific variability being well explained by the three gradients. Mean WD species values were found to suffice to assess these SBR variations at the scale of the French forest resources.

Keywords Stem biomass ratio · Wood density · Environmental gradients · Interspecific · Intraspecific · National forest inventory

Communicated by Thomas A. Nagel.

Supplementary information The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s11258-020-01106-0>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

B. Kerfriden · J.-M. Leban (✉)
INRAE, UR 1138, 54280 Champenoux, France
e-mail: jean-michel.leban@inrae.fr

B. Kerfriden · J.-D. Bontemps
IGN, Laboratoire d'Inventaire Forestier, 14 rue Girardet,
54000 Nancy, France

Abbreviations

SBR	Stem biomass ratio
NFI	National forest inventory
SWHC	Soil water holding capacity
SBI	Soil basicity index
WD	Wood density

Introduction

The need to limit global warming to 1.5 °C (IPCC 2018) gives forests a major role to play in sequestering CO₂ (Pan et al. 2011) but this requires sound knowledge of the components of forest biomass. Stem biomass ratio (SBR) is the variable that allows for the conversion of a forest's volume of growing stock into a forest's biomass of growing stock and it therefore plays a key role in forest carbon accounting on a large scale (Kauppi et al. 2006). SBR is defined as the community-weighted mean of the basic wood density (WD), which is the oven-dry weight of the tree stem divided by its green volume (Glass and Zelinka 2010). Basic wood density is a standard desirable reference used for calculating forest biomass and for comparison between species (IPCC 2006, 2019: recommendations regarding biomass estimation have remained constant since 2006). Since both mass and volume depend on moisture content, the analysis of the WD variability from the literature needs to be done rigorously (Williamson and Wiemann 2010; Vieilledent et al. 2018). For convenience, we will use the generic expression 'wood density' or WD for both our measurements and for the results from the literature that reports on WD measured in various wood moisture contents.

Since carbon accounting is performed over wide territories, SBR has to be quantified over representative samples. In this respect, National Forest Inventories (NFI) have been implemented since the early twentieth century in Europe (Tomppo et al. 2010) in order to assess forest resources and their changes over time, including the estimation of tree volumes. They hence form a primary support for systematic sampling of forest areas and mensuration attributes of their growing trees, and should play an increased role in these quantifications.

Due to high additional costs, WD is not routinely measured by NFI programs. Therefore, biomass estimates rely on combining tree volumes from NFIs and at best one average WD value per species (IPCC 2006), or by using allometric biomass equations (Chave et al. 2004). These values are extracted from existing WD databases (Loustau et al. 2004; Dupouey 2002; Mathieu 1877 in France). In Europe, if WD values for some countries are not available, the IPCC 2006 recommendations are to use the WD values published by Dietz (1975). For other continents,

several well-known WD databases have been published by Zanne et al. (2009), a global WD database by Chave et al. (2009), a North America database by Miles and Smith (2009), and an Africa database by Carsan et al. (2012). Also, despite their strong interest, the WD values from these databases are not representative of the large tree populations existing within different national forest resources containing variable growing conditions. The literature hence reports on the huge variability in WD, ranging from 100 to 1300 kg m⁻³ across tree species as inferred from the Wood Density Database (Zanne et al. 2009; Chave et al. 2009). While intraspecific variability is not accurately described in these databases, which are oriented toward trait analysis, intraspecific variation remain important. For instance, WD in *Picea abies* varies from 350 to 500 kg m⁻³ (Trendelenburg and Mayer-Wegelin 1955; Hakkila 1989) and from 650 to 850 kg m⁻³ e.g. in *Quercus petraea* (Bergès et al. 2000, 2008). Nonetheless, when this variation has been considered across contrasting biotic (Fajardo 2016) and abiotic (Fajardo 2018) conditions, WD varies little at the intraspecific level.

Availability of energy, water and nutrient resources is fundamental to forest ecosystem structure and function (Chapin et al. 1987; Reich et al. 2003). It also plays a role in the variability of WD across species and populations (nutrient and water resources in Chave et al. 2009; temperature in Beets et al. 2007 and Filipescu et al. 2014). At the same time, wide gradients in the abiotic environment determine tree species distribution (Hacke and Sperry 2001; Markesteijn et al. 2011; Reich 2014), making the respective influences of inter- and intraspecific variability on the SBR unclear, and prone to depending on spatial scale (Albert et al. 2011; Siefert et al. 2015). Their quantification is thus a key to deciding whether intraspecific variation can be ignored (Shipley et al. 2016). In tropical forests, studies have most often considered both sources of variation along elevation (Zhang and Yu 2018), soil nutrient richness (Liu et al. 2012; Missio et al. 2016; Zhang and Yu 2018), and water availability (Hacke and Sperry 2001; Preston et al. 2006; Markesteijn et al. 2011; Reich 2014; Terra et al. 2018). Nevertheless, few have examined respective contributions of intra- and interspecific variations to WD along these gradients. By contrast, much more emphasis has been placed on single-species studies of WD (e.g. in *Nothofagus pumilio* in Fajardo 2018;

Quercus petraea in Bergès et al. 2008; *Pseudotsuga menziesii* in Lassen and Okkonen 1969). The respective contributions of intra- and interspecific variation in WD to SBR changes along environmental gradients therefore still need investigation.

In this respect, French forests are located in contrasting geologic (acidic to calcareous) and climatic conditions (Rameau et al. 1989), with climates ranging from Mediterranean to continental. With over 150 forest tree species, specific diversity is also maximum in this country with respect to the European continent (Barbati et al. 2014; Bontemps et al. 2019). They also cover 30% of the French territory, at 16.7 million ha (IGN 2016), and therefore encompass 24% of Central-and West European forests, as defined by Forest Europe (2015). WD studies available over this territory are on monospecific stands and limited geographic areas of predominant tree species, including mainly *Fagus sylvatica* (Bouriaud et al. 2004; Bontemps et al. 2013), *Quercus robur* and *petraea* (Ackermann 1995; Guilley et al. 1999; Bergès et al. 2000), *Picea abies* (Bouriaud et al. 2005; Franceschini et al. 2012, 2013) or *Pinus pinaster* (Bouffier et al. 2008). In these publications, WD variation are usually explained by the ring width and ring age variations and sometimes by also including the effects of temperature and precipitation (Franceschini et al. 2013) or other site factors (Bergès et al. 2008). No reference describing interspecific variation in WD in Western European forests was identified, except for an ancient compilation of WD measurements (Mathieu 1877).

In a context where accounting for carbon remains a priority, a full retention of all tree cores routinely collected over the French forest territory by the NFI program (systematic survey design on the whole territory) was implemented. This was initiated in 2016 (Leban et al. 2016) in order to perform massive WD measurements with an X-ray medical scanner (Jacquin et al. 2019). The associated database used in this paper covers 125 tree species and includes 54,700 tree cores (Leban et al. 2020), making it possible to search for SBR responses across environmental gradients, and disentangle the respective contributions of inter- and intraspecific diversity to these responses. Coupled with the NFI information system, the SBR can be estimated over any stratum of these forests. Soil water holding capacity (SWHC) and soil basicity index (SBI), computed from NFI field measurements, were considered as proxies for water and nutrient resources.

Elevation as a proxy for temperature was also searched for in view of its wide gradient across the territory. Tree species diversity was described on the scales of both botanical class and tree species. Botanical classes distinguish conifer from broadleaved tree species, the heterogeneous wood of the latter potentially allowing greater WD plasticity (amount and repartition of vessels and fibres) on environmental gradients (e.g. with hydraulic conduction Hacke and Sperry 2001).

In this study we attempted to respond to the following questions:

(Q1) What are the variations in SBR along elevation, water and nutrient richness gradients and their corresponding magnitude?

(Q2) Does the SBR in conifer and broadleaved species show responses of contrasted magnitude along these gradients?

(Q3) Do interspecific differences in WD contribute to SBR variations along these gradients, and to what extent does intraspecific variability play a role in these variations?

The following hypotheses were tested that are numbered according to these questions:

- (H1.1) a decrease in SBR with increasing soil water holding capacity (SWHC) is expected in view of the existing cross-species relationship between wood density and drought tolerance (Hacke and Sperry 2001; Markesteijn et al. 2011; Reich 2014).
- (H1.2) an increase in SBR with soil basicity index (SBI) is expected, as wood density increases with soil pH have been reported for tropical forests (Liu et al. 2012; Missio et al. 2016), despite a lack of causal explanation.
- (H1.3) a decrease in SBR with elevation as a proxy for temperature is expected, even if some reported variations in WD with elevation show contrasted findings: (i) decreases at intraspecific (Zhang and Yu 2018 on tropical broadleaves; Bergès et al. 2008 on *Quercus petraea*) and interspecific levels (Mankou et al. 2017), and (ii) non-significant relationship with elevation (Fajardo 2018; Michalec et al. 2016).
- (H2) Broadleaves are expected to show a greater sensitivity in SBR than conifers along these gradients in view of their greater plasticity in wood anatomy at the intraspecific (Aguilar-

- Rodríguez et al. 2006) and interspecific levels (Wheeler and Baas 2018).
- (H3) Both interspecific and intraspecific variation in wood density are expected to significantly affect BR variation along the gradients due the geographical scale considered (Albert et al. 2011).

Methods

Data

Sampling and data collection

Tree cores routinely sampled during forest inventory operations in 2016 and 2017 of this continuous (annual) systematic sampling process (Robert et al. 2010; Hervé 2016) were collected for laboratory measurements. National Forest Inventory (NFI) core sampling was performed on the living trees selected for measurements (1 out of 2 living trees) on the 10,200 NFI plots covering the French metropolitan forests. Increment cores were extracted at a conventional 1.30 m height with increment borers (diameter 4.3 mm). In total, 54,700 increment cores were collected from 125 species, of which 66 species were sampled with more than 30 increment cores. About 32% of the cores were sampled from the bark to the pith (in order to estimate tree age), the rest of the cores having on average a length of 58% of the tree radius (see Supplementary material 1). Of note, while such data collection does not provide any information on vertical variation in WD along tree stems, this measurement effort is unprecedented because it is based on a statistically, systematic and representative sampling method covering the total French forest territory and describing all tree species and tree social ranks.

Sample processing

Core drying, X-ray measurements and computation of the average core density are detailed in Supplementary material 1. Basic data consist in wood density profiles at a 0.625 mm resolution, averaged over tree cores using the CARDEN software (Jacquin et al. 2019). The process led to obtaining estimates of the basic specific gravity of wood for effective conversion of

green volume into dry biomass. It varied from 200 to 1080 kg m⁻³ across the full sample, and from 372 kg m⁻³ for *Pinus strobus* to 875 kg m⁻³ for *Quercus ilex*, on average across species.

Imputation of wood density

To reduce NFI costs, increment cores were not sampled on all the trees measured on a forest inventory plot. On each NFI, at least two trees per species and per each of the five conventional DBH classes were selected (Supplementary material 1, IGN 2019) when possible. Thus, based on this pairing process, WD values were assigned to 94.5% of the living trees measured for size and without sampled cores (70,100). Other inventoried but non-cored trees (5.5%) that did not have a paired tree on the plots were therefore assigned a mean WD per tree species and diameter class.

Biomass ratio calculation

The stem biomass of a tree was computed using WD as described above (used as tree stem WD approximation) multiplied by the stem volume (fresh volume at an upper threshold diameter of 7 cm) estimated with NFI volume equations including as predictors the circumference at breast height, total height and first tree branching height (IGN 2018), i.e. the height where an abrupt change of diameter or form occurs. Total stem biomass and volume were calculated for each plot.

The SBR (kg m⁻³) was defined as the ratio between biomass per hectare on a plot and the total volume per hectare on the same plot (see Supplementary material 1). Using the statistical weights of NFI plots, the SBR could then be computed for any forest entity defined by common attributes across plots.

Variables used for the analysis

Environmental indicators derived from NFI data collection included: (i) Soil water holding capacity (SWHC) at 1 m depth computed from soil depth, texture and stoniness (Baize and Jabiol 1995; Baize 1988) as a proxy for soil water availability, which ranged from 5 to 180 mm over the full sample, (ii) a plant bioindication of the soil basicity index (SBI) based on a vegetation survey as a proxy for cationic

elements availability (Rowley et al. 2018) varying from 1 (acid) to 11 (basic) (Rameau et al. 1989), and (iii) the elevation ranging from class 300 m (200 to 400 m) to over 2000 m, as a proxy for temperature, with a significant ($p < 10^{-4}$) correlation of + 0.7 between elevation and mean annual temperature (see Supplementary material 2). Details on environmental indicators can be found in Supplementary material 3. The SBR results were split into two dominant botanical classes by applying a threshold of 50% of the canopy cover. If more than 50% of the canopy cover was obtained from broadleaved species, then the SBR value was labelled ‘Broadleaves’ and vice versa for ‘Conifers’.

Interspecific variability was assessed by using means of tree species WD and their average position over the gradients.

Analyses

The three environmental gradients were defined by ordinated categorical variables and treated as continuous variables. To quantify SBR variations along the three environmental gradients (Q1), we applied weighted linear regression, intended to account for sample size in the factor levels. To explore differences in these responses between conifer/broadleaved-dominated plots (Q2), weighted ANCOVA of the SBR against gradient and botanical class (broadleaves and conifers) were fitted. In addition, a multiple linear regression was performed between the SBR and the three gradients in order to confirm the direction and significance of the different effects evidenced.

Unless forest plots are monospecific (only half of the French NFI plots, Morneau et al. 2008), SBR as a plot metric cannot be used to accurately describe interspecific variability. Therefore, variations in WD between tree species across environmental gradients were searched for using species averages of WD. The relative importance of interspecific/intraspecific sources of variation in WD was measured by a one-way ANOVA of WD against tree species. Intra- and interspecific variability is illustrated in Table 1 for the main forest tree species (with more than 2000 cores each), five species with the highest average WD and another five with the lowest WD. Interspecific variation was measured by linear regression between mean species WD and their respective position along the gradient, weighted by the number of samples. Last, to

test for the influence and significance of intra-specific variability in WD on SBR responses, we calculated the SBR with two different methods: SBR_m by using for each tree the species means of WD, to be compared to the initial SBR defined above and here named SBR_i, which is computed with one individual WD value per tree. The method (SBR_i or SBR_m) was treated as a categorical variable in the statistical model. Weighted analyses of covariance (ANCOVA) of the SBR against each environmental gradient and the estimation method (SBR_i and SBR_m, in their additive or interactive form) were then fitted to explore systematic method-driven differences in the SBR along these gradients. To quantify the intraspecific effects on the SBR as a community trait, we used the method described in Lepš et al. (2011) intended to quantify species turnover and intraspecific variability effects on SBR variations.

Data were analysed using R software (R Development Core Team 2011).

Results

SBR variations along the three gradients and difference between broadleaves and conifers (Q1 and Q2)

The SBR varied between 287 and 1010 kg m⁻³ across NFI plots. Mean SBR for broadleaf- (respectively conifer-) dominated plots was 582 kg m⁻³ (respectively 433 kg m⁻³). We tested Pearson’s correlations between the different gradients using values from each plot. The correlations were null (between the SBI and elevation, $p = 0.28$) to weakly negative between SWHC and the SBI ($- 0.14$, $p < 10^{-4}$, $R^2 = 0.02$), and negative between SWHC and elevation ($- 0.29$, $p < 10^{-4}$, $R^2 = 0.08$).

Along the SWHC gradient, the SBR varied from 710 to 580 kg m⁻³ (resp. from 480 to 410 kg m⁻³) for broadleaf- (resp. conifer-, Fig. 1a) dominated plots. The average gradient across all plots amounted to $- 77$ kg m⁻³ ($- 12\%$), and was found to be non-significant ($p = 0.15$, $R^2 = 0.24$, H1.1). The covariance analysis confirmed a weak interaction between the botanical class and this response, indicating a greater variation in SBR along the SWHC gradient within broadleaf-dominated plots ($p = 0.06$, $R^2 = 0.93$, H2). When this response was split by

Table 1 Range of variation for basic specific gravity for the 10 main French forest tree species

Botanical divisions	Tree species	Average (kg m ⁻³)	Standard deviation (kg m ⁻³)	Confidence interval 95%	Coefficient of variation	Sample size
Broadleaves	<i>Quercus pubescens</i>	721	75	574–868	0,10	2738
	<i>Quercus petraea</i>	645	71	506–784	0,11	5397
	<i>Quercus robur</i>	626	67	495–757	0,11	6419
	<i>Carpinus betulus</i>	622	41	542–702	0,07	3737
	<i>Fagus sylvatica</i>	608	46	518–698	0,08	5376
	<i>Fraxinus excelsior</i>	597	57	485–709	0,10	2439
	<i>Castanea sativa</i>	503	57	391–615	0,11	2699
Conifers	<i>Pinus sylvestris</i>	461	60	343–579	0,13	2446
	<i>Abies alba</i>	415	48	321–509	0,12	2620
	<i>Picea abies</i>	386	47	294–478	0,12	2503

The number of cores is proportional to the volume occupied by the species in the forests resources

botanical class, its intensity became significant with $-0.56 \text{ kg/m}^3/\text{mm}$ for broadleaves ($p < 10^{-3}$), and $-0.23 \text{ kg/m}^3/\text{mm}$ for conifers ($p < 10^{-2}$).

Along the SBI gradient, the SBR increased and varied from 580 kg m^{-3} (SBI class 1) to 690 kg m^{-3} (SBI class 10) in broadleaves, and from 440 to 510 kg m^{-3} in conifers (Fig. 1b), with an average increase by 153 kg m^{-3} (32%) over the gradient ($p < 10^{-3}$, $R^2 = 0.8$, H1.2). The covariance analysis showed an absence of interaction with the botanical class ($p = 0.71$, $R^2 = 0.96$, H2).

Along the elevation gradient, the SBR was found to decrease on average from 617 to 462 kg m^{-3} (25%), corresponding to a magnitude of $+13 \text{ kg/m}^3/100 \text{ m}$ elevation ($p < 10^{-4}$, $R^2 = 0.98$, H1.3). In broadleaves (resp. conifers), it ranged from 630 to 550 kg m^{-3} (resp. 490 to 420 kg m^{-3}) at 1800 m elevation (Fig. 1c) (extreme deviations due to very few plots). The covariance analysis again showed a non-significant interaction with the botanical class ($p = 0.69$, $R^2 = 0.99$, H2).

The joint variation of the SBR along the three gradients was tested by a multiple linear regression model taking into account the interaction detected between SWHC and botanical class. The three effects and the interaction were found simultaneously

significant and confirmed the possibility to disentangle their effects on the SBR.

Effects of intraspecific and interspecific variations in WD on SBR gradients (Q3)

Interspecific variation in WD along the environmental gradients

SWHC. Species means of WD showed a significant negative relationship ($-2.37 \text{ kg/m}^3/\text{mm}$ SWHC, $p < 10^{-4}$, $R^2 = 0.67$) with SWHC (Fig. 2a), for both broadleaves and conifers, and consistent with SBR variation along the gradient (Fig. 1a).

SBI. Along the SBI gradient (Fig. 2b), mean WD revealed a significant positive relationship ($11.62 \text{ kg/m}^3/\text{unity of the SBI}$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.55$), with greater WD located on more basic soils on average, consistent with SBR variation along the SBI (Fig. 1b).

Elevation. A non-significant negative cross-species relationship between mean WD and mean elevation was found ($-0.04 \text{ kg/m}^3/\text{m}$, $p = 0.21$, $R^2 = 0.53$) (Fig. 2c).

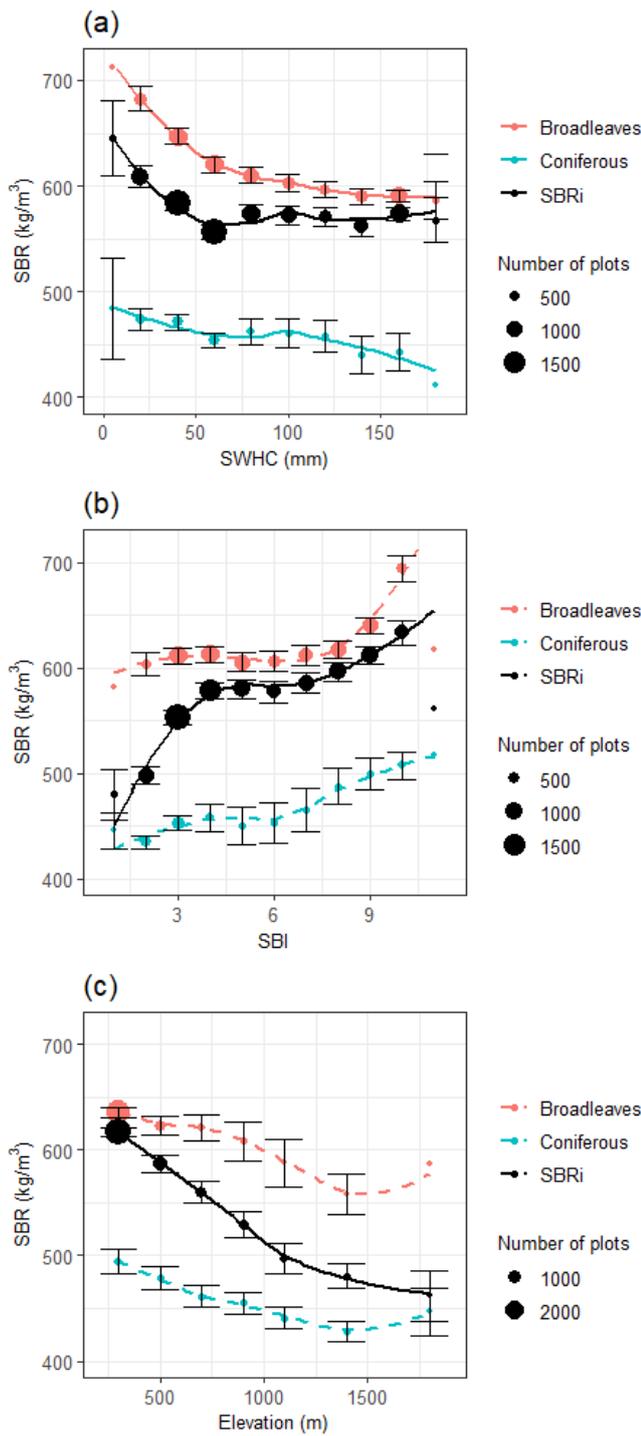


Fig. 1 Relationships between SBR and a SWHC, b SBI, and c Elevation in the French forests. SWHC in mm, SBI on a scale from 1 to 11, Elevation in meters (dashed lines are used when there is not interaction between gradients and botanical divisions)

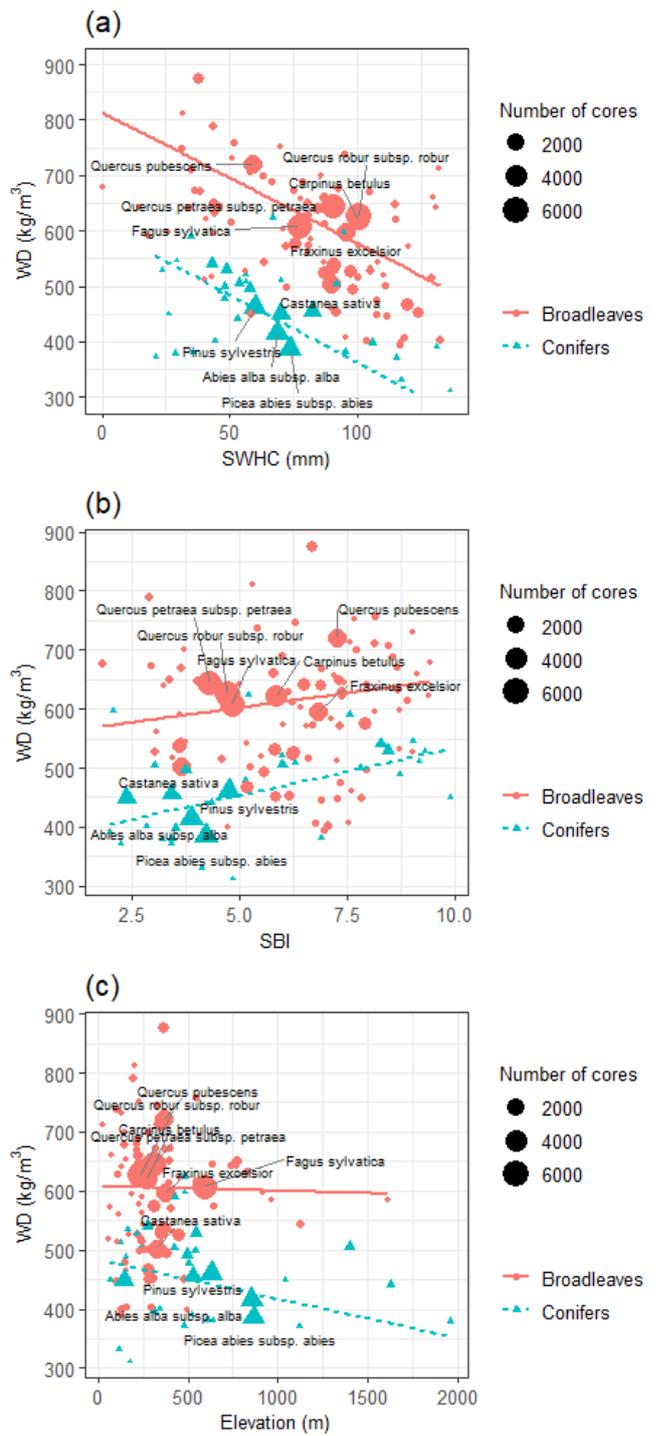


Fig. 2 Tree species mean position along the gradients of a SWHC, b SBI and c elevation. 125 species were investigated: 91 broadleaves and 34 conifers

Sensitivity of SBR to intraspecific variability in WD along the gradients

A one-way ANOVA of WD against tree species showed that interspecific variation predominated over intraspecific variation across the 125 species ($R^2 = 73\%$). For the 10 most sampled tree species, the coefficient of variation of WD varied from 7 to 13%, with a comparable order of magnitude across tree species (Table 1).

The sensitivity of SBR estimation to intraspecific variability in WD was systematically checked for. The effect of the estimation method (SBRi and SBRm) was tested in both regression models, under its additive and interactive forms. Whatever the gradient (Fig. 3), no systematic deviation between the two methods was evidenced (Table 2, H3). To quantify the contribution of intraspecific variation on the SBR along the three gradients, we used the method developed in Lepš et al. (2011). We used SBRi where both intraspecific and interspecific effects are taken into account, and SBRm where only the interspecific source of variation is represented. The relative contribution of each influence in the variance can be found in Table 3. We found that the influence of intraspecific variation on SBR amounted to 1.5% for SWHC, 2.0% for the SBI and 0.7% for elevation, in agreement with our findings on the predominant contribution of interspecific variability on SBR variations (H3). As a conclusion, even if we account for intraspecific variation in WD in SBR estimations this has no effect on their grand averages, and their variations along the three gradients.

Discussion

SBR variations along the three gradients (Q1) and differences between broadleaves and conifers (Q2)

We showed that the SBR decreased significantly with SWHC for both broadleaf- and conifer-dominated plots (Fig. 1a, H1.1). This pattern was consistent with the reported positive trait association of drought tolerance with species WD that affects SBR variation. This relationship has been mainly studied in tropical and subtropical forests (Hacke and Sperry 2001; Preston et al. 2006; Markesteijn et al. 2011; Reich

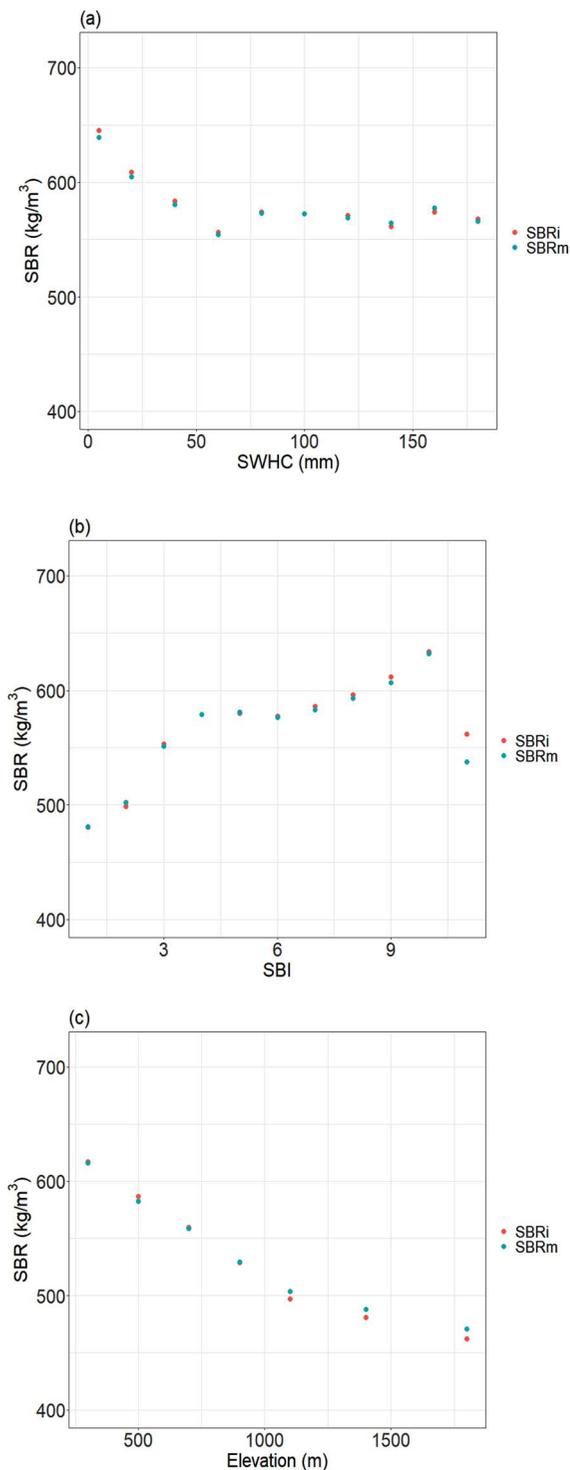


Fig. 3 Relationships between SBRi/SBRm and the three environmental gradients under study. a SWHC in mm, b SBI on a scale from 1 to 11, c elevation in meters

Table 2 Regression models of Stem Biomass Ratio against the three gradients with testing the effect of SBR estimation method (SBRi and SBRm)

Regression model	Gradients		
	SWHC	SBI	Elevation
Gradient × methods	No interaction ($p = 0.77$, $R^2 = 0.20$)	No interaction ($p = 0.83$, $R^2 = 0.79$)	No interaction ($p = 0.57$, $R^2 = 0.98$)
Gradient + methods	No methods effect ($p = 0.88$, $R^2 = 0.20$)	No methods effect ($p = 0.85$, $R^2 = 0.79$)	No methods effect ($p = 0.90$, $R^2 = 0.98$)

Table 3 Disentangling of species turnover and intraspecific trait variability effects on SBRi, the relative contribution in calculated on the gradient effects on SBR

Gradient		Turnover effect	Intraspecific effect	Covariation	Total
SWHC	Sum of squares	2309,1	43,998	637,48	2990,5
	Relative contribution on gradient effect	77%	1,5%	21%	–
SBI	Sum of squares	9101,1	244,71	2984,731	12330,6
	Relative contribution on gradient effect	74%	2,0%	24%	–
Elevation	Sum of squares	16512,37	130,479	2935,654	19578,5
	Relative contribution on gradient effect	84%	0,7%	15%	–

2014; Terra et al. 2018), with resistance to cavitation in drier conditions implying lower lumen size and greater WD (Preston et al. 2006). However, few studies have been carried out in temperate forests (Zanne et al. 2006; Hoffmann et al. 2011) where seasonality and different anatomical features (smaller conduit diameter in diffuse porous and ring-porous species) are specific to this environment (McCulloh et al. 2010). No study on the relationship between WD and drought tolerance was found for European species at the interspecific and intraspecific levels. Therefore, the finding that the relationship between the SBR and SWHC gradient is more intense (greater slope) in broadleaves is an original result of this study (H2). This result could be explained by forest compositional changes along the SWHC gradients, with more broadleaved tree species than conifers in dryer areas. However, on the contrary we found that the proportion of broadleaved tree species increased with SWHC from 72% with SWHC under 10 mm to 82% with SWHC above 170 mm. On the other hand this difference in slope intensity supports the idea that a more plastic wood anatomy leads to gradient-driven acclimation processes (Martínez-Cabrera et al. 2017).

The SBR showed a significant increase along the SBI gradient (Fig. 1b, H1.2). Very few studies have

explored the impact of soil acidity on WD among and within tree species that may affect SBR variation. Liu et al. (2012) found a decreasing trend in WD with increasing soil acidity. While no study provides an interpretation for this reported effect on WD, soil acidity is known to impact nutrient concentration in the soil, in particular in Ca and Mg concentrations (van der Heijden et al. 2011; Jonard et al. 2012; Rowley et al. 2018), which are essential to photosynthesis (Masuda 2008) and wood structure (Ca ensures cationic bounds with pectin molecules in the cellular wall; Grant et al. 1973). Reduction in these nutrients' availability may thus affect wood formation and WD. Furthermore, the relationship between WD and tree growth is usually negative (Drew et al. 2011; Pretzsch et al. 2018) and soil acidity has a negative effect on growth (fewer nutrients available). This can be evidenced in NFI statistics of volume production where this variable decreases with acidity for both broadleaf- and conifer-dominated plots from 5.5 (at 5 SBI) to 4.3 (at 1 SBI) m³/ha/year for the first one, and from 10.3 (at 5 SBI) to 6.7 (at 1 SBI) m³/ha/year for the second. Therefore, a decrease—not an increase—of the SBR with the SBI should be expected, contrary to what was found. Hence growth is not likely to account for SBR variation along the SBI. The universality of

wood chemical composition (Savidge 2008) may account for the absence of a difference in the SBR between broadleaves and conifers (H2).

We found a significant decrease in the SBR with elevation (Fig. 1c, H1.3). In Mankou et al. 2017, species mean WD was analysed over a more restricted gradient (500 to 1000 m) and showed a decrease with elevation at the interspecific level similarly to our results (Fig. 2). The slight increase at the end of the gradient (Fig. 1) could be explained by species with greater WD (i.e. *Larix decidua* for conifers), due to a narrower conduit diameter (Preston et al. 2006), to avoid freezing-induced cavitation (Hacke and Sperry 2001; Davis et al. 1999).

Interspecific variation in WD
along the environmental gradients (Q3)

Water gradient

In tropical forests, the interspecific variation in WD was explained as an adaptation to drought conditions (Hacke and Sperry 2001). To test for this relationship, we looked at the correlation between species drought tolerance index (Niinemets and Valladares 2006) and WD, which was found to be significant (Table 4). The correlation between drought tolerance index and SWHC of each species was also significant, showing that species distribution across the study territory was in accordance with knowledge on their average ecological preferences.

Soil richness in cationic elements gradient

Along the SBI gradient, WD was found to increase across species, a relationship consistent with other studies (e.g. Liu et al. 2012). A significant correlation (Table 4, $p < 10^{-4}$) was found between acidity

preference (functional trait from the ECOPLANT database, Gégout et al. 2005) and WD, which was consistent with our findings regarding species distribution along the SBI gradient. We also found a significant and consistent correlation between this functional trait and the SBI of each species.

Elevation gradient

At the interspecific level, we found a decrease in WD with elevation, which is consistent with other studies (e.g. Mankou et al. 2017). We found a significant ($p < 10^{-4}$) correlation of + 0.7 between elevation and mean annual temperature (see Supplementary material 2), making elevation a good indicator for temperature variation. To test for the possible effect of colder temperatures on interspecific variation of WD, we used a cold tolerance index (from 0 to 5) as a functional trait for each species, which is based on yearly minimum temperature of species habitat (Laanisto and Niinemets 2015). We found a weak correlation (Table 4) between cold tolerance and WD, and a non-significant one between cold tolerance and the mean elevation of each species. Therefore cold tolerance cannot explain interspecific variation of WD. To better understand why the WD trend is negative, additional analyses are necessary on a more focused scale, for instance, at the tree and species level for wood anatomical measurements, tracheid lumens, occurrence of compression wood, tree ages and size. These investigations may be possible on the sample, as all the selected cores remained stored.

Of note, Interspecific WD variability does not seem to be reduced at the extremities of any of the gradients under study.

Given the strong relationships between tree species averages of WD and environmental gradients, and the stronger effect of interspecific over intraspecific

Table 4 Correlation between functional traits and wood density, and between functional trait and the gradients

Gradient	SBR—gradients relationships	Functional trait associated	Functional trait—wood density	Functional trait—gradients
SWHC	–	Drought tolerance (Niinemets and Valladares)	0,45***	– 0,41***
SBI	+	Acidity preference (Gegout et al.)	0,29*	0,66***
Elevation	–	Cold tolerance (Laanisto and Niinemets)	– 0,19(*)	0,13

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

variability, the SBR could be predicted and used in large-scale vegetation models (Friend et al. 2019) and applied on forest growth to obtain forest productivity in biomass.

Sensitivity of SBR to intraspecific variability in WD along the gradients (Q3)

We found that the computed SBR with tree species means of WD (SBR_m, Fig. 3) yielded the same SBR estimates (Table 2) as those computed with individual tree core measurements (SBR_i). In this sense, intraspecific variability in WD did not influence the SBR, which is driven by the range of variation of the interspecific variability (H3). These results confirm the theory of Albert et al. (2011) on interspecific variability becoming more important than intraspecific variability with increasing spatial scale. On the contrary, intraspecific variability (Table 1) was much greater than that accounted for by the gradients (data not presented, $R^2 = 2.7\%$ on average on the three gradients, and ranging from 0.2 to 9.5%). It explains why intraspecific variability in wood density (confidence interval of 95%) is similar to or greater than (Table 1) SBR range over the gradients, but does not have any impact on SBR variation, this intraspecific variation of WD being unrelated to these environmental gradients. This suggested that other effects, including tree developmental stage (Franceschini et al. 2013; Guilley et al. 2004), micro-climate and genetics, and not captured in this study, may have a strong influence on this variability. This intraspecific variability has a key role when it comes to species adaptation and evolution (Albert et al. 2011). Species distribution over a gradient was found in strong accordance with its environmental preferences (Shipley et al. 2016), with greater abundance in one position on the gradient where species fitness is at its best. This finding echoes questions raised by Shipley et al. (2016): ‘*When can intraspecific trait variation be safely ignored and when must it be included? For which traits is this true? Along which environmental gradients?*’ WD has been previously identified as a conservative plant trait, with limited intraspecific variation on a large scale (Siefert et al. 2015) compared to other functional traits. On the contrary, specific leaf area, for example, has been described as far more variable at the intraspecific level (Shipley 2000; Fajardo and Piper 2011), and may not need the same treatment in ecological analysis.

With ongoing climate change yielding warmer and drier climates, a change in the SBR would also primarily result from shifts in plant community structure, i.e. changes in abundance or position of tree species along the gradients of SWHC and elevation. Due to the negative relationships evidenced between the SBR and water and elevation gradients, greater SBR are anticipated to be encountered in a warmer and drier future. What the extent of such increase may be and whether declines in tree growth (as already detected in France, Charru et al. 2017) would offset this increase have yet to be determined. Such results pave the way for new stimulating research questions and the possible use of SBR in large-scale forest productivity models.

Material limitations

This study was the first to re-use increment cores collected extensively over a wide forest territory by an NFI program and is, as such, unprecedented. This therefore comes with some issues in the methodology with respect to standards of the literature. A first methodological issue concerns the possible wood compaction resulting from the use of increment borers (Williamson and Wiemann 2010). The increment borers used had a diameter of 4.3 mm and were supposed to generate more wood compaction than a larger one (e.g. 12 mm, Williamson and Wiemann 2010). The measurement of wood properties on increment cores was initially performed for the measurement of growth stresses in standing trees (Polge and Thiercelin 1979) and also for doing anatomical measurements of the tracheid fibres and vessels (Gärtner and Nievergelt 2010). These analyses have shown that (i) green wood cores remain elastic with no plastic deformation (without compaction) and (ii) the borer does not alter the wood anatomical structure. It is of course necessary to use well-sharpened increment borers and to insert the borer in the trees without the borer moving about the central axis of the core. The growth stresses can be measured safely on tree cores (Wilkins and Bamber 1986), as well as WD.

As a second issue, WD variation along tree stems has been reported for several species (Wassenberg et al. 2015; Repola 2006; Billard et al. 2020), and was not considered in this study. Again, NFI-scale collection of wood material never includes tree samples at

heights other than the conventional 1.30 m, therefore interactions between architecture, growth and wood density from the aerial parts and the crown of the tree remain out of scope of the present study. Also, both increasing and decreasing trends between WD and tree height have been reported in the literature (Wassenberg et al. 2015; Repola 2006). The effects of these variations on the biomass need to be evaluated, including the subsidiary tree social status effect, which depends on tree height. The outcome of an overestimation or an underestimation is therefore uncertain as this WD variability with height has been evaluated on small samples in very restricted species sets, and this therefore forms a true open research question.

It is also important to take into account that dimensional variations (for example height variation) affect both biomass calculation and volume calculation, thus the SBR based on stem biomass divided by the stem volume does not have a great sensitivity to these variations.

Conclusions

Analysed variations in the SBR across gradients of water and nutrient availability and elevation in temperate forests of Western Europe yielded the following main conclusions:

- For both broadleaf- and conifer-dominated plots, we found significant relationships between the SBR and water (–), soil richness (+) and elevation (–) gradients.
- The intensity of this relationship along the water gradient differed between broadleaves and conifers, but was found to be similar for the elevation and soil richness gradients.
- SBR gradients were strongly structured by tree species distribution; those with greatest/lowest SBR occupied opposing positions on any of these environmental gradients. Species distributions were found to be correlated with their quantified adaptation to water, temperature and mineral availability.
- Calculation of the SBR along these three gradients and on the scale of all French forests can be safely obtained by accounting for the interspecific WD differences only.

- Further research is needed to assess the impact of tree height sampling on SBR variation.

Acknowledgements This paper is dedicated to Jean-Christophe Hervé the former scientific director of the French NFI who passed away in 2017. JCH and JML conceive and launched the XyloDensMap project in October 2015. Special thanks to the French National Forest Inventories staff for collecting the increment cores and performing the field measurements on the forest plots and to the Xylosciences platform (INRAE Champenoux) team for the CT scanning. The data base produced for this paper was built with the assistance of our colleagues from the French National Forest Inventory Service (SIFE at Nogent/Vernisson IGN) and with the support of our colleagues from Champenoux (INRAE) for the wood density measurements: many thanks to Antoine Billard, Emmanuel Cornu, Maryline Haroué, Charline Mola, Adeline Motz, Sanjoy Roy, Lucile Savagner, and Angèle Taravella.

Author contributions BK did the analysis. BK, JDB and JML wrote the manuscript. JDB and JML supervised the research carried out by BK for his PhD.

Funding This work was supported by the Agence Nationale de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie (ADEME), by the Region Grand Est, the LabEx ARBRE and the French Ministry of Agriculture, convention n°A6.01/2017.

Availability of data and materials The dataset used for this paper is available on the data INRAE repository and should be cited as follow: Leban, J.M., Kerfriden, B., Jacquin, P., Lacarin, M., Taupin, A., Mola, C., Duprez, C., Chabot S., Dauffy, V., Morneau F., Wurpillot, S., Hervé, J. C., 2020, "Wood basic density for 125 tree forest species from the French forests", <https://doi.org/10.15454/XFOPL1>. Part of these data are in the supplementary material.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no competing interests.

References

- Ackermann F (1995) Influence du type de station forestière sur les composantes intracernes de la densité du bois du chêne pédonculé (*Quercus robur* L) dans les chênaies de l'Adour et des coteaux basco-béarnais. *Annales des sciences forestières* 52(6):635–652
- Aguilar-Rodríguez S, Terrazas T, López-Mata L (2006) Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. *Trees* 20(2):253
- Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C (2011) When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 13(3):217–225

- Baize D (1988) Guide des analyses courantes en pédologie. Institut national de la recherche agronomique. ISBN 2-7380-0075-4
- Baize D, Jabiol B (1995) Guide pour la description des sols. Quae
- Barbati A, Marchetti M, Chirici G, Corona P (2014) European forest types and forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. For Ecol Manag 321:145–157
- Beets PN, Kimberley MO, McKinley RB (2007) Predicting wood density of *Pinus radiata* annual growth increments. N Z J For Sci 37(2):241
- Bergès L, Dupouey JL, Franc A (2000) Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. Trees 14(7):398–408
- Bergès L, Nepveu G, Franc A (2008) Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. For Ecol Manag 255(3–4):567–579
- Billard A, Bauer R, Mothe F, Jonard M, Colin F, Longuetaud F (2020) Improved aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components. Ann For Sci (in press)
- Bontemps JD, Gelhaye P, Nepveu G, Hervé JC (2013) When tree rings behave like foam: moderate historical decrease in the mean ring density of common beech paralleling a strong historical growth increase. Ann For Sci 70(4):329–343
- Bontemps JD, Hervé JC, Denardou A (2019) Partition idéalisée et régionalisée de la composition en espèces ligneuses des forêts françaises. Écoscience 26:291–308
- Bouffier L, Rozenberg P, Raffin A, Kremer A (2008) Wood density variability in successive breeding populations of maritime pine. Can J For Res 38(8):2148–2158
- Bouriaud O, Bréda N, Le Moguedec G, Nepveu G (2004) Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. Trees 18(3):264–276
- Bouriaud O, Leban JM, Bert D, Deleuze C (2005) Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. Tree Physiol 25(6):651–660
- Carsan S, Orwa C, Harwood C, Kindt R, Stroebe A, Neufeldt H, Jamnadass R (2012) African wood density database. World Agroforestry Centre, Nairobi
- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987) Plant responses to multiple environmental factors. Bioscience 37(1):49–57
- Charru M, Seynave I, Hervé JC, Bertrand R, Bontemps JD (2017) Recent growth changes in Western European forests are driven by climate warming and structured across tree species climatic habitats. Ann For Sci 74(2):33
- Chave J, Condit R, Aguilar S, Hernandez A, Lao S, Perez R (2004) Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. Philos Trans R Soc Lond Ser B: Biol Sci 359(1443):409–420
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009) Towards a worldwide wood economics spectrum. Ecol Lett 12(4):351–366
- Davis SD, Sperry JS, Hacke UG (1999) The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. Am J Bot 86(10):1367–1372
- Dietz P (1975) Dichte und Rindengehalt von Industrieholz. Holz als Roh- und Werkstoff 33(4):135–141
- Drew DM et al (2011) Short-term growth responses and associated wood density fluctuations in variously irrigated *Eucalyptus globulus*. Trees: Struct Funct 25(2):153–161
- Dupouey JL (2002) Estimation de la densité du bois pour les espèces ligneuses de la flore de France à partir d'une synthèse bibliographique. Unpublished work
- Fajardo A (2016) Wood density is a poor predictor of competitive ability among individuals of the same species. For Ecol Manag 372:217–225
- Fajardo A (2018) Insights into intraspecific wood density variation and its relationship to growth, height and elevation in a treeline species. Plant Biol 20(3):456–464
- Fajardo A, Piper FI (2011) Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. New Phytol 189(1):259–271
- Filipescu CN, Lowell EC, Koppelaar R, Mitchell AK (2014) Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. Can J For Res 44(3):220–229
- FOREST EUROPE 2015 (2015) State of Europe's forests
- Franceschini T, Bontemps JD, Leban JM (2012) Transient historical decrease in earlywood and latewood density and unstable sensitivity to summer temperature for Norway spruce in northeastern France. Can J For Res 42(2):219–226
- Franceschini T, Bontemps JD, Perez V, Leban JM (2013) Divergence in latewood density response of Norway spruce to temperature is not resolved by enlarged sets of climatic predictors and their non-linearities. Agric For Meteorol 180:132–141
- Friend AD, Eckes-Shephard AH, Fonti P, Rademacher TT, Rathgeber CB, Richardson AD, Turton RH (2019) On the need to consider wood formation processes in global vegetation models and a suggested approach. Ann For Sci 76(2):49
- Gärtner H, Nievergelt D (2010) The core-microtome: a new tool for surface preparation on cores and time series analysis of varying cell parameters. Dendrochronologia 28(2):85–92. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2009.09.002>
- Gégout JC, Coudun C, Bailly G, Jabiol B (2005) EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. J Veg Sci 16(2):257–260
- Glass SV, Zelinka SL (2010) Moisture relations and physical properties of wood. In: Wood handbook: wood as an engineering material, 4–1–19. General Technical Report FPL-GTR-190. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, Madison, WI, USA
- Grant GT, Morris ER, Rees DA, Smith PJ, Thom D (1973) Biological interactions between polysaccharides and divalent cations: the egg-box model. FEBS Lett 32(1):195–198
- Guilley É, Hervé JC, Huber F, Nepveu G (1999) Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density. Ann For Sci 56(6):449–458

- Guilley E, Hervé JC, Nepveu G (2004) The influence of site quality, silviculture and region on wood density mixed model in *Quercus petraea* Liebl. *For Ecol Manag* 189(1–3):111–121
- Hacke UG, Sperry JS (2001) Functional and ecological xylem anatomy. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 4(2):97–115
- Hakkila P (1989) Utilization of residual forest biomass. In utilization of residual forest biomass. Springer, Berlin, pp 352–477
- Hervé JC (2016) France. In: Vidal C, Alberdi I, Hernández Mateo L, Redmond J (eds) National forest inventories. Springer, Cham
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P, Lau OL (2011) Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Glob Change Biol* 17(8):2731–2742
- IGN (2016) Le mémento de l'inventaire forestier. Edition 2016. https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/161122_memento2016.pdf
- IGN (2018) Les tarifs de cubage de l'Inventaire forestier national depuis 2005. Unpublished work
- IGN (2019) Méthodologie. Pour bien comprendre les résultats publiés 2014–2019. https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/191023-methodologie_v2.pdf
- IPCC 2006 (2006) In: Eggleston HS, Buendia L, Miwa K, Ngara T, Tanabe K (eds) IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, vol 4, Chapter 4: Forest Land, table Table 4.14. IGES, Japan
- IPCC (2018) Summary for policymakers. In: Masson-Delmotte V, Zhai P, Pörtner H-O, Roberts D, Skea J, Shukla PR, Pirani A, Moufouma-Okia W, Péan C, Pidcock R, Connors S, Matthews JBR, Chen Y, Zhou X, Gomis MI, Lonnoy E, Maycock T, Tignor M, Waterfield T (eds) Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. World Meteorological Organization, Geneva
- IPCC 2019 (2019) In: Calvo Buendia E, Tanabe K, Kranjc A, Baasansuren J, Fukuda M, Ngarize S, Osako A, Pyrozhenko Y, Shermanau P, Federici S (eds) Refinement to the 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories. IPCC, Switzerland
- Jacquin P, Mothe F, Longuetaud F, Billard A, Kerfriden B, Leban JM (2019) CarDen: a software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. *Comput Electron Agric* 156:606–617
- Jonard M, Legout A, Nicolas M, Dambrine E, Nys C, Ulrich E, Ponette Q (2012) Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Glob Change Biol* 18(2):711–725
- Kauppi PE, Ausubel JH, Fang J, Mather AS, Sedjo RA, Wagoner PE (2006) Returning forests analyzed with the forest identity. *Proc Natl Acad Sci* 103(46):17574–17579
- Laanisto L, Niinemets Ü (2015) Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade–drought tolerance trade-off in woody species? *Glob Ecol Biogeogr* 24(5):571–580
- Lassen LE, Okkonen EA (1969) Sapwood thickness of Douglas-FIR and five other western softwoods (No. FSRP-FPL-124). Forest Products Lab Madison WIS
- Leban JM, Hervé JC, Bontemps JD, Longuetaud F, Mothe F, Jacquin P (2016) Measurement of the annual biomass increment of the French forests—XYLODENSMAP project. In: IUFRO working parties 5.01.04 and 3.02.04 (WoodQc), 12–17 June 2016, Québec/Baie-St-Paul, Canada
- Leban JM, Kerfriden B, Jacquin P, Lacarin M, Taupin A, Mola C, Duprez C, Chabot S, Dauffy V, Morneau F, Wurrpillot S, Hervé JC (2020) Wood basic density for 125 tree forest species from the French forests. <https://doi.org/10.15454/XFOPL1>
- Lepš J, De Bello F, Šmilauer P, Doležal J (2011) Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34:856–863
- Liu X, Swenson NG, Wright SJ, Zhang L, Song K, Du Y et al (2012) Covariation in plant functional traits and soil fertility within two species-rich forests. *PLoS ONE* 7(4):e34767
- Loustau D, Déqué M, Ciais P, Davi H, Badeau V, Dupouey JL et al (2004) Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. In Rapport Final Projet GICC 2001” Gestion des impacts du changement climatique” et Convention Gip ECOFOR n 3/2001, Juin 2004, INRA, Bordeaux-Pierroton (France)
- Mankou GS, Picard N, Ngomanda A, Loumeto JJ (2017) Covariation in biomass and environment at the scale of a forest concession in central Africa. *J Trop Ecol* 33(4):249–260
- Markestijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L (2011) Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytol* 191(2):480–495
- Martínez-Cabrera HI, Zheng J, Estrada-Ruiz E (2017) Wood functional disparity lags behind taxonomic diversification in angiosperms. *Rev Palaeobot Palynol* 246:251–257
- Masuda T (2008) Recent overview of the Mg branch of the tetrapyrrole biosynthesis leading to chlorophylls. *Photosynth Res* 96:121–143. <https://doi.org/10.1007/s1120-008-9291-4>
- Mathieu A (1877) Flore forestière, 3ème édition. Berger-Levrault, Paris, p 618
- McCulloh K, Sperry JS, Lachenbruch B, Meinzer FC, Reich PB, Voecker S (2010) Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytol* 186(2):439–450
- Michalec K, Wasik R, Barszcz A (2016) Variability of selected macrostructural features and density of *Picea abies* (L.) Karst. wood from lower and upper subalpine forest zones. *SYLWAN* 160(10):855–860
- Miles PD, Smith WB (2009) Specific gravity and other properties of wood and bark for 156 tree species found in North America, vol 38. US Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station

- Missio FDF, Higuchi P, Silva ACD, Longhi SJ, Salami B, Dalla Rosa A et al (2016) Trade-offs and spatial variation of functional traits of tree species in a subtropical forest in southern Brazil. *iFor Biogeosci For* 9(6):855
- Morneau F, Duprez C, Hervé JC (2008) Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national. *Revue forestière française*
- Niinemets Ü, Valladares F (2006) Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecol Monogr* 76(4):521–547
- Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, Kurz WA et al (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333(6045):988–993
- Polge H, Thiercelin F (1979) Growth stress appraisal through increment core measurements. *Wood Sci* 12(2):86–92
- Preston KA, Cornwell WK, DeNoyer JL (2006) Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytol* 170(4):807–818
- 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. *For Ecol Manag* 429:589–616
- R Development Core Team, R. F. F. S. C (2011) R: a language and environment for statistical computing
- Rameau JC, Mansion D, Dumé G, Timbal J, Lecointe A, Dupont P, Keller R (1989) Flore forestière française. Guide écologique illustré 1:1785
- Reich PB (2014) The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *J Ecol* 102(2):275–301
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int J Plant Sci* 164(S3):S143–S164
- Repola J (2006) Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density
- Robert N, Vidal C, Colin A, Hervé JC, Hamza N, Cluzeau C (2010) France. In: Tomppo E, Gschwantner T, Lawrence M, McRoberts RE (eds) National forest inventories—pathways for common reporting. Springer, Heidelberg, pp 207–221
- Rowley MC, Grand S, Verrecchia ÉP (2018) Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon. *Biogeochemistry* 137(1–2):27–49
- Savidge RA (2008) Learning from the past—the origin of wood. *For Chronicle* 84(4):498–503
- Shipley B (2000) Plasticity in relative growth rate and its components following a change in irradiance. *Plant, Cell Environ* 23(11):1207–1216
- Shipley B, De Bello F, Cornelissen JHC, Laliberté E, Laughlin DC, Reich PB (2016) Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia* 180(4):923–931
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A et al (2015) A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecol Lett* 18(12):1406–1419
- Terra MDCNS, Santos RMD, Prado Júnior JAD, de Mello JM, Scolforo JRS, Fontes MAL et al (2018) Water availability drives gradients of tree diversity, structure and functional traits in the Atlantic–Cerrado–Caatinga transition, Brazil. *J Plant Ecol* 11(6):803–814
- Tomppo E, Gschwantner T, Lawrence M, McRoberts RE, Gabler K, Schadauer K et al (2010) National forest inventories. Pathways for common reporting. European Science Foundation, pp 541–553
- Trendelenburg R, Mayer-Wegelin H (1955) Das Holz als Rohstoff
- van der Heijden G, Legout A, Nicolas M, Ulrich E, Johnson DW, Dambrine E (2011) Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains (France) facing atmospheric deposition and silvicultural change. *For Ecol Manag* 261(3):730–740
- Vieilledent G, Fischer FJ, Chave J, Guibal D, Langbour P, Gérard J (2018) New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database. *Am J Bot* 105(10):1653–1661
- Wassenberg M, Chiu HS, Guo W, Spiecker H (2015) Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. *Trees* 29(2):551–561
- Wheeler EA, Baas P (2018) Wood evolution: Baileyian trends and functional traits in the fossil record. *IAWA J* 1(aop):2–42
- Wilkins AP, Bamber RK (1986) Dimensional change with time of green increment cores taken for growth stress measurement. *Wood Fiber Sci* 18(4):593–597
- Williamson GB, Wiemann MC (2010) Measuring wood specific gravity... correctly. *Am J Bot* 97(3):519–524
- Zanne AE, Sweeney K, Sharma M, Orians CM (2006) Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate tree and shrub species. *Funct Ecol* 20(2):200–206
- Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, Lewis SL et al (2009) Global wood density database
- Zhang Z, Yu S (2018) Potential tradeoffs between intraspecific and interspecific trait variations along an environmental gradient in a subtropical forest. *J For Res* 29(6):1731–1740

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

Supplementary Material 1 for

Variations in forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences

Samples characteristics

54,700 increment cores were collected by the NFI in 2016 and 2017 (Leban et al., 2020). 32 % of the cores were taken from the bark to the pith for the measurement of the tree age and for the measurement of the increments of the last five rings. 68 % of the cores were extracted for the measurement of the increments of the last five rings only. Their length is on average 57 % of the tree radius. Half of the sample measures more than 80 % of the radius. The most represented species have ratio between 60-75 % of the tree radius covered by the samples.

Samples processing and calculation of oven dry wood density

Tree cores were dried at 103 °C during 24 hours (Williamson and Wiemann 2010) and scanned with an X-ray medical scanner (Freyburger et al. 2009). Basic data consist in wood density profiles at a 0.625 mm resolution, obtained by the mean of the CARDEN software (Jacquin et al. 2019). Arithmetic means of wood density over each core were computed.

Imputation of wood density

As stated in the main document, on each plot at least 2 trees per species and per each of the 5 DBH (**Tab. 1**) classes were selected (IGN 2019). Thus, based on this pairing process, WD values were imputed on trees sharing the same characteristics.

Calculation of basic wood density and Stem Biomass Ratio

Oven-dried wood density (ρ_0 , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$) estimates were then converted into basic specific gravity (named for convenience WD) (Glass and Zelinka 2010) and calculated with the following equation:

$$\text{WD} = \rho_0 \cdot (1 - R_{VT})$$

With R_{VT} the total volumetric shrinkage rate, and ρ_0 the oven-dried wood density (anhydrous mass divided by anhydrous volume, $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$).

Stem Biomass Ratio (SBR) defined as the total biomass divided by the total volume, takes also into account the statistical weight of the tree, which is the number of tree per hectare represented by an inventoried tree, SBR formula takes the form of:

$$\text{SBR} = \frac{\sum_i \text{WD}_i \cdot V_i \cdot w_i}{\sum_i V_i \cdot w_i}$$

With WD ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$) being the measured or imputed basic wood density of the tree i , V (m^3) being the stem volume of the tree i , w (ha^{-1}) the statistical weight of the tree i in a plot.

Class	Circumference (mm)	class	Diameter class (cm)
1	[235 ; 395[[7,5 ; 12,5[
2	[395 ; 705[[12,5 ; 22,5[
3	[705 ; 1175[[22,5 ; 37,5[
4	[1175 ; 1645[[37,5 ; 52,5[
5	[1645 ; +∞[[52,5 ; +∞ [

Table 1: Diameter class used for the pairing process

References

- As, Nusret & Korkut, Suleyman & Büyüksarı, Ümit. (2016). Some Physical and Mechanical Properties of Turkish Hazelnut (*Corylus colurna* L.) Wood.
- Bhat, K. M., & Kärkkäinen, M. (1980). Distinguishing between *Betula pendula* Roth. and *Betula pubescens* Ehrh. on the basis of wood anatomy.
- Cáceres, C. B., Hernández, R. E., & Fortin, Y. (2018). Shrinkage variation in Japanese larch (*Larix kaempferi*, [Lamb.] Carr.) progenies/provenances trials in Eastern Canada. *Wood Material Science & Engineering*, 13(2), 97-103.
- Elaieb, M. T., Khaldi, A., & Candelier, K. (2015). Impact of location and forestry conditions on some physical and mechanical properties of northern Tunisian# *Pinus pinea*# L. wood. *Bois et forêts des tropiques*, (324), 65-74.
- Elaieb, M. T., Shel, F., Elouellani, S., Rahouti, M., Thévenon, M. F., & Candelier, K. (2017). Physical, mechanical and natural durability properties of wood from reforestation# *Pinus halepensis*# Mill. in the Mediterranean Basin. *Bois et Forêts des Tropiques*, (331), 19-31.
- De la Fuente-Leon, J., Lafuente-Jimenez, E., Hermosilla, D., Broto-Cartagena, M., & Gasco, A. (2014). Physico-mechanical properties of Spanish juniper wood considering the effect of heartwood formation and the presence of defects and imperfections. *Forest Systems*, 23(1), 64-71.
- Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., & Leban, J. M. (2009). Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Annals of forest science*, 66(8), 804.
- Glass, S. V., and S. L. Zelinka. 2010. Moisture relations and physical properties of wood. In *Wood handbook: wood as an engineering material*, 4-1–19. General

Technical Report FPL-GTR-190. U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, Madison, WI, USA.

Govorčin, S., Sinković, T., Sedlar, T., Ištók, I., & Vukadin, M. (2012). Some Physical and Mechanical Properties of Plum Tree (*Prunus Domestica* L.). *Drvna industrija: Znanstveni časopis za pitanja drvne tehnologije*, 63(4), 291-295.

Hashemi, S. K. H., & Kord, B. (2011). Variation of within-stem biometrical and physical property indices of wood from *Cupressus sempervirens* L. *BioResources*, 6(2), 1843-1857.

Jacquin, P., Mothe, F., Longuetaud, F., Billard, A., Kerfriden, B., & Leban, J. M. (2019). CarDen: A software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 156, 606-617.

Kiaei, M., & Samariha, A. (2011). Wood density and shrinkage of *Ulmus glabra* in northwestern of Iran. *American-Eurasian Journal of Agriculture and Environment Science*, 11(2), 57-260.

Kiaei, M., Bakhshi, R., & Ahangar, M. (2016). Physical and biometric properties of *euonymus latifolia* wood (case study: chamestan--nour). *Iranian journal of wood and paper industries*, 6 (2), 239-249.

Korkut, S., & Guller, B. (2008). Physical and mechanical properties of European Hophornbeam (*Ostrya carpinifolia* Scop.) wood. *Bioresource technology*, 99(11), 4780-4785.

Korkut, S., Guller, B., Aytin, A., & Kök, M. S. (2009). Turkey's native wood species: Physical and mechanical characterization and surface roughness of Rowan (*Sorbus aucuparia* L.). *Wood Research*, 54(2), 19-30.

Kozakiewicz, P., & Zyczkowski, W. (2015). Physical and mechanical properties and anatomy of common juniper (*Juniperus commis* L.) wood. *Sylwan*, 159(2), 151-159.

Lavisci, P., Janin, G., & Uzielli, L. (1989). Qualité du bois de six essences du maquis méditerranéen. *Forêt Méditerr.* X, 69-77.

Leal, S., Sousa, V. B., & Pereira, H. (2012). Cork oak (*Quercus suber* L.) wood hygroscopic properties and dimensional stability. *Forest systems*, 21(3), 355-363.

Leban, J.M., Kerfriden, B., Jacquin, P., Lacarin, M., Taupin, A., Mola, C., Duprez, C., Chabot S., Dauffy, V., Morneau F., Wurpillot, S., Hervé, J. C., 2020, "Wood basic density for 125 tree forest species from the French forests", <https://doi.org/10.15454/XFOPL1>

Lorenzo, J. Á. P., & Muñoz, G. R. (2018). Inter-tree and intra-tree variation in the physical properties of wood of laurel (*Laurus nobilis*). *European journal of forest research*, 137(4), 507-515.

Markwardt, L. J., & Wilson, T. R. C. (1935). Strength and related properties of woods grown in the United States (No. 479). US Government Printing Office.

Schrammel, L., Weiss, G., & Wolf, S. (2016). Wert-Holz: Das Sorptionsverhalten ausgesuchter, selten genutzter Holzarten.

Usta, I. (2004). The effect of moisture content and wood density on the preservative uptake of Caucasian fir (*Abies nordmanniana* (Link.) Spach.) treated with CCA. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 28(1), 1-7.

Vieilledent, G., Fischer, F. J., Chave, J., Guibal, D., Langbour, P., & Gérard, J. (2018). New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database. *American journal of botany*, 105(10), 1653-1661.

Voulgaridis, E. V., & Passialis, C. N. (1995). Characteristics and technological properties of the wood of mediterranean evergreen hardwoods. *Forêt méditerranéenne*.

Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519-524.

Supplementary Materials 2 for

Variations in forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences

Relationship between elevation and mean annual temperature

The Aurelhy gridded climate normals (Canellas et al. 2014) come from a dataset of spatial climate normals, at kilometer resolution on metropolitan France, for the time period 1981-2010 calculated by Météo-France. As the NFI plots coordinates are not public each NFI plot measured during the 2016 and 2017 campaigns was located in the center of the 1 km square it belongs. It was then possible to analyze the relationship between elevation gradient and mean annual temperature.

We found a decrease of mean annual temperature with increasing elevation (**Fig. 1**), with a loss of 1.6 °C every 500 meters. Elevation explained 49 % of mean annual temperature variability. The relationship between elevation and mean annual temperature was found highly significant ($p < 10^{-16}$).

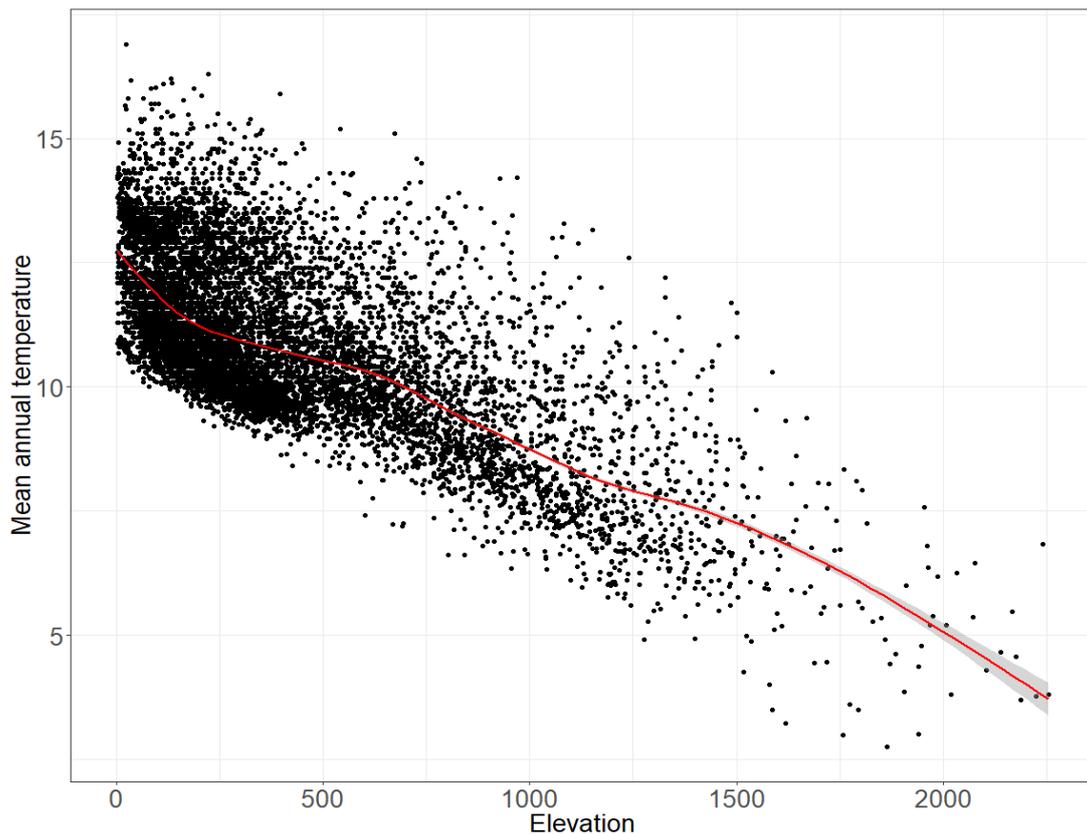


Fig. 1 Relationship between mean annual temperature and elevation

References

Canellas, C., Gibelin, A. L., Lassègues, P., Kerdoncuff, M., Dandin, P., & Simon, P. (2014). Les normales climatiques spatialisées Aurelhy 1981-2010: températures et précipitations. *La météorologie*.

Supplementary Materials 3 for

Variations in forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences

Variables used for the analysis

To assess the different components affecting plant development, we selected three environmental gradients i) a plant bioindication of the soil basicity index (SBI) based on a vegetation survey as a proxy for soil richness (Rameau et al. 1989), ii) soil water holding capacity in mm (SWHC) at 1m depth based on soil depth, texture and stoniness (Baize and Jabiol 1995; Baize 1988) as a proxy for soil water availability, and the measure of elevation a.s.l in meters as a proxy for temperature. All three are continuous variables, used as such to obtain species mean values, but for the purpose of the study they are also divided in classes defined by the NFI where we aggregate SBR calculation: SBI scale ranging from 1 to 11, increasing with soil basicity, SWHC was divided in 11 levels of 20 mm width from below 10 mm up to over 190 mm and elevation split in 9 levels associated to 200m-width classes from 200 m up to 1200 m, 400m-width classes over this level, and one open class beyond 2000 m, owing to the number of NFI plots.

Distribution of plots along the environmental gradients

Number of plots varies along the three gradients (**Fig. 1**). With SWHC and SBI having a low number at both extremes and elevation with a decreasing number of plots.

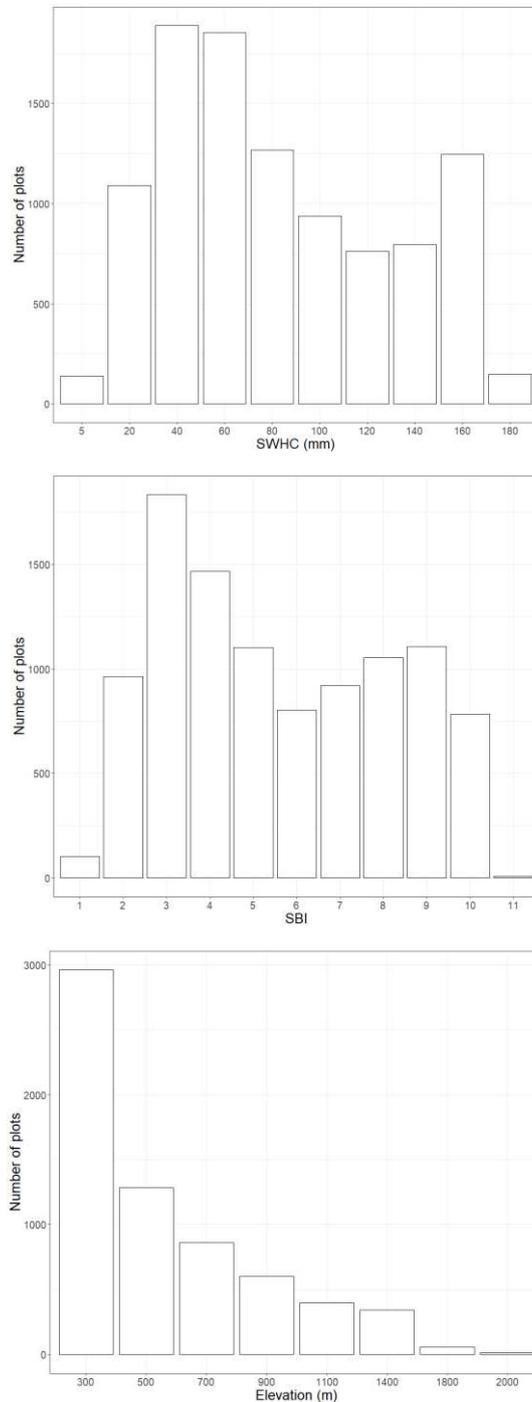


Fig. 1: Number of plots across the three environmental gradients as categorical variables

References

Baize, D., & Jabiol, B. (1995). Guide pour la description des sols. Quae.

Baize, D. (1988). Guide des analyses courantes en pédologie. Institut national de la recherche agronomique.

Rameau, J. C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., & Keller, R. (1989). Flore forestière française. Guide écologique illustré, 1, 1785.

6.2. Relation entre le Stem Biomass Ratio et les normales climatiques (complément de l'article en 6.1.)

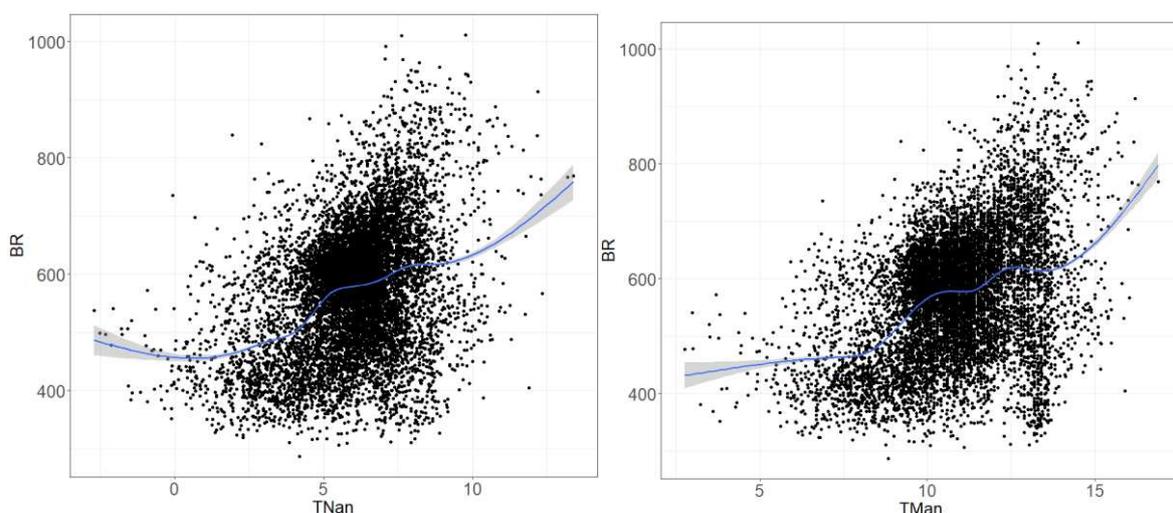
Comme vu précédemment le « biomass ratio » (BR) constitue le rapport entre la biomasse totale d'une population d'arbres et le volume total de cette même population (Kauppi et al. 2006). C'est ainsi une densité du bois moyenne pondérée par le volume des arbres, prenant en compte à la fois la diversité intraspécifique et interspécifique de la densité du bois dans la population. Ce calcul est opéré sur les placettes d'inventaire, et sur les années 2016-2017. Il prend donc en compte les valeurs d'ID pour chaque arbre inventorié ainsi que le poids statistique des arbres (c'est-à-dire le nombre de tige par hectare auquel correspond l'arbre inventorié). Son calcul se définit comme ci-après :

$$SBR = \frac{\sum_i ID_i \cdot V_i \cdot w_i}{\sum_i V_i \cdot w_i}$$

SBR étant le « stem biomass ratio », puisque dans notre cas le volume utilisé est le volume de la tige principale jusqu'à la découpe à 7 cm de diamètre (volume bois fort tige). Avec ID l'infradensité du bois de la carotte de l'arbre i considéré, V le volume bois fort tige et w le poids de l'arbre.

La moitié des arbres sur une placette étant carottée, la moitié des valeurs d'ID est issue des mesures sur les carottes, et l'autre moitié est issue d'imputations locales (placettes) conditionnelles aux espèces et classes de diamètre.

En complément des variables environnementales étudiées précédemment (6.1.), on étudie ici sa relation avec des normales climatiques issues de la base de données Aurelhy (Canellas et al. 2014) décrites dans la section 3.3.



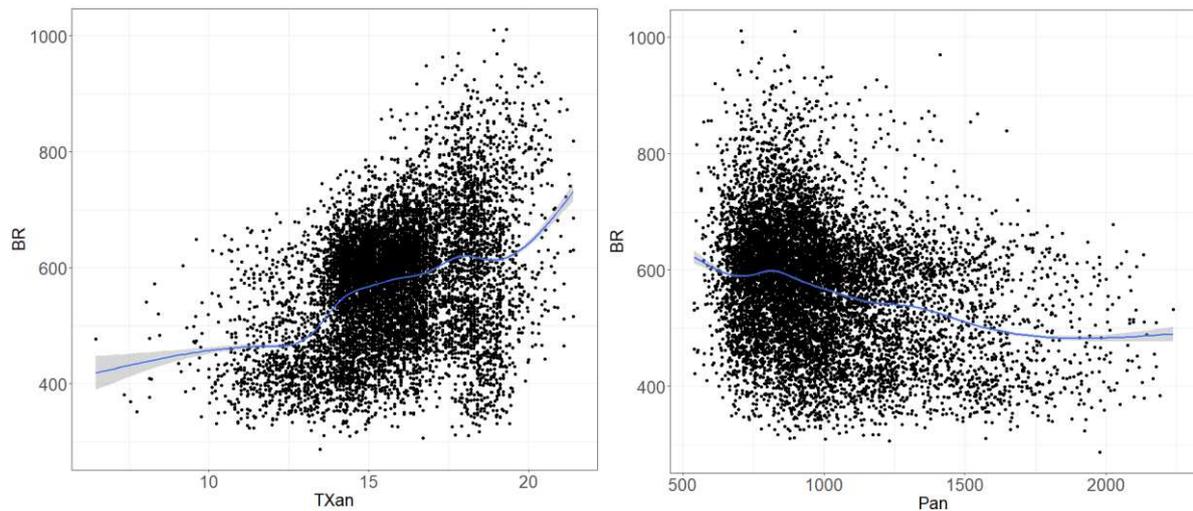


Figure 6.1 : Relation entre biomass ratio des placettes et normales climatiques annuelles

On observe (**Fig. 6.1**) une augmentation significative ($p < 10^{-4}$) du BR avec la température (TN, TM ou TX), entre $+21 \text{ kg/m}^3/\text{°C}$ ($R^2 = 0,17$) pour TX et $+25 \text{ kg/m}^3/\text{°C}$ pour TM ($R^2 = 0,18$).

Avec l'augmentation des précipitations, on observe une diminution significative ($p < 10^{-4}$) de l'ID, de $-106 \text{ kg/m}^3/1000 \text{ mm}$ ($R^2 = 0,10$) de précipitations.

Sur l'ensemble, la température a un effet plus important sur le BR que les précipitations.

Les signes des variations sont cohérents avec ceux trouvés avec la réserve utile et l'altitude en 6.1. qui sont des variables aussi liées aux besoins en eau et à la variation de température.

6.3. Variation de la biomasse et du « volume bois for tige » le long de trois gradients environnementaux

Après l'étude de la variation du biomass ratio le long de trois gradients environnementaux (6.1.), on s'intéresse à la variation de la biomasse et du volume. On rappelle que les principaux éléments nécessaires au développement des végétaux sont l'eau, les nutriments et l'énergie (Chapin et al. 1987). Ainsi on retrouve les trois gradients étudiés précédemment.

La réserve utile en eau du sol (Baize & Jabiol 1995, Baize 1988) est utilisée en tant qu'indicateur de l'eau disponible pour les plantes.

Le niveau trophique du sol (Rameau et al. 1989), lui, indique si le sol de la station est acide ou basique, permettant d'avoir une bonne indication de la présence d'éléments minéraux disponible comme le Calcium et le Magnésium (Van der heijden et al. 2011, Jonard et al. 2012, Rowley et al. 2018).

Enfin l'altitude, disponible dans les données de l'inventaire forestier national, est un bon indicateur de la température (cf. 6.1. Supplementary material 3 et 6.2.), qui à la fois prend en compte la résistance d'une espèce à la sécheresse, mais aussi sa résistance à des épisodes de gel-dégel, et la durée de la période de végétation (Hacke & Sperry 2001, Davis et al. 1999a).

De la même façon que précédemment on regarde la différence entre deux classes botaniques : feuillus et résineux. Cette différence est détectée à l'aide d'une ANCOVA du volume ou de la biomasse fonction du gradient environnemental et de son interaction avec la classe botanique. Ceci permettant de voir si il y a une différence absolue entre valeurs de volume et de biomasse le long des gradients entre feuillus et résineux mais aussi si il y a une différence en termes d'intensité de relation entre biomasse ou volume en fonction des gradients.

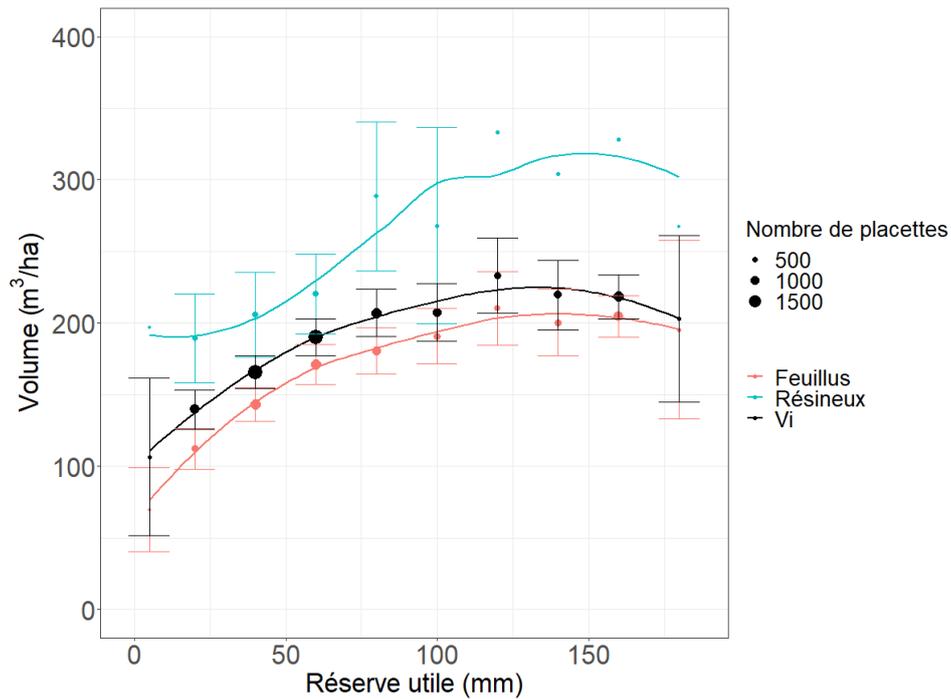
Le volume étudié est le volume bois fort tige calculé par l'inventaire forestier national. Il s'agit du volume de la tige principale jusqu'à un diamètre fin bout de 7 cm. Ce volume est calculé à partir de tarif de cubage dépendant du diamètre à 1,30 m mesuré sur tous les arbres, la hauteur de l'arbre, et la hauteur de découpe (longueur allant de la base au niveau de découpe terminale de la bille de pied –changement abrupte de diamètre ou de forme-, IGN 2018), ces deux dernières mesurées sur environ un arbre sur deux (méthode d'imputation décrite dans le chapitre 4). Ces tarifs sont décrits dans les documents du Service de l'Information Statistique Forestière et Environnementale (SIFE, IGN 2018). La biomasse est ensuite calculée comme le produit de l'infradensité du bois mesurée ou imputée et du volume bois fort tige. La productivité en volume et en biomasse est basée sur l'évolution sur les 5 dernières années du volume.

On cherche ici à mesurer (i) le niveau de variation de volume et de biomasse par hectare sur les mêmes gradients environnementaux qu'étudiés précédemment, (ii) l'existence d'une différence de ces variations entre feuillus et résineux, (iii) l'impact respectif de la variation en SBR (6.1) et en volume sur la variation en biomasse sur ces trois gradients.

6.2.1. Variation du volume bois fort tige

Le volume par hectare a été calculé sur les différentes classes de réserve utile, de niveau trophique et d'altitude. La séparation entre feuillus résineux est mise en évidence (trait plein) lorsque l'analyse de covariance indique une interaction significative ($p < 0,05$) entre gradient environnemental et classe botanique. La variation moyenne est représentée en noir, celle pour les feuillus et les résineux est représentée en rouge et bleu respectivement.

(a)



(b)

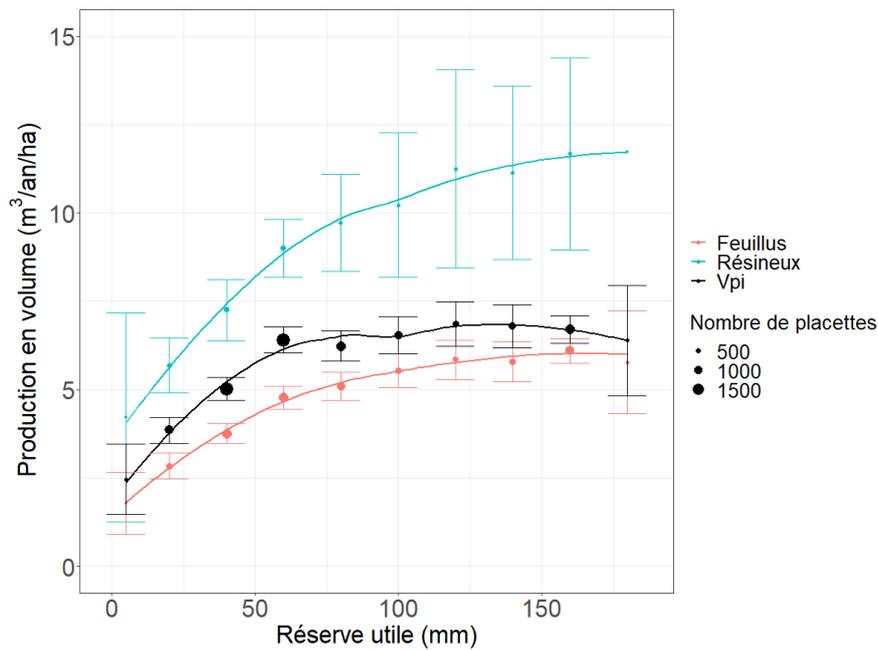


Figure 6.2 : Variation du volume et de la production en volume par hectare avec la réserve utile. Les variables Vi et Vpi correspondent aux variations moyennes. Les variations pour les feuillus et résineux sont en couleur.

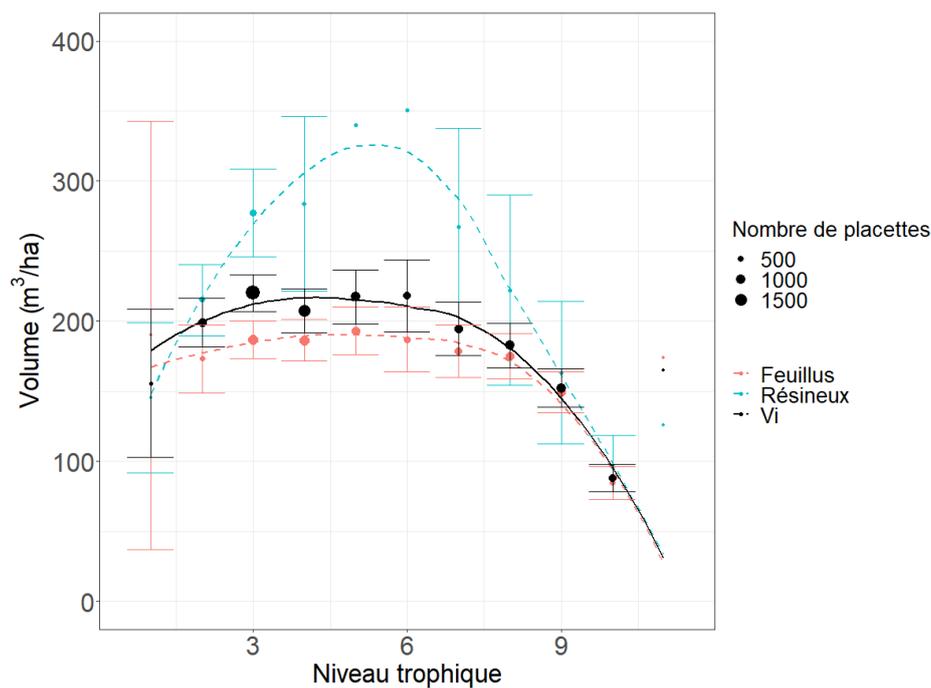
On constate une augmentation (**Fig. 6.2a**) du volume par hectare avec l'augmentation de la réserve utile de 70 (resp. 197) m^3/ha à moins de 5 mm de

réserve utile jusqu'à un plateau autour des 100 mm de réserve utile où l'on atteint 200 (resp. 300) m³/ha pour les feuillus (resp. résineux), avec une légère diminution jusque 267 m³/ha quand la réserve utile est supérieure à 200 mm chez les résineux.

En moyenne on a une augmentation significative ($p < 10^{-2}$) de 54 m³/ha pour 100 mm de réserve utile. Comme pour le biomass ratio, avec l'ANCOVA, l'interaction entre réserve utile et classe botanique est significative ($p < 0,05$), indiquant une variation différente entre les feuillus (59 m³/ha/100mm) et résineux (107 m³/ha/mm). La séparation entre feuillus et résineux est elle aussi significative ($p < 0,05$).

L'augmentation du volume par hectare avec la réserve utile peut s'expliquer par une croissance plus importante connue chez les espèces avec des besoins en eau importante (Reich 2014, Chave et al. 2009). C'est aussi ce que l'on observe en **Figure 6.2b** avec une production en volume bois fort tige qui augmente avec la réserve utile (+ 1,75 m³/an/ha/100 mm). Comme pour le volume, la production en volume bois fort tige est plus élevée chez les résineux que les feuillus. Le volume bois fort tige par hectare des résineux est toujours au-dessus de celui des feuillus, et avec une évolution plus rapide le long du gradient pour les résineux. Production en volume élevée peut aussi être liée à un stock plus élevé et vice-versa.

(a)



(b)

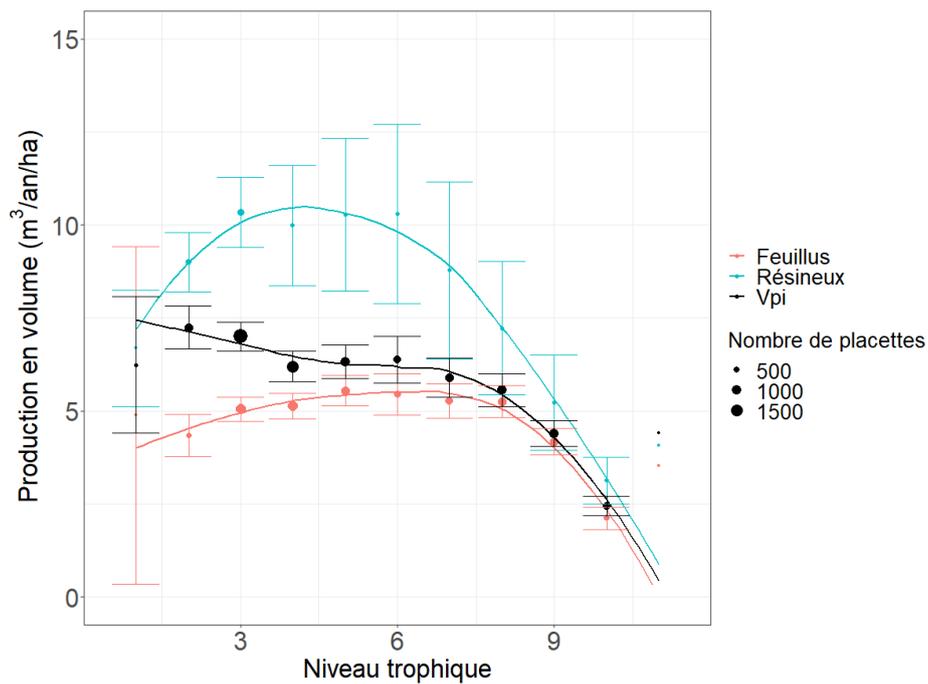


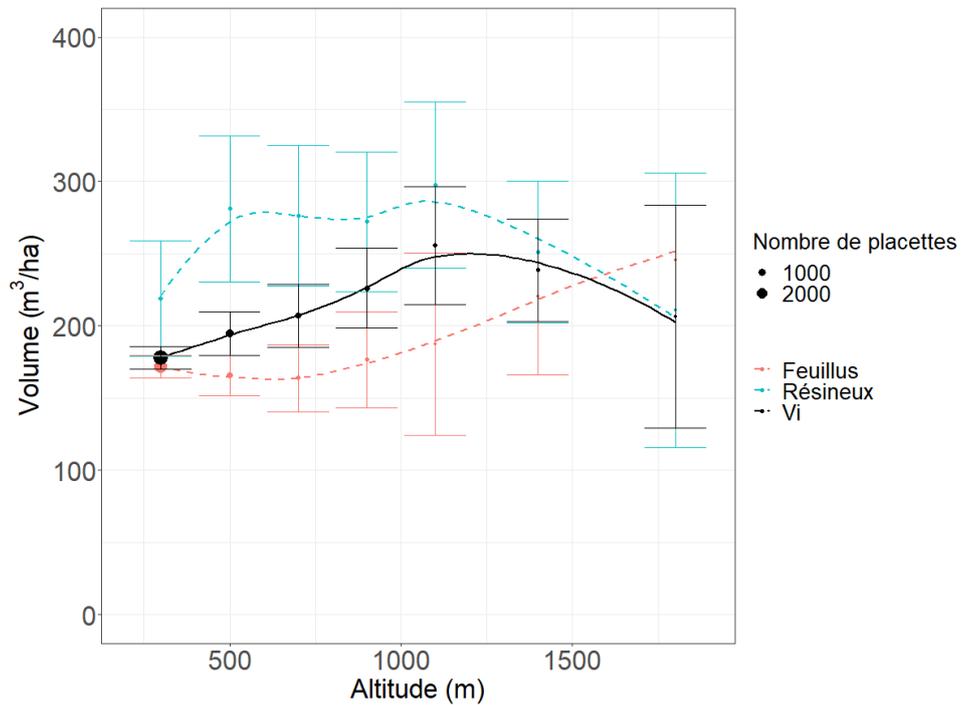
Figure 6.3 : Variation du volume bois fort tige et de la production en volume par hectare avec le niveau trophique. Les variables V_i et V_{pi} correspondent aux variations moyennes. Les variations pour les feuillus et résineux sont en couleur.

Avec le niveau trophique, on a deux relations différentes (**Fig. 6.3a**) : pour les feuillus on a un volume par hectare plutôt constant dans les milieux acide et neutre puis qui diminue fortement dans les milieux basiques. En revanche, pour les résineux on observe un net optimum du volume par hectare dans les sols « acide-neutre ». Entre les classes de 2 à 9 le volume par hectare des résineux est bien supérieur à celui des feuillus, mais est similaire au-delà. L'ANCOVA indique une interaction non significative entre niveau trophique et classe botanique ($p = 0,73$) avec une diminution de $-8,7 \text{ m}^3/\text{ha}/\text{unité de SBI}$. La séparation feuillus et résineux est significative ($p < 10^{-2}$).

La production en volume (**Fig. 6.3b**) montre une tendance similaire mais avec une interaction significative ($p < 10^{-4}$) entre niveau trophique et la séparation feuillus et résineux.

Les milieux calcaricoles sont ici défavorables à la production en volume par hectare pour les feuillus et résineux. Ceci peut s'expliquer puisque en milieu très basique des éléments tels que le manganèse (Mn) et le fer (Fe) se retrouvent moins disponibles pour les plantes (Binkley 1986), or ceux-ci jouent un rôle important dans les mécanismes de photosynthèse et donc de croissance (Moreira et al. 2018).

(a)



(b)

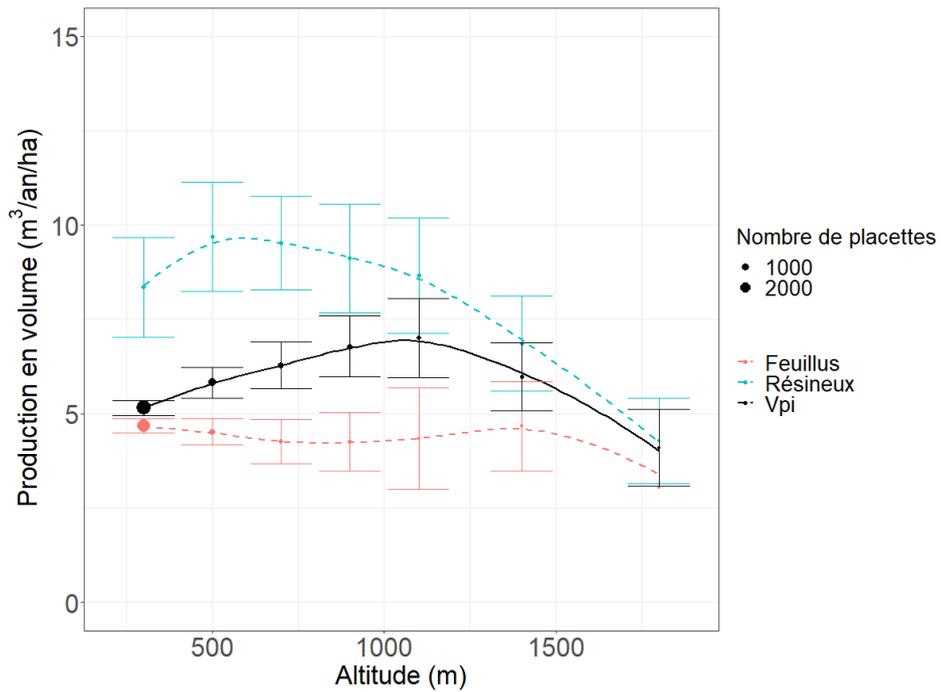


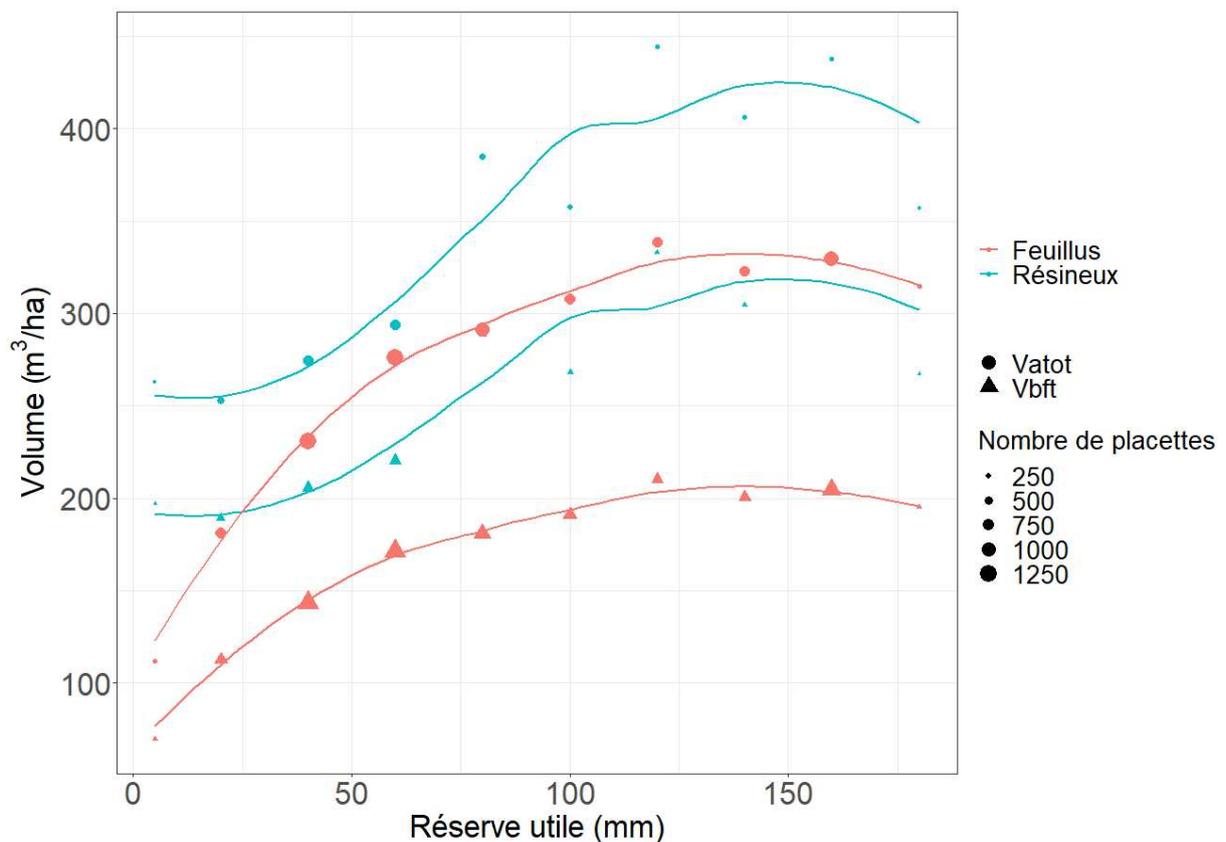
Figure 6.4 : Variation du volume et de la production en volume par hectare avec l'altitude. Les variables Vi et Vpi correspondent aux variations moyennes. Les variations pour les feuillus et résineux sont en couleur.

Enfin avec l'altitude (**Fig. 6.4a**) on observe une augmentation significative ($p < 10^{-2}$) du volume moyen par hectare (V_i avec $+ 64 \text{ m}^3/\text{ha}/1000\text{m}$). Lorsque l'on sépare feuillus et résineux, on a une absence d'interaction entre classe botanique et altitude ($p = 0,89$) avec l'ANCOVA, et une variation non significative ($p = 0,21$) du volume par hectare entre les feuillus et résineux. La variation significative du V_i s'explique donc seulement par la distribution des feuillus et résineux avec l'altitude et leur différence de volume par hectare. La séparation entre feuillus et résineux est toutefois significative.

Pour la production en volume (**Fig. 6.4b**), on a une absence d'interaction entre altitude et la séparation entre feuillus et résineux ($p = 0,19$), et une variation non significative ($p = 0,1$) de cette production avec l'altitude.

Dans la littérature, on trouve une diminution de la croissance avec l'altitude (Coomes & Allen 2007). Ici, la prépondérance des points mesurés à basse altitude peuvent avoir un impact sur la tendance observée entre croissance et altitude, puisque les résultats sont pondérés par le nombre de placettes.

Les résineux ont ici souvent un volume par hectare plus élevé que celui des feuillus, mais ces volumes sont calculés à partir du volume bois fort tige. Or il y a une différence d'investissement de la croissance entre feuillus et résineux, avec un volume de branche plus important généralement chez les feuillus. On peut donc appliquer deux facteurs d'expansion branche qui permettent de convertir le volume bois fort tige (V_{bft}) en volume aérien total (V_{atot}) : 1,611 pour les feuillus et 1,335 pour les résineux (Loustau et al. 2004).



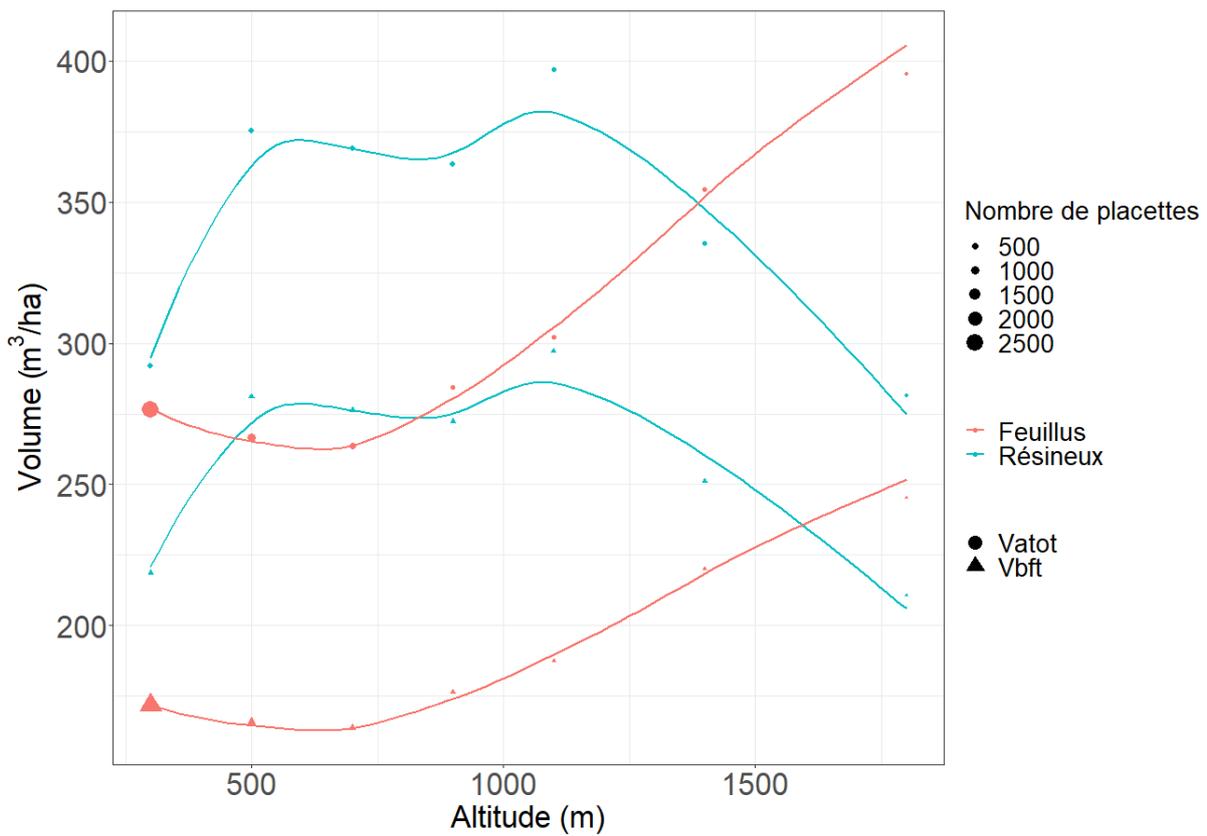
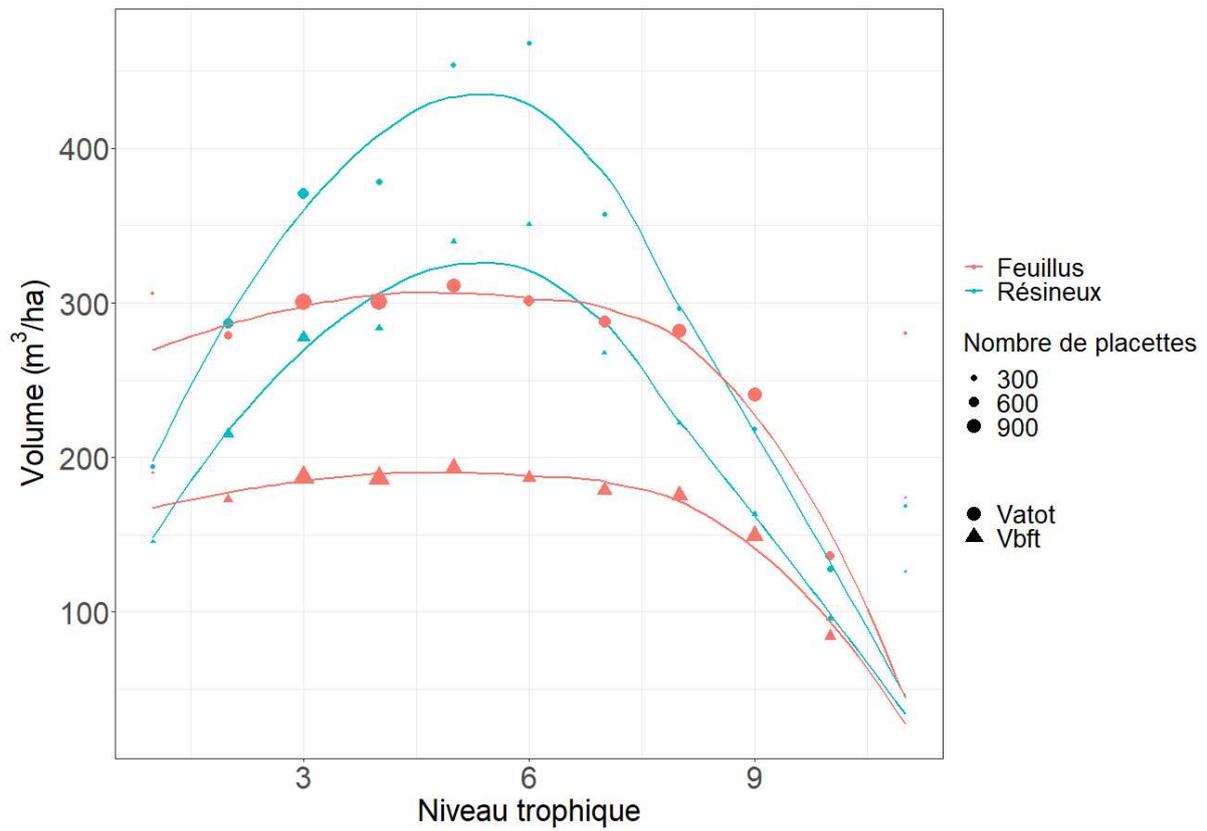


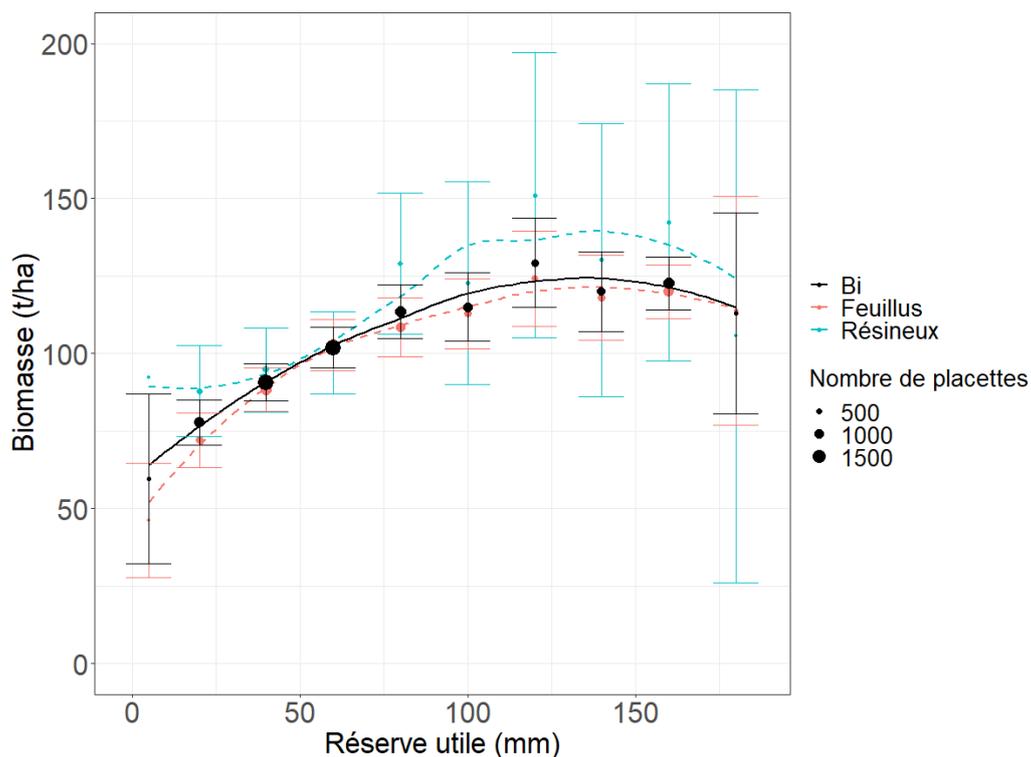
Figure 6.5 : Variation du volume bois fort tige et du volume aérien total en fonction des trois gradients environnementaux pour les feuillus et résineux

On visualise **figure 6.5** l'impact d'un passage au volume aérien total sur la différence entre feuillus et résineux. Pour mesurer cette différence, on reproduit les ANCOVA réalisées précédemment entre le volume aérien total et les gradients environnementaux avec la classe botanique. La différence entre feuillus et résineux reste significative avec la réserve utile ($p < 10^{-3}$) et l'altitude ($p < 10^{-2}$), mais pas pour le niveau trophique ($p = 0,34$). Les résineux ont toujours un volume par hectare plus important que les feuillus le long de ces trois gradients.

6.2.2. Variation de la biomasse

Les données d'infradensité sont ici utilisées pour calculer la biomasse correspondant au volume bois fort tige de l'arbre. De la même façon que précédemment, on calcule pour chaque classe de gradients environnementaux, la biomasse par hectare à partir des mesures de chaque arbre (volume bois fort tige et infradensité du bois) et des pondérations statistiques (poids des arbres, des placettes et la surface correspondante)

(a)



(b)

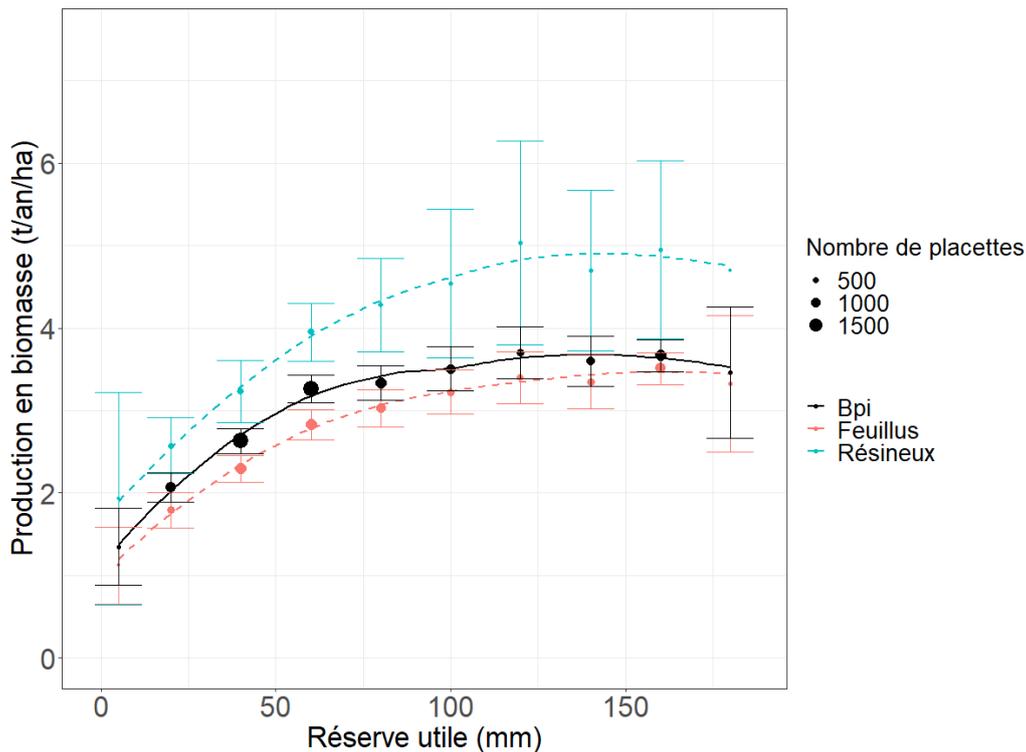
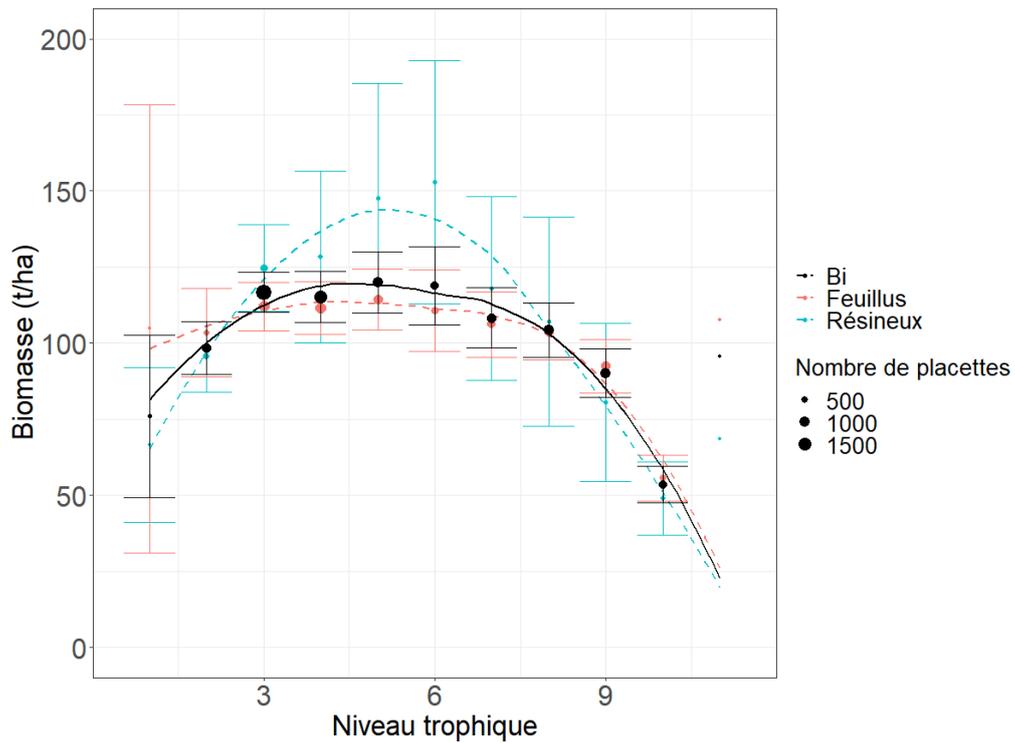


Figure 6.6 : Variation de la biomasse et de la production en biomasse par hectare avec la réserve utile. Les variables Bi et Bpi correspondent aux variations moyennes. Les variations pour les feuillus et résineux sont en couleur.

On obtient (**Fig. 6.6a**) comme pour le volume, une augmentation de la biomasse par hectare, de 60 à 125 tonnes/ha le long du gradient de la réserve utile en eau des sols. A la différence des résultats obtenus pour les volumes, pour la biomasse/ha l'ANCOVA montre une absence d'interaction ($p = 0,31$) entre réserve utile et classe botanique. Par ailleurs on observe une augmentation de 33 tonnes/ha/100mm de réserve utile en eau ($p < 10^{-4}$), et une différence significative entre feuillus et résineux ($p < 0,05$).

On retrouve des résultats similaires pour la production en biomasse (**Fig. 6.6b**), avec une production en biomasse qui double sur le gradient de réserve utile.

(a)



(b)

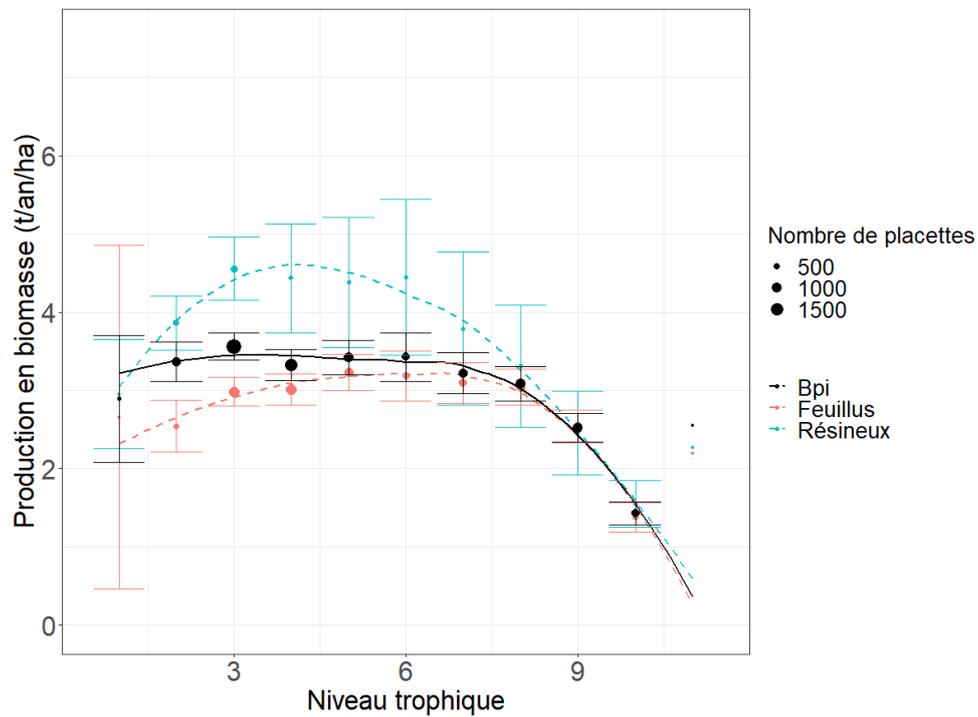
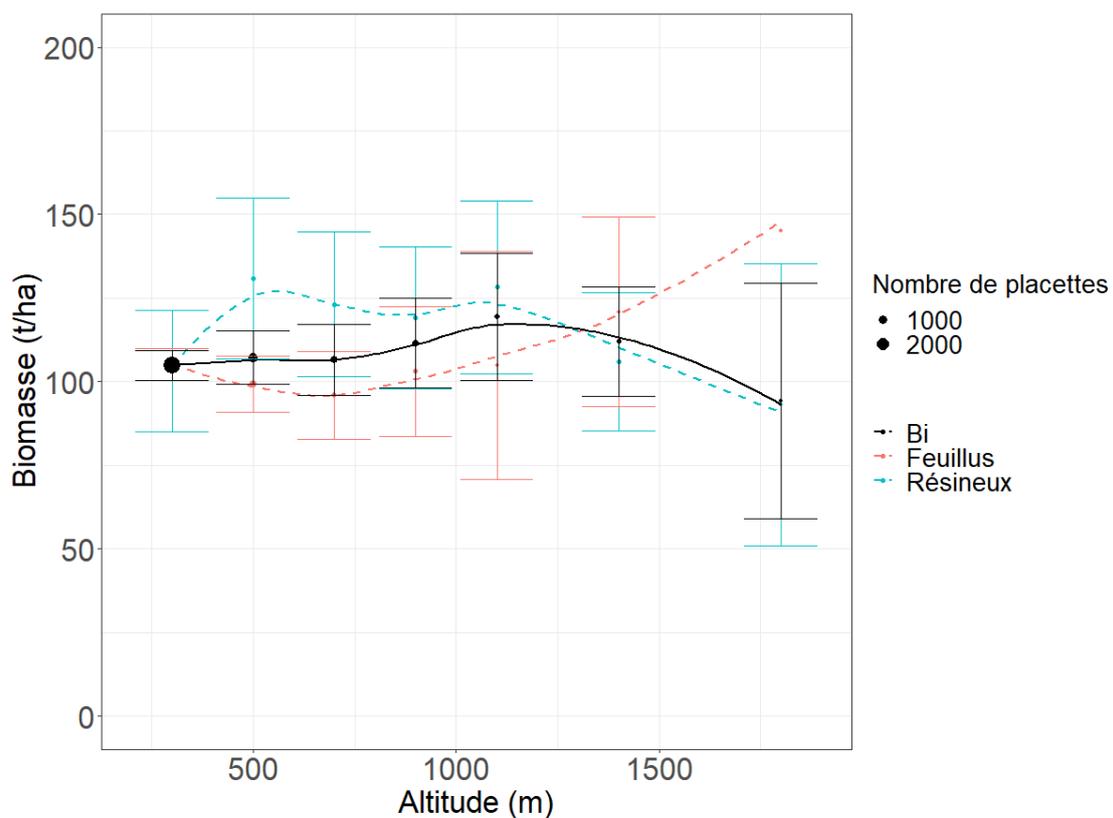


Figure 6.7 : Variation de la biomasse et de la production en biomasse par hectare avec le niveau trophique. Les variables Bi et Bpi correspondent aux variations moyennes. Les variations pour les feuillus et résineux sont en couleur.

Avec le niveau trophique (**Fig. 6.7a**), la biomasse par hectare diminue de 100 à 25 tonnes/ha pour les feuillus, alors que pour les résineux l'évolution passe par un optimum de 150 tonnes/ha dans les milieux neutrophiles. L'ANCOVA montre une absence d'interaction entre niveau trophique et classe botanique ($p = 0,90$), avec une diminution de -4 tonnes/ha/unité de SBI. La différence feuillus et résineux n'est pas significative ($p = 0,99$).

Les résultats de l'ANCOVA entre production en biomasse et niveau trophique et classe botanique (**Fig. 6.7b**), sont similaires avec le stock de biomasse par hectare (absence d'interaction $p = 0,14$), avec cependant une différence significative ($p < 0,05$) séparant les feuillus et les résineux.

(a)



(b)

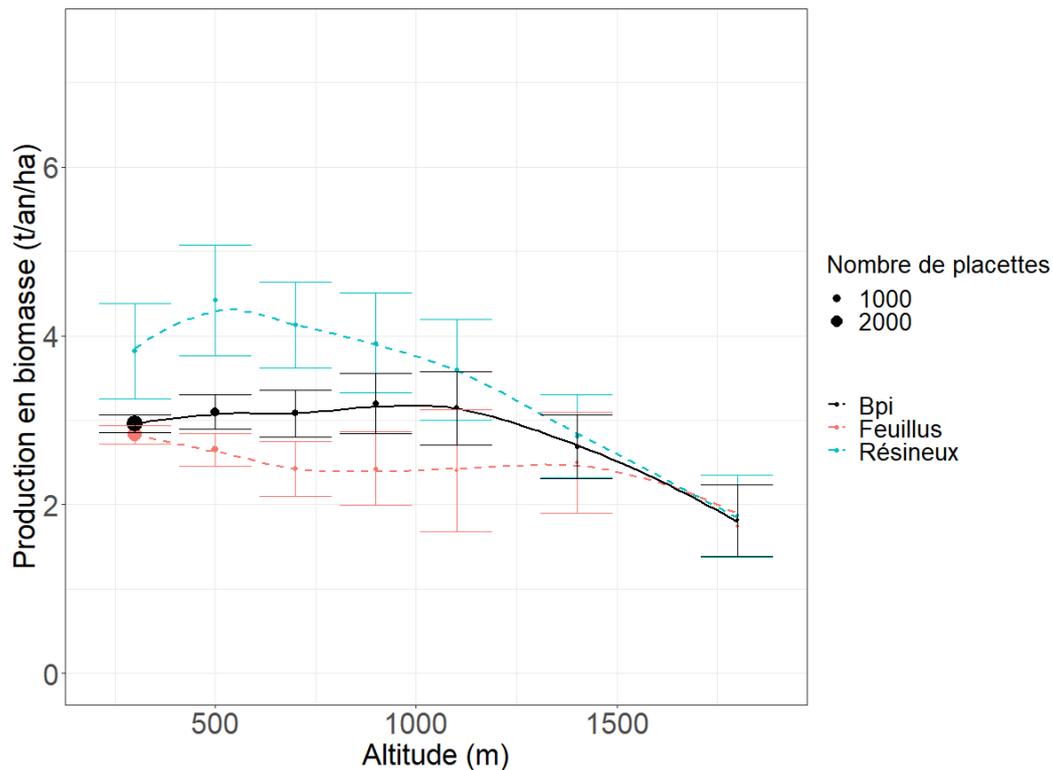


Figure 6.8 : Variation de la biomasse et de la production en biomasse par hectare avec l'altitude. Les variables Bi et Bpi correspondent aux variations moyennes. Les variations pour les feuillus et résineux sont en couleur.

Enfin avec l'altitude (**Fig. 6.8a**), la biomasse par hectare varie principalement entre 100 et 125 tonnes par hectare, avec un maximum de 150 t/ha pour les résineux. L'ANCOVA montre une absence d'interaction entre altitude et classe botanique ($p = 0,76$). On a une variation non significative de la biomasse par hectare avec l'altitude ($p = 0,95$), mais une différence feuillus et résineux significative ($p < 0,05$).

Les résultats sont similaires avec la production en biomasse (**Fig. 6.8b**, absence d'interaction, $p = 0,19$), avec une variation non significative ($p = 0,74$) de celle-ci avec l'altitude.

L'ensemble des variations en biomasse semble similaire à celles observées avec le volume. On peut donc s'interroger sur l'impact du SBR sur ces variations.

Il est important de rappeler aussi que l'on étudie ici la biomasse issue du volume bois fort tige. Ainsi une absence de différence significative entre feuillus et résineux (par exemple avec le niveau trophique) ne veut pas forcément dire que ces deux classes ont des stratégies similaires dans l'utilisation des nutriments pour la croissance. En effet, il y a une différence importante dans le volume aérien total produits entre feuillus et résineux (différence de coefficient d'expansion aérien dans le projet CARBOFOR, Loustau et al. 2004). Ainsi si la biomasse par hectare à partir du volume bois fort tige est similaire entre feuillus et résineux, les feuillus auront

certainement une biomasse par hectare calculé à partir d'un volume aérien total plus importante que celle des résineux.

6.2.3. Effet du BR sur la variation de biomasse

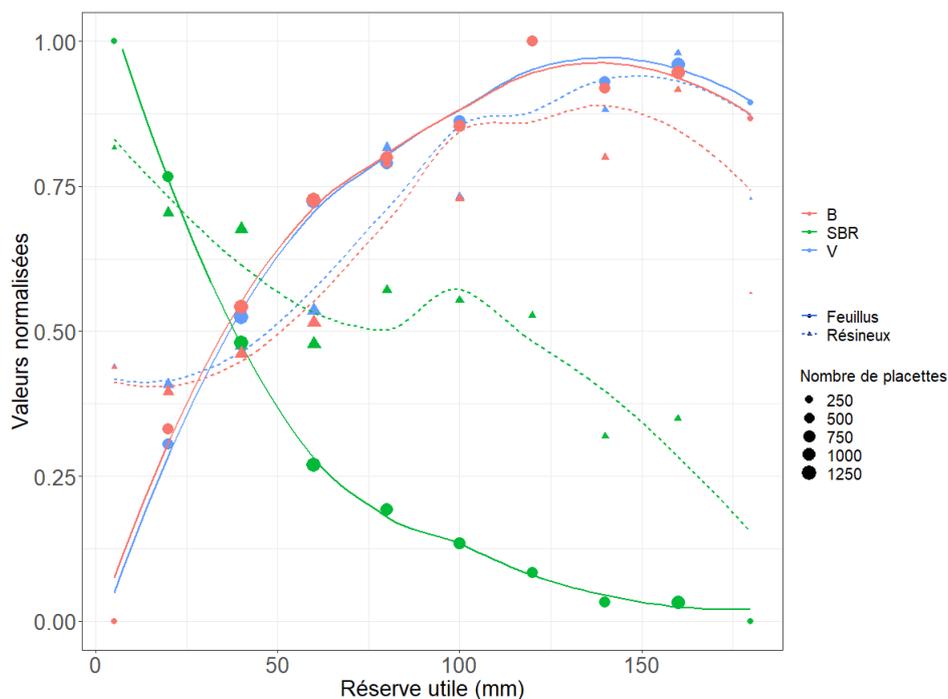
On souhaite enfin étudier et identifier l'impact respectif des variations du SBR et du volume sur les variations de biomasse le long de ces trois gradients. Le but étant de regarder si les variations en volume le long de ces gradients suffisent pour estimer des variations en biomasse sur ces mêmes gradients.

Pour examiner simultanément les variations de la biomasse, du SBR et du volume on norme chacune de ces variables de la manière suivante :

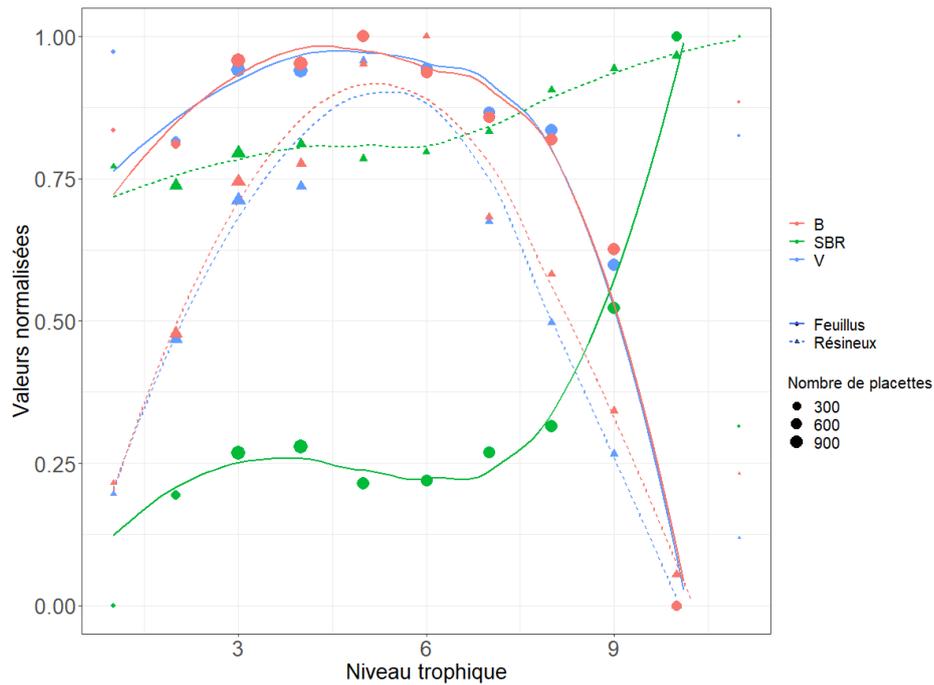
$$X_{i,norm} = \frac{X_i - X_{min}}{X_{max} - X_{min}}$$

Avec $X_{i,norm}$ la valeur normalisée située entre 0 et 1, X_i la valeur de la variable volume, biomass ratio ou biomasse pour une classe donnée i d'un des gradients environnementaux. X_{min} le minimum de cette variable sur le gradient, X_{max} le maximum de cette variable sur le gradient. Les variations des valeurs normées de ces trois grandeurs sont représentées le long des trois gradients sur les figures suivantes.

(a)



(b)



(c)

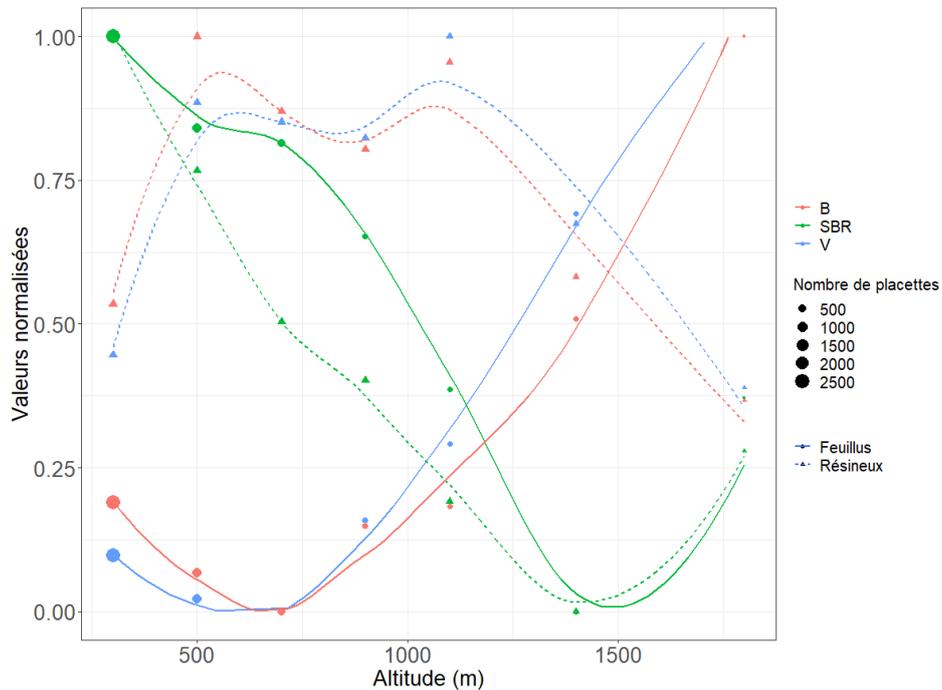


Figure 6.9 : Variation normalisée entre 0 et 1 du volume, de la biomasse et du biomass ratio le long des gradients de (a) réserve utile (b) niveau trophique et (c) altitude, pour les feuillus et résineux

On note que les courbes rouges et bleues qui représentent respectivement la biomasse par hectare et le volume par hectare (**Fig. 6.9**) varient parallèlement l'une à

l'autre sur chacun de ces gradients, que ce soit pour les résineux mais également pour les feuillus.

Ce premier constat permet d'affirmer que, à l'échelle de l'ensemble des ressources forestières françaises, et le long de ces trois gradients, les volumes par/ha ont des variations identiques aux variations de la biomasse/ha, malgré les variations de SBR.

Le SBR (kg/m^3) quant à lui varie de manière différente le long de ces gradients avec des écarts prononcés entre feuillus et résineux, cette différence étant plus faible le long du gradient altitudinal.

Avec une ANCOVA, on regarde la variation de la valeur normalisée en fonction du gradient avec une interaction avec le type de variable volume ou biomasse pour les feuillus, résineux et les trois gradients. On trouve bien une interaction non significative ($p > 0,59$) pour chacune de ces combinaisons confirmant la similarité de variation des deux variables.

Ainsi la variation en volume par hectare le long des gradients est un très bon indicateur de la variation en biomasse par hectare le long de ces gradients. Le gradient de SBR observé n'est pas assez important sur l'ensemble des gradients pour avoir un impact sur la variation de biomasse par hectare.

6.3. Conclusion chapitre 6

On a identifié sur des gradients environnementaux représentatifs des besoins des plantes pour croître, les variations du stem biomass ratio, de la biomasse et du volume des arbres de la forêt française.

On a montré :

- Un effet négatif de la réserve utile sur le stem biomass ratio, mais positif sur le volume et la biomasse.
- Un effet positif du niveau trophique sur le stem biomass ratio, mais un effet négatif (feuillus) ou à optimum (résineux) pour le volume et la biomasse.
- Un effet négatif de l'altitude sur le stem biomass ratio, mais une absence d'effet de l'altitude sur le volume et la biomasse.

On a démontré que les variations de stem biomass ratio dépendent principalement de la variation interspécifique de la densité du bois qui avait déjà été détectée comme plus importante que la variabilité intraspécifique dans le chapitre 3, cette dernière ayant une très faible part de variance expliquée par ces mêmes gradients. Cette variation interspécifique est liée à la distribution des espèces le long des gradients. Ce gradient d'infradensité du bois est alors lié à la tolérance des espèces à l'acidité du sol ou la sécheresse, à travers des adaptations de la constitution du bois, notamment anatomiques pour les besoins en eau (Preston et al. 2006). **Le lien entre variation de SBR et niveau trophique reste encore à être élucidé.**

La comparaison des variations en volume et biomasse le long de ces gradients a montré le faible impact du gradient de stem biomass ratio pour le passage de l'un à l'autre. Ainsi, les variations en volume à large échelle sont d'excellentes estimations

de la variation en biomasse, et pose la question d'une constance du biomass ratio à ces échelles pour obtenir des variations en biomasse fiables.

La diversité interspécifique importante observée dans les chapitre 3 et celui-ci entraîne un questionnement sur l'origine de cette diversité. On retrouve alors notre raisonnement sur la structuration de la variabilité de la densité du bois, cette fois-ci en interspécifique, à la fois au niveau botanique mais aussi à travers les stratégies de croissance et leur positionnement dans un compromis croissance-densité déjà identifié en forêts tropicales (Reich 2014).

Chapitre 7 : Diversité interspécifique de la densité du bois et compromis entre croissance et densité du bois

Dans les chapitres 3 et 6 on a pu identifier une variabilité interspécifique de densité du bois supérieure à la variabilité intraspécifique. Les relations intraspécifiques entre densité moyenne du bois et des variables telles que l'âge et le rythme de croissance moyen ont elles aussi montrées une diversité interspécifique supplémentaire, en termes d'intensité et de forme de réponse. Celle-ci traduit des stratégies écologiques de développement différentes (Henry et al. 2010, Reich 2014). En effet, on a constaté que la variabilité du stem biomass ratio (6.1.) était due à la variabilité interspécifique (positionnement des espèces le long de gradients environnementaux), et donc à une adaptation propre à ces mêmes conditions écologiques. Cette relation entre trait fonctionnel et gradients environnementaux est bien connue (Shingley et al. 2016) et confirme l'existence de stratégies différentes entre espèces.

L'émergence d'espèces est liée à une histoire évolutive (qui peut être identifiée avec des niveaux taxonomique et des arbres phylogénétiques, APG IV 2016, Zanne et al. 2013) et à l'émergence de stratégies et d'adaptations à un environnement (comme les plans ligneux, McCulloh et al. 2010, Wheeler & Baas 2019), ce qui conduit à la diversité interspécifique. La densité du bois comme trait fonctionnel résulte de cette évolution et adaptation, il est alors intéressant d'examiner si **ces niveaux taxonomiques structurent la variabilité interspécifique de la densité du bois.**

La densité du bois est considérée comme étant conservée d'un point de vue phylogénétique (Chave et al. 2006), c'est-à-dire que la proximité des espèces en termes d'évolution entraîne une proximité de la valeur de ce trait. Ces études ont montré que le niveau permettant d'expliquer le plus de variance de l'infradensité du bois était le genre des espèces (Baker et al. 2004, Ibanez et al. 2016). Cependant les niveaux d'organisation pris en compte varient selon les études : de l'espèce et la population à l'ordre et la classe (Rosas et al. 2019, Vila-cabrera et al. 2015). Ces études ont surtout été réalisées sur des espèces présentes en zone tropical. Enfin différents niveaux de variabilité de l'infradensité du bois ont pu être identifiés au sein des familles botaniques ou de l'ordre (Zhang et al. 2011, Chave et al. 2006, Swenson & Enquist 2007, Ibanez et al. 2016).

Cette diversité issue de la radiation évolutive (Shingley et al. 2016) est directement liée à une diversité de stratégies des espèces, tel que le compromis entre croissance de l'arbre et densité du bois. Ce compromis a en effet été identifié par de nombreux auteurs en forêts tropicales (King et al. 2006, Swenson & Enquist 2007, Poorter et al. 2008, Larjavaara & Muller-Landau 2010, Wright et al. 2010, Reich 2014, Nunes Santo Terra et al. 2018) et dans quelques études en milieux tempérés (Woodall et al. 2015, Aiba & Nakashizuka 2009). Mais ces études restent restreintes aux feuillus sans distinction entre plans anatomiques (Wheeler et al. 2007, Schweingruber 1996) pourtant très divers en forêts tempérées (Boura & De Franceschi 2007). Or, on sait que ces plans ligneux résultent de différentes stratégies d'adaptation à la saisonnalité (McCulloh et al. 2010, Wheeler & Baas 2019) et donc de gestion des réserves (Barbaroux & Breda 2002). Avec ces spécificités des forêts tempérées il est intéressant d'y **étudier ce compromis croissance-densité du bois et voir si celui-ci est similaire à celui en forêts tropicales, s'il diffère entre feuillus et résineux, et entre les plans ligneux.**

Ainsi on souhaite identifier dans ce chapitre 1) quels sont les niveaux d'organisation botaniques qui structurent le plus la variabilité de l'infradensité, 2) puis dans un second temps comment les spécificités des forêts tempérées (présence de résineux,

de plusieurs plan ligneux) structurent la diversité interspécifique du compromis croissance-densité du bois ?

7.1. Analyse des variations d'infradensité du bois selon les niveaux d'organisation botanique

La diversité interspécifique de l'infradensité du bois décrite dans les chapitres 3, 4 et 6 ne semble pas à première vue permettre de regroupements en termes de réponse (forme et intensité) des variations de l'infradensité en fonction des diverses variables mesurées par l'IFN.

S'agissant de l'organisation botanique (Rosas et al. 2019), notre échantillon couvre plusieurs niveaux tels que l'ordre, la famille et le genre (APG IV 2016, Durka & Michalski 2012). A un grain plus fin, on peut regrouper les espèces à chaque point de l'histoire évolutive par leur proximité génétique à l'aide d'un arbre phylogénétique, c'est-à-dire que les espèces sont reliées à un nœud correspondant à un ancêtre commun, avec une estimation du temps de divergence génétique entre les espèces (Zanne et al. 2013).

7.1.1. Structuration de la variabilité interspécifique de la densité du bois par niveaux taxonomiques

Pour étudier les niveaux taxonomiques, on a documenté pour chacune de nos 125 espèces, la classe, l'ordre, la famille botanique et le genre, à partir des données issues de Angiosperm Phylogeny Group IV : classification of angiosperms (APG IV 2016) et de l'étude de Durka & Michalski (2012). Cette classification est disponible en **annexe 10**. L'effectif de chaque groupe est donné **tableau 7.1**.

Classification	Effectif
Classe	2
Ordre	17
Famille	28
Genre	53
Espèce	125

Tableau 7.1 : Nombre d'entrées pour chaque niveau de classification

On utilise alors une analyse de variance hiérarchique à effets aléatoires (Messier et al. 2010), à l'aide de la fonction *lme* sous R et de la fonction *varcomp* (Venables &

Ripley 2002, Paradis et al. 2004) permettant de décomposer la variance et d'identifier le niveau taxonomique ayant le plus d'impact sur la variabilité interspécifique de la densité du bois.

On souhaite aussi comparer ces résultats à d'autres études de la littérature, en contexte tempéré ou tropical. Pour cela il était parfois nécessaire d'ajuster le jeu de données pour effectuer la comparaison (limitation à certaines familles botaniques, passage au logarithme de la densité du bois, le dernier niveau étant la carotte ou l'espèce et utilisation de différentes combinaisons des niveaux taxonomiques), et ainsi rechercher une éventuelle différence entre contexte tempéré et contexte tropical, mais aussi pour vérifier la cohérence de nos résultats.

Pour appréhender le niveau « population » (au sein de l'espèce) analysé par certaines études, on a tiré parti du fait que plusieurs arbres de la même espèce peuvent être échantillonnés au sein d'un point d'inventaire forestier, ce niveau sera donc celui du peuplement issu d'une placette.

On obtient le modèle suivant (avec la combinaison la plus complète) :

$$ID_{ijklmno} = \mu + \alpha_i + \beta_{ij} + \gamma_{ijk} + \delta_{ijkl} + \zeta_{ijklm} + \eta_{ijklmn} + \varepsilon_{ijklmno} \quad (1)$$

Avec $ID_{ijklmno}$ l'infradensité du bois de la carotte de l'arbre o , de la population n (niveau placette), de l'espèce m , du genre l , de la famille botanique k , de l'ordre j et de la classe i (feuillus/résineux), μ l'espérance globale, $\alpha_i/\beta_{ij}/\gamma_{ijk}/\delta_{ijkl}/\zeta_{ijklm}/\eta_{ijklmn}$ les espérances aléatoires suivant une loi gaussienne de variances $\sigma_\alpha^2 / \sigma_{\beta|\alpha}^2 / \sigma_{\gamma|\beta|\alpha}^2 / \sigma_{\delta|\gamma|\beta|\alpha}^2 / \sigma_{\zeta|\delta|\gamma|\beta|\alpha}^2$ et de terme résiduel $\varepsilon_{ijklmno}$ supposé indépendant de la partie aléatoire et suivre une variation gaussienne. L'équation est ajustée par le maximum de vraisemblance restreint (REML, Messier et al. 2010).

La fonction « varcomp » (Paradis et al. 2004) permet de partitionner la variance selon les niveaux taxonomiques considérés (fonctionnement détaillé dans Messier et al. 2010), ces résultats sont présentés **tableau 7.2**.

Quelques précisions concernant les ajustements permettant les comparaisons avec les études sélectionnées : l'ensemble d'entre elles utilise le partitionnement de variance sur une analyse de variance hiérarchique à effets aléatoires de la densité du bois.

- L'étude de Rosas et al. (2019) est basée sur 6 espèces en contexte tempéré/méditerranéen que l'on retrouve dans le XDM, l'analyse de variance hiérarchique est basée sur la famille botanique, l'espèce, la population (intraspécifique) et les résidus (intra-population) avec une valeur d'infradensité par arbre, on a un passage au logarithme pour la densité du bois.
- L'étude de Vila-Cabrera et al. (2015) est basée sur 2 familles botaniques (Fabaceae et Pinaceae), on a donc 29 espèces dans le XDM sur ces familles. Deux combinaisons de niveaux taxonomiques y sont étudiés : Famille botanique/espèce et espèce et les résidus (intraspécifique).
- L'étude de Zhang et al. (2011) est basée sur 618 espèces allant du contexte boréal à tropical. Elle se base sur une moyenne par espèce (les résidus deviennent la variabilité interspécifique restante). Les niveaux taxonomiques sont

la classe (appelée dans l'étude division séparant feuillus et résineux), l'ordre, la famille botanique et le genre. On a un passage au logarithme de la densité du bois par espèce.

- L'étude de Baker et al. (2004) est basée sur 229 espèces en contexte tropical. L'étude se fait sur une moyenne par espèce et prend en compte l'ordre, la famille botanique et le genre.
- Enfin l'étude d'Ibanez et al. (2016) est basée sur 175 espèces en contexte tropical. L'étude se fait avec une valeur de densité du bois par arbre. Les niveaux taxonomiques pris en compte sont l'ordre, la famille botanique, le genre et l'espèce (les résidus constituent donc la variabilité intraspécifique restante).

Niveau taxonomique	Etudes												
	Rosas (n=6)	XDM (n=6)	Vila-cabrera(1) (n=13)	XDM (n=29)	Vila-cabrera(2) (n=13)	XDM (n=29)	Zhang (n=618)	XDM (n=125)	Baker (n=229)	XDM (n=125)	Ibanez (n=175)	XDM (n=125)	XDM (n=125)
Classe	-	-	-	-	-	-	9	37	-	-	-	-	21
Ordre	-	-	-	-	-	-	0	11	12	43	7	33	22
Famille	50	67	73	64	-	-	19	14	13	7	23	7	6
Genre	-	-	-	-	-	-	45	13	46	17	33	13	12
Espèce (ou res)	25	22	9	19	73	65	27	25	29	33	21	24	20
Population	5	3					-	-	-	-			5
Residues (Individu)	20	8	18	17	27	35	-	-	-	-	16	22	14
AIC		-21732		145416		145409		-104		1459		599218	595980
Spécificités	Passage au log, restriction à 6 espèces		Restriction aux familles Fabaceae et Pinaceae			Passage au log, moyenne par espèces		Moyenne par espèces					

Tableau 7.2 : Comparaison de partitionnement de la variance de l'ID avec plusieurs combinaisons de niveaux taxonomiques hiérarchiques entre XDM (jeu de données adapté à chaque étude, type d'adaptation donné dans spécificités) et diverses études (Rosas et al. 2019, Vila-cabrera et al. 2015, Zhang et al. 2011, Baker et al. 2004 et Ibanez et al. 2016.). Avec n le nombre d'espèces sélectionnées. La dernière colonne prend en compte l'ensemble des niveaux taxonomiques présentés.

On remarque (**Tab. 7.2**) que les études restreintes au milieu tempéré (Espagne: Vila-cabrera et al. 2015 et Rosas et al. 2019) ont une partition de variance plus proche de celle observée avec les valeurs XDM. Mais les résultats sont moins proches quand les contextes changent, avec des forêts tropicales (Ibanez et al. 2016, Baker et al. 2004) ou sur des territoires plus étendus (tropical à boréal, Zhang et al. 2011).

L'ordre botanique est un niveau important d'explication de la variance dans notre jeu de données, contrairement aux autres études. Cela peut s'expliquer par un nombre d'espèces bien supérieur dans les contextes tropicaux ou plus étendus. De plus dans ces études, le genre possède une part importante de variance expliquée jusqu'à 46 % pour Baker et al. (2004), ces études concluent alors souvent que l'absence d'une valeur pour une espèce peut alors être remplacée par une valeur correspondant au genre de celle-ci comme une bonne approximation. **Dans notre cas seulement 12 % de la variance est expliquée par le genre de l'espèce, ce qui en prenant compte des niveaux précédents permet d'atteindre 61 % de pouvoir explicatif, 39 % ne serait alors pas expliqué dans notre jeu de données.**

Si l'on regarde l'ensemble de ces niveaux taxonomiques pour notre jeu de données (dernière colonne **Tab. 7.2**), on trouve que **l'ordre a la plus grande part de variance expliquée avec 22 %, puis la classe (angiospermes/gymnospermes) avec 21 % et enfin l'espèce avec 20 %**. On remarque aussi que la variabilité intraspécifique résiduelle en intra-population atteint tout de même 14 %, puisque seulement 5 % est de la variance est expliqué au niveau population (qui est celui de la placette d'inventaire dans notre cas).

On représente ensuite l'ensemble des écart-type $\sigma_\alpha / \sigma_{\beta|\alpha} / \sigma_{\gamma|\beta|\alpha} / \sigma_{\delta|\gamma|\beta|\alpha} / \sigma_{\zeta|\delta|\gamma|\beta|\alpha} / \sigma_{\eta|\zeta|\delta|\gamma|\beta|\alpha}$ l'anova complète décrite précédemment (1) respectivement identifié par le niveau taxonomique correspondant : classe, ordre, famille, genre, espèce, population (**Fig. 7.1**). On représente aussi l'ensemble des espérances obtenues pour chaque niveau taxonomique $\alpha_i / \beta_{ij} / \gamma_{ijk} / \delta_{ijkl} / \zeta_{ijklm} / \eta_{ijklmn}$ classées par valeur pour chaque classe, ordre, famille botanique, genre, espèce et population (**Fig. 7.2**).

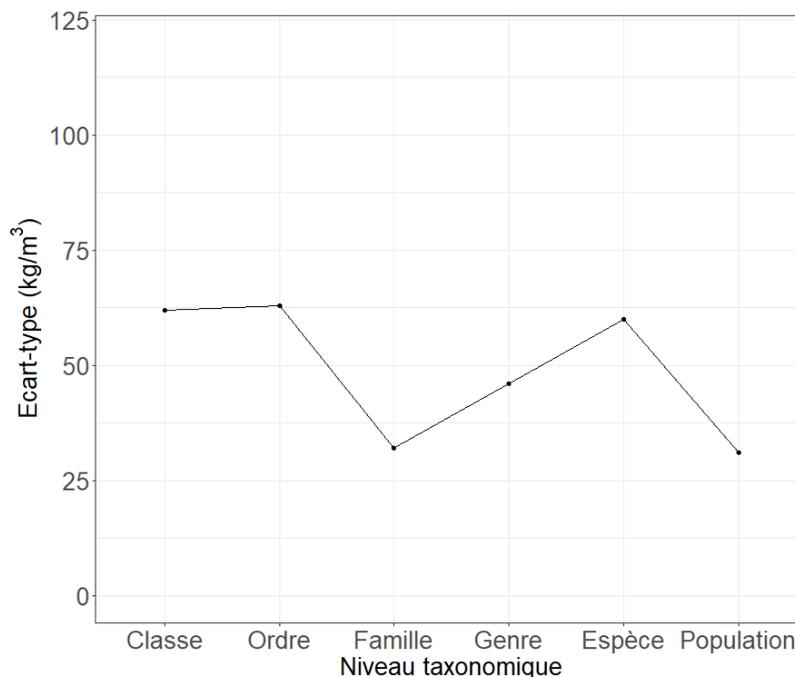


Figure 7.1 : Ecart-types issue de l'anova hiérarchique à effets aléatoires pour chaque niveau taxonomique emboîté.

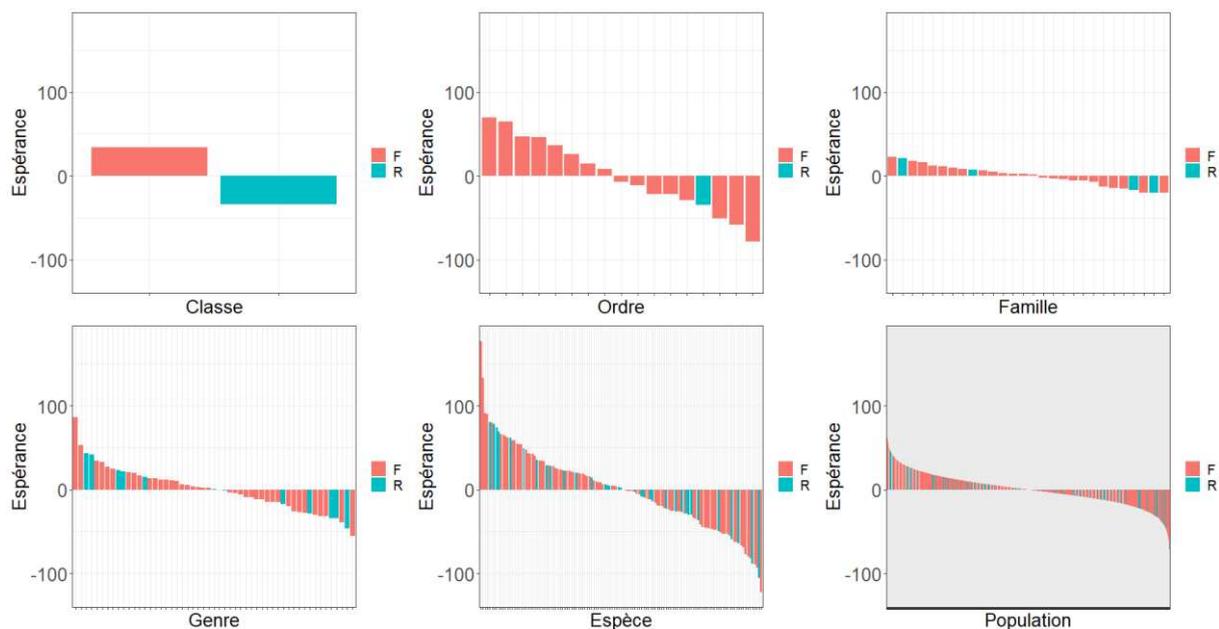


Figure 7.2 : Distribution des effets aléatoires dans le modèle mixte pour chaque niveau taxonomique emboîté

Dans cette configuration on trouve à nouveau que le niveau « espèce » présente une variabilité très importante (**Fig. 7.2**). En effet celui-ci (ζ_{ijklm}) atteint -122 kg/m^3 pour l'érable negundo et $+177 \text{ kg/m}^3$ pour le chêne vert.

7.1.2. Structuration de la variabilité interspécifique de la densité du bois par niveaux phylogénétiques

Dans cette partie nous cherchons à identifier si des espèces proches d'un point de vue phylogénétique ont une infradensité du bois proche, et de mesurer la variabilité interspécifique à chaque niveau d'un arbre phylogénétique (ce qui est alors plus fin que les niveaux taxonomiques).

On utilise la classification de Durka & Michalski (2012). Comme tout arbre phylogénétique (**Fig. 7.3**), celui-ci est constitué d'embranchements, où les espèces se rejoignent en des nœuds qui symbolisent un ancêtre commun. A partir de chaque nœud on a donc un clade : groupe monophylétique (groupe ayant un même ancêtre commun) pouvant correspondre aussi à une classe, un ordre, une famille botanique ou un genre. La longueur des embranchements indiquent la distance phylogénétique plus ou moins grande entre espèces, ainsi dans l'extrait de l'arbre phylogénétique **Figure 7.3**, on voit que le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra*) est plus proche du Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) que du Pin maritime (*Pinus pinaster*).

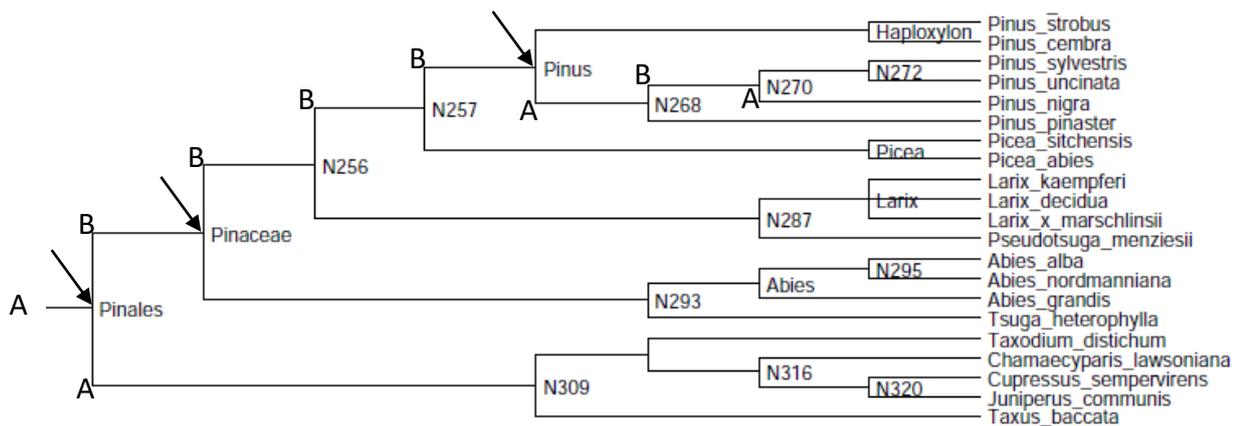


Figure 7.3 : Extrait de l'arbre phylogénétique (Durka & Michalski 2012) pour l'ordre des Pinales. Les flèches indiquent des nœuds qui ici indiquent aussi l'ordre des Pinales, la famille des Pinaceae et le genre Pinus. A et B indiquent les séparations binaires de l'embranchement pour chaque nœud rencontré (Exemple de *Pinus nigra*).

On a ensuite codé l'ensemble des espèces de notre échantillon avec un système hiérarchique binaire de type A/B pour chaque nœud rencontré, fournissant des identifiants uniques et hiérarchiques de la position des nœuds et des espèces (Exemple pour *Pinus nigra* : ABBBBABA, **Fig. 7.3**). On peut alors mesurer l'écart-type de la densité du bois à chaque nœud rencontré.

De plus, l'étude de Zanne et al. (2013) donne une estimation du temps de divergence, en millions d'années entre chaque espèce, obtenue à partir de données génétiques.

Cet arbre avec les distances génétiques entre espèces est disponible à http://www.onezoom.org/vascularplants_tank2013nature.htm. On appellera cette donnée l'âge du nœud dans l'arbre. On peut alors visualiser l'évolution de l'écart-type des moyennes spécifiques de densité du bois pour chaque nœud (calculé à partir de la moyenne de densité du bois XDM par espèce issues du nœud) en fonction de l'âge du nœud (**Fig. 7.4**) avec un lissage pondéré par le nombre d'espèce présent à partir du nœud.

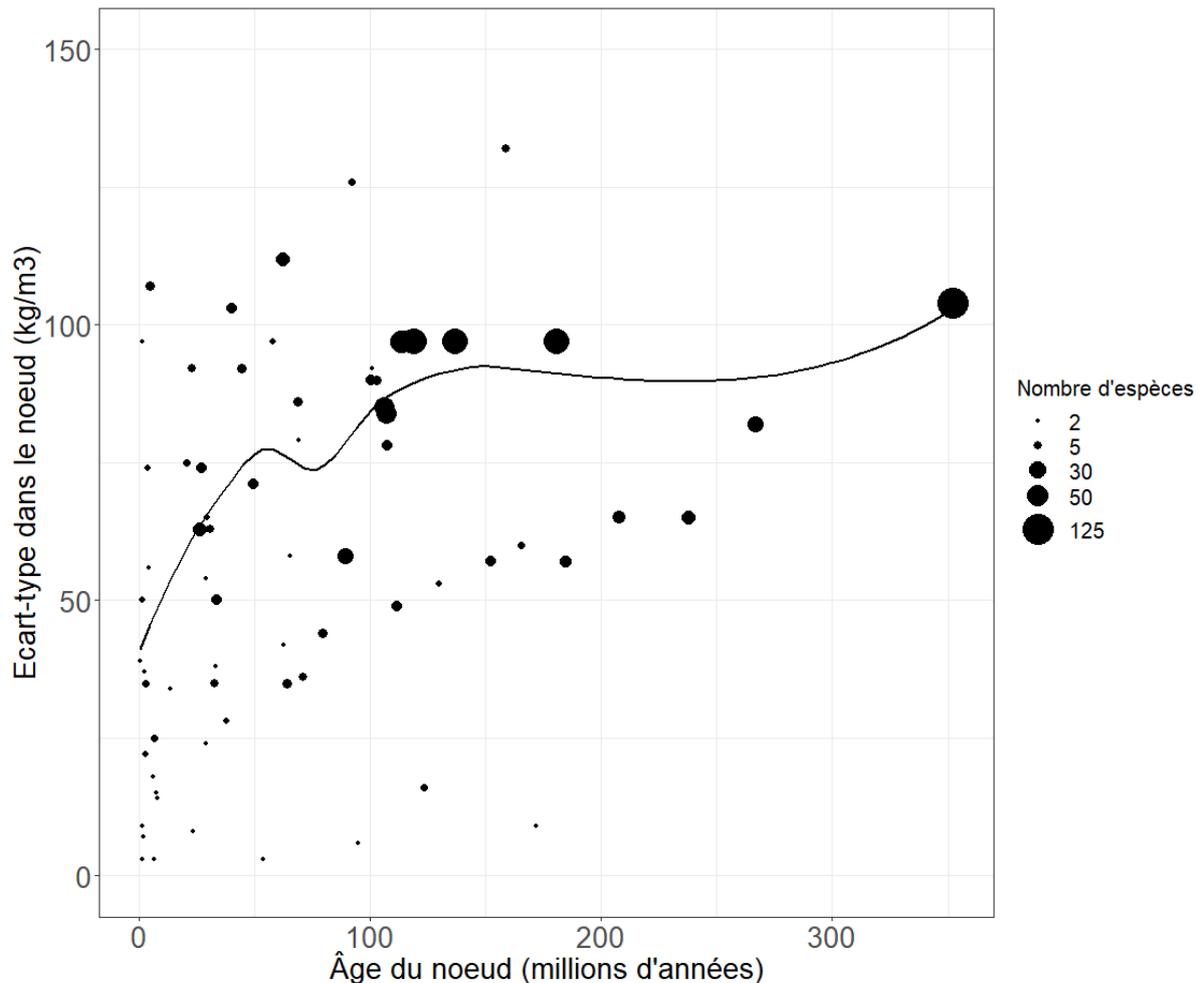


Figure 7.4 : Variation de l'écart type de densité du bois des espèces au sein d'un nœud en fonction l'âge approximatif du nœud (âge des nœuds issu de Zanne et al. 2013).

On observe une diminution de cet écart-type lorsque le nœud étudié est plus jeune de 100 kg/m³ à 50 kg/m³ en moyenne, ce qui correspond à une variabilité plus faible de densité du bois des espèces proches d'un point de vue phylogénétique.

A l'aide d'une régression linéaire pondérée par le nombre d'espèces dans chaque nœud, on met en évidence un lien positif significatif ($p < 10^{-3}$) entre divergence évolutive entre espèces et densité du bois.

L'ensemble des valeurs des écart-types et la classification sont disponibles en **annexe 11**. Les clades ayant un écart-type le plus important sont : les Cupressales (132), les Cupressaceae vs Taxodiaceae (126), Phillyrea vs Olea (122), les Fagales (112), Quercus vs Castanea (107), Spermatophytes (104), *Sorbus aucuparia* vs *Sorbus domestica* (104) et les Fagaceae (103), dépassant une valeur de 100 kg/m³ (Tab. 7.3). **Ce sont donc les niveaux d'organisation phylogénétique où se trouve la plus grande variabilité.**

Classification	Clade	Nombre d'espèces	Ecart-type dans le nœud (kg/m ³)	Âge du nœud (Millions d'années)
AA	Cupressales	5	132	158,6
AAB	Cupressaceae + Taxodiaceae	4	126	92,1
BBABBBBAA	Phillyrea + Olea	3	122	NA
BBABABBBA	Fagales	19	112	62,3
BBABABBBAAB	Quercus + Castanea	8	107	4,54
	0 Spermatophytes	126	104	352,2
BBABABBBAABAA	Sorbus1	2	104	NA
BBABABBBA	Fagaceae	9	103	40,4

Tableau 7.3 : Classification des espèces (Durka & Michalski 2012), âge des nœuds (Zanne et al. 2013), et écart-type de densité du bois entre espèces au sein des nœuds (Extrait de l'annexe 11).

La séparation entre les genres *Quercus* et *Castanea* est très récente (4,54 Millions d'années) par rapport aux autres groupes.

Enfin la plupart de ces groupes ont un effectif plutôt faible (moins de 10 espèces, **Fig. 7.4**) sauf pour la séparation la plus ancienne des spermatophytes (les 125 espèces) produisant angiospermes et gymnospermes avec une différence anatomique importante, les premiers développant des vaisseaux et fibres, tandis que les seconds sont formés des trachéides pour la constitution cellulaire de leur bois. **L'apparition des angiospermes (Sun et al. 1998) a donc notamment permis d'atteindre une extension de la variabilité de la densité du bois.**

L'autre groupe important (ordre) est celui des Fagales regroupant les genres *Fagus*, *Quercus*, *Castanea*, *Corylus*, *Ostrya*, *Carpinus*, *Betula* et *Alnus*. Or, il est d'ailleurs constitué des trois plans ligneux existant chez les feuillus (ZIP, ZSP+ et pores diffus) et **montre donc que la diversification de niveaux de densité du bois est associée à celle des plans ligneux. Il s'agit principalement de la variation des dimensions (longitudinales et transversale) et caractéristiques de la paroi des différents éléments constituant du bois des feuillus que sont les fibres et les vaisseaux, permettant une adaptation aux différents milieux et l'optimisation des fonctions de support et de conduction. La causalité de cette diversification forme une question ouverte importante.**

Dans l'étude de Swenson & Enquist (2007), on retrouve certains clades que l'on a étudié dans notre jeu de données et leur écart-type correspondant : Sapindales (79), Rosid I (189), Rosales (129) et Fagales (141). Ces résultats sont supérieurs comparés à nos résultats (sauf pour les Sapindales avec 86) avec les Rosid I (97) et les Fagales (112) avec tout de même un écart-type qui reste important (**Tab. 7.3**). On a donc une diminution de la valeur des écart-types de densité du bois observés dans notre contexte comparé à ce qui a pu être trouvé dans le contexte tropical. Ceci peut s'expliquer par un nombre réduit d'espèces ligneuses en contexte tempéré pour chaque clade en comparaison avec le contexte tropical.

Ainsi dans cette partie on a pu identifier les clades et niveaux taxonomiques où la variabilité interspécifique de l'infradensité du bois était la plus importante.

La variabilité importante de la densité du bois des espèces au sein des Fagales, est cohérente avec la diversité des espèces appartenant à cet ordre (20 espèces). Celle-ci existe aussi à travers d'autres caractéristiques des espèces de l'ordre Fagales comme le type de fruits et de dispersion, qui résultent d'une diversification importante pendant le paléogène (-65 à -25 millions d'années) jusqu'à nos jours (Xiang et al. 2014), ce qui est cohérent avec l'âge des nœuds (des Fagales des nœuds suivants) utilisés issus de Zanne et al. 2013.

Les variations importantes repérées en 7.1.1. (Tab 7.2) étaient donc au niveau ordre (22 %), classe (21 %) et espèce (20 %). Ces résultats sont cohérents quand on regarde l'écart des moyennes de densité du bois pour chaque sous-groupe (classe, ordre, famille, genre, espèce). On a alors la différence entre feuillus et résineux, au sein des classes (entre les ordres) séparant des groupes avec un écart de densité du bois important (buxales et magnoliales ayant une différence de densité du bois de 360 kg/m^3), et au sein des genres (entre les espèces) avec par exemple les différences entre Erable negundo et Erable de Montpellier : 260 kg/m^3 , entre Chêne pédonculé et Chêne vert : 250 kg/m^3 , entre Pin à encens et hybrides et Pin d'Alep : 210 kg/m^3 ou encore entre Merisier et Amandier : 200 kg/m^3 .

Ces écarts sont moins importants entre familles dans les ordres, et entre genre dans les familles. C'est donc probablement pour cela que les résultats de partitionnement de variance de la densité du bois sont différents (faible part de variance pour la famille botanique : 6 % et le genre : 12 %, **Tab 7.2**) lorsque l'on compare avec des partitionnements en forêts tropicales, puisque le résultat dépend fortement du nombre d'espèce, de genre, de famille, d'ordre au sein de chaque genre, famille, ordre et classe. Avec l'arbre phylogénétique on confirme certaines observations, notamment l'impact important de la division en classes et en espèces.

Cette analyse hiérarchique a été poussée jusqu'au niveau population, pouvant prendre en compte des aspects écologiques, génétiques et de station puisque les arbres se retrouvent dans une même placette. **Malgré cela, la partition de variance montre une variance résiduelle intra-population (ou intra-placette) importante qui est même supérieure à celle observée au niveau famille, genre et population, ce dernier ne prenant en compte que 5 % de la variance totale de l'analyse de variance hiérarchique (Tab 7.2).**

Ce résultat est cohérent avec ce qui a pu être observé dans les chapitres 3 et 4 avec un impact faible des conditions environnementales sur l'infradensité du bois mais aussi la variabilité inter-arbre importante repérée au sein des placettes lors de l'établissement de méthodes d'imputations. Cette variabilité inter-arbre au sein de population pouvant partager un patrimoine génétique commun a fait l'objet d'études partageant aussi cette observation (Nepveu 1984, Chantre & Gouma 1993).

Enfin on a pu identifier que quand l'âge d'un nœud est moins important l'infradensité du bois des espèces issues de ce nœuds est plus proche, la densité du bois a donc

tendance à être conservé. Malgré ce résultat en moyenne, une grande disparité existe selon les groupes d'espèces observés, concernant des divergences entre espèces récentes (entre le genre *Quercus* et *Castanea* par exemple), et confirment les résultats obtenus en forêts tropicales par Swenson & Enquist (2007), qui montraient aussi que dans certains clades la densité du bois n'était pas forcément conservée (Fagales et Rosid I).

On a ainsi pu étudier la structuration en interspécifique de la densité du bois. On sait aussi que cette densité du bois existe avec un compromis avec la croissance observée en forêts tropicales (King et al. 2006, Swenson & Enquist 2007, Poorter et al. 2008, Larjavaara & Muller-Landau 2010, Wright et al. 2010, Reich 2014, Nunes Santo Terra et al. 2018). On va alors s'intéresser à la structuration de ce compromis en interspécifique. Les plans ligneux ont un rôle important dans la mobilisation de l'eau (Björklund et al. 2017, von Allmen et al. 2012) et des ressources (Barbaroux & Breda 2002), on peut alors faire l'hypothèse d'un impact structurant lorsqu'il s'agit de la stratégie des espèces dans ce compromis croissance-densité du bois.

7.2. Article: Trade-off between growth and wood density of trees identified at multiples biological scales in Northern temperate forests

Kerfriden Baptiste^{1,2}, Bontemps Jean-Daniel², Leban Jean-Michel¹

1 - INRAE, UR 1138, 54280 Champenoux, France

2 - IGN, Laboratoire d'Inventaire Forestier, 14 rue Girardet, 54000 Nancy, France

Abstract (269 words)

Trade-off between growth and wood density (growth-wood density trade-off, GWT) in trees has been observed in tropical forests. Tropical broadleaved tree species however exhibit diffuse porous wood as a dominant cellular wood structure, questioning the universality of this trade-off among other wood structure types. Answers may be found in diversified Northern temperate forests.

Over 17 500 tree cores were unbiasedly collected over 106 tree species of western European forests, and measured for mean wood density using massive X-ray tomography. Four wood structure types (WST) identified in reference typologies were covered by these species: homoxylated wood in conifers (C), heteroxylated with ring-porous (RP) / semi-ring porous (SRP+) / diffuse-porous (DP) wood structure in broadleaves.

GWTs were identified across tree species pools of all four wood structure types but conifers, which intensity therefore greatly depended on the botanical class (-93 kg/m³/mm radial growth in broadleaves against -8 kg/m³/mm radial growth in conifers). Of significance, whereas GWT intensity was found similar across broadleaved wood structures, GWT staged along an increasing wood density gradient with increasing wood structure heterogeneity (C/DP/SRP+/RP), suggesting an evolutionary path in this trade-off. Strikingly, average within-species GWT as

quantified over a balanced subsample of 24 species was found to not differ across all four wood structure types ($-36 \text{ kg/m}^3/\text{mm}$ radial growth), suggesting a universal average specific plasticity in this relationship.

The same growth-density trade-off as found in tropical forests was identified across broadleaves of a temperate biome, yet not in conifers. Non-differing within-species intensity of GWT across wood structure indicates that non-significant GWT across conifers may have ecological foundations associated to tree species distribution and diversity in this area.

Synthesis: Growth-wood density trade-off is found stronger across broadleaves tree species of a temperate area than in conifer tree species, but does not differ across wood structure types at species level.

Keywords: wood density, growth, trade-off, temperate forests, national forest inventory, wood structure, intraspecific

Introduction

Forest biomass estimation is fundamentally based on integrating dimensional and wood density attributes of trees. While dimensional growth and wood formation are complementary strategies of using carbon uptake in trees, these have been shown to be negatively related, resulting in a *trade-off* between wood density and growth (GWT) across tree species. GWT has been shown to discriminate major species' functional traits, associated to mortality, crown development and shade-tolerance, foraging for resources or reproduction (Chave et al. 2009, Muller-Landau et al. 2004, Wright et al. 2010, Reich 2014, Enquist et al. 1999).

Major evidences for GWT have however been established over tropical forests (King et al. 2006, Swenson & Enquist 2007, Poorter et al. 2008, Larjavaara and Muller-Landau 2010, Wright et al. 2010, Reich 2014, Nunes Santo Terra et al. 2018), dominated by broadleaved tree species (Farjon 2018) and of exclusive diffuse-porous wood structure type (WST, Boura and De Franceschi 2007). By contrast, temperate forests offer a much more balanced representation of conifers and broadleaves, with 18% of the latter species exhibiting ring-porous wood structure (Boura and De Franceschi 2007). Yet, very few study are found in temperate forests, including Aiba and Nakashizuka (2009) in Japan, on the relationship between tree architecture and wood density across 30 angiosperm species, and Woodall et al. (2015) in the USA about differences in volume and mean specific gravity of both conifers and broadleaves, however without any analysis of their respective trade-off nor their separation across different WST. Thus, GWT across temperate forest contexts remains largely undocumented to date.

Tree species in temperate contexts have diversified their wood structure to cross-seasonal environmental variations and freeze-thaw events (McCulloh et al. 2010, Wheeler and Baas 2019), a diversity that questions the universality of GWT. Conifers with tracheid-structured homoxylated wood ensuring simultaneous mechanical support and water transport functions show a high resistance to embolism (Hacke et al. 2001) and have turned competitive against broadleaves with the ability to form stands in poor soils and at high elevation (Farjon 2018). Their wood density directly

depends on tracheid size (walls and lumens), therefore impacting both wood strength and conductivity (Björklund et al. 2017). Broadleaved species with heterogeneous wood structure (heteroxylated wood encompassing both vessel and fiber cells with complementary functions) have also developed distinct evolutionary strategies including: i) diffuse-porous wood structure with smaller vessels than their tropical counterparts to adjust for embolism (McCulloh et al. 2010), and ii) ring-porous wood with greater vessel diameter production during spring and late fiber production to avoid cavitation during summer water stress events (Baas and Wheeler 2011). In between, iii) semi-ring porous wood is found, with absence of a clear definition (Wiemann et al. 1998). In this context, wood structure can be classified in four operative categories for the study of GWT, including homoxylated/diffuse-porous/ring-porous woods (Schweingruber 1996, Wheeler et al. 2007), complemented by a larger class of wood structure ranging from semi-ring porous to diffuse-porous, with environment-induced plasticity (Schreiber et al. 2015).

At the intraspecific level and in particular along the radial direction of wood formation, the relationship between tree growth and wood density has also been a matter of investigations, and has highlighted much greater variability than at cross-species level. Among examples, positive relationships at a tree-ring level were found in broadleaves including *Quercus petraea* (Ackermann 1995) or *Fagus sylvatica* (Bontemps et al. 2013), and negative ones in *Betula pendula* (Liepiņš and Rieksts-Riekstiņš 2013), *Picea abies* (Franceschini et al. 2010) or *Pseudotsuga menziesii* (Filipescu et al. 2014), thus not coinciding with global GWT found in tropical forests. Yet, no study has explored wood density and growth extremes at species level to date, and whether GWT is also encountered across populations of a given tree species. Inclusive researches of within- and cross-species GWT are therefore highly requested.

Temperate Europe, by covering contrasted ecological contexts and climates (Barbati et al. 2014), is prone to investigations of this trade-off universality. With over 150 broadleaved and conifer tree species inventoried (IGN 2018), and the greatest number of European Forest Types identified (Barbati et al. 2014, Bontemps et al. 2019), forests of Western Europe offer relevant support for these investigations. In this area, French forests are further covered by a systematic annual forest inventory program, allowing sample of almost all living tree species of these forest ecosystems within one year. Pioneer massive X-ray CT scanning of tree increment cores initiated in 2015 (Leban et al. 2016) last provides a combined approach for inquiring cross- and within-species GWT.

We here addressed the following questions: (i) Is GWT identified in temperate forests as in tropical forests? (ii) Does GWT show variations across the range of WST encountered in this area? (iii) Is GWT identified at species-level, is it consistent with cross-species GWT and how does it compare in magnitude? Hypotheses were : **(H1)** in view of the fast-slow plants economics spectrum (Reich 2014), cross-species GWT found in tropical forests is expected to be similar in temperate tree species; **(H2)** in view of the differing wood structure between broadleaves and conifers, and across broadleaved species, the intensity of GWT is expected to increase across a gradient of WST emergence: conifers, broadleaves with diffuse porous wood, semi-ring porous and ring-porous wood, in this order (Sun et al. 1998, Wheeler and Baas 2019); **(H3)** since within-species plasticity is at the basis of adaptation, substantial GWT across tree species populations was also expected with diverse GWT

intensities between extremes in wood density and mean ring width. No studies were found to explore the idea.

Material and methods

Data acquisition and processing, wood-based categorization of tree species

Over two successive years (2016 and 2017), increment cores were collected on >9,500 national forest inventory (NFI) plots systematically and annually distributed across the French metropolitan forests (Robert et al. 2010, Hervé 2016). Cores were extracted to the pith at breast height (1,30m) with increment borers of 4.5 mm of diameter on two most dominant plot trees, reflecting growth and density over all tree lifespan. In total, >17,500 increment cores were collected in 106 species, of which 24 species were covered with >100 increment cores (**Supplementary material 1**).

Increment cores were dried at 103°C over 24 hours (Williamson and Wiemann 2010), scanned with an X-ray scanner (Freyburger et al. 2009) and measured for mean wood density with a dedicated software (Jacquin et al. 2019). Raw wood density data had a 0.625 mm resolution. Oven-dried wood density was converted into *basic wood density* (*WD*) defined as the oven-dry mass to fresh volume ratio (Williamson and Wiemann 2010) using:

$$WD = \rho_0 \cdot (1 - R_{VT}) \quad (1)$$

WD varied from 260 to 1000 kg/m³ across the whole sample, and from 331 kg/m³ for *Pinus strobus* to 857 kg/m³ for *Buxus sempervirens*, on average across species. Tree growth was approximated by mean ring width (\overline{RW}) across tree radius at *dbh*:

$$\overline{RW} = \frac{dbh}{2 \cdot age} \quad (2)$$

With *dbh* being the diameter measured at breast height, and age, ring number on the increment cores.

Wood structure of tree species (WST) were separated in four categories: conifer-wood (C) (homoxylated), strict diffuse-porous wood (DP), ring-porous wood (RP), and plastic wood (ranging from semi-ring porous to diffuse porous, SRP+), owing to the *InsideWood* classification (Wheeler et al. 2007) and wood structure observations from Schweingruber (1996) for missing tree species (classification shown in **Supplementary material 2**).

Cross-species GWT assessment

Wood density is not only depending on tree growth, but also on tree ageing (Guilley et al. 1999, Franceschini et al. 2010), with age ranges able to greatly vary among tree species. A species-based correction of the ageing effect was therefore needed

to quantify GWT, ageing being equal. To achieve this correction, WD dependence on both growth and age was modeled for each tree species, using a single mixed linear model (Laird and Ware 1982) to fit this relationship across tree species:

$$WD_{ij} = (m + m_i) + (a + a_i) \cdot Age_{ij} + (b + b_i) \cdot \overline{RW}_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (3)$$

with WD_{ij} the mean basic wood density of each tree core j of the species i , Age the age measured on the core, \overline{RW} the mean ring width, $m_i/a_i/b_i$ random variables assumed Gaussian of variances $\sigma_m^2/\sigma_a^2/\sigma_b^2$, expectancies $m/a/b$, with a symmetrical variance-covariance matrix structure and ε_{ij} the residual term assumed gaussian.

Age-corrected means of basic wood density across species were obtained as follows:

$$WD'_{ij} = WD_{ij} - f_i(age_{ij}) = WD_{ij} - (a + a_i) \cdot Age_{ij} \quad (4)$$

Tree species averages of wood density, or WD'_i , were computed from corrected densities using Eq. (4), and expressed as a function of tree species average growth, or \overline{RW}_i .

Both raw and age-corrected GWT were quantified on average, across botanical classes and WST, using covariance analysis of the linear regression of WD_i/WD'_i against \overline{RW}_i , weighted by tree species sample size (number of increment cores), and regression coefficients depending on the botanical classes (conifer/broadleaf) and WST categories. GWT intensity was thus measured by the slope of the relationship between WD and RW.

Intraspecific GWT assessment

Exploration of GWT intensity at species level targeted extremes in growth and in wood density. To cover all WST equivalently, we selected 6 tree species for each, of decreasing sample size and above 50 increment cores (**Supplementary material 1**). A synthetic analysis of GWT was implemented, where within-species subsample means of WD' and \overline{RW} consisting of 5% sample size found at the extremes ($WD'_{i,0.95}$ and $\overline{RW}_{i,0.95}$) and their associated subsample means of \overline{RW} and WD' ($\overline{RW}_{i,a}$ and $WD'_{i,a}$) were computed, as well as the unique slope between these positions in the growth-density plane at species level. Analyses were conducted with age-corrected WD, exclusively (see Results). These were also compared across WST using t-tests of population comparison.

Data were analyzed with the R software (R Development Core Team 2011, and functions *lm* and *lme* (Pinheiro et al. 2009) for covariance analyses and mixed models, respectively.

Results

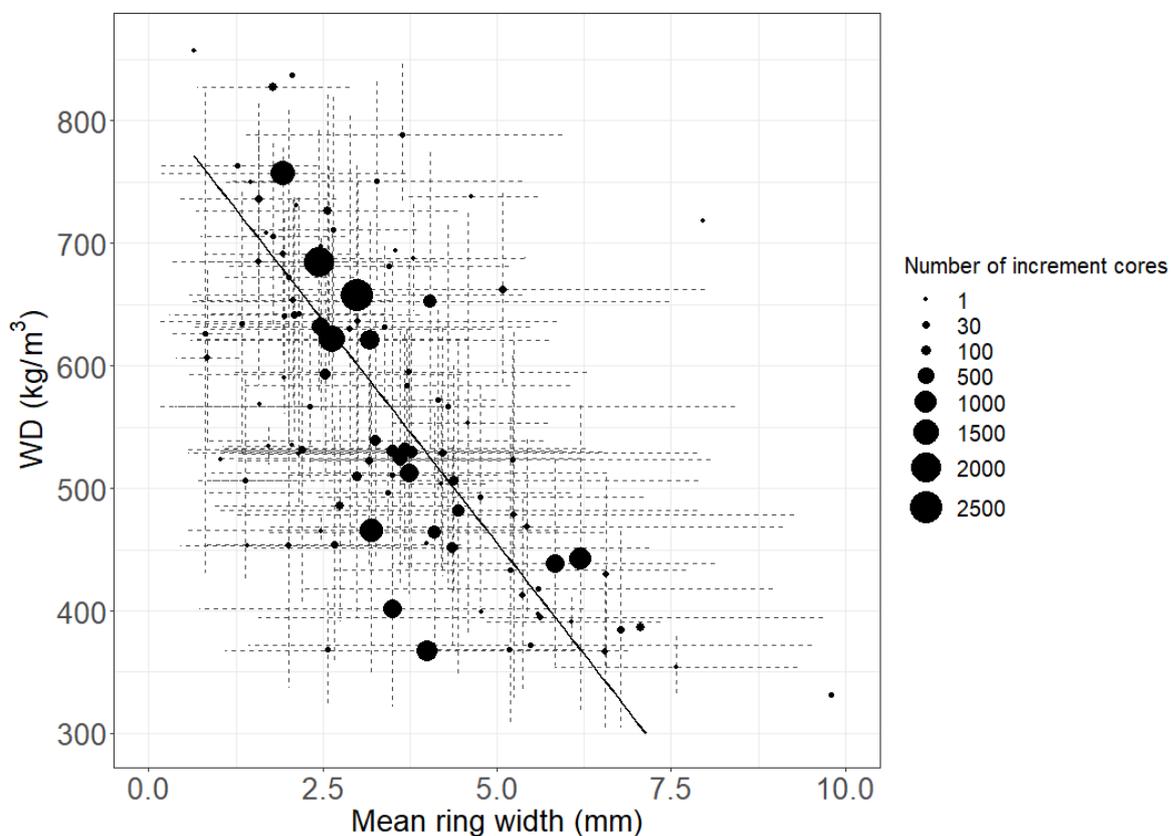
Data overview

Maximum WD were obtained for broadleaved tree species including *Buxus sempervirens* (857 kg/m³, \overline{RW} of 0.6 mm), *Quercus suber* (830 kg/m³, \overline{RW} of 1.8 mm), *Quercus pubescens* (757 kg/m³, \overline{RW} of 2 mm) or *Acer monspessulanum* (736 kg/m³, \overline{RW} of 1.6 mm), of RP and DP wood structure. Maximum \overline{RW} (9.8 mm) was obtained for *Pinus taeda* (WD of 331 kg/m³) and other conifer species including *Picea sitchensis* (7.1 mm, WD of 385 kg/m³), *Pinus pinaster* (6.3 mm, WD of 441 kg/m³) and *Pseudotsuga menziesii* (5.8 mm, WD of 439 kg/m³), and also for some pioneer broadleaved species (e.g. *Populus*, 7.1 mm). *Buxus sempervirens* and *Pinus taeda* showed the minimum in \overline{RW} and WD across species. Extensive averages across species under study are provided in (**Supplementary Table 1**).

Cross-species GWT

Average age-uncorrected GWT across all species was identified and very significant (**Fig. 7.5a**), showing an average slope of -72 kg/m³/mm \overline{RW} ($p < 10^{-4}$, $R^2 = 0.53$, **Tab. 7.4**). An empty top-right quadrant (**Fig. 7.5**) was identified, confirming that no tree species was able to achieve both great levels of WD and \overline{RW} (>6 mm annual radial growth and >600 kg/m³). Conversely, species showing both restricted \overline{RW} and WD were identified (e.g. *Tilia*, *Corylus*).

(a)



(b)

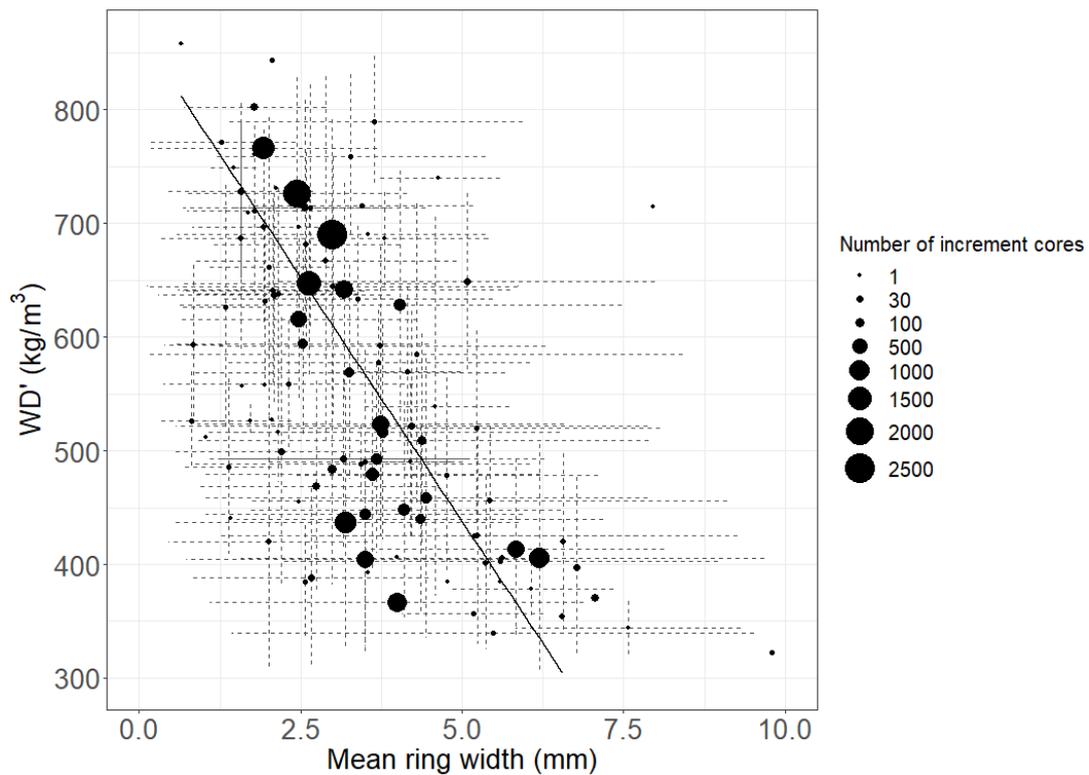


Figure 7.5: Cross-species relationships between average raw (a) and age-corrected (b) wood density and mean ring width (\overline{RW}) in 106 species of Western European forests.

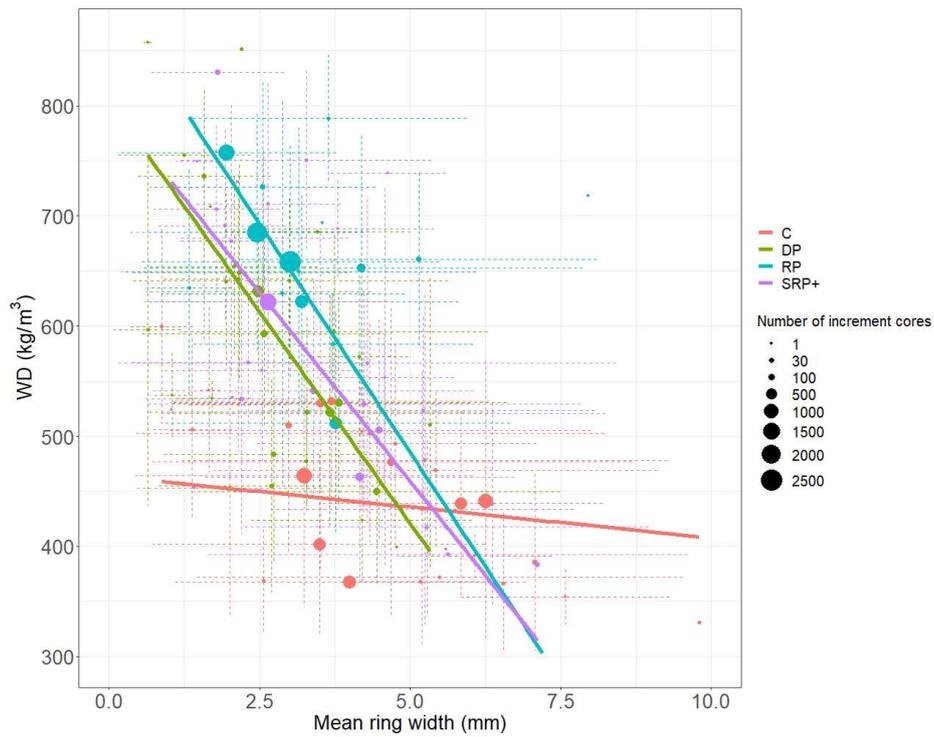
	Wood structure	Intercept (kg/m ³)	Slope (kg/m ³ /mm RW)	p-value	R ²	Species number
WD	ALL	817	-72	<10 ⁻⁴	0,53	106
	B	879	-83	<10 ⁻⁴	0,63	78
	C	464	-6	0,43	0,02	28
	DP	805	-77	<10 ⁻⁴	0,68	28
	SRP+	801	-68	<10 ⁻⁴	0,77	34
	RP	900	-83	<10 ⁻⁴	0,66	16
WD'	ALL	865	-85	<10 ⁻⁴	0,54	106
	B	925	-93	<10 ⁻⁴	0,60	77
	C	452	-8	0,10	0,10	28
	DP	803	-82	<10 ⁻⁴	0,64	28
	SRP+	841	-77	<10 ⁻⁴	0,79	34
	RP	947	-91	<10 ⁻⁴	0,73	16

Table 7.4: Linear regressions of average raw- (WD) and age-corrected (WD') wood density and mean ring width (\overline{RW}) across botanical classes (broadleaves and conifers), and wood structure types. B: broadleaves, C: conifers, DP: diffuse-porous wood, SRP+ Semi-ring-porous and plastic (SRP+), RP: Ring-porous.

Tree species estimates for the ageing effect (Eq. (4), **Supplementary material 3**) ranged between -1.34 and +1.42 kg/m³/year of tree age. The magnitude of this effect on WD hence reached around 20 kg/m³ with respect to whole sample average tree age. Average age-corrected GWT (**Fig. 7.5b, supplementary Table 1**) was found very similar to the non-corrected GWT, and also significant ($p < 10^{-4}$, $R^2 = 0.54$, **Tab. 7.4**), though with a stronger intensity of -85 kg/m³/mm \overline{RW} . Results were thus consistent with hypothesis **H1**. While tree species found at the extremity of the gradients were identical (*Buxus sempervirens* and *Pinus taeda*), the mean relative difference between WD and WD' was 3% on average, being highest in *Pinus* sp, *Tilia platyphyllos* and *Betula pendula* (above 6%).

Tree species of distinct WST were found to split across the \overline{RW} /WD plane (**Fig. 7.6**), though with partial overlap. Broadleaved DP and SRP+ species were found to both overlap conifers species and RP species. Conversely, no overlap was identified between RP species and conifers. Average GWT across all three WST in broadleaves was found significant (**Tab. 7.4**), yet not in conifers ($p = 0.41$, $R^2 = 0.03$), yielding a significant difference between the two botanical classes (**Fig. 7.6a**, $p < 10^{-4}$, **Tab. 7.5**). GWT was hence more intense in broadleaves than in conifers, reaching -83 kg/m³/mm \overline{RW} ($p < 10^{-4}$) and -6 kg/m³/mm \overline{RW} ($p = 0.41$), respectively (**Tab. 7.4**). These results were found consistent with **H2**, yet with the outcome of a non-significant GWT in conifers. Within broadleaved tree species, no interaction ($p = 0.39$, **Tab. 7.5**) was found between GWT intensity and WST, with a significant average decrease in WD by -76 kg/m³/mm \overline{RW} for DP, SRP+ and RP when intercepts of the GWT relationship were distinguished (**Fig. 7.6a, Tab. 7.5**). Significant and staged differences (**Tab. 7.5**) in the vertical GWT positioning were thus identified: between DP and RP species ($p < 10^{-4}$), SRP+ and RP species ($p < 10^{-3}$), and of lower significance between DP and SRP+ species ($p = 0.04$), indicating that greater/lower WD was achieved for a given growth level in ring-porous/diffuse porous species, respectively. **H2** was therefore rejected among WST found in broadleaves, the difference between them being a matter of attainable WD at a given growth level rather than of GWT intensity. Very comparable results were obtained for age-corrected GWT (**Fig. 7.6b**), with however greater intensities in both botanical classes, with -93 kg/m³/mm \overline{RW} ($p < 10^{-4}$) in broadleaves against -8 kg/m³/mm \overline{RW} in conifers ($p = 0.08$, **Tab. 7.4**). Greater intensity was also found across WST of broadleaves (-84 kg/m³/mm \overline{RW} , for DP, SRP+ and RP with distinct intercepts, **Tab. 7.5**). Also, the vertical positioning of GWT differed for all pairs of WST (**Fig. 7.6b, Tab. 7.5**), resulting in WD by 18% greater in RP species than in DP species at a given \overline{RW} , SRP species being at an intermediate position.

(a)



(b)

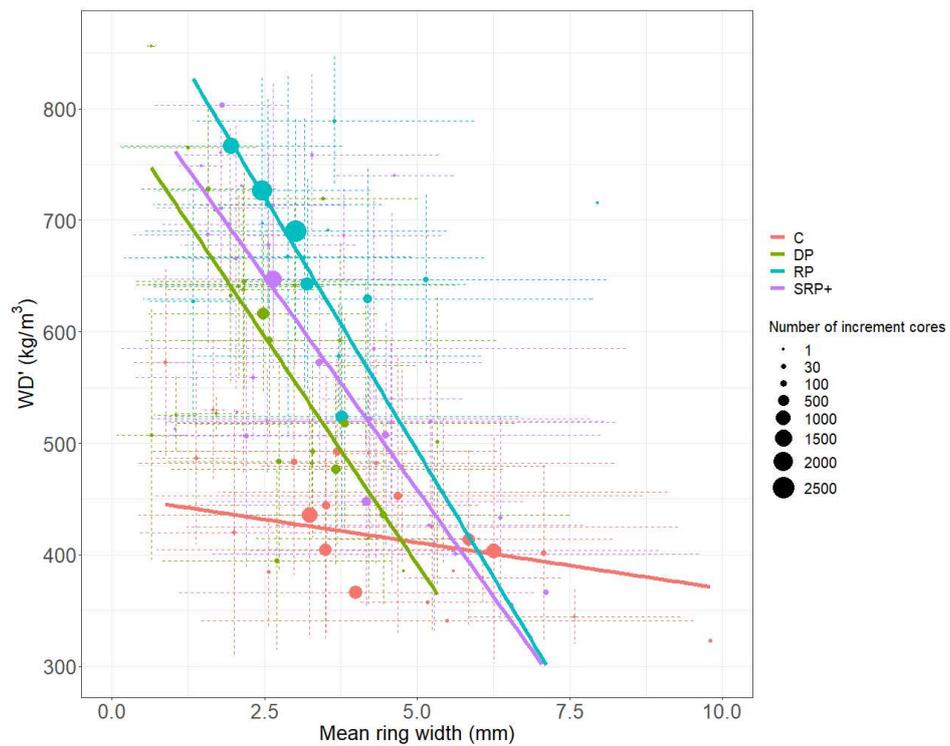


Figure 7.6: Cross-species relationships between average raw (a) and age-corrected (b) wood density and mean ring width (\overline{RW}) across wood structure

types. Diffuse porous (DP), Semi-ring-porous and plastic (SRP+), Ring-porous (RP) and Conifers (C).

	Data subset	Model structure (additive or interaction)	RW effect (kg/m ³ /mm \overline{RW})	\overline{RW} F-test	BC or WST F-test	Interaction F-test	R ²
WD	ALL	a _l + b _l RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,83
	B	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,53	0,78
	B	a _k + b RW	-76	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	-	0,78
	RP/SRP+	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	1,07E-04	0,33	0,76
	RP/SRP+	a _k + b RW	-76	<10 ⁻⁴	1,03E-04	-	0,76
	DP/SRP+	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	0,04	0,50	0,74
	DP/SRP+	a _k + b RW	-71	<10 ⁻⁴	0,04	-	0,74
	RP/DP	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,76	0,75
	RP/DP	a _k + b RW	-81	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	-	0,77
WD'	ALL	a _l + b _l RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,85
	B	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,55	0,83
	B	a _k + b RW	-84	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	-	0,83
	RP/SRP+	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,32	0,81
	RP/SRP+	a _k + b RW	-84	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	-	0,81
	DP/SRP+	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,67	0,76
	DP/SRP+	a _k + b RW	-78	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	-	0,76
	RP/DP	a _k + b _k RW	-	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	0,68	0,82
	RP/DP	a _k + b RW	-88	<10 ⁻⁴	<10 ⁻⁴	-	0,82

Table 7.5: Covariance analyses of average raw- (WD) and age-corrected (WD') wood density and mean ring width (\overline{RW}) across botanical classes (BC) pairs and wood structure types (WST). For both WD indicators and WST/BC, two models are systematically fitted and compared where only GWT staggering (intercept, a) or GWT staggering and intensity (b) differ between the groups under scrutiny. Indices: l = botanical class index, broadleaves or conifers, k = wood structure type: C, DP, SRP+ or RP.

Within-species GWT

In view of previous results, only age-corrected WD was here considered. Average GWT intensity (based on pairs of extreme positions along the gradient of wood

density and mean ring width giving by definition only negative relationships) varied between $-22 \text{ kg/m}^3/\text{mm RW}$ for *Pinus pinaster* (C) to $-44 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ for *Quercus pubescens* (ZIP), and thus showed comparable orders of magnitude with cross-species GWT intensities (not consistent with **H3**), except for two species of very restricted subsample size (**Tab. 7.6**). Within broadleaved/conifer species, mean GWT intensity reached $-38 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ / $-32 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ respectively, and was surprisingly found independent from the botanical class ($p = 0.31$). Thus, GWT intensity was greater (resp. lower) in conifers (resp. broadleaves) at the intraspecific level than at the interspecific one (**Fig. 7.8**). It further amounted to $-35 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ in DP species, $-46 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ in SRP+ species, and $-35 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ in RP species, thus without any significant difference in magnitude across WST pairs in broadleaves: DP/RP ($p = 0.99$), RP/SRP+ ($p = 0.44$) and DP/SRP+ ($p = 0.49$). Tested differences between conifers and each WST in broadleaves also attested of an absence of differentiation in GWT intensity at species level: DP/C ($p = 0.78$), SRP+/C ($p = 0.36$) and RP/C ($p = 0.60$). Therefore, the average within-species intensity of GWT was found to not significantly differ across WST over the study samples.

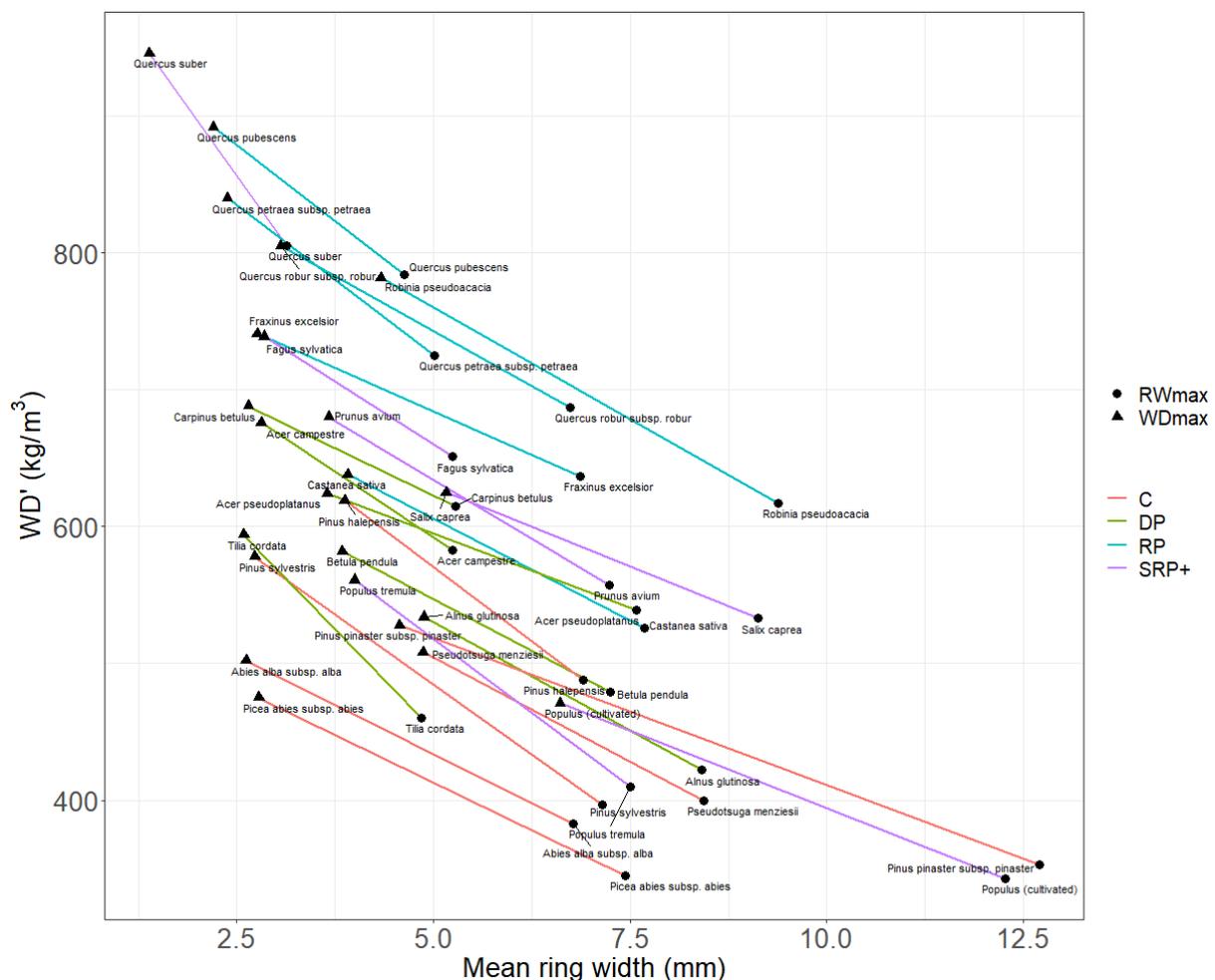


Figure 7.7: Intraspecific GWT as established from subsamples of maximum wood density (triangles) and ring width (circles) attainable for each species across wood structure types. Diffuse porous (DP), Semi-ring-porous and plastic

(SRP+), Ring-porous (RP) and conifers (C). In each WST, 6 species of decreasing sample size with >50 sampled cores were selected.

Tree species	WST	Number of cores	Subsample size	$WD'_{i,0.95}$ (kg/m ³)	$\overline{RW}_{i,a}$ (mm)	$WD'_{i,a}$ (kg/m ³)	$\overline{RW}_{i,0.95}$ (mm)	Slope (kg/m ³ /mm \overline{RW})
Quercus robur	RP	2571	129	805	3,1	687	6,7	-32
Quercus petraea	RP	2118	106	840	2,4	725	5,0	-44
Fagus sylvatica	SRP+	1523	76	739	2,9	651	5,2	-37
Quercus pubescens	RP	1292	65	892	2,2	784	4,6	-44
Pinus sylvestris	C	1219	61	578	2,7	397	7,1	-41
Pinus pinaster	C	994	50	528	4,6	353	12,7	-22
Picea abies	C	849	42	475	2,8	345	7,4	-28
Fraxinus excelsior	RP	795	40	741	2,8	637	6,9	-25
Abies alba	C	708	35	502	2,6	383	6,8	-29
Castanea sativa	RP	694	35	638	3,9	526	7,7	-30
Pseudotsuga menziesii	C	639	32	508	4,9	400	8,4	-30
Carpinus betulus	DP	546	27	688	2,7	615	5,3	-28
Betula pendula	DP	335	17	582	3,8	479	7,3	-30
Robinia pseudoacacia	RP	249	12	782	4,3	617	9,4	-33
Populus tremula	SRP+	240	12	561	4,0	410	7,5	-43
Pinus halepensis	C	215	11	619	3,9	488	6,9	-43
Acer pseudoplatanus	DP	211	11	624	3,7	539	7,6	-22
Alnus glutinosa	DP	174	9	534	4,9	422	8,4	-32
Acer campestre	DP	154	8	676	2,8	583	5,2	-38
Prunus avium	SRP+	153	8	680	3,7	557	7,2	-35
Salix caprea	SRP+	141	7	625	5,2	533	9,1	-23
Quercus suber	SRP+	64	3	946	1,4	805	3,1	-81
Populus (cultivated)	SRP+	63	3	471	6,6	343	12,3	-23
Tilia cordata	DP	63	3	594	2,6	460	4,8	-60

Table 7.6: Subsamples averages in both WD and \overline{RW} extremes of age-corrected wood density and ring width with associated slopes between the two subsamples.

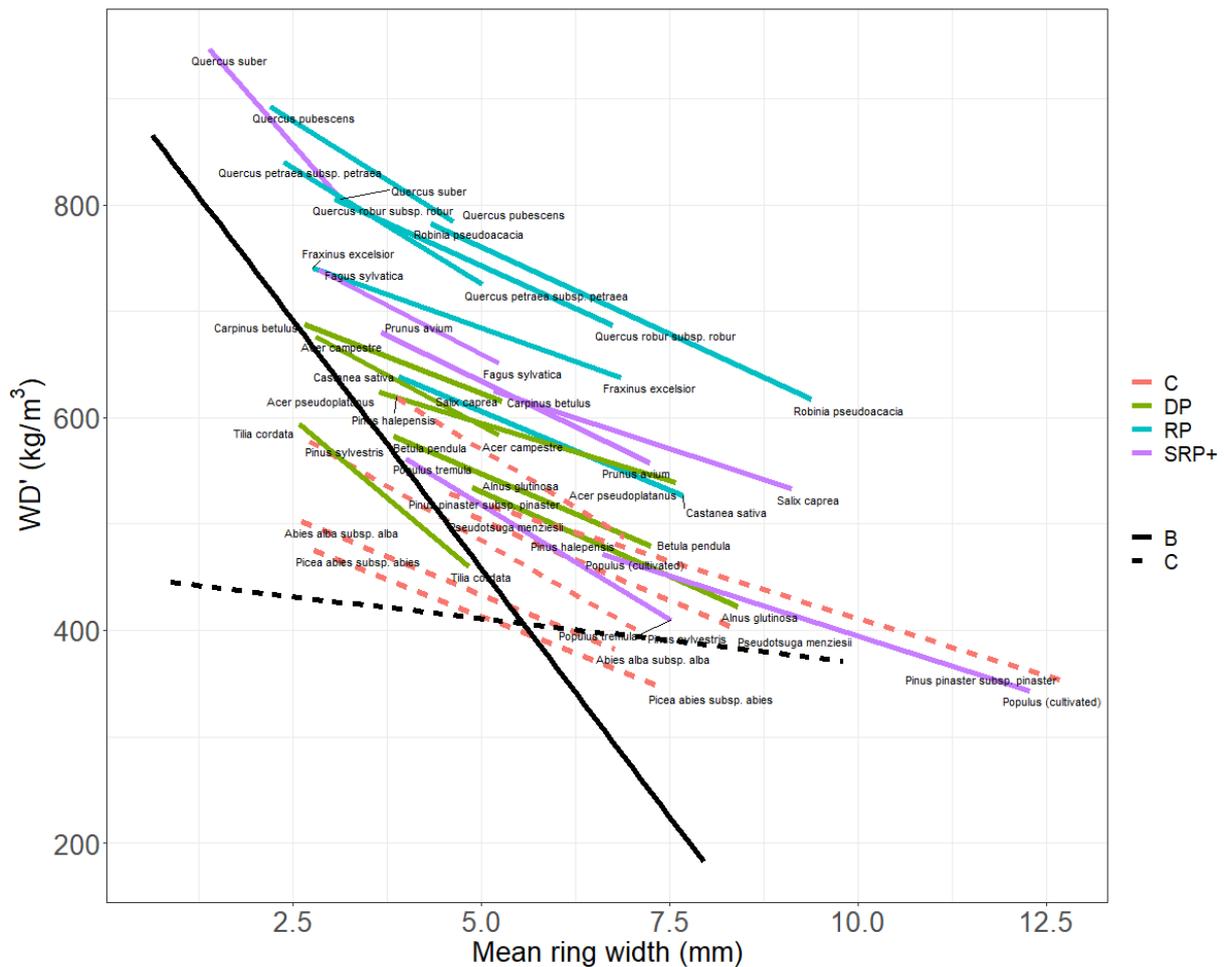


Figure 7.8: Intraspecific (extremes) and interspecific GWT between age-corrected wood density (WD') and mean ring width (\overline{RW}) among botanical classes and wood structure types (WST). B: broadleaves, full line, C: conifers, dashed lines. WST: C: conifers, DP: diffuse-porous wood, green; SRP+: semi ring-porous wood, purple; RP: ring-porous wood, blue)

Discussion

While focus on GWT has been paid on tree species of tropical forests (King et al. 2006, Poorter et al. 2008, Wright et al. 2010, Reich 2014, Woodall et al. 2015, etc.), heterogeneities in wood structure are not incidental across tree species of temperate biomes, and question the universality of this trade-off. Also, while tropical contexts exhibit a greater diversity in conifer species than temperate forests, their occurrence is sporadic (on poor soils or at high elevations, Farjon 2018), making GWT unexplored in conifer species. The objectives were therefore to (i) test for the existence of a negative GWT in the Western European context as it has been reported in tropical forests, (ii) to study the GWT intensity across wood structures, (iii) and to investigate whether this trade-off is identified at the intraspecific level and how it does compare with cross-species GWT.

We found a significant average relationship between WD and \overline{RW} across the 106 tree species sampled in this western area of Europe, which supported GWT universality (**Tab. 7.4, Fig. 7.5**). Such finding has been suggested by Aiba and Nakashizuka (2009) with a relationship between tree architecture and wood density (negative between stem slenderness and wood density for narrow trees, positive between crown area and wood density), and by Woodall (2015) with a negative relationship between mean specific gravity and volume accretion, which however does not allow for GWT intensity comparison. We found an average intensity for GWT of $-72 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ across all species, and $-83 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ among broadleaved species (**Tab. 7.4**). In spite of wood structure heterogeneity covered in this sample, this intensity is thus strikingly similar to that reported King et al. (2006), with a slope of $-78 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ in tropical forests. Other existing studies do not allow easy comparison of GWT intensity, with growth measured as a relative growth rate in tropical forests (Poorter et al. 2008, Wright et al. 2010, Reich 2014, Muller-Landau 2004).

As a major finding, the universality of GWT was however conflicted in conifers, with a non-significant relationship between WD and \overline{RW} (**Tab. 7.4**, $p = 0.43$, in limit of significance with age-corrected WD, $p = 0.1$). GWT intensity hence significantly differed (**Tab. 7.5**, $p < 10^{-4}$) between botanical classes, with a 10 times lower intensity in conifers, stressing the intrinsically lower plasticity of their homoxylated wood across species in this respect. Both botanical classes were able to reach greater \overline{RW} (with a cross-species maximum of 10 mm/year) with similar WD (**Fig. 7.5**). Conversely, only broadleaves were able to reach greater WD (threshold of 900 kg/m^3), for similar \overline{RW} , whereas conifers were not able to exceed 600 kg/m^3 (**Fig. 7.5**), stressing fundamental limits to decreasing tracheid lumen below a certain size in these species (Björklund et al. 2017). Conversely, broadleaves species, by expressing vessels of greater conduit diameter, can secure better hydraulic conductivity (Sperry et al. 2006), and therefore require lower lumen size to reach similar sapwood conductivity.

Surprisingly, GWT across WST in broadleaves revealed similar intensities (**Tab. 7.5, Fig. 7.6**). However, differences in average WD at given growth level were found significant, and by +18% greater in RP than in DP species ($947/803 \text{ kg/m}^3$, respectively), with a gradual transition with SRP+ species (**Tab. 7.4, Fig. 7.6**). This is however not contradictory to greater sapwood area found in DP species owing to their persisting functional wood, and instead a better resource efficiency for growth in RP species (von Allmen et al. 2012), and much less conductive area requested with greater vessel size (Zanne et al. 2010). This may stem from better seasonality adaptation (McCulloh et al. 2010, Davis et al. 1999) through time-partitioning of cell formation (Baas et al. 2004) in ring-porous species, and greater structural carbohydrate reserves available than in diffuse-porous species (Barbaroux and Breda 2002) that could explain greater wood density for a given mean ring width.

RP broadleaved species (resp. conifers) were not able to reach the \overline{RW} (resp WD) of each other (**Fig. 7.6**). Since RP species show a shorter growth phenology than other species, only the current earlywood vessels are used for water transport, leading to smaller \overline{RW} , but with greater hydraulic efficiency (Perez-de-Lis et al. 2018). By contrast, conifer limitation in WD is accounted for by lower flexibility in tracheid size owing to mechanical vs water transport trade-off in conifers (Baas et al. 2004).

We reported the existence of a universal within-species GWT as established from maximum WD' and maximum \overline{RW} indicators (**Fig. 7.7**), again suggesting a physical constraint led by mechanical vs water transport trade-off (Baas et al. 2004) in these extremes situations. In view findings reported at cross-species levels, GWT intensity at the intra-specific level was found to be strikingly homogeneous across all WST, ranging from $-32 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ in conifers to $-38 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ in RP broadleaves, with an anticipated and ordinated yet insignificant C/DP/SRP+/RP gradient. Differing WST thus did not affect the average within-species growth-density plasticity identified in their sampled tree populations. Also, while this intra-specific gradient was greater than across species for conifers ($-8 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ across species), the contrary was found for broadleaves ($-93 \text{ kg/m}^3/\text{mm } \overline{RW}$ across species, **Fig. 7.8**). Whereas the subsample method used for investigating GWT within species may be primarily suspected to over-estimate GWT intensity, our results on broadleaved species however invalidate the hypothesis. Also, complementary explorations performed on the GWT intensity at species level (**Supplementary material 4**) reported systematic negative relationships between age-corrected wood density (WD') and \overline{RW} in all tree species but one RP species, which tend to be lower than for raw wood density, showing the high impact of age on these relationships. We still found a greater slope between WD' and \overline{RW} in coniferous than in broadleaved species on average which suggest again a greater/lower relative plasticity at the intraspecific level for conifers/broadleaves respectively, as compared to GWT intensity at the interspecific level. The similar absolute within-species GWT intensity across WST therefore suggested that the non-significance of GWT across conifer species in this temperate zone may result from an intrinsically more restricted diversity in these conifer species than in broadleaves, attested by only 28 out the 106 sampled species were conifers (52 conifers in 193 tree species in the total NFI data). The random systematic sampling of forests provided by a statistical forest inventory across this temperate area indicates that this difference is of ecological significance. Further elucidating causes of such “trade-off” between cross-species and within species levels of biological organization requires further research, with focus on the extent of environmental gradients covered by the different species.

Conclusion

The trade-off between wood density and growth (GWT) was found across >100 conifer and broadleaved tree species growing in temperate forests, extending observations operated on broadleaved tropical tree species. Nevertheless, GWT was found insignificant among conifer species, indicating a more restricted apparent plasticity across these species.

No significant difference in the magnitude of GWT was found across broadleaved ring-porous (RP), semi-porous (SRP+) and diffuse-porous (DP) tree species, indicating that wood cell structure is insignificant to structural and dimensional growth strategies. However, RP/SRP+/DP wood structure yielded gradually and significantly staged GWTs, with greater WD at a given growth level, interpreted in view of temporal partitioning of vessel and fiber production in ring-porous species, and providing them with a long-term mechanic-growth advantage over tree lifespan. This linkage between GWT staggering and increasing wood heterogeneity suggests a

general evolutionary direction toward greater GWT among tree species, with a higher wood density for a given growth but with a limitation in the rapid growth area for ring-porous species.

GWT was identified within species of all wood structure types, with an intensity that surprisingly did not depend from wood structure. Within-species GWT intensity was therefore greater (resp. lower) in conifers (resp. in broadleaves) than across species, suggesting that the reported more restricted GWT across conifers may have an ecological origin, on which additional research is requested.

References

Ackermann, F. (1995). Influence du type de station forestière sur les composantes intracernes de la densité du bois du chêne pédonculé (*Quercus robur* L) dans les chênaies de l'Adour et des coteaux basco-béarnais. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 52, No. 6, pp. 635-652). EDP Sciences.

Aiba, M., & Nakashizuka, T. (2009). Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology*, 23(2), 265-273.

Von Allmen, E. I., Sperry, J. S., Smith, D. D., Savage, V. M., Enquist, B. J., Reich, P. B., & Bentley, L. P. (2012). A species-level model for metabolic scaling of trees II. Testing in a ring-and diffuse-porous species. *Functional Ecology*, 26(5), 1066-1076.

von Allmen, E. I., Sperry, J. S., & Bush, S. E. (2015). Contrasting whole-tree water use, hydraulics, and growth in a co-dominant diffuse-porous vs. ring-porous species pair. *Trees*, 29(3), 717-728.

Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D., & Wheeler, E. A. (2004). Evolution of xylem physiology. In *The evolution of plant physiology* (pp. 273-295). Academic Press.

Baas, P., & Wheeler, E. A. (2011). Wood anatomy and climate change. *Climate change, ecology and systematics*, 78, 141-155.

Barbaroux, C., & Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree physiology*, 22(17), 1201-1210.

Barbati, A., Marchetti, M., Chirici, G., & Corona, P. (2014). European forest types and forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. *Forest Ecology and Management*, 321, 145-157.

Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10(1), 351-371.

Björklund, J., Seftigen, K., Schweingruber, F., Fonti, P., von Arx, G., Bryukhanova, M. V., ... & Frank, D. C. (2017). Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers. *New Phytologist*, 216(3), 728-740.

Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Nepveu, G., & Hervé, J. C. (2013). When tree rings behave like foam: moderate historical decrease in the mean ring density of common beech paralleling a strong historical growth increase. *Annals of forest science*, 70(4), 329-343.

Bontemps, J. D., Hervé, J. C., & Denardou, A. (2019). Partition idéalisée et régionalisée de la composition en espèces ligneuses des forêts françaises. *Écoscience*, 1-18.

Boura, A., & De Franceschi, D. (2007). Is porous wood structure exclusive of deciduous trees?. *Comptes Rendus Palevol*, 6(6-7), 385-391.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.

Davis, S. D., Sperry, J. S., & Hacke, U. G. (1999). The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American journal of botany*, 86(10), 1367-1372.

Enquist, B. J., West, G. B., Charnov, E. L., & Brown, J. H. (1999). Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401(6756), 907-911.

Farjon, A. (2018). The Kew review: conifers of the world. *Kew Bulletin*, 73(1), 8.

Filipescu, C. N., Lowell, E. C., Koppenaar, R., & Mitchell, A. K. (2014). Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. *Canadian journal of forest research*, 44(3), 220-229.

Franceschini, T., Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J. C., Gegout, J. C., & Leban, J. M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Annals of forest science*, 67(8), 816-816.

Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., & Leban, J. M. (2009). Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Annals of forest science*, 66(8), 804.

Guilley, É., Hervé, J. C., Huber, F., & Nepveu, G. (1999). Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density. *Annals of Forest Science*, 56(6), 449-458.

Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.

Hervé JC. (2016) France. In: Vidal C., Alberdi I., Hernández Mateo L., Redmond J. (eds) National Forest Inventories. Springer, Cham.

IGN (2018). Les tarifs de cubage de l'Inventaire forestier national depuis 2005. Unpublished work.

IGN (2019). Méthodologie. Pour bien comprendre les résultats publiés 2014-2019, 38 pages.

https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/191023-methodologie_v2.pdf

- Jacquin, P., Mothe, F., Longuetaud, F., Billard, A., Kerfriden, B., & Leban, J. M. (2019). CarDen: A software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 156, 606-617.
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., & Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), 670-680.
- Laird, N. M., & Ware, J. H. (1982). Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics*, 963-974.
- Larjavaara, M., & Muller-Landau, H. C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24(4), 701-705.
- Liepiņš, K., & Rieksts-Riekstiņš, (2013). Stemwood density of juvenile silver birch trees (*Betula pendula* Roth) from plantations on former farmlands. *Baltic Forestry*, 19, 179-186.
- Leban, J. M., Hervé, J. C., Bontemps, J. D., Longuetaud, F., Mothe, F., Jacquin, P. (2016). Measurement of the annual biomass increment of the French forests – XYLODENSAMAP project. In: IUFRO Working Parties 5.01.04 and 3.02.04 (WoodQc), 12–17 June 2016, Québec/Baie-St-Paul, Canada.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480-495.
- McCulloh, K., Sperry, J. S., Lachenbruch, B., Meinzer, F. C., Reich, P. B., & Voelker, S. (2010). Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytologist*, 186(2), 439-450.
- Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32.
- Pérez-de-Lis, G., Rozas, V., Vázquez-Ruiz, R. A., & García-González, I. (2018). Do ring-porous oaks prioritize earlywood vessel efficiency over safety? Environmental effects on vessel diameter and tyloses formation. *Agricultural and forest meteorology*, 248, 205-214.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., and the R Core team (2009). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-93.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... & Muller-Landau, H. C. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.
- R Development Core Team, R. F. F. S. C. (2011). R: A language and environment for statistical computing.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143-S164.

- Romero, E., González, E. J., Meave, J. A., & Terrazas, T. (2019). Wood anatomy of dominant species with contrasting ecological performance in tropical dry forest succession. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 1-11.
- Schreiber, S. G., Hacke, U. G., & Hamann, A. (2015). Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology*, 29(11), 1392-1401.
- Schweingruber, F. H. (1996). *Tree rings and environment: dendroecology*. Paul Haupt AG Bern.
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American journal of botany*, 93(10), 1490-1500.
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C., & McCULLOH, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632-645.
- Sun, G., Dilcher, D. L., Zheng, S., & Zhou, Z. (1998). In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, 282(5394), 1692-1695.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American journal of botany*, 94(3), 451-459.
- Terra, M. D. C. N. S., Santos, R. M. D., Prado Júnior, J. A. D., de Mello, J. M., Scolforo, J. R. S., Fontes, M. A. L., ... & ter Steege, H. (2018). Water availability drives gradients of tree diversity, structure and functional traits in the Atlantic–Cerrado–Caatinga transition, Brazil. *Journal of Plant Ecology*, 11(6), 803-814.
- Wheeler EA, Baas P, Rodgers S. (2007). Variations in dicot wood anatomy: A global analysis based on the InsideWood database. *IAWA J.* 28: 229–258. DOI: 10.1163/22941932-90001638
- Wheeler, E. A., & Baas, P. (2019). Wood evolution: Baileyian trends and Functional traits in the fossil record. *IAWA journal*, 1(aop), 2-42.
- Wiemann, M. C., Wheeler, E. A., Manchester, S. R., & Portier, K. M. (1998). Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 139(1-2), 83-100.
- Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519-524.
- Woodall, C. W., Russell, M. B., Walters, B. F., D'Amato, A. W., Zhu, K., & Saatchi, S. S. (2015). Forest production dynamics along a wood density spectrum in eastern US forests. *Trees*, 29(1), 299-310.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... & Engelbrecht, B. M. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664-3674.
- Zanne, A. E., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Arnold, S. E., & Coomes, D. A. (2010). Angiosperm wood structure: global patterns in vessel

anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97(2), 207-215.

Supplementary materials

Supplementary Material 1 for

Trade-off between growth and wood density of trees species identified at multiples biological scales in Northern temperate forests

Species with more than 100 increment cores (Tab. 1)

Tree species	Number of cores
Quercus robur	2571
Quercus petraea	2118
Fagus sylvatica	1523
Quercus pubescens	1292
Pinus sylvestris	1219
Pinus pinaster	994
Picea abies	849
Fraxinus excelsior	795
Abies alba	708
Castanea sativa	694
Pseudotsuga menziesii	639
Carpinus betulus	546
Betula pendula	335
Robinia pseudoacacia	249
Populus tremula	240
Pinus nigra subsp. nigra	215
Pinus halepensis	215
Acer pseudoplatanus	211
Pinus nigra var. corsicana	210
Alnus glutinosa	174
Acer campestre	154
Prunus avium	153

Salix caprea	141
Larix decidua	104

Table 1: Number of cores for each species (above 100)

Supplementary Material 2 for

Trade-off between growth and wood density of trees species identified at multiples biological scales in Northern temperate forests

Wood structure classification

Species were separated in four classes: conifers (C) or homoxylated wood as defined in Schweingruber (1996), ring-porous (RP), semi-ring porous and plastic species (SRP+) varying from semi-ring porous to diffuse-porous, and strict diffuse-porous (DP) as defined in the InsideWood database (Wheeler et al. 2007). Some missing species in this database were defined with Schweingruber (1996), or using the genus of the tree and Wheeler et al. (2007) based on a hypothesis of similar wood structure.

The classification is specified in **Tab. 1**.

Tree species	Wood structure types (WST)	Reference
Abies alba	C	2
Abies concolor	C	2
Abies grandis	C	2
Abies nordmanniana	C	2
Acer campestre	DP	1
Acer monspessulanum	DP	3
Acer opalus	DP	3
Acer platanoides	DP	1
Acer pseudoplatanus	DP	1
Aesculus hippocastanum	DP	1
Alnus cordata	DP	3
Alnus glutinosa	DP	1
Alnus incana	DP	1

Arbutus unedo	SRP+	1
Betula pendula	DP	1
Betula pubescens	DP	1
Buxus sempervirens	DP	1
Carpinus betulus	DP	1
Castanea sativa	RP	1
Cedrus atlantica	C	2
Corylus avellana	SRP+	1
Crataegus laevigata	DP	1
Crataegus monogyna	DP	1
Cupressus macrocarpa	C	2
Cupressus sempervirens	C	2
Erica arborea	SRP+	1
Euonymus europaeus	SRP+	1
Fagus sylvatica	SRP+	1
Ficus carica	DP	1
Frangula alnus	SRP+	1
Fraxinus angustifolia	RP	1
Fraxinus excelsior	RP	1
Fraxinus ornus	RP	1
Ilex aquifolium	SRP+	1
Juniperus communis	C	2
Juniperus oxycedrus	C	2
Laburnum anagyroides	RP	1
Larix decidua	C	2
Larix kaempferi	C	2
Laurus nobilis	DP	1
Liriodendron tulipifera	DP	1

Malus sylvestris	DP	1
Olea europaea	DP	1
Ostrya carpinifolia	DP	1
Phillyrea latifolia	DP	1
Picea abies	C	2
Picea sitchensis	C	2
Pinus cembra	C	2
Pinus halepensis	C	2
Pinus halepensis subsp. brutia	C	2
Pinus nigra subsp. nigra	C	2
Pinus nigra var. calabrica	C	2
Pinus nigra var. corsicana	C	2
Pinus pinaster	C	2
Pinus pinea	C	2
Pinus radiata	C	2
Pinus strobus	C	2
Pinus sylvestris	C	2
Pinus taeda	C	2
Pinus uncinata	C	2
Platanus hybrida	SRP+	2
Platanus x hispanica	SRP+	2
Populus (cultivated)	SRP+	3
Populus alba	SRP+	1
Populus nigra	SRP+	1
Populus tremula	SRP+	1
Populus x canescens	SRP+	3
Prunus avium	SRP+	1
Prunus cerasifera	SRP+	1
Prunus cerasus	SRP+	1

Prunus domestica	SRP+	2
Prunus dulcis	SRP+	2
Prunus mahaleb	SRP+	2
Prunus padus	DP	1
Prunus spinosa	SRP+	1
Pseudotsuga menziesii	C	2
Pyrus amygdaliformis	DP	3
Pyrus pyraster	DP	3
Quercus cerris	RP	2
Quercus palustris	RP	1
Quercus petraea	RP	1
Quercus pubescens	RP	1
Quercus pyrenaica	RP	2
Quercus robur	RP	1
Quercus rubra	RP	1
Quercus suber	SRP+	1
Rhamnus alaternus	SRP+	1
Rhamnus cathartica	SRP+	1
Robinia pseudoacacia	RP	1
Salix alba	SRP+	1
Salix atrocinerea	SRP+	3
Salix caprea	SRP+	3
Salix cinerea	SRP+	1
Salix fragilis	SRP+	1
Sambucus nigra	SRP+	1
Sorbus aria	SRP+	1
Sorbus aucuparia	SRP+	1
Sorbus domestica	SRP+	1
Sorbus torminalis	SRP+	3
Tilia cordata	DP	1

Tilia platyphyllos	DP	1
Tsuga heterophylla	C	2
Ulmus glabra	RP	1
Ulmus laevis	RP	1
Ulmus minor	RP	1

Table 1: Wood structure classification based on 1. Wheeler et al. 2007, 2. Schweingruber 1996, 3. Genus of the species and Wheeler et al. 2007

References

Schweingruber, F. H. (1996). Tree rings and environment: dendroecology. Paul Haupt AG Bern.

Wheeler EA, Baas P, Rodgers S. (2007). Variations in dicot wood anatomy: A global analysis based on the InsideWood database. IAWA J. 28: 229–258. DOI: 10.1163/22941932-90001638

Supplementary Material 3 for

Trade-off between growth and wood density of trees species identified at multiples biological scales in Northern temperate forests

Mixed-effects model

Wood density was predicted using a mixed effects model with mean ring width and age as fixed and random effects for tree species:

$$WD_{ij} = (m + m_i) + (a + a_i) \cdot Age_{ij} + (b + b_i) \cdot \overline{RW}_{ij} + \varepsilon_{ij}$$

Coefficients obtained are described in **Tab. 1** and **Tab. 2**.

53 species had a positive coefficient for random effects with age and 53 a negative one. Two groups of conifers appeared: *Picea* and *Abies* sp having a negative relationship, and *Pinus* and *Larix* having a positive one. RP species have most of their species with a negative relationship, except for *Robinia* and *Quercus rubra*. DP and SRP+ species are found on each side. This relationship with age (and therefore pith to bark distance in trees) has been studied in tropical forests and interpreted as species with late successional characteristics for a negative relationships and species with early successional characteristics for a positive one (Henry et al. 2010). This is also linked to shade tolerance, with late successional species having a higher one (Bazzaz 1979). Indeed we found a significant negative relationship between a_i and shade tolerance (weighted by sample size) as described in Niinemets and

Valladares (2006) for conifers ($p < 10^{-2}$), diffuse porous ($p < 10^{-2}$), semi ring porous ($p < 10^{-3}$) and ring porous ($p = 0.052$).

m (kg/m ³)	a (kg/m ³ /an)	b (kg/m ³ /mm)	σ_{species} (m_i) (kg/m ³)	σ_{species} (a_i) (kg/m ³ /an)	σ_{species} (b_i) (kg/m ³ /m m <i>RW</i>)	RSE (kg/m ³)
566	0.21	-2	114	0.62	6	49

Table 1: Coefficients for fixed effects and standard-deviations of random effects.

Tree species	m_i (kg/m ³)	a_i (kg/m ³ /an)	b_i (kg/m ³ /mm)
Abies alba	-118	-0,25	-11
Abies concolor	-145	0,29	-7
Abies grandis	-158	0,18	-6
Abies nordmanniana	-158	0,37	-7
Acer campestre	30	-0,19	0
Acer monspessulanum	154	-0,09	7
Acer opalus	70	-0,02	4
Acer platanoides	34	-0,16	0
Acer pseudoplatanus	-46	0,08	1
Aesculus hippocastanum	-59	-0,27	-4
Alnus alnobetula	-34	0,08	-1
Alnus cordata	-46	0,10	-1
Alnus glutinosa	-121	0,18	0
Alnus incana	-113	0,24	-5
Arbutus unedo	114	-0,25	6
Betula pendula	-85	1,07	1
Betula pubescens	-68	0,61	0
Buxus sempervirens	256	-0,20	11
Carpinus betulus	48	0,04	3
Castanea sativa	-34	-0,48	0

Cedrus atlantica	-74	0,24	-5
Corylus avellana	-62	0,78	3
Crataegus laevigata	65	-0,07	3
Crataegus monogyna	73	-0,11	4
Cupressus macrocarpa	-38	0,06	-2
Cupressus sempervirens	-30	0,13	-1
Erica arborea	-42	0,07	-2
Euonymus europaeus	-98	0,19	-4
Fagus sylvatica	82	-0,52	2
Ficus carica	-56	0,37	-1
Frangula alnus	-27	0,05	-1
Fraxinus angustifolia	92	-0,59	4
Fraxinus excelsior	81	-0,58	0
Fraxinus ornus	57	-0,05	3
Ilex aquifolium	135	-0,33	5
Juniperus communis	-72	0,29	-3
Juniperus oxycedrus	7	0,17	1
Laburnum anagyroides	105	-0,20	4
Larix decidua	-55	0,13	-7
Larix kaempferi	-103	1,03	-6
Laurus nobilis	-31	0,06	-1
Liriodendron tulipifera	-124	0,22	-6
Malus sylvestris	72	-0,23	2
Olea europaea	263	-0,51	12
Ostrya carpinifolia	61	-0,03	4
Phillyrea latifolia	188	-0,43	9
Picea abies	-145	-0,20	-12
Picea sitchensis	-120	-0,73	-4
Pinus cembra	-150	-0,34	-8
Pinus halepensis	-67	0,64	0
Pinus halepensis subsp. brutia	-70	0,34	-1
Pinus nigra subsp. nigra	-121	1,42	2

Pinus nigra var. calabrica	-53	0,11	-2
Pinus nigra var. corsicana	-64	0,32	-8
Pinus pinaster	-110	0,94	-7
Pinus pinea	-67	0,30	-2
Pinus radiata	-120	0,22	-5
Pinus strobus	-173	0,61	-7
Pinus sylvestris	-103	0,25	-6
Pinus taeda	-154	0,37	-7
Pinus uncinata	-132	0,19	-5
Platanus hybrida	-15	0,10	-1
Platanus x hispanica	28	-0,52	1
Populus (cultivated)	-164	0,47	-3
Populus alba	-123	0,35	-4
Populus nigra	-118	0,03	-5
Populus tremula	-92	0,22	-5
Populus x canescens	-98	-0,07	-3
Prunus avium	26	-0,93	-4
Prunus cerasifera	101	-0,15	4
Prunus cerasus	-36	0,16	-1
Prunus domestica	135	-0,35	5
Prunus dulcis	131	-0,20	6
Prunus mahaleb	167	-0,44	7
Prunus padus	10	-0,05	0
Prunus spinosa	92	0,19	4
Pseudotsuga menziesii	-105	0,55	-6
Pyrus amygdaliformis	116	-0,24	5
Pyrus pyraeaster	144	-1,08	4
Quercus cerris	194	-0,23	9
Quercus palustris	106	-0,15	5
Quercus petraea	164	-0,70	0
Quercus pubescens	178	-0,36	13
Quercus pyrenaica	135	-0,03	7

Quercus robur	127	-0,64	1
Quercus rubra	61	0,24	6
Quercus suber	222	0,08	10
Rhamnus alaternus	159	-0,19	7
Rhamnus cathartica	141	-0,27	7
Robinia pseudoacacia	58	0,52	3
Salix alba	-108	-0,43	-8
Salix atrocinerea	-25	-0,04	-2
Salix caprea	-59	-0,31	2
Salix cinerea	-27	0,20	-2
Salix fragilis	-100	0,13	-5
Sambucus nigra	-33	-0,07	0
Sorbus aria	122	-0,32	6
Sorbus aucuparia	-2	0,03	0
Sorbus domestica	157	-0,29	7
Sorbus torminalis	103	-0,18	5
Tilia cordata	-69	-0,21	-3
Tilia platyphyllos	-149	0,66	-6
Tsuga heterophylla	-129	0,23	-6
Ulmus glabra	16	-0,05	1
Ulmus laevis	98	-0,15	4
Ulmus minor	102	-1,34	2

Table 2: Species-based coefficients of intercepts, tree age effect and mean ring width effect associated to random part of the mixed-effects model.

References

- Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10(1), 351-371.
- Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., ... & Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1375-1388.

Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological monographs*, 76(4), 521-547.

Supplementary Material 4 for

Trade-off between growth and wood density of trees species identified at multiples biological scales in Northern temperate forests

Average relationship between WD/WD' and \overline{RW}

Linear regressions were calculated between non age-corrected WD (WD) or age-corrected WD (WD') and \overline{RW} (Tab. 1).

18 species had a significant ($p < 0.5$) relationship between WD and \overline{RW} . They were mostly negative, except for *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Quercus pubescens*, *Fraxinus excelsior* (all RP species) and *Fagus sylvatica* (SRP+). This is consistent with what is known at the intra-tree level in the literature (Guilley et al. 1999, Bontemps et al. 2013). All of the conifers and diffuse porous species had a negative relationship, which is also consistent with intra-tree studies (Franceschini et al. 2010, Filipescu et al. 2014, Liepiņš and Rieksts-Riekstiņš 2013). Some exception were found with another SRP+ species (*Populus tremula*) having a negative relationship between WD and \overline{RW} and a RP species (*Robinia pseudoacacia*) having a positive one.

With age-corrected WD (WD'), the relationship between WD' and \overline{RW} was significant ($p < 0.5$) only for 11 species. Within them, only one species still had a positive relationship: *Quercus pubescens* (RP). Others RP species previously having a positive significant relationship between WD and \overline{RW} had a negative non-significant one between WD' and \overline{RW} . C, SRP+ and DP species had a negative relationship between WD' and \overline{RW} only.

Tree species	Wood structure	N	WD			WD'		
			slope ($\text{kg/m}^3/\text{mm}$ \overline{RW})	p-value	R ²	slope ($\text{kg/m}^3/\text{mm}$ \overline{RW})	p-value	R ²
Abies alba	C	708	-12	<10 ⁻⁴	0,17	-13	<10 ⁻⁴	0,19
Acer campestre	DP	154	-3	0,41	4,53E-03	-2	0,46	3,54E-03
Acer pseudoplatanus	DP	211	-3	0,29	0,01	1	0,83	2,19E-04
Alnus glutinosa	DP	174	-3	0,19	0,01	0,02	0,99	7,25E-07
Betula pendula	DP	335	-13	<10 ⁻⁴	0,11	-1	0,50	1,35E-03
Carpinus betulus	DP	546	-3	0,05	0,01	1	0,61	4,81E-04
Castanea sativa	RP	694	1	0,73	1,72E-04	-2	0,14	3,20E-03

Fagus sylvatica	SRP+	1523	7	<10⁻⁴	0,02	-0,3	0,78	5,22E-05
Fraxinus excelsior	RP	795	3	0,03	0,01	-2	0,16	2,48E-03
Picea abies	C	849	-14	<10⁻⁴	0,25	-14	<10⁻⁴	0,24
Pinus halepensis	C	215	-9	2,05E-04	0,06	-2	0,46	2,54E-03
Pinus pinaster	C	994	-16	<10⁻⁴	0,39	-9	<10⁻⁴	0,17
Pinus sylvestris	C	1219	-16	<10⁻⁴	0,14	-9	<10⁻⁴	0,05
Populus (cultivated)	SRP+	63	-4	0,20	0,03	-3	0,34	0,01
Populus tremula	SRP+	240	-10	<10⁻⁴	0,06	-7	4,34E-03	0,03
Prunus avium	SRP+	153	-2	0,58	2,03E-03	-7	0,02	0,04
Pseudotsuga menziesii	C	639	-12	<10⁻⁴	0,11	-9	<10⁻⁴	0,07
Quercus petraea	RP	2118	10	<10⁻⁴	0,03	-2	0,08	1,49E-03
Quercus pubescens	RP	1292	14	<10⁻⁴	0,05	12	<10⁻⁴	0,03
Quercus robur	RP	2571	7	<10⁻⁴	0,03	-1	0,17	7,43E-04
Quercus suber	SRP+	64	-6	0,73	1,92E-03	-3	0,86	5,23E-04
Robinia pseudoacacia	RP	249	-4	0,04	0,02	1	0,67	7,17E-04
Salix caprea	SRP+	141	3	0,26	0,01	2	0,31	0,01
Tilia cordata	DP	63	-1	0,86	5,14E-04	-1	0,86	4,95E-04

Table 1: Linear regression of average raw- (WD) and age-corrected (WD') wood density and mean ring width (\overline{RW}) for species under study for intraspecific variability.

References

- Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Nepveu, G., & Hervé, J. C. (2013). When tree rings behave like foam: moderate historical decrease in the mean ring density of common beech paralleling a strong historical growth increase. *Annals of forest science*, 70(4), 329-343.
- Filipescu, C. N., Lowell, E. C., Koppenaar, R., & Mitchell, A. K. (2014). Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. *Canadian journal of forest research*, 44(3), 220-229.

Franceschini, T., Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J. C., Gegout, J. C., & Leban, J. M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Annals of forest science*, 67(8), 816-816.

Guilley, É., Hervé, J. C., Huber, F., & Nepveu, G. (1999). Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density. *Annals of Forest Science*, 56(6), 449-458.

Liepiņš, K., & Rieksts-Riekstiņš, (2013). Stemwood density of juvenile silver birch trees (*Betula pendula* Roth) from plantations on former farmlands. *Baltic Forestry*, 19, 179-186.

Supplementary Table 1: Mean raw- (WD) and age-corrected (WD') wood density and mean ring width (\overline{RW}) by species and their standard deviation for each species

Tree species	Number of cores	WD $\pm \sigma$ (kg/m³)	WD' $\pm \sigma$ (kg/m³)	$\overline{RW} \pm \sigma$ (mm)
Abies alba	708	402 \pm 41	405 \pm 41	3,5 \pm 1,4
Abies concolor	2	354 \pm 13	344 \pm 12	7,6 \pm 0,9
Abies grandis	21	366 \pm 33	355 \pm 33	6,6 \pm 2,3
Abies nordmanniana	4	368 \pm 47	358 \pm 46	5,2 \pm 0,6
Acer campestre	154	593 \pm 43	592 \pm 43	2,6 \pm 1
Acer monspessulanum	37	736 \pm 39	728 \pm 39	1,6 \pm 0,6
Acer opalus	23	654 \pm 42	641 \pm 42	2,1 \pm 0,7
Acer platanoides	25	595 \pm 45	592 \pm 45	3,7 \pm 1,3
Acer pseudoplatanus	211	530 \pm 49	518 \pm 48	3,8 \pm 1,4
Aesculus hippocastanum	3	477 \pm 22	482 \pm 20	3,3 \pm 1,8
Alnus alnobetula	2	537 \pm 20	526 \pm 18	1 \pm 0,2
Alnus cordata	6	511 \pm 68	502 \pm 66	5,3 \pm 2,6
Alnus glutinosa	174	449 \pm 43	435 \pm 42	4,4 \pm 1,6
Alnus incana	2	424 \pm 30	415 \pm 30	4,2 \pm 0,9
Arbutus unedo	25	685 \pm 52	687 \pm 52	1,6 \pm 0,6
Betula pendula	335	522 \pm 54	477 \pm 44	3,7 \pm 1,4
Betula pubescens	51	522 \pm 44	493 \pm 39	3,3 \pm 1,3

Buxus sempervirens	2	857 ± 35	856 ± 35	0,6 ± 0
Carpinus betulus	546	631 ± 37	616 ± 36	2,5 ± 1
Castanea sativa	694	512 ± 51	524 ± 50	3,8 ± 1,5
Cedrus atlantica	26	469 ± 36	456 ± 34	5,4 ± 1,9
Corylus avellana	41	534 ± 63	507 ± 60	2,2 ± 0,8
Crataegus laevigata	3	642 ± 48	638 ± 47	2,2 ± 0,6
Crataegus monogyna	39	648 ± 50	645 ± 50	2,2 ± 0,9
Cupressus macrocarpa	2	529 ± 22	517 ± 22	2,2 ± 0,4
Cupressus sempervirens	2	542 ± 38	530 ± 32	1,7 ± 0,1
Erica arborea	1	524	513	1,0
Euonymus europaeus	1	453	441	1,4
Fagus sylvatica	1523	622 ± 43	647 ± 42	2,6 ± 1
Ficus carica	5	597 ± 82	507 ± 57	0,6 ± 0,3
Frangula alnus	1	535	528	2,1
Fraxinus angustifolia	17	649 ± 67	666 ± 64	3,1 ± 1,5
Fraxinus excelsior	795	622 ± 49	642 ± 48	3,2 ± 1,3
Fraxinus ornus	4	634 ± 55	627 ± 54	1,3 ± 0,4
Ilex aquifolium	6	706 ± 39	711 ± 38	1,8 ± 0,5
Juniperus communis	9	506 ± 42	487 ± 40	1,4 ± 0,3
Juniperus oxycedrus	15	599 ± 45	572 ± 43	0,9 ± 0,3
Laburnum anagyroides	1	697	697	2,5
Larix decidua	104	510 ± 59	483 ± 52	3 ± 1,7
Larix kaempferi	25	478 ± 76	425 ± 49	5,2 ± 2,1
Laurus nobilis	2	535 ± 8	527 ± 7	1,7 ± 0,3
Liriodendron tulipifera	1	399	385	4,8
Malus sylvestris	6	641 ± 38	642 ± 38	3 ± 1,3
Olea europaea	4	851 ± 57	861 ± 54	2,2 ± 1,2
Ostrya carpinifolia	5	640 ± 41	633 ± 40	1,9 ± 1,1
Phillyrea latifolia	11	755 ± 105	765 ± 104	1,3 ± 0,6
Picea abies subsp. abies	849	367 ± 42	366 ± 42	4 ± 1,5

Picea sitchensis	55	385 ± 41	401 ± 40	7,1 ± 2,1
Pinus cembra	7	369 ± 24	385 ± 25	2,6 ± 1,6
Pinus halepensis	215	532 ± 48	493 ± 43	3,7 ± 1,3
Pinus halepensis subsp. brutia	8	493 ± 46	480 ± 44	4,8 ± 1,2
Pinus nigra subsp. nigra	215	530 ± 79	445 ± 59	3,5 ± 1,3
Pinus nigra var. calabrica	2	504 ± 37	491 ± 35	4,2 ± 0,3
Pinus nigra var. corsicana	210	477 ± 71	453 ± 63	4,7 ± 2
Pinus pinaster	994	441 ± 65	404 ± 52	6,3 ± 2,5
Pinus pinea	11	502 ± 50	482 ± 47	4,3 ± 2
Pinus radiata	1	397	386	5,6
Pinus strobus	11	372 ± 66	341 ± 55	5,5 ± 2,1
Pinus sylvestris	1219	464 ± 61	436 ± 57	3,2 ± 1,4
Pinus taeda	6	331 ± 26	323 ± 22	9,8 ± 1,8
Pinus uncinata	29	453 ± 59	420 ± 56	2 ± 0,8
Platanus hybrida	2	553 ± 88	539 ± 85	4,6 ± 0,6
Platanus x hispanica	3	566 ± 76	585 ± 68	4,3 ± 2,1
Populus (cultivated)	63	383 ± 50	366 ± 49	7,1 ± 2,3
Populus alba	4	418 ± 63	404 ± 61	5,6 ± 1,7
Populus nigra	26	417 ± 40	410 ± 40	5,3 ± 2,4
Populus tremula	240	463 ± 49	448 ± 48	4,2 ± 1,3
Populus x canescens	19	438 ± 47	433 ± 46	6,4 ± 3,6
Prunus avium	153	541 ± 51	572 ± 50	3,4 ± 1,4
Prunus cerasifera	2	688 ± 22	686 ± 21	3,8 ± 0,8
Prunus cerasus	2	560 ± 42	520 ± 24	2,5 ± 0,8
Prunus domestica	5	711 ± 55	714 ± 55	2,6 ± 0,6
Prunus dulcis	1	731	730	2,1
Prunus mahaleb	3	751 ± 41	759 ± 37	3,3 ± 1,1
Prunus padus	3	572 ± 37	570 ± 38	4,2 ± 0,4
Prunus spinosa	11	677 ± 63	666 ± 61	2 ± 0,4

Pseudotsuga menziesii	639	439 ± 43	414 ± 41	5,8 ± 1,2
Pyrus amygdaliformis	1	708	709	1,7
Pyrus pyraister	6	686 ± 107	720 ± 92	3,5 ± 0,8
Quercus cerris	8	788 ± 29	789 ± 29	3,6 ± 1,2
Quercus palustris	1	718	715	8,0
Quercus petraea	2118	685 ± 55	727 ± 52	2,5 ± 0,9
Quercus pubescens	1292	757 ± 61	766 ± 61	2 ± 0,9
Quercus pyrenaica	74	726 ± 48	714 ± 48	2,6 ± 1
Quercus robur	2571	658 ± 53	690 ± 51	3 ± 1,3
Quercus rubra	56	661 ± 40	647 ± 39	5,1 ± 1,5
Quercus suber	64	830 ± 82	803 ± 81	1,8 ± 0,6
Rhamnus alaternus	2	750 ± 105	749 ± 105	1,5 ± 0,2
Rhamnus cathartica	2	739 ± 92	740 ± 92	4,6 ± 0,5
Robinia pseudoacacia	249	652 ± 61	630 ± 60	4,2 ± 1,9
Salix alba	28	392 ± 68	401 ± 68	5,6 ± 2
Salix atrocinerea	5	523 ± 43	520 ± 44	5,2 ± 1,5
Salix caprea	141	505 ± 51	507 ± 51	4,5 ± 1,8
Salix cinerea	42	529 ± 51	522 ± 51	4,2 ± 1,8
Salix fragilis	3	433 ± 63	426 ± 65	5,2 ± 1,3
Sambucus nigra	5	521 ± 35	518 ± 36	4,6 ± 1,9
Sorbus aria	13	691 ± 44	696 ± 44	1,9 ± 0,6
Sorbus aucuparia	4	567 ± 30	559 ± 29	2,3 ± 1
Sorbus domestica	1	758	761	1,8
Sorbus torminalis	16	679 ± 41	677 ± 41	2,6 ± 0,7
Tilia cordata	63	484 ± 49	484 ± 49	2,7 ± 0,9
Tilia platyphyllos	46	455 ± 49	395 ± 41	2,7 ± 1
Tsuga heterophylla	2	391 ± 10	379 ± 12	6,1 ± 0,7
Ulmus glabra	3	584 ± 23	578 ± 23	3,7 ± 1,2
Ulmus laevis	1	694	691	3,5
Ulmus minor	28	630 ± 89	667 ± 83	2,9 ± 1

7.3. Conclusion chapitre 7

On a cherché dans ce chapitre 7 à identifier la structure de la variabilité en interspécifique à la fois au niveau de l'organisation botanique, mais aussi dans le compromis entre croissance et densité du bois représentant la diversité de stratégies des espèces.

La variabilité de la densité du bois des espèces a donc été identifiée comme structurée par la classe, l'ordre et l'espèce, avec un niveau de variabilité le plus élevé détecté au niveau espèce (entre les espèces), confirmant la difficulté observée au chapitre 4 dans la création d'un modèle générique de densité du bois. Ceci est différent de ce qui a pu être trouvé en forêts tropicales où le niveau de variabilité le plus élevé est détecté au niveau du genre permettant l'utilisation de la moyenne de densité du bois pour chaque genre comme approximation par exemple pour des calculs de biomasse. Dans notre jeu de données, cette approximation entraînerait un biais plus important étant donné la place du niveau espèce et en-dessous dans ces analyses. Des groupes identifiés en forêts tropicales comme ayant une forte variabilité interspécifique ont pu aussi être identifiés en forêts tempérées malgré une variance moins élevée.

Au sein du compromis croissance densité on a en revanche identifié une structuration basée sur les plans ligneux avec une intensité du compromis très faible pour les résineux, et similaire pour les trois plans ligneux des feuillus mais avec un étagement entre les bois à pores diffus, les bois à zone semi-poreuse et les bois à zone initiale poreuse. Ce dernier groupe semblant avoir développé une stratégie, notamment dans l'utilisation de ressources, permettant d'atteindre une densité du bois plus forte pour un certain niveau de croissance donné, mais ne permettant pas d'atteindre des niveaux de croissances élevées (absence des bois ZIP dans les zones de croissance importante occupées par les trois autres groupes). Enfin le compromis a été repéré en intraspécifique avec des niveaux similaires entre espèce.

Ces différents compromis semblent indiquer un sens évolutif de déplacement du compromis (d'un compromis faible pour les résineux à un compromis fort pour les feuillus, puis avec une augmentation de densité du bois pour une croissance moyenne donnée, des bois à pores diffus aux bois à zone initiale poreuse) cohérent avec les connaissances existantes de l'apparition des résineux en premier, puis des bois à pores diffus et plus récemment des bois à zone initiale poreuse (Sun et al. 1998, Wheeler & Baas 2019).

Chapitre 8 : Discussion générale et conclusion

8.1. Discussion

8.1.1. Limite du matériel : Représentativité de carottes à 1,30 m

Cette thèse repose sur l'analyse d'un échantillon nouveau, issu des campagnes d'échantillonnage de l'IFN et d'une ampleur encore jamais atteinte grâce à une innovation méthodologique permettant la mesure à haut débit de la densité bois sur des carottes de sondages².

Comme indiqué dans le chapitre 2, le prélèvement de carottes de bois faisait partie intégrante du protocole d'échantillonnage, et était donc réalisé à une hauteur standard de 1,30 m. Or la densité du bois ainsi calculée est appliquée à l'arbre entier, sans prise en compte d'une quelconque variabilité dans le sens vertical de la densité du bois. En effet la prise en compte de cette variation ne constituait pas un élément associé à cette thèse, ni même au projet XDM. La stratégie des recherches menées sur l'inventaire forestier est leur coût marginal le plus faible possible, dans le contexte où l'IFN est une mission régalienne, et l'IGN un EPA.

En effet, à notre connaissance il n'existe pas, pour toutes les essences inventoriées, de base de données ou bien de modèles permettant de déduire les variations verticales de la densité du bois à partir d'une mesure réalisée à 1,30 m.

Cette variabilité verticale a fait l'objet de travaux publiés pour un nombre limité d'essences d'importance commerciales (Kollmann 1968, Wassenberg et al. 2015, Repola et al. 2006, Billard et al. 2020), et montre d'ailleurs que c'est aussi, à hauteur donnée, une question de compartiments (tige ou branches, Billard et al. 2020).

Ces études ont identifié à la fois des variations positives et négatives de la densité du bois avec la hauteur, et des variations d'intensité différentes, dépendant notamment des espèces. Ainsi la prise en compte d'une variabilité dans la direction verticale de la densité du bois nécessiterait des études systématiques sur l'ensemble des espèces forestières, permettant de corriger cette densité du bois à 1,30 m. Mais elle semble irréaliste compte tenu des coûts d'échantillonnage et au vu de l'absence de protocoles conventionnels d'échantillonnage le long de la tige pour des arbres vifs. De plus, prélever des carottes de sondage à différentes hauteurs sur les arbres sur pied est dangereux et chronophage, tandis que prélever des échantillons sur des arbres abattus est presque impossible à concevoir si l'objectif est d'obtenir un échantillonnage homogène à celui du projet XyloDensMap (plus de 110 000 arbres échantillonnés).

S'agissant de l'aspect quantitatif des variations verticales de densité du bois, ces études montrent que **celles-ci sont inférieures à la variabilité intraspécifique que l'on a pu identifier** (toujours en dessous de 100 kg/m³ pour les genres Pinus, Abies, Larix, voire inférieure à 50 kg/m³ pour les genres Pseudotsuga, Picea, Quercus, Fagus, Alnus ou Acer, Longuetaud et al. 2007, Wassenberg et al. 2015, Kollmann 1968). Enfin on peut également rappeler que le volume des tiges se réduit avec la

² Cela a nécessité que je m'implique (à hauteur de 50 % de mon temps pendant une année complète) dans la mise au point des processus de traitement qui sont décrits au chapitre 2.

hauteur et que par conséquent, l'impact des variations verticales de densité du bois sur l'estimation de la biomasse est atténué du fait de volumes plus importants dans le bas des troncs.

8.1.2. A propos de la variabilité intraspécifique

On a montré dans le chapitre 6, qu'à l'échelle de la France, le long des gradients environnementaux, la faible part jouée par la variabilité intraspécifique sur une variabilité à grande échelle de la densité du bois. Ceci pouvait bien s'expliquer vu que dans le chapitre 3 ces mêmes gradients n'expliquaient qu'une faible part de variance de la densité du bois en intraspécifique (**Tab. 3.7**). Cela peut expliquer que certains auteurs ont considéré que la variabilité intraspécifique était faible avec des facteurs abiotiques (Fajardo 2018), en dépit de son niveau intrinsèque élevé (chapitre 3).

On a aussi vu dans le chapitre 4, que des modèles en intraspécifique sur la densité du bois montraient malgré tout une variabilité résiduelle très significative et jamais sous les 50 % selon les espèces. Pour un grand nombre d'essences le niveau de variance expliquée est bien plus faible, ce qui pointe les limites de nos données en termes de capacité prédictives des modèles que nous avons obtenus.

De plus dans ce même chapitre, on a pu observer qu'une imputation d'une valeur de densité du bois sur deux arbres au sein d'une même placette, partageant la même classe de diamètre et espèce, était moins bonne en termes de RMSEP qu'une imputation par espèce, classe de diamètre et GRECO, avec une résiduelle considérable de l'ordre de 60 kg/m^3 . Ceci est cohérent avec des études réalisées sur la densité du bois de clones au sein d'une même placette (Nepveu 1984, Chantre et Gouma 1993) dont la variabilité inter-arbre pouvait même dépasser la variabilité entre niveau de fertilité.

On bute là sur ce qui a été identifié par les modélisateurs de la densité du bois à partir de mesures sur les cernes comme étant « l'effet arbre » c'est-à-dire un niveau de variation de la densité du bois qui peut être important et quantifié et qui est à ce jour non expliqué. Les travaux sur ce sujet l'ont étudié par exemple pour le chêne sessile (11 %, Guilley et al. 1999) et l'épicéa (22 %, Franceschini et al. 2010), ce qui permet de réaliser des simulations qui tiennent compte de cet effet « arbre ».

Ainsi la densité du bois varie principalement avec les dimensions de l'arbre et très peu avec l'environnement à grande échelle, avec un impact fort d'un effet arbre, qui pourrait être identifié au niveau génétique. En effet, une part d'héritabilité de ce trait fonctionnel a d'ailleurs pu être relevée (Cornelius 1994, Rozenberg et al. 2001). Mais cela pourrait aussi venir d'une stratégie inhérente à l'espèce de créer un bois plus dense à un âge jeune ou plus âgé, ou lorsque les conditions de croissance sont optimales.

On peut alors se demander si cette variabilité pourrait être explorée avec l'anatomie du bois. Car en effet, le lien entre anatomie du bois et densité a pu être établi (Preston et al. 2006, Björklund et al. 2017), et malgré des effets âge et largeur de cerne repérés ici, on a pour un âge et une largeur de cerne donnée un niveau de variabilité intraspécifique élevé. Par exemple on a pu trouver pour le chêne sessile

une relation positive significative entre diamètre moyen des vaisseaux du bois initial et dimensions des arbres mais une absence de relation avec l'altitude (Stage et Poster, Taupin et al. 2019). De la même façon, l'usage de profil de cernes, lorsque ceux-ci seront disponibles, pourrait permettre de mieux identifier l'impact d'évènements climatiques marquants sur la densité du bois par exemple.

Enfin, bien que négligeable à grandes échelles sur des gradients environnementaux, et inférieure à la variabilité interspécifique, la variabilité intraspécifique de la densité du bois existe et peut impacter des études réalisées à des échelles plus réduites (Albert et al. 2011).

8.1.3. Modélisation et estimation du carbone forestier

Impact de la variabilité intraspécifique sur le calcul de la biomasse

On a vu que pour l'estimation de la biomasse forestière France entière, la prise en compte de la variabilité intraspécifique influe peu sur le résultat du stock, et qu'une moyenne de densité du bois par espèce suffit, dès lors qu'on se cantonne strictement à une évaluation moyenne nationale.

De plus dans les chapitres 5 et 6 on a pu observer que les variations du volume total étaient similaires aux variations de la biomasse observé le long de gradients environnementaux et au cours des 13 dernières années. Ainsi on montre que les variations en volume reflètent très bien les variations observées pour la biomasse et donc le carbone forestier. Cela souligne que sur une période aussi courte, la composition spécifique des peuplements a peu varié. Compte tenu des changements climatiques attendus, il est vraisemblable que sur des périodes plus longues (la centaine d'années), la composition spécifique de nos forêts va évoluer.

De plus nous avons montré que l'infradensité moyenne pondérée de toutes les placettes d'inventaire (stem biomass ratio, SBR) était remarquablement stable sur les 13 années (551 kg/m^3), ce qui confirme bien que la composition spécifique des placettes d'inventaire n'a pas changé à l'échelle de la France entière. Notons que, *a contrario* ce « SBR » varie le long des gradients environnementaux traduisant ainsi des variations de la composition spécifique, mais cette variation reste insuffisante pour contrebalancer l'effet des variations de volume total sur les variations en biomasse.

Pour conclure il est important de souligner que la prise en compte de la variabilité intraspécifique est particulièrement utile et d'importance majeure dès lors qu'on réalise des calculs de biomasse à des échelles locales et/ou dans des parties des ressources forestières constituées de peuplements monospécifiques.

Un ralentissement du puits de carbone ?

Sur les données moyennes du puits de carbone, on retrouve dans les rapports nationaux l'identification d'un ralentissement de ce puits (CITEPA 2020) qui aurait pour origine une hausse de la récolte de bois. On retrouve bien ce résultat dans nos analyses, mais en prenant en compte les erreurs d'échantillonnage, on a pu montrer

que ce ralentissement ne pouvait être confirmé actuellement (8 % de cas où celui-ci était confirmé). L'augmentation des stocks a alors été identifiée comme constant sur les 13 dernières années.

En Europe un ralentissement du puits de carbone a été identifié et associé à l'augmentation de la récolte de bois (Nabuurs et al. 2013, Ceccherini et al. 2020). Cette interprétation fait débat dans la communauté des inventaristes forestiers. Pour la France, une publication récente (Picard et al. 2021) montre que l'analyse des données utilisées par Ceccherini et al (2020) ne permet pas de conclure à une augmentation de la récolte de bois.

Par ailleurs les récents travaux sur l'impact du réchauffement climatiques sur la croissance des forêts françaises (Charru et al. 2017, Ols et al. 2020), ainsi que les constats récents de l'augmentation de la mortalité (Exemple de l'épicéa avec le scolyte, ONF 2020, Ceccherini et al. 2020, IGN 2020) mettent en évidence un ralentissement de la croissance des forêts. Or c'est bien la variation en volume que l'on a identifiée comme principale responsable de la variabilité en biomasse (impact faible de l'augmentation du SBR quand l'altitude diminue sur la variation en biomasse). Il est donc vraisemblable qu'une réduction du puits sera prochainement détectable dans les données d'inventaire, mais ce n'est pas encore le cas aujourd'hui.

Approximation de la densité du bois au niveau taxonomique

Dans le contexte tropical certaines études proposent d'utiliser le niveau d'organisation botanique qu'est le genre pour les estimations de carbone forestier (Chave et al. 2006). Ce niveau d'organisation botanique a été étudié ici, et contrairement aux études dans le contexte tropical (Ibanez et al. 2016, Baker et al. 2004, Zhang et al. 2011) ce n'est pas un niveau d'organisation qui permettait d'expliquer la variabilité de la densité du bois (chapitre 7).

Pour les forêts tempérées qui sont constituées d'un nombre faible d'espèces par rapport aux forêts tropicales, c'est le niveau « espèce » qui est le plus approprié pour définir la densité des bois.

Différence entre les anciennes valeurs de densité du bois (Mathieu 1877) et les nouvelles données produites (Leban et al. 2020)

On a donc pu étudier dans le chapitre 5, le remplacement des valeurs de densité du bois utilisées jusqu'alors (Mathieu 1877) par des valeurs plus récentes issues du projet XDM.

On peut alors aussi comparer la différence entre les moyennes Mathieu (1877) et les moyennes XDM (**Tab. 8.1**).

Espèce	Effectif	Moyenne XDM (kg/m³)	Moyenne Mathieu (kg/m³)	Différence absolue XDM-M (kg/m³)
Chêne pédonculé	6419	626	540	86
Chêne sessile	5397	645	580	65
Hêtre	5376	608	550	58
Charme	3737	622	610	12
Chêne pubescent	2738	721	650	71
Châtaignier	2699	503	470	33
Sapin pectine	2620	415	380	35
Epicéa commun	2503	386	370	16
Pin sylvestre	2446	461	440	21
Frêne commun	2439	597	560	37
Pin maritime	1703	448	460	-12
Douglas	1385	455	430	25
Bouleau verruqueux	1344	536	520	16
Erable champêtre	1026	576	560	16
Merisier	938	533	500	33
Erable sycomore	863	526	510	16
Robinier faux acacia	718	643	580	63
Tremble	711	468	380	88
Noisetier coudrier	706	528	520	8
Saule marsault	567	494	370	124
Aulne glutineux	543	450	420	30
Aubépine monogyne	539	640	530	110
Chêne vert	472	875	730	145
Pin laricio de corse	441	493	460	33
Alisier torminal	422	661	620	41
Pin noir d'Autriche	416	529	460	69
Pin d'Alep	384	540	450	90
Alisier blanc	352	650	580	70
Tilleul à petites feuilles	287	453	430	23

Orme champêtre	278	629	520	109
Mélèze d'Europe	227	506	480	26
Tilleul à grandes feuilles	224	449	430	19
Houx	216	650	530	120
Chêne tauzin	207	677	640	37
Bouleau pubescent	189	526	520	6
Peuplier cultivé	166	400	350	50
Erable de Montpellier	160	711	560	151
Erable à feuilles d'obier	144	632	560	72
Chêne rouge	138	646	560	86
Chêne-liège	136	791	700	91
Epicéa de Sitka	130	398	360	38
Arbousier	122	668	640	28
Saule cendre	119	514	370	144
Sorbier des oiseleurs	116	543	580	-37

Tableau 8.1 : Moyenne d'infradensité du bois par espèce (Effectif > 100) pour le projet XDM et la valeur issue de Mathieu (1877). Test t apparié entre les deux moyennes : p-value < 10⁻⁴

En moyenne on a une augmentation de densité du bois de 11 % entre les moyennes Mathieu et les moyennes XDM, la différence entre les deux moyennes est significative ($p < 10^{-4}$).

Cette différence peut d'abord s'expliquer par la faible taille des échantillons (5 en moyenne par espèces) issus de Mathieu (1877) ne permettant pas une bonne représentativité de la ressource française. De plus ces données ont été compilées par Dupouey (2002) qui a dû faire des hypothèses d'humidité lorsque celle-ci n'était pas documentée. Celui-ci a donc choisi une humidité de 12 % du bois qui est celle atteinte dans des conditions standards de mise en œuvre (20 °C, 65 % d'humidité relative de l'air), on peut alors s'interroger sur cette hypothèse, notamment lorsque dans notre cas, les carottes de bois atteignent un maximum de 7 % d'humidité.

Une autre hypothèse à tester pourrait être climatique. En effet, il y a environ 150 ans d'écart entre les dates de collecte des deux échantillons (Mathieu et XDM). Or, on a pu voir dans le chapitre 3 que l'augmentation des températures moyennes avait un effet positif sur la densité du bois pour la plupart des espèces. Or, une augmentation moyenne d'1 °C a pu être observée dans le monde pour une période 2005-2015 en comparaison avec la période préindustrielle (IPCC 2018), et d'environ 1,5 °C pour la

France. En utilisant cette augmentation, on peut calculer une estimation d'une augmentation de densité du bois à partir des valeurs des pentes entre densité du bois et température moyenne annuelle calculées pour chaque espèce dans le chapitre 3. On obtient alors une augmentation entre 10 et 20 kg/m³ ce qui ne représenterait que 3 % de variation. De plus, pour les espèces pour lesquelles on a une relation négative (Tilleul à grandes feuilles et Mélèze d'Europe), on observe ici une augmentation de la densité du bois moyenne entre Mathieu et XDM. Cette hypothèse méritait d'être testée mais cela ne semble pas suffire pour expliquer la différence observée.

Ainsi il y avait un véritable besoin d'une collecte sur l'ensemble du territoire pour avoir des nouvelles valeurs représentatives du contexte français, avec un protocole de conversion des données de densité du bois mesurées en infradensité plus rigoureux. De plus la variabilité intraspécifique a un fort impact sur la qualité du bois (Blair et al. 1976), sa connaissance et localisation est donc nécessaire pour les industriels pour obtenir de bons produits bois.

8.1.4. Compromis croissance densité et stratégies des espèces

La structuration du compromis croissance-densité du bois a été identifiée au niveau des plans ligneux avec un étagement de ceux-ci (chapitre 7). Ce compromis dépend directement des stratégies des espèces de type « fast-slow » (Reich et al. 2014) avec les espèces à croissance rapide et faible densité du bois et celles à croissance lente et forte densité du bois. Chaque extrémité de ce compromis est liée à une multitude de traits fonctionnels adaptés à chaque stratégie (Chave et al. 2009). Ces caractéristiques couvrent la mortalité, le développement du houppier, la tolérance à l'ombre, la reproduction, le poids des graines, la position dans la succession forestière, l'utilisation des ressources, etc. (Muller-Landau et al. 2004, Wright et al. 2010, Enquist et al. 1999).

Exemple d'autres traits pouvant être explorés

Par notre jeu de données on peut vérifier si des relations identifiées en milieu tropical, sont transposables aux forêts tempérées. Par exemple est-ce qu'on retrouve le lien entre hauteur maximale atteignable par une essence forestière et la densité de son bois (Swenson & Enquist 2007). On estime cette hauteur maximale en considérant les 5 % d'individus les plus haut pour chaque essence et on calcule la densité moyenne de leur bois (**Fig. 8.1a**).

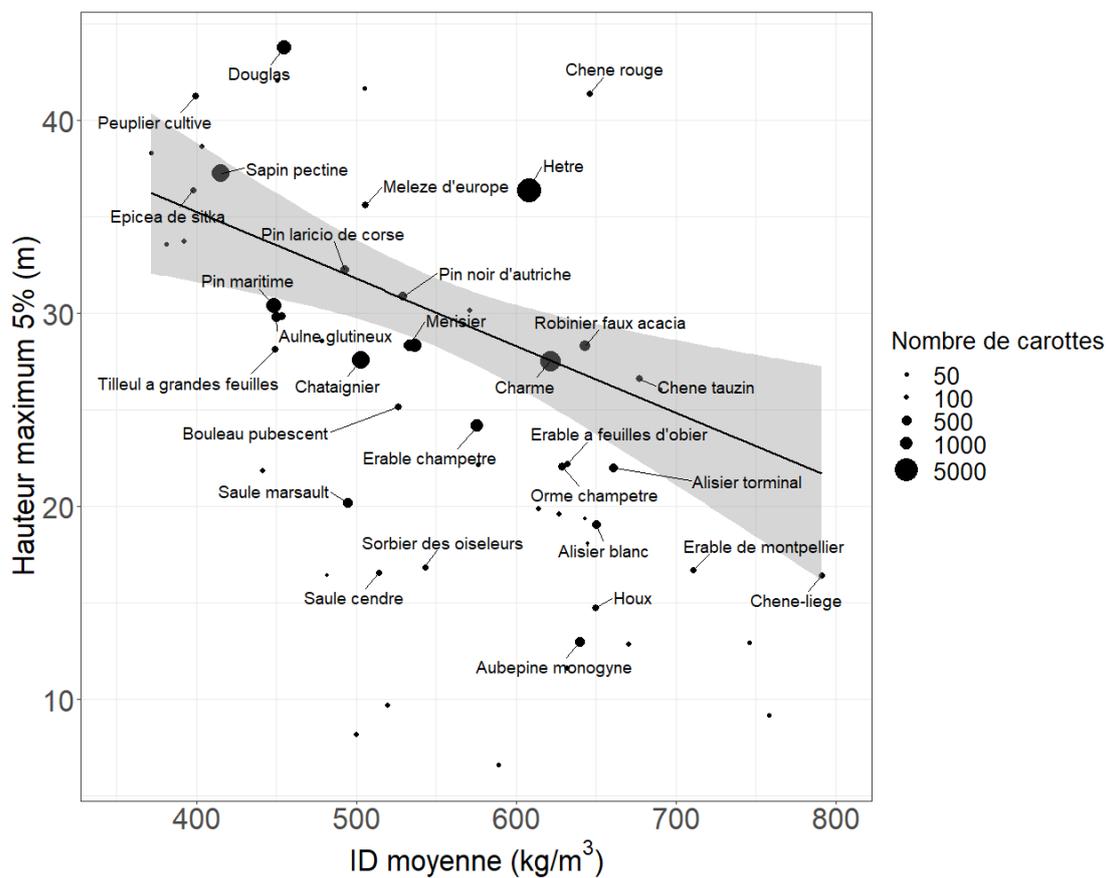
Pour s'assurer que ce résultat ne provienne pas seulement du compromis croissance-densité en lui-même, on corrige cette hauteur maximale avec une régression linéaire pondérée entre la hauteur maximale et le diamètre maximal (calculé de la même façon).

$$H_{max} = 27,41 \cdot D_{max} + 12,334 \quad (1)$$

$$H'_{max} = H_{max} - 27,41 \cdot D_{max} \quad (2)$$

Avec H_{max} la hauteur maximale de l'espèce, D_{max} le diamètre maximale de l'espèce, H'_{max} la hauteur maximale corrigée des effets des diamètres. On a pour (1) une relation significative ($p < 10^{-4}$) avec un R^2 de 0,53. On représente donc aussi H'_{max} en fonction de l'infradensité moyenne par espèce (**Fig. 8.1b**).

(a)



(b)

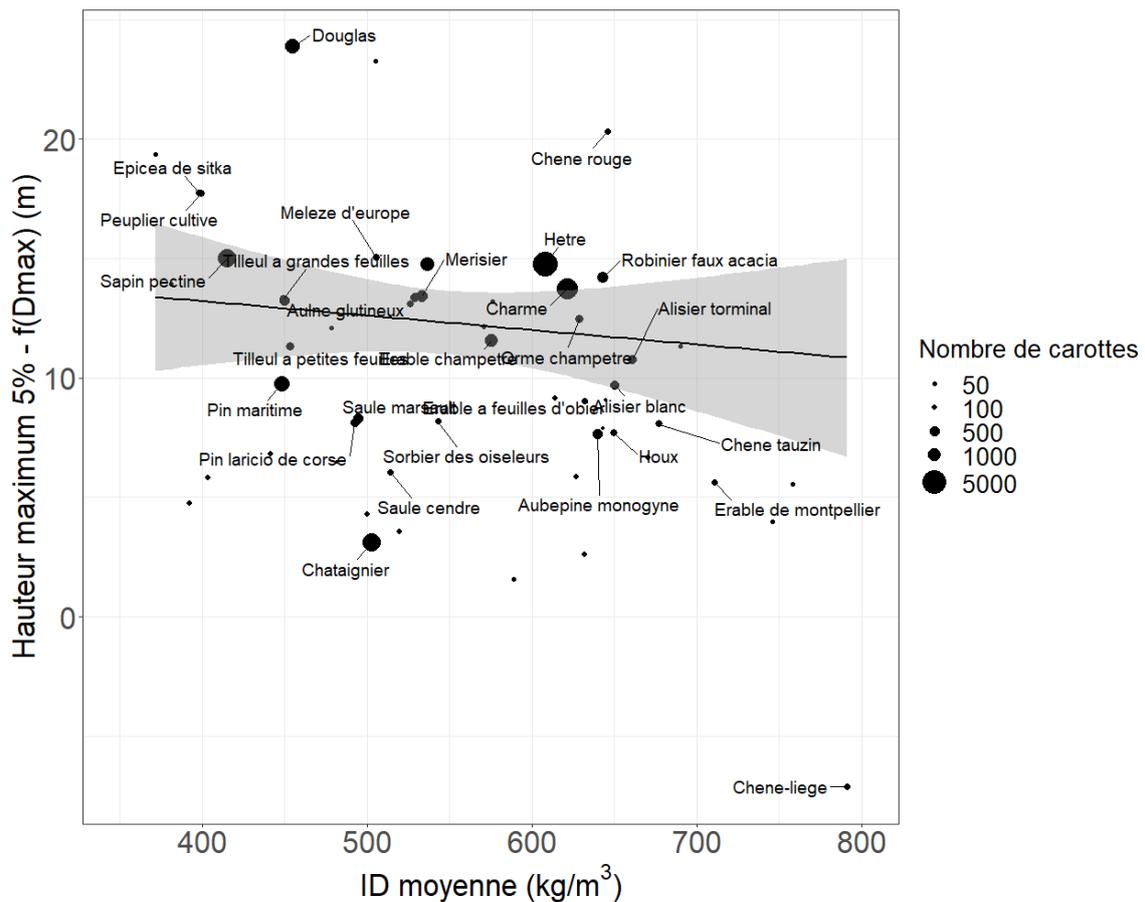


Figure 8.1 : Relation entre hauteur maximale (a) et hauteur maximale corrigée par le diamètre maximal (b) de l'espèce (moyenne sur un sous échantillon de 5% des carottes avec les hauteurs maximales) et l'infradensité du bois moyenne (tout l'échantillon).

On a une relation significative ($p < 10^{-2}$, $R^2 = 0,17$) en interspèce entre hauteur maximale et infradensité du bois moyenne avec une régression linéaire pondérée par le nombre d'échantillons total des espèces. **En revanche avec la hauteur maximale corrigée du diamètre maximal, on n'a plus de relation significative ($p = 0,45$, $R^2 = 0,01$).** Cette relation entre hauteur maximale et ID moyenne observée dans la littérature est donc synonyme du compromis croissance-densité du bois.

Elle est aussi liée à un compromis entre un tissu plus dense permettant une meilleure résistance mécanique mais aussi pouvant entraîner un écroulement de l'arbre sous son propre poids lorsque celui-ci est combiné avec une hauteur importante (Swenson & Enquist 2007, King et al. 2006).

D'autres traits fonctionnels pourraient alors être explorés avec leur lien avec le compromis au sein des forêts tempérées et des différents plans ligneux qu'elles abritent.

Compromis croissance-densité du bois-âge ?

Pour le plus grand nombre d'espèces, les variables ayant un lien important avec la densité du bois étaient donc l'âge, puis des variables liées à la croissance que sont LC (largeur de cernes moyenne), diamètre et hauteur de l'arbre (chapitre 3).

On a vu dans le chapitre 7 qu'il existait un compromis entre croissance (largeur de cerne moyenne) et densité du bois pour les espèces de la forêt française. On a aussi vu que la correction de l'âge n'empêchait pas l'existence de ce compromis (**Fig. 7.6**), et donc que l'effet âge lui-même pouvait avoir un effet supplémentaire sur la densité du bois. De plus dans la littérature, on trouve que la succession forestière (établissement successif des espèces après une trouée de pionnière à dryade, Rameau et al. 1989) serait liée à l'investissement dans la densité du bois des ressources (augmentation de la densité du bois au détriment de la croissance) à un jeune âge ou un âge plus avancé selon la stratégie de l'espèce (Henry et al. 2010).

On peut donc se demander si ces stratégies ne sont pas plus complexes dans leur typologie avec une dimension supplémentaire à ajouter au compromis croissance-densité du bois.

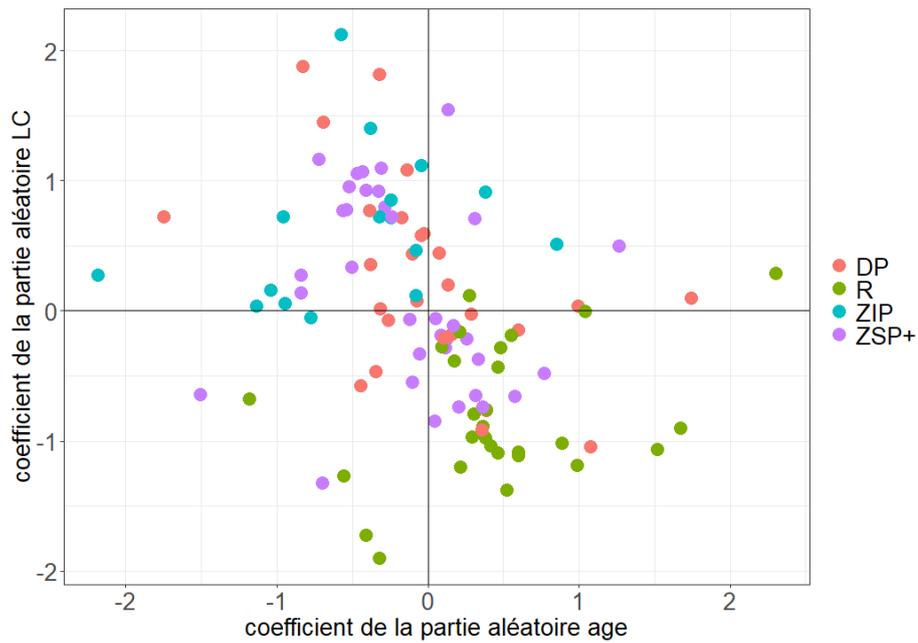
Pour examiner les effets respectifs de l'âge des arbres et de la largeur des cernes sur l'infradensité des bois on ajuste le modèle mixte suivant (développé et utilisé dans les chapitres 4 et 7) :

$$ID_{ij} = (m + m_i) + (a + a_i).Age_{ij} + (b + b_i).LC_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (1)$$

On a pu aussi observer, avec ce modèle, la partie fixe expliquant seulement 5 % de la variance (contre 85 % avec la partie aléatoire) et une répartition importante des coefficients de la partie aléatoire d'âge (a_i) et de largeur de cerne (b_i) variant entre les espèces i dans la **Figure 4.2**.

Ces coefficients a_i (coefficient de la partie aléatoire age) et b_i (coefficient de la partie aléatoire LC) sont représentés **Figure 8.2**. Chaque espèce est la fois identifiée par (a) leur plan ligneux (R, DP, ZSP+, ZIP) qui structuraient le compromis croissance-densité (chapitre 7) mais aussi par (b) leur place dans les successions forestières (pionnière, postpionnière, postpionnière sociale, dryade, **annexe 7**).

(a)



(b)

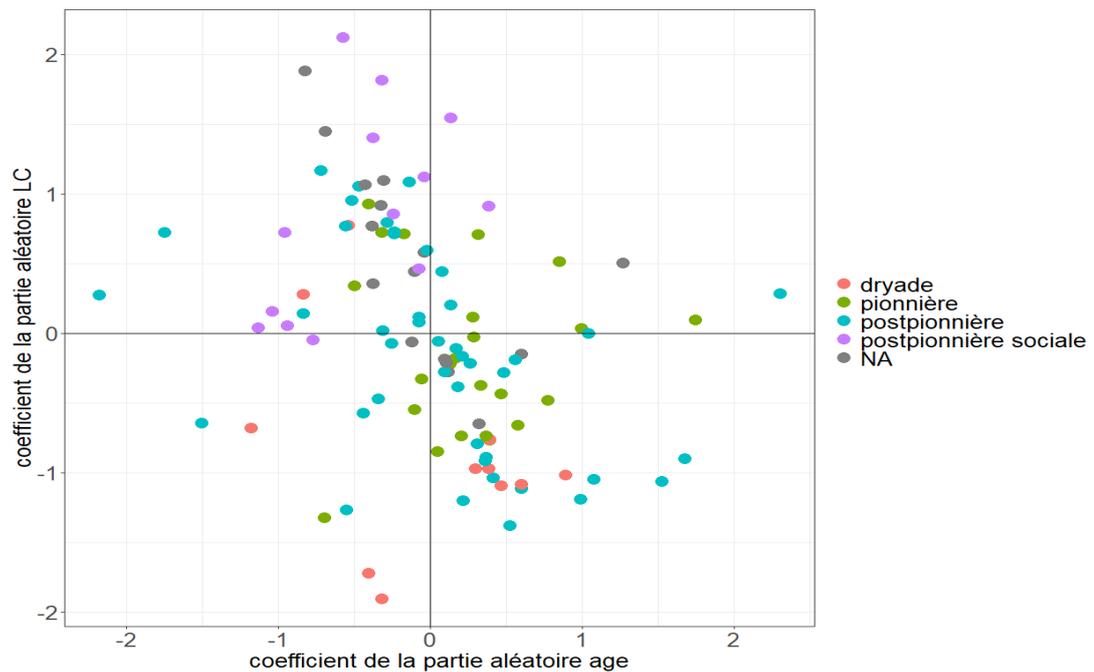


Figure 8.2 : Coefficients de la partie aléatoire du modèle mixte pour les variables âge et LC pour chacune des espèces, avec les plants ligneux (a) et les successions forestières (b) représentées

On peut alors répartir les espèces dans quatre quadrants suggérant une complexité supplémentaire du compromis entre croissance et densité du bois.

Il en découle une réflexion sur l'investissement dans le bois sur des temps courts ou longs (production d'une forte densité du bois en début de vie, ou plus tard dans le développement de l'arbre), et selon des conditions de croissance favorables ou non.

La majorité des espèces se placent dans deux quadrants opposés. Avec de part et d'autre de l'effet de la largeur de cerne une séparation entre ZIP et résineux R (chacun n'étant pas présent dans un quadrant principalement occupé par l'autre).

Alors que de part et d'autre de l'effet âge, on retrouve plutôt les espèces pionnières et dryade (et postpionnière sociale) avec une séparation moins marquée. Les bois à zone semi-poreuse et les bois à pores diffus sont présents sur les 4 quadrants. On n'identifie pas d'espèces dryades dans le quadrant avec les deux coefficients positifs.

On retrouve ainsi les espèces de part et d'autre du compromis croissance-densité lorsque l'on considère la largeur de cerne, mais il semble y avoir une dimension supplémentaire avec l'effet de l'âge, divisant les espèces, de la même façon que les variations radiales pouvaient indiquer une stratégie préférentielle pionnière ou dryade (décrite par espèce dans l'**annexe 7**) dans la littérature (Henry et al. 2010, Longuetaud et al. 2017).

Aspect évolutif dans le compromis croissance-densité

On a vu dans le chapitre 7 que le compromis croissance-densité du bois semblait s'inscrire dans une logique évolutive entre plans ligneux (**Fig. 7.6**) avec l'apparition des résineux, puis des espèces à pores diffus et enfin l'apparition des bois à zone initiale poreuse (Sun et al. 1998, Wheeler & Baas 2019). En effet, le compromis croissance-densité du bois observé montre un compromis faible pour les résineux, fort pour les feuillus, et avec une densité plus importante pour un même niveau de croissance pour les bois à zone initiale poreuse (optimisation de la gestion des ressources), pouvant alors suggérer un sens évolutif dans l'évolution de ce compromis (optimisation de l'usage des ressources permettant de former un bois plus dense avec un niveau de croissance donné).

Une étude sur un plus grand nombre d'espèces (notamment tropicales) ainsi que sur la position des espèces dans ce compromis croisée avec leur distance phylogénétique, pourraient permettre d'aller plus loin, et de confirmer ce sens évolutif.

En effet on a pu réunir grâce au XDM un grand nombre d'espèces de forêts tempérées, on se demande si en augmentant cet effectif, dans plusieurs contextes climatiques, on retrouve le même résultat.

Une attention particulière devra être portée sur les résineux, pour lesquels on a identifié un compromis faible dans les forêts françaises, or on est limité à une gamme de densité allant de 312 kg/m³ (*Taxodium distichum*) à 624 kg/m³ (*Taxus baccata*).

Or, il existe en forêts tropicales des résineux dépassant cette valeur pour les familles botaniques des Podocarpaceae, Cupressaceae ou encore Araucariaceae (GlobalWoodDensityDatabase, Zanne et al. 2009).

La question est donc est-ce que ces espèces confirmeraient-elles le faible compromis entre croissance et densité du bois observé ici chez les résineux ?

Rôle respectif de la croissance et de la densité du bois dans la biomasse

Enfin, ce compromis suggère un investissement du carbone séquestré dans la croissance ou la densité du bois. Mais on peut s'interroger sur des espèces qui optimiseraient les deux formes d'investissement, permettant alors une production en biomasse plus importante, et donc une séquestration de carbone plus forte. Ce questionnement nécessiterait une meilleure connaissance de l'investissement du carbone dans l'ensemble des compartiments de l'arbre, pour avoir une vision globale. On a notamment pu observer que les bois à zone initiale poreuse produisaient pour un même niveau de croissance un bois plus dense (chapitre 7), et semblerait donc montrer une meilleure efficacité dans la séquestration de carbone.

On peut par exemple calculer la biomasse aérienne totale moyenne (basée sur le volume aérien total, Vallet et al. 2006: cf. chapitre 5) par arbre. Puis on calcule la production en biomasse de ces arbres en divisant par l'âge de ceux-ci. Enfin on calcule la moyenne par espèces de cette production en biomasse permettant de visualiser quelles espèces au sein du compromis séquestrent le plus de carbone (**Fig. 8.3, Tab 8.2**).

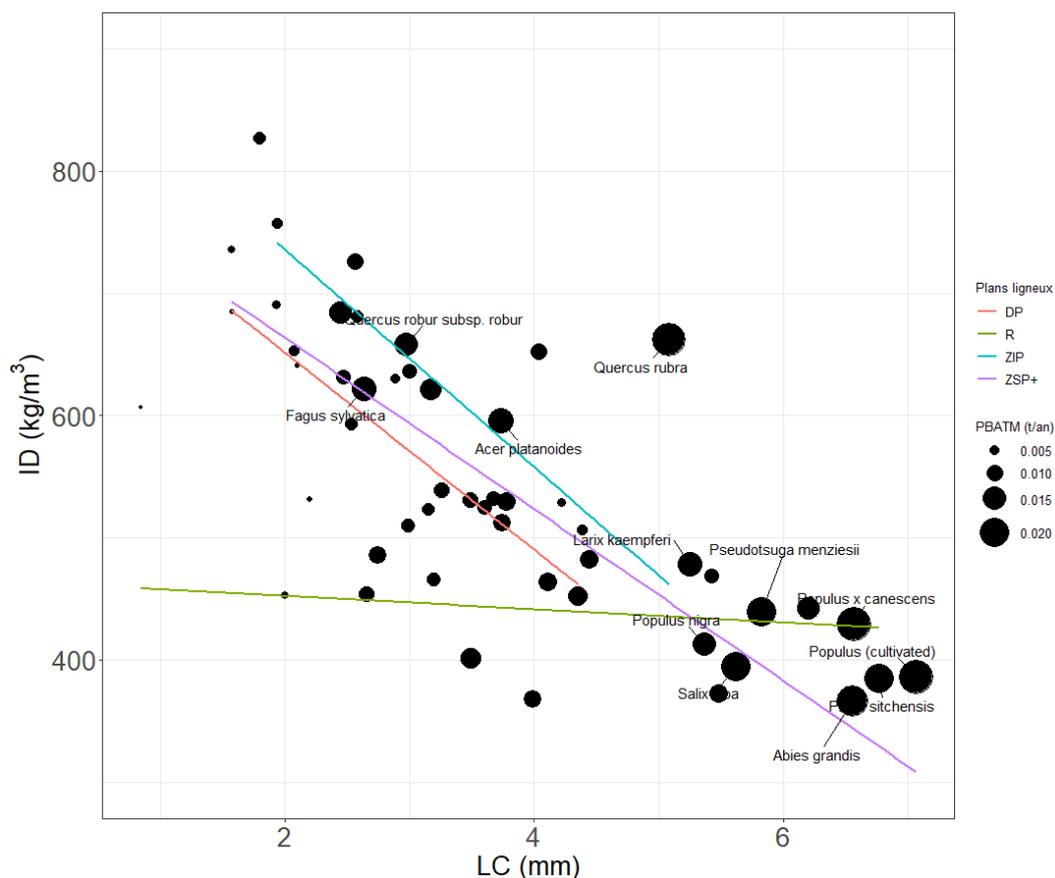


Figure 8.3 : Compromis croissance-densité du bois et la production en biomasse aérienne totale moyenne (PBATM en tonne/an) par espèce. Les espèces produisant plus de 0,015 tonnes/an sont repérées par leur nom.

Espèce	Effectif	ID moyenne (kg/m ³)	LC moyenne (mm)	PBATM (tonnes/an)
Peuplier grisard	17	429	6,6	0,024
Peuplier cultivé	58	386	7,1	0,023
Chêne rouge	53	662	5,1	0,023
Sapin de Vancouver	21	366	6,6	0,021
Épicéa de Sitka	51	384	6,8	0,020
Saule blanc	24	394	5,6	0,020
Douglas	632	439	5,8	0,020
Érable plane	25	595	3,7	0,017
Hêtre	1517	622	2,6	0,016
Meleze du Japon	25	478	5,2	0,016
Chêne pédonculé	2536	658	3,0	0,016
Peuplier noir	23	412	5,4	0,015
Chêne sessile	2107	685	2,4	0,014

Tableau 8.2 : Production en biomasse aérienne totale moyenne par espèce (PBATM > 0,014 tonnes/an)

Ainsi on identifie les espèces pour lesquelles la production en biomasse pour un arbre est la plus importante ($N > 10$, $PBATM > 0,02$ tonnes/an) : le Peuplier grisard, le Peuplier cultivé, le Chêne rouge, le Sapin de Vancouver, l'Épicéa de Sitka, le Saule blanc et le Douglas. Ce constat nécessiterait un approfondissement supplémentaire, dépendant notamment de la sélection génétique, type de sylviculture réalisé, conditions de croissance ou du cycle de rotation. Mais d'emblée, il permet de constater que la stratégie de croissance rapide permet d'atteindre un niveau de séquestration de biomasse individuelle plus importante que la stratégie de croissance lente.

Le débat incitant à favoriser les espèces à croissance rapide (Körner 2017) pour la séquestration de carbone peut être nuancé avec des espèces avec une LC moyenne inférieure à 3 mm mais atteignant des niveaux élevés de PBATM (Chêne pédonculé, Chêne sessile et Hêtre).

8.1.5. Perspectives

Ainsi cette thèse et cette discussion montrent l'existence de nombreuses perspectives pouvant être étudiées. En effet, une telle base de données combinée aux données de l'inventaire forestier peut permettre l'émergence de nombreuses autres études et approfondissements.

Dans un premier temps ce matériel nouveau représente en 2020 plus de 110 000 carottes de bois sur la période 2016-2019 et donc quatre campagnes d'inventaire. Pour cette thèse nous avons volontairement limités nos analyses à deux campagnes

de collecte de manière à bien découpler le travail de thèse du processus de collecte de carottes et de mesure de la densité des bois (qui a été finalisée en 2020).

Nous disposons aujourd'hui d'un effectif deux fois plus important qui permet de passer de 125 à 156 essences inventoriées. On pourra donc vérifier la stabilité des résultats déjà trouvés sur l'ensemble des jeux de données. De plus, les carottes étant archivées dans une xylothèque, elles sont disponibles pour la réalisation de mesures supplémentaires.

Annualisation

L'exploitation de la longueur des ir5 (longueur des cinq derniers cernes) est à l'étude. Ceci permettrait de calculer la densité du bois sur un accroissement récent et s'approcher d'une résolution plus fine de la relation entre densité du bois et conditions climatiques par exemple. Les difficultés principales reposent tout de même sur la présence de l'écorce mais les traitements déjà réalisés sont prometteurs et montrent qu'il est d'ores et déjà possible d'envisager l'analyse des variations des accroissements en biomasse sur la période des cinq dernières années.

La résolution actuelle du scanner, le long des carottes est de 0,625 mm, ce qui limite le nombre de points de mesure à l'intérieur des cernes fins tout particulièrement. Nous avons déjà pu démontrer la faisabilité de mesures de type microdensitométriques, c'est-à-dire avec une résolution intra-cerne de l'ordre de 30 microns. Cela implique la réalisation d'une radiographie pour chaque boîte à carottes et représente un temps d'acquisition des données qui n'a pas encore été chiffré mais qui s'éloigne du principe de mesure à haut débit du concept XDM (Passage de 9 000 carottes au scanner en 1 h) mais qui permet d'envisager l'acquisition de données pour l'analyse de variations inter annuelles.

Ces données pourraient alors être mises en relation avec des évolutions annuelles de température et précipitations ce qui permettrait alors de déceler des tendances supplémentaires, notamment sur la croissance récente et ancienne des arbres ouvrant ainsi la perspective de détecter des évolutions temporelles des relations entre croissance et densité des bois, tout en séparant les effets de l'ontogénie (dimension et âge) des effets de la date (climat). Ceci est important dans un contexte de changement climatique permettant de repérer par exemple l'impact des sécheresses répétées récentes et d'évènements climatiques exceptionnels sur la densité du bois.

Mesures d'autres variables sur les carottes de bois

Ces carottes offrent aussi un matériel pouvant permettre des explorations sur d'autres caractéristiques mesurables. Par exemple la mesure des éléments minéraux ou encore du taux de carbone (actuellement un pourcentage de 47,5 % est utilisé pour toutes les espèces, Loustau et al. 2004) sont précieuses pour comprendre les mécanismes d'utilisation et de translocation des minéraux. Une thèse intitulée « Etude de la translocation d'éléments minéraux dans le bois et dans les feuilles en fonction des essences, de la gestion forestière et de la fertilité du sol » a débuté en 2021.

De même des mesures sur l'anatomie du bois sont actuellement à l'œuvre. Dans un premier temps celles-ci sont réalisées dans un but d'identification sur l'ensemble des espèces en France, des éléments anatomiques et leurs organisations (plans ligneux) pour produire un Atlas du bois. Dans un deuxième temps ces mesures anatomiques peuvent donner des informations sur la variation du plan ligneux selon les conditions de croissance, la taille des vaisseaux ou des trachéides, le nombre de vaisseaux, etc. Ces mesures pourraient alors être mises en lien avec des facteurs biotiques et abiotiques, ainsi qu'avec la densité du bois, permettant d'expliquer plus ou en profondeur la plasticité du bois, et les résultats obtenus dans cette thèse (Exemple du travail d'Amélie Taupin sur le Chêne sessile, Taupin et al. 2020).

Enfin, nous avons utilisé dans cette thèse des valeurs de retrait volumique total par espèce issues de la littérature. Or ce jeu de données a permis de calculer récemment de nouvelles valeurs de ce retrait par espèce, démontrant l'existence d'une variation intraspécifique de cette variable, avec pour 50 espèces une différence absolue de 20 % de Rvt (amplitude) entre les valeurs inférieures et supérieures dans un intervalle à 95 %. Une meilleure connaissance de cette variation est alors une piste d'amélioration dans les estimations de stocks de carbone.

Variabilité intraspécifique du bois

Dans le chapitre 6 on a identifié une distribution des espèces permettant de relier variabilité interspécifique de la densité du bois et gradients écologiques (**Fig. 2**, Kerfriden et al. 2021). Mais on a aussi identifié un très faible impact de ces gradients sur la densité du bois en intraspécifique, qui en tout cas avait une variabilité bien inférieure à la variabilité totale intraspécifique identifiée dans le chapitre 3 (**Tab. 3.7**).

Dans les modèles développées dans le chapitre 4 pour les principales essences, une variabilité intraspécifique résiduelle non expliquée persiste. Des études supplémentaires seraient alors nécessaires pour comprendre l'origine de celle-ci, l'effet de microstations ou sur une part de variabilité qui pourrait être expliquée au niveau génétique : utilisation de carte des groupes génétiques des espèces qui identifient des populations ayant une origine commune (pour les Chênes sessile et pédonculé : Kremer et al. 2002, ou pour le Hêtre : Magri et al. 2006), mais aussi physiologique qui reposerait dans l'anatomie du bois permettant d'expliquer par exemple l'origine de la variabilité résiduelle intraspécifique de la densité du bois à un âge ou une largeur de cerne moyenne donnée.

Puits de carbone forestier passé et futur

La méthode d'estimation du carbone forestier des chapitres 4 & 5 par imputation de moyenne de densité du bois pourrait être appliquée sur une chronologie plus étendue pour estimer les stocks de biomasse et de carbone des forêts françaises. En effet il existe aussi l'ancienne méthode de l'inventaire forestier national français, d'avant 2005, qui se faisait par départements. L'ensemble des départements était couvert en une dizaine d'année, tandis que la méthode actuelle produit une actualisation annuelle sur l'ensemble du territoire avec une production des résultats à la date médiane des cinq dernières années. Compte tenu des différences de méthode, la simulation de l'évolution du puits de carbone n'a pas été réalisée sur une période plus longue. Ainsi avec une démarche un peu différente de celle appliquée

ici, on pourrait produire un historique des stocks de biomasse, et identifier une potentielle réévaluation à la hausse des stocks de carbone des forêts françaises avant 2005.

Le laboratoire d'inventaire forestier travaille aussi sur des modèles permettant de simuler l'évolution des volumes de bois de la forêt française dans le futur (Thèse de Timothée Audinot, IGN). L'application des méthodes d'imputation de la densité du bois pourrait alors permettre d'estimer l'évolution future des stocks de biomasse et de carbone forestier.

Enfin l'identification des rôles respectifs des feuillus et des résineux dans le puits de carbone ainsi que sa localisation sont des perspectives à explorer à court terme avec la possibilité de cartographier les stocks de carbone des forêts françaises.

Etude de l'aspect évolutif dans le compromis croissance-densité du bois

Enfin le chapitre 7 a montré un compromis entre croissance et densité du bois structuré par les plans ligneux ce qui apporte une interrogation sur une possible tendance évolutive dans l'évolution de ce compromis : compromis faible chez les résineux puis important chez les feuillus avec un étagement des trois plans ligneux, des bois à pores diffus vers les bois à zone initiale poreuse, et la possibilité d'atteindre des niveaux de densité du bois élevés pour un même niveau de croissance. Cette tendance est renforcée par la proximité en densité du bois entre espèces avec une distance évolutive faible vue dans ce même chapitre. Le positionnement des espèces dans ce même compromis, ainsi que leur distance évolutive constituent des pistes à explorer pour répondre à cette question.

8.2. Conclusion générale

Cette thèse a permis de contribuer à l'acquisition des données pour la constitution de la nouvelle base de données de densité du bois des espèces françaises et d'en effectuer une première analyse. Ceci permettant l'identification des éléments de structuration de sa variabilité au niveau intra- et interspécifique, au niveau de son compromis avec la croissance, et permettant l'étude de son estimation pour produire des chronologies de biomasse et de carbone forestier.

On a pu identifier que la variabilité en intraspécifique de la densité du bois s'expliquait principalement par des variables au niveau arbre telles que la largeur de cerne, l'âge de l'arbre, le diamètre à 1,30 m et la hauteur de l'arbre mais avec une part de variance résiduelle plus ou moins importante selon les espèces. Ainsi malgré l'utilisation de diverses variables pour prédire la densité du bois, il existe une variabilité intraspécifique non expliquée de cette propriété du bois.

L'analyse des données a permis de montrer (i) l'impossibilité d'avoir un modèle générique de densité du bois (pour toutes les essences) à cause d'une variabilité interspécifique importante (ii) la possibilité de réaliser des modèles pour chaque espèce caractérisés par des performances très inégales (iii) qu'une méthode d'imputation basée sur l'espèce, la classe de diamètre et la grande région écologique (GRECO) était adaptée pour l'estimation des stocks de biomasse.

On a trouvé une estimation à la hausse du stock de biomasse et de carbone forestier sur 2005-2018 en comparaison avec les données utilisées jusqu'ici pour estimer la biomasse forestière. En tenant compte des marges d'erreurs de l'IFN sur les volumes il n'a pas été possible de prouver un ralentissement significatif du puits annuel. Deux méthodes d'estimation du volume aérien totale (Vallet et EMERGE) ont été testées et ont donné des résultats différents en termes d'estimation de stocks mais pas de puits de carbone. Le choix de la méthode de calcul des volumes aériens totaux doit donc être décidé avec parcimonie.

Nous avons également calculé le SBR (« Stem Biomass Ratio » ou ratio de biomasse de la tige principale) qui est une infradensité moyenne à grande échelle pondérée par le volume des arbres. Nous avons montré que sur l'ensemble du territoire la variabilité du SBR s'expliquait par la distribution des espèces le long des gradients environnementaux formant un gradient de densité du bois. Ainsi la variation interspécifique de la densité du bois était plus importante que les variations intraspécifiques sur ces gradients. Sur ces mêmes gradients on a identifié la variation du volume et de la biomasse par hectare, et on a pu alors montrer que la variation en volume a un impact bien plus important sur la variation en biomasse que le gradient de densité du bois observé. Ainsi les observations de variation de volume sont un excellent indicateur de la variation de la biomasse.

On a enfin pu étudier la structuration de la densité du bois au niveau interspécifique et démontré le rôle principal de la classe de l'ordre et de l'espèce dans la classification phylogénétique pour décrire cette variabilité. Les espèces proches d'un point de vue phylogénétique ont été identifiées comme proche d'un point de vue densité du bois lorsque la divergence entre espèce était plus récente avec l'exception des genres *Quercus* et *Castanea*. Enfin le compromis entre croissance et densité du bois a été identifié en forêts tempérées, à un niveau intraspécifique et structuré par les plans ligneux. Cette structuration suggère un sens évolutif avec les résineux ayant un très faible compromis, les feuillus ayant un compromis d'intensité similaire mais avec un étagement entre les trois plans ligneux allant des bois à pores diffus à ceux à zone initiale poreuse. Les bois à ZIP ont alors une densité du bois plus importante pour un même niveau croissance que les bois à pores diffus, mais abandonnant alors la zone de croissance forte.

Cette première étude de ce jeu de données nouveau a permis d'identifier différents niveaux de structuration de la densité du bois et d'explorer la possibilité de son estimation, répondant à la fois à des questions d'écologie et de carbone forestier. Ce nouveau jeu de données est très original en termes de nombre de mesures réalisées et permet d'enrichir l'information forestière. Il est intégré aux bases de données de l'inventaire forestier ce qui facilitera les nombreuses études complémentaires. En effet de nombreuses autres questions peuvent être explorées à l'aide de celui-ci, que ce soit en étudiant les éléments minéraux, le taux de carbone, l'anatomie du bois ou en approfondissant l'étude du carbone forestier à différentes échelles, sur une période plus longue, et la dimension évolutive dans la variabilité de la densité du bois.

References

- Adamopoulos, S., Passialis, C., & Voulgaridis, E. (2010). Ring width, latewood proportion and density relationships in black locust wood of different origins and clones. *IAWA journal*, 31(2), 169-178.
- Aiba, M., & Nakashizuka, T. (2009). Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology*, 23(2), 265-273.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Audinot, T., Wernsdörfer, H., & Bontemps, J. D. (2020). Ancient forest statistics provide centennial perspective over the status and dynamics of forest area in France. *Annals of Forest Science*, 77(3), 1-24.
- Baas, P. (1986) Ecological patterns in xylem anatomy. *On the Economy of Plant Form and Function* (ed. T.J. Givnish), pp. 327–349. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baas, P., & Wheeler, E. A. (2011). Wood anatomy and climate change. *Climate change, ecology and systematics*, 78, 141-155.
- Bailey, I. W., & Tupper, W. W. (1918). Size variation in tracheary cells: I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. In *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* (Vol. 54, No. 2, pp. 149-204). American Academy of Arts & Sciences.
- Baize, D., & Jabiol, B. (1995). *Guide pour la description des sols*. Quae.
- Baize, D. (1988). *Guide des analyses courantes en pédologie*. Institut national de la recherche agronomique. ISBN 2-7380-0075-4
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., ... & Lewis, S. L. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545-562.
- Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Chadoeuf, J., Cornu, S., Derrien, D., Fekiacova, Z., & Hatté, C. (2018). Atmosphere–soil carbon transfer as a function of soil depth. *Nature*, 559(7715), 599-602.
- Barbaroux, C., & Bréda, N. (2002). Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree physiology*, 22(17), 1201-1210.
- Barbati, A., Marchetti, M., Chirici, G., & Corona, P. (2014). European forest types and forest Europe SFM indicators: tools for monitoring progress on forest biodiversity conservation. *Forest Ecology and Management*, 321, 145-157.

- Bergès, L., Dupouey, J. L., & Franc, A. (2000). Long-term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees*, 14(7), 398-408.
- Bergès, L., Nepveu, G., & Franc, A. (2008). Effects of ecological factors on radial growth and wood density components of sessile oak (*Quercus petraea* Liebl.) in Northern France. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 567-579.
- Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Jonard, M., Colin, F., & Longuetaud, F. (2020). Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components. *Annals of Forest Science*, 77(4), 1-18.
- Binkley, D. (1986). *Forest nutrition management*. John Wiley & Sons.
- Björklund, J., Seftigen, K., Schweingruber, F., Fonti, P., von Arx, G., Bryukhanova, M. V., ... & Frank, D. C. (2017). Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers. *New Phytologist*, 216(3), 728-740.
- Blair RB, Zobel B, Hitchings RC, Jett JB (1976) Pulp yield and physical properties of young loblolly pine with high density juvenile wood. *Appl Polym Symp* 28:435–444.
- Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Nepveu, G., & Hervé, J. C. (2013). When tree rings behave like foam: moderate historical decrease in the mean ring density of common beech paralleling a strong historical growth increase. *Annals of forest science*, 70(4), 329-343.
- Bouffier, L., Rozenberg, P., Raffin, A., & Kremer, A. (2008). Wood density variability in successive breeding populations of maritime pine. *Canadian journal of forest research*, 38(8), 2148-2158.
- Boura, A., & De Franceschi, D. (2007). Is porous wood structure exclusive of deciduous trees?. *Comptes Rendus Palevol*, 6(6-7), 385-391.
- Bouriaud, O., Bréda, N., Le Moguedec, G., & Nepveu, G. (2004). Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees*, 18(3), 264-276.
- Bouriaud, O., Leban, J. M., Bert, D. & Deleuze, C., (2005). Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree physiology*, 25(6), pp. 651-660.
- Bouriaud, O., Don, A., Janssens, I. A., Marin, G., & Schulze, E. D. (2019). Effects of forest management on biomass stocks in Romanian beech forests. *Forest Ecosystems*, 6(1), 19.
- Briffa, K. R. et al., 1998a. Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*, Volume 391, pp. 678-682.
- Bright, R. M., Davin, E., O'Halloran, T., Pongratz, J., Zhao, K., & Cescatti, A. (2017). Local temperature response to land cover and management change driven by non-radiative processes. *Nature Climate Change*, 7(4), 296-302.
- Canellas, C., Gibelin, A. L., Lassègues, P., Kerdoncuff, M., Dandin, P., & Simon, P. (2014). Les normales climatiques spatialisées Aurelhy 1981-2010: températures et précipitations. *La météorologie*.

- Carsan, S., Orwa, C., Harwood, C., Kindt, R., Stroebe, A., Neufeldt, H., & Jamnadass, R. (2012). African wood density database. World Agroforestry Centre, Nairobi.
- Cavaignac, S. (2009). Les sylvoécorégions (SER) de France métropolitaine, Etude de définition. Report, French National Forest Inventory, Nogent-sur-Vernisson.
- Ceccherini, G., Duveiller, G., Grassi, G., Lemoine, G., Avitabile, V., Pilli, R., & Cescatti, A. (2020). Abrupt increase in harvested forest area over Europe after 2015. *Nature*, 583(7814), 72-77.
- Chantre, G., Gouma, R. (1993). Influence du génotype, de l'âge et de la station sur la relation entre l'infradensité du bois et la vigueur chez l'Epicéa commun (*Picea abies* Karst.). AFOCEL, Medoc, France, pp 61–89.
- Chapin, F. S., Bloom, A. J., Field, C. B., & Waring, R. H. (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *Bioscience*, 37(1), 49-57.
- Chave, J., Condit, R., Aguilar, S., Hernandez, A., Lao, S., & Perez, R. (2004). Error propagation and scaling for tropical forest biomass estimates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 409-420.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., Baker, T. R., Easdale, T. A., Steege, H. T., & Webb, C. O. (2006). Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological applications*, 16(6), 2356-2367.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.
- Coomes, D. A., & Allen, R. B. (2007). Effects of size, competition and altitude on tree growth. *Journal of Ecology*, 95(5), 1084-1097.
- Cornelius, J. (1994). Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian journal of forest research*, 24(2), 372-379.
- Coudun, C., Gégout, J. C., Piedallu, C., & Rameau, J. C. (2006). Soil nutritional factors improve models of plant species distribution: an illustration with *Acer campestre* (L.) in France. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1750-1763.
- Cuny, H. (2021). XyloDensMap : développement de modèles prédictifs de la densité du bois à partir des données IFN. Unpublished work.
- Davis, S. D., Sperry, J. S., & Hacke, U. G. (1999). The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American journal of botany*, 86(10), 1367-1372.
- Decoux, V., Varcin, E., & Leban, J. M. (2004). Relationships between the intra-ring wood density assessed by X-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. *Annals of Forest Science*, 61, 251–262. <https://doi.org/10.1051/forest:2004018>
- Deleuze, C., Morneau, F., Constant, T., Saint André, L., Bouvet, A., Colin, A., ... & Jaeger, M. (2013). Le projet EMERGE pour des tarifs cohérents de volumes et

biomasses des essences forestières françaises métropolitaines. *Rendezvous Techniques ONF*, 32-36.

Deleuze, C., Morneau, F., Renaud, J. P., Vivien, Y., Rivoire, M., Santenoise, P., ... & Vallet, P. (2014). Estimer le volume total d'un arbre, quelles que soient l'essence, la taille, la sylviculture, la station. *Rendez-vous Techniques ONF*, 22-32.

Denardou, A., Hervé, J. C., Dupouey, J. L., Bir, J., Audinot, T., & Bontemps, J. D. (2017). L'expansion séculaire des forêts françaises est dominée par l'accroissement du stock sur pied et ne sature pas dans le temps. *Revue forestière française*.

Dhote, J. F. (1994). Hypotheses about competition for light and water in even-aged common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management*, 69(1-3), 219-232.

Dias, A., Gaspar, M. J., Carvalho, A., Pires, J., Lima-Brito, J., Silva, M. E., & Louzada, J. L. (2018). Within-and between-tree variation of wood density components in *Pinus nigra* at six sites in Portugal. *Annals of forest science*, 75(2), 58.

Dietz, P. (1975). Dichte und Rindengehalt von Industrieholz. *Holz als Roh-und Werkstoff*, 33(4), 135-141.

Dupouey, JL, (2002). Estimation de la densité du bois pour les espèces ligneuses de la flore de France à partir d'une synthèse bibliographique. Unpublished work.

Durka, W., & Michalski, S. G. (2012). Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses: *Ecological Archives E093-214*. *Ecology*, 93(10), 2297-2297.

Elzami, E. (2018). Ecological Interpretation of variations of wood density and wood anatomy of *Fagus orientalis* Lipsky and *Fagus sylvatica* L. in relation to climatic parameters and environmental gradients.

EN 1995. Eurocode 5 - Conception et calcul des structures en bois.

FAO. 2015a. Global Forest Resources Assessment 2015: How are the world's forests changing? Second Edition. Rome. (available at [http:// www.fao.org/3/a-i4793e.pdf](http://www.fao.org/3/a-i4793e.pdf)).

Fajardo, A. (2016). Wood density is a poor predictor of competitive ability among individuals of the same species. *Forest Ecology and Management* 372:217-225.

Fajardo, A. (2018). Insights into intraspecific wood density variation and its relationship to growth, height and elevation in a treeline species. *Plant Biology*, 20(3), 456-464.

Farjon, A. (2018). The Kew review: conifers of the world. *Kew Bulletin*, 73(1), 8.

Fichtner, A., Sturm, K., Rickert, C., Härdtle, W., & Schrautzer, J. (2012). Competition response of European beech *Fagus sylvatica* L. varies with tree size and abiotic stress: minimizing anthropogenic disturbances in forests. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1306-1315.

Filipescu, C. N., Lowell, E. C., Koppenaar, R., & Mitchell, A. K. (2013). Modeling regional and climatic variation of wood density and ring width in intensively managed Douglas-fir. *Canadian journal of forest research*, 44(3), 220-229.

FOREST EUROPE, 2020: State of Europe's Forests (2020).

Foti, D., Passialis, C., Voulgaridis, E., Skaltsoyiannes, A., & Tsaktsira, M. (2018). Wood density and tracheid length of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) grafts in relation to cambium age and growth rate. *Journal of Forest Science*, 64(3), 101-107.

Franceschini, T., Bontemps, J. D., Gelhaye, P., Rittie, D., Herve, J. C., Gegout, J. C., & Leban, J. M. (2010). Decreasing trend and fluctuations in the mean ring density of Norway spruce through the twentieth century. *Annals of forest science*, 67(8), 816-816.

Franceschini, T., Bontemps, J. D., & Leban, J. M. (2012). Transient historical decrease in earlywood and latewood density and unstable sensitivity to summer temperature for Norway spruce in northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research*, 42(2), 219-226.

Franceschini, T., Bontemps, J. D., Perez, V., & Leban, J. M. (2013). Divergence in latewood density response of Norway spruce to temperature is not resolved by enlarged sets of climatic predictors and their non-linearities. *Agricultural and forest meteorology*, 180, 132-141.

Freyburger, C., Longuetaud, F., Mothe, F., Constant, T., & Leban, J. M. (2009). Measuring wood density by means of X-ray computer tomography. *Annals of forest science*, 66(8), 804.

Gégout, J. C., Coudun, C., Bailly, G., & Jabiol, B. (2005). EcoPlant: a forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 257-260.

Genet, A., Auty, D., Achim, A., Bernier, M., Pothier, D., & Cogliastro, A. (2013). Consequences of faster growth for wood density in northern red oak (*Quercus rubra* Liebl.). *Forestry*, 86(1), 99-110.

Giagli, K., Baar, J., Fajstavr, M., Gryc, V., & Vavrčik, H. (2018). Tree-ring width and Variation of Wood Density in *Fraxinus excelsior* L. and *Quercus robur* L. Growing in Floodplain Forests. *BioResources*, 13(1), 804-819.

Giagli, K., Timko, L., Gryc, V., & Vavrčik, H. (2019). Is the quality of the non-native Douglas-fir wood produced in the Czech forests comparable to native softwoods?. *BioResources*, 14(2), 2931-2945.

Grant, G. T., Morris, E. R., Rees, D. A., Smith, P. J., & Thom, D. (1973). Biological interactions between polysaccharides and divalent cations: the egg-box model. *FEBS letters*, 32(1), 195-198.

Guilley, É., Hervé, J. C., Huber, F., & Nepveu, G. (1999). Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influence of contrasting silvicultures on wood density. *Annals of Forest Science*, 56(6), 449-458.

Guilley, E. (2000). La densité du bois de Chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.): Elaboration d'un modèle pour l'analyse des variabilités intra-et inter-arbre; origine et évaluation non destructive de l'effet "arbre"; Interprétation anatomique du modèle proposé (Doctoral dissertation, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts).

Guilley, E., Hervé, J. C., & Nepveu, G. (2004). The influence of site quality, silviculture and region on wood density mixed model in *Quercus petraea* Liebl. *Forest Ecology and Management*, 189(1-3), 111-121.

Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in plant ecology, evolution and systematics*, 4(2), 97-115.

Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.

Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., ... & Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1375-1388.

Heräjärvi, H. (2004). Variation of basic density and Brinell hardness within mature Finnish *Betula pendula* and *B. pubescens* stems. *Wood and Fiber Science*, 36(2), 216-227.

Heräjärvi, H., & Junkkonen, R. (2006). Wood density and growth rate of European and hybrid aspen in southern Finland. *Baltic Forestry*, 12(1), 2-8.

Hervé JC. (2016) France. In: Vidal C., Alberdi I., Hernández Mateo L., Redmond J. (eds) *National Forest Inventories*. Springer, Cham.

Hillis, W. E. (1987). *Heartwood and tree exudates*. Wood science. Springer, Berlin.

Houllier, F., Leban, J. M., & Colin, F. (1995). Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, 74(1-3), 91-102.

Huot, B., Yao, J., Montgomery, B. L., & He, S. Y. (2014). Growth–defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Molecular plant*, 7(8), 1267-1287.

Ibanez, T., Chave, J., Barrabé, L., Elodie, B., Boutreux, T., Trueba, S., ... & Birnbaum, P. (2017). Community variation in wood density along a bioclimatic gradient on a hyper-diverse tropical island. *Journal of Vegetation Science*, 28(1), 19-33.

IGN (2016). *Le mémento de l'inventaire forestier*. Edition 2016.

https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/161122_memento2016.pdf

IGN (2018). *Les tarifs de cubage de l'Inventaire forestier national depuis 2005*. Unpublished work.

IGN. (2018). *La forêt française – État des lieux et évolutions récentes – Panorama des résultats de l'inventaire forestier – Édition 2018*, 56 pages.

IGN. (2019). *Méthodologie. Pour bien comprendre les résultats publiés 2014-2019*, 38 pages.

https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/191023-methodologie_v2.pdf

IGN. (2019). *La diversité des peuplements forestiers*.

<https://inventaire-forestier.ign.fr/spip.php?rubrique78>

IGN. (2020). Le mémento de l'inventaire forestier. Edition 2020.

https://inventaire-forestier.ign.fr/IMG/pdf/memento_2020.pdf

IPCC. (2006). Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories, Prepared by the National Greenhouse Gas Inventories Programme, Eggleston H.S., Buendia L., Miwa K., Ngara T. and Tanabe K. (eds). Vol4, Chapter 4: Forest Land, table Table 4.14. Published: IGES, Japan.

IPCC (2018). Summary for Policymakers. In: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)]. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland, 32 pp

Jacquin, P., Mothe, F., Longuetaud, F., Billard, A., Kerfriden, B., & Leban, J. M. (2019). CarDen: A software for fast measurement of wood density on increment cores by CT scanning. *Computers and Electronics in Agriculture*, 156, 606-617.

Jonard, M., Legout, A., Nicolas, M., Dambrine, E., Nys, C., Ulrich, E., Ponette, Q. (2012). Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective. *Global Change Biology*, 18(2), 711-725.

Karlman, L., Mörling, T., & Martinsson, O. (2005). Wood density, annual ring width and latewood content in larch and Scots pine. *Eurasian Journal of Forest Research*, 8(2), 91-96.

Keith, H., Lindenmayer, D., Mackey, B., Blair, D., Carter, L., McBurney, L., ... & Konishi-Nagano, T. (2014). Managing temperate forests for carbon storage: impacts of logging versus forest protection on carbon stocks. *Ecosphere*, 5(6), 1-34.

Kimberley, M. O., McKinley, R. B., Cown, D. J., & Moore, J. R. (2017). Modelling the variation in wood density of New Zealand-grown Douglas-fir. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 47(1), 15.

King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., & Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), 670-680.

Klumpers, J. (1994). Le déterminisme de la couleur du bois de Chêne: Étude sur les relations entre la couleur et des propriétés physiques, chimiques et anatomiques ainsi que des caractéristiques de croissance (Doctoral dissertation, ENGREF).

Kollmann, F. F. (1968). Physics of wood. In *Principles of wood science and technology* (pp. 160-291). Springer, Berlin, Heidelberg.

Körner, C. (2017). A matter of tree longevity. *Science*, 355(6321), 130-131.

Kremer, A., Petit, R. J., & Ducousso, A. (2002). Biologie évolutive et diversité génétique des chênes sessile et pédonculé. *Revue Forestière Française*.

Kunstler, G., Falster, D., Coomes, D. A., Hui, F., Kooyman, R. M., Laughlin, D. C., ... & Aiba, M. (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529(7585), 204-207.

Laanisto, L., & Niinemets, Ü. (2015). Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade–drought tolerance trade-off in woody species? *Global Ecology and Biogeography*, 24(5), 571-580.

Laird, N. M., & Ware, J. H. (1982). Random-effects models for longitudinal data. *Biometrics*, 963-974.

Lamers, P., Thiffault, E., Paré, D., & Junginger, M. (2013). Feedstock specific environmental risk levels related to biomass extraction for energy from boreal and temperate forests. *Biomass and Bioenergy*, 55, 212-226.

Larjavaara, M., & Muller-Landau, H. C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24(4), 701-705.

Le Jeannic, F., Thivolle-Cazat, A., & Guinard, L. (2015). La forêt privée française en France métropolitaine: structure, propriétaires et potentiel de production.

Le Moguédec, G., Dhôte, J. F., & Nepveu, G. (2002). Choosing simplified mixed models for simulations when data have a complex hierarchical organization. An example with some basic properties in sessile oak wood (*Quercus petraea* Liebl.). *Annals of forest science*, 59(8), 847-855.

Leban, J. M., Daquitaine, R., Houllier, F., & Saint-Andre, L. (1997). Linking models for tree growth and wood quality in Norway spruce *Picea abies*. Part I: Validation of predictions for sawn boards properties, ring width, wood density and knottiness. IUFRO WP S5.01-04. Proceedings, Second Workshop: Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Software, Berg-En-Dal, Kruger National Park, South Africa, August 26-31, 1996., 220–228.

Leban, J. M., Hervé, J. C., Bontemps, J. D., Longuetaud, F., Mothe, F., Jacquin, P. (2016). Measurement of the annual biomass increment of the French forests – XYLODENSMAP project. In: IUFRO Working Parties 5.01.04 and 3.02.04 (WoodQc), 12–17 June 2016, Québec/Baie-St-Paul, Canada.

Leban, J.M., Kerfriden, B., Jacquin, P., Lacarin, M., Taupin, A., Mola, C., Duprez, C., Chabot S., Dauffy, V., Morneau F., Wurpillot, S., Hervé, J. C., 2020, "Wood basic density for 125 tree forest species from the French forests", <https://doi.org/10.15454/XFOPL1>

Lebourgeois, F., Cousseau, G., & Ducos, Y. (2004). Climate-tree-growth relationships of *Quercus petraea* Mill. stand in the Forest of Bercé ("Futaie des Clos", Sarthe, France). *Annals of forest science*, 61(4), 361-372.

Lenz, P., Cloutier, A., MacKay, J. & Beaulieu, J., 2010. Genetic control of wood properties in *Picea glauca*: an analysis of trends with cambial age. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), pp. 703-715.

Liepiņš, K., & Rieksts-Riekstiņš, (2013). Stemwood density of juvenile silver birch trees (*Betula pendula* Roth) from plantations on former farmlands. *Baltic Forestry*, 19, 179-186.

- Longuetaud, F., Mothe, F., Santenoise, P., Diop, N., Dlouha, J., Fournier, M., & Deleuze, C. (2017). Patterns of within-stem variations in wood specific gravity and water content for five temperate tree species. *Annals of Forest Science*, 74(3), 64.
- Loustau, D., Déqué, M., Ciais, P., Davi, H., Badeau, V., Dupouey, J. L., ... & Disnar, R. (2004). Séquestration de Carbone dans les grands écosystèmes forestiers en France. Quantification, spatialisation, vulnérabilité et impacts de différents scénarios climatiques et sylvicoles. In *Rapport Final Projet GICC 2001" Gestion des impacts du changement climatique"* et Convention Gip ECOFOR n 3/2001, Juin 2004, INRA, Bordeaux-Pierroton (France).
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. - Princeton Univ. Press, Princeton, NJ
- Magri, D., Vendramin, G. G., Comps, B., Dupanloup, I., Geburek, T., Gömöry, D., ... & De Beaulieu, J. L. (2006). A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New phytologist*, 171(1), 199-221.
- Markestijn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H., & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480-495.
- Masuda, T. (2008). Recent overview of the Mg branch of the tetrapyrrole biosynthesis leading to chlorophylls. *Photosyn. Res.* 96, 121–143. doi: 10.1007/s11120-008-9291-4
- Mathieu A ., (1877), *Flore forestière*, 3ème édition, Berger-Levrault, Paris, 618 p.
- McCulloh, K., Sperry, J. S., Lachenbruch, B., Meinzer, F. C., Reich, P. B., & Voelker, S. (2010). Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytologist*, 186(2), 439-450.
- Messier, J., McGill, B. J., & Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology letters*, 13(7), 838-848.
- Miles, P. D., & Smith, W. B. (2009). *Specific gravity and other properties of wood and bark for 156 tree species found in North America (Vol. 38)*. US Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.
- Millennium Ecosystem Assessment, M. E. A. (2005). *Ecosystems and human well-being. Synthesis*.
- Moreira, A., Moraes, L. A. C., & Aquino, G. S. (2018). Iron and manganese effect on soil chemical properties, yield components, and nutritional status of soybean. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 49(15), 1844-1854.
- Morneau, F., Duprez, C., Hervé, J. C. (2008) *Les forêts mélangées en France métropolitaine. Caractérisation à partir des résultats de l'Inventaire forestier national*. *Revue forestière française*.
- Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36(1), 20-32.

- Muller-Landau, H. C. (2010). The tolerance–fecundity trade-off and the maintenance of diversity in seed size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(9), 4242-4247.
- Nabuurs, G. J., Delacote, P., Ellison, D., Hanewinkel, M., Hetemäki, L., & Lindner, M. (2017). By 2050 the mitigation effects of EU forests could nearly double through climate smart forestry. *Forests*, 8(12), 484.
- Nepveu, G. (1984). Hereditary control of density and retractability of wood from 3 oak species (*Quercus petraea*, *Quercus robur*, and *Quercus rubra*). *Silvae Genetica*, 33(4-5), 110-115.
- Niinemets, Ü., & Valladares, F. (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate Northern Hemisphere trees and shrubs. *Ecological monographs*, 76(4), 521-547.
- Nocetti, M., Brunetti, M., Ducci, F., Romagnoli, M., Rozenberg, P., & Santi, F. (2012). Phenotypic correlations among wood properties and growth in wild cherry plantations. *BioResources*, 7(3), 3160-3174.
- Ols, C., Hervé, J. C., & Bontemps, J. D. (2020). Recent growth trends of conifers across Western Europe are controlled by thermal and water constraints and favored by forest heterogeneity. *Science of The Total Environment*, 742, 140453.
- ONF. 2020. Epidémie de scolytes : les forestiers de l'ONF sur le front. <https://www.onf.fr/+2e0::epidemie-de-scolytes-les-forestiers-de-lonf-sur-le-front.html>
- Pan, Y., Birdsey, R. A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P. E., Kurz, W. A., ... & Ciais, P. (2011). A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333(6045), 988-993.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. (2004). APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289-290.
- Pelkonen, P., Mustonen, M., Asikainen, A., Egnell, G., Kant, P., Leduc, S. and Pettenella, D. (2014). Forest bioenergy for Europe What Science Can Tell Us. 4 (Joensuu: European Forest Institute).
- Picard, N., Leban, J. M., Guehl, J. M., Dreyer, E., Bouriaud, O., Bontemps, J. D., ... & Marty, P. (2021). Recent increase in European forest harvests as based on area estimates (Ceccherini et al. 2020a) not confirmed in the French case. *Annals of Forest Science*, 78(1), 1-5.
- Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., and the R Core team (2009). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-93.
- Poorter, L., Wright, S. J., Paz, H., Ackerly, D. D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., ... & Muller-Landau, H. C. (2008). Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, 89(7), 1908-1920.
- Pressler MR (1866) Der forstliche Zuwachsbohrer neuester Construction und dessen praktische Bedeutung und Anwendung für die forstliche Forschungs-, Taxations-, Pflege- und Nutzungs-Technik. *Tharander Jahrbuch*. 17, III: 113–209.

- Preston, K. A., Cornwell, W. K., & DeNoyer, J. L. (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*, 170(4), 807-818.
- R Development Core Team, R. F. F. S. C. (2011). R: A language and environment for statistical computing.
- Raiskila, S. et al., 2006. Growth rate and wood properties of Norway spruce cutting clones on different sites. *Silva Fennica*, 40(2), pp. 247-256.
- Rameau, J. C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., & Keller, R. (1989). *Flore forestière française. Guide écologique illustré*, 1, 1785.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143-S164.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301.
- Repola, J. (2006). Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density.
- Robert N, Vidal C, Colin A, Hervé JC, Hamza N, Cluzeau C (2010) France. In: Tomppo E, Gschwantner T, Lawrence M, McRoberts RE (eds) *National forest inventories—pathways for common reporting*. Springer, Heidelberg, pp 207–221.
- Roekaerts, M. (2002). The biogeographical regions map of Europe. Basic principles of its creation and overview of its development. European Environment Agency, Copenhagen, 17.
- Romagnoli, M., Cavalli, D., & Spina, S. (2014). Wood quality of chestnut: Relationship between ring width, specific gravity, and physical and mechanical properties. *BioResources*, 9(1), 1132-1147.
- Rosas, T., Mencuccini, M., Barba, J., Cochard, H., Saura-Mas, S., & Martínez-Vilalta, J. (2019). Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, 223(2), 632-646.
- Roux, A., Dhôte, J. F., Bastick, C., Colin, A., Bailly, A., Bastien, J. C., ... & Schmitt, B. (2017). Quel rôle pour les forêts et la filière forêt-bois françaises dans l'atténuation du changement climatique? Une étude des freins et leviers forestiers à l'horizon 2050 (Doctoral dissertation, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA); Institut Géographique National (IGN)).
- Rowley, M. C., Grand, S., & Verrecchia, É. P. (2018). Calcium-mediated stabilisation of soil organic carbon. *Biogeochemistry*, 137(1-2), 27-49.
- Rozenberg, P., Franc, A., Bastien, C., & Cahalan, C. (2001). Improving models of wood density by including genetic effects: a case study in Douglas-fir. *Annals of forest science*, 58(4), 385-394.
- Russo, D., Marziliano, P. A., Macrì, G., Zimbalatti, G., Tognetti, R., & Lombardi, F. (2020). Tree Growth and Wood Quality in Pure Vs. Mixed-Species Stands of European Beech and Calabrian Pine in Mediterranean Mountain Forests. *Forests*, 11(1), 6.

- Saint-Andre, L., Leban, J. M., Daquitaine, R., & Houllier, F. (1997). Linking models for the tree growth and wood quality in Norway spruce *Picea abies*. Part II: Assessment of a regional resource for wood industry supply. IUFRO WP S5.01-04. Proceedings, Second Workshop: Connection between Silviculture and Wood Quality through Modelling Approaches and Simulation Software, Berg-En-Dal, Kruger National Park, South Africa, August 26-31, 1996., 229–236.
- Sathre, R., & O'Connor, J. (2008). A synthesis of research on wood products and greenhouse gas impacts.
- Schreiber, S. G., Hacke, U. G., & Hamann, A. (2015). Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology*, 29(11), 1392-1401.
- Schweingruber, F. H. (1996). *Tree rings and environment: dendroecology*. Paul Haupt AG Bern.
- Shiple, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., & Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180(4), 923-931.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & de L. Dantas, V. (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, 18(12), 1406-1419.
- Steffenrem, A., Saranpaa, P., Lundqvist, S. O. & Skroppa, T., 2007. Variation in wood properties among five full-sib families of Norway spruce (*Picea abies*). *Annals of Forest Science*, 64(8), pp. 799-806.
- Sun, G., Dilcher, D. L., Zheng, S., & Zhou, Z. (1998). In search of the first flower: a Jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from northeast China. *Science*, 282(5394), 1692-1695.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American journal of botany*, 94(3), 451-459.
- Taupin, A., Harroue, M., Kerfriden, B., Lacarin, M., Mola, C., Rose, C., Trouy, M. C., & Leban, J. M. (2019). Variations du diamètre des vaisseaux du bois initial du chêne sessile en fonction des dimensions des arbres et de l'altitude. Poster présenté aux 8^{èmes} journées du GDR, Epinal. DOI: 10.13140/RG.2.2.10461.77280
- Terra, M. D. C. N. S., Santos, R. M. D., Prado Júnior, J. A. D., de Mello, J. M., Scolforo, J. R. S., Fontes, M. A. L., ... & ter Steege, H. (2018). Water availability drives gradients of tree diversity, structure and functional traits in the Atlantic–Cerrado–Caatinga transition, Brazil. *Journal of Plant Ecology*, 11(6), 803-814.
- Tollefson, J. (2017). The wooden skyscrapers that could help to cool the planet. *Nature News*, 545(7654), 280.
- Tomppo, E., Gschwantner, T., Lawrence, M., McRoberts, R. E., Gabler, K., Schadauer, K., ... & Cienciala, E. (2010). *National forest inventories. Pathways for Common Reporting*. European Science Foundation, 541-553.
- Toutain, F. (1981). Les humus forestiers; structures et modes de fonctionnement. *Revue forestière française*.

- UNFCCC. (1997). The Kyoto Protocol to the Framework Convention on Climate Change.
- UNFCCC. (2015). Paris agreement. In Report of the Conference of the Parties to the United Nations Framework Convention on Climate Change (21st Session, 2015: Paris). Retrived December (Vol. 4, p. 2017).
- Vallet, P., Dhôte, J. F., Le Moguédec, G., Ravart, M., & Pignard, G. (2006). Development of total aboveground volume equations for seven important forest tree species in France. *Forest Ecology and Management*, 229(1-3), 98-110.
- van der Heijden, G., Legout, A., Nicolas, M., Ulrich, E., Johnson, D. W., & Dambrine, E. (2011). Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains (France) facing atmospheric deposition and silvicultural change. *Forest Ecology and Management*, 261(3), 730-740.
- van Gelder, H. A., Poorter, L., & Sterck, F. J. (2006). Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist*, 171(2), 367-378.
- Vannoppen, A., Boeckx, P., De Mil, T., Kint, V., Ponette, Q., Van den Bulcke, J., ... & Muys, B. (2018). Climate driven trends in tree biomass increment show asynchronous dependence on tree-ring width and wood density variation. *Dendrochronologia*, 48, 40-51.
- Venables, W. N. and Ripley, B. D. (2002) *Modern Applied Statistics with S* (Fourth Edition). New York: Springer-Verlag.
- Vilà-Cabrera, A., Martínez-Vilalta, J., & Retana, J. (2015). Functional trait variation along environmental gradients in temperate and Mediterranean trees. *Global Ecology and Biogeography*, 24(12), 1377-1389.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Walker, J. C. F., 1993. *Basic wood chemistry and cell wall ultrastructure*. London: Chapman & Hall.
- Wassenberg, M., Chiu, H. S., Guo, W., & Spiecker, H. (2015). Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. *Trees*, 29(2), 551-561.
- Wellstein, C., Chelli, S., Campetella, G., Bartha, S., Galie, M., Spada, F., & Canullo, R. (2013). Intraspecific phenotypic variability of plant functional traits in contrasting mountain grasslands habitats. *Biodiversity and Conservation*, 22(10), 2353-2374.
- Wheeler E. A., Baas P, & Rodgers S. (2007). Variations in dicot wood anatomy: A global analysis based on the InsideWood database. *IAWA J.* 28: 229–258. DOI: 10.1163/22941932-90001638
- Wheeler, E. A., & Baas, P. (2019). Wood evolution: Baileyian trends and Functional traits in the fossil record. *IAWA journal*, 1(aop), 2-42.
- Williamson, G. B., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519-524.

- Woodall, C. W., Russell, M. B., Walters, B. F., D'Amato, A. W., Zhu, K., & Saatchi, S. S. (2015). Forest production dynamics along a wood density spectrum in eastern US forests. *Trees*, 29(1), 299-310.
- Wright, S. J., Kitajima, K., Kraft, N. J., Reich, P. B., Wright, I. J., Bunker, D. E., ... & Engelbrecht, B. M. (2010). Functional traits and the growth–mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, 91(12), 3664-3674.
- Xiang, X. G., Wang, W., Li, R. Q., Lin, L., Liu, Y., Zhou, Z. K., ... & Chen, Z. D. (2014). Large-scale phylogenetic analyses reveal fagalean diversification promoted by the interplay of diaspores and environments in the Paleogene. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(3), 101-110.
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., ... & Chave, J. (2009). Global wood density database.
- Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., FitzJohn, R. G., ... & Royer, D. L. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506(7486), 89-92.
- Zhang, S. Y., Owoundi, R. E., Nepveu, G., Mothe, F., & Dhôte, J. F. (1993). Modelling wood density in European oak (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) and simulating the silvicultural influence. *Canadian Journal of Forest Research*, 23(12), 2587-2593. <https://doi.org/10.1139/x93-320>
- Zhang, Y., Chen, H. Y., & Reich, P. B. (2012). Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *Journal of ecology*, 100(3), 742-749.
- Zhang, S. B., Slik, J. F., Zhang, J. L., & Cao, K. F. (2011). Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, 20(2), 241-250.
- Zobel, B., & Talbert, J. (1984). *Applied forest tree improvement*. John Wiley & Sons.
- Zobel, B. J., & van Buijtenen, J. P. (1989). *Wood variation and wood properties*. In *Wood Variation* (pp. 1-32). Springer, Berlin, Heidelberg.

Annexe

Annexe 1 : Valeur de retrait volumique total employée

Espèces	Retrait volumique total (%)	Sources
Ailante	17,1	1
Alisier blanc	15	1-2
Alisier de mougeot	15	1-2
Alisier torminal	15	1
Amandier	12,1	1-2
Arbousier	19,1	3
Arbre de Judée	14	valeur feuillus
Aubépine épineuse	14	valeur feuillus
Aubépine monogyne	14	valeur feuillus
Aulne blanc	14	1-2
Aulne de corse	14	1-2
Aulne glutineux	14	1
Aulne vert	14	1-2
Autre feuillu	14	Moyenne
Autre résineux	13	Moyenne
Bouleau pubescent	16	1
Bouleau verruqueux	15	4
Bourdaine	7,6	1-2
Bruyère arborescente	15,6	1
Buis	15,8	1
Cèdre de l'atlas	10,4	1-2
Cèdre du Liban	10,4	1
Cerisier	12,1	1-2
Cerisier a grappes	12,1	1-2
Cerisier de Sainte-Lucie	12,1	1-2

Cerisier tardif	11,5	1
Charme	18,4	1
Charme houblon	23	5
Châtaignier	12,6	1
Chêne chevelu	16	1
Chêne des marais	14,5	1
Chêne pédonculé	13	1
Chêne pubescent	13	1
Chêne rouge	13,7	1
Chêne sessile	13	1
Chêne tauzin	13	1
Chêne vert	13	1
Chêne-liège	12	6
Cormier	15	1
Cornouiller male	19,9	1-2
Cyprès chauve	10,5	1
Cyprès de Lambert	8,5	1
Cyprès de Lawson	10,1	1
Cyprès de Provence	10	7
Cytise aubour	15,4	8
Douglas	11,6	1
Epicéa commun	12,9	1
Epicéa de Sitka	11,5	1
Erable a feuilles d'obier	12,3	1-2
Erable champêtre	12,3	1-2
Erable de Montpellier	12,3	1-2
Erable negundo	12,3	1-2
Erable plane	12,3	1-2
Erable sycomore	12,3	1
Figuier de carie	14	valeur feuillus
Filaire a feuilles étroites	15	2-3-9

Filaire a feuilles larges	14,9	2-9
Frêne a fleur	15	3
Frêne commun	15,3	1
Frêne oxyphylle	15,3	1-2
Fusain d'Europe	18,2	2-10
Genévrier commun	10,2	11
Genévrier oxycedre	10,2	1-2
Genévrier thurifere	10	12
Hêtre	17,3	1
Houx	16,4	1
If	8,2	1
Laurier noble	18	13
Marronnier d'inde	12,5	1-2
Mélèze d'Europe	12,5	1
Mélèze du japon	10,6	14
Mélèze hybride	12,5	1-2
Merisier	13,8	1
Micocoulier	13,8	1
Nerprun alaterne	16,9	9
Nerprun des alpes	7,6	1-2
Nerprun purgatif	7,6	1
Noisetier coudrier	12,5	2-15
Olivier d'Europe	14,4	1
Orme champêtre	12,2	1-2
Orme de montagne	12,4	16
Orme lisse	12,2	1-2
Peuplier blanc	8,4	1
Peuplier cultivate	10,8	1-2
Peuplier grisard	10,8	1-2
Peuplier noir	12,3	1
Pin a crochets	14,4	1-2
Pin à l'encens et	12,3	1

hybrides		
Pin brutia (ou) eldarica	13,1	1-2
Pin cembro	8,2	1-2
Pin d'Alep	13,1	17
Pin de Monterey	10,7	1
Pin laricio de Calabre	11,4	1
Pin laricio de corse	11,4	1
Pin maritime	14,4	1
Pin noir d'Autriche	11,4	1
Pin parasol	11,9	18
Pin sylvestre	13,6	1
Pin weymouth	8,2	1
Pistachier lentisque	15,4	2-9
Pistachier térébinthe	15,4	9
Platane a feuilles d'érable	16	1
Platane d'occident	14,1	1
Poirier a feuilles d'amandier	13,8	1-2
Poirier commun	13,8	1
Pommier sauvage	17,6	1
Prune-cerise	12,1	1-2
Prunelier	12,1	1-2
Prunier domestique	12,1	19
Robinier faux acacia	10,2	1
Sapin de nordmann	13,3	20
Sapin de Vancouver	11	1
Sapin du Colorado	9,8	1
Sapin pectine	12,8	1
Saule blanc	11,5	1
Saule cassant	11,5	1-2
Saule cendre	13,9	1-2

Saule drape	11,5	1-2
Saule marsault	11,5	1-2
Saule roux	11,5	1-2
Sorbier des oiseleurs	15	2
Sureau noir	15,6	22
Tilleul à grandes feuilles	12	1
Tilleul à petites feuilles	12	1
Tremble	13,2	1
Tsuga heterophylle	12,4	1
Tulipier de virginie	12,7	1

1 - <https://www.wood-database.com/>

2 – Valeur basée sur une espèce de même genre

3 - Lavisci, P., Janin, G., & Uzielli, L. (1989). Qualité du bois de six essences du maquis méditerranéen. *Forêt Méditerr.* X, 69-77.

4 - Bhat, K. M., & Kärkkäinen, M. (1980). Distinguishing between *Betula pendula* Roth. and *Betula pubescens* Ehrh. on the basis of wood anatomy.

5 - Korkut, S., & Guller, B. (2008). Physical and mechanical properties of European Hophornbeam (*Ostrya carpinifolia* Scop.) wood. *Bioresource technology*, 99(11), 4780-4785.

6 - Leal, S., Sousa, V., & Pereira, H. (2012). Cork oak (*Quercus suber* L.) wood hygroscopic properties and dimensional stability. *Forest systems*, 21(3), 355-363.

7 - Hashemi, S. K. H., & Kord, B. (2011). Variation of within-stem biometrical and physical property indices of wood from *Cupressus sempervirens* L. *BioResources*, 6(2), 1843-1857.

8 – Schrammel, L. , Weiss, G., & Wolf, S. (2016). Wert-Holz: Das Sorptionsverhalten ausgesuchter, selten genutzter Holzarten. Ausbildungsschwerpunkt holztechnik diplomarbeit.

9 - Voulgaridis, E. V., & Passialis, C. N. (1995). Characteristics and technological properties of the wood of mediterranean evergreen hardwoods. *Forêt méditerranéenne*.

10 - Kiaei, M., Bakhshi, R., & Ahangar, M. (2016). Physical and biometric properties of *euonymus latifolia* wood (case study: chamestan--nour). *Iranian journal of wood and paper industries*, 6 (2), 239-249.

11 - Kozakiewicz, P., & Zyczkowski, W. (2015). Physical and mechanical properties and anatomy of common juniper (*Juniperus commis* L.) wood. *Sylwan*, 159(2), 151-159.

- 12 - De la Fuente-Leon, J., Lafuente-Jimenez, E., Hermosilla, D., Broto-Cartagena, M., & Gasco, A. (2014). Physico-mechanical properties of Spanish juniper wood considering the effect of heartwood formation and the presence of defects and imperfections. *Forest Systems*, 23(1), 64-71.
- 13 - Lorenzo, J. Á. P., & Muñoz, G. R. (2018). Inter-tree and intra-tree variation in the physical properties of wood of laurel (*Laurus nobilis*). *European Journal of Forest Research*, 137(4), 507-515.
- 14 - Cáceres, C. B., Hernández, R. E., & Fortin, Y. (2018). Shrinkage variation in Japanese larch (*Larix kaempferi*, [Lamb.] Carr.) progenies/provenances trials in Eastern Canada. *Wood Material Science & Engineering*, 13(2), 97-103.
- 15 - As, Nusret & Korkut, Suleyman & Büyüksarı, Ümit. (2016). Some Physical and Mechanical Properties of Turkish Hazelnut (*Corylus colurna* L.) Wood.
- 16 - Kiaei, M., & Samariha, A. (2011). Wood density and shrinkage of *Ulmus glabra* in northwestern of Iran. *American-Eurasian Journal of Agriculture and Environment Science*, 11(2), 57-260.
- 17 - Elaieb, M. T., Shel, F., Elouellani, S., Rahouti, M., Thévenon, M. F., & Candelier, K. (2017). Physical, mechanical and natural durability properties of wood from reforestation# *Pinus halepensis*# Mill. in the Mediterranean Basin. *Bois et Forêts des Tropiques*, (331), 19-31.
- 18 - Elaieb, M. T., Khaldi, A., & Candelier, K. (2015). Impact of location and forestry conditions on some physical and mechanical properties of northern Tunisian# *Pinus pinea*# L. wood. *Bois et forêts des tropiques*, (324), 65-74.
- 19 - Govorčin, S., Sinković, T., Sedlar, T., Ištok, I., & Vukadin, M. (2012). Some Physical and Mechanical Properties of Plum Tree (*Prunus Domestica* L.). *Drvna industrija: Znanstveni časopis za pitanja drvne tehnologije*, 63(4), 291-295.
- 20 - Usta, I. (2004). The effect of moisture content and wood density on the preservative uptake of Caucasian fir (*Abies nordmanniana* (Link.) Spach.) treated with CCA. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 28(1), 1-7.
- 21 - Korkut, S., Guller, B., Aytin, A., & Kök, M. S. (2009). Turkey's native wood species: Physical and mechanical characterization and surface roughness of Rowan (*Sorbus aucuparia* L.). *Wood Research*, 54(2), 19-30.
- 22 - Markwardt, L. J., & Wilson, T. R. C. (1935). Strength and related properties of woods grown in the United States (No. 479). US Government Printing Office.

Annexe 2 : Définitions des variables de l'inventaire forestier national et des variables climatiques utilisées

Type	Nom	Unité/modalités	Définition	Provenance
variable surface	Sumw, $\sum p$	-	Poids total des unités d'échantillon de la strate	IGN
variable surface	Surface, S	Hectare (ha)	Surface de la strate	IGN
variable point	npp	-	Identifiant de site	IGN
variable point	Poids, p	-	Poids statistique du point après échantillonnage	IGN
variable géographique	XI, longitude	Mètre (m)	Abscisse Lambert métrique dans la projection (zl) de l'inventaire départemental (Lambert 2 étendu)	IGN
variable géographique	YI, latitude	Mètre (m)	Ordonnée Lambert métrique dans la projection (zl) de l'inventaire départemental (Lambert 2 étendu)	IGN
variable géographique	Zp, altitude	Mètre (m)	Altitude du point selon la bd-alti	IGN
variable géographique	Greco, grandes régions écologiques	11	Regroupement des 86 sylvoécorégions en GRECO	IGN
variable géographique	ser_86, sylvoécorégions	86	Découpage géographique en 86 sylvoécorégions, ne tenant pas compte des sylvoécorégions d'alluvions récentes	IGN
variable géographique	Dep, département	93	Numéro minéralogique de département administratif	IGN
variable géographique	pro_nm, propriétés foncières	3	Classes de propriété, obtenues par croisement cartographique (forêts privées, forêts domaniales autres forêts publiques)	IGN
variable écologique	(roche)	67	Type de roche-mère selon une simplification de la classification du CEPE-CNRS.	IGN
variable écologique	rocheg1, roche	11	Regroupement du type de roche mère (11 groupes)	IGN
variable écologique	(humus)	19	L'humus est la couche supérieure du sol, issue de la décomposition de la matière organique.	IGN
variable écologique	humusg1, humus	7	Regroupement du type d'humus (7 groupes)	IGN

variable écologique	reserutile	Millimètre (mm)	Indice de réserve utile en eau du sol du point d'inventaire ^a	IGN
variable écologique	Rut (SWHC)	11	Discrétisation en 11 classes de la réserve utile (bornes : 10 ; 30 ; 50 ; 70 ; 90 ; 110 ; 130 ; 150 ; 170 ; 190)	IGN
variable écologique	troph_r	-	Niveau trophique (valeur réelle), Niveau trophique de la station selon la flore forestière française (Rameau JC, Dumé G, Mansion D, IDF 1989)	IGN
variable écologique	Troph (SBI)	11	Notion correspondant à un niveau global de nutrition permis par un sol (estimé à partir des plantes indicatrices du relevé floristique du point d'inventaire).	IGN
variable écologique	Clalti (ELEVATION)	9	Regroupement des classes d'altitude (50 m) en 9 classes de 200 ou 400 m	IGN
variable peuplement	Esspre, essence principale	70	Essence de plus fort couvert libre relatif du point-foret de phase 3 (dans la futaie en mélange de futaie et taillis)	IGN
variable peuplement	tcl_espar_r1	%	Taux de couvert libre relatif de l'espèce arborée de plus fort couvert libre dans le peuplement recensable	IGN
variable peuplement	div_r, diversité du peuplement	6	Nombre d'espèces arborées contribuant au calcul de la composition du peuplement, pour atteindre un taux de couvert libre relatif d'au moins 75 % (les taux de couverts inférieurs à 15 % ne sont pas comptés).	IGN
variable peuplement	comp3_r, composition feuillus ou résineux	4	Composition qui s'appuie sur le taux de couvert libre relatif (TCLR) des essences dans le peuplement recensable. Regroupement par tranche de 25 % du TCLR des feuillus.	IGN
variable peuplement	N	/ha	Nombre de tiges par hectare ^b	Calculé
variable peuplement	Dg	Mètre (m)	Diamètre quadratique moyen ^b	Calculé
variable peuplement	G	Mètre carré (m ²)	Surface terrière totale ^b	Calculé
variable peuplement	Gini	-	Niveau d'inégalité de la distribution des diamètres ^b	Calculé
variable arbre	a	-	Numéro identifiant unique de l'arbre inventorié ou de la pièce de bois mort inventoriée.	IGN

variable arbre	espar	195	Code identifiant de l'espèce arborée.	IGN
variable arbre	ess	70	Caractérise l'espèce ou le groupe d'espèces auquel appartient chaque arbre	IGN
variable arbre	w	-	Rapport de la surface d'extension de deuxième phase du point à la surface de la placette de mesure de l'arbre	IGN
variable arbre	wac	-	Coefficient de pondération de l'arbre en ramenant ses coordonnées polaires au centre de la placette	IGN
variable arbre	d13, diamètre à 1m30	Mètre (m)	Diamètre d'arbre à 1.30 m au-dessus du niveau de base	IGN
variable arbre	c13	Mètre (m)	Circonférence d'arbre à 1.30 m au-dessus du niveau de base	IGN
variable arbre	dimess	6	Classe de dimension de l'essence (6 classes)	IGN
variable arbre	gtot	Mètre carré (m ²)	Correspond à la section des arbres calculée à 1,30 m.	IGN
variable arbre	Htot, hauteur de l'arbre	Mètre (m)	Hauteur totale, longueur de la fibre axiale de l'arbre du niveau de base au bourgeon terminal de la tige maîtresse	IGN
variable arbre	Hdec, hauteur à la découpe	Mètre (m)	Hauteur à la découpe, longueur de la fibre axiale de l'arbre du niveau de base au niveau de découpe terminale de la bille de pied	IGN
variable arbre	V, volume	Mètre cube (m ³)	Volume bois-fort tige, rebut déduit (arbres vifs) ou volume bois-fort tige (souches, chablis, arbres morts)	IGN
variable arbre	age13, âge de l'arbre	Année (an)	Age réel de l'arbre à 1.30 m au-dessus du niveau de base, mesuré sur les carottes à cœur.	IGN
variable arbre	ir5	Dixième de millimètre (10 ⁻¹ mm)	Accroissement radial moyen de l'arbre lors des 5 dernières années, mesuré sur les carottes de périphérie	IGN
variable arbre	LC	Millimètre (mm)	Largeur de cerne = (d13/2)/age13	Calculé
variable arbre	h_d	-	Elancement = htot/d13	Calculé
variable arbre	d_dg, d/Dg	-	Indice de compétition = d13/Dg	Calculé
variable arbre	bal	Mètre carré (m ²)	Basal area of larger trees ^b	Calculé
variable climatique	TM	°C	Température annuelle moyenne	Aurelhy ^c

variable climatique	TN	°C	Température annuelle minimum	Aurelhy ^c
variable climatique	TX	°C	Température annuelle maximum	Aurelhy ^c
variable climatique	P	Millimètre (mm)	Précipitations annuelles	Aurelhy ^c

$$a - \text{reserutile} = (10 - \text{cailloux}) \cdot (\text{prof1} \cdot \text{text1} + (\text{prof2} - \text{prof1}) \cdot \text{text2})$$

Prof1 : Profondeur en décimètres de l'horizon supérieur du sol à deux textures différenciées.

Prof2 : Profondeur de l'horizon inférieur du sol à deux textures différenciées ou de l'horizon unique du sol à une texture.

Text1 : Texture de l'horizon supérieur du sol à deux textures différenciées.

Text2 : Texture de l'horizon inférieur du sol à deux textures différenciées ou de l'horizon unique du sol à une texture.

Cailloux : Proportion de cailloux, blocs et gravillons exprimée en 1/10 du volume total dans le profil du sol de la placette de description du point d'inventaire.

Mode	Libellé	Définition	Coefficient
0	absence	absence de terre fine	0
1	sable	S : sable dominant	0,7
2	sable limoneux	SI : sable dominant + limon	1
3	sable argileux	Sa : sable dominant + argile	1,35
4	limon sableux	Ls, Lsa, Lms, Lls : limon dominant + sable	1,45
5	limon argileux	La, Las : limon dominant + argile + sable	1,95
6	limon	Lm, Ll : limon dominant	1,75
7	argile limoneuse	Al : argile dominante + limon	1,8
8	argile sablo-limoneuse	As, Als : argile dominante + sable + limon	1,7
9	argile	A, Alo : argile et argile lourde	1,75

Tab. 1 Liste des coefficients associés à chaque texture de sol (text1 ou text2)

Baize, D., & Jabiol, B. (1995). Guide pour la description des sols. Quae.

Baize, D. (1988). Guide des analyses courantes en pédologie. Institut national de la recherche agronomique. ISBN 2-7380-0075-4

$b - N = \sum wac$, variable niveau point

$Dg = \sqrt{\frac{\sum d13^2.wac}{\sum wac}}$, variable niveau point

$G = \sum gtot.wac$, variable niveau point

Gini = indice qui mesure le niveau d'inégalité de la distribution des diamètres (d13). A 0, l'ensemble des diamètres sont identiques et 1 quand ils sont très hétérogène.

Variable niveau point

BAL = Basal Area of Larger trees. C'est la surface terrière de tous les arbres dont le diamètre (d13) est supérieur à l'arbre considéré. Variable niveau arbre

c - Canellas, C., Gibelin, A. L., Lassègues, P., Kerdoncuff, M., Dandin, P., & Simon, P. (2014). Les normales climatiques spatialisées Aurelhy 1981-2010: températures et précipitations. La météorologie.

Aussi discrétisé par mois (1-12, janvier-décembre)

Annexe 3 : Tableau des 123 espèces

Espèce	Effectif	Moyenne	Écart-type	Min	Max
Chêne pédonculé	6419	626	67	327	868
Chêne sessile	5397	645	71	347	924
Hêtre	5376	608	46	344	848
Charme	3737	622	42	357	770
Chêne pubescent	2738	721	75	420	988
Châtaignier	2699	503	57	317	748
Sapin pectine	2620	415	48	277	644
Epicéa commun	2503	386	47	267	673
Pin sylvestre	2446	461	60	274	756
Frêne commun	2439	597	57	388	783
Pin maritime	1703	448	63	283	807
Douglas	1385	455	51	309	647
Bouleau verruqueux	1344	536	59	345	718
Erable champêtre	1026	576	43	361	813
Merisier	938	533	48	398	730
Erable sycomore	863	526	48	313	728
Robinier faux acacia	718	643	66	364	862
Tremble	711	468	53	334	660
Noisetier coudrier	706	528	45	326	830
Saule marsault	567	494	54	241	703
Aulne glutineux	543	450	47	325	648
Aubépine monogyne	539	640	46	459	816
Chêne vert	472	875	65	468	1083
Pin laricio de corse	441	493	70	341	705
Alisier torminal	422	661	49	353	790
Pin noir d'Autriche	416	529	74	357	750

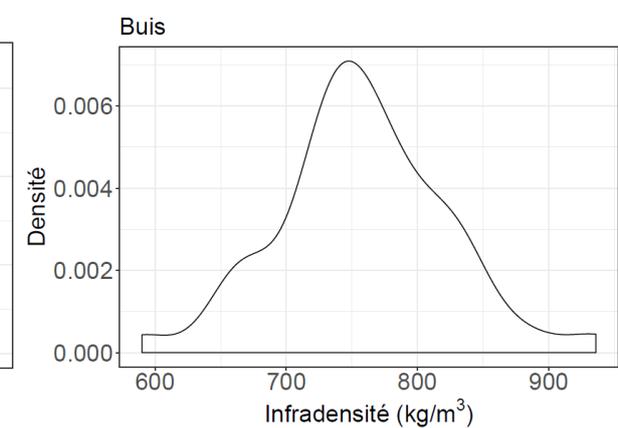
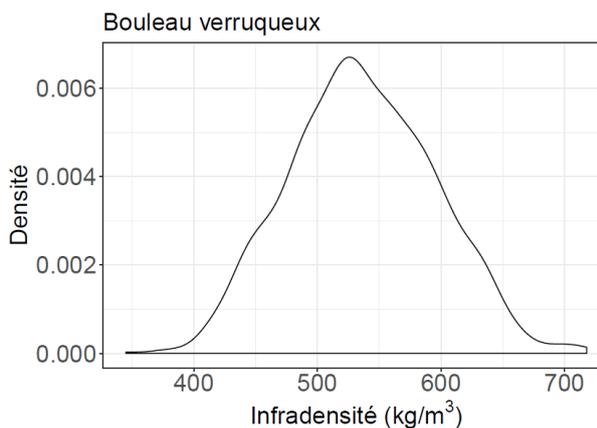
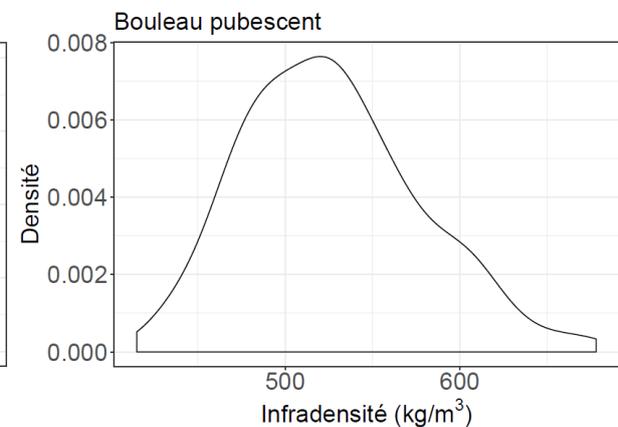
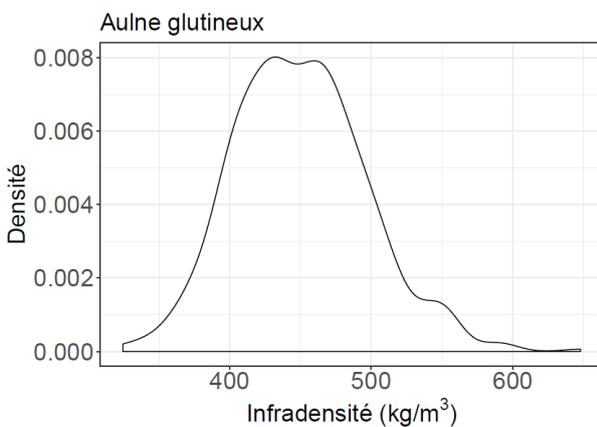
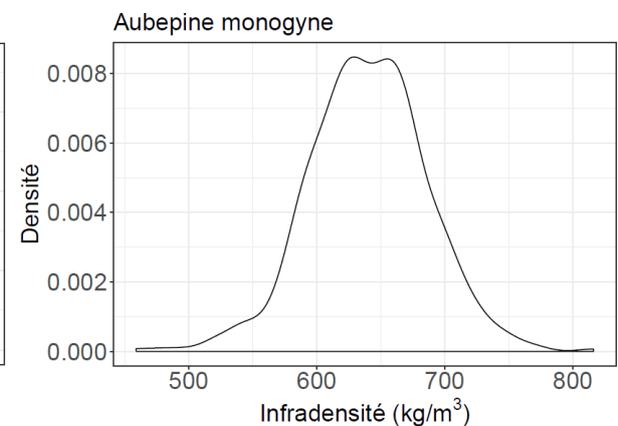
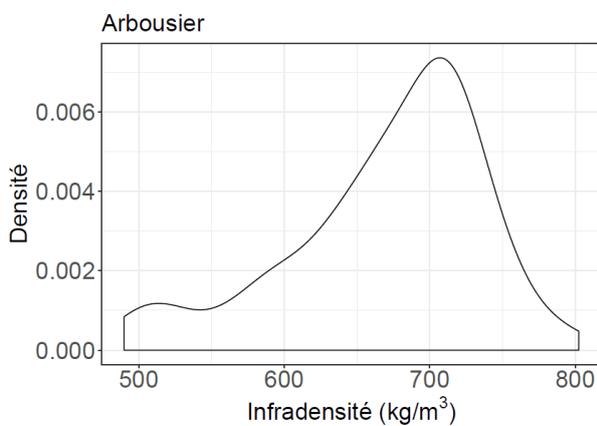
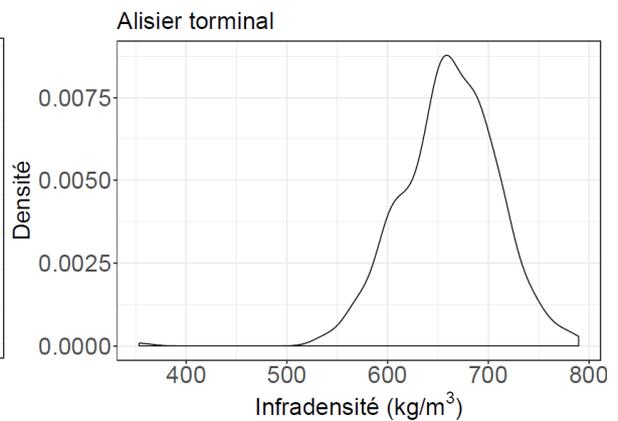
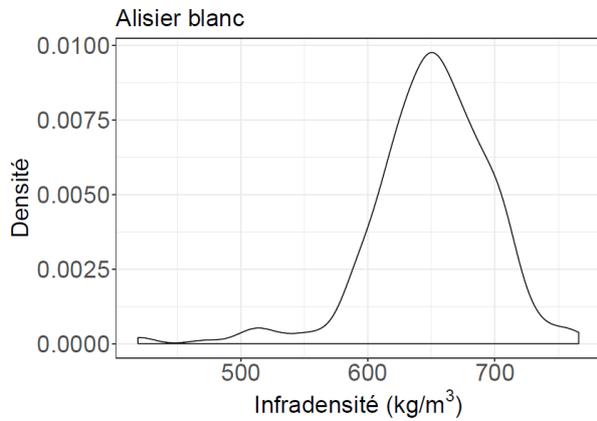
Pin d'Alep	384	540	52	432	797
Alisier blanc	352	650	47	419	766
Tilleul à petites feuilles	287	453	73	240	678
Orme champêtre	278	629	65	406	858
Mélèze d'Europe	227	506	64	375	693
Tilleul à grandes feuilles	224	449	73	204	723
Houx	216	650	51	336	760
Chêne tauzin	207	677	73	418	837
Bouleau pubescent	189	526	51	415	678
Peuplier cultivate	166	400	52	272	533
Erable de Montpellier	160	711	47	432	830
Erable a feuilles d'obier	144	632	42	492	742
Chêne rouge	138	646	46	462	814
Chêne-liège	136	791	95	464	1005
Epicéa de Sitka	130	398	46	299	535
Arbousier	122	668	71	400	802
Saule cendre	119	514	51	336	706
Sorbier des oiseleurs	116	543	38	464	657
Erable plane	98	571	47	443	694
Peuplier noir	88	403	47	307	510
Pommier sauvage	87	614	46	481	706
Saule blanc	86	392	58	279	656
Sureau noir	84	520	60	388	688
Pin a crochets	74	441	51	346	633
Genévrier commun	70	500	57	401	695
Poirier commun	70	627	65	482	802
Prunelier	63	671	55	553	786
Genévrier oxycedre	59	589	62	468	882

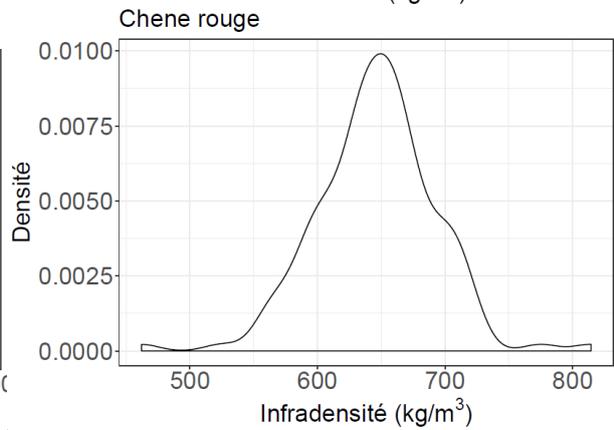
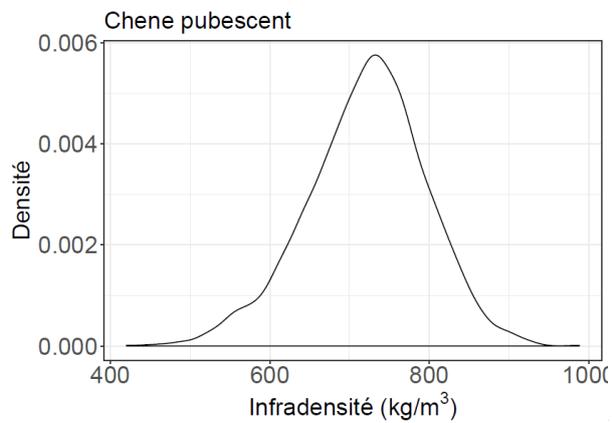
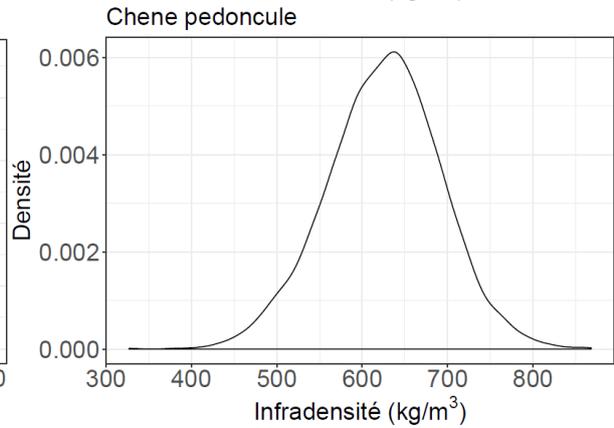
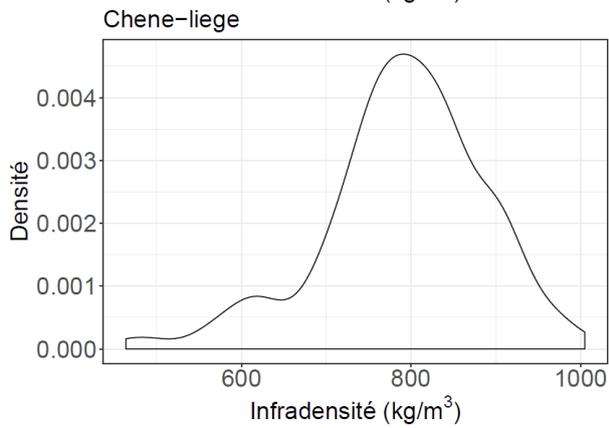
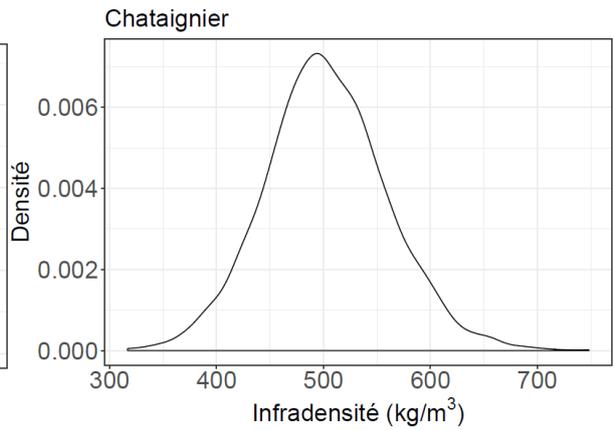
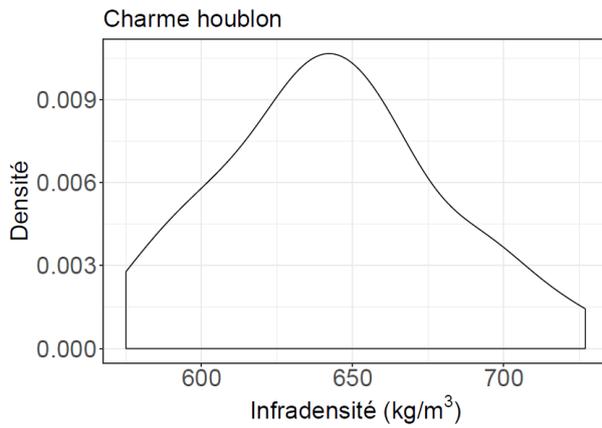
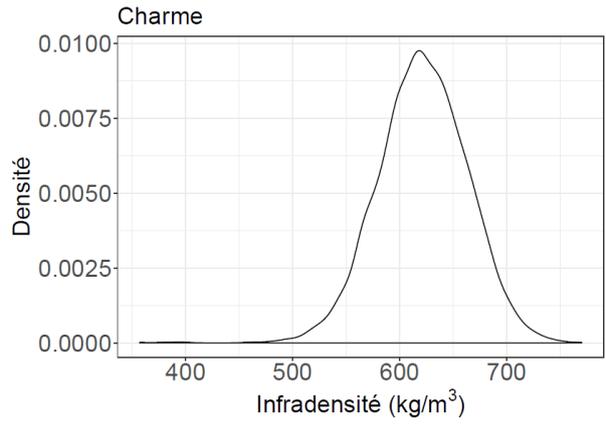
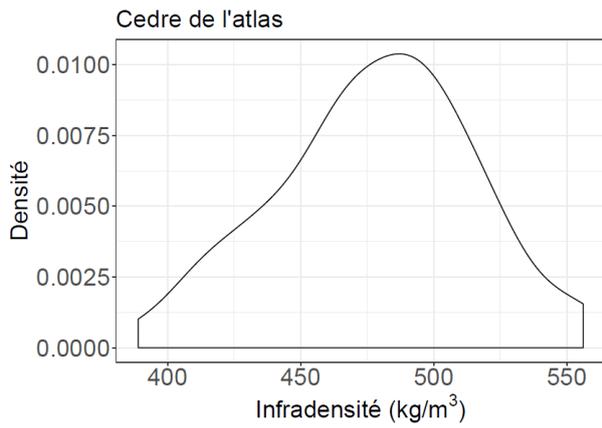
Sapin de Vancouver	59	381	43	306	526
Cèdre de l'atlas	55	478	37	389	556
Filaire a feuilles larges	46	746	66	578	958
Frêne oxyphylle	46	629	62	512	788
Peuplier grisard	44	450	59	343	672
Mélèze du japon	42	505	82	360	713
Buis	41	758	65	590	936
Orme de montagne	39	576	55	330	664
Pin weymouth	38	372	51	271	529
Cormier	36	690	48	600	813
Charme houblon	34	643	36	575	727
Frêne a fleur	31	645	62	454	753
Cerisier de Sainte-Lucie	28	680	61	514	798
Peuplier blanc	24	478	57	330	592
Bruyère arborescente	23	674	78	524	840
Saule cassant	23	404	42	337	494
Saule roux	23	503	51	383	586
Fusain d'Europe	22	499	56	414	684
Chêne chevelu	21	738	67	558	827
Prunier domestique	21	694	44	622	768
Cornouiller male	20	708	65	589	827
Cytise aubour	20	616	58	510	733
Pin cembro	20	380	57	326	579
Erable negundo	18	448	41	381	549
Pin parasol	18	512	59	444	658
Nerprun purgatif	17	672	68	544	804
Cerisier a grappes	15	543	56	458	654
If	15	624	69	543	765
Laurier noble	14	520	55	435	589
Olivier d'Europe	14	813	95	624	974

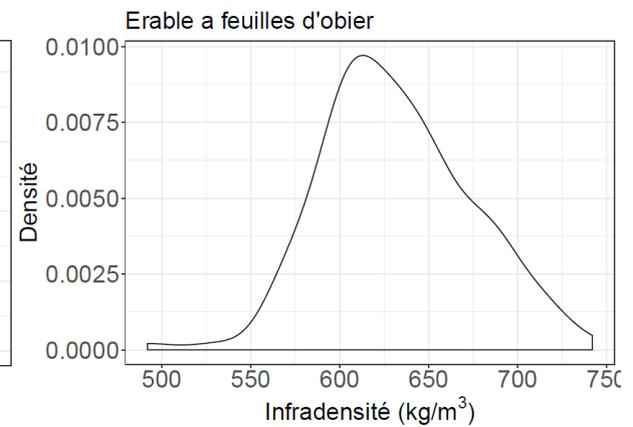
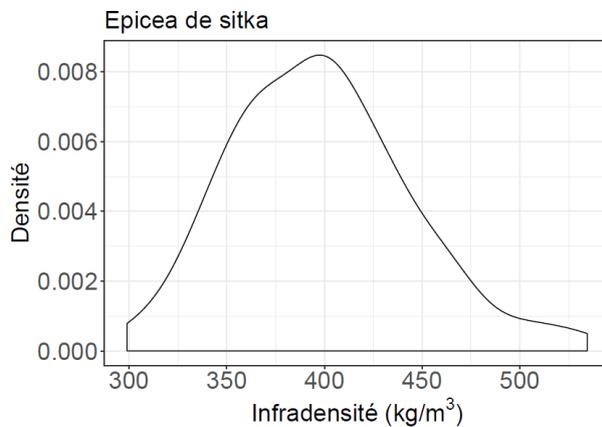
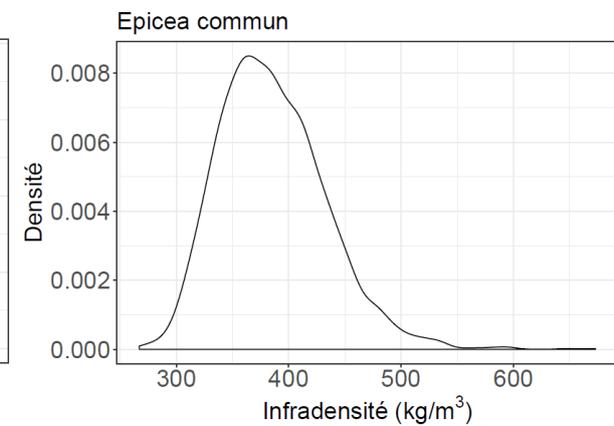
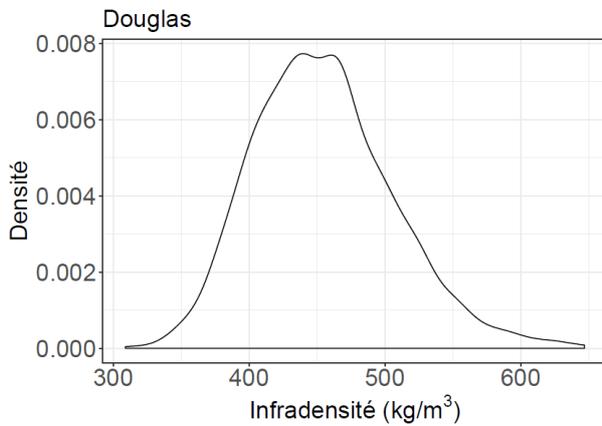
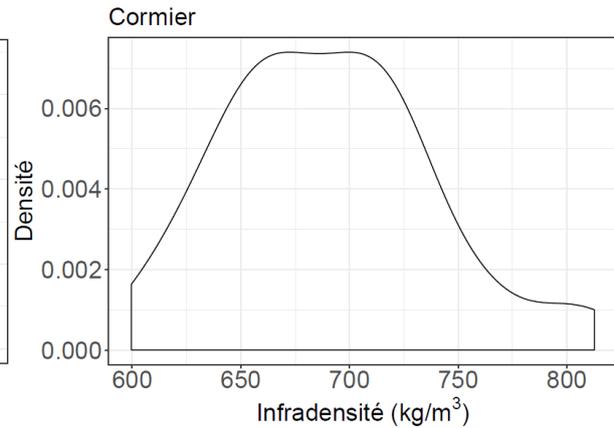
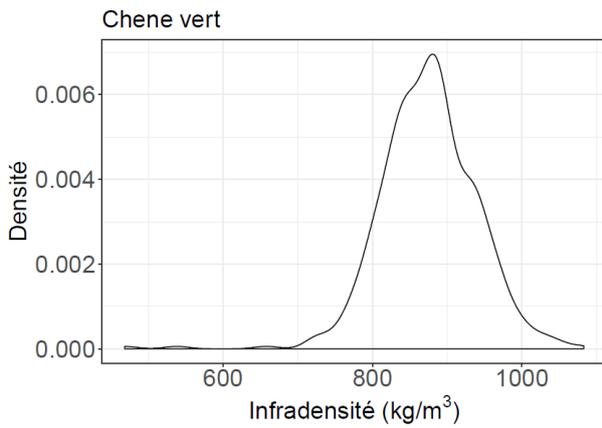
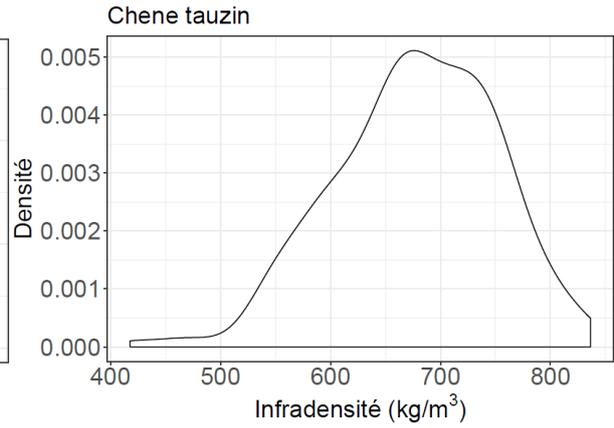
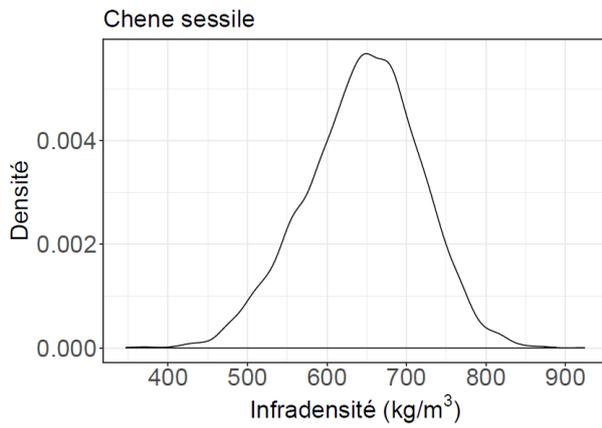
Bourdaine	13	544	65	438	676
Platane d'occident	13	572	58	476	650
Aulne blanc	11	413	40	319	467
Marronnier d'inde	11	465	43	393	555
Pin brutia (ou) eldarica	10	490	40	441	548
Aubépine épineuse	9	653	39	605	724
Aulne de corse	9	514	72	373	624
Figuier de carie	7	577	69	522	739
Pin de Monterey	7	450	33	397	496
Alisier de mougeot	6	584	31	545	629
Cerisier	6	563	28	530	608
Pin à l'encens et hybrides	6	331	23	305	367
Cerisier tardif	5	561	49	477	616
Chêne des marais	5	700	57	631	795
Cyprès de Lawson	5	401	87	332	573
Platane a feuilles d'érable	5	513	52	470	615
Prune-cerise	5	713	37	672	783
Sapin de nordmann	5	381	44	328	436
Nerprun alaterne	4	752	59	675	824
Nerprun des alpes	4	597	54	523	657
Orme lisse	4	618	65	540	694
Sapin du Colorado	4	372	21	345	401
Aulne vert	3	584	67	523	678
Cyprès de Provence	3	536	24	515	569
Pin laricio de Calabre	3	508	22	478	530
Ailante	2	595	70	524	665
Cyprès de Lambert	2	529	16	513	544
Mélèze hybride	2	598	1	597	599
Micocoulier	2	660	44	616	703

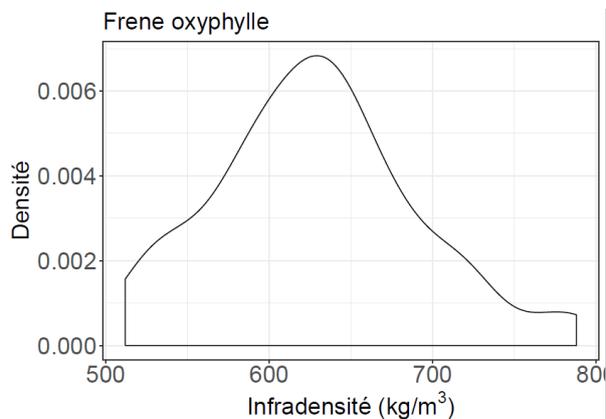
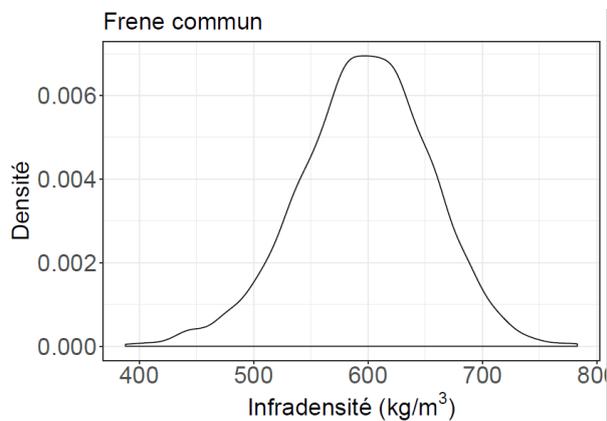
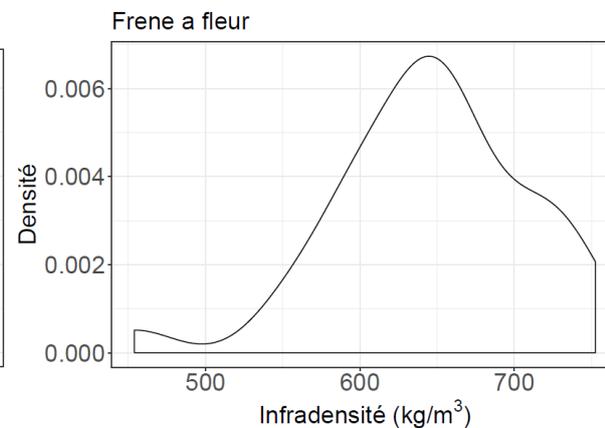
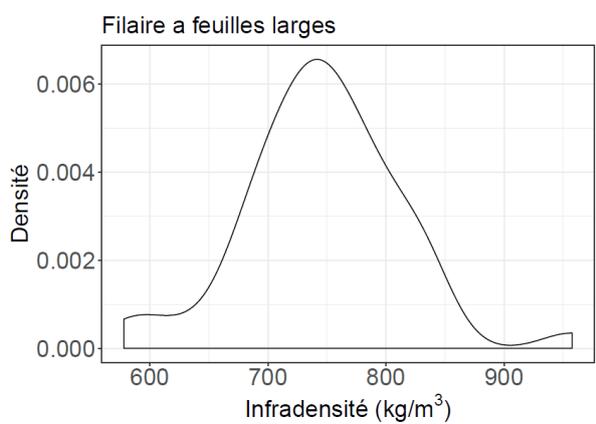
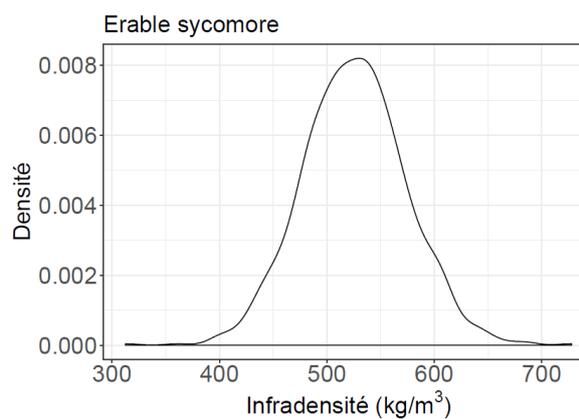
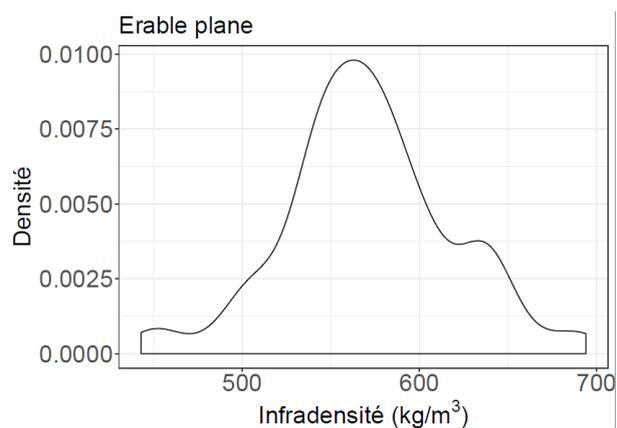
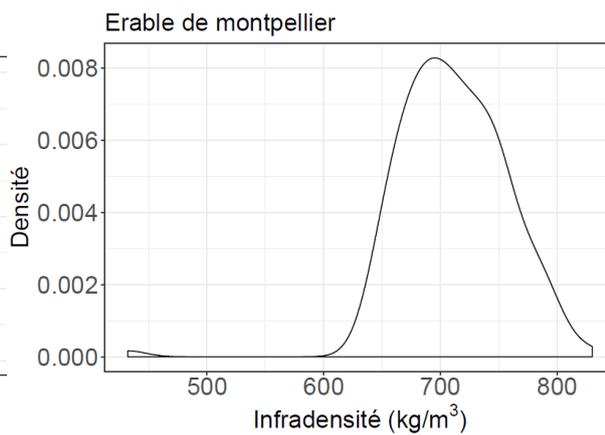
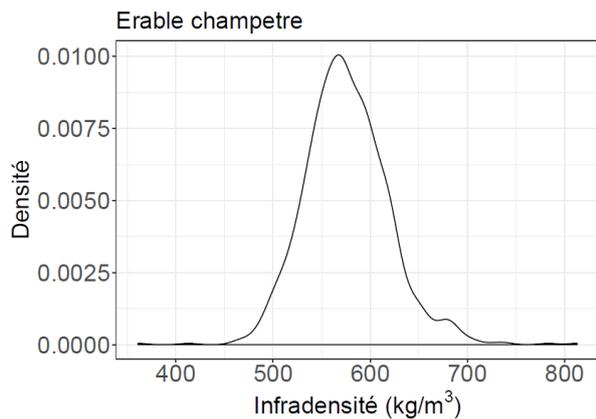
Pistachier lentisque	2	641	76	565	717
Poirier a feuilles d'amandier	2	640	68	572	708
Tsuga heterophylle	2	391	7	384	398
Amandier	1	731	-	731	731
Arbre de Judée	1	532	-	532	532
Cèdre du Liban	1	511	-	511	511
Cyprès chauve	1	312	-	312	312
Filaire a feuilles étroites	1	590	-	590	590
Genévrier thurifere	1	450	-	450	450
Pistachier térébinthe	1	622	-	622	622
Saule drape	1	527	-	527	527
Tulipier de virginie	1	399	-	399	399

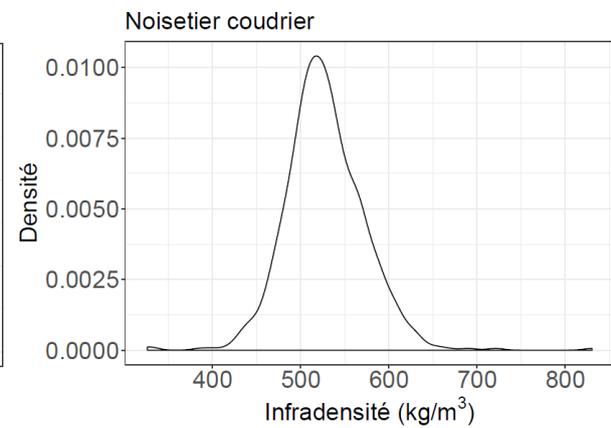
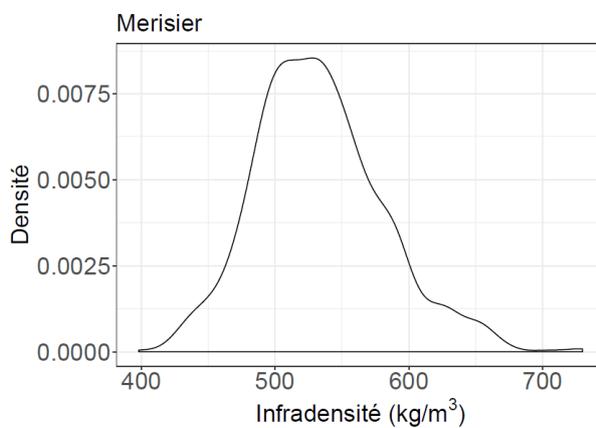
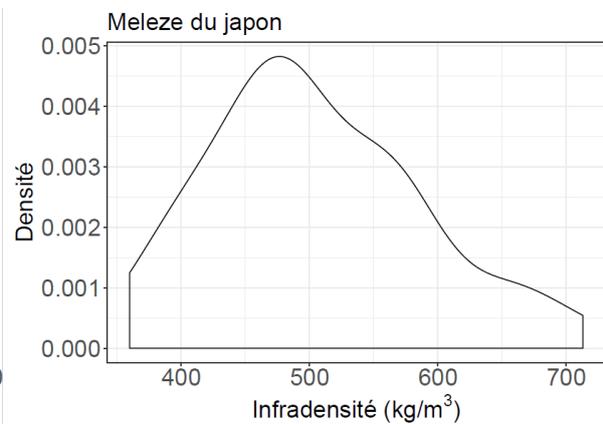
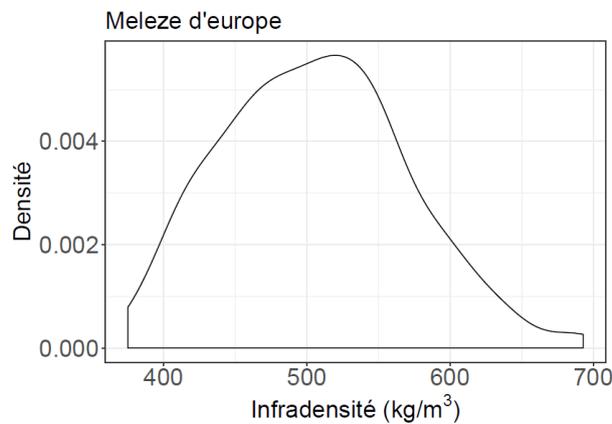
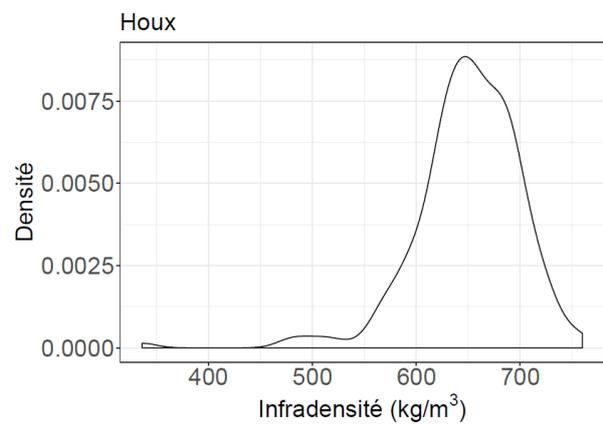
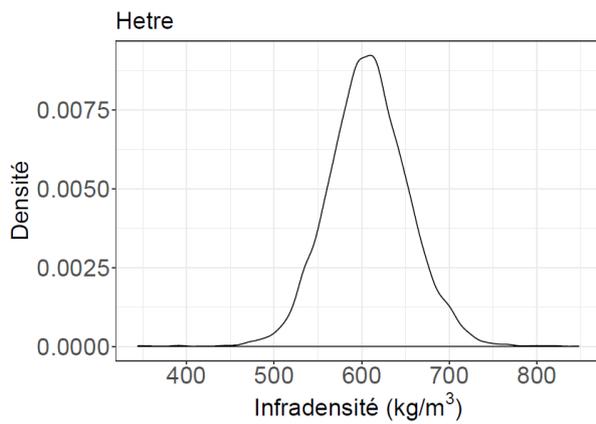
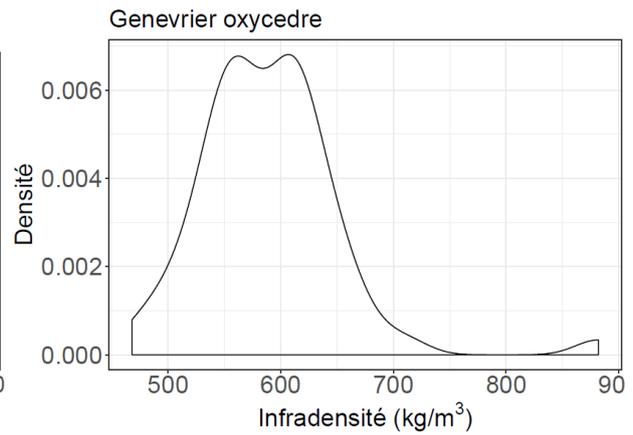
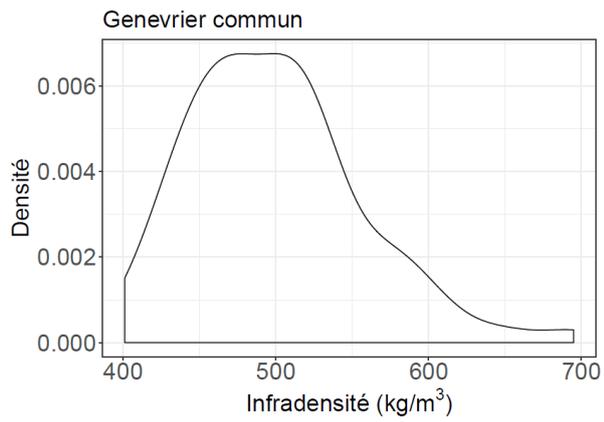
Annexe 4 : Distribution d'ID pour espèces n > 30 échantillons

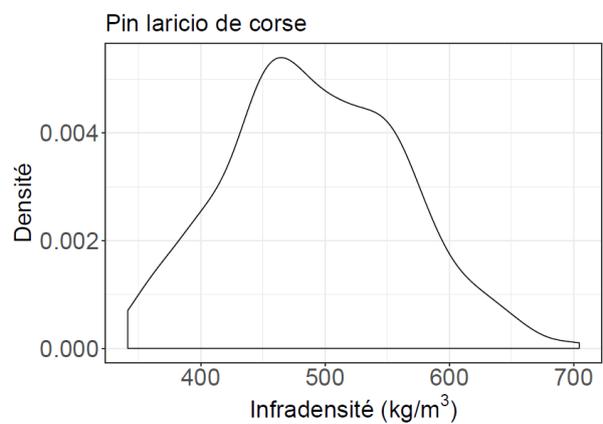
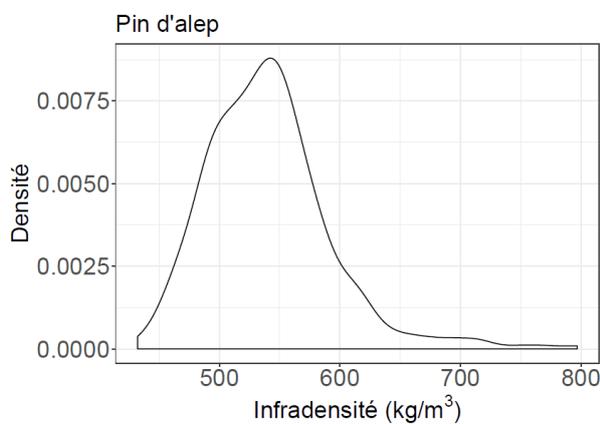
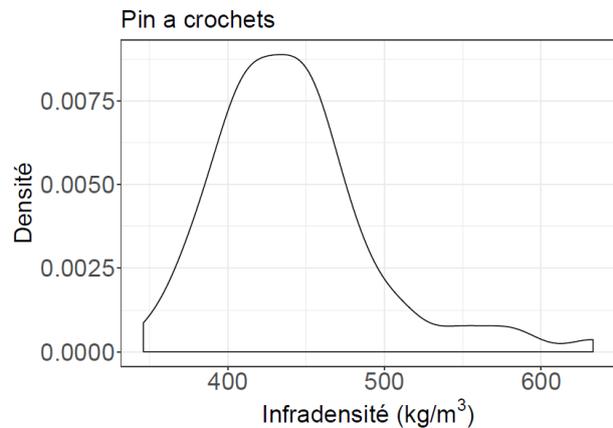
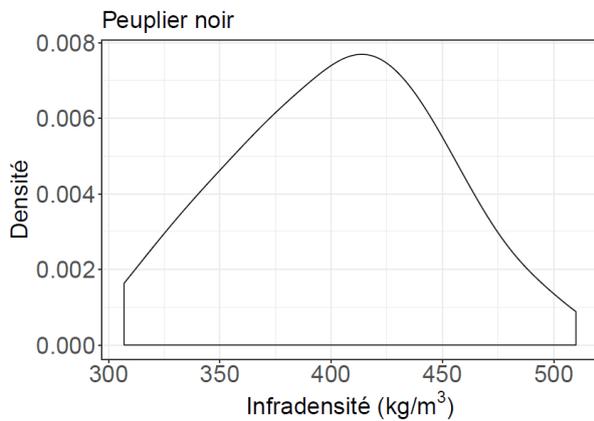
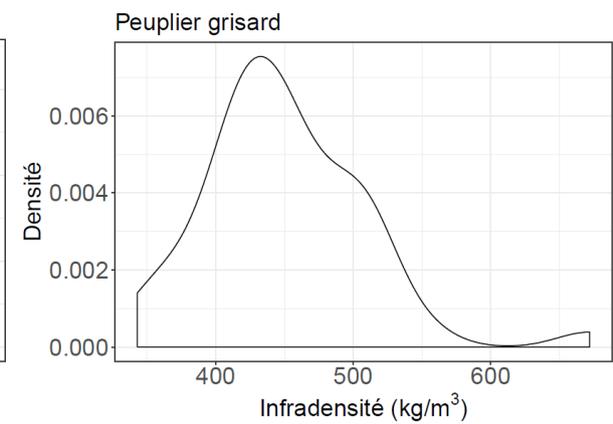
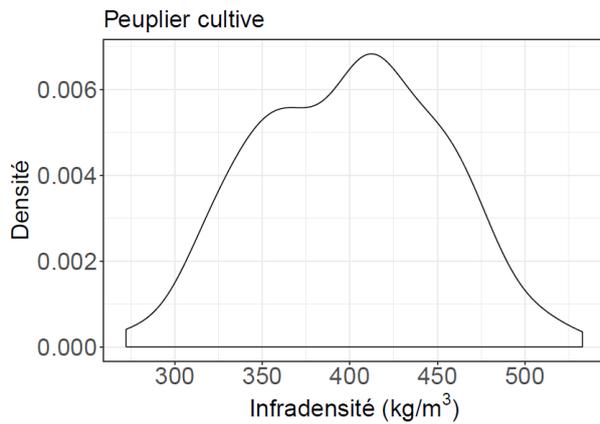
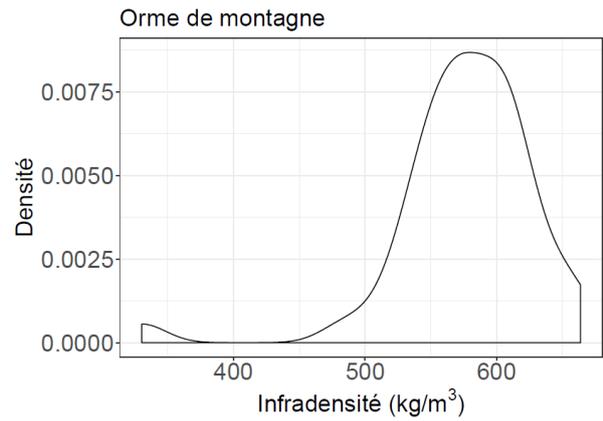
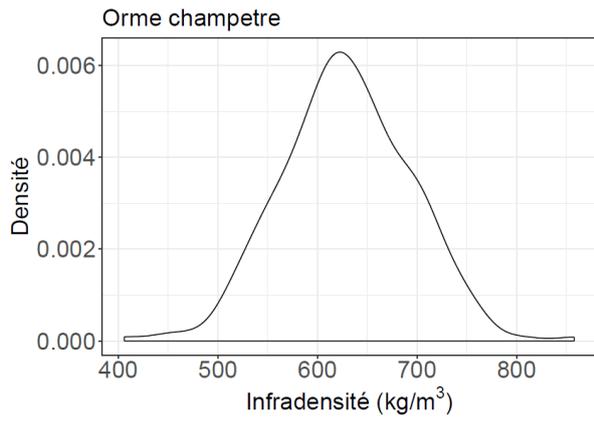


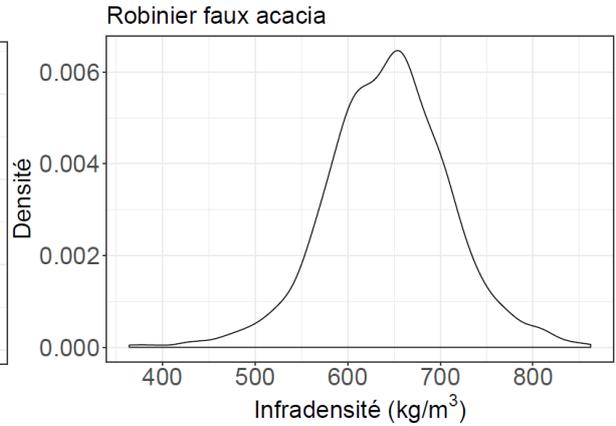
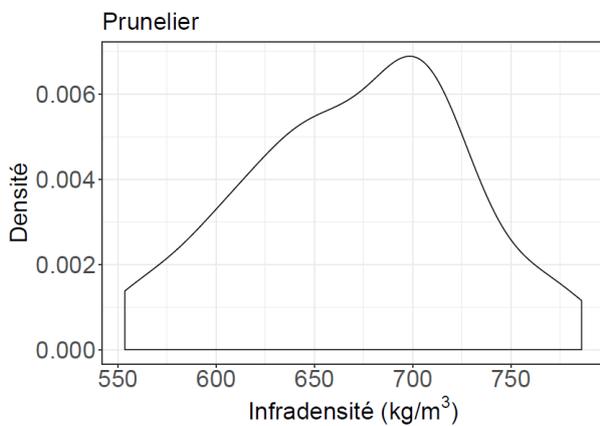
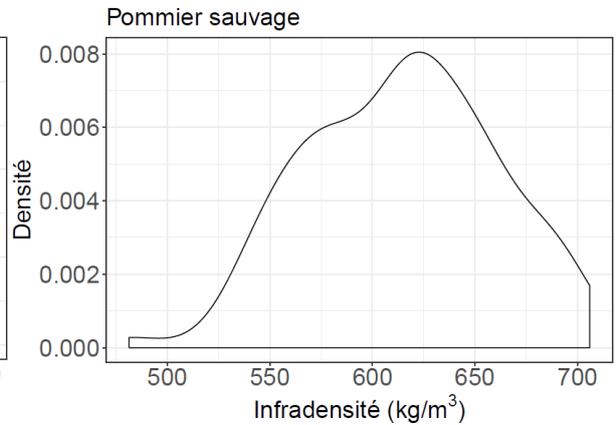
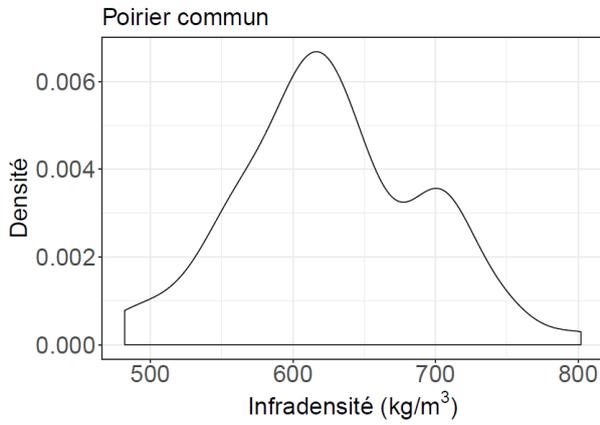
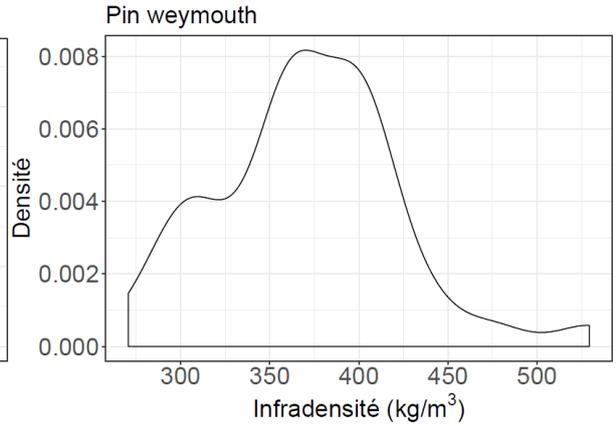
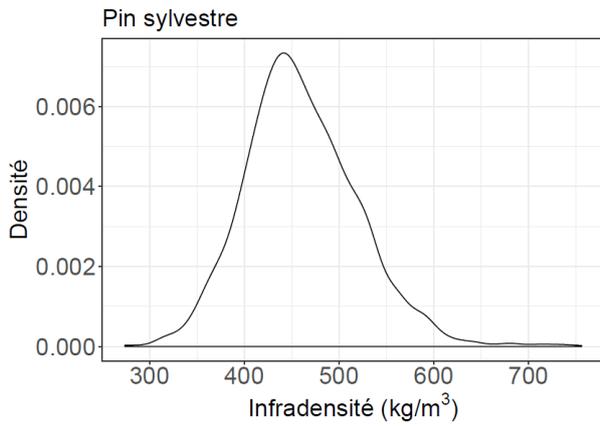
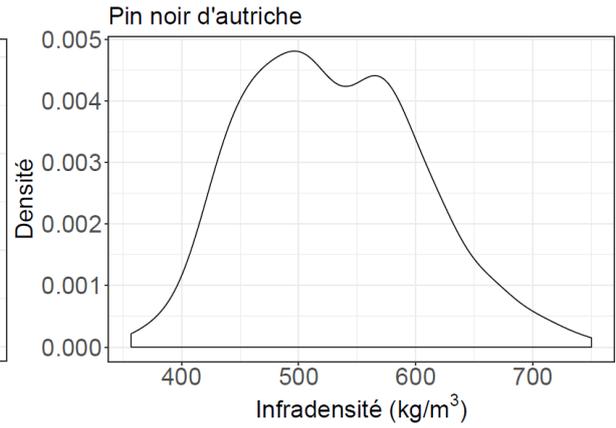
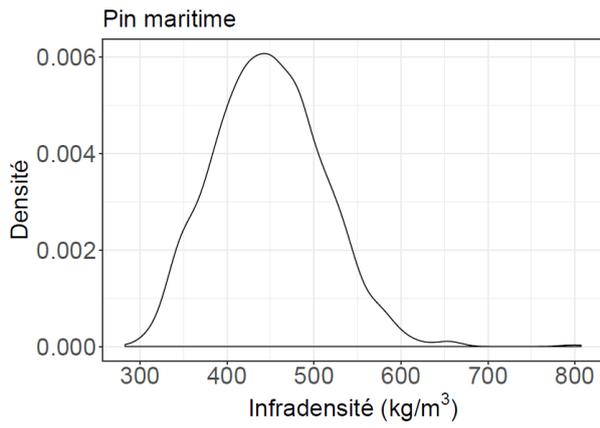


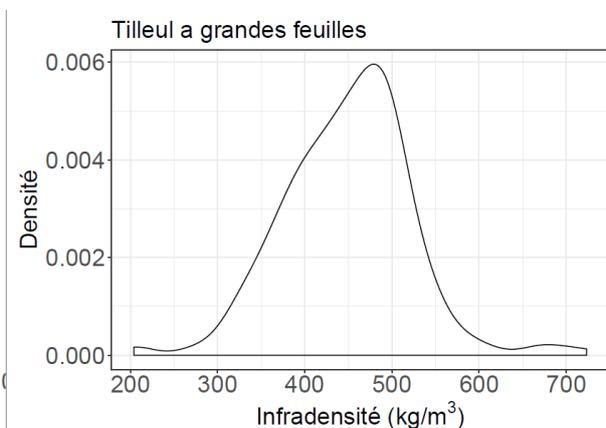
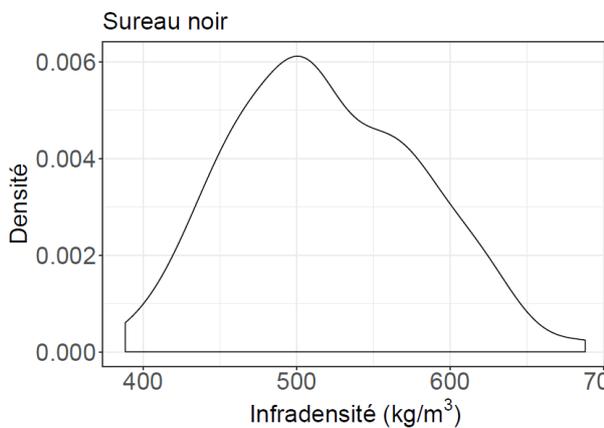
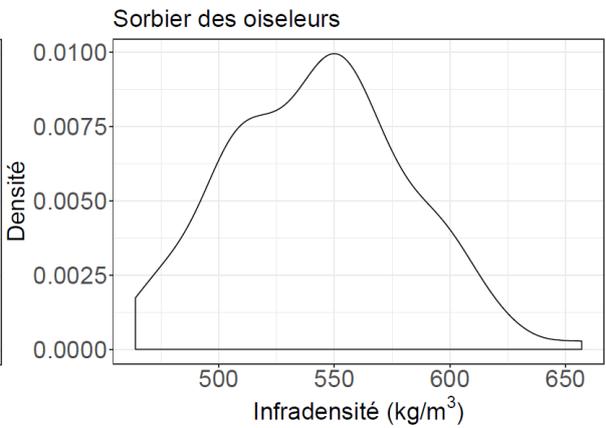
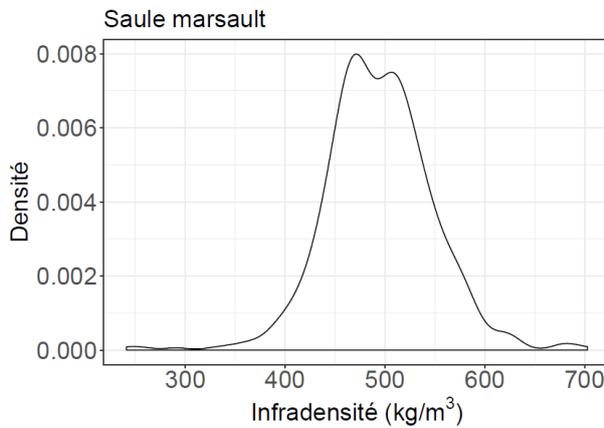
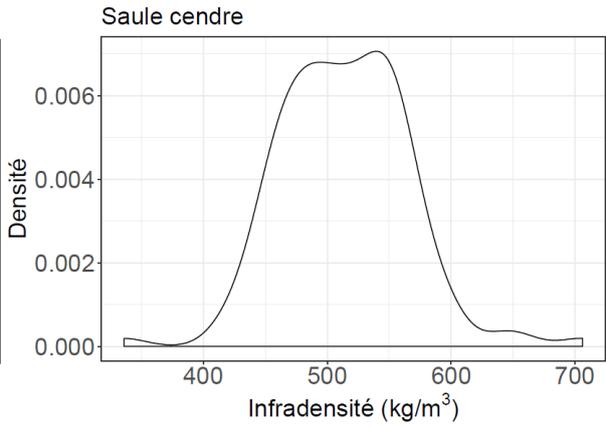
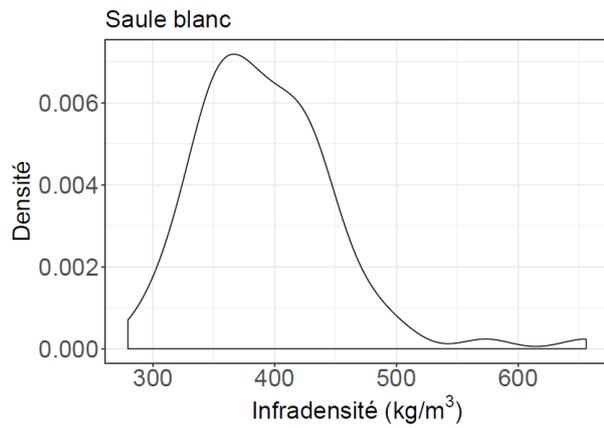
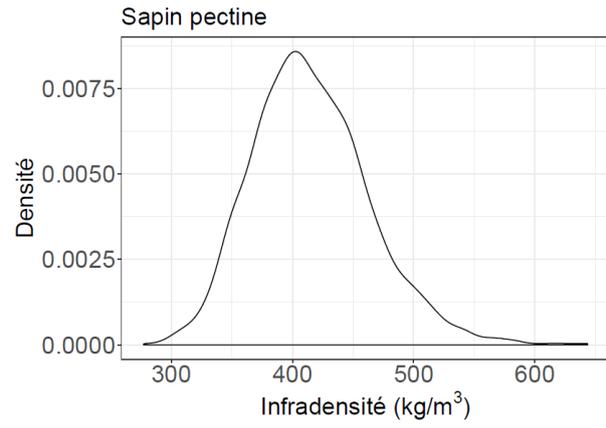
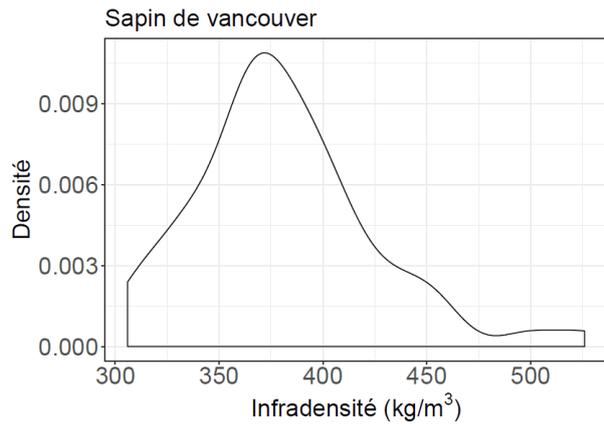


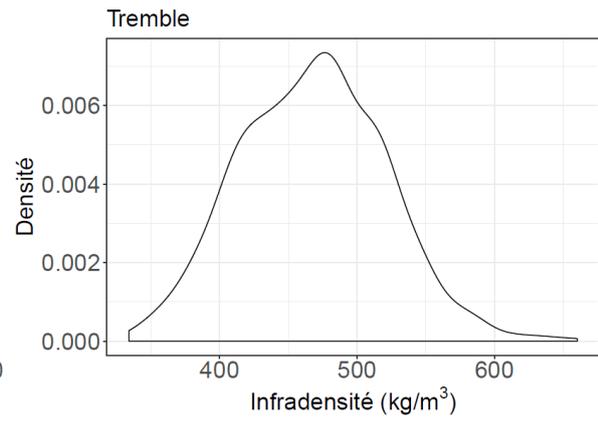
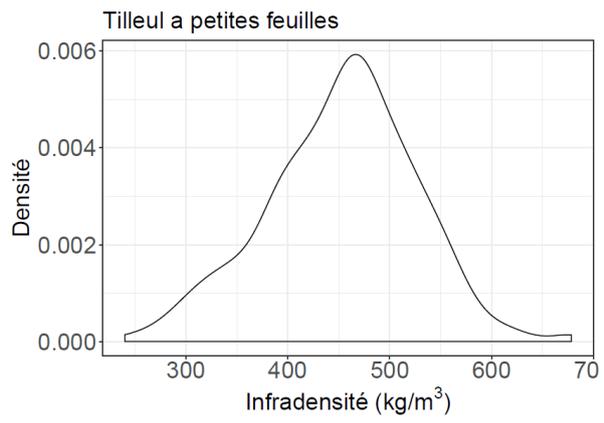




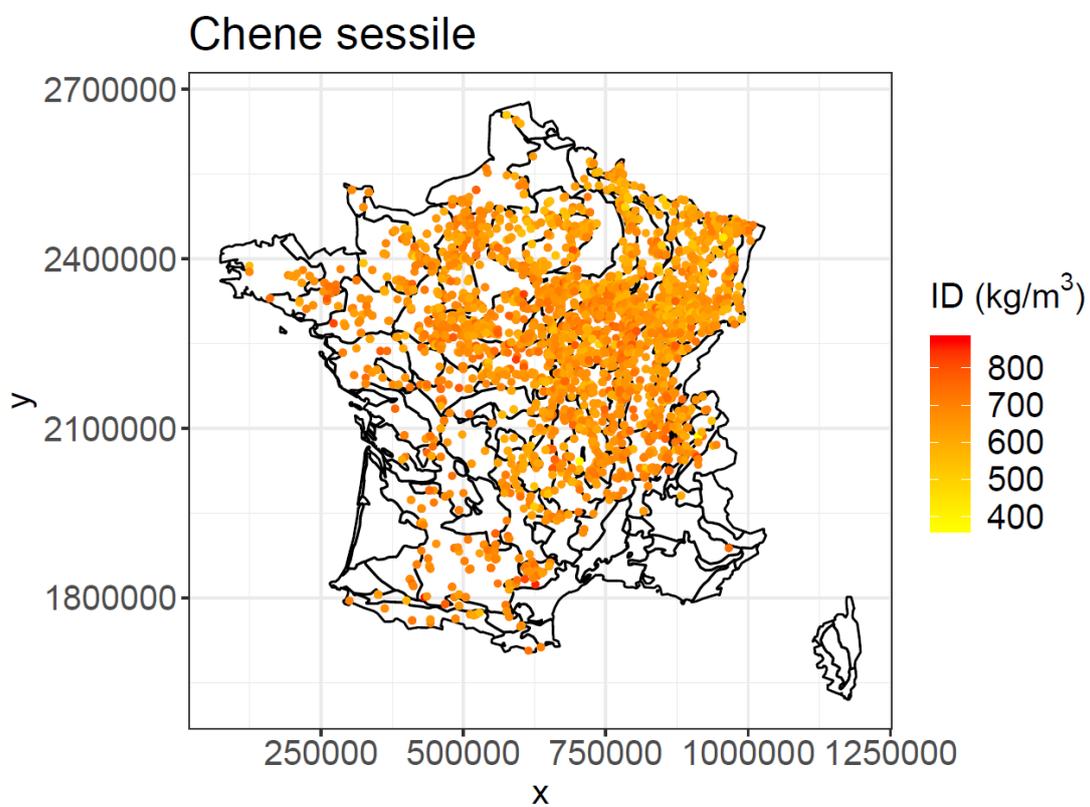
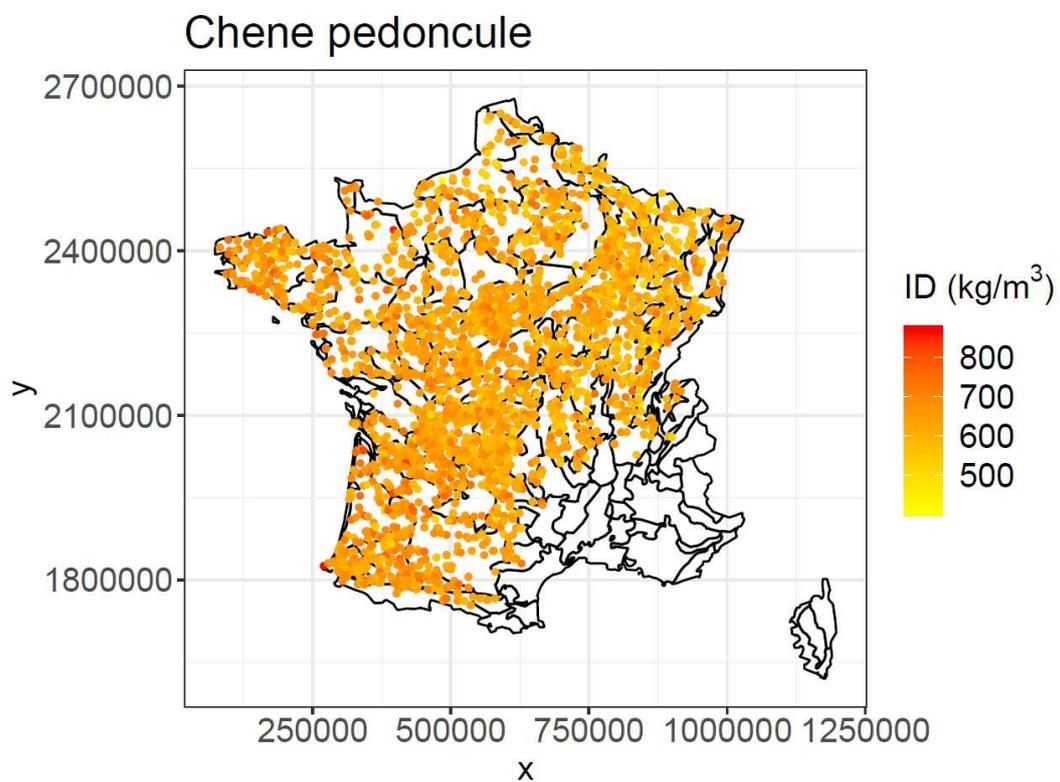




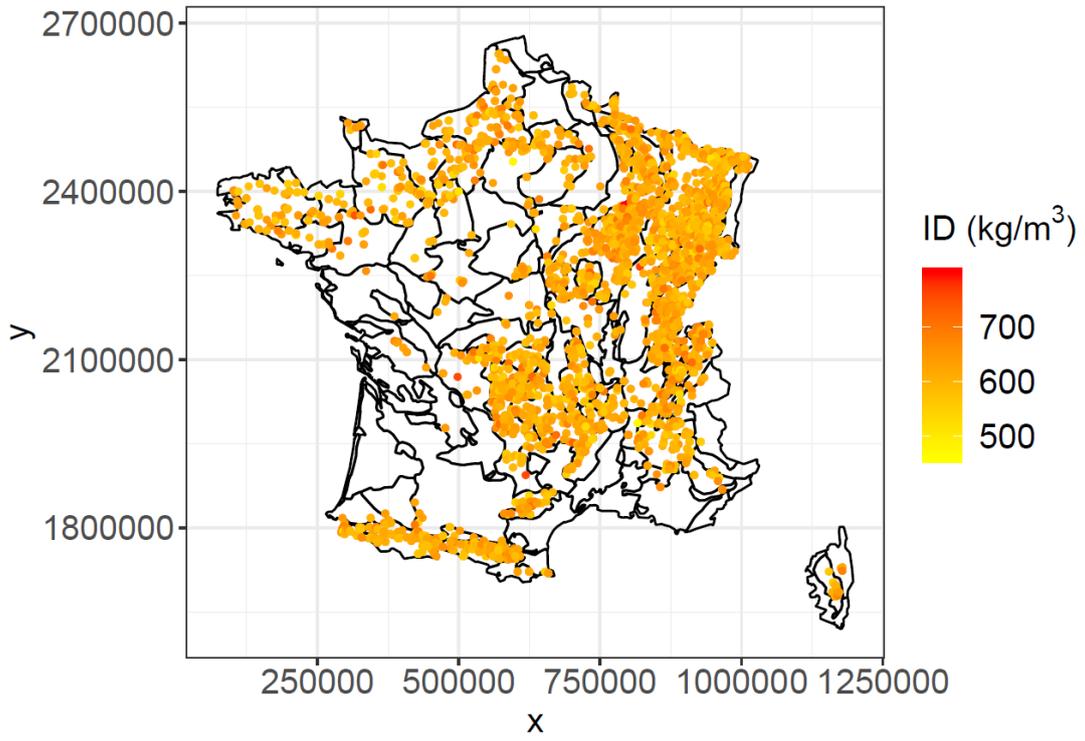




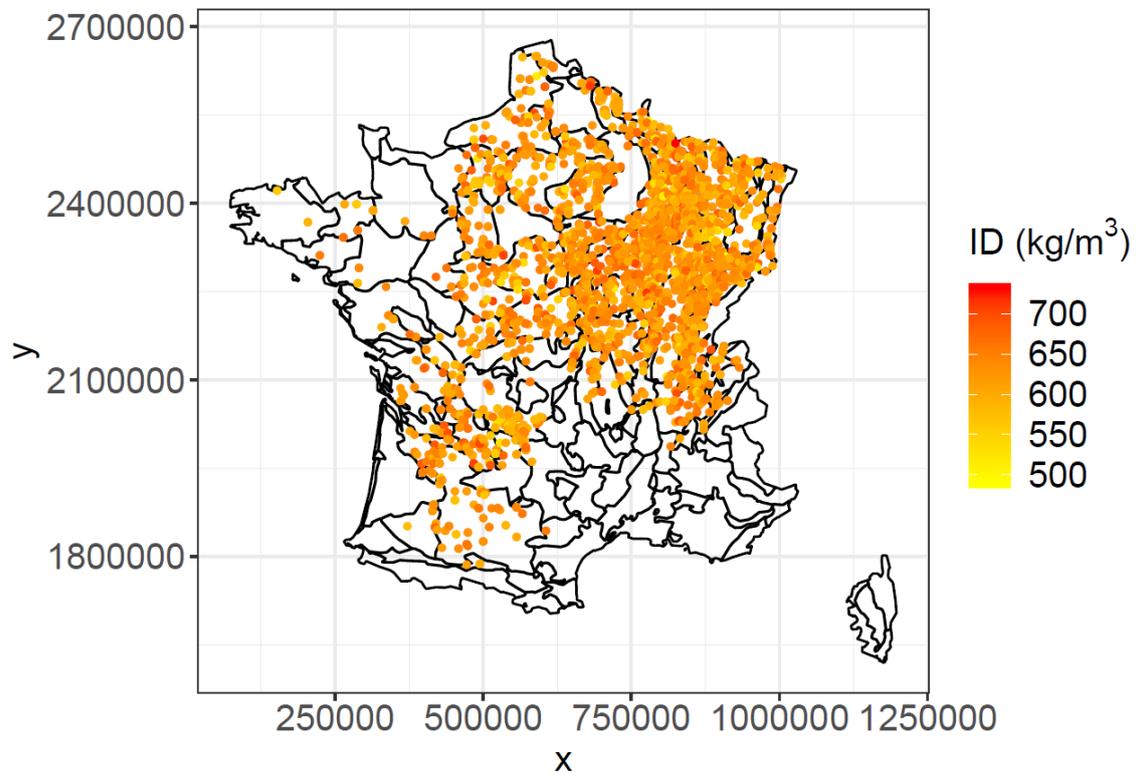
Annexe 5 : Carte d'ID pour les espèces principales (> 1000 échantillons)



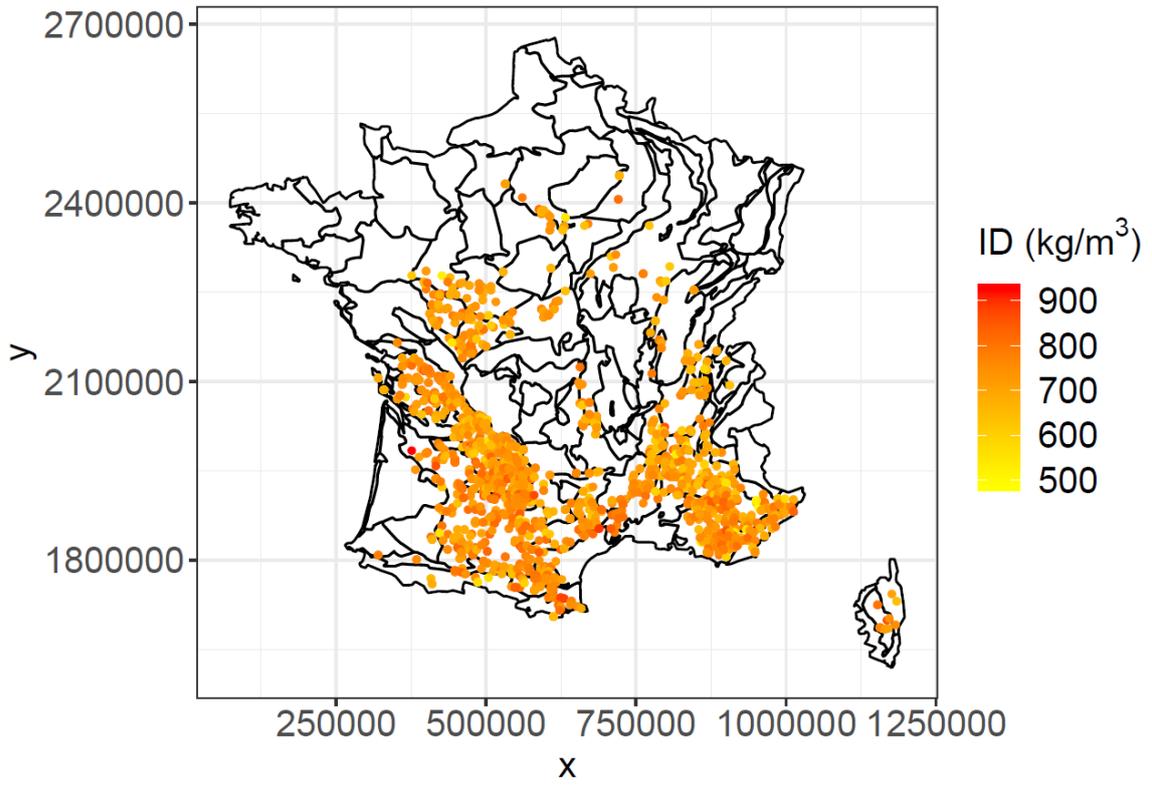
Hetre



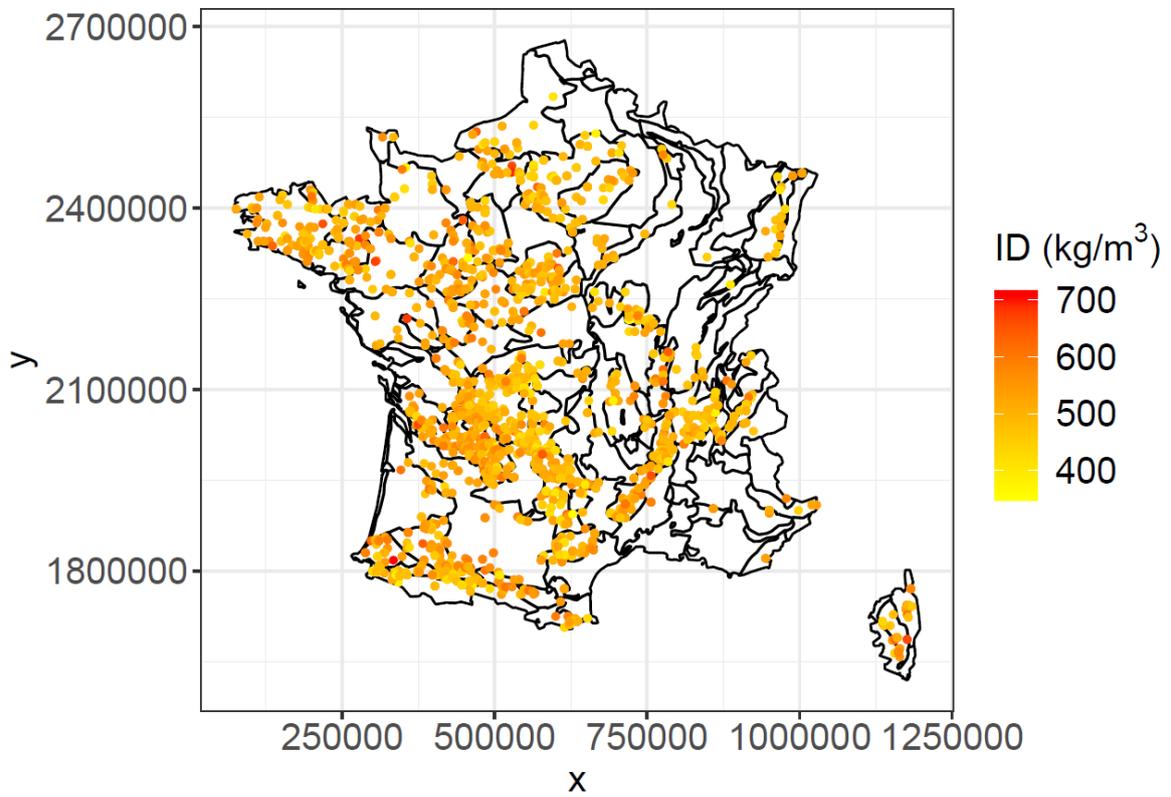
Charme



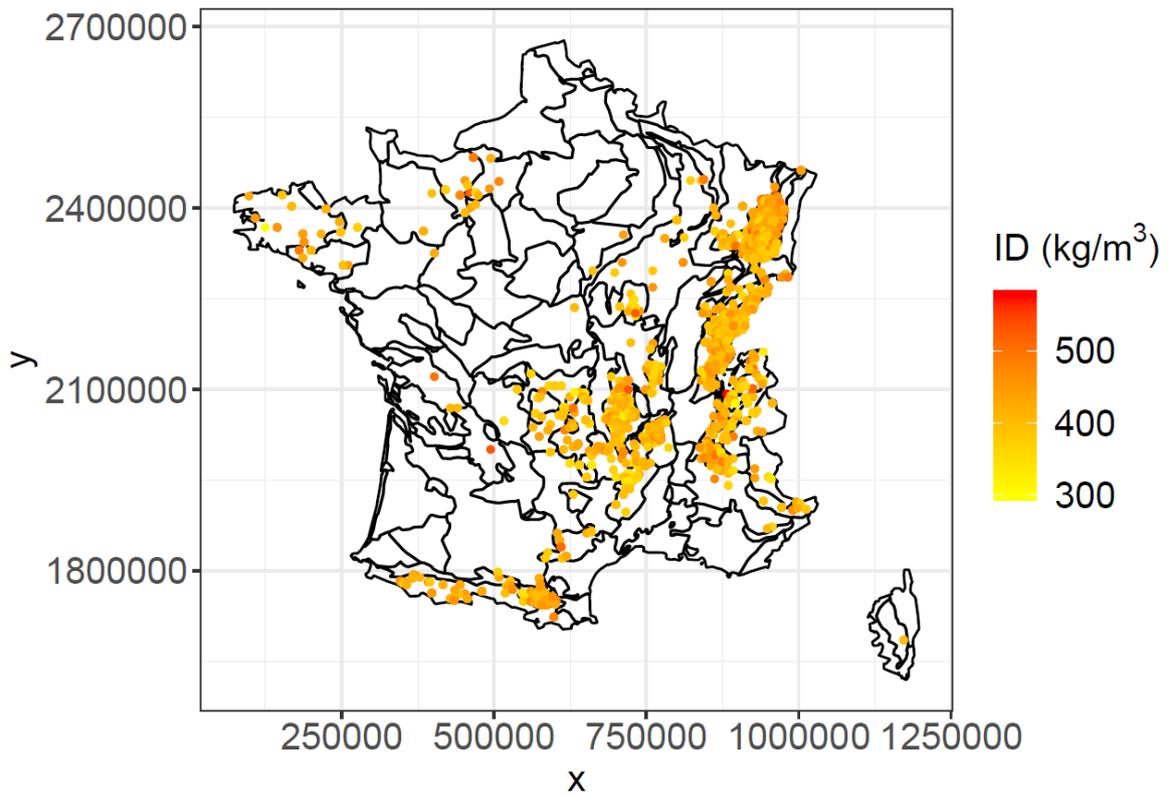
Chene pubescent



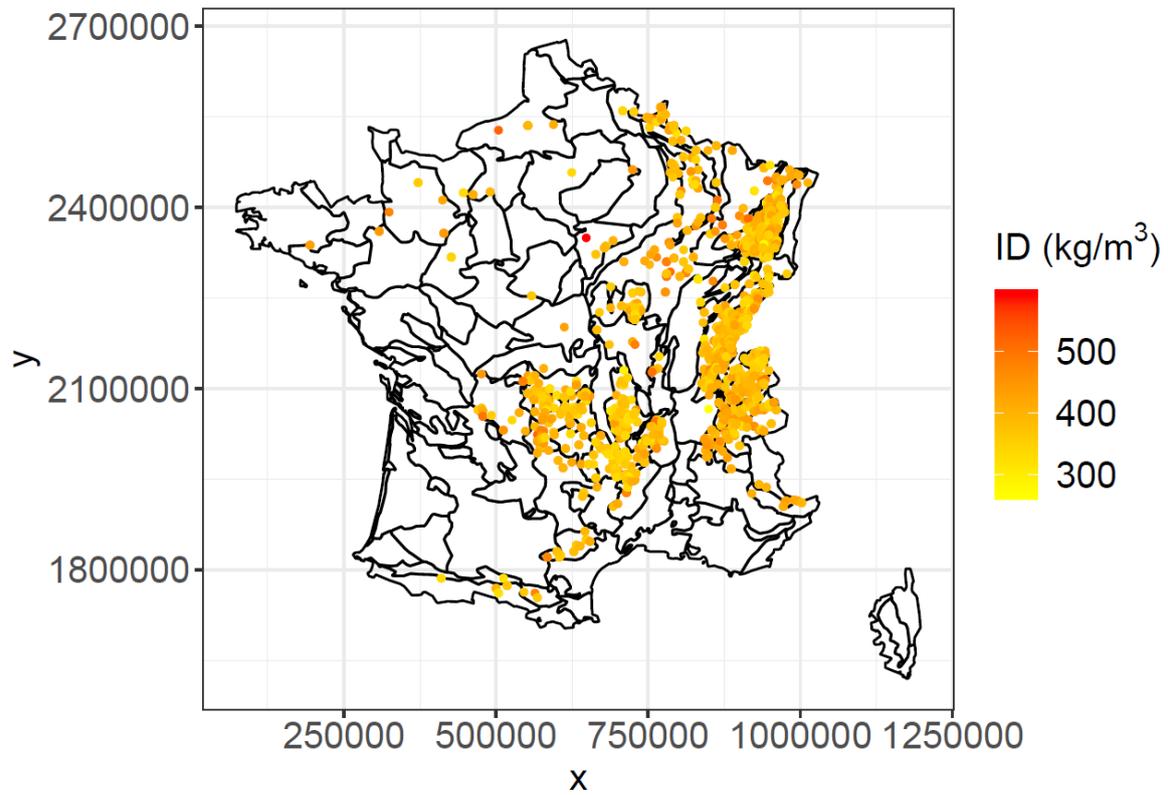
Chataignier



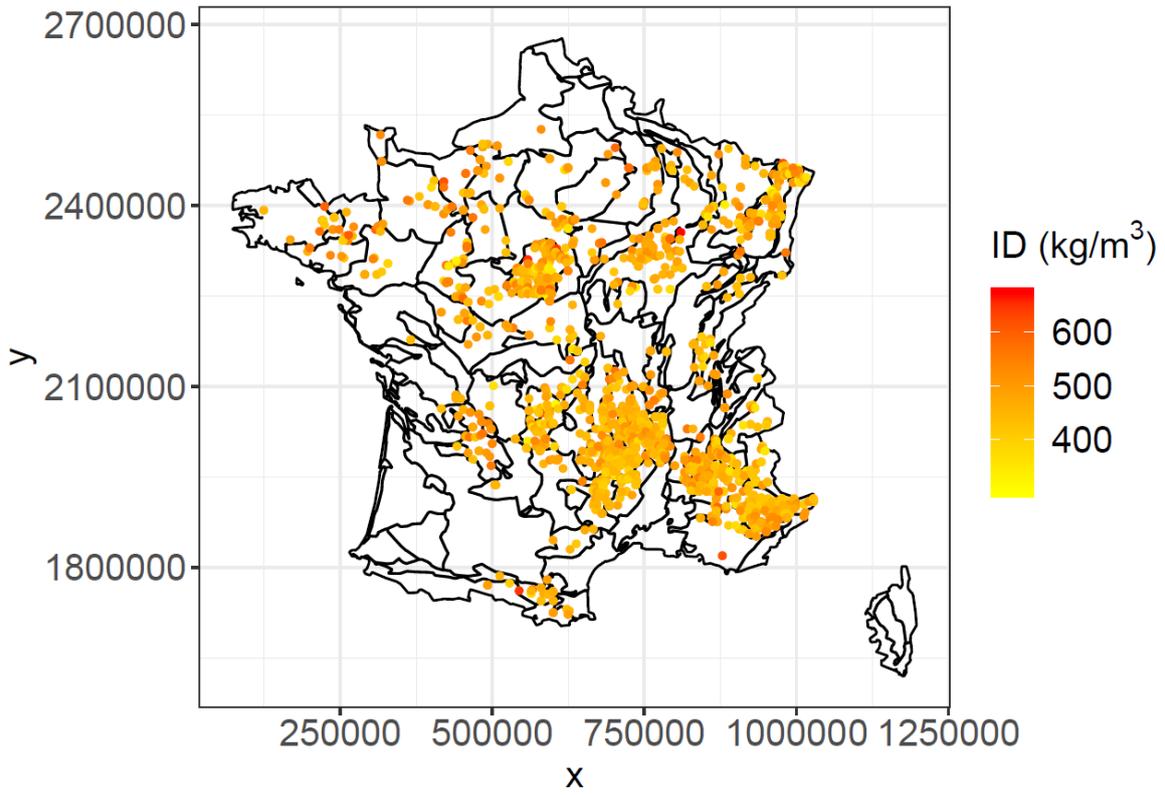
Sapin pectine



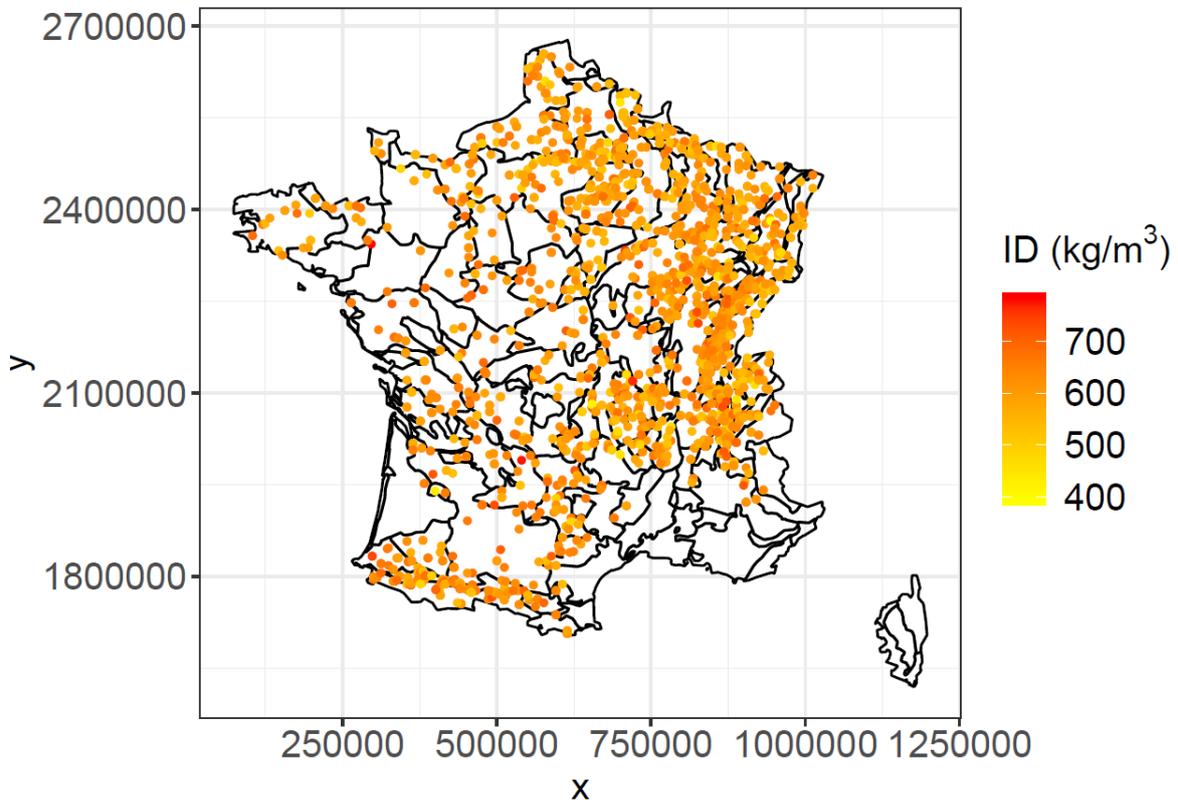
Epicea commun



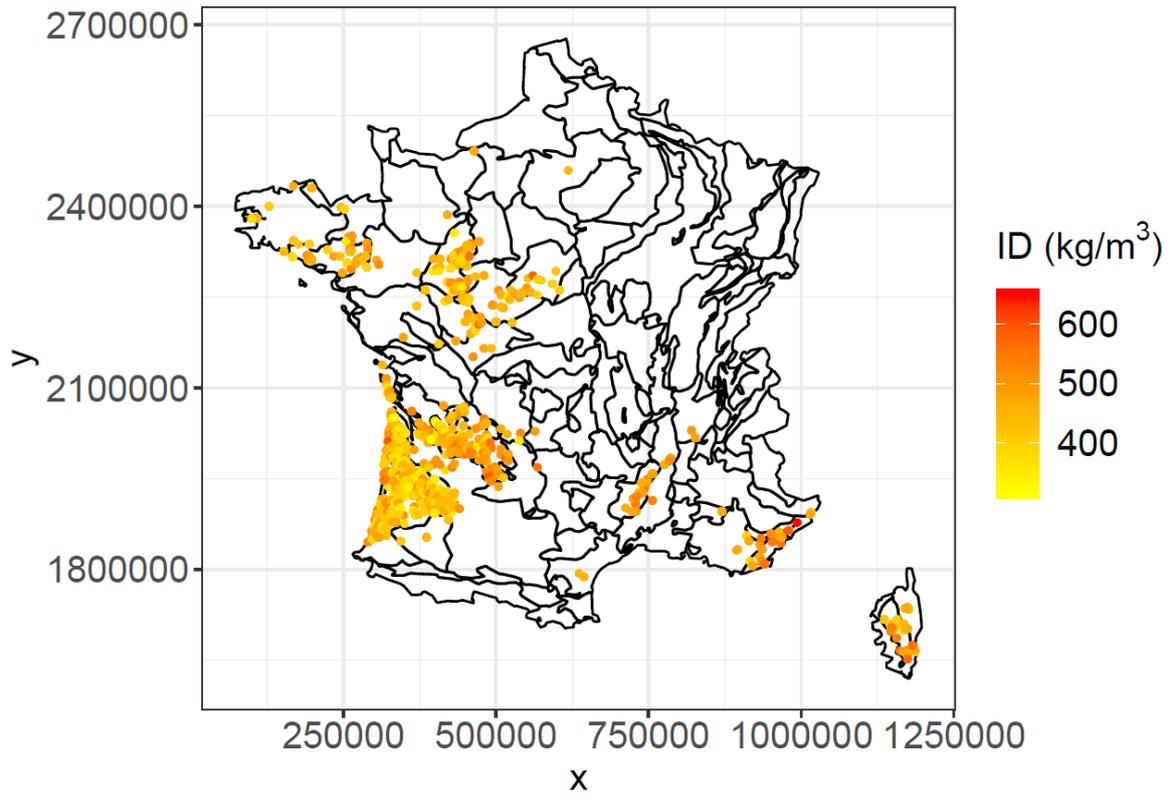
Pin sylvestre



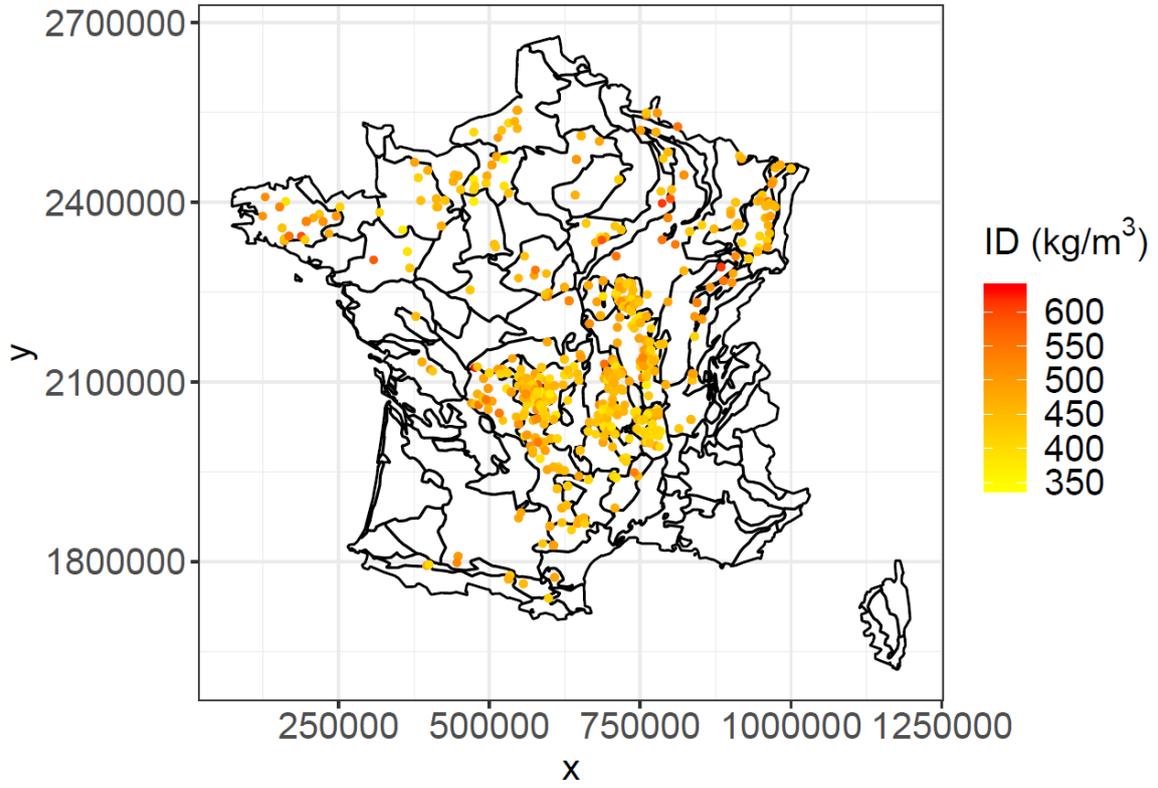
Frene commun



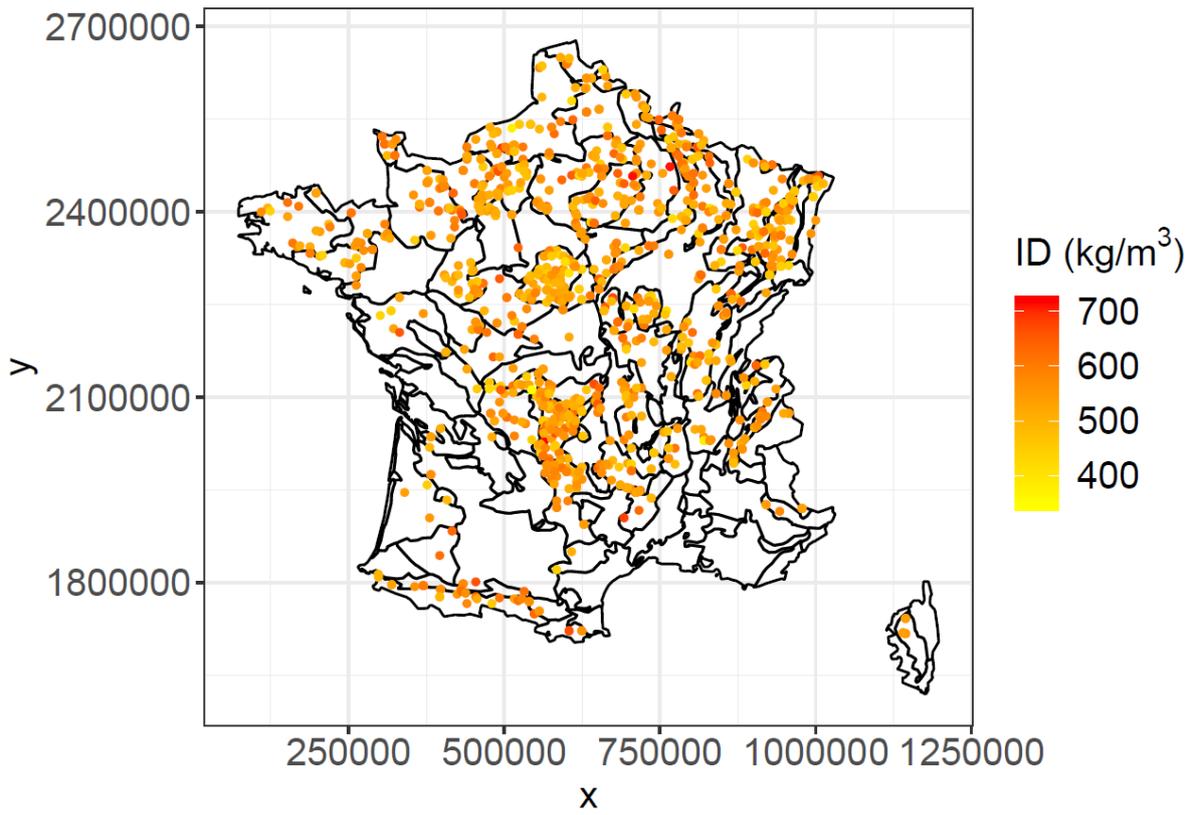
Pin maritime



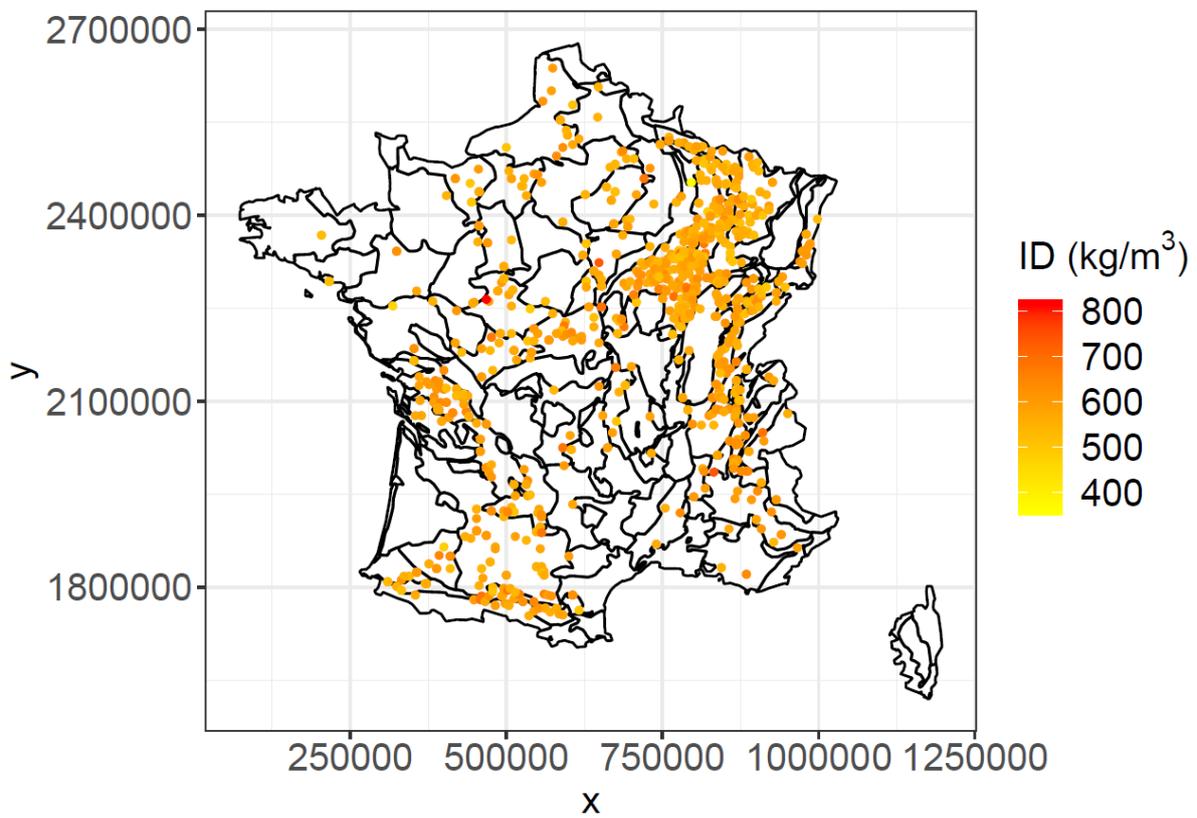
Douglas



Bouleau verruqueux



Erable champêtre



Annexe 6 : Analyse en intraspécifique de la variabilité de l'ID (régression linéaire et anova)

Variables géographiques

- Coordonnées

	espèce	nombre de carottes	xl			yl		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-9,72E-05	0,11	2,68E-66	-4,79E-05	0,03	4,41E-18
	Chêne sessile	2118	-4,77E-05	0,02	6,13E-11	-4,74E-05	0,02	2,06E-10
	Chêne pubescent	1292	-2,98E-05	0,01	1,95E-03	-7,53E-05	0,02	3,15E-08
	Chêne rouge	56	-2,93E-05	0,02	0,25	-3,97E-05	0,05	0,10
	Chêne tauzin	74	-1,24E-04	0,04	0,08	-9,63E-05	0,10	5,00E-03
	Châtaignier	694	-2,38E-05	0,01	0,01	-8,46E-07	1,25E-05	0,93
	Frêne commun	795	-2,25E-05	0,01	0,02	-3,06E-05	0,02	7,21E-05
	Robinier faux acacia	249	-4,27E-05	0,02	0,04	-7,88E-05	0,06	1,18E-04
ZSP+	Chêne-liège	64	-8,94E-05	0,04	0,11	7,55E-05	3,29E-03	0,65
	Hêtre	1523	-3,01E-06	1,69E-04	0,61	-9,34E-06	2,44E-03	0,05
	Merisier	153	-1,45E-05	2,80E-03	0,52	-1,99E-05	0,01	0,27
	Peuplier cultive	63	-1,97E-05	0,01	0,55	-5,71E-05	0,05	0,07
	Tremble	240	-3,44E-05	0,01	0,07	-4,07E-05	0,02	0,02
	Saule marsault	141	-4,08E-05	0,05	0,01	-5,57E-05	0,04	0,01
	Saule cendre	42	-5,12E-05	0,03	0,30	-7,49E-05	0,07	0,09
	Noisetier coudrier	41	-7,82E-05	0,10	0,05	5,42E-05	0,03	0,27
DP	Charme	546	6,67E-06	7,41E-04	0,53	1,08E-07	2,40E-07	0,99
	Bouleau verruqueux	335	-4,26E-05	0,02	0,01	-2,11E-05	0,01	0,14
	Bouleau pubescent	51	2,38E-05	0,01	0,42	4,10E-05	0,01	0,43
	Erable sycomore	211	2,73E-05	0,01	0,14	-4,90E-05	0,03	0,01
	Erable champêtre	154	1,01E-05	2,03E-03	0,58	-3,18E-05	0,02	0,07
	Erable de Montpellier	37	-2,70E-05	0,02	0,43	-1,52E-04	0,10	0,05

	Tilleul à petites feuilles	63	9,07E-05	0,08	0,03	3,88E-06	2,67E-04	0,90
	Tilleul à grandes feuilles	46	3,78E-05	0,02	0,36	1,25E-05	2,38E-03	0,75
	Aulne glutineux	174	-4,11E-06	4,70E-04	0,78	-3,66E-05	0,04	0,01
	Aubépine monogyne	39	-1,63E-05	3,52E-03	0,72	8,23E-05	0,17	0,01
R	Sapin pectine	708	8,54E-06	1,03E-03	0,39	2,51E-05	0,01	3,53E-03
	Epicéa commun	849	2,18E-05	4,57E-03	0,05	7,85E-06	9,87E-04	0,36
	Epicéa de Sitka	55	-2,93E-05	0,02	0,30	2,77E-05	0,01	0,48
	Douglas	639	-1,69E-06	3,59E-05	0,88	2,89E-05	0,01	4,16E-03
	Pin sylvestre	1219	-3,03E-05	0,01	3,25E-03	3,21E-05	0,01	3,89E-04
	Pin maritime	994	7,13E-05	0,05	9,62E-12	-5,79E-07	2,09E-06	0,96
	Pin noir d'Autriche	215	-5,60E-06	6,73E-05	0,90	1,06E-04	0,09	6,12E-06
	Pin d'Alep	215	9,92E-06	3,82E-04	0,78	1,17E-04	0,01	0,22
	Pin laricio de corse	210	8,05E-05	0,07	1,11E-04	-5,67E-05	0,04	4,38E-03
	Mélèze d'Europe	104	1,49E-04	0,03	0,06	-1,20E-04	0,11	7,63E-04

- Altitude

	espèce	nombre de carottes	altitude		
			Pente (kg/m ³ /m)	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-0,04	0,02	2,98E-12
	Chêne sessile	2118	-8,88E-04	9,60E-06	0,89
	Chêne pubescent	1292	-0,03	0,02	3,55E-06
	Chêne rouge	56	-0,06	0,05	0,11
	Chêne tauzin	74	0,10	0,05	0,06
	Châtaignier	694	-0,03	0,02	1,05E-03
	Frêne commun	795	0,01	2,12E-03	0,20
	Robinier faux acacia	249	0,01	9,73E-04	0,62
ZSP+	Chêne-liège	64	0,05	4,51E-03	0,60
	Hêtre	1523	-7,91E-04	4,99E-05	0,78
	Merisier	153	-0,01	1,08E-03	0,69
	Peuplier cultivé	63	-0,01	5,72E-04	0,85
	Tremble	240	-0,01	4,82E-03	0,28
	Saule marsault	141	-0,02	0,01	0,20
	Saule cendre	42	-0,03	0,01	0,48
	Noisetier coudrier	41	-0,04	0,02	0,44
DP	Charme	546	0,01	6,74E-04	0,54
	Bouleau verruqueux	335	0,01	0,01	0,14
	Bouleau pubescent	51	0,04	0,01	0,46
	Erable sycomore	211	0,02	0,02	0,04
	Erable champêtre	154	0,03	0,02	0,10
	Erable de Montpellier	37	3,31E-03	3,92E-04	0,91
	Tilleul à petites feuilles	63	0,01	5,88E-04	0,85
	Tilleul à grandes feuilles	46	0,07	0,11	0,03
	Aulne glutineux	174	0,03	0,02	0,04
	Aubépine monogyne	39	-0,05	0,08	0,09
R	Sapin pectiné	708	-0,01	0,01	0,04
	Epicéa commun	849	-2,05E-03	3,75E-04	0,57
	Epicéa de Sitka	55	-0,05	0,06	0,06

Douglas	639	-0,05	0,09	1,00E-14
Pin sylvestre	1219	-0,03	0,03	5,88E-10
Pin maritime	994	0,06	0,02	1,05E-06
Pin noir d'Autriche	215	-0,06	0,09	1,23E-05
Pin d'Alep	215	-0,02	3,54E-03	0,39
Pin laricio de corse	210	0,03	0,03	0,02
Mélèze d'Europe	104	0,03	0,10	1,09E-03

- Découpages géographiques

	espèce	nombre de carottes	Département		GRECO		SER	
			R ²	p-value	R ²	p-value	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	0,19	2,21E-66	0,10	4,98E-56	0,17	2,34E-62
	Chêne sessile	2118	0,15	3,00E-33	0,04	1,42E-14	0,14	7,88E-35
	Chêne pubescent	1292	0,14	3,55E-17	0,04	6,25E-09	0,12	2,39E-14
	Chêne rouge	56	0,61	0,04	0,15	0,21	0,57	0,06
	Chêne tauzin	74	0,25	0,06	0,11	0,05	0,34	3,91E-03
	Châtaignier	694	0,18	9,16E-06	0,06	3,13E-06	0,16	1,75E-05
	Frêne commun	795	0,12	0,12	0,02	0,03	0,11	0,05
	Robinier faux acacia	249	0,26	0,13	0,07	0,03	0,23	0,05
ZSP+	Chêne-liège	64	0,05	0,54	0,03	0,20	0,04	0,44
	Hêtre	1523	0,06	0,03	0,02	0,01	0,06	0,01
	Merisier	153	0,41	0,50	0,10	0,07	0,39	0,22
	Peuplier cultivé	63	0,74	4,07E-03	0,05	0,80	0,52	0,10
	Tremble	240	0,40	0,01	0,08	0,02	0,31	0,02
	Saule marsault	141	0,50	0,01	0,12	0,01	0,50	1,47E-04
	Saule cendre	42	0,59	0,06	0,06	0,82	0,57	0,03
	Noisetier coudrier	41	0,72	0,05	0,23	0,23	0,75	0,01
DP	Charme	546	0,12	0,37	0,03	0,06	0,10	0,18
	Bouleau verruqueux	335	0,29	0,01	0,06	0,03	0,24	0,02
	Bouleau pubescent	51	0,40	0,20	0,11	0,24	0,36	0,06
	Erable sycomore	211	0,30	0,05	0,07	0,04	0,30	3,89E-03
	Erable champêtre	154	0,34	0,28	0,06	0,26	0,35	0,07
	Erable de Montpellier	37	0,54	0,15	0,22	0,26	0,40	0,34
	Tilleul à petites feuilles	63	0,58	0,14	0,19	0,06	0,47	0,13
	Tilleul à grandes feuilles	46	0,59	0,04	0,24	0,08	0,43	0,12
	Aulne glutineux	174	0,42	0,04	0,12	0,01	0,37	0,01
	Aubépine monogyne	39	0,69	0,33	0,09	0,89	0,71	0,23
R	Sapin pectiné	708	0,17	2,89E-08	0,06	9,72E-07	0,13	1,32E-06
	Epicéa commun	849	0,12	1,21E-05	0,06	5,78E-08	0,11	2,25E-06
	Epicéa de Sitka	55	0,31	0,25	0,04	0,53	0,15	0,83

Douglas	639	0,19	5,71E-07	0,06	3,38E-06	0,19	4,65E-10
Pin sylvestre	1219	0,13	6,07E-09	0,02	0,01	0,11	5,45E-08
Pin maritime	994	0,15	5,72E-19	0,07	1,25E-12	0,17	3,70E-20
Pin noir d'Autriche	215	0,27	1,37E-03	0,11	1,04E-03	0,20	4,53E-03
Pin d'Alep	215	0,07	0,11	3,45E-03	0,39	0,02	0,57
Pin laricio de corse	210	0,40	3,67E-05	0,12	5,29E-04	0,39	2,09E-07
Mélèze d'Europe	104	0,29	3,81E-03	0,23	2,23E-05	0,27	1,51E-03

Variables environnementales

- Réserve utile

	Espèce	nombre de carottes	réserve utile		
			Pente (kg/m ³ /mm)	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-0,11	0,01	9,04E-06
	Chêne sessile	2118	-0,17	0,02	1,02E-11
	Chêne pubescent	1292	0,12	0,01	3,96E-03
	Chêne rouge	56	0,13	0,02	0,36
	Chêne tauzin	74	0,18	0,02	0,23
	Châtaignier	694	-0,05	1,95E-03	0,25
	Frêne commun	795	-0,06	3,33E-03	0,11
	Robinier faux acacia	249	-0,14	0,01	0,13
ZSP+	Chêne-liège	64	-0,11	7,23E-04	0,84
	Hêtre	1523	-0,09	0,01	3,93E-04
	Merisier	153	-0,23	0,05	0,01
	Peuplier cultivate	63	-0,24	0,04	0,13
	Tremble	240	-0,10	0,01	0,19
	Saule marsault	141	-0,08	0,01	0,38
	Saule cendre	42	0,07	2,03E-03	0,78
	Noisetier coudrier	41	-0,17	0,01	0,54
DP	Charme	546	-0,02	1,01E-03	0,46
	Bouleau verruqueux	335	-0,10	0,01	0,11
	Bouleau pubescent	51	0,12	0,01	0,46
	Erable sycomore	211	-0,30	0,09	1,00E-05
	Erable champêtre	154	-0,19	0,05	0,01
	Erable de Montpellier	37	-0,58	0,08	0,09
	Tilleul à petites feuilles	63	-0,09	0,01	0,50
	Tilleul à grandes feuilles	46	-0,57	0,23	8,03E-04
	Aulne glutineux	174	-0,01	1,64E-04	0,87
	Aubépine monogyne	39	0,23	0,05	0,20
R	Sapin pectine	708	-0,10	0,01	0,01
	Epicéa commun	849	-0,13	0,02	4,99E-05

Epicéa de Sitka	55	-0,11	0,01	0,41
Douglas	639	0,10	0,01	0,01
Pin sylvestre	1219	0,06	1,28E-03	0,22
Pin maritime	994	0,14	0,01	0,02
Pin noir d'Autriche	215	0,00	4,08E-07	0,99
Pin d'Alep	215	0,15	4,91E-03	0,31
Pin laricio de corse	210	-0,33	0,03	0,01
Mélèze d'Europe	104	-0,14	0,01	0,47

- Niveau trophique

	espèce	nombre de carottes	niveau trophique		
			Pente (kg/m ³ /SBI)	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-2,43	0,01	6,78E-06
	Chêne sessile	2118	3,64	0,02	1,39E-12
	Chêne pubescent	1292	-0,97	9,28E-04	0,28
	Chêne rouge	56	0,72	1,09E-03	0,81
	Chêne tauzin	74	13,32	0,02	0,18
	Châtaignier	694	-4,28	0,01	0,01
	Frêne commun	795	-0,67	4,31E-04	0,56
	Robinier faux acacia	249	0,23	3,24E-05	0,93
ZSP+	Chêne-liège	64	-23,69	0,02	0,29
	Hêtre	1523	1,49	0,01	4,03E-04
	Merisier	153	0,18	5,24E-05	0,93
	Peuplier cultivé	63	10,77	0,07	0,05
	Tremble	240	-0,55	4,00E-04	0,76
	Saule marsault	141	-4,57	0,03	0,05
	Saule cendre	42	-4,88	0,02	0,33
	Noisetier coudrier	41	-6,07	0,04	0,22
DP	Charme	546	1,17	3,56E-03	0,17
	Bouleau verruqueux	335	0,23	7,45E-05	0,88
	Bouleau pubescent	51	0,70	2,78E-04	0,91
	Erable sycomore	211	2,19	0,01	0,27
	Erable champêtre	154	15,71	0,11	3,51E-05
	Erable de Montpellier	37	-5,81	0,04	0,26
	Tilleul à petites feuilles	63	0,92	1,02E-03	0,81
	Tilleul à grandes feuilles	46	3,38	0,01	0,63
	Aulne glutineux	174	-1,74	4,90E-03	0,38
	Aubépine monogyne	39	-1,78	4,48E-03	0,71
R	Sapin pectiné	708	-1,76	0,01	0,01
	Epicéa commun	849	1,50	0,01	0,01
	Epicéa de Sitka	55	2,27	0,01	0,47

Douglas	639	-0,63	5,47E-04	0,56
Pin sylvestre	1219	-0,99	2,71E-03	0,07
Pin maritime	994	5,92	0,02	8,46E-05
Pin noir d'Autriche	215	-1,22	6,24E-04	0,72
Pin d'Alep	215	-4,11	0,02	0,06
Pin laricio de corse	210	1,61	2,61E-03	0,48
Mélèze d'Europe	104	1,90	0,01	0,39

- Roche et humus

	espèce	nombre de carottes	roche		humus	
			R ²	p-value	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	0,02	1,05E-06	0,01	3,58E-04
	Chêne sessile	2118	0,04	2,42E-14	0,02	8,10E-07
	Chêne pubescent	1292	0,01	0,21	0,01	0,06
	Chêne rouge	56	0,24	2,08E-03	0,06	0,34
	Chêne tauzin	74	0,02	0,45	0,04	0,64
	Châtaignier	694	0,01	0,23	0,02	2,82E-02
	Frêne commun	795	0,03	0,03	0,01	0,18
	Robinier faux acacia	249	0,02	0,72	0,03	0,25
ZSP+	Chêne-liège	64	0,09	0,23	0,09	0,25
	Hêtre	1523	0,02	2,59E-03	0,01	0,01
	Merisier	153	0,03	0,84	0,02	0,50
	Peuplier cultivate	63	0,09	0,36	0,01	0,89
	Tremble	240	0,05	0,07	0,02	0,54
	Saule marsault	141	0,04	0,77	0,08	0,05
	Saule cendre	42	0,08	0,52	0,10	0,24
	Noisetier coudrier	41	0,05	0,58	0,11	0,36
DP	Charme	546	0,03	0,04	0,01	0,27
	Bouleau verruqueux	335	0,03	0,38	0,03	0,11
	Bouleau pubescent	51	3,55E-03	0,92	0,04	0,78
	Erable sycomore	211	0,03	0,51	0,12	1,20E-04
	Erable champêtre	154	0,08	0,03	0,04	0,10
	Erable de Montpellier	37	0,07	0,69	4,70E-03	0,92
	Tilleul à petites feuilles	63	0,11	0,33	0,03	0,58
	Tilleul à grandes feuilles	46	0,18	0,04	0,17	0,11
	Aulne glutineux	174	0,02	0,79	0,07	0,07
	Aubépine monogyne	39	0,10	0,62	0,15	0,13
R	Sapin pectine	708	0,03	0,01	0,04	1,21E-04
	Epicéa commun	849	0,07	2,14E-10	0,05	1,82E-07
	Epicéa de Sitka	55	0,01	0,86	0,17	0,09

Douglas	639	0,05	1,54E-04	0,02	0,01
Pin sylvestre	1219	0,01	0,06	0,03	2,61E-07
Pin maritime	994	0,06	1,04E-10	0,07	3,86E-13
Pin noir d'Autriche	215	0,08	0,02	0,04	0,14
Pin d'Alep	215	0,05	0,13	0,04	0,11
Pin laricio de corse	210	0,14	6,10E-06	0,06	0,03
Mélèze d'Europe	104	0,13	0,03	0,05	0,45

Variables sylvicoles

- De compétition

	espèce	nombre de carottes	N			G		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	2,17E-03	4,71E-04	0,27	-0,22	2,70E-03	0,01
	Chêne sessile	2118	0,01	0,01	1,90E-07	-0,44	0,01	5,87E-05
	Chêne pubescent	1292	9,04E-04	9,02E-05	0,73	0,33	4,04E-03	0,02
	Chêne rouge	56	-0,02	0,04	0,13	-0,11	1,60E-03	0,78
	Chêne tauzin	74	-0,01	0,01	0,32	-0,31	0,01	0,49
	Châtaignier	694	-0,01	0,01	0,02	-0,63	0,03	2,09E-06
	Frêne commun	795	-3,08E-03	1,35E-03	0,31	-0,37	0,01	4,30E-03
	Robinier faux acacia	249	2,82E-04	6,93E-06	0,97	0,72	0,03	0,01
ZSP+	Chêne-liège	64	0,01	2,24E-03	0,71	0,91	0,02	0,30
	Hêtre	1523	0,01	0,01	5,61E-05	-0,23	0,01	3,18E-03
	Merisier	153	-4,65E-03	3,32E-03	0,49	-0,80	0,04	0,02
	Peuplier cultive	63	-0,02	0,03	0,16	0,50	0,02	0,35
	Tremble	240	-6,89E-04	7,41E-05	0,90	0,19	1,94E-03	0,50
	Saule marsault	141	-0,01	0,01	0,34	-0,13	9,72E-04	0,73
	Saule cendre	42	-0,01	0,02	0,43	-1,58	0,03	0,26
	Noisetier coudrier	41	0,01	0,02	0,40	1,77	0,08	0,08
DP	Charme	546	-4,52E-03	0,01	0,06	0,29	0,01	0,05
	Bouleau verruqueux	335	-0,01	0,01	0,07	1,42	0,11	2,29E-09
	Bouleau pubescent	51	-1,34E-03	4,70E-04	0,88	1,08	0,09	0,03
	Erable sycomore	211	-0,01	3,13E-03	0,42	-0,13	1,39E-03	0,59
	Erable champêtre	154	3,93E-03	3,61E-03	0,47	-0,43	0,01	0,16
	Erable de Montpellier	37	-0,01	0,05	0,19	-0,94	0,04	0,24

	Tilleul à petites feuilles	63	0,01	0,01	0,51	0,36	0,01	0,40
	Tilleul à grandes feuilles	46	0,01	0,02	0,40	0,53	0,01	0,48
	Aulne glutineux	174	1,05E-03	1,63E-04	0,87	0,25	0,01	0,22
	Aubépine monogyne	39	4,42E-03	1,45E-03	0,83	-0,43	3,83E-03	0,73
R	Sapin pectine	708	-0,01	0,01	0,01	-0,42	0,02	8,06E-05
	Epicéa commun	849	4,63E-03	2,86E-03	0,12	-0,36	0,02	3,88E-05
	Epicéa de Sitka	55	0,02	0,02	0,34	-0,85	0,10	0,02
	Douglas	639	-0,01	3,34E-03	0,15	0,02	8,13E-05	0,82
	Pin sylvestre	1219	-3,77E-03	1,08E-03	0,26	0,83	0,04	1,99E-12
	Pin maritime	994	-0,01	0,01	0,01	1,65	0,13	3,42E-30
	Pin noir d'Autriche	215	-0,01	3,16E-03	0,41	1,59	0,12	2,05E-07
	Pin d'Alep	215	0,01	0,01	0,26	1,25	0,09	1,22E-05
	Pin laricio de corse	210	-0,01	2,59E-03	0,48	1,32	0,10	5,79E-06
	Mélèze d'Europe	104	-0,01	4,38E-03	0,50	0,66	0,02	0,11

	espèce	nombre de carottes	Dg			Gini		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-59	0,01	7,75E-08	-33	0,01	2,85E-07
	Chêne sessile	2118	-108	0,04	1,82E-20	-53	0,03	4,56E-14
	Chêne pubescent	1292	55	2,82E-03	0,06	31	0,01	0,01
	Chêne rouge	56	93	0,04	0,13	94	0,09	0,03
	Chêne tauzin	74	44	0,01	0,46	5	3,45E-04	0,88
	Châtaignier	694	-43	0,01	0,03	-4	1,86E-04	0,72
	Frêne commun	795	-41	4,07E-03	0,08	-34	0,01	2,36E-03
	Robinier faux acacia	249	234	0,04	1,85E-03	80	0,04	3,25E-03
ZSP+	Chêne-liège	64	218	0,04	0,13	-75	0,03	0,18
	Hêtre	1523	-61	0,03	3,09E-11	-16	3,39E-03	0,02
	Merisier	153	-72	0,01	0,30	-70	0,06	4,49E-03
	Peuplier cultivate	63	178	0,07	0,04	33	0,01	0,41
	Tremble	240	21	1,22E-03	0,59	-9	6,39E-04	0,70
	Saule marsault	141	108	0,02	0,12	54	0,03	0,05
	Saule cendre	42	-157	0,04	0,24	-21	3,70E-03	0,71
	Noisetier coudrier	41	782	0,12	0,03	74	0,04	0,25
DP	Charme	546	51	0,02	1,07E-03	45	0,04	7,95E-06
	Bouleau verruqueux	335	250	0,13	6,96E-11	77	0,05	2,83E-05
	Bouleau pubescent	51	282	0,14	0,01	38	0,02	0,33
	Erable sycomore	211	-5	6,60E-05	0,91	15	2,56E-03	0,47
	Erable champêtre	154	-139	0,06	2,86E-03	-66	0,06	3,69E-03
	Erable de Montpellier	37	40	2,60E-03	0,76	-9	8,37E-04	0,87
	Tilleul à petites feuilles	63	11	3,51E-04	0,89	-9	5,35E-04	0,86

	Tilleul à grandes feuilles	46	-28	1,44E-03	0,80	39	0,01	0,45
	Aulne glutineux	174	17	8,30E-04	0,72	5	2,85E-04	0,83
	Aubépine monogyne	39	-43	2,02E-03	0,80	-11	2,75E-03	0,77
R	Sapin pectine	708	-11	6,18E-04	0,51	12	1,53E-03	0,30
	Epicéa commun	849	-71	0,02	1,05E-05	43	0,03	3,16E-06
	Epicéa de Sitka	55	-140	0,11	0,02	76	0,07	0,07
	Douglas	639	35	0,01	0,01	58	0,05	1,30E-08
	Pin sylvestre	1219	169	0,05	2,58E-14	53	0,02	1,30E-05
	Pin maritime	994	271	0,18	2,35E-44	125	0,13	1,39E-30
	Pin noir d'Autriche	215	492	0,21	1,24E-12	160	0,11	1,25E-06
	Pin d'Alep	215	66	0,02	0,05	78	0,08	2,52E-05
	Pin laricio de corse	210	296	0,16	4,24E-09	152	0,12	1,02E-06
	Mélèze d'Europe	104	198	0,09	2,21E-03	127	0,13	1,68E-04

- Propriété (D = domaniale, C = communale, P = privée)

	espèce	nombre de carottes	Propriétés			
			R ²	p-value	écart max	types de l'écart max
ZIP	Chêne pédonculé	2571	0,02	1,63E-11	23	D/P
	Chêne sessile	2118	0,02	8,84E-10	18	D/P
	Chêne pubescent	1292	0,01	0,01	22	C/P
	Chêne rouge	56	0,01	0,74	15	C/D
	Chêne tauzin	74	-	-	-	-
	Châtaignier	694	1,64E-03	0,57	21	C/D
	Frêne commun	795	0,01	0,09	24	D/P
	Robinier faux acacia	249	0,03	0,03	54	C/P
ZSP+	Chêne-liège	64	0,08	0,07	126	C/D
	Hêtre	1523	1,52E-03	0,32	4	D/P
	Merisier	153	8,60E-04	0,94	7	D/P
	Peuplier cultivate	63	0,01	0,41	51	C/P
	Tremble	240	0,01	0,20	27	C/D
	Saule marsault	141	0,01	0,52	15	D/P
	Saule cendre	42	-	-	-	-
	Noisetier coudrier	41	1,48E-03	0,97	13	C/D
DP	Charme	546	1,67E-03	0,64	3	C/D
	Bouleau verruqueux	335	0,05	5,77E-04	30	D/P
	Bouleau pubescent	51	0,02	0,58	18	D/P
	Erable sycomore	211	0,02	0,14	23	C/D
	Erable champêtre	154	0,04	0,06	35	C/D
	Erable de Montpellier	37	0,06	0,34	38	D/P
	Tilleul à petites feuilles	63	0,02	0,61	20	C/D
	Tilleul à grandes feuilles	46	0,25	2,65E-03	51	C/P
	Aulne glutineux	174	0,01	0,43	25	C/D
	Aubépine monogyne	39	0,01	0,85	26	C/P
R	Sapin pectine	708	0,01	0,10	9	D/P
	Epicéa commun	849	0,01	0,01	14	D/P
	Epicéa de Sitka	55	0,06	0,24	60	C/D

Douglas	639	0,02	3,88E-04	25	D/P
Pin sylvestre	1219	2,77E-03	0,19	10	C/P
Pin maritime	994	0,01	1,93E-03	39	C/D
Pin noir d'Autriche	215	0,03	0,03	42	C/D
Pin d'Alep	215	0,02	0,20	22	D/P
Pin laricio de corse	210	0,03	0,04	34	C/P
Mélèze d'Europe	104	0,04	0,13	35	D/P

- De composition

	espèce	nombre de carottes	Diversité		Composition F/R	
			R ²	p-value	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	0,01	5,07E-04	1,09E-03	0,44
	Chêne sessile	2118	0,01	0,05	1,70E-03	0,31
	Chêne pubescent	1292	0,01	0,10	2,63E-03	0,35
	Chêne rouge	56	0,20	0,03	3,04E-05	0,97
	Chêne tauzin	74	0,04	0,45	0,06	0,27
	Châtaignier	694	0,02	0,01	0,01	0,05
	Frêne commun	795	0,01	0,05	0,01	0,08
	Robinier faux acacia	249	0,03	0,19	3,90E-03	0,34
ZSP+	Chêne-liège	64	0,08	0,19	0,12	0,01
	Hêtre	1523	0,01	0,06	4,45E-04	0,88
	Merisier	153	0,01	0,91	0,04	0,10
	Peuplier cultive	63	0,19	0,02	-	-
	Tremble	240	0,03	0,19	0,01	0,75
	Saule marsault	141	0,04	0,53	0,07	0,04
	Saule cendre	42	0,17	0,29	0,01	0,85
	Noisetier coudrier	41	0,02	0,88	-	-
DP	Charme	546	4,84E-03	0,76	5,70E-04	0,86
	Bouleau verruqueux	335	0,03	0,08	4,01E-03	0,74
	Bouleau pubescent	51	0,07	0,69	0,02	0,36
	Erable sycomore	211	0,04	0,19	0,01	0,60
	Erable champêtre	154	0,02	0,77	0,01	0,60
	Erable de Montpellier	37	0,31	0,01	0,02	0,71
	Tilleul à petites feuilles	63	0,06	0,64	4,91E-04	0,86
	Tilleul à grandes feuilles	46	0,04	0,90	0,03	0,28
	Aulne glutineux	174	0,02	0,71	3,23E-03	0,78
	Aubépine monogyne	39	0,20	0,21	0,07	0,37
R	Sapin pectine	708	0,03	1,31E-03	0,01	0,11
	Epicéa commun	849	0,05	6,71E-09	0,04	9,06E-07
	Epicéa de Sitka	55	0,07	0,51	4,93E-03	0,97

Douglas	639	0,02	0,02	0,01	0,08
Pin sylvestre	1219	0,01	0,15	3,97E-03	0,19
Pin maritime	994	0,06	3,27E-12	0,07	1,20E-14
Pin noir d'Autriche	215	0,03	0,28	0,05	0,01
Pin d'Alep	215	0,01	0,36	0,01	0,70
Pin laricio de corse	210	0,03	0,17	0,07	3,09E-03
Mélèze d'Europe	104	0,08	0,10	0,04	0,33

Variables arbre

- De compétition

	espèce	nombre de carottes	d/Dg			BAL		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-8,43	0,01	2,67E-09	-55,92	0,02	2,50E-10
	Chêne sessile	2118	-8,23	0,01	1,67E-05	-127,00	0,08	4,69E-32
	Chêne pubescent	1292	13,39	0,01	9,43E-04	10,19	1,12E-04	0,74
	Chêne rouge	56	20,22	0,04	0,13	43,38	0,01	0,43
	Chêne tauzin	74	5,04	2,90E-03	0,65	45,26	0,01	0,52
	Châtaignier	694	-8,02	0,01	0,05	-15,72	2,19E-03	0,26
	Frêne commun	795	-8,67	0,01	0,01	-42,82	0,01	0,01
	Robinier faux acacia	249	36,74	0,05	7,12E-04	59,44	3,65E-03	0,40
ZSP+	Chêne-liège	64	-4,16	3,03E-03	0,67	-41,72	4,67E-03	0,67
	Hêtre	1523	-4,58	3,78E-03	0,02	-49,78	0,02	1,43E-07
	Merisier	153	-29,38	0,14	3,58E-06	-79,80	0,03	0,07
	Peuplier cultive	63	-5,43	0,01	0,59	-0,51	1,31E-06	0,99
	Tremble	240	11,12	0,01	0,09	-31,70	4,58E-03	0,36
	Saule marsault	141	-13,64	0,02	0,17	68,48	0,01	0,27
	Saule cendre	42	22,46	0,03	0,32	-285,45	0,07	0,18
	Noisetier coudrier	41	102,16	0,16	0,01	532,16	0,15	0,03
DP	Charme	546	8,55	0,01	0,02	32,49	0,02	1,36E-03
	Bouleau verruqueux	335	38,41	0,09	2,35E-08	82,04	0,02	0,03
	Bouleau pubescent	51	23,02	0,04	0,18	78,76	0,02	0,43
	Erable sycomore	211	17,12	0,03	0,02	41,30	0,01	0,33
	Erable champêtre	154	5,51	4,32E-03	0,43	-199,78	0,09	7,32E-04
	Erable de Montpellier	37	7,18	0,01	0,59	524,38	0,04	0,39

	Tilleul à petites feuilles	63	14,91	0,03	0,16	-48,79	0,01	0,47
	Tilleul à grandes feuilles	46	10,52	0,01	0,53	-93,60	0,02	0,39
	Aulne glutineux	174	11,04	0,02	0,11	57,13	0,03	0,07
	Aubépine monogyne	39	32,65	0,04	0,28	-3,93	5,20E-05	0,97
R	Sapin pectine	708	-4,17	2,71E-03	0,17	-7,17	5,10E-04	0,59
	Epicéa commun	849	6,57	0,01	0,03	-12,13	7,98E-04	0,45
	Epicéa de Sitka	55	-5,50	1,61E-03	0,78	-115,96	0,08	0,07
	Douglas	639	12,25	0,02	3,83E-04	89,87	0,04	7,01E-06
	Pin sylvestre	1219	14,48	0,01	3,10E-05	143,23	0,02	2,57E-06
	Pin maritime	994	37,83	0,12	3,94E-28	292,83	0,16	4,95E-30
	Pin noir d'Autriche	215	44,72	0,10	1,33E-06	642,10	0,21	4,65E-10
	Pin d'Alep	215	19,45	0,07	9,01E-05	111,81	0,02	0,05
	Pin laricio de corse	210	58,81	0,12	5,51E-07	202,76	0,08	3,55E-04
	Mélèze d'Europe	104	27,80	0,05	0,03	115,71	0,03	0,13

- De dimensions

	espèce	nombre de carottes	d13			htot		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-75,39	0,05	4,73E-28	-1,99	0,05	7,57E-29
	Chêne sessile	2118	-99,77	0,08	3,62E-39	-2,58	0,09	2,16E-44
	Chêne pubescent	1292	46,40	0,01	3,48E-03	1,07	0,01	1,41E-03
	Chêne rouge	56	84,62	0,10	0,02	1,09	0,03	0,20
	Chêne tauzin	74	31,33	0,01	0,47	0,18	3,64E-04	0,87
	Châtaignier	694	-40,79	0,01	1,66E-03	-2,11	0,05	4,65E-09
	Frêne commun	795	-51,73	0,02	2,90E-05	-1,61	0,05	8,16E-10
	Robinier faux acacia	249	167,29	0,07	2,56E-05	1,79	0,03	0,01
ZSP +	Chêne-liège	64	26,72	4,16E-03	0,61	2,65	0,01	0,38
	Hêtre	1523	-58,90	0,05	1,48E-18	-1,26	0,04	1,67E-15
	Merisier	153	- 142,24	0,12	1,29E-05	-4,68	0,24	1,51E-10
	Peuplier cultive	63	35,40	0,01	0,38	1,14	0,02	0,24
	Tremble	240	49,11	0,01	0,08	0,55	3,97E-03	0,33
	Saule marsault	141	-10,37	3,03E-04	0,84	-3,88	0,05	0,01
	Saule cendre	42	-15,46	6,11E-04	0,88	-0,90	1,93E-03	0,78
	Noisetier coudrier	41	539,33	0,19	4,69E-03	-3,55	0,02	0,43
DP	Charme	546	60,36	0,04	8,97E-06	1,51	0,05	2,85E-07
	Bouleau verriqueux	335	234,95	0,26	2,77E-23	3,93	0,16	9,81E-15
	Bouleau pubescent	51	180,88	0,15	4,32E-03	3,83	0,19	1,62E-03

	Erable sycomore	211	30,85	0,01	0,19	-1,12	0,02	0,04
	Erable champêtre	154	-22,85	3,94E-03	0,44	-1,98	0,05	4,94E-03
	Erable de Montpellier	37	21,14	4,30E-03	0,70	-2,07	0,03	0,32
	Tilleul à petites feuilles	63	26,38	0,01	0,55	1,24	0,02	0,28
	Tilleul à grandes feuilles	46	18,92	1,64E-03	0,79	-0,78	0,01	0,61
	Aulne glutineux	174	67,92	0,04	0,01	0,46	3,40E-03	0,44
	Aubépine monogyne	39	409,06	0,09	0,06	-0,66	5,46E-04	0,89
R	Sapin pectine	708	-23,57	0,01	0,03	-0,27	1,65E-03	0,28
	Epicéa commun	849	-16,57	2,69E-03	0,13	-0,39	0,00	0,08
	Epicéa de Sitka	55	- 121,17	0,13	0,01	-2,72	0,19	1,01E-03
	Douglas	639	55,07	0,04	3,75E-07	1,12	0,06	9,34E-10
	Pin sylvestre	1219	147,25	0,09	7,46E-26	3,02	0,10	4,87E-30
	Pin maritime	994	244,69	0,34	4,16E-92	5,84	0,34	1,05E-91
	Pin noir d'Autriche	215	330,59	0,34	9,37E-21	7,95	0,37	6,68E-23
	Pin d'Alep	215	131,74	0,13	2,94E-08	4,79	0,16	1,15E-09
	Pin laricio de corse	210	278,14	0,33	1,23E-19	6,12	0,32	5,16E-19
	Mélèze d'Europe	104	183,16	0,16	2,40E-05	3,11	0,10	9,45E-04

	espèce	nombre de carottes	Elancement			Volume		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	0,14	1,97E-03	0,02	-13,45	0,07	2,07E-39
	Chêne sessile	2118	0,20	3,93E-03	3,89E-03	-15,52	0,10	3,29E-52
	Chêne pubescent	1292	-0,18	2,42E-03	0,08	5,19	1,19E-03	0,22
	Chêne rouge	56	-0,77	0,13	0,01	4,69	0,02	0,34
	Chêne tauzin	74	-0,43	0,02	0,21	-0,03	1,76E-07	1,00
	Châtaignier	694	-0,09	1,74E-03	0,27	-13,61	0,03	9,41E-07
	Frêne commun	795	-0,09	1,70E-03	0,24	-11,84	0,04	1,51E-08
	Robinier faux acacia	249	-0,83	0,10	1,91E-07	24,12	0,02	0,02
ZSP+	Chêne-liège	64	-2,61	0,07	0,03	-10,61	0,02	0,30
	Hêtre	1523	0,20	0,01	3,78E-04	-8,12	0,06	4,41E-21
	Merisier	153	0,05	3,00E-04	0,83	-35,80	0,17	1,82E-07
	Peuplier cultive	63	-0,27	0,02	0,30	0,93	5,17E-04	0,87
	Tremble	240	-0,42	0,04	3,57E-03	4,68	2,77E-03	0,42
	Saule marsault	141	-0,39	0,04	0,02	-32,78	0,01	0,27
	Saule cendre	42	-0,06	6,00E-04	0,88	9,87	4,16E-04	0,90
	Noisetier coudrier	41	-1,75	0,43	2,88E-06	394,18	0,11	0,04
DP	Charme	546	-0,23	0,02	9,76E-04	10,46	0,02	1,26E-03
	Bouleau verruqueux	335	-0,95	0,19	5,95E-17	46,82	0,15	7,64E-13
	Bouleau pubescent	51	-0,38	0,06	0,09	44,77	0,09	0,03
	Erable sycomore	211	-0,74	0,11	4,70E-07	2,30	1,28E-03	0,61
	Erable champêtre	154	-0,42	0,05	0,01	-20,22	0,04	0,01

	Erable de Montpellier	37	-0,74	0,12	0,04	1,11	6,88E-05	0,96
	Tilleul à petites feuilles	63	-0,33	0,02	0,33	8,76	0,03	0,21
	Tilleul à grandes feuilles	46	-0,90	0,08	0,06	-6,85	0,01	0,53
	Aulne glutineux	174	-0,51	0,07	6,36E-04	9,25	0,01	0,13
	Aubépine monogyne	39	-0,69	0,07	0,11	703,54	0,06	0,18
R	Sapin pectine	708	0,37	0,01	0,01	-1,83	4,53E-03	0,07
	Epicéa commun	849	0,10	9,50E-04	0,37	-1,26	1,10E-03	0,34
	Epicéa de Sitka	55	-0,04	5,31E-05	0,96	-17,07	0,18	1,75E-03
	Douglas	639	0,29	0,01	0,04	5,25	0,03	1,63E-05
	Pin sylvestre	1219	0,05	1,51E-04	0,67	22,10	0,07	3,74E-21
	Pin maritime	994	-1,40	0,07	2,16E-16	33,50	0,25	2,20E-62
	Pin noir d'Autriche	215	-0,23	1,03E-03	0,64	49,50	0,26	1,96E-15
	Pin d'Alep	215	-0,43	0,03	0,02	36,69	0,10	2,47E-06
	Pin laricio de corse	210	-0,65	0,02	0,05	31,70	0,23	8,52E-13
	Mélèze d'Europe	104	-1,12	0,09	2,35E-03	26,94	0,12	3,52E-04

- D'accroissement récent

	espèce	nombre de carottes	Accroissement sur 5 années		
			pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	1092	0,02	1,01E-13
	Chêne sessile	2118	1508	0,02	1,88E-12
	Chêne pubescent	1292	1440	0,01	2,99E-05
	Chêne rouge	56	-63	3,33E-04	0,89
	Chêne tauzin	74	751	0,01	0,54
	Châtaignier	694	312	2,77E-03	0,17
	Frêne commun	795	609	0,01	0,01
	Robinier faux acacia	249	-455	0,01	0,24
ZSP+	Chêne-liège	64	-4846	0,03	0,14
	Hêtre	1523	831	0,02	1,08E-06
	Merisier	153	848	0,02	0,11
	Peuplier cultivé	63	-635	0,04	0,11
	Tremble	240	-619	0,01	0,09
	Saule marsault	141	528	0,01	0,22
	Saule cendre	42	-2039	0,11	0,03
	Noisetier coudrier	41	2673	0,04	0,20
DP	Charme	546	-521	0,01	0,07
	Bouleau verruqueux	335	-2862	0,17	1,87E-15
	Bouleau pubescent	51	-1266	0,05	0,13
	Erable sycomore	211	-110	3,87E-04	0,78
	Erable champêtre	154	-712	0,01	0,22
	Erable de Montpellier	37	313	4,12E-04	0,91
	Tilleul à petites feuilles	63	-428	2,03E-03	0,73
	Tilleul à grandes feuilles	46	-1862	0,04	0,21
	Aulne glutineux	174	-627	0,02	0,07
	Aubépine monogyne	39	1861	0,04	0,25
R	Sapin pectiné	708	-913	0,04	5,54E-08

Epicéa commun	849	-1483	0,08	1,13E-16
Epicéa de Sitka	55	480	0,03	0,23
Douglas	639	-629	0,02	1,24E-03
Pin sylvestre	1219	-2938	0,11	3,71E-32
Pin maritime	994	-2697	0,23	1,18E-55
Pin noir d'Autriche	215	-5528	0,21	2,36E-12
Pin d'Alep	215	-1844	0,07	6,17E-05
Pin laricio de corse	210	-3551	0,19	5,99E-11
Mélèze d'Europe	104	-3627	0,22	6,48E-07

- D'âge et de largeur de cerne

	espèce	nombre de carottes	Âge de l'arbre			Largeur de cerne moyenne		
			pente	R ²	p-value	pente	R ²	p-value
ZIP	Chêne pédonculé	2571	-0,41	0,09	1,29E-53	7,23	0,03	3,11E-18
	Chêne sessile	2118	-0,46	0,12	2,03E-58	9,90	0,03	4,87E-14
	Chêne pubescent	1292	-0,30	0,02	2,69E-08	14,13	0,05	6,50E-15
	Chêne rouge	56	0,45	0,04	0,13	3,42	0,02	3,42E-01
	Chêne tauzin	74	0,11	4,70E-03	0,56	2,51	2,47E-03	0,67
	Châtaignier	694	-0,21	0,01	4,37E-03	0,45	1,72E-04	0,73
	Frêne commun	795	-0,33	0,04	8,66E-09	2,79	0,01	0,03
	Robinier faux acacia	249	0,72	0,05	2,75E-04	-4,21	0,02	0,04
ZSP+	Chêne-liège	64	0,29	0,03	0,21	-6,38	1,92E-03	0,73
	Hêtre	1523	-0,30	0,08	6,30E-30	6,54	0,02	3,11E-09
	Merisier	153	-0,62	0,06	1,81E-03	-1,70	2,03E-03	0,58
	Peuplier cultivate	63	0,98	0,05	0,08	-3,59	0,03	0,20
	Tremble	240	0,69	0,05	2,59E-04	-9,45	0,06	8,85E-05
	Saule marsault	141	-0,34	0,01	0,32	2,73	0,01	0,26
	Saule cendre	42	1,96	0,05	0,17	-6,46	0,05	0,14
	Noisetier coudrier	41	2,38	0,11	0,04	15,54	0,04	0,21
DP	Charme	546	0,25	0,04	7,96E-06	-3,22	0,01	0,05
	Bouleau verruqueux	335	1,37	0,33	1,85E-30	-12,83	0,11	5,07E-10
	Bouleau pubescent	51	1,12	0,19	1,31E-03	-3,91	0,01	0,40
	Erable sycomore	211	0,31	0,03	0,01	-2,51	0,01	0,29
	Erable champêtre	154	0,05	1,10E-03	0,68	-2,79	4,53E-03	0,41
	Erable de Montpellier	37	0,14	0,01	0,55	-0,19	7,76E-	0,99

								06
	Tilleul à petites feuilles	63	0,04	0,00	0,86	-1,19	5,14E-04	0,86
	Tilleul à grandes feuilles	46	1,24	0,33	2,97E-05	-25,79	0,26	3,17E-04
	Aulne glutineux	174	0,47	0,04	0,01	-2,74	0,01	0,19
	Aubépine monogyne	39	-0,02	4,27E-05	0,97	6,82	0,02	0,44
R	Sapin pectine	708	0,28	0,07	1,48E-13	-12,15	0,17	4,09E-31
	Epicéa commun	849	0,38	0,13	1,12E-26	-14,28	0,25	1,13E-55
	Epicéa de Sitka	55	-0,80	0,05	0,09	0,44	4,87E-04	0,87
	Douglas	639	1,03	0,11	1,75E-18	-11,82	0,11	8,60E-18
	Pin sylvestre	1219	0,72	0,15	1,24E-43	-15,68	0,14	2,72E-40
	Pin maritime	994	1,82	0,42	7,14E-119	-16,17	0,39	3,31E-108
	Pin noir d'Autriche	215	1,68	0,43	3,69E-28	-25,96	0,18	1,31E-10
	Pin d'Alep	215	0,94	0,21	9,81E-13	-8,90	0,06	2,05E-04
	Pin laricio de corse	210	0,83	0,25	9,82E-15	-18,18	0,27	4,05E-16
	Mélèze d'Europe	104	0,56	0,27	2,17E-08	-19,68	0,33	1,61E-10

Annexe 7 : Succession forestière des espèces (Rameau et al. 1989)

Espèce	Stade
Chêne pédonculé	postpionnière sociale
Chêne sessile	postpionnière sociale
Hêtre	dryade
Charme	postpionnière
Chêne pubescent	postpionnière sociale
Châtaignier	postpionnière sociale
Sapin pectine	dryade
Frêne commun	postpionnière sociale
Pin sylvestre	postpionnière
Epicéa commun	dryade
Pin maritime	postpionnière
Douglas	dryade
Bouleau verruqueux	pionnière
Erable champêtre	postpionnière
Merisier	postpionnière
Erable sycomore	postpionnière
Tremble	pionnière
Robinier faux acacia	pionnière
Noisetier coudrier	NA
Chêne vert	postpionnière sociale
Saule marsault	pionnière
Aubépine monogyne	pionnière
Aulne glutineux	pionnière
Pin laricio de corse	postpionnière
Pin d'Alep	postpionnière

Alisier torminal	postpionnière
Pin noir d'Autriche	postpionnière
Alisier blanc	postpionnière
Tilleul à petites feuilles	postpionnière
Orme champêtre	postpionnière
Chêne tauzin	postpionnière sociale
Tilleul à grandes feuilles	postpionnière
Houx	dryade
Mélèze d'Europe	postpionnière
Bouleau pubescent	pionnière
Chêne-liège	postpionnière sociale
Erable de Montpellier	postpionnière
Peuplier cultivate	pionnière
Chêne rouge	postpionnière sociale
Epicéa de Sitka	dryade
Arbousier	pionnière
Erable a feuilles d'obier	postpionnière
Saule cendre	pionnière
Erable plane	postpionnière
Peuplier noir	pionnière
Saule blanc	pionnière
Pommier sauvage	NA
Sorbier des oiseleurs	postpionnière
Sureau noir	NA
Genévrier commun	pionnière
Genévrier oxycedre	pionnière
Prunelier	pionnière
Autre feuillu (espèce ligneuse feuillue sans code espar)	NA
Poirier commun	postpionnière

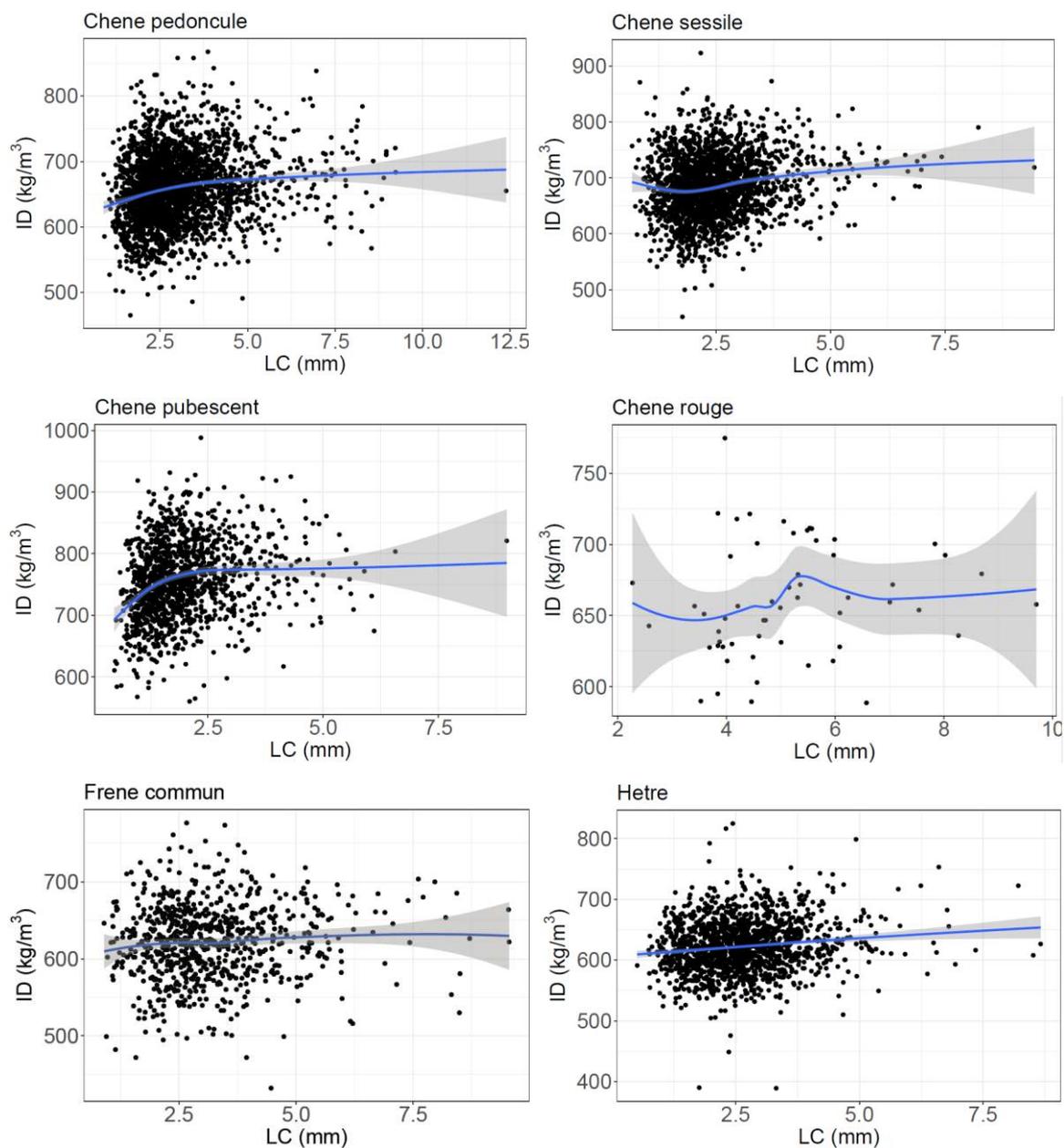
Sapin de Vancouver	dryade
Pin a crochets	postpionnière
Cèdre de l'atlas	dryade
Filaire a feuilles larges	NA
Frêne oxyphylle	postpionnière sociale
Cormier	postpionnière
Peuplier grisard	pionnière
Buis	postpionnière sociale
Mélèze du japon	postpionnière
Frêne a fleur	postpionnière sociale
Orme de montagne	postpionnière
Pin weymouth	postpionnière
Cerisier de Sainte-Lucie	postpionnière
Peuplier blanc	pionnière
Bruyère arborescente	NA
Charme houblon	NA
Pin parasol	postpionnière
Autre résineux (espèce ligneuse résineuse sans code espar)	NA
Cytise aubour	pionnière
Prunier domestique	postpionnière
Cornouiller male	NA
Saule roux	pionnière
Erable negundo	pionnière
Fusain d'Europe	NA
Chêne chevelu	postpionnière sociale
Laurier noble	NA
Saule cassant	pionnière
Aulne blanc	pionnière

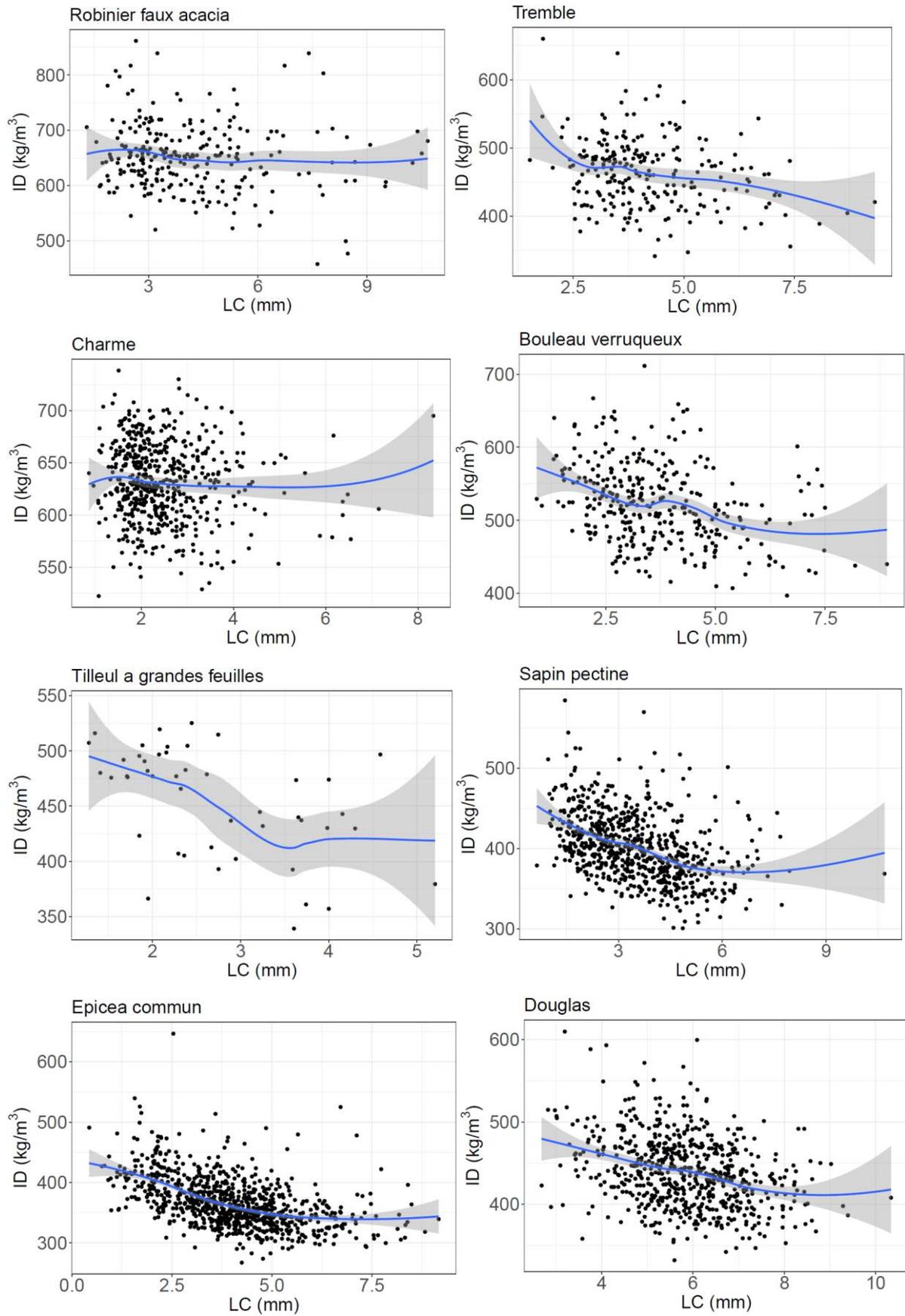
Bourdaine	NA
Aulne de corse	pionnière
Cerisier a grappes	postpionnière
Olivier d'Europe	NA
Aubépine épineuse	NA
Marronnier d'inde	postpionnière
Nerprun purgatif	NA
Platane d'occident	postpionnière
If	dryade
Pin cembro	postpionnière
Pin de Monterey	postpionnière
Cerisier	postpionnière
Figuier de carie	NA
Pin à l'encens et hybrides	postpionnière
Pin brutia (ou) eldarica	postpionnière
Prune-cerise	postpionnière
Alisier de mougeot	postpionnière
Sapin du Colorado	dryade
Cerisier tardif	postpionnière
Chêne des marais	postpionnière sociale
Cyprès de Provence	postpionnière
Nerprun alaterne	NA
Pin laricio de Calabre	postpionnière
Sapin de nordmann	dryade
Ailante	NA
Aulne vert	pionnière
Cyprès de Lambert	postpionnière
Mélèze hybride	postpionnière
Micocoulier	NA
Nerprun des alpes	pionnière
Orme lisse	postpionnière

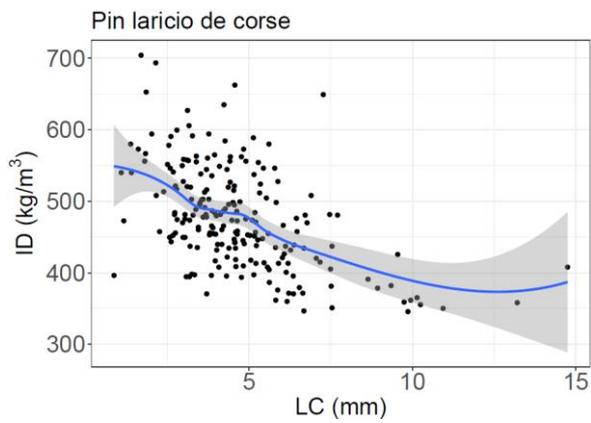
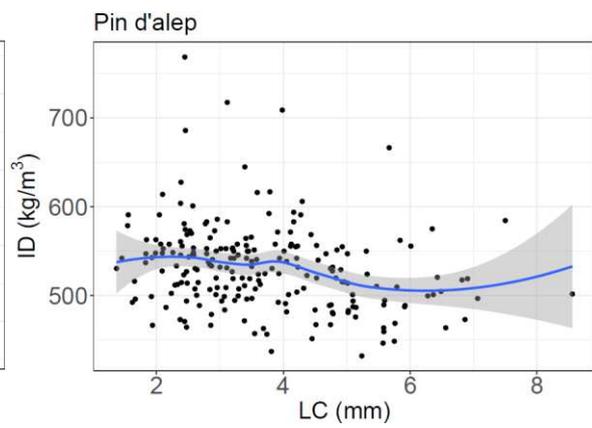
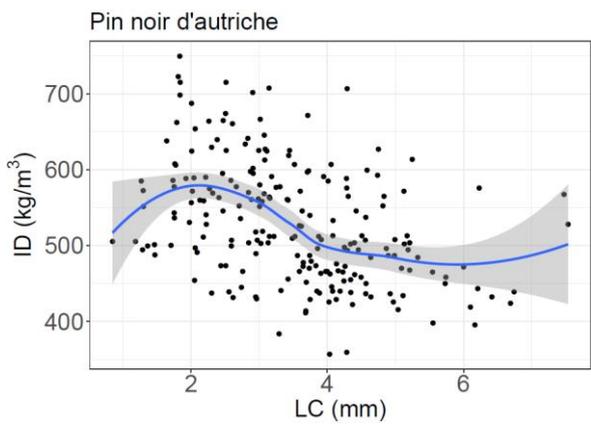
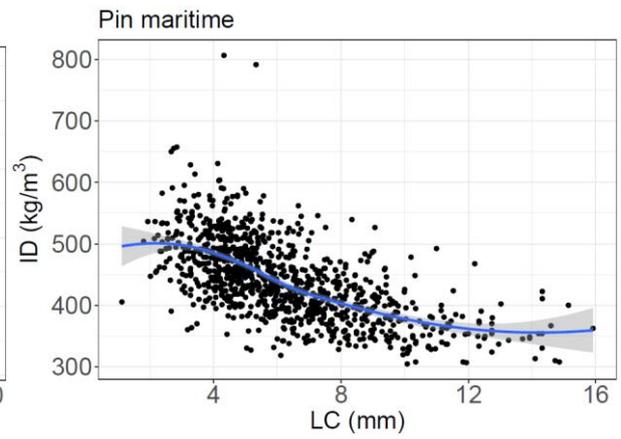
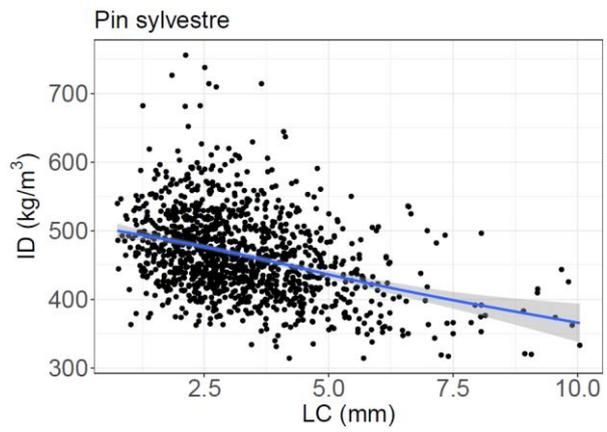
Pistachier lentisque	NA
Poirier a feuilles d'amandier	NA
Saule drape	pionnière
Tsuga heterophylle	dryade
Amandier	NA
Arbre de Judée	NA
Cèdre du Liban	dryade
Cyprès chauve	dryade
Cyprès de Lawson	dryade
Filaire a feuilles étroites	NA
Genévrier thurifere	NA
Pistachier térébinthe	NA
Platane a feuilles d'érable	postpionnière
Tulipier de virginie	postpionnière

Annexe 8 : Graphique entre ID et LC/âge dans le cas des relations significatives

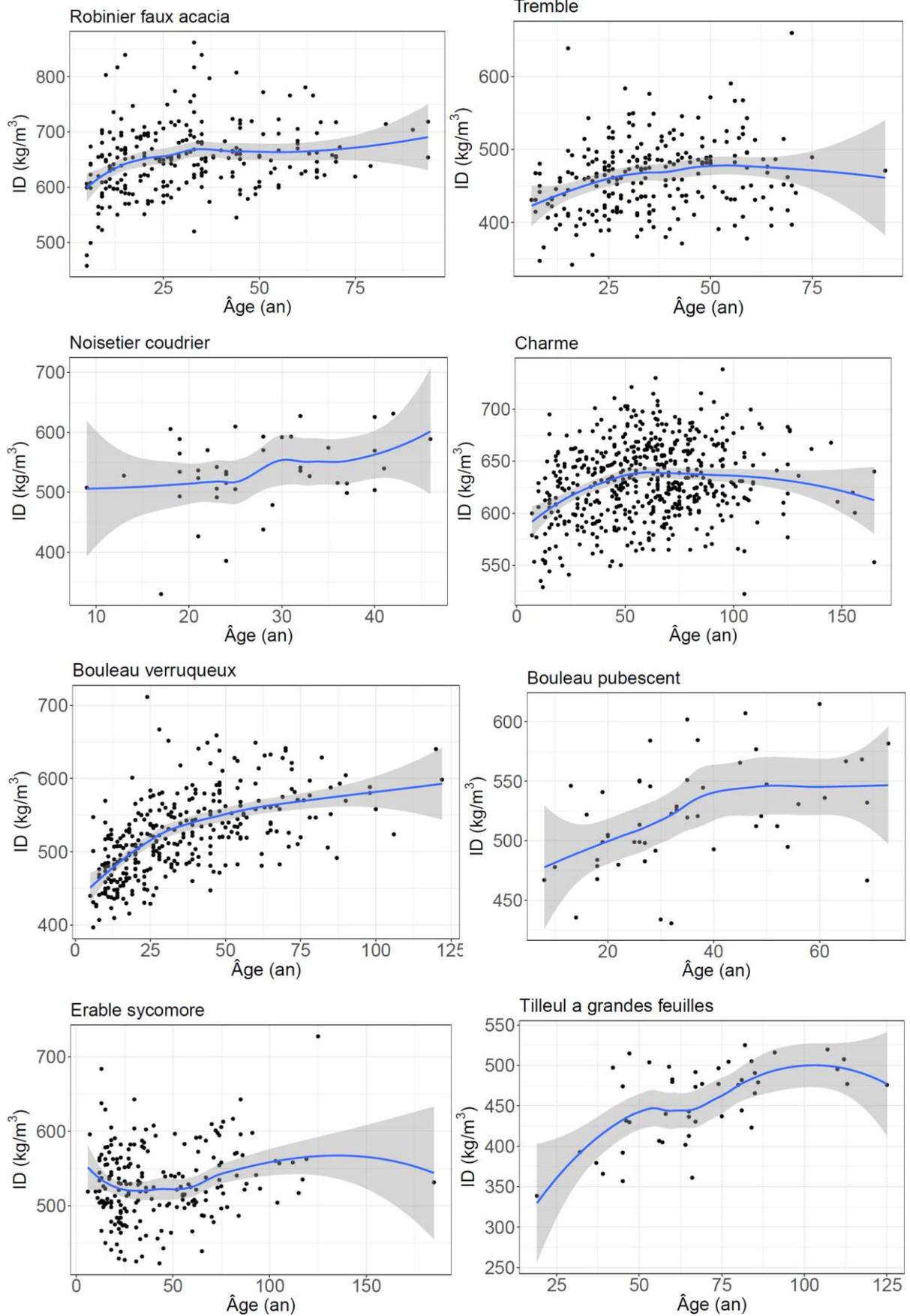
- LC

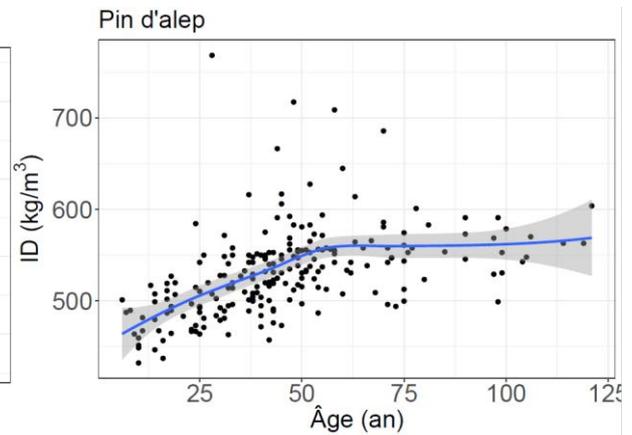
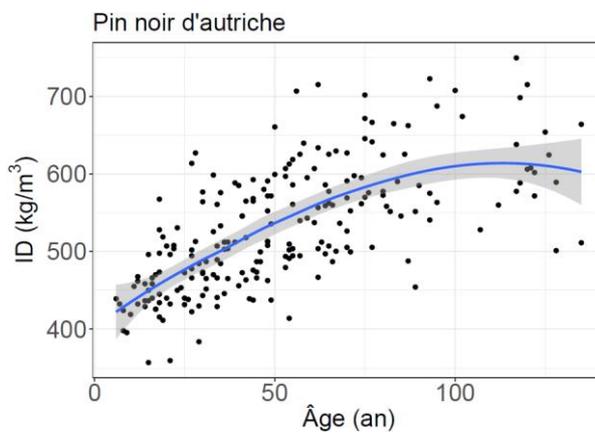
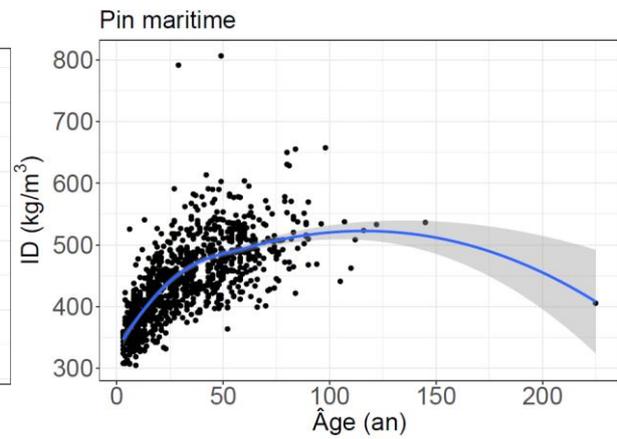
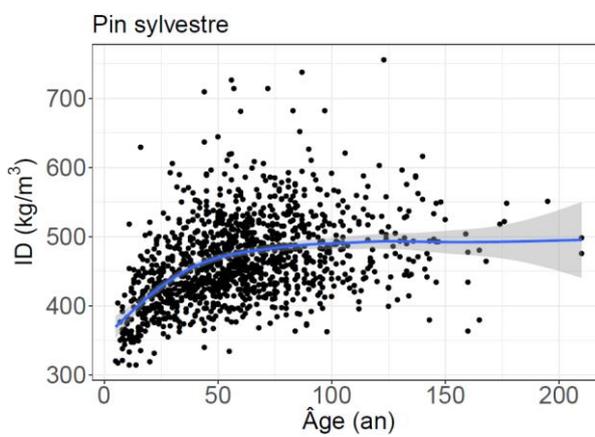
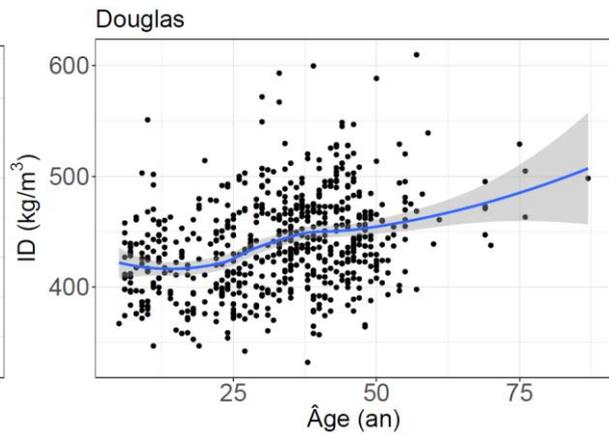
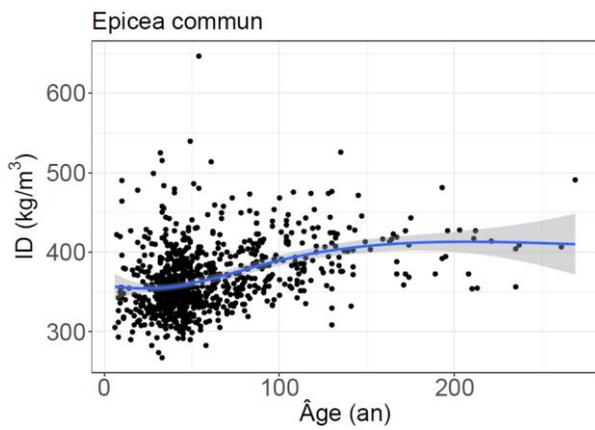
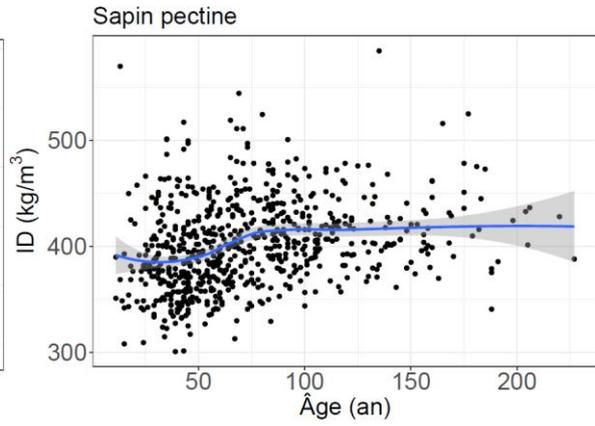
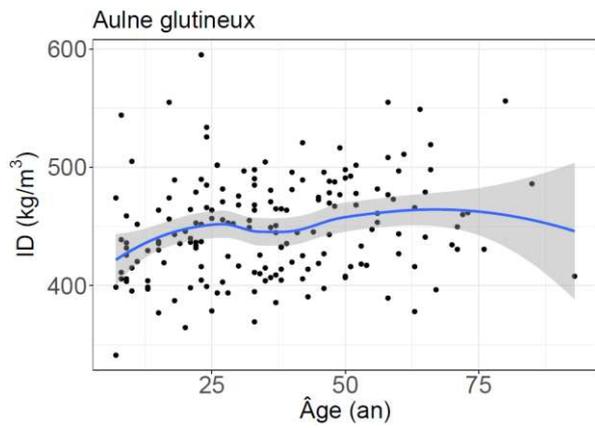


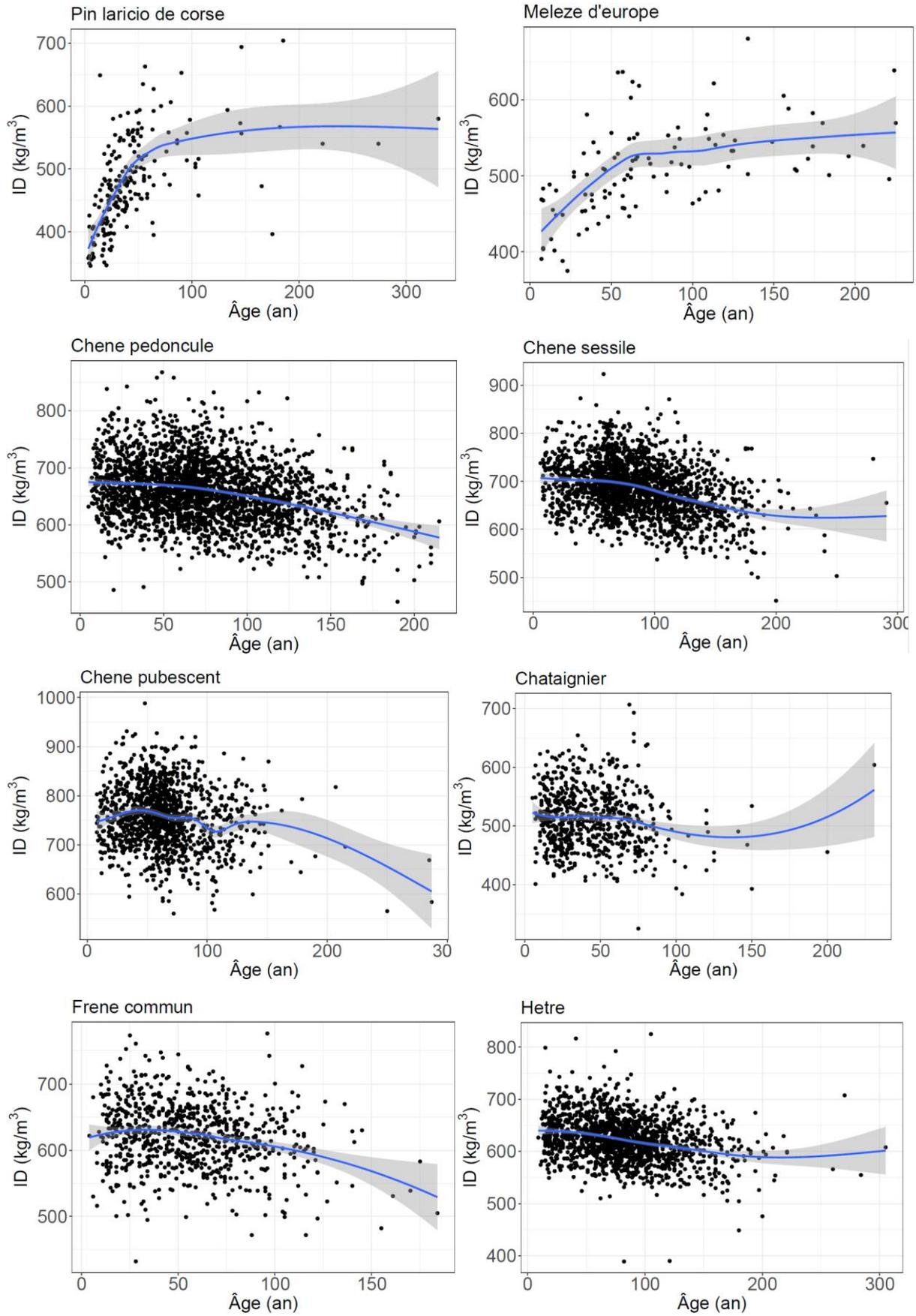


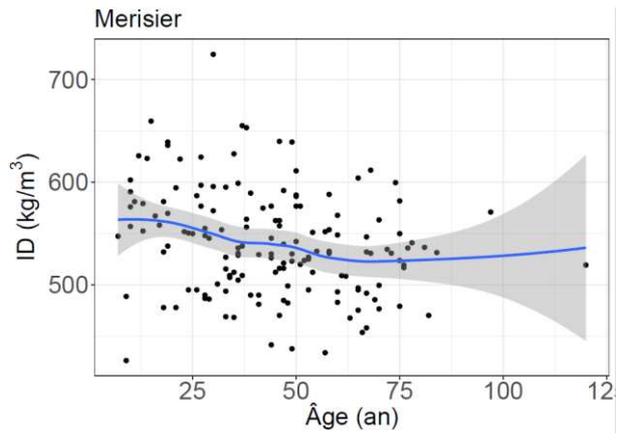


- Âge



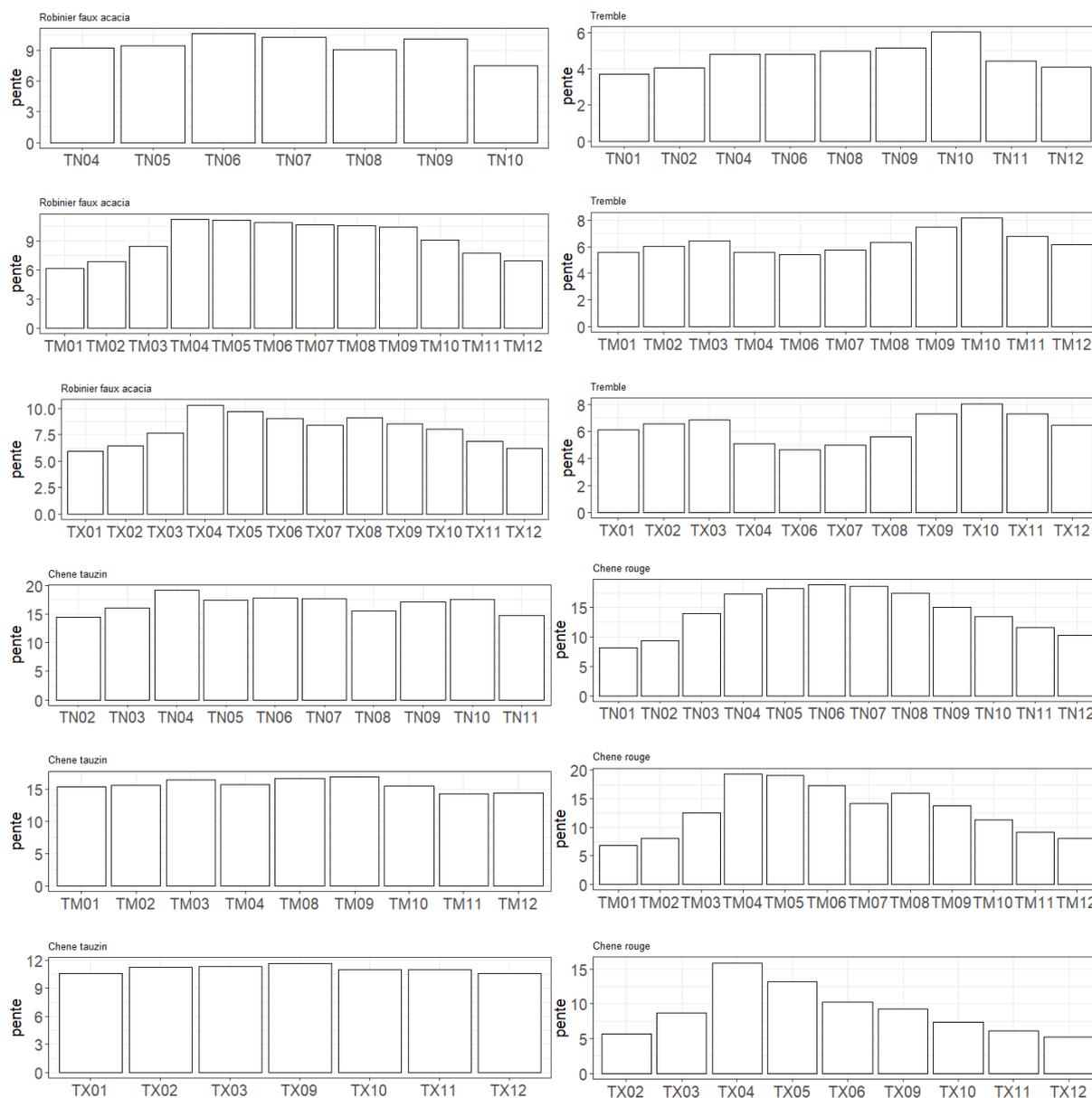


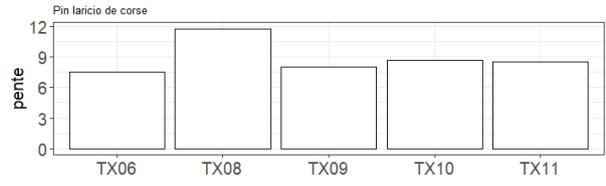
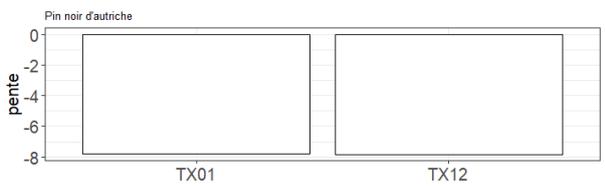
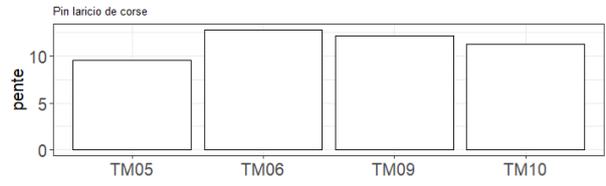
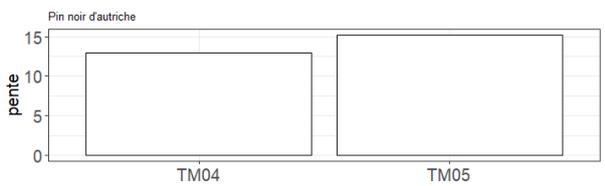
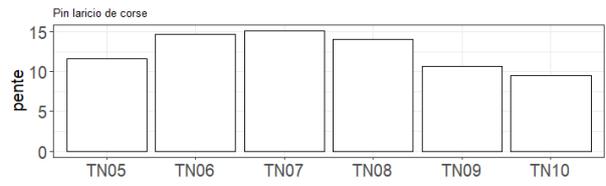
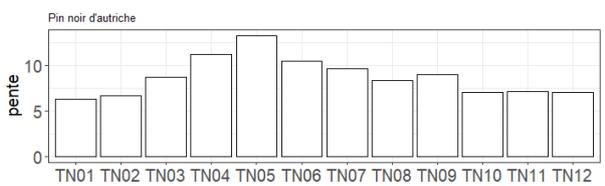
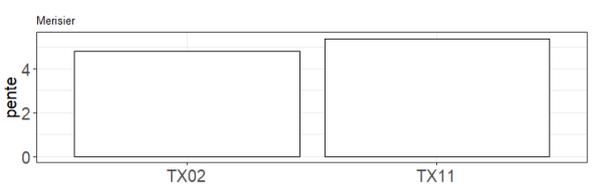
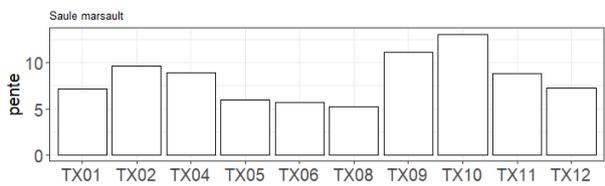
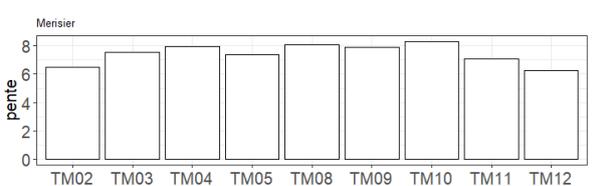
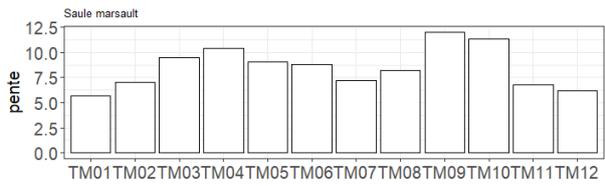
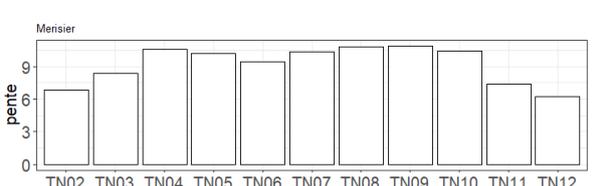
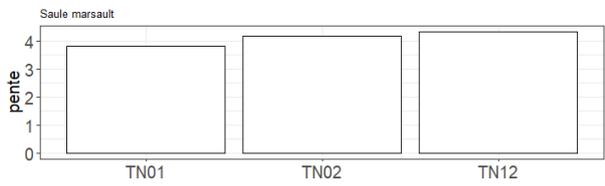
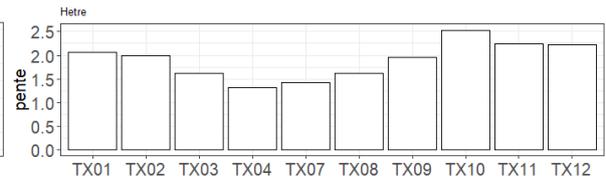
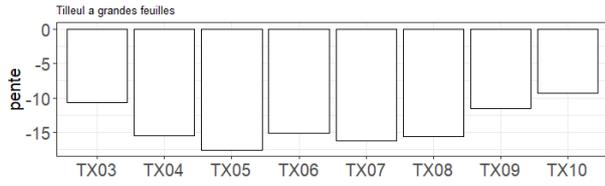
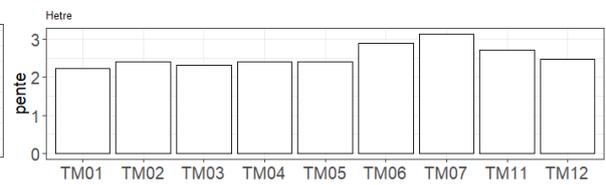
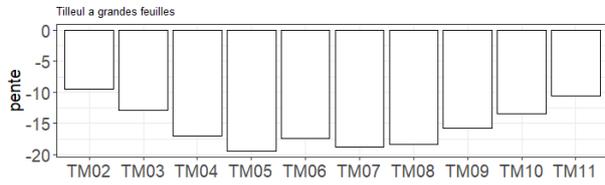
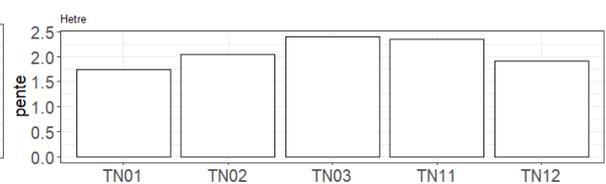
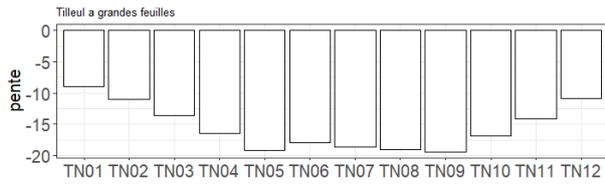


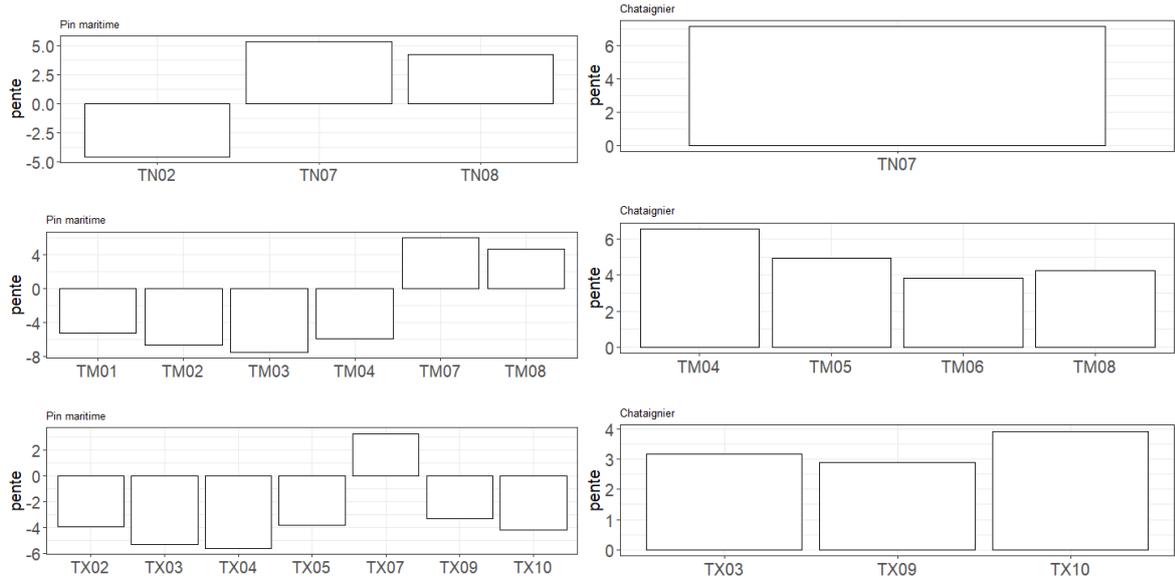


Annexe 9 : Evolution des relations significatives entre ID et température pendant l'année

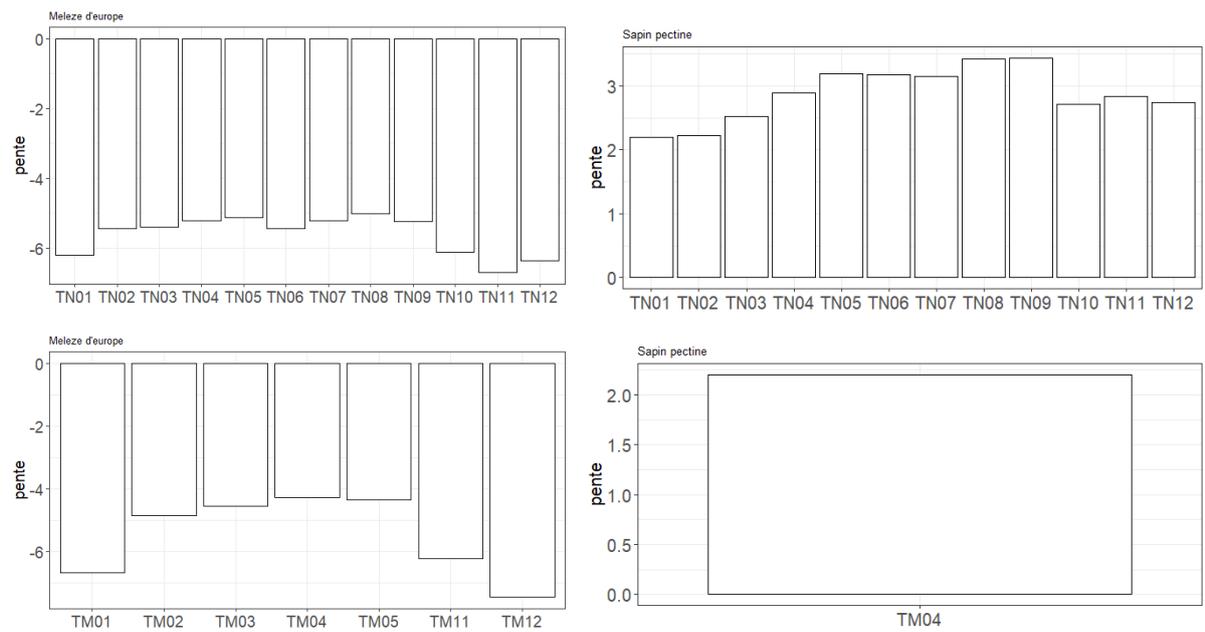
- TX TN et TM

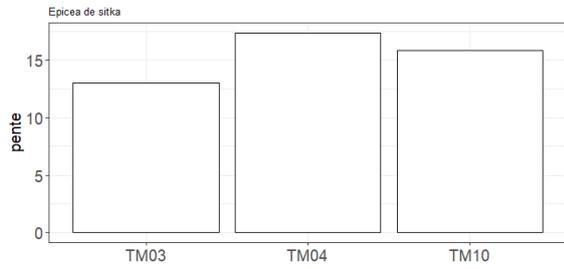
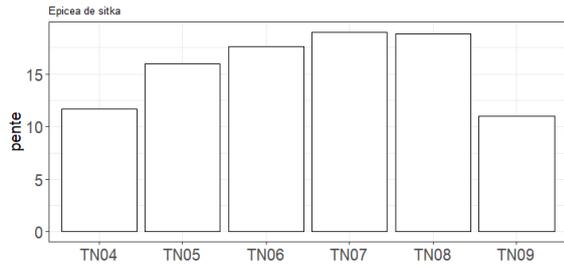




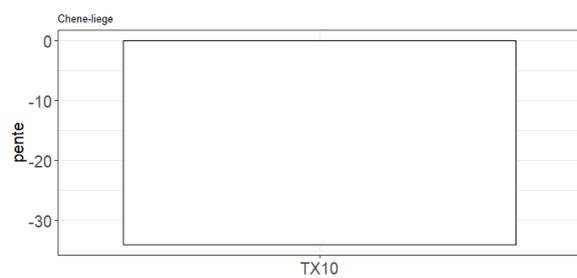
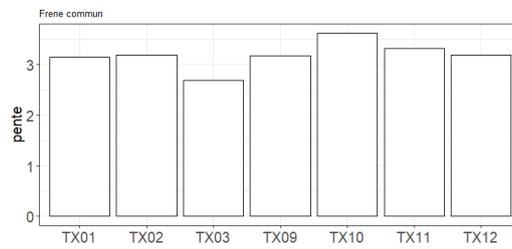
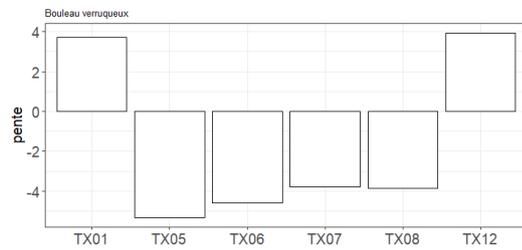
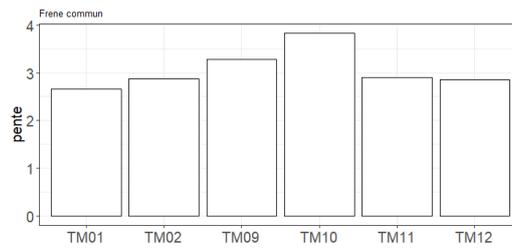
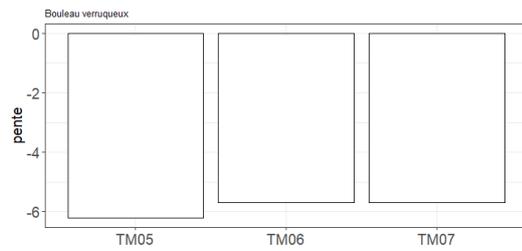


- TN et TM

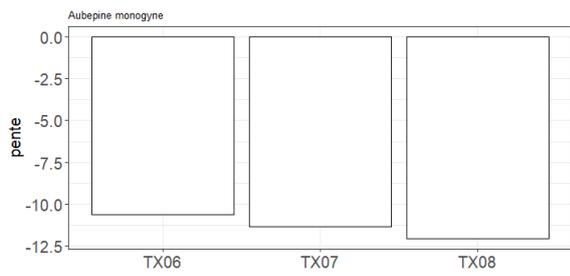
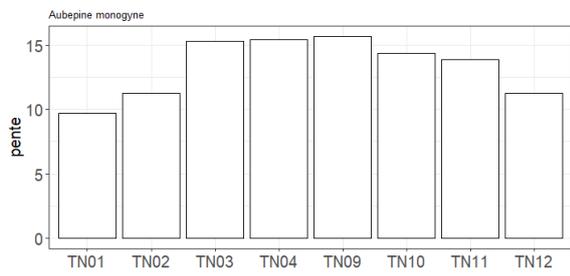




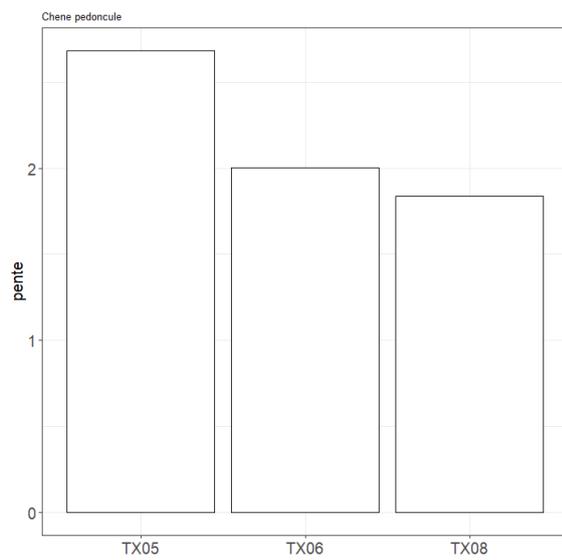
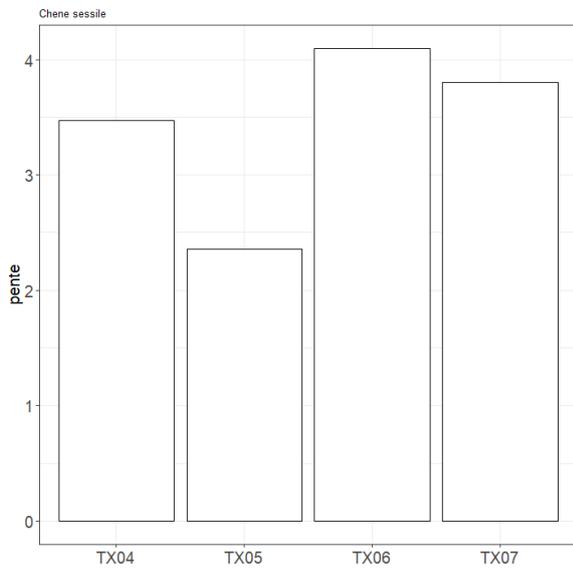
- TX et TM

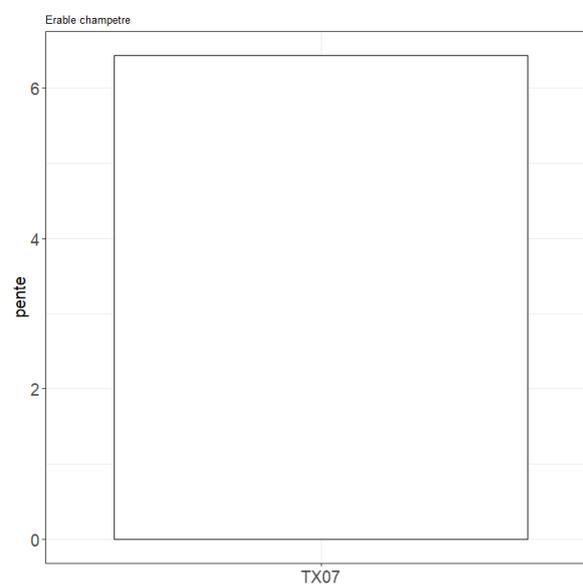
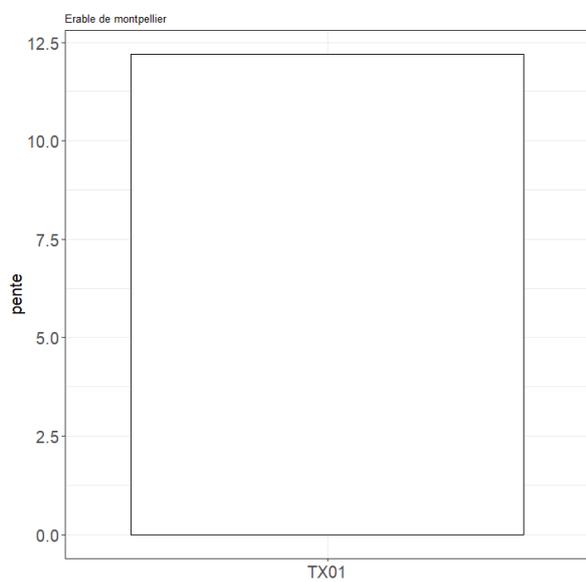
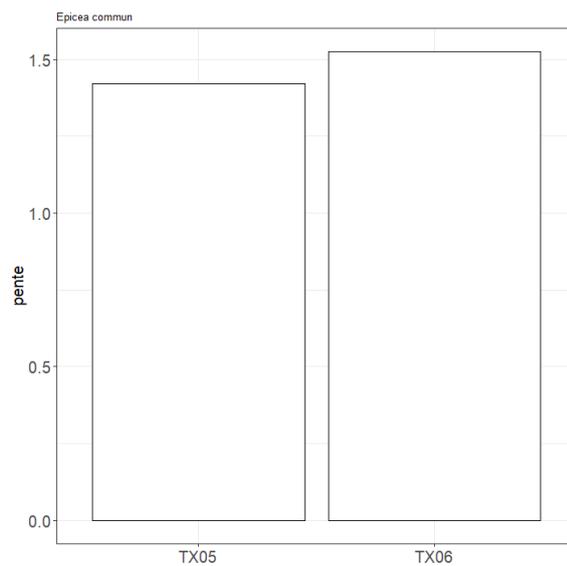
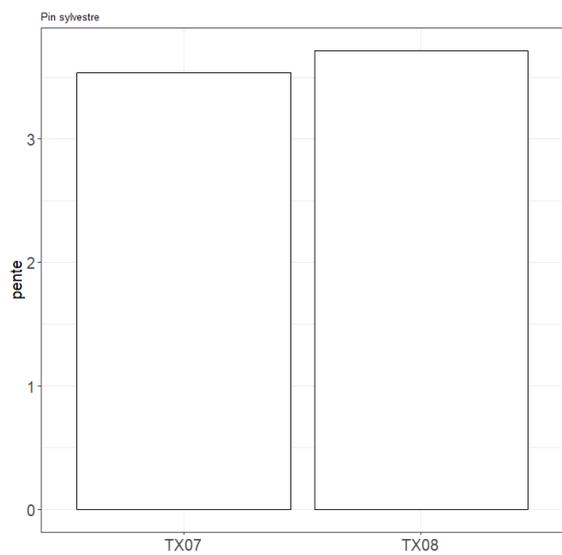


- TN et TX

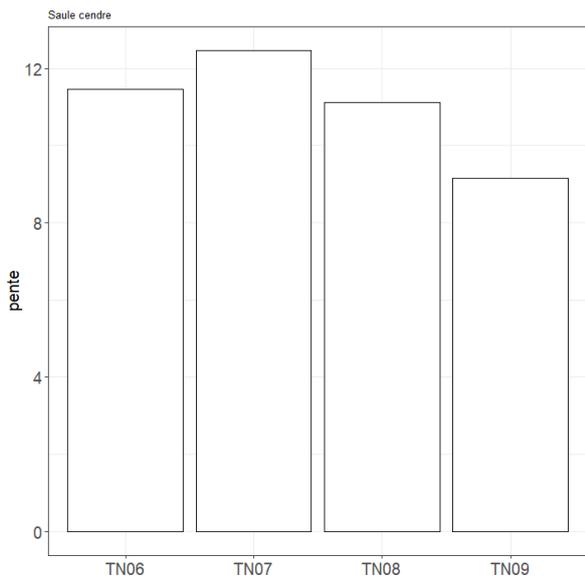
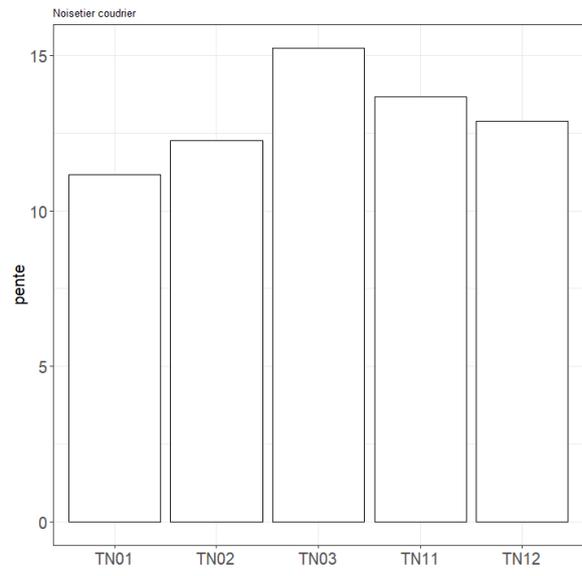
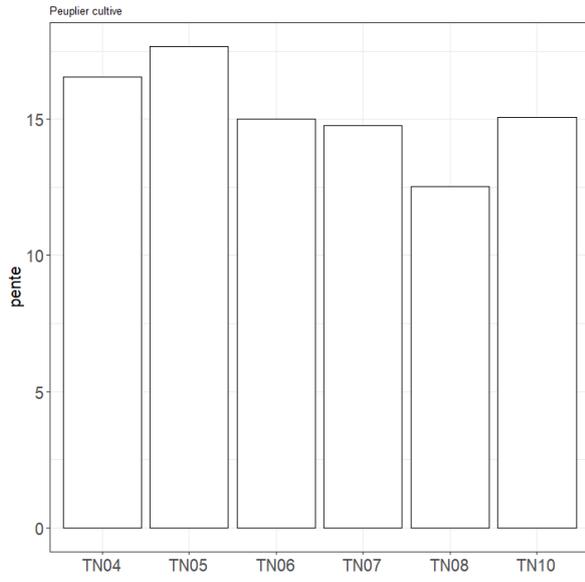


- TX

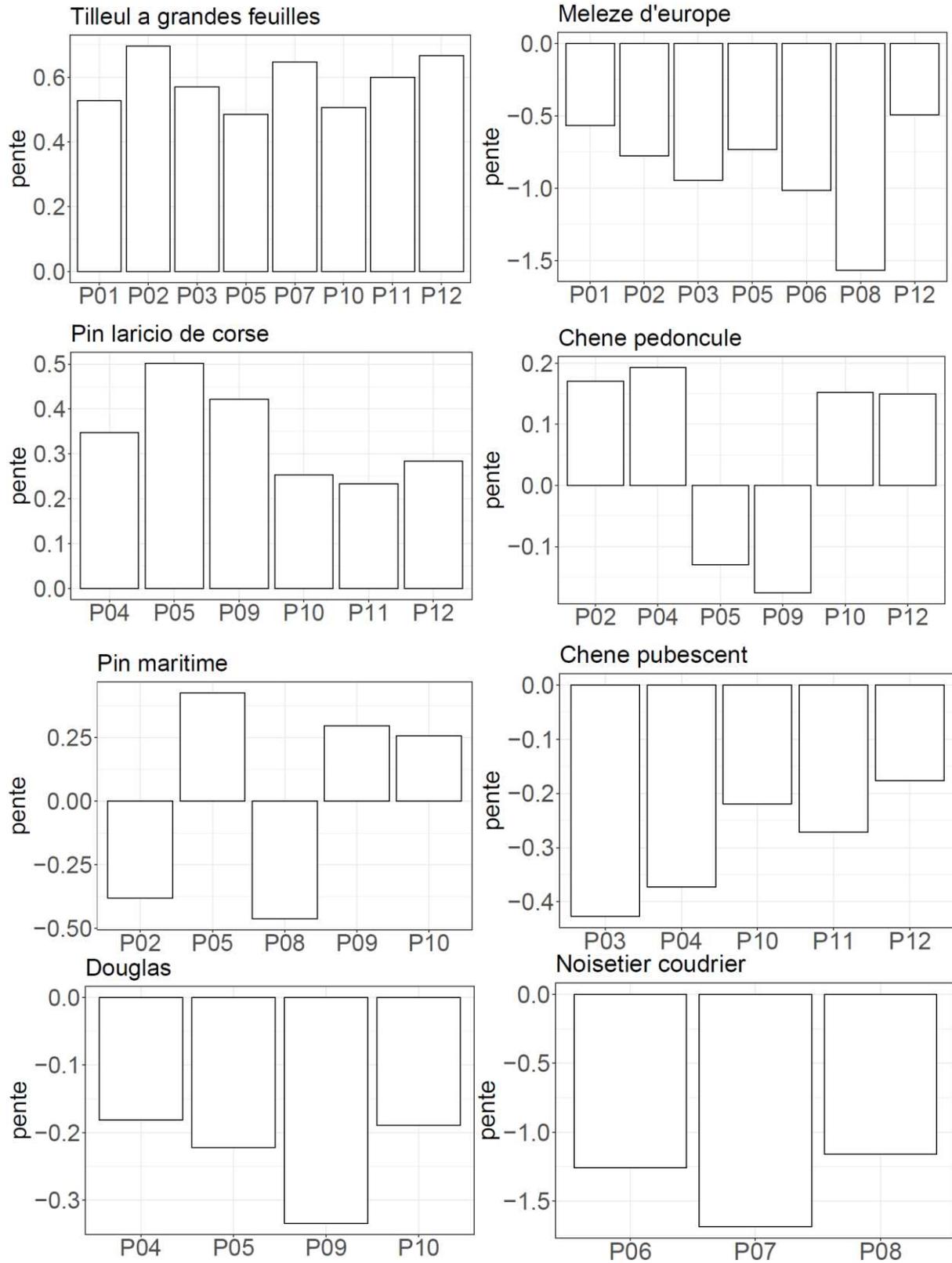


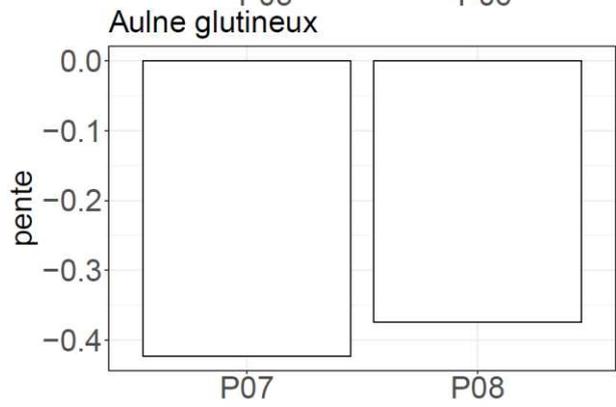
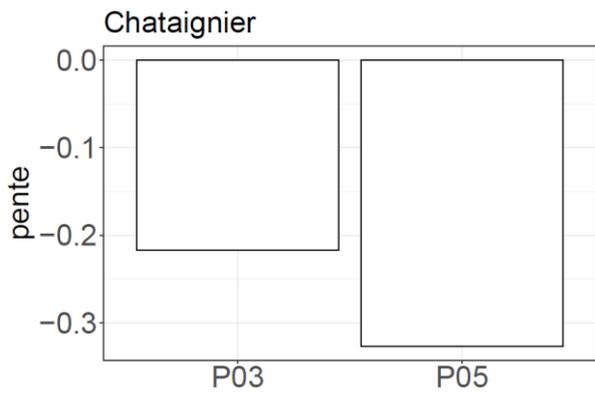
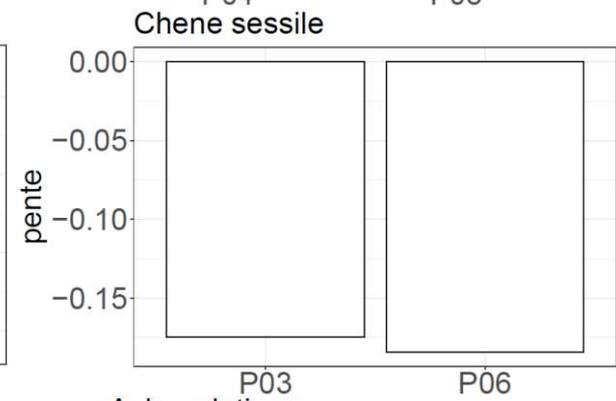
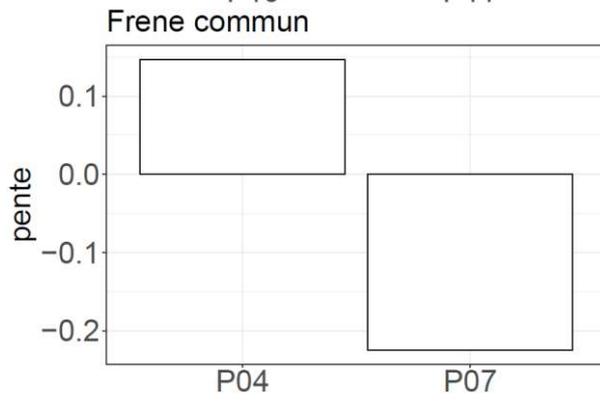
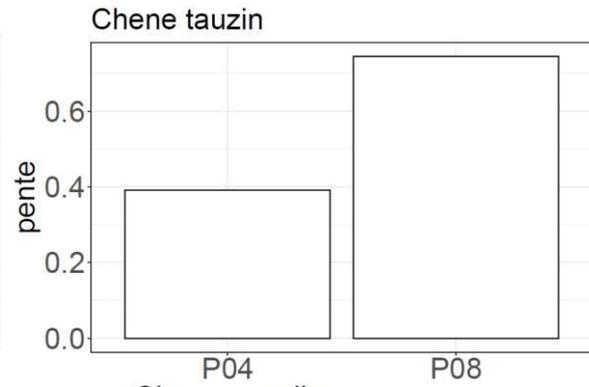
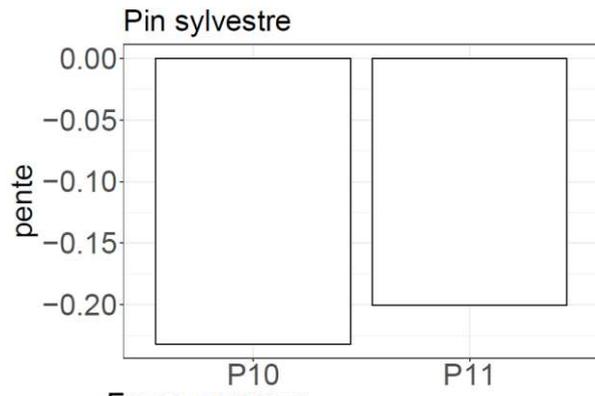


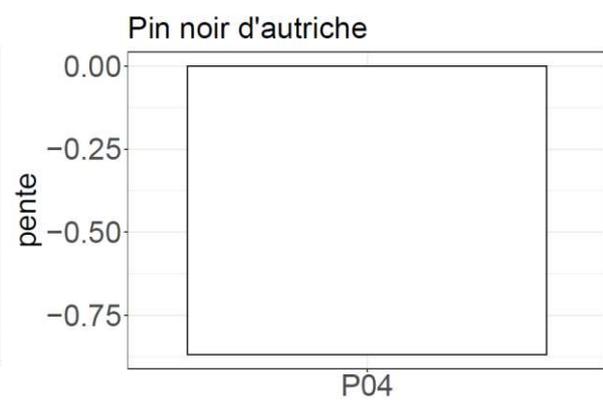
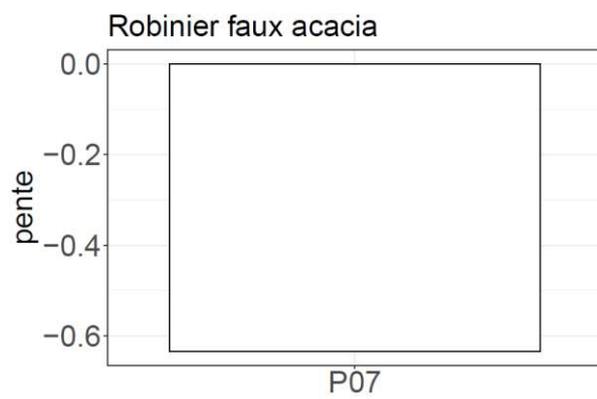
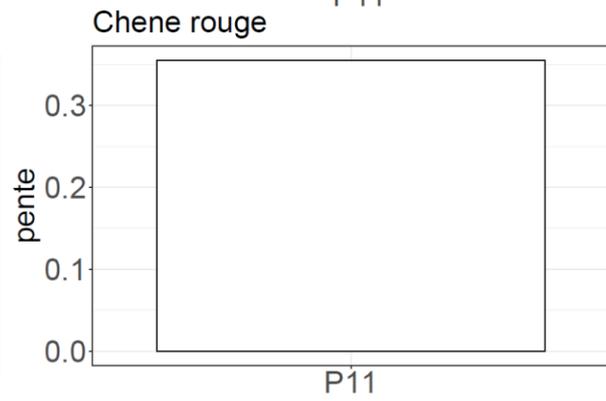
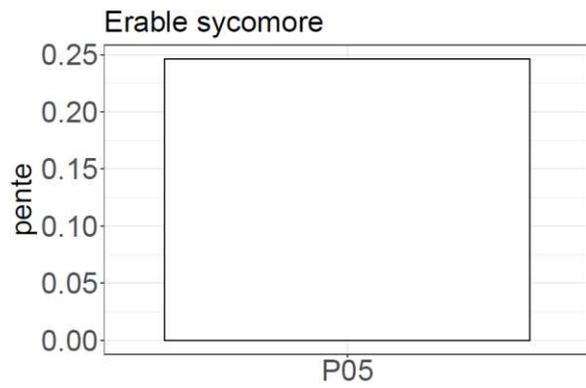
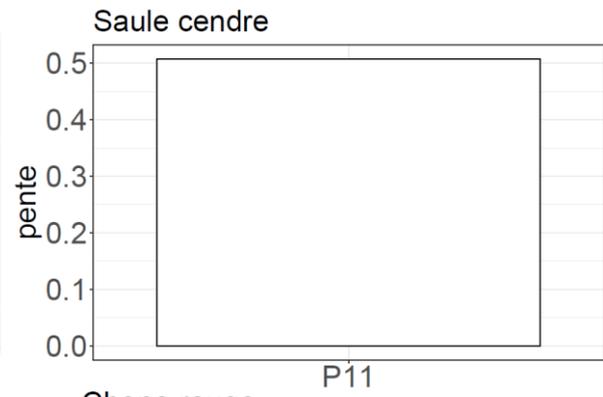
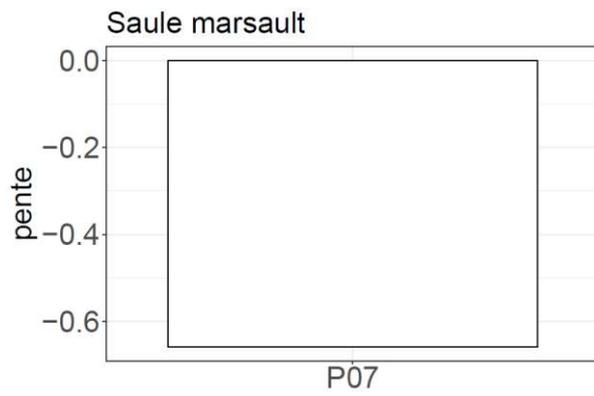
- TN



- P







Annexe 10 : Classification des espèces par ordre, famille botanique et genre

Ordre	Famille botanique	Genre	Nom latin	Espèce
Sapindales	Simaroubaceae	Ailanthus	<i>Ailanthus altissima</i>	Ailante
Rosales	Rosaceae	Sorbus	<i>Sorbus aria</i>	Alisier blanc
Rosales	Rosaceae	Sorbus	<i>Sorbus mougeotii</i>	Alisier de mougeot
Rosales	Rosaceae	Sorbus	<i>Sorbus torminalis</i>	Alisier torminal
Rosales	Rosaceae	Prunus	<i>Prunus dulcis</i>	Amandier
Ericales	Ericaceae	Arbutus	<i>Arbutus unedo</i>	Arbousier
Fabales	Fabaceae	Cercis	<i>Cercis siliquastrum</i>	Arbre de judee
Rosales	Rosaceae	Crataegus	<i>Crataegus laevigata</i>	Aubepine epineuse
Rosales	Rosaceae	Crataegus	<i>Crataegus monogyna</i>	Aubepine monogyne
Fagales	Betulaceae	Alnus	<i>Alnus incana</i>	Aulne blanc
Fagales	Betulaceae	Alnus	<i>Alnus cordata</i>	Aulne de corse
Fagales	Betulaceae	Alnus	<i>Alnus glutinosa</i>	Aulne glutineux
Fagales	Betulaceae	Alnus	<i>Alnus alnobetula</i>	Aulne vert
Fagales	Betulaceae	Betula	<i>Betula pubescens</i>	Bouleau pubescent
Fagales	Betulaceae	Betula	<i>Betula pendula</i>	Bouleau verruqueux
Rosales	Rhamnaceae	Frangula	<i>Frangula alnus</i>	Bourdainne
Ericales	Ericaceae	Erica	<i>Erica arborea</i>	Bruyere arborescente
Buxales	Buxaceae	Buxus	<i>Buxus sempervirens</i>	Buis
Pinales	Pinaceae	Cedrus	<i>Cedrus atlantica</i>	Cedre de l'atlas
Pinales	Pinaceae	Cedrus	<i>Cedrus libani</i>	Cedre du liban
Rosales	Rosaceae	Prunus	<i>Prunus cerasus</i>	Cerisier
Rosales	Rosaceae	Prunus	<i>Prunus padus</i>	Cerisier a grappes
Rosales	Rosaceae	Prunus	<i>Prunus mahaleb</i>	Cerisier de sainte-lucie
Rosales	Rosaceae	Prunus	<i>Prunus serotina</i>	Cerisier tardif
Fagales	Betulaceae	Carpinus	<i>Carpinus betulus</i>	Charme
Fagales	Betulaceae	Ostrya	<i>Ostrya carpinifolia</i>	Charme houblon
Fagales	Fagaceae	Castanea	<i>Castanea sativa</i>	Chataignier
Fagales	Fagaceae	Quercus	<i>Quercus cerris</i>	Chene chevelu

Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus palustris	Chene des marais
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus robur	Chene pedoncule
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus pubescens	Chene pubescent
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus rubra	Chene rouge
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus petraea	Chene sessile
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus pyrenaica	Chene tauzin
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus ilex	Chene vert
Fagales	Fagaceae	Quercus	Quercus suber	Chene-liege
Rosales	Rosaceae	Sorbus	Sorbus domestica	Cormier
Cornales	Cornaceae	Cornus	Cornus mas	Cornouiller male
Pinales	Taxodiaceae	Taxodium	Taxodium distichum	Cypres chauve
Pinales	Cupressaceae	Cupressus	Cupressus macrocarpa	Cypres de lambert
Pinales	Cupressaceae	Chamaecyparis	Chamaecyparis lawsoniana	Cypres de lawson
Pinales	Cupressaceae	Cupressus	Cupressus sempervirens	Cypres de provence
Fabales	Fabaceae	Laburnum	Laburnum anagyroides	Cytise aubour
Pinales	Pinaceae	Pseudotsuga	Pseudotsuga menziesii	Douglas
Pinales	Pinaceae	Picea	Picea abies	Epicea commun
Pinales	Pinaceae	Picea	Picea sitchensis	Epicea de sitka
Sapindales	Aceraceae	Acer	Acer opalus	Erbale a feuilles d'obier
Sapindales	Aceraceae	Acer	Acer campestre	Erbale champetre
Sapindales	Aceraceae	Acer	Acer monspessulanum	Erbale de montpellier
Sapindales	Aceraceae	Acer	Acer negundo	Erbale negundo
Sapindales	Aceraceae	Acer	Acer platanoides	Erbale plane
Sapindales	Aceraceae	Acer	Acer pseudoplatanus	Erbale sycomore
Rosales	Moraceae	Ficus	Ficus carica	Figuier de carie
Lamiales	Oleaceae	Phillyrea	Phillyrea angustifolia	Filaire a feuilles etroites
Lamiales	Oleaceae	Phillyrea	Phillyrea latifolia	Filaire a feuilles larges
Lamiales	Oleaceae	Fraxinus	Fraxinus ornus	Frene a fleur

Lamiales	Oleaceae	Fraxinus	Fraxinus excelsior	Frene commun
Lamiales	Oleaceae	Fraxinus	Fraxinus angustifolia	Frene oxyphylle
Celastrales	Celastraceae	Euonymus	Euonymus europaeus	Fusain d'europe
Pinales	Cupressaceae	Juniperus	Juniperus communis	Genevrier commun
Pinales	Cupressaceae	Juniperus	Juniperus oxycedrus	Genevrier oxycedre
Pinales	Cupressaceae	Juniperus	Juniperus thurifera	Genevrier thurifere
Fagales	Fagaceae	Fagus	Fagus sylvatica	Hetre
Aquifoliales	Aquifoliaceae	Ilex	Ilex aquifolium	Houx
Pinales	Taxaceae	Taxus	Taxus baccata	If
Laurales	Lauraceae	Laurus	Laurus nobilis	Laurier noble
Sapindales	Hippocastanaceae	Aesculus	Aesculus hippocastanum	Marronnier d'inde
Pinales	Pinaceae	Larix	Larix decidua	Meleze d'europe
Pinales	Pinaceae	Larix	Larix kaempferi	Meleze du japon
Pinales	Pinaceae	Larix	Larix x marschlinsii	Meleze hybride
Rosales	Rosaceae	Prunus	Prunus avium	Merisier
Rosales	Cannabaceae	Celtis	Celtis australis	Micocoulier
Rosales	Rhamnaceae	Rhamnus	Rhamnus alaternus	Nerprun alaterne
Rosales	Rhamnaceae	Rhamnus	Rhamnus alpina	Nerprun des alpes
Rosales	Rhamnaceae	Rhamnus	Rhamnus cathartica	Nerprun purgatif
Fagales	Betulaceae	Corylus	Corylus avellana	Noisetier coudrier
Lamiales	Oleaceae	Olea	Olea europaea	Olivier d'europe
Rosales	Ulmaceae	Ulmus	Ulmus minor	Orme champetre
Rosales	Ulmaceae	Ulmus	Ulmus glabra	Orme de montagne
Rosales	Ulmaceae	Ulmus	Ulmus laevis	Orme lisse
Malpighiales	Salicaceae	Populus	Populus alba	Peuplier blanc
Malpighiales	Salicaceae	Populus	Populus (cultivé)	Peuplier cultivate
Malpighiales	Salicaceae	Populus	Populus x canescens	Peuplier grisard
Malpighiales	Salicaceae	Populus	Populus nigra	Peuplier noir
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus uncinata	Pin a crochets
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus taeda	Pin a l'encens et hybrides
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus halepensis	Pin brutia (ou)

			subsp. brutia	eldarica
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus cembra	Pin cembro
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus halepensis	Pin d'alep
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus radiata	Pin de monterey
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus nigra var. calabrica	Pin laricio de calabre
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus nigra var. corsicana	Pin laricio de corse
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus pinaster	Pin maritime
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus nigra subsp. nigra	Pin noir d'autriche
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus pinea	Pin parasol
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus sylvestris	Pin sylvestre
Pinales	Pinaceae	Pinus	Pinus strobus	Pin weymouth
Sapindales	Anacardiaceae	Pistacia	Pistacia lentiscus	Pistachier lentisque
Sapindales	Anacardiaceae	Pistacia	Pistacia terebinthus	Pistachier terebinthe
Proteales	Platanaceae	Platanus	Platanus hybrida	Platane a feuilles d'erable
Proteales	Platanaceae	Platanus	Platanus x hispanica	Platane d'occident
Rosales	Rosaceae	Pyrus	Pyrus amygdaliformis	Poirier a feuilles d'amandier
Rosales	Rosaceae	Pyrus	Pyrus pyrastrer	Poirier commun
Rosales	Rosaceae	Malus	Malus sylvestris	Pommier sauvage
Rosales	Rosaceae	Prunus	Prunus cerasifera	Prune-cerise
Rosales	Rosaceae	Prunus	Prunus spinosa	Prunelier
Rosales	Rosaceae	Prunus	Prunus domestica	Prunier domestique
Fabales	Fabaceae	Robinia	Robinia pseudoacacia	Robinier faux acacia
Pinales	Pinaceae	Abies	Abies nordmanniana	Sapin de nordmann
Pinales	Pinaceae	Abies	Abies grandis	Sapin de vancouver
Pinales	Pinaceae	Abies	Abies concolor	Sapin du colorado
Pinales	Pinaceae	Abies	Abies alba	Sapin pectine
Malpighiales	Salicaceae	Salix	Salix alba	Saule blanc
Malpighiales	Salicaceae	Salix	Salix fragilis	Saule cassant
Malpighiales	Salicaceae	Salix	Salix cinerea	Saule cendre
Malpighiales	Salicaceae	Salix	Salix eleagnos	Saule drape

Malpighiales	Salicaceae	Salix	Salix caprea	Saule marsault
Malpighiales	Salicaceae	Salix	Salix atrocinerea	Saule roux
Rosales	Rosaceae	Sorbus	Sorbus aucuparia	Sorbier des oiseleurs
Dipsacales	Adoxaceae	Sambucus	Sambucus nigra	Sureau noir
Malvales	Malvaceae	Tilia	Tilia platyphyllos	Tilleul a grandes feuilles
Malvales	Malvaceae	Tilia	Tilia cordata	Tilleul a petites feuilles
Malpighiales	Salicaceae	Populus	Populus tremula	Tremble
Pinales	Pinaceae	Tsuga	Tsuga heterophylla	Tsuga heterophylle
Magnoliales	Magnoliaceae	Liriodendron	Liriodendron tulipifera	Tulipier de virginie

Annexe 11 : Classification des espèces (Durka & Michalski 2012), âge des nœuds (Zanne et al. 2013), et écart-type de densité du bois au sein des nœuds.

Classification	Clade	Nombre d'espèces	Ecart-type dans le nœud (kg/m ³)	Âge du nœud (Millions d'années)
	0 Spermatophytes	126	104	352,2
A	(Gymnosperms) Pinales	24	82	266,7
AA	Cupressales	5	132	158,6
AAA	(Taxaceae / Taxus) If	1	-	-
AAB	Cupressaceae + Taxodiaceae	4	126	92,1
AABA	Cupressaceae	3	97	58
AABAA	Cupressus + Juniperus	2	38	33,3
AABAAA	(Juniperus) Genevrier commun	1	-	-
AABAAB	(Cupressus) Cypres de provence	1	-	-
AABAB	(Chamaecyparis) Cypres de lawson	1	-	-
AABB	(Taxodiaceae / Taxodium) Cypres chauve	1	-	-
AB	Pinaceae	19	65	237,6
ABA	Abies + Tsuga	4	16	123,1
ABAA	(Tsuga) Tsuga heterophylle	2	7	NA
ABAB	Abies	2	24	NA
ABABB	Abies2	2	24	29,2
ABABBA	Sapin de nordmann	1	-	-
ABABBB	Sapin pectine	1	-	-
ABB	[Larix + Pseudotsuga] + [Pinus + Picea]	15	65	207,6
ABBA	Larix + Pseudotsuga	4	60	165,5
ABBAA	(Pseudotsuga) Douglas	1	-	-
ABBAB	Larix	3	53	129,8
ABBABA	Meleze hybride	1	-	-
ABBABB	Meleze d'europe	1	-	-
ABBABC	Meleze du japon	1	-	-
ABBB	Pinus + Picea	11	57	184,5
ABBBA	Picea	2	9	171,7

ABBBAA	Epicea commun	1	-	-
ABBBAB	Epicea de sitka	1	-	-
ABBBB	Pinus	9	57	152,2
ABBBBA	Pinus2	7	35	64
ABBBBAA	Pin maritime	1	-	-
ABBBBAB	Pinus3	6	35	32,8
ABBBBABA	Pinus nigra	4	18	NA
ABBBBABB	Pinus4	2	14	NA
ABBBBABBA	Pin a crochets	1	-	-
ABBBBABBB	Pin sylvestre	1	-	-
ABBBBB	Pinus2b	2	6	94,9
ABBBBBBA	Pin cembro	1	-	-
ABBBBBBB	Pin weymouth	1	-	-
B	Angiospermes	82	97	180,6
BA	(Magnoliids / Laurales / Lauraceae / Laurus) Laurier noble	1	-	-
BB	Eudicots	81	97	136,9
BBA	Cores Eudicots + Buxales	79	98	NA
BBAA	(Buxales / Buxaceae / Buxus) Buis	1	-	-
BBAB	Core Eudicots	78	97	119,2
BBABA	Rosids	68	97	117,5
BBABAA	Rosid II (Malvidae)	10	90	100,5
BBABAAA	(Malvales / Malvaceae) Tilia	2	3	1,57
BBABAAAA	Tilleul a petites feuilles	1	-	-
BBABAAAB	Tilleul a grandes feuilles	1	-	-
BBABAAB	Sapindales	8	86	68,7
BBABAABA	(Simaroubaceae / Ailanthus) Ailante	1	-	-
BBABAABB	Aceraceae + Hippocastanaceae	7	92	44,2
BBABAABBA	(Hippocastanaceae / Aesculus / Marronnier d'inde	1	-	-
BBABAABBB	(Aceraceae) Acer	6	90	NA
BBABAABBBBA	Erable sycomore	1	-	-
BBABAABBBBB	Acer2	5	96	NA
BBABAABBBBBBA	Erable negundo	1	-	-

BBABAABBBBB	Acer3	2	56	4,36
BBABAABBBBBBA	Erable de montpellier	1	-	-
BBABAABBBBBB	Erable a feuilles d'obier	1	-	-
BBABAABBBBC	Acer3b	2	3	6,55
BBABAABBBBCA	Erable champetre	1	-	-
BBABAABBBBCB	Erable plane	1	-	-
BBABAB	Rosid I (Fabidae)	58	97	113,3
BBABABA	Celastrales + Malpighiales	10	49	111,5
BBABABAA	(Celastrales / Celastraceae / Euonymus) Fusain d'europe	1	-	-
BBABABAB	(Malpighiales) Salicaceae	9	50	33,6
BBABABABA	Populus	4	33	NA
BBABABABAA	Peuplier noir	1	-	-
BBABABABAB	Populus2	3	14	NA
BBABABABABA	Peuplier grisard	1	-	-
BBABABABABB	Peuplier blanc	1	-	-
BBABABABABC	Tremble	1	-	-
BBABABABB	Salix	5	63	30,8
BBABABABBA	Salix2	3	16	NA
BBABABABBAA	Saule drape	1	-	-
BBABABABBAB	Salix3	2	14	8,17
BBABABABBABA	Saule cendre	1	-	-
BBABABABBABB	Saule marsault	1	-	-
BBABABABBB	Salix2b	2	8	23,2
BBABABABBBA	Saule blanc	1	-	-
BBABABABBBB	Saule cassant	1	-	-
BBABABB	[Rosales + Fagales] + Fabales	48	84	107
BBABABBA	(Fabales) Fabaceae	2	79	69,1
BBABABBAA	Robinia + Cercis	1	-	-
BBABABBAAAB	(Robinia) Robinier faux acacia	1	-	-
BBABABBAB	(Cercis) Arbre de judee	1	-	-
BBABABBB	Rosales + Fagales	46	85	105,9
BBABABBBA	Fagales	19	112	62,3
BBABABBBAAB	Fagaceae	9	103	40,4
BBABABBBAAAA	(Fagus) Hetre	1	-	-
BBABABBBAAB	Quercus + Castanea	8	107	4,54

BBABABBBAAABA	(Castanea) Chataignier	1	-	-
BBABABBBAAABB	Quercus	7	85	NA
BBABABBBAAABBA	Quercus2	2	39	0,3849
BBABABBBAAABBAA	Chene des marais	1	-	-
BBABABBBAAABBAB	Chene rouge	1	-	-
BBABABBBAAABBB	Quercus2b	5	99	NA
BBABABBBAAABBBAA	Quercus3	3	50	1,34
BBABABBBAAABBBAA	Chene sessile	1	-	-
BBABABBBAAABBBAB	Chene pubescent	1	-	-
BBABABBBAAABBBAC	Chene pedoncule	1	-	-
BBABABBBAAABBBB	Quercus3b	2	97	1,52
BBABABBBAAABBBBA	Chene vert	1	-	-
BBABABBBAAABBBBB	Chene chevelu	1	-	-
BBABABBBBAB	Betulaceae + Juglandaceae	10	71	49,4
BBABABBBBABA	Betulaceae	9	74	27,3
BBABABBBBABAA	Coryloideae	3		15,5
BBABABBBBABAAA	(Corylus) Noisetier coudrier	1	-	-
BBABABBBBABAAAB	Carpinus + Ostrya	2	15	7,6
BBABABBBBABAAABA	(Ostrya) Charme houblon	1	-	-
BBABABBBBABAAABB	(Carpinus) Charme	1	-	-
BBABABBBBABAB	Betuloideae	6	62	NA
BBABABBBBABABA	Betula	2	7	1,81
BBABABBBBABABAA	Bouleau pubescent	1	-	-
BBABABBBBABABAB	Bouleau verruqueux	1	-	-
BBABABBBBABABBB	Alnus	4	75	20,7
BBABABBBBABABBA	Aulne vert	1	-	-
BBABABBBBABABBB	Alnus2	3	51	NA
BBABABBBBABABBBAA	Aulne de corse	1	-	-
BBABABBBBABABBBBB	Alnus3	2	26	NA
BBABABBBBABABBBBAA	Aulne glutineux	1	-	-
BBABABBBBABABBBBBB	Aulne blanc	1	-	-
BBABABBBBABBB	(Juglandaceae / Juglans) Noyer commun	1	-	-
BBABABBBB	Rosales	27	58	89,3
BBABABBBBBA	Rosaceae	19	63	26,2
BBABABBBBBA	Maleae	10	44	NA

BBABABBBBAAA	Crataegus	2	9	1,45
BBABABBBBAAAA	Aubepine monogyne	1	-	-
BBABABBBBAAAB	Aubepine epineuse	1	-	-
BBABABBBBBAAB	[Sorbus + Pyrus] + [Sorbus + Malus]	8	49	NA
BBABABBBBBAABA	Sorbus + Pyrus	4	74	NA
BBABABBBBBAABAA	Sorbus1	2	104	NA
BBABABBBBBAABAAA	Sorbier des oiseleurs	1	-	-
BBABABBBBBAABAAB	Cormier	1	-	-
BBABABBBBBAABAB	Pyrus	2	-	NA
BBABABBBBBAABABA	Poirier a feuilles en cour	1	-	-
BBABABBBBBAABABB	Poirier commun	1	-	-
BBABABBBBBAABBB	Sorbus + Malus	4	35	2,66
BBABABBBBBAABBA	Sorbus1b	3	42	NA
BBABABBBBBAABBAA	Sorbus2	2	-	NA
BBABABBBBBAABBAAA	Alisier de mougeot	1	-	-
BBABABBBBBAABBBAAB	Alisier blanc	1	-	-
BBABABBBBBAABBAB	Alisier torminal	1	-	-
BBABABBBBBAABBBA	(Malus) Pommier sauvage	1	-	-
BBABABBBBBAABBBA	(Amygdaleae) Prunus	9	81	NA
BBABABBBBBAABBABA	Prunus2	5	59	NA
BBABABBBBBAABBABAA	Prunus3	2	21	NA
BBABABBBBBAABBABAAA	Cerisier	1	-	-
BBABABBBBBAABBABAAB	Merisier	1	-	-
BBABABBBBBAABBABAB	Prunus3b	3	74	3,66
BBABABBBBBAABBABABA	Cerisier a grappes	1	-	-
BBABABBBBBAABBABABB	Prunus4	2	84	NA
BBABABBBBBAABBABABBA	Cerisier tardif	1	-	-
BBABABBBBBAABBABABBB	Cerisier de sainte-lucie	1	-	-
BBABABBBBBAABBABBB	Prunus2b	4	25	6,6
BBABABBBBBAABBABBA	Amandier	1	-	-
BBABABBBBBAABBABBB	Prunus3c	3	22	2,71
BBABABBBBBAABBABBA	Prunier domestique	1	-	-
BBABABBBBBAABBABBB	Prunelier	1	-	-
BBABABBBBBAABBABBC	Prune-cerise	1	-	-
BBABABBBBBAABB	[[Moraceae + Cannabaceae] +	8	44	79,5

<hr/>				
Ulmaceae] + Rhamnaceae				
BBABABBBBBA	Rhamnaceae	3	65	29,4
BBABABBBBBA	(Frangula) Bourdaine	1	-	-
BBABABBBBBAB	Rhamnus	2	54	28,8
BBABABBBBBABA	Nerprun des alpes	1	-	-
BBABABBBBBABB	Nerprun purgatif	1	-	-
BBABABBBBBB	[Moraceae + Cannabaceae] + Ulmaceae	5	36	71,2
BBABABBBBBBBA	(Ulmaceae) Ulmus	3	28	37,8
BBABABBBBBBBA	Orme lisse	1	-	-
BBABABBBBBBBAB	Ulmus2	2	37	2,49
BBABABBBBBBBABA	Orme champetre	1	-	-
BBABABBBBBBBABB	Orme de montagne	1	-	-
BBABABBBBBBBB	Moraceae + Cannabaceae	2	58	65,5
BBABABBBBBBBA	(Moraceae / Ficus) Figuier de carie	1	-	-
BBABABBBBBBBB	(Cannabaceae / Celtis) Micocoulier	1	-	-
BBABB	Asterids	10	78	107,6
BBABBA	(Cornales / Cornaceae / Cornus) Cornouiller male	1	-	-
BBABBB	[Asterid I + Asterid II] + Ericales	9	80	NA
BBABBBA	(Ericales) Ericaceae	2	3	53,7
BBABBBA	(Erica) Bruyere arborescente	1	-	-
BBABBAB	(Arbutus) Arbousier	1	-	-
BBABBBB	Asterid I + Asterid II	7	90	102,9
BBABBBBA	(Asterid I / Lamiales) Oleaceae	5	92	22,8
BBABBBBAA	Phillyrea + Olea	3	122	NA
BBABBBBAAA	Phillyrea	2	18	6,04
BBABBBBAAB	(Olea) Olivier d'europe	1	-	-
BBABBBBAB	Fraxinus	2	34	13,6
BBABBBBABA	Frene commun	1	-	-
BBABBBBABB	Frene a fleur	1	-	-
BBABBBBB	Asterid II	2	92	101
BBABBBBBA	(Dipsacales / Adoxaceae / Sambucus) Sureau noir	1	-	-
BBABBBBBB	(Aquifoliales / Aquifoliaceae /	1	-	-

	Ilex) Houx			
BBB	(Proteales / Platanaceae) Platanus	2	42	62,7
BBBA	Platane a feuilles d'erable	1	-	-
BBBB	Platane d'occident	1	-	-

Title: Environmental and botanical variability of wood density of forest species and temporal variability of the aboveground biomass of French forests: an analysis on a systematic sample of the national forest inventory

Keywords: wood density, national forest inventory, biomass, ecology, carbon, modelling

Abstract:

Context. Wood density (kg/m^3) is a functional trait linked to the strategy of forest species and its variations convey the ability to adapt to an environment resulting in both an interspecific and intraspecific recognized variability. But it also enables forest biomass estimation and carbon sequestration potential in forests.

Aims. We try to understand what structures wood density variability. To assess that, we first seek the factors of the intraspecific variability of wood density. Then, we look at methods to estimate this variability in a context of quantifying forest biomass. Next, along environmental gradients, we seek to identify the share of interspecific and intraspecific variations. Finally, we examine the structure of wood density variability with botanical levels and in species growth-wood density trade-off.

Approach. The national forest inventory ensures a systematic coverage and without any bias of all metropolitan France. The XyloDensMap project made it possible to collect wood increment cores extracted at 1,30 m on inventoried trees for 2016 and 2017, that is to say 55 000 increment cores. Massive wood density measurements conducted with an X-ray scanner, furthermore combined with the forest information from the inventory, enabled this work.

Results. For the first time, we quantified the wood density and its variability for all inventoried forest species. Wood density variability has been estimated operationally by an imputation method over the period of 2005-2018, making it possible to produce a sequence of metropolitan aboveground forest biomass, and to reassess the stock of biomass and carbon in French forests upwards, with a constant trend regarding the annual carbon sink over the period. We showed that wood density variability is structured on a large scale by soil water holding capacity, soil basicity index and elevation. This variability is mostly interspecific. Finally, the botanical levels of class, order and species structure the variability in wood density between species, with order being the most important level, while the wood structure organizes the growth-wood density trade-off.

Conclusion. This thesis, which is the first exploitation of the wood density data obtained by the XyloDensMap project, made it possible to progress in the understanding of the intraspecific and interspecific variability structure of this variable but also in forest carbon accounting. There are many prospects for this new dataset which include the production of models of wood density variation, the estimation of forest biomass in the past and in the deep past, the analysis of the forest management effect on biomass production or even the link with wood anatomy.

Titre : Variabilité environnementale et botanique de la densité du bois des espèces forestières et variabilité temporelle de la biomasse aérienne des forêts françaises : une analyse sur un échantillon systématique de l'inventaire forestier national

Mots-clés : densité du bois, inventaire forestier national, biomasse, écologie, carbone, modélisation

Résumé :

Contexte. La densité du bois (kg/m^3) est un trait fonctionnel lié à la stratégie des espèces forestières et ses variations traduisent leur capacité d'adaptation à l'environnement, qui résulte en une variabilité interspécifique et intraspécifique avérée. Elle permet aussi d'estimer la biomasse forestière et la capacité de séquestration en carbone des forêts.

Objectifs. On cherche à comprendre ce qui structure la variabilité de la densité du bois. Pour cela on cherche en premier lieu les facteurs de la variabilité intraspécifique de la densité du bois. Puis on se demande comment estimer cette variabilité dans un contexte de quantification de la biomasse forestière. Ensuite, le long de gradients environnementaux, on cherche à identifier quelle est la part de variation due à sa variabilité interspécifique et intraspécifique. Enfin on s'interroge sur l'organisation botanique de la variabilité de la densité du bois et de son compromis avec la croissance.

Approche. L'inventaire forestier national assure une couverture systématique et sans biais du territoire de la France métropolitaine. Le projet XyloDensMap a permis de récolter des carottes de bois extraites à 1,30 m sur les arbres inventoriés des années 2016 et 2017, soit 55 000 carottes. Les mesures de densité du bois opérées massivement par tomographe RX, associées par ailleurs aux informations forestières de l'inventaire, ont permis ces travaux.

Résultats. On quantifie pour la première fois la densité du bois et sa variabilité pour l'ensemble les espèces forestières inventoriées. La densité du bois a été estimée de façon opérationnelle par une méthode d'imputation conditionnelle sur la période 2005-2018, permettant de produire une séquence de biomasse forestière aérienne métropolitaine, et réévaluer à la hausse du stock de biomasse et de carbone des forêts françaises, avec une tendance constante du puits de carbone annuel sur la période. On montre que la variation de la densité du bois est par ailleurs structurée à grande échelle par la réserve utile en eau des sols, le niveau trophique des sols, et l'altitude. Cette structuration est essentiellement interspécifique. Enfin, les niveaux botaniques de classe, d'ordre et d'espèce structurent la variabilité de la densité du bois avec l'ordre le niveau le plus important, tandis que les arrangements des éléments anatomiques (les plans ligneux) structurent le compromis entre croissance et densité du bois.

Conclusion. Cette thèse, qui est la première valorisation des données de densité du bois obtenues par le projet XyloDensMap, a permis de progresser dans la compréhension de la variabilité intraspécifique et interspécifique de la densité du bois mais également dans l'estimation du carbone forestier. Les perspectives de valorisation de ces nouvelles données sont nombreuses et incluent la production de modèles de variation de la densité du bois, l'estimation de biomasse forestière dans le passé et le futur profonds, l'analyse de l'effet de la gestion sylvicole sur la production en biomasse ou encore la mise en relation avec l'anatomie du bois.