Bilans carbonés et hydriques de plantations à croissance rapide d'Eucalyptus : modélisation et extrapolation spatiale de la parcelle à la région

Claire Marsden

▶ **To cite this version:**

Claire Marsden. Bilans carbonés et hydriques de plantations à croissance rapide d'Eucalyptus : modélisation et extrapolation spatiale de la parcelle à la région. Sylviculture, foresterie. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2010. Français. NNT : 2010NAN10084 . tel-01746347

HAL Id: tel-01746347
https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01746347

Submitted on 29 Mar 2018

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.

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Nancy-Université
Université Henri Poincaré

École Doctorale Sciences et Ingénierie
Ressources Procédés Produits Environnement

UNIVERSITE NANCY I – HENRI POINCARE

ECOLE DOCTORALE RESSOURCES, PROCEDES, PRODUITS, ENVIRONNEMENT

Thèse présentée pour obtenir le grade de Docteur en Sciences de l'Université Nancy I

dans le champ disciplinaire : Biologie végétale et forestière

par
Claire MARSDEN

Bilans carbonés et hydriques de plantations à croissance rapide d'*Eucalyptus* : modélisation et extrapolation spatiale de la parcelle à la région

Thèse dirigée par Daniel EPRON
Soutenue le 22 octobre 2010

Jury :

M. Franz BADECK, Rapporteur
M. Frédéric BARET, Rapporteur
M. Daniel EPRON, Directeur de thèse
M. André GRANIER, Président du jury
M. Guerric LE MAIRE, Coencadrant
M. Yann NOUVELLON, Coencadrant

LABORATOIRES

Laboratoire de rattachement :

UMR INRA UHP 1137 « Ecologie et Ecophysiologie Forestières »
Faculté des Sciences - BP70239 - 54506 VANDOEUVRE LES NANCY Cedex – FRANCE
Centre INRA de Nancy - 54280 CHAMPENOUX – FRANCE

Laboratoire d'accueil financeur :

UPR 80 CIRAD-Persyst « Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantations »
S/c UMR Eco & Sols INRA Sup Agro. 2 Place Viala - Bâtiment 12. 34060 MONTPELLIER Cedex 2 – FRANCE

Autres laboratoires d'accueil :

Laboratório de Clima e Biosfera, Instituto de Astronomía, Geofísica e Ciências Atmosféricas, Universidade de São Paulo
Rua do Matão 1226 - Cidade Universitária - CEP: 05508-090 - São Paulo – SP - BRESIL

UMR Cemagref-CIRAD-AgroParisTech TETIS « Territoires, Environnement, Télédétection et Information Spatiale »
Maison de la Télédétection - 500 rue JF Breton - 34093 MONTPELLIER Cedex 5 – FRANCE

Je dédie cette thèse à ma nièce Eloise Marsden, qui est née le 24 octobre 2010, après nous avoir tenus en haleine pendant ma soutenance, ainsi que pendant le pot et les deux journées qui ont suivi !

REMERCIEMENTS

Mon long passage par l'UPR 80 du CIRAD m'a donné le goût de la recherche et m'y a initiée dans une atmosphère à la fois chaleureuse et productive. Merci au CIRAD et à toute l'équipe des plantations tropicales, de m'avoir offert de très bonnes conditions matérielles de travail pendant deux stages et une thèse, et de m'avoir accueillie dans un environnement scientifique porteur et un environnement humain très sympathique.

J'aimerais remercier les personnes qui ont participé à mon encadrement, d'avoir partagé leurs idées, leur temps et leurs projets avec moi. Merci donc à Yann Nouvellon pour avoir porté et proposé le sujet de la thèse, m'avoir initiée à matlab, fait profiter de ses connaissances bibliographiques et offert ma première caipirinha, à Daniel Epron pour son soutien et l'apport de toute son expérience d'encadrement et de publication, à Jean-Paul Laclau pour sa disponibilité et pour la foule de données auxquelles il m'a donné accès, à Danny Lo Seen pour sa sympathie et ses aiguillages et explications. Et enfin un très grand merci à Guerric le Maire qui s'est investi avec patience et discernement dans l'ingrate tâche de l'encadrement au quotidien, et qui a su me pousser en avant et me montrer la voie.

Je remercie les membres de mon jury de thèse pour le temps qu'ils ont consacré à la lecture et à la critique de ce manuscrit.

Merci au Brésil à Humberto da Rocha de l'IAG-USP qui m'a fait une place dans son laboratoire, à toute son équipe (Helber, Duda, Emilia, Ricardo, Jonatan T&M, Marta, Sandra, Yemi…) avec qui j'ai partagé bureau, discussions, et campagnes de terrain, à Osvaldo Cabral de l'EMBRAPA et Flavio Ponzoni de l'INPE pour leur collaboration fructueuse, et un grand merci à José-Luiz Stape de l'ESALQ, qui par son dynamisme a permis la collaboration avec International Paper et qui a assuré la publicité des résultats.
Obrigada à Elcio et Reinaldo de International Paper pour leur aide infatigable et joyeuse sur le terrain ; merci à toute la troupe de la station expérimentale d'Itatinga –Juan, Rildo, Elaine et tous les autres, et un merci tout particulier à l'ami Eder, avec qui le travail était gai et efficace; merci aux autres étudiants, Otavio, Edu, Maureen, Kika, Jérôme et Caroline.

Merci aux habitants de la Maison de la Télédétection, notamment à tous ceux qui ont subi sans m'en vouloir ma tchatche inextinguible, à ceux qui m'ont assistée dans mes soucis techniques, et à ceux qui ont partagé pauses café ou déjeuners et autres moments sympa : Isa, Roberto, Silvan, Elo, Thierry et tant d'autres …et enfin un TRES grand merci à Valentine (je souhaite à tous d'avoir une Valou dans leur vie !).

Merci à l'équipe d'Orsay de m'avoir accueillie et fait une place en fin de thèse, en m'offrant la possibilité d'enseigner pour la première fois. Merci en particulier à Claire pour le partage de son bureau, sa gentillesse et son aide précieuse de relecture, à Chantal pour son soutien au quotidien, et merci à tous pour les riches discussions de pause café et les moments de convivialité partagés.

Merci à ma famille qui a toujours été derrière moi, à mes parents qui ont assumé sans s'en plaindre les conséquences de mon mode de vie nomade.

Pour finir, je les ai comptés : au cours de mes années de thèse j'ai épuisé 15 co-locataires et 17 co-bureau, merci à eux ! ; mais un seul co-pain, qui a supporté l'insupportable, quand j'étais trop loin, trop pénible, ou les deux à la fois. Merci à lui !

RÉSUMÉ

Dans de nombreuses régions tropicales dont certaines zones du Brésil, les plantations industrielles d'*Eucalyptus* connaissent une expansion rapide. L'impact environnemental et la durabilité de ces plantations soulèvent de nombreuses questions, notamment en termes d'évolution du bilan carboné et de la fertilité des sols, et d'impact sur les ressources en eau. Cette thèse contribue à apporter des réponses à ces questions, en étudiant les bilans de carbone, d'eau et d'azote des plantations d'*Eucalyptus* de l'état de São Paulo.

L'approche privilégiée est celle de la modélisation écophysiologique, et l'échelle visée *in fine* est celle de grandes plantations. Cette thèse présente une première approche empirique d'estimation spatialisée de la production des plantations, basée sur la construction et l'interprétation de séries temporelles d'indice de végétation du satellite MODIS sur un ensemble de parcelles d'âge et de productivité contrastés. Ensuite une approche plus complète de modélisation écophysiologique est développée, basée sur le modèle C-H_2O-N « G'DAY » qui a été adapté au cas des plantations brésiliennes. La simulation par le modèle des flux de C, H_2O et N sur l'ensemble de parcelles évoqué précédemment, à l'échelle de la rotation, a été réalisée avec et sans la contribution de données d'indice foliaire, obtenues à partir des séries temporelles de réflectance MODIS. Ces séries temporelles de données satellitaires sont riches en informations sur la variabilité spatio-temporelle de la productivité, qui est bien reproduite par le modèle écophysiologique proposé.

Mots-clé : modèle écophysiologique, télédétection, *Eucalyptus*, bilan de carbone, production de bois, séries temporelles

ABSTRACT

Industrial *Eucalyptus* plantations are expanding rapidly in many tropical regions, and in particular in south-eastern Brazil. Their sustainability and environmental impact are an issue of concern, and questions have been raised regarding their carbon balance and effects on soil fertility and water ressources. This thesis addresses some of these questions, by studying the carbon, water and nitrogen balance of *Eucalyptus* plantations in São Paulo State.

A process-based modelling approach was adopted, with the ultimate aim of application at the scale of large plantations. A first empirical approach was developed to estimate wood production on a spatial basis, involving the construction and interpretation of MODIS vegetation index time series on a set of *Eucalyptus* stands of contrasted age and productivity levels. The complete ecophysiological C-H_2O-N cycling model "G'DAY" was then adapted for Brazilian plantations. Rotation-length simulations of C, H_2O and N fluxes were carried out on the afore-mentioned set of plantation stands, either with or without the integration of leaf area index data obtained from MODIS reflectance time-series. The satellite time series carry useful information about the spatio-temporal variability of productivity, which is also well reproduced by the proposed ecophysiological model.

Key-words: ecophysiological model, remote sensing, *Eucalyptus*, carbon balance, wood production, time series

Bilans carbonés et hydriques de plantations à croissance rapide d'*Eucalyptus* : modélisation et extrapolation spatiale de la parcelle à la région

Thèse de Claire Marsden

SOMMAIRE

1 Introduction....15
1.1 Les plantations forestières dans le cycle global du carbone....15
1.1.1 Rôle des forêts dans le contexte global....15
1.1.2 Des plantations forestières en expansion....16
1.1.3 Les enjeux associés à la durabilité de la production intensive de bois....19
1.2 Les cycles du carbone, de l'eau et des éléments minéraux en milieu forestier....24
1.2.1 Déterminisme du bilan de carbone en milieu forestier....24
1.2.2 Les processus écophysiologiques impliqués....25
1.3 Établissement de bilans de carbone à l'échelle régionale....26
1.3.1 Méthodes d'étude à l'échelle d'un écosystème....27
1.3.2 Spatialisation à l'aide de données issues de télédétection....32
1.4 Les bilans de carbone, d'eau et d'azote de plantations tropicales d'Eucalyptus....39
1.4.1 Les plantations d'Eucalyptus dans le contexte du projet de recherche Ultra Low CO2 Steelmaking (ULCOS)....39
1.4.2 Un ensemble préexistant solide de connaissances sur le fonctionnement des plantations d'Eucalyptus....43
1.4.3 Objectifs de la thèse : comprendre la variabilité spatiale et temporelle des flux en liant des approches de télédétection et de modélisation....48
2 Estimations spatialisées de production grâce a l'exploitation de séries temporelles d'images du satellite MODIS....53
2.1 Introduction....53
2.2 Estimations de production par télédétection....54
2.2.1 Principe du forçage de modèle d'efficience d'utilisation de la lumière par des séries temporelles de données satellitaires....54
2.2.2 Estimation par télédétection du rayonnement intercepté....56
2.2.3 Exemples....57
2.3 Suivi temporel de rotations entières de plantations d'Eucalyptus avec les données du capteur MODIS....59
2.3.1 Intérêt de l'approche des séries temporelles pour les plantations d'Eucalyptus....59
2.3.2 Organisation de l'étude....60
2.3.3 Constitution et première analyse des séries temporelles....65
2.4 Résultats : premiers enseignements sur la variabilité spatiotemporelle de la productivité 67
2.4.1 Relations empiriques entre NDVI moyen et données d'inventaire....67
2.4.2 Une efficience d'utilisation de la lumière variant avec l'âge et la fertilité....69

2.5 Conclusions....70
3 Modélisation des flux de carbone, d'eau et d'azote et application spatialisée....71
3.1 Introduction....71
3.2 Choix du modèle de flux....72
3.2.1 Modèles existants pour milieux forestiers....72
3.2.2 Applications spatialisées....78
3.2.3 Choix du modèle G'DAY....80
3.3 G'DAY sur une parcelle expérimentale brésilienne....83
3.3.1 La version initiale....83
3.3.2 Paramétrisation et modifications pour mieux simuler le LAI....84
3.3.3 Modification du bilan hydrique et du modèle d'assimilation du carbone....89
3.4 G'DAY sur 16 parcelles : variabilité spatiale de la production....94
3.4.1 Déterminants de la variabilité spatiale sur le réseau de parcelles : importance de la réserve utile....94
3.4.2 Détermination de la réserve utile....98
3.4.3 Résultats de simulations....100
3.5 Approches de spatialisation à l'aide de séries temporelles de LAI issues de données MODIS....103
3.5.1 Synthèse bibliographique sur les méthodes d'estimation du LAI....104
3.5.2 Nos mesures de terrain d'indice foliaire....113
3.5.3 Estimations de LAI à partir des séries temporelles de réflectances....118
3.5.4 Comparaison des séries temporelles de LAI avec les LAI simulés....124
3.5.5 Forçage du modèle par les séries temporelles de LAI....127
4 Conclusions et perspectives....131
4.1 Conclusions....131
4.1.1 Estimation de la production des plantations grâce à des données satellitaires optiques....131
4.1.2 Modèle écophysiologique simulant les flux et stocks de carbone, eau et azote …131
4.1.3 Utilisation de données de télédétection pour améliorer les simulations spatiales. 132
4.2 Perspectives....132
4.2.1 Poursuite du travail sur le modèle....133
4.2.2 Pistes expérimentales....137
Bibliographie....139

Annexe 1 : Article A: Relating MODIS vegetation index time series with structure, light absorption and stem production of fast-growing *Eucalyptus* stands. 163

Annexe 2: Article B: A process-based model to simulate the spatial variability of the growth of industrial *Eucalyptus* plantations on deep tropical soils in south-east Brazil....193

Annexe 3: Article C: Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations....229

AVANT-PROPOS

Cette thèse s'intéresse à l'objectif général de l'estimation spatialisée des bilans de carbone, d'eau et d'éléments minéraux sur des plantations industrielles d'*Eucalyptus*, situées au Brésil dans l'Etat de São Paulo. Elle se présente comme une synthèse des réflexions et pistes poursuivies dans le cadre de cet objectif, et fera référence pour cela aux articles sur lesquels j'ai travaillé et qui ont été publiés ou soumis à la publication pendant ma thèse, qui sont reproduits en annexes :

Article A : Marsden, C., G. le Maire, J.L. Stape, D. Lo Seen, O. Roupsard, O. Cabral, D. Epron, A.M. Lima, and Y. Nouvellon 2010. Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing *Eucalyptus* plantations. Forest Ecology and Management. 259:1741-1753

Article B : Marsden, C., Y. Nouvellon, J.P. Laclau, M. Corbeels, D. Epron, G. le Maire. A process-based model to simulate the spatial variability of the growth of industrial *Eucalyptus* plantations on deep tropical soils in south-east Brazil. A soumettre à Forest Ecology and Management.

Article C : le Maire, G., C. Marsden, W. Verhoef, F. Ponzoni, D. Lo Seen, A. Bégué, J.L. Stape, Y. Nouvellon. Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations. 2010. Remote Sensing of Environment, doi:10.1016/j.rse.2010.10.004.

Lorsque je commenterai une figure ou tableau d'un de ces articles, je parlerai par exemple de la Figure A1 (qui désignera la Figure 1 de l'article A).

Je ferai également très brièvement référence à deux articles que j'ai rédigés et publiés pendant ma thèse, mais qui n'en sont pas l'objet principal, puisqu'elles portent sur des études réalisées pendant mes stages de fin d'étude d'ingénieur et de Master 2:

Marsden, C., Y. Nouvellon, A. Thongo M'Bou, L. Saint Andre, C. Jourdan, A. Kinana and D. Epron 2008. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal *Eucalyptus* stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. New Phytologist. 177:676-687.

Marsden, C., Y. Nouvellon and D. Epron 2008. Relating coarse root respiration to root diameter in clonal *Eucalyptus* stands in the Republic of the Congo. Tree Physiology, 28:1245-1254.

La thèse comprend quatre parties. La première partie d'introduction générale décrit le contexte de l'étude, à la fois socio-économique et scientifique, afin de présenter les objectifs particuliers poursuivis dans le cadre de ce travail. La deuxième partie présente l'aboutissement du premier grand objectif, qui a consisté à exploiter l'information contenue dans des séries temporelles de données de télédétection, pour estimer spatialement la production des plantations d'*Eucalyptus* par l'intermédiaire d'un modèle simple. La troisième partie décrit la progression vers une approche plus complète d'estimation des bilans de carbone, d'eau et d'azote des plantations, grâce à un travail de modélisation complémenté d'informations de télédétection. Enfin, la quatrième partie s'intéresse aux conclusions générales du travail et aux perspectives ouvertes.

1 INTRODUCTION

1.1 Les plantations forestières dans le cycle global du carbone

1.1.1 Rôle des forêts dans le contexte global

Le cycle global du carbone, relativement stable depuis environ 10000 ans et la dernière glaciation (Jansen et al. 2007), est entré en déséquilibre au début de l'ère industrielle, ou plus tôt selon certains (Pongratz et al. 2009). Ce déséquilibre s'est traduit par un flux net de carbone depuis la Terre vers son atmosphère, en conséquence de l'utilisation énergétique de matière organique fossile, et de la conversion d'écosystèmes naturels riches en carbone en surfaces plus pauvres en carbone, qui ont accompagné l'expansion très rapide de la population humaine. Ainsi la concentration en dioxyde de carbone dans l'atmosphère a augmenté de 100 ppm, soit de plus de 35%, entre 1850 et 2010 (Jansen et al. 2007). L'augmentation de la concentration atmosphérique de CO_2 entraîne des effets directs et indirects sur le climat, l'équilibre chimique des océans, et le fonctionnement des écosystèmes terrestres et marins.

Les échanges de carbone entre la végétation et l'atmosphère représentent les flux les plus importants du cycle de carbone terrestre, de l'ordre de 120 GtC an^{-1} dans chaque sens (Denman et al. 2007; Zhang et al. 2009; Beer et al. 2010). Un léger déséquilibre entre flux entrants et sortants est à l'origine d'un puits de carbone terrestre, qui aurait absorbé environ 30% des 9.1 GtC an^{-1} d'émissions anthropiques entre 2000 et 2006 (Canadell et al. 2007). L'existence et la force de ce puits sont attestées par un ensemble de mesures indépendantes, et corroborées par des simulations de modèles du cycle global de carbone. La conservation voire l'augmentation de la force de ce puits est d'un intérêt capital puisqu'elle contribue à atténuer les changements globaux qui accompagnent la hausse de la concentration atmosphérique en CO_2.

Les forêts, qui représentent plus de la moitié des stocks de carbone des écosystèmes terrestres (Prentice et al. 2001) sont identifiées comme les principaux biomes terrestres qui accumulent du carbone dans la biomasse végétale et la matière organique du sol. A l'échelle d'une alternance jour-nuit, ou été-hiver dans les zones tempérées, toute forêt est alternativement puits ou source, selon la prédominance de la respiration dans un cas, et de l'assimilation de carbone par photosynthèse dans l'autre. Cependant à l'échelle annuelle, des mesures effectuées sur les différents biomes forestiers ont montré un échange net de carbone correspondant à une séquestration allant de 40±30 gC m^{-2} an^{-1} pour les forêts boréales sempervirentes semi arides, à un maximum de 403±102 ou 398±42 gC m^{-2} an^{-1} pour les forêts tropicales humides et les forêts humides sempervirentes tempérées, respectivement (Luyssaert et al. 2007). Cette séquestration est à plus ou moins long terme, selon la fréquence et l'intensité des événements perturbateurs tels que les incendies ou la déforestation, et selon la

destination éventuelle des produits du bois récoltés dans ces forêts (Ciais et al. 2008). Les forêts anciennes peuvent représenter des stocks de carbone considérables : ainsi on peut citer les forêts tempérées dominées par *Eucalyptus regnans* dans les montagnes du Victoria, Australie, où on a recensé un record de 1867 tC ha^{-1} dans la biomasse et necromasse arborescente (Keith et al. 2009). D'autre part, il a été montré récemment que ces forêts anciennes, souvent considérées comme neutres vis-à-vis des échanges de carbone avec l'atmosphère (Desai et al. 2005), voire comme des sources (Saleska et al. 2003; Hutyra et al. 2007), pouvaient elles aussi être des puits significatifs (Luyssaert et al. 2008; Lewis et al. 2009). Cependant, certaines forêts peuvent aussi agir comme source nette de carbone à l'échelle annuelle, par exemple en cas d'implantation sur des tourbières drainées (Couwenberg et al. 2009), après une coupe rase (Clark et al. 2004; Kowalski et al. 2004), ou en situations de stress hydrique exceptionnel (Ciais et al. 2005; Phillips et al. 2009).

Les forêts naturelles (i.e. primaires ou gérées de façon extensive, par opposition avec les plantations forestières, voir Tableau 1), reconnues comme puits de carbone significatif, sont aussi des milieux de grande importance à d'autres titres (Reid et al. 2005). Premièrement, en tant que milieux productifs : en 2005 environ la moitié de la surface forestière mondiale avait une vocation productive et quelque 2.8 milliards de m^3 de bois en étaient extraits par an (FAO 2006). Aux produits du bois on peut ajouter d'autres activités d'extraction : fruits, champignons, alimentation du bétail, miel, viande de chasse. Deuxièmement, en tant que milieux protecteurs : protecteurs de biodiversité d'une part, et protecteurs des sols et de la qualité des eaux de surface d'autre part. Troisièmement, en tant que milieux menacés et en régression à l'échelle mondiale. La déforestation en faveur de l'expansion des terres agricoles et de l'urbanisation a ralenti, mais continue à un rythme encore élevé (-0.18% de surface forestière totale par an entre 2000 et 2005, contre -0.22% entre 1990 et 2000, FAO 2006), et la dégradation due à la surexploitation ou à des perturbations (incendies, orages, insectes ou épidémies) affecte de nombreuses zones forestières.

1.1.2 Des plantations forestières en expansion

Le commerce international et la production de produits ligneux sont en augmentation constante, notamment en ce qui concerne le bois industriel. La production mondiale de panneaux de particules par exemple a été multipliée par plus de 5 entre 1970 et 2007 (FAOSTAT), tandis que la production recensée de papier et carton a triplé et celle de charbon de bois a plus que doublé pendant la même période. Etant données la raréfaction des ressources forestières naturelles et cette augmentation de la demande mondiale, on assiste depuis la deuxième moitié du 20ème siècle au développement rapide de plantations forestières productives.

Les plantations forestières productives recensées par la FAO (cf. Tableau 1) comprennent les surfaces plantées d'essences d'arbres exotiques ou natives, dont la physionomie ne ressemble pas à celle des forêts naturelles locales (i.e. par le mélange d'essences et de classes d'âge et

par la disposition aléatoire des tiges). Il s'agit en majorité de forêts équiennes monospécifiques. Le terme de gestion intensive désigne un ensemble de pratiques sylvicoles, incluant généralement la plantation en lignes, avec une densité désignée comme optimale par les exploitants, la récolte par coupe rase, et parfois la fertilisation, le contrôle des adventices, la taille ou l'éclaircie (West 2006).

Tableau 1 : Typologie des forêts selon la FAO (Del Lungo et al. 2006).

	Type de forêt	***Exploitation***	***Essences***	***Régénération***
Forêt naturelle	Primaire	Non	Natives	Naturelle
	Naturelle modifiée	Prélèvements occasionnels	Natives	Naturelle
	Semi-naturelle	Prélèvements occasionnels	Natives	Naturelle assistée
Forêt plantée				Plantation ou semis
	Plantation forestière protective	Variable	Natives ou exotiques	Plantation ou semis
	Plantation forestière productive	Intensive	Natives ou exotiques	Plantation ou semis

L'approvisionnement en bois par des plantations forestières gérées et exploitées de façon intensive satisfait la demande des industriels (qualités contrôlées, homogénéité des produits, coûts maitrisés, stabilité d'approvisionnement à moyen et long terme), et peut dans certains cas alléger la pression sur les milieux naturels restants. On estime actuellement que près de 50% des besoins mondiaux en bois sont fournis par des plantations forestières, et cette proportion est en augmentation (FAO 2007).

La surface mondiale de plantations forestières productives (principalement des plantations équiennes monospécifiques) a été estimée à 141 millions d'hectares en 2005 (Del Lungo et al. 2006), soit 3.6% de la surface forestière mondiale, contre 1.9% en 1990. Le rythme de création de nouvelles plantations s'est accéléré, passant de 2 millions d'hectares par an entre 1990 et 2000 à 2.5 millions d'hectares par an entre 2000 et 2005 (FAO 2006). Toutes les régions du monde sont concernées par cette augmentation rapide, mises à part les régions sèches d'Afrique. On a assisté à une augmentation particulièrement rapide en Amérique du Nord (>5% par an) et en Amérique du Sud (>2% par an) entre 1990 et 2000, et en Asie entre 2000 et 2005 (>3% par an, Del Lungo et al. 2006).

La majorité des surfaces recensées sont plantées avec des conifères. Ainsi le genre *Pinus* occupe 32% des surfaces de plantations forestières productives et *Cunninghamia* 11% (principalement en Chine), contre 8% (selon la FAO) ou 14% (selon les chiffres publiés par GIT Forestry) pour le genre *Eucalyptus* qui est le plus représenté parmi les feuillus, devant les *Acacias* (5%) (FAO 2007). Les plantations de *Pinus* (dont les 7 premières espèces dans l'ordre décroissant de surfaces mondiales sont *P. taeda*, *P. sylvestris*, *P. massoniana, P. radiata*, *P. elliottii*, *P. tabulaeformis*, et *P. pinaster*, Del Lungo et al. 2006) concernent à la fois les régions tempérées et les régions tropicales. Le genre *Acacia* domine en Asie du sud

est, tandis que les *Eucalyptus*, présents dans toutes les régions tropicales, représentent >40% des surfaces plantées d'Amérique du Sud.

Le genre *Eucalyptus*, originaire d'Australie et comptant plus de 700 espèces, s'est rapidement imposé comme le genre feuillu le plus planté au monde en termes de surfaces. Etant données les rotations très courtes de ces arbres dans les zones tropicales (6-10 ans contre 20 à 50 pour les *Pinus*), et les nouvelles estimations de surfaces plantées (>20 millions d'hectares dans le monde en 2009, Iglesias-Trabado et al. 2009), il est possible que les *Eucalyptus* soient maintenant devenus le genre le plus planté en termes de nombre de plants par an.

Après la publication de la première description de l'*Eucalyptus obliqua* en 1788 par le botaniste français Charles Louis l'Héritier de Brutelle, les *Eucalyptus* sont restés une simple curiosité botanique pendant près d'un siècle (Turnbull 1999). Ils ont ensuite été progressivement introduits dans de nombreuses régions du monde, en commençant par la Californie au moment de la ruée vers l'or des années 1850, puis au Brésil en 1906, en passant par l'Afrique du Sud, l'Ethiopie, l'Uruguay, l'Italie, le Portugal et l'Espagne vers la fin du 19ème siècle. Dans de nombreuses régions la plantation de ces arbres à la croissance rapide a été encouragée pour répondre aux besoins de bois de feu ou pour assécher des marais. Le succès des *Eucalyptus* s'explique par leur adaptabilité à de nombreuses conditions, leur vulnérabilité faible jusqu'à maintenant aux attaques d'insectes et maladies (Ball 1995), leur croissance rapide dès que les températures et l'alimentation en eau sont suffisantes, et par leur grande vigueur de rejet de souche qui permet des traitements en taillis faciles à mettre en œuvre (Turnbull 1999). Pendant la deuxième moitié du 20ème siècle, les aptitudes du bois d'*Eucalyptus* pour la production de pâte à papier de haute qualité ont été reconnues, et les plantations industrielles se sont développées dans de nombreuses zones tropicales en parallèle avec l'augmentation de la demande mondiale en produits tels que le papier et les panneaux de particules. Leur progression a été fulgurante, puisque d'environ 700 000 hectares plantés dans le monde dans les années 1950 on aurait atteint une surface de plus de 20 millions d'hectares en 2009 (cf. Figure 1).

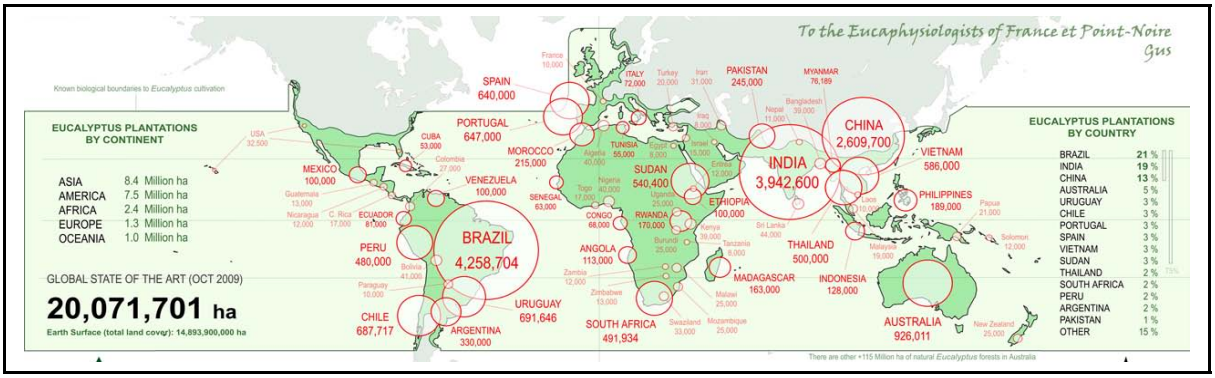


Figure 1. Surfaces estimées de plantations forestières d'*Eucalyptus* dans le monde, issues de chiffres compilés par GIT-Forestry en 2009 à partir de données de compagnies exploitantes et de données officielles des Etats concernés (Iglesias-Trabado et al. 2009).

Un nombre relativement petit d'espèces a fait l'objet de valorisation mondiale, parmi lesquelles on peut citer *E. globulus, E. grandis, E. nitens, E. urophylla, E. saligna, E. camaldulensis, E. tereticornis, E. pellita* et *E. citriodora*, et de nombreux hybrides de ces espèces ont été développés et ont fait l'objet de programmes de sélection génétique et de propagation clonale. On retrouve aujourd'hui des plantations commerciales d'*Eucalyptus* dans plus de 60 pays, et le Brésil compte à lui seul plus de 20% des surfaces mondiales avec une surface estimée à 4.26 millions d'ha en 2009, contre 3.75 en 2007 (Iglesias-Trabado et al. 2009). C'est plus précisément à des plantations d'*Eucalyptus* brésiliennes que s'intéressera cette thèse (cf. Figure 2).

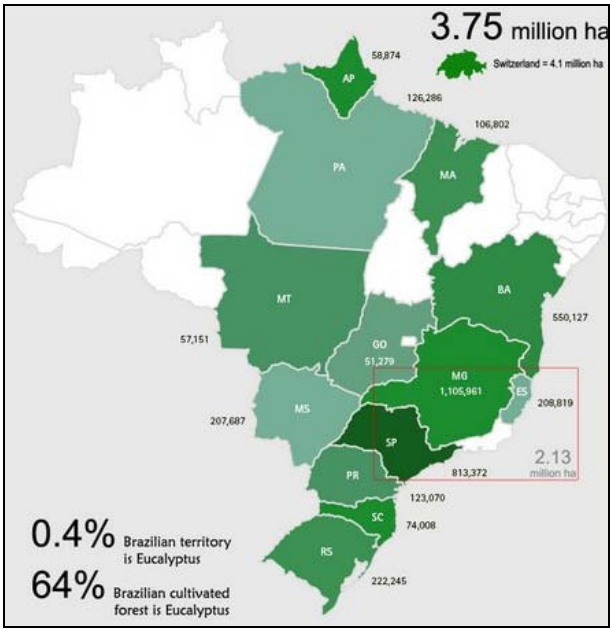


Figure 2. Répartition des surfaces de plantations d'*Eucalyptus* au Brésil en 2007, estimées par l'ABRAF (Associaçao Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas 2009) (STCP et al. 2008).

1.1.3 Les enjeux associés à la durabilité de la production intensive de bois

Le développement à grande échelle de plantations forestières intensives, comme celui de l'agriculture intensive, modifie les paysages et leurs équilibres biologique, hydrologique et biogéochimique. Comme pour tout mode d'utilisation des terres à des fins productives, on doit s'interroger sur la durabilité de la production des plantations forestières et sur ses effets sociaux et environnementaux.

Les plantations forestières intensives peuvent avoir des effets bénéfiques à plusieurs niveaux. Tout d'abord, il s'agit d'une activité économique rentable : l'exportation de cellulose et de papier issus des plantations d'*Eucalyptus* du Brésil, par exemple, représentait à elle seule une valeur de plus de 3.4 milliards de dollars US en 2005, soit près de 4% de la valeur totale exportée par le pays. Les plantations d'*Eucalyptus* constituent une ressource potentiellement très intéressante pour les pays en développement, d'autant plus que ces arbres sont capables d'atteindre de forts rendements même sur des sols tropicaux lessivés et relativement pauvres,

ou de valoriser et protéger des sols dégradés par le surpâturage, l'érosion ou même une légère salinisation (Sun & Dickinson 1993; Dale & Dieters 2007).

Dans le contexte des restrictions des émissions de dioxyde de carbone, ces plantations présentent également un potentiel intéressant de valorisation dans les filières des bioénergies, en permettant la substitution d'un combustible fossile par le bois, issu de photosynthèse récente et donc presque neutre en termes de rejet de CO_2 dans l'atmosphère. Cet intérêt dans le cadre de la réduction des émissions de gaz à effet de serre se double du potentiel de séquestration de carbone dans le sol par les forêts (notamment par l'intermédiaire des systèmes racinaires, qui ne quittent pas directement les parcelles lors des récoltes). D'autre part, la satisfaction des besoins industriels mais aussi domestiques en bois de chauffage, par du bois issu de plantations, contribue de façon indirecte à protéger les forêts naturelles de la surexploitation (Hamel & Laclau 1995). Cet avantage suppose que la plantation forestière ne soit pas implantée aux dépens de la forêt naturelle, mais qu'elle soit le résultat d'une reforestation d'une zone anciennement défrichée ou d'une afforestation (i.e., installation de forêt là où la végétation précédente était basse).

En contrepartie, les potentiels effets négatifs des plantations forestières sont souvent mis en avant par des représentants de la société civile et associations de protection de la nature. Les monocultures d'*Eucalyptus* sont particulièrement décriées (Ball 1995). Il est important de comprendre les raisons de ces critiques et de vérifier leur pertinence, afin de proposer des solutions aux éventuels problèmes soulevés.
Du point de vue économique et social, les monocultures industrielles sont accusées de favoriser l'exode rural, à cause de la faible intensité en main d'œuvre requise dans ces plantations où les principales opérations ont lieu à une fréquence réduite par rapport aux autres cultures agricoles. Cependant, dans certains cas les pouvoirs politiques peuvent contrer partiellement cet effet négatif en favorisant l'implantation (notamment grâce à des prêts avantageux permettant l'investissement initial) de petits producteurs ou « outgrowers », qui vendent leur production de bois aux grands groupes industriels qui en assurent la transformation et la valorisation.
Un problème général des cultures à vocation bioénergétique est celui de la concurrence en termes d'occupation des sols avec les usages à vocation alimentaire, mais il est minime dans les pays à faible densité de population tels que le Brésil, où la principale culture bioénergétique est la canne à sucre qui est bien acceptée.
Un argument portant un poids non négligeable dans l'opinion publique est celui de l'impact des plantations sur les paysages. La présence de grandes zones de forêts à croissance rapide, subissant périodiquement des mises à nu par coupes rases, modifie de façon bien plus profonde que les grandes cultures classiques l'aspect visuel des campagnes (Figure 3), auquel le public est souvent attaché.

Figure 3. Photographies de la parcelle expérimentale d'*Eucalyptus grandis* EucFlux avant (Otavio Camargo Campoe) et pendant (Yann Nouvellon) la récolte.

D'autre part, des questions légitimes sont posées à propos de l'impact environnemental des plantations, et ce à plusieurs titres. Tout d'abord, les monocultures d'essences exotiques pourraient avoir un impact négatif sur la biodiversité et sur la préservation de la faune et flore locales. Il est évident que la diversité spécifique floristique très faible, et la structure en lignes avec canopée claire des monocultures d'arbres, n'offrent pas un habitat aussi propice à la protection de la faune locale que la végétation naturelle. D'autre part, la mise à nu simultanée de grandes zones contigües lors de coupes rases modifie brutalement les caractéristiques des habitats. La réponse à ces préoccupations passe par la gestion et réglementation à l'échelle paysagère des coupes, et par la création de couloirs écologiques et zones de préservation de végétation naturelle autochtone. Le Brésil paraît exemplaire en la matière, avec une loi fédérale qui définit des « zones de préservation permanente » autour des zones écologiquement sensibles (entre 30m et 500m autour des cours d'eau selon leur largeur, mais aussi sur les coteaux et forts dénivelés, cf. Figure 4), et oblige d'autre part tout propriétaire rural à maintenir un certain pourcentage de la surface de sa propriété en « réserve légale », i.e. zones non productives et recouvertes de végétation naturelle (20% dans l'Etat de São Paulo).

Figure 4. Photographie montrant des zones de préservation permanentes entrecoupant des plantations d'*Eucalyptus* dans l'Etat de Bahia, Brésil. (Photo : JL Stape)

Les essences exotiques introduites peuvent dans certains cas se révéler invasives, ce qui peut sérieusement affecter l'équilibre des écosystèmes naturels. Certaines espèces d'*Eucalyptus* ont été accusées d'exercer un effet allélopathique qui empêcherait l'établissement de la végétation autochtone, ou la croissance d'une culture associée de sous-couvert, mais cet effet n'aurait pas été confirmé en expérimentation en plein champ (Sunder 1993).
L'effet de plantations gérées de façon intensive sur la fertilité des sols est un sujet de préoccupation à la fois pour les opposants aux plantations, et pour les forestiers eux-mêmes, qui craignent des chutes de productivité futures. Les craintes concernent la compaction des sols, la diminution de la teneur en matière organique, l'acidification et la diminution de la disponibilité d'éléments minéraux (Powers 1999; Cannell 1999; Powers et al. 2005). La compaction des sols par les engins lourds utilisés lors des opérations de récolte mécanisées peut être amoindrie par l'adoption de techniques de récolte « légères » (utilisation de petits engins à chenilles pour l'abattage par exemple). L'acidification du sol et éventuellement des eaux de surface peut être provoquée principalement par trois facteurs : l'extraction accélérée de cations basiques par des arbres à croissance rapide, lorsque celle-ci n'est pas compensée par la fertilisation et le chaulage ; la décomposition de certains types de litières, notamment celles des conifères ; ou l'intensification des dépôts atmosphériques acides à cause de l'interception par les canopées (ce problème intervenant principalement dans les régions où la pollution atmosphérique est forte). L'importance de ces effets sur plantations d'*Eucalyptus* semble être variable : une diminution de pH a été observée à Hawai sous *E. saligna* par Rhoades & Binkley (1996), et une étude récente fait état d'une acidification des eaux de surface liée à l'appauvrissement du sol en cations sur des bassins versants où les pâturages ont été remplacés par des plantations d'*Eucalyptus* (Farley et al. 2008), mais aucune acidification n'a été observée dans la solution de sol de plantations sur savanes au Congo (Laclau 2003).

Les fortes productivités observées dans de nombreuses plantations tropicales sont associées avec une forte exportation d'éléments minéraux lors des récoltes, à un rythme qui peut ne pas être compensé par l'altération des roches, la fixation symbiotique et les dépôts atmosphériques. Le maintien pendant des rotations successives de fortes productivités exige alors une fertilisation en macro- et micronutriments adaptée aux besoins des arbres (Laclau et al. 2005). Si la fertilisation est nécessaire pour maintenir la fertilité du sol, elle a un coût économique et environnemental non négligeable. La durabilité des plantations passe donc par l'adoption de méthodes de gestion sylvicole pouvant contribuer à réduire les besoins en intrants. La gestion des résidus d'exploitation a ainsi été identifiée comme un point critique (Laclau et al. 2010): la rétention des feuillages (riches en azote) et écorces (qui concentrent >30% du calcium et magnésium de la biomasse , Laclau 2000) sur la parcelle au moment de la récolte permet de maintenir un certain taux de matière minérale mais aussi organique dans le sol (avec un effet bénéfique sur la structure du sol et sa capacité de rétention d'eau et des nutriments), et a un effet démontré sur la production des rotations suivantes (Nzila et al. 2002; Corbeels et al. 2005a; Saint-André et al. 2008). On peut aussi envisager d'associer les arbres à des sous couverts de légumineuses fixatrices symbiotiques

d'azote, ou de mettre en place des plantations mixtes (e.g. *Eucalyptus-Acacia*, Bouillet et al. (2008), Laclau et al. (2008)). L'utilisation d'engrais peut aussi faire craindre des risques de pollutions des eaux de surface et des nappes phréatiques, et les applications doivent donc être raisonnées de manière à éviter tout risque de lessivage. Ce problème général de l'agriculture est cependant réduit dans le cas des plantations forestières, où les applications d'engrais sont relativement faibles au regard des quantités exportées, et où le couvert végétal réduit le risque de lessivage pendant la croissance.

La dernière grande préoccupation à propos de l'impact sur l'environnement des plantations forestières, et notamment de celles à base d'*Eucalyptus*, concerne leur effet sur les ressources hydriques. De façon paradoxale, dans leur pays d'origine, l'enracinement profond et la consommation élevée d'eau associée à la forte production de matière des *Eucalyptus*, en comparaison avec les herbages issus de la déforestation, sont souvent vus comme un avantage environnemental. En effet l'Australie est caractérisée par la présence de nappes souterraines d'eau saline, qui peuvent remonter et rendre inculte le sol de surface lorsque l'utilisation des eaux de pluie par la végétation n'est pas suffisante. A l'inverse, la forte consommation d'eau par les plantations intensives dans d'autres régions du monde fait craindre un possible assèchement de nappes phréatiques et une baisse de niveau des rivières, entrainant alors un possible manque d'eau pour les usages de la population humaine, mais aussi des risques de mortalité d'arbres et de chutes de rendement pouvant mettre en péril les productivités futures (Jobbagy & Jackson 2004; Jackson et al. 2005; van Dijk & Keenan 2007; van Dijk et al. 2007; Scott & Prinsloo 2008; Vanclay 2009). Ces interrogations sont d'autant plus importantes que le changement climatique risque d'accroître les problèmes de sécheresses et de variabilité des précipitations.

En résumé, la gestion durable des plantations forestières, et donc l'assurance de la pérennité de l'approvisionnement mondiale en produits du bois, suppose d'intégrer ces problématiques d'acceptabilité socio-économique, et de protection de la biodiversité et des ressources en eau grâce à un raisonnement à l'échelle du paysage. D'autre part, la maximisation des gains en termes de productivité et de séquestration de carbone doit impérativement être examinée en relation avec la consommation d'eau et l'évolution de la fertilité des sols.

Les forêts et plantations forestières jouent un rôle de premier plan dans le cycle du carbone global, qu'il est important d'arriver à mieux comprendre : de façon quantitative (importance chiffrée des différents stocks et flux de carbone, et surtout de l'échange net entre l'écosystème et l'atmosphère et entre le sol et l'atmosphère), mais également de façon fonctionnelle (quels mécanismes sont à l'origine de ces différents flux et à quelles lois obéissent-ils ?). Cette connaissance est une des étapes indispensables qui mènent vers la prévision des réactions des écosystèmes forestiers face aux perturbations actuelles et futures du cycle du carbone et du climat, et des conséquences qu'auront en retour ces réactions sur ces mêmes perturbations.

Dans le cas des plantations forestières, le fonctionnement du système est affecté non seulement par le climat, la composition de l'atmosphère, et les propriétés hydriques et minérales du sol, mais aussi et surtout par la gestion humaine (Gonçalves et al. 2004). L'étendue des surfaces concernées par ces systèmes est elle aussi le résultat d'action humaine et des choix des décideurs politiques et économiques. Afin de mieux orienter ces choix, il est important de savoir évaluer l'impact de nouvelles plantations, mais aussi des pratiques sylvicoles appliquées dans les plantations existantes, sur le bilan de carbone et plus largement sur les ressources hydriques et minérales.

1.2 Les cycles du carbone, de l'eau et des éléments minéraux en milieu forestier

1.2.1 Déterminisme du bilan de carbone en milieu forestier

L'établissement du bilan de carbone d'une forêt consiste à décrire la variation du stock de carbone contenu dans l'écosystème comme la somme des flux entrants et sortants, appelée Echange Net de l'Ecosystème (ENE). L'échange net de carbone entre la forêt et l'atmosphère est la résultante de deux flux majeurs: le flux entrant d'assimilation de carbone par les végétaux (PPb ou Production Primaire Brute), et le flux sortant, appelé respiration de l'écosystème (Reco) car il s'agit de la respiration cellulaire des organismes composant l'écosystème (Baldocchi 2008). On distingue la respiration autotrophe (Ra), issue des cellules des arbres et des plantes du sous bois, et la respiration hétérotrophe (Rh), issue des organismes consommant et décomposant la matière organique (Kuzyakov 2006). On écrit alors :

$$ENE = PPb - Reco = PPb - Ra - Rh = PPn - Rh \quad , \quad \text{Eq. 1}$$

où PPn=PPb-Ra est la Production Primaire Nette de l'écosystème, ou bilan de carbone de la végétation. Dans ce sens, une forêt puits de carbone aura un ENE positif. Dans les flux entre la forêt et l'atmosphère donnés ici, le carbone est très majoritairement sous forme de CO_2, mais il existe aussi des flux de méthane et de composés organiques volatiles (isoprènes par exemple) de la forêt vers l'atmosphère (Karl et al. 2009). D'autre part nous avons négligé le flux de sortie de l'écosystème par le lessivage de carbone organique dissous.

Le flux de carbone assimilé ou PPb se décompose en plusieurs flux, après son allocation entre différents usages (Litton et al. 2007): la croissance, et donc construction de nouveaux tissus dans des compartiments de biomasse de durée de vie courte (feuilles et racines fines au renouvellement fréquent) ou de même durée de vie que celle de l'arbre (tronc, grosses racines), la respiration autotrophe de ces mêmes compartiments (Gifford 2003), la constitution de réserves de matières carbonées non structurales (Körner 2003), et l'exsudation vers la rhizosphère qui représente un flux variable et mal quantifié (Nguyen 2003; Jones et al. 2004;

Jones et al. 2009). Lors de la sénescence des tissus végétaux, la nécromasse rejoint la litière forestière et la matière organique du sol, qui sont avec les rhizodépots les substrats de la respiration hétérotrophe. Ainsi Rh est indirectement liée à la production végétale réalisée dans le passé, mais le temps de résidence de la matière organique est très variable (4 à 60 ans pour les pools labiles, échelles de l'ordre du millénaire pour les pools plus stables (Trumbore 1997; Epron et al. 2009)).

Les flux de carbone dans l'écosystème sont liés à d'autres flux de matière, qui jouent un rôle important dans leur détermination. En premier lieu, les flux de carbone sont liés fonctionnellement aux flux d'eau par l'intermédiaire de leur passage commun par l'ouverture stomatique, qui elle-même dépend de l'activité photosynthétique, du déficit en pression de vapeur de l'air et du statut hydrique de la plante lié à la disponibilité en eau dans le sol. D'autre part, la vitesse de décomposition de la matière organique dépend du contenu en eau des litières et du sol superficiel (Marsden et al. 2008; Kutsch et al. 2009). Les effets de la disponibilité en eau sur les flux de carbone des forêts ont été largement observés et documentés (Bréda et al. 2006; Granier et al. 2007; Galbraith et al. 2010; Metcalfe et al. 2010). Les flux de carbone sont également liés aux flux d'éléments minéraux nécessaires à la croissance des végétaux. La croissance des plantes s'accompagne d'une absorption racinaire d'azote minéral : l'azote constitue en effet entre 0.1 et 3.5 % de la matière végétale, suivant l'organe. Par sa présence dans les acides aminés et donc dans les protéines et plus particulièrement les enzymes, l'azote intervient directement dans le fonctionnement et le métabolisme des plantes. L'azote apparait comme le principal élément dont la disponibilité peut limiter la croissance végétale, mais on peut également citer les flux de phosphore, potassium, magnésium, calcium, fer, ou soufre. Le phosphore en particulier, constituant essentiel des acides nucléiques, peut limiter la productivité forestière du fait de sa très faible disponibilité sous forme assimilable dans les sols (Hedin et al. 2005; Elser et al. 2007). Les flux d'exportations d'éléments minéraux lors des récoltes de bois, et donc les besoins en fertilisants dans les plantations forestières, sont directement liés au carbone de la biomasse et donc à la production primaire nette.

En résumé, les enjeux sociaux et environnementaux associés à la production de bois ont montré l'importance d'examiner le bilan de carbone des plantations forestières en relation avec leur consommation d'eau et leurs conséquences sur la fertilité des sols. D'autre part le couplage fonctionnel entre flux de carbone, d'eau et d'éléments minéraux montre que la compréhension d'un de ces flux passe par l'étude conjointe des trois. L'objectif donné à cette thèse, d'établir le bilan de carbone des plantations d'*Eucalyptus*, doit donc s'étendre aussi aux bilans d'eau et d'éléments minéraux, en commençant par l'azote.

1.2.2 Les processus écophysiologiques impliqués

Les flux de carbone, d'eau et d'azote sont issus du fonctionnement de l'écosystème forestier, qui peut être théorisé comme un enchainement de processus biophysiques reliés entre eux : de

l'interception du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) qui est le point de départ de la photosynthèse, à la dégradation de la matière organique issue de la croissance végétale. On peut schématiser par l'intermédiaire d'un « flowchart » les flux couplés de carbone, d'eau, et d'azote à l'intérieur du système sol-plante-atmosphère, en replaçant les principaux processus impliqués à chaque étape (cf. Figure 5).

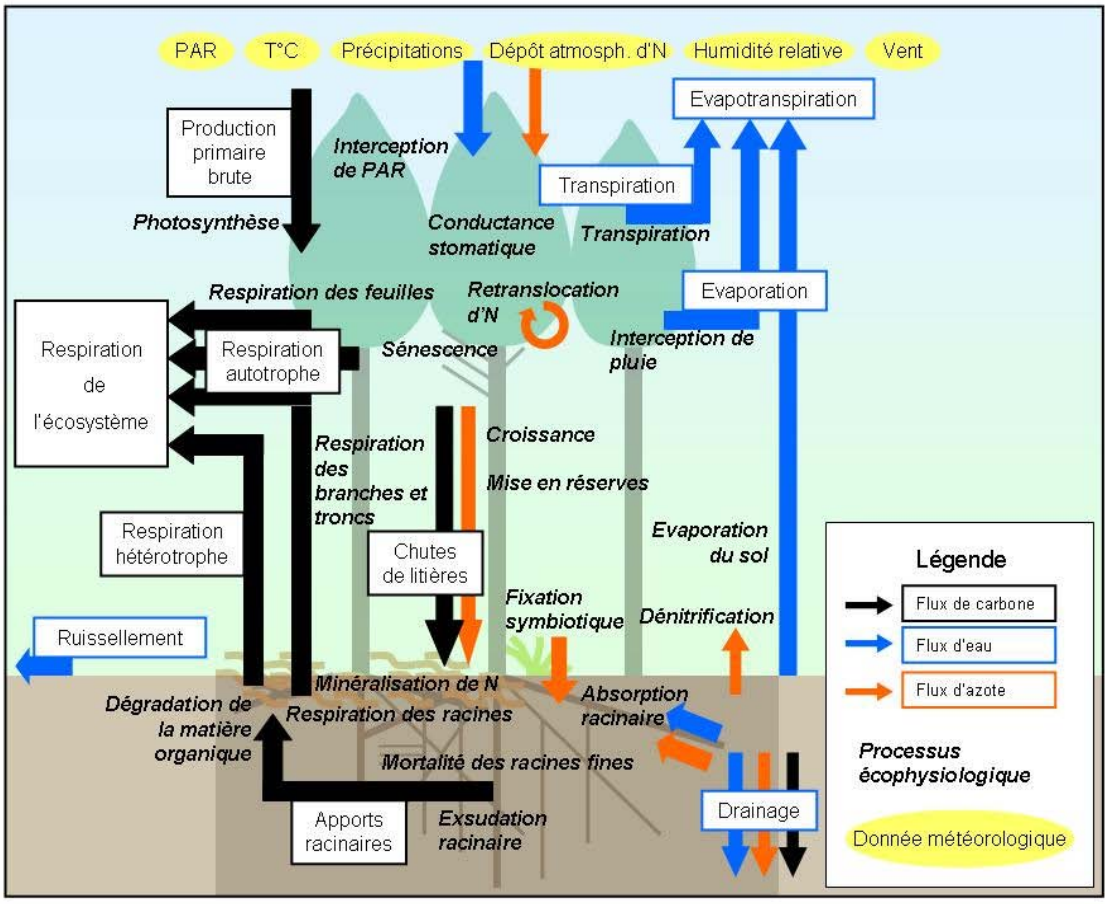


Figure 5. Schéma des principaux flux de carbone, d'eau et d'azote dans un écosystème forestier. Les flux de gaz autres que le CO2 (CH4, composés organiques volatiles), de carbone et azote brouté par les animaux et exporté de la forêt, et de carbone et azote sorti lors des récoltes ne sont pas représentés.

1.3 Établissement de bilans de carbone à l'échelle régionale

Plusieurs méthodes complémentaires ont été mises en œuvre pour l'étude des flux de carbone, d'eau et d'azote dans les écosystèmes forestiers, faisant appel à différentes techniques expérimentales et de modélisation. Les techniques de télédétection sont un outil puissant permettant d'extrapoler à l'échelle régionale les résultats obtenus à l'échelle de l'écosystème (Figure 6).

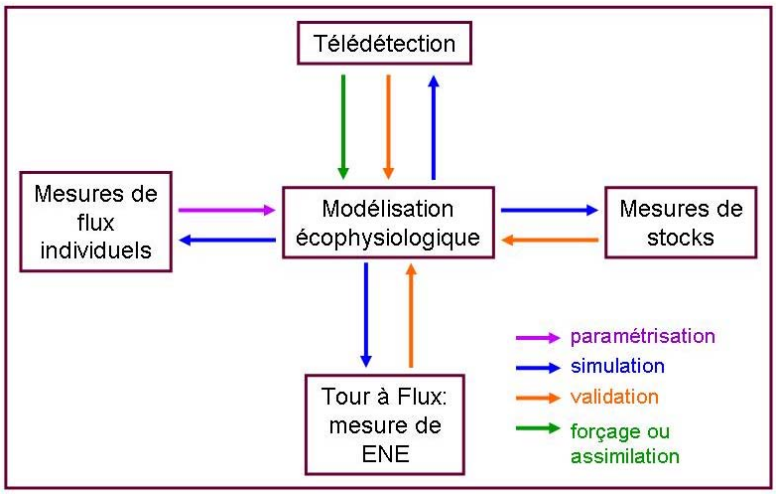


Figure 6. Représentation schématique de la complémentarité des méthodes d'étude du bilan de carbone.

1.3.1 Méthodes d'étude à l'échelle d'un écosystème

1.3.1.1 Mesures de stocks

On a vu que l'échange net de l'écosystème s'identifiait au changement de stock de carbone dans l'écosystème au cours de la période étudiée, qu'on peut estimer expérimentalement par l'intermédiaire d'inventaires de stocks à au moins deux dates.

L'inventaire complet du stock de carbone contenu dans un écosystème suppose de mesurer le carbon contenu dans tous les compartiments de la biomasse végétale, y compris souterrains, dans les litières et bois morts présents au sol, et dans la matière organique du sol.

Cette méthode constitue une mesure directe du bilan de carbone d'un écosystème, au cours de la période délimitée par les dates d'inventaire. Sa mise en œuvre rigoureuse est néanmoins difficile pour les raisons suivantes :

- A une échelle temporelle humaine, le flux net de carbone (différence de stock) recherché est très faible en comparaison avec la taille des stocks étudiés (Ryan & Law 2005), donc une très grande précision est nécessaire dans la détermination de ces stocks.
- La forte variabilité spatiale de la teneur en carbone de la biomasse et du sol obligent à l'adoption de plans d'échantillonnages extrêmement lourds pour atteindre la précision souhaitée.

L'augmentation de l'intervalle de temps entre deux mesures permet d'augmenter la taille relative du signal recherché (e.g. étude décennale, Smith 2004), mais constitue une contrainte expérimentale très forte. Une alternative consiste, dans le cas de forêts équiennes, à travailler sur une chronoséquence, i.e. un ensemble de sites qui ne diffèrent que par l'âge des arbres (Saint-Andre et al. 2005; Epron et al. 2009). La difficulté de cette dernière méthode consiste à disposer de parcelles satisfaisant le mieux possible à ces critères.

1.3.1.2 Mesures directes du flux net de carbone entre la canopée et l'atmosphère

La technique des covariances turbulentes est une méthode physique permettant de mesurer directement le flux net de CO_2, vapeur d'eau et chaleur sensible entre une surface et l'atmosphère. Cette méthode a été appliquée à la mesure de l'échange net de carbone d'écosystèmes forestiers depuis les années 1990, et s'est rapidement développée, devenant une méthode de référence (Goulden et al. 1996; Baldocchi 1997; Baldocchi 2008).
La méthode consiste à mesurer simultanément, à haute fréquence et à quelques mètres au dessus de la canopée depuis une « tour à flux », la vitesse verticale du vent, et la température et concentration en vapeur d'eau et CO_2 de l'air. Les deux appareils permettant ces mesures sont l'anémomètre sonique d'une part, et l'analyseur à gaz d'autre part. Les flux sont calculés grâce à la théorie sur le transport de la matière par diffusion turbulente. L'application de cette théorie requiert qu'un certain nombre de conditions soient remplies : homogénéité horizontale de la canopée, absence de flux horizontaux d'advection (écoulement de CO_2 sur une pente par exemple (Feigenwinter et al. 2004)), et diffusion visqueuse négligeable face à la diffusion turbulente. Ce dernier point peut poser problème la nuit en conditions calmes, lorsqu'il n'y a pas de brassage convectif induit par le rayonnement solaire (Goulden et al. 1996; Grace et al. 1996). Moyennant une technologie de pointe et des procédures de correction et de filtrage rigoureusement appliquées (Aubinet et al. 2000; Rebmann et al. 2004), la technique des covariances turbulentes offre de nombreux avantages :

- La méthode est totalement non destructive et ne perturbe en rien le fonctionnement de l'écosystème.
- On obtient une information simultanée et cohérente sur les flux de CO_2 (ENE), d'eau (évapotranspiration réelle) et d'énergie (flux net de chaleur sensible) et on peut donc analyser les couplages entre flux.
- En comparant les mesures diurnes et nocturnes, et en faisant l'hypothèse que la respiration mesurée la nuit (le flux nocturne étant uniquement le résultat des flux respiratoires) est représentative de la respiration de l'écosystème ayant lieu le jour, on peut estimer les deux grands flux composant l'ENE, i.e. la PPb et Reco. Cette séparation est effectuée par l'intermédiaire de différents algorithmes, basés sur une réponse à la température ou à la lumière de la respiration (Reichstein et al. 2005; Van Gorsel et al. 2009; Lasslop et al. 2010).
- La mesure intègre les influences d'une zone (ou « empreinte ») étendue, de taille et de forme variable selon la hauteur de la tour, la rugosité de canopée, et la stabilité atmosphérique (Schmid 2002; Kljun et al. 2004; Göckede et al. 2004). La taille de l'empreinte des sites forestiers est souvent de l'ordre de quelques dizaines d'hectares : la mesure de flux obtenue a donc localement une bonne représentativité spatiale.
- Le pas de temps de la mesure est généralement de 30 minutes, ce qui permet d'observer les variations diurnes des flux et de comprendre les mécanismes physiologiques qui en sont à l'origine.

- Les appareils mesurent les flux en continu, et on peut donc intégrer les flux obtenus sur des pas de temps allant de la demi heure jusqu'à 17 ans sur les sites les plus anciens (Urbanski et al. 2007).

Des centaines de sites de mesure forestiers dans le monde ont maintenant été équipés de tours à flux, et font partie de réseaux de standardisation et d'échange de données qui se sont structurés à la fin des années 1990 (par exemple au niveau régional Carboeurope, AsiaFlux, Carboafrica, et LBA, et Fluxnet au niveau mondial (Baldocchi et al. 2001)).

1.3.1.3 Mesure des flux individuels

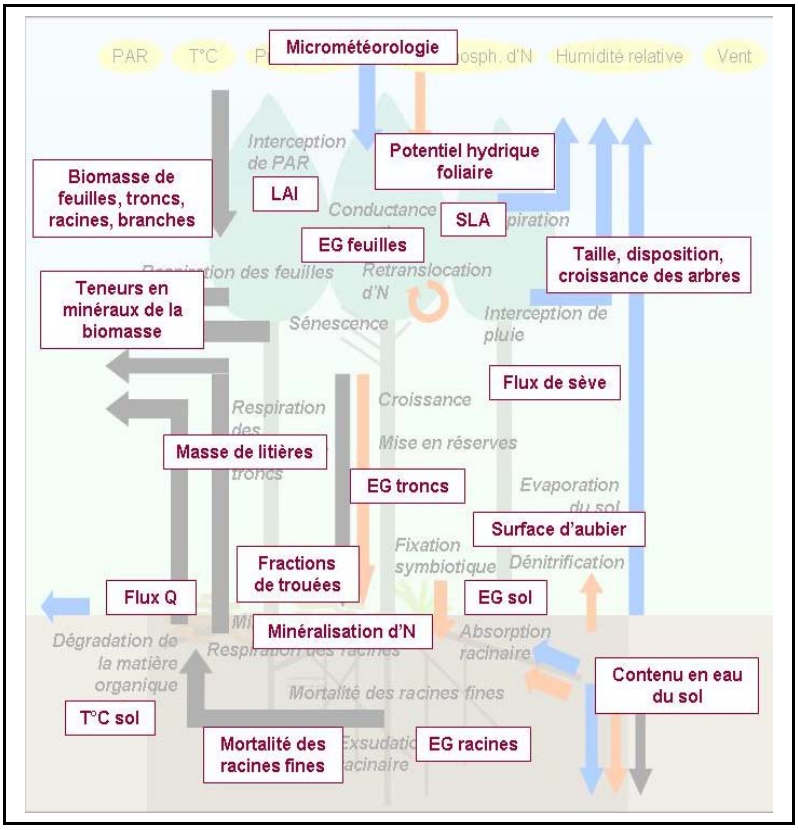


Figure 7. Principales mesures effectuées dans les écosystèmes forestiers pour la caractérisation du bilan de carbone. (LAI = indice foliaire = demi surface de feuilles divisée par la surface de sol (m2(feuilles) m-2(sol)) ; SLA = surface spécifique foliaire = surface de feuillage divisée par sa masse sèche (m2 kg-1) ; EG : échanges gazeux ; Flux Q : flux de chaleur)

Une autre méthode d'estimation de l'échange net de l'écosystème consiste à mesurer les flux individuels dont est composé le bilan de carbone, directement au niveau des organes qui sont à l'origine de ces flux : par exemple on sait mesurer l'échange gazeux de feuilles individuelles (Laisk & Oja 1998), de branches et troncs (Ryan et al. 1996; Cavaleri et al. 2006), de racines (Burton et al. 2002; Marsden et al. 2008), et de surface de sol (Luo & Zhou 2006; Ryan & Law 2005). Ces mesures permettent une compréhension fine du déterminisme des flux individuels, mais présentent le désavantage d'être difficilement comparables entre elles pour cause d'échelles spatiales et temporelles différentes. L'estimation du flux total passe par un changement d'échelle ou extrapolation, de l'organe mesuré à l'arbre puis à la forêt entière, et de la période mesurée à une période annuelle voire pluriannuelle (Jarvis 1995). L'application

de cette méthode suppose alors d'effectuer, en plus des mesures de flux individuels, des mesures de grandeurs caractérisant l'écosystème (e.g. paramètres de structure ou de réponse à la température) et permettant cette extrapolation spatiale et temporelle. Elle suppose également de porter une grande attention et rigueur à la conception du plan d'échantillonnage spatial et temporel, afin d'atteindre une représentativité satisfaisante. Les mesures les plus courantes effectuées sur les sites forestiers pour caractériser leur fonctionnement sont représentées sur le schéma de la Figure 7. Ces mesures sont intensives en temps et en équipement, et leur intérêt majeur vient de leur utilisation en complément avec des modèles représentant le fonctionnement de la forêt.

1.3.1.4 Modélisation

La modélisation des flux d'eau et de carbone peut servir à des fins diagnostiques, pour explorer des hypothèses sur le fonctionnement de la forêt (Hanson et al. 2004), et pronostiques, pour estimer par exemple l'ENE sur un site ou pour des conditions pour lesquelles on ne dispose pas de mesures.

On distingue les modèles empiriques, et les modèles écophysiologiques ou basés sur les processus. Les modèles empiriques ou statistiques cherchent à reproduire le plus fidèlement possible les flux mesurés par la méthode des covariances turbulentes, grâce à la paramétrisation empirique de relations simples faisant intervenir un certain nombre de variables explicatives (Mäkelä et al. 2007; Stauch et al. 2008), parfois par l'intermédiaire de réseaux de neurones (van Wijk & Bouten 1999; Papale & Valentini 2003; Ooba et al. 2006). Ce type de modèle cherche à être reproductif et non explicatif. Développés grâce à une large base de données de mesures, ces modèles peuvent difficilement être extrapolés à des situations non représentées dans ces bases. Leur usage le plus fréquent consiste à trouver des valeurs de remplacement adéquates pour les données manquantes dans les séries de données obtenues par les tours à flux (Moffat et al. 2007).

Les modèles écophysiologiques ou « à base de processus », quant à eux, décrivent de façon explicite les processus responsables des flux individuels, et somment ces flux dans l'espace et dans le temps pour estimer l'échange net de l'écosystème, l'évapotranspiration réelle et éventuellement les flux d'éléments minéraux (Baldocchi et al. 2002; Landsberg & Sands 2010). On nomme ces modèles, qui décrivent les flux de matière entre les différents compartiments de l'écosystème, modèles « SVAT », pour « Sol-Végétation-Atmosphère-Transfert ». A partir d'un certain nombre de variables d'entrée météorologiques et parfois biologiques, ces modèles calculent des variables intermédiaires grâce à un ensemble d'équations mathématiques représentant les processus biophysiques pertinents et faisant appel à des valeurs de paramètres. Ces paramètres sont supposés être mesurables (d'où l'importance de l'ensemble de mesures décrit précédemment) et leur valeur peut dépendre du site, de l'essence forestière, parfois de la saison ou de l'âge. Les variables intermédiaires sont ensuite combinées pour obtenir les variables de sortie, dont la nature, le nombre et le pas de temps dépendent des objectifs que se sont donnés les modélisateurs. Ainsi de nombreux modèles ont été conçus pour simuler le fonctionnement des écosystèmes forestiers, et ils diffèrent selon :

- Le pas de temps minimal de simulation, ou résolution temporelle, qui est aussi le pas de temps nécessaire des données d'entrée : pas de temps à l'échelle du processus de la photosynthèse (<1 heure), de l'alternance jour-nuit (jour), ou des mesures de croissance (mois, année).
- L'objet d'intérêt ou unité de simulation: l'arbre ou la parcelle.
- Les sources considérées : uniquement les feuilles, ou feuilles et sol, voire troncs, distinction ou non entre feuilles recevant uniquement de la lumière diffuse, et feuilles recevant du rayonnement direct.
- La manière de représenter la canopée : une couche horizontale homogène, plusieurs couches horizontales homogènes, enveloppes géométriques ou maquette détaillée en trois dimensions.
- La manière de représenter le sol : une ou plusieurs couches horizontales homogènes, continuum, cellules en trois dimensions.
- Les équations utilisées pour décrire chaque processus.
- Les objectifs visés : simulation précise des flux à pas de temps fin, simulation d'ordre de grandeur de flux à long terme, outil opérationnel pour les gestionnaires forestiers (Makela et al. 2000), ou simulations spatialisées à l'aide d'outils de télédétection.

Deux étapes importantes dans la construction d'un modèle écophysiologique sont la paramétrisation (définition des valeurs des paramètres des différentes équations du modèle) et la validation (test de la capacité du modèle à simuler les flux réels). La validation consiste à confronter le modèle à la réalité, en comparant les variables de sortie simulées avec des données mesurées, et est conditionnée par l'existence et la fiabilité de ces données mesurées. Les modèles forestiers sont le plus souvent validés grâce aux données des tours à flux (Dufrene et al. 2005; Davi et al. 2005a; Medlyn et al. 2005a), ou aux données d'inventaire forestier (le Maire et al. 2005), mais aussi parfois grâce à des mesures indépendantes de flux individuels (Hanson et al. 2004).

Les modèles à base de processus permettent l'extrapolation temporelle des flux, par exemple pour des simulations de réponse forestière à des scenarii climatiques futurs (Medlyn et al. 2000; Kirschbaum et al. 1994). En plus de l'extrapolation temporelle permettant des simulations de scenarii futurs, l'extrapolation spatiale des flux présente un grand intérêt : en effet, l'établissement de bilans de carbone régionaux ou globaux, dans le cadre de la comptabilité globale des puits de carbone terrestres, suppose de pouvoir estimer les flux en tout point de l'espace, et pas seulement au niveau des sites expérimentaux. Pour cela on peut appliquer spatialement un modèle écophysiologique, à condition que celui-ci soit capable de reproduire la variabilité non seulement temporelle, mais aussi spatiale des flux. Certains paramètres, fixés dans le cas d'une parcelle expérimentale, varieront en revanche dans l'espace. Certains processus de réponse aux facteurs environnementaux peuvent être masqués lorsqu'un modèle est appliqué sur un seul site, et devront par contre être pris en compte et simulés lors de son application spatialisée.

Pour la détermination des valeurs des paramètres variant spatialement, la télédétection présente un intérêt majeur, car elle permet l'observation à distance de certaines

caractéristiques des forêts sur de grandes étendues. Elle peut aussi servir à suivre dans le temps et dans l'espace certaines variables du modèle (le Maire et al. 2005; Migliavacca et al. 2009).

1.3.2 Spatialisation à l'aide de données issues de télédétection

1.3.2.1 Télédétection optique et milieux forestiers

Généralités sur la télédétection

L'observation des systèmes naturels et agricoles par le moyen d'instruments embarqués à bord de véhicules aériens a une histoire longue de plus d'un siècle, et a impliqué la mise en œuvre de différents instruments et techniques d'interprétation, menant à un grand nombre d'applications pratiques, dont l'étude des forêts (Bonn & Rochon 1992).

La télédétection offre trois services principaux pour le suivi des forêts : 1) le suivi des surfaces forestières et dynamiques spatiales de la couverture forestière ; 2) la détermination du type d'une forêt (espèces, composition, densité, âge, stade successionnel, voire données d'inventaire); 3) l'estimation de certaines variables biochimiques et biophysiques caractérisant l'état de la forêt, et déterminant son comportement en termes de flux d'énergie et de matière (Boyd & Danson 2005).

Le principe de la télédétection suppose l'interaction d'une surface avec du rayonnement électromagnétique, et l'analyse du signal résultant qui est reçu par un capteur porté par une plateforme. L'information obtenue peut se présenter sous formes d'images, dont la valeur numérique de chaque pixel représente l'interaction d'une surface déterminée au sol avec un certain type de rayonnement électromagnétique. L'interprétation de cette valeur numérique peut livrer de l'information sur les caractéristiques de la surface (Verstraete et al. 1996).

Différents types de télédétection ont été utilisés dans la caractérisation de forêts, correspondant à différents types de rayonnements (longueurs d'ondes dans le visible et proche infra rouge, le thermique, ou les microondes), de capteurs (passifs : appareil photographique, spectroradiomètre, radiomètre thermique, ou actifs : antenne radar, système LIDAR), et de plateformes (statique, ULM, ballon, avion, satellite).

Le type de rayonnement influence le type d'information qu'on est susceptible d'obtenir à propos de la surface (luminance dans le domaine optique, émittance de rayonnement thermique, rétrodiffusion de microondes). La plateforme et le capteur jouent sur la résolution spatiale et temporelle. La résolution spatiale correspond à la taille du pixel, c'est-à-dire la plus petite surface au sol que le système arrive à distinguer des autres, et détermine donc la finesse de détail que la technique est capable de mettre en évidence. La résolution temporelle correspond au temps entre deux observations successives de la même image et indique donc la fréquence à laquelle l'information est disponible sur un certain point de l'espace.

Nous nous intéresserons ici plus spécifiquement à la télédétection dans le domaine optique grâce à des capteurs passifs portés par satellite :

- Le domaine optique, car il offre une information riche sur les propriétés des surfaces par l'intermédiaire de leur signature spectrale.

- Capteurs portés par satellite, pour le suivi temporel régulier qu'ils permettent (par opposition avec des capteurs embarqués sur des vols d'avion épisodiques).

En contrepartie des nombreux avantages des capteurs optiques, il faut signaler leur handicap majeur qui est leur sensibilité aux conditions atmosphériques, le rayonnement optique étant réfléchi par les nuages.

Interactions entre le rayonnement de courtes longueurs d'ondes et la végétation

Le capteur satellitaire optique mesure la luminance à un certain angle de visée, i.e. l'énergie solaire réfléchie par la surface terrestre située dans cet angle et traversant l'atmosphère. La mesure est donc également influencée par la luminance et transmittance de l'atmosphère. Après correction des effets atmosphériques, ce signal peut être traduit en réflectance de la surface terrestre considérée dans l'angle de visée, i.e. la luminance de la surface divisée par la luminance d'une surface lambertienne qui serait éclairée par le même rayonnement solaire (Bonn & Rochon 1992).

Chaque surface naturelle, du fait de sa structure et composition chimique, interagit d'une manière particulière avec le rayonnement incident, en réfléchissant, transmettant ou absorbant préférentiellement différentes parties du spectre électromagnétique. On parle de signature spectrale pour désigner le comportement de réflectance, transmittance et absorptance d'une surface en fonction de la longueur d'onde : en analysant les données de réflectance reçues par un capteur optique, on peut reconnaitre une de ces signatures et en déduire la nature de la surface réflechissante (Guyot 1999). Ce principe permet donc la classification des surfaces terrestres en différents types d'usage des terres.

La végétation a un spectre de réflectance caractéristique, qui est affecté d'une part par les caractéristiques intrinsèques des feuilles et du sol visibles, et d'autre part par la structure géométrique de l'ensemble de la canopée (Myneni & Ross 1991).

Le spectre de la réflectance foliaire a été largement étudié en fonction de caractéristiques structurales (masse surfacique, indice structurel) et chimiques (contenu en eau et pigments) des feuilles (Woolley 1971; Brakke et al. 1989; Bracher & Murtha 1994; Sims & Gamon 2002). Les longueurs d'onde proches de l'ultraviolet (<450 nm) sont absorbées par des constituants cellulaires non pigmentaires (e.g. acides nucléiques et phénoliques). Dans le visible, les pigments foliaires (chlorophylles a et b et caroténoides) absorbent la majeure partie du rayonnement (>80%), avec deux bandes d'absorption principales dans le bleu et le rouge, et un petit pic de réflectance dans le vert. Dans le proche infrarouge entre 700 et 1300 nm, les pigments et la cellulose sont transparents aux rayonnements, et l'absorptance chute à ~10%, le rayonnement restant étant réfléchi (~50%) ou transmis (Guyot 1999). Le niveau du plateau de réflectance dans le proche infrarouge varie selon la structure anatomique des feuilles et augmente avec leur masse surfacique. Dans l'infrarouge moyen (1300 à 2500 nm) l'eau absorbe fortement le rayonnement, donc la réflectance dans ces longueurs d'ondes est reliée au contenu en eau des feuilles (Datt 1999; Ceccato et al. 2001). Pour simuler le spectre de réflectance foliaire entre 400 et 2500 nm, le modèle PROSPECT a été proposé par Jacquemoud et Baret (1990), et affiné et recalibré par Feret et al. (2008).

Le taux de couverture du sol par la canopée n'étant souvent pas de 100%, la fraction de sol visible est responsable d'une partie de la luminance mesurée par le capteur satellitaire. Les propriétés optiques des sols ont été décrites par plusieurs auteurs (e.g. Stoner & Baumgardner (1981), Baumgardner et al. (1986)) et simulées par exemple grâce au modèle SOILSPECT (Jacquemoud et al. 1992). La réflectance d'un sol augmente régulièrement avec la longueur d'onde du visible au moyen infrarouge, et son intensité en tout point du spectre varie principalement en fonction de la teneur en eau du sol (plus le sol est humide, moins sa réflectance est élevée). La composition minérale, la teneur en matière organique et la rugosité de la surface du sol affectent également sa réflectance (Guyot 1999). Si l'on représente l'une en fonction de l'autre les réflectances spectrales d'un sol dans deux longueurs d'ondes, pour différents angles de visée et humidités, on obtient plus ou moins une droite, appelée droite des sols (Baret et al. 1993).
La structure géométrique de la canopée définit la densité et l'arrangement des surfaces réfléchissantes, et influence fortement à la fois la quantité et la distribution angulaire du rayonnement réfléchi. La structure est caractérisée par l'indice foliaire, la forme et disposition des troncs et branchages, les angles d'inclinaison foliaires qu'on peut représenter par une distribution statistique, et la disposition des feuilles dans le volume de la canopée (disposition aléatoire, regroupée, ou régulière) (Sinoquet & Andrieu 1993). L'effet de la structure sur le transfert radiatif à l'intérieur de la canopée et sa réflectance est simulé de façon plus ou moins complexe et réaliste par de nombreux modèles. On peut citer par exemple le modèle simple 1D SAIL (Verhoef 1984), et le modèle plus complexe RATP (Sinoquet et al. 2001) en 3D.
Le spectre de réflectance d'un couvert végétal est aussi caractérisé par la présence de petits pics de réflectance dans des bandes spectrales étroites, associés à certains composants cellulaires ou éléments minéraux particuliers. Le développement récent de capteurs hyperspectraux satellitaires, de résolution spectrale très supérieure à celle des spectroradiomètres classiques, permet d'envisager d'exploiter cette source d'information pour caractériser finement les propriétés des couverts végétaux.

L'exploitation de ces connaissances sur les déterminants de la réflectance d'un couvert végétal a mené à de nombreux travaux visant à déduire certaines caractéristiques des forêts à partir de données obtenues par télédétection optique (Wulder 1998). Les applications sont multiples : mesure, planification d'échantillonnages, estimation, et cartographie de ressources forestières dans le cadre d'inventaires forestiers (McRoberts & Tomppo 2007); suivi de santé forestière (Wulder et al. 2006; Somers et al. 2010); évaluations régionales et globales de stocks de carbone (Rosenqvist et al. 2003); obtention de paramètres d'entrée pour des modèles biophysiques spatialisés (Sellers et al. 1995).

Régressions linéaires multiples entre réflectances spectrales et variables biophysiques

La majorité des capteurs optiques satellitaires délivrent des valeurs de réflectance sur plusieurs bandes spectrales plus ou moins larges (e.g. largeur de 60 et 90 nm respectivement pour les bandes rouge et proche infrarouge de Landsat ETM+, 70 et 110 nm pour celles de

SPOT 5, 50 et 35 nm pour celles de MODIS), offrant ainsi un ensemble de variables explicatives potentielles. De nombreux travaux ont combiné certaines de ces variables dans une démarche de régression linéaire ou non linéaire multiple, afin d'estimer une variable mesurée sur des placettes de contrôle au sol (e.g. Zheng et al. 2004; Hall et al. 2006; Gebreslasie 2010). D'autres études ont employé des techniques de réseaux de neurones pour caractériser la relation empirique entre plusieurs bandes spectrales et une variable biophysique (Jin & Liu 1997).

Indices de végétation

Une technique semi-empirique qui a rencontré un très large succès pour la caractérisation par télédétection de l'état de cultures, mais aussi de forêts, est celle des indices de végétation (Collet & Caloz 2001). Il s'agit de sélectionner des bandes caractéristiques de la signature spectrale des feuilles, et de les combiner sous forme d'un indice qui variera principalement avec la quantité de végétation. Après établissement d'une relation bijective entre l'indice et la variable d'intérêt, la valeur de l'indice sur un pixel, déduite de données satellitaires, offrira une estimation simple de cette variable. Différents indices, basés notamment sur la réflectance dans le rouge et le proche infrarouge (PIR), ont été proposés et exploités pour leur relation avec le LAI ou la fraction de rayonnement intercepté des forêts, dont le plus connu est le NDVI ou Normalized difference Vegetation Index (cf. Tableau 2). Les équations proposées ont souvent visé à représenter la quantité de végétation par la distance angulaire ou euclidienne entre le point représenté par sa réflectance dans le rouge et le PIR, et la droite des sols (Baret et al. 1993).

Par extension, les indices de végétation ont parfois été explorés pour l'établissement de relations avec la biomasse ou le volume de bois, avec un succès plus mitigé (Lu et al. 2004). En exploitant les possibilités offertes par les autres bandes spectrales que le rouge et le proche infrarouge, des indices ont également été proposés pour estimer d'autres variables biophysiques. Le PRI par exemple (Photochemical Reflectance Index) met en évidence la réaction du cycle des xanthophylles foliaires permettant d'évacuer l'énergie solaire en excès lorsque les stomates sont fermés pour cause de stress, et a été proposé comme indicateur de l'efficience d'utilisation de la lumière ε (Gamon et al. 1997; Barton & North 2001; Grace et al. 2007). Le Chlorophyll Index (Gitelson & Merzlyak 1994) et Chlorophyll content index (Sims et al. 2006) faisant intervenir la dérivée de la réflectance dans le « rededge » (700-720 nm) ont été proposés comme indicateurs de la teneur en chlorophylle, et par extension de ε (Nakaji 2008).

Utilisation de modèles de transfert radiatif

Les indices de végétation ont pour vocation de simplifier les phénomènes complexes d'interception et de réflectance de la lumière par la végétation et le sol, et présentent donc l'avantage de la simplicité d'application. Cependant la simplification implique également une perte, ou plutôt une ignorance d'une partie de l'information contenue dans le signal. Concrètement, il n'existe généralement pas une relation unique entre un indice de végétation

et une variable biophysique, car la relation est affectée par des paramètres structuraux du couvert, les angles de vue et d'éclairement, et le type de sol.

Tableau 2. Principaux indices de végétation proposés dans la littérature pour l'estimation du LAI et fAPAR.

Indice de végétation	***Acronyme***	***Equation***	***Référence bibliographique***
SR	Simple Ratio	ρ_{PIR}/ρ_R	Pearson & Miller 1972
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index	$(\rho_{PIR}-\rho_R)/(\rho_{PIR}+\rho_R)$	Rouse 1974; Tucker 1979
TVI	Transformed vegetation index	$\sqrt{(\rho_{PIR}-\rho_R)/(\rho_{PIR}+\rho_R)}$	Deering et al. 1975
PVI	Perpendicular Vegetation Index	$\frac{1}{\sqrt{a^2-1}}*(\rho_{PIR}-a*\rho_R-b)$	Richardson & Wiegand 1977
SAVI	Soil Adjusted Vegetation Index	$\frac{\rho_{PIR}-\rho_R}{\rho_{PIR}+\rho_R+L}*(1+L)$	Huete 1988
MSAVI	Modified soil adjusted vegetation index	$0.5*\left(2\rho_{PIR}+1-\sqrt{(2\rho_{PIR}+1)^2-8(\rho_{PIR}-2\rho_R)}\right)$	Qi et al. 1994
TSAVI	Transformed soil adjusted vegetation index	$\frac{a*(\rho_{PIR}-a*\rho_R-b)}{a*\rho_{PIR}+\rho_R-ab+0.08*(1+a^2)}$	Baret & Guyot 1991
GESAVI	Generalized soil adjusted vegetation index	$(\rho_{PIR}-b*\rho_R-a)/(\rho_R+Z)$	Gilabert et al. 2002
EVI	Enhanced Vegetation Index	$2.5*\frac{\rho_{PIR}-\rho_R}{\rho_{PIR}+6*\rho_R-7.5*\rho_B+1}$	Huete et al. 1994
GEMI	Global Ecological Monitoring Index	$\xi=\frac{2(\rho_{PIR}^2-\rho_R^2)+1.5\rho_{PIR}+0.5\rho_R}{\rho_{PIR}+\rho_R+0.5}$ $GEMI=\xi(1-0.25\xi)-\frac{\rho_R-0.125}{1-\rho_R}$	Pinty & Verstraete 1992
ARVI	Atmospherically resistant vegetation index	$(\rho_{PIR}-2\rho_R+\rho_B)/(\rho_{PIR}+2\rho_R-\rho_B)$	Kaufman & Tanre 1992
NDVIc	Corrected Normalized Difference Vegetation Index	$NDVI*\left(1-\frac{\rho_{MIR}-\rho_{MIR\min}}{\rho_{MIR\max}-\rho_{MIR\min}}\right)$	Nemani et al. 1993

* Les paramètres a et b font reference à la droite des sols, $\rho_{PIR}=a*\rho_R+b$

La modélisation théorique du comportement optique du système étudié permet de simuler son spectre de réflectance en fonction des différentes variables biophysiques d'intérêt, et donc de prendre en compte la complexité des processus impliqués. Une fois un modèle de transfert radiatif (MTR) validé grâce à des données expérimentales, on peut l'utiliser pour construire des bases de données théoriques permettant de calibrer et valider des démarches basées sur des indices de végétation, ou l'inverser pour estimer la valeur des variables biophysiques d'entrée à partir de données de réflectance mesurées (Baret et Buis 2008). La méthode d'inversion de MTR a été appliquée à de nombreuses reprises, notamment pour l'estimation de l'indice foliaire (Weiss et al. 2000), mais aussi d'autres variables comme la fraction de rayonnement photosynthétiquement actif absorbée (fAPAR) (Bicheron & Leroy 1999), la teneur en chlorophylle (Houborg et al. 2007) ou le taux de couverture de la canopée (Schlerf & Atzberger 2006) par exemple.

Tableau 3. Des exemples de résultats d'obtention de différentes variables biophysiques de forêts par télédétection optique.

Variable	***Etude***	***Type de forêt***	***Méthode***	***Données utilisées***	***résultat***
LAI	Chen & Cihlar 1996	Forêt boréale	Corrélation linéaire avec le NDVI	Landsat TM	r^2=0.5, n=19
LAI effectif	Gong et al. 1995	Forêt mélangée tempérée	Relation avec le NDVI ;	CASI : spectroradiomètre porté par avion	r^2=0.86, RMSE=1.1 N=30
LAI effectif	Kobayashi et al. 2007	Mélèzes en Sibérie	Corrélation linéaire avec le NDVI	Spot Vegetation	r^2=0.63, n=32 (LAI <1)
LAI	Propastin & Erasmi 2010	Forêt tropicale en Indonésie	Plusieurs étapes : évaluation de coefficient d'extinction, de fAPAR puis LAI	Quickbird, Landsat ETM+	r^2=0.58, RMSE=0.91
LAI	Le Maire et al. 2006	Forêt mélangée tempérée	Relation logarithmique entre LAI et écart type du NDVI	Spot, Landsat ETM+, Ikonos, Hyperion	r^2=0.63, n=259 RMSE=1.14
LAI	Soudani et al. 2006	Forêt mélangée tempérée	Relations puissance avec 5 indices de végétation différents	Spot, Landsat ETM+, Ikonos	r^2>0.8, n=28 RMSE~1
Volume de bois	Gebreslasie 2010	Plantations d'*Eucalyptus* en Afrique du Sud	Régression pas à pas avec VI et bandes individuelles + âge + indice de site	ASTER une date ASTER une date, âge et Indice de site	r^2=0.51 r^2=0.88
Volume de bois	Hyyppä et al. 2000	Forêt boréale de conifères en Finlande	Régression linéaire multiple	Spot XS	r^2=0.44, SE=78.9 m^3 ha^{-1}
Volume de bois	Foody 2003	Forêt tropicale amazonienne	Réseau de neurones	Landsat TM	r^2= 0.84, n=27
Volume de bois	Lu et al. 2004	Forêt tropicale amazonienne	Corrélation linéaire avec le NDVI et le GEMI	Landsat TM	r^2=0.21, n=18 (NDVI) r^2=0.61, n=18 (GEMI)
Hauteur	Chopping et al. 2008	Forêts mélangées d'Arizona et Nouveau Mexique	Inversion de MTR géométrique-optique + filtrage	MISR (multi angles)	r^2=0.69, n=576
Hauteur	Gebreslasie 2010	Plantations d'*Eucalyptus* en Afrique du Sud	Régression pas à pas avec VI et bandes individuelles + âge + indice de site	ASTER une date ASTER âge et SI	r^2=0.52, RMSE=2.85m r^2=0.9, RMSE=1.98m
Hauteur	Hyyppä et al. 2000	Forêt boréale de conifères en Finlande	Régression linéaire multiple	Spot XS	r^2=0.37, SE=5.9m

De nombreux exemples d'application des différentes approches présentées ici pour l'estimation de variables biophysiques des forêts ont été publiés, et une partie sont repris dans le Tableau 3 en ce qui concerne la hauteur, le volume de bois, et l'indice foliaire.

1.3.2.2 Approches de spatialisation de modèles

Bases de données spatialisées

Nous avons vu que l'extrapolation spatiale de modèles de flux de carbone nécessitait une source d'information sur la variabilité spatiale des surfaces à l'origine de ces flux. Cette source d'information peut dans plusieurs cas être une base de données spatiale, souvent incorporée dans un système d'information géographique. Ces bases de données peuvent par exemple contenir des informations détaillées sur les sols, obtenues grâce à des relevés de terrain interpolés, sur les types de végétation, et sur la topographie. Par exemple, le modèle de production forestière 3-PG Spatial a ainsi été appliqué spatialement à des forêts naturelles en Australie uniquement grâce à des données issues de bases de données spatialisées (Tickle et al. 2001).

La télédétection est complémentaire de ces bases de données : elle permet difficilement d'avoir des informations sur les sols, mais elle permet en revanche d'estimer des variables liées à la végétation. Plusieurs approches ont en conséquence été développées pour incorporer l'information spatiale mais aussi temporelle apportée par la télédétection, dans des démarches de modélisation.

Exploitation de données de télédétection dans les modèles écophysiologiques

Les approches proposées pour l'utilisation conjointe de données satellitaires et de modèles à base de processus ont été résumées par Maas (1988), Delécolle et al. (1992) et Moulin et al. (1998) pour les modèles de production de cultures agricoles, et de manière plus générale par Plummer et al. (2000).

Les approches suivantes sont distinguées :

- La télédétection sert à estimer une **variable d'entrée de forçage** du modèle, lorsque le pas de temps de la donnée satellitaire le permet: variable climatique dans certains cas (e.g. PAR incident), ou variable caractérisant la végétation (classe de végétation, azote foliaire ou LAI par exemple). Dans le cas du LAI cette approche suppose que le LAI soit une variable d'entrée du modèle, et non une variable d'état ; un exemple est donné par Running et al. (1989).
- La donnée satellitaire sert à **tester ou valider le modèle**. Certains auteurs ont comparé une sortie du modèle avec un indice de végétation afin de valider l'évolution temporelle simulée : par exemple Running & Nemani (1988) ont comparé le NDVI avec la photosynthèse simulée par leur modèle de production forestière. Une alternative consiste à estimer le LAI à partir du NDVI et de le comparer avec le LAI simulé par le modèle, ou au contraire à estimer un indice de végétation à partir du LAI simulé qui est ensuite comparé avec le NDVI obtenu par télédétection. La dernière

approche, qui évite les incertitudes liées aux indices de végétation, consiste à coupler le modèle écophysiologique avec un modèle de réflectance de la canopée, et de valider le modèle couplé en comparant les réflectances qu'il simule avec celles issues de télédétection (exemple : Lo Seen et al. (1995) qui ont couplé le modèle STEP avec le modèle de réflectance SAIL).

- La donnée satellitaire sert à **contraindre le modèle** écophysiologique. Cette catégorie regroupe deux types de stratégies :
    - Mise à jour d'une variable d'état du modèle (le LAI par exemple) grâce à son équivalent obtenu par télédétection à des dates ponctuelles (exemple : Clevers & Van Leeuwen (1996)).
    - Assimilation : il s'agit a posteriori de réinitialiser (modifier la valeur initiale d'une variable) ou reparamétriser (modifier la valeur d'un paramètre) le modèle écophysiologique de manière itérative, de façon à minimiser la différence entre une ou des variables simulées par le modèle et celles obtenues par télédétection (qui peuvent être les réflectances, dans le cas où le modèle est couplé avec un modèle de réflectance). Un exemple à la fois de reparamétrisation et de réinitialisation d'un modèle couplé est donné par Nouvellon et al. (2001).
- Inversement, le **modèle est utilisé pour mieux comprendre la donnée satellitaire**. Un exemple est donné par Lo Seen et al. (1995), qui évaluent des indices de végétation grâce à leur modèle écophysiologique couplé avec SAIL, cité précédemment. Une autre approche est celle de l'incorporation d'un modèle de dynamique de la végétation dans une démarche d'inversion de MTR, afin de contraindre au maximum les estimations de LAI obtenues par inversion (exemple : Koetz et al. 2005).

En résumé, les différentes méthodes présentées dans ce chapitre 1.3 sont en réalité tout à fait complémentaires, dans l'objectif d'établir de façon robuste des bilans détaillés et spatialisés de carbone, d'eau et d'éléments minéraux. La mesure directe des flux de carbone et d'eau par la méthode des covariances turbulentes, et la confirmation offerte par les mesures de stocks, constituent une « vérité terrain » très importante étant donnée la complexité du problème. L'approche de modélisation permet de détailler et de comprendre l'origine des flux mesurés, ainsi que d'effectuer leur extrapolation temporelle, et les mesures détaillées de processus et de flux individuels sur des sites expérimentaux sont essentielles pour le développement et la paramétrisation des modèles écophysiologiques. Enfin, l'extrapolation spatiotemporelle est permise par la combinaison des approches de modélisation et de télédétection.

1.4 Les bilans de carbone, d'eau et d'azote de plantations tropicales d'*Eucalyptus*

1.4.1 Les plantations d'Eucalyptus dans le contexte du projet de recherche Ultra Low CO_2 Steelmaking (ULCOS)

1.4.1.1 L'utilisation de charbon de bois au Brésil

On a vu que l'étude des bilans de carbone, d'eau et de nutriments des plantations forestières (usage des terres en expansion rapide au niveau mondial) était nécessaire dans le cadre des interrogations actuelles à propos du cycle global du carbone, et plus précisément de la comptabilité de plus en plus poussée des puits de carbone terrestres. La compréhension de ces bilans et de leurs couplages est également importante pour l'examen de la durabilité des filières de production de bois et donc de la pérennité des approvisionnements. Au Brésil mais aussi dans d'autres régions du monde, un enjeu particulier s'ajoute au débat : il s'agit de l'utilisation actuelle et potentielle du bois d'*Eucalyptus* comme source d'énergie.

Le charbon de bois comme source d'énergie a une grande importance historique au Brésil. L'importation et le transport de matières premières énergétiques a été le principal frein à l'industrialisation de nombreuses régions pourtant riches en minerais de ce très grand pays, et le charbon de bois issu de la déforestation des forêts primaires a permis de pallier ce manque de source d'énergie. Le charbon de bois est ainsi resté la première source d'énergie du pays jusqu'en 1967, quand il a été supplanté par le pétrole, puis par l'hydroélectricité à la fin des années 1970 (Brito 1997). Actuellement on estime la consommation annuelle de charbon de bois à 7.9 millions de tonnes, dont 90% utilisés par l'industrie : il s'agirait de la plus grande industrie à base de charbon de bois du monde (Brito et al. 2006). L'utilisation industrielle principale est celle des grands complexes sidérurgiques de l'état du Minas Gerais (représentant 67.5% du charbon de bois brésilien, Brito et al. 2006). L'épuisement des ressources naturelles de bois à proximité des centres industriels à cause de la déforestation rapide des écosystèmes originels de la Mata Atlantica, puis du Cerrado et du Caatinga, a conduit aux premières initiatives de reforestation au cours du 20ème siècle. L'*Eucalyptus*, grâce à sa croissance très rapide, a été préféré à tout un panel d'essences forestières locales pour les premières plantations de grande ampleur dans l'Etat de São Paulo à partir de 1910, où les arbres servaient à fournir l'énergie nécessaire aux locomotives du chemin de fer. Les premières plantations d'*Eucalyptus* destinées à la fabrication de charbon de bois pour un usage en sidérurgie datent de 1940. Entre 1966 et 1986, un vaste programme d'incitation fiscale du gouvernement fédéral a permis l'établissement d'environ 5 millions d'hectares de plantations forestières de *Pinus* et d'*Eucalyptus*, dont une partie importante (~20%) était destinée à la production de charbon de bois. En 2006, 78% du charbon de bois utilisé par l'industrie était originaire de plantations forestières plutôt que de forêts naturelles. L'utilisation de cette forme d'énergie par le secteur sidérurgique a fluctué au gré des évolutions du marché mondial du pétrole et du charbon fossile, mais n'a jamais cessé de

représenter une part importante des besoins. Le charbon végétal présente en effet l'avantage majeur d'être produit sur place, en grande partie par les grands groupes sidérurgiques eux-mêmes et donc de permettre une indépendance face aux cours mondiaux, de contenir moins de soufre polluant que le charbon fossile, et depuis peu un avantage économique en tant que source d'énergie renouvelable non sanctionnée par le protocole de Kyoto. De plus les plantations d'*Eucalyptus* sont une source de matière privilégiée pour cet usage : par leur homogénéité et les propriétés du bois elles permettent la production d'un charbon de qualité standardisée, et par la forme droite et sans branches des troncs une manipulation aisée et efficace lors du processus de carbonisation. Les progrès de la sylviculture ont permis d'atteindre des productivités très élevées dans les plantations industrielles, qui peuvent en plus faire valoir leur gestion raisonnée pour obtenir la certification d'organismes tels que le Forestry Stewardship Council.

1.4.1.2 Le Projet ULCOS

Dans ce contexte, lors du lancement en 2004 par les sidérurgistes européens du consortium ULCOS (« Ultra Low CO_2 Steelmaking »), l'option énergétique du charbon de bois produit par des plantations forestières d'*Eucalyptus* a fait partie des pistes de recherche envisagées, pour atteindre l'objectif affiché très ambitieux de réduction d'au moins 50% des émissions de CO_2 par la filière, par rapport à celles des meilleures pratiques de 2004. ULCOS regroupe 10 partenaires producteurs d'acier européens coordonnés par Arcelor-Mittal, et 38 partenaires instituts de recherche ou industriels d'autres secteurs. Le programme ULCOS a consisté dans un premier temps (2004-2009) en une importante phase de recherche multidisciplinaire, visant à explorer plus de 80 pistes potentielles de réduction des émissions, à sélectionner les plus prometteuses d'entre elles, et à développer des projets pilotes d'expérimentation de ces techniques. Les pistes sélectionnées à l'issue de cette première phase sont, d'une part, trois processus impliquant des technologies particulières de haut fourneaux associées à une technologie de capture et de stockage du CO_2, et d'autre part, l'électrolyse à base de source d'électricité non émettrice de CO_2, et l'utilisation de biomasse produite dans des plantations durables comme combustible renouvelable.

Cette dernière piste de recherche est étudiée au sein du consortium par le CIRAD (Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement), par le biais des unités de recherche « Biomasse-énergie », « Biens et services des écosystèmes forestiers tropicaux : l'enjeu du changement global », « Marchés, organisations, institutions et stratégies d'acteurs » et « Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantations ». Les objectifs du programme de recherche lancé par le CIRAD dans le cadre d'ULCOS sont (Fallot et al. 2009):

- D'évaluer la faisabilité technique, sociale et économique de la production de charbon de bois par des plantations tropicales et de l'extension des zones de production (Piketty et al. 2009).
- D'estimer avec le maximum de précision et de fiabilité le bilan de carbone effectif de la filière.

- D'examiner la durabilité de la filière, en termes socio-économiques, environnementaux et de maintien à long terme de potentiel productif.

Cette thèse a été financée par l'unité propre de recherche UPR80 « Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantations », dans le cadre des recherches engagées pour le programme ULCOS. L'unité est plus particulièrement impliquée dans l'évaluation du bilan de carbone des plantations, en relation avec leur durabilité en termes d'utilisation d'eau et de fertilité des sols. Les approches appliquées sont celles présentées au chapitre 1.3 : mesures de terrain des flux de matière dans l'écosystème de plantation d'*Eucalyptus* et de leurs déterminants, ainsi que différentes approches de modélisation et d'extrapolation temporelle et spatiale de ces flux.

1.4.1.3 Intérêt des plantations d'*Eucalyptus* pour la recherche expérimentale en écophysiologie

En dehors du contexte socio-économique porteur et des enjeux d'actualité globale portés par le projet ULCOS, l'équipe trouve également un intérêt scientifique majeur à travailler sur ces écosystèmes de plantations forestières simples et à croissance rapide. Les plantations d'*Eucalyptus* sont d'excellents terrains d'expérimentation pour répondre à des questions du type : Quels sont les traits morphologiques et physiologiques qui gouvernent l'efficience d'utilisation de l'eau ? Quel phénomène est à l'origine de la chute de productivité de bois observée très tôt dans la vie des plantations ? Comment l'allocation du carbone et des éléments nutritifs est-elle modulée en fonction de facteurs édaphiques, hydriques et génétiques ?

Ces plantations présentent de nombreux avantages pour la recherche en écophysiologie et biogéochimie :

- La croissance rapide des arbres et les rotations courtes (~6 ans) permettent d'envisager de façon raisonnable le suivi d'essais de type agronomique couvrant toute la période de croissance.
- Ce sont des systèmes où la manipulation et les expérimentations destructives sont relativement aisées, car ils ne sont pas protégés comme peuvent l'être des milieux naturels, et chaque arbre représente une valeur monétaire assez faible.
- La faible variabilité spatiale et génétique à l'intérieur des parcelles favorise l'obtention de résultats d'expérimentations exploitables en limitant les sources d'incertitude.
- L'homogénéité et la simplicité structurelle des plantations monospécifiques facilitent l'élaboration et la vérification de relations mathématiques et biophysiques théoriques de fonctionnement.

Il faut également souligner l'excellent environnement scientifique existant autour des cultures forestières au Brésil, grâce aux équipes des universités publiques (e.g. Universidade de São Paulo, dont fait partie la Escola de Agricultura Luiz de Queiroz, UNESP, Universidade Federal de Viçosa) d'une part, et à la très forte implication dans la recherche des compagnies exploitantes d'autre part.

Une partie de l'équipe de l'unité « Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantations» a mené et continue de mener de nombreuses recherches sur des sites expérimentaux situés au Congo, dans les plantations d'*Eucalyptus* établies autour de Pointe Noire. L'équipe s'est également implantée au Brésil à partir de 2003, en menant des expérimentations notamment sur la station expérimentale d'Itatinga de l'Universidade de São Paulo. De plus, depuis 2007 le projet EucFlux a été lancé en coopération avec l'Université de São Paulo et 11 compagnies forestières brésiliennes, avec l'objectif de mesurer les flux de CO_2 et de vapeur d'eau entre une plantation d'*Eucalyptus* et l'atmosphère, pendant la fin d'une rotation, la récolte et replantation, puis la rotation suivante. Les mesures de covariances turbulentes ont débuté sur ce site en février 2008.

1.4.2 Un ensemble préexistant solide de connaissances sur le fonctionnement des plantations d'Eucalyptus

Ce travail de thèse s'appuie sur un grand ensemble de connaissances expérimentales recueillies à propos du fonctionnement hydrique, carboné et nutritif des plantations tropicales d'*Eucalyptus* par les chercheurs du CIRAD au Congo et au Brésil, et qui sont résumées ici. D'autre part de très nombreuses études ont été menées sur ce genre notamment en Australie, mais également en Afrique du Sud, en Inde et au Portugal par exemple, et sont très bien synthétisées par Whitehead & Beadle (2004).

1.4.2.1 Sites et pratiques sylviculturales

Les régions concernées par cette synthèse connaissent un climat tropical avec deux saisons marquées : et une saison des pluies chaude et humide, et une saison sèche avec peu de précipitations entre mai-juin et septembre (cf. Tableau 4).

Tableau 4. Caractéristiques climatiques des sites de mesure au Congo et au Brésil.

Site	***Température***		***Pluviométrie***		***Rayonnement***		***Humidité relative***	
	SS*	SP*	SS	SP	SS	SP	SS	SP
Congo (Pointe Noire) 4°S, 12°E	20°C (juillet)	30°C (mars)	Absence	Forte	100% difus	Variable	85%	
			1200 mm					
Brésil (Itatinga, São Paulo) 23°S, 48° O	10°C (juillet) Rares gelées	29°C (mars)	Faible / variable	Forte	Variable		50%	75%
			1400 mm					

*SS : saison sèche et SP : saison des pluies.

Les résultats présentés ici concernent des systèmes représentatifs des plantations commerciales menées en futaie régulière, avec coupe rase et replantation entre chaque rotation. Les traitements de taillis sont répandus dans les plantations tropicales d'*Eucalyptus* (souvent 1 cycle de croissance à partir de nouveaux plants est suivi de 1 à 2 cycles de taillis), et présentent de bonnes performances de productivité tout en limitant les coûts de régénération. Il pourrait être intéressant par la suite d'examiner les particularités du

fonctionnement de ces systèmes. Toutefois, plusieurs grandes compagnies exploitantes au Brésil ont tendance à favoriser désormais la systématisation des régénérations par plantation, afin de profiter rapidement des gains de productivité ou de performance technologique obtenus grâce aux programmes de sélection génétique.

Au Congo comme au Brésil, une rotation de futaie dure généralement entre 5 et 8 ans. Lors de la coupe rase, les troncs sont prélevés et les résidus d'exploitation (feuilles, branches et parfois écorces) sont laissés sur la parcelle, ainsi que l'intégralité des systèmes racinaires. Les souches sont généralement dévitalisées par application de glyphosate. Après une période de 1 à plusieurs mois, un travail du sol est effectué, consistant généralement en un disquage et éventuellement sous solage sur les nouvelles lignes de plantation (entre les lignes de la récolte précédente). Des plants d'une dizaine de centimètres de hauteur sont alors installés, à des densités variables suivant les entreprises (environ 700 tiges ha^{-1} sur les sites étudiés au Congo, contre 1667 sur le site brésilien). Les plants sont produits en pépinière et sont soit issus de semis, soit de boutures de clones sélectionnés par les entreprises. Les arbres reçoivent une application d'engrais à la plantation et 0 à 2 applications supplémentaires pendant la croissance, et les quantités totales appliquées varient entre les régions, entreprises et types de sols. A titre d'exemple, le traitement « témoin commercial » de la parcelle expérimentale E101 à Itatinga au Brésil a reçu une application totale de 120 kg N ha^{-1}, 33 kg P ha^{-1}, 100 kg K ha^{-1} et des micronutriments, de même que 2 tonnes ha^{-1} de chaux dolomitique, contre seulement 38 kg N ha^{-1} à la replantation au Congo. Pendant les deux premières années de croissance, un désherbage chimique est effectué entre les rangs, mais n'est généralement plus nécessaire à partir de la fermeture de la canopée, qui intervient pendant la deuxième année.

1.4.2.2 Une croissance rapide

Les plantations tropicales d'*Eucalyptus* sont caractérisées par une croissance très rapide. Au Brésil les productivités moyennes pendant une rotation de 6 ans varient entre ~25 et ~70 m^3 de bois par hectare et par an, soit environ 6 à 17 tC ha^{-1} an^{-1}. Les hauteurs atteintes en fin de rotation varient entre 25 et 35m (Figure 8).

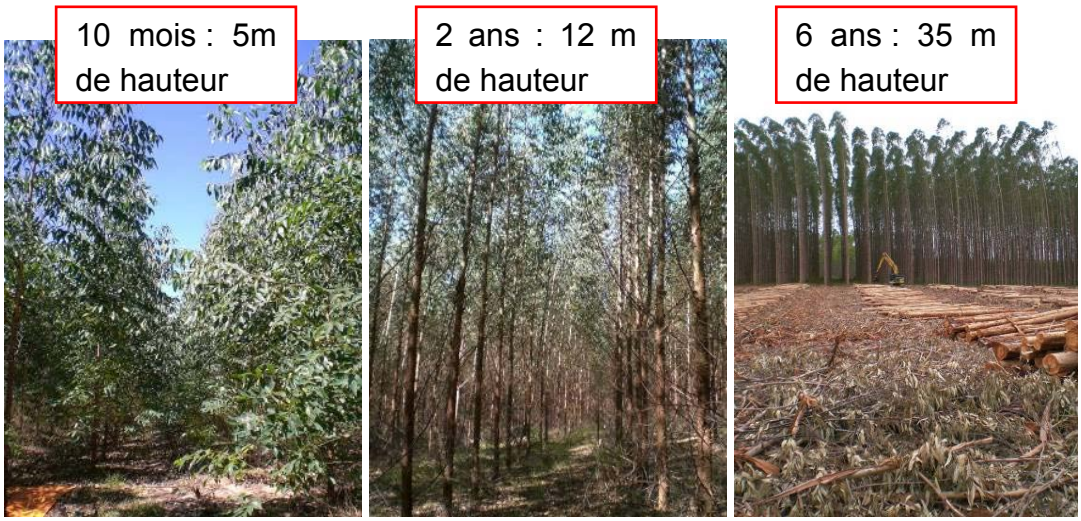


Figure 8. Trois parcelles d'*Eucalyptus* d'âge différent au Brésil. La parcelle de droite est en cours de récolte. Les hauteurs sont données à titre indicatif.

L'accumulation de carbone dans les différents compartiments de biomasse aérienne et souterraine au cours du temps a été étudiée au Brésil et au Congo, menant à l'établissement d'équations allométriques reliant les biomasses des différents compartiments avec la hauteur, la circonférence à 1m30 et l'âge des arbres (Saint-Andre et al. 2005), et permettant des comparaisons de comportement entre les plantations des deux sites (Laclau et al. 2010). Le schéma de mise en place de la biomasse est le même dans les deux cas, avec des flux deux fois supérieurs sur le site brésilien qu'au Congo. En début de croissance, la biomasse de feuilles augmente pour atteindre un pic autour de l'âge de deux ans, avant de retomber. A partir de ce moment, environ 80% de l'incrément annuel de biomasse est concentré dans les troncs (Laclau et al. 2010), mais en réalité une fraction importante de la production primaire nette est affectée au renouvellement du feuillage (suivi expérimentalement grâce aux mesures mensuelles de chutes de litières) et des racines fines. A titre d'illustration, on peut voir sur la Figure 9 le carbone total alloué au cours du temps aux différents compartiments jusqu'à l'âge de 6 ans sur la parcelle brésilienne E101 (dont les 4 premières années de croissance sont présentées dans Laclau et al. 2010), en tenant compte du renouvellement des feuilles, branches et racines fines. A l'âge de 6 ans en fin de rotation, environ 63% de la production primaire nette est utilisée pour la production de bois exploitable. En analysant les données présentées dans la littérature pour de nombreux sites forestiers, Litton et al. (2007) ont conclu que la production de bois utilisait entre 5 et 35% de la PPb suivant les sites, et les chiffres les plus élevés étaient trouvés sur les plantations d'*Eucalyptus*. Si l'on suppose qu'en moyenne 50% de la PPb sert à la respiration autotrophe, on voit que notre jeune plantation d'*Eucalyptus* se situe aussi dans le haut du tableau.

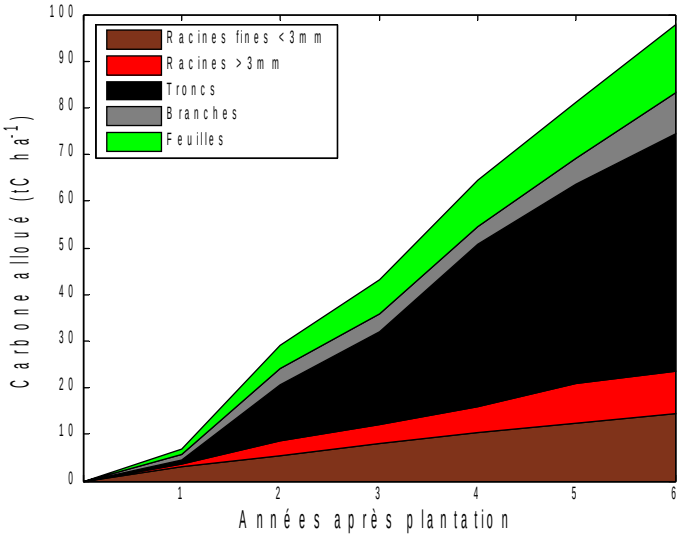


Figure 9. Carbone alloué à la croissance et au renouvellement des compartiments de biomasse sur la parcelle E101 d'Itatinga au Brésil. Noter que par manque de mesures plus précises, on a supposé que la longévité moyenne des racines fines ne variait pas au cours du temps.

1.4.2.3 Une canopée dynamique, peu développée mais efficiente

La canopée sempervirente est mise en place rapidement pendant les deux premières années de croissance, avec un indice foliaire qui peut atteindre brièvement au Brésil une valeur comprise entre 4 et 6 à la deuxième saison des pluies après la plantation, avant de décliner pour atteindre des valeurs moyennes comprises entre 2 et 3 en fin de rotation (Almeida 2004). Ces valeurs de LAI sont relativement faibles par rapport aux forêts tempérées européennes par exemple. Les canopées sont peu profondes (profondeur maximale de 9m observée au moment du pic de LAI, mais généralement <5m) et montrent relativement peu de différenciation verticale (Nouvellon et al. 2010). Les angles d'inclinaison foliaire présentent une distribution asymétrique avec un angle moyen assez vertical, ce qui en combinaison avec le LAI relativement faible mène à des canopées claires, qui laissent passer une fraction non négligeable du rayonnement (King 1997; Whitehead & Beadle 2004). La canopée connait d'autre part des variations saisonnières importantes, avec une diminution simultanée pendant les saisons sèches de la biomasse, de la surface spécifique et donc a fortiori de la surface totale de feuilles (Nouvellon et al. 2010). Des chutes de litières ont lieu pendant toute l'année, avec des pics observés en début de saison des pluies et une variabilité inter mensuelle qui augmente à partir de la 3ème année de croissance (Laclau et al. 2009). La durée de vie des feuilles a été estimée à environ 0.5 à 0.6 années par Laclau et al. (2009), comme par Almeida et al. (2004), pour des plantations fertilisées du sud-est du Brésil.

Les fortes productivités atteintes par ces plantations ne sont pas associées à de fortes valeurs d'indice foliaire, mais seraient plutôt expliquées par une interception de la lumière régulière et une capacité photosynthétique élevée tout au long de l'année. Les performances photosynthétiques et l'efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque (vitesse d'assimilation divisée par la conductance stomatique) de deux différents clones au Congo ont été déterminées au moyen de mesures d'échange gazeux foliaires, et montrent des comportements stomatiques différents, avec une efficience d'utilisation de l'eau intrinsèque contrastée (Nouvellon et al. 2010). Cette différence au niveau foliaire est corroborrée par les mesures de flux par covariances turbulentes, qui ont montré que l'efficience d'utilisation de l'eau, représentée par le ratio GPP/ETR, était de 3.47 gC kg^{-1}_{H2O} pour le clone le plus productif, contre 2.73 gC kg^{-1}_{H2O} pour le clone moins productif.

1.4.2.4 Fonctionnement hydrique et minéral

Une croissance racinaire rapide et en profondeur a été observée sur ces deux sites au sol lessivé très profond : des racines ont été observées à plus de 3 m de profondeur à l'âge d'un an au Congo (Bouillet et al. 2002) et à 6 m de profondeur au Brésil (Laclau, Ranger et al. 2008), et à 19 m de profondeur au Brésil en fin de rotation. En écho à la description de l'architecture aérienne, un modèle architectural souterrain a maintenant été développé (Thongo M'Bou et al. 2010). La biomasse, la croissance, la répartition spatiale et la mortalité des racines fines ont été étudiées expérimentalement sur des parcelles d'âge différent (Laclau et al. 2001; Bouillet et al. 2002; Jourdan et al. 2008; Thongo M'bou et al. 2008; Maurice et al. 2010) et semblent être très liées à la disponibilité en eau dans le profil de sol.

Par ailleurs des systèmes de suivi lysimètrique complets et un ensemble de sondes mesurant l'humidité du sol ont été installés pour mesurer les flux d'eau et d'éléments minéraux dans les profils de sol au cours de la croissance des arbres, conjointement avec des suivis de minéralomasse dans les différents compartiments de biomasse (Laclau 2000; Laclau et al. 2005; Maquere 2008; Laclau et al. 2010). Ces études ont montré qu'au Brésil le flux de lessivage d'éléments minéraux vers les nappes phréatiques était négligeable, notamment en raison des besoins élevés des arbres et de leur forte absorption d'eau pendant la croissance : sur les parcelles suivies au Brésil, les plantations ont évapotranspiré presque toute l'eau des précipitations à partir de la deuxième année, et le drainage et la recharge en eau du profil n'ont eu lieu que pendant la première année de croissance (Nouvellon et al. 2010). L'étude des bilans d'éléments minéraux a d'autre part mis en évidence l'importance cruciale du recyclage interne des éléments minéraux par le biais des retranslocations, et de la minéralisation rapide des éléments présents dans les chutes de litières. Les plantations d'*Eucalyptus* sont apparues comme des systèmes capables de produire de grandes quantités de biomasse avec des apports relativement faibles en éléments nutritifs, cependant ces apports réguliers sont essentiels pour équilibrer les bilans minéraux lors des récoltes et maintenir la fertilité des sols (Laclau et al. 2010).

1.4.2.5 Bilan de carbone

Des études de flux de CO_2 entre la canopée et l'atmosphère ont été réalisées par la méthode des covariances turbulentes sur 2 sites au Congo, et depuis 2008 sur le site du projet EucFlux au Brésil (Nouvellon et al. 2009), permettant d'estimer la production primaire brute annuelle et la respiration de l'écosystème. La croissance des arbres, les chutes de litières et la respiration du sol ont été suivies simultanément sur ces sites, et sur des parcelles représentant une chronoséquence au Congo (Epron et al. 2004; Nouvellon et al. 2008; Marsden, Nouvellon, Thongo M'Bou et al. 2008). Au Congo le flux de respiration du sol a pu d'autre part être séparé en ses contributions autotrophe et hétérotrophe, par le biais du croisement de trois méthodes : en comparant une parcelle après la récolte et une parcelle intacte (Epron et al. 2006), en comparant des « placeaux tranchés » (dépourvus de racines) et des placeaux témoins (Marsden et al. 2008), et par la méthode d'extrapolation de mesures directes de respiration de racines (Marsden et al. 2008 a et b). Les trois méthodes ont donné des estimations différentes de la fraction Rh/Rs : respectivement 41%, 52% et 30%, reflétant les fortes incertitudes qui pèsent sur ce type d'estimation.

Grâce à cet ensemble de mesures on peut dresser une estimation approximative des flux composant le bilan de carbone sur une plantation de l'état de São Paulo (Tableau 5).

Les travaux menés sur le flux de CO_2 sortant du sol (Nouvellon et al. 2008), ainsi que des études de décomposition de résidus (Nzila et al. 2002), visent entre autres à mieux comprendre la dynamique de la matière organique du sol suite à l'afforestation avec les *Eucalyptus,* et en particulier à préciser si le système séquestre du carbone dans le sol ou au contraire en perd (i.e. pour valider ou invalider l'hypothèse de travail du Tableau 5, 2 dernières lignes). Une étude du signal isotopique du flux de CO_2 sortant du sol de parcelles

correspondant à différentes périodes de temps depuis l'afforestation de la savane congolaise a permis de montrer que la dégradation de la matière organique labile issue de la végétation d'origine était plus que compensée par l'accumulation de nouvelle matière organique issue des *Eucalyptus* (Epron et al. 2009). D'autres études ont indiqué qu'une légère séquestration de carbone avait lieu dans le sol des plantations au cours du temps (Maquere et al. 2008; d'Annunzio et al. 2008), mais ces résultats seront affinés suite à l'interprétation des mesures de respiration du sol réalisées après la coupe rase de la parcelle du projet EucFlux en septembre 2009.

Tableau 5. Flux approximatifs composant le bilan de carbone d'une plantation semblable à celle étudiée à Itatinga.

Flux	***tC ha^{-1} an^{-1}***
PPb : production primaire brute	39.6
Ra : respiration autotrophe	21.8 (16.5 aérien, 5.3 racines)
Rh : respiration hétérotrophe	7.7
Δtroncs : biomasse exportée en fin de rotation	10.1
Σrémanents : résidus de culture en fin de rotation	4.2 dont 1.5 : souches et grosses racines, 1.7 : racines fines, 1 : feuilles et branches.
ΣLitières : production de feuilles + racines fines + branches + écorces qui tombent pendant la croissance	3.5
ΔLitières : évolution du stock de litières au sol	0 (hypothèse)
ΔCsol : évolution du stock de C du sol.	0 (hypothèse)

1.4.3 Objectifs de la thèse : comprendre la variabilité spatiale et temporelle des flux en liant des approches de télédétection et de modélisation

1.4.3.1 Cadre de la thèse

Cette thèse s'intéresse à une partie des objectifs formulés par le CIRAD dans le cadre du projet ULCOS. Il s'agit premièrement d'établir les bilans de carbone et d'eau des plantations de l'état de São Paulo au Brésil, de manière robuste (en travaillant à minimiser les incertitudes) et spatialisée (en prenant en compte la forte variabilité spatiale des flux). Il s'agit d'autre part d'examiner simultanément la durabilité des systèmes étudiés, du point de vue hydrique et minéral en particulier.

L'ensemble des travaux menés par l'équipe sur les différents aspects présentés dans le chapitre précédent permet à présent d'avoir une vision intégrée du fonctionnement carboné, hydrique et minéral des plantations d'*Eucalyptus* et de la mettre à profit pour modéliser et simuler ce fonctionnement. D'autre part, l'objectif de spatialisation des bilans de carbone et d'eau suppose de s'intéresser de plus près à la variabilité spatiale des flux, qui n'ont été mesurés expérimentalement que sur des sites ponctuels. Comme on l'a vu, la production de bois représente la majorité de la production primaire nette des plantations d'*Eucalyptus* ; et les données d'inventaire des compagnies forestières montrent qu'il s'agit d'une grandeur très variable d'une parcelle à l'autre. Un premier objectif important consistera donc à arriver à simuler la variabilité spatiale de la production de bois.

1.4.3.2 Objectifs généraux

Dans ce cadre, mes travaux de thèse ont eu pour objectifs généraux:

- De comprendre et simuler le fonctionnement hydrique et carboné des plantations et en particulier la production de bois, grâce à un travail de modélisation écophysiologique des flux couplés de carbone et d'eau, en allant vers l'intégration des éléments minéraux.
- De développer une approche d'appréhension de la variabilité spatiale des flux, avec comme objectif final l'établissement de bilans de carbone et d'eau spatialisés.

1.4.3.3 Objectifs particuliers

Le choix a été fait de mener ce travail en partant d'une approche simple d'estimation de production par télédétection. L'exploration de cette piste devait ensuite guider le développement d'une approche plus complète et détaillée, permettant à terme d'aborder l'ensemble des déterminants du bilan de carbone et de la durabilité de la production de bois : flux d'eau associés à la production, flux de carbone respiratoires, évolution de la matière organique du sol, flux d'éléments minéraux. On peut alors décliner les objectifs généraux initiaux en objectifs particuliers plus précis :

- Développement d'une approche d'exploitation de données satellitaires optiques pour l'estimation de la production, par le biais en premier lieu d'un modèle simple d'efficience d'utilisation de la lumière et de séries temporelles de réflectance (Chapitre 2, Article A).
- Adaptation et paramétrisation d'un modèle écophysiologique simulant les flux et les stocks de carbone, eau et azote, pour l'application à une puis à plusieurs parcelles contrastées (Chapitre 3, Article B).
- Utilisation de données issues de télédétection dans la démarche de modélisation afin d'améliorer la simulation de la variabilité spatiale et temporelle (Chapitre 3, Articles B et C).

1.4.3.4 Présentation des sites d'étude

Afin de répondre à ces objectifs, nous nous sommes appuyés sur plusieurs sites d'étude dans l'état de São Paulo, dont la localisation est décrite sur la Figure 10.

Les sites représentés en vert sur la Figure 10 sont gérés par le CIRAD :

- **Parcelle E101** de la station expérimentale d'Itatinga (présentée au chapitre 1.4.2), gérée par Jean-Paul Laclau. La parcelle a été plantée en 2004 avec des semis d'*E. grandis* de lignées sélectionnées par la compagnie Suzano, selon un schéma expérimental comprenant 4 traitements de fertilisation, en 4 blocs et 3 répétitions. Nous nous sommes intéressés au traitement « témoin commercial », représentatif des pratiques de fertilisation des compagnies de la zone. La parcelle est équipée d'un système complet de suivi des flux d'eau et d'éléments minéraux (précipitations sous

couvert, lysimètres, contenu en eau du sol). Les données de croissance, de biomasse et minéralomasse des différents compartiments, d'indice foliaire et de surface spécifique foliaire, de chutes de litières, d'interception de pluies, et de contenu en eau du sol ont servi à la paramétrisation du modèle écophysiologique, présentée au Chapitre 3.

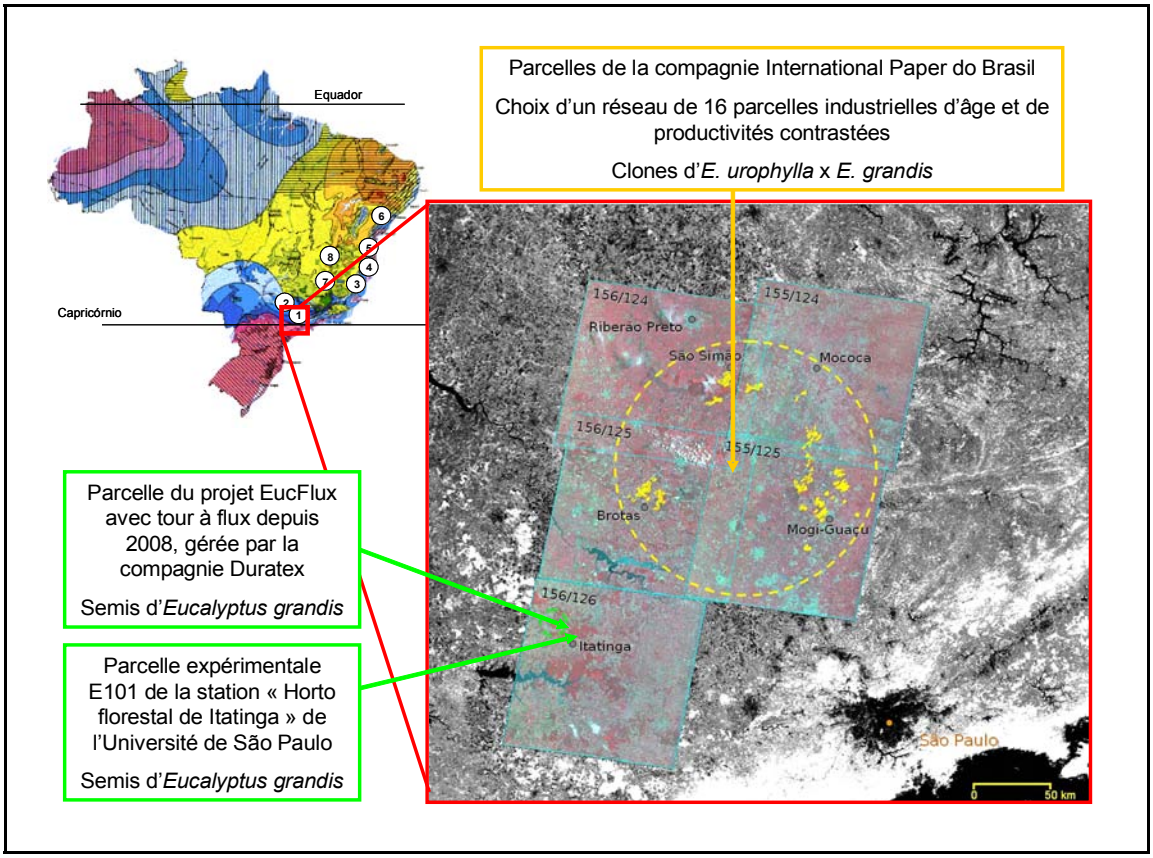


Figure 10. Localisation des sites d'étude de cette thèse. En haut à gauche, la carte du Brésil, avec la localisation des sites du projet BEPP (Brazil *Eucalyptus* Potential Productivity), achevé en 2009 et coordonné par J.L. Stape, M. Ryan et D. Binkley. Nos sites se trouvent au niveau du site 1 de BEPP, dans l'état de São Paulo. Les points jaunes représentent les parcelles d'*Eucalyptus* de la compagnie International Paper dans l'état de São Paulo. Les 5 scènes représentées en transparence sont des images du satellite sino-brésilien CBERS-2.

- **Parcelle du projet EucFlux** (Figure 11): il s'agit du site choisi pour l'installation de la tour à flux du projet collaboratif CIRAD-ESALQ-Entreprises (10 entreprises participent au projet), sur une parcelle d'*E. grandis* âgée de 5 ans de la compagnie Duratex. Huit placettes permanentes de suivi ont été installées : quatre à proximité de la tour, et quatre dans une zone plus argileuse et plus productive hors de l'empreinte de la tour, avec l'objectif d'étudier les raisons de la différence de productivité observée et ses liens avec les flux de carbone, eau et éléments minéraux. J'ai participé à l'installation de la tour en octobre 2007, et à la mise en place des huit placettes de suivi (choix des sites, mesures de croissance, bacs à litières, anneaux permanents pour la mesure de la respiration du sol, masse de litières au sol, carbone du sol). J'ai

également effectué sur ce site le suivi de l'interception de lumière par la canopée avec deux appareils LAI-2000 pendant une année (présenté au Chapitre 3.5.2.2).

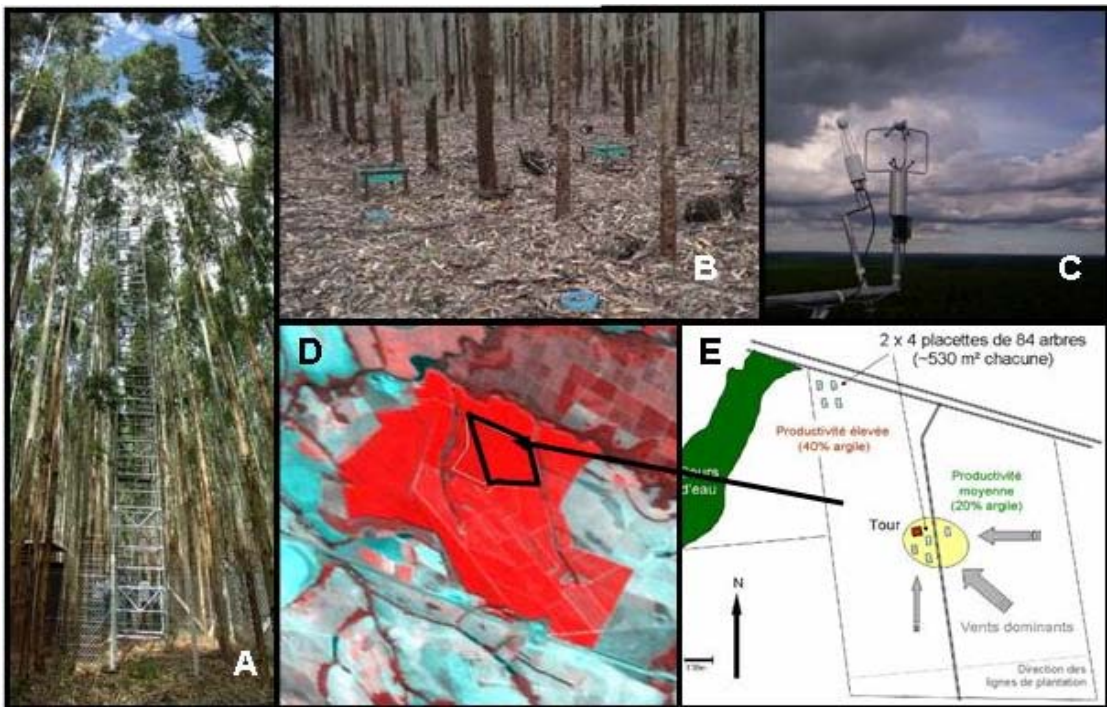


Figure 11. Parcelle du projet EucFlux. A : photographie (José Luiz Stape) de la tour à flux en 2008; B : photographie d'une placette de mesure avec bacs a litière et anneaux de mesure de respiration du sol; C : photographie (Yann Nouvellon) du système de covariances turbulentes ; D : vue de la parcelle EucFlux sur l'image CBERS-2 du 15 août 2005 ; E : schéma d'emplacement des 8 placettes de mesure (4 sur site argileux et 4 sur site sableux).

Pour l'étude de télédétection, nous avons travaillé en collaboration avec la compagnie International Paper do Brasil, qui nous a offert l'accès à ses données d'inventaire et une assistance technique en échange d'une étude sur l'estimation de l'indice foliaire grâce à des données satellitaires. Pour mener notre étude nous avons choisi de nous concentrer dans un premier temps sur un **réseau de parcelles** sélectionnées, où nous serions en mesure d'ffectuer des mesures de terrain permettant la mise en relation avec les données satellitaires. Nous avons ainsi choisi 16 parcelles d'âge et de productivité contrastés (cf. Chapitre 2.3.2) parmi les parcelles repérées par des points jaunes sur la Figure 10.

1.4.3.5 Organisation de la thèse

L'organisation générale de la thèse est synthétisée dans la Figure 12.

Dans la suite de cette synthèse, nous allons commencer dans le Chapitre 2 par présenter le travail réalisé dans le cadre du premier objectif particulier, qui est de développer une approche d'estimation de la production des plantations par télédétection, par l'intermédiaire d'un modèle simple d'efficience d'utilisation de la lumière. Nous décrivons pour cela les fondements de la méthode, et l'exploitation que nous avons faites de séries temporelles de données du capteur MODIS des satellites américains Terra et Aqua, avant de discuter des

avancées permises par nos résultats. Les précisions sur la méthodologie, et les principaux résultats de cette étude, sont présentés dans l'Article A.

Dans le Chapitre 3, nous nous intéresserons au second grand axe de la thèse, qui est de mettre en place une démarche de modélisation écophysiologique capable de simuler la variabilité spatiale des flux de carbone, eau et éléments minéraux. Le modèle choisi et son adaptation à nos sites sont présentés, puis les résultats de simulations sur des parcelles contrastées ; ces aspects sont d'autre part le thème de l'Article B. L'utilisation de données satellitaires dans le cadre de l'application spatialisée du modèle est ensuite développée : l'approche a consisté à élaborer une méthode d'estimation de l'indice foliaire à partir de séries temporelles de réflectance (méthodes et résultats qui sont détaillés dans l'Article C), et à utiliser ces résultats de deux manières en combinaison avec les simulations du modèle.

Enfin, dans le Chapitre 4 nous retracerons les principales conclusions de ce travail de thèse en rapport avec les objectifs formulés, et donnerons un certain nombre de perspectives de recherche qui en découlent.

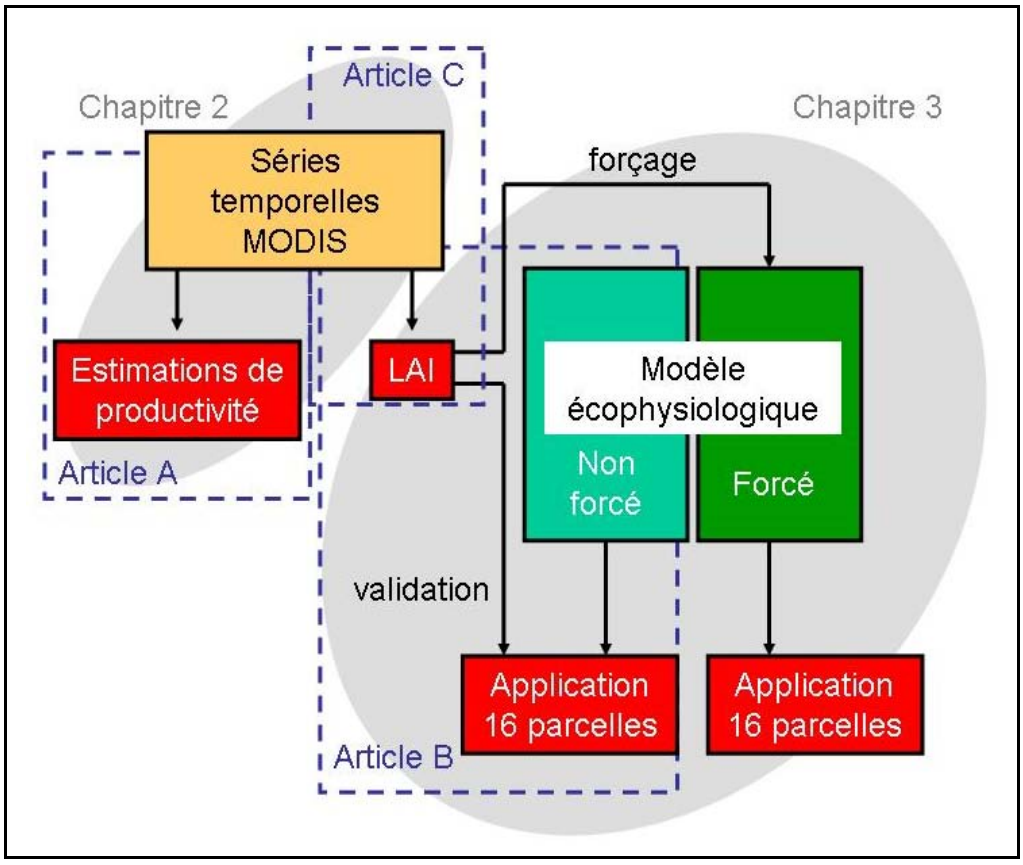


Figure 12. Schéma d'organisation générale de la thèse.

2 ESTIMATIONS SPATIALISÉES DE PRODUCTION GRÂCE A L'EXPLOITATION DE SÉRIES TEMPORELLES D'IMAGES DU SATELLITE MODIS

2.1 Introduction

Cette partie aborde la variabilité spatiale (inter parcelle) et temporelle de la productivité des plantations, à travers l'utilisation de données issues de télédétection dans le cadre du concept d'efficience d'utilisation de la lumière. Plus concrètement, nous avons travaillé avec des séries temporelles d'indice de végétation du programme MODIS, que nous avons mises en relation avec la production de bois, de façon d'abord empirique puis par l'intermédiaire de l'estimation à partir de l'indice de végétation de la fraction de rayonnement photosynthétiquement actif absorbée par la canopée (fAPAR). La mise en relation de séries temporelles de NDVI avec la production de bois des plantations a offert des résultats qui pourront être intéressants à la fois du point de vue de l'application pratique en gestion forestière, et du point de vue de la compréhension de la variabilité spatiotemporelle de l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois. Ces résultats, ainsi que la méthodologie sont présentés en détail dans l'Article A. Ce chapitre de thèse replacera la méthodologie suivie dans le cadre général de l'étude, et synthétisera les principaux résultats obtenus et les questions qui en ont découlé.

Ce travail a été initié grâce à la collaboration avec Danny Lo Seen, qui m'a apporté son expertise en télédétection pour les premières utilisations des images des satellites Landsat et CBERS, et de séries temporelles d'images MODIS ; et m'a appris à géocorriger les images CBERS. L'étude s'est poursuivie en collaboration avec Guerric le Maire qui a rejoint l'équipe de l'UPR 80 début 2008. Nous avons choisi ensemble le réseau de parcelles sur lesquelles nous avons bâti l'étude, parmi les parcelles de la compagnie International Paper do Brasil.
La collaboration avec cette compagnie a été possible grâce à l'appui de José Luiz Stape, qui a su repérer une situation possible de collaboration « gagnant-gagnant » entre l'entreprise et notre équipe de recherche. Les campagnes de terrain en 2008 ont été menées en collaboration avec Guerric le Maire, qui a également réalisé l'extraction des séries temporelles de NDVI sur les pixels correspondant aux parcelles d'étude. J'ai réalisé par la suite le traitement des photographies hémisphériques prises sur ces parcelles et l'analyse des données en relation avec les données MODIS et les données d'inventaire de la compagnie International Paper. Ce travail a fait l'objet d'une présentation à la conférence IUFRO (International Union of Forestry Research Organizations) « Productivity of Tropical Plantations », à Porto Seguro, Brésil, du 10 au 14 Novembre 2008, qui est disponible sur http://www.ipef.br/iufro2008.

Après une entrée en matière présentant l'approche simple du concept d'efficience de la lumière, nous expliquerons la pertinence de son application aux plantations d'*Eucalyptus*

brésiliennes, et comment les particularités de ces plantations ont favorisé l'utilisation de séries temporelles de l'indice de végétation NDVI mesuré par le satellite MODIS. Ces séries temporelles sont décrites, puis les enseignements obtenus grâce à leur mise en relation avec l'interception de la lumière et la production de bois sont discutés.

2.2 Estimations de production par télédétection

2.2.1 Principe du forçage de modèle d'efficience d'utilisation de la lumière par des séries temporelles de données satellitaires

2.2.1.1 Séries temporelles

Les séries temporelles d'images satellitaires permettent d'exploiter la double dimension spatiale et temporelle des données de télédétection, offerte par le retour régulier des satellites au dessus des mêmes zones de la Terre. L'écart de temps entre deux observations définit la résolution temporelle de la série. De la même façon que pour la résolution spatiale, l'échelle de la variabilité que l'on souhaite observer détermine la résolution temporelle minimale nécessaire. L'étude de séries temporelles d'images satellitales a permis de nombreuses applications, dont le suivi de changements d'utilisations des terres et les détections de changements, par la comparaison dans le temps de classifications d'images (Xie et al. 2008; Gillanders et al. 2008). D'autres applications incluent les suivis de phénologie de cultures et de formations végétales naturelles grâce à l'observation des changements de réflectance au cours d'une saison de végétation (Henderson & Badhwar 1984; Wang et al. 2004; Soudani et al. 2008), et l'extraction de données permettant le forçage de modèles globaux ou régionaux de production primaire (Goward & Dye 1987; Prince 1991a; Potter et al. 1993; Ruimy et al. 1996; Seixas et al. 2009).

Le satellite NOAA et son radiomètre AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) ont permis de nombreuses études basées sur les séries temporelles, grâce à leur résolution temporelle élevée et à leur gratuité. Par exemple la comparaison d'images prises entre 1981 et 1991 sur le globe a permis à Myneni et al. (1997) de mettre en évidence l'allongement de la saison de végétation dans les hautes latitudes nord en relation avec les changements globaux.

Cependant, l'extraction temporelle de grandeurs quantitatives s'est avérée compliquée à cause de problèmes de dérive du capteur, de précision réduite en cas de visée oblique, et de la difficulté de prise en compte des variations de composition atmosphérique (Goward et al. 1991).

Depuis la mise en service de MODIS et de MERIS (Gobron et al. 2007), les données quantitatives sont plus fiables grâce aux avancées des algorithmes de correction atmosphérique, comme il a été montré par Huete et al. (2002) en comparant les données de réflectance corrigées de MODIS avec des données mesurées *in situ* au niveau du sommet de canopées et autres surfaces terrestres. Ces avancées techniques permettent d'espérer obtenir des résultats plus intéressants d'études de séries temporelles avec MODIS et MERIS qu'avec AVHRR, d'autant plus que ces capteurs offrent les deux bandes spectrales les plus

importantes (rouge et proche infrarouge) à une résolution spatiale bien plus fine, de 250 m au nadir contre 1.09 km pour AVHRR.
Le travail avec les séries temporelles de données journalières permet d'augmenter la probabilité d'acquisition d'images sans nuage, et permet après filtrage d'obtenir des données comparables (correspondant à un angle d'acquisition proche du nadir, et à un angle solaire fixe) de bonne qualité à une résolution temporelle de l'ordre de la semaine ou du mois. L'étape de filtrage est nécessaire pour éliminer le maximum de variabilité parasite due aux conditions atmosphériques variables, et aux effets angulaires des conditions de prise de vue (angle de l'éclairement solaire, angle du capteur). Un effet important sur les capteurs balayants de type « whiskbroom » comme AVHRR et MODIS est celui de la variation de la taille du pixel avec la position sur la zone d'acquisition, correspondant à l'angle entre le capteur et la surface lors de la prise de vue. Sur le capteur MODIS par exemple, un pixel d'acquisition excentré peut être jusqu'à quatre fois plus grand que celui observé depuis le nadir (Huete et al. 2002).

2.2.1.2 Modèle d'efficience d'utilisation de la lumière

A partir des années 1980, des chercheurs de la communauté de la télédétection ont exploité ces séries temporelles pour l'étude du fonctionnement de la végétation, en observant qu'on pouvait relier de façon linéaire des cumuls d'indices de végétation avec la production primaire nette saisonnière réalisée par des cultures ou par la végétation naturelle (Tucker et al. 1981; Tucker et al. 1985; Goward et al. 1985; Prince 1991b).
Cette approche empirique est implicitement basée sur le modèle d'efficience d'utilisation de la lumière, énoncé par Monteith (1977) pour les cultures annuelles en Angleterre. Il propose la notion d'efficience de conversion de l'énergie en matière, et postule que la production de biomasse par les cultures anglaises est reliée linéairement au rayonnement qu'elles absorbent. La variabilité spatiale de la production de biomasse est selon lui due à la variabilité spatiale de développement du feuillage et donc de capacité d'absorption de la lumière, qui est elle-même reliée à la variabilité des précipitations et des températures moyennes. On peut énoncer le modèle ainsi :

$$PPn = \int_t \left(\varepsilon * fAPAR * PAR\right) dt \quad , \qquad \text{Eq. 2}$$

Où PAR est le rayonnement photosynthétiquement actif incident, et ε est le paramètre d'efficience de conversion de l'énergie absorbée en matière sèche, appelé aussi efficience d'utilisation de la lumière et exprimé en grammes de matière sèche par mégajoule de PAR absorbé. Le PAR n'étant souvent pas mesuré, il est courant de l'estimer comme le produit entre le rayonnement global R_g et un paramètre appelé efficience climatique, qui représente le rapport PAR/R_g et est généralement supposé constant à une valeur comprise entre 0.45 et 0.5 (Cho et al. 2010). Une variante du modèle consiste à remplacer la PPn par la PPb, et ε est alors une efficience de conversion en photoassimilats (Prince 1991a), qui serviront à la fois à la production de matière sèche et à la respiration autotrophe.

Dans cette relation, un seul paramètre végétal varie spatialement : il s'agit du fAPAR. Or le fAPAR est un des paramètres biophysiques qu'on peut estimer par télédétection, et notamment grâce à l'utilisation d'indices de végétation. Par l'intermédiaire du modèle simple de Monteith, et à condition d'estimer avec précision la valeur du paramètre ε, on a donc la possibilité d'estimer la production primaire nette de la végétation dans le temps et l'espace, grâce au forçage du modèle avec des données temporelles de PAR ou de R_g incident et de fAPAR obtenu par télédétection (exemple : Baret et al. 1989).

Cette approche, très attractive, présente cependant des limites importantes. La première limite concerne l'obtention du fAPAR à partir des données de télédétection, qui comporte des incertitudes, comme nous le verrons dans le chapitre suivant. La deuxième limite est due à la validité du modèle lui-même, et plus particulièrement du paramètre ε. Dans la formulation d'origine ce paramètre est considéré comme étant constant, ce qui permet d'utiliser une seule valeur de ε dans le temps et dans l'espace pour estimer la PPn. Cependant de nombreuses études ont démontré que ce paramètre variait selon plusieurs facteurs :

- Le type de végétation ou espèce considérée (Prince 1991a)
- La fertilisation, ou la teneur en azote ou chlorophylle foliaire (Green 1987; Steinmetz et al. 1990)
- La saison de végétation ou jour de l'année (Gamon et al. 1995; Lagergren et al. 2005)
- La température et le stress hydrique (Nouvellon et al. 2000; Steinmetz et al. 1990; Runyon et al. 1994; Lagergren et al. 2005)

Des exemples d'études qui ont abouti à ces conclusions, ou proposé des modifications au modèle d'origine pour contourner cette limite, seront présentés dans la partie 2.2.3.

2.2.2 Estimation par télédétection du rayonnement intercepté

La notion d'indice de végétation a émergé dans les années 1970 avec les débuts de l'imagerie satellitaire multispectrale. Le premier indice présenté est le « Simple ratio » (SR), le rapport des réflectances dans le proche infra rouge (ρ_{PIR}) et le rouge (ρ_R), qui prend des valeurs d'autant plus élevées que la couverture végétale est dense (Pearson & Miller 1972). Une version normalisée de cet indice, variant entre -1 et 1, a rapidement été proposée et nommée NDVI (Rouse 1974). Par rapport à l'observation simple des ρ_{PIR}, le SR et le NDVI ont l'avantage, par leur concept de ratio, de réduire fortement les effets de bruit multiplicatif affectant toutes les bandes spectrales (variation des conditions d'illumination, atténuation atmosphérique (A. Huete et al. 2002), effets topographiques (Matsushita et al. 2007)).

De nombreuses études, à la fois expérimentales et théoriques, ont montré que le NDVI était relié avec le fAPAR de façon quasi linéaire (e.g. Tucker et al. 1981; Asrar et al. 1984; Sellers 1985; Baret & Guyot 1991; Wiegand et al. 1991; Goward & Huemmrich 1992; Daughtry et al. 1992; Pinter 1993; Begue 1993; Myneni & Williams 1994; Myneni et al. 1995). Cette

quasi linéarité du NDVI avec le fAPAR, et la simplicité de l'indice, en ont fait l'outil privilégié d'estimation du fAPAR par télédétection.

La relation entre NDVI et fAPAR n'est cependant pas unique, mais est affectée par différents facteurs :

- Le capteur (Verstraete & Pinty 1996).
- Les angles de vue et d'éclairement (Myneni & Williams 1994).
- La structure du couvert (Begue 1993).
- La saison (Wang et al. 2005).
- Les caractéristiques du sol visible en arrière-plan (Huemmrich & Goward 1997).

Les effets dus à l'angle de vue peuvent être limités en utilisant une série temporelle de données acquises dans des configurations similaires, grâce à l'élimination des données correspondant à des angles de vue trop importants. L'angle solaire est plus difficile à éliminer, puisqu'il varie au cours de l'année alors que la plupart des satellites, héliosynchrones, effectuent les acquisitions à la même heure de la journée, cependant certaines études ont montré que cet effet était minime (Pinter 1993).
Pour prendre en compte la structure du couvert, la solution consiste à établir une relation linéaire particulière entre fAPAR et NDVI pour chaque type de couvert étudié. Mais cette solution est difficilement applicable lorsque la structure du couvert change au cours du temps, comme c'est le cas pour certaines cultures.
Un aspect important de la structure du couvert est son taux de couverture, i.e. la fraction de végétation visible en cas d'observation au nadir. Le taux de couverture joue sur l'importance de la composante de la réflectance fournie par le sol. Baret & Guyot (1991) et Baret et al. (1995) ont montré qu'on pouvait établir une relation semi-empirique non-linéaire entre un indice de végétation et le fAPAR, faisant intervenir la valeur de l'indice pour le sol nu et celle pour une végétation totalement couvrante, et un coefficient qui s'apparente au quotient de deux coefficients d'extinction. Cette approche permet de rendre compte de la légère non-linéarité observée entre le fAPAR et les indices de végétation.

Nous avons choisi d'utiliser le NDVI pour notre étude sur la production des plantations, car il s'agit d'un indice simple calculable avec uniquement les bandes rouge et PIR, et fourni directement dans le cas de MODIS, favorisant ainsi les applications futures de nos résultats. D'autre part il peut être relié de façon simple et relativement robuste avec le fAPAR. Nous avons choisi d'appliquer une relation proche de celle présentée par Baret & Guyot (1991), pour sa prise en compte de la composante liée à la réflectance du sol, qui induit une légère non-linéarité.

2.2.3 Exemples

Comme exemple d'étude ayant établi une relation linéaire entre un cumul d'indice de végétation et la production végétale, on peut citer l'étude fondatrice de Tucker et al. (1981)

sur une culture de blé d'hiver. Les valeurs cumulées de l'indice Simple Ratio, calculé avec les valeurs de réflectance du couvert obtenues avec un radiomètre portatif, ont permis de représenter 79% de la variabilité d'accumulation de biomasse observée à la fin de la saison de végétation. L'auteur se base sur ces résultats pour proposer l'estimation de la production de biomasse à l'échelle globale grâce à des données satellitaires.
Cette proposition a été mise en application grâce aux premières données du satellite NOAA. Par exemple Goward et al. (1985) ont analysé à l'échelle du continent nord américain les tendances données par les cumuls de NDVI du capteur AVHRR pour la saison de végétation de 1982. Ils ont conclu que les cumuls observés montraient une bonne relation avec les valeurs connues de PPn des formations naturelles américaines. Tucker et al. (1985) ont proposé une étude du même type sur la végétation du sahel sénégalais.
Un rare exemple sur sites forestiers est donné par Wang et al. (2004), qui ont observé de bonnes relations entre des cumuls de NDVI et les tailles de cernes et chutes de litières observées dans des forêts des plaines centrales des Etats-Unis.

De nombreuses publications décrivent l'application de modèles de production à base d'une efficience d'utilisation de la lumière forcés avec des estimations de fAPAR obtenues par télédétection. Parmi les modèles globaux on peut citer CASA de Potter et al. (1993), testé par Malmstrom et al. (1997), GLO-PEM de Prince & Goward (1995), TURC de Ruimy (1996), ou EC-LUE de Yuan et al. (2007). De nombreux modèles régionaux ont également été proposés, par exemple récemment par Olofsson et al. (2007) pour les forêts scandinaves. Ils obtiennent le fAPAR par une relation linéaire simple avec le NDVI de MODIS et le multiplient par une efficience d'utilisation de la lumière calculée simplement comme une fonction de la température, de la latitude et du jour de l'année, selon Lagergren et al. (2005).

L'algorithme du produit MODIS-GPP (Running et al. 2004) estime la PPb à partir du produit fAPAR de MODIS. Il lui applique une valeur d'efficience obtenue à partir d'une table de correspondance créée grâce à un modèle biophysique global, pour prendre en compte les effets du type de végétation du pixel, de la température et du déficit en pression de vapeur de l'air (données obtenues par un algorithme à base de données MODIS). Des études récentes ont mis en valeur la nécessité de prendre en compte également la limitation de ε par le déficit hydrique (e.g. Coops et al. 2007). D'autres travaux se sont en conséquence attachés à caractériser le déficit ou le stress hydrique par télédétection, notamment grâce aux bandes infrarouge, et à incorporer son effet comme modificateur de ε dans des modèles globaux de production primaire (Xiao et al. 2002; Boles et al. 2004; Xiao et al. 2004; Yuan et al. 2007; Sims et al. 2008; Jahan & Gan 2009).

Le concept d'efficience d'utilisation de la lumière est aussi utilisé dans certains modèles de production forestière, en prenant en compte certains facteurs limitants pour une utilisation à un pas de temps infra annuel. Dans la première présentation du modèle 3PG, Landsberg & Waring (1997) adoptent une formulation qui consiste à dire que les facteurs limitants affectent la part du rayonnement absorbé qui peut effectivement être utilisé, plutôt que de modifier le

paramètre ε. Les facteurs limitants considérés sont la nutrition, la disponibilité en eau, la température et l'âge.

Dans notre cas d'étude des plantations d'*Eucalyptus* brésiliennes, on peut penser que ε ne devrait pas être limité significativement par la température ou la saison de croissance. La fertilisation des plantations peut également faire penser que la nutrition ne sera pas un facteur de variabilité. En revanche l'âge et les stress hydriques sont susceptibles d'affecter l'efficience d'utilisation de la lumière.

2.3 Suivi temporel de rotations entières de plantations d'*Eucalyptus* avec les données du capteur MODIS

2.3.1 Intérêt de l'approche des séries temporelles pour les plantations d'Eucalyptus

Au sein d'un massif de plantation d'*Eucalyptus*, la première caractéristique déterminant la biomasse d'une parcelle particulière est son âge. En effet la dynamique temporelle est particulièrement forte dans ces systèmes très productifs à croissance rapide, qui passent en l'espace de 6 ans d'une hauteur de quelques dizaines de centimètres à une hauteur de plus de 30 m. Les séries temporelles d'images satellitaires englobant des rotations entières permettent le suivi de cette dynamique temporelle de croissance.

Les plantations d'*Eucalyptus* présentent d'autre part des particularités qui en font un site d'application très prometteur pour des études basées sur des séries temporelles de réflectance. Comme nous l'avons évoqué, l'outil des séries temporelles est particulièrement intéressant lorsqu'il permet d'utiliser des données au moins journalières, afin d'augmenter les chances d'avoir des données de qualité à une fréquence suffisante pour suivre les variations de la végétation. Les données à moyenne résolution spatiale MODIS et MERIS qui permettent d'obtenir cette résolution temporelle, ont un pixel d'environ 6 ha, ce qui restreint leur utilisation à des surfaces homogènes de grande taille. Les parcelles des plantations industrielles d'*Eucalyptus* sont souvent très grandes, rendant possible l'utilisation de ces données: par exemple la taille médiane des parcelles de la compagnie International Paper dans l'Etat de São Paulo est de 25 ha, et 69% des 40000 ha concernés se trouvent sur des parcelles de plus de 30 ha. Ce sont des monocultures d'*Eucalyptus* d'origine génétique contrôlée (soit des plantations clonales, soit des semis de lignées sélectionnées). Les arbres sont donc de taille et d'aspect relativement homogènes. D'autre part un contrôle des adventices est effectué jusqu'à la fermeture de la canopée, ce qui limite fortement la présence de sous bois, qui est un des principaux obstacles à l'interprétation des indices de végétation en relation avec la surface foliaire de l'étage dominant (Chen & Cihlar 1996).

Enfin, la durée de rotation courte des plantations de l'état de São Paulo (5 à 7 ans) implique que toutes les parcelles actuellement en place ont été régénérées au moins une fois depuis l'an 2000. Avec les données MODIS en accès libre depuis 2000, on peut donc suivre les

plantations pendant toute leur croissance. Un tel suivi depuis la date de plantation n'a à notre connaissance pas été présenté auparavant dans la littérature.

Le choix des données MODIS pour effectuer ce travail a répondu aux critères suivants :

- La bonne résolution temporelle (au moins journalière).
- La résolution spatiale suffisante (pixel de 231.65m x 231.65m au nadir) à condition de sélectionner des parcelles d'étude de plus de 30 ha et de forme régulière et compacte.
- La bonne qualité des données, garantie par un programme de calibration radiométrique, et par un travail très important de l'équipe MODIS sur les aspects de correction atmosphérique, et attestée par un ensemble de travaux d'évaluation des produits de ce satellite (Huete 2002).
- La richesse des données disponibles : réflectances journalières uniquement corrigées pour la réflexion moléculaire et l'absorption par l'ozone ; indices de végétation composés à 16 jours issus d'un algorithme détaillé de filtrage et sélection ; informations de qualité et de filtrage pour chaque donnée disponible.
- La mise à disposition rapide, libre (gratuite) et aisée des différents produits proposés par le programme MODIS.

Nous avons directement utilisé les données composites offertes par MODIS dans la série « MOD13Q1 Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m, Collection 5 », ce qui nous a permis de nous appuyer sur des données déjà corrigées, filtrées et sélectionnées.

2.3.2 Organisation de l'étude

Nous avons exploité le potentiel de séries temporelles de données MODIS sur ces parcelles d'*Eucalyptus*, en nous concentrant sur un ensemble de parcelles représentatives des pratiques sylvicoles dans l'Etat de São Paulo. Avec cette démarche nous avions deux objectifs principaux, qui découlent des approches d'estimation de la production primaire nette présentées plus tôt:

1) Relier directement des valeurs intégrées ou moyennées de NDVI avec la production de bois.
2) Utiliser les séries temporelles de NDVI pour estimer le fAPAR au long de la croissance, afin de mettre en relation le rayonnement absorbé et les biomasses de bois produites. Cette démarche nous a permis d'estimer l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois, et d'examiner sa variabilité sur ces plantations. Cette démarche ressemble à celle proposée par Goetz & Prince (1996), qui ont estimé le APAR saisonnier (grâce à des images Landsat en combinaison avec un modèle de dynamique de la végétation pour l'interpolation entre dates) de forêts américaines afin d'étudier leur efficience d'utilisation de la lumière.

L'organisation de cette étude est schématisée dans la Figure A1. Elle a impliqué sept phases de travail :

1. Le choix de parcelles d'intérêt.

2. L'extraction des séries temporelles de NDVI de MODIS sur les pixels représentant ces parcelles.
3. L'analyse des séries temporelles de NDVI en relation avec les données d'inventaire des parcelles (1 à 3 dates d'inventaire par parcelle).
4. La mesure sur ces parcelles du fIPAR (fraction de PAR intercepté) à deux saisons, grâce à l'interprétation de photographies hémisphériques.
5. La mise en relation du fIPAR mesuré avec le NDVI de MODIS.
6. La constitution des séries temporelles de rayonnement absorbé par chaque plantation.
7. L'analyse des biomasses de bois produites en relation avec les cumuls de rayonnement absorbé entre dates d'inventaire.

Toutes ces étapes sont présentées en détail dans l'Article A, et nous reprenons ici simplement les principales options choisies pour mener à bien les phases 1et 4.

2.3.2.1 Choix et présentation des parcelles d'étude

Nous avons choisi un ensemble de 16 parcelles de la compagnie International Paper do Brasil, avec comme objectif celui d'échantillonner des parcelles d'âge et de productivité contrastés (Fig 13).

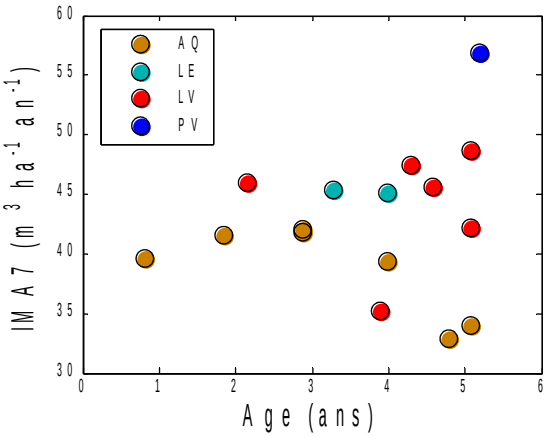


Figure 13 : Incrément moyen annuel attendu à l'âge de 7 ans et âge des parcelles échantillonnées en 2008. Les couleurs des points représentent les types de sol (cf. Chapitre 3).

D'autre part nous avons pris soin de sélectionner uniquement des parcelles de grande taille et de forme régulière, présentant une pente faible, et d'aspect homogène sur des images à haute résolution. Les images utilisées à cet effet sont les images du satellite CBERS-2 (China Brazil Earth Resources Satellite, lancé en octobre 2003), à une résolution de 20 m. Ces images, de résolution spatiale intéressante et disponibles gratuitement en Amérique du Sud, présentent néanmoins certains défauts qui en limitent l'utilisation : le satellite souffre d'une erreur de positionnement variable, rendant nécessaire la géocorrection des images par l'utilisateur ; la bande 4 du PIR présente un problème de saturation ; le contraste entre pixels est diminué, car la résolution spatiale effective du capteur est moins bonne que les spécifications ; une mauvaise intercalibration des capteurs produit des bandes verticales sur l'image ; et enfin les coefficients de calibration absolue permettant de passer des valeurs numériques à des

réflectances sont mal connus (basés sur une unique campagne de calibration, sur un site imparfait). Nous avons pu utiliser ces images à la fois pour choisir les parcelles d'étude sur la base de leur homogénéité à plusieurs dates (environ 20 images par site, acquises entre 2004 et 2008 ; voir exemple dans la Figure 14), mais aussi pour guider le choix des pixels MODIS utilisés pour représenter au mieux chaque parcelle dans la constitution des séries temporelles de NDVI. Pour cela, nous avons utilisé l'information sur la variabilité spatiale contenue dans les images CBERS, en association avec les corrections atmosphériques et radiométriques contenues implicitement dans les images MODIS. La procédure est présentée dans l'Appendix A de l'article A. Les localisations des parcelles choisies sont données dans la Figure 14.

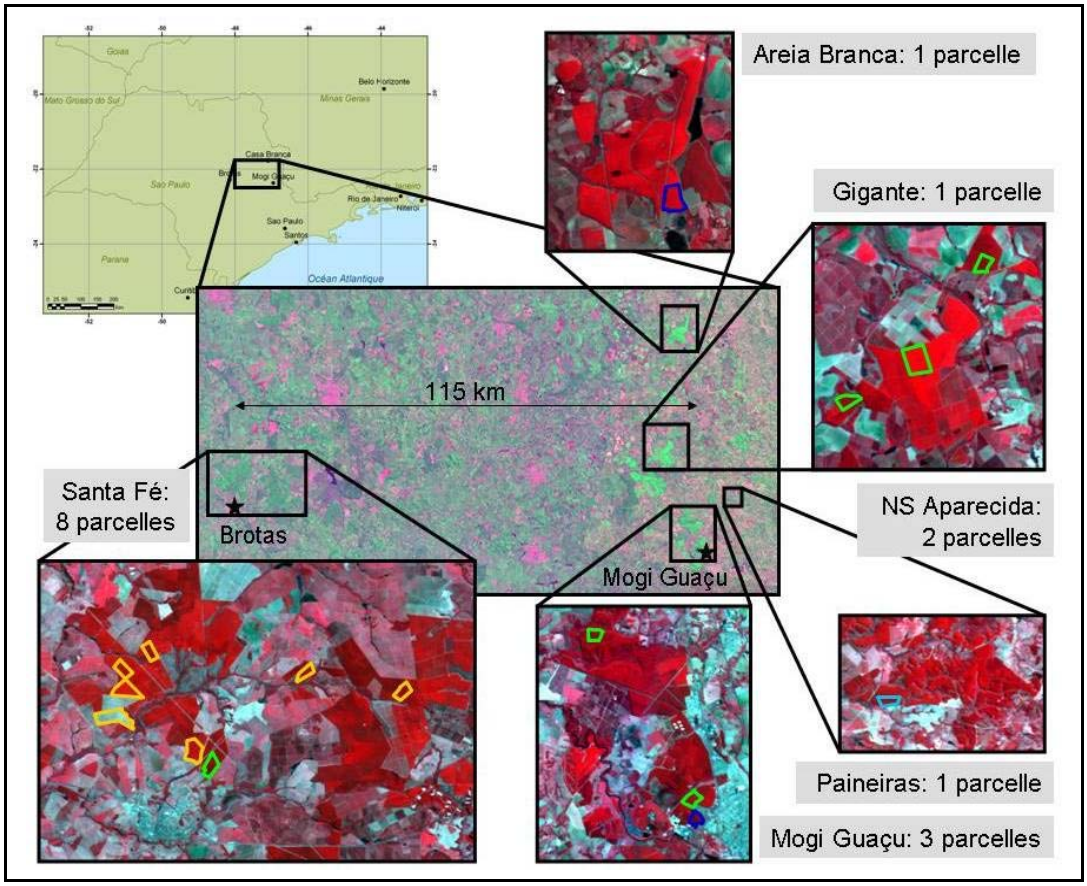


Figure 14. Localisation des 16 parcelles d'International Paper do Brasil choisies pour l'étude. Les noms des plantations sont donnés dans les rectangles gris. Les contours en jaune indiquent les parcelles sur sol sableux (type AQ), en vert sur sol argileux (type LV), en bleu foncé sur sol argileux brun (type LE), et en bleu clair sur sol argileux podzolisé (type PV). La scène centrale (rouge, PIR, bleu) est tirée d'une mosaïque d'images Landsat. Les scènes périphériques (PIR, rouge, bleu) sont tirées d'images CBERS-2 de septembre 2007.

2.3.2.2 Mesures de fIPAR et relation avec le NDVI

Nous avons estimé la fraction de rayonnement photosynthétiquement actif intercepté par la canopée grâce à l'interprétation de photographies hémisphériques prises sur les trois placettes d'inventaires de 16 parcelles en fin de saison des pluies, et sur 14 parcelles en fin de saison sèche. La méthodologie de prise des photographies est décrite dans le chapitre 2.3 de l'Article A, et des exemples pris en avril 2008 sur des parcelles d'âge différent sont montrés dans la Figure 15.

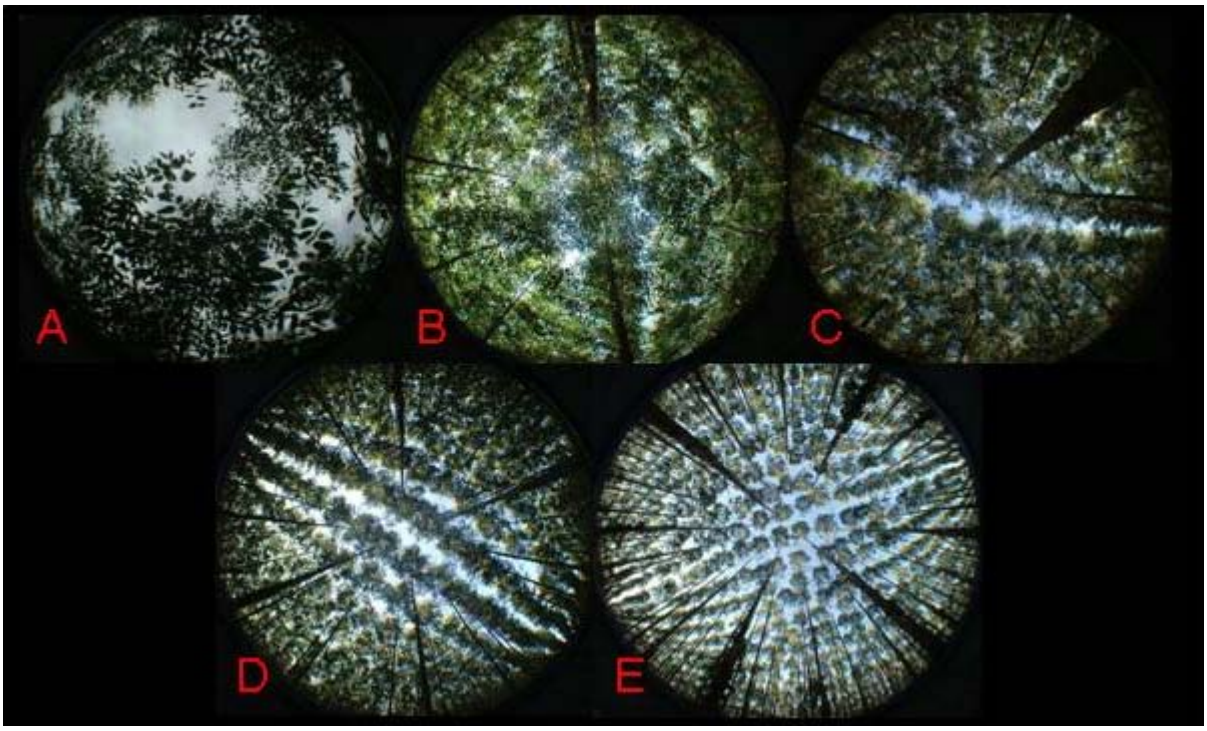


Figure 15. Exemples de photographies hémisphériques prises en avril 2008 sur 5 parcelles d'âge différent. A : parcelle Santa Fé B 183U âgée de 10 mois ; B : parcelle Santa Fé B 178U, 24 mois; C : parcelle Santa Fé B 171, 35 mois ; D : Santa Fé B 43E, 47 mois ; E : Mogi Guaçu 118, 61 mois.

Les photographies hémisphériques ont été très largement utilisées pour la caractérisation du microclimat lumineux dans les couverts forestiers (cf. review de Bréda et al. (2003)). La méthode consiste à pointer un appareil muni d'un objectif hémisphérique à la verticale et de prendre une photo du toit de la canopée. Sur ces images, dont chaque point peut être associé à une direction azimutale et zénithale par rapport au centre de l'objectif, on voit du ciel, du feuillage, et du bois (troncs, branches). En classant chaque pixel de l'image parmi l'une de ces catégories on peut alors déterminer la fraction de trouées (i.e. ciel visible) dans chaque direction, dont le complément est la fraction de rayonnement intercepté par la canopée. De nombreux logiciels existent pour réaliser la classification des pixels et l'extraction des fractions de trouées (e.g. GLA (Frazer et al. 1999), WinSCANOPY (Regent Instruments), Hemiview (Rich et al. 1999), Hemisfer (Schleppi et al. 2007)). Nous avons utilisé le logiciel libre Can-Eye (Weiss et al. 2004a; Demarez et al. 2008), car il présente plusieurs caractéristiques intéressantes : il permet de classifier les pixels en partie visuellement, sur la base des couleurs, et non seulement sur la base de la luminosité (ce qui ne donnait pas de bons résultats sur nos images, prises dans des conditions d'éclairage non-optimales à cause des

contraintes temporelles des campagnes de terrain) ; il permet de masquer une partie de l'image lorsque c'est nécessaire ; il permet de spécifier des paramètres de calibration du système appareil-objectif (centre optique, projection angulaire).

La Figure 16 montre les fractions de trouées en fonction de l'angle zénithal obtenues sur les seize parcelles aux deux saisons. On voit que les fractions de trouées sont bien plus fortes au mois de septembre en fin de saison sèche qu'en avril, ce qui est cohérent avec la forte diminution saisonnière de l'indice foliaire qu'on abordera au Chapitre 3. La première parcelle (en haut à gauche) est une exception avec des fractions de trouées plus élevées en avril qu'en septembre : il s'agit de la jeune parcelle de moins d'un an, dont le taux de couverture a beaucoup augmenté entre les deux dates.

Les différentes photographies prises sur une parcelle sont moyennées, et nous avons négligé la variabilité suivant l'angle azimutal. Malgré le moyennage effectué (8 photographies par placette d'inventaire considérée et et moyennage sur l'angle azimutal), on observe que les courbes de fractions de trouées en fonction de l'angle zénithal présentent des irrégularités. On peut penser qu'elles sont dues à la structure en rangs des plantations, qui invalide l'hypothèse d'invariance azimutale. Nous avons laissé de côté ces problèmes méthodologiques, en négligeant les irrégularités observées et en représentant les fractions de trouées en fonction de l'angle zénithal grâce aux équations établies pour des couverts homogènes.

Ces considérations, ajoutées à la difficulté de la prise en compte du regroupement du feuillage, nous ont néanmoins posé des problèmes pour l'estimation des indices foliaires à partir des photographies hémisphériques. En effet, l'inversion d'un modèle d'interception de la lumière prenant en compte le LAI, les angles d'inclinaison et le regroupement du feuillage (avec les modèles de Kuusk (1995) ou de Kucharik et al.(1999)) nécessitait l'ajustement de cinq paramètres (Nouvellon et al. 2000), ce qui s'est avéré difficile sur nos données, d'autant plus qu'on ne disposait des fractions de trouées que jusqu'à l'angle zénithal de 57° à cause des caractéristiques de l'objectif hémisphérique utilisé.

La fraction de rayonnement interceptée par un couvert n'est généralement pas la même lorsque le rayonnement est entièrement diffus (temps couvert) que lorsqu'il comporte une fraction directe (ciel dégagé). Souvent, les travaux d'estimation du fIPAR ou fAPAR à partir de données de télédétection n'ont pas pris en compte cette distinction et se sont intéressés implicitement uniquement à l'estimation du fAPAR diffus. Nous avons estimé que les effets directionnels de l'interception du rayonnement direct étaient susceptibles d'être importants pour des canopées d'*Eucalyptus* plutôt érectophiles, et nous avons donc développé une méthodologie permettant d'estimer à la fois le fIPAR diffus et le fIPAR direct en fonction de l'angle solaire à partir du NDVI et du NDVI du sol. Cette méthodologie s'inspire des équations reliant le fAPAR et les indices de végétation présentées par Baret & Guyot (1991) et Baret et al. (1995), en incluant des effets directionnels, et est décrite en détail dans les chapitres 2.5.2 à 2.5.4 de l'Article A.

Notre prise en compte des effets angulaires de l'interception du rayonnement diffus et direct a une influence non négligeable sur nos résultats d'estimation de lumière interceptée. En effet, en comparant les résultats intégrés de rayonnement intercepté obtenus grâce à notre méthode, avec ceux obtenus en considérant uniquement la fraction de rayonnement diffus interceptée,

nous avons trouvé que cette seconde méthode surestimait d'environ 15% le rayonnement intercepté.

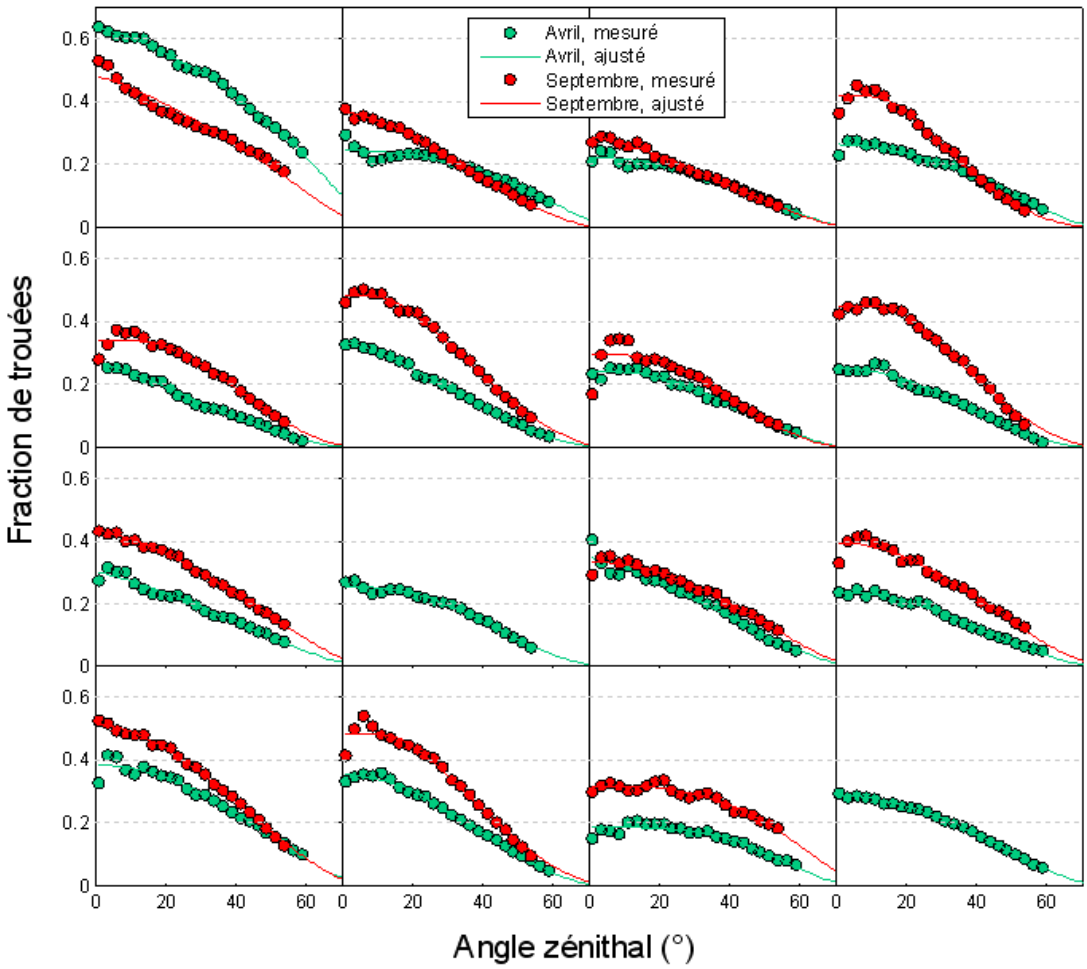


Figure 16: Fractions de trouées mesurées par photographie hémisphérique, à une ou deux saisons sur les 16 parcelles, et ajustements sur les données d'une fonction à 3 paramètres (Plant Area Index effectif et deux paramètres d'une fonction de distribution des angles d'inclinaison foliaire de Goel & Strebel (1984)).

2.3.3 Constitution et première analyse des séries temporelles

Les séries temporelles de l'indice NDVI extraites pour chaque parcelle montrent une variation saisonnière claire, avec plus ou moins de bruit résiduel suivant les parcelles. Sur la Figure 17 on peut voir les courbes lissées obtenues sur les 16 parcelles grâce à l'application d'un algorithme de lissage de type spline cubique (fonction csaps de Matlab) sur les données à 16 jours. Certaines données ont été écartées pour réduire encore la variabilité résiduelle qui ne pouvait pas refléter une variation de la végétation : les données dont l'indice de qualité n'était pas maximal, celles dont l'angle de prise de vue était supérieur à 40°, et les valeurs différentes de plus de 10% à la fois de la valeur précédente et de la valeur suivante. Le pourcentage de valeurs exclues de cette manière varie entre 1 et 8% suivant les parcelles.

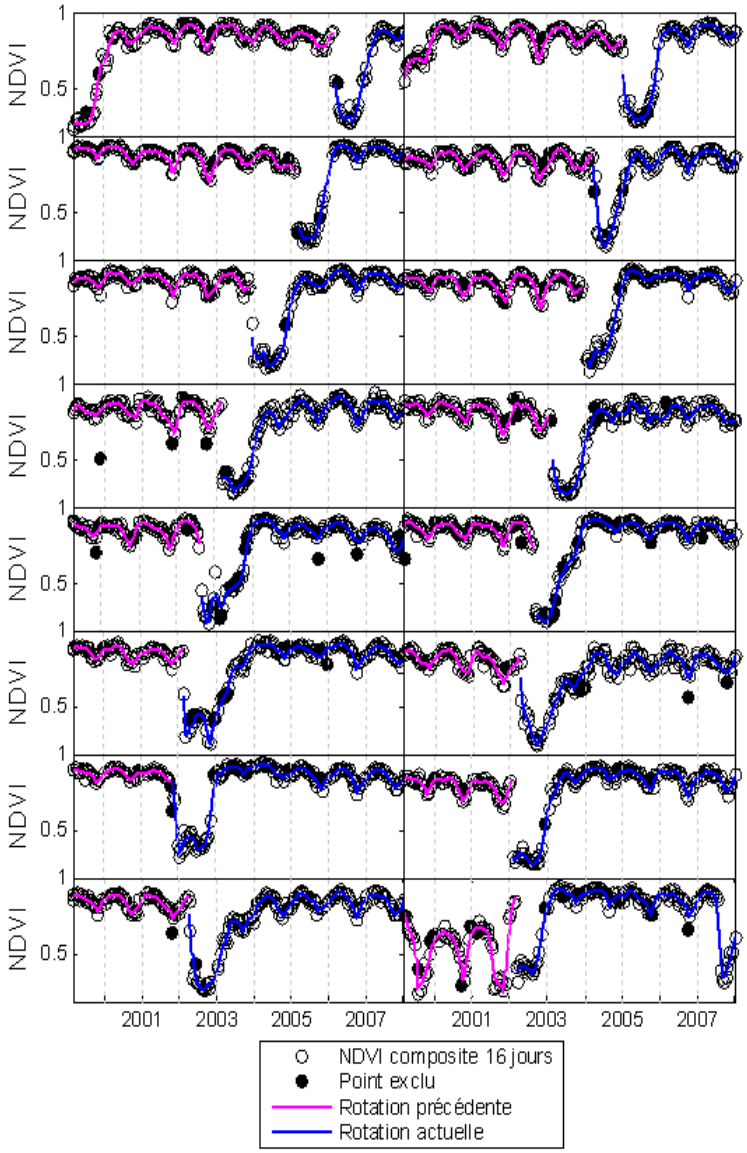


Figure 17. Valeurs de NDVI à 16 jours de MOD13Q, dont les valeurs exclues par filtrage supplémentaire, et courbes obtenues après lissage sur les 16 parcelles.

Sur la Figure 18 on peut regarder de plus près la courbe d'une parcelle en particulier. Sur cette parcelle la récolte a eu lieu en 2005, ce qui s'est traduit par une forte chute du NDVI : si à partir de l'âge d'un an et demi le NDVI fluctue entre 0.7 et 0.95, il tombe au moment de la récolte à une valeur inférieure à 0.4. La valeur minimale atteinte correspond à celle d'un sol partiellement recouvert des résidus d'exploitation. Sur certaines parcelles on observe un petit pic de NDVI, puis une retombée entre la récolte et la croissance de la nouvelle plantation : il s'agit vraisemblablement de rejets de souches qui n'ont pas été dévitalisées tout de suite après la récolte, ou d'une strate herbacée se développant avant la première application d'herbicide. Les minima locaux ont lieu à la fin de la saison sèche en septembre, et le NDVI remonte vite pour atteindre une sorte de plateau en été (saison des pluies), ce qui fait penser qu'on observe peut-être une saturation de l'indice en saison des pluies.

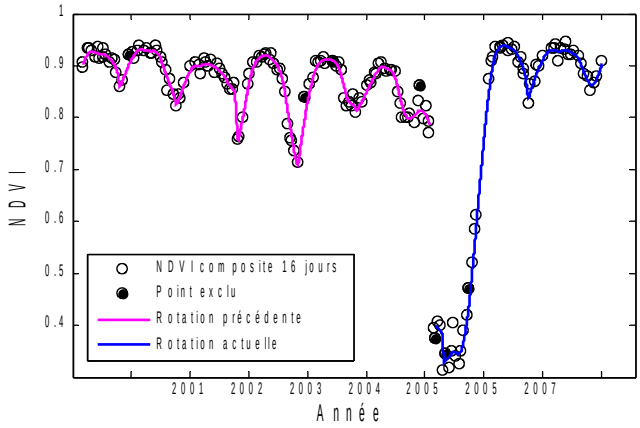


Figure 18. Courbe obtenue sur la parcelle Santa Fé B 147.

Les courbes de NDVI montrent des comportements différents entre parcelles, à la fois dans l'amplitude maximale atteinte et dans la vitesse d'augmentation du NDVI lors de la plantation (cf. Figure A3) et lors de chaque saison des pluies. Nous montrons dans l'Article A que cette variabilité traduit la variabilité spatiale de rythmes de croissance des arbres, en reliant les courbes de NDVI avec la production de bois.

2.4 Résultats : premiers enseignements sur la variabilité spatiotemporelle de la productivité

2.4.1 Relations empiriques entre NDVI moyen et données d'inventaire

Le NDVI a été relié directement avec la biomasse de certaines cultures, mais ce type de relation est difficilement applicable en forêt, où la majorité de la biomasse est ligneuse et ne contribue pas au signal de réflectance de la végétation verte que représente le NDVI.
Cependant, dans certains cas particuliers, on peut penser que l'indice de végétation sera corrélé avec la biomasse de bois. Par exemple, si l'on compare des forêts en croissance dont le taux de couverture est partiel, leur indice de végétation peut refléter leur stade de croissance et donc leur biomasse de bois. D'autre part, on peut supposer que des différences spatiales d'indice de végétation entre forêts de même type et stade de croissance indiquent des différences de capacité productive (e.g. Wang et al. (2004) qui ont cherché à mettre en évidence une relation entre NDVI et GPP dans une forêt finlandaise). On peut dans ce cas espérer estimer la biomasse en tenant compte de l'âge et de l'indice de végétation à une date repère (cf. l'étude récente de Gebreslasie et al. (2010) sur des plantations d'*Eucalyptus* en Afrique du Sud). Une alternative consiste à relier la biomasse avec des cumuls d'indice de végétation, qui intègrent l'évolution temporelle du fAPAR, et c'est ce que nous nous sommes proposés de faire.
Comme nous l'avons précisé plus tôt, les quelques études ayant cherché à relier des cumuls d'indice de végétation avec la production forestière se sont basées simplement sur des saisons de végétation. Notre étude présente l'avantage de nous offrir la possibilité de suivre les

parcelles d'*Eucalyptus* depuis leur plantation. Pour ce cas particulier, nous avons examiné les hypothèses suivantes :

- Le NDVI cumulé depuis la date de plantation est corrélé avec le volume de bois et la hauteur. Un corolaire serait que le NDVI moyen depuis la date de plantation soit corrélé avec la productivité (caractérisée par l'incrément moyen annuel à l'âge de 7 ans ou IMA, en $m^3\ ha^{-1}\ an^{-1}$).
- Cette corrélation est meilleure que celle obtenue avec l'âge seul.
- Le NDVI moyen annuel est un bon indicateur de la production, quel que soit l'âge.

Les résultats de notre étude ont confirmé les deux premières hypothèses. Le NDVI cumulé explique 86% de la variance de volume de bois (Figure 19) et 93% de celle de la hauteur dominante observée sur nos parcelles. Les coefficients de corrélation partielle, après prise en compte de la corrélation très forte entre le NDVI cumulé et l'âge (r^2=0.98), sont encore hautement significatifs (0.67 pour le volume et 0.64 pour la hauteur dominante), ce qui implique que le NDVI apporte une information supplémentaire à celle contenue simplement dans l'âge.

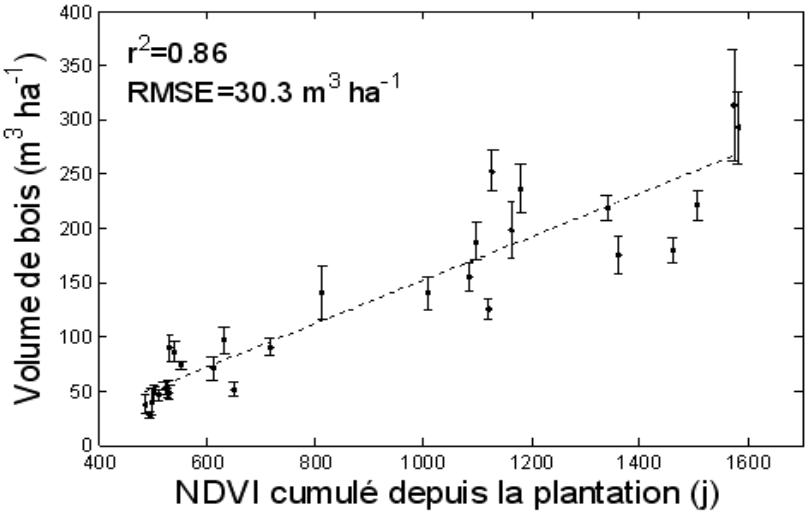


Figure 19. Volume de bois et NDVI cumulé depuis la plantation pour chaque date d'inventaire. Les barres d'erreur indiquent l'écart type sur les estimations de volume de 3 placettes d'inventaire.

Par contre, la troisième hypothèse a été infirmée. En effet, la relation entre le NDVI moyen d'une année et la productivité n'est pas la même en fonction de l'année considérée (cf. Tableau A2) : la meilleure corrélation est obtenue pour l'âge de deux ans, et les corrélations aux âges de 4 et 5 ans ne sont pas significatives (il faut cependant noter que nous avons moins de données pour ces âges que pour l'âge de 2 ans). Le NDVI moyen des deux premières années de croissance suffit à lui seul à expliquer 75% de la variance de la productivité. Grâce à une méthode de régression pas à pas, nous avons pu montrer qu'une relation incluant l'âge de la parcelle et le NDVI cumulé des deux premières années de croissance expliquait 92% de la variance de volume de bois présents sur les parcelles, et 96% de la variance de la hauteur dominante (Figure A4).

Ces résultats sont confirmés par ceux obtenus par Gebreslasie et al. (2010) sur d'autres plantations d'*Eucalyptus*, en Afrique du sud. Cette étude a pu relier la biomasse de bois avec l'âge des plantations et des données ASTER à une date.
Ils sont également en cours de confirmation sur une base de données bien plus large de parcelles de la même compagnie au Brésil (le Maire et al., in prep). Les premiers résultats indiquent la validité des résultats que nous avons obtenus sur le réseau de 16 parcelles soigneusement sélectionnées, mais indiquent également que l'estimation du volume de bois est plus précise lorsqu'une calibration séparée par matériel génétique est effectuée. Ces travaux ouvrent la voie à des applications pratiques très intéressantes pour les gestionnaires de ces massifs forestiers. Si les résultats en termes de données d'inventaire sont encore moins précis que ceux obtenus par l'inventaire forestier classique (le RMSE sur l'estimation du volume est du même ordre de grandeur que l'incrément annuel), ils sont en revanche plus rapides et beaucoup moins coûteux à obtenir sur de larges zones. Notre application n'a concerné jusqu'ici que des parcelles de grande taille (> 30 ha) contenant plusieurs pixels MODIS, mais il est envisageable d'étendre l'application à des parcelles moins grandes, grâce à une technique de demixage de pixels (du même type que celle présentée par Zurita-Milla et al. (2009)).
Il est également très intéressant pour les sylviculteurs de savoir que l'essentiel des différences spatiales de productivité est reflété dans l'indice de végétation avant l'âge de deux ans. Dans la partie suivante, nous interprétons de façon plus théorique ces résultats, en cherchant à comprendre ce qu'ils impliquent en termes physiologiques à propos de la variabilité de la croissance des plantations en relation avec la lumière interceptée.

2.4.2 Une efficience d'utilisation de la lumière variant avec l'âge et la fertilité

Nos séries temporelles d'absorption de rayonnement ont permis d'estimer, pour chaque parcelle étudiée, la quantité de PAR absorbé (APAR) au cours de sa croissance (cf. Chapitre 3.6 de l'Article A).
A la fois le APAR et sa variabilité spatiale varient dans le temps (cf. Figure A7) : le APAR annuel pendant la première année de croissance est logiquement faible (~1000 MJ m^{-2}_{sol}), et est aussi très variable entre parcelles, avec un gradient entre parcelles correspondant avec la productivité. La variabilité est plus réduite, mais encore forte, à la deuxième année de croissance, pendant laquelle le APAR annuel atteint presque sa valeur maximale. Après la troisième année, la lumière absorbée n'augmente plus, et est sensiblement la même sur toutes les parcelles. En résumé, on observe effectivement une variabilité spatiale forte d'absorption de lumière, mais seulement pendant les deux à trois premières années de croissance. Ce résultat rappelle l'étude de du Toit (2008), qui a observé un schéma voisin d'interception de la lumière dans le temps et en fonction de la fertilité sur des parcelles d'*Eucalyptus grandis* en Afrique du Sud. Notre étude met en évidence une corrélation entre productivité et APAR en début de croissance, mais ne permet pas de conclure quant à un lien de causalité. On pourrait en effet interpréter ce résultat en disant soit qu'une mise en place rapide du feuillage au jeune âge permet une meilleure productivité, soit que les différences de vitesse de mise en place du

feuillage sont elles-mêmes le résultat de différences de fertilité, soit que ces deux effets se superposent.

L'observation de la production de bois en fonction de l'absorption de lumière (Figure A8) montre que la production est corrélée avec la lumière absorbée au début de la rotation. L'interprétation de cette corrélation est que la lumière limite la production de bois en début de croissance, mais que d'autres facteurs expliquent la variabilité de la production après l'âge de 2-3 ans. On explorera dans le Chapitre 3 une hypothèse expliquant ce comportement: la disponibilité en eau serait un facteur important de limitation de la croissance dans ces plantations, qui interviendrait surtout après l'épuisement du stock d'eau accumulé dans le profil pendant la période de post-récolte.

Nos résultats ont confirmé que l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois (ε_{bois}) n'est pas constante. En effet nous avons vu que la quantité de bois produite pour une même quantité de lumière absorbée variait à la fois dans le temps et dans l'espace. Cette efficience est plus grande sur les parcelles d'âge supérieur à 2 ans (cf. Figure A9) que sur les très jeunes parcelles, ce qui pourrait être expliqué par le fort investissement de carbone nécessaire pour la mise en place du système racinaire et du feuillage en début de rotation, et donc l'allocation réduite à la croissance du bois. D'autre part, on observe une corrélation très significative entre ε_{bois} à tous les âges et la productivité d'un site, représentée par son indice de site (hauteur dominante attendue à l'âge de 7 ans), qui est représentée dans la Figure A9, montrant ainsi que ε_{bois} varie en fonction de la fertilité.

2.5 Conclusions

Notre étude reliant de façon empirique les séries temporelles de NDVI avec les données d'inventaire à abouti à des résultats porteurs. En effet, avec notre jeu de données de 16 parcelles, nous avons vu qu'on pouvait estimer la biomasse de bois sur une parcelle par l'intermédiaire d'une simple relation incluant l'âge et le NDVI moyen pendant les deux premières années de croissance. Les premiers résultats obtenus en étendant la méthode à un grand nombre de parcelles quelconques montrent qu'elle a le potentiel d'être applicable sur de grandes zones, en incluant simplement des modulations pour le matériel génétique et le type de sol.

Les résultats de l'étude de l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois a permis d'interpréter certains aspects liés à la fertilité des parcelles. Pour résumer simplement ces résultats, les sites de plus forte productivité présentent une interception de la lumière plus importante pendant les deux premières années de croissance. D'autre part, pendant toute la rotation, ils convertissent la lumière en bois de façon plus efficiente que les sites de faible productivité. Pour rendre compte de la variabilité spatiale du flux de carbone correspondant à la croissance de bois, il n'est donc pas suffisant de mesurer par télédétection l'absorption de lumière : il faut en plus comprendre le déterminisme spatial de l'efficience d'utilisation de cette lumière.

3 MODÉLISATION DES FLUX DE CARBONE, D'EAU ET D'AZOTE ET APPLICATION SPATIALISÉE

3.1 Introduction

L'étude de télédétection a mis en évidence la variabilité inter parcellaire du développement de la canopée et de l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois. L'origine et l'explication de cette variabilité devront être élucidées par le biais de la modélisation, qui est l'objet de ce troisième chapitre. Sur nos plantations, le principal stock de carbone dynamique est celui de la biomasse de bois. D'autre part, la production de bois est une variable critique pour l'évaluation du bilan de carbone de la filière du charbon, et est donc au cœur de notre travail de modélisation. Enfin la modélisation couplée des flux de carbone, d'eau et d'éléments minéraux devra permettre de répondre aux questions qui n'ont pas pu être satisfaites par l'approche simple d'utilisation de données de télédétection présentée dans le Chapitre 2 : comment l'utilisation d'eau et l'accumulation de nutriments dans la biomasse varient-elles avec la production de bois ?

Le premier objectif est ici de développer un modèle écophysiologique de flux couplés de carbone, eau et azote adapté aux plantations d'*Eucalyptus*, en s'aidant des approches existant dans la littérature et sur les données expérimentales recueillies sur ces systèmes. Ce modèle doit être capable de simuler la dynamique temporelle des stocks de carbone, et notamment de la biomasse, au cours d'une rotation entière, ainsi que les variations spatiales des flux de carbone (et notamment la croissance) entre parcelles. Le deuxième objectif est d'évaluer la performance du modèle sur ces deux critères. Un troisième objectif consiste à utiliser une information temporelle et spatiale sur l'indice foliaire des plantations obtenue par télédétection, afin d'améliorer éventuellement les simulations.

Cette partie présente dans un premier temps les modèles existants et leurs principales caractéristiques et applications décrites dans la littérature, afin d'éclairer le choix qui a été fait de construire le modèle à partir du modèle G'DAY. Les modifications faites au modèle et sa paramétrisation pour l'application sur la parcelle expérimentale E101 sont alors présentées et discutées. L'application spatiale du modèle est enfin abordée : premièrement, simplement grâce à des données sur les types de sol représentés, qui ont été traduites en capacités de rétention d'eau ; et deuxièmement grâce à l'utilisation des séries temporelles d'indice foliaire obtenues par télédétection.

Le code du modèle G'DAY a été fourni et commenté par Marc Corbeels (CIRAD, UPR « Systèmes de cultures annuels ») et Ross McMurtrie (School of Biological, Earth and Environmental Sciences, University of New South Wales). Pour la paramétrisation du modèle et les modifications de certains sous modèles, j'ai bénéficié de l'ensemble de données recueillies par Jean-Paul Laclau, grâce au suivi effectué sur la parcelle E101 pendant six ans.

J'ai aussi pu m'appuyer sur ses données correspondant au suivi de plantations congolaises. Yann Nouvellon a recueilli et préparé les données de flux de chaleur latente, d'humidité du sol et de météorologie de la parcelle EucFlux. Juan Sinforiano Delgado Rojas m'a transmis son expertise et ses données de mesure de surface d'aubier.
Un ensemble de données indispensables au volet spatialisation a été collecté grâce à deux campagnes de mesure de terrain menées en collaboration avec Guerric le Maire sur les parcelles d'International Paper. Guerric le Maire a réalisé la construction et l'inversion du modèle de réflectance de la canopée pour l'obtention de séries temporelles de l'indice foliaire sur les 16 parcelles, et a rédigé l'article correspondant (Article C). J'ai pu participer à ce travail par la partie expérimentale et de paramétrisation du modèle de réflectance, ainsi qu'à la réflexion sur l'utilisation de l'indice de végétation.

Les supports principaux de cette partie sont les travaux suivants :

- Marsden et al. bientôt soumis (Article B) sur la présentation du modèle modifié et de son application sur E101 et les 16 parcelles d'International Paper
- Le Maire et al. soumis (Article C) sur l'obtention des séries temporelles de LAI à partir des données MODIS.

3.2 Choix du modèle de flux

3.2.1 Modèles existants pour milieux forestiers

Des modèles écophysiologiques simulant les flux de carbone d'écosystèmes forestiers ont été construits et appliqués pour différents objectifs :

- Simulation fine des flux couplés d'énergie, de carbone et d'eau à l'interface canopée-atmosphère, permettant la comparaison avec les données obtenues par la méthode des covariances turbulentes : par exemple CANOAK (Harley & Baldocchi 1995; Baldocchi & Harley 1995) , MuSICA (Ogée et al. 2003) ou MAESTRA (Medlyn 2003; Medlyn et al. 2007).
- Simulation fine de ces mêmes flux, avec en plus la séparation des flux correspondant aux différents isotopes du carbone: par exemple CANISOTOPE (Baldocchi & Bowling 2003) ou ISOCASTANEA (Eglin et al. 2010).
- Simulation des flux couplés d'énergie, de carbone et d'eau à l'interface canopée-atmosphère, mais aussi de l'évolution des stocks de carbone et d'eau, ce qui suppose de modéliser le devenir du carbone assimilé et le bilan hydrique du sol : par exemple BIOMASS (McMurtrie et al. 1990; McMurtrie & Landsberg 1992), CASTANEA (Dufrene et al. 2005; Davi et al. 2005b), SECRETS (Sampson et al. 2001) ou MATEY (McMurtrie et al. 2008).
- Simulation de l'évolution à plus ou moins long terme de ces flux et stocks et de la productivité des forêts, grâce à la prise en compte plus ou moins exhaustive des cycles des éléments minéraux, et souvent en réponse à des scenarii climatiques futurs : par

exemple G'DAY (Comins & McMurtrie 1993), Biome-BGC (Thornton et al. 2002), Forest-DNDC (Miehle et al. 2006) ou CenW (Kirschbaum 1999).

- Simulation, en plus des flux de CO_2, des flux d'autres gaz à effet de serre comme le N_2O (e.g. Forest-DNDC).
- Simulation de la production de forêts ou plantations forestières, pour l'évaluation de la productivité de sites non exploités (e.g. ProMOD, Battaglia & Sands 1997), ou pour comparaison avec des données d'inventaire et pour application opérationnelle possible : par exemple 3-PG (Landsberg & Waring 1997), ou CABALA (Battaglia et al. 2004) qui vise en outre à pouvoir évaluer des pratiques sylvicoles, telles que l'élagage. Ces modèles sont en concurrence pour l'application opérationnelle avec les nombreux modèles empiriques de croissance et productivité développés par les forestiers (souvent appelés « growth and yield models », e.g. Baldwin et al. 2001; Tewari et al. 2002; Bermejo et al. 2004; Dzierzon & Mason 2006).
- Simulation des flux de carbone et d'eau au niveau global sur tous types d'écosystèmes, avec des paramétrisations particulières pour les milieux forestiers : par exemple GOTILWA, ORCHIDEE ou LPJ-GUESS (Morales et al. 2005).

Les modèles adaptés à notre objectif de modélisation de flux de carbone sur des rotations entières et successives, et que nous allons présenter plus longuement, sont ceux qui simulent la croissance de bois. Parmi ces modèles, chacun se distingue selon sa façon de représenter chaque processus impliqué dans les flux de carbone, eau et éventuellement éléments minéraux. Pour chaque processus, le modélisateur peut choisir un niveau de détail de description, en fonction de ses objectifs en termes de généricité, de précision de simulations, et de nombre de paramètres permissible.

Un modèle détaillé cherchera à représenter de façon fine la réalité des mécanismes. Il aura souvent pour cela un pas de temps d'application court (e.g. demi heure pour CASTANEA), et un grand nombre de paramètres. Le pas de temps court représente une contrainte sur les données d'entrée, mais offre un avantage pour l'intégration journalière des flux : celle-ci peut être effectuée par simple somme, sans nécessiter d'hypothèse sur l'évolution diurne des variables de forçage et l'effet sur les flux moyens journaliers. Le même principe s'applique pour l'intégration spatiale à l'intérieur de la canopée : un niveau approprié de détail permet de prendre en compte la non-linéarité des processus (Jarvis 1995).

A contrario, un modèle simple, à pas de temps journalier ou mensuel (e.g. 3-PG, CABALA, CenW, Forest-DNDC), limite les exigences sur les données d'entrée, mais requiert le recours à des hypothèses plus simplificatrices que celles des modèles détaillés. Un avantage est que le modélisateur peut se servir de lois établies de façon empirique sur les relations existant entre différents flux, ce qui peut permettre de contraindre de façon simple les simulations à l'intérieur d'un domaine réaliste. Par exemple, l'hypothèse selon laquelle l'efficience d'utilisation du carbone serait constante (i.e. PPn/PPb constant, ce qui implique que la respiration autotrophe consomme une fraction fixe de la production primaire brute) permet, tout en maintenant un formalisme le plus simple possible, d'éviter de grosses erreurs sur la simulation de la respiration autotrophe, pour laquelle la paramétrisation des modèles les plus

complexes est délicate. Pour chaque processus important, on peut ainsi dégager un certain nombre de choix de modélisation possibles.

Les estimations d'interception du rayonnement dépendent de la représentation géométrique simplifiée de la canopée qui est choisie. La plupart des modèles supposent que la canopée est homogène dans le plan horizontal (e.g. BIOMASS, 3-PG, ForNBM (Zhu et al. 2003a)). Certains corrigent simplement l'interception en cas de taux de couverture incomplet (e.g. G'DAY tel qu'appliqué par Corbeels et al.(2005b)), ou de regroupement non aléatoire des feuilles (CenW, CASTANEA), et enfin CABALA modélise de façon détaillée la progression des couronnes du stade d'ellipses non recouvrantes à celui de haies, puis de couche homogène. Ce niveau de détail entraîne forcément un modèle d'allocation assez complexe, capable de décrire l'évolution de la structure des arbres au cours de la croissance.

L'assimilation de carbone est un des processus où le contraste entre niveaux de détail des différents modèles est le plus marquant. Le niveau le plus détaillé (e.g. CASTANEA ou CANOAK) utilise le modèle mécaniste de Farquhar et al. (1980) pleinement couplé avec un modèle de conductance stomatique. Il prend en compte de façon explicite les effets non-linéaires instantanés de la température et de l'humidité de l'air et du sol sur la photosynthèse, ainsi que la variation verticale à l'intérieur de la canopée du bilan d'énergie et de la capacité photosynthétique des feuilles, grâce au découpage de la canopée en couches horizontales (on parle de modèle multi-couches). D'autre part il sépare pour chaque couche le comportement des feuilles recevant uniquement le rayonnement diffus, de celui des feuilles recevant aussi du rayonnement direct, par l'intermédiaire d'un formalisme « sun-shade » qui se base sur les résultats de De Pury & Farquhar (1997) et Wang & Leuning (1998) qui ont montré que le fait de ne pas effectuer cette distinction est la plus grande source d'erreur des modèles « big-leaf ». Les modèles BEWDY (Medlyn et al. 2000) et BIOME-BGC (Thornton et al. 2002) sont d'autres exemples qui effectuent la distinction « sun-shade ».
Le niveau le plus simple est celui représenté par 3-PG (pour Physiological Principles Predicting Growth), mais aussi G'DAY (Comins & McMurtrie 1993; Corbeels et al. 2005b): l'assimilation journalière est le produit du PAR intercepté par la couche de feuillage homogène, d'un paramètre d'efficience maximale d'utilisation de la lumière ε, et de facteurs limitants compris entre 0 et 1. Ces facteurs reproduisent de façon empirique les effets de la température, de l'âge, de la fertilité, du déficit en pression de vapeur de l'air et de la sécheresse du sol sur la photosynthèse. ForNBM est plus empirique encore, avec une PPn calculée en fonction d'un paramètre de PPn maximale du site et de facteurs limitants. Entre ces deux extrêmes on trouve les modèles basés sur une seule couche verticale de feuillage dont l'hétérogénéité (i.e. la décroissance des capacités photosynthétiques depuis le haut vers le bas de la canopée) est reconnue et modélisée simplement, par exemple par l'intermédiaire du modèle de Sands (Sands 1995; Sands 1996). Ce modèle permet l'intégration journalière et sur la canopée de la photosynthèse, en supposant une variation sinusoïdale du PAR au cours de la journée, et une variation simultanée à l'intérieur de la canopée du rayonnement intercepté et de la capacité photosynthétique des feuilles (voir un exemple d'application sur

une forêt naturelle d'*Eucalyptus* dans Kirschbaum et al. (2007)). La vitesse d'assimilation au sommet de la canopée peut être calculée comme une réponse simple à la lumière ou selon un mécanisme de Farquhar simplifié. MATEY, CABALA, et CenW appliquent le modèle de Sands, avec des variantes sur la prise en compte de la température et de la vitesse d'assimilation des feuilles de lumière. Par exemple, CABALA prend en compte l'acclimatation à la température en faisant varier la température optimale de photosynthèse au cours de l'année, et CenW simule les effets du nombre de jours de gel sur les paramètres photosynthétiques.

Le couplage des flux d'eau et de carbone peut être réalisé de façon mécaniste, comme dans CASTANEA, et dans une moindre mesure dans CABALA, par la résolution simultanée de la vitesse d'assimilation et de la conductance stomatique, lorsque celle-ci est représentée par le modèle de Ball-Berry (Ball et al. 1987) ou de Leuning (1990), qui relient assimilation, conductance stomatique , concentration en CO_2 et humidité de l'air. Un coefficient de ce modèle de conductance peut être modulé en cas de sécheresse du sol. L'évapotranspiration est alors calculée par l'application d'une des variantes du modèle de Penman-Monteith (Monteith 1965).
A l'inverse, les modèles à efficience d'utilisation de la lumière comme 3-PG ne simulent pas de façon explicite le rôle de la conductance stomatique dans la vitesse d'assimilation. Le lien entre transpiration et assimilation est alors réalisé simplement, soit en estimant la transpiration comme le rapport entre le carbone assimilé (qui est affecté en amont par l'eau du sol et l'humidité de l'air), et une efficience d'utilisation de l'eau (ω en gC par kg d'H_2O) qui dépend uniquement du VPD (e.g. BIOMASS, ProMOD) ; soit en diminuant la conductance stomatique par le même facteur de limitation par l'eau du sol que celui appliqué à la photosynthèse, et en appliquant ensuite une forme simplifiée de Penman-Monteith pour calculer l'évapotranspiration (e.g. 3-PG, G'DAY).

La manière la plus simple d'estimer **la respiration autotrophe** est de considérer que la fraction de carbone assimilé qui est respirée par la plante, ou son complément, l'efficience d'utilisation du carbone, est constante à environ 50% (hypothèse proposée pour du trèfle blanc par McCree & Troughton (1966), et défendue pour les forêts notamment par Waring et al. (1998)). Les modèles 3-PG, G'DAY, et ForNBM ont choisi cette option, qui reconnaît de façon pragmatique les limites de notre connaissance sur les mécanismes complexes impliqués dans la respiration végétale (Gifford 2003). L'alternative, choisie par CenW, CABALA et CASTANEA par exemple, consiste à calculer séparément une respiration de croissance, reliée linéairement à la production de nouveaux tissus, et une respiration de maintenance qui est liée à la température, et à la masse ou la masse d'azote des différents compartiments de biomasse. Comme dans le cas de la photosynthèse, une acclimatation à la température de la respiration de maintenance est parfois prise en compte (e.g. dans CenW).

L'**allocation du carbone** restant à la croissance des différents compartiments est un autre processus important sur lequel il n'y a pas de consensus. Certains modèles simulent un

compartiment tampon de sucres solubles et réserves (CASTANEA, CenW), tandis que les autres supposent que tout le carbone assimilé à chaque pas de temps est affecté à la croissance de tissus (G'DAY, 3-PG). Dans CASTANEA, qui ne s'applique pas à de jeunes arbres avant la fermeture de la canopée, les coefficients d'allocation empiriques sont modulés par la phénologie. Dans 3-PG, les relations allométriques empiriques observées sous forme de relations puissance entre la masse des différents compartiments permettent d'inférer les coefficients d'allocation. De plus, le rapport entre l'allocation vers les racines fines et les feuilles varie simplement en fonction de la fertilité du sol. Dans CenW, les rapports entre coefficients d'allocation sont constants, sauf celui entre les feuilles et le bois (qui varie en fonction de la hauteur des arbres) et entre les feuilles et les racines fines (qui varie en fonction de la disponibilité d'azote). Dans G'DAY ou CABALA c'est explicitement le rapport entre surface d'aubier et surface de feuilles qui dépend de la hauteur. Le fait de supposer un équilibre entre la surface foliaire évaporante et la surface d'aubier conducteur correspond au « pipe model » (Shinozaki et al. 1964), et le fait de relier cet équilibre avec la hauteur des arbres correspond à une modification de ce modèle, proposée par exemple par Magnani et al. (2000; 2002) et Deckmyn et al. (2006). CABALA est plus complexe car il établit des relations structurelles et fonctionnelles entre tous les compartiments de l'arbre pour déterminer ses coefficients d'allocation.

Le **bilan hydrique** est souvent représenté de façon très simplifié dans les modèles de croissance forestière, par un « bucket model », i.e. une ou plusieurs couches superposées qui drainent l'une dans l'autre lorsque leur seuil de remplissage est atteint. Chaque couche est alors caractérisée par sa réserve utile, et le stress hydrique a lieu lorsque le pourcentage de remplissage passe en dessous d'une certaine valeur (comme dans BILJOU de Granier et al. (1999)). Certains modèles fonctionnent avec une seule couche correspondant à la zone explorée par les racines (e.g. 3-PG), mais la plupart séparent au moins une couche superficielle servant au calcul de l'évaporation du sol et la décomposition de la matière organique (e.g. CenW, ForNBM). Le « bucket model » suppose que les flux d'eau sont immédiats, et ignore les mécanismes connus de rapidité du transfert hydrique dans le sol en fonction des gradients d'humidité et de la porosité (e.g. Loi de Darcy). Ceux-ci sont pris en compte dans CABALA ou dans UAPE (Soares & Almeida 2001), qui simule aussi les remontées capillaires d'eau. D'autre part dans CABALA, la profondeur de la zone racinaire augmente avec la croissance des racines, et la vitesse d'absorption d'eau est modulée par la densité racinaire, ce qui est rendu possible par le détail du schéma d'allocation et de croissance. Dans ce modèle la transpiration est gérée de façon hybride et peu lisible, avec de nombreux paramètres : elle est déterminée par une équation de Penman-Monteith représentant la demande atmosphérique, à moins que celle-ci ne soit supérieure à l'offre possible, qui dépend de l'eau du sol (donc indirectement de la profondeur racinaire) et de la densité racinaire.

Enfin, chaque modèle diffère dans sa prise en compte des **éléments minéraux** et dans sa représentation de la **dynamique de la matière organique du sol**. Le modèle 3-PG ne simule

pas ces aspects. Le modèle ForNBM se distingue par le nombre d'éléments minéraux représentés explicitement (N, S, Ca, Mg, K, mais curieusement pas P), alors que les autres modèles, au mieux, simulent la dynamique des stocks et flux d'azote (G'DAY, CenW, CABALA). Le modèle CENTURY (Parton et al. 1987; Bolker et al. 1998) de décomposition de la matière organique est utilisé dans CASTANEA et la première version de G'DAY, et une version un peu modifiée avec des rapports C:N variables dans CenW, tandis que CABALA est basé sur CERES-N (Goodwin & Jones 1991).

Sur la Figure 20, les principaux modèles cités ici sont représentés par une ligne reliant le type de représentation choisi pour chacun de ces processus. Les lignes le plus à l'extérieur correspondent aux modèles les plus détaillés tandis que les modèles très simples se retrouvent à l'intérieur.

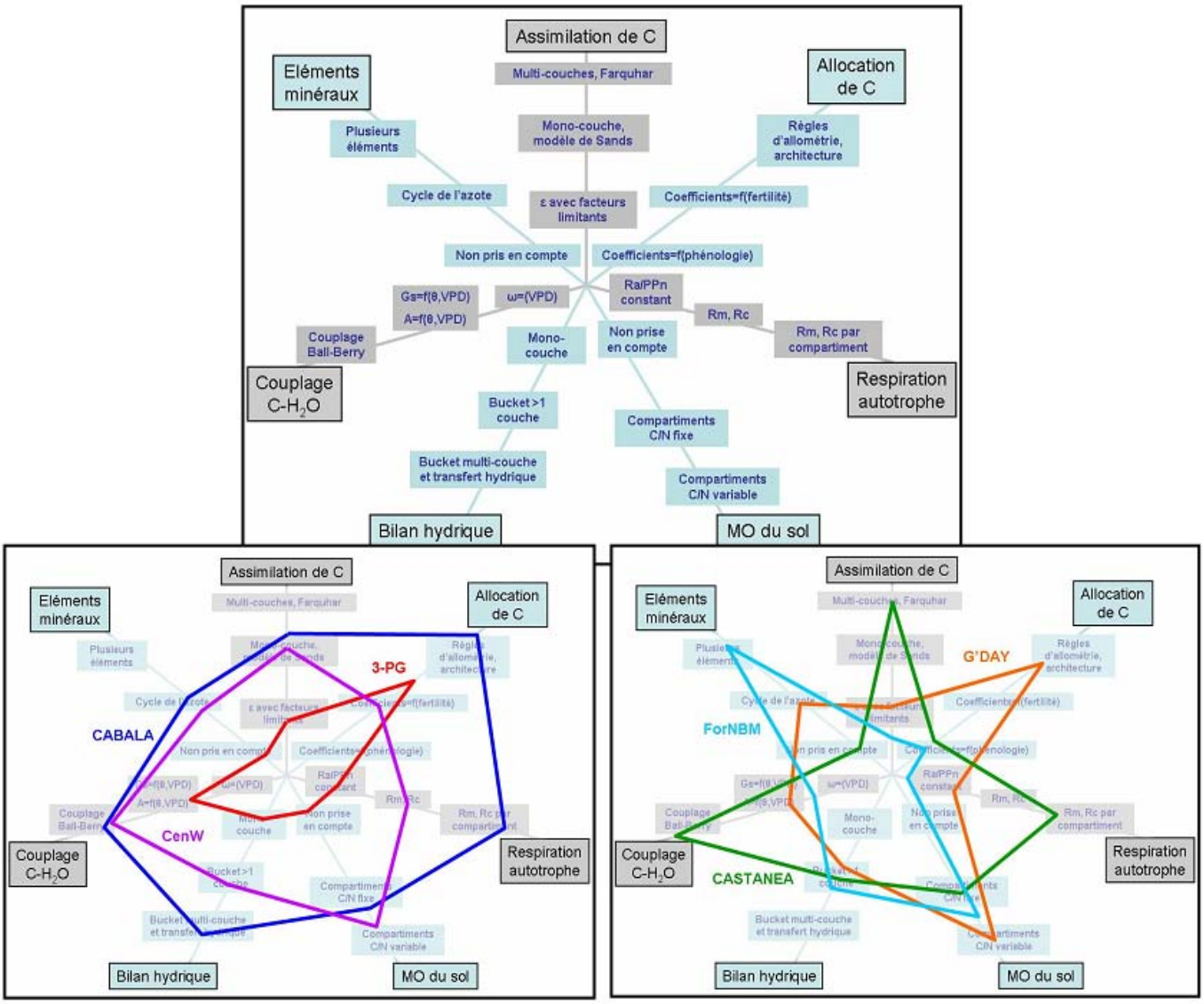


Figure 20. Schéma polaire représentant le niveau de détail pour différents processus, pour 6 modèles.

3.2.2 Applications spatialisées

Certains de ces modèles ont fait l'objet d'une application spatialisée et nous intéressent donc tout particulièrement. L'enjeu d'une application spatialisée est d'arriver à simuler la variabilité spatiale : un modèle qui fonctionne bien sur un site particulier (pour lequel il a souvent été calibré), ne fonctionnera bien sur un ensemble de sites contrastés que 1) s'il prend en compte les principaux facteurs responsables de la variabilité spatiale, et 2) s'il est sensible de façon réaliste à ces facteurs.
Une part de la variabilité spatiale de la production de bois et autres flux de carbone peut être expliquée par les conditions météorologiques qui varient d'une zone climatique à l'autre, ce qui est pris en compte dans le cadre d'une application spatialisée par les données d'entrée utilisées, et par la sensibilité des processus aux variables météorologiques. Le reste de la variabilité doit être expliqué par un ou plusieurs paramètres du modèle qui doivent alors être renseignés spatialement.

Le modèle 3-PG a été appliqué spatialement dans de nombreuses zones du monde, à la fois sur des forêts naturelles (Coops et al. 1998; Coops & Waring 2001; Nightingale et al. 2008) et sur des plantations forestières. On peut notamment citer de nombreuses études sur plantations de différents espèces et hybrides d'*Eucalyptus* : *E. globulus* en Australie (Sands & Landsberg 2002), au Portugal (Fontes et al. 2006) et en Espagne (Rodríguez-Suárez et al. 2010), *E. cladocalyx* en Australie (Paul et al. 2007), *E. nitens* au Chili (Rodriguez et al. 2009), *E. grandis* (Esprey et al. 2004) et *E. grandis x E. camaldulensis* (Dye et al. 2004) en Afrique du sud, et *E. grandis x E. urophylla* au Brésil (Stape et al. 2004a; Almeida et al. 2010; Silva 2006).
L'application de Coops et al. (1998) de leur version « 3PG-SPATIAL » sur 8 grands sites forestiers homogènes en Australie et Nouvelle Zélande reposait d'une part sur la variation du paramètre de réserve utile, mais aussi et surtout sur un forçage par le rayonnement photosynthétiquement actif absorbé par la canopée, obtenu par télédétection (données AVHRR). Dans ce cas les auteurs ne s'intéressaient qu'à la PPn, et le calcul d'allocation de carbone vers les différents compartiments n'était pas effectué. Tickle et al. (2001) ont appliqué 3PG-SPATIAL sans ce forçage sur une grande zone de forêt naturelle d'*Eucalyptus delegatensis* en Australie, et ont conclu que leur paramètre de « fertilité du sol » qui assurait avec la réserve utile la variabilité spatiale des résultats, n'était pas défini de façon suffisamment précise. Ce paramètre de fertilité est très important dans 3-PG (cf. l'étude de sensibilité de Esprey et al. (2004) ou Paul et al. (2007)), car il affecte directement l'assimilation de carbone, et également la partition du carbone entre les racines fines et les feuilles, jouant ainsi doublement sur la production de bois. Les applications qui ont fait état des meilleurs résultats pour la simulation de la variabilité spatiale de la production de bois dans des plantations avec 3-PG, ont obtenu ce paramètre de fertilité de façon empirique, grâce à la connaissance de la croissance antérieure ou des besoins en engrais sur les parcelles concernées, ou à dire d'expert (Almeida 2004; Stape et al. 2004b; Dye et al. 2004; Almeida et al. 2010; Miehle et al. 2009). On doit noter les résultats surprenants de Swenson et al. (2005)

et Coops & Hember (2009), qui affirment pouvoir estimer l'indice de site de forêts canadiennes et de l'Oregon grâce à l'application prospective de 3-PG ; cependant, ils ont utilisé pour cela un indice de fertilité basé sur des cartes d'azote du sol, dont la relation avec l'indice de site dans cette zone a été établie précédemment de façon empirique. Une autre limite du modèle 3-PG, outre qu'il ne simule pas l'évolution de la matière organique du sol, est le fait qu'il est sensible aux données d'initialisation de la biomasse (issues de mesures à l'âge d'un an pour Almeida et al. (2010) par exemple) et simule mal l'amplitude et l'âge du pic de LAI des plantations d'*Eucalyptus* (Sands & Landsberg 2002).

Le modèle ProMOD a fait l'objet d'une application spatialisée dans l'objectif de repérer des sites potentiels pour la création de plantations d'*Eucalyptus globulus* en Tasmanie, en créant une carte non seulement de classe de productivité attendue, mais aussi d'incertitude sur cette productivité (Mummery & Battaglia 2001). Les facteurs identifiés comme expliquant la variabilité spatiale sont la profondeur du sol (affectant la disponibilité en eau) et sa fertilité, estimée de façon peu précise grâce notamment à des cartes géologiques. L'approche est intéressante, mais le modèle ProMOD ne vise pas la simulation du bilan de carbone ni de la production au cours du temps, mais simplement de la productivité potentielle d'un site. On peut donc rapprocher le principe de cette étude de celles précédemment citées de Swenson et al. (2005) et Coops & Hember (2009), réalisées avec 3-PG.

Le modèle Forest-DNDC, appliqué à 62 sites de plantations d'*E. globulus* en Australie par Miehle et al. (2009), n'a réussi à capter que peu de la variabilité spatiale des biomasses observées et l'efficience du modèle n'a pas dépassé 0.3 pour la simulation de la croissance aux différents âges. Le modèle CABALA, auquel il a été comparé, a atteint une meilleure efficience sur le même jeu de données, et les auteurs ont attribué cette différence en partie à la prise en compte par CABALA des variations spatiales de la réserve utile d'eau disponible pour la croissance, qui n'était pas prise en compte par Forest-DNDC.

Une spatialisation détaillée de modèle forestier est présentée dans le Maire et al. (2005), qui décrit l'application de **CASTANEA** sur les 2992 unités forestières très diverses de la forêt de Fontainebleau. Dans CASTANEA, l'indice foliaire maximal annuel est un paramètre d'entrée plutôt que d'être simulé par le modèle, et il a pu être renseigné spatialement grâce à des données de télédétection à haute résolution. Hormis l'âge et l'espèce de chaque parcelle, les autres paramètres d'entrée déterminés spatialement étaient la biomasse initiale des peuplements, l'azote foliaire (dépendant du type de sol) qui affecte les capacités photosynthétiques, et la profondeur et la texture des sols, qui affectent la réserve utile. Grâce à cette paramétrisation, le modèle a pu simuler de façon précise les incréments de biomasse réalisés en une année. Cependant les simulations n'ont pas été validées localement, et une simulation pluri-annuelle aurait été complexe à réaliser au vu du jeu de paramètres nécessaire.

Le modèle G'Day n'a pas fait l'objet d'une application spatialisée sur de nombreuses parcelles. Cependant, une de ses versions récentes a été appliquée sur trois sites contrastés en

Australie, avec les mêmes valeurs de paramètres de base (Corbeels et al. 2005b), aboutissant à des résultats de simulation de la croissance, de contenu en eau du sol, d'indice foliaire et de minéralisation d'azote très satisfaisants. La variabilité entre les trois sites est surtout liée à la pluviométrie (600 à 1500 mm par an) et à la profondeur du sol (1.7m à >6m), qui a été prise en compte grâce au paramètre de la réserve utile, variable spatialement. Cependant, ces résultats ont été obtenus après une calibration (ajustement sur les données expérimentales) de deux paramètres pour chaque site: le coefficient d'allocation aux racines fines, et le taux maximal de chutes de litières. Une telle procédure n'est pas satisfaisante pour envisager une application spatialisée.

Dans ces exemples d'application de modèle sur plusieurs sites, on retrouve systématiquement comme paramètre variant spatialement celui de la **réserve utile**. La notion de **fertilité de site** est également généralement présente, mais avec des formulations et modes de détermination différents. La plupart des auteurs admettent que la détermination a priori de ce facteur pose problème.

3.2.3 Choix du modèle G'DAY

Parmi les options de modèles présentées, nous avons choisi de travailler sur la base du modèle G'DAY, pour les raisons suivantes :

- Le pas de temps journalier convient à notre objectif de spatialisation du modèle.
- Il s'agit d'un modèle complet, simulant la dynamique de la matière organique du sol et accordant une grande importance à la simulation des flux d'azote, ce qui est un des objectifs à moyen terme de notre travail de modélisation.
- La version présentée par Corbeels et al. (2005) est adaptée pour l'application à des plantations à croissance rapide et les résultats de simulations présentés sur des plantations d'*Eucalyptus* sont corrects.
- Le modèle CABALA répondait aussi à ces critères, mais présentait un niveau de complexité élevé du fait de son objectif d'utilisation comme outil d'optimisation de certaines pratiques de sylviculture (notamment élagages, éclaircies) qui ne sont pas appliquées dans nos plantations. Ce niveau de complexité ne nous paraissait pas en adéquation avec nos objectifs. D'autre part, il s'agit d'une application valorisée commercialement et dont le code n'est pas libre.

Le modèle G'DAY, pour « Generic Decomposition And Yield » (mais aussi « B'JOUR » en Australien) a fait l'objet de plusieurs présentations et études depuis sa première publication par Comins & McMurtrie (1993), qui sont résumées ici (et les caractéristiques du modèle seront présentées de façon plus précise dans la partie 3.3).

La première version présentée par Comins & McMurtrie (1993) a été employée pour examiner la réponse théorique de la productivité forestière à une augmentation de la concentration atmosphérique en CO_2, en tenant compte de la limitation nutritionnelle liée à la

disponibilité de l'azote minéral. Elle est bâtie sur le modèle simple de production végétale décrit dans McMurtrie et Wolf (1983) et McMurtrie (1991). Le sous-modèle de décomposition de la matière organique du sol est tiré du modèle CENTURY (Parton et al. 1987), et comprend des pools de matière organique de décomposition plus ou moins rapide, dont le rapport N/C est constant. Le modèle fonctionne à pas de temps journalier, avec un modèle d'assimilation très simple, basé sur une efficience d'utilisation de la lumière maximale, affectée par des facteurs limitants ($[CO_2]$ et N/C foliaire). La limitation hydrique n'est pas considérée dans cette première application. Les équilibres à différentes échelles de temps du modèle sont analysés afin de déterminer quel serait l'effet à long terme de la perturbation considérée sur la productivité : la méthode consiste à supposer que les pools à renouvellement rapide (feuilles, racines fines, matière organique labile) sont à l'équilibre, ce qui permet d'exprimer mathématiquement la productivité à long terme comme une variable répondant à deux contraintes. En réalisant l'équilibre sur les flux de carbone, on obtient la contrainte photosynthétique sur la productivité, et sur les flux d'azote, la contrainte nutritionnelle. La productivité simulée à l'équilibre est alors celle qui satisfait aux deux contraintes.

Par la suite plusieurs études ont appliqué les mêmes principes pour analyser l'effet de la hausse de $[CO_2]$ sur la productivité à long terme de forêts, notamment boréales, grâce au modèle G'DAY : McMurtrie & Comins (1996) ont insisté sur l'importance des processus de minéralisation de la matière organique pour simuler les réponses de l'écosystème au $[CO_2]$, et McMurtrie (2000) et McMurtrie et al. (2001) ont examiné de plus près l'effet sur ces réponses d'hypothèses à propos des entrées de matière organique dans le sol (litières, exsudats racinaires) et des rapports N/C de la matière organique. Ces analyses ont toutes conclu qu'une meilleure connaissance et prise en compte des processus menant à la minéralisation et l'immobilisation de l'azote était nécessaire. Medlyn et al. (2000) ont appliqué l'analyse d'équilibre à la réponse à une augmentation conjointe de la température et du $[CO_2]$. Pour cela, ils ont modifié G'DAY pour qu'il prenne en compte les effets de la température sur la photosynthèse, en introduisant le modèle « sun-shade » BEWDY comme sous-modèle d'assimilation du carbone. Ils ont par ailleurs souligné la faille de l'analyse d'équilibre qui n'intègre pas la limitation hydrique.
Dans le même esprit d'examen d'hypothèses, Gower et al. (1996) et Murty & McMurtrie (2000) ont examiné grâce à G'DAY les causes de la diminution avec l'âge de la PPn des forêts équiennes. Pour cela ils ont introduit trois mécanismes auparavant absents dans le modèle : une efficience d'utilisation du carbone décroissante dans le temps, des coefficients d'allocation variant avec l'âge, et une efficience d'utilisation de la lumière décroissante dans le temps (correspondant à l'hypothèse de la limitation de la conductance stomatique avec la croissance en hauteur des arbres). Dezi et al. (2010) ont utilisé G'DAY pour comprendre l'effet de la déposition atmosphérique d'azote sur la croissance de forêts européennes, et ont conclu que deux modifications du modèle étaient nécessaires pour simuler les observations : l'introduction de la possibilité pour les feuilles d'assimiler directement l'azote des dépôts

atmosphériques (confirmée par Laclau et al. (2003) sur plantations d'*Eucalyptus* au Congo), et d'une relation empirique entre le coefficient d'allocation vers les racines et la PPn.
Une application intéressante et proche de nos préoccupations est proposée par Halliday et al. (2003), qui ont simulé avec G'DAY les modifications du stock de carbone et d'azote dans le sol après l'afforestation de pâturages avec des plantations de *Pinus radiata* en Nouvelle Zélande.
Enfin, les travaux menés par Corbeels et al. (Corbeels al. 2005a; Corbeels et al. 2005b; Corbeels et al. 2005c) sur des plantations d'*Eucalyptus globulus* en Australie occidentale ont permis de créer une nouvelle version de G'DAY. Dans cette version, le sous-modèle de la dynamique de la matière organique diffère de CENTURY sur les points suivants :

- On considère explicitement que c'est la croissance de la masse microbienne qui détermine la dynamique de l'azote (minéralisation, immobilisation).
- Au lieu d'être fixés comme dans CENTURY, les N/C de certains pools ne sont pas fixés mais simulés par le modèle.
- La qualité de la litière est décrite par son découpage en différents composés biochimiques.
- Les microorganismes effectuant la décomposition de la litière ont un N/C qui dépend de la qualité de cette litière, et qui varie en fonction de la taille d'un pool d'N inorganique. La décomposition peut être limitée par la disponibilité d'N dans ce pool.

Ces modifications ont permis au modèle de bien mieux simuler la minéralisation de l'azote observée sur des litières d'*Eucalyptus* que la version précédente.
D'autre part, le sous-modèle de croissance végétale, tout en gardant une formulation basée sur le concept d'efficience maximale d'utilisation de la lumière, a été modifié pour mieux s'appliquer au cas de jeunes plantations très dynamiques à croissance rapide :

- Les coefficients d'allocation, constants auparavant, ont été modulés de manière à respecter des équilibres allométriques entre compartiments de l'arbre au cours de la croissance.
- Le SLA et N/C foliaire, constants auparavant, ont été rendus variables avec l'âge de la plantation.
- Le bilan hydrique a été développé afin de permettre une limitation de la croissance en cas de remplissage insuffisant de la réserve utile, et l'intégration d'une couche de sol superficielle dont le contenu en eau affecte les vitesses de décomposition de la matière organique.

Grâce à cette version, la production de biomasse, l'indice foliaire, le contenu en eau du sol et la minéralisation d'azote ont pu être simulés au cours d'une rotation d'*Eucalyptus globulus*, et le modèle a pu être appliqué pour examiner les effets sur la fertilité à long terme de pratiques de gestion des résidus de récolte (Corbeels et al. 2005c).

En résumé, le modèle G'DAY a fait l'objet d'applications aux objectifs très divers. L'application présentée par Marc Corbeels sur des plantations d'*Eucalyptus* australiennes se rapproche beaucoup des objectifs généraux de notre travail, et c'est donc à cette version du

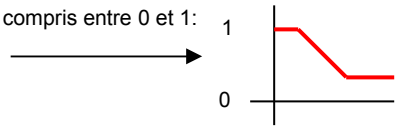
modèle que nous nous sommes intéressés, et que nous avons tout d'abord cherché à paramétrer pour une application sur la parcelle expérimentale E101 d'Itatinga.

3.3 G'DAY sur une parcelle expérimentale brésilienne

3.3.1 La version initiale

Les caractéristiques essentielles de la première version de G'DAY que j'ai reçue de Marc Corbeels et implémentée, sont résumées dans le Tableau 6. Cette version présente une différence importante avec la version utilisée dans les publications de Corbeels et al. (2005 a,b,c) : la transpiration est calculée comme le rapport entre le carbone assimilé et une efficience d'utilisation de l'eau. Cette efficience d'utilisation de l'eau est une fonction inverse du VPD et est exprimée en gC kgH_2O^{-1}.

Tableau 6. Représentations des différents processus dans la version du modèle G'DAY reçue en avril 2008.

Processus	***G'Day version d'avril 2008***	***Paramétrisation E101***
Interception du rayonnement	Couvert = 1 couche homogène de feuillage. Loi de Beer-Lambert. Correction pour taux de couverture incomplet : si LAI<Lcc, IPAR=PAR*[1-exp(-kLcc)] *LAI/Lcc	Lcc : LAI de télédétection sur 16 parcelles. Coefficient d'extinction k : photos hémisphériques sur 16 parcelles.
Assimilation	PPb = ε* facteurs limitants * PAR * fIPAR Facteurs limitants compris entre 0 et 1: Eau du sol N/C foliaire  	Ajustement. Difficulté de calibration des facteurs eau du sol et N/C foliaire.
Respiration autotrophe	Efficience d'utilisation du carbone constante.	Valeur de la littérature.
Allocation C	Coefficient d'allocation vers les racines fines constant. Vers les feuilles : relation cible = le rapport LAI/surface d'aubier est une fonction de la hauteur. Vers les branches : relation cible = la masse de branches est une fonction de la masse de tronc. Vers le tronc : carbone restant. SLA fonction du N/Cmax des feuilles, et N/Cmax des feuilles fonction de l'âge.	Relations allométriques observées sur E101 et parcelles IP*.
Sénescence	Taux constants de mortalité de branches et de racines fines, et de conversion d'aubier en bois de cœur. Taux de chute de feuilles modulé par le contenu en eau du sol.	Valeurs arbitraires, ajustement.
MO du sol C-N	Modèle décrit par Corbeels et al. (2005a).	Reprise des paramètres calibrés par Marc Corbeels.
Absorption N	Taux constant, limité soit par les besoins de l'arbre, soit par l'insuffisance du pool de N inorganique + N retransloqué.	Reprise des paramètres calibrés par Marc Corbeels.
Allocation N	Liée à l'allocation de C. Pools à N/C constant : aubier, branches. Pools à N/C variable entre valeurs min et max: racines fines (max constant), feuilles (max décroissant avec l'âge).	Teneur en N de la biomasse sur E101.
Retranslocation N	Taux constant de N mis à disposition de la croissance lors de la mortalité des tissus.	Mesures de J.P. Laclau Racines : taux supposé nul.
Transpiration	PPb / efficience d'utilisation de l'eau qui dépend du VPD.	Ajustement.
Evaporation du sol	Evaporation potentielle maximale, limitée par le contenu en eau de la couche superficielle.	Reprise des paramètres calibrés par Marc Corbeels.

* IP = International Paper.

Pour l'application de ce modèle aux plantations brésiliennes, il était nécessaire de vérifier et re-paramétrer les différentes équations du modèle de production végétale. Le modèle de dynamique de matière organique du sol a été conservé tel quel dans notre application, avec la paramétrisation d'origine.

3.3.2 Paramétrisation et modifications pour mieux simuler le LAI

Les principaux paramètres importants dans le module de production végétale sont ceux qui concernent l'assimilation et l'allocation du carbone, mais aussi les chutes de litières, car celles-ci interviennent dans le déterminisme des variations temporelles de LAI. Une partie des paramètres ont pu être obtenus de façon objective, et d'autres ont nécessité une calibration, comme il est indiqué dans le Tableau 6. Certains points de paramétrisation, qui concernent directement la simulation du LAI, sont développés ici.

Les valeurs des paramètres d'allocation et de chute de litières ont été déterminées sur la base des données de suivi de la parcelle E101, moyennant quelques modifications du formalisme du modèle. Le principe du modèle d'allocation est présenté dans Corbeels et al. (2005b). Il s'agit d'une approche empirique qui prend appui sur la connaissance des relations d'allométrie entre compartiments de l'arbre, plutôt que sur une compréhension théorique des processus d'allocation.
Le carbone C_i alloué à un compartiment i est donné par

$$C_i = a_i * PPn \quad , \qquad \text{Eq. 3}$$

Où a_i est le coefficient d'allocation vers ce compartiment, et doit satisfaire à la condition $\Sigma a_i=1$. Chaque coefficient a_i varie entre une valeur minimale et une valeur maximale $amax_i$, de manière à maintenir ou rétablir l'équilibre allométrique entre les compartiments. Dans Corbeels et al. (2005b), le coefficient d'allocation vers les racines fines est constant, ceux vers les branches et grosses racines (regroupées dans un seul compartiment) et vers les feuilles sont variables, et celui vers le tronc correspond à la fraction de PPn restante. Pour les feuilles et branches et grosses racines, on a

$$a_i = amax_i * [0.5 + 0.5*(1-act_i/cible_i) / fs] \quad , \qquad \text{Eq. 4}$$
$$0<a_i<amax_i$$

Où fs est un paramètre de sensibilité, et act_i et $cible_i$ sont respectivement la valeur actuelle et la valeur attendue d'une variable caractérisant les relations allométriques. Pour les branches et grosses racines, cette variable est la biomasse de branches et grosses racines, dont la valeur attendue est une fonction puissance de la biomasse de tronc. Pour les feuilles, il s'agit du rapport entre la surface foliaire et la surface d'aubier. Les coefficients $amax_i$ sont des paramètres donnés par l'utilisateur, représentant la valeur maximale possible du coefficient d'allocation vers chaque compartiment (à part le tronc). La somme des paramètres $amax_i$ doit

être inférieure à 1. Concrètement cette formulation signifie que a_i vaut $amax_i$ pour $act_i/cible_i \leq 1-fs$, 0 pour $act_i/cible_i \geq 1+fs$ et varie linéairement entre les deux.

J'ai apporté les légères modifications suivantes à ce schéma :

- Séparation des branches et grosses racines en deux compartiments. En effet ces deux compartiments de biomasse n'ont pas le même comportement : on observe une mortalité des branches, mais pas des grosses racines ; et à la récolte les branches rejoignent la litière aérienne et non souterraine. L'allocation à chacun des deux compartiments obéit maintenant à deux relations cibles d'allométrie : relation puissance avec le tronc pour les grosses racines, et relation puissance avec l'indice foliaire pour les branches (cf. Fig B3).
- Le principe de la relation cible est étendu aux racines fines, puisqu'on observe une bonne relation entre la masse de racines fines et l'indice foliaire (cf. Fig B3).
- Permission de somme de coefficients d'allocation maximale supérieure à 1 pour une plus grande souplesse d'utilisation. Après le calcul initial de coefficients d'allocation en fonction des relations cibles d'allométrie, un contrôle a posteriori est effectué : si la somme des coefficients vers les feuilles, racines, et branches excède 1, les valeurs sont modulées de manière à atteindre une somme de 1 exactement (auquel cas, aucune croissance de tronc ne sera simulée).
- Une équation continue est proposée pour la relation entre le rapport attendu (surface foliaire/surface d'aubier) et la hauteur, et le calcul de la surface d'aubier est modifié pour tenir compte des enseignements tirés d'observations de terrain.

La relation liant la surface foliaire, la surface d'aubier et la hauteur des arbres est importante, car elle exerce une contrainte forte sur le LAI simulé, et empêche celui-ci d'atteindre des valeurs irréalistes. Elle correspond à une hypothèse fonctionnelle, qui semble être corroborée par nos mesures sur les sites de la compagnie International Paper. La théorie du Pipe model propose que le rapport entre surface foliaire (évaporante) supportée et surface d'aubier (conductrice) à toute hauteur de l'arbre soit constant (Shinozaki et al. 1964). Plusieurs auteurs ont néanmoins remarqué que ce rapport n'était pas constant entre espèces, ni entre individus d'une même espèce (Magnani et al. 2002), et ont proposé qu'il devait diminuer avec la hauteur du feuillage: en effet, la croissance en hauteur des arbres impose une contrainte supplémentaire aux flux d'eau entre les racines et les stomates, liée à la gravité et à la résistance rencontrée le long du chemin qui devient plus long. Dans le cas de notre espèce sempervirente, on sait qu'il y a une variation saisonnière importante de surface foliaire, qui pourrait difficilement correspondre à une variation du même ordre de surface d'aubier. On a supposé que le LAI maximum annuel serait contraint par les relations hydrauliques, et que les fluctuations annuelles du LAI seraient expliquées par d'autres facteurs. Dans le formalisme du modèle, la relation cible reliant LAI, surface d'aubier et hauteur, doit être assortie d'un coefficient maximal d'allocation de carbone vers les feuilles suffisamment faible, pour que la cible de LAI ne puisse être atteinte que pendant les périodes où la PPn est élevée.

Nos mesures de surfaces d'aubier sur 12 parcelles, ainsi que celles effectuées par Juan S.D. Rojas sur des arbres d'Itatinga d'âges différents, ont montré que la surface d'aubier d'un arbre pouvait être estimée simplement à partir de sa surface terrière (Fig 21).

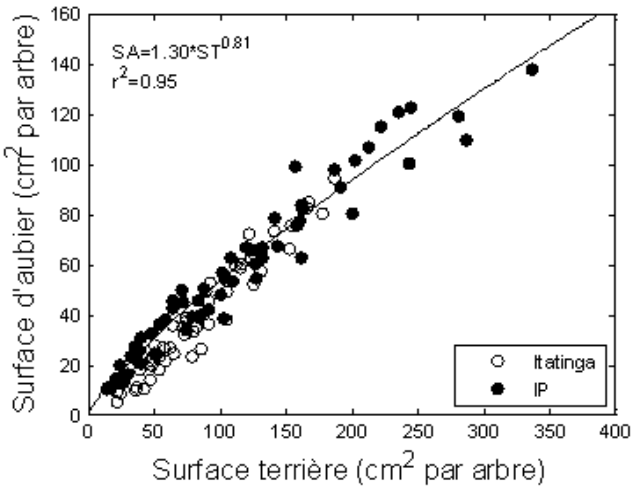


Figure 21. Surface d'aubier par arbre en fonction de sa surface terrière. Les données acquises sur les *E. grandis* d'Itatinga (ronds blancs) sont cohérentes avec celles acquises sur des parcelles contrastées d'*E. grandis* x *E. urophylla* (ronds noirs).

Grâce a cette relation appliquée aux données d'inventaire des parcelles d'International Paper, la surface d'aubier en m^2(aubier) m^{-2}(sol) a pu être estimée pour chaque parcelle, et reliée à la hauteur moyenne (Figure 22, gauche). Ce résultat est original, et potentiellement d'une grande utilité s'il est confirmé par la suite.

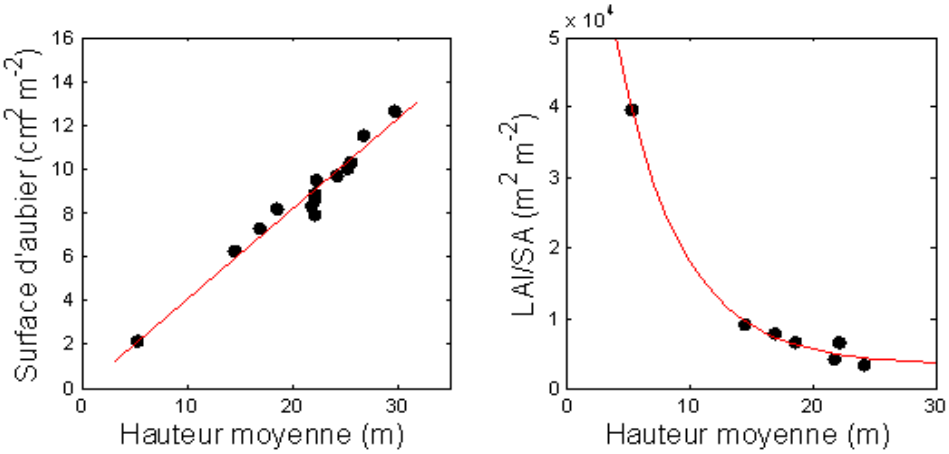


Figure 22. Gauche : surface d'aubier estimée par parcelle en fonction de la hauteur moyenne. Droite : relation entre le rapport LAI/surface d'aubier et la hauteur sur 7 parcelles.

Dans la version d'origine de G'DAY, la surface d'aubier était estimée à chaque pas de temps à partir de la biomasse d'aubier, or celle-ci était mal contrainte, par manque de données expérimentales. En effet, la biomasse d'aubier s'incrémentait à chaque pas de temps avec la nouvelle biomasse de tronc, et perdait à chaque pas de temps une partie de sa biomasse qui se transformait en bois de cœur, à un taux constant difficile à déterminer a priori. Le mécanisme a donc été inversé dans la nouvelle version du modèle : on estime maintenant la surface d'aubier à partir de la hauteur moyenne grâce à la relation présentée dans la Figure 22

(gauche), et on en déduit la biomasse d'aubier correspondante. Pour cela on considère que la section horizontale de l'aubier est constante avec la hauteur, donc que sa biomasse est égale au produit de sa surface par la hauteur moyenne et par un paramètre de densité. Enfin, nous utilisons comme relation cible pour le rapport LAI/surface d'aubier la relation établie sur nos données expérimentales, présentée dans la Figure 22 (droite).

Un autre paramètre très important pour assurer un lien réaliste entre l'allocation du carbone et le LAI est la surface spécifique foliaire (SLA). En effet, à chaque pas de temps on ajoute à la surface foliaire existante le produit du carbone alloué aux feuilles et du SLA. Comme nous l'avons vu au chapitre 1.4.2, le SLA varie saisonnièrement et avec l'âge, or uniquement la relation avec l'âge était prise en compte dans la version de Corbeels et al. (2005b). Par rapport aux formes et valeurs présentées pour l'évolution de SLA avec l'âge par d'autres auteurs, le SLA mesuré sur les arbres d'âge inférieur à 1 an sur la parcelle E101 est très supérieur (Figure 23).

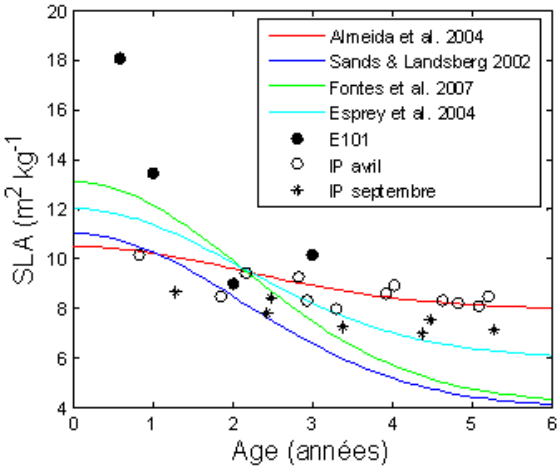


Figure 23. Comparaison des courbes de SLA moyen en fonction de l'âge obtenues avec les paramétrages présentés dans la littérature pour *E. globulus* (Sands & Landsberg 2002, Fontes et al. 2007), *E. grandis* (Esprey et al. 2004) et *E. urophylla* x *E. grandis* (Almeida et al. 2004). Les valeurs mesurées sur E101 sont données (points noirs), ainsi que celles mesurées sur les parcelles d'International Paper (cercles et étoiles). Les fortes valeurs observées sur E101 sont corroborées par de très fortes valeurs mesurées au Congo sur de jeunes arbres.

Nous avons choisi de ne pas introduire l'âge explicitement comme variable dans notre modèle. Nous avons fait l'hypothèse que l'âge n'était pas une vraie variable explicative des modifications d'allocation ou de physiologie, mais qu'une ou plusieurs autres variables dont l'évolution accompagne le vieillissement (nous avons choisi la hauteur) expliquent de façon fonctionnelle les modifications observées. Il s'agit d'une hypothèse qui devra être examinée à la lumière de résultats expérimentaux.

D'autre part nous avons pu quantifier la diminution du SLA des jeunes feuilles (celles du sommet de la canopée chez les *Eucalyptus* étudiés) entre la saison des pluies et la saison sèche : -19% en moyenne sur 5 parcelles d'âge différent (Figure 24), soit une variation saisonnière similaire à celle observée sur des peuplements d'*E. urophylla* x *E. grandis* au Congo (-20% ; Nouvellon et al. 2010). Cet aspect a été introduit dans le modèle, en

considérant que le SLA des feuilles produites à un pas de temps donné prend une valeur comprise entre une valeur maximale qui est déterminée par la hauteur des arbres à ce pas de temps, et une fraction de cette valeur, en fonction du taux de remplissage de la réserve utile. Des travaux sur l'élongation des cellules ont en effet montré qu'en dessous d'un certain potentiel hydrique seuil, la croissance cellulaire était limitée (Lockhart 1965; Zhu & Boyer 1992; Halter et al. 1996). La diminution du SLA pendant la saison sèche induite par ce mécanisme contribue à la simulation de la variation saisonnière de LAI. En effet, en cas de stress hydrique le modèle simule une allocation de carbone vers la construction de feuillage qui est limitée par la disponibilité en carbone, et non par la relation cible sur le LAI, et la diminution du SLA amplifie l'effet sur le LAI de la moindre biomasse de feuilles produite.

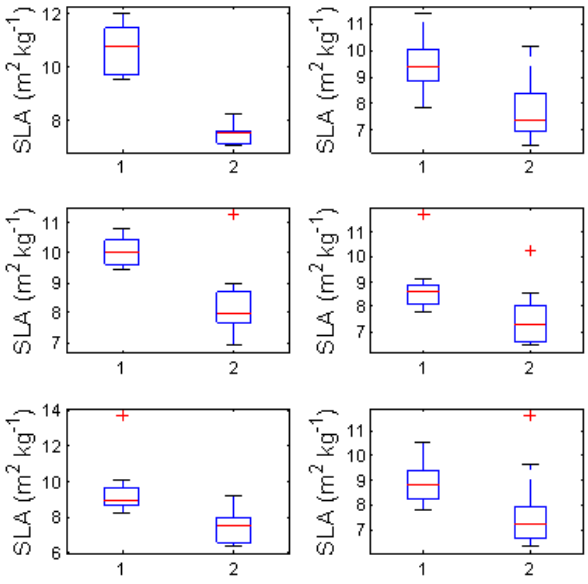


Figure 24. Boîtes à moustaches des surfaces spécifiques foliaires mesurées au sommet de la canopée sur cinq parcelles à la fin de la saison des pluies (1) et à la fin de la saison sèche (2).

Dans le cas de Corbeels et al. (2005b), la variation saisonnière du LAI était simulée en partie grâce à l'augmentation des chutes de litières simulées lorsque le taux de remplissage de la réserve utile passait en dessous de 60%. Or les pics de chutes de litières simulés ne correspondent pas aux pics mesurés sur leurs parcelles. Sur la parcelle E101 aussi, aucun pic de chute de litières n'a été observé en cas de faible disponibilité en eau (Figure B5). On observe même plutôt le contraire : i.e. de fortes chutes de litières lorsque le sol se réhumecte (en 2007, 2008 et 2009). Cependant, si l'on rapporte les chutes de litière observées à la biomasse foliaire estimée pour chaque mois (tenant compte de la variation saisonnière du LAI), on obtient un taux de chute relativement variable, mais qui ne montre aucune relation avec le contenu en eau du sol. Ce taux est par contre relié positivement avec le SLA, ce qui correspondrait à l'idée que le taux de perte de surface foliaire est constant, plutôt que le taux de perte de biomasse foliaire, et c'est le mécanisme qui a été incorporé dans la version modifiée du modèle.

En réalité, à partir de la fermeture de la canopée, on observe au cours de l'année des phases de forte production de feuilles, suivies très peu de temps après par de fortes chutes de litières. Ce schéma peut être lié à un fort besoin d'éléments minéraux pour la construction du nouveau feuillage, qui entraînerait la chute rapide des feuilles du bas de la canopée (Pook 1984; Laclau et al. 2009), mais nous n'avons pas encore de données quantitatives permettant d'étayer cette hypothèse. La simulation correcte des variations saisonnières de l'indice foliaire passera à l'avenir par la compréhension et la prise en compte de ces phénomènes de pics de production de feuilles, et des conséquences en termes de déficiences minérales en fonction du statut nutritif des arbres. D'autres études sur des *Eucalyptus* ont par ailleurs établi que les très fortes sécheresses provoquaient des défoliations importantes, même si cela n'était pas visible dans notre jeu de données, et que les productions de litières étaient liées aux floraisons (Pook et al. 1997).

L'utilisation de cette version de G'DAY, reparamétrée pour la parcelle E101 d'Itatinga, a permis de simuler de façon satisfaisante l'augmentation de la biomasse observée pendant les six années de la rotation, avec un RMSE de 2.93 $m^3 ha^{-1}$ entre les volumes de bois mesurés et simulés au cours des 6 années de croissance. Cependant, la simulation du contenu en eau du sol n'est pas satisfaisante (Figure 25). D'autre part, la paramétrisation des efficiences d'utilisation de la lumière, du carbone et de l'eau, et de toutes les fonctions représentant l'action des facteurs limitants, était difficilement faisable de façon objective. Nous avons donc cherché à améliorer la représentation du bilan hydrique, et à proposer un modèle d'assimilation du carbone qui soit paramétrable avec des mesures écophysiologiques réalisées sur chaque clone auquel on chercherait à appliquer le modèle.

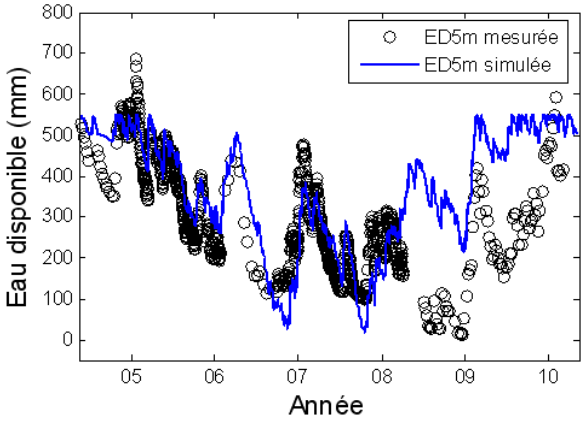


Figure 25. Eau disponible pour les plantes entre 0 et 5m : mesuré sur la parcelle E101 (ronds noirs) et simulé (bleu) avec la version initiale de G'DAY.

3.3.3 Modification du bilan hydrique et du modèle d'assimilation du carbone

Les modifications apportées au modèle sont résumées dans le Tableau 7, et détaillées dans l'article B. L'enchainement des processus représentés par le modèle est décrit dans le schéma de la Figure 26.

Tableau 7 : Modifications faites au modèle G'DAY.

Processus	***G'Day Corbeels***	***Modifications***	***Paramétrisation E101***
Assimilation	Efficience d'utilisation de la lumière Facteurs limitants : Eau du sol N/C foliaire	Amax au sommet de la canopée : Farquhar simplifié Modèle de Sands Conductance stomatique et Ci/Ca : modèle hybride de Katul	Mesures d'échanges gazeux
Respiration autotrophe	Efficience d'utilisation du carbone constante	Rm et Rc calculés séparément	Valeurs de la littérature
Allocation C	Coefficient d'allocation vers les racines fines constant Vers les feuilles : relation cible, rapport LAI/surface d'aubier fonction de la hauteur Vers les branches : relation cible, masse de branches fonction de la masse de tronc Vers le tronc : carbone restant SLA fonction du N/Cmax des feuilles, qui dépend de l'âge	Rajout du compartiment « grosses racines ». Coefficient d'allocation vers les racines fines : relation cible, masse de racines fines fonction du LAI. SLA fonction de la hauteur	Relations allométriques observées sur E101 et parcelles IP
Sénescence	Mortalité de branches et racines fines, et conversion d'aubier en bois de cœur à un taux constant Taux de chute de feuilles modulé par le contenu en eau du sol	Branches : création d'un compartiment « branches mortes » Conversion d'aubier en bois de cœur gérée par la relation connue entre hauteur et surface d'aubier Taux de chute de feuilles modulé par le SLA, mais pas affecté par le contenu en eau du sol	Valeurs arbitraires ; ajustement sur les données de E101 pour les feuilles
Allocation N	Liée à l'allocation de C Pools à N/C constant : aubier, branches Pools à N/C variable entre valeurs min et max: racines fines (max constant), feuilles (max décroissant avec l'âge)	N/Cmax des feuilles diminuant avec la hauteur	Difficile à ajuster avec nos données => valeurs un peu arbitraires
Transpiration	Assimilation de C / efficience d'utilisation de l'eau qui dépend du VPD	Conductance stomatique calculée à partir du VPD et du contenu en eau du sol Transpiration : Penman-Monteith La réserve utile augmente avec la hauteur des arbres	Ajustement sur 1 an de données d'EucFlux
Evaporation du sol	Evaporation potentielle maximale, limitée par le contenu en eau de la couche superficielle	Conductance de surface de la couche superficielle calculée en fonction de son contenu en eau, et formule de Penman-Monteith	Valeurs de la littérature

Les objectifs généraux visés par ces modifications sont les suivants :

- Proposer une façon simple de prendre en compte l'influence de la croissance en profondeur des racines sur le calcul du bilan hydrique.
- Permettre une paramétrisation plus objective du module d'assimilation du carbone, grâce à une formulation plus mécaniste, notamment en vue de l'objectif futur d'adapter la paramétrisation du modèle pour différents clones représentés dans les plantations d'*Eucalyptus* de São Paulo.

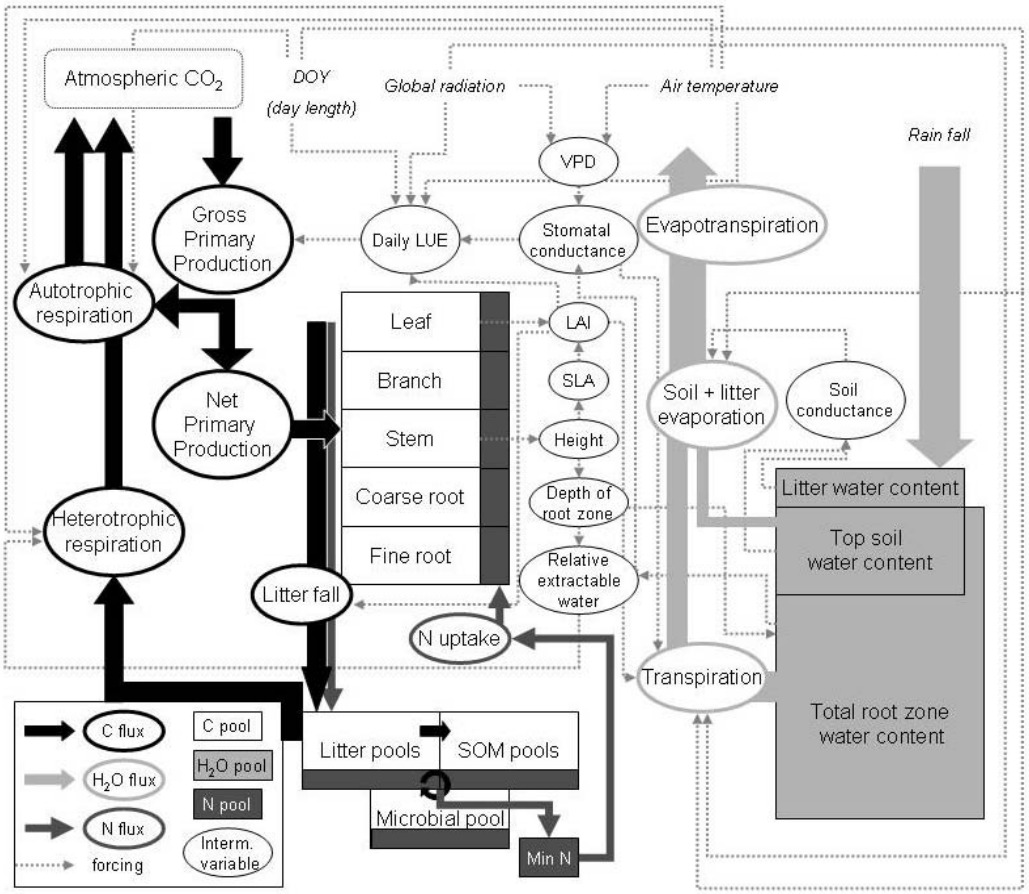


Figure 26. Schéma d'enchainement des processus dans le modèle modifié.

Pour le premier objectif, la solution proposée est celle de considérer que la profondeur racinaire augmente linéairement avec la hauteur aérienne jusqu'à la profondeur de 5 m. Une confortation expérimentale a été apportée à cette supposition avec le stage de Mathias Christina en 2010, qui a observé grâce à des prélèvements profonds à la tarière sur les parcelles d'une chronoséquence, que la profondeur du front racinaire était linéairement reliée à la hauteur aérienne jusqu'à l'atteinte d'une barrière physique (nappe phréatique dans le cas étudié). On peut s'interroger sur la validité de la limitation dans le modèle de la couche accessible aux racines à 5 m de profondeur. Dans les travaux de Mathias Christina, des racines fines ont en effet été observées à plus de 15 m de profondeur. Ce choix a été fait sur la base d'observations de densité racinaire et de mesures au cours du temps de contenu en eau du sol à différentes profondeurs, qui montrent que si le front racinaire peut atteindre de très grandes profondeurs, l'essentiel de l'extraction d'eau a lieu dans les 5 premiers mètres de sol. On peut voir sur les mesures de contenu en eau du sol en fin de rotation de la parcelle EucFlux, que la profondeur de 5m correspond à la dernière couche qui présente des fluctuations d'humidité avec l'extraction et la réhumectation (Figure 27). Cependant, il s'agit d'un choix un peu arbitraire. On pourrait supprimer cette limitation à 5 m ; étant donné le fort ralentissement de la croissance en hauteur avec l'âge, la croissance en profondeur est de toute façon fortement limitée après 5 m avec le paramétrage choisi. Cependant, le fait d'afficher une profondeur racinaire de 5 m peut encourager les expérimentateurs et modélisateurs à

revoir leurs pratiques : les applications de modélisation de croissance et bilan hydrique de plantations d'*Eucalyptus* au Brésil ont considéré une profondeur de réserve utile variant entre 1 et 2.5 m, et constante avec l'âge.

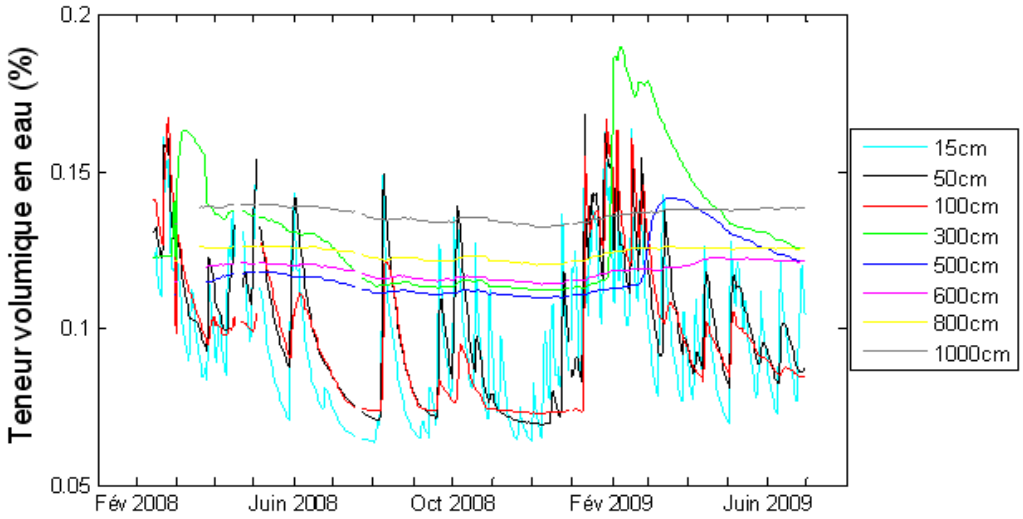


Figure 27. Teneur volumique en eau mesurée à différentes profondeurs sur la zone sableuse du site EucFlux (8 profondeurs sont représentées ici sur les 12 profondeurs mesurées).

Le choix retenu a permis de simuler un contenu en eau disponible pour les plantes entre 0 et 5m proche des variations observées sur la parcelle E101. Sur la Figure 28, les simulations avec la version initiale et la version modifiée du modèle sont représentées. Dans le cas du modèle modifié, la courbe rouge de valeurs simulées correspond à l'eau disponible entre 0 et 5m estimée en sommant l'eau disponible dans la zone racinaire, et l'eau disponible dans la portion de réserve utile entre 0 et 5m qui n'est pas encore exploitée par les racines. Le RMSE entre le contenu en eau disponible entre 0 et 5m simulé et mesuré est de 88 mm dans le premier cas (r^2=0.68), et 55 mm dans le deuxième cas (r^2=0.87). On a donc obtenu une amélioration significative de la simulation du contenu en eau du sol sur cette parcelle.

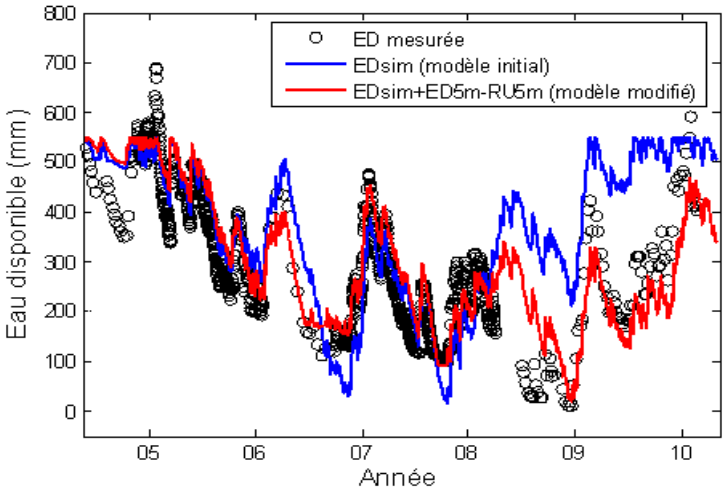


Figure 28. Eau disponible (ED) pour les plantes entre 0 et 5m de profondeur sur la parcelle E101 : mesurée (noir), simulée avec la version initiale du modèle (bleu) et avec la version modifiée (rouge).

Le deuxième objectif, celui de proposer un sous-modèle simple de photosynthèse qui puisse être paramétré à l'aide de mesures, est partiellement atteint. Le calcul de la PPb est inspiré de celui proposé dans MATEY (McMurtrie et al. 2008) : il repose sur la détermination d'une efficience d'utilisation de la lumière journalière avec le modèle de Sands.
Les paramètres du modèle sont ceux du modèle de Farquhar, et peuvent être obtenus à partir de mesures d'échanges gazeux (vitesse d'assimilation en fonction de la concentration de [CO_2]) effectués sur des feuilles de lumière. Les paramètres donnant la conductance stomatique en fonction du contenu en eau du sol et du VPD sont en revanche moins évidents à obtenir, étant donné qu'ils ont été déterminés en utilisant les données de la tour à flux (Figure 29). On pourrait remplacer cette formulation par une relation plus mécaniste entre la conductance stomatique, le potentiel hydrique foliaire et le VPD, qu'on pourrait envisager d'établir pour chaque clone d'intérêt. Cela supposerait aussi que l'on sache estimer le potentiel hydrique foliaire en fonction du contenu en eau du sol.

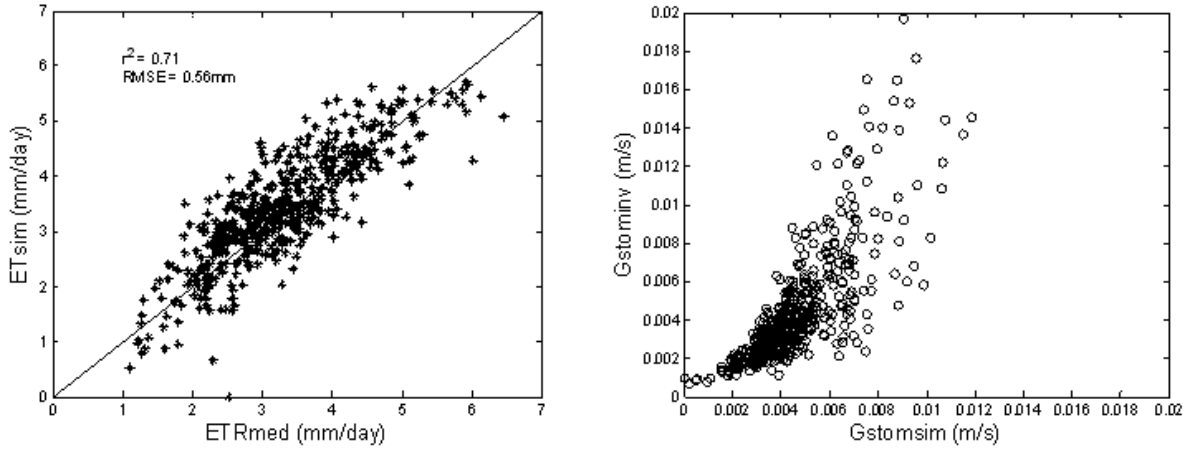


Figure 29. Relation entre évapotranspiration simulée et mesurée par la tour à flux d'EucFlux (gauche) ; et relation entre conductances stomatiques simulées et inversées (droite).

L'effet de l'azote foliaire sur les paramètres de la photosynthèse a été volontairement ignoré, par manque de connaissances précises sur cet effet. Lors des mesures d'échanges gazeux effectuées sur 23 feuilles d'*E. grandis* situées à différents niveaux dans la canopée, une dépendance linéaire entre Vcmax et Jmax et l'azote surfacique foliaire a été observée, mais ceci n'assure pas l'existence de la même relation entre feuilles de lumière de parcelles différentes. En effet, la dépendance observée à l'intérieur d'une canopée pourrait simplement refléter une corrélation liée à l'acclimatation des feuilles à leur environnement lumineux, qui ne tiendrait plus entre feuilles représentatives de la même position dans la canopée, mais sur des parcelles de plus ou moins bonne nutrition azotée. Les études récentes de Close et al. (2004) et Turnbull et al. (2007) sur plantations d'*Eucalyptus* n'ont pas mis en évidence de différence de capacité photosynthétique entre parcelles fertilisées et parcelles non fertilisées. On peut émettre l'hypothèse que dans ces plantations fertilisées, l'apport d'azote est suffisant pour assurer une concentration non limitante dans les feuilles de lumière, et que les différences de disponibilité d'azote jouent plus sur la surface foliaire que sur la capacité photosynthétique.

D'autre part, nous avons supposé, d'après les résultats présentés par plusieurs auteurs (Kirschbaum & Farquhar 1984; Villar et al. 1994) que la respiration mitochondriale foliaire était partiellement inhibée par la lumière. Cette hypothèse est maintenant contestée (Gifford 2003), depuis que des mesures isotopiques ont conclu que la respiration mitochondriale n'était pas inhibée par la lumière, mais qu'une partie du CO_2 produit était refixée dans le mésophylle en présence de lumière (Loreto et al. 1999). Cependant, d'autres mesures isotopiques ont indiqué que des modifications de voies métaboliques avaient lieu lors des transitions entre l'obscurité et la lumière (Tcherkez 2005; Tcherkez et al. 2009), et pouvaient expliquer une telle inhibition diurne de la respiration foliaire. Dans l'état actuel des connaissances, notre supposition sur l'inhibition diurne de la respiration des feuilles parait donc acceptable.

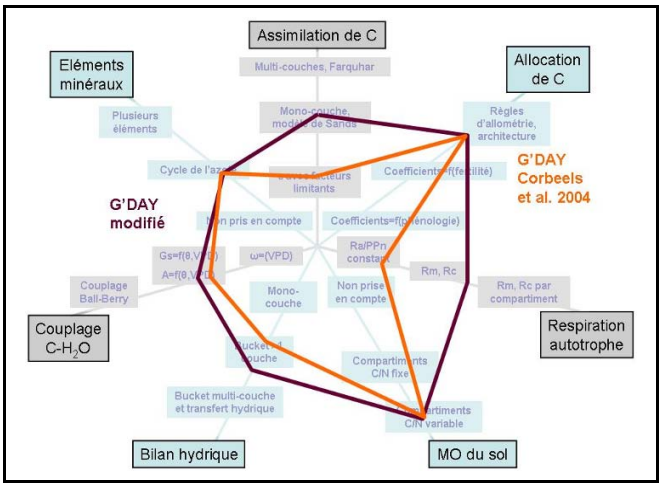


Figure 30. Schéma polaire des modèles G'DAY : version de Corbeels et al. (2005) et nouvelle version proposée.

En conclusion, la version de G'DAY que nous proposons (Figure 30) se comporte bien sur la parcelle E101 (cf. Figures B.5 et B.6). La modification du bilan hydrique permet de simuler un contenu en eau du sol proche de celui qui est observé par des mesures effectuées à différentes profondeurs. On peut maintenant observer les résultats d'application du modèle sur les 16 parcelles du réseau d'International Paper, et évaluer la capacité du modèle à simuler la variabilité spatiale de la production de bois.

3.4 G'DAY sur 16 parcelles : variabilité spatiale de la production

3.4.1 Déterminants de la variabilité spatiale sur le réseau de parcelles : importance de la réserve utile

La Figure 31 illustre la variabilité spatiale de la production observée sur les 16 parcelles choisies de la compagnie International Paper. A l'âge de 5 ans, la parcelle la plus productive supporte plus de deux fois plus de biomasse de tronc que la parcelle la moins productive. Les facteurs susceptibles d'expliquer cette variabilité sont le climat, la sylviculture, et les sols.

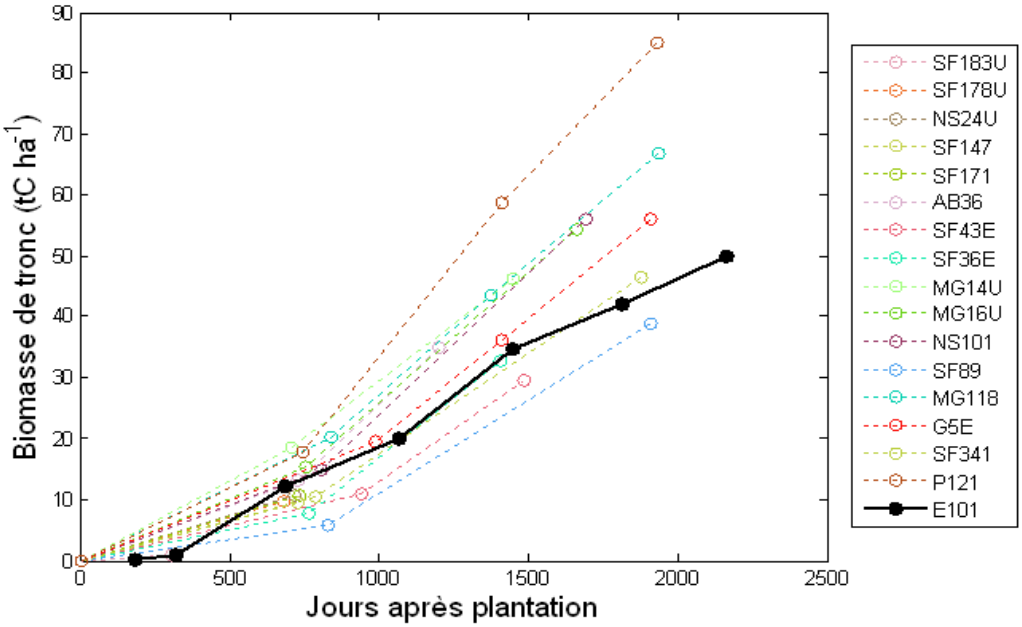


Figure 31. Comparaison des biomasses mesurées aux inventaires sur les différentes parcelles. En noir, la parcelle E101 d'Itatinga.

Les parcelles d'International Paper, localisées dans une même région, connaissent sensiblement le même climat. La Figure 33 compare les données de températures minimales et maximales journalières, de rayonnement global journalier et de précipitations cumulées mesurées sur différentes stations météorologiques localisées autour des parcelles (localisations données dans la Figure 32). On observe une certaine dispersion des valeurs de température et de rayonnement (dont une partie est due à des erreurs non signalées dans les séries de données), mais pas de biais systématique. Les précipitations observées sont plus variables. La station São Carlos PCD a connu une panne de pluviomètre pendant 2004 et le début de 2005, donc la faible pluviométrie cumulée donnée pour cette station en 2005 n'est pas le reflet de la réalité. L'année 2006 montre une remarquable similitude entre les données des 3 stations et la sécheresse prolongée de 2007 est commune entre les différentes séries. Mais en 2005 et en 2007, le cumul annuel observé à São Carlos est significativement plus élevé qu'à Piracicaba. Etant donné l'homogénéité relative de ces données climatiques, nous avons utilisé les mêmes données météorologiques pour les simulations sur toutes les parcelles : pluviométrie et températures de la station PCD de São Carlos, et rayonnement global de la station de l'ESALQ à Piracicaba. Ce choix était aussi dicté par la faible disponibilité de séries de données fiables sur toute la période d'intérêt.

La mise en fonctionnement récente des stations automatiques de l'agence météorologique nationale INMET à Itapira et à São Carlos, ainsi que de nombre d'autres stations du même type dans l'Etat de São Paulo, facilitera par la suite les applications spatialisées de modèles écophysiologiques.

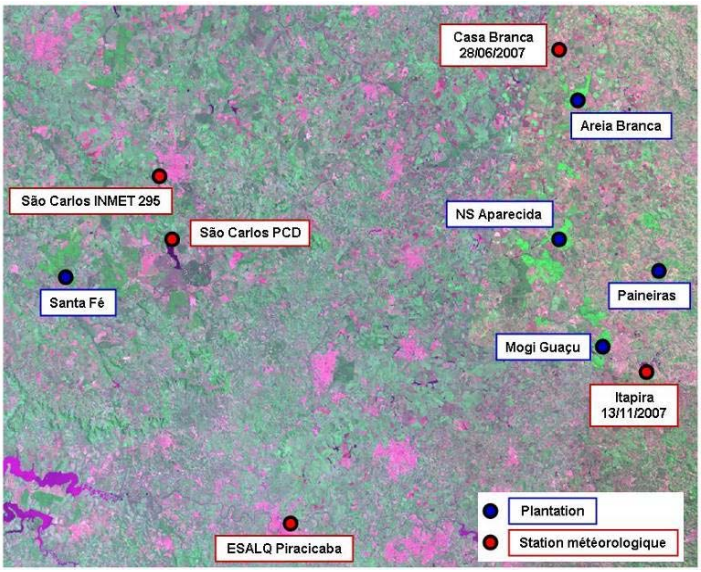


Figure 32. Localisation des stations météorologiques (points rouges) dont les données figurent sur la Figure 33. Les dates de mise en service des stations de Casa Branca et d'Itapira sont données. Les points bleus donnent la position des plantations concernées par le réseau de 16 parcelles d'International Paper.

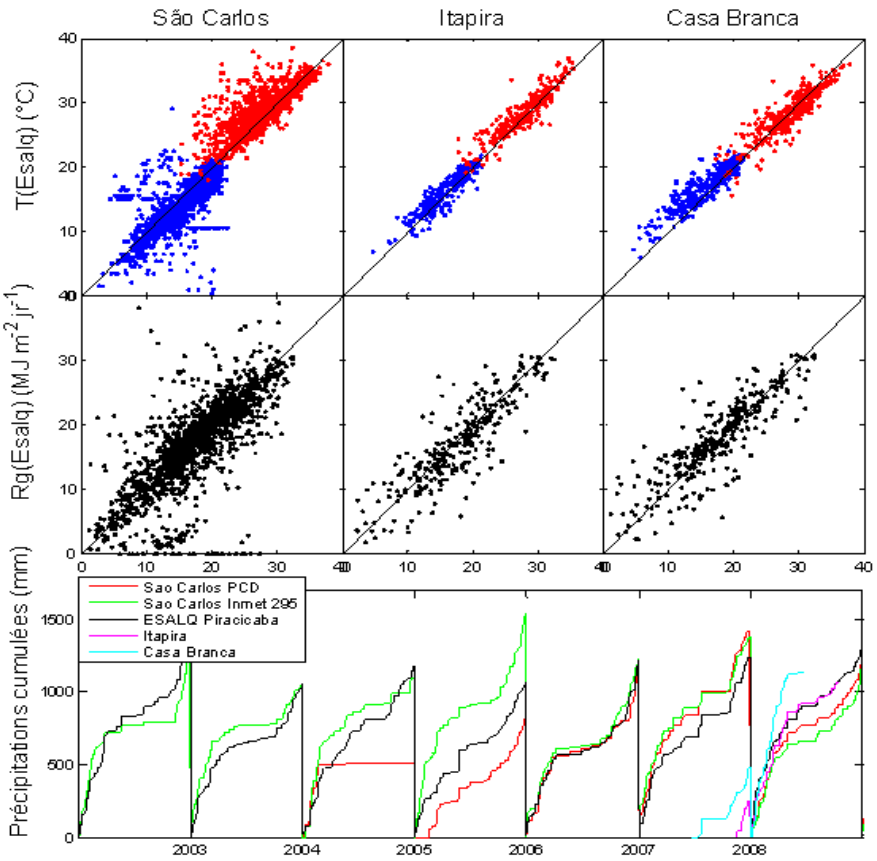


Figure 33. Haut : températures maximales (rouge) et minimales (bleu) journalières enregistrées à la station de l'ESALQ à Piracicaba, comparées à celles mesurées à la station agrométéorologique que São Carlos PCD (gauche), à la station INMET de Itapira (milieu) et à la station INMET de Casa Branca (droite). Milieu : idem pour le rayonnement global journalier. Bas : précipitations cumulées mesurées par 5 stations météorologiques. Certains appareils ont subi des pannes qui ne sont pas signalées dans les séries de données.

Ces parcelles appartenant à la même compagnie sont également gérées avec une sylviculture très similaire. Le même clone « H13 » d'un hybride d'*E. urophylla* x *E. grandis* est planté sur les parcelles sélectionnées, à part sur MG16U et SF341 où un clone voisin, le « H18 » a été planté. La fertilisation lors de la plantation est modulée selon des analyses de sol effectuées périodiquement, mais les doses affichées par la compagnie sont étonnamment faibles, notamment pour l'azote (de l'ordre de 40 kg par hectare contre 120 à Itatinga). Les parcelles de la plantation de Mogi-Guaçu reçoivent d'autre part l'épandage de résidus de l'usine de pâte à papier voisine, mais nous n'avons pas eu accès à des informations fiables sur les dates de ces épandages ni sur les quantités d'éléments minéraux apportées. A défaut d'informations plus précises, nous avons considéré que ces parcelles avaient toutes accès à la même quantité d'azote inorganique en début de croissance. Ce manque d'informations claires sur la fertilisation azotée des parcelles est problématique pour l'application de G'DAY, et l'analyse des résultats de simulations devra en tenir compte. Cependant, on a pu remarquer grâce à des mesures effectuées sur le terrain que la teneur massique en azote des feuilles échantillonnées n'était reliée ni avec l'âge, ni avec la productivité des parcelles (Figure 34).

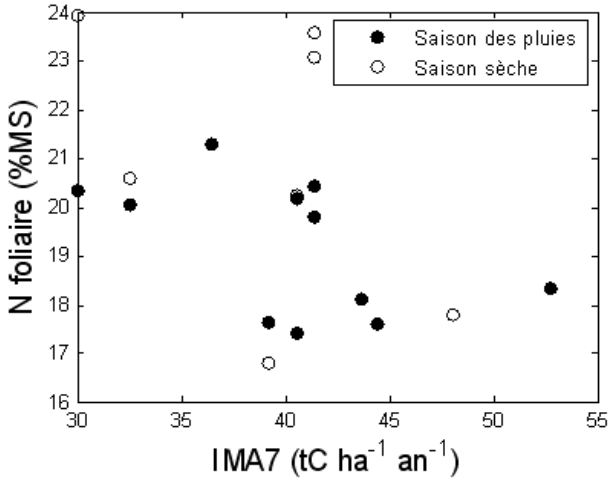


Figure 34. Teneurs massiques en azote foliaire mesurées sur 11 parcelles en 2008, en fonction de la productivité attendue à l'âge de sept ans. Les teneurs en azote foliaire ne montraient aucune relation avec l'âge des parcelles.

Ni le climat, ni la fertilisation ne nous permettront donc de simuler la variabilité spatiale de la productivité. La prise en compte de la variabilité des sols est en revanche importante. En effet, si l'on applique le modèle sur les 16 parcelles avec une paramétrisation unique (même climat, même paramètres écophysiologiques, même réserve utile), on observe que la variabilité résiduelle, après la prise en compte de la séquence climatique à laquelle chaque parcelle a été exposée (qui dépend de la date de plantation), est liée au type de sol. La Figure 35 montre les résultats de simulation (à paramètres constants) des incréments de biomasse entre dates d'inventaire, et les résidus de ces simulations en fonction de l'âge, avec une couleur différente par type de sol. On voit que la production est surestimée sur les sols à texture sableuse (type AQ), et souvent sous-estimée sur les sols plus argileux (LE, LV, PV).

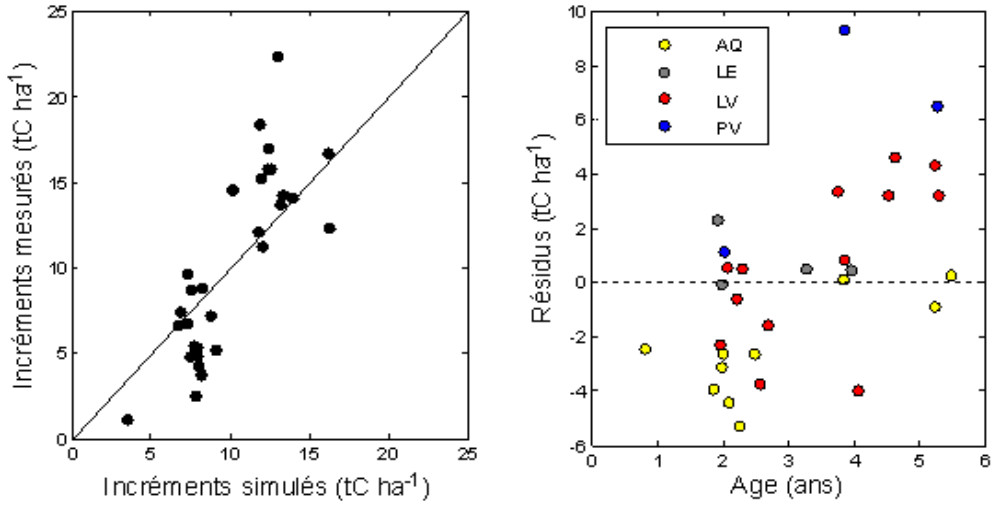


Figure 35. Gauche : Incréments de biomasse de tronc mesurés et simulés lorsque tous les paramètres sont identiques entre parcelles. Droite : Résidus (incréments mesurés – incréments simulés) en fonction de l'âge d'inventaire. Les couleurs des points représentent le type de sol de la parcelle : jaune : sableux à très sableux, rouge : sol ferralitique à texture plus ou moins argileuse, gris : sol argileux de couleur brune, bleu : sol ferralitique podzolisé.

Les textures contrastées de ces sols affectent la capacité de rétention d'eau, représentée dans le modèle par le paramètre EW5m, c'est-à-dire la réserve utile entre 0 et 5m de profondeur. On a vu dans le chapitre 3.2.2 que c'était un paramètre important pour les applications spatialisées de modèles de production forestière présentées dans la littérature. On peut émettre l'hypothèse que c'est cette capacité de rétention d'eau qui explique une partie de la forte variabilité de la productivité de nos parcelles, et on portera donc une grande attention à sa détermination sur chaque parcelle.

3.4.2 Détermination de la réserve utile

Chaque parcelle du réseau est caractérisée par un type de sol donné, dans la nomenclature de la compagnie. Les parcelles de la région de Brotas, sur la ferme de Santa Fé, sont pour la plupart situées sur une bande qui traverse l'Etat de São Paulo du Nord-est au Sud-ouest, de sols très sableux, appelés « Areia quartzosa » dans l'ancienne nomenclature brésilienne, « Neossolo quartzarênico » dans la nouvelle nomenclature de l'Embrapa (1999) et « Arenosol » dans la nomenclature de la FAO (1995). Les parcelles des fermes de Mogi Guaçu, Nossa Senhora Aparecida, Gigante et Areia Branca sont situées sur des sols plus argileux, plus proches du sol présent sur la parcelle E101 à Itatinga, appelés « Latossolo » dans les nomenclatures brésiliennes et « Ferralsol » dans celle de la FAO. Il s'agit du type de sol le plus fréquent au Brésil. Enfin la parcelle la plus productive de Paineiras, a un sol qualifié de « Podzolico » par la compagnie, qui correspond respectivement à un « Argissolo » et à un « Acrisol » dans les nomenclatures de l'Embrapa et de la FAO. La Figure 36 montre un exemple de photographie de profil de sol pour chacun de ces grands types.

Figure 36. Photographies de profils de sols : gauche « Neossolo quartzarênico » (AQ), milieu « Latossolo vermelho amarelo » (LV), droite « Argissolo vermelho amarelo » (PV). Source: Universidade Federal de Viçosa.

Les caractéristiques physico-chimiques de ces sols ont été étudiées en détail lors d'une campagne de caractérisation menée en 1994, au cours de laquelle 137 profils ont été creusés dans les différentes fermes de la compagnie International Paper. Les localisations précises de ces profils ne sont pas connues, mais les types de sol étudiés sont représentatifs des sols de nos 16 parcelles. Les horizons observés sur les profils sur des profondeurs allant jusqu'à 1m80 sont décrits par les caractéristiques mesurées suivantes : texture, densité apparente, porosité, pH, teneurs en cations (calcium, magnésium, potassium, aluminium), capacité d'échange cationique, teneur en matière organique, et sur les premiers horizons de certains profils, le contenu en eau à 1/3 d'atmosphères et à 15 atmosphères. Les mesures confirment les grandes différences de texture entre les types de sols (Figure 37). Le type « Latossolo » est très hétérogène, et il est important de distinguer ces sols par leur classement textural (latossolo à texture sableuse, moyennement argileuse, ou argileuse) qui est également donné dans la nomenclature de la compagnie.

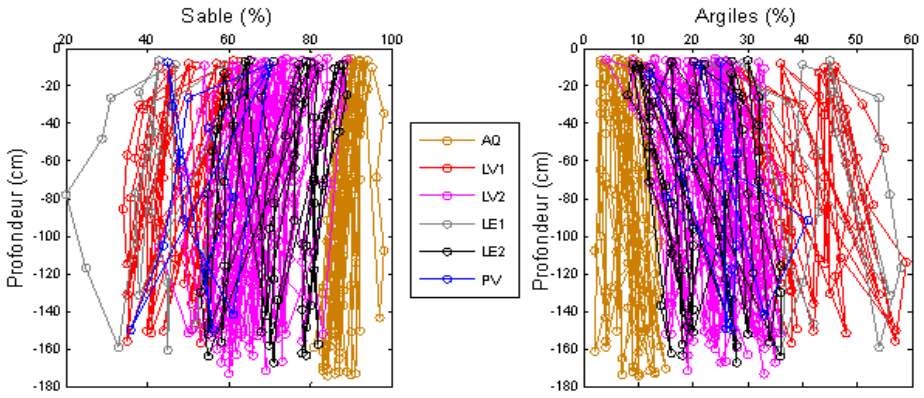


Figure 37. Fraction de sable (>0.05mm) et d'argiles (<0.002mm) sur les profils décrits des types « Neossolo Quartzarênico » (AQ), « Latossolo vermelho amarelo » à texture argileuse (LV1) ou moyennement argileuse (LV2), « Latossolo vermelho » à texture argileuse (LE1) ou moyennement argileuse (LE2), et « Argissolo » (PV).

Pour estimer la capacité de rétention d'eau de ces sols, nous nous sommes basés sur des travaux publiés par Javier Tomasella, qui présentent des méthodes d'estimation à partir des caractéristiques de texture, spécifiquement adaptées aux sols brésiliens et testées sur un grand nombre de sols. Nous avons choisi la « méthode 3 » présentée dans Tomasella et al. (2000), qui calcule les paramètres d'une courbe de rétention d'eau en fonction du potentiel matriciel à partir des données de texture (avec séparation en sable fin et gros), de densité apparente, et de teneur en matière organique. Tomasella et al. (2000) ont montré que leur méthode permettait de reproduire les contenus en eau mesurées sur un grand ensemble de sols brésiliens (échantillon de validation distinct de leur échantillon de calibration) avec une fiabilité bien meilleure que deux autres méthodes couramment utilisées (Saxton et al. 1986; Vereecken et al. 1989). Le test de cette méthode sur les données expérimentales de rétention d'eau à différentes profondeurs du sol d'Itatinga (présentées dans Maquère (2008)) a aussi montré une adéquation plus satisfaisante que celle de la fonction de pédotransfert de Saxton (cf. Figure B1). Une fois la courbe de pédotransfert obtenue, nous avons supposé que la réserve utile correspondait à l'eau retenue entre -1500 et -10 kPa.

Les valeurs de réserve utile entre 0 et 5m de profondeur que nous avons ainsi déterminées cumulent un certain nombre d'incertitudes :

- Celle liée à la méthode d'estimation de fonction de pédotransfert à partir des données de texture: dans Tomasella et al. (2000), le RRMSE pour la simulation du contenu en eau du sol est de 5% sur les 113 profils de validation.
- Celle liée aux limites de potentiel matriciel à utiliser pour déterminer la réserve utile à partir de la courbe de rétention d'eau : nous avons appliqué le potentiel de coupure de -10 kPa plutôt que la valeur de -33 kPa usuellement adoptée pour les sols tempérés, suivant les conseils de Van den Berg et al. (1997). Cependant ce paramètre pourrait varier selon le type de sol.
- Celle due au manque de données de texture pour les profondeurs comprises entre 1m80 et 5m. Nous avons fait l'approximation de supposer que la texture changeait peu en dessous de 1m80.
- Celle liée à la correspondance entre les données de la base de données des 137 profils de sol décrits mais non localisés précisément, et les sols des parcelles étudiées. Il existe une variabilité importante de capacité de rétention à l'intérieur de chaque type de sol, que nous n'avons pas prise en compte.

La qualité de notre compréhension de l'effet de la contrainte hydrique sur la croissance des arbres dépend de la connaissance fine des quantités d'eau disponibles pour l'absorption racinaire, mais la détermination précise de cette grandeur sur de grandes zones aux sols hétérogènes est encore problématique.

3.4.3 Résultats de simulations

L'article B présente les résultats d'application aux 16 parcelles du modèle G'DAY modifié, après la prise en compte des réserves utiles différentes associées aux types de sols. Pour ces

simulations, tous les paramètres physiologiques ont été fixés aux mêmes valeurs que celles déterminées pour la parcelle E101. Les biomasses de bois simulées de cette manière se sont avérées bien corrélées avec les biomasses mesurées aux dates d'inventaire (r^2=0.96), mais très sous-estimées. Cette sous-estimation peut être corrigée en augmentant l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois. Plusieurs choix sont possibles pour atteindre ce résultat : c'est le problème de l'équifinalité du modèle, i.e. il peut simuler les mêmes variables de sortie pour nombre de combinaisons différentes de valeurs de paramètres (Medlyn et al. 2005b). On pourrait par exemple diminuer la respiration autotrophe, ou augmenter la conductance stomatique ; cependant on a choisi d'augmenter les paramètres de la capacité photosynthétique et d'allocation aux racines. En effet on sait que la capacité photosynthétique est variable entre espèces et entre clones (Marrichi 2008), et il n'est donc pas irréaliste d'envisager que la photosynthèse du clone H13 de *E. urophylla* x *E. grandis* soit plus performante que celle des semis d'*E. grandis* d'Itatinga. De même, l'architecture du système racinaire d'une bouture clonale n'est pas la même que celle d'un semis, et il paraît raisonnable d'envisager que cela se traduise par une allocation inférieure aux racines dans les plantations clonales. Sans effectuer de mesures précises de ces paramètres, on ne peut apporter plus d'éclairage sur les raisons de la meilleure efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois sur les parcelles d'International Paper que sur la parcelle E101.

La Figure 38 montre la dynamique temporelle des biomasses de tronc et production primaire nette simulées sur les 16 parcelles après ces modifications de paramétrisation. Ces simulations capturent une part importante de la variabilité spatiale. La prise en compte des différences spatiales de capacité de rétention d'eau par le sol a permis un progrès considérable, puisque la part de variabilité des biomasses qui est expliquée par le modèle est passé de 84% avec une réserve utile identique en tout point, à 96% avec la réserve utile modulée selon le type de sol. Cependant, un biais est visible, et illustré dans la Figure B8. Le modèle ne simule pas toute l'étendue des incréments de biomasse mesurés entre deux dates d'inventaire ; il surestime les faibles incréments de biomasse (notamment ceux des parcelles peu productives en début de croissance), et sous-estime les forts incréments. Par exemple, la forte productivité observée sur la parcelle P121 (en bas à droite sur la Figure 38) n'est pas correctement simulée en fin de rotation, quand un stress hydrique est simulé par le modèle, malgré la grande capacité de rétention d'eau estimée pour le type de sol de cette parcelle. On peut néanmoins penser que cette parcelle, issue d'une afforestation récente, et située en contrebas d'un grand massif, est susceptible de recevoir des écoulements d'eau latéraux et/ou a accès à des nappes d'eau perchées. Ces phénomènes locaux sont difficilement vérifiables à grande échelle, et ne sont pas pris en compte dans un modèle comme le nôtre avec une représentation très simplifiée du bilan hydrique.

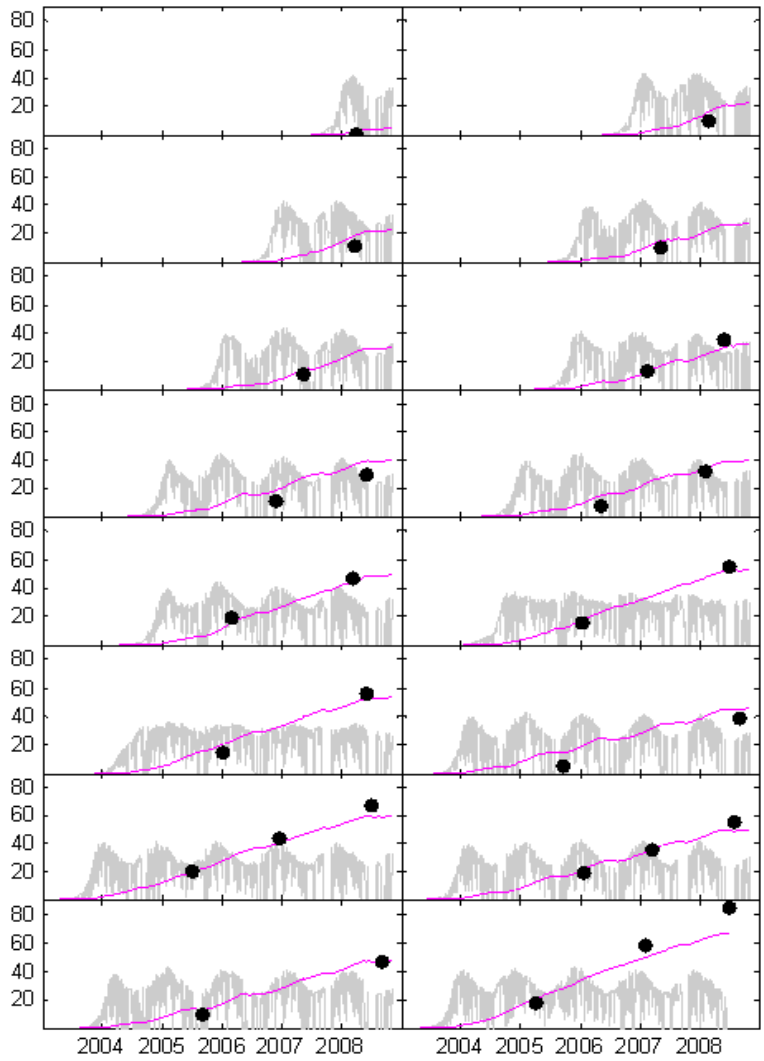


Figure 38. Biomasses de tronc mesurées aux dates d'inventaire (ronds noirs, en tC ha^{-1}), biomasses de tronc simulées (rose), et production primaire nette simulée (gris clair, flux donnés en tC ha^{-1} an^{-1}), sur les 16 parcelles d'International Paper.

Les résultats de ces simulations sont présentés en plus de détail et discutés dans l'article B. Les principales conclusions de ce travail, ainsi que les pistes de réflexion soulevées, sont les suivantes :

- La prise en compte de la variabilité spatiale de capacité de rétention d'eau du sol a permis d'augmenter significativement le pourcentage de variabilité de productivité expliqué par le modèle. La part de variabilité des biomasses expliquée est très élevée, et ce, sans introduire de paramètre de « fertilité de site » à la définition floue, comme il a souvent été le cas dans d'autres applications de modèle de production forestière à des parcelles de productivité contrastée.
- Les résidus de biomasses de tronc sont corrélés avec la réserve utile. Cela pourrait impliquer que le modèle, bien que fortement sensible à ce paramètre, ne l'est pas suffisamment. Les réductions de l'assimilation de carbone simulées en saison sèche par le modèle sont déjà très fortes, et cette forte réduction est confortée par les mesures de flux effectuées par Cabral et al. (in press) sur un site très sableux proche

des sites étudiés. On peut donc penser que la disponibilité en eau limite la croissance du tronc par d'autres effets que celui de la diminution de la conductance stomatique, jouant par exemple sur les allocations de carbone entre compartiments de biomasse. Une autre explication possible est que d'autres facteurs influant sur la croissance covarient avec la capacité de rétention d'eau du sol. Les teneurs en éléments minéraux sont plus élevées dans les sols argileux qui ont aussi une meilleure capacité de rétention d'eau, permettant une meilleure nutrition des arbres, qui n'est pas prise en compte par notre modèle.

- Les résidus de biomasses de tronc ne sont pas corrélés avec les teneurs foliaires en calcium, magnésium, ou phosphore, mais on observe une faible corrélation (r^2=0.28, p=0.02) avec le potassium : i.e. les parcelles dont le modèle surestime la biomasse ont une faible teneur foliaire en potassium. Cela rejoint des observations de Laclau et al. (2009) qui ont indiqué que les plantations de São Paulo montraient une forte réponse à la fertilisation potassique, et encourage au développement de modèles de production forestière incluant les flux d'autres éléments minéraux que simplement l'azote.
- Le biais temporel des simulations, i.e. la surestimation de la production dans les jeunes plantations, peut être dû à plusieurs raisons, et notamment : une surestimation de l'absorption de la lumière dans les jeunes plantations, une surestimation de la capacité photosynthétique du jeune feuillage, une sous estimation de la respiration autotrophe des jeunes arbres, ou une sous estimation de l'allocation de carbone aux racines fines en début de croissance. Ces hypothèses devront être testées, au moyen de mesures détaillées effectuées pendant la première année de croissance des arbres.

La validation des résultats grâce à des mesures de biomasse de tronc effectuées tous les deux ans manque de finesse, notamment temporelle. Elle permet très peu d'interprétation conclusive sur les raisons des sur- et sous-estimations observées. L'utilisation de séries temporelles d'indice foliaire, estimé à partir de méthodes de télédétection, permet de pallier ce défaut, en apportant une information temporelle fine sur une variable clé du modèle, et ce pour toutes les parcelles à la fois. Nous présenterons maitenant l'obtention de ces séries temporelles de LAI à partir des séries temporelles de données MODIS décrites au chapitre 2. Ensuite, nous montrerons comment ces informations nous ont permis de mieux évaluer le modèle en validant les LAI simulés, et enfin comment on a pu utiliser le LAI issu de télédétection pour forcer le modèle.

3.5 Approches de spatialisation à l'aide de séries temporelles de LAI issues de données MODIS

Afin d'extraire des séries temporelles d'indice foliaire à partir de données satellitales, nous avons mis en œuvre à la fois des méthodes de télédétection, et des méthodes de terrain (destructives, et non-destructives optiques). Ces dernières ont fourni des valeurs de référence qui ont permis de calibrer et valider les valeurs estimées par télédétection. L'ensemble de

l'étude d'extraction des séries temporelles de LAI est présenté dans l'Article C, et certains éléments clé en sont développés ici.
Nous faisons d'abord le point sur les méthodes de terrain disponibles pour évaluer l'indice foliaire, dont les implications pratiques expliquent l'intérêt du développement d'une démarche de télédétection. Nous présentons aussi les principales méthodes d'estimation du LAI par télédétection existant dans la littérature. Nos mesures de terrain et la procédure appliquée d'estimation de LAI par télédétection sont alors présentées succinctement, avant de discuter des résultats obtenus à propos de la dynamique spatio-temporelle de l'indice foliaire dans les plantations d'*Eucalyptus*. Enfin, l'importance de ces résultats pour l'objectif de spatialisation du modèle écophysiologique est explicitée.

3.5.1 Synthèse bibliographique sur les méthodes d'estimation du LAI

3.5.1.1 Méthodes de terrain de référence

Etant donnée son importance capitale pour la compréhension et la quantification des échanges dynamiques entre le sol, la canopée, et l'atmosphère, la mesure de l'indice foliaire en milieu forestier a été traitée par de nombreux auteurs (Breda 2003; Gower et al. 1999). La définition précise couramment adoptée du LAI est la moitié de la surface totale de feuillage, divisée par la surface au sol (Chen & Black 1992). En tant que variable définie comme une moyenne à l'échelle du couvert, mais présentant une grande hétérogénéité spatiale, sa mesure rigoureuse est un défi méthodologique en soi.
Les méthodes considérées comme donnant les valeurs de référence, et par rapport auxquelles les autres méthodes sont évaluées, sont les méthodes directes, c'est-à-dire qui impliquent une mesure de surface de feuilles (Gower et al. 1999). La mesure exacte de la surface foliaire déployée au dessus d'une surface de sol donnée implique de mesurer la surface de chacune des feuilles concernées. Si on peut envisager ce genre de traitement sur des cultures agricoles basses, il en est autrement pour les canopées forestières : celles-ci sont à la fois plus difficiles à mesurer sur le terrain, plus hétérogènes et ce à une échelle plus large, nécessitant l'échantillonnage d'une zone plus grande.
L'abattage des arbres peut être évité dans les forêts décidues, où la chute totale des feuilles en automne permet d'évaluer la surface foliaire maximale annuelle en recueillant les litières (Bréda et al. 2002), mais ce n'est pas le cas dans les forêts sempervirentes d'*Eucalyptus*. La mesure régulière des chutes de litière au cours de l'année peut renseigner sur l'investissement total de carbone dans le feuillage, mais la présence en continu de feuilles en développement, et les chutes réparties sur toute l'année, rendent difficile l'interprétation en termes d'évolution de la surface foliaire au cours du temps. La détermination directe de la surface foliaire dans les plantations d'*Eucalyptus* implique donc l'abattage d'arbres. Cependant, l'homogénéité des arbres présents dans ces plantations permet de restreindre le nombre d'arbres nécessaire pour atteindre une représentativité satisfaisante, et de mettre en œuvre des méthodes d'extrapolation pour obtenir des estimations précises de LAI au niveau de la parcelle (Gower et al. 1999). La méthode consiste à relier la surface foliaire d'un arbre abattu à une variable facilement mesurable de façon non destructive, e.g. diamètre ou circonférence à 1m30. On

peut alors appliquer cette relation allométrique aux tailles des arbres mesurés lors d'un inventaire forestier, obtenant ainsi une estimation de la surface foliaire totale sur la parcelle considérée.
Les résultats des mesures directes de LAI que nous avons effectuées pour notre étude, afin de disposer de données de référence, seront présentés dans le chapitre 3.5.1.2.
Malgré l'utilisation de méthodes d'extrapolation, les mesures directes (destructives) de surface foliaire sont exigeantes en temps, en main d'œuvre, et en arbres abattus, et ne peuvent pas être réalisées de façon régulière et sur de nombreuses parcelles pour l'étude des variations spatiotemporelles du LAI. Pour cela les écophysiologistes et télédétecteurs ont développé des méthodes de terrain indirectes et non destructives, basées sur l'effet du LAI sur la transmission de la lumière à travers le couvert, et des méthodes de télédétection, basées sur la réflectance de la lumière, qui permettent d'obtenir une information répétée dans le temps et sur de grandes surfaces.

3.5.1.2 Méthodes de terrain optiques

De nombreuses méthodes de terrain basées sur la transmission de la lumière à l'intérieur de la canopée forestière ont été développées et décrites dans la littérature (cf. reviews de Breda 2003; Jonckheere et al. 2004; Weiss et al. 2004a). Le principe général implique l'utilisation d'au moins un capteur de rayonnement placé en dessous de la canopée. L'extinction du rayonnement au cours de son trajet à travers la canopée, et donc la quantité et la répartition du rayonnement arrivant au sol, sont affectées par l'indice foliaire, qu'on peut donc estimer de façon indirecte en interprétant les grandeurs mesurées.

Ce principe est basé sur la théorie que la canopée peut être assimilée à un milieu turbide absorbant et homogène, dans lequel l'extinction du rayonnement est donnée par la loi de Beer-Lambert, en fonction de la densité foliaire et du coefficient d'extinction angulaire de la canopée. Ce coefficient d'extinction angulaire est une caractéristique de la canopée, et dans le cas de l'hypothèse du milieu turbide homogène on suppose qu'il ne varie qu'en fonction de l'angle d'inclinaison du feuillage. L'hypothèse du milieu turbide homogène se traduit concrètement pour une forêt par la supposition suivante : les feuilles sont de petite taille par rapport au volume de la canopée et sont disposées de manière aléatoire (par opposition à une disposition groupée ou au contraire régulière) à l'intérieur de ce volume, sans angle azimutal privilégié. On suppose aussi que seul le feuillage participe à l'absorption du rayonnement. Cette dernière supposition, d'évidence fausse dans les canopées forestières, à cause de la contribution des branches et troncs à l'interception du rayonnement, a conduit à reconnaitre que les méthodes optiques permettaient d'estimer non pas un indice foliaire, mais un indice de surface de plante, ou « Plant Area Index (PAI)» (Neumann et al. 1989). D'autre part, comme l'expriment Andrieu & Baret (1993), la popularité de l'hypothèse de distribution aléatoire du feuillage est due plus à la simplicité des équations qu'elle permet qu'à son réalisme : en effet dans de nombreuses canopées végétales, le feuillage est disposé de façon groupée autour des tiges, augmentant la probabilité de transmission du rayonnement pour une même surface foliaire (phénomène de « clumping » (Chen & Black 1992)). Dans ce cas le PAI estimé en

supposant une disposition aléatoire (on parle de « PAI effectif ») sera inférieur au PAI réel. On peut caractériser ce phénomène par un « facteur de regroupement » (ou clumping factor) λ, défini comme le rapport entre le PAI effectif et le PAI.
Les algorithmes d'estimation du PAI effectif grâce à l'inversion de la loi de Beer-Lambert à partir de mesures de rayonnement, se basent soit sur la transmittance de la canopée (rayonnement arrivant au sol / rayonnement incident), soit sur les « fractions de trouée » visibles dans la canopée en fonction de l'angle zénithal (Ryu et al. 2010). Pour obtenir le PAI à partir du PAI effectif, on peut se baser soit sur des relations de calibration (obtenues en comparant des valeurs de PAI effectif et des valeurs de LAI mesurées de façon destructive), soit sur la mesure de la distribution des tailles de trouées qui permet d'estimer le facteur de regroupement (Chen & Cihlar 1995).

Tableau 8. Appareils optiques utilisés pour la détermination de l'indice foliaire en forêt.

Méthode	***Variable mesurée***	***Contrainte d'utilisation***	***Avantage***	***Références***
DEMON (CSIRO, Canberra, Australie)	Transmission du rayonnement direct	Conditions ensoleillées. * Passages multiples.	Facilité de mesure du rayonnement incident (une petite ouverture dans la canopée est suffisante)	Dufrêne & Bréda 1995; Fassnacht et al. 1994; Whitford et al. 1995; Soudani et al. 2001
Ceptomètre (AccuPAR de Decagon, Pullman, USA ; SunSCAN de Delta-T Devices Ltd, Cambridge, Angleterre)	Fractions de trouées au sol (fraction de capteurs recevant le soleil direct)	Conditions ensoleillées. * Passages multiples. Effets de pénombre.	Simplicité d'utilisation. Pas de nécessité de mesure du rayonnement incident.	Fassnacht et al. 1994; White et al. 2000; Hyer & Goetz 2004; Duursma et al. 2003
LAI-2000 et LAI-2200 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)	Transmittance de la canopée ; rayonnement diffus à 5 secteurs d'angles zénithaux	Conditions de rayonnement diffus. Grande clairière ou tour nécessaire pour la mesure du rayonnement incident.	5 secteurs d'angles zénithaux en une seule mesure.	Dovey & Toit 2005; Soudani et al. 2001; Cutini et al. 1998; Dufrêne & Bréda 1995; Ryu et al. 2010
TRAC	Fraction de trouées et distribution des tailles des fractions de trouées	Conditions ensoleillées. * Passages multiples.	Possibilité de calculer λ	Chen & Cihlar 1995
Photographies hémisphériques zénithales	Fractions de trouées pour tous angles zénithaux et azimutaux	Conditions d'éclairage homogènes. Difficultés d'interprétation et post-traitements.	Bonne information angulaire. Possibilité de calculer λ	Weiss et al. 2004b; Macfarlane, Grigg et al. 2007; Macfarlane, Arndt et al. 2007; Schleppi et al. 2007
MVI	Fractions de trouées et fractions de différents éléments du couvert	Difficultés d'interprétation.	Possibilité de calculer λ et la contribution des troncs et branches.	Kucharik et al. 1997

* Plusieurs passages par jour sont nécessaires pour obtenir une information angulaire.

Plusieurs appareils existent pour la détermination des fractions de trouées, transmittances et éventuellement distribution des tailles de trouées, et les plus courants sont donnés dans le Tableau 8. Chacune de ces méthodes mesure une variable physique précise, et impose plus ou moins de contraintes pratiques à l'utilisateur (cf. Tableau 8). La conclusion générale donnée par les multiples études avec différents appareils et modèles, est que l'estimation du LAI à l'aide de méthodes indirectes optiques est loin d'être évidente, surtout dans le cas des

canopées forestières avec une distribution non aléatoire du feuillage. Les mesures sur le terrain sont effectuées de façon bien plus rapide et moins laborieuse que dans le cas des méthodes destructives, mais le temps de traitement et d'interprétation est ensuite souvent long, pour un résultat dont la fiabilité est assujettie au respect des hypothèses du modèle.
Nous avons employé la méthode du LAI-2000 pour observer l'évolution saisonnière du LAI sur les placettes d'étude de la parcelle EucFlux . Ces mesures seront présentées au 3.5.1.2.

3.5.1.3 Méthodes de télédétection

Le développement de méthodes de télédétection pour l'estimation fiable de l'indice foliaire est un enjeu important, étant données les difficultés d'application et les problèmes d'échantillonnage des méthodes de terrain citées précédemment. Les méthodes d'estimation du LAI par télédétection peuvent être regroupées en deux grands types : 1) l'établissement de relations empiriques entre les réflectances et le LAI (e.g. via des indices de végétation, ou régressions multiples) et 2) l'inversion de modèles de réflectance de la canopée. Dans notre approche de télédétection nous avons exploré ces deux types de méthodes : l'indice GESAVI pour la méthode 1) et l'inversion sur série temporelle d'un modèle de réflectance hybride pour la méthode 2). Nous présentons ici plus particulièrement les concepts liés à ces méthodes.

Le principe des indices de végétation a été présenté dans le chapitre 1.3.2.1, et les indices les plus couramment utilisés ont été donnés dans le Tableau 2. L'indice le mieux connu, le NDVI, a été utilisé dans de nombreuses études pour l'estimation du LAI (Wang et al. 2005; Baret & Guyot 1991; WalterShea et al. 1997; Turner et al. 1999; Tucker 1979; Asrar et al. 1984; Running et al. 1989; Running & Nemani 1988). Cependant, le NDVI présente des désavantages importants pour cette application. Premièrement, sa relation avec le LAI montre une non-linéarité marquée, avec une saturation de l'indice pour des valeurs élevées de surface foliaire (notamment au dessus des couverts forestiers tropicaux): dans ce cas le taux de recouvrement des feuilles est élevé et la réflectance dans le rouge n'est plus aussi sensible à l'ajout de surface foliaire supplémentaire (Baret et al. 1995; Huete et al. 1997; Huete et al. 2002). La question de la non-linéarité de la relation utilisée pour estimer le LAI est particulièrement importante lorsqu'on utilise des données satellitaires à résolution modérée, à cause de l'hétérogénéité du LAI à l'intérieur des grands pixels considérés : un indice tel que le NDVI présentant une relation non linéaire avec le LAI aura tendance à sousestimer la valeur moyenne de LAI d'une parcelle hétérogène (Garrigues et al. 2006).
Deuxièmement, l'arrière-plan affecte la valeur du NDVI. Huete et al. (1988) ont ainsi montré que la valeur de l'indice pour l'estimation du LAI était fortement dégradée lorsque le sol en arrière-plan était très réfléchissant (pour un LAI de 1, le NDVI valait entre 0.44 et 0.74 suivant le type de sol). Ce problème est d'autant plus important que la couverture végétale est faible et donc que la contribution de la réflectance du sol est forte (Huemmrich & Goward 1997).
Plusieurs indices alternatifs ont été proposés, avec une sensibilité au LAI améliorée pour les canopées denses (cf. Tableau 2). Dans l'EVI, Huete & Liu (1994) ont introduit un facteur correctif de l'arrière plan et de non-linéarité, et utilisent la réflectance de la bande bleue au

dénominateur pour corriger l'effet des aérosols sur la bande rouge. L'indice EVI, intégré dans le produit MODIS MOD13Q1, a effectivement montré moins de problème de saturation sur les zones de couverture végétale très dense que le NDVI, et s'est avéré un prédicteur efficace du LAI à l'échelle globale (Huete et al. 2002). Nemani et al. (1993) ont proposé de corriger le NDVI grâce à un facteur calculé avec la bande moyen infra rouge (MIR), afin de prendre en compte la variation de l'indice liée à la fraction de l'arrière plan visible par le capteur et non à la quantité de feuillage (NDVIc, voir Tableau 2). Toutefois sur MODIS, les bandes bleue et MIR, nécessaires au calcul de l'EVI et du NDVIc, sont mesurées à une résolution spatiale inférieure à celles des bandes rouge et proche infrarouge. L'utilisation de ces indices à la résolution de 250 m peut donc apporter une source de variabilité parasite supplémentaire plutôt qu'une amélioration.
Garrigues et al. (2006) proposent d'utiliser une relation semi-empirique simple entre le NDVI et le LAI qui intègre le NDVI du sol, afin de prendre en compte sa contribution de manière explicite ; cette approche ressemble à celle que nous avons adoptée au Chapitre 2 pour estimer le fAPAR à partir du NDVI.

Il existe aussi des indices de végétation moins sensibles à l'arrière-plan que le NDVI, mais nécessitant uniquement les bandes rouge et proche infrarouge. Le SAVI a été proposé par Huete (1988), comme un indice présentant un comportement plus réaliste en présence de végétation de densité différente sur un même sol, et dont la relation avec le LAI serait moins dépendante du type de sol. Le principe des indices de type SAVI est présenté dans la Figure 39 (inspirée de Baret & Guyot (1991)). Comme il a été évoqué dans le chapitre 1.3.2.1, on considère que les réflectances dans le PIR et le rouge d'un même type de sol se placent sur une droite appelée droite des sols, en fonction de son humidité et sa rugosité (Baret et al. 1993). Cette droite passe proche de l'origine et a une pente proche de 1 (Huete 1988). Cependant, les différents types de sols ont une droite des sols différente (zone grisée sur la Figure 39) (Huete 1988 ; Baret et al. 1993).
Si un indice de végétation présente une bonne relation avec le LAI, on devrait en théorie observer que les points correspondant à la réflectance de couverts de même LAI (i.e., placés sur une « isoligne de végétation ») ont la même valeur de cet indice de végétation (donc devraient être placés sur une isoligne d'indice de végétation). Or par construction, les isolignes de NDVI (indice qui caractérise la quantité de végétation par sa distance angulaire à la droite des sols) sont des droites passant par l'origine, alors que les isolignes du PVI (qui détermine cette quantité par la distance euclidienne à la droite des sols) sont des droites parallèles à la droite des sols. Ces deux comportements théoriques des isolignes de végétation sont contradictoires, et au moins un de ces deux indices présente donc un comportement irréaliste.

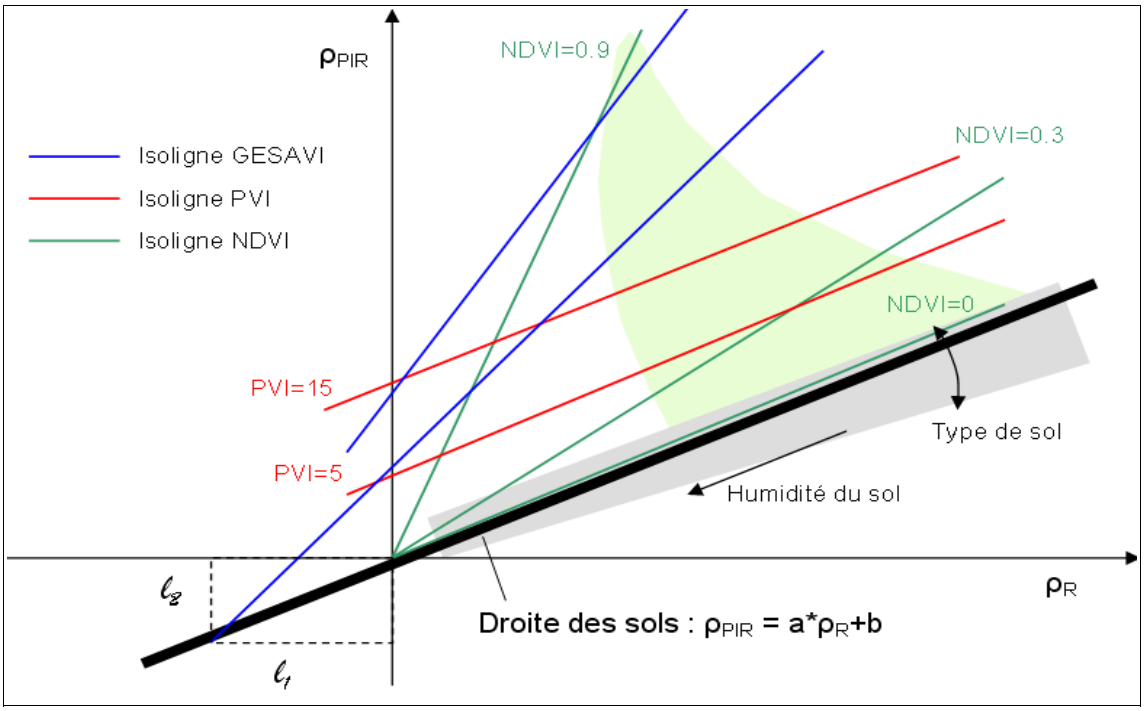


Figure 39. Principes de construction des indices de végétation NDVI, PVI, et GESAVI. Les isolignes sont les droites correspondant à une valeur constante des différents indices dans l'espace des réflectances rouge-PIR. La zone vert-clair correspond au domaine des réflectances observées de différents couverts végétaux. Les réflectances rouge et PIR d'un même couvert végétal sur un arrière-plan changeant se placent, d'après des résultats expérimentaux, sur une droite proche des isolignes GESAVI (bleues). Les isolignes SAVI ressemblent aux isolignes de GESAVI.

En réalité, Huete (1988) montre que des isolignes de végétation expérimentales sont représentées dans l'espace rouge-PIR par des droites intermédiaires (droites bleues sur la Figure 39) : elles ont un intercept positif et intersectent la droite des sols en un point de coordonnées ($-l_1$, $-l_2$). La correction du NDVI impliquerait alors de déplacer son origine en ce point, en ajoutant au rouge l_1 et au PIR l_2. Les isolignes correspondant à des densités de végétation différentes n'ont pas un point d'intersection unique : à la fois la pente et l'intercept varient avec le LAI. Cependant par souci de simplicité et surtout d'applicabilité globale de son indice, Huete (1988) propose qu'une bonne approximation de premier ordre consiste à considérer qu'il y a un seul point d'intersection approximatif, qui serait le point où l'isoligne d'un couvert végétal intermédiaire rencontre la droite des sols. Comme la pente de la droite des sols est proche de 1, il propose d'assimiler l_1 à l_2, et corrige le NDVI en rajoutant un seul facteur correctif L=2 l_1 au dénominateur :

$$SAVI = (\rho_{PIR} - \rho_R)/(\rho_{PIR} + \rho_R + L) * (1+L) \quad , \quad \text{Eq. 5}$$

où le facteur (1+L) est inclu au numérateur pour maintenir un indice variant entre -1 et 1.
Le facteur L devrait en fait être différent selon la densité de la végétation considérée ; mais une valeur médiane de 0.5 permet selon Huete (1988) d'obtenir de meilleurs résultats d'estimation du LAI qu'avec le NDVI pour la majorité des densités de végétation, dès lors que les sols en arrière-plan ont une réflectance différente.

Gilabert et al. (2002) ont modélisé de façon simple la réflectance rouge comme une grandeur diminuant avec la quantité de végétation visible *v*, et augmentant avec la quantité de sol visible *s*, et la réflectance PIR comme une grandeur augmentant à la fois avec *v*, *s*, et avec un facteur d'interaction *vs* représentant la diffusion multiple. En introduisant dans leur modèle la droite des sols, pour laquelle *v*=0, ils ont obtenu une nouvelle expression d'indice de végétation, qu'ils ont nommée le GESAVI :

$$GESAVI = (\rho_{PIR} - a^* \rho_R - b)/(\rho_R + l_1), \qquad \text{Eq. 6}$$

Où a et b sont respectivement la pente et l'intercept de la droite des sols, et l_1 est la valeur absolue de la réflectance rouge du point d'intersection d'une isoligne de végétation avec la droite des sols (cf. Figure 39). Avec cette formulation, on ne fait pas l'approximation que la droite des sols a une pente de 1, et on utilise les paramètres supposés connus de la droite des sols, mais on retient l'approximation qui consiste à faire converger toutes les isolignes de végétation en un point (i.e. l_1 est constant). L'interprétation géométrique de l'indice est que le GESAVI est proportionnel à la tangente de l'angle entre l'isoligne de végétation considérée et la droite des sols. Dans leur évaluation du GESAVI en comparaison avec d'autres indices de végétation, et notamment le NDVI et le SAVI, Gilabert et al. (2002) ont conclu que leur indice présentait une meilleure relation linéaire avec le LAI sur des sols de réflectance différente que les autres indices, et un ratio signal/bruit supérieur.

Pour notre objectif d'estimation de LAI de plantations d'*Eucalyptus* à partir de séries temporelles de réflectances MODIS, il est important d'utiliser un indice qui minimise l'effet de la réflectance du sol. Nous ne souhaitons d'autre part utiliser que les bandes rouges et PIR de MODIS, de meilleure résolution que les bandes bleue et MIR. Nous disposons d'information sur la droite des sols, grâce aux réflectances observées post-récolte. Pour toutes ces raisons, l'utilisation de l'indice GESAVI est l'option que nous avons choisie. Sa mise en œuvre est présentée dans l'article C et certains aspects sont détaillés dans le chapitre 3.5.1.3.

Comme nous l'avons abordé au chapitre 1.3.2.1, les indices de végétation, très simples d'utilisation une fois établie la relation entre l'indice et la variable d'intérêt, présentent néanmoins des inconvénients importants pour la détermination du LAI. Le point le plus important est qu'ils ne sont pas sensibles uniquement au LAI, donc une relation établie pour un type précis de végétation à un stade donné risque de ne plus s'appliquer lorsque certains attributs du couvert changent (Turner et al. 1999; Chen et al. 2002). D'autre part ils peuvent être affectés de façon résiduelle par des facteurs exogènes (angles de visée par exemple).

Afin de prendre en compte les différents facteurs influant sur le LAI, on peut utiliser des techniques d'inversion de modèles de réflectance du couvert (ou MTR : modèle de transfert radiatif) pour estimer le LAI à partir de données satellitales ; ces techniques ont été présentées brièvement au chapitre 1.3.2.1. De nombreuses applications d'inversion de MTR sur des

couverts forestiers ont été publiées, et diffèrent par le type et niveau de complexité du MTR utilisé (Stenberg et al. 2008), et par la méthode d'inversion adoptée (Baret & Buis 2008).

Le MTR doit rendre compte de l'interaction de la lumière avec les éléments composant la canopée forestière : feuilles, branches, troncs, litières ou sol. Ces interactions correspondent à de la réflexion (dans une ou de multiples directions), de l'absorption, ou de la transmission de rayonnement, et chacun de ces processus peut être soit sélectif spectralement, soit indépendant de la longueur d'onde. Parmi les MTR existants (Widlowski et al. 2007; Pinty et al. 2001; Pinty et al. 2004), on peut distinguer les types suivants :

- **Type « Milieu turbide »** (Verhoef 1984; Nilson & Kuusk 1989; Suits 1972; Gastellu-Etchegorry et al. 1996): la canopée est représentée comme une ou plusieurs couches homogènes horizontales, dans lesquelles les feuilles, disposées aléatoirement, sont assimilées à des particules absorbantes et diffusantes aux propriétés optiques connues (qui peuvent être simulées par couplage avec le modèle PROSPECT par exemple (Jacquemoud et al. 2009)). La structure de la canopée est représentée par le LAI et une fonction de distribution des angles d'inclinaison foliaire. Dans le modèle SAIL (Verhoef 1984), le plus utilisé de cette catégorie, le rayonnement comprend 4 composantes : direct ou diffus, dirigé vers le haut ou vers le bas, et le transfert radiatif est modélisé comme un système de 4 équations différentielles représentant l'extinction du rayonnement dans chaque direction. La simplicité de ces modèles est un avantage pour certaines applications (notamment sur des couverts de cultures agricoles denses et basses), mais ne leur permet pas de simuler les différences de comportement de différents types de forêts, avec des structures tridimensionnelles marquées.
- **Type « géométrique-optique »** (Li & Strahler 1985; Li & Strahler 1992; Chen & Leblanc 1997): la canopée est considérée comme un ensemble d'arbres diffuseurs opaques (ou partiellement transmittants) de forme géométrique connue, plutôt que de considérer le détail des éléments et des multiples interactions à l'intérieur des couronnes individuelles. Une scène est alors décomposée, en fonction de l'angle solaire et de visée, en zones de sol ou végétation, éclairées ou à l'ombre, calculées grâce à des projections géométriques. La réflectance est alors calculée en fonction des propriétés optiques et de la proportion de surface occupée par chaque zone, en tenant compte ou non des interactions entre les éléments de végétation (Richardson & Wiegand 1990).Cette approche a notamment été développée pour le cas des couronnes coniques des conifères, dont le comportement diffère beaucoup des canopées feuillues, qui peuvent plus facilement être considérées comme des couches horizontales plus ou moins homogènes de feuillage.
- **Type « hybride »** (Nilson & Peterson 1991; Begue 1992; Li & Strahler 1995; Kuusk & Nilson 2000; Ni-Meister et al. 2010): la canopée est considérée comme un ensemble de formes géométriques, à l'intérieur desquelles le transfert radiatif est modélisé comme dans le cas d'un milieu turbide. Ces modèles combinent les avantages de l'approche simple du milieu turbide et de la prise en compte de la structure géométrique des canopées. Cette structure géométrique peut être prise en compte de

façon économe en paramètres : dans 4SAIL2 par exemple, seuls deux paramètres sont utilisés pour caractériser le regroupement du feuillage à l'intérieur de couronnes d'arbres (Verhoef & Bach 2007).

- **Type « discret »** (Gastellu-Etchegorry et al. 1996; Myneni et al. 1990; Shabanov et al. 2000; Knyazikhin & Marshak 1991): la canopée est discrétisée en cellules aux propriétés connues, et les équations de transfert radiatif sont résolues de manière itérative en trois dimensions. Ces modèles permettent de rendre compte de l'hétérogénéité de la canopée, mais nécessitent beaucoup d'information en entrée et de temps de calcul.
- **Type « lancer de rayons »** (Disney et al. 2000; Dauzat 1993; Govaerts et al. 1998): une maquette informatique détaillée de la végétation est produite, contre laquelle sont lancés virtuellement des photons de directions tirées aléatoirement par une procédure Monte Carlo. Leur trajectoire est résolue par le modèle, et la compilation statistique d'un très grand nombre de ces trajectoires permet de connaitre la réflectance de la canopée pour tous les angles d'éclairement et de visée. Ces modèles sont extrêmement réalistes mais très couteux en temps de calcul.

L'inversion consiste à utiliser le modèle, non pas pour simuler la réflectance d'un couvert en connaissant ses caractéristiques, mais au contraire pour déduire ses caractéristiques, connaissant sa réflectance dans un ou plusieurs angles et bandes spectrales. Parmi les méthodes d'inversion de modèle, on distingue encore deux grands types :

- **Méthode des tables de correspondance** (ou « look-up tables ») : une base de données de réflectances simulées par le MTR est construite, incluant de nombreuses combinaisons de valeurs de paramètres d'entrée ; la solution de l'inversion est alors donnée par la combinaison de paramètres aboutissant aux réflectances les plus proches des réflectances mesurées (Knyazikhin et al. 1998; Weiss et al. 2000). Une variante consiste à trouver les valeurs de paramètres grâce à des réseaux de neurones entrainés sur cette base de données de simulations (Weiss & Baret 1999; Atzberger 2004; Schlerf & Atzberger 2006). L'exemple le plus connu d'utilisation de tables de correspondance est celui des produits MODIS-fAPAR et MODIS-LAI (Knyazikhin et al. 1999), qui estiment le LAI et le fAPAR sur tout le globe à partir des données de réflectance de MODIS, grâce à une table de correspondance séparée pour chaque type de couverture végétale (obtenu du produit « Landcover » de Modis). Ces méthodes sont avantageuses en termes de rapidité d'application, d'où leur intérêt pour des utilisations à l'échelle du globe : une fois que la table de correspondances est construite, l'inversion ne nécessite aucun calcul. Cependant la construction de la table n'est pas évidente ; elle doit représenter finement l'ensemble des possibles, en tenant compte de la sensibilité variable du modèle dans l'espace des paramètres.
- **Méthode par minimisation**: on recherche de façon itérative une combinaison optimale de paramètres d'entrées, qui permette de minimiser l'écart entre les réflectances simulées par le modèle et les valeurs mesurées (Jacquemoud et al. 1995; Houborg et al. 2007; Jacquemoud et al. 2000; Nilson & Kuusk 1989).

La difficulté principale de l'exercice d'inversion du MTR est due au fait que différentes combinaisons de paramètres peuvent générer un spectre de reflectance très similaire : on parle d'équifinalité (Baret & Buis 2008). Cette difficulté est accentuée par les multiples incertitudes à la fois dans le modèle et dans les mesures (Combal et al. 2003), et par la faible sensibilité des variables de sortie aux paramètres dans certaines zones de l'espace des paramètres. Le problème est aussi insuffisamment contraint : i.e. le MTR a plus de paramètres à inverser, qu'on a d'informations indépendantes dans les réflectances mesurées par des capteurs multispectraux (Baret & Buis 2008). Ce dernier problème est particulièrement aigu lorsqu'on utilise uniquement les réflectances dans le rouge et PIR, mesurées dans une seule direction (Weiss et al. 2000). Il est donc nécessaire de contraindre le problème grâce à l'incorporation d'informations préalables sur certains des paramètres, ou sur les relations qui existent entre les paramètres (Atzberger 2004).

Une technique d'inversion d'un modèle de réflectance de la forêt par minimisation itérative sur des séries temporelles de données a été appliquée dans le cadre de notre travail pour l'estimation du LAI des plantations d'*Eucalyptus*, et sera abordée dans le chapitre 3.5.1.3. Le MTR est constitué par le couplage de modèles de réflectance de feuille et de sol avec le modèle hybride simple 4SAIL2: celui-ci prend en compte l'hétérogénéité horizontale du couvert (important pour les couronnes bien distinctes d'*Eucalyptus*), et son faible nombre de paramètres et simplicité relative en font un modèle inversible.

3.5.2 Nos mesures de terrain d'indice foliaire

3.5.2.1 Mesures directes destructives

Nous avons réalisé des mesures destructives de LAI à deux saisons, sur 7 parcelles différentes parmi les 16 parcelles de la compagnie International Paper, et sur les deux sites contrastés de la parcelle EucFlux, afin de disposer de valeurs de référence pour le développement de l'approche de télédétection. Dans le cas d'International Paper, nous avons choisi de suivre aux deux saisons 5 parcelles d'une même plantation et de productivités voisines, pour nous rapprocher des conditions d'une chronoséquence et étudier les variations du LAI avec l'âge. En saison sèche, nous avons rajouté à ces 5 parcelles, 2 parcelles de productivité supérieure d'âge différent (NS24U et MG14U), afin d'aborder le lien entre la productivité et le LAI.

La procédure que nous avons suivie est décrite dans l'Appendix A de l'Article C. La Figure C1 montre les courbes expérimentales obtenues de surface foliaire par arbre en fonction du diamètre à 1m30, sur 7 parcelles d'International Paper et les 2 sites d'EucFlux, à 2 saisons. La Figure 40 montre les points expérimentaux et ajustements des surfaces foliaires par arbre en fonction du diamètre à 1m30, sur les parcelles d'International Paper: on voit que pour un même diamètre, la surface de feuilles d'un arbre dépend de l'âge de la parcelle. D'autre part pour un même diamètre, un arbre a une surface foliaire très inférieure en saison sèche (ronds) qu'en saison des pluies (étoiles). Les ajustements de fonctions puissance sur les points

expérimentaux sont très bons (r^2>0.94 et RMSE <3 m² par arbre pour les parcelles clonales d'International Paper, et r^2>0.78 et RMSE<10 m² par arbre pour les semis d'EucFlux), permettant une bonne précision dans l'estimation du LAI.

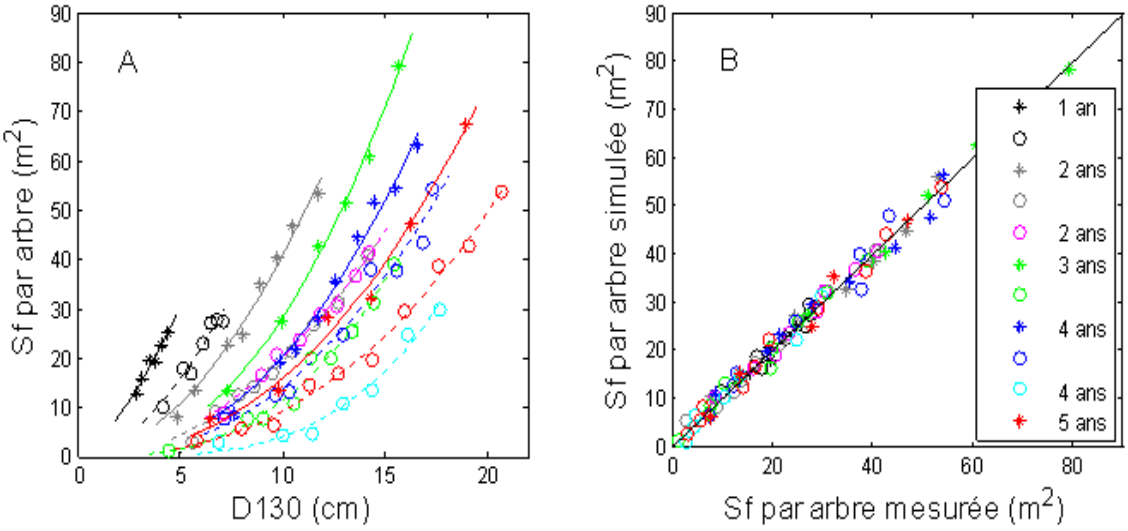


Figure 40: Relation entre le diamètre à 1m30 et la surface foliaire par arbre sur 7 parcelles d'International Paper (A) ; et relation entre valeurs mesurées et valeurs simulées par une fonction puissance (B). Chaque couleur représente une parcelle, les étoiles sont des mesures en saison des pluies ; et les ronds des mesures en saison sèche.

Si l'on s'intéresse aux mesures effectuées sur les parcelles clonales d'International Paper, on peut établir une relation unique par saison reliant la surface foliaire (Sf) d'un arbre avec son âge et sa surface terrière (ST en cm² par arbre) (Figure 41). Il s'agit d'une relation de la forme

$$Sf(arbre, saison) = a(saison) * (ST(arbre)/âge) \quad , \quad \text{Eq. 7}$$

Où *a* est la pente de la relation. L'idée est que la surface terrière de l'arbre, normalisée par son âge, représente une grandeur liée à son statut social, qui serait la variable déterminant la surface foliaire. On voit que la pente de la saison sèche (septembre) ne vaut que 60% de celle de la saison des pluies (Figure 41). La variabilité des données de chaques parcelle est bien représentée par cette relation, mais certaines parcelles présent un biais, avec des surfaces foliaires simulées systématiquement sous-estimées (parcelle d'un an en vert, parcelle de 4 ans en saison sèche en losanges) ou sur-estimées (notamment la parcelle de 4 ans plus productive, MG14U, en saison sèche). Le fait que la jeune parcelle d'un an s'écarte de la relation générale n'est pas très étonnant : les arbres d'un an se présentent plus ou moins comme des cônes non jointifs, et ont donc une structure très différente de celle des arbres plus âgés ; et une partie de leur surface foliaire est portée par des branches insérées en dessous d'1m30. Mais il est intéressant d'observer le fort écart entre les deux parcelles de 4 ans : l'une peu productive, qui produit plus de feuillage par arbre que ce qu'on attendrait, étant donné le rapport entre les surfaces terrières et l'âge, et l'autre très productive, donc aux surfaces terrières supérieures, mais aux surfaces foliaires faibles. Cette disparité entre les deux parcelles de même âge mais de productivités contrastées, n'est pas résolue si l'on utilise la surface terrière moyenne au

dénominateur de l'Equation 7 à la place de l'âge. On peut donc penser que si une variable, englobant l'âge ou la biomasse de la parcelle et la taille d'un arbre particulier, donne une bonne première approximation de la surface foliaire de cet arbre à une saison particulière, celle-ci est aussi affectée par la productivité (ou « fertilité ») de la parcelle. Il pourrait s'agir du signe de différences entre parcelles de schémas d'allocation, en fonction de certains déterminants de la fertilité.

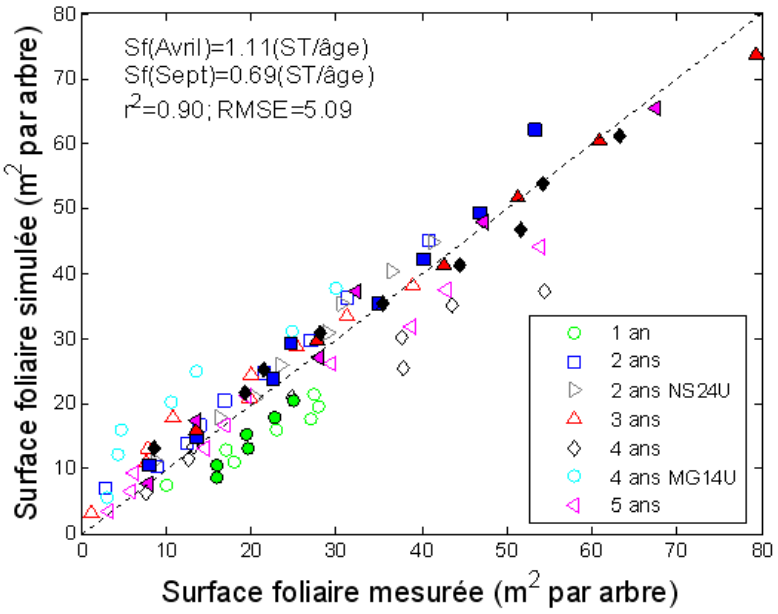


Figure 41. Surfaces foliaires mesurées et simulées par une relation linéaire entre surface foliaire d'un arbre à une saison, sa surface terrière et son âge. Les points pleins correspondent aux mesures de saison des pluies (avril), et les points vides aux mesures de saison sèche (septembre).

Les estimations de LAI obtenues sur les différentes parcelles sont montrées sur la Figure 42, en fonction de l'âge des parcelles. Il s'agit des valeurs obtenues en extrapolant les courbes de la Figure 40 aux données d'inventaire de trois placettes par parcelle. Les valeurs maximales de LAI pendant la saison des pluies (points verts) montrent une tendance claire avec l'âge, avec un pic à l'âge de 3 ans et des valeurs plus faibles pour les parcelles plus âgées. On observe la même tendance, quoiqu'avec plus de variabilité, en saison sèche. Cette tendance avec l'âge est similaire à celle observée par d'autres auteurs, notamment Almeida et al. (2004).

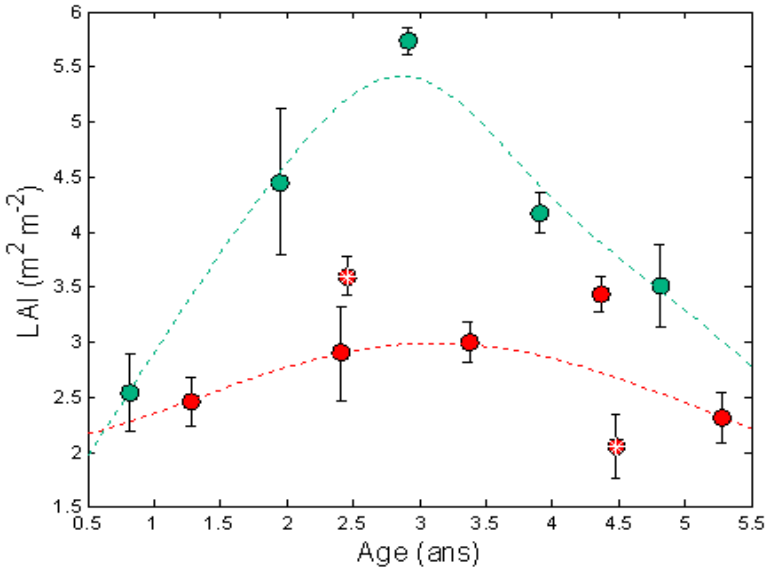


Figure 42. LAI de parcelles d'âge différent à deux saisons. Les points correspondent à la moyenne des estimations de trois placettes d'inventaire et les barres d'erreur montrent ± un écart type. Les points verts représentent les mesures de saison des pluies, et les points rouges celles de saison sèche. Les étoiles blanches signalent les deux parcelles de plus forte productivité mesurées seulement en saison sèche. Les pointillés montrent les courbes lissées de LAI en fonction de l'âge aux deux saisons.

3.5.2.2 Mesures optiques pour le suivi de l'évolution saisonnière

Nous avons aussi suivi l'évolution saisonnière de l'indice foliaire sur les placettes de mesure de la parcelle EucFlux pendant un an (de mars 2008 à mars 2009), par l'intermédiaire de mesures de transmittance de la canopée réalisées avec deux appareils LAI-2000.

Ces mesures étaient réalisées 2 fois par mois, sur les 8 placettes de suivi de la parcelle EucFlux, avec 18 points de mesure par placette (soit 144 points de mesure à chaque date). Un appareil fixe mesurait toutes les 15 secondes le rayonnement incident en dehors de la canopée, et était pour cela placé soit en haut de la tour à flux (placettes sableuses), pointé vers l'ouest, soit au niveau d'un plan d'eau dégagé dans la direction nord-sud (placettes argileuses). L'autre appareil mobile servait à mesurer le rayonnement transmis au niveau des points de mesure. Les mesures étaient effectuées avec un cache laissant une ouverture de 90°. Une intercalibration des deux appareils était effectuée au début et à la fin des mesures, et après chaque série de deux placettes, en plaçant les deux capteurs côte à côte pendant 5 prises de mesure. Les mesures étaient effectuées au lever du soleil, de manière à éviter l'éclairement direct des canopées. En effet, en comparant des mesures effectuées pendant l'élévation du soleil, nous avons pu observer en l'espace de 50 minutes une augmentation de plus de 10% des transmittances mesurées.

Les données des deux appareils étaient enregistrées et traitées séparément. Pour chaque placette de mesure à chaque date, la moyenne logarithmique des transmittances en fonction de l'angle a été extraite, pour permettre l'ajustement non-linéaire de deux paramètres : le PAI effectif, et l'angle moyen d'inclinaison foliaire d'une distribution ellipsoidale (Campbell 1986). Le 5ème angle, avec une portée de presque 100 m, étant jugé non représentatif des placettes de mesure, l'ajustement était effectué uniquement sur les 4 premiers angles.

Un filtrage a été effectué pour ne retenir que les données de bonne qualité, sur les critères suivants :

- Régularité du rayonnement mesuré par l'appareil de référence à l'extérieur du couvert.
- Intercalibration parfaite entre les deux capteurs.
- Pas de tendance temporelle visible dans les transmittances mesurées (qui pourrait être due à un ensoleillement partiel de la canopée).

Ces mesures donnent une estimation du PAI effectif, qui n'est pas équivalent au LAI mesuré de manière destructive. En effet, d'une part une partie du rayonnement est interceptée par les troncs, réduisant la transmittance mesurée. D'autre part, le feuillage n'est pas réparti aléatoirement, mais de façon regroupée dans les couronnes des arbres (comme nous l'avons vu au 2.3.4) : ce regroupement a pour effet d'augmenter la transmittance pour un même LAI.
La comparaison des LAI mesurés de façon destructive, avec les valeurs de PAI effectifs estimés à la même date, donne la relation de calibration permettant d'estimer le LAI à partir des PAI effectifs. Nous avons obtenu deux relations de calibration distinctes pour les placettes du site sableux et celles du site argileux (Figure 43). Cela pourrait notamment s'expliquer par le fait que pour des raisons d'ordre pratique, les mesures avec le LAI-2000 n'ont pas été effectuées dans la même direction sur les deux sites. Sur le site sableux, les mesures étaient faites dans la direction des lignes de plantation, vers l'ouest, car le capteur de référence était situé au dessus de la tour et devait donc être orienté vers l'ouest et ombré, pour ne pas être influencé par le soleil levant. Sur le site argileux, plus éloigné de la tour, le capteur de référence était placé dans une clairière en contrebas de la parcelle, dont la forme ne permettait un espace de ciel sans obstacle qu'en pointant le capteur vers le sud-sud-ouest, direction presque perpendiculaire aux lignes de plantation. Le capteur était en revanche protégé des premiers rayons du soleil levant par l'obstacle de la forêt.

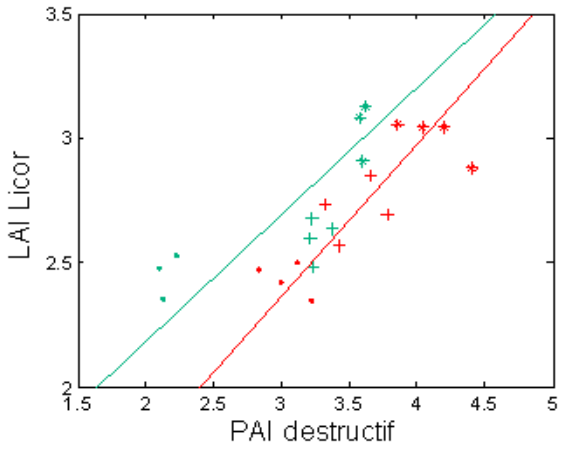


Figure 43. Relation de calibration entre le LAI et le PAI effectif, sur les 4 placettes du site argileux (rouge) et les 4 placettes du site sableux (vert). Les relations sont établies grâce à trois dates de mesures comparatives.

Après l'application des relations de calibration, on obtient l'évolution temporelle du LAI estimé sur les deux sites pendant l'année de mesure (Figure 44). L'amplitude saisonnière du LAI est sousestimée sur le site sableux. Ces mesures sont néanmoins intéressantes pour suivre

la forme de l'évolution saisonnière. On voit que la chute de LAI en saison sèche est rapide et régulière, et que la remontée en saison des pluies est moins régulière, ce qui traduit peut être une irrégularité des épisodes de croissance de nouvelles feuilles.

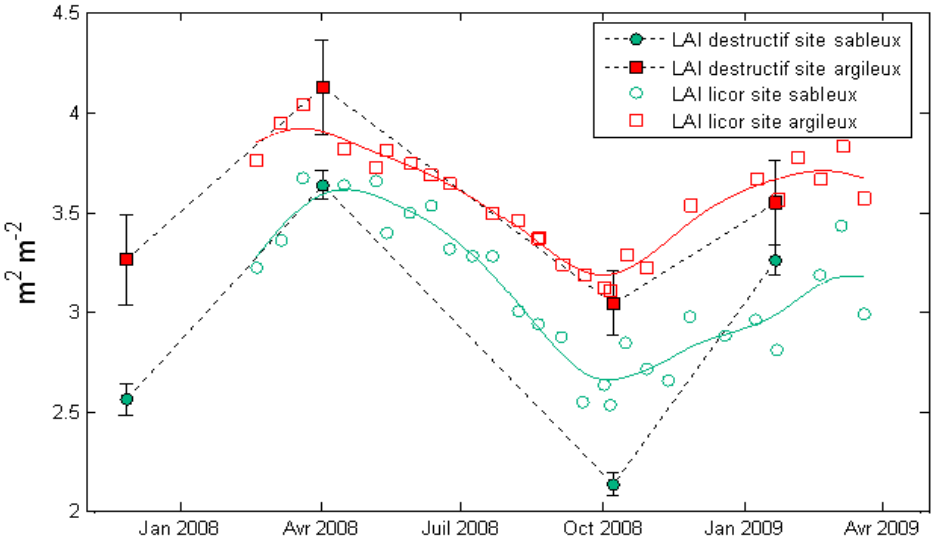


Figure 44. LAI mesuré de façon destructive, et estimé à partir de mesures au LAI-2000, sur les deux sites de la parcelle EucFlux. Les données présentées sont les valeurs moyennes de 4 placettes. Les courbes vertes et rouges sont obtenues par lissage.

3.5.3 Estimations de LAI à partir des séries temporelles de réflectances

Grâce à ces données de terrain de référence, et aux séries temporelles de réflectances du capteur MODIS, nous avons pu développer deux méthodes de télédétection pour estimer le LAI de toutes les parcelles de l'étude, au cours de la rotation entière (cf. Article C). La première méthode utilise l'indice de végétation GESAVI, présenté précédemment. La deuxième méthode, plus originale mais aussi plus complexe, consiste à paramétrer un modèle de réflectance de la plantation, puis à l'inverser non pas séparément à chaque date, mais sur la série temporelle entière de données de réflectance.

3.5.3.1 Indice GESAVI

La force de l'indice GESAVI, pour notre application, consiste en son adaptation à un site particulier, par l'intermédiaire de la prise en compte explicite des paramètres locaux de la droite des sols. Nous avons pu déterminer ces paramètres pour l'arrière-plan de notre zone d'étude, grâce à notre travail sur des séries temporelles, et plus précisément aux données de réflectance observées pendant la période de 2 à 3 mois entre la récolte d'une parcelle et sa replantation. Pendant la majorité de cette période, le sol visible est recouvert des résidus d'exploitation (feuilles, brindilles) et on peut considérer qu'il ressemble donc à l'arrière-plan visible sur les images de la plantation en croissance.

Les types de sols de nos sites d'étude sont de couleur différente, et on pouvait donc penser qu'ils seraient caractérisés par des droites des sols différentes (Baret et al. 1993). Cependant, la Figure 45 montre que la différence entre les sols n'est pas nette, puisque chacun des 4 groupes de sols présente des points proches de la droite des sols représentée en noir. La

réflectance de l'arrière-plan est peut être plus dominée par la contribution des litières que par celle du sol minéral. Les litières constituent un compartiment dynamique, dont la taille et la composition (prédominance de feuilles, écorces ou branches) varie au cours de la rotation. Notre approche suppose qu'au long de la rotation, les réflectances rouge et PIR de l'arrière-plan se situeront toujours sur la droite des sols choisie.

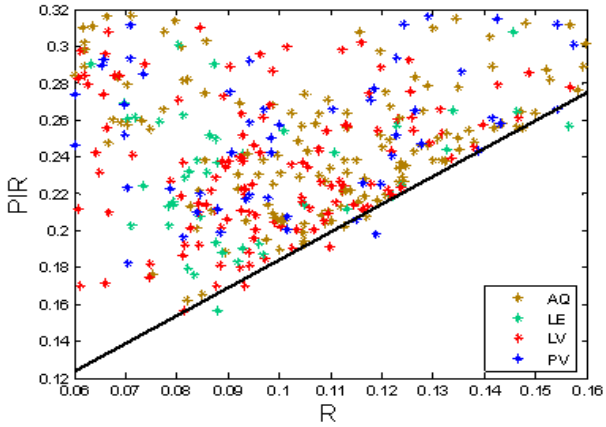


Figure 45. Zoom sur les données de réflectance mesurées par MODIS aux dates entourant la récolte des parcelles. La droite des sols (noir) est tracée empiriquement, grâce aux réflectances PIR minimales observées sur nos sites d'étude.

Les séries temporelles de GESAVI calculé à partir des réflectances MODIS, comprennent des valeurs allant de 0 à 8, avec une dynamique forte, même pendant les saisons des pluies lorsque les valeurs de NDVI montrent nettement un plateau (cf. l'exemple sur une parcelle dans la Figure 46). On peut supposer que cet indice montre une meilleure sensibilité aux différences de LAI que le NDVI, et sa relation avec le LAI pourra être plus linéaire.

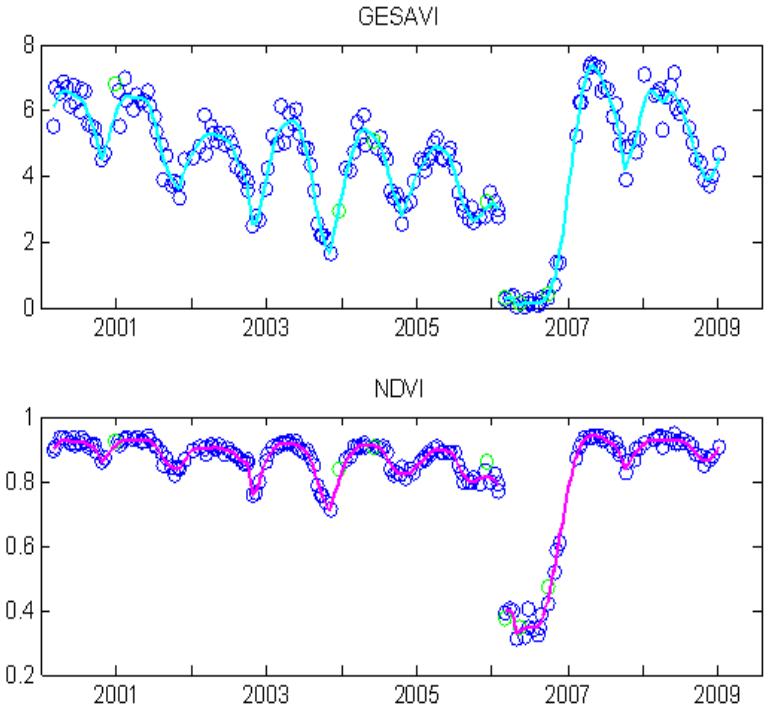


Figure 46. Séries temporelles des indices de végétation GESAVI (haut) et NDVI (bas) sur la parcelle NS24U.

3.5.3.2 Inversion de modèle de réflectance

En parallèle du travail que nous avons effectué avec l'indice de végétation GESAVI, une démarche d'inversion de MTR a aussi été mise en œuvre, grâce aux séries temporelles de réflectance, afin de mieux prendre en compte les effets angulaires de prise de vue et d'ensoleillement, et l'évolution du comportement optique de la canopée au cours de son développement.

L'inversion du modèle a été effectuée de façon originale en supposant que l'évolution temporelle du LAI pouvait être représentée par des ségments de courbes sigmoïdes mises bout à bout (Article C, Chapitre 3.2). Cette forme de variation est en effet conforme à la forme observée grâce aux mesures au LAI-2000 effectuées pendant une année sur la parcelle EucFlux. Chaque sigmoïde est définie par 5 paramètres : la date de début et de fin (fixées dans notre application), et 3 paramètres de forme qui sont ajustés de façon à obtenir la meilleure correspondance entre réflectances simulées et mesurées entre les deux dates. Environ 9 valeurs de réflectance rouge et infrarouge sont disponibles entre deux dates. Ce processus permet donc de mieux contraindre l'inversion du LAI, puisqu'au lieu d'inverser une valeur de LAI par date, on inverse 3 paramètres avec 9 paires de données. En contrepartie, la méthode entraine un lissage des résultats, ce qui ne serait pas le cas avec une inversion par date.

Ce type d'approche a déjà été exploré sur des grandes cultures : par exemple par Koetz et al. (2005), qui ont couplé un MTR avec un modèle simple de dynamique de développement de la canopée de maïs (relié à une somme de températures), et ont ainsi amélioré les estimations de LAI obtenues par inversion à partir de données de réflectance multitemporelles. Xiao et al. (2009) ont aussi proposé une méthode applicable de façon générale pour améliorer les estimations de LAI à partir des données MODIS à l'échelle globale. Ce principe d'inversion très prometteur peut être appliqué selon des modalités variables, et on peut s'attendre à de prochains développements dans ce domaine pour différents objets d'étude.

La version du modèle couplé PROSAIL appliqué aux forêts d'*Eucalyptus* est présentée dans le chapitre 3.1 de l'Article C. Il s'agit du couplage du modèle de réflectance foliaire PROSPECT4 (Feret et al. 2008), de réflectance du sol SOILSPECT (Jacquemoud et al. 1992), et de réflectance de la canopée 4SAIL2 (Verhoef & Bach 2007). Ce dernier modèle a été choisi pour sa simplicité, parmi les modèles qui permettent de prendre en compte l'héterogénéité de la répartition du feuillage, et le taux de couverture incomplet observé dans les plantations d'*Eucalyptus*.

Ce MTR a 20 paramètres d'entrée, donnés dans le Tableau 2 de l'Annexe 2, dont 4 pour PROSPECT4, 5 pour SOILSPECT, 7 pour 4SAIL2 et enfin 4 paramètres donnant la configuration angulaire du soleil et du capteur. Afin de contraindre au maximum l'inversion, le comportement temporel et les valeurs de tous les paramètres à part le LAIc ont été fixés. Ceci était rendu possible par l'ensemble de mesures de terrain réalisées pour caractériser la structure de la canopée aux différents âges.

Un exemple de données de terrain ayant permis de contraindre l'inversion est celui de la surface spécifique foliaire, que nous avons vue au Chapitre 3.3.2 (voir aussi la Figure C2). Un

autre exemple important est celui des angles d'inclinaison foliaire. En effet, l'interprétation des mesures de terrain d'angles d'inclinaison foliaire sur les arbres abattus pour la détermination du LAI (procédure décrite dans le chapitre 2.4 de l'Article C) a montré qu'ils variaient avec l'âge des arbres. Une distribution des angles foliaires à 2 paramètres était nécessaire pour un ajustement satisfaisant sur les fréquences mesurées sur chaque parcelle, comme le montre la Figure 47. Nous avons choisi une béta distribution (Goel & Strebel 1984; Wang et al. 2007), dont la souplesse permettait un bon ajustement sur nos données. Les paramètres de cette béta distribution ont montré une variation avec l'âge des parcelles (cf. Figure C3), qui se traduit par un feuillage en moyenne plus vertical dans les parcelles de fort LAI, à la canopée très développée. En début de croissance et vers la fin de la rotation, dans une canopée plus éparse, les angles sont plus faibles et plus homogènes.

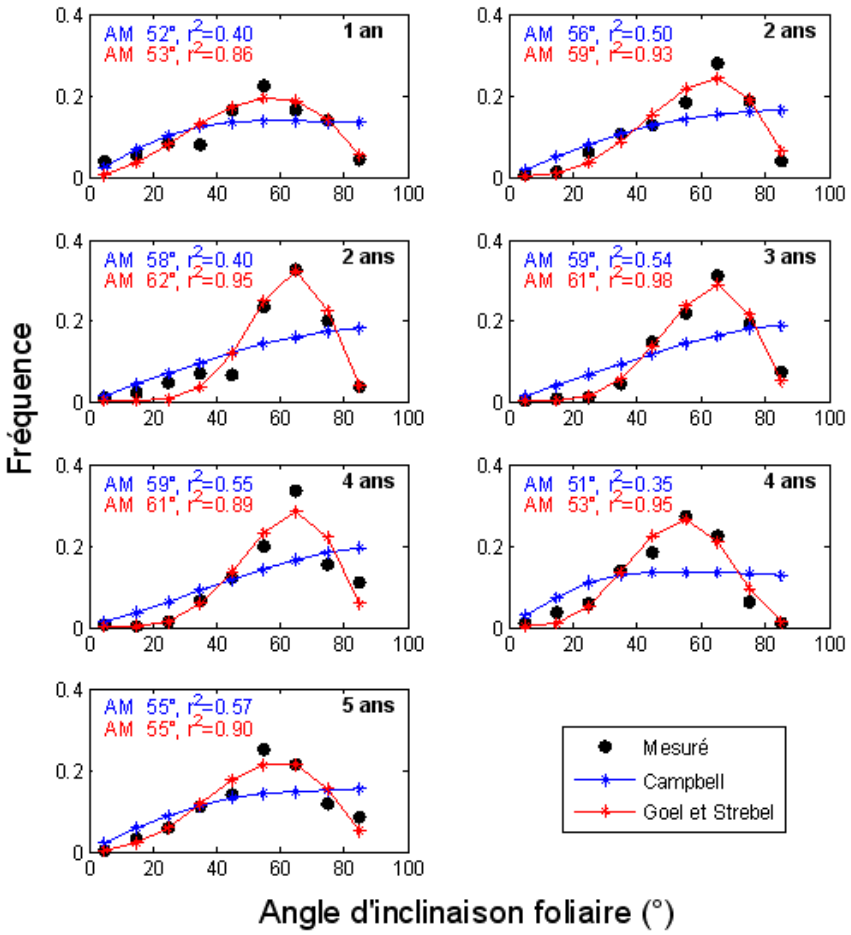


Figure 47. Fréquences mesurées (points noirs) des angles d'inclinaison foliaire sur 7 parcelles d'âges différents (angles mesurés sur 300 feuilles par parcelle), et ajustées avec le modèle ellipsoïdal de Campbell (courbes bleues) et le modèle de béta distribution de Goel et Strebel (rouge, ajustement plus satisfaisant). Les angles d'inclinaison moyens ajustés (AM) et les r^2 entre fréquences mesurées et simulées sont donnés.

3.5.3.3 Résultats des deux méthodes d'estimation du LAI

L'analyse complète des résultats d'estimation du LAI avec les méthodes du GESAVI et du MTR, et de l'étude de sensibilité sur les estimations, est effectuée dans l'Article C. Les principaux enseignements méthodologiques que nous avons pu dégager sont les suivants :

- Les deux méthodes offrent de très bons résultats d'estimation du LAI (r^2 de 0.62 avec le GESAVI et 0.8 avec PROSAIL entre les valeurs destructives mesurées et les valeurs simulées), avec un léger biais de surestimation des LAI des jeunes parcelles pour la méthode du GESAVI, mais très peu de biais pour la méthode PROSAIL.
- La méthode PROSAIL, bien plus complexe à mettre en œuvre, offre de meilleurs résultats d'estimation du LAI (meilleure corrélation, moins de biais, incertitudes plus faibles).
- Le biais temporel du GESAVI peut refléter la nécessité d'une calibration séparée par classe d'âge.
- Une synergie des deux méthodes est envisageable : le MTR détaillé peut générer les informations nécessaires à la correction des estimations de GESAVI à chaque âge.
- Les résultats d'inversion ne présentent pas la même fiabilité que des résultats de mesures destructives. Sans prendre en compte les incertitudes liées aux hypothèses du modèle ni à sa paramétrisation, l'incertitude est plus grande sur les fortes valeurs de LAI, à cause de la plus faible sensibilité du modèle au LAI lorsque celui-ci est élevé. De nouvelles mesures de terrain, ciblées sur le jeune âge et sur les périodes de pic de LAI, seraient souhaitables afin d'améliorer la fiabilité des inversions.
- La méthode présentée ne peut s'appliquer que sur de grandes parcelles de forme régulière. Cependant, une approche de démixage de pixels (Zurita-Milla et al. 2009) est à l'étude, afin de permettre l'extension de la méthode à des parcelles de taille plus réduite.

3.5.3.4 Dynamiques spatiotemporelles du LAI

Grâce à la méthode d'inversion du modèle PROSAIL, nous avons pu obtenir des séries temporelles relativement fiables d'indice foliaire de plantations d'*Eucalyptus* pendant des rotations entières (Figure 48). Ce résultat est d'autant plus intéressant que relativement peu de données de ce type sont disponibles. On voit sur ces séries temporelles la forte variabilité saisonnière de l'indice foliaire, avec des valeurs annuelles maximales vers la fin de la saison des pluies et des valeurs minimales très transitoires à la toute fin de la saison sèche (généralement fin septembre). L'amplitude entre les valeurs extrêmes d'une même année peut atteindre 50%. De fortes variations saisonnières d'indice foliaire ont aussi été observées par du Toit (2008), Almeida et al.(2004), et Nouvellon et al. (2010). Nouvellon et al. (2010) ont montré que la diminution du LAI pendant la saison sèche dans des plantations congolaises était imputable à la fois à une diminution de la biomasse foliaire (due principalement à l'arrêt de la production de feuilles sans arrêt des chutes de litières), et à une forte diminution de la surface spécifique foliaire, confirmée dans notre étude (cf. Chapitre 3.3.2).
Il est généralement admis que le LAI de plantations d'*Eucalyptus* augmente jusqu'à atteindre un pic, puis décline et se stabilise (Whitehead & Beadle 2004). Cette tendance a été observée sur deux parcelles d'*Eucalyptus* brésiliennes par Almeida et al. (2004), où le LAI a atteint sa valeur maximale à l'âge de presque 3 ans, puis à chuté de 50% entre les âges de 3 et 5 ans. Cependant on peut s'interroger sur la validité de l'équation utilisée dans cette étude pour convertir des données d'interception de lumière mesurée au sol en valeurs de LAI, qui n'a pas

été calibrée séparément à chaque âge, alors que Dovey et du Toit (2006) ont montré que l'âge pouvait considérablement influencer la relation. Du Toit (2008) a aussi observé un pic d'indice foliaire à l'âge de presque 2 ans sur des plantations en Afrique du Sud (sauf sur une parcelle où les résidus d'exploitation ont été retirés, qui a atteint ce pic un an plus tard), mais la diminution de LAI qui a suivi était moins importante (et leur LAI à l'âge de 4 ans a aussi été estimé grâce à une relation avec l'interception de la lumière calibrée pour un autre âge). Sur la parcelle E101 suivie par Jean-Paul Laclau à Itatinga (Laclau et al. 2009; Laclau et al. 2010), on a observé un fort pic de LAI (presque 5) à l'âge de 2 ans qui a coïncidé avec la fin de la deuxième saison des pluies après la plantation, puis une baisse pour se stabiliser entre 3 et 3.5. Rance et al. (2009) ont observé une stabilisation du LAI à partir de l'âge de 2 ans sur des plantations d'*E. grandis* en Australie ; de même des valeurs estimées par Forrester et al. (2010) pour des plantations d'*E. globulus* australiennes n'ont pas montré de diminution, après l'atteinte de la valeur maximale à l'âge de 3-4 ans.

L'âge du pic de LAI est visible sur 13 de nos 16 parcelles, et correspond dans 7 des cas à la fin de la 3ème saison des pluies après la plantation (voir Figure 48), dans 1 cas à la première saison des pluies et dans 5 cas à la quatrième. On n'observe par contre pas de diminution systématique du LAI maximal annuel après ce pic, à part sur la parcelle MG118. D'après ces résultats d'inversion, la diminution du LAI maximal avec l'âge dans les plantations d'*Eucalyptus* ne serait pas systématique, et on assisterait plutôt à sa stabilisation, comme pour la surface spécifique foliaire.

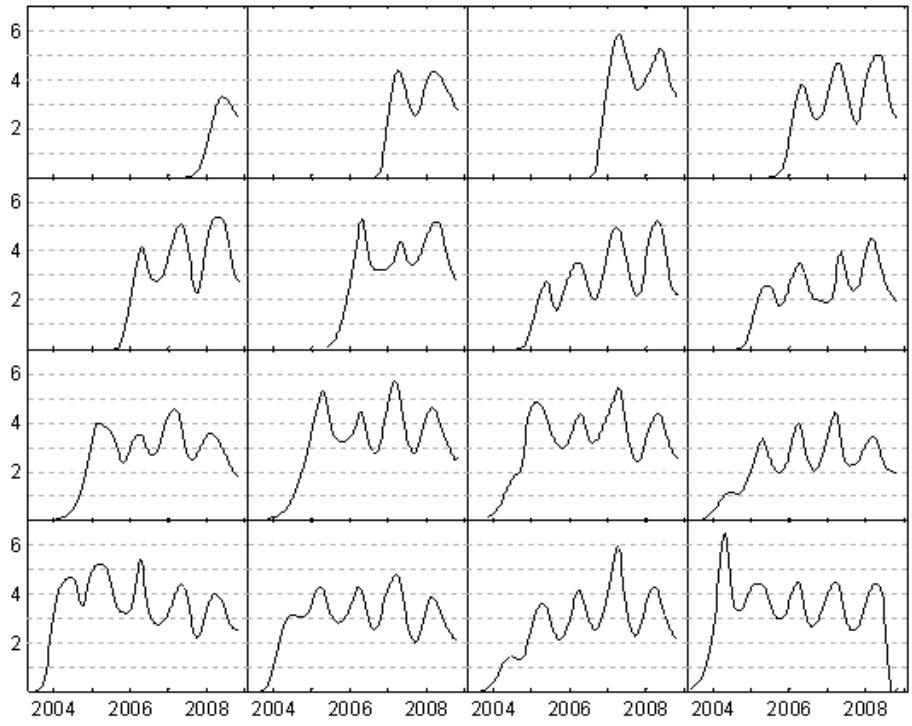


Figure 48. Séries temporelles d'indice foliaire sur les 16 parcelles, issues de l'inversion du modèle PROSAIL.

Les séries temporelles de LAI montrent une forte variabilité entre parcelles, dont on peut penser qu'elle révèle des différences de productivité. En effet du Toit (2008) a montré que les

différences de productivité entre parcelles d'*E. grandis*, dues sur leur expérimentation à un traitement différent des résidus d'exploitations, se reflétaient dans le niveau de LAI atteint pendant les deux premières années de croissance. Dans nos données, il n'y a pas de corrélation entre le LAI maximal et la productivité (en m^3 ha^{-1} an^{-1} moyen à l'âge de 7 ans, IMA7) (p=0.19), ni entre le LAI maximal de la première année et l'IMA7 (p=0.12). Par contre, on observe une corrélation significative entre le LAI moyen pendant les deux premières années de croissance et l'IMA7 (r^2=0.38 et p=0.01), qui est à rapprocher de celle obtenue au Chapitre 2 entre le NDVI moyen des deux premières années et l'IMA7.

3.5.4 Comparaison des séries temporelles de LAI avec les LAI simulés

L'indice foliaire est simulé par le modèle écophysiologique, et en est une des variables clé, intervenant de façon plus ou moins directe dans tous les grands flux des bilans de carbone, d'eau et d'azote (Figure 49).

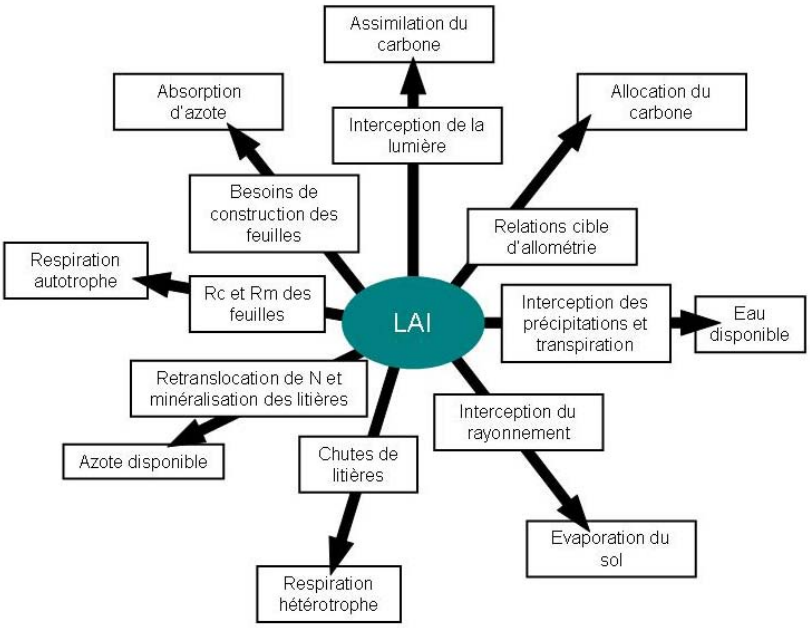


Figure 49. Le LAI intervient dans les flux d'azote, eau et carbone de manières différentes.

La comparaison des LAI simulés par le modèle, avec les valeurs de LAI issues de télédétection, permet de tester la capacité du modèle à simuler correctement cette variable de première importance. Ce test permet de détecter des problèmes potentiels du modèle qu'il n'est pas possible de voir simplement en comparant les biomasses de bois mesurées et simulées : par exemple une efficience d'utilisation de la lumière trop élevée, qui peut conduire à simuler une biomasse de bois correcte, mais avec un LAI très inférieur à la réalité et une utilisation d'eau sous-estimée ; ou un modèle simulant des valeurs moyennes de LAI et de rayonnement intercepté correctes, mais sans représenter la variation saisonnière du LAI et donc la saisonnalité des flux.

Les résultats de nos simulations de LAI avec le modèle G'DAY (présentés dans l'Article B, Figures B9 et B10) sont relativement bons : les valeurs simulées appartiennent à la gamme

des valeurs obtenues par télédétection et mesures destructives, et les variations saisonnières simulées ressemblent à celles des séries temporelles (Figure 50).

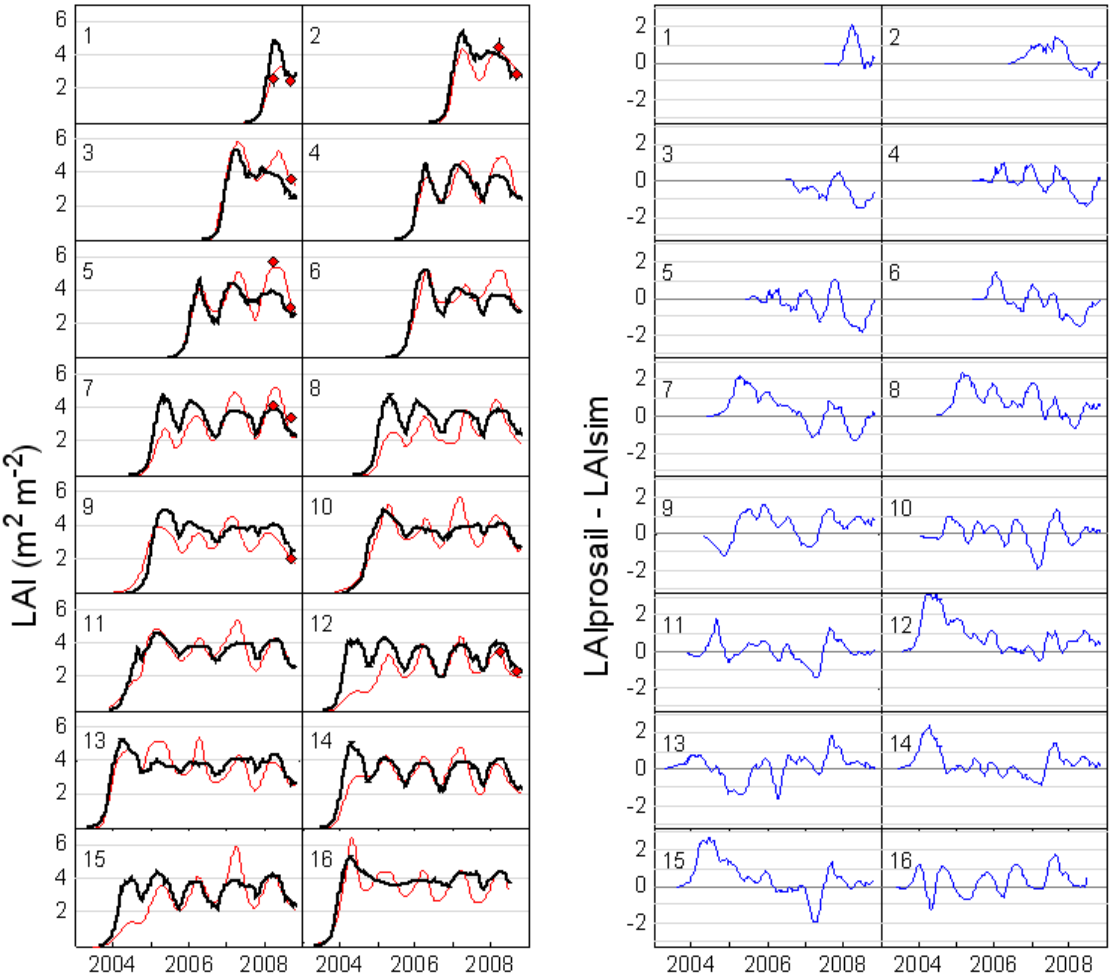


Figure 50. Gauche : séries temporelles de LAI obtenus par inversion de PROSAIL (rouge) et par les simulations avec le modèle G'DAY (noir), sur les 16 parcelles de la compagnie International Paper. Les losanges rouges montrent les LAI mesurés de manière destructive en 2008. Droite : différence au cours du temps entre le LAI issu de l'inversion de PROSAIL et le LAI simulé par G'DAY sur les 16 parcelles.

La simulation du LAI est cependant loin d'être parfaite, comme on peut le voir sur la partie de droite de la Figure 50, où la différence entre le LAI issu de télédétection et le LAI simulé est représentée au cours du temps. En effet :

- Sur plusieurs parcelles on observe de très fortes erreurs pendant la première année de croissance : forte sur-estimation des LAI simulés par G'Day par rapport aux estimations par télédétection sur les parcelles 7, 8, 12, 14 et 15, et au contraire sous-estimation sur les parcelles 3, 9 et 16.
- De manière générale, les valeurs élevées de LAI inversé (>4.5) ne sont pas simulées par le modèle. Cependant il faut noter que certains pics dans les séries temporelles de LAI inversés sont vraisemblablement des artefacts liés à la plus forte incertitude de

PROSAIL sur les valeurs élevées : par exemple, le pic qu'on observe sur la courbe de la parcelle 15 en 2007 parait peu plausible.

- Le modèle simule très peu de variation interannuelle de la valeur maximale de LAI, alors que cette variation est visible dans les données issues de télédétection.
- Sur certaines parcelles et notamment la P121 (parcelle 16), la variation saisonnière du LAI n'est pas du tout simulée par le modèle pendant les 4 premières années de croissance.

Les erreurs de simulation sur les valeurs maximales annuelles de LAI peuvent être attribuées au mécanisme permettant de contraindre l'allocation de carbone vers les feuilles : la relation cible reliant le LAI maximal annuel avec la surface d'aubier et la hauteur. Cette relation est utile pour limiter le risque de surestimation grossière du LAI, mais en contrepartie elle empêche le modèle de simuler de fortes valeurs d'indice foliaire. En réalité, il existe peut être une contrainte hydraulique sur la surface foliaire maximale supportée par la parcelle, mais elle est vraisemblablement moins forte que celle que nous avons implémentée. On pourrait envisager de modifier cette contrainte selon le niveau de stress hydrique, i.e. en modulant la valeur cible de surface foliaire / surface d'aubier en fonction du taux de remplissage de la réserve utile : on pourrait ainsi permettre l'atteinte de surfaces foliaires plus élevées en saison des pluies sans surestimer l'indice foliaire en saison sèche. Une modification saisonnière de ce rapport en réponse au déficit hydrique a en effet été observée par Eamus et al. (2000), Macinnis-Ng et al. (2004) et O'Grady et al. (2009).

La très forte surestimation du LAI sur les parcelles peu productives pendant leurs deux premières années de croissance est le reflet de la surestimation de la productivité de ces parcelles, que nous avons commentée au chapitre 3.4.3 (Figure 51). La surestimation de la production de bois et de feuilles est due à la surestimation de la production primaire nette. Le fait de surestimer l'indice foliaire entraîne en retour la surestimation de l'absorption de rayonnement, et donc de la production primaire. Ce cercle vicieux est brisé lorsque la hauteur simulée est suffisante pour faire intervenir la contrainte hydraulique sur le LAI, ou lorsqu'un stress hydrique fait chuter la conductance stomatique. On peut penser que des contraintes nutritionnelles sont la cause du LAI très faible en début de croissance sur certaines parcelles, mais nous manquons d'informations suffisamment précises sur la fertilisation pour étayer cette hypothèse.

Le manque de simulation de variations saisonnières du LAI sur la parcelle 16 s'explique par le fait qu'aucun stress hydrique n'est simulé sur cette parcelle pendant les 4 premières années de croissance, à cause de sa grande réserve utile. Or le stress hydrique saisonnier est ce qui explique les variations saisonnières du LAI simulé sur les autres parcelles : par l'intermédiaire de la diminution de la productivité, qui ralentit la production de nouvelles feuilles qui ne suffisent alors plus à compenser les chutes de litières, et par l'intermédiaire de la diminution de la surface spécifique foliaire des nouvelles feuilles. Le fait que cette parcelle P121 montre une saisonnalité aussi marquée de l'indice foliaire, malgré sa réserve utile très importante, remet en cause notre mode de simulation de la saisonnalité de la surface foliaire.

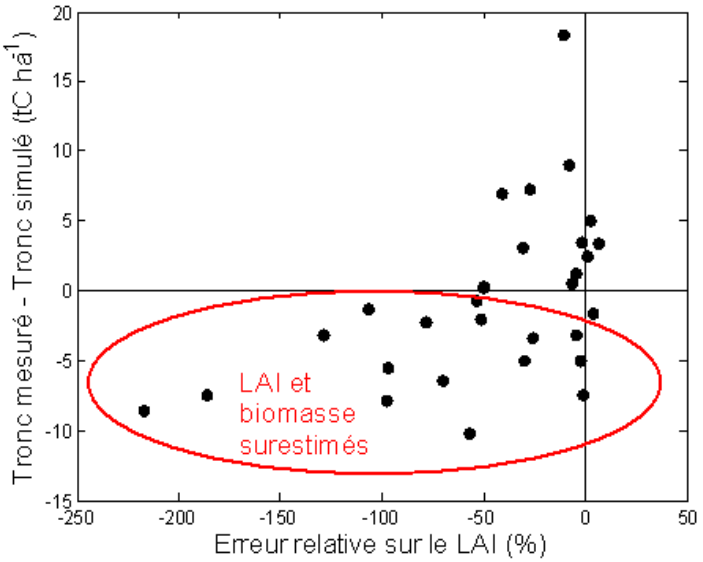


Figure 51. Résidus sur la biomasse de tronc (biomasse mesurée – biomasse simulée aux dates d'inventaire) en fonction de l'erreur relative sur l'estimation du LAI (différence relative moyenne entre LAI issus de télédétection et LAI simulés, entre la date de plantation et la date d'inventaire).

La phénologie de la production de feuilles dans ces plantations reste mal comprise. Une étude expérimentale détaillée du rythme de production de feuilles au cours de l'année, en fonction de différents facteurs climatiques, hydriques et nutritionnels, pourrait permettre de mieux comprendre et mieux simuler la saisonnalité observée du LAI.

3.5.5 Forçage du modèle par les séries temporelles de LAI

On a vu qu'il était difficile de simuler le LAI de manière satisfaisante sur toutes les parcelles. Nos simulations ont notamment fortement surestimé le LAI sur cinq parcelles pendant les deux premières années de croissance, et on a vu que les fortes surestimations de LAI étaient liées avec de fortes surestimations de la production de bois. On peut penser que l'incorporation dans le modèle des valeurs de LAI obtenues par télédétection à un pas de temps journalier permettra d'améliorer les simulations de production de bois, et ce surtout pour les jeunes parcelles où on observe les plus grandes erreurs de simulation du LAI.
Nous avons réalisé ce forçage grâce à un mécanisme très simple, en nous basant sur le module d'allocation du carbone déjà présent dans le modèle : nous avons remplacé la variable LAI/surface d'aubier, de la relation cible qui détermine l'allocation vers les feuilles, par la variable LAI. Le coefficient d'allocation de carbone vers les feuilles A_f s'écrit alors

$$A_f = amax_f * [0.5 + 0.5*(1-LAI/LAI_{PROSAIL}) / fs] \quad , \quad \text{Eq. 8}$$

où LAI est le LAI simulé par le modèle, et $LAI_{PROSAIL}$ est le LAI issu de télédétection, donné en entrée au modèle. Aucun autre changement n'est fait au modèle. De cette manière, on garantit la cohérence entre le LAI de forçage qui est la valeur souhaitée, et les allocations de carbone entre les différents compartiments.

Les résultats des simulations de biomasse de tronc et d'incréments de biomasse entre dates d'inventaire, avec le LAI forcé, sont comparés aux résultats des simulations avec le LAI simulé par le modèle, dans la Figure 52. L'amélioration des résultats est très minime, et non significative. On voit que le forçage permet de réduire de façon marginale la surestimation de la biomasse de bois sur les points correspondant aux premiers inventaires, et contribue donc à réduire légèrement le biais des simulations ; cependant, le biais subsiste, et aucune amélioration n'est observée dans la prise en compte de la variabilité spatiale.

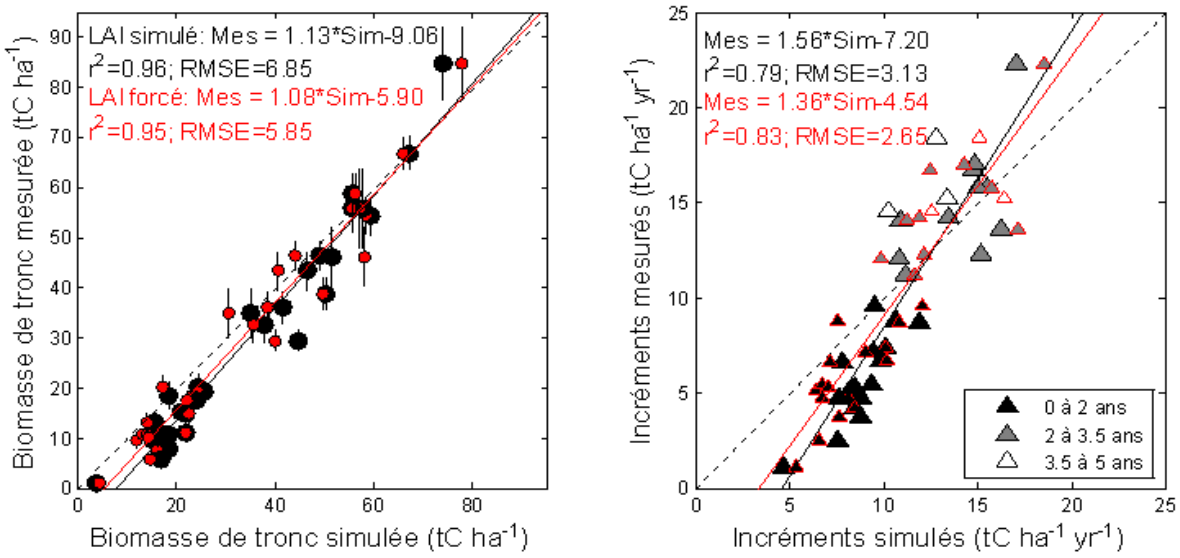


Figure 52. Résultats de simulations des biomasses de tronc (gauche) et des incréments de biomasse entre inventaires (droite) dans la cas où le LAI est simulé parle modèle (noir) et dans le cas où le LAI de télédétection est donné en entrée (rouge).

Le fait de forcer le LAI à une valeur plus faible que celle simulée par le modèle entraîne une certaine diminution d'interception de la lumière, et donc de la production primaire nette, mais il entraîne également une diminution de la quantité de carbone alloué aux feuilles. Ceci a pu avoir pour effet d'augmenter la proportion de carbone alloué au tronc, réduisant ainsi l'effet sur les biomasses de tronc simulées. Il est intéressant d'observer comment varie au cours du temps le coefficient d'allocation de carbone vers le tronc dans les deux cas de simulations (Figure 53). On voit que ce coefficient subit une variation temporelle très forte dans le cas où les allocations s'ajustent pour atteindre le LAI de forçage, avec des diminutions très marquées pendant la saison de forte production de feuilles et des valeurs parfois très élevées en saison sèche. La Figure 53 montre aussi les différences entre le fAPAR simulé par le modèle avec et sans forçage. On voit que les valeurs sont sensiblement égales sur la plupart des parcelles, et de façon prévisible, que les grosses différences s'observent en début de croissance sur les parcelles dont on a déjà noté que le LAI était très surestimé sans forçage. Dans les autres cas, il n'est pas étonnant que le forçage par le LAI issu de télédétection ait eu si peu d'influence sur les estimations de production de bois.

Nous avons vu au chapitre 2 que 1) les parcelles plus productives interceptent plus de lumière aux jeunes âges que les moins productives, et que 2) les parcelles plus productives avaient une

efficience d'utilisation de la lumière plus élevée pendant toute la rotation. Notre modèle permet-il de rendre compte de ces tendances spatiales ? En ce qui concerne le premier point, on a vu que le modèle seul simulait mal les variations spatiales de LAI et qu'il surestimait fortement le LAI des jeunes parcelles peu productives. Ce problème est néanmoins résolu lorsqu'on force le modèle avec les LAI issus de télédétection. Le deuxième point est partiellement validé. Les différences de réserve utile qui sont responsables de la variabilité spatiale simulée par le modèle induisent des différences d'intensité et de durée de stress hydrique entre les parcelles, et ont un effet important sur l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois. On peut penser que le forçage avec les valeurs de LAI issues de télédétection permet d'améliorer la simulation des flux d'eau et des flux d'azote, mais nous n'avons pas les moyens dans l'immédiat de le vérifier.

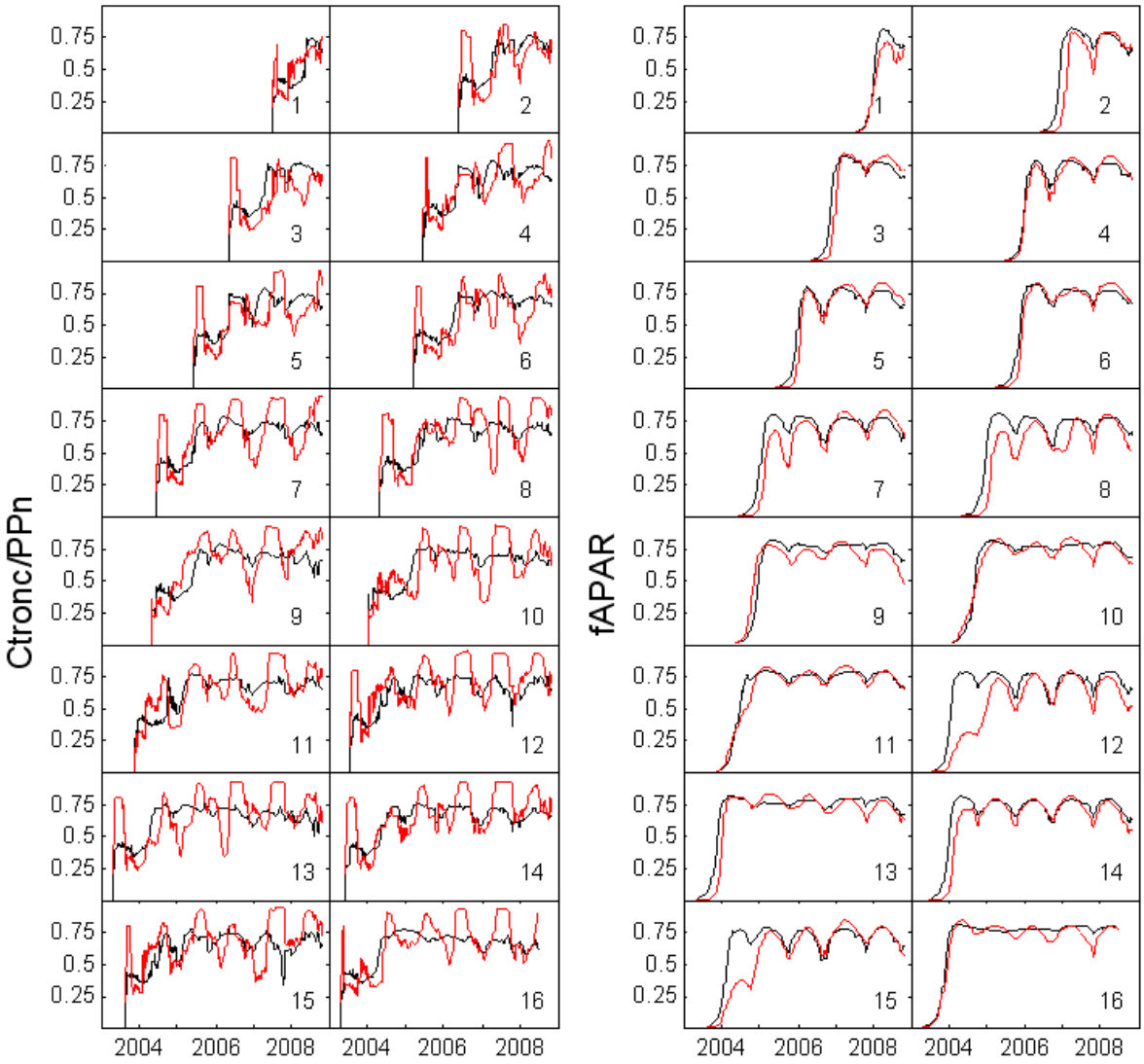


Figure 53. Coefficient d'allocation du carbone vers les troncs (gauche) et fAPAR (droite) dans le cas des simulations avec (rouge) et sans (noir) forçage par le LAI issu de télédétection sur les 16 parcelles.

4 CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

4.1 Conclusions

Nous donnons ici les principales conclusions de cette thèse, en rapport avec les objectifs qui ont été formulés dans l'introduction.

4.1.1 Estimation de la production des plantations grâce à des données satellitaires optiques

Nous avons développé une approche prometteuse permettant d'estimer spatialement le volume de bois présent sur les parcelles d'*Eucalyptus*, grâce à des grandeurs obtenues sur des séries temporelles de données du satellite MODIS. La connaissance à la fois du NDVI moyen des deux premières années de croissance et de l'âge permet de rendre compte de plus de 90% de la variabilité des volumes de bois mesurés par inventaire sur un ensemble de 16 parcelles. Ce résultat est d'un grand intérêt immédiat pour les gestionnaires forestiers. Il est actuellement en cours d'extension à une base de données de plus de 1500 parcelles, pour démontrer son applicabilité à grande échelle.

Par ailleurs nous avons montré que la productivité des plantations d'*Eucalyptus* (quantité de bois produite par unité de temps) était corrélée avec l'interception de lumière réalisée pendant les deux premières années de croissance, et avec l'efficience d'utilisation de cette lumière (pour la production de bois) pendant toute la croissance. Ce résultat a été obtenu grâce au travail d'estimation de la lumière interceptée par les plantations à partir des séries temporelles de NDVI de MODIS. Il est intéressant de noter que l'efficience d'utilisation de la lumière pour la production de bois, et le NDVI moyen des deux premières années de croissance, varient spatialement en fonction du paramètre « Indice de Site » utilisé dans les modèles empiriques de croissance forestière pour caractériser la fertilité des parcelles. Un indice de fertilité est également nécessaire pour l'application du modèle écophysiologique 3-PG. On peut alors proposer le NDVI moyen des deux premières années de croissance comme un estimateur de la fertilité des parcelles, qui serait utile pour l'application spatiale de modèles tels que 3-PG.

4.1.2 Modèle écophysiologique simulant les flux et stocks de carbone, eau et azote

Dans l'objectif de réaliser des simulations spatialisées des cycles du carbone, eau et azote des plantations d'*Eucalyptus* du Brésil, nous sommes partis du modèle G'DAY (Comins & McMurtrie 1993; Corbeels et al. 2005b). Des modifications ont été apportées au modèle, 1) pour affiner la simulation temporelle de l'indice foliaire, et 2) pour rendre l'assimilation de carbone plus sensible à la disponibilité en eau. Une fois paramétré, le modèle modifié a permis de simuler correctement un ensemble de variables mesurées sur la parcelle

expérimentale E101, concernant les cycles du carbone, de l'eau et de l'azote. En particulier, les modifications apportées au module de bilan hydrique ont permis de simuler l'évolution temporelle du contenu en eau du sol au cours de la croissance des arbres. L'application sur 16 parcelles a offert de bons résultats de simulation de la variabilité spatiale de production de bois, grâce à la prise en compte des variations spatiales de la capacité de rétention d'eau des sols. Les résultats de simulation du LAI ont pu être évalués grâce à la comparaison avec des séries temporelles obtenues par télédétection. Des données supplémentaires de validation, notamment sur les flux d'eau simulés sur des sols de texture différente de celle du site expérimental E101, permettraient d'élargir les résultats et vérifier la pertinence du modèle modifié de bilan hydrique.

4.1.3 Utilisation de données de télédétection pour améliorer les simulations spatiales

Afin de tenter d'améliorer l'application spatialisée du modèle G'DAY, nous avons mis en oeuvre une approche de forçage du modèle grâce à des estimations d'indice foliaire issues de télédétection. La méthodologie d'estimation de l'indice foliaire, par inversion contrainte temporellement du modèle de réflectance PROSAIL, fait partie des avancées obtenues dans le cadre de ce travail de thèse. Sur les parcelles considérées, le forçage par l'indice foliaire a surtout affecté la production simulée en début de rotation, sur les sites peu productifs, où le LAI simulé par le modèle non forcé était surestimé. D'un point de vue général, l'amélioration des résultats de simulation de la variabilité spatiale de production de bois grâce au forçage par le LAI est faible, ce qui était attendu, dans la mesure où le modèle non forcé capturait déjà 95% de la variabilité d'ensemble des volumes de bois observés. Néanmoins les flux hydriques, mais aussi d'azote, sont vraisemblablement estimés de façon plus réaliste avec le modèle forcé par le LAI. Aussi peut-on penser que ces améliorations apportées par le forçage seront d'importance en cas d'application du modèle à un grand nombre de parcelles dont les propriétés physiques des sols seraient connues avec moins de précision.

4.2 Perspectives

Des questions importantes restent en suspens en relation avec les objectifs généraux de la thèse, qui étaient d'estimer des bilans robustes et spatialisés de carbone, eau et azote. Ces perspectives nécessitent la poursuite des travaux engagés, et sont présentées ci-dessous. Elles concernent d'une part le modèle écophysiologique lui-même, et d'autre part des pistes de travaux d'ordre expérimental, dont l'importance a été particulièrement mise en lumière par le travail de modélisation (cf. le schéma de la Figure 54).

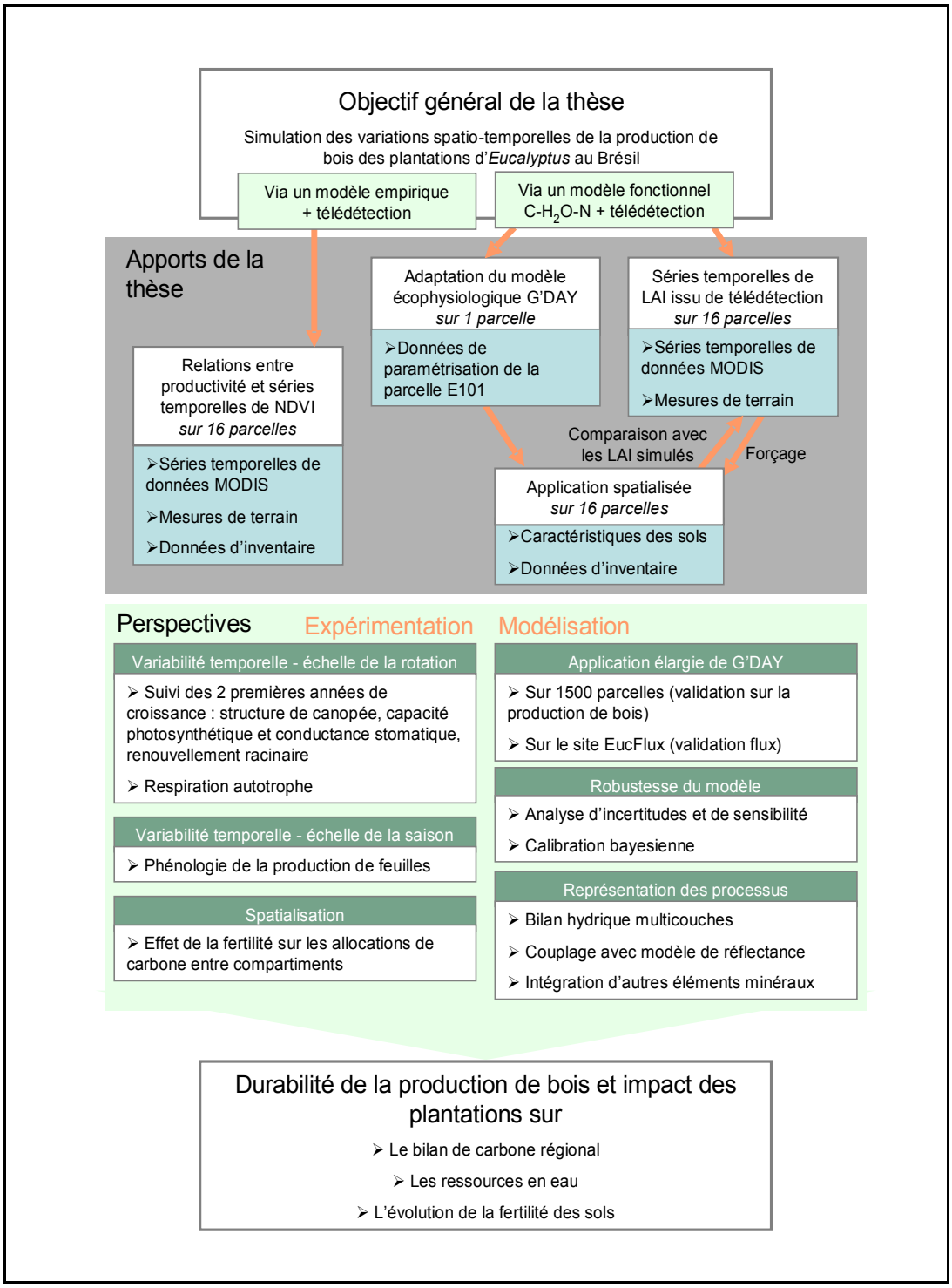


Figure 54. Schéma synthétique des travaux de thèse.

4.2.1 Poursuite du travail sur le modèle

4.2.1.1 Ajustements et validations

Les simulations de production de bois ont été validées sur 16 parcelles de productivité contrastée. Le modèle peut dès à présent être appliqué pour la validation des simulations de biomasse de bois sur un plus grand nombre de parcelles, grâce à la base de données d'inventaires de la compagnie International Paper. L'analyse des résidus de ces simulations,

sur des parcelles correspondant à des clones, régions et type de sol différents, permettra d'observer l'effet de ces facteurs sur la simulation de production de bois.

Le modèle pourra également être testé sur sa capacité à simuler les autres flux intervenant dans le bilan de carbone, et notamment la résultante : l'échange net de l'écosystème, grâce aux données du site EucFlux. L'application du modèle sur la partie sableuse du site (où est implantée la tour à flux) pour la rotation qui est en place actuellement, permettra de vérifier les simulations journalières de PPb, de Reco et d'évapotranspiration sur le site sableux. Les autres données acquises sur ce site permettront de tester aussi les simulations de contenu en eau du sol et des flux de drainage, les chutes de litières, et la respiration hétérotrophe. L'application du modèle sur le site argileux permettra en particulier d'évaluer la capacité du modèle à simuler les différences de productivité et de respiration hétérotrophe observées entre les deux sites.

Le module de dynamique de la matière organique du sol, auquel je n'ai pas touché pendant ma thèse, nécessite un important travail d'initialisation, de calibration et de validation :

- L'état d'équilibre (ou proche de l'équilibre) des pools de matière organique du sol doit être déterminé pour permettre une initialisation correcte du modèle. Dans le cadre de cette thèse, les pools de carbone et d'azote du sol ont été initialisés simplement grâce à des mesures de contenu en matière organique du sol, réparti entre compartiments grâce à des valeurs de la littérature sur des plantations d'*E. globulus* (Corbeels et al. 2005b). Les valeurs initiales obtenues de cette façon représentent vraisemblablement un état de déséquilibre des compartiments, auquel cas les flux de respiration hétérotrophe et de minéralisation simulés seront le reflet de ce déséquilibre, plutôt que des conditions environnementales (Hill 2003; Le Maire 2005). Grâce à la relative simplicité et rapidité d'exécution du modèle, on pourra effectuer l'initialisation nécessaire en simulant un grand nombre de rotations successives de plantations d'*Eucalyptus*.
- L'ajustement des paramètres de vitesses de décomposition, pour les litières d'*Eucalyptus grandis*, pourra être effectué grâce aux mesures de décomposition de litières effectuées sur le site E101.
- Le module de dynamique de la matière organique du sol pourra enfin être testé, grâce aux mesures de respiration du sol de la parcelle EucFlux. Les flux de minéralisation d'azote pourront aussi être comparés à ceux mesurés sur la parcelle E101.

4.2.1.2 Analyse d'incertitudes et de sensibilité sur les prédictions du modèle

Une fois développé, ajusté et partiellement validé, le modèle pourra être employé pour faire des simulations à court et moyen termes des bilans de carbone, d'eau et d'azote des plantations. Nous voudrons apporter des réponses à des questions précises : quel est l'échange net de l'écosystème « plantation d'*Eucalyptus* », et quelle est la productivité nette au cours de rotations successives ? Comment évolue le stock de matière organique du sol au cours de rotations successives, en termes de carbone mais aussi d'azote ? La disponibilité d'azote

minéralisable pour la croissance est-elle garantie par les pratiques actuelles de fertilisation ? Quels sont les flux d'évapotranspiration et de drainage profonds associés à la production de bois à l'échelle d'une plantation et d'une région, sur différents types de sols ?
Les variables quantitatives simulées en réponse à ces questions sont affectées par des incertitudes, qui peuvent potentiellement affecter le sens même des conclusions. Il est donc important d'estimer la confiance qu'on peut accorder aux variables simulées, par le biais d'une analyse d'incertitudes. Ces dernières sont associées aux incertitudes sur les données d'entrée et sur les valeurs des paramètres, mais aussi aux hypothèses et équations du modèle lui-même.

La complexité du modèle nous fait proposer une approche numérique pour cette analyse, impliquant quatre étapes : 1) l'évaluation de l'incertitude sur les paramètres, en intégrant pour cela le maximum de connaissances disponibles sur leur variabilité inter-parcellaire ; 2) le tirage d'un grand nombre de combinaisons de valeurs de paramètres par une procédure de type Monte Carlo ; 3) l'exécution des simulations correspondant à ces combinaisons de valeurs de paramètres ; 4) l'analyse des valeurs moyennes et variances des variables de sortie obtenues. On pourra suivre une approche semblable à celle appliquée pour l'estimation du LAI grâce à l'inversion du modèle PROSAIL et à l'indice de végétation GESAVI (Article C).
Les mêmes ensembles de simulations peuvent être utilisés pour effectuer une analyse de sensibilité, qui établit la relation entre l'incertitude sur les variables de sortie et l'incertitude sur les paramètres d'entrée. L'analyse de sensibilité permettra de déterminer quels sont les paramètres dont l'incertitude contribue le plus à l'incertitude sur les variables de sortie, et quelles sont les interactions entre les paramètres. On pourra analyser les résultats de l'analyse d'incertitude et de sensibilité au cours d'une rotation, ce qui permettra d'évaluer à quelles périodes de la croissance les incertitudes sont les plus élevées, et à quelles périodes les différents paramètres sont plus ou moins déterminants (cf. Article C).

Une perspective intéressante sera à terme d'appliquer une approche de calibration bayesienne du modèle, telle qu'elle a été proposée pour les modèles de croissance forestière par Green et al. (2000) et Van Oijen et al. (2005). La calibration bayesienne permet d'utiliser les données existant sur les variables de sortie des modèles (e.g. données d'inventaire) afin d'affiner les valeurs des paramètres d'entrée, pour lesquelles les informations expérimentales ne sont que partielles. Le modélisateur quantifie l'incertitude sur les différents paramètres, en définissant pour chacun d'entre eux une distribution de probabilité *a priori*. Puis les données sur les variables de sortie du modèle sont utilisées pour mettre à jour les ces distributions grâce au théroème de Bayes. On obtient alors une distribution *a posteriori* calibrée des paramètres. Les incertitudes sur les variables de sortie peuvent alors être déterminées de la manière présentée précédemment, après des simulations effectuées pour un ensemble de combinaisons de valeurs de paramètres échantillonnées dans les distributions *a posteriori*. L'ensemble important de données expérimentales disponibles sur nos sites nous donne la possibilité de répondre à certains gages de réussite donnés par Van Oijen et al. (2005) pour la calibration bayesienne d'un modèle de production forestière : il s'agit de disposer de données de types

variés sur les variables de sortie (e.g. croissance, mais aussi LAI, chutes de litières, teneurs en N de la biomasse, contenu en eau du sol, etc), de séries temporelles longues (rotations entières), et de mesures de bonne précision.

4.2.1.3 Amélioration de la représentation des processus

Afin d'améliorer la simulation de l'absorption de lumière par la canopée, et de permettre une meilleure adéquation avec les données de télédétection disponibles, il pourrait être intéressant de rendre le modèle capable de simuler le transfert radiatif et la réflectance de la canopée, grâce à un couplage de G'DAY avec le modèle PROSAIL décrit dans l'Article C. Le modèle simulerait ainsi directement les réflectances, qu'on pourrait valider grâce aux données MODIS, sans le passage par l'étape d'estimation du LAI et les incertitudes associées. Une procédure de forçage du modèle par les réflectances serait plus complexe à mettre en œuvre que dans le cas d'un forçage par le LAI, où les implications du forçage sur l'allocation du carbone sont prises en compte de façon simple. Par contre, le fait de simuler les réflectances directement avec le modèle est d'un grand intérêt dans l'optique de réaliser la calibration bayesienne du modèle. En effet, les données des séries temporelles de réflectance constituent une information indépendante des données d'inventaire, relativement précise, répétée dans le temps et disponible sur toutes les parcelles d'intérêt. Cette information a le potentiel d'améliorer significativement la confiance à la fois sur les estimations des paramètres d'entrée et sur les variables de sortie.

Dans notre travail nous avons vu l'importance du bilan hydrique dans l'explication de la variabilité spatiale de la productivité. Pourtant, le module de bilan hydrique utilisé reste très simpliste et peu mécaniste. Une option d'amélioration du bilan hydrique, grâce à l'implémentation d'un sous modèle plus mécaniste des flux d'eau entre le sol et l'atmosphère basé sur la démarche de Nouvellon et al. (2000), a été abordée pendant cette thèse, et nécessite un approfondissement. Ce modèle calcule itérativement le potentiel hydrique de la plante en fonction de celui des différentes couches du sol et de la demande évaporative, et pourrait donc mieux simuler le stress hydrique et ses effets physiologiques. Cette approche permettrait de mieux prendre en compte l'effet de la croissance racinaire sur l'absorption d'eau par les arbres, et permettrait une simulation plus réaliste des vitesses de transfert d'eau à travers le profil de sol. Des mesures de potentiel hydrique foliaire en relation avec le contenu en eau du sol et la conductance stomatique seraient utiles pour paramétriser ce modèle de façon satisfaisante.

Enfin, une perspective très importante concerne l'intégration progressive des flux d'éléments minéraux dans le modèle. Les flux d'azote sont déjà simulés de façon relativement détaillée par le modèle, permettant de simuler les bilans d'entrée-sortie d'azote lors de rotations successives et donc de conclure sur un des aspects de l'évolution à moyen et long termes de la fertilité des sols des plantations. Cependant, l'azote n'est pas le seul élément déterminant de la fertilité. Les essais de fertilisation menés à Itatinga au Brésil n'ont pas mis en évidence une influence forte des fertilisations azotées sur la croissance des plantations (e.g. Laclau et al.

2009) : les parcelles fertilisées avaient un LAI et une production de bois supérieure à la parcelle témoin pendant les deux premières années de croissance (40% de biomasse de bois en plus à 24 mois), mais les différences n'étaient plus significatives à l'âge de 3 ans. En revanche dans l'essai voisin de fertilisation au potassium, la production primaire nette a été multipliée presque par 2 sur les parcelles fertilisées, notamment par l'intermédiaire d'un allongement de la durée de vie des feuilles, conduisant à un LAI plus élevé. Les cycles de différents éléments minéraux peuvent être incorporés dans le modèle écophysiologique de manière relativement simple, à l'image par exemple de la formulation adoptée par le modèle ForNBM (Zhu et al. 2003b), mais les effets physiologiques des différents éléments (N, P, K, Ca, Mg, Na) devront être mieux élucidés par le biais d'expérimentations, afin de permettre la simulation de l'effet de la disponibilité des différents nutriments sur la croissance des arbres.

4.2.2 Pistes expérimentales

La démarche de modélisation a également mis l'accent sur des points particuliers qui sont encore mal connus ou mal quantifiés, et qui nécessitent la poursuite de mesures écophysiologiques détaillées. Les points présentés ici sont plus particulièrement ceux qui ont été mis en lumière dans le cadre de mon travail sur la variabilité temporelle (à la fois au cours de la rotation, et à l'échelle saisonnière) et la variabilité spatiale des flux de carbone au niveau des arbres eux-mêmes.

4.2.2.1 Variabilité au cours de la rotation : la première phase de la croissance

La première phase de croissance des arbres, entre la date de plantation et la fermeture de la canopée, est mal documentée. Pourtant, comme certains des résultats présentés dans cette thèse l'ont mis en évidence, il s'agit d'une période très dynamique où la variabilité spatiale est particulièrement forte. Il serait très utile de concentrer des efforts expérimentaux sur cette période, particulièrement sur la mesure de l'évolution de caractéristiques structurelles de la canopée (diamètres et longueurs de couronnes, LAI et SLA, angles d'inclinaison foliaire), de dynamique du système racinaire (notamment sa vitesse de renouvellement), des capacités photosynthétiques des feuilles, et des flux respiratoires.

4.2.2.2 Variabilité au cours de la rotation et dans l'espace : respiration autotrophe

La respiration autotrophe est encore très mal connue chez l'*Eucalyptus*. Des études expérimentales sont nécessaires pour mieux quantifier ces flux et leur variation au cours de la croissance. A titre d'illustration, Ryan et al. (2010) rapportent des résultats de mesure de respiration de troncs sur des *E. grandis* x *E. urophylla* brésiliens de 0.034 µmol CO_2 kgC^{-1} s^{-1} à 20°C pour des arbres de 3 ans, qui se traduisent par des valeurs 8 fois inférieures aux données qu'il a lui-même présentées pour des *Eucalyptus saligna* à Hawai (2009). Ce type de résultat pour le moins surprenant suscite beaucoup de questions sur l'ampleur réelle et les déterminants des flux respiratoires, qui seront abordées dans le cadre de la thèse d'Emilie

Kartner (encadrée par Yann Nouvellon, Daniel Epron et Nicolas Marron). Les implications en termes de modélisation des flux de carbone sont évidemment énormes.

4.2.2.3 Variabilité saisonnière : allocation de carbone vers la production de feuillage

Le modèle que nous avons appliqué ne permet pas de simuler les pics de production et de chutes de feuilles observés, dont on connaît mal le déterminisme, ni de simuler les différences spatiales de mise en place du feuillage. La compréhension de la phénologie de production et de chute de feuilles permettrait une meilleure simulation de l'évolution temporelle du LAI, et donc de tous les flux qu'il détermine. On peut penser que les pics de production de feuilles se produisent dans des conditions météorologiques et de nutrition particulières. Un suivi de la dynamique de production et sénescence foliaire pourrait être mis en place (à l'image du suivi à long terme effectué en Australie par Pook (Pook 1984; Pook et al. 1997)). Il serait intéressant à terme d'effectuer ce suivi grâce à des techniques de télédétection rapprochée, impliquant des capteurs de réflectance situés sur la tour à flux par exemple, après un travail de calibration de la méthode.

4.2.2.4 Variabilité dans l'espace : allocations et fertilité

Par manque de données expérimentales précises, nous n'avons pas inclu dans le modèle de différences d'allocation en fonction de la fertilité (e.g. allocation supérieure aux racines sur les sites moins fertiles (Landsberg & Waring 1997; Palmroth et al. 2006; Litton et al. 2007; Dezi et al. 2010)). Il s'agit pourtant d'un point très important pour la spatialisation du modèle. Sur le site du projet EucFlux, le suivi des flux composant le bilan de carbone sur deux zones de fertilité différente, et l'étude de la thèse d'Otavio Camargo Campoe sur des placettes de productivité différente au sein de la parcelle, permettront de caractériser de telles différences d'allocation du carbone. Les premiers résultats montrent déjà que la respiration du sol est supérieure sur la zone moins fertile. Il pourra être important de tenter d'élaborer grâce à ces données détaillées, des indicateurs des différences d'allocation : une piste pourrait être par exemple une variable faisant intervenir la biomasse foliaire maximale ou minimale annuelle, la surface terrière et l'âge (cf. Figure 41 du chapitre 3.5.2.1). On pourrait alors utiliser un tel indicateur pour évaluer de manière simple des différences d'allocation sur de plus nombreuses parcelles contrastées.

Les sites expérimentaux tels qu'EucFlux, fortement équipés d'instruments de mesure (et dans l'idéal, de plus nombreux expérimentateurs…) permettent de multiplier les sources de données indépendantes sur les flux de matière dans l'écosystème. Ces mesures, associées en synergie avec des techniques de télédétection et des approches de modélisation, permettent d'augmenter la fiabilité des conclusions qui seront données sur les bilans de carbone, d'eau et d'éléments minéraux et ainsi sur la durabilité de la production des plantations.

BIBLIOGRAPHIE

Almeida, A., 2004. Parameterisation of 3-PG model for fast-growing Eucalyptus grandis plantations. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 179-195.

Almeida, A., Siggins, A., Batista, T., Beadle, C., Fonseca, S., Loos, R. 2010. Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on Eucalyptus plantation production with 3-PG, a process-based growth model. Forest Ecology and Management, 259(9), 1730-1740.

Andrieu, B. & Baret, F., 1993. Indirect methods of estimating crop structure from optical measurements. Dans Colloque Structure du Couvert Végétal et Climat Lumineux: méthodes de caractérisation et applications, INRA Editions, Saumane, France. p. 285-322.

Asrar, G., Fuchs, M., Kanemasu, E.T., Hatfield, J.L. 1984. Estimating absorbed photosynthetic radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat. Agronomy Journal, 76, 300-306.

Associaçao Brasileira de Protutores de Florestas Plantadas, 2009. Anuario estatistico da ABRAF 2009, ano base 2008.

Atzberger, C., 2004. Object-based retrieval of biophysical canopy variables using artificial neural nets and radiative transfer models. Remote Sensing of Environment, 93(1-2), 53–67.

Aubinet, M., Grelle, A., Ibrom, A., Rannik, U., Moncrieff, J. 2000. Estimates of the annual net carbon and water exchange of forests: The EUROFLUX methodology. Advanced Ecological Research, 30, 113–175.

Baldocchi, D., 2008. 'Breathing' of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. Australian Journal of Botany, 56(1), 1-26.

Baldocchi, D., 1997. Measuring and modelling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought. Plant Cell and Environment, 20(9), 1108-1122.

Baldocchi, D. et al., 2001. FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. Bulletin of the American Meteorological Society, 82(11), 2415-2434.

Baldocchi, D. & Harley, P., 1995. Scaling Carbon-Dioxide and Water-Vapor Exchange from Leaf to Canopy in a Deciduous Forest .2. Model Testing and Application. Plant Cell and Environment, 18(10), 1157-1173.

Baldocchi, D.D. & Bowling, D.R., 2003. Modelling the discrimination of 13CO2 above and within a temperate broad-leaved forest canopy on hourly to seasonal time scales. Plant, Cell and Environment, 26(2), 231-244.

Baldocchi, D., Wilson, K. & Gu, L., 2002. How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest-an assessment with the biophysical model CANOAK. Tree Physiology, 22(15-16), 1065-1077.

Baldwin, V.C., Burkhart, H.E., Westfall, J.A., Peterson, K.D. 2001. Linking growth and yield and process models to estimate impact of environmental changes on growth of loblolly pine. Forest Science, 47(1), 77–82.

Ball, J., Woodrow, I. & Berry, J., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. Progress in photosynthesis research, 4, 221-224.

Ball, J., 1995. Development of Eucalyptus plantations - an Overview. Proceedings of the Regional Expert Consultation on Eucalyptus,Bangkok, Thailand 4-8 October 1993.,

Baret, F., Clevers, J. & Steven, M., 1995. The Robustness of Canopy Gap Fraction Estimates from Red and near-Infrared Reflectances - a Comparison of Approaches. Remote Sensing of

Environment, 54(2), 141-151.

Baret, F. & Guyot, G., 1991. Potentials and Limits of Vegetation Indexes for LAI and APAR Assessment. Remote Sensing of Environment, 35(2-3), 161-173.

Baret, F., Guyot, G. & Major, D.J., 1989. Crop biomass evaluation using radiometric measurements. Photogrammetria, 43(5), 241–256.

Baret, F., Jacquemoud, S. & Hanocq, J.F., 1993. The soil line concept in remote sensing. Remote Sensing Reviews, 7(1), 65–82.

Baret, F. & Buis, S., 2008. Estimating Canopy Characteristics from Remote Sensing Observations: Review of Methods and Associated Problems. Dans Advances in Land Remote Sensing. p. 173-201. Available at: http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4020-6450-0_7 [Accédé Juillet 23, 2010].

Barton, C.V.M. & North, P.R.J., 2001. Remote sensing of canopy light use efficiency using the photochemical reflectance index:: Model and sensitivity analysis. Remote Sensing of Environment, 78(3), 264–273.

Battaglia, M. & Sands, P., 1997. Modelling site productivity of Eucalyptus globulus in response to climatic and site factors. Australian Journal of Plant Physiology, 24(6), 831–850.

Battaglia, M., Sands, P., White, D., & Mummery, D. 2004. CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 251-282.

Baumgardner, M.F., Silva, L., Biehl, L., & Stoner, E. 1986. Reflectance Properties of Soils. Advances in Agronomy, 38, 1-44.

Beer, C. et al., 2010. Terrestrial Gross Carbon Dioxide Uptake: Global Distribution and Covariation with Climate. Science, 329(5993), 834.

Begue, A., 1993. Leaf-Area Index, Intercepted Photosynthetically Active Radiation, and Spectral Vegetation Indexes - a Sensitivity Analysis for Regular-Clumped Canopies. Remote Sensing of Environment, 46(1), 45-59.

Begue, A., 1992. Modeling Hemispherical and Directional Radiative Fluxes in Regular-Clumped Canopies. Remote Sensing of Environment, 40(3), 219-230.

Bermejo, I., Caņellas, I. & Miguel, A.S., 2004. Growth and yield models for teak plantations in Costa Rica. Forest Ecology and Management, 189(1-3), 97–110.

Bicheron, P. & Leroy, M., 1999. A method of biophysical parameter retrieval at global scale by inversion of a vegetation reflectance model. Remote Sensing of Environment, 67(3), 251–266.

Boles, S.H., Xiao, X., Liu, J., Zhang, Q., Munkhtuya, S., Chen, S. & Ojima, D. 2004. Land cover characterization of Temperate East Asia using multi-temporal VEGETATION sensor data. Remote Sensing of Environment, 90(4), 477–489.

Bolker, B.M., Pacala, S.W. & Parton Jr, W.J., 1998. Linear analysis of soil decomposition: insights from the CENTURY model. Ecological Applications, 8(2), 425–439.

Bonn, F. & Rochon, G., 1992. Précis de télédétection, Sillery: Presses de l'Université du Québec.

Bouillet, J., Laclau, J.P., Arnaud, M., Thongo M'Bou, A., Saint-André, L. &Jourdan, C. 2002. Changes with age in the spatial distribution of roots of Eucalyptus clone in Congo - Impact on water and nutrient uptake. Forest Ecology and Management, 171(1-2), 43-57.

Bouillet, J., Laclau, J.P., Gonçalves, J.L.M, Moreira, M.Z., Trivelin, P.C.O., Jourdan, C., Silva, E.V., Piccolo, M.C., Tsai, S.M. & Galiana, A. 2008. Mixed-species plantations of Acacia mangium and Eucalyptus grandis in Brazil: 2: Nitrogen accumulation in the stands and biological N2 fixation. Forest Ecology and Management, 255(12), 3918-3930.

Boyd, D. & Danson, F., 2005. Satellite remote sensing of forest resources: three decades of research development. Progress in Physical Geography, 29(1), 1-26.

Bracher, G.A. & Murtha, P.A., 1994. Estimation of foliar macro-nutrients and chlorophyll in Douglas-fir seedlings by leaf reflectance. Canadian Journal of Remote Sensing/Journal Canadien de Teledetection, 20(2), 102–114.

Brakke, T.W., Smith, J.A. & Harnden, J.M., 1989. Bidirectional scattering of light from tree leaves. Remote Sensing of Environment, 29(2), 175-183.

Bréda, N., Soudani, K. & Bergonzini, J.C., 2002. Mesure de l'indice foliaire en forêt. ECOFOR, 157 pp.

Breda, N., 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. Journal of Experimental Botany, 54(392), 2403-2417.

Bréda, N., Huc, R., Granier, A. & Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science, 63(6), 625-644.

Brito, J.O., Laclau, J.P., Riom, M. & Quirino, W. 2006. Le charbon de bois au Brésil = Charcoal production in Brazil. Bois et forêts des tropiques, (289), 59–68.

Brito, J., 1997. Fuelwood utilization in Brazil. Biomass and Bioenergy, 12(1), 69-74.

Burton, A., Pregitzer, K.S., Ruess, R.W., Hendrik, R.L. & Allen, M.F. 2002. Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. Oecologia, 131(4), 559-568.

Campbell, G.S., 1986. Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. Agricultural and Forest Meteorology, 36(4), 317–321.

Canadell, J.G., Le Quéré, C., Raupach, M.R., Field, C.B., Buitenhuis, E.T., Ciais, P., Conway, T.J., Gillett, N.P., Houghton, R.A. & Marland, G. 2007. Contributions to accelerating atmospheric CO2 growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104(47).

Cannell, M.G., 1999. Environmental impacts of forest monocultures: water use, acidification, wildlife conservation, and carbon storage. New Forests, 17(1), 239–262.

Cavaleri, M., Oberbauer, S. & Ryan, M., 2006. Wood CO2 efflux in a primary tropical rain forest. Global Change Biology, 12(12), 2442-2458.

Ceccato, P., Flasse, S., Tarantola, S., Jacquemoud, S. & Grégoire, J.M. 2001. Detecting vegetation leaf water content using reflectance in the optical domain. Remote Sensing of Environment, 77(1), 22-33.

Chen, J.M. & Cihlar, J., 1995. Quantifying the effect of canopy architecture on optical measurements of leaf area index using two gap size analysis methods. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 33(3), 777–787.

Chen, J.M. & Black, T.A., 1992. Defining leaf area index for non-flat leaves. Plant, Cell & Environment, 15(4), 421–429.

Chen, J.M. et al., 2002. Derivation and validation of Canada-wide coarse-resolution leaf area index maps using high-resolution satellite imagery and ground measurements. Remote Sensing of Environment, 80(1), 165–184.

Chen, J. & Leblanc, S., 1997. A four-scale bidirectional reflectance model based on canopy architecture. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 35(5), 1316-1337.

Chen, J.M. & Cihlar, J., 1996. Retrieving leaf area index of boreal conifer forests using Landsat TM images. Remote Sensing of Environment, 55(2), 153-162.

Cho, J., Oki, T., Yeh, P.J.F., Kanae, S. & Kim, W. 2010. The effect of estimated PAR uncertainties on the physiological processes of biosphere models. Ecological Modelling, 221(12), 1575-1579.

Chopping, M. , Moisen, G.G., Su, L., Laliberte, A., Rango, A., Martonchik, J.V. & Peters, D. 2008. Large area mapping of southwestern forest crown cover, canopy height, and biomass using the NASA Multiangle Imaging Spectro-Radiometer. Remote Sensing of Environment, 112(5), 2051–2063.

Ciais, P. et al., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. Nature, 437(7058), 529-533.

Ciais, P. et al., 2008. Carbon accumulation in European forests. Nature Geoscience, 1(7), 425-429.

Clark, K.L., Gholz, H.L. & Castro, M.S., 2004. Carbon dynamics along a chronosequence of slash pine plantations in north Florida. Ecological Applications, 14(4), 1154–1171.

Clevers, J. & Van Leeuwen, H.J.C., 1996. Combined use of optical and microwave remote sensing data for crop growth monitoring. Remote Sensing of Environment, 56(1), 42–51.

Close, D.C., Battaglia, M., Davidson, N, & Beadle, C. 2004. Within-canopy gradients of nitrogen and photosynthetic activity of Eucalyptus nitens and Eucalyptus globulus in response to nitrogen nutrition. Australian Journal of Botany, 52(1), 133.

Collet, C. & Caloz, R., 2001. Précis de télédétection: Traitements numériques d'images de télédétection, PUQ.

Combal, B. , Baret, F., Weiss, M., Trubuil, A., Mace, D., Pragnere, A., Myeni, R., Knyazikhin, Y. & Wang, L. 2003. Retrieval of canopy biophysical variables from bidirectional reflectance:: Using prior information to solve the ill-posed inverse problem. Remote sensing of environment, 84(1), 1–15.

Comins, H. & McMurtrie, R., 1993. Long-Term Response of Nutrient-Limited Forests to CO2 Enrichment - Equilibrium Behavior of Plant-Soil Models. Ecological Applications, 3(4), 666-681.

Coops, N. & Hember, R., 2009. Physiologically derived predictions of Douglas-fir site index in British Columbia. Forestry Chronicle, 85(5), 733-744.

Coops, N., Jassal, R.S., Leuning, R., Black, A.T. & Morgenstern, K. 2007. Incorporation of a soil water modifier into MODIS predictions of temperate Douglas-fir gross primary productivity: Initial model development. Agricultural and Forest Meteorology, 147(3-4), 99-109.

Coops, N. & Waring, R., 2001. Assessing forest growth across southwestern Oregon under a range of current and future global change scenarios using a process model, 3-PG. Global Change Biology, 7(1), 15-29.

Coops, N., Waring, R. & Landsberg, J., 1998. Assessing forest productivity in Australia and New Zealand using a physiologically-based model driven with averaged monthly weather data and satellite-derived estimates of canopy photosynthetic capacity. Forest Ecology and Management, 104(1-3), 113-127.

Corbeels, M. , McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., Mendham, D.S., Grove, T.S. & O'Connell, A.M. 2005c. Long-term changes in productivity of eucalypt plantations under different harvest residue and nitrogen management practices: A modelling analysis. Forest Ecology and Management, 217(1), 1-18.

Corbeels, M., McMurtrie, R., Pepper, D. & O'Connell, A., 2005a. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations Part I. Structure, calibration and analysis of the decomposition model. Ecological Modelling, 187(4), 426-448.

Corbeels, M. McMurtrie, R., Pepper, D. & O'Connell, A., 2005b. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations. Part II. Simulating growth and nitrogen mineralisation of Eucalyptus globulus plantations in south-western Australia. Ecological Modelling, 187(4), 449-474.

Couwenberg, J., Dommain, R. & Joosten, H., 2009. Greenhouse gas fluxes from tropical peatlands in south-east Asia. Global Change Biology, 16(6), 1715-1732.

Cutini, A., Matteucci, G. & Mugnozza, G., 1998. Estimation of leaf area index with the Li-Cor LAI 2000 in deciduous forests. Forest Ecology and Management, 105(1-3), 55-65.

Dale, G. & Dieters, M., 2007. Economic returns from environmental problems: Breeding salt- and drought-tolerant eucalypts for salinity abatement and commercial forestry. Ecological Engineering, 31(3), 175-182.

d'Annunzio, R. , Conche, S., Landais, D., Saint-André, L., Joffre, R. & Barthes, B. 2008. Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and Eucalyptus plantations in Congo. Forest Ecology and Management, 255(3-4), 1050-1056.

Datt, B., 1999. Remote sensing of water content in Eucalyptus leaves. Australian Journal of Botany, 47(6), 909–923.

Daughtry, C.S.T., Gallo R., Goward, S., Prince, S. & Kustas, W. 1992. Spectral estimates of absorbed

radiation and phytomass production in corn and soybean canopies. Remote Sensing of Environment, 39(2), 141–152.

Dauzat, J., 1993. Simulated plants and radiative transfer simulations. Dans Colloque Structure du Couvert Végétal et Climat Lumineux: méthodes de caractérisation et applications, INRA Editions, Saumane, France. p. 271–278.

Davi, H. , Dufrene, E., Granier, A., Le Dantec, V., Barbaroux, C., Francois, C. & Breda, N. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part II: Validation of the main processes from organ to stand scale. Ecological Modelling, 185(2-4), 387-405.

De Pury, D.G.G. & Farquhar, G.D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. Plant Cell and Environment, 20(5), 537–557.

Deckmyn, G., Evans, S.P. & Randle, T.J., 2006. Refined pipe theory for mechanistic modeling of wood development. Tree Physiology, 26(6), 703-717.

Deering, D., Rouse, J., Haas, R. & Schell, J. 1975. Measuring forage production of grazing units from Landsat MSS data. International Symposium on Remote Sensing of Enviornment 10th, Ann Arbor, Michigan, USA, 1169-1178.

Del Lungo, A., Ball, J. & Carle, J., 2006. Global Planted Forests Thematic Study, Results and analysis. FAO Working Paper, 38.

Delécolle, R., Maas, S., Guérif, M. & Baret, F. 1992. Remote sensing and crop production models: present trends. ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing, 47(2-3), 145–161.

Demarez, V., Duthoit, S., Baret, F., Weiss, M. & Dedieu, G. 2008. Estimation of leaf area and clumping indexes of crops with hemispherical photographs. Agricultural and Forest Meteorology, 148(4), 644-655.

Denman, K.L. et al., 2007. Couplings Between Changes in the Climate System and Biogeochemistry, Chapter 7 in: Climate Change 2007: The Physical Science Basis, The IPCC Fourth Assessment Report, Intergovernmental Panel on Climate Change, Cambridge University Press, Cambridge.

Desai, A.R., Bolstad, P., Cook, B., Davis, K. & Carey, E. 2005. Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. Agricultural and Forest Meteorology, 128(1-2), 33–55.

Dezi, S., Medlyn, B., Tonon, G. & Magnani, F. 2010. The effect of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a model-based analysis. Global Change Biology, 16(5), 1470–1486.

van Dijk, A.I., Hairsine, P., Arancibia, J. & Dowling, T. 2007. Reforestation, water availability and stream salinity: A multi-scale analysis in the Murray-Darling Basin, Australia. Forest Ecology and Management, 251(1-2), 94–109.

van Dijk, A.I. & Keenan, R.J., 2007. Planted forests and water in perspective. Forest Ecology and Management, 251(1-2), 1–9.

Disney, M.I., Lewis, P. & North, P.R.J., 2000. Monte Carlo ray tracing in optical canopy reflectance modelling. Remote Sensing Reviews, 18(2), 163.

Dovey, S. & du Toit, B., 2006. Calibration of LAI-2000 canopy analyser with leaf area index in a young eucalypt stand. Trees - Structure and Function, 20(3), 273-277.

Dovey, S.B. & Toit, B., 2005. Calibration of LAI-2000 canopy analyser with leaf area index in a young eucalypt stand. Trees, 20(3), 273-277.

Dufrêne, E., Davi, H., Francois, C., le Maire, G., le Dantec, V. & Granier, A. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. Ecological Modelling, 185(2-4), 407-436.

Dufrêne, E. & Bréda, N., 1995. Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. Oecologia, 104(2), 156–162.

Duursma, R.A., Marshall, J.D. & Robinson, A.P., 2003. Leaf area index inferred from solar beam transmission in mixed conifer forests on complex terrain. Agricultural and Forest Meteorology, 118(3-4), 221–236.

Dye, P.J., Jacobs, S. & Drew, D., 2004. Verification of 3-PG growth and water-use predictions in twelve Eucalyptus plantation stands in Zululand, South Africa. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 197-218.

Dzierzon, H. & Mason, E.G., 2006. Towards a nationwide growth and yield model for radiata pine plantations in New Zealand. Canadian Journal of Forest Research, 36(10), 2533–2543.

Eamus, D., O'Grady, A.P. & Hutley, L., 2000. Dry season conditions determine wet season water use in the wet-tropical savannas of northern Australia. Tree Physiology, 20(18), 1219.

Eglin, T., Francois, C., Michelot, A., Delpierre, N. & Damesin C. 2010. Linking intra-seasonal variations in climate and tree-ring [delta]13C: A functional modelling approach. Ecological Modelling, 221(15), 1779-1797.

Elser, J.J., Bracken, M., Cleland, E., Gruner, D., Harpole, W., Hillebrand, H., Ngai, J., Seabloom, E., Shurin, J. & Smith, J. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. Ecology Letters, 10(12), 1135–1142.

Epron, D., Marsden, C., Thongo M'Bou, A., Saint-André, L., d'Annunzio, R. & Nouvellon, Y. 2009. Soil carbon dynamics following afforestation of a tropical savannah with Eucalyptus in Congo. Plant and soil, 323(1), 309–322.

Epron, D., Nouvellon, Y., Deleporte, P., Ifo, S., Kazotti, G., Thongo M'bou, A., Mouvondy, W., Saint-André, L., Roupsard, O., Jourdan, C. & Hamel, O. 2006. Soil carbon balance in a clonal Eucalyptus plantation in Congo: effects of logging on carbon inputs and soil CO2 efflux. Global Change Biology, 12(6), 1021-1031.

Epron, D., Nouvellon, Y., Roupsard, O., Mouvondy, W., Mabiala, A., Saint-André, L., Joffre, R., Jourdan, C., Bonnefond, J.M., Berbigier, P. & Hamel, O. 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. Forest Ecology and Management, 202(1-3), 149-160.

Esprey, L., Sands, P. & Smith, C., 2004. Understanding 3-PG using a sensitivity analysis. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 235-250.

Fallot, A., Saint-André, L., le Maire, G., Laclau, J.P., Nouvellon, Y., Marsden, C., Bouillet, J.P., Silva, T., Piketty, M.G. & Hamel, O. 2009. Biomass sustainability, availability and productivity. Revue de Métallurgie, (10), 410–418.

FAO, 2007. State of the World's Forests 2007.

FAO, 2006. Global Forest Resources Assessment 2005. Progress Towards Sustainable Forest Management. Forestry Paper, 147, 737–750.

Farley, K.A. , Pineiro, G. , Palmer, S., Jobbagy, E. & Jackson, R. 2008. Stream acidification and base cation losses with grassland afforestation. Water Resources Research, 44.

Farquhar, G., Voncaemmerer, S. & Berry, J., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO2 assimilation in leaves of C3 species. Planta, 149, 78-90.

Fassnacht, K.S., Gower, S.T., Norman, J.M. & McMurtrie, R.E. 1994. A comparison of optical and direct methods for estimating foliage surface area index in forests. Agricultural and Forest Meteorology, 71(1-2), 183–207.

Feigenwinter, C., Bernhofer, C. & Vogt, R., 2004. The influence of advection on the short term CO 2-budget in and above a forest canopy. Boundary-Layer Meteorology, 113(2), 201–224.

Feret, J.B, François, C., Asner, G., Gitelson, A., Martin, R., Bidel, L., Ustin, S., le Maire, G. & Jacquemoud, S. 2008. PROSPECT-4 and 5: Advances in the leaf optical properties model separating photosynthetic pigments. Remote Sensing of Environment, 112(6), 3030–3043.

Fontes, L., Landsberg, J., Tomé, J., Tomé, M., Pacheco, C., Soares, P. & Araujo, C. 2006. Calibration and testing of a generalized process-based model for use in Portuguese eucalyptus plantations. Canadian Journal of Forest Research, 36(12), 3209-3221.

Foody, G., 2003. Predictive relations of tropical forest biomass from Landsat TM data and their transferability between regions. Remote Sensing of Environment, 85(4), 463-474.

Frazer, G.W., Canham, C.D. & Lertzman, K.P., 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation, Copyright.

Galbraith, D., Levy, P., Sitch, S., Huntingford, C., Cox, P, Williams, M. & Meir, P. 2010. Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. New Phytologist, 187(3), 647–665.

Gamon, J.A, Field, C., Goulden, M., Griffin, K., Hartley, A., Joel, G., Penuelas, J. & Valentini, R. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. Ecological Applications, 5(1), 28–41.

Gamon, J., Serrano, L. & Surfus, J., 1997. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels. Oecologia, 112(4), 492-501.

Garrigues, S., Allard, D., Baret, F. & Weiss, M. 2006. Influence of landscape spatial heterogeneity on the non-linear estimation of leaf area index from moderate spatial resolution remote sensing data. Remote sensing of environment, 105(4), 286–298.

Gastellu-Etchegorry, J.P., Demarez, V., Pinel, V. & Zagolski, F. 1996. Modeling radiative transfer in heterogeneous 3-D vegetation canopies. Remote Sensing of Environment, 58(2), 131–156.

Gastellu-Etchegorry, J.P., Zagolski, F. & Romier, J., 1996. A simple anisotropic reflectance model for homogeneous multilayer canopies. Remote Sensing of Environment, 57(1), 22–38.

Gebreslasie, M.T., 2010. The estimation of Eucalyptus plantation forest structural attributes using medium and high spatial resolution satellite imagery. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 12. S23-S26.

Gifford, R.M., 2003. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. Functional Plant Biology, 30(2), 171.

Gilabert, M., Gonzales-Piqueras J., Garcia-Haro, F. & Melia, J. 2002. A generalized soil-adjusted vegetation index. Remote Sensing of Environment, 82(2-3), 303-310.

Gillanders, S.N., Coops, N., Wulder, M., Gergel, S. & Nelson, T. 2008. Multitemporal remote sensing of landscape dynamics and pattern change: describing natural and anthropogenic trends. Progress in Physical Geography, 32(5), 503-528.

Gobron, N., Pinty, B., Melin, F., Taberner, M., Verstraete, M., Robustelli, M. & Widlowski, J.L. 2007. Evaluation of the MERIS/ENVISAT FAPAR product. Advances in Space Research, 39(1), 105-115.

Göckede, M., Rebmann, C. & Foken, T., 2004. A combination of quality assessment tools for eddy covariance measurements with footprint modelling for the characterisation of complex sites. Agricultural and Forest Meteorology, 127(3-4), 175–188.

Goel, N. & Strebel, D., 1984. Simple Beta Distribution Representation of Leaf Orientation in Vegetation Canopies. Agronomy Journal, 76(5), 800-802.

Goetz, S. & Prince, S., 1996. Remote sensing of net primary production in boreal forest stands. Agricultural and Forest Meteorology, 78(3-4), 149-179.

Gonçalves, J.L.d.M., Stape, J.L., Laclau, J.P., Smethurst, P. & Gava, J.L. 2004. Silvicultural effects on the productivity and wood quality of eucalypt plantations. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 45-61.

Gong, P., Pu, R. & Miller, J.R., 1995. Coniferous forest leaf area index estimation along the Oregon transect using compact airborne spectrographic imager data. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 61(9), 1107–1117.

Goodwin, D.C. & Jones, C.A., 1991. Nitrogen dynamics in soil plant system. Modelling Plant and Soil Systems. American Society of Agronomy Inc., Madison, Wisconson.

Goulden, M.L., Munger, J., Fan, S., Daube, B. & Wofsy, S. 1996. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. Global Change Biology, 2(3), 169–182.

Govaerts, Y.M., Verstraete, M.M. & Eumetsat, D., 1998. Raytran: a Monte Carlo ray-tracing model to compute lightscattering in three-dimensional heterogeneous media. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 36(2), 493–505.

Goward, S.N., Markham, B., Dye, D., Dulaney, W., & Yang, J. 1991. Normalized difference vegetation index measurements from the Advanced Very High Resolution Radiometer. Remote Sensing of Environment, 35(2-3), 257–277.

Goward, S. & Huemmrich, K., 1992. Vegetation Canopy PAR Absorptance and the Normalized Difference Vegetation Index - an Assessment Using the Sail Model. Remote Sensing of Environment, 39(2), 119-140.

Goward, S.N. & Dye, D.G., 1987. Evaluating North American net primary productivity with satellite observations. Advances in Space Research, 7(11), 165-174.

Goward, S.N., Tucker, C.J. & Dye, D.G., 1985. North American vegetation patterns observed with the NOAA-7 advanced very high resolution radiometer. Vegetatio, 64(1), 3-14.

Gower, S.T., McMurtrie, R.E. & Murty, D., 1996. Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. Trends in Ecology & Evolution, 11(9), 378–382.

Gower, S., Kucharik, C. & Norman, J., 1999. Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. Remote Sensing of Environment, 70(1), 29-51.

Grace, J., Malhi, Y., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A.C., Meir, P. & Miranda, H.S. 1996. The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. Global Change Biology, 2(3), 209–217.

Grace, J., Nichol, C., Disney, M., Lewis, P., Quaife, T. & Bowyer, P. 2007. Can we measure terrestrial photosynthesis from space directly, using spectral reflectance and fluorescence? Global Change Biology, 13(7), 1484–1497.

Granier, A., Bréda, N., Biron, P. & Villette, S. 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. Ecological modelling, 116(2-3), 269–283.

Granier, A. et al., 2007. Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. Agricultural and Forest Meteorology, 143(1-2), 123-145.

Green, C.F., 1987. Nitrogen nutrition and wheat growth in relation to absorbed solar radiation. Agricultural and Forest Meteorology, 41(3-4), 207–248.

Green, E.J., MacFarlane, D.W. & Valentine, H.T., 2000. Bayesian synthesis for quantifying uncertainty in predictions from process models. Tree Physiology, 20(5-6), 415-419.

Guyot, G., 1999. Climatologie de l'environnement: cours et exercices corrigés, Dunod.

Hall, R.J., Skakun, R., Arsenault, E. & Case, B. 2006. Modeling forest stand structure attributes using Landsat ETM+ data: Application to mapping of aboveground biomass and stand volume. Forest Ecology and Management, 225(1-3), 378–390.

Halliday, J.C., Tate, K., McMurtrie, R.E. & Scott, N.A. 2003. Mechanisms for changes in soil carbon storage with pasture to Pinus radiata land-use change. Global Change Biology, 9(9), 1294–1308.

Halter, R., Sands, R., Nambiar, E. & Ashton, D. 1996. Elongation of Eucalyptus roots during day and night. Tree Physiology, 16(11-12), 877-881.

Hamel, O. & Laclau, J.P., 1995. Création d'une filière bois énergie à Pointe Noire. Bois et forêts des tropiques, 251(2), 35–42.

Hanson, P.J. et al., 2004. Oak forest carbon and water simulations: model intercomparisons and evaluations against independent data. Ecological Monographs, 74(3), 443–489.

Harley, P. & Baldocchi, D., 1995. Scaling Carbon-Dioxide and Water-Vapor Exchange from Leaf to Canopy in a Deciduous Forest .1. Leaf Model Parametrization. Plant Cell and Environment, 18(10), 1146-1156.

Hedin, L.O., Brookshire, E., Menge, D. & Barron, A. 2005. The Nitrogen Paradox in Tropical Forest Ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40. 613-635

Henderson, K. & Badhwar, G., 1984. An initial model for estimating soybean development stages from spectral data. Remote Sensing of Environment, 14(1-3), 55-63.

Hill, M.J., 2003. Generating generic response signals for scenario calculation of management effects on carbon sequestration in agriculture: approximation of main effects using CENTURY. Environmental Modelling & Software, 18(10), 899–913.

Houborg, R., Soegaard, H. & Boegh, E., 2007. Combining vegetation index and model inversion methods for the extraction of key vegetation biophysical parameters using Terra and Aqua MODIS reflectance data. Remote sensing of environment, 106(1), 39–58.

Huemmrich, K.F. & Goward, S.N., 1997. Vegetation canopy PAR absorptance and NDVI: An assessment for ten tree species with the SAIL model. Remote Sensing of Environment, 61(2), 254-269.

Huete, A., Didan, K., Miura, T., Rodtriguez, E., Gao, X. & Ferreira, L.G. 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. Remote Sensing of Environment, 83(1-2), 195-213.

Huete, A., Justice, C. & Liu, H., 1994. Development of vegetation and soil indices for MODIS-EOS. Remote Sensing of Environment, 49(3), 224–234.

Huete, A.R., 1988. A soil-adjusted vegetation index (SAVI). Remote sensing of environment, 25(3), 295–309.

Huete, A.R. et al., 1997. A comparison of vegetation indices over a global set of TM images for EOS-MODIS. Remote Sensing of Environment, 59(3), 440–451.

Huete, A. & Liu, H., 1994. An Error and Sensitivity Analysis of the Atmospheric-Correcting and Soil-Correcting Variants of the NDVI for the Modis-Eos. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 32(4), 897-905.

Hutyra, L.R., Munger, J., Saleska, S., Gottlieab, E., Daube, B., Dunn, A., Amaral, D., De Camargo, P. & Wofsy, S. 2007. Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. Journal of Geophysical Research, 112.

Hyer, E.J. & Goetz, S.J., 2004. Comparison and sensitivity analysis of instruments and radiometric methods for LAI estimation: assessments from a boreal forest site. Agricultural and Forest Meteorology, 122(3-4), 157–174.

Hyyppä, J. , Hyyppä, H., Inkinen, M., Engdahl, M., Linko, S. & Zhu, Y., 2000. Accuracy comparison of various remote sensing data sources in the retrieval of forest stand attributes. Forest Ecology and Management, 128(1-2), 109-120.

Iglesias-Trabado, G., Carballeira-Tenreiro, R. & Folgueira-Lozano, J., 2009. Eucalyptus universalis: Global cultivated Eucalyptus forests Map Version 1.2. Dans GIT Forestry Consulting's EUCALYPTOLOGICS: Information resources on Eucalyptus cultivation worldwide. Retrieved from http://www.git-forestry.com [October 19th 2009].

Jackson, R.B., Jobbagy, E., Avissar, R., Roy, S., Barrett, D., Cook, C., Farley, K., le Maitre, D., McCarl, B. & Murray, B. 2005. Trading water for carbon with biological carbon sequestration. Science, 310(5756), 1944.

Jacquemoud, S, Bacour, C., Poilve, H. & Frangi, J.P. 2000. Comparison of Four Radiative Transfer Models to Simulate Plant Canopies Reflectance:: Direct and Inverse Mode. Remote Sensing of Environment, 74(3), 471–481.

Jacquemoud, S. & Baret, F., 1990. PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra. Remote sensing of environment, 34(2), 75–91.

Jacquemoud, S., Baret, F., Andrieu, B., Danson, F. & Jaggard, K. 1995. Extraction of vegetation biophysical parameters by inversion of the PROSPECT+ SAIL models on sugar beet canopy reflectance data. Application to TM and AVIRIS sensors. Remote sensing of environment, 52(3), 163–172.

Jacquemoud, S., Baret, F. & Hanocq, J.F., 1992. Modeling spectral and bidirectional soil reflectance. Remote Sensing of Environment, 41(2-3), 123–132.

Jacquemoud, S., Verhoef, W., Baret, F., Bacour, C., Zarco-Tejada, P., Asner, G., Francois, C. & Ustin, S. 2009. PROSPECT + SAIL models: A review of use for vegetation characterization. Remote Sensing of Environment, 113(Supplement 1), S56-S66.

Jahan, N. & Gan, T.Y., 2009. Modeling gross primary production of deciduous forest using remotely sensed radiation and ecosystem variables. Journal of Geophysical Research, 114(G4), G04026.

Jansen, E. et al., 2007. Paleoclimate. Dans Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B Averyt, M. Tignor and H.L. Miller.

Jarvis, P.G., 1995. Scaling processes and problems. Plant, Cell & Environment, 18(10), 1079–1089.

Jin, Y.-. & Liu, C., 1997. Biomass retrieval from high-dimensional active/passive remote sensing data by using artificial neural networks. International Journal of Remote Sensing, 18(4), 971.

Jobbagy, E.G. & Jackson, R.B., 2004. Groundwater use and salinization with grassland afforestation. Global Change Biology, 10(8), 1299–1312.

Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M. & Baret, F. 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination - Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology, 121(1-2), 19-35.

Jones, D.L., Nguyen, C. & Finlay, R.D., 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil–root interface. Plant and Soil, 321(1-2), 5-33.

Jones, D.L., Hodge, A. & Kuzyakov, Y., 2004. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. New Phytologist, 163(3), 459-480.

Jourdan, C., Silva, E., Gonçalves, J.L.M., Ranger, J., Moreira, R.M. & Laclau, J.P. 2008. Fine root production and turnover in Brazilian Eucalyptus plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. Forest Ecology and Management, 256(3), 396-404.

Karl, M., Guenther, A., Köble, R., Leip, A. & Seufert, G. 2009. A new European plant-specific emission inventory of biogenic volatile organic compounds for use in atmospheric transport models. Biogeosciences, 6(6), 1059–1087.

Kaufman, Y. & Tanre, D., 1992. Atmospherically resistant vegetation index (ARVI) for EOS-MODIS. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 30(2), 261-270.

Keith, H., Mackey, B.G. & Lindenmayer, D.B., 2009. Re-evaluation of forest biomass carbon stocks and lessons from the world's most carbon-dense forests. Proceedings of the National Academy of Sciences, 106(28), 11635-11640.

King, D.A., 1997. The functional significance of leaf angle in Eucalyptus. Australian Journal of Botany, 45(4), 619–639.

Kirschbaum, M., Keith, H., Leuning, R., Cleugh, H., Jacobsen, R., van Gorsel, E. & Raison, R.J. 2007. Modelling net ecosystem carbon and water exchange of a temperate Eucalyptus delegatensis forest using multiple constraints. Agricultural and Forest Meteorology, 145(1-2), 48-68.

Kirschbaum, M., King, D., Comins, H., McMurtrie, R.E., Medlyn, B., Pongracic, S., Murty, D., Keith, H., Raison, R., Khanna, P. & Sheriff, D. 1994. Modeling Forest Response to Increasing CO2 Concentration under Nutrient-Limited Conditions. Plant Cell Environment., 17(10), 1081-1099.

Kirschbaum, M.U.F., 1999. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. Ecological Modelling, 118(1), 17-59.

Kirschbaum, M. & Farquhar, G., 1984. Temperature Dependence of Whole-Leaf Photosynthesis in Eucalyptus pauciflora Sieb. Ex Spreng. Functional Plant Biology, 11(6), 519-538.

Kljun, N., Catalanca, P., Rotach, M. & Schmid, H. 2004. A simple parameterisation for flux footprint predictions. Boundary-Layer Meteorology, 112(3), 503–523.

Knyazikhin, Y. et al., 1999. MODIS leaf area index (LAI) and fraction of photosynthetically active

radiation absorbed by vegetation (FPAR) product (MOD15) algorithm theoretical basis document. Theoretical Basis Document, NASA Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD, 20771.

Knyazikhin, Y. & Marshak, A., 1991. Fundamental equations of radiative transfer in leaf canopies, and iterative methods for their solution. Photon-vegetation interactions: applications in optical remote sensing and plant ecology, 9.

Knyazikhin, Y., Martonchik, J., Myneni, R., Diner, D. & Running, S. 1998. Synergistic algorithm for estimating vegetation canopy leaf area index and fraction of absorbed photosynthetically active radiation from MODIS and MISR data. Journal of Geophysical Research, 103(D24), 32257–32276.

Kobayashi, H., Suzuki, R. & Kobayashi, S., 2007. Reflectance seasonality and its relation to the canopy leaf area index in an eastern Siberian larch forest: Multi-satellite data and radiative transfer analyses. Remote Sensing of Environment, 106(2), 238-252.

Koetz, B., Baret, F., Poilvé, H. & Hill, J. 2005. Use of coupled canopy structure dynamic and radiative transfer models to estimate biophysical canopy characteristics. Remote sensing of environment, 95(1), 115–124.

Körner, C., 2003. Carbon limitation in trees. Journal of Ecology, 91(1), 4–17.

Kowalski, A., Loustau, D., Berbigier, P., Manca, G., Tedeschi, V., Borghetti, M., Valentini, R., Kolari, P., Berninger, F., Rannik, U., Hari, P, Rayment, M., Mencuccini, M. & Moncrieff, J. 2004. Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. Global Change Biology, 10(10), 1707-1723.

Kucharik, C.J., Norman, J., Murdock, L. & Gower, S.T. 1997. Characterizing canopy nonrandomness with a multiband vegetation imager (MVI). Journal of Geophysical Research, 102(D24), 29455.

Kucharik, C., Norman, J. & Gower, S., 1999. Characterization of radiation regimes in nonrandom forest canopies: theory, measurements, and a simplified modeling approach. Tree Physiology, 19(11), 695-706.

Kutsch, W., Bahn, M. & Heinemeyer, A., 2009. Soil Carbon Dynamics-an Integrated Methodology Cambridge University Press., Cambridge, United Kingdom.

Kuusk, A., 1995. A Markov chain model of canopy reflectance. Agricultural and Forest Meteorology, 76(3-4), 221-236.

Kuusk, A. & Nilson, T., 2000. A Directional Multispectral Forest Reflectance Model. Remote Sensing of Environment, 72(2), 244-252.

Kuzyakov, Y., 2006. Sources of CO2 efflux from soil and review of partitioning methods. Soil Biology & Biochemistry, 38(3), 425-448.

Laclau, J.P., 2003. Nutrient cycling in a clonal stand of Eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo 2. Chemical composition of soil solutions. Forest Ecology and Management, 180(1-3), 527-544.

Laclau, J.P., Levillain, J., Deleporte, P., Nzila, JdD., Bouillet, J.P, Saint-André, L., Versini, A., Mareschal, L., Nouvellon, Y., Thongo M'Bou, A. & Ranger, J. 2010. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in Eucalyptus plantations established on a sandy tropical soil. Forest Ecology and Management (in press).

Laclau, J.P., 2000. Dynamics of mineral functioning of a Eucalyptus plantation. Influence of afforestation on a savanna soil of the Congolese littoral; consequences for the management of industrial plantations. Institut National Agronomique Paris-Grignon, INAPG,

Laclau, J.P., Arnaud, M., Bouillet, J.P. & Ranger, J. 2001. Spatial distribution of Eucalyptus roots in a deep sandy soil in the Congo: relationships with the ability of the stand to take up water and nutrients. Tree Physiology, 21(2-3), 129-136.

Laclau, J.P., Bouillet, J.P., Gonçalvez, J.L.M., Silva, E., Jourdan, C., Cunha, M., Moreira, R.M., Saint-André, L., Maquère, V., Nouvellon, Y. & Ranger, J. 2008. Mixed-species plantations of Acacia

mangium and Eucalyptus grandis in Brazil: 1. Growth dynamics and aboveground net primary production. Forest Ecology and Management, 255(12), 3905-3917.

Laclau, J.P., Ranger, J., Gonçalves, J.L.M, Deleporte, P., Krushe, A., Thongo M'Bou, A., Nouvellon, Y. & Bouillet, J.P. 2008. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations: main features shown by 10 years of monitoring in Congo and Brazil. Available at: http://www.ipef.br/iufro2008/program.asp#Highlights.

Laclau, J.P., Almeida, J., Gonçalves, J.L.M., Saint-André, L., Ventura, M., Ranger, J., Moreira, R.M. & Nouvellon, Y. 2009. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. Tree Physiology, 29(1), 111-124.

Laclau, J.P., Ranger, J., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Marlet, S. & Bouillet, J.P. 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of Eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo3. Input–output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. Forest Ecology and Management, 210(1-3), 375-391.

Laclau, J.P., Ranger, J., Bouillet, J.P., Nzila, JdD.& Deleporte, P. 2003. Nutrient cycling in a clonal stand of Eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo: 1. Chemical composition of rainfall, throughfall and stemflow solutions. Forest Ecology and Management, 176(1-3), 105-119.

Laclau, J.P., Ranger, J., Gonçalves, J.L.M., Maquère, V., Krusche, A., Thongo M'Bou, A., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.P. & Piccolo, M. 2010. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations: Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. Forest Ecology and Management, 259(9), 1771-1785.

Lagergren, F., Eklundh, L., Grelle, A., Lundblad, M., Mölder, M., Lankreijer, H., Lindroth, A. 2005. Net primary production and light use efficiency in a mixed coniferous forest in Sweden. Plant, Cell & Environment, 28(3), 412–423.

Laisk, A. & Oja, V., 1998. Dynamics of leaf photosynthesis: rapid-response measurements and their interpretations, Csiro Publishing.

Landsberg, J. & Sands, P., 2010. Physiological Ecology of Forest Production: Principles, Processes and Models, Elsevier Science & Technology.

Landsberg, J. & Waring, R., 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. Forest Ecology and Management, 95(3), 209-228.

Lasslop, G., Reichstein, M., Papale, D., Richardson, A., Arneth, A., Barr, A., Stoy, P. & Wohlfahrt, G., 2010. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. Global Change Biology, 16(1), 187-208.

Le Maire, G., 2005. Détermination du bilan de carbone de la forêt de Fontainebleau: apport de la télédétection pour la spatialisation des paramètres d'entrée. Thèse. Orsay: Université de Paris-Sud.

Le Maire, G., Francois, C., Soudani, K., Davi, H., le Dantec, V., Saugier, B. & Dufrene E. 2006. Forest leaf area index determination: a multiyear satelliteindependent method based on within-stand normalized difference vegetation index spatial variability. Journal of geophysical research, 111(G2), G02027.

Le Maire, G., Davi, H., Soudani, K., Francois, C., le Dantec, V. & Dufrêne, E. 2005. Modeling annual production and carbon fluxes of a large managed temperate forest using forest inventories, satellite data and field measurements. Tree Physiology, 25 (7), 859-872.

Leuning, R., 1990. Modelling stomatal behaviour and photosynthesis of Eucalyptus grandis. Australian Journal of Plant Physiology, 17(2), 159–175.

Lewis, S.L. , Lloyd, J., Sitch, S., Mitchard, E. & Laurance, W. 2009. Changing Ecology of Tropical Forests: Evidence and Drivers. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 40(1), 529-549.

Li, X. & Strahler, A.H., 1995. A hybrid geometric optical-radiative transfer approach for modeling albedo and directional reflectance of discontinuous canopies. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 33(2).

Li, X. & Strahler, A.H., 1985. Geometric-optical modeling of a conifer forest canopy. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 705–721.

Li, X. & Strahler, H., 1992. Geometric-Optical Bidirectional Reflectance Modeling of the Discrete Crown Vegetation Canopy: Effect of Crown Shape and Mutual Shadowing. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 30(2).

Litton, C.M., Raich, J.W. & Ryan, M.G., 2007. Carbon allocation in forest ecosystems. Global Change Biology, 13(10), 2089–2109.

Lo Seen, D., Mougin, E., Rambal, S., Gaston, A. & Hiernaux, P. 1995. A regional Sahelian grassland model to be coupled with multispectral satellite data. II: Toward the control of its simulations by remotely sensed indices. Remote Sensing of Environment, 52(3), 194–206.

Lockhart, J.A., 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. Journal of Theoretical Biology, 8(2), 264-275.

Loreto, F., Delfine, S. & Marco, G.D., 1999. Estimation of photorespiratory carbon dioxide recycling during photosynthesis. Australian Journal of Plant Physiology, 26(8), 733–736.

Lu, D., Mausel, P., Brondizio, E., Moran, E. 2004. Relationships between forest stand parameters and Landsat TM spectral responses in the Brazilian Amazon Basin. Forest Ecology and Management, 198(1-3), 149-167.

Luo, Y. & Zhou, X., 2006. Soil respiration and the environment, Academic Press.

Luyssaert, S. et al., 2007. CO2 balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. Global Change Biology, 13(12), 2509–2537.

Luyssaert, S., Schulze, E., Börner, A., Knohl, A., Hessenmöller, D., Law, B., Ciais, P. & Grace, J. 2008. Old-growth forests as global carbon sinks. Nature, 455(7210), 213–215.

Maas, S.J., 1988. Using satellite data to improve model estimates of crop yield. Agronomy Journal, 80(4), 655.

Macfarlane, C., Arndt, S., Livesley, S., Edgar, A., White, D., Adams, M. & Eamus, D. 2007. Estimation of leaf area index in eucalypt forest with vertical foliage, using cover and fullframe fisheye photography. Forest Ecology and Management, 242(2-3), 756-763.

Macfarlane, C., Grigg, A. & Evangelista, C., 2007. Estimating forest leaf area using cover and fullframe fisheye photography: Thinking inside the circle. Agricultural and Forest Meteorology, 146(1-2), 1-12.

Macinnis-Ng, C., McClenahan, K. & Eamus, D., 2004. Convergence in hydraulic architecture, water relations and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney. Functional Plant Biology, 31(5), 429–439.

Magnani, F., Grace, J. & Borghetti, M., 2002. Adjustment of tree structure in response to the environment under hydraulic constraints. Functional Ecology, 16(3), 385-393.

Magnani, F., Mencuccini, M. & Grace, J., 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. Plant Cell and Environment, 23(3), 251-263.

Mäkelä, A., Landsberg, J., Ek, A., Burk, T., Ter-Mikaelian, M., Agren, G., Olivier, C. & Puttonen, P. 2000. Process-based models for forest ecosystem management: current state of the art and challenges for practical implementation. Tree Physiology, 20(5-6), 289.

Mäkelä, A., Pulkkinen, M., Kolari, P., Lagergren, F., Berbigier, P., Lindroth, A., Loustau, D., Nikinmaa, E., Vesala, T. & Hari, P. 2008. Developing an empirical model of stand GPP with the LUE approach: analysis of eddy covariance data at five contrasting conifer sites in Europe. Global Change Biology, 14(1),92-108.

Malmstrom, C., Thompson, M., Juday, G., Los, S., Randerson, J., Field, C. 1997. Interannual variation in global-scale net primary production: Testing model estimates. Global Biogeochemical Cycle, 11(3), 367-392.

Maquere, V., 2008. Dynamics of mineral elements under a fast-growing eucalyptus plantation in Brazil. Implications for soil sustainability. PhD. Agro Paris Tech and Universidade de São Paulo.

Maquere, V., Laclau, J.P., Bernoux, M., Saint-André, L., Gonçalves, J.L.M., Cerri, C., Piccolo, M. & Ranger, J. 2008. Influence of land use (savanna, pasture, Eucalyptus plantations) on soil carbon and nitrogen stocks in Brazil. European journal of soil science, 59(5), 863–877.

Marrichi, A.H., 2008. Caracterizaçao da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de Eucalyptus e seus padroes de resposta ao déficit de pressao de vapor. M. Sc. Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ).

Marsden, C., Nouvellon, Y. & Epron, D., 2008. Relating coarse root respiration to root diameter in clonal Eucalyptus stands in the Republic of the Congo. , 28, 1245-1254.

Marsden, C., Nouvellon, Y., Thongo M'Bou, A., Saint-André, L., Jourdan, C., Kinana, A. & Epron, D., 2008. Two independent estimations of stand-level root respiration on clonal Eucalyptus stands in Congo: up scaling of direct measurements on roots versus the trenched-plot technique. New Phytologist, 177(3), 676-687.

Matsushita, B., Yang, W., Chen, J., Onda, Y. & Qiu, G. 2007. Sensitivity of the Enhanced Vegetation Index (EVI) and Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) to topographic effects: A case study in high-density cypress forest. Sensors, 7, 2636–2651.

Maurice, J. , Laclau, J.P., Scorzoni, D., Gonçalvez, J.L.M., Nouvellon, Y., Bouillet, J.P., Stape, J.L., Ranger, J., Behling & M., Chopart, J.L. 2010. Fine root isotropy in Eucalyptus grandis plantations. Towards the prediction of root length densities from root counts on trench walls. Plant and Soil, 334(1-2), 261-275.

McCree, K.J. & Troughton, J.H., 1966. Prediction of growth rate at different light levels from measured photosynthesis and respiration rates. Plant Physiology, 41(4), 559.

McMurtrie, R. & Comins, H., 1996. The temporal response of forest ecosystems to doubled atmospheric CO2 concentration. Global Change Biology, 2(1), 49–57.

McMurtrie, R. & Wolf, L., 1983. Above-and below-ground growth of forest stands: a carbon budget model. Annals of Botany, 52(4), 437.

McMurtrie, R.E., Medlyn, B.E. & Dewar, R.C., 2001. Increased understanding of nutrient immobilization in soil organic matter is critical for predicting the carbon sink strength of forest ecosystems over the next 100 years. Tree Physiology, 21(12-13), 831.

McMurtrie, R.E. & Landsberg, J.J., 1992. Using a simulation model to evaluate the effects of water and nutrients onthe growth and carbon partitioning of Pinus radiata. Forest Ecology and Management, 52(1-4), 243–260.

McMurtrie, R.E., Rook, D.A. & Kelliher, F.M., 1990. Modelling the yield of Pinus radiata on a site limited by water and nitrogen. Forest Ecology and Management, 30(1-4), 381–413.

McMurtrie, R.E., Dewar, R., Medlyn, B. & Jeffreys, M. 2000. Effects of elevated [CO2] on forest growth and carbon storage: a modelling analysis of the consequences of changes in litter quality/quantity and root exudation. Plant and Soil, 224(1), 135-152.

McMurtrie, R.E., Norby, R., Medlyn, B., Dewar, R., Pepper, D., Reich, P. & Barton, C., 2008. Why is plant-growth response to elevated CO2 amplified when water is limiting, but reduced when nitrogen is limiting? A growth-optimisation hypothesis. Functional Plant Biology, 35(6), 521-534.

McMurtrie, R.E., 1991. Relationship of forest productivity to nutrient and carbon supply--a modeling analysis. Tree Physiol, 9(1-2), 87-99.

McRoberts, R.E. & Tomppo, E.O., 2007. Remote sensing support for national forest inventories. Remote Sensing of Environment, 110(4), 412-419.

Medlyn, B.E., McMurtrie, R.E., Dewar, R. & Jeffreys, M. 2000. Soil processes dominate the long-term response of forest net primary productivity to increased temperature and atmospheric CO 2 concentration. Canadian Journal of Forest Research, 30(6), 873–888.

Medlyn, B.E., 2003. A maestro Retrospective. Forests at the land-atmosphere interface.

Medlyn, B., Robinson, A., Clement, R. & McMurtrie, R.E. 2005. On the validation of models of forest CO2 exchange using eddy covariance data: some perils and pitfalls. Tree Physiology, 25(7), 839-857.

Medlyn, B.E., Pepper, D., O'Grady, A. & Keith, H. 2007. Linking leaf and tree water use with an individual-tree model. Tree Physiology, 27(12), 1687-1699.

Metcalfe, D.B. et al., 2010. Shifts in plant respiration and carbon use efficiency at a large-scale drought experiment in the eastern Amazon. New Phytologist, 187(3), 608-621.

Miehle, P., Battaglia, M., Sands, P., Forrester, D., Feikema, P., Livesley, S., Morris, J. & Arndt, S. 2009. A comparison of four process-based models and a statistical regression model to predict growth of Eucalyptus globulus plantations. Ecological Modelling, 220(5), 734-746.

Miehle, P., Livesley, S., Feikeima, P., Li, C. & Arndt, S. 2006. Assessing productivity and carbon sequestration capacity of Eucalyptus globulus plantations using the process model forest-DNDC: Calibration and validation. Ecological Modelling, 192(1-2), 83-94.

Migliavacca, M., Meroni, M., Busetto, L., Colombo, R., Zenone, T., Matteucci, G., Manca, G. & Seufert, G. 2009. Modeling gross primary production of agro-forestry ecosystems by assimilation of satellite-derived information in a process-based model. Sensors, 9(2), 922–942.

Moffat, A. et al., 2007. Comprehensive comparison of gap-filling techniques for eddy covariance net carbon fluxes. Agricultural and Forest Meteorology, 147(3-4), 209-232.

Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. Dans Symp. Soc. Exp. Biol. p. 205–234.

Monteith, J., 1977. Climate and efficiency of crop production in Britain. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, 281, 277-294.

Morales, P., Sykes, M., Prentice, I., Smith, P., Smith, B., Bugmann, H., Zierl, B., Friedlingstein, P., Viovy, N., Sabate, S., Sanchez, A., Pla, E., Gracia, C., Sitch, S., Arneth, A. & Ogee, J. 2005. Comparing and evaluating process-based ecosystem model predictions of carbon and water fluxes in major European forest biomes. Global Change Biology, 11(12), 2211-2233.

Moulin, S., Bondeau, A. & Delecolle, R., 1998. Combining agricultural crop models and satellite observations: from field to regional scales. International Journal of Remote Sensing, 19(6), 1021–1036.

Mummery, D. & Battaglia, M., 2001. Applying PM spatially across Tasmania with sensitivity analysis to screen for prospective Eucalyptus globulus plantation sites. Forest Ecology and Management, 140(1), 51-63.

Murty, D. & McMurtrie, R.E., 2000. The decline of forest productivity as stands age: a model-based method for analysing causes for the decline. Ecological modelling, 134(2-3), 185–205.

Myneni, R.B., Asrar, G. & Gerstl, S.A., 1990. Radiative transfer in three dimensional leaf canopies. Transport Theory and Statistical Physics, 19(3), 205–250.

Myneni, R.B., Keeling, C., Tucker, C., Asrar, G., Nemani, R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. Nature, 386(6626), 698-702.

Myneni, R.B., Hall, F., Sellers, P. & Marshak, A. 1995. The Interpretation of Spectral Vegetation Indexes. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 33(2), 481-486.

Myneni, R. B. & Williams, D., 1994. On the Relationship between FAPAR and NDVI. Remote Sensing of Environment, 49(3), 200-211.

Myneni, R.B. & Ross, I., 1991. Photon-vegetation interactions: applications in optical remote sensing and plant ecology, Springer-Verlag.

Nemani, R., Pierce, L., Running, S. & Band, L. 1993. Forest Ecosystem Processes at the Watershed Scale - Sensitivity to Remotely-Sensed Leaf-Area Index Estimates. International Journal of Remote Sensing, 14(13), 2519-2534.

Neumann, H.H., Den Hartog, G. & Shaw, R.H., 1989. Leaf area measurements based on hemispheric photographs and leaf-litter collection in a deciduous forest during autumn leaf-fall. Agricultural and Forest Meteorology, 45(3-4), 325–345.

Nguyen, C., 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. Agronomie,

23(5-6), 375-396.

Nightingale, J., Hill, M., Philnn, S., Davies, I., Held, A. & Erskine, P. 2008. Use of 3-PG and 3-PGS to simulate forest growth dynamics of Australian tropical rainforests: I. Parameterisation and calibration for old-growth, regenerating and plantation forests. Forest Ecology and Management, 254(2), 107-121.

Nilson, T. & Peterson, U., 1991. A forest canopy reflectance model and a test case. Remote Sensing of Environment, 37(2), 131–142.

Nilson, T. & Kuusk, A., 1989. A reflectance model for the homogeneous plant canopy and its inversion. Remote Sensing of Environment, 27(2), 157-167.

Ni-Meister, W., Yang, W. & Kiang, N.Y., 2010. A clumped-foliage canopy radiative transfer model for a global dynamic terrestrial ecosystem model. I: Theory. Agricultural and Forest Meteorology.

Nouvellon, Y. , Stape, J.L., Bonnefond, J.M., Bouillet, J.P., Saint-André, L., Hamel, O., Epron, D., le Maire, G., Roupsard, O., da Rocha, H., Goncalves, J.L.M., Marsden, C., Jourdan, C. & Laclau, JP. 2009. Carbon sequestration and water use by eucalypt plantations in Congo and Brazil. Dans Communications at the International Conference. Knowledge-based management of tropical rainforests. Cayenne, French Guyana. Available at: http://www.inra.fr/audiovisuel/web_tv/colloques/cayenne_2009_la_science_au_service_de_la_gestion_des_foret_tropicales_humides/session_5.

Nouvellon, Y., Begue, A., Moran, S., Lo Seen, D., Rambal, S., Luquet, D, Chehbouni, G. & Inoue, Y. 2000. PAR extinction in shortgrass ecosystems: effects of clumping, sky conditions and soil albedo. Agricultural and Forest Meteorology, 105(1-3), 21-41.

Nouvellon, Y., Epron, D., Kinana, A., Hamel, O., Mabiala, A., d'Annunzio, R., Deleporte, P., Saint-André, L., Marsden, C., Roupsard, O., Bouillet, J.P. & Laclau, J.P. 2008. Soil CO2 effluxes, soil carbon balance, and early tree growth following savannah afforestation in Congo: Comparison of two site preparation treatments. Forest Ecology and Management, 255(5-6), 1926-1936.

Nouvellon, Y., Laclau, J.P., Epron, D., Kinana, A., Mabiala, A., Roupsard, O., Bonnefond, J.M., le Maire, G., Marsden, C., Bontemps, J.D. & Saint-André, L. 2010. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. Forest Ecology and Management, 259(9), 1796–1807.

Nouvellon, Y., Moran, S., Lo Seen, D., Bryant, R., Rambal, S., Ni, W., Begue, A., Chehbouni, A., Emmerich, W., Heilman, P. & Qi, J. 2001. Coupling a grassland ecosystem model with Landsat imagery for a 10-year simulation of carbon and water budgets. Remote Sensing of Environment, 78(1-2), 131-149.

Nouvellon, Y., Lo Seen, D., Moran, S., Lhomme, J.P., Begue, A., Chehbouni, A. & Kerr, Y. 2000. Modelling of daily fluxes of water and carbon from shortgrass steppes. Agricultural and Forest Meteorology, 100(2-3), 137–153.

Nouvellon, Y., Lo Seen, D., Rambal, S., Begue, A., Moran, S., Kerr, Y. & Qi, J. 2000. Time Course of Radiation Use Efficiency in a Shortgrass Ecosystem: Consequences for Remotely Sensed Estimation of Primary Production. Remote Sensing of Environment, 71(1), 43-55.

Nzila, J., Bouillet, J.P., Laclau, J.P. & Ranger, J. 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in Eucalyptus plantations in the Congo. Forest Ecology and Management, 171(1-2), 209-221.

O'Grady, A.P., Cook, P., Eamus, D., Duguid, A., Wischusen, J., Fass, T.& Worldege, D. 2009. Convergence of tree water use within an arid-zone woodland. Oecologia, 160(4), 643–655.

Ogée, J., Brunet, Y., Loustau, D., Berbigier, P. & Delzon, S. 2003. MuSICA, a CO2, water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. Global Change Biology, 9(5), 697–717.

Olofsson, P., Eklundh, L., Lagergren, F., Jonsson, P. & Lindroth, P. 2007. Estimating net primary production for Scandinavian forests using data from Terra/MODIS. Advances in Space

Research, 39(1), 125-130.

Ooba, M. , Hirano, T., Mogami, J., Hirata, R. & Fujinuma, Y. 2006. Comparisons of gap-filling methods for carbon flux dataset: A combination of a genetic algorithm and an artificial neural network. Ecological Modelling, 198(3-4), 473-486.

Palmroth, S., Oren, R., McCarthy, H., Johnsen, K., Finzi, A., Butnor, J., Ryan, M. & Schlesinger, W. 2006. Aboveground sink strength in forests controls the allocation of carbon below ground and its [CO2]-induced enhancement. Proceedings of the National Academy of Sciences, 103(51), 19362.

Papale, D. & Valentini, R., 2003. A new assessment of European forests carbon exchanges by eddy fluxes and artificial neural network spatialization. Global Change Biology, 9(4), 525-535.

Parton, W., Schimel, D., Cole, C. & Ojima, D. 1987. Analysis of Factors Controlling Soil Organic-Matter Levels in Great-Plains Grasslands. Soil Science Society of America Journal, 51(5), 1173-1179.

Paul, K., Booth, T., Jovanovic, T., Sands, P. & Morris, J. 2007. Calibration of the forest growth model 3-PG to eucalypt plantations growing in low rainfall regions of Australia. Forest Ecology and Management, 243(2-3), 237-247.

Pearson, R. & Miller, L., 1972. Remote mapping of standing crop biomass for estimation of the productivity of the shortgrass prairie. Dans Remote Sensing of Environment, VIII. p. 1355.

Phillips, O.L. et al., 2009. Drought Sensitivity of the Amazon Rainforest. Science, 323(5919), 1344-1347.

Piketty, M.G. , Wichert, M., Fallot, A. & Aimola, L. 2009. Assessing land availability to produce biomass for energy: The case of Brazilian charcoal for steel making. Biomass and Bioenergy, 33(2), 180-190.

Pinter, P., 1993. Solar Angle Independence in the Relationship between Absorbed PAR and Remotely-Sensed Data for Alfalfa. Remote Sensing of Environment, 46(1), 19-25.

Pinty, B. & Verstraete, M.M., 1992. GEMI: a non-linear index to monitor global vegetation from satellites. Plant Ecology, 101(1), 15-20.

Pinty, B., Gobron, N., Widlowski, JL., Gerstl, S., Verstraete, M., Antunes, M., Bacour, C., Gascon, F., Gastellu, J., Goel, N., Jacquemoud, S., North, P., Qin, W. & Thompson, R. 2001. Radiation transfer model intercomparison (RAMI) exercise. Journal of Geophysical Research, 106(D11), 11937-11956.

Plummer, S.E., 2000. Perspectives on combining ecological process models and remotely sensed data. Ecological Modelling, 129(2-3), 169–186.

Pongratz, J., Reick, C., Raddatz, T. & Claussen, M. 2009. Effects of anthropogenic land cover change on the carbon cycle of the last millennium. Global Biogeochemical Cycles, 23(4).

Pook, E.W., 1984. Canopy dynamics of Eucalyptus maculata Hook. I. Distribution and dynamics of leaf populations. Australian Journal of Botany, 32(4), 387–403.

Pook, E.W., Gill, A.M. & Moore, P.H.R., 1997. Long-term variation of litter fall, canopy leaf area and flowering in a Eucalyptus maculata forest on the south coast of New South Wales. Australian Journal of Botany, 45(5), 737–755.

Potter, C., Randerson, J., Field, C., Matson, P., Vituosek, P., Mooney, H. & Klooster, S. 1993. Terrestrial Ecosystem Production - a Process Model-Based on Global Satellite and Surface Data. Global Biogeochemical Cycles, 7(4), 811-841.

Powers, R.F., 1999. On the sustainable productivity of planted forests. New Forests, 17(1), 263–306.

Powers, R.F., Scott, A., Sanchez, F., Voldseth, R., Page-Dumroese, D., Elioff, J. & Stone, D. 2005. The North American long-term soil productivity experiment: Findings from the first decade of research. Forest Ecology and Management, 220(1-3), 31-50.

Prentice, I.C. et al., 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide.

Prince, S.D. & Goward, S.N., 1995. Global primary production: a remote sensing approach. Journal of Biogeography, 815–835.

Prince, S.D., 1991a. A model of regional primary production for use with coarse resolution satellite data. International Journal of Remote Sensing, 12(6), 1313.

Prince, S.D., 1991b. Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. International Journal of Remote Sensing, 12(6), 1301.

Propastin, P. & Erasmi, S., 2010. A physically based approach to model LAI from MODIS 250 m data in a tropical region. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 12(1), 47–59.

Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A., Kerr, Y. & Sorooshian, S. 1994. A modified soil adjusted vegetation index. Remote Sensing of Environment, 48(2), 119–126.

Rance, S., Myers, R. & Cameron, D., 2009. Dynamics of uptake, distribution and utilization of nitrogen applied at different times after planting in a Eucalyptus grandis plantation. Plant and Soil, 324(1), 241-252.

Rebmann, C. et al., 2004. Quality analysis applied on eddy covariance measurements at complex forest sites using footprint modelling. Theoretical and Applied Climatology, 80(2-4), 121-141.

Reichstein, M. et al., 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. Global Change Biology, 11(9), 1424-1439.

Reid, M.E. et al., 2005. Millennium ecosystem assessment. Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis, Washington, DC: Island Press.

Rhoades, C. & Binkley, D., 1996. Factors influencing decline in soil pH in Hawaiian Eucalyptus and Albizia plantations. Forest Ecology and Management, 80(1-3), 47–56.

Rich, P.M., Wood, J., Vieglais, D., Burek, K. & Webb, N. 1999. HemiView user manual. Delta-T Devices Ltd: Cambridge.

Richardson, A.J. & Wiegand, C.L., 1990. Comparison of two models for simulating the soil-vegetation composite reflectance of a developing cotton canopy. International Journal of Remote Sensing, 11(3), 447–459.

Richardson, A. & Wiegand, C., 1977. Distinguishing vegetation from soil background information. Photogrammetric Engineering and Remote Sensing, 43, 1541-1552.

Rodriguez, R., Real, P., Espinosa, M., Perry, D. 2009. A process-based model to evaluate site quality for Eucalyptus nitens in the Bio-Bio Region of Chile. Forestry, 82(2), 149.

Rodríguez-Suárez, J.A., Soto, B., Iglesias, M., Diaz-Fierros, F. 2010. Application of the 3PG forest growth model to a Eucalyptus globulus plantation in Northwest Spain. European Journal of Forest Research, 1–11.

Rosenqvist, Å., Milne, A., Lucas, R., Imhoff, M. & Dobson, C., 2003. A review of remote sensing technology in support of the Kyoto Protocol. Environmental Science & Policy, 6(5), 441-455.

Rouse, J.W., 1974. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. Dans NASA. Goddard Space Flight Center 3 d ERTS-1 Symp,

Ruimy, A., Dedieu, G. & Saugier, B., 1996. TURC: A diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. Glob. Biogeochem. Cycle, 10(2), 269-285.

Running, S.W. & Nemani, R.R., 1988. Relating seasonal patterns of the AVHRR vegetation index to simulated photosynthesis and transpiration of forests in different climates. Remote Sensing of Environment, 24(2), 347–367.

Running, S.W., Nemani, R., Peterson, D., Band, L., Potts, D., Pierce, L. & Spanner, M. 1989. Mapping regional forest evapotranspiration and photosynthesis by coupling satellite data with ecosystem simulation. Ecology, 70(4), 1090–1101.

Running, S., Nemani, R., Heinsch, F., Zhao, M., Reeves, M. & Hashimoto, H. 2004. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. Bioscience, 54(6), 547-560.

Runyon, J., Waring, R., Goward, S. & Welles, J. 1994. Environmental Limits on Net Primary Production and Light-Use Efficiency across the Oregon Transect. Ecological Applications,

4(2), 226-237.

Ryan, M.G. et al., 2010. Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. Forest Ecology and Management.

Ryan, M.G, Cavaleri, M., Almeida, A., Penchel, R., Senock, R. & Stape, J.L. 2009. Wood CO2 efflux and foliar respiration for Eucalyptus in Hawaii and Brazil. Tree Physiology, 29(10), 1213-1222.

Ryan, M., Hubbard, R., Pongracic, S., Raison, R. & McMurtrie, R. 1996. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in Pinus radiata in relation to nitrogen status. Tree Physiology, 16(3), 333-343.

Ryan, M. & Law, B., 2005. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. Biogeochemistry, 73(1), 3-27.

Ryu, Y., Nilson, T., Kobayashi, H., Sonnentag, O., Law, B. & Baldocchi, D. 2010. On the correct estimation of effective leaf area index: Does it reveal information on clumping effects? Agricultural and Forest Meteorology.

Saint-Andre, L., Thong M'Bou, A., Mabiala, A., Mouvondy, W., Jourdan, C., Roupsard, O., Deleporte, P., Hamel, O. & Nouvellon, Y. 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a Eucalyptus hybrid in Congo. Forest Ecology and Management, 205(1-3), 199-214.

Saint-André, L. et al., 2008. Slash and litter management effects on Eucalyptus productivity: a synthesis using a growth and yield modelling approach. Dans Site management and productivity in tropical plantation forests: Proceedings of Workshops in Piracicaba (Brazil) 22-26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6-9 November 2006. p. 173.

Saleska, S.R. et al., 2003. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. Science, 302(5650), 1554.

Sampson, D., Janssens, I. & Ceulemans, R., 2001. Simulated soil CO2 efflux and net ecosystem exchange in a 70-year-old Belgian Scots pine stand using the process model SECRETS. Annals of Forest Science, 58(1), 31-46.

Sands, P.J., 1995. Modelling canopy production. II. From single-leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis. Australian Journal of Plant Physiology, 22(4), 603–614.

Sands, P.J., 1996. Modelling canopy production. III. Canopy light-utilisation efficiency and its sensitivity to physiological and environmental variables. Australian Journal of Plant Physiology, 23(1), 103–114.

Sands, P. & Landsberg, J., 2002. Parameterisation of 3-PG for plantation grown Eucalyptus globulus. Forest Ecology and Management, 163(1-3), 273-292.

Saxton, K.E., Rawls, W., Romberger, J. & Papendick, R. 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. Soil Science Society of America Journal, 50, 1031-1036.

Schleppi, P., Conedera, M., Sedivy, I. & Thimonier, A. 2007. Correcting non-linearity and slope effects in the estimation of the leaf area index of forests from hemispherical photographs. Agricultural and Forest Meteorology, 144(3-4), 236-242.

Schlerf, M. & Atzberger, C., 2006. Inversion of a forest reflectance model to estimate structural canopy variables from hyperspectral remote sensing data. Remote Sensing of Environment, 100(3), 281–294.

Schmid, H.P., 2002. Footprint modeling for vegetation atmosphere exchange studies: a review and perspective. Agricultural and Forest Meteorology, 113(1-4), 159–183.

Scott, D.F. & Prinsloo, F.W., 2008. Longer-term effects of pine and eucalypt plantations on streamflow. Water Resources Research, 44(7).

Seixas, J., Carvalhais, N., Nunes, C. & Benali, A. 2009. Comparative analysis of MODIS-FAPAR and MERIS-MGVI datasets: Potential impacts on ecosystem modeling. Remote Sensing of Environment, 113(12), 2547-2559.

Sellers, P.J., 1985. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. International Journal of Remote Sensing, 6(8), 1335.

Sellers, P.J. et al., 1995. Remote sensing of the land surface for studies of global change: Models -- algorithms -- experiments. Remote Sensing of Environment, 51(1), 3-26.

Shabanov, N.V., Knyazikhin, Y., Baret, F. & Myneni, R. 2000. Stochastic modeling of radiation regime in discontinuous vegetation canopies. Remote Sensing of Environment, 74(1), 125–144.

Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. & Kira, T. 1964. A quantitative analysis of plant form-the pipe model theory. I. Basic analyses. Japanese Journal of Ecology, 14(3), 97–105.

Sunder, S., 1993. The Ecological, Economic and Social Effects of Eucalyptus. Dans Proceedings. Regional expert consultation on Eucalyptus. Volume 1. Bangkok.

Silva, G., 2006. Nutrition, growth, and growth modeling of eucalypt stands submitted to distinct water and nutrient availability. Thèse. Universidade Federal de Viçosa.

Sims, D., Luo, H., Hastings, S., Oechel, W., Rahman, A. & Gamon, J. 2006. Parallel adjustments in vegetation greenness and ecosystem CO2 exchange in response to drought in a Southern California chaparral ecosystem. Remote Sensing of Environment, 103(3), 289-303.

Sims, D.A. & Gamon, J.A., 2002. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. Remote sensing of environment, 81(2-3), 337–354.

Sims, D.A. et al., 2008. A new model of gross primary productivity for North American ecosystems based solely on the enhanced vegetation index and land surface temperature from MODIS. Remote Sensing of Environment, 112(4), 1633–1646.

Sinoquet, H. & Andrieu, B., 1993. The geometrical structure of plant canopies: characterization and direct measurement methods. Crop Structure and Light Microclimate, Inra Editions, Paris, 131–158.

Sinoquet, H., le Roux, X., Adam, B., Ameglio, T. & Daudet, F. 2001. RATP: a model for simulating the spatial distribution of radiation absorption, transpiration and photosynthesis within canopies: application to an isolated tree crown. Plant Cell and Environment, 24(4), 395-406.

Smith, P., 2004. How long before a change in soil organic carbon can be detected? Global Change Biology, 10(11), 1878–1883.

Soares, J.V. & Almeida, A.C., 2001. Modeling the water balance and soil water fluxes in a fast growing Eucalyptus plantation in Brazil. Journal of hydrology, 253(1-4), 130–147.

Somers, B., Verbesselt, J., Ampe, E., Sims, N., Verstraeten, W. & Coppin P. 2010. Spectral mixture analysis to monitor defoliation in mixed-aged Eucalyptus globulus Labill plantations in southern Australia using Landsat 5-TM and EO-1 Hyperion data. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation.

Soudani, K.Francois, C., le Maire, G., le Dantec, V., Dufrêne, E. 2006. Comparative analysis of IKONOS, SPOT, and ETM+ data for leaf area index estimation in temperate coniferous and deciduous forest stands. Remote sensing of environment, 102(1-2), 161–175.

Soudani, K., le Maire, G., Dufrene, E., Francois, C., Delpierre, N., Ulrich, E. & Cecchini, S. 2008. Evaluation of the onset of green-up in temperate deciduous broadleaf forests derived from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) data. Remote Sensing of Environment, 112(5), 2643-2655.

Soudani, K., Trautmann, J. & Walter, J., 2001. Comparaison de méthodes optiques pour estimer l'ouverture de la canopée et l'indice foliaire en forêt feuillue. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie, 324(4), 381-392.

Stape, J., Ryan, M. & Binkley, D., 2004. Testing the utility of the 3-PG model for growth of Eucalyptus grandis X urophylla with natural and manipulated supplies of water and nutrients. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 219-234.

Stauch, V.J., Jarvis, A.J. & Schulz, K., 2008. Estimation of net carbon exchange using eddy covariance CO2 flux observations and a stochastic model. Journal of Geophysical Research, 113, 11 PP.

STCP, EUCALYPTOLOGICS & DC10, 2008. Charta Eucalyptica Brasiliensis: State of the Art 2008.

Steinmetz, S., Guerif, M., Delecolle, R., Baret, F. 1990. Spectral estimates of the absorbed photosynthetically active radiation and light-use efficiency of a winter wheat crop subjected to nitrogen and water deficiencies†. International Journal of Remote Sensing, 11(10), 1797–1808.

Stenberg, P., Mottus, M. & Rautiainen, M., 2008. Modeling the Spectral Signature of Forests: Application of Remote Sensing Models to Coniferous Canopies. Advances in Land Remote Sensing, 147–171.

Stoner, E.R. & Baumgardner, M.F., 1981. Characteristic Variations in Reflectance of Surface Soils. Soil Sci Soc Am J, 45(6), 1161-1165.

Suits, G., 1972. The calculation of the directional reflectance of a vegetative canopy. Remote Sensing of Environment, 2, 117-125.

Sun, D. & Dickinson, G., 1993. Responses to salt stress of 16 Eucalyptus species, Grevillea robusta, Lophostemon confertus and Pinus caribea var. hondurensis. Forest Ecology and Management, 60(1-2), 1–14.

Swenson, J., Waring, R., Fan, W. & Coops, N. 2005. Predicting site index with a physiologically based growth model across Oregon, USA. Canadian Journal of Forest Research, 35(7), 1697-1707.

Tcherkez, G., 2005. In Vivo Respiratory Metabolism of Illuminated Leaves. Plant Physiology, 138(3), 1596-1606.

Tcherkez, G., Mahe, A., Gauthier, P., Mauve, C., Gout, E., Bligny, R., Cornic, G. & Hodges, M. 2009. In Folio Respiratory Fluxomics Revealed by 13C Isotopic Labeling and H/D Isotope Effects Highlight the Noncyclic Nature of the Tricarboxylic Acid "Cycle" in Illuminated Leaves. Plant Physiology, 151(2), 620-630.

Tewari, V.P., Verma, A. & Kishan Kumar, V.S., 2002. Growth and yield functions for irrigated plantations of Eucalyptus camaldulensis in the hot desert of India. Bioresource Technology, 85(2), 137-146.

Thongo M'Bou, A., Saint-André, L., Grandcourt, A., Nouvellon, Y., Jourdan, C., Mialoundama, F. & Epron, D. 2010. Growth and maintenance respiration of roots of clonal Eucalyptus cuttings: scaling to stand-level. Plant and Soil.

Thongo M'bou, A., Jourdan, C., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.P., Mialoundama, F., Mabiala, A. & Epron, D. 2008. Root elongation in tropical Eucalyptus plantations: effect of soil water content. Annals of Forest Science, 65(6), 609–609.

Thornton, P.E. et al., 2002. Modeling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needleleaf forests. Agricultural and Forest Meteorology, 113(1-4), 185–222.

Tickle, P., Coops, N. & Hafner, S., 2001. Assessing forest productivity at local scales across a native eucalypt forest using a process model, 3PG-SPATIAL. Forest Ecology and Management, 152(1-3), 275-291.

du Toit, B., 2008. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of Eucalyptus grandis in South Africa. Forest Ecology and Management, 255(7), 2324-2336.

Tomasella, J., Hodnett, M.G. & Rossato, L., 2000. Pedotransfer functions for the estimation of soil water retention in Brazilian soils. Soil Science Society of America Journal, 64(1), 327.

Trumbore, S.E., 1997. Potential responses of soil organic carbon to global environmental change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 94(16), 8284 -8291.

Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. Remote sensing of Environment, 8(2), 127–150.

Tucker, C.J., Holben, B., Elgin Jr, J. & McMurtrey III, J. 1981. Remote sensing of total dry-matter accumulation in winter wheat. Remote Sensing of Environment, 11, 171–189.

Tucker, C.J., Vanfraet, C., Sharman, M. & Van Ittersum, G. 1985. Satellite remote sensing of total

herbaceous biomass production in the Senegalese Sahel: 1980-1984. Remote Sensing of Environment, 17(3), 233–249.

Turnbull, J.W., 1999. Eucalypt plantations. New Forests, 17(1), 37-52.

Turnbull, T.L., Kelly, N., Adams, M. & Warren, C. 2007. Within-canopy nitrogen and photosynthetic gradients are unaffected by soil fertility in field-grown Eucalyptus globulus. Tree physiology, 27(11), 1607.

Turner, D., Cohen, W., Kennedy, R., Fassnacht, K. & Briggs, J. 1999. Relationships between Leaf Area Index and Landsat TM Spectral Vegetation Indices across Three Temperate Zone Sites. Remote Sensing of Environment, 70(1), 52-68.

Urbanski, S., Barford, C., Wofsy, S., Kucharik, C., Pyle, E., Budney, J., McKain, K., Fitzjarrald, D., Czikowsky, M. & Munger, J. 2007. Factors controlling CO2 exchange on timescales from hourly to decadal at Harvard Forest. Journal of Geophysical Research, 112(G2), G02020.

Van den Berg, M., Klamt, E., Van Reeuwijk, L. & Sombroek, W. 1997. Pedotransfer functions for the estimation of moisture retention characteristics of Ferralsols and related soils. Geoderma, 78(3-4), 161–180.

Van Gorsel, E., Leuning, R., Cleugh, H., Keith, H. & Suni, T. 2009. Estimating nocturnal ecosystem respiration from the vertical turbulent flux and change in storage of CO2. Agricultural and Forest Meteorology, 149(11), 1919–1930.

Van Oijen, M., Rougier, J. & Smith, R., 2005. Bayesian calibration of process-based forest models: bridging the gap between models and data. Tree Physiology, 25(7), 915-927.

Vanclay, J.K., 2009. Managing water use from forest plantations. Forest Ecology and Management, 257(2), 385–389.

Vereecken, H., Maes, J., Feyen, J. & Darius, P. 1989. Estimating the soil moisture retention characteristic from texture, bulk density, and carbon content. Soil Science, 148(6), 389.

Verhoef, W. & Bach, H., 2007. Coupled soil–leaf-canopy and atmosphere radiative transfer modeling to simulate hyperspectral multi-angular surface reflectance and TOA radiance data. Remote Sensing of Environment, 109(2), 166-182.

Verhoef, W., 1984. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: the SAIL model. Remote Sensing of Environment, 16, 125-141.

Verstraete, M.M. & Pinty, B., 1996. Designing optimal spectral indexes for remote sensing applications. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 34(5), 1254–1265.

Verstraete, M.M., Pinty, B. & Myneni, R.B., 1996. Potential and limitations of information extraction on the terrestrial biosphere from satellite remote sensing. Remote Sensing of Environment, 58(2), 201–214.

Villar, R., Held, A.A. & Merino, J., 1994. Comparison of Methods to Estimate Dark Respiration in the Light in Leaves of Two Woody Species. Plant Physiol., 105(1), 167-172.

WalterShea, E., Privette, J., Cornell, D., Mesarch, M. & Hays, C. 1997. Relations between directional spectral vegetation indices and leaf area and absorbed radiation in alfalfa. Remote Sensing of Environment, 61(1), 162-177.

Wang, J., Rich, P., Price, K. & Kettle, W. 2004. Relations between NDVI and tree productivity in the central Great Plains. International Journal of Remote Sensing, 25(16), 3127-3138.

Wang, Q., Adiku, S., Tenhunen, J. & Granier, A. 2005. On the relationship of NDVI with leaf area index in a deciduous forest site. Remote Sensing of Environment, 94(2), 244-255.

Wang, Q., Tenhunen, J., Dinh, N., Reichstein, M., Vesala, T. & Keronen, P. 2004. Similarities in ground- and satellite-based NDVI time series and their relationship to physiological activity of a Scots pine forest in Finland. Remote Sensing of Environment, 93(1-2), 225-237.

Wang, W., Li, Z. & Su, H., 2007. Comparison of leaf angle distribution functions: Effects on extinction coefficient and fraction of sunlit foliage. Agricultural and Forest Meteorology, 143(1-2), 106-122.

Wang, Y. & Leuning, R., 1998. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and

partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model. Agricultural and Forest Meteorology, 91(1-2), 89-111.

Waring, R.H., Landsberg, J.J. & Williams, M., 1998. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production? Tree Physiology, 18(2), 129.

Weiss, M. & Baret, F., 1999. Evaluation of Canopy Biophysical Variable Retrieval Performances from the Accumulation of Large Swath Satellite Data. Remote Sensing of Environment, 70(3), 293-306.

Weiss, M., Baret, F., smith, G., Jonckheere, I. & Coppin, P. 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. Agricultural and Forest Meteorology, 121(1-2), 37-53.

Weiss, M., Baret, F., Myneni, R., Pragnère, A. & Knyazikhin, Y. 2000. Investigation of a model inversion technique to estimate canopy biophysical variables from spectral and directional reflectance data. Agronomie, 20(1), 20.

West, P.W., 2006. Growing plantation forests, Springer Verlag.

White, M.A., Asner, G., Nemani, R., Privette, J., Running, S. 2000. Measuring Fractional Cover and Leaf Area Index in Arid Ecosystems:: Digital Camera, Radiation Transmittance, and Laser Altimetry Methods. Remote Sensing of Environment, 74(1), 45–57.

Whitehead, D. & Beadle, C., 2004. Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 113-140.

Whitford, K., Colquhoun, I., Lang, A. & Harper, B. 1995. Measuring leaf area index in a sparse eucalypt forest: a comparison of estimates from direct measurement, hemispherical photography, sunlight transmittance and allometric regression. Agricultural and Forest Meteorology, 74(3-4), 237-249.

Widlowski, J. et al., 2007. Third Radiation Transfer Model Intercomparison (RAMI) exercise: Documenting progress in canopy reflectance models. Journal of Geophysical Research, 112, 28 PP.

Wiegand, C.L., Richardson, A., Escobar, D. & Gerbermann, A. 1991. Vegetation indices in crop assessments. Remote Sensing of Environment, 35(2-3), 105–119.

van Wijk, M.T. & Bouten, W., 1999. Water and carbon fluxes above European coniferous forests modelled with artificial neural networks. Ecological Modelling, 120(2-3), 181-197.

Woolley, J.T., 1971. Reflectance and Transmittance of Light by Leaves. Plant Physiol., 47(5), 656-662.

Wulder, M., 1998. Optical remote-sensing techniques for the assessment of forest inventory and biophysical parameters. Progress in physical Geography, 22(4), 449.

Wulder, M.A., Dymond, C., White, J., Leckie, D., Carroll, A. 2006. Surveying mountain pine beetle damage of forests: A review of remote sensing opportunities. Forest Ecology and Management, 221(1-3), 27-41.

Xiao, X., Boles, S., Liu, J., Zhuang, D. & Liu, M. 2002. Characterization of forest types in Northeastern China, using multi-temporal SPOT-4 VEGETATION sensor data. Remote Sensing of Environment, 82(2-3), 335–348.

Xiao, X. et al., 2004. Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. Remote Sensing of Environment, 91(2), 256–270.

Xiao, Z., Liang, S., Wang, J., Song, J. & Wu, X. 2009. A temporally integrated inversion method for estimating Leaf Area Index from MODIS data. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing, 47(8), 2536-2545.

Xie, Y., Sha, Z. & Yu, M., 2008. Remote sensing imagery in vegetation mapping: a review. Journal of Plant Ecology, 1(1), 9-23.

Yuan, W. et al., 2007. Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. Agricultural and Forest Meteorology, 143(3-4), 189-207.

Zhang, Y., Xu, M., Chen, H. & Adams, J. 2009. Global pattern of NPP to GPP ratio derived from

MODIS data: effects of ecosystem type, geographical location and climate. Global Ecology and Biogeography, 18(3), 280-290.

Zheng, D., Rademacher, J., Chen, J., Crow, T., Bresee, M., le Moine, J. & Ryu, S. 2004. Estimating aboveground biomass using Landsat 7 ETM+ data across a managed landscape in northern Wisconsin, USA. Remote Sensing of Environment, 93(3), 402–411.

Zhu, G. & Boyer, J., 1992. Enlargement in chara studied with a turgor clamp - growth rate is not determined by turgor. Plant Physiology, 100(4), 2071-2080.

Zhu, Z., Arp, P., Meng, F., Bourque, C. & Foster, N. 2003. A forest nutrient cycling and biomass model (ForNBM) based on year-round, monthly weather conditions, part I: assumption, structure and processing. Ecological Modelling, 169(2-3), 347-360.

Zurita-Milla, R., Kaiser, G., Clevers, J., Schneider, W. & Schaepman, M. 2009. Downscaling time series of MERIS full resolution data to monitor vegetation seasonal dynamics. Remote Sensing of Environment, 113(9), 1874-1885.

Annexe 1

Article A

Relating MODIS vegetation index time series with structure, light absorption and stem production of fast growing *Eucalyptus* stands

Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing Eucalyptus plantations

Claire Marsden[ab*], Guerric le Maire[ad], José-Luiz Stape[c], Danny Lo Seen[d], Olivier Roupsard[ae], Osvaldo Cabral[f], Daniel Epron[g], Augusto M. Lima[h], and Yann Nouvellon[ab]

[a] CIRAD, Persyst, UPR80, TA10/D, 34398 Montpellier Cedex 5, France
[b] Departamento de Ciências Atmosféricas, IAG, Universidade de São Paulo, Brasil
[c] Department of Forestry and Environmental Sciences, North Carolina State University, Raleigh NC 27695
[d] CIRAD, UMR TETIS, Maison de la Télédétection, 34093 Montpellier Cedex 5, France
[e] CATIE, 7170, Turrialba, Costa Rica
[f] EMBRAPA Meio Ambiente, Lab Solo & Agua, BR-13820000 São Paulo, Brazil
[g] Nancy Université, Université Henri Poincaré, UMR1137 Ecologie et Ecophysiologie Forestières, BP 239, F-54506 Vandoeuvre les Nancy, France.
[h] International Paper do Brasil, Chamflora Mogi Guaçu Agroflorestal Ltda, Brazil

Abstract

By allowing the estimation of forest structural and biophysical characteristics at different temporal and spatial scales, remote sensing may contribute to our understanding and monitoring of planted forests. Here, we studied 9-year time-series of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) on a network of 16 stands in fast-growing *Eucalyptus* plantations in São Paulo State, Brazil. We aimed to examine the relationships between NDVI time-series spanning entire rotations and stand structural characteristics (volume, dominant height, mean annual increment) in these simple forest ecosystems. Our second objective was to examine spatial and temporal variations of light use efficiency for wood production, by comparing time-series of Absorbed Photosynthetically Active Radiation (APAR) with inventory data.

Relationships were calibrated between the NDVI and the fractions of intercepted diffuse and direct radiation, using hemispherical photographs taken on the studied stands at two seasons. APAR was calculated from the NDVI time-series using these relationships.

Stem volume and dominant height were strongly correlated with summed NDVI values between planting date and inventory date. Stand productivity was correlated with mean NDVI values. APAR during the first two years of growth was variable between stands and was well correlated with stem wood production (r^2=0.78). In contrast, APAR during the following years was less variable and not significantly correlated with stem biomass increments. Production of wood per unit of absorbed light varied with stand age and with site index. In our study, a better site index was accompanied both by increased APAR during the first 2 years of growth and by higher light-use efficiency for stem wood production during the whole rotation. Implications for simple process-based modelling are discussed.

Key-words : *E. urophylla x grandis*, spectral reflectance index, biomass production, radiation-use efficiency, short-rotation tree crop, site index

Introduction

Fast-growing Eucalyptus plantations are extending rapidly in many tropical regions (e.g. close to 300000 ha planted per year in Brazil since 2004, for a total of about 4 million ha (ABRAF 2009)). Biomass exportation represents the largest carbon sink in these ecosystems and can vary more than ten-fold between stands and years : annual wood production varied from 2 to 51 Mg DM (dry matter) ha^{-1} yr^{-1} on 40 fertilized and unfertilized stands in south-eastern Brazil (Stape et al. 2004b), for example. As a result there is a high demand for spatialized tools allowing the monitoring and prediction of the dynamics and determinants of wood production in these plantations. Such tools could be used for regional carbon balance accounting and environmental impact assessment studies, as well as for forest management. Plantation ecosystems present unique features in comparison with natural forests, that offer interesting opportunities for monitoring, and in particular, for the use of remote-sensing techniques. Short rotations (5-7 years), terminated by clear-felling and planting of a new crop, cause strong temporal dynamics. Spatial variability inside a plantation is characterised principally by a mosaic of stands with different planting dates and small within-stand variability, due to the use of homogeneous genetic material (clones or mono-progeny seedlings).

The use of a remotely-sensed vegetation index gains new interest for the monitoring of these plantations. Vegetation indices, of which the best-known is the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), are built by combining measured surface reflectance in certain spectral bands, in order to be sensitive principally to changes in vegetation properties. The NDVI is defined by $NDVI=(\rho_{NIR}-\rho_R)/(\rho_{NIR}+\rho_R)$, where ρ_{NIR} and ρ_R are reflectances in the near infrared and red spectral bands, respectively (Rouse et al. 1974; Tucker 1979). This index has been shown to present a non-linear relationship with leaf area index (LAI) and a near-linear relationship with the fraction of photosynthetically active radiation absorbed by a canopy (fAPAR) (Gallo et al. 1985, Goward and Huemmrich 1992; Law and Waring 1994; Myneni and Williams 1994; Myneni et al. 1995; WalterShea et al. 1997). It has been used in many applications, for instance in monitoring of ecosystem fAPAR and crop production (e.g. Asrar et al. 1984; Daughtry et al. 1992; Fensholt et al. 2004), detection of ecosystem phenology (e.g. Soudani et al. 2008), and modelling of local or global primary production (Prince and Goward 1995; Cramer et al. 1999; Goetz et al. 1999; Coops and Waring 2001). This success has been mirrored by various studies showing the limitations of the NDVI: the index is affected by varying background reflectance, atmospheric effects and viewing and sun angle configurations (c.f. Epiphanio and Huete 1995; Huete et al. 2002). Different asymptotic behaviour of ρ_{NIR} and ρ_R leads to a loss of sensitivity of the index, or saturation, in presence of dense vegetation (c.f. Tucker 1979; Baret and Guyot 1991; Begue 1993; Huete et al. 2002; Olofsson et al. 2008). Moreover by construction, the use of the NDVI is only sensitive to green biomass, meaning for example that it is not possible to use this index (or others built with the same spectral bands) to discriminate zones of different woody (non-green) biomass. However, in contrast to one-date values, cumulative values of NDVI over a long period can be expected to reflect integrated light absorption and therefore to be related to wood production, according to the light-use efficiency concept originally proposed by Monteith (1972). In various studies temporal values of NDVI during a growing season have been

related with forest growth achieved over the same period (Goetz and Prince 1996; Malmstrom et al. 1997; Wang et al. 2004; Olofsson et al. 2007). However, as far as we know, no study of this kind has monitored forests since their planting date. In our context of even-aged plantations, this approach can be expected to yield particularly interesting results.

We have examined the hypothesis that wood production is principally driven by light absorption in commercially-managed *Eucalyptus* stands of South-eastern Brazil, using a combination of field data and 9-year time-series of NDVI from the Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS), covering the entire rotation. We worked on a network of 16 sites of contrasted productivity, aged from 1 to 5 years, with two objectives:

- to characterise the relationships between MODIS NDVI time-series and stand structural characteristics (wood biomass, tree height, mean annual increment);

- to examine spatial and temporal variability of wood production per unit of absorbed radiation in order to gain more insight into the above relationships. This second objective involved the derivation of integrated estimates of APAR from the NDVI, using a semi-empirical technique based on a calibration with field measurements.

Material and methods

The overall design of our study is summarized in a flowchart (Figure 1).

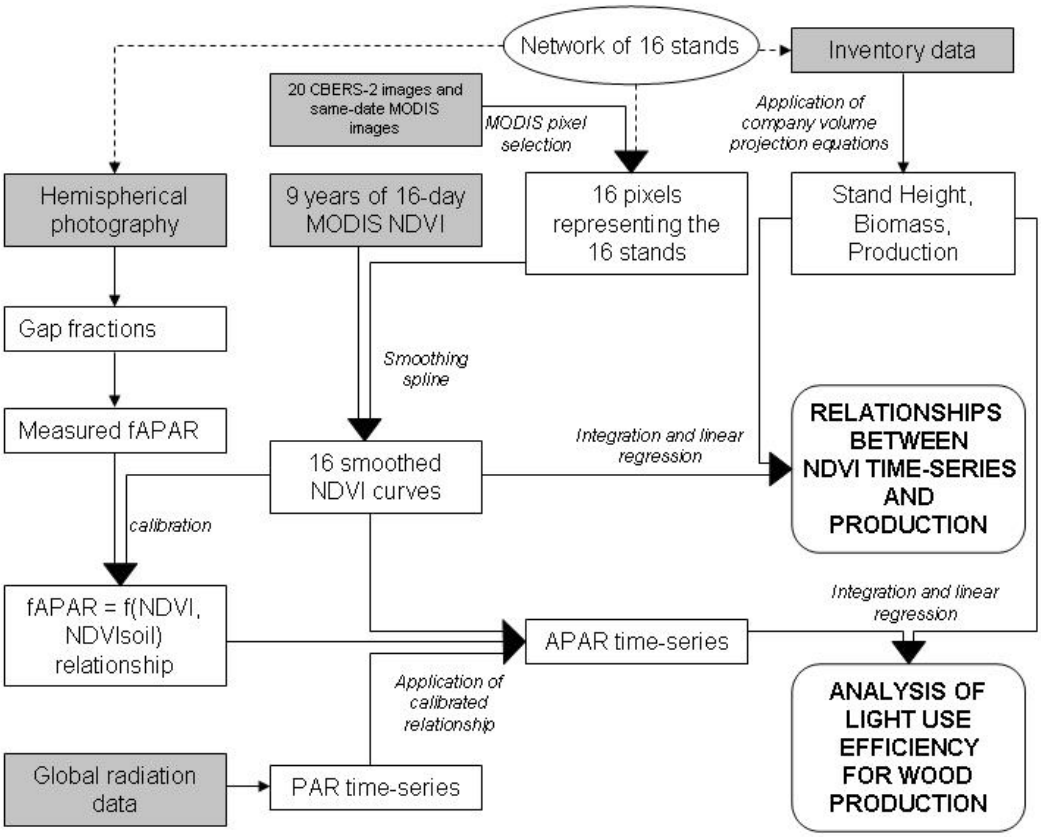


Figure 1: Flowchart representing the design of our study. The oval represents the study object. Grey boxes depict data input and white boxes represent the results of treatments and calculations. The final results of our study are represented in round-cornered boxes.

Study site

The studied stands are clonal *Eucalyptus* plantations managed for production of pulpwood by International Paper of Brazil in São Paulo State, south-eastern Brazil. The stands are planted with company-improved clones of *E. grandis* (W. Hill ex Maiden) *xE. urophylla* (S.T. Blake) hybrids and are currently managed on six year rotations without coppicing. Within a few months after harvesting of the previous crop, stumps are devitalised with glyphosate and soil is prepared with mechanical disking and harrowing. Fertilizer applications are made at the time of planting and zero to three times during stand growth, according to stand-specific formulations which depend on soil analyses carried out at the end of the previous crop cycle (Ferreira and Stape 2009). Between one and two months after planting, dead cuttings are replaced, and during the first year of growth, weeds are controlled by regular application of herbicide (glyphosate).

Half of the sampled stands were located close to the town of Brotas, in the centre of São Paulo state (28.22°S, 48.15°W, 647m altitude), on sandy soils of relatively low fertility (~90% sand, 8% clay, 2% silt). The other half were located in the vicinity of Mogi Guaçu (22.35°S, 46.97°W, 591m altitude), about 125 km east of Brotas, on more fertile soils with a higher percentage of clay (~62% sand, 32% clay, 6% silt). Both areas present a relatively flat topography. The two areas are located in the same climate zone, displaying a mean annual rainfall of 1192 mm between 2000 and 2008 (ranging from 1044 mm in 2003 to 1345 in 2002). More than 80% of annual precipitation occurs during the wet season between October and April. Mean monthly air temperature ranged from about 17°C to 25°C with an annual mean of 20°C during the nine-year period. Annual air humidity was high, averaging about 80%.

Sixteen stands of different ages (aged 1 to 5 years) and productivity levels (30 to 53 m^3 commercial wood ha^{-1} yr^{-1}) but genetically homogeneous (14 stands of the commercial clone H13 and two stands of the closely-related clone H18) were selected (Table 1). We chose stands with little undergrowth, whose size and shape were adequate for use with MODIS products. One MODIS pixel (231m*231m) covers a bit more than 5 ha. In order to be sure to get a whole MODIS pixel in the stand, in practice a size larger than 30 ha and a compact shape were needed.

Inventory data

The company that manages these industrial plantations carries out 3 inventories for each rotation, at ages of about 2 and 4 years, and pre-harvest (5-6 years of age). Inventory plots have a surface of 400 m^2 and are regularly distributed throughout the stand with a density of 1 plot per 20 ha. An inventory consists in measuring the diameter at breast height (DBH, 1.3m above the ground) of each tree contained in the inventory plot, the height of a central subsample of ten trees, and the height of the four trees of largest DBH (dominant trees).

The mean height of the four dominant trees defines dominant height (*DH*). *DH* is used to calculate a site index (which corresponds to estimated *DH* at the age of 7 years) on the basis of growth curves established for this particular clone by the company. Site index, basal area and age at inventory date are then injected into a company-calibrated volume projection

equation to estimate stem volume at any given age, as well as mean annual volume increment. The estimated volume is the volume of wood and bark of the merchantable part of the stem that has a diameter of more than 2 cm.

Table 1: Characteristics of the 16 sampled stands. Stands marked with * are clone H18, others are H13. MAI7 represents the estimated mean annual increment at year 7.

Stand	Zone	Area (ha)	Estimated MAI7 of current crop (m^3 ha^{-1} yr^{-1})	Plantation date (of current crop)	Age on wet season sampling date (yrs)	Spacing (m)	Sampling date (DOY 2008)	
							Wet season	Dry season
1 SF183U	Brotas	108.27	39.2	3/4/2007	0.83	3.0 x 2.5	94	263
2 SF178U	Brotas	93.12	41.4	29/3/2006	1.94	3.6 x 2.22	89	262
3 NS24U	Mogi Guaçu	108.53	41.4	4/4/2006	2.05	3.0 x 2.75	113	255
4 SF147	Brotas	49.93	39.3	15/5/2005	2.87	3.0 x 2.75	89	263
5 SF171	Brotas	48.70	40.6	5/5/2005	2.90	3.0 x 3.0	89	263
6 AB36	Mogi Guaçu	100.66	44.4	17/2/2005	3.18	3.0 x 2.75	115	274
7 SF43E	Brotas	65.52	32.5	6/5/2004	3.90	3.0 x 2.75	89	262
8 SF36E	Brotas	137.65	36.5	31/3/2004	4.07	3.0 x 2.75	116	262
9 MG14U	Mogi Guaçu	37.13	48.1	26/3/2004	4.00	3.0 x 2.75	86	254
10* MG16U	Mogi Guaçu	42.07	45.9	17/12/2003	4.28	3.0 x 2.75	87	
11 NS101	Mogi Guaçu	42.74	43.7	18/10/2003	4.51	3.0 x 2.75	114	255
12 SF89	Brotas	40.31	30.0	11/6/2003	4.80	3.0 x 2.75	90	261
13 MG118	Mogi Guaçu	33.86	46.6	13/3/2003	5.04	3.0 x 2.75	87	274
14 G5E	Mogi Guaçu	37.45	40.6	8/5/2003	4.96	3.0 x 2.75	115	274
15* SF341	Brotas	45.47	33.7	10/3/2003	5.06	3.0 x 2.75	90	261
16 P121	Mogi Guaçu	35.56	52.8	20/3/2003	5.10	3.0 x 2.75	114	

Wood basic density was measured on 17 trees sampled in stands aged 1 to 5 years. For each sampled tree, discs of approximately 3cm thickness (with bark) were cut at 0.1m, 1.3m (breast height), as well as at 25%, 50%, 75% and 100% of tree height up to the base of the crown. Basic density was determined for each disk using the maximum moisture content method (Smith 1954). Tree basic density was then estimated by weighting the value measured for each disk by the volume of the corresponding trunk piece, and was found to be linearly related to age (*Density*(Mg m^{-3}) = 0.032**age*(yrs) + 0.393, r^2= 0.87). Tree biomass was obtained after multiplication of tree volume by the age-specific wood density deduced from this linear relationship.

We obtained company inventory data for all the stands we sampled and for all dates between 2000 and 2008. Inventories were also carried out following the same technique in April and September 2008 on the inventory plots that we sampled. Whole-stand values of biomass, mean annual increment and *DH* were estimated as the mean values from the inventory plots contained in the stand.

Hemispherical photography

Ground-truth measurements of the fraction of intercepted PAR were obtained using hemispherical photography. Digital hemispherical photographs were taken in the 16 stands in March-April 2008 and in 14 stands in September 2008 (one stand was harvested between the two sampling periods and another was inaccessible in September), using a Fuji FinePix S5000 camera (3 mega pixels) fitted with a Nikon Fish-Eye FC–E9 lens in April, and a Nikon D40 camera (6 mega pixels) with a Sigma EX DG Fisheye 1:3.5 lens in September. Both camera-lens systems were calibrated according to the method proposed on http://www.avignon.inra.fr/can_eye in order to determine their optical centre. A total of 24 photographs per stand and season combination were taken, in 3 inventory plots per stand. In each 400m^2 inventory plot, 8 positions were sampled, located on two diagonal transects. On each transect each of the four following positions was represented: 1) on the row, between two trees, 2) on the inter-row, between 2 trees, 3) on the inter-row, at the intersection of the diagonals between four trees, 4) in the immediate vicinity of a tree. The camera was placed 1m above the ground using a tripod, oriented and levelled. Photographs were taken in the early morning or late afternoon in low-wind conditions, and exposition was adjusted in order to obtain maximum contrast between leaves and the sky. The photographs were stored as maximum quality JPEG files and treated using the Can-Eye software (Jonckheere et al. 2004; Weiss et al. 2004; Demarez et al. 2008) which allows the user to classify each pixel as a plant or sky (or mixed) element according to its colour, rather than using a brightness threshold technique. This software also enables the user to define masks over trunks (for photos taken in the immediate vicinity of a tree) or over regions of the photo of contrasted exposition, which could affect the quality of the classification process. The eight photographs from each inventory plot were treated simultaneously using the same colour classification. The mean gap fraction per zenith angle of each treatment was recovered from the software output and the three inventory plots were averaged in order to obtain the mean gap fraction per zenith angle of the stand, with a zenith angle resolution of 2.5° and a field of view of 57°. The use of the directional gap fractions for the estimation of the fraction of intercepted PAR is explained in a subsequent section.

MODIS data

We used data from the MODIS Terra Vegetation Index 16-Day 250m resolution V005 series (MOD13Q1), from March 2000 to January 2009. This product is generated using daily surface reflectance values which are corrected for atmospheric effects (molecular scattering, ozone absorption and aerosols, c.f. Vermote et al. (2002)) and the daily values available during a 16-day period are composited to provide one “best value” for each 16-day period.

Each "image" corresponding to a 16-day period contains, for each pixel, the composited best NDVI value acquired during the period and the corresponding EVI (enhanced vegetation index), corresponding red, near infrared and blue reflectance (red and NIR acquired at 250m spatial resolution, blue acquired at 500m resolution and resampled), the date of acquisition, sun and viewing angles, pixel reliability and vegetation index quality. Readers can refer to Huete et al. (2002) and to the MODIS website (http://modis.gsfc.nasa.gov/data/atbd/land_atbd.php) for a synthetic overview of the MODIS compositing algorithm.

16-Day best NDVI values were interpolated to daily values representative of each stand in three steps: 1) one representative MODIS pixel position was selected for each stand; 2) atmospherically corrected, 16-day NDVI values, viewing geometry information and quality indices were extracted for these particular pixel positions; 3) a smoothing curve was fitted on the data of each stand.

The studied stands are all large enough to encompass one or more MODIS pixel (median size: 47ha), but only one MODIS pixel position was chosen to represent each stand during the nine-year time-series, following a systematic procedure involving the use of higher-resolution images, detailed in the Appendix.

Once the MODIS pixel position was chosen for each stand, a 9-year time-series of 16-day MODIS NDVI was extracted for these particular pixels. The time-series were smoothed in order to eliminate variation that occurs on a short time scale, not reflecting canopy changes but imputable to varying view angles and residual errors from atmospheric correction, and to derive daily interpolated values for subsequent use. We excluded data that did not have both the best quality and pixel reliability flags. Data that corresponded to viewing zenith angles >40° were also excluded, as well as values that were more than 10% lower than both the preceding and following value, finally leaving about 92% to 99% of the data for the curve-fitting process. We fitted a smoothing cubic spline function to the data, by minimizing both roughness (integral of the second derivative) and distance to data (sum of squared errors). The relative importance of the two contributions depends on the value of a smoothing parameter which can vary from 0 (linear regression: roughness minimized) to 1 (linear interpolation: distance to data minimized). We modulated the smoothing parameter around a baseline of 10^{-4} in order to ensure a close fit around the lowest annual NDVI values.

Calculation of APAR

Summary of the procedure

Absorbed photosynthetically active radiation was obtained from intercepted PAR after applying a correction to account for absorption of non-intercepted or transmitted radiation reflected upwards by the soil. An estimate of the fraction of photosynthetically active radiation intercepted by the canopy (fIPAR) was made for every date between 2nd March 2000 and 31st December 2008, using a relationship between NDVI and canopy transmittance which was established using gap fraction data obtained in March-April and September 2008 by hemispherical photography. The fraction of incoming radiation which is intercepted by the canopy varies with the solar zenith angle (and therefore time of day) and with the proportion

of direct radiation, and can be separated into diffuse and direct terms. While the fraction of intercepted diffuse PAR (f_d) is constant during the day and only depends on canopy structure, the fraction of intercepted direct, or beam, PAR (f_b) also depends on sun elevation. Our *Eucalyptus* stands intercept radiation all year round, with variable solar elevations, and their clumped canopies and high average leaf inclination angle mean directional effects should be taken into account. For this reason we distinguished f_d and f_b in our calculations. Our field measurements of directional gap fractions were made at two periods of the year of similar maximum daily solar elevation, so they did not allow us to calibrate a direct relationship between NDVI, sun angle and f_b. In order to estimate f_b all year round, a procedure based on the shape of the curve of gap fractions as a function of solar angle was developed.

Gap fractions as a function of zenith angle

The following equation (Warren Wilson 1963; Anderson 1966) describes gap fractions (*GF*) as a function of zenith angle θ:

$$GF(\theta) = \exp[-k(\theta)AP] \quad (1)$$

where *AP* is the "effective plant area index" (Chen and Black 1991; Kucharik et al. 1999: $AP=PAI*\lambda$, where λ is the clumping index (Nilson 1971) and *PAI* is the plant area index), and $k(\theta)$ is the extinction coefficient (for a "homogeneous" canopy; i.e with a random spatial distribution of leaves) for the angle θ:

$$k(\theta) = \frac{G(\theta)}{\cos\theta} \quad (2)$$

The $G(\theta)$ function (fraction of foliage projected in direction θ) can be expressed as follows

$$G(\theta) = \int_0^{\pi/2} A(\theta, \theta_l) g(\theta_l) d\theta_l \quad (3)$$

where θ_l is leaf inclination angle, A is given in Nouvellon et al. (2000) and g (leaf angle distribution function) is a 2 parameter beta distribution (Goel and Strebel 1984).

NDVI viewed at a zenith angle θ_v can be empirically related to the effective plant area index by the following equation (adapted from Baret et al. (1995)):

$$\frac{NDVI(\theta_v) - NDVI_{veg}}{NDVI_s(\theta_v) - NDVI_{veg}} = \exp[-k_{NDVI}(\theta_v)AP], \quad (4)$$

where $NDVI_{veg}$ is the maximum NDVI (the NDVI of dense vegetation that would completely cover the soil surface, i.e $AP \rightarrow \infty$), assumed independent of viewing angle; $NDVI_s$ is the minimum NDVI (corresponding to soil NDVI), and $k_{NDVI}(\theta_v)$ is an extinction coefficient that depends on canopy structure and on satellite viewing conditions (Baret and Guyot 1991; Baret et al. 1995; Garrigues et al. 2006). Both terms in Eq. 4 increase with the fraction of soil background seen in viewing direction θ_v, from zero for a fully covering vegetation, up to one for bare soil. NDVI can further be related to directional canopy gap fractions by combining Eq. 4 with Eq. 1 (Baret et al. 1995):

$$GF(\theta) = \left(\frac{NDVI(\theta_v) - NDVI_{veg}}{NDVI_s(\theta_v) - NDVI_{veg}} \right)^{\frac{k(\theta)}{k_{NDVI}(\theta_v)}} \quad (5)$$

The value of k for any angle can be estimated using *a priori* knowledge on canopy structure, but not k_{NDVI}. However, since for a given θ, $k(\theta)$ and $k_{NDVI}(\theta)$ vary in a similar way with varying canopy structure, their ratio α can be expected to depend little on canopy structure and was accordingly assumed to be constant, although it may depend on the sun angle (see Discussion). The value of α can be obtained by non-linear fitting of measured $GF(\theta_v)$ values versus NDVI (see below, Step 2), allowing k_{NDVI} to be inferred from k:

$$k_{NDVI}(\theta_v) = k(\theta_v)/\alpha \quad (6)$$

By replacing k_{NDVI} from Eq. 6 in Eq. 5, gap fractions can be expressed for any angle as a function of NDVI, α and k:

$$GF(\theta) = \left(\frac{NDVI(\theta_v) - NDVI_{veg}}{NDVI_s(\theta_v) - NDVI_{veg}} \right)^{\alpha \frac{k(\theta)}{k(\theta_v)}} \quad (7)$$

Fraction of intercepted photosynthetically active radiation

Welles and Norman (1991) proposed that f_d could be calculated by integrating directional GF from zero to $\pi/2$:

$$f_d = 2 \int_0^{\pi/2} (1 - GF(\theta)) \cos\theta \sin\theta \, d\theta \quad (8)$$

According to Nouvellon et al. (2000), f_d can also be related to the effective plant area index AP:

$$f_d = f_{\max} * (1 - \exp(-k_d * AP)) \quad (9)$$

where f_{max} corresponds to the asymptotic value of f_d and k_d is the diffuse extinction coefficient. A similar equation was used in several previous studies (e.g. Hipps et al. 1983, Asrar et al. 1984) to relate daily values of fIPAR to plant area index.

Using Eq. 9 and Eq. 1, f_d can be rewritten:

$$f_d = f_{\max} * \left[1 - GF(\theta)^{\frac{k_d}{k(\theta)}} \right] \quad (10)$$

In turn, Eq. 7 and Eq. 10 yield

$$f_d = f_{\max} * \left[1 - \left(\frac{NDVI - NDVI_{veg}}{NDVI_s - NDVI_{veg}} \right)^{\alpha \frac{k_d}{k(\theta_v)}} \right] \quad (11)$$

The fraction of intercepted beam PAR (f_b) at a given solar angle θ_s can be calculated from $GF(\theta_s)$ as its complement:

$$f_b(\theta_s) = 1 - GF(\theta_s) \quad (12)$$

Finally, Eq. 7 and Eq. 12 can be combined to give:

$$f_b(\theta_s) = 1 - \left(\frac{NDVI - NDVI_{veg}}{NDVI_s - NDVI_{veg}} \right)^{\alpha \frac{k(\theta_s)}{k(\theta_v)}} \quad (13)$$

Estimation of fIPAR in three steps

Step 1: Calibration of the relationship between AP and f_d.

The three parameters of Eq. 1 (AP and 2 parameters of g) were adjusted against measured directional gap fractions obtained from the treatment of hemispherical photographs. The calibrated Eq. 1 was then used in conjunction with Eq. 8 to obtain a hemispherical photography-derived estimation of f_d for each stand and season. Adjusted beta distribution parameters were found to vary with stand age, so a set of parameters was obtained for each age class (0-1.5 yrs, 1.5-2.5 yrs, and >2.5 yrs) by fitting Eq. 1-3 simultaneously on all data of that age class. This allowed the calculation (using Eq. 2) of age-dependent directional extinction coefficients $k(\theta)$, specific to all stands of a given age-class. A value of AP was then obtained for each stand and season by fitting Eq. 1 on the measured gap fraction curves. Note that, as we used arithmetic (suited for the study of fIPAR) rather than logarithmic (suited for study of PAI (Lang and Xiang 1986) averaging of gap fractions between photographs of the same stand, and as we made no attempt to model foliage clumping, the fitted parameters should not be interpreted as estimations of PAI, effective PAI, leaf angle distribution parameters or canopy extinction coefficients and for this reason are not presented. Eq. 9 was finally adjusted to f_d and AP values in order to estimate f_{max} and k_d.

Step 2 : Calibration of the relationship between NDVI and canopy gap fraction at viewing angle.

Eq. 5 was fitted to values of $GF(\theta_v)$ (obtained from fitted Eq. 1) and NDVI of the corresponding days (obtained from the splined curves) in order to estimate α. Viewing angle, θ_v, was the average MODIS viewing angle during the study period (12.46°). $NDVI_{veg}$ was set to 0.99 (5% more than the maximal observed NDVI), and the stand-specific $NDVI_s$ was taken as the minimum NDVI value attained between harvest and start of growth of the next crop on the corresponding stand.

Step 3 : Estimation of direct and diffuse fIPAR from the NDVI time-series.

Eq. 11, with the adjusted α, f_{max} and k_d parameters was applied to the entire NDVI time-series to obtain estimates of f_d for each day ($f_{d,RS}$ where RS stands for remotely-sensed). The solar zenith angle $\theta_s(t)$ was computed for each quarter-hour period t (i.e. the time resolution at which incident PAR data were available) and used in Eq. 13 to obtain estimated $f_{b,RS}(t)$ for each quarter hour.

Computation of APAR

Global radiation data for each 15-minute interval throughout the entire study period were obtained from the Piracicaba USP-ESALQ meteorological station, located approximately 75 km from our stands. Gaps in the data set were infrequent and short (less than 0.8% of the data, 35 gaps during the 9-year period), and were filled using data from the previous day at the same time. We assumed PAR to be a constant fraction (48%) of total global radiation (McCree 1972). For each 15-minute time interval t, the proportion of diffuse PAR in total PAR ($P_d(t)$) was estimated using the proportion of measured global radiation to calculated extra-atmospheric global radiation, following Spitters (1986).

Instantaneous fIPAR was calculated for each time interval t as the sum of diffuse and direct fIPAR calculated in step 3, weighted by $P_d(t)$:

$$fIPAR(t) = P_d(t) f_{d,RS} + (1 - P_d(t)) f_{b,RS}(t) \quad (14)$$

Note that in Eq. 14, $f_{d,RS}$ is constant during the day, whereas $f_{b,RS}$ depends on the time of day, because of its dependence on the solar zenith angle.

Intercepted PAR can differ slightly from absorbed PAR, because 1) a fraction of intercepted PAR is not absorbed but reflected or transmitted, and 2) a fraction of the non-intercepted or transmitted PAR is reflected by the soil and can be absorbed by the canopy.

We corrected fIPAR values for these effects in order to estimate fAPAR, using an equation adapted from Begue (1992):

$$fAPAR(t) = a_l * \left\{ fIPAR(t) + \left[1 - fIPAR(t) * (1 - \tau_l)\right] * \rho_s * f_{d,RS} \right\} \quad (15)$$

Where a_l, τ_l, and ρ_s are leaf absorbance, leaf transmittance, and soil reflectance in the PAR wavelengths. Leaf absorbance and transmittance were set at 0.885 and 0.045 respectively (values obtained from leaf reflectance and transmittance spectra made on our samples, data not shown), and soil reflectance was calculated from the red reflectance of soil on each stand, assuming that PAR reflectance was 74% of red reflectance for a typical soil. Values of soil reflectance in the PAR wavelengths ranged from 0.07 to 0.11. APAR was finally computed as the product of incident PAR and $fAPAR(t)$.

Light use for stem production

For each inventory date d_i, stem biomass increment was calculated as the difference between biomass at d_i and biomass at d_{i-1}, or between biomass at d_i and zero if d_i was the first inventory date since planting date, then expressed on an annual and per m^2 basis (g m^{-2} yr^{-1}). The sum of APAR during the same time interval was computed and also expressed on an annual basis (MJ m^{-2} yr^{-1}). The ratio of annual stem mass increment and annual sum of APAR was named ε_{stem} (g stem dry mass MJ^{-1}). In this way values of ε_{stem} were obtained for 16 different stands and for one to three successive inventory dates, thus corresponding to different age classes, roughly: 0-2 yrs, 2-4 yrs, and 4-5 yrs. Variability of ε_{stem} in relation to age class and site productivity was examined.

Data analysis

Data analysis consisted in linear regressions with computation of Pearson's correlation coefficient, p-values, confidence intervals on the correlation coefficient, and root mean squared errors (RMSE). Linear regressions were considered significant for $p<0.05$ and it was indicated when $p<0.001$.

Partial correlations were used in the case of three variables which were all correlated one with each other, in order to determine what the correlation between two variables would be hypothetically, if they were not each correlated with the third variable. The partial correlation between variable x and variable y, considering that variable z is held constant, is written $r_{xy.z}$ and equal to

$$r_{xy.z} = \frac{r_{xy} - r_{xz} * r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xz}^2)} * \sqrt{(1 - r_{yz}^2)}} \quad (16)$$

where r_{xy}, r_{xz} and r_{yz} are the correlation coefficients between variables x and y, x and z, and y and z respectively.

Non-linear regressions were performed by applying multidimensional unconstrained non-linear minimization to the root mean squared error between measured and simulated values, using the Nelder-Mead algorithm (Nelder and Mead 1965).

Results

Time series of NDVI

The root mean square difference between MODIS NDVI data and the smoothed curve ranged from 0.018 to 0.034 (about 2 to 4% of the maximum NDVI value), depending on the stand.

NDVI displayed strong intra-annual and inter-annual variations (c.f. example in Figure 2). Inter-annual variation was marked by a rapid increase during initial stand growth, from a minimum post-harvest value (a few weeks after harvest) to a first peak value, which occurs during the first or second year following planting. The minimum value can be interpreted as the value of the index for soil covered with harvest residues, and we assumed it to be similar to the signal of the soil covered with litter during stand growth. Subsequent variations are much more due to seasonal changes than to inter-annual differences: NDVI is relatively stable at its maximum value from the end of January till about June, then undergoes a rapid decrease during the dry season until October when rainfall resumes, causing a new increase in NDVI. After the second year, both minimum and maximum NDVI values decrease significantly with age ($r=-0.43$, $p<0.001$ for maximum NDVI and $r=-0.34$, $p<0.001$ for minimum NDVI).

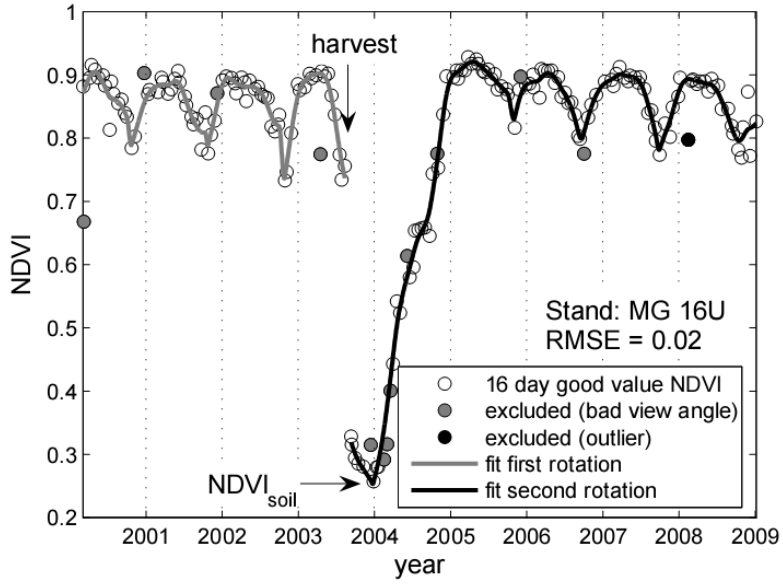


Figure 2: Spline fit on 16-day MODIS NDVI composites on one stand (MG 16U).

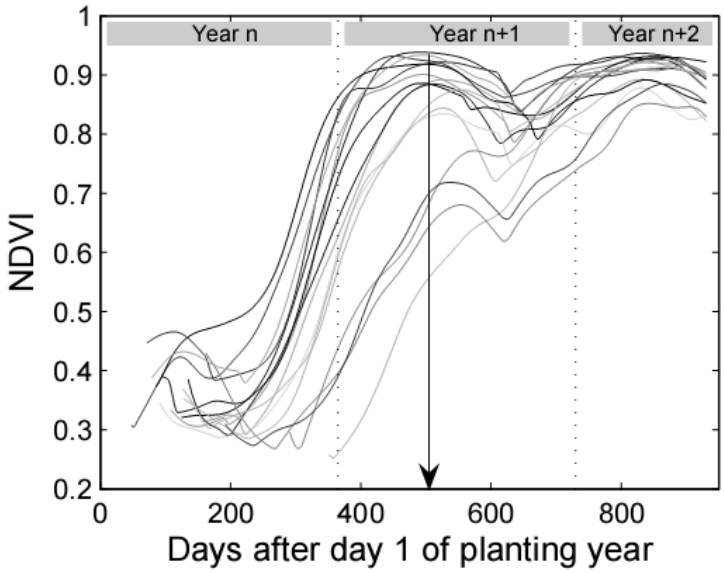


Figure 3: Variability of NDVI curves during first 2 years of growth. All curves have been placed so that values corresponding to day of year (DOY) 1 have the same abscissa. Vertical dashed lines indicate DOY 1 of first (year n+1) and second (year n+2) years after planting. The vertical arrow indicates DOY 150 (end of the wet season) of year n+1.

NDVI during initial stand growth

Large differences between stands are visible during initial stand development (Figure 3), before canopy closure which occurs some time during the second year after planting. After the establishment of a new crop, there is an interval of variable length during which NDVI does not increase significantly, followed by a steep increase in NDVI after the onset of the first wet season after planting, at similar rates between stands (average increase of NDVI of 0.1 in a month). Maximum NDVI on day of year (DOY) 150 (end of wet season) of the year following planting is negatively linearly correlated with planting DOY ($r=-0.89$, $p<0.01$). In subsequent years the peaks attained are much more similar between stands.

Empirical relationships between cumulative NDVI and volume and height

Stand age (number of days since planting date) explained 78% ($p<0.001$, $n=30$) of the variability of stem volume at inventory dates, whereas the sum of daily NDVI since planting explained 87% ($Volume=0.19*NDVI_{cum}-41.94$, $r^2=0.87$, $p<0.001$, $n=30$). There is a highly significant correlation between age and sum of NDVI ($r^2=0.98$), yet the squared partial correlation coefficient of cumulative NDVI and volume, with effect of age removed, was $r^2=0.67$ ($p<0.001$). Therefore, cumulative NDVI since planting carried information about stand volume that was not due to its correlation with age. A linear model including age and the sum of NDVI during the first two years succeeded in explaining 92% of variability in volume (RMSE=23.8 m^3 ha^{-1}, Figure 4a).

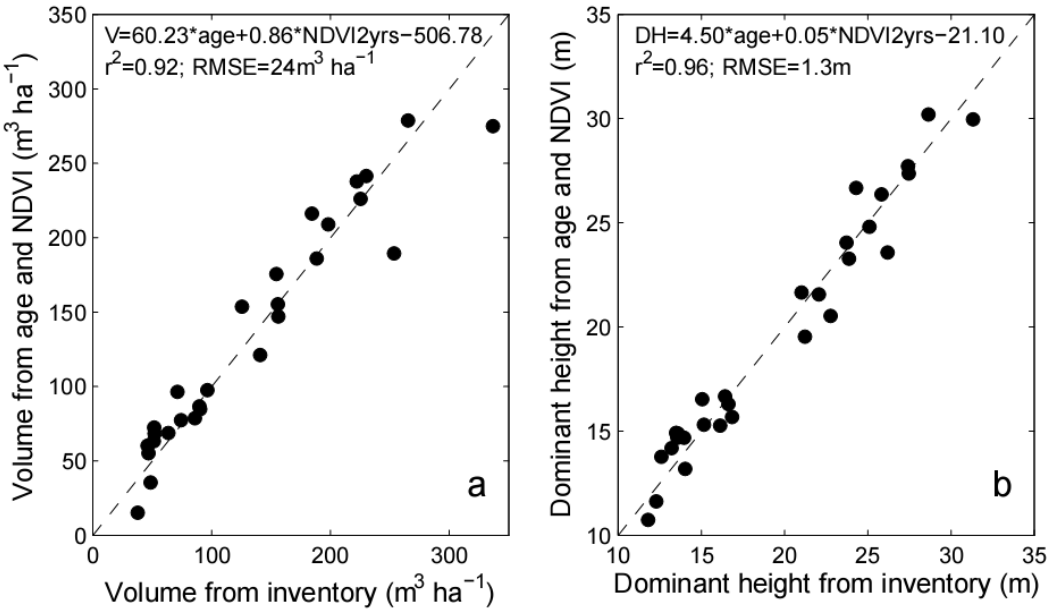


Figure 4: Commercial stem volume (a) and dominant height (b) calculated using inventory data, versus values simulated using the presented linear functions of age (yrs) and the sum of daily NDVI during the first two years of growth.

Stronger empirical relationships were found with dominant height: age explained 87% ($p<0.001$, n=26) of variation in *DH* at inventory dates and cumulative NDVI explained 93% (*DH*=0.02**NDVIcum*+5.84, $r^2=0.93$, $p<0.001$, n=26). The linear regression can be considered valid for cumulative NDVI of 500 to 1600 (outside these bounds we did not have sufficient data to allow extrapolation). Partial correlation of cumulative NDVI and *DH*, with effect of age removed, was significant ($r^2=0.64$ and $p<0.001$). A linear model including age and the sum of NDVI during the first two years explained 96% of variability in observed heights (RMSE=1.25 m, Figure 4b).

Empirical relationship between mean NDVI and productivity

Mean NDVI of the first 2 years after planting explained 75% of the variation in productivity (Figure 5), when productivity was represented using the Mean Annual Increment (in commercial stem volume) for an age of seven years (*MAI7,* $m^3\ ha^{-1}\ yr^{-1}$), which was estimated from inventory data using company-calibrated clone-specific growth equations. As age increases, the correlation coefficient between mean NDVI since planting and *MAI7* increases (Table 2, left column), but the increase is not significant (95% confidence intervals of the r^2 overlap, not shown). Mean annual NDVI of the second year (i.e. between days 366 and 730 after planting) was more closely correlated with *MAI7* than that of the first year, followed by that of the third (Table 2, right column). Annual mean NDVI during the 4th and 5th year after planting were not significantly correlated with *MAI7*.

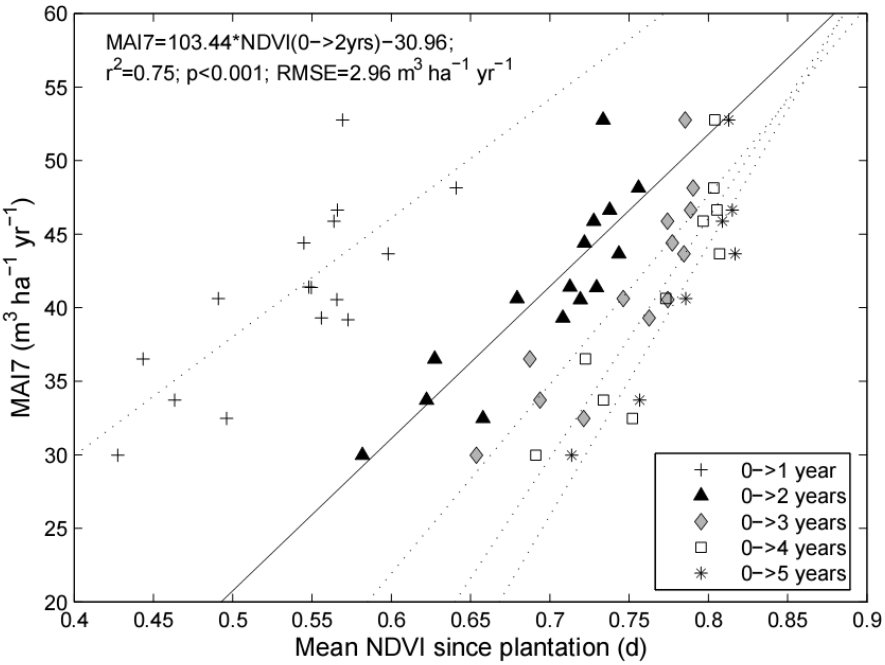


Figure 5: Mean NDVI since plantation versus MAI7, calculated at different ages. The linear regression equation (solid line) is given for mean NDVI of first 2 years. The dotted lines represent regressions at the 4 other ages.

Table 2: Squared correlation coefficients of correlation between mean NDVI and MAI7 for 1 to 5 yrs after plantation, using mean NDVI between planting date and age i (left column), or mean during the ith year (right column). P-values <0.05 are marked * and p-values <0.001 are marked ** ; n is the number of data.

Year i	n	r^2 of MAI7 versus mean NDVI of years 0 to i	**r^2 of MAI7 versus mean NDVI of year i**
1	16	0.61**	0.61**
2	15	0.75**	0.71**
3	13	0.77**	0.55*
4	10	0.81**	0.39
5	7	0.83*	0.49

Deriving fIPAR from NDVI

Fractions of intercepted diffuse PAR (f_d) estimated using hemispherical photography ranged from 0.65 to 0.91 depending on the stand, and were significantly lower (p=0.03) during the dry season than during the wet season (means of 0.86 in April, 0.82 in September), although the wet season mean was decreased by the low value obtained on the one year-old stand (0.65). There was a strong non-linear relationship between f_d and the effective plant area index AP computed from hemispherical photographs, which was fitted with Eq. 9 (r^2 = 0.85 between measured and simulated values, and estimated parameters f_{max}=0.94 and k_d=0.81).

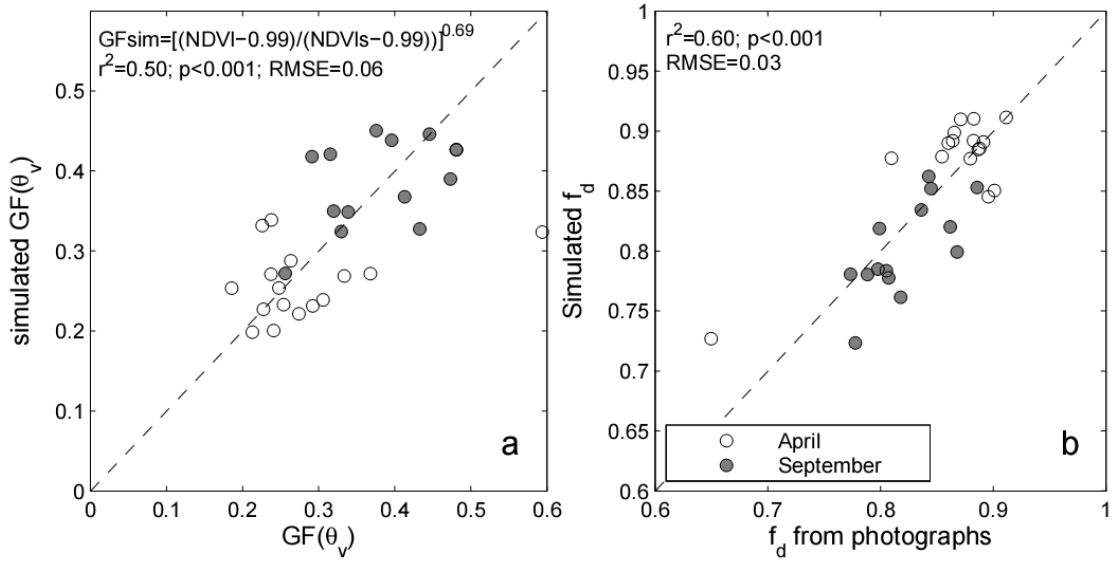


Figure 6: Simulated (using measured NDVI values and fitted α parameter in Eq. 5) gap fractions at MODIS viewing angle θv versus those derived from hemispherical photographs (a); and fraction of intercepted diffuse PAR simulated using Eq. 11 versus fd obtained from photographs (b). Average viewing angle θv was 12.46° during the study period. The 1:1 line is presented (dashed line).

Values of gap fractions at a zenith angle of 12.46° ($GF(\theta_v)$) obtained directly from photographs and those simulated using Eq. 7 (which relates $GF(\theta_v)$ to NDVI and soil NDVI) were significantly correlated (r^2=0.50, p<0.001, Figure 6a), as were f_d obtained from photographs and those simulated using Eq. 11 (r^2=0.60, p<0.001, Figure 6b).

Time course of IPAR

APAR was systematically lower than IPAR, and cumulative values were linearly related with a slope of 0.9 and an intercept of 19 MJ m^{-2} (not significantly different from 0). Daily APAR was variable, ranging from 1.45 to 10.98 MJ m^{-2} d^{-1} for fully developed canopies, and cumulative values since planting increased more or less linearly with time. Annual cumulative values of APAR ranged from about 1000 (for first year after planting) to about 2200 MJ m^{-2} yr^{-1} (Figure 7). These values are high, reflecting the ability of these *Eucalyptus* stands to intercept a large fraction (~ 70%) of incoming radiation all year round. Annual APAR was more variable between stands during the first and second years than during subsequent years, and attained a peak during the third year of growth, before showing a slight tendency to decline. The highest and lowest annual APAR were recorded respectively on the most and least productive stands (Figure 7).

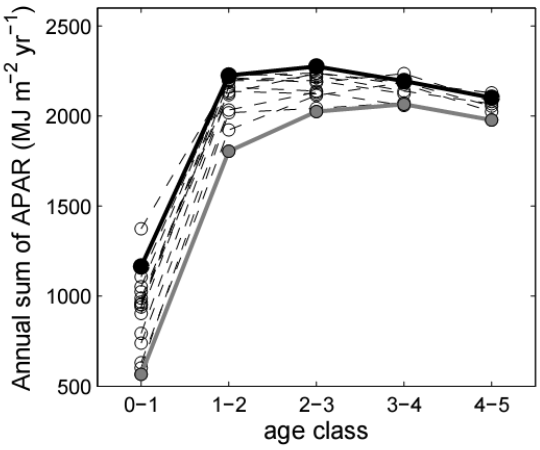


Figure 7: Annual APAR of consecutive years on all stands. In thick grey and black lines: stands SF 89 (least productive) and P121 (most productive), respectively.

APAR and wood production

Biomass increments and cumulative APAR between inventories are presented in Figure 8 on an annual basis. The graph should be interpreted with caution, as data from the same age interval may not be quite comparable between different stands. Inventories are not undertaken at exact ages, meaning that time intervals between inventories can vary from one stand to the next, and possibly represent different contributions of wet and dry seasons. As we had no detailed information on how stem growth rates varied during the year we were not able to correct this possible bias. Nevertheless, it appears that during the first two years of growth (for inventories at ages <1 yr and ~2 yrs), APAR and stem biomass increment are positively correlated (r^2=0.78; p<0.001). After the age of four years, annual APAR is similar between stands (Figure 7) and is no longer correlated with production levels (Figure 8).

Table 3: Number of data, mean, minimum, maximum, and standard deviation of εstem for each age class, calculated using APAR (bold) or IPAR (italics).

ε_{stem} *(g dry stem mass MJ^{-1} $_{APAR\ (IPAR)}$)*	<1 yr	2 yrs	4 yrs	5 yrs	All
Number of data	1	15	9	5	30
Mean	**0.28** *(0.26)*	**0.85** *(0.77)*	**1.62** *(1.46)*	**1.55** *(1.39)*	**1.18** *(1.06)*
Minimum		**0.45** *(0.41)*	**1.28** *(1.15)*	**1.24** *(1.12)*	**0.28** *(0.26)*
Maximum		**1.21** *(1.10)*	**2.26** *(2.03)*	**1.95** *(1.76)*	**2.26** *(2.03)*
Standard deviation		**0.22** *(0.20)*	**0.28** *(0.25)*	**0.30** *(0.27)*	**0.47** *(0.43)*

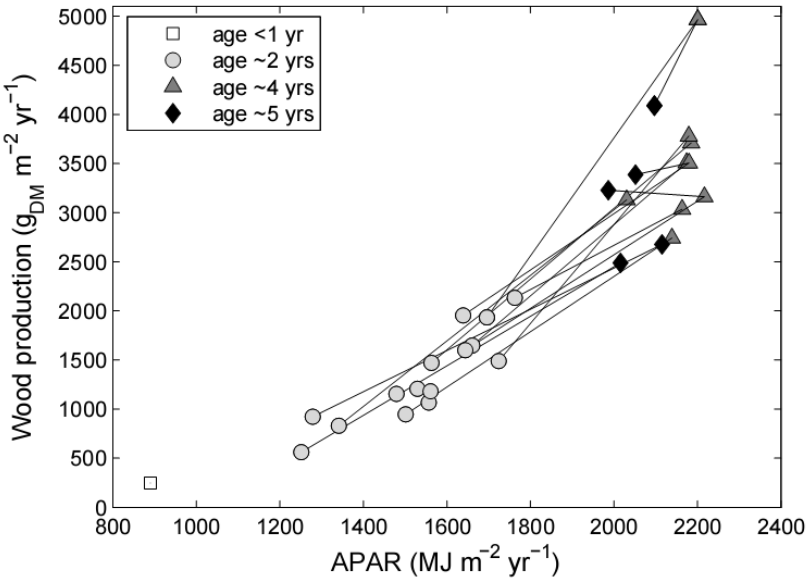


Figure 8: Annual stem production versus annual APAR, based on biomass increment and absorbed PAR between the considered inventory date and the preceding date or plantation date. Age groups represent approximate age at inventory date. Lines join data representing the same stand at successive inventories.

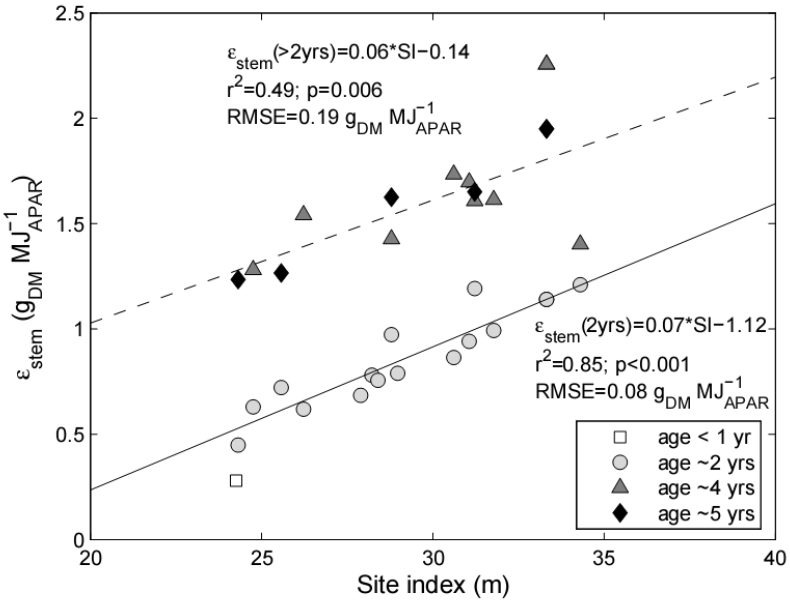


Figure 9: εstem versus site index (estimated dominant height at age 7 years). For one value of site index (one stand), one to 3 values of εstem are represented, corresponding to different inventory dates and therefore different age classes. The solid line represents the linear regression between site index and εstem estimated at age 2 years whereas the dashed line represents the linear regression for later inventories.

Stem dry mass increment per unit APAR (ε_{stem}, in g_{DM} $MJ^{-1}{}_{APAR}$) was variable, ranging from 0.28 g_{DM} MJ^{-1} for the youngest stand (aged 0.8 year) to 2.26 g_{DM} $MJ^{-1}{}_{APAR}$ for the most productive P121 stand at its second inventory (Table 3). ε_{stem} increased from age ~2 to age ~4. From ages ~4 to ~5, data with both ages were only available for three stands, and ε_{stem} did not change significantly. Over the entire data set, there was a significant linear relationship

between ε_{stem} and site index (*SI*), which can be considered as an indicator of productivity levels that can be attained on a given stand (r^2 =0.32, p=0.001). Stronger linear relationships existed between *SI* and ε_{stem} at the first inventory ($\varepsilon_{stem,2yrs}$=0.07**SI*-1.12; r^2=0.85; p<0.001; Figure 9), and between *SI* and ε_{stem} at older ages ($\varepsilon_{stem,4\text{-}6yrs}$=0.06**SI*-0.14; r^2=0.49; p=0.005; Figure 9). Regressions for different ages showed similar slopes but a different y-intercept. APAR during the first two years was also strongly related to site index ($APAR_{cum,2yrs}$=109**SI*-149; r^2=0.80, p<0.001).

Discussion

Choice of satellite data

We chose to work with the NDVI rather than with ready-available GPP or fAPAR estimates of the MODIS products MOD17 and MOD15, whose focus is on global estimates of production rather than on the detection of the finer-scale differences within one crop type. The accuracy of these algorithms can be affected by the landcover classification of each pixel into one of six biomes (Myneni et al. 2002). More importantly, the spatial resolution of these products (1km) is too low to meet our requirements, which are imposed by the work on mosaics of plantation stands of less than one MOD17 grid-cell in size. On the other hand the MODIS NDVI product (MOD13) presented the advantages of good temporal resolution, sufficient spatial resolution (231m), atmospheric correction, filtering of good values performed by the compositing algorithm and a quality flag for each pixel. Our data could further be used for the local validation of the MOD15 fAPAR product, after aggregation of contiguous MOD13 pixels that represent adjoining stands of similar characteristics.

Integrated NDVI for estimation of stem volume and dominant height

We found a strong correlation between cumulative NDVI and stand volume, and between cumulative NDVI and dominant height. In both cases a linear relationship including stand age and cumulative NDVI could explain more than 92% of the variability observed during different inventories on the sampled stands. Our results, using moderate resolution satellite imagery, are comparable to those found in some other applications of remote sensing for estimation of forest wood production, that succeeded in explaining 65% to 92% of variability in height and above-ground biomass of different types of forests using satellite images of various resolutions (e.g. Tomppo et al. 2002; Leboeuf et al. 2007), light detection and ranging (LIDAR) metrics (e.g. Lefsky et al. 2002; Drake et al. 2003; Lefsky et al. 2005) or radar backscatter (e.g. Rauste et al. 1994). It is likely that the form of the relationships we have established between integrated NDVI and stand characteristics can be extended to other *Eucalyptus* plantations, providing a local calibration is carried out to account for climatic and genetic differences. The retrieval and incorporation into a Geographical Information System (GIS) of MODIS NDVI time-series and integrated values representative of individual stands is simple to implement on an operational basis. Different applications are possible. For example, the NDVI trajectory of stands of similar age and site index can be compared, possibly allowing the detection of abnormal drops in leaf area index, or retrospective analysis

of a loss of productivity in relation to light absorption on a given stand. Classic forest inventories (which require costly spatially intensive sampling) could be complemented by free MODIS information. Access to NDVI time-series through a GIS could allow a simple assessment of biomass and dominant height over large zones at any date since March 2000. It must however be noted that the RMSE on retrieved volume or dominant height (24 m^3 ha^{-1} and 1.25m respectively) are of the same order of magnitude as the expected annual volume increment (at least 30 m^3 ha^{-1} yr^{-1}) and height increment (about 5m yr^{-1}). An additional limitation is due to the large pixel size of MODIS data which restricts simple operational use to large stands.

Deriving APAR from NDVI

The fraction of absorbed PAR, necessary for computation of APAR, has often been estimated using field measurements of leaf area index and an assumed or estimated value for the light extinction coefficient (Harrington and Fownes 1995; Drolet et al. 2005; Stape et al. 2008). This approach either requires the assumption that canopy LAI is near constant during most of the growing season (Bartelink et al. 1997), or intensive temporal sampling of leaf area index. The use of time-series of remotely-sensed vegetation index values with a good temporal resolution was therefore a valuable tool, as it allowed us to estimate daily APAR retrospectively since planting on the 16 sampled stands and in particular during the critical phase at the start of growth.

We estimated APAR as the sum of a diffuse and a direct component. A simpler procedure could be envisaged if this separation were disregarded, i.e. if APAR were calculated simply as the product of PAR and the fraction of intercepted diffuse PAR. In this case one unique equation would be needed for the estimation of the fraction of intercepted radiation from NDVI values, but intercepted PAR would be overestimated by approximately 15%.

Our APAR estimates carry uncertainty that can be due to several reasons. First of all, NDVI-fAPAR relationships are near-linear, but present a certain natural dispersion, as has been shown by simulation studies using radiative transfer models (Baret and Guyot 1991; Begue 1993; Myneni and Williams 1994; WalterShea et al. 1997) because of the effects of varying leaf angles, optical properties of leaves, cover fractions and canopy clumping (all of which can potentially vary with age and season in ways which are not well known), soil background reflectance and satellite viewing conditions (Huete and Liu 1994; Myneni and Williams 1994). This means that our unique equation relating NDVI to fAPAR might be unable to detect certain differences in fAPAR (those that do not affect NDVI), and inversely might detect differences that do not exist in reality. In principle the splining approach smoothed out variations due to differences in viewing angle configurations, but it could not eliminate the potential effect of seasonal variations of the maximum daily solar elevation angle. However work by Pinter (1993) indicates that this effect should be small. The equation we used to relate canopy gap fraction to NDVI (Baret et al. 1995) aimed to eliminate part of the variability associated with different soil background reflectance, using information about soil reflectance that we derived from post-harvest NDVI values. Other approaches have been proposed to reduce the effects of varying soil backgrounds and atmospheric conditions, often

involving the use of one or several additional spectral bands (blue for the EVI (Huete and Liu 1994), MIR for the NDVIc (Nemani et al. 1993) for example). In the case of MODIS the other bands are only available at a 500m resolution, making them difficult to use for our study because of the size of our stands. Different soil adjusted indices have also been suggested, in which information about the soil line (relationship between NIR and red reflectance of bare soil) is used to correct the vegetation index (e.g. the GESAVI (Gilabert et al. 2002)). Wishing to facilitate operational application of our findings, we retained the easily-available NDVI, that presented similar results to the SAVI and GESAVI .

Some imprecision may arise from the use of hemispherical photography to get field estimations of fIPAR, mainly because of two problems associated with the technique, i.e. variable exposition which affects image classification, and insufficient spatial resolution that results in a non-negligible proportion of mixed pixels (Macfarlane et al. 2000; Macfarlane et al. 2007). Finally, the small number of gap fraction measurements in the 0-1 age class limits the reliability of NDVI-derived APAR estimates obtained during the first year after planting.

APAR and stem wood production

The estimation of APAR from NDVI values allowed us to investigate the relations between wood biomass production and light interception, for three different age intervals: from planting date to age ~2 years; from age ~2 to ~4 years, and from age ~4 to age ~5 years. The values of ε_{stem} that we present correspond to grams of stem wood dry mass produced per MJ of PAR absorbed by the canopy during a specified time interval. Most ε (light use efficiency) values found in the literature for forests and tree crops were derived from estimates of intercepted rather than absorbed radiation. In our case, the lack of correction to account for leaf transmittance and re-interception of soil-reflected radiation would have led to 11% lower ε_{stem} values, which is a slightly larger correction factor than that given by Gower (1999), due to the high transmittance and reflectance observed on our sampled leaves. We found a wide range of values for ε_{stem}, with a mean over all age intervals and all stands of 1.18 g_{DM} MJ^{-1}_{APAR}. We present values of ε_{stem}, rather than ε_{ANPP} (grams of above-ground net primary production per MJ of APAR), and therefore do not take into account leaf, branch or bark production: ε_{ANPP} could be expected to be of the order of 20% higher. Bearing this in mind, our results correspond to the upper half of the ε_{ANPP} values published for *Eucalyptus* species (summarized by Whitehead and Beadle (2004) and additional values derived from Giardina et al. (2003), Stape et al. (2004a, 2008), and du Toit (2008)), which range from low values of 0.47 g_{DM} MJ^{-1}_{APAR} in zones where water availability is limited to maximum values of 2 g_{DM} MJ^{-1}_{APAR} in highly productive environments.

Age and ε_{stem}

APAR increased until the age of 2 years, then stagnated and showed a slight tendency to decline. This tendency is the result of the strongly dynamic leaf area index in these Eucalyptus plantations, which is known to peak at about 2 to 3 years of age and then decrease (e.g. Almeida et al. 2007). The decrease in LAI leads to a smaller, but noticeable, decline in fAPAR because of the asymptotic relationship between the two. For young stands (~2 years),

wood production was correlated to APAR, but this was no longer the case for older stands. A similar observation was made by Goetz and Prince (1996): IPAR and ANPP were linearly related in young aspen stands and not in mature stands. They suggested that ANPP was limited by factors other than light, which affected older stands more strongly than young ones: allocation to maintenance respiration, periodic drought stress for instance. Harrington and Fownes (1995) showed that during periods of limited water supply, ε_{ANPP} decreased and Stape et al. (2008) also showed that years of limited rainfall, or lack of irrigation, were associated with lower ε_{ANPP}.

Our study showed clear differences in ε_{stem} calculated at different ages: low ε_{stem} was found for the first two years of growth, and higher values were obtained for the 2-4 yrs and 4-5 yrs intervals. Lower ε_{stem} during initial stand growth makes sense, because trees are expected to invest a large proportion of photosynthates in the building of their resource-capturing organs, namely leaves and roots (Saint-Andre et al. 2005; Laclau et al. 2009). Hunt (1994) indicated that ε_{stem} decreased with age after stand maturity had been reached, but this was not visible in our 5 year old stands, perhaps because we had only few stands that attained this age, and because these plantations are harvested before a significant decrease in ε_{ANPP} occurs.

Site index and ε_{stem}

Our results showed a clear relation between ε_{stem} and site index (*SI*), corroborating the observation made by several authors that more productive stands are also more efficient at using captured resources (Giardina et al. 2003; Binkley et al. 2004; Stape et al. 2004a; Stape et al. 2008). A better *SI* was accompanied by an increase both in APAR during initial growth (like in du Toit (2008) where increased fertility led to a more rapid canopy establishment), and in ε_{stem} for all ages. Age also had an effect on ε_{stem} as was discussed earlier, but this age effect and that of *SI* appeared to be independent (Figure 9Error: Reference source not found). This result explains why mean NDVI of the first two years of growth explained productivity as well as mean NDVI of a whole rotation: it is only during the first two years that fertility-related effects on productivity are reflected in leaf display, and therefore in NDVI.

The effects of the site index on growth are strongly reflected in the NDVI during the first two years after planting: this result offers a relatively simple way of deriving the *SI* from time-series of remotely-sensed data. The *SI* synthesizes factors that limit production, e.g. in particular soil nutrition and water holding capacity within one climatic zone. In the 3-PGS model of forest production (Landsberg and Waring 1997; Coops et al. 1998), the maximum light use efficiency for NPP depends linearly on a "site fertility rating" (generally inferred from soil maps), which also determines the fraction of carbon allocated to fine roots. As the site fertility rating is a sensitive parameter in the model, there is a demand for a practical means allowing its estimation in view of operational applications of 3-PGS (Esprey et al. 2004; Paul et al. 2007; Miehle et al. 2009). Our results indicate that the NDVI during the first two years after planting could be used for the spatial determination of site fertility ratings, provided the *SI* were decorrelated from the soil water balance. In addition there was a highly significant relationship between cumulative NDVI during the first two years and $\varepsilon_{stem,2yrs}$ (not shown). Providing the relationship between ε_{stem} and age were established more clearly, the

direct spatialized estimation of light-use efficiency for stem wood production using NDVI data could be envisaged.

The explanation and quantitative understanding of age and fertility-related shifts in light-use efficiency for stem production lie in a better knowledge of allocation patterns in relation to nutrient and water availability. Mechanistic modelling approaches incorporating different types of remotely-sensed information on canopy characteristics have proved to be capable of evaluating carbon budgets in other forest environments (le Maire et al. 2005). In this light the data we have obtained on temporal and spatial variations of the fraction of absorbed PAR and of ε_{stem} appear to be potentially valuable for spatialized modelling applications aiming to understand and quantify carbon, water and nutrient budgets of fast-growing *Eucalyptus* plantations.

Conclusions

Fast growing even-aged forest plantations, characterised by within-stand homogeneity and strong temporal dynamics marked by clear-felling and same-date planting, offer high potential for the operational use of remote sensing in forest management. While one-date values of MODIS NDVI may be useful for the estimation of leaf area index (bearing in mind saturation problems), they are not sufficient to discriminate between biomass production levels. In contrast, NDVI time-series can easily be obtained over large plantation areas, and can be used for the monitoring of production and estimation of site productivity: cumulative NDVI was a good predictor of stem volume and dominant height, and NDVI of the first two years of growth explained 75% of the variability in productivity of 16 different *Eucalyptus* stands in a same climatic zone.

We present a simple empirical method for the determination of absorbed photosynthetically active radiation using time-series of 250 m resolution satellite data. APAR can be used to drive various process-based models of forest production. Production of stem wood biomass per unit of absorbed PAR varied with age and site index. Production was correlated to absorbed radiation during the first two years of growth but not in later years, where productivity differences were not reflected in canopy light interception. Site index affected both ε_{stem} at all ages and APAR during the initial development of the canopy. A promising implication is that NDVI values obtained during the first two years of growth can help to provide an empirical estimate of site-dependent light use efficiency for stem wood production.

Acknowledgements

This study was funded by the European Integrated Project Ultra Low CO_2 Steelmaking (ULCOS - Contract n°515960) and by CNPq 306561/2007. We thank International Paper of Brasil and in particular José Mario Ferreira and Sebastião Oliveira, for providing data and technical help for field campaigns, and the French Ministry of Foreign Affairs for their financial support. We are also very grateful to Flavio Ponzoni (INPE), Marcos Ligo (EMBRAPA), Elcio Reis (IPBr), Cristiane Camargo Zani (ESALQ), Giampiero Bini Cano (Instituto Botanico), Renato Meulman Leite da Silva (ESALQ), and Reinaldo Camargo

(ESALQ) for their help during field work. Finally we thank Jean-Paul Laclau and the anonymous reviewers for their helpful advice and valuable comments on how to improve the manuscript.

Appendix : choice of a representative MODIS pixel for each stand

We chose one MODIS pixel to represent each stand. The central pixel was not necessarily chosen because 1) the position of the MODIS pixel is subject to uncertainties; 2) the central MODIS pixel is not necessarily representative of the entire stand. A systematic procedure involving the use of higher-resolution CBERS-2 CCD was developed to select the most representative pixel for each stand. The principle was to select, among the MODIS pixel positions that cover a given stand, the one that had the reflectance values closest to those of the whole stand as observed in the high-resolution image. The CBERS-2 satellite was launched in 2003 as part of the China-Brazil Earth Resources Satellite programme. Its CCD camera provides multi-spectral images with 20m spatial resolution and 26 day temporal resolution. All clear images available since 2004 (about 20 images per tile, with four tiles to cover all stands) were downloaded and geographically corrected against a geo-referenced Landsat image. The atmospherically corrected MODIS images of the corresponding dates (MOD09GQ Surface Reflectance Daily L2G Global 250m, Collection 5) were also downloaded. Before extracting stand pixel values from the high-resolution images, the images had to be converted to reflectance values and also atmospherically corrected. Here, both steps were carried out in a single relative calibration procedure using same-date MODIS images. The CBERS-2 digital counts were aggregated to the MODIS grid to obtain a resolution of 231.65m. For each date a linear relationship was fitted between the aggregated CBERS-2 red and NIR band digital counts and the MODIS reflectance values. The coefficients of this regression were applied to the original CBERS-2 images in order to obtain MODIS-equivalent reflectance value images with 20m spatial resolution. A mean NDVI value for each date (about 20 dates) was extracted from these corrected CBERS-2 images for each stand (from the pixels contained inside the contour of the stand, allowing a buffer strip of 60m). The NDVI of the MODIS pixels which were included in the stand delimitations was also extracted. For each of these MODIS pixels a linear correlation coefficient was calculated between the 20 MODIS NDVI values and the 20 mean stand NDVI values. The MODIS pixel that offered the highest correlation coefficient was selected as the most representative pixel of the stand.

References

ABRAF 2009. Anuario estatistico da ABRAF 2009, ano base 2008. Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas, Brasilia, p. 129.

Almeida, A.C., J.V. Soares, J.J. Landsberg and G.D. Rezende 2007. Growth and water balance of Eucalyptus grandis hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. Forest Ecology and Management. 251:10-21.

Anderson, M.C. 1966. Stand structure and light penetration. II. A theoretical analysis. Journal of Applied Ecology. 3:41-54.

Asrar, G., M. Fuchs, E.T. Kanemasu and J.L. Hatfield 1984. Estimating absorbed photosynthetic radiation and leaf area index from spectral reflectance in wheat. Agronomy Journal. 76:300-306.

Baret, F. and G. Guyot 1991. Potentials and Limits of Vegetation Indexes for LAI and APAR Assessment. Remote Sensing of Environment. 35:161-173.

Baret, F., J. Clevers and M.D. Steven 1995. The Robustness of Canopy Gap Fraction Estimates from Red and near-Infrared Reflectances - a Comparison of Approaches. Remote Sensing of Environment. 54:141-151.

Bartelink, H.H., K. Kramer and G.M.J. Mohren 1997. Applicability of the radiation-use efficiency concept for simulating growth of forest stands. Agricultural and Forest Meteorology. 88:169-179.

Begue, A. 1992. Modeling Hemispherical and Directional Radiative Fluxes in Regular-Clumped Canopies. Remote Sensing of Environment. 40:219-230.

Begue, A. 1993. Leaf-Area Index, Intercepted Photosynthetically Active Radiation, and Spectral Vegetation Indexes - a Sensitivity Analysis for Regular-Clumped Canopies. Remote Sensing of Environment. 46:45-59.

Binkley, D., J.L. Stape and M.G. Ryan 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. Forest Ecology and Management. 193:5-16.

Chen, J.M. and T.A. Black 1991. Measuring Leaf-Area Index of Plant Canopies with Branch Architecture. Agricultural and Forest Meteorology. 57:1-12.

Coops, N.C., R.H. Waring and J.J. Landsberg 1998. Assessing forest productivity in Australia and New Zealand using a physiologically-based model driven with averaged monthly weather data and satellite-derived estimates of canopy photosynthetic capacity. Forest Ecology and Management. 104:113-127.

Coops, N.C. and R.H. Waring 2001. The use of multiscale remote sensing imagery to derive regional estimates of forest growth capacity using 3-PGS. Remote Sensing of Environment. 75:324-334.

Cramer, W., D.W. Kicklighter, A. Bondeau, B. Moore, C. Churkina, B. Nemry, A. Ruimy and A.L. Schloss 1999. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. Global Change Biology. 5:1-15.

Daughtry, C.S.T., K.P. Gallo, S.N. Goward, S.D. Prince and W.P. Kustas 1992. Spectral Estimates of Absorbed Radiation and Phytomass Production in Corn and Soybean Canopies. Remote Sensing of Environment. 39:141-152.

Demarez, V., S. Duthoit, F. Baret, M. Weiss and G. Dedieu 2008. Estimation of leaf area and clumping indexes of crops with hemispherical photographs. Agricultural and Forest Meteorology. 148:644-655.

Drake, J.B., R.G. Knox, R.O. Dubayah, D.B. Clark, R. Condit, J.B. Blair and M. Hofton 2003. Above-ground biomass estimation in closed canopy Neotropical forests using LIDAR remote sensing: factors affecting the generality of relationships. Global Ecology and Biogeography. 12:147-159.

Drolet, G.G., K.F. Huemmrich, F.G. Hall, E.M. Middleton, T.A. Black, A.G. Barr and H.A. Margolis 2005. A MODIS-derived photochemical reflectance index to detect inter-annual variations in the photosynthetic light-use efficiency of a boreal deciduous forest. Remote Sensing of Environment. 98:212-224.

du Toit, B. 2008. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of Eucalyptus grandis in South Africa. Forest Ecology and Management. 255:2324-2336.

Epiphanio, J.C.N. and A.R. Huete 1995. Dependence of NDVI and SAVI on Sun Sensor Geometry and Its Effect on FAPAR Relationships in Alfalfa. Remote Sensing of Environment. 51:351-360.

Esprey, L.J., P.J. Sands and C.W. Smith 2004. Understanding 3-PG using a sensitivity analysis. Forest Ecology and Management. 193:235-250.

Fensholt, R., I. Sandholt and M.S. Rasmussen 2004. Evaluation of MODIS LAI, fAPAR and the relation between fAPAR and NDVI in a semi-arid environment using in situ measurements. Remote Sensing of Environment. 91:490-507.

Ferreira, J.M. and J.L. Stape 2009. Productivity gains by fertilization in Eucalyptus urophylla clonal plantations across gradients in site and stand conditions. Southern Forests. In Press

Gallo, K.P., C.S.T. Daughtry and M.E. Bauer 1985. Spectral estimation of absorbed photosynthetically active radiation in corn canopies. Remote Sensing of Environment. 17:221-232.

Garrigues, S., D. Allard, F. Baret and M. Weiss 2006. Influence of landscape spatial heterogeneity on the non-linear estimation of leaf area index from moderate spatial resolution remote sensing data. Remote Sensing of Environment. 105:286-298.

Giardina, C.P., M.G. Ryan, D. Binkley and J.H. Fownes 2003. Primary production and carbon allocation in relation to nutrient supply in a tropical experimental forest. Global Change Biology. 9:1438-1450.

Gilabert, M.A., J. Gonzalez-Piqueras, F.J. Garcia-Haro and J. Melia 2002. A generalized soil-adjusted vegetation index. Remote Sensing of Environment. 82:303-310.

Goel, N.S. and D.E. Strebel 1984. Simple Beta Distribution Representation of Leaf Orientation in Vegetation Canopies. Agronomy Journal. 76:800-802.

Goetz, S.J. and S.D. Prince 1996. Remote sensing of net primary production in boreal forest stands. Agricultural and Forest Meteorology. 78:149-179.

Goetz, S.J., S.D. Prince, S.N. Goward, M.M. Thawley and J. Small 1999. Satellite remote sensing of primary production: an improved production efficiency modeling approach. Ecological Modelling. 122:239-255.

Goward, S.N. and K.F. Huemmrich 1992. Vegetation Canopy PAR Absorptance and the Normalized Difference Vegetation Index - an Assessment Using the Sail Model. Remote Sensing of Environment. 39:119-140.

Gower, S.T., C.J. Kucharik and J.M. Norman 1999. Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. Remote Sensing of Environment. 70:29-51.

Harrington, R.A. and J.H. Fownes 1995. Radiation Interception and Growth of Planted and Coppice Stands of 4 Fast-Growing Tropical Trees. Journal of Applied Ecology. 32:1-8.

Hipps, L.E., G. Asrar and E.T. Kanemasu 1983. Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter wheat. Agricultural Meteorology. 28:253–259.

Huete, A.R. and H.Q. Liu 1994. An Error and Sensitivity Analysis of the Atmospheric-Correcting and Soil-Correcting Variants of the NDVI for the Modis-Eos. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing. 32:897-905.

Huete, A., K. Didan, T. Miura, E.P. Rodriguez, X. Gao and L.G. Ferreira 2002. Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. Remote Sensing of Environment. 83:195-213.

Hunt, E.R. 1994. Relationship between Woody Biomass and PAR Conversion Efficiency for Estimating Net Primary Production from NDVI. International Journal of Remote Sensing. 15:1725-1730.

Jonckheere, I., S. Fleck, K. Nackaerts, B. Muys, P. Coppin, M. Weiss and F. Baret 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination - Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. Agricultural and Forest Meteorology. 121:19-35.

Kucharik, C.J., J.M. Norman and S.T. Gower 1999. Characterization of radiation regimes in nonrandom forest canopies: theory, measurements, and a simplified modeling approach. Tree Physiology. 19:695-706.

Laclau, J.-P., J.C.R. Almeida, J.L.M. Goncalves, L. Saint-Andre, M. Ventura, J. Ranger, R.M. Moreira and Y. Nouvellon 2009. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. Tree Physiology. 29:111-124.

Landsberg, J.J. and R.H. Waring 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. Forest Ecology and Management. 95:209-228.

Lang, A.R.G. and Y.Q. Xiang 1986. Estimation of Leaf-Area Index from Transmission of Direct Sunlight in Discontinuous Canopies. Agricultural and Forest Meteorology. 37:229-243.

Law, B.E. and R.H. Waring 1994. Remote-Sensing of Leaf-Area Index and Radiation Intercepted by Understory Vegetation. Ecological Applications. 4:272-279.

le Maire, G., H. Davi, K. Soudani, C. Francois, V. Le Dantec and E. Dufrene 2005. Modeling annual production and carbon fluxes of a large managed temperate forest using forest inventories, satellite data and field measurements. Tree Physiology. 25:859-872.

Leboeuf, A., A. Beaudoin, R.A. Fournier, L. Guindon, J.E. Luther and M.C. Lambert 2007. A shadow fraction method for mapping biomass of northern boreal black spruce forests using QuickBird imagery. Remote Sensing of Environment. 110:488-500.

Lefsky, M.A., W.B. Cohen, D.J. Harding, G.G. Parker, S.A. Acker and S.T. Gower 2002. LIDAR remote sensing of above-ground biomass in three biomes. Global Ecology and Biogeography. 11:393-399.

Lefsky, M.A., A.T. Hudak, W.B. Cohen and S.A. Acker 2005. Geographic variability in LIDAR predictions of forest stand structure in the Pacific Northwest. Remote Sensing of Environment. 95:532-548.

Macfarlane, C., M. Coote, D.A. White and M.A. Adams 2000. Photographic exposure affects indirect estimation of leaf area in plantations of Eucalyptus globulus Labill. Agricultural and Forest Meteorology. 100:155-168.

Macfarlane, C., A. Grigg and C. Evangelista 2007. Estimating forest leaf area using cover and fullframe fisheye photography: Thinking inside the circle. Agricultural and Forest Meteorology. 146:1-12.

Malmstrom, C.M., M.V. Thompson, G.P. Juday, S.O. Los, J.T. Randerson and C.B. Field 1997. Interannual variation in global-scale net primary production: Testing model estimates. Global Biogeochemical Cycles. 11:367-392.

McCree, K.J. 1972. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. Agricultural Meteorology. 9:191–216.

Miehle, P., M. Battaglia, P.J. Sands, D.I. Forrester, P.M. Feikema, S.J. Livesley, J.D. Morris and S.K. Arndt 2009. A comparison of four process-based models and a statistical regression model to predict growth of Eucalyptus globulus plantations. Ecological Modelling. 220:734-746.

Monteith, J.L. 1972. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. Journal of Applied Ecology. 9:747-766.

Myneni, R.B. and D.L. Williams 1994. On the Relationship between FAPAR and NDVI. Remote Sensing of Environment. 49:200-211.

Myneni, R.B., F.G. Hall, P.J. Sellers and A.L. Marshak 1995. The Interpretation of Spectral Vegetation Indexes. IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing. 33:481-486.

Myneni, R.B., S. Hoffman, Y. Knyazikhin, J.L. Privette, J. Glassy, Y. Tian, Y. Wang, X. Song, Y. Zhang, G.R. Smith, A. Lotsch, M. Friedl, J.T. Morisette, P. Votava, R.R. Nemani and S.W. Running 2002. Global products of vegetation leaf area and fraction absorbed PAR from year one of MODIS data. Remote Sensing of Environment. 83:214-231.

Nelder, J.A. and R. Mead 1965. A simplex method for function minimization. Computer Journal. 7:308-313.

Nemani, R., L. Pierce, S. Running and L. Band 1993. Forest Ecosystem Processes at the Watershed Scale - Sensitivity to Remotely-Sensed Leaf-Area Index Estimates. International Journal of Remote Sensing. 14:2519-2534.

Nilson, T. 1971. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. Agricultural and Forest Meteorology. 8:25-38.

Nouvellon, Y., A. Begue, M. Susan Moran, D.L. Seen, S. Rambal, D. Luquet, G. Chehbouni and Y. Inoue 2000. PAR extinction in shortgrass ecosystems: effects of clumping, sky conditions and soil albedo. Agricultural and Forest Meteorology. 105:21-41.

Olofsson, P., L. Eklundh, F. Lagergren, P. Jonsson and A. Lindroth 2007. Estimating net primary production for Scandinavian forests using data from Terra/MODIS. Advances in Space Research. 39:125-130.

Olofsson, P., F. Lagergren, A. Lindroth, J. Lindstrom, L. Klemedtsson, W. Kutsch and L. Eklundh 2008. Towards operational remote sensing of forest carbon balance across Northern Europe. Biogeosciences. 5:817-832.

Paul, K.I., T.H. Booth, T. Jovanovic, P.J. Sands and J.D. Morris 2007. Calibration of the forest growth model 3-PG to eucalypt plantations growing in low rainfall regions of Australia. Forest Ecology and Management. 243:237-247.

Pinter, P.J. 1993. Solar Angle Independence in the Relationship between Absorbed PAR and Remotely-Sensed Data for Alfalfa. Remote Sensing of Environment. 46:19-25.

Prince, S.D. and S.N. Goward 1995. Global primary production: A remote sensing approach. Journal of Biogeography. 22:815-835.

Rauste, Y., T. Hame, J. Pulliainen, K. Heiska and M. Hallikainen 1994. Radar-Based Forest Biomass Estimation. International Journal of Remote Sensing. 15:2797-2808.

Rouse, J.W., R.H. Haas, J.A. Schell, D.W. Deering and J.C. Harlan 1974. Monitoring the vernal advancement of retrogradation of natural vegetation. NASA/GSFC, Greenbelt, MD, p. 371.

Saint-Andre, L., A.T. M'Bou, A. Mabiala, W. Mouvondy, C. Jourdan, O. Roupsard, P. Deleporte, O. Hamel and Y. Nouvellon 2005. Age-related equations for above- and below-ground biomass of a Eucalyptus hybrid in Congo. Forest Ecology and Management. 205:199-214.

Smith, D.M. 1954. Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. In U.S. Department of Agriculture Report. U.S. Forest Service, pp. 1-8.

Soudani, K., G. le Maire, E. Dufrêne, C. François, N. Delpierre, E. Ulrich and S. Cecchini 2008. Evaluation of the onset of green-up in temperate deciduous broadleaf forests derived from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) data. Remote Sensing of Environment. 112:2643-2655.

Spitters, C.J.T., Toussaint, H.A.J.M., Goudriaan, J. 1986. Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implication for modeling canopy photosynthesis. Part I. Components of incoming radiation. Agricultural and Forest Meteorology. 38:217-229.

Stape, J.L., D. Binkley and M.G. Ryan 2004a. Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. Forest Ecology and Management. 193:17-31.

Stape, J.L., M.G. Ryan and D. Binkley 2004b. Testing the utility of the 3-PG model for growth of Eucalyptus grandis X urophylla with natural and manipulated supplies of water and nutrients. Forest Ecology and Management. 193:219-234.

Stape, J.L., D. Binkley and M.G. Ryan 2008. Production and carbon allocation in a clonal Eucalyptus plantation with water and nutrient manipulations. Forest Ecology and Management. 255:920-930.

Tomppo, E., M. Nilsson, M. Rosengren, P. Aalto and P. Kennedy 2002. Simultaneous use of Landsat-TM and IRS-1C WiFS data in estimating large area tree stem volume and aboveground biomass. Remote Sensing of Environment. 82:156-171.

Tucker, C.J. 1979. Red and Photographic Infrared Linear Combinations for Monitoring Vegetation. Remote Sensing of Environment. 8:127-150.

Vermote, E.F., N.Z. El Saleous and C.O. Justice 2002. Atmospheric correction of MODIS data in the visible to middle infrared: first results. Remote Sensing of Environment. 83:97-111.

WalterShea, E.A., J. Privette, D. Cornell, M.A. Mesarch and C.J. Hays 1997. Relations between directional spectral vegetation indices and leaf area and absorbed radiation in alfalfa. Remote Sensing of Environment. 61:162-177.

Wang, J., P.M. Rich, K.P. Price and W.D. Kettle 2004. Relations between NDVI and tree productivity in the central Great Plains. International Journal of Remote Sensing. 25:3127-3138.

Warren Wilson, J. 1963. Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. Australian Journal of Botany. 11:95-105.

Weiss, M., F. Baret, G.J. Smith, I. Jonckheere and P. Coppin 2004. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. Agricultural and Forest Meteorology. 121:37-53.

Welles, J.M. and J.M. Norman 1991. Instrument for Indirect Measurement of Canopy Architecture. Agronomy Journal. 83:818-825.

Whitehead, D. and C.L. Beadle 2004. Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. Forest Ecology and Management. 193:113-140.

Annexe 2

Article B

A process-based model to simulate the spatial variability of the growth of industrial *Eucalyptus* plantations on deep tropical soils in south-east Brazil

A process-based model to simulate the spatial variability of the growth of industrial *Eucalyptus* plantations on deep tropical soils in south-east Brazil

Marsden C., Y. Nouvellon, J.P. Laclau, M. Corbeels, J.L. Stape, D. Epron, G. le Maire

Abstract

Large differences in productivity have been observed between neighbouring *Eucalyptus* stands in Brazilian plantations, that are not explained by climate and are unlikely to be due to inadequate fertilization. Model-based simulations of the carbon, water and nutrient budget of large plantation zones need to be able to reproduce this spatial variability in growth rates. We applied a modified version of the G'Day model of carbon, nitrogen and water cycling at a daily time step to short-rotation plantation stands located in one climatic region in São Paulo State, taking care to include a simple mechanistic description of the effect of water availability on growth during plantation development. The progressive and rapid exploration of deep soil layers by roots was modelled in a simple way. The model was parameterized using detailed measurements made during the entire rotation of an experimental stand of *Eucalyptus grandis* seed stock, and was subsequently applied to 16 company-managed clonal stands of contrasted productivity. When spatial differences in soil water retention capacity were taken into account, the model was able to capture >95% of the variability of standing stem biomass and >80% of the variability of growth rates measured on these stands. The temporal variation of leaf area index was well simulated, as was shown by comparison with time series retrieved from satellite data. However simulated values of biomass growth showed a temporal bias, highlighting the need for further experimental characterization of the physiological changes occurring during the development of these fast-growing plantations.

Introduction

An increasing proportion of the worldwide demand for wood products is being satisfied by fast-growing tree plantations established in tropical and subtropical regions. Maximizing wood yields is therefore critical, but additional concerns of sustainability, social acceptability, minimum capital risk and provision of environmental services like carbon sequestration must also be addressed. A few members of the *Eucalyptus* genus dominate tropical hardwood plantations, due to their relatively low susceptibility to pests and diseases, the high yields they can achieve even on highly-weathered soils, and the good quality fibre they produce for the pulp and paper industry (Turnbull 1999). Consequently, considerable research has been devoted to the modelling of their growth in different soils and climates. Empirical growth and yield functions have been extensively developed by *Eucalyptus* plantation managers. Based on previous knowledge of site performance (generally in the form of a site index related to dominant height at a certain age) and on species- or clone-specific parameters, they predict likely growth rates and final merchantable biomass (e.g. Campos et al. 1988; Tewari et al. 2002; Saint-Andre et al. 2002). Their empirical approach to determining site productivity means that no growth prediction can be made for previously unknown sites, unless site index

values can be estimated based on measurable attributes. In contrast, process-based models take into account system complexity in its response to spatial climatic characteristics. Models based on ecophysiological principles and run with actual climatic data inputs are also responsive to the climatic variability experienced by the forest during its growth. This aspect is particularly important for the estimation of production of short-rotation *Eucalyptus* plantations grown in many regions of Brazil for example, where one dry year in a six-year rotation can significantly affect final yields (Almeida 2004b).

The 3-PG model (Landsberg & Waring 1997) was explicitly designed as a simple forest production estimation tool, compatible with typical data availability. It has already been parameterized for several *Eucalyptus* species in different growing conditions (for *E. globulus* by Sands and Landsberg (2002) in Australia and (2006) in Portugal, in South Africa for *E. grandis* by Esprey et al. (2004), for *E. camaldulensis x E. grandis* hybrids by Dye et al. (2004), and *E. cladocalyx* and *Corymbia maculata* by Paul et al. (2007), *E. urophylla x grandis* in Brazil by Stape et al. (2004), Silva (2006) and Borges (2009)), and is now being implemented operationally by some forestry companies in Brazil (Almeida 2004a). In its simple description of physiological principles relating growth to input climate data it is a process-based model, and has been shown by Stape et al. (2004) and Miehle et al. (2009) to outperform growth and yield models. However in its dependence on local calibration (Borges 2009), and on an empirical site fertility rating parameter to account for a large part of spatial variability of productivity, it resembles the principle of classical yield functions. Published applications of 3-PG initiated simulations at a certain age, for example at age 1 to 1.5 years (Almeida 2004b), implying that the model fails to reproduce growth observed between the seedling stage and canopy closure. One sixth of the growth period is thus ignored, although the initial stage of development appears to be critical in determining final yields: pronounced spatial variability of canopy establishment during the first two years of growth was observed and related to mean annual increment in Brazilian *Eucalyptus* plantations (Marsden et al. 2010).

Simple models like 3-PG do not aim to examine long-term trends in carbon and water fluxes. Such objectives require the incorporation of ecosystem nutrient cycling processes and the description of soil organic matter evolution, as is the case for example in the more detailed Cabala model developed by Battaglia et al. (2004), which also includes the simulation of the seedling to closed-canopy development stage, or the Forest-DNDC model which was applied to *E. globulus* plantations in Australia in the aim of simulating carbon sequestration and greenhouse gas emissions (Miehle et al. 2006). In the same category, the G'Day model (Comins & McMurtrie 1993), with its detailed submodel of soil carbon and nitrogen cycling, proved to be a good exploratory tool to assess the impact of residue management on the long-term productivity of fast-growing *E. globulus* plantations in Australia (Corbeels, McMurtrie, D.A. Pepper, Mendham et al. 2005). With MATEY, McMurtrie et al. (2008) proposed a new simple process-based plant production model, suggesting its incorporation in coupled C-N-H_2O models such as G'Day to increase our understanding of spatial and temporal controls of ecosystem production.

We adapted the G'Day carbon, nitrogen and water cycling model for application to whole rotations of *E. grandis* and *E. urophylla x grandis* stands growing on very deep and highly weathered soils in south-eastern Brazil, with the ultimate aim of assessing growth, carbon sequestration and water use by plantations at the landscape scale. In the model version presented here, we incorporated some elements given in MATEY (McMurtrie et al. 2008) and made some modifications to allow for parameterisation using measurements conducted on our experimental sites. In particular, the exploration by roots of progressively deeper soil layers was represented in a simple way. Our particular aim here was to gain insight into the reasons for the high observed spatial variations of productivity between 16 adequately fertilized commercial plantation sites presenting very similar climate. No "site fertility rating" allowing empirical tuning is included in the G'Day model, and we hypothesized that soil water retention characteristics would explain a large part of the variability of tree growth rates and leaf area index on these 16 stands.

Material and Methods

Parameterisation site

Site characteristics

The model was parameterised using data from the E101 experimental stand located at the Itatinga Experimental Station (University of São Paulo) in São Paulo State, south-eastern Brazil, described in Laclau et al. (2010). The climate is tropical, with a wet season from October to May and a dry season from June to September. Annual rainfall averaged 1358 mm between 2000 and 2009 and varied between 1024 mm in 2002 and 1903 mm in 2009. Mean monthly maximum temperature is highest in March (29.3°C) and mean monthly minimum temperature is lowest in July (9.7°C). The site is located at 850 m above sea level but frost is rare (slightly negative minimum daily temperatures were measured on 6 occasions during a ten-year period). The soil is a deep Xanthic Ferralsol (>15m) with ~70% sand and low cation exchange capacity.

The current crop of *Eucalyptus grandis* seedlings from half-sib families (Suzano Bahia Sul company) was planted in April 2004, 2 months after the harvest of the previous crop of unproductive *E. saligna*. Trees were planted at a spacing of 3m*2m. Fertilisation was applied following standard company practice in the region (120 kg N ha^{-1}, 33 kg P ha^{-1}, 100 kg K ha^{-1}, 2 Mg ha^{-1} of dolomitic lime, micronutrients), thought to be non-limiting (Laclau et al. 2009).

Meteorological data

Daily minimum and maximum temperature and rainfall were measured at the meteorological station located at the Itatinga experimental station. Daily global radiation data were acquired from the UNESP Botucatu station, located less than 30 km from the experimental site. Throughfall and stemflow measurements are described in Laclau et al. (2010).

Soil water

Soil water content was monitored using 3-4 TDR probes (Trase soil moisture) inserted horizontally at different depths and distances from trees. From July 2003 till the end of 2007 soil volumetric water content was measured every 12 hours at 15, 50, 150 and 300 cm depths. After December 2007 measurements were made once a week at 15, 50, 100, 200, 300, 500, 600, 800 and 1000 cm depths. Water retention curves were established experimentally *in situ* by Maquère (2008).

Tree growth

Tree size (circumference at breast height (CBH) and height) was monitored every 6 to 12 months on 144 trees. Every year 10 trees were harvested and the biomass and nutrient contents of the different compartments (leaves, living and dead branches, bark, trunk, coarse roots, stump, fine roots) were determined. The biomass and nutrient contents of stumps, coarse roots, medium-sized roots and fine roots were determined on a sub-sample of trees. Based on these measurements, allometric equations were developed to calculate biomass and mineral mass as a function of tree size at each age (Laclau et al. 2010). These equations were applied to inventory data to obtain yearly estimations of carbon and nitrogen mass per hectare. Carbon mass was estimated as dry biomass multiplied by a ratio of 0.45 (estimated from data obtained on all biomass compartments of 1.5 year-old trees).

Canopy characteristics

Simultaneously with biomass measurements, canopy specific leaf area and leaf area index were determined (cf. Laclau et al. 2009). Monthly leaf litter fall was measured using 15 litter traps sized 0.52m x 0.52m, and bark and branch litter fall were measured on 3 swept surfaces of 6 m^2 located between 4 trees. Nutrient concentrations in litter were also assessed (cf. Laclau et al. 2010).

Complementary data from adjacent sites

Gas exchange measurements were performed on 23 attached leaves of 4 trees of the same genetic material on an adjacent experimental site (aged 5 years), using a portable photosynthesis system (LI-6400, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Maximum carboxylation rate (Vc_{max}) and maximum electron transport rate (J_{max}) were estimated for each leaf, by fitting the Farquhar model of C3 leaf photosynthesis, including triose phosphate use limitation (G.D. Farquhar et al. 1980; Sharkey 1985), to the experimental data of assimilation rate as a function of chamber CO_2 concentration. Leaf dark respiration R_n was fixed as a function of leaf nitrogen content (4.2 molC mol^{-1}N, Ryan et al. (2009)), and the daytime, light-inhibited leaf respiration rate was assumed to be 60% of the night-time value (Kirschbaum & Farquhar 1984; Kirschbaum & Farquhar 1987; Villar et al. 1994; Atkin et al. 2000; Grassi et al. 2002; Tcherkez 2005). J_{max} and Vc_{max} were then adjusted simultaneously by non-linear regression, in order to minimize the root mean squared error between measured and simulated assimilation rates, using the Nelder-Mead algorithm (Nelder & Mead 1965).

One year of eddy covariance measurements and ancillary data were obtained from the EucFlux project flux tower site, which is located 15km from the Itatinga experimental station on an *E. grandis* stand in its 6th year of growth in 2008 (Nouvellon et al. 2009). Latent heat flux, energy balance closure, soil water content data to 10m depth, leaf area index (LAI), and micrometeorological data were used to deduce the relationship between stomatal conductance and soil water content and atmospheric vapour pressure deficit.

Table 1: Soil type (company nomenclature and FAO terminology), estimated maximum extractable water between 0 and 5m depths (EW5m), estimated mean annual increment at 7 years of age (MAI7), age at inventory dates, and leaf analyses carried out in 2008 (wet season (W) and/or dry season (D)), on the 16 International Paper test sites. Stands were planted with the H13 clone or * with the closely-related clone H18.

Stand	Soil type	FAO (1994) terminology	Estimated EW5m (mm)	Estimated MAI7 ($m^3 ha^{-1} yr^{-1}$)	Age at inventory dates (yr)	Leaf analyses
1. SF183U	Areia Quartzosa textura arenosa	Haplic Arenosol	190	39.2	1.00	W D
2. SF178U	Areia Quartzosa textura arenosa	Haplic Arenosol	190	41.4	1.92	W D
3. NS24U	Latossolo Vermelho Amarelo textura media-arenosa	Xanthic Ferralsol	260	41.4	1.97	W D
4. SF147	Areia Quartzosa textura arenosa	Haplic Arenosol	190	39.3	1.99	
5. SF171	Areia Quartzosa textura arenosa	Haplic Arenosol	190	40.6	2.01	W D
6. AB36	Latossolo Vermelho Escuro textura media-argilosa	Rhodic Ferralsol	310	44.4	1.99 3.29	 W
7. SF43E	Latossolo Vermelho Amarelo textura media-arenosa	Xanthic Ferralsol	260	32.5	2.57 4.07	W D
8. SF36E	Areia Quartzosa textura arenosa	Haplic Arenosol	190	36.5	2.09 3.85	 W
9. MG14U	Latossolo Vermelho Escuro textura argilosa	Rhodic Ferralsol	470	48.1	1.93 3.96	D
10. *MG16U	Latossolo Vermelho Amarelo textura argilosa	Xanthic Ferralsol	520	45.9	1.06 3.54	
11. NS101	Latossolo Vermelho Amarelo textura media-argilosa	Xanthic Ferralsol	450	43.7	2.22 4.63	 W
12. SF89	Areia Quartzosa textura muito arenosa	Haplic Arenosol	150	30.0	2.27 5.23	 W D
13. MG118	Latossolo Vermelho Amarelo textura media-argilosa	Xanthic Ferralsol	450	46.6	2.30 3.77 5.31	
14. G5E	Latossolo Vermelho Amarelo textura media-arenosa	Xanthic Ferralsol	260	40.6	2.70 3.87 5.24	 W
15. *SF341	Areia Quartzosa textura muito arenosa	Haplic Arenosol	150	33.7	2.48 5.48	
16. P121	Podzólico Vermelho Amarelo textura media-arenosa	Haplic Acrisol	880	52.8	2.03 3.87 5.29	 W

Application sites

After parameterisation, the model was applied to a group of 16 stands also located in São Paulo state, but belonging to the International Paper do Brasil company.

Site characteristics

The 16 stands were chosen in order to represent contrasted ages and productivity levels, but the same climate. They were planted between 2003 and 2007 and are described in Marsden et al. (2010). The stands are located within 200 km NE of the E101 site, in the same climatic zone but at a lower altitude (600 to 650m above sea level) meaning that nocturnal temperatures are generally higher. The genetic material is one of two company-improved clones of a *E. grandis* (W. Hill ex Maiden) x *E. urophylla* (S.T. Blake) hybrid. Measurements of canopy characteristics were carried out on some of these sites in 2008, as synthesized in Table 1.

Meteorological data

Reliable 10-year meteorological datasets were not available in the immediate vicinity of the study sites, but were obtained from weather stations located within 100km of the 16 stands, which were all assumed to be affected by the same climate. Daily minimum and maximum temperature and rainfall were obtained from the INMET 0259 station in São Carlos (21° 58' S, 47° 52' W), and incident global radiation from the ESALQ station in Piracicaba.

Soil water

Each of the 16 stands was characterized by a soil type determined by the company. For each of these soil types, we estimated a representative value of maximum extractable water to a depth of 5m (EW5m), given in Table 1. These EW5m values were calculated using a company data base of soil characteristics, measured on 137 profiles representative of the soil types encountered on our 16 stands. Coarse and fine sand, silt and clay fractions as well as bulk density, moisture equivalent and organic matter content of the first 4 to 6 soil horizons (0 to at least 150 cm depth) were used to estimate the parameters of the van Genuchten soil water retention curve (van Genuchten 1980) for each described profile, following the parameterisation presented by Tomasella et al. (2000, Level 3) for Brazilian soils. This method produced a satisfactory fit to the experimental water retention data obtained for the Ferralsol of the E101 stand, whereas the much-used Saxton model (Saxton et al. 1986) did not (Figure 1). Maximum extractable water to the depth of 5m was then computed for each soil profile as the amount of water retained between soil matric potentials of -10 kPa and -1.5 MPa. The -10kPa limit was chosen for field capacity rather than the more usual -33 kPa limit, following the recommendations of Van den Berg et al. (2000) for the case of tropical Ferralsols. Soil characteristics were only measured to a depth of ~1.5m, so for higher depths we assumed that soil characteristics did not change below the deepest described horizon, as was observed down to a depth of 10 m for several sandy and clayey soils in the study region (unpublished data).

Eucalyptus fine roots have been observed down to >10 m from age 3 years onwards in these very deep soils (unpublished data). Nevertheless, we chose to define the rooting zone between 0 and 5m depths, on the basis of soil moisture measurements carried out during 19 months on the ~5 yr old E101 stand, which indicated that >93% of water taken up between 0 and 11m was taken from the first 5m.

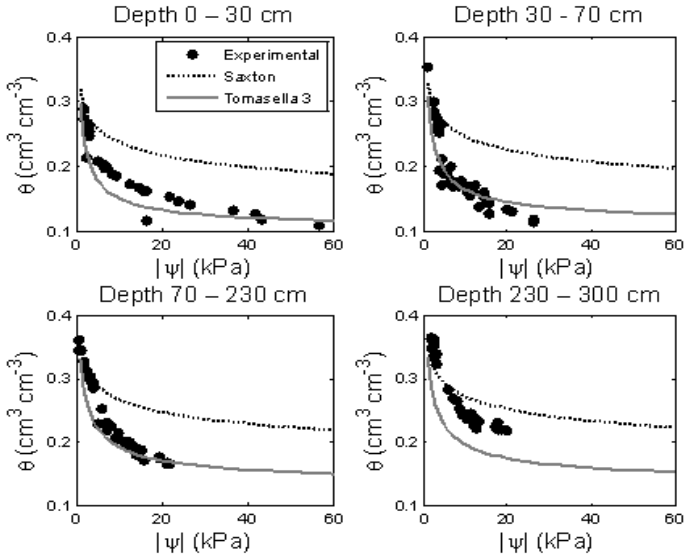


Figure 1. Soil water content θ as a function of soil matric potential ψ at 4 depths on the E101 stand: experimental data from Maquère (2008) (full circles), Van Genuchten curve with parameters calculated following the "Level 3" procedure of Tomasella et al. (2000) (grey line), and the curve obtained from soil clay and sand contents using the Saxton model (Saxton et al. 1986) (dotted line).

Tree growth

International Paper company inventory data were obtained for the 16 studied stands (Table 1). Generally three inventories are carried out during each full rotation, around the age of 2 and 4 yrs, and before harvest. The data allowed the calculation of stand mean and dominant height and stem volume, for each inventory date, using clone-specific equations established by the company. Stem biomass was estimated assuming an age-dependent wood density; details are given in Marsden et al. (2010).

Canopy characteristics

Field measurements of canopy characteristics were made on a subset of stands at the end of the wet season and end of the dry season in 2008 (Table 1).

Specific leaf area (SLA) was measured on 8-12 trees per stand, on 11 stands at the end of the wet season, and 7 stands at the end of the dry season in September, following the method described in Le Maire et al. (in press).

Foliar macronutrient concentrations (N, P, K, Mg, Ca) were also determined on a subset of leaves (N by the Kjeldahl method, P by colorimetry, Ca and Mg by atomic absorption spectrometry and K by flame emission spectrophotometry (Laclau et al. 2009)). For each measured stand (Table 1), fully-expanded young leaves were sampled in the upper third of the canopy for 3 (dry season) or 9 (wet season) trees whose CBH represented the stand size distribution (mean CBH and ± one standard deviation). The mean mineral concentration of these samples was used as a stand-representative value.

The time series of LAI since planting was obtained for each of the 16 stands using radiative transfer model inversion and MODIS satellite vegetation index data (methodology and results presented in le Maire et al. (in press)).

Model changes and parameter values

G'Day: Overview

The G'Day model (Comins & McMurtrie 1993; Corbeels et al. 2005a; Corbeels et al. 2005b; Corbeels et al. 2005c) simulates the principal carbon, water and nitrogen fluxes between the atmosphere and a number of soil and biomass pools. The main ecophysiological processes are represented by simple submodels: C assimilation, water and nitrogen extraction, plant respiration, allocation of C and N to the growth of different plant compartments, litter fall, soil organic matter decomposition and immobilisation, and evapotranspiration. In our study the model was used at a daily time step, with daily rainfall, maximum and minimum temperature, and total global radiation as inputs. The version used was that presented in Corbeels et al. (2005b), but some changes were made in the plant carbon assimilation and water balance submodels, in order to follow a more mechanistic framework using parameters obtained from measurements. The C allocation submodel was also slightly modified on the basis of features observed on our study sites. The changes compared with Corbeels et al. (2005b) are presented in the following sections. Parameter descriptions and values are given in Table 2.

Table 2. Parameter table

Category	Name	Unit	Description	Value	Source
C assimilation	Rd	μmol m^{-2} s^{-1}	Leaf dark respiration rate at 25°C	1.14	Measurements on attached leaves during the night, on E. urophylla x E. grandis in Bahia, Brazil (Ryan et al. 2009). We assumed a mean canopy N content of 2.5 gN m^{-2}.
	Θ	-	Curvature of photosynthetic light response curve	0.95	McMurtrie et al. 2008
	α	mol photon (mol CO_2)$^{-1}$	Quantum efficiency of photosynthesis	0.07*([CO_2]-Γ*)/([CO_2] + 2 Γ*)	McMurtrie et al. 2008
	J_{max}, Vc_{max}	μmol m^{-2} s^{-1}	Maximum top-of-canopy electron transport rate and carboxylation rate at 25°C	185 ; 118	Leaf gas exchange measurements made on four trees, this study
	Γ*, Km	μmol mol^{-1}, -	CO_2 compensation point in the absence of dark respiration, and Kc(1+O/Ko) with Kc and Ko the Michaelis constants for CO_2 and O_2, respectively, at 25°C	49.41 ; 565.39	Bernacchi et al. 2001, adjusted for daily temperature variation
	Ea_{Rd}, Ea_{Jmax}, Ea_{Vcmax}, $Ea_{Γ*}$, Ea_{Km}	kJ mol^{-1}	Activation energy for the response of Rd, J_{max}, Vc_{max}, Γ* and Km to the mean of daily maximal and minimum temperature (Eq. 2)	55.05; 37.78; 59.22; 38.45; 82.57	Kirschbaum et Farquhar 1984, Medlyn et al. 2002, Bernacchi et al. 2001, adjusted for daily temperature variation
	Q_{10}	-	Parameter of the temperature	2	Ryan et al. 2009

			response of the wood mass-dependent component of maintenance respiration		
	r_{c0}, r_{c1}	tC tC^{-1} yr^{-1} , tC tC^{-1} yr^{-1} m^{-1}	Parameters of woody maintenance respiration at 25°C as a function of wood C and tree height (Eq. 6)	0.22 ; 0.006	Estimated from Ryan et al. 2009
	G_{eff}	gC gC^{-1}	Fraction of (GPP-Rm) used for growth (Eq. 7)	0.8	Battaglia et al. 2004, for *E. globulus* plantations
	Lcc	m^2(leaf) m^{-2} (ground)	LAI when maximum cover fraction is attained	2.5	LAI time series from radiative transfer model inversion (Le Maire et al. submitted): mean LAI value attained for heights of ~5m
	K_{ext}	-	Extinction coefficient	0.5	Measurements of diffuse fIPAR (Marsden et al. 2010) and LAI on 5 International Paper *Eucalyptus* stands at the end of the wet season
W balance	EW5m	mm	Maximum extractable water content in the 0-5m layer (Eq. 11)	Stand specific	Soil moisture measurements for E101; soil type for other stands (Table 1)
	H_{5m}	m	Tree height at which main rooting depth reaches 5m (Eq. 11)	25	Assumed that 5 m depth is reached close to the end of the rotation
	EWm_{top}	mm	Maximum extractable water content in the top-soil layer	EW5m/ 11	Soil moisture measurements: maximum extractable water content in the first 30cm of soil was 1/11th of EW5m on the E101 stand
	q_{et}	-	Maximum fraction of transpired water taken from the top-soil layer	0.6	Soil moisture measurements on the E101 stand
	g_{max}, fs_1, fs_2	m s^{-1}, - , kPa^{-1}	Parameters of the relationship between stomatal conductance and VPD_{day} and REW (Eq. 9)	0.0176 ; -59.5; 3.4	EucFlux eddy covariance data: latent heat + energy balance + soil moisture + micrometeorological measurements
	f_c, $CiCa_{max}$	mmol m^{-2} s^{-1}, -	Parameters of hybrid model of Ci/Ca as a function of stomatal conductance (Eq. 4)	18; 0.95	Katul et al. (2000) *E. grandis* data set
	P_{int}	mm m^2(ground) m^{-2}(leaf) day^{-1}	Maximum amount of daily rainfall intercepted by one unit of LAI	0.2	Inverted from 4 years of measurements of effective rainfall on the E101 stand (Laclau et al. 2010)
	Aw_{litt}	mm ha tC^{-1}	Slope of the linear relationship between EWm_{litt} and carbon mass in the surface litter pools	1	Assumed EWm_{litt}=5mm for a well-developed forest floor at the end of a rotation
C allocation	l_b, l_w, l_{bfall}	tC tC^{-1} yr^{-1}	Branch and bark mortality rates, and rate of fall of dead branches	0.4; 0.005; 1.0	Litter fall and compartment biomass measurements during 6 years on the E101 stand
	f_{litt}	Kg $yr^{-1}m^{-2}$	Parameter of leaf litter fall rate as a function of specific leaf area (Eq. 18)	0.16	Specific leaf area, litter fall and compartment biomass measurements during 6 years on the E101 stand
	l_{fr}	tC tC^{-1} yr^{-1}	Fine root mortality rate	1.5	Jourdan et al. 2008 (sequential soil coring and ingrowth cores on the E101 stand)
	SLA_0, SLA_1, H_{SLA0}, H_{SLA1}	m^2 kg^{-1}, m^2 kg^{-1}, m, m	Maximum and minimum specific leaf area of fully-developed new leaves, and corresponding mean tree heights (Eq. 17)	20; 10 ; 1; 10	Yearly measurements on the E101 stand, confirmed on International Paper stands See Fig 4

	b_1, b_2	-	Parameters of relationship between mean tree height and stem carbon mass	4.07; 0.44	Measurements on the E101 stand
	c_{dm}	gC $(gDM)^{-1}$	C content of dry biomass	0.45	Measurements on the E101 stand
	a_{fmax}, a_{frmax}, a_{bmax}, a_{crmax}	gC $(gC)^{-1}$	Maximum C allocation coefficients to leaves, fine roots, branches and coarse roots (Eq. 12 & 13)	0.22; 0.4; 0.2; 0.2	Maximum of yearly estimates of C allocated to each compartment on the E101 stand (Fig 2)
	b_3, b_4	-	Parameters of the relationship between LAI and living branch C mass	0.21; 1.66	Adjusted using yearly measurements on the E101 stand (Fig 3)
	b_5, b_6	-	Parameters of the relationship between coarse root C mass and stem C mass	0.34; 0.84	Adjusted using yearly measurements on the E101 stand (Fig 3)
	b_7, b_8	-	Parameters of linear relationship between LAI and fine root C mass	0.43; 0	Adjusted using yearly measurements on the E101 stand (Fig 3)
	LS_0, LS_1	m^2 (leaf) m^{-2} (sapwood)	Parameters of the relationship giving the target ratio between leaf area and sapwood area as a function of mean tree height	150000 ; 4500	Adjusted using E101 and International Paper data
	b_9	m^2(sapwood) m^{-2}(ground) m^{-1}(tree height)	Ratio between sapwood area index and mean height	0.41 E-4	Adjusted using estimated sapwood area of inventory plot trees on International Paper stands
	Dw	kg m^{-3}	Wood density	480	Marsden et al. 2010; value for mid-rotation.
N allocation	n_B, n_{SW}, n_{HW}	gN gC^{-1}	N/C ratio of new branch wood, heartwood, and new sapwood	0.0085; 0.0015; 0.005	Measurements on the E101 stand: N/C of living branches, N/C of innermost wood rings, and intermediate between N/C of wood and bark, respectively
	n_{fmax0}, n_{fmaxM}, H_{nc0}, H_{ncM}	gN gC^{-1}, gN gC^{-1}, m, m	Maximum value of leaf N/C in good N nutrition conditions is n_{fmax0} for height<H_{nc0} , and decreases linearly to nf_{maxM} for height>H_{ncM}	0.06; 0.04; 5; 25	Measurements on the E101 stand (N fertilized) and on International Paper stands
	n_{rmax}	gN gC^{-1}	Maximum value of N/C of fine roots in conditions of good N nutrition	0.01	Measurements on the E101 stand (N fertilized)
	t_f, t_b, t_r, t_s	-	Fraction of N retranslocated from leaves, branches, fine roots, bark	0.55; 0.32; 0; 0	Measurements of N concentration in litter and living biomass on the E101 stand, described in Laclau et al. (2010). Crown leaching was neglected. Fine roots: retranslocation assumed to be negligible (Gordon & Jackson 2000)
	t_{sw}		Fraction of sapwood N retranslocated each year	0.35	Laclau et al. 2001

Net primary production

Carbon assimilation

Net primary production was calculated as the difference between gross primary production (GPP) and autotrophic respiration (R_a).
The difference between GPP and leaf daytime respiration (LDR) was simulated following

$$GPP\text{-}LDR = APAR(PAR, k, LAI) * LUE(PAR, k, T, Vc_{max}, J_{max}, R_n, \theta, \alpha), \quad \text{Eq. 1}$$

as the product of absorbed photosynthetically active radiation (APAR, computed like in Corbeels et al. (2005b) as a function of incoming PAR, leaf area index and an extinction coefficient k that depends on canopy closure) and a daily whole-canopy light use efficiency parameter (LUE). LUE was computed using a version of the Sands model (P. J. Sands 1995; P. J. Sands 1996; R.E. McMurtrie et al. 2008) as a function of the previous variables, temperature T, leaf photosynthetic parameters J_{max} (maximum electron transport rate) and Vc_{max} (maximum carboxylation rate), R_n (night-time leaf respiration rate), and the θ and α parameters of the light response curve.
The J_{max}, Vc_{max} and R_n parameters at 25°C were obtained from the measurements made on sun leaves located at the top of the canopy (cf. 3.1.6), and were assumed to be affected by Tm, the mean of daily minimum (Tmin) and maximum (Tmax) temperature. Published instantaneous temperature response functions were applied on a half-hourly basis to one year of EucFlux site air temperature data: Arrhenius functions for Γ*, Ko and Kc (Bernacchi et al. 2001) and leaf respiration (Kirschbaum & Farquhar 1984), and the peaked optimum function described by Medlyn et al. (2002) for J_{max} and Vc_{max} (with parameters from the *E. pauciflora* dataset). Daily values of parameters were then calculated as the mean of half-hourly values, weighted by global radiation. Then an Arrhenius function was fitted to describe the dependence of each daily variable on Tm:

$$P(Tm) = P_{25} * \exp\left(Ea * \frac{Tm - 25}{298.15 * R * (Tm + 273.15)} \right), \quad \text{Eq. 2}$$

Where P(Tm) is the value of the parameter at the temperature Tm (°C), Ea and P_{25} are respectively the fitted activation energy (kJ mol^{-1}) and parameter value at 25°C, and R is the molar gas constant (8.314E-3 kJ mol^{-1} K^{-1}).
The light-saturated photosynthesis rate at the top of the canopy (Asat) was then determined using a simplified Farquhar framework (Farquhar et al. 1980), following

$$Asat(Tm) = \max\left[0 ; \left(Ci - \Gamma^*(Tm)\right) * \min\left\{ \frac{Vc_{max}(Tm)}{Ci + Km(Tm)} ; \frac{J_{max}(Tm)}{4 * (Ci + 2 * \Gamma^*(Tm))} \right\} - 0.6 * R_n(Tm) \right]$$

Eq. 3

Where Ci is intercellular CO_2 concentration (calculation procedure detailed in section 3.3.2.2), Γ* is the CO_2 compensation point in the absence of dark respiration, and Km = Kc(1+O/Ko) with Kc and Ko the Michaelis constants respectively for CO_2 and O_2.
In order to derive whole-canopy photosynthesis from A_{sat}, Sands (Sands 1995) modelled the light response of photosynthesis as a non-rectangular hyperbola with a curvature θ and a quantum efficiency α that are independent of the position inside the canopy. The model then relies on the simplifying assumptions that the canopy is horizontally uniform, and that the light-saturated photosynthesis rate and the incident radiation on a leaf are affected by the same relative decline with depth inside the canopy, which is assumed to follow Beer's law. Daily integration of photosynthesis is performed numerically, assuming that the PAR flux density varies in a sinusoidal way during daylight hours and that the canopy extinction coefficient is constant throughout the day (Sands 1995). The resulting daily photosynthesis can then be expressed as the product of a daily value of light use efficiency and absorbed PAR (Sands 1996).

Intercellular CO_2 concentration

The ratio of internal to atmospheric CO_2 concentration (Ci/Ca) was modelled following the hybrid model proposed by Katul et al. (2000): Ci/Ca is constant and equal to its maximum value $CiCa_{max}$ when stomatal conductance to CO_2 (g_c, mmol m^{-2} s^{-1}, described in section 3.3.3.2) is above a critical value g_{crit}, and decreases when stomatal conductance decreases below this critical value:

$$g_{crit} = \frac{f_c * CiCa_{max} - \Gamma^* * f_c/C_a}{1 - CiCa_{max}}$$

$$C_i/C_a = CiCa_{max} \quad if \quad g_c \geq g_{crit} \qquad \text{Eq. 4}$$

$$C_i/C_a = \frac{g_c + \Gamma^* * f_c/C_a}{g_c + f_c} \quad if \quad g_c < g_{crit}$$

where the f_c parameter characterizes the slope of the decline.

Autotrophic respiration

Autotrophic respiration (R_a) was calculated as the sum of a maintenance component (R_m) and a growth component (R_g):

$R_a = R_m + R_g$ Eq. 5

R_m was modelled as the sum of leaf respiration and a linear function of the fine root and woody C pool (WoodC+FineRootC):

$$R_m = LRD + R_n * LAI * cf * (24 - DL) + (r_{c0} - r_{c1} * H) * (WoodC + FineRootC) * Q_{10}^{\frac{Tm-25}{10}} \quad ,$$

Eq. 6

Where LRD is daytime leaf respiration, R_n is the night-time respiration rate of leaves at the temperature Tm in µmol m^{-2} s^{-1}, DL is day length in hours and cf (12E-6*1E-6*1E4*365.25*3600=0.16) is a conversion factor to tC ha^{-1} yr^{-1}.
The slope of the last component of R_m was assumed to decrease linearly with increasing tree height (H) with an intercept r_{c0} and slope r_{c1}, based on results of *Eucalyptus* stem respiration measurements presented by Ryan et al. (2009) (the stem maintenance coefficient decreased from 0.006 to 0.001 µmol C (mol C biomass)$^{-1}$ s^{-1} between ages 1 and 6 yrs). It was affected by a Q_{10} function of daily temperature, with Q_{10}=2 (M. G Ryan et al. 2010).
Growth respiration consumed 20% (i.e. 1-G_{eff}) of the remaining carbon, as suggested by Battaglia et al. (2004) for *E. globulus*:

$$R_g = (1-G_{eff})*(GPP-R_m) \quad , \quad \text{Eq. 7}$$

Water balance

Vapour pressure deficit

Daylight vapour pressure deficit (VPD_{day} in kPa) was estimated from daily maximum and minimum temperature, using an empirical equation adjusted on one year of half-hourly temperature and relative humidity data from the EucFlux site (RMSE=0.23 kPa):

$$VPD_{day} = 1.71 * \left[\exp\left(0.29 * \left(e(T\max) - e(T\min)\right)\right) - 1\right] \quad , \quad \text{Eq. 8}$$

Where e(T) is saturation vapour pressure at the temperature T (kPa).

Stomatal conductance

The dependence of stomatal conductance on VPD_{day} and relative extractable water (REW, the ratio of actual extractable water to maximum extractable water in the rooting zone (EWm_{root})) was represented by an empirical equation that was adjusted using EucFlux data. Daily stomatal conductance was first estimated by inversion of the Penman-Monteith equation (Monteith 1965) from daily latent heat flux values corrected for energy balance closure (obtained using the eddy covariance method, cf. Nouvellon et al. 2009), and LAI inverted from MODIS data, assuming a constant wind speed of 2 m s^{-1}. Silberstein et al. (2001) measured soil evaporation and tree transpiration in a *Eucalyptus marginata* forest in which ~35% of incoming short wave radiation attained the ground, and found that soil evaporation represented about 16% of stand evapotranspiration in the spring. In our case less than 20% of incoming radiation reached the ground because of higher LAI, so we assumed that soil evaporation represented roughly 8% of daily evapotranspiration on average. The dependence of inverted daily stomatal conductance to water vapour (g_w, m s^{-1}) on both VPD_{day} (kPa) and REW between 0 and 5 m was represented by

$$g_w = g_{\max} \frac{1 - \exp(fs_1 * REW)}{1 + fs_2 * VPD_{day}} \quad , \qquad \text{Eq. 9}$$

Where g_{max} is the maximum value of stomatal conductance to water vapour (m s^{-1}), and fs_1 and fs_2 are fitted parameters. Stomatal conductance to CO_2 was obtained by dividing g_w by 1.6 (ratio of the diffusivities of CO_2 and water vapour in air).

Evapotranspiration

Evapotranspiration was calculated as the sum of soil and litter evaporation and tree transpiration, each computed using a simplified Penman-Monteith equation, following the formalism of Soares et Almeida (2001). In our version soil boundary layer conductance (g_{ss}, m s^{-1}) was assumed to depend on the relative extractable water of both the litter and top soil layers:

$$g_{ss} = 0.0025 * \frac{EW_{top} + EW_{litt}}{EWm_{top} + EWm_{litt}} \quad , \qquad \text{Eq. 10}$$

Where EW_{top}, EW_{litt}, EWm_{top} and EWm_{litt} are soil and litter extractable water content and maximum soil and litter extractable water content, respectively.

Soil water balance

Soil water was modelled in the same way as in Corbeels et al. (2005b), by a simple bucket model with 3 buckets: litter layer, top soil and total root zone (which includes top soil).
However, in order to reflect the strongly dynamic litter pools and root systems of short-rotation plantations, changes were made to the expression of the maximum extractable water content of the litter layer (EWm_{litt}) and of the total root zone (EWm_{root}). EWm_{litt} increased linearly with the sum of above-ground litter compartments, with a slope Aw_{litt}. The depth of the root zone was assumed to increase linearly until 5m with increasing tree height, and EWm_{root} to be proportional to the depth of the root zone. Thus EWm_{root} was proportional to tree height (H in m):

$$EWm_{root} = \min\{EW5m \; ; \; EW_{init} + H*(EW5m - EW_{init})/H_{5m}\} \quad , \qquad \text{Eq. 11}$$

Where EW5m is the stand-specific maximum extractable water content between 0 and 5m depth (described in section 3.2.3), H_{5m} is tree height at which EWm_{root} attains EW5m, and EW_{init} is the initial value of maximum extractable water content in the root zone.

Carbon allocation

All carbon remaining after respiration was allocated to the growth of living plant compartments (leaves, living branches, fine roots (≤3mm diameter), coarse roots (stumps and roots>3mm diameter) and stems).

Target values of branch, coarse and fine root biomass were estimated from leaf area or mass and stem mass, and allocation coefficients were adjusted in order to approach these targets, following the "goal-seeking" formulation described in Corbeels et al. (2005b). For example, allocation to branches was calculated following

$$A_b = a_{b\max} * \left(0.5 + 0.5 * \frac{1 - LBranch / LBranch_{Tar}}{0.1} \right) \quad , \qquad \text{Eq. 12}$$

Where LBranch is carbon mass in the living branch pool, $LBranch_{Tar}$ is the target value of living branch biomass estimated from an allometric relationship with leaf area (Figure 2) , 0.1 is a sensitivity parameter and a_{bmax} is a parameter fixing the maximum value of the coefficient of C allocation to branches. The relationships between plant components used to estimate target values were obtained from measurements on the E101 stand (Figure 2). Allocation to leaves was modulated to follow a height-dependent target ratio between leaf area and sapwood area, following Corbeels et al. (2005b). This corresponds to a simple modification of the classical pipe model theory to suggest that the ratio between leaf and sapwood area is no longer constant above a certain height, in response to hydraulic constraints (Magnani et al. 2000; Deckmyn et al. 2006). Measurements of tree sapwood area showed that it could be reliably estimated from tree basal area (for basal area varying from 14 to 340 cm², r^2=0.95 and RMSE=7.4 cm²), and after upscaling to the inventory plot level we found that there was a linear relationship between mean tree height and plot sapwood area index expressed in $m^2\ m^{-2}$ (for sapwood area index varying from 5 to 30 $cm^2\ m^{-2}$, r^2=0.95 and RMSE=0.6 $cm^2\ m^{-2}$). Stand sapwood area index was accordingly estimated as a linear function of mean tree height. The fraction of NPP allocated to leaf growth was A_f:

$$A_f = a_{f\max} * \left(0.5 + 0.5 * \frac{1 - LeafSap / LeafSap_{Tar}}{0.1} \right) \quad , \qquad \text{Eq. 13}$$

Where the a_{fmax} parameter fixes the maximum value of the allocation coefficient to leaves, LeafSap is leaf area index divided by stand sapwood area index, and $LeafSap_{Tar}$ is the target value of LeafSap. $LeafSap_{Tar}$ varied with height following

$$LeafSap_{Tar} = LS_1 + LS_0 * \exp(-0.25 * H) \quad , \qquad \text{Eq. 14}$$

Where LS_0+LS_1 is the maximum value of $LeafSap_{Tar}$ for young trees, and LS_1 is the value at the end of the rotation.

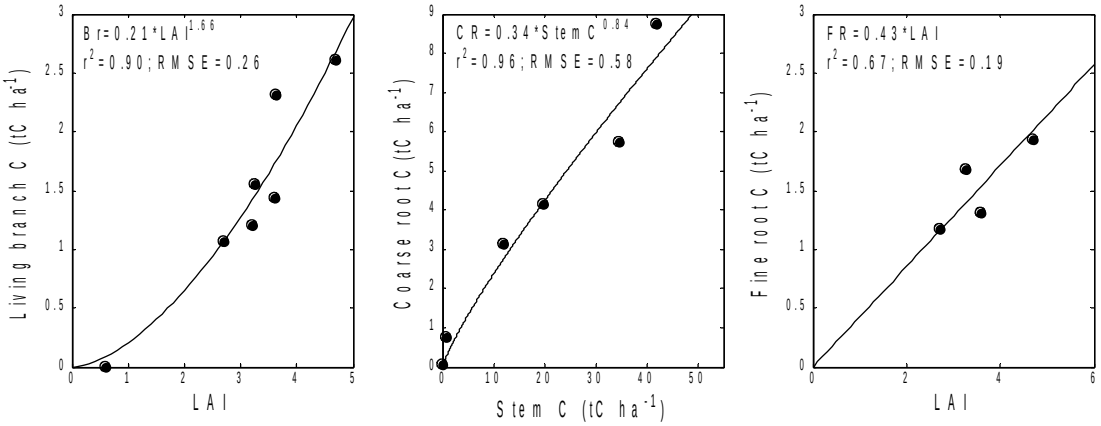


Figure 2. Allometric relationships used for carbon allocation: living branch C mass versus leaf area index, coarse root C mass versus stem C mass and fine root C mass versus leaf area index, as observed on the E101 stand.

Maximum allocation coefficients to each compartment were deduced from yearly biomass and litter fall measurements made on E101 (Figure 3). The mass of C allocated yearly to each compartment was estimated as the compartment biomass increment plus the corresponding yearly litter fall flux (measured for leaves, branches and bark, but estimated for fine roots using a turnover rate of 1.5 (C. Jourdan et al. 2008); no coarse root mortality was considered). The sum of C allocated to all compartments was interpreted as net primary production. The maximum observed yearly ratio between C allocated to a compartment and total NPP was chosen as the value of the corresponding maximum allocation coefficient. After allocation to leaves, branches, and roots, remaining carbon was allocated to stem growth.

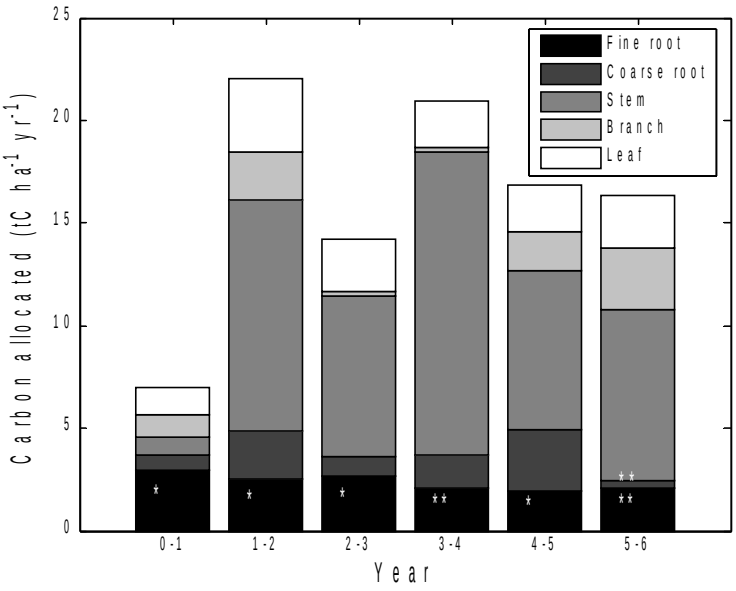


Figure 3. Net primary production allocated to different plant compartments on E101, estimated using yearly biomass and monthly above-ground litter fall measurements. One white star means fine root turnover was estimated at 1.5. Two white stars mean that in addition, biomass was estimated rather than measured (using the relationships shown in Figure 3).

Leaf production, litter fall and leaf area index

Specific leaf area

New leaves were characterized by their specific leaf area (SLA, m² kg^{-1}) once fully expanded. The maximum possible SLA of new leaves was modelled as decreasing linearly with increasing tree height between a maximum and minimum value, on the basis of measurements made on the E101 stand and confirmed on International Paper stands (Figure 4):

$$\max SLA_{new} = SLA_0 - (SLA_1 - SLA_0) * \frac{H - H_{SLA0}}{H_{SLA1} - H_{SLA0}}$$
$$\max SLA_{new} = SLA_0 \quad if\ H < H_{SLA0}$$
$$\max SLA_{new} = SLA_1 \quad if\ H > H_{SLA1} \qquad \text{Eq. 15}$$

In addition, the specific leaf area of *Eucalyptus* canopies is known to vary significantly between wet and dry seasons (Nouvellon et al. 2010; Le Maire et al.) and this result was confirmed in our study (Figure 4). Accordingly, we allowed the SLA of new leaves to vary between its maximum height-dependent value (Eq. 15) when REW=1 and half of this value when REW=0:

$SLA_{new} = 0.5*(1+REW)*maxSLA_{new,}$ Eq. 16

Whole-canopy SLA (kg m²) was calculated at each time step using the LAI and leaf biomass (B_{leaf}, kgC m^{-2}):

$SLA_{canopy} = C_{dm} * LAI/B_{leaf}$, Eq. 17

Where C_{dm} is the fraction of carbon in dry biomass (0.45).

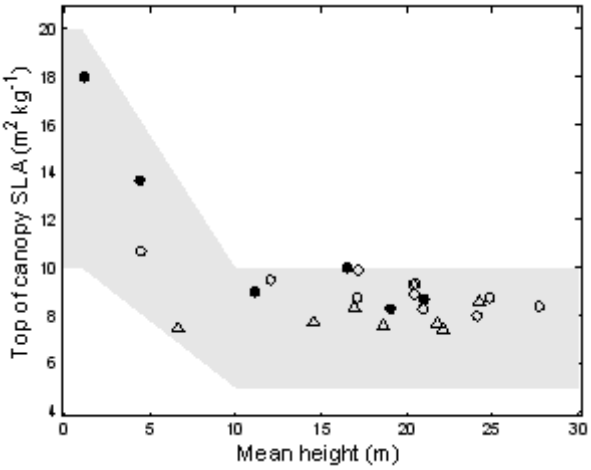


Figure 4. Top-of-canopy specific leaf area measured on E101 (full circles), and 11 International Paper stands of different ages at the end of the wet season (open circles) and at the end of the dry season (triangles). Modelled SLA of fully expanded new leaves is a function of mean tree height and soil water content; possible values are indicated by the grey zone.

Litter fall

Each day a certain fraction of fine root, leaf, branch and sapwood biomass was shed as litter (bark litter was assumed to be shed from the sapwood pool). Fine root turnover was set at 1.5, according to measurements made on the E101 stand between the ages of 18 and 32 months by Jourdan et al. (2008). Six years of monthly litter fall data from the E101 stand were used to parameterize the above-ground litter fall functions. The ratio between yearly leaf litter fall and average leaf biomass varied linearly with specific leaf area (not shown; $r^2 = 0.79$; $p= 0.007$), implying that a more or less constant fraction of leaf area was shed each day. No effect of drought on litter fall was included, as no increase of litter fall was observed during dry periods on the E101 stand. On the contrary, litter fall tended to peak at the beginning of the wet season (Figure 5), concomitantly with the increase in leaf biomass. Daily leaf litter fall ($tC\ ha^{-1}\ yr^{-1}$) was thus

$$Litt_{leaf}=B_{leaf}*SLAcanopy*f_{litt} \quad , \quad \text{Eq. 18}$$

Where f_{litt} was the fitted slope of the relationship.
Two separate branch pools were considered: living and dead, as dead branches stayed on the trees for a certain period before falling. At each time step a fraction (l_b, Table 2) of the living branch pool was transferred to the dead branch pool, and a fraction (l_{bfall}) of the dead branch pool fell and entered the above-ground structural litter pool. Branch mortality was assumed to start after one year of growth, and branch fall after 3 years, as observed in the E101 experiment.

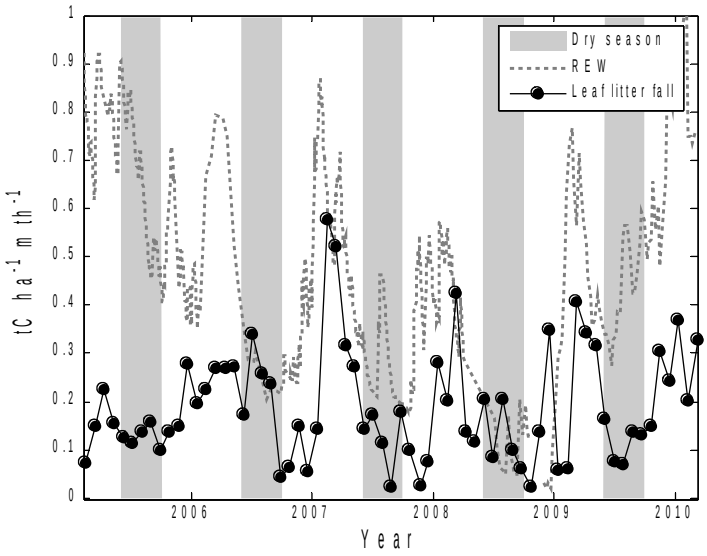


Figure 5. Measured monthly leaf litter fall (circles) and relative extractable water (dotted line) on E101. Vertical grey bars indicate the dry seasons.

Leaf area index

Leaf area index was updated each day i by taking into account litter fall and leaf production:

$$LAI(i)=LAI(i-1) - Litt_{leaf}(i)*SLAcanopy(i) + C_{leaf}(i)*SLA_{new}(i) \quad , \quad \text{Eq. 19}$$

Where $C_{leaf}(i)$ is the mass of carbon allocated to leaf growth on day i.

Model runs and calculated statistics

We present the results of a model simulation on the E101 stand, and a number of output variables are compared with measured data. On the 16 testing sites, the model was run with three different parameterisations. In the case 1 simulation, all parameters were fixed to the same value as on the E101 stand, apart from the maximum extractable water content between 0 and 5m (EW5m), which was fixed at 350 mm for all stands (a representative value for the International Paper soils). In case 2, EW5m was set at its stand-specific value. In case 3, the target values of fine and coarse root biomass were decreased by 1/3, on the basis of the ratio between root and stem biomass presented for the International Paper Brazil Eucalyptus Potential Productivity site by Ryan et al. (2010), which was 1/3 lower than that measured on the E101 stand. This difference could be linked to the fact that the International Paper trees are clonal cuttings, which have a different rooting pattern from that of seedlings, like those planted on the E101 stand. In addition, top-of-canopy photosynthetic capacity was increased by multiplying both J_{max} and Vc_{max} by 1.2.

In each simulation case, a number of statistics were computed in order to examine model performance for the simulation of stem biomass at inventory dates and stem biomass increments between inventory dates. The slope a, intercept b and coefficient of determination r^2 of the regression between simulated and measured values of stem biomass (more precisely, inferred from inventory estimates of stem wood volume and age-dependent wood density), informed us about the model bias (closeness of the regression line to the 1:1 line) and the percentage of observed variability that could be explained by the model. The root mean squared error (RMSE) and unsystematic RMSE (RMSEu) were calculated following:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(O_i - S_i)^2}$$

$$RMSEu = \sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}((a * O_i + b) - S_i)^2} \quad , \quad \text{Eq. 20}$$

where n was the number of measurement points (30), and O_i and S_i were respectively the observed and simulated values. The unsystematic RMSE gives an indication of the root mean squared error that would be obtained after the correction of model bias using the regression between simulated and measured values. The relative error (RE) was also calculated as an indication of the overall under- or overestimation of biomass and biomass increments by the model:

$$RE = \frac{100}{n}\sum_{i=1}^{n}\frac{O_i - S_i}{O_i} \quad , \quad \text{Eq. 21}$$

A positive relative error indicates an underestimation by the model. Finally, model efficiency (Mayer & Butler 1993) compared model performance versus performance of the arithmetic mean of measured values ($\bar{O}_i$):

$$ME = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n}\left(O_i - S_i\right)^2}{\sum_{i=1}^{n}\left(O_i - \overline{O_i}\right)^2} \quad , \qquad \text{Eq. 22}$$

In addition, the simulated course of the leaf area index of each stand was compared with LAI time series obtained from satellite data and radiative transfer model inversion.
The correlation between stem biomass residuals and stand sun leaf nutrient concentrations (measured on 12 stands in 2008) was examined in order to find possible explanations for the residual variability not explained by the model.

Results

On the E101 site

Figures 6 and 7 show simulated and measured variables on the E101 site during the first 6 years of growth, which is a typical rotation length. Root mean squared errors, relative errors and model efficiency are given for the comparison between simulated and measured stem biomass, yearly stem biomass increments and LAI in Table 3. Stem biomass was well simulated overall (Figure 6A), apart from overestimation in the 6th year. Model efficiency for the estimation of yearly stem biomass increments was 0.52, meaning that the model was more useful than stand age alone for predicting growth. However the large difference in growth rates between years 4, 5 and 6 was not well captured by the model: stem growth of year 4 was underestimated and that of years 5 and 6, overestimated. These errors cannot be explained by a large error in the simulation of the time course of the leaf area index, whose annual values at the end of the wet season were well estimated (r^2=0.89 and relative error of 0%), including the strong initial increase during the first two years of growth and the subsequent drop (Figure 6B).

Table 3: Model performance statistics on the E101 stand.

Indicator	Stem C mass	Stem increment	LAI
Number of observations	7	7	7
R^2	0.99	0.59	0.89
RMSE	2.51 tC ha^{-1}	3.08 tC ha^{-1} yr^{-1}	0.40 m^2 m^{-2}
RMSEu (unsystematic root mean squared error)	2.16 tC ha^{-1}	2.60 tC ha^{-1} yr^{-1}	0.39 m^2 m^{-2}
RE (relative error, %)	-16	-31	0
ME (model efficiency)	0.98	0.52	0.88

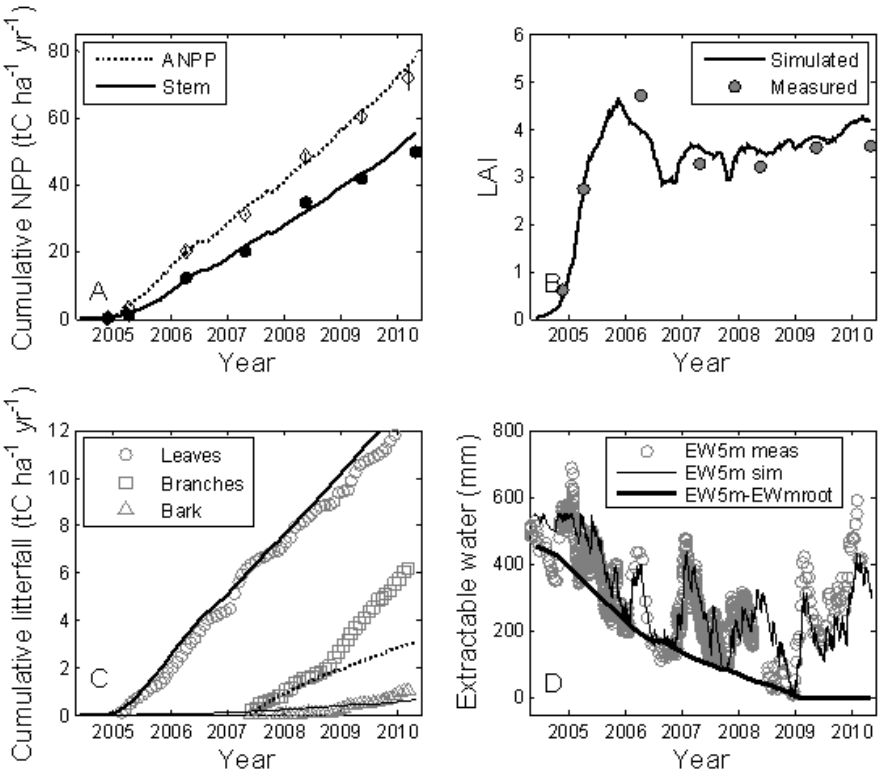


Figure 6. Simulated and measured variables on the E101 stand. Simulated and measured cumulative above-ground net primary productivity (ANPP, dotted line) and stem biomass (black line) (A); simulated and measured leaf area index (B); cumulative leaf, branch and bark litter fall (C); measured extractable water in the top 5m of soil (grey circles), simulated equivalent (thin black line) and difference between maximum extractable water at 5m (EW5m) and in the rooting zone (EWmroot) (thick black line) (D).

Cumulative above ground net primary production was well simulated (Figure 6A), meaning that the estimation of individual plant compartment biomass and N mass was also satisfactory, as shown in Figure 7 (the relationships between different plant compartments having been obtained using the same data set).

Simulated drainage at a depth of 5 m only occurred during the first year after planting, and represented about 8% of the total rainfall during the six years. During the rest of the period, the evapotranspiration flux represented the totality of rainfall plus the water stored in the soil, except during 2009 when the exceptionally high precipitations allowed soil recharge. The simulated time course of extractable water content to a depth of 5m showed a good fit to measured values (Figure 6D), apart from an apparent underestimation of water extraction during the first 1.5 years of growth. This underestimation could be due to the underestimation of soil evaporation, which could in turn have led to the overestimation of the deep drainage flux. The new water balance submodel, with a variable EWm_{root} , improved the simulation of soil water content. When the model was applied with a constant EWm_{root} rather than a progressive increase, the RMSE between measured and simulated extractable water content between 0 and 5 m was 92 mm and the r^2 was 0.79, compared with 66 mm and 0.86 with the new version.

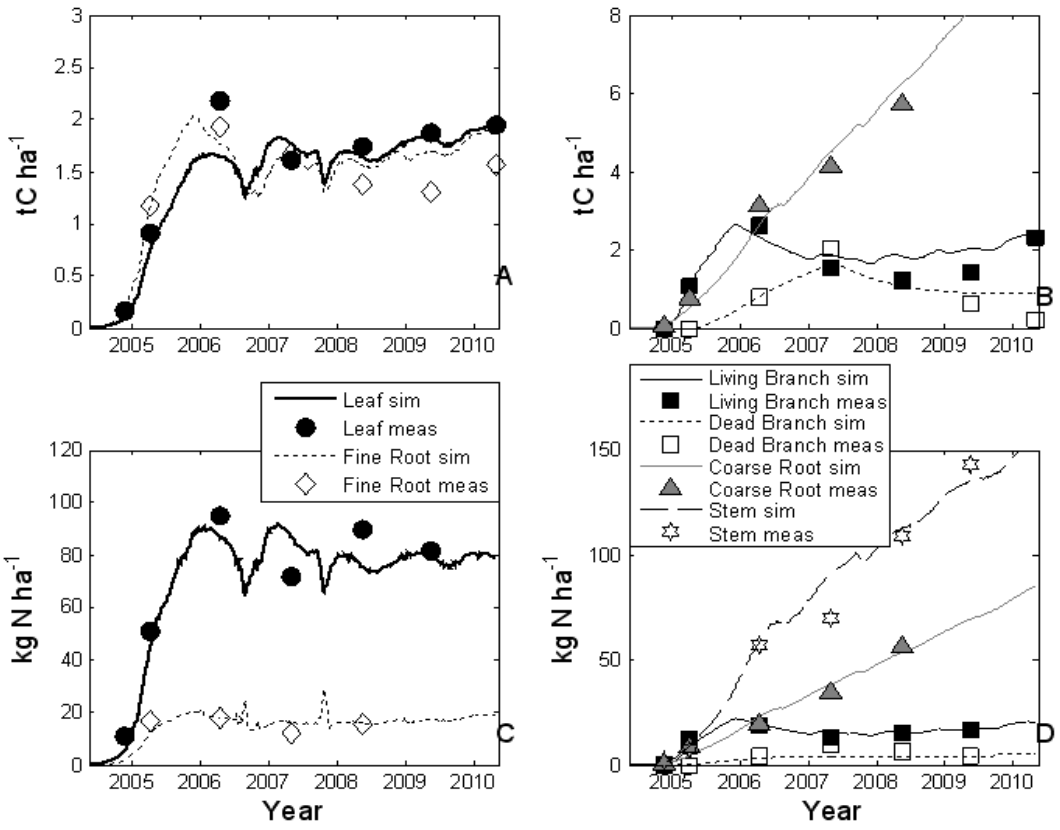


Figure 7. Measured and simulated carbon (A and B) and nitrogen (C and D) mass in biomass compartments: leaves and fine roots (left) and branches, coarse roots and stem wood (right), on the E101 stand.

Cumulative leaf litter fall values simulated by the model were close to measured values (Figure 6C). However the seasonal increase of the leaf litter fall flux around January was not captured by the model, possibly partly due to an underestimation of the seasonal variation of the leaf area index. Measured branch litter fall showed a very strong increase in 2009 that was not captured by the model, unless a sudden quadrupling of the branch fall rate was assumed.

On the 16 application sites

Table 4 gives model performance statistics for three different simulation cases. When the E101 parameterisation was used and stands were assumed to differ only in their planting date (case 1), the percentage of stem biomass variability explained by the model was high (84%). The percentage increased to 96% when different soil water availability was taken into account by varying the EW5m parameter. In both cases however, growth was strongly underestimated after the age of 2 years, as indicated by the slope of the regression between measured and simulated stem biomass. Reducing allocation to roots and increasing photosynthetic parameters (case 3) reduced this bias, without affecting the correlation between measured and simulated values. Model efficiency for the simulation of stem biomass increments between inventory dates reached 0.74 using this parameterisation. Figure 8 shows simulated and measured stem biomass and stem biomass increments of the 16 International Paper stands for

the case 3 simulations. Measured and simulated values were well correlated (r^2 = 0.95 for biomass and r^2=0.81 for biomass increments), but the simulations retained a slight bias, with overestimated growth rates on young stands and underestimated growth rates on older stands. In Figure 9, the time course of the simulated (case 3) LAI on the 16 stands is compared with LAI values obtained from satellite data. The overall amplitude and seasonal pattern of the LAI were generally well reproduced. Figure 10 compares remotely sensed and simulated mean monthly LAI and shows that over all stands and years 69% of variability of monthly LAI was captured by the model. However, the LAI of the first 1-2 years of growth was dramatically overestimated on stands 12 and 15, although the model imposed severe water limitation on these stands.

Table 4. Model performance statistics (slope, intercept and squared correlation coefficient of the linear regression between measured and simulated values, root mean squared error (RMSE), unsystematic root mean squared error (RMSEu), relative error (RE), and model efficiency (ME)) for the simulation of stem biomass at inventory dates, and biomass increments between inventory dates, on the 16 stands in 3 simulation cases. In case 1 and 2, all parameters used are the same as those adjusted on the E101 stand, apart from EW5m, fixed to a constant value of 350 mm in case 1, and to stand-specific values (see Table 1) in case 2. In case 3, target root biomass values were reduced and Jmax and Vcmax were increased by 20%.

	Case	Slope	Intercept	R^2	RMSE	RMSEu	RE	ME
Stem	1: Constant EW5m	1.48	-3.79	0.84	12.58	9.32	7	0.65
	2: Stand-specific EW5m	1.48	-4.39	0.96	10.40	9.38	9	0.76
	3: + Modified root allocation, Jmax and Vcmax	1.18	-6.85	0.95	5.85	3.42	-28	0.92
Stem increments	1: Constant EW5m	1.74	-3.11	0.77	4.12	3.23	10	0.40
	2: Stand-specific EW5m	1.59	-2.18	0.83	3.73	3.01	11	0.51
	3: + Modified root allocation, Jmax and Vcmax	1.40	-4.10	0.81	2.72	1.37	-22	0.74

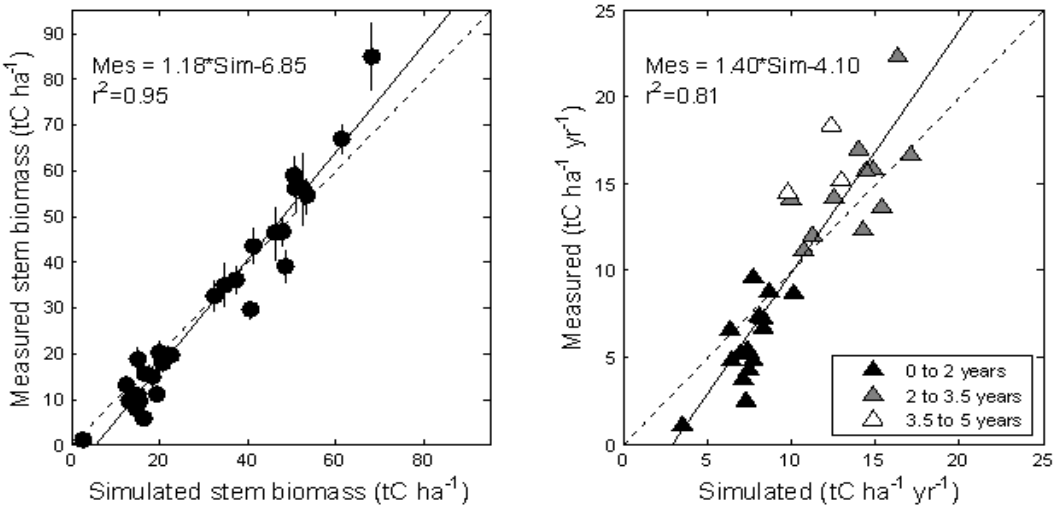


Figure 8. Measured versus simulated (case 3) stem biomass (top) and stem biomass increments (bottom) at inventory dates on 16 *Eucalyptus* stands.

The residuals of stem biomass simulations were significantly correlated with EW5m (r^2=0.44, $p<0.001$, Figure 11A). In addition the relative error on leaf area index was very negative (i.e. LAI was overestimated on average) for the young stands with low EW5m (Figure 11B). This

implies that the model did not simulate a strong enough effect of low soil water availability on growth, and particularly on foliage production. Overestimated initial leaf area on these stands contributed to the overestimation of production and must also have caused the overestimation of water use.

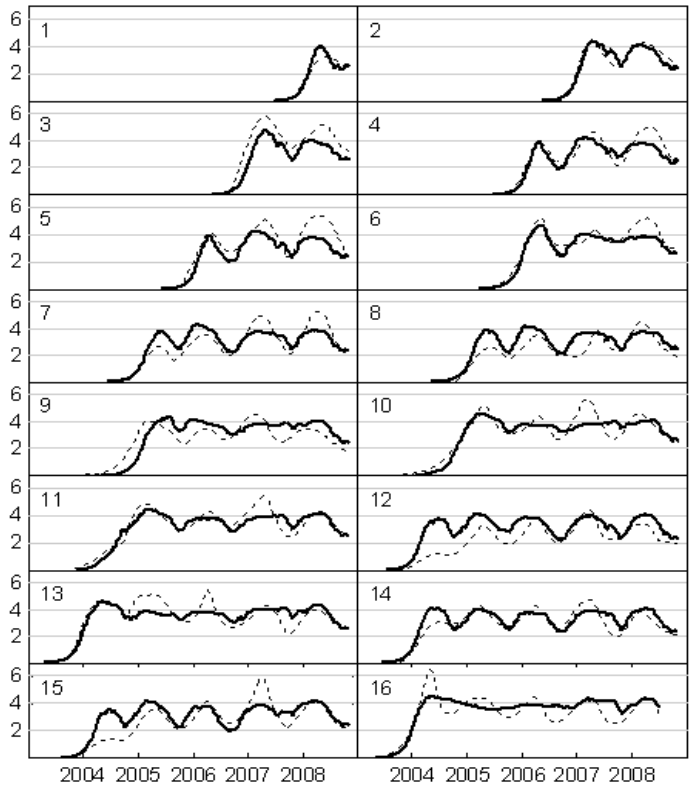


Figure 9. Leaf area index since planting date on the 16 stands: simulated in case 3 (solid black line), and inverted from MODIS data (dashed line).

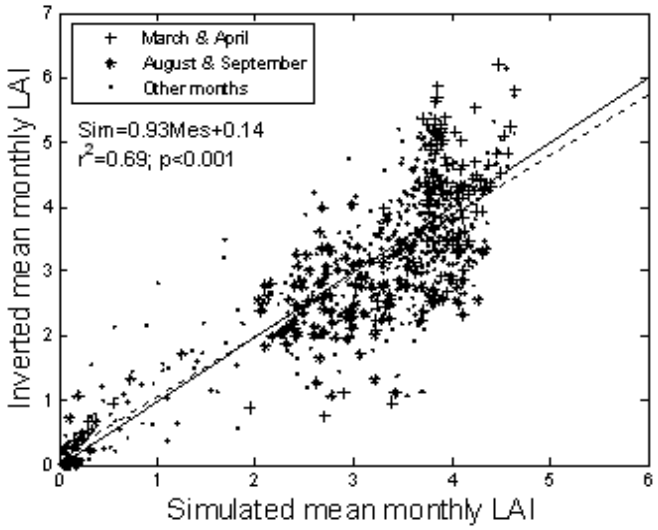


Figure 10. Mean monthly values of leaf area index inverted from MODIS data against those simulated by the model.

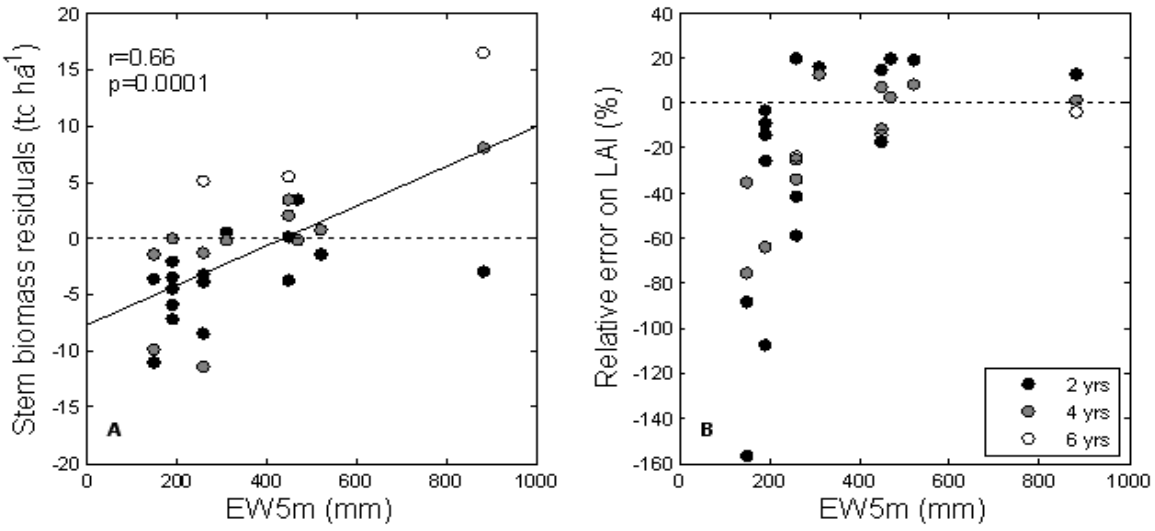


Figure 11. A: stem biomass residuals (measured – simulated stem carbon mass at inventory dates) versus EW5m (maximum extractable water content between 0 and 5 m), and B: relative error on LAI (between planting date and inventory date) versus EW5m.

In Table 5, stem biomass residuals on 12 stands are compared with measured sun leaf concentrations of four nutrients not taken into account by the model (potassium, phosphorus, calcium and magnesium). No correlation was found with P, Ca and Mg concentrations, but a significant correlation was observed between stem biomass residuals and K concentrations (r^2=0.28, p=0.02). This means that stem biomass was overestimated on stands that displayed lower leaf K content.

Table 5. Regression of case 3 stem biomass residuals (measured – simulated stem C mass) against nutrient concentration of sunlit leaves sampled on 12 stands in 2008.

g kg^{-1}	Slope	Intercept	r	p
K	2.9	-22.0	0.53	0.02
P	-3.4	0.74	-0.07	0.77
Ca	2.4	-9.3	0.33	0.19
Mg	3.5	-9.4	0.24	0.34

Discussion

Model performance and parameterisation

Our model has demonstrated a good ability to reproduce 6 years of observed variations of key variables on an experimental stand where a large amount of information was available. Good model performance on the E101 stand reflects our high degree of confidence in many of the parameters, determined using extensive and detailed experimental data. The subsequent application of the model on different sites using identical parameters depends on the implicit assumption that these parameters (litter fall rates, allometric relationships between biomass compartments, relationship between stem height and volume and maximum leaf area and specific leaf area, response of stomatal conductance to soil water content and VPD, and photosynthetic parameters, among others) are little affected by genetic material, soil type and

silvicultural practice. After stand-specific soil water availability was taken into account, model performance was adequate, as it captured 96% of the variability of stem biomass observed during the growth of 16 independent stands of different ages, located on contrasted soil types, and planted with clones whereas seedlings were studied on the E101 stand. However large stem biomass values were underestimated with this parameterisation. The increase in photosynthetic capacity and in assimilate partitioning to stem growth, implemented in the case 3 simulations, successfully reduced this bias. In effect these parameter modifications increased the efficiency of light use for stem wood production. This result could also be achieved by varying combinations of other parameters, such as stomatal conductance, respiration coefficients or root and leaf turnover rates for instance. Ryan et al. (2010) examined the variability of determinants of *Eucalyptus* light use efficiency for wood production between different Brazilian sites, and showed that the ratio between carbon used for foliage production and GPP was fairly constant, while the fraction of assimilated carbon allocated below ground was highly variable. Little experimental information about respiration rates of different clones or species is available, but published material shows that *Eucalyptus* leaf photosynthetic parameters can vary considerably, even between clones of the same species (Whitehead & C.L. Beadle 2004; Marrichi 2008; Shem et al. 2009). For these reasons our choice of parameter changes seems plausible, but additional measurements would be necessary for confirmation. The operational application of our model to different clones would require a set of leaf gas exchange measurements for each clone, to determine Vc_{max}, J_{max}, dark respiration, stomatal conductance maximum value and sensitivity to VPD.

Soil texture-dependent water availability was the main factor explaining variation of productivity between stands in our study. When stand maximum extractable water between 0 and 5 m was set to its site-specific value, the model was able to capture 83% of variability in stem growth rates and 96% of stem biomass variability, whereas the same parameterisation but with identical EW5m for all stands only captured 77% and 84%, respectively. These results were obtained without requiring any empirical fertility rating index such as that commonly used in models like 3-PG.

Field measurements of maximum extractable water content were not available on our stands and EW5m was inferred for each soil type from textural characteristics. This approximation is a source of uncertainty, but the good results of our simulations show that it is a useful approximation. We considered that a relevant depth for the modelling of the soil water balance and the effect of soil water on the growth of a mature plantation was 5 m, which is substantially deeper than the 2 to 2.5 m that were presented by Soares & Almeida (2001), Almeida et al. (2004b) and Stape et al. (2004) for Brazilian *Eucalyptus* plantations. On our study site, soil moisture measurements at 5m depth showed considerable temporal variation, due to both extraction and rewetting, so our choice does not seem exaggerated. The progressive increase of rooting depth on these fast-growing stands was taken into account by progressively increasing the maximum extractable water content of the rooting zone. This novel feature led to the simulation of water stress on younger trees than would otherwise have been possible. Another effect was that simulated water use was decreased and drainage was increased, particularly on sandy soils. Our model version with the increasing root zone

simulated 12% more drainage on average than the former version with a constant maximum extractable water content.

Residual variability

Part of the variability in biomass increments not captured by our model could be explained by our use of the same meteorological data for all stands, which may have introduced errors on some sites, in particular in rainfall. Future modelling studies in this area should be facilitated by the recent setting up of new automatic weather stations.

The positive relationship between biomass residuals and EW5m implies either that our model simulated insufficient limitation of stem growth by water availability, or that additional growth-limiting factors not taken into account by our model covary with soil textural characteristics. Other factors than stomatal response could be involved in the effect of water stress on stem growth. Allocation shifts in favour of higher fine root turnover or fine root growth could occur in situations of water scarcity (Friedlingstein et al. 1999; Nouvellon et al. 2000), but this hypothesis was only supported in 2 of 4 cases by Ryan et al. (2010), who compared the fraction of photosynthate allocated below ground in irrigated and unirrigated *Eucalyptus* plots. Cell elongation could be inhibited by insufficient turgor pressure (Lockhart 1965; Zhu & Boyer 1992; Halter et al. 1996). Nevertheless, eddy covariance flux data presented by Cabral et al. (in press) for a clonal *E. grandis x E. urophylla* stand established on a site similar to the sandiest ones in our study, showed that canopy conductance decreased to very low values during the dry season, confirming the strong effect of water availability and stomatal response on C assimilation.

We chose to ignore direct effects of stand nutrition on growth, and to assume that fertilization of these company stands was non-limiting. The high percentage of variability of growth rates captured by the model in its present form partly confirms the validity of this approach, and the critical analysis of residual variability can allow the identification of potential limiting factors not yet addressed or not sufficiently addressed. With their twin-plot approach applied to a large number of Brazilian *Eucalyptus* stands, Stape et al. (2006) showed that typical fertilization practice did not allow maximal production rates, contrary to company beliefs.

Although nitrogen cycling is simulated by G'Day, in this first approach we chose not to make leaf photosynthesis depend on leaf N concentration. Only when N supply was limiting for growth of woody organs was net primary production made to decrease, i.e. in our case not often at all (37 days in a total of 24367). Within tree canopies and across species, photosynthetic capacity is correlated with leaf N concentration (Wright et al. 2004; üLo Niinemets 2007). However it is unclear that the same relationship exists between the N content of sun leaves and their maximum rate of photosynthesis between fertilized stands. Recent studies on *Eucalyptus* plantations stands have in fact shown that there was no effect of fertilization on light-saturated photosynthesis rates (Close et al. 2004; Turnbull et al. 2007). Nitrogen fertilization has been shown to affect the initial rate of establishment of leaf area rather than light use efficiency in South African *Eucalyptus* plantations (du Toit 2008). This is consistent with the type 1 response observed in Brazil on a nitrogen fertilization trial neighbouring the E101 stand: fertilization only enhanced growth during the first 2 years after

planting and not at all thereafter (Laclau et al. 2009). On our sites, leaf N concentrations showed no correlation with stand productivity, possibly because we did not sample enough young trees to observe an effect. It is possible that the rate of nitrogen uptake limits area-based N concentrations in very young trees and leads to low photosynthetic rates, which could contribute to explain our overestimation of growth on young stands.

We observed that stands whose biomass was underestimated by our model presented higher sun-leaf potassium concentration. In the afore-mentioned trial (Laclau et al. 2009), K fertilization allowed a spectacular enhancement of above-ground growth that was both stronger and longer-lived than that of N fertilization (two-fold increase of ANPP after 3 years). The main effect of K fertilization was to increase the mean leaf life span, thus increasing the LAI for the same carbon cost and increasing allocation to the stem. Leaf life span is a critical parameter in a process-based forest production model, with a direct effect on carbon allocation, and a feedback effect on nutrient cycling and evolution of soil organic matter pools. It appears that the ecophysiological effects, and therefore modelling implications, of N and K are very different; they intervene at different growth stages and on different processes. This does not plead in favour of lumping nutritional factors into a site-specific fertility rating index that modulates production. Better understanding of the mechanisms involved in nutritional growth constraints (and particularly those linked with potassium for Brazilian *Eucalyptus* plantations) is vital for growth and carbon balance studies and more experimental work is needed in this direction.

Overestimation of productivity of young stands

Our model overestimated production on young stands and underestimated it on old and highly productive stands. Sandy soils supporting lower productivity were overrepresented among the young stands, meaning that the temporal bias we observed could be partly due to a sampling artefact, and could in fact partly reflect a spatial bias. However the lower light use efficiency for stem production (LUEstem) observed on young stands (<2 years) by Marsden et al. (2010) was only partially captured by the model (simulated LUEstem values were correlated with those obtained in Marsden et al. (2010), r^2=0.21, p=0.01, but the slope was underestimated). Other modelling studies on similar systems have also suffered from an age bias; in particular, Almeida et al. (2004b) and Almeida et al. (2010), using the 3-PG model on clonal *Eucalyptus* stands in other regions of Brazil.

There are several possible reasons explaining the overestimation of stem production during the first two years of growth, including overestimation of 1) light absorption, 2) light use efficiency for gross primary production, 3) carbon use efficiency, and of 4) assimilate partitioning to stem growth. Reason 1) could be explained by the simplistic representation of the variation of the effective light extinction coefficient of young canopies. The canopy cover fraction is considered to increase linearly from 0 to 1 as the LAI increases from 0 to a certain threshold value Lcc, and light interception by the incomplete canopy is simply computed as the product of the cover fraction and the light intercepted by a homogeneous canopy of LAI=Lcc (calculated using Beer's law). In reality the cover fraction is unlikely to increase linearly with increasing leaf area, and the extinction coefficient inside the small developing

canopies is different from that of a fully developed canopy. An example of a canopy structural characteristic that changes with age in these plantations is the leaf inclination angle distribution (le Maire et al. in press), which has a strong effect on light interception. Reason 2), the overestimation of the canopy conversion efficiency of young trees, could be linked to the use of constant photosynthetic parameters during the whole rotation. Specific leaf area and area-based photosynthetic capacity have often been observed to be negatively correlated (Mooney et al. 1978; Turnbull et al. 2007; Niinemets 2007), so it is possible that the observed rapid decrease in specific leaf area during initial growth is associated with a simultaneous increase in the light-saturated assimilation rate, not taken into account in our model version. Rajendrudu et al. (1997) showed that immature *Tectona grandis* leaves had low net photosynthetic rates compared to young but fully-expanded leaves. However, Marrichi (2008) showed that maximum photosynthetic rate was 30% lower in 33 month-old *Eucalyptus* trees than in 16-month trees, although this does not exclude the possibility that the opposite tendency could occur for even younger trees. Reason 3), i.e. overestimation of carbon use efficiency of young trees, could be relevant if, for instance, the decrease of the respiration rate per unit biomass with increasing tree height were exponential, rather than linear as we assumed. Some studies have indicated that respiration of young tissues or tissues of young trees is particularly high (Brooks et al. (1991) on *Abies amabilis* leaves, Pruyn et al. (2002) on *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. sapwood, Mori et al. (2010) in a study on 271 whole trees ranging from seedling to large tree size). An overestimation of carbon partitioning to stem growth (Reason 4) could originate from an underestimation of fine root biomass or turnover during the first year of growth and therefore of below ground carbon allocation. The allometric relationship used to drive allocation to fine root growth was established using only 4 data points and may therefore not be sufficiently constrained. Nevertheless, the equation we used (0-intercept linear relationship between fine root mass and leaf area index, which was the best option given our data) leads to the simulation of higher young-age root biomass than would a linear relationship between fine root mass and leaf mass (such as that presented by Laclau et al. (2008) for young *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium* trees), because of the steep decrease of specific leaf area during early growth. The relationship with LAI could be interpreted as a need for fine root growth to scale with water use (and therefore leaf area) rather than to scale with the nutrient demand for leaf construction (and therefore leaf mass), on these fertilized stands. We assumed that the fine root mortality rate was constant, but some studies have indicated that it was higher on younger stands than on older ones (Andersen et al. (2008) on *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws.), while others were inconclusive (Baddeley & Watson (2005) on *Prunus*), and many have highlighted the importance of seasonal variations (Block et al. (2006) on *Populus*, Kätterer et al. (1995) on *Eucalyptus globulus*). Additional measurements are needed to assess physiological changes occurring during the first 18 months of rapid growth.

Conclusions

Our version of the G'Day model, parameterized on an experimental stand in São Paulo State, was able to capture a large fraction of the spatial variability of productivity between 16

industrial *Eucalyptus* plantation stands growing in the same region, by taking into account the effect of soil texture on stand water status. No prior information derived from historical stand productivity or site index data was needed to obtain these good results. Despite the relatively high rainfall observed in this area of Brazil, water availability appeared to be the main factor limiting productivity in these fertilized plantations. It was not necessary to take into account stand nutrition to simulate the variability of growth rates, however some residual effect of potassium was observed.

The accuracy of the simulated temporal and spatial variations of the leaf area index was assessed by using time series of LAI retrieved from remote-sensing data, and was overall satisfactory, except during the first 18 months of growth on some of the lower productivity stands where the LAI was overestimated.

There is scope for model improvement, particularly concerning growth on very young stands (<1 year), that was overestimated in this study. More experimental data is required on the variation of photosynthetic, respiratory and canopy structural parameters during this crucial period in order to refine the representation by the model of initial growth.

References

Almeida, A., 2004a. Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 167-177.

Almeida, A., 2004b. Parameterisation of 3-PG model for fast-growing Eucalyptus grandis plantations. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 179-195.

Almeida, A.C. et al., 2010. Mapping the effect of spatial and temporal variation in climate and soils on Eucalyptus plantation production with 3-PG, a process-based growth model. Forest Ecology and Management, 259(9), 1730-1740.

Andersen, C.P. et al., 2008. Fine root growth and mortality in different-aged ponderosa pine stands. Canadian Journal of Forest Research, 38(7), 1797–1806.

Atkin, O.K. et al., 2000. Leaf Respiration of Snow Gum in the Light and Dark. Interactions between Temperature and Irradiance. Plant Physiol., 122(3), 915-924.

Baddeley, J.A. & Watson, C.A., 2005. Influences of Root Diameter, Tree Age, Soil Depth and Season on Fine Root Survivorship in Prunus avium. Plant and Soil, 276(1-2), 15-22.

Battaglia, M. et al., 2004. CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 251-282.

van den Berg, M., Burrough, P.A. & Driessen, P.M., 2000. Uncertainties in the appraisal of water availability and consequences for simulated sugarcane yield potentials in São Paulo State, Brazil. Agriculture, Ecosystems & Environment, 81(1), 43-55.

Bernacchi, C. et al., 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. Plant, Cell & Environment, 24(2), 253-259.

Block, R., Van Rees, K. & Knight, J., 2006. A Review of Fine Root Dynamics in Populus Plantations. Agroforestry Systems, 67(1), 73-84.

Borges, J., 2009. Parameterisation, calibration and validation of the 3-PG model for eucalypt in the region of cerrado in Minas Gerais. M. Sc. Universidade Federal de Viçosa.

Brooks, J.R. et al., 1991. Foliage dark respiration in Abies amabilis (Dougl.) Forbes: variation within the canopy. Tree Physiol, 9(3), 325-338.

Campos, J., Campos, A. & Leite, H., 1988. Decisão silvicultural empregando um sistem de predição do crescimento e da produção. Revista Arvore, 12(2), 100-110.

Close, D.C. et al., 2004. Within-canopy gradients of nitrogen and photosynthetic activity of Eucalyptus nitens and Eucalyptus globulus in response to nitrogen nutrition. Australian Journal of Botany,

52(1), 133.
Comins, H. & McMurtrie, R., 1993. Long-Term Response of Nutrient-Limited Forests to CO2 Enrichment - Equilibrium Behavior of Plant-Soil Models. Ecological Applications, 3(4), 666-681.
Corbeels, M., McMurtrie, R., Pepper, D., Mendham, D. et al., 2005. Long-term changes in productivity of eucalypt plantations under different harvest residue and nitrogen management practices: A modelling analysis. Forest Ecology and Management, 217(1), 1-18.
Corbeels, M., McMurtrie, R., Pepper, D. & O'Connell, A., 2005a. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations Part I. Structure, calibration and analysis of the decomposition model. Ecological Modelling, 187(4), 426-448.
Corbeels, M. et al., 2005b. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations. Part II. Simulating growth and nitrogen mineralisation of Eucalyptus globulus plantations in south-western Australia. Ecological Modelling, 187(4), 449-474.
Deckmyn, G., Evans, S.P. & Randle, T.J., 2006. Refined pipe theory for mechanistic modeling of wood development. Tree Physiol, 26(6), 703-717.
Dye, P.J., Jacobs, S. & Drew, D., 2004. Verification of 3-PG growth and water-use predictions in twelve Eucalyptus plantation stands in Zululand, South Africa. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 197-218.
Esprey, L., Sands, P. & Smith, C., 2004. Understanding 3-PG using a sensitivity analysis. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 235-250.
Farquhar, G., Voncaemmerer, S. & Berry, J., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO2 assimilation in leaves of C3 species. Planta, 149, 78-90.
Fontes, L. et al., 2006. Calibration and testing of a generalized process-based model for use in Portuguese eucalyptus plantations. Canadian Journal of Forest Research, 36(12), 3209-3221.
Friedlingstein, P. et al., 1999. Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. Global Change Biology, 5(7), 755-770.
van Genuchten, M.T., 1980. A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils. Soil Sci. Soc. Am. J, 44(5), 892–898.
Gordon, W.S. & Jackson, R.B., 2000. Nutrient concentrations in fine roots. Ecology, 81(1), 275–280.
Grassi, G. et al., 2002. Photosynthetic parameters in seedlings of Eucalyptus grandis as affected by rate of nitrogen supply. Plant, Cell & Environment, 25(12), 1677-1688.
Halter, R. et al., 1996. Elongation of Eucalyptus roots during day and night. Tree Physiol, 16(11-12), 877-881.
Jourdan, C. et al., 2008. Fine root production and turnover in Brazilian Eucalyptus plantations under contrasting nitrogen fertilization regimes. Forest Ecology and Management, 256(3), 396-404.
Kätterer, T. et al., 1995. Fine-root dynamics, soil moisture and soil carbon content in a Eucalyptus globulus plantation under different irrigation and fertilisation regimes. Forest Ecology and Management, 74(1-3), 1–12.
Katul, G.G., Ellsworth, D.S. & Lai, C.T., 2000. Modelling assimilation and intercellular CO2 from measured conductance: a synthesis of approaches. Plant, Cell & Environment, 23(12), 1313–1328.
Kirschbaum, M.U.F. & Farquhar, G.D., 1987. Investigation of the CO2 Dependence of Quantum Yield and Respiration in Eucalyptus pauciflora. Plant Physiol., 83(4), 1032-1036.
Kirschbaum, M. & Farquhar, G., 1984. Temperature Dependence of Whole-Leaf Photosynthesis in Eucalyptus pauciflora Sieb. Ex Spreng. Functional Plant Biol., 11(6), 519-538.
Laclau, J. et al., 2008. Mixed-species plantations of Acacia mangium and Eucalyptus grandis in Brazil: 1. Growth dynamics and aboveground net primary production. Forest Ecology and Management, 255(12), 3905-3917.
Laclau, J. et al., 2009. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. Tree Physiology, 29(1), 111-124.

Laclau, J. et al., 2010. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantationsMain features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. Forest Ecology and Management, 259(9), 1771-1785.

Landsberg, J. & Waring, R., 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. Forest Ecology and Management, 95(3), 209-228.

Le Maire, G. et al., Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of Eucalyptus plantations. Remote Sensing of the Environment.

Lockhart, J.A., 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. Journal of Theoretical Biology, 8(2), 264-275.

Magnani, F., Mencuccini, M. & Grace, J., 2000. Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. Plant Cell and Environment, 23(3), 251-263.

Maquere, V., 2008. Dynamics of mineral elements under a fast-growing eucalyptus plantation in Brazil. Implications for soil sustainability. PhD. Agro Paris Tech and Universidade de São Paulo.

Marrichi, A.H., 2008. Caracterizaçao da capacidade fotossintética e da condutância estomática em sete clones comerciais de Eucalyptus e seus padroes de resposta ao déficit de pressao de vapor. M. Sc. Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz (ESALQ).

Marsden, C. et al., 2010. Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing Eucalyptus plantations. Forest Ecology and Management, 259(9), 1741-1753.

Mayer, D. & Butler, D., 1993. Statistical validation. Ecological Modelling, 68(1-2), 21-32.

McMurtrie, R. et al., 2008. Why is plant-growth response to elevated CO2 amplified when water is limiting, but reduced when nitrogen is limiting? A growth-optimisation hypothesis. Funct. Plant Biol., 35(6), 521-534.

Medlyn, B. et al., 2002. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. Plant, Cell & Environment, 25(9), 1167-1179.

Miehle, P. et al., 2009. A comparison of four process-based models and a statistical regression model to predict growth of Eucalyptus globulus plantations. Ecological Modelling, 220(5), 734-746.

Miehle, P. et al., 2006. Assessing productivity and carbon sequestration capacity of Eucalyptus globulus plantations using the process model forest-DNDC: Calibration and validation. Ecological Modelling, 192(1-2), 83-94.

Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. In Symp. Soc. Exp. Biol. pp. 205–234.

Mooney, H.A., Ferrar, P.J. & Slatyer, R.O., 1978. Photosynthetic capacity and carbon allocation patterns in diverse growth forms of Eucalyptus. Oecologia, 36(1), 103-111.

Mori, S. et al., 2010. Mixed-power scaling of whole-plant respiration from seedlings to giant trees. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(4), 1447-1451.

Nelder, J. & Mead, R., 1965. A simplex method for function minimization. Computer Journal, 7, 308-313.

Niinemets, U., 2007. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. Plant, Cell & Environment, 30(9), 1052-1071.

Nouvellon, Y. et al., 2009. Carbon sequestration and water use by eucalypt plantations in Congo and Brazil. In Communications at the International Conference. Knowledge-based management of tropical rainforests. Cayenne, French Guyana. Available at: http://www.inra.fr/audiovisuel/web_tv/colloques/cayenne_2009_la_science_au_service_de_la_gestion_des_foret_tropicales_humides/session_5.

Nouvellon, Y. et al., 2010. Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. Forest Ecology and Management, 259(9), 1796–1807.

Nouvellon, Y. et al., 2000. Time Course of Radiation Use Efficiency in a Shortgrass Ecosystem:

Consequences for Remotely Sensed Estimation of Primary Production. Remote Sensing of Environment, 71(1), 43-55.

Paul, K. et al., 2007. Calibration of the forest growth model 3-PG to eucalypt plantations growing in low rainfall regions of Australia. Forest Ecology and Management, 243(2-3), 237-247.

Pruyn, M.L., Gartner, B.L. & Harmon, M.E., 2002. Respiratory potential in sapwood of old versus young ponderosa pine trees in the Pacific Northwest. Tree Physiol, 22(2-3), 105-116.

Rajendrudu, G. & Naidu, C., 1997. Leaf gas exchange capacity in relation to leaf position on the stem in field grown teak (Tectona grandis L.f.). Photosynthetica, 34(1), 45-55.

Ryan, M.G. et al., 2010. Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. Forest Ecology and Management.

Ryan, M.G. et al., 2009. Wood CO2 efflux and foliar respiration for Eucalyptus in Hawaii and Brazil. Tree Physiology, 29(10), 1213-1222.

Saint-Andre, L. et al., 2002. A generic model to describe the dynamics of nutrient concentrations within stemwood across an age series of a eucalyptus hybrid. Annals of Botany, 90(1), 65-76.

Sands, P.J., 1995. Modelling canopy production. II. From single-leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis. Australian Journal of Plant Physiology, 22(4), 603–614.

Sands, P.J., 1996. Modelling canopy production. III. Canopy light-utilisation efficiency and its sensitivity to physiological and environmental variables. Australian Journal of Plant Physiology, 23(1), 103–114.

Sands, P. & Landsberg, J., 2002. Parameterisation of 3-PG for plantation grown Eucalyptus globulus. Forest Ecology and Management, 163(1-3), 273-292.

Saxton, K.E. et al., 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture.

Sharkey, T., 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: Physics, physiology and rate limitations. The Botanical Review, 51(1), 53-105.

Shem, K., Catherine, M. & Ong, C., 2009. Gas exchange responses of Eucalyptus, C. africana and G. robusta to varying soil moisture content in semi-arid (Thika) Kenya. Agroforestry systems, 75(3), 239–249.

Silberstein, R. et al., 2001. Energy balance of a natural jarrah (Eucalyptus marginata) forest in Western Australia: measurements during the spring and summer. Agricultural and Forest Meteorology, 109(2), 79-104.

Silva, G., 2006. Nutrition, growth, and growth modeling of eucalypt stands submitted to distinct water and nutrient availability. PhD. Universidade Federal de Viçosa.

Soares, J.V. & Almeida, A.C., 2001. Modeling the water balance and soil water fluxes in a fast growing Eucalyptus plantation in Brazil. Journal of hydrology, 253(1-4), 130–147.

Stape, J.L. et al., 2006. A twin-plot approach to determine nutrient limitation and potential productivity in Eucalyptus plantations at landscape scales in Brazil. Forest Ecology and Management, 223(1-3), 358–362.

Stape, J., Ryan, M. & Binkley, D., 2004. Testing the utility of the 3-PG model for growth of Eucalyptus grandis X urophylla with natural and manipulated supplies of water and nutrients. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 219-234.

Tcherkez, G., 2005. In Vivo Respiratory Metabolism of Illuminated Leaves. Plant Physiology, 138(3), 1596-1606.

Tewari, V.P., Verma, A. & Kishan Kumar, V.S., 2002. Growth and yield functions for irrigated plantations of Eucalyptus camaldulensis in the hot desert of India. Bioresource Technology, 85(2), 137-146.

du Toit, B., 2008. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of Eucalyptus grandis in South Africa. Forest Ecology and Management, 255(7), 2324-2336.

Tomasella, J., Hodnett, M.G. & Rossato, L., 2000. Pedotransfer functions for the estimation of soil water retention in Brazilian soils. Soil Science Society of America Journal, 64(1), 327.

Turnbull, J.W., 1999. Eucalypt plantations. New Forests, 17(1), 37-52.

Turnbull, T.L. et al., 2007. Within-canopy nitrogen and photosynthetic gradients are unaffected by soil fertility in field-grown Eucalyptus globulus. Tree physiology, 27(11), 1607.

Villar, R., Held, A.A. & Merino, J., 1994. Comparison of Methods to Estimate Dark Respiration in the Light in Leaves of Two Woody Species. Plant Physiology, 105(1), 167-172.

Whitehead, D. & Beadle, C., 2004. Physiological regulation of productivity and water use in Eucalyptus: a review. Forest Ecology and Management, 193(1-2), 113-140.

Wright, I.J. et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428(6985), 821-827.

Zhu, G. & Boyer, J., 1992. Enlargement in chara studied with a turgor clamp - growth rate is not determined by turgor. Plant Physiology, 100(4), 2071-2080.

Annexe 3

Article C

Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations

Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations

Guerric le Maire [a,b,*], Claire Marsden [a], Wouter Verhoef [c], Flávio Jorge Ponzoni [d], Danny Lo Seen [b], Agnès Bégué [b], José-Luiz Stape [e], Yann Nouvellon [a,f]

[a] CIRAD, Persyst, UPR 80, s/c UMR Eco&Sols, 2 Place Viala - bât 12, 34060 Montpellier cedex 01, France
[b] CIRAD, UMR TETIS, Maison de la Télédétection, 34093 Montpellier Cedex 5, France
[c] Faculty of Geo-Information Science and Earth Observation (ITC), University of Twente, Enschede, The Netherlands
[d] National Institute for Space Research (INPE), Remote Sensing Department, 12227-010 São José dos Campos, SP, Brasil
[e] Department of Forestry and Environmental Sciences, North Carolina State University, Raleigh, NC 27695, United States
[f] Departamento de Ciências Atmosféricas, IAG, Universidade de São Paulo, Brazil

Abstract

The leaf area index (LAI) of fast-growing *Eucalyptus* plantations is highly dynamic both seasonally and interannually, and is spatially variable depending on pedo-climatic conditions. LAI is very important in determining the carbon and water balance of a stand, but is difficult to measure during a complete stand rotation and at large scales. Remote-sensing methods allowing the retrieval of LAI time-series with accuracy and precision are therefore necessary.
Here, we tested two methods for LAI estimation from MODIS 250m resolution red and near infrared (NIR) reflectance time series. The first method involved the inversion of a coupled model of leaf reflectance and transmittance (PROSPECT4), soil reflectance (SOILSPECT) and canopy radiative transfer (4SAIL2). Model parameters other than the LAI were either fixed to measured constant values, or allowed to vary seasonally and/or with stand age according to trends observed in field measurements. The LAI was assumed to vary throughout the rotation following a series of alternately increasing and decreasing sigmoid curves. The parameters of each sigmoid curve that allowed the best fit of simulated canopy reflectance to MODIS red and NIR reflectance data were obtained by minimization techniques. The second method was based on a linear relationship between the LAI and values of the GEneralized Soil Adjusted Vegetation Index (GESAVI), which was calibrated using destructive LAI measurements made at two seasons, on *Eucalyptus* stands of different ages and productivity levels. The ability of each approach to reproduce field-measured LAI values was assessed, and uncertainty on results and parameter sensitivities were examined. Both methods offered a good fit between measured and estimated LAI ($R^2 = 0.80$ and $R^2 = 0.62$ for model inversion and GESAVI-based methods, respectively), but the GESAVI-based method overestimated the LAI at young ages.

Keywords: Leaf area index; remote sensing; MOD13Q1; radiative transfer model; PROSAIL; GESAVI; eucalypt; CBERS

Introduction

Leaf area index (LAI) is a key parameter involved in a variety of ecosystem processes, such as light and rain interception, transpiration, photosynthesis, plant respiration, and soil heterotrophic respiration (through litter fall). Its precise temporal and spatial estimation is crucial for the understanding of forest processes and for the parameterization of ecosystem models that quantify carbon, water, and energy fluxes.

Field estimations of LAI are often performed using optical (LI-COR LAI-2000, hemispherical photographs), direct and semi-direct methods (litter collection, allometric methods, destructive sampling). Routine in-situ measurements of LAI are, however, time-consuming and even unfeasible for large scales studies. For this reason, numerous studies have attempted to characterize LAI with remotely sensed data (North 2002; Rouse et al. 1973). The reflectance deduced from satellite measurements contains information on canopy structural and biochemical characteristics. In particular, reflectance in the visible and near infrared wavelengths is highly sensitive to green LAI, thus offering the challenging opportunity of quantifying LAI using reflectance values. Two types of methods have classically been used for this purpose:

- *Spectral Vegetation Indices and/or multiple regressions*: mathematical combinations of well-chosen spectral band reflectances are designed to correlate with particular characteristics of the observed surface. These methods are simple, but their use is limited to the representativeness of the experimental calibration dataset. Moreover, indices and multiple regressions may be sensitive to more than a single characteristic. They are also more or less sensitive to vegetation type, atmospheric conditions, viewing geometry, spatial resolution, and therefore they must generally be calibrated for each image (Thenkabail et al. 2000; Turner et al. 1999; Walthall et al. 2004).
- *Inversion of Radiative Transfer Models (RTM)* that simulate reflectance spectra from canopy and soil characteristics. Existing RTM belong to a range of types (simple turbid-medium, geometrical models, hybrid models, discrete or ray-tracing models), each offering a different representation of the spatial heterogeneity of a scene.

Inversion techniques are based on minimization algorithms, or on pre-computed reflectance databases using either Look-Up Tables (Knyazikhin et al. 1998) or Neural Networks (Bacour et al. 2006; Baret et al. 2007; Fang and Liang 2005). The inversion of such reflectance models often gives a large number of different possible solutions and therefore needs to be constrained. Moreover, uncertainties on measurements and models may result in a large variability in the results (Combal et al. 2003).

These two methods have their advantages and drawbacks, and the choice of a method highly depends on the characteristics of the vegetation and on the objective of the study.

In this study, we focus on the particular case of *Eucalyptus* plantations. *Eucalyptus* trees, which are the most widely planted hardwood genus in tropical regions (FAO 2006), provide

an increasing share of the global wood supply. The fast-growing *Eucalyptus* plantations of São Paulo State (Brazil) have a rotation length of typically 5 to 7 years (Laclau et al. 2010). Large structural changes of the canopy occur during this time: the rapid growth from seedlings to high trees (up to >25m) is accompanied by changes in LAI, crown cover, leaf angles, specific leaf area (SLA), etc. (Laclau et al. 2010; Laclau et al. 2009; Marsden et al. 2010). Plantations also experience seasonal changes mainly because of the dry season when trees are water limited (Almeida et al. 2007). The LAI of *Eucalyptus* plantations largely determines plantation carbon and water cycles (du Toit 2008; Marsden et al. 2010), and hence wood production and water consumption. The retrieval of LAI time-series is therefore an important objective both for plantation managers (who are now increasingly using process-based models to monitor and predict production), and for scientists interested in biogeochemical modelling to address carbon sequestration, water use and sustainability issues. The methods currently available involve a great deal of field and interpretation work (regular visits of inventory plots with some optical device to measure gap fractions), and are therefore unsatisfactory regarding time- and cost-effectiveness, but also accuracy and spatial representation. LAI estimation using remote sensing is therefore highly relevant but also challenging for this ecosystem, because the canopy experiences strong structural changes with time.

The main objective of this study was to develop reliable approaches for the monitoring of green LAI *over complete rotations* of eucalypt plantations. For this purpose, we used a RTM, which has the advantage of taking into account changes in canopy structure and biochemistry with time. An original aspect of our methodology was the inversion procedure, which was constrained using a series of sigmoid curves to describe the time course of LAI. We compared these results with a simpler methodology based on vegetation indices. The specific objectives were therefore to (i) invert a RTM to estimate the LAI on one to seven years of MODIS reflectance time series of several stands, (ii) validate these LAI estimations with field measurements, (iii) compare the applicability and the performance of the RTM inversion approach with those of a simple vegetation index method, and (iv) analyze the uncertainty of both methods, and gain insight into the variables that are important for LAI estimations by means of a sensitivity analysis.

Section 2 gives an overview of the "biological" and radiometric data that were used, Section 3 describes the RTM, the inversion methodology, the vegetation index calibration and the uncertainty and sensitivity analysis procedure, and Section 4 presents the results. Section 5 discusses the objectives presented above in the light of the results, and offers some perspectives for future studies.

Data

Study site and stand selection

Eucalyptus plantations occupy approximately 4.3 million hectares in Brazil in 2008 (ABRAF 2009). In typical plantation management, soil is prepared with mechanical disking and harrowing a few months after each clear-cut harvest. New cuttings or seedlings are planted in

rows at a density of ~1300 trees ha^{-1} and fertilized, and chemical weeding is carried out during the first year of growth. Harvesting occurs about six to seven years after planting, and foliage and branches are left on the ground. Leaf area index changes with stand age, with a maximum value generally attained during the second or third year. During the dry season, water stress causes a more or less marked seasonal decrease of LAI (up to ~50%), depending on soil water holding capacity and the age of the plantation.

Sixteen *Eucalyptus* stands belonging to the International Paper of Brazil Company, and two additional stands managed by the Duratex Company, were selected for our study in São Paulo State, south-eastern Brazil (Table 1).

Table 1: Characteristics of the 18 sampled stands. Stands marked with * are clone H18 (E. grandis * E. urophylla), with ** are seeds of E. grandis, others are clone H13 (E. grandis * E. urophylla); MAI7: estimated mean annual increment at year 7; HP: Hemispherical Photography; W. S.: Wet season; D. S.: Dry season

Stand	*Zone*	*Area (ha)*	*Estimated MAI7 of current crop (m^3 ha^{-1} yr^{-1})*	*Plantation date (of current crop)*	*Age on 01/04/ 2009 (yr)*	*Destructive sampling date for LAI (DOY)*				*Sampling date of HP (DOY)*	
						D. S. 2007	W. S. 2008	D. S. 2008	W. S. 2009	W. S. 2008	D. S. 2008
1 SF183U	Brotas	108.27	39.2	03/04/2007	2		94	260		94	263
2 SF178U	Brotas	93.12	41.4	29/03/2006	3.01		93	262		89	262
3 NS24U	Mogi Guaçu	108.53	41.4	04/04/2006	3			255		113	255
4 SF147	Brotas	49.93	39.3	15/05/2005	3.88					89	263
5 SF171	Brotas	48.7	40.6	05/05/2005	3.91		93	260		89	263
6 AB36	Mogi Guaçu	100.66	44.4	17/02/2005	4.12					115	274
7 SF43E	Brotas	65.52	32.5	06/05/2004	4.91		91	263		89	262
8 SF36E	Brotas	137.65	36.5	31/03/2004	5.01					116	262
9 MG14U	Mogi Guaçu	37.13	48.1	26/03/2004	5.02			254		86	254
10 MG16U*	Mogi Guaçu	42.07	45.9	17/12/2003	5.29					87	
11 NS101	Mogi Guaçu	42.74	43.7	18/10/2003	5.46					114	255
12 SF89	Brotas	40.31	30	11/06/2003	5.81		95	260		90	261
13 MG118	Mogi Guaçu	33.86	46.6	13/03/2003	6.06					87	274
14 G5E	Mogi Guaçu	37.45	40.6	08/05/2003	5.9					115	274
15 SF341*	Brotas	45.47	33.7	10/03/2003	6.07					90	261
16 P121	Mogi Guaçu	35.56	52.8	20/03/2003	6.04					114	
17 IT1**	Itatinga	40	40	06/03/2003	6.08	332	93	282	21		
18 IT2**	Itatinga	160	55	06/03/2003	6.08	332	93	282	21		

The first 16 stands were planted with company-improved clones of *E. grandis* (W. Hill ex Maiden) **E. urophylla* (S.T. Blake) hybrids and managed on six or seven-year rotations. The chosen stands were of different ages (aged 1 to 5 years) and productivity levels (30 to 53 m^3 commercial wood ha^{-1} yr^{-1}), but were genetically similar (commercial clone H13 and two stands of the closely-related clone H18) and exhibited very homogeneous canopies. They were larger than 30 ha and of compact shape. Eight stands were located close to the town of

Brotas (28.22°S, 48.15°W, 647m altitude), on relatively unfertile sandy soils (~90% sand, 8% clay, 2% silt). The remaining stands were about 125 km east of Brotas in the vicinity of Mogi-Guaçu (22.35°S, 46.97°W, 591m altitude), on more fertile soils with a higher percentage of clay (~62% sand, 32% clay, 6% silt).

The two Duratex stands were planted with *E. grandis* * *E. urophylla* seedlings of a common controlled origin, and were 7 years old at the time of measurement. They presented contrasted productivity levels, as one stand (IT1) was planted on soil that was more fertile and clayey than that of the other (IT2) (see Table 1). These stands were part of the EucFlux Project experimental site close to Itatinga (22.97°S, 48.72°W, 740m altitude).

The climate in the three zones is very similar, displaying a mean annual rainfall of ~1200 mm between 2000 and 2008 (ranging from 1044 mm in 2003 to 1345 mm in 2002). More than 80% of precipitation occurs during the wet season between October and April. Mean monthly air temperatures range from about 17°C to 25°C with an annual mean of 20°C during the nine year period.

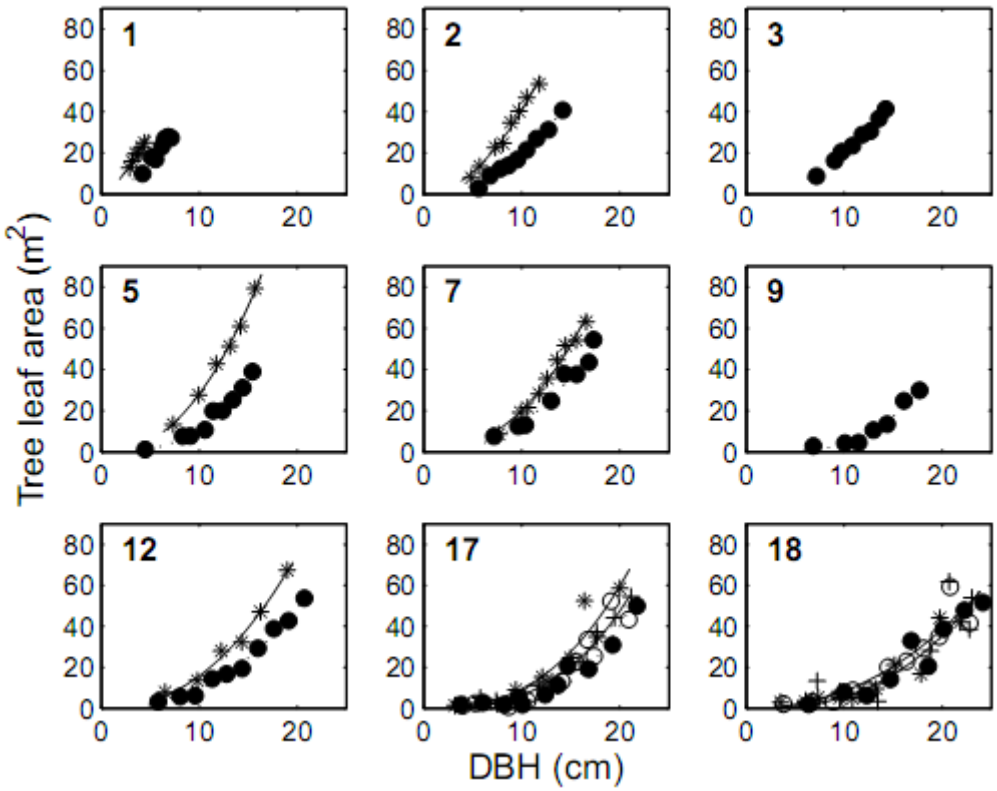


Figure 1: Tree leaf area as a function of DBH for the nine stands of destructive LAI measurements (numbers relate to stand number in Table 1), for the 2008 wet season (stars) and 2008 dry season (closed circles). For stands 17 and 18, there are also measurements in the 2007 dry season (open circles), and 2009 wet season (cross). All power adjustments on clonal stands (see Appendix A Eq. A1 and Eq. A2) have a R^2 >0.92 and Root Mean Square Error < 2.96 m^2. On the Itatinga stands (17 and 18), all R^2>0.78 and RMSE<10 m^2.

Destructive measurements of leaf biomass, LAI, and SLA

Three permanent inventory plots (400 m^2 each) were chosen in nine stands. The diameter at breast height (DBH, at 1.3m above ground level) of each tree of the inventory plot was

measured. These measurements were conducted 1) in order to ensure that trees for destructive measurements (chosen outside the permanent inventory plot) were sampled across the range of tree sizes, and 2) to enable upscaling of tree leaf area and other characteristics to the plot level with empirical models based on DBH (Figure 1). Destructive sampling was carried out at two dates in 2008, on 7 stands during the wet season, close to the seasonal peak of LAI, and on 9 stands at the end of the dry season, when LAI was low. Four additional measurements were made at IT1 and IT2 stands in the 2007 and 2008 dry seasons and 2008 and 2009 wet seasons (see Table 1). LAI and stand-average specific leaf area (SLA, $cm^2\ g^{-1}$) were estimated following the methodology described in Nouvellon et al. (2010) and detailed in Appendix A. Note that destructive sampling is generally considered as a very robust method for LAI estimations on these regular *Eucalyptus* plantations (Gower et al. 1999; Macfarlane et al. 2007), but is also time-consuming.

Crown cover

During the destructive sampling (date reported on Table 1), a relationship between DBH and maximum crown diameter was established for each sampled plot. This relationship was then applied to the permanent inventory plots to get the crown diameter of each tree. Tree crowns were considered to have a circular projected crown. Crown cover was then estimated as the fractional ground cover (comprised between 0 and 1) of the vertically projected crown area, calculated taking into account the spacing between trees and possible overlapping of neighbouring tree crowns. Note that this crown cover calculation did not take into account crown macroporosity, i.e. large gaps occurring within a tree crown. This assumption is coherent with the definition of crown cover of the RTM used in this study.

Leaf angle distribution

Leaf angles were measured during leaf biomass destructive sampling in the 2008 dry season (Appendix B). The up-scaled measurements of canopy leaf angle distribution were adjusted with a two parameter beta distribution function *f(θ)* (Goel and Strebel 1984), which performs well on narrow and erectophile distributions such as those generally observed in *Eucalyptus* canopies (King 1997):

$$f(\theta) = \frac{1}{B(\mu,\nu)}\left(1-\frac{\theta}{90}\right)^{\mu-1}\left(\frac{\theta}{90}\right)^{\nu-1}, \quad (1)$$

$$B(\mu,\nu) = \frac{\Gamma(\mu)\Gamma(\nu)}{\Gamma(\mu+\nu)}, \quad (2)$$

where μ and ν are two parameters, θ is leaf inclination angle in degrees, and Γ is the Gamma function.

Leaf reflectance

Leaf reflectance measurements were performed on three stands (SF183U, SF171 and SF89 in Table 1), and on approximately 50 leaves per stand. The leaf sampling scheme was stratified by tree size (three or four trees), height within the crown (three layers) and radial position of

the leaves (four to eight positions). The reflectance and transmittance of the leaves were measured in the 450-900 nm spectral range with a SPECTRON SE-590, linked to a LICOR integrating sphere, like in Ponzoni and Goncalves (1999). The NIR and red spectral band reflectance and transmittance were calculated for each leaf using the MODIS relative spectral response of these bands (like in Asner et al. (1998)).

Directional canopy gap fraction

Canopy gap fractions (GF) as a function of viewing angle were estimated with hemispherical photography at most of the stands (date of measurements reported on Table 1). The complete description of the methodology is given in Marsden et al. (2010). The gap fractions close to nadir (7.5°), 27.5° and 57.5° (within a +/- 5° ring) were extracted and further used for comparison with the angular GF simulated by the inverted RTM.

Extraction of stand NDVI time series from MODIS images

Selection of the subset of MODIS pixels using high resolution CBERS images

We used the MODIS/Terra MOD13Q1 products (Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m, Collection 5), which also contain 16-day red and near-infrared reflectances and sun and view angles.

The extraction of one MODIS reflectance time-series per stand required the selection of pixels representative of the stand reflectance. Although each studied stand was large enough to encompass at least two MODIS pixels (Table 1), direct averaging of their reflectance was not appropriate because MOD13Q1 is a composite image, meaning that neighbouring pixels may have distinct acquisition dates and sun and view geometry. In addition, the position of the MODIS pixel is subject to uncertainties (Wolfe 2006). The option we followed was therefore to select a single pixel to represent each stand. The selection involved checking how well the reflectance of the different candidate MODIS pixels compared with the whole-stand reflectance obtained from benchmark high-resolution images (details given in Appendix C). Note that for the largest stands, the use of the central pixel may be a valid and simpler option since stands are very homogeneous.

Extraction of MODIS data and filtering

A time series of 16 day MODIS vegetation indices was extracted (MOD13Q1 Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m, Collection 5) from early 2000 until March 2009. The MOD13Q1 data are already filtered from daily reflectance to keep the best vegetation index in a 16 day window. We excluded the pixels that did not have good NDVI quality and pixel reliability flags. The NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) time-series was corrected as in Soudani et al. (2008) for remaining outliers. In the end, about ~20% of the data were excluded. The red and NIR reflectances of dates where the NDVI was found to be correct were used afterwards.

Methods

Canopy reflectance model

Canopy reflectance is a complex result of leaf, soil and canopy structural properties. In this paper, the optical properties of these three components were simulated by PROSPECT4 (Feret et al. 2008), SOILSPECT (Jacquemoud et al. 1992) and 4SAIL2 (Verhoef and Bach 2007). This is a good compromise between realism, computational speed, and number of input parameters despite the complexity of the studied system. We included a soil reflectance model to take into account directional effects. Another reason for the choice of these three submodels is that they are suitable for future coupling with SVAT models. We succinctly present here the three submodels.

The PROSPECT model (Jacquemoud and Baret 1990) considers the leaf as a succession of absorbing layers. The new version PROSPECT4 (Feret et al. 2008) was found to perform better than previous versions of PROSPECT for *Eucalyptus globulus* leaves (Barry et al. 2009). PROSPECT4 calculates the leaf hemispherical reflectance and transmittance between 400 and 2500 nm with a 1-nm step as a function of leaf structure index (N_{struc}), leaf chlorophyll content (CHL, $\mu g.cm^{-2}$), leaf water content (Cw, $g.cm^{-2}$), and leaf mass per unit area (LMA, $g.cm^{-2}$, inverse of SLA). Since the inversion of PROSAIL is done using red and NIR reflectances measured by MODIS-Terra, the 1 nm reflectance spectrum was averaged using the relative spectral response function of the MODIS-Terra red and NIR bands.

The 4SAIL2 model (Verhoef and Bach 2007) is an improved version of the SAIL model (Verhoef 1984). The SAIL RTM is a turbid medium model that describes the canopy as a horizontally homogeneous layer, where leaves absorb, reflect, and transmit radiation. The radiative transfer equation is solved using an N-flux approximation: radiation is considered as four fluxes, diffuse and direct, upward and downward (Kubelka and Munk 1931; Suits 1972). The system is described by four differential equations for the four fluxes. In 4SAIL2, the representation of the canopy is changed by adding a vertically projected crown cover fraction (C_v) which represents inter-tree clumping. The LAI of the stand is calculated as the product of LAI_c and C_v, with LAI_c the leaf area index of the crown-projected surface of the stand. Green and brown leaves can be represented in 4SAIL2 as two sublayers, but in the case of eucalypt plantations, only green leaves are simulated since leaves fall shortly after yellowing. The leaf inclination distribution function used in this study is a beta distribution (Goel and Strebel 1984) (see Eq. 1 and Eq. 2).

SOILSPECT (Jacquemoud et al. 1992) simulates the bidirectional reflectance of a bare soil from the angular response of the soil and an albedo value. It requires the single scattering albedo $\omega(\lambda)$, a roughness parameter (h), and four parameters (b, c, b', c') for the phase function. In this study, we neglected the soil specular feature like in Weiss et al. (1999), and therefore only b and c are used.

The coupled model PROSPECT+4SAIL2+SOILSPECT is called PROSAIL hereafter for sake of simplicity. The PROSAIL model input parameters are given in Table 2. The outputs of the model for this study are reflectance in two MODIS spectral bands, red and NIR. The coupled model is also able to simulate the canopy gap fraction as measured by hemispherical

photography (i.e. considering the leaves as opaque) by setting leaf absorbance to 1 instead of using PROSPECT leaf reflectance and absorbance.

Table 2: Input parameters of the coupled PROSAIL model, with their default values, or the variable from which they are calculated in the inversion procedure

Input parameter		Units	Constant value	Function of
PROSPECT 4				
N_{struc}	Leaf structure parameter		1.54	
Chl	Leaf chlorophyll content	$\mu g.cm^{-2}$	55.0	
Cw	Leaf water content	$g.cm^{-2}$	0.0145	
SLA	Specific leaf area	$cm^2.g^{-1}$		[Age, LAI]
4SAIL2				
LAI_c	Crown leaf area index	$m^2.m^{-2}$		Inverted
v	Parameter of the beta LIDF			[Age]
μ	Parameter of the beta LIDF			[Age]
s_ℓ	Hot spot size parameter		0.05	
f_B	Fraction brown leaf area	unitless	0.	
C_v	Vertical crown cover fraction	unitless		[LAI_c]
ξ	Tree shape factor		0.28	
SOILSPECT				
h	Rugosity		0.47	
b	Parameter of the phase function		5.84	
c	Parameter of the phase function		-3.13	
ω_{red}	Soil albedo in red spectral band			[Site]
ω_{NIR}	Soil albedo in NIR spectral band			[Site]
Sun-object-sensor geometry				
θs	Solar zenith angle	°		[Site, Date]
θo	Observation zenith angle	°		[Site, Date]
ψ	Relative azimuth angle	°		[Site, Date]
s	Proportion of diffuse radiation	unitless	0.4	

Model inversion

We inverted only the LAI, all other parameters being fixed to "measured" values, after preliminary tests highlighted that the use of only two bands, red and NIR, did not sufficiently constrain the inversion procedure to allow the retrieval of additional parameters. In these tests we inverted the RTM using the classical cost function which includes all variables, each with prior information (e.g. Combal et al.(2003)). Results showed that the prior value was chosen most of the time, whatever the prior boundaries chosen, meaning that an LAI value can be inverted for virtually any value combination of other variables. As a result, we preferred to fix all parameters but LAI to their well-determined "prior" values. A sensitivity analysis of the effect of these "prior" values on LAI retrieval is carried out in this study.

The inversions were carried out on entire rotations of eucalypt plantations. Because the time series covers about 9 years, we were able to invert the reflectance of the current crops since their planting date (maximum rotation length is about 7 years). The LAI varies inter-annually and seasonally throughout a rotation and its dynamics can be represented with a series of successive sigmoid curves. Two sigmoid curves per year allow the reproduction of foliage growth and leaf fall occurring in wet and dry seasons: if we assume that the probability of a leaf to grow or to fall is normally distributed around a date, then the cumulative probability has a sigmoid form (Clevers et al. 2002; Fisher et al. 2006). In reality, the probability distribution is not normal, and we accepted in our inversion procedure that sharp increases or decreases could occur (i.e. each sigmoid curve does not always reach its asymptotic value).

This means that two successive sigmoid curves are joined in a common point, but at this point their first derivatives may be different. This is described by the following equation:

$$LAI_i(t) = LAI_{i-1}(t_{0,i}) + s \times \left(\frac{a_i}{1 + e^{\left(\frac{t_{0,i} + b_i - t}{c_i} \right)}} \right), \quad (3)$$

where i is the position number of the increasing or decreasing sigmoid curve which starts at $t_{0,i}$, and s takes the value +1 for periods of increasing LAI (wet season) or -1 for periods of decreasing LAI (dry season). The parameters a_i, b_i, c_i of the i^{th} LAI sigmoid curve are adjusted to minimize the squared difference between all observed and simulated reflectances comprised between $t_{0,i}$ and $t_{0,i+1}$, using the Powell algorithm (Press et al. 1996). There are on average 9 reflectance values between $t_{0,i}$ and $t_{0,i+1}$. The value $LAI_{i-1}(t_{0,i})$ is obtained from the inversion of the previous sigmoid, apart from $LAI_0(t_{0,1})$ which is set to zero.
The dates of limits between sigmoid curves, $t_{0,i}$, are fixed in the present study (one at the maximum, one at the minimum LAI of each year). Note however that the best date could be obtained automatically, but this procedure would require more computing time (see discussion).

Model parameterization

The coupled PROSAIL model has many parameters listed in Table 2. In this study, we inverted the LAI_c (LAI of the crown cover). The canopy is very dynamic during a rotation, and therefore many structural and biophysical characteristics, if not all, can be expected to vary with time. However, our measurements have shown that only 6 parameters vary significantly between our experimental stands (LAI_c, SLA, μ, v, C_v and soil albedo) and are therefore time-modeled. Other parameters were therefore considered constant in time and between sites (Table 2).

Leaf parameters

In the one-layer PROSAIL model, PROSPECT4 simulates the reflectance and transmittance of an "average leaf". The PROSPECT model is used instead of directly prescribing the measured leaf reflectance and transmittance into SAIL. This enables the simulation of leaf reflectance variation in response to variation of leaf parameters. Among the four PROSPECT4 parameters, only the SLA was considered to vary in time (see below), and the others were fixed to constant values.

Cw, Chl and N_{struc}

Leaf water content (Cw) was variable between stands, but no tendency with age or season was found (average ± standard deviation: 0.0145±0.003 g.cm^{-2}). In addition, red and NIR have negligible specific absorption in PROSPECT.

Chlorophyll content (Chl) was not directly measured. These plantations are well fertilized, leading us to hypothesize that leaf chlorophyll content is not affected by nitrogen limitation and does not change much with stand age. This hypothesis is corroborated by the fact that measured leaf nitrogen content varied little between stands (23.11± 1.45 $g.kg^{-1}$). In addition, leaves fall shortly after yellowing. For these reasons the chlorophyll content Chl was considered constant in the inversion procedure. The leaf structure parameter (N_{struc}) is not directly measurable but needs to be inverted. We therefore inverted the N_{struc} and Chl variables of PROSPECT4 model on the measured leaf reflectances and transmittances, while SLA and Cw were fixed to their measured values. Inversion showed good results, i.e. simulated and measured reflectance and transmittance were very similar (not shown). The inverted N_{struct} and Chl were not significantly different between stands (1.54±0.03 and 55.0±6.3 $\mu g.cm^{-2}$, respectively), and their mean inverted values were fixed in the model (Table 2). These values are in accordance with other studies on *Eucalyptus* species (Barry et al. 2009; Pinkard et al. 2006).

SLA

SLA measurements were significantly different between stands and were significantly correlated with measured leaf reflectance and transmittance in the NIR region. Measured SLA decreased with increasing stand age. This result is coherent with results presented by Almeida et al. (2004) for *Eucalyptus grandis* plantations. They used a Gaussian function with a non zero asymptote to fit the SLA versus age relationship, as did Sands et al. (2002) for *Eucalyptus globulus*. Our results on a few stands show that the shape of the model proposed by these studies fits well with our data (Figure 2 and Eq. 4a and Eq. 4b). Stand-average SLA also varied seasonally (Nouvellon et al. (2010), for a *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* hybrid in Congo), with the lowest SLA values occurring at the end of the dry season, when LAI was the lowest, and highest SLA values occurring during the wet season near peak LAI. This was confirmed on our stands (Figure 2). Seasonal variations of SLA were therefore assumed to follow the seasonal variations of LAI, but yearly minimum and maximum SLA, SLA_{min} and SLA_{max} ($cm^2\ g^{-1}$), were determined as a function of stand age (yrs):

$$\begin{cases} SLA_{\min}(t) = SLA_{1,\min} + (SLA_{0,\min} - SLA_{1,\min}) \times e^{-\log(2)\times\left(\frac{age(t)}{t_{SLA,\min}}\right)^2} \\ SLA_{\max}(t) = SLA_{1,\max} + (SLA_{0,\max} - SLA_{1,\max}) \times e^{-\log(2)\times\left(\frac{age(t)}{t_{SLA,\max}}\right)^2} \\ if\,(s = 1),\quad SLA(t) = SLA_{\min}(t) + (SLA_{\max}(t) - SLA_{\min}(t)) \times \frac{LAI(t) - LAI(t_{0,i})}{LAI(t_{0,i+1}) - LAI(t_{0,i})} \\ if\,(s = -1),\quad SLA(t) = SLA_{\min}(t) + (SLA_{\max}(t) - SLA_{\min}(t)) \times \frac{LAI(t) - LAI(t_{0,i+1})}{LAI(t_{0,i}) - LAI(t_{0,i+1})} \end{cases} \quad (4a,b,c,d)$$

where SLA_0 and SLA_1 are the SLA at age zero (planting), and for an old plantation, respectively; *s* takes the value +1 for periods of increasing LAI (wet season) or -1 for periods

of decreasing LAI (dry season); LAI(t) is the LAI at time *t*, LAI($t_{0,i}$) and LAI($t_{0,i+1}$) are the LAI at the beginning or at the end of the inverted section *i* for an increasing LAI sigmoid curve (and opposite for a decreasing sigmoid curve). Note that the inversion method allows the determination of LAI($t_{0,i}$) and LAI($t_{0,i+1}$) for each date *t*. Fitting Eq. 4a and Eq. 4b to our data set (Figure 2) resulted in $SLA_{0,min}$=95 cm^2 g^{-1}, $SLA_{1,min}$=70 cm^2 g^{-1}, t_{SLA}=1.76 yr^{-1}, and $SLA_{0,max}$=110 cm^2 g^{-1}, $SLA_{1,max}$=85 cm^2 g^{-1}, $t_{SLA,max}$=1.21 yr^{-1} .

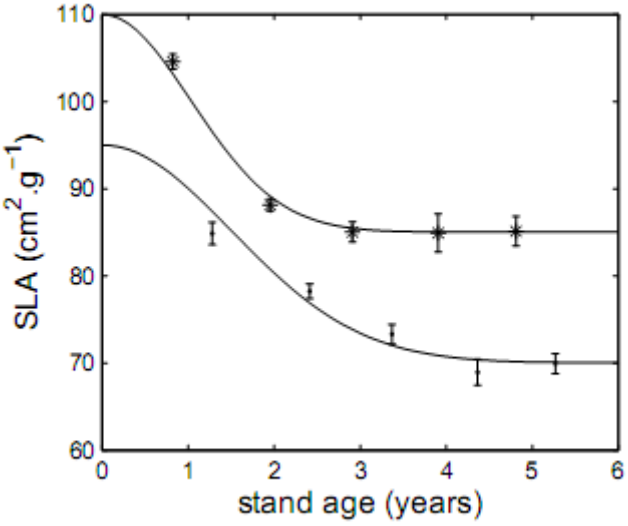


Figure 2: Age-related variations of SLA: SLA measured at peak LAI during the wet season (SLA_{max}; stars), and SLA measured at the end of the dry season (SLA_{min}; filled circles). Black lines are simulated maximum and minimum SLA (Eq. 4). Simulated SLA fluctuates between these lines depending on LAI (Eq. 4).

Canopy parameters

The parameters of the beta distribution (Eq. 1 and Eq. 2) of stand leaf angle distributions showed a clear trend with age (Figure 3). We therefore simply used linearly interpolated values of v and μ as a function of stand age in the inversion procedure.

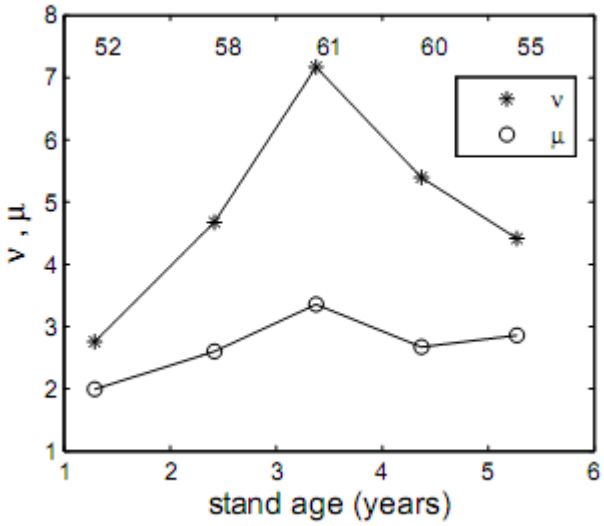


Figure 3: Variations of the two parameters of the beta distribution (Eq. 1 and Eq. 2) of leaf angle distribution function on stands of different ages. Average leaf angle (ALA), calculated as ALA=90(v/(μ+v)), is given for each stand.

The ratio of crown cover to crown-projected LAI_c was found to be very similar between stands in our measurements, and not dependant on stand age. We therefore fixed this ratio during the inversion procedure to the measured value (ratio of 0.167), with a maximum theoretical value of $C_v = 1.0$. The hot-spot size parameter was fixed to a constant value of 0.05 according to (Verhoef and Bach 2007). The tree shape factor (crown diameter/ height) was also stable with time and between measured stands (0.28±0.04).

Soil parameters

Bare-soil red and NIR reflectances were estimated as the reflectance measured during the short interval between a clear-cut and the start of growth of the new rotation. This period lasts approximately two to tree months, during which soil tillage and weed control occur. The 2000-2009 time series included at least one such inter-rotation period for each stand, and 2 in the case of the youngest sampled stands, thus giving 4 to 18 soil reflectance pairs per stand. When soil NIR reflectance was plotted against soil red reflectance, data points of each stand were arranged in a line, called the soil line.

Inversions of the SOILSPECT model on the bare-soil reflectances of each stand (representing 3 main soil types) showed that the rugosity and phase function parameters of SOILSPECT could be considered to be spectrally, spatially and temporally constant. Although some variability was observed between stands, it was not explained by soil type (ANOVA results p=0.468). This inter-stand variability was therefore assumed to be the consequence of the scarcity of bare-soil data for some stands, of residual errors in reflectance or of some sparse herbaceous vegetation remaining after the clear-cut. The average value of rugosity and the two phase parameters are 0.47, 5.84 and -3.13 respectively (Table 2). These hypotheses are in accordance with (Jacquemoud et al. 1992; Privette et al. 1995) and correspond to the methodology adopted by (Nouvellon et al. 2001). Conversely, the albedo parameters are expected to vary temporally, and to depend on the wavelength considered. The variation of red and NIR soil reflectances along the soil line is mainly due to single scattering albedo, which comes from changes in soil surface humidity (Jacquemoud et al. 1993), and to the amount of litter present on the soil. View and sun geometries also participate in the scatter around the soil line. In this study, we do not have field measurements of soil albedo during the whole rotation, therefore the albedo was set to stand-specific values which were obtained from SOILSPECT model inversions on soil lines. Red albedo typically ranged from 0.10 to 0.16 and NIR albedo from 0.18 to 0.25.

Vegetation index

We chose to restrict our study to vegetation indices using only the red and NIR reflectance, i) as the other MODIS bands are measured at a lower spatial resolution, and ii) to allow a better comparison with the RTM inversion method. We tested the Simple Ratio, NDVI, SAVI and GESAVI indices, and the correlations r-square obtained with LAI were respectively 0.58, 0.58, 0.60 and 0.62. For the rest of the study we therefore used the Generalized Soil Adjusted Vegetation Index (GESAVI) (Gilabert et al. 2002).

$$GESAVI = \frac{NIR - a * red - b}{red + Z} \quad (5)$$

The GESAVI index is based on the properties of LAI isolines in the NIR-red plane. For bare soils (LAI = 0), the NIR and red reflectances are distributed along a line ($NIR_{soil}=a*red+b$). When LAI increases, the NIR and red reflectances are distributed along a new line which intersects the soil line at R=-Z and has a higher slope.

Based on the same soil reflectance dataset as that analysed above for SOILSPECT parameterization, we used a unique soil line with a = 1.505 and b = 0.034 (Figure 4). For the sake of simplicity, the Z value was also considered constant (Z = 0.0383), even though it can in theory vary with vegetation cover (Gilabert et al. 2002). This Z value was chosen as the intersection of the soil line and the line of maximum LAI (see Figure 4), with a simple visual line adjustment. Note that a sensitivity analysis of the Z parameter was conducted.

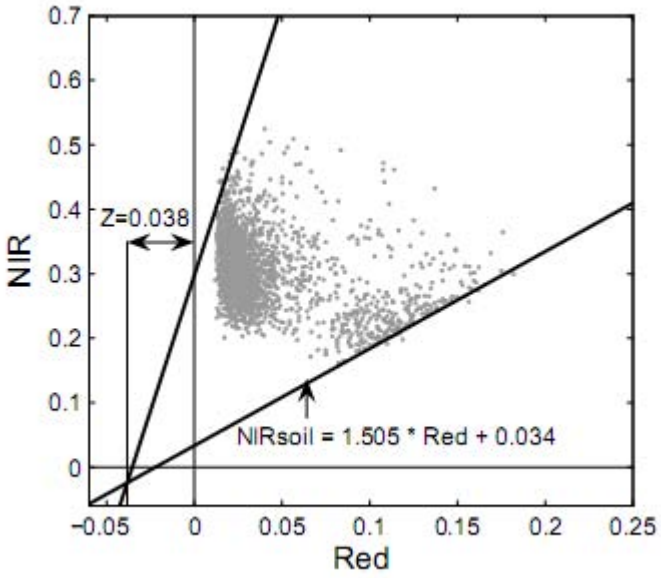


Figure 4: NIR reflectance versus red reflectance for all stands listed in Table 1, for their entire rotation. This reflectance triangle was used to estimate the values of the GESAVI parameters. The soil line (corresponding to LAI=0) is shown, together with an estimation of the value of parameter Z.

The GESAVI was further calibrated against measured LAI. A single linear relationship between LAI and GESAVI was assumed, and was used thereafter to obtain time-series of LAI from time-series of GESAVI. The LAI time-series obtained from GESAVI was smoothed with a spline function to avoid artificial variations of estimated LAI due to residual atmospheric effects, view angle and noise in the reflectance data.

Uncertainty and global sensitivity analyses

The uncertainty and sensitivity analyses were conducted for the two LAI estimation approaches: (i) PROSAIL inversion and (ii) GESAVI-based method. These two methods are considered as “models”, i.e. they have several inputs and one output, the retrieved LAI. The

first model (PROSAIL inversion model) has 17 input variables, which include the parameters and variables listed in Table 2 and the MODIS red and NIR reflectances. The output is the (inverted) LAI. The second model (GESAVI-based LAI retrieval) has 5 input parameters and variables, which are given in Eq. 5, including red and NIR reflectances. Note that this model includes the smoothing of the LAI time series.

For each approach, the analyses aimed (1) to assess the uncertainty on estimated LAI and (2) to determine which variables most influenced the estimation of LAI, as a function of stand age and season.

We used the FAST method (Saltelli and Bolado 1998; Saltelli et al. 1999), implemented in SimLab 2.2 (SIMLAB 2009) to perform the uncertainty and sensitivity analyses. This method, based on Monte-Carlo sampling, allows both the estimation of the uncertainties and the determination of the first order and total effects of model parameters. The standard deviation of the output is a measure of the uncertainty of the model. The first order sensitivity index is a measure of the relative part of the total variance due to the simple effect of an individual input alone, acknowledging all other input variables. In this way, errors can be decomposed into component errors due to each of the input parameters, allowing the determination of the input parameter that has the highest sensitivity in the model. The total order sensitivity index is a measure of the relative importance of an input variable alone or in combination with other input variables.

We used a set of N combinations of input parameters ($N=5*10^4$ for the first method and 10^4 for the second), by randomly selecting the input parameters. In order to be conservative in the uncertainty assessment, a uniform distribution was assumed for all parameters, with a range of variation of 10% around their prescribed average values or computed values, except reflectance values which were given a 5% range of variation. Due to the computational demand of such a calculation, this analysis was conducted on a single five-year-old stand (stand n°12 SF89). Since the sensitivity can change with time (season, age), the analysis was carried out on a complete rotation.

Results

PROSAIL inversion and GESAVI index results

When LAI estimations are plotted against measurements, the correlations are high for both the PROSAIL and the GESAVI-based methods (R^2 of 0.80 and 0.62, respectively) (Figure 5). The correlation coefficient is higher with the inversion method, but not statistically different.

The PROSAIL inversion method results in very slight bias and a low RMSE, whereas the GESAVI tends to overestimate low LAI and underestimate high LAI. Note that the higher RMSE of the GESAVI method (0.52 compared to 0.41 for PROSAIL inversion) is largely due to the contribution of the highest measured LAI value.

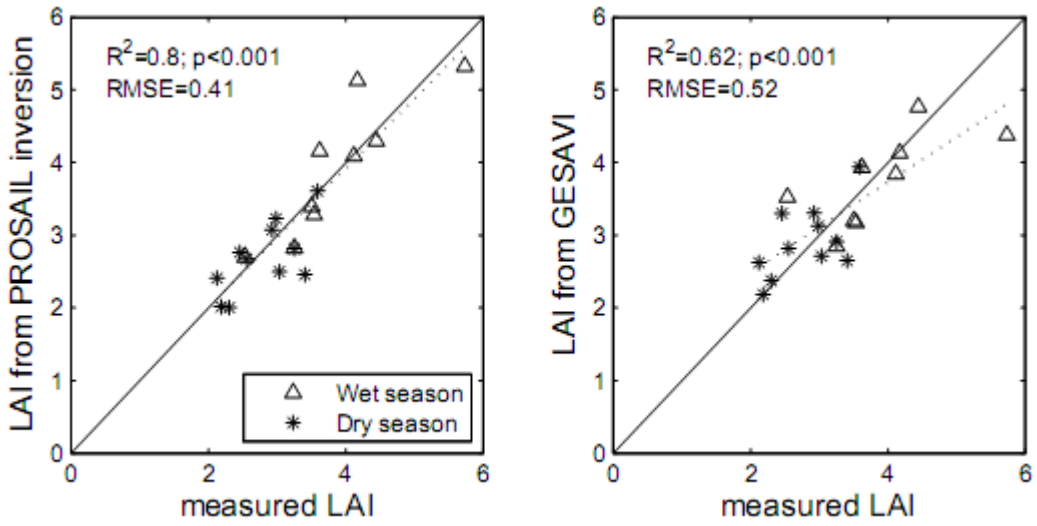


Figure 5: Comparison of measured and estimated LAI from PROSAIL inversion (left) or from GESAVI (right). Measured LAI was obtained from destructive sampling.

The correlations are still significant when dry and wet season measurements are considered separately (R^2 of 0.77 and 0.45 respectively, for the PROSAIL method and R^2 of 0.48 and 0.39 for the GESAVI method), which means that the correlation is not only due to LAI seasonal variations which increase the LAI range, but also to interannual or inter-stand variations for a given season.

The inversion methodology was also tested using gap fractions measured with hemispherical photography, on a greater number of stands (Table 1). The determination coefficient of simulated and measured GF is 0.56 for the three angles considered (Figure 6). The correlations for each angle are also significant, and the bias is low.

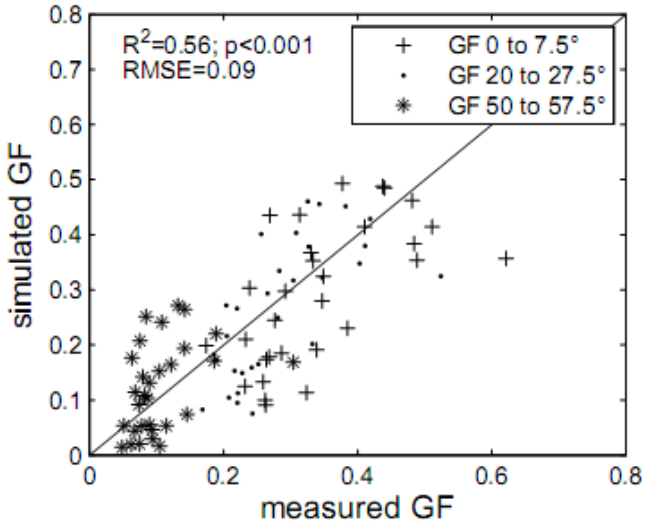


Figure 6: Gap fraction (GF) simulated by PROSAIL after model inversion versus GF measured by hemispherical photographs, at three different view zenith angles and on 16 stands. Shown values of R^2 and RMSE are for all the data pooled. Regressions per view angle are also all significant at $p<0.05$.

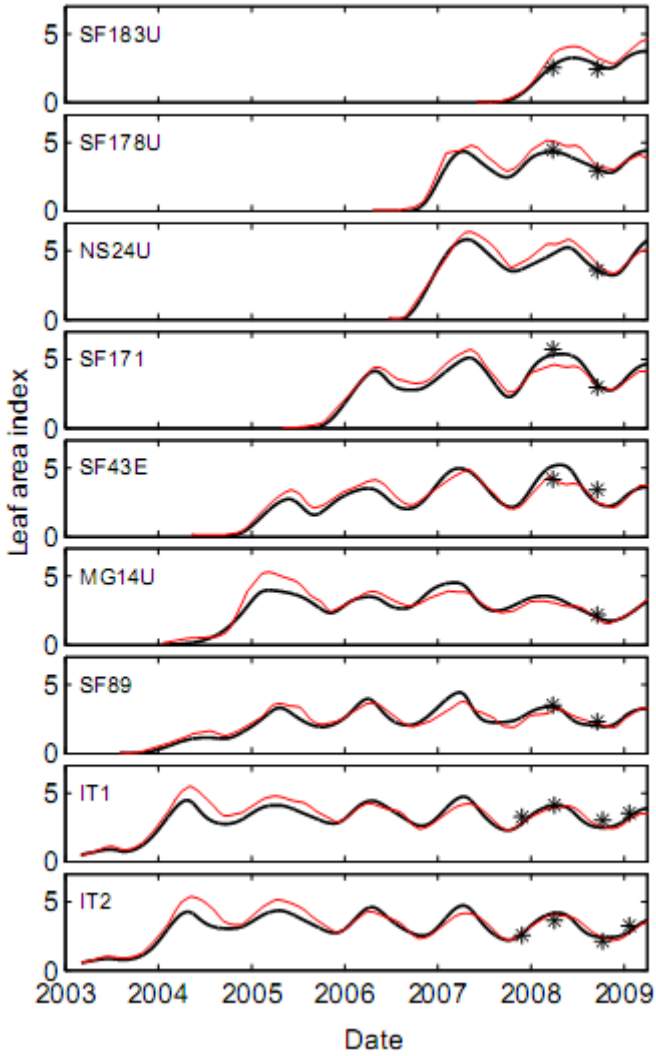


Figure 7: LAI time series at 9 stands where LAI was measured by destructive sampling: LAI estimated from PROSAIL inversions (thick black lines) or from GESAVI (red lines). Stars indicate the value of LAI obtained from destructive measurements.

Figure 7 presents the LAI values estimated by PROSAIL inversion and using the GESAVI index during entire rotations. Typical LAI dynamics consist in a rapid increase of LAI during the first and sometimes second year of growth. The LAI then fluctuates seasonally, but generally maintains a high value (around 3-4). The seasonal variations are mainly due to the dry season, and show different shapes between years. General trends of LAI dynamics with age are variable between stands (see Discussion).

The residuals of the regression between measured LAI and LAI estimated by PROSAIL inversion show no bias with stand age (Figure 8). In contrast, the residuals of LAI estimations from the GESAVI are all positive for stands younger than three years, which means that the LAI is generally overestimated. It is noticeable in Figure 7 that LAI estimated from the GESAVI is higher than LAI estimated with PROSAIL inversions for ages lower than 3.

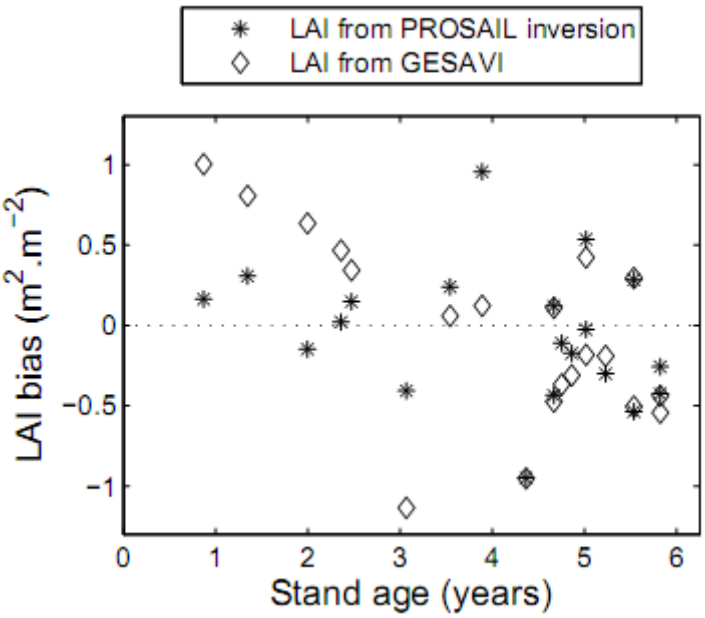


Figure 8: LAI residual bias (difference between simulated and measured LAI) versus stand age, for the two methods of LAI estimation.

Uncertainty and global sensitivity analysis

Uncertainty in LAI values varies throughout the rotation with both methods (top plots of Figures 9 and 10). The variance increases with the LAI, meaning that the uncertainty is higher for high LAI estimates. Our results show that the standard deviations are around 0.2 on average for both methods. The average results calculated with the Monte-Carlo runs are very close to the results of the simulation performed with the average input parameter values given in Table 2 (see Figure 7).

Next we analysed the contribution of each parameter or variable to model uncertainty. In the case of the PROSAIL inversion method (Figure 9), some parameters are hardly sensitive in the model (s, c, h, ξ, s_ℓ, Cw, Chl), whereas others have substantial effects in the explored parameter space. We can therefore reduce the 17 input parameters to 10 uncertain parameters. Moreover the sum of all parameter indices is close to 1, which means that the total output variance is mainly due to single parameter effects, and not to combined effects (total effect sensitivity indices not shown). Some input parameters are more important at the beginning of the rotation and when the LAI is low (soil albedo explains around 60% of the output variance at this point), while others are more important when the LAI is high (C_v, SLA and ρ_{NIR}). Overall, we can see that the LAI is mainly sensitive to soil albedo at the beginning of the rotation (age < 1 year) and to more temporally variable parameters for the rest of the rotation. When we look at PROSAIL submodels, we can see that (i) the PROSPECT model has only a small influence, (ii) the SOILSPECT model is sensitive throughout the rotation, but mainly when LAI is low, (iii) 4SAIL2 is sensitive whenever LAI > 1, and finally, and not surprisingly, (iv) the red and NIR reflectances are sensitive throughout the entire rotation.

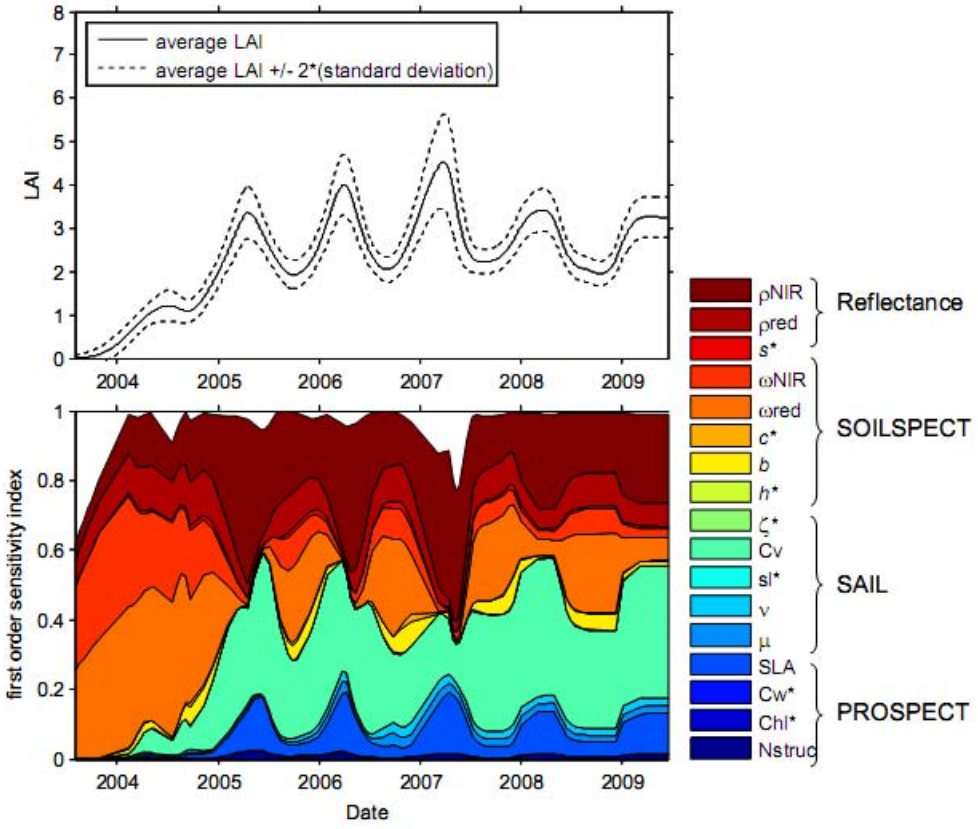


Figure 9: Uncertainty and global sensitivity analysis of PROSAIL inversion for stand n°12 SF89. Top: LAI average values, and two standard-deviations, an estimate of the uncertainty in the LAI estimation resulting from a 10% uncertainty in the input parameters (5% for reflectances). Bottom: stacked area of first order sensitivity indices of all PROSAIL input parameters (see Table 2 for their description) computed with the FAST algorithm. (*): input parameters that have quasi-null first order sensitivity index.

For the GESAVI method (Figure 10), there is no interaction effect between input parameters, therefore the sum is exactly one during the entire rotation. The *b* parameter is not sensitive in the model. The parameter *a* is sensitive at the beginning of the rotation compared to the other parameters. The parameter Z is very sensitive from the age of about one year till the end of the rotation. Finally, most of the total variance of the output is due to reflectance values, which explain about 60% of the total variance. It is important to underline that these sensitivity analysis results are relevant for the specific case of a eucalyptus plantation of a given age, with the restricted parameter space detailed above.

Discussion and perspectives

The parameterization of the reflectance model is tricky for the inversion of the LAI on a complete rotation. The canopy is highly dynamic and many inputs of the model vary during the rotation. In the present study, we took into account most of these changing parameters using information derived from field data. However, the necessary field measurements are labour-intensive, and therefore we relied on a small set of measurements. More field work on different ages, soil types and at different seasons would help to improve the parameterization procedure.

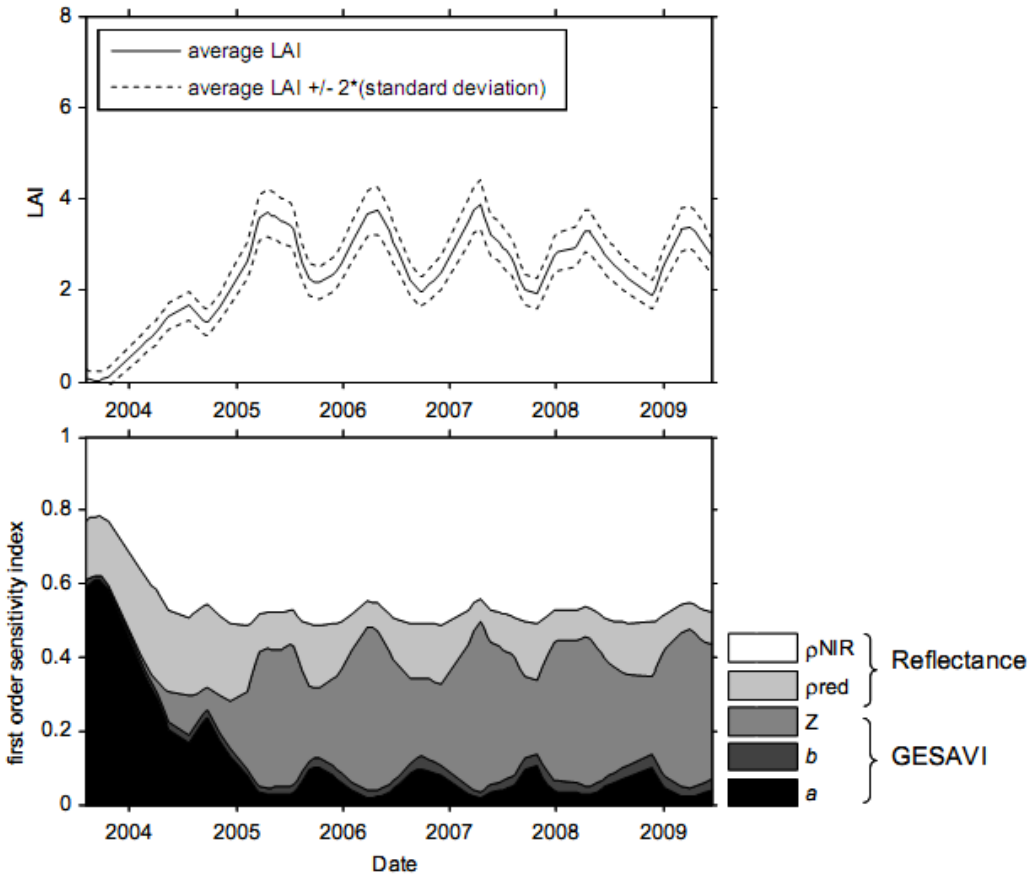


Figure 10: Uncertainty and global sensitivity analysis of the GESAVI based method for stand n°12 SF89. Top: LAI average values and two standard-deviations, an estimate of the uncertainty. Bottom: stacked area of first order sensitivity indices of all GESAVI input parameters and reflectances, computed with the FAST algorithm.

The low uncertainty obtained in the uncertainty analysis is probably underestimated since a 10% variation may be low for some input parameters, and structural errors were not accounted for. The uncertainty analysis showed that the higher the LAI, the higher the uncertainty on the value. This comes from two effects: the effect of a proportional error on NIR reflectance, but also the saturation effect of indices and models for high LAI. This conclusion means that efforts towards the reduction of the overall uncertainty on LAI estimations should focus first on periods where the LAI is high (above ~3), which is a common challenge in forest LAI estimation (Fassnacht et al. 1997; le Maire et al. 2006; Soudani et al. 2006). During these periods (second half of the wet season), the most sensitive parameters are C_v and SLA. The measurements should therefore focus on these parameters (and on LAI_c). Other important parameters are soil albedo and leaf angles.

The SOILSPECT model was sensitive throughout the entire rotations, but was particularly important at the beginning and during dry seasons (Figure 9, bottom). This oscillating pattern is due to the interaction between variations of C_v and variations of LAI_c, as these variables are correlated in the inversion procedure. More effort is necessary to separate crown cover from LAI_c in order to estimate the stand-average LAI. For this purpose, very high resolution images could be used to estimate the vegetation cover from linear spectral unmixing, like in Goodwin

et al. (2005). In the parameterization of SOILSPECT, we fixed the soil albedo to a stand-specific constant value. Our hypothesis of a constant albedo with time is supported by observations of similar MODIS soil reflectance values before and after the rotation of certain stands. However, the soil reflectance measured in the inter-rotation period may be different from that of the forest floor during the rest of the rotation, because of variability in soil moisture and gradual changes in litter quantity and composition. This effect could be investigated by measuring the soil albedo of one stand continuously to follow its temporal variation during a rotation.

Despite the uncertainties on the measurements, and the different assumptions of the PROSAIL model we used, the inversions showed good results, with an R^2 of 0.8 and a RMSE of 0.41 m^2 m^{-2}. Moreover, the model was able to estimate the highest measured LAI values of 4 to 6 m^2 m^{-2}, and gave good results during both wet and dry seasons. Finally, the inverted RTM was shown to represent correctly, on average, the canopy gap fraction at different angles. The LAI (and GF) measurements to which the model results are compared may also suffer from uncertainty due to measurement methodology and spatial variability. In particular, the scattering of the GF in Figure 6 may arise partly from the difficulties associated with their estimation by hemispherical photography (as discussed in Marsden et al. (2010)), and from the spatial variability within a plot, which is not accounted for in the RTM.

A drawback of the use of sigmoid curves is that real-time estimations of LAI cannot be made, since whole half-years of data (between the dates of maximum and minimum yearly LAI) are needed for model inversion. However the use of a sigmoid curve in the inversion procedure presents several advantages: (i) it produces a smoothed LAI time-series, which is consistent with the gradual production and shedding of leaves (ii) it reduces residual errors on reflectance due to atmospheric corrections, bad pixel quality, etc. (iii) it allows the use of the minimum or maximum seasonal value of LAI for computation of other parameters (e.g. SLA in equation 7), (iv) it is a direct source of phenological information (date of inflexion points), and (v) it offers the possibility of further constraining the inversion (e.g. limiting the maximum rate of LAI increase or decrease). The sigmoid algorithm we have used here can be further improved by automatically finding the limits between sigmoid curves, or by avoiding sharp changes of LAI at transitions (Xiao et al. 2009).

The obtained LAI dynamics throughout a *Eucalyptus* rotation present a similar pattern to those reported in other studies (Almeida et al. 2004; du Toit 2008; Stape et al. 2008). However, the decrease of LAI that is generally measured after 2-3 years in this type of plantation did not appear clearly here. These inverted LAI can be used in process-based models that simulate biomass growth of Eucalyptus stands, like 3PG (Landsberg and Waring 1997) or G'Day (Comins and McMurtrie 1993; Corbeels et al. 2005). This approach has shown some promising results for a better retrieval of stand biomass (le Maire et al. 2010). Another advantage of RTM is the possibility of tight coupling with such ecophysiological process-based models because they share a number of common variables (SLA, C_v, LAI, leaf

biomass, etc.), and many processes of radiation transfer which are of first importance in process-based models (Viovy et al. 2001).

For the estimation of LAI only, the complexity of the RTM inversion led us to test a simpler and more practical approach based on a vegetation index. In this study, we used the GESAVI index, which explicitly takes into account the distance to the soil line. This index was shown to give good estimates of LAI, with an R^2 of 0.62 and a RMSE of 0.52 m^2 m^{-2} but showed some saturation for high LAI (although only one point shows this saturation). The LAI values obtained with the GESAVI were similar to those obtained with PROSAIL in terms of seasonal amplitude, but the index overestimated low LAI, and therefore biased the results at the beginning of the rotation. It also presented a small temporal shift, which could be due to a solar zenith angle effect on the GESAVI, that is accounted for in the RTM inversion. The smoothing step of the GESAVI methodology is very important since the GESAVI does not correct for acquisition geometry effects, and LAI values are not dynamically constrained as with the sigmoid curve method used in PROSAIL inversions. The GESAVI could be improved by developing an objective procedure for the determination of the Z parameter (adjusted visually in the present study), and by integrating a crown cover factor, as suggested in (Gilabert et al. 2002), or an age correction factor. The soil line could also be separated by stand, to create a stand-specific GESAVI ; this was not done in our study for the sake of simplicity.

This work can be the basis for further improvements of the GESAVI, or other vegetation indices, based on the LAI measurements and results from PROSAIL inversions. The LAI obtained by PROSAIL inversion can be considered as a good approximation of the true LAI, and can be used for vegetation index calibration. Index calibration could be performed using a simulated LAI-reflectance database that includes a broad range of image acquisition and stand configurations. This methodology has already been used for the calibration of chlorophyll content indices in leaves (le Maire et al. 2004) and canopies (Houborg et al. 2007; le Maire et al. 2008), and yielded robust indices, easy to apply at large scales. More complex models such as 3D ray tracing models could improve the results, but are more difficult to parameterize and are computationally intensive. 3D models could however improve some particular aspects that are not taken into account here, such as the vertical gradient of leaf angle (Utsugi et al. 2006), SLA (O'Grady et al. 2008) and leaf area density (Medhurst and Beadle 2001).

Finally, the methodology we developed aimed at obtaining the LAI over the complete rotation of several stands. In view of estimating the LAI of an entire forest (i.e. at the landscape/regional scale) over a decade, the methodology would require parameterization/calibration and testing on other clones and seedling plantations. In addition, reflectance time series would be needed for every stand in the forest, even those of small size. This could be achieved through stand-scale unmixing of MODIS data (Zurita-Milla et al. 2009). Such an unmixing procedure, if it were applied to the 500m resolution data in 7 bands of MOD09A1, would also allow the use of additional spectral bands in the inversion

procedure, which could in this way be less tightly constrained and enable the estimation of more parameters.

Conclusion

Leaf area index time series of *Eucalyptus* plantations can be obtained on entire rotations, at the level of the stand, with a RMSE of 0.41 or 0.52 from radiative transfer model inversion or from a vegetation index based method, respectively. The use of sigmoid functions to constrain the inverted LAI improved its estimation by including information about the time course of reflectance. Uncertainties in LAI estimations due to uncertainties in model parameters were found to be of the order of 0.2. RTM inversions proved to be more efficient but suffered from a difficult parameterization, which was not the case with the index-based method. The index-based method noticeably over-estimated the LAI at the beginning of the rotation. We propose that further studies should focus on the improvement of the GESAVI index for a specific and simplified application on *Eucalyptus* rotations, for LAI estimations. This can be done by using the RTM to calibrate such an index, in addition to field measurements.

Acknowledgements

This study was funded by the European Integrated Project Ultra Low CO2 Steelmaking (ULCOS—contract no. 515960), by CNPq 306561/2007, and by the EucFlux project. We thank International Paper of Brasil and in particular José Mario Ferreira, Augusto Miguel Nascimento Lima and Sebastião Oliveira, for providing data and technical help for field campaigns, and the French Ministry of Foreign Affairs for their financial support. We are also very grateful to Osvaldo Cabral (EMBRAPA), Marcos Ligo (EMBRAPA), Elcio Reis (IPBr), Cristiane Camargo Zani (ESALQ), Giampiero Bini Cano (Instituto Botanico), Renato Meulman Leite da Silva (ESALQ), and Reinaldo Camargo (ESALQ) for their help during field work. We thank the anonymous reviewers for their helpful advice and valuable comments on how to improve the manuscript.

Appendix A: Destructive measurements of leaf biomass, LAI and SLA

This appendix is the continuation of chapter 2.2. After the inventory, the diameter distribution was divided into 6 to 12 classes, and one tree of corresponding DBH was selected at random in each class (outside but close to the permanent plots). The tree was then felled and the green crown length was divided into three equal-length parts (lower, middle and upper). All leaves of each part were removed and weighed immediately (total fresh mass). Twenty-five leaves were randomly selected in each part and kept cold until their fresh mass and area were determined in the laboratory. These leaves were then dried at 65°C till constant weight, and fresh to dry mass ratios were calculated. The leaf area of each crown section was calculated by multiplying the surface to fresh mass ratio (calculated on the 25 sampled leaves) by the total fresh mass.

Single-tree leaf area (A_t) and leaf biomass (B_t) were computed as the sum of the leaf area (for A_t), or leaf biomass (for B_t) of the three crown parts. Allometric relationships were then established between A_t and DBH (Figure 1), and between B_t and DBH (not shown), for each stand and each date, and were applied to the DBH measurements of the inventory plots, to estimate the plot-average LAI and SLA:

$$LAI_p = \frac{\sum_{i=1}^{n} a_A \, DBH_i^{\,b_A}}{A_p}, \quad \text{(A1)}$$

$$SLA_p = \frac{\sum_{i=1}^{n} a_A \, DBH_i^{\,b_A}}{\sum_{i=1}^{n} a_B \, DBH_i^{\,b_B}}, \quad \text{(A2)}$$

where n is the number of trees in the inventory plot, DBH_i is the measured DBH of the i^{th} tree, A_p is the area covered by the plot, and a_A, b_A, and a_B, b_B are the fitted parameters of the power functions relating A_t to DBH (e.g. (Gower et al. 1999)), and B_t to DBH, respectively. These calibrated functions give very precise estimates of A_t and B_t for these clonal eucalypt plantations (Figure 1; and see also Nouvellon et al. (2010)). Finally, the estimated values of LAI_p and SLA_p of the three inventory plots were averaged to derive the values of the stand-average LAI and SLA.

Appendix B: Leaf angle distribution measurements

We selected four to five trees of contrasted sizes per stand among the ones sampled for destructive LAI measurements. The inclination angle of 60 leaves per tree was measured, stratified by 3 crown sections (bottom, middle, top), 4 different branches in the 4 azimuth directions, and five leaves along each branch. The inclination angle of each leaf was measured on the principal leaf blade axis with a protractor and a plumb line. On each stand, leaf angles showed a clear trend with height of the measured leaves whatever the position within the crown of the sampled tree (Figure B1): low leaves were more horizontal than high leaves. This relationship was used to scale the leaf angle distribution to the inventory plot. This was done by separating the canopy into about 20 horizontal layers. Leaf angles inside each layer were assumed to follow a normal distribution, with the mean and the standard deviation deduced from layer depth with a simple second order polynomial (relationships obtained from measurements, Figure B1). The leaf area of each layer was calculated from destructive sampling scaled to the stand level. Finally, the leaf angle distribution of the entire canopy was calculated as the sum of the layer leaf angle distributions weighted by the layer foliage area.

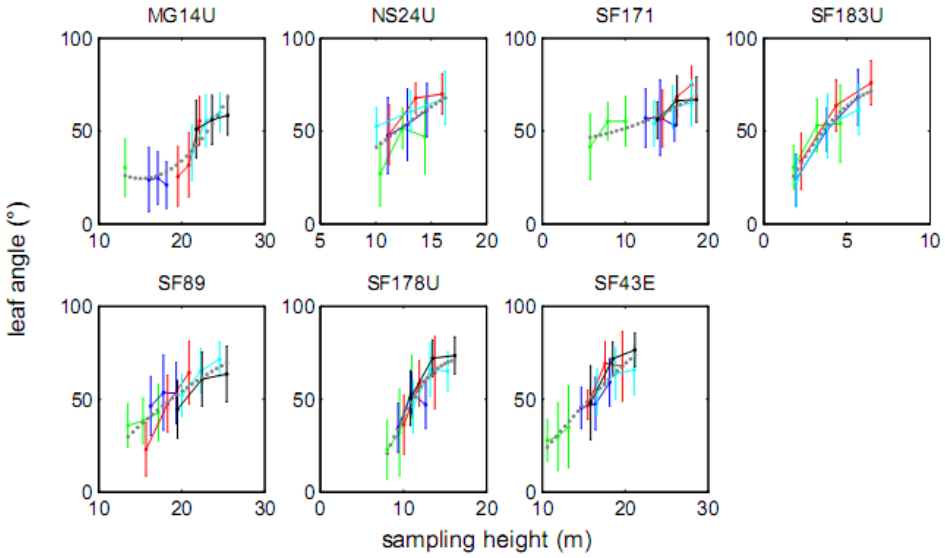


Figure B1: Leaf inclination angles measured on different trees (colors) as a function of leaf sampling height. Leaf angles show a clear trend within the canopy, shown in grey dotted line.

Appendix C: Selection of the subset of MODIS pixels using high resolution CBERS images

We used high resolution China-Brazil Earth Resources Satellite CCD sensor (CBERS-2 CCD) images for each region (Brotas, Mogi-Guaçu, Itatinga) as a benchmark, to check that the reflectance of a MODIS pixel could be representative of mean stand reflectance obtained from 20m resolution images. Among the MODIS pixels located within the boundaries of a stand, the most representative one was selected for the rest of the study. The selection procedure involved first manipulating CBERS-2 data to render it comparable with MODIS data, and then comparing CBERS-2 and MODIS reflectances at a range of dates, according to the following steps:

All available cloud-free CBERS-2 images (i.e. 20 images per region between 2004 and 2008) were downloaded and geo-referenced, and the atmospherically corrected MODIS images (MOD09GQ Surface Reflectance Daily L2G Global 250m, Collection 5) of the same dates were also downloaded, or of the closest date if the same-date viewing angle was greater than 25°.

The CBERS-2 digital counts (DC) were averaged to the MODIS grid. The resolution of the obtained data (hereafter referred to as CBERS-2-modres) exactly matched the MODIS pixel grid.

We applied a linear fit between the CBERS-2-modres and MODIS reflectances for each date, both for red and for NIR reflectance. The correlation was generally very strong because the images were large enough to encompass a large range of reflectance values (median r-square of 0.86, minimum of 0.69 and maximum of 0.94 for the red band, and a median of 0.91, minimum of 0.70 and maximum of 0.96 for NIR, on the 54 CBERS-2 images used). The

residuals of the regression were regularly distributed. The regression coefficients (gain and offset) were calculated for each spectral band of each CBERS-2 image.
All CBERS-2 DC of the native resolution (20m) were corrected into MODIS-like reflectance using the gain and the offset calculated above (hypothesis of linearity of the correction), to obtain CBERS-2-corr. In this way, CBERS-2-corr included a correction of atmospheric effects and of other factors such as sun and view angles and relative spectral responses of the bands. The linearity of the correction between both images at MODIS resolution, and the normality of the distribution of residuals, allowed its application to the 20 m resolution CBERS-2 images for their correction. Note that the linear regression is extrapolated for extreme local values in the CBERS-2 image (which generally represented less than 1% of the image).

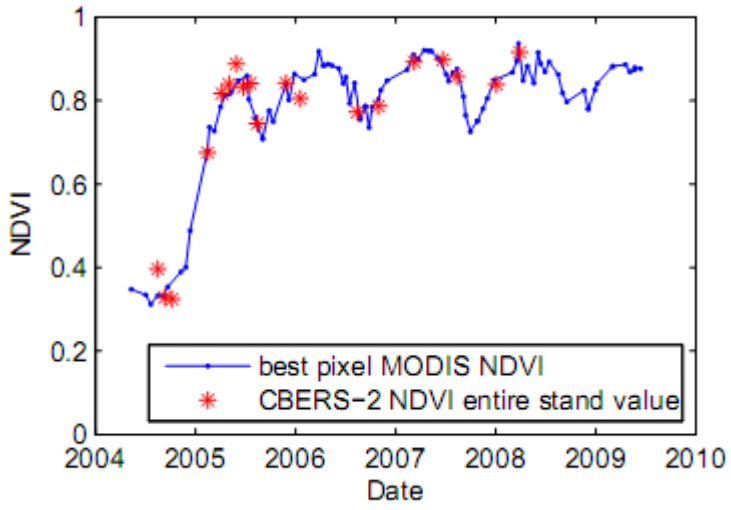


Figure C1: NDVI time-series of the best pixel found for SF43E stand, compared to the CBERS-2-modres NDVI time-series for the entire stand.

The reflectance of each stand of Table 1 (with a 60m buffer because of the Effective Instantaneous Field Of View, (Bensebaa et al. 2008)) was extracted from each CBERS-2-corr image. Average stand values were computed per band, which gave about 20 red and 20 NIR values per stand for the period between 2004 and 2008. MODIS pixels which were totally inside the stand delimitations were also extracted (from 2 to 8 pixels, depending on the size and shape of the stand). At this step of the procedure, we confirmed that the CBERS-2 reflectance of each stand was very homogeneous, with a median coefficient of variation of 0.08 for red and 0.03 for NIR (similar values for the MODIS coefficient of variation for stands including at least 3 pixels).
For each MODIS pixel position, a linear correlation coefficient between the different-date MODIS reflectances and stand reflectances (from CBERS-2-corr) was calculated. If the correlation was high ($r^2>0.85$), the pixel was considered representative of stand reflectance.
For each stand, the MODIS pixel which gave the highest correlation coefficient among the representative pixels was selected for further use in this paper (example given in Figure C1).

References

ABRAF (2009). Chapter 01, Planted forests in Brazil. Statistical Yearbook 2009

Almeida, A.C., Landsberg, J.J., & Sands, P.J. (2004). Parameterisation of 3-PG model for fast-growing Eucalyptus grandis plantations. Forest Ecology and Management, 193, 179-195

Almeida, A.C., Soares, J.V., Landsberg, J.J., & Rezende, G.D. (2007). Growth and water balance of Eucalyptus grandis hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. Forest Ecology and Management, 251, 10-21

Asner, G.P., Wessman, C.A., Schimel, D.S., & Archer, S. (1998). Variability in Leaf and Litter Optical Properties: Implications for BRDF Model Inversions Using AVHRR, MODIS, and MISR. Remote Sensing of Environment, 63, 243-257

Bacour, C., Baret, F., Beal, D., Weiss, M., & Pavageau, K. (2006). Neural network estimation of LAI, fAPAR, fCover and LAIxC(ab), from top of canopy MERIS reflectance data: Principles and validation. Remote Sensing of Environment, 105, 313-325

Baret, F., Hagolle, O., Geiger, B., Bicheron, P., Miras, B., Huc, M., Berthelot, B., Nino, F., Weiss, M., Samain, O., Roujean, J.L., & Leroy, M. (2007). LAI, fAPAR and fCover CYCLOPES global products derived from VEGETATION: Part 1: Principles of the algorithm. Remote Sensing of Environment, 110, 275-286

Barry, K.M., Newnham, G.J., & Stone, C. (2009). Estimation of chlorophyll content in Eucalyptus globulus foliage with the leaf reflectance model PROSPECT. Agricultural and Forest Meteorology, 149, 1209-1213

Bensebaa, K., Banon, G.J.F., Fonseca, L.M.G., & Erthal, G.J. (2008). On-orbit Spatial Resolution Estimation of CBERS-2 Imaging System Using Ideal Edge Target. Signal Processing for Image Enhancement and Multimedia Processing (pp. 37-48)

Clevers, J.G.P.W., Vonder, O.W., Jongschaap, R.E.E., Desprats, J.-F., King, C., Prévot, L., & Bruguier, N. (2002). Using SPOT data for calibrating a wheat growth model under mediterranean conditions. Agronomie, 22, 687-694

Combal, B., Baret, F., Weiss, M., Trubuil, A., Mace, D., Pragnere, A., Myneni, R., Knyazikhin, Y., & Wang, L. (2003). Retrieval of canopy biophysical variables from bidirectional reflectance: Using prior information to solve the ill-posed inverse problem. Remote Sensing of Environment, 84, 1-15

Comins, H.N., & McMurtrie, R.E. (1993). Long-Term Response of Nutrient-Limited Forests to CO"2 Enrichment; Equilibrium Behavior of Plant-Soil Models. Ecological Applications, 3, 666-681

Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., Mendham, D.S., Grove, T.S., & O'Connell, A.M. (2005). Long-term changes in productivity of eucalypt plantations under different harvest residue and nitrogen management practices: A modelling analysis. Forest Ecology and Management, 217, 1-18

du Toit, B. (2008). Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of Eucalyptus grandis in South Africa. Forest Ecology and Management, 255, 2324-2336

Fang, H., & Liang, S. (2005). A hybrid inversion method for mapping leaf area index from MODIS data: experiments and application to broadleaf and needleleaf canopies. Remote Sensing of Environment, 94, 405-424

FAO (2006). Global planted forest thematic study: results and analysis, by A. Del Lungo, J. Ball and J.Carle. Planted Forests and Trees Working Paper 38, Rome, Italy

Fassnacht, K.S., Gower, S.T., MacKenzie, M.D., Nordheim, E.V., & Lillesand, T.M. (1997). Estimating the leaf area index of North Central Wisconsin forests using the landsat thematic mapper. Remote Sensing of Environment, 61, 229-245

Feret, J.-B., François, C., Asner, G.P., Gitelson, A.A., Martin, R.E., Bidel, L.P.R., Ustin, S.L., le Maire, G., & Jacquemoud, S. (2008). PROSPECT-4 and 5: Advances in the leaf optical properties model separating photosynthetic pigments. Remote Sensing of Environment, 112, 3030-3043

Fisher, J.I., Mustard, J.F., & Vadeboncoeur, M.A. (2006). Green leaf phenology at Landsat resolution: Scaling from the field to the satellite. Remote Sensing of Environment, 100, 265-279

Gilabert, M.A., González-Piqueras, J., García-Haro, F.J., & Meliá, J. (2002). A generalized soil-adjusted vegetation index. Remote Sensing of Environment, 82, 303-310

Goel, N.S., & Strebel, D.E. (1984). Simple Beta Distribution Representation of Leaf Orientation in Vegetation Canopies. Agronomy Journal, 76, 800-802

Goodwin, N., Coops, N.C., & Stone, C. (2005). Assessing plantation canopy condition from airborne imagery using spectral mixture analysis and fractional abundances. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 7, 11-28

Gower, S.T., Kucharik, C.J., & Norman, J.M. (1999). Direct and Indirect Estimation of Leaf Area Index, fAPAR, and Net Primary Production of Terrestrial Ecosystems. Remote Sensing of Environment, 70, 29-51

Houborg, R., Soegaard, H., & Boegh, E. (2007). Combining vegetation index and model inversion methods for the extraction of key vegetation biophysical parameters using Terra and Aqua MODIS reflectance data. Remote Sensing of Environment, 106, 39-58

Jacquemoud, S., & Baret, F. (1990). PROSPECT: a model of leaf optical properties spectra. Remote Sensing of Environment, 34, 75-91

Jacquemoud, S., Baret, F., & Hanocq, J.F. (1992). Modeling spectral and bidirectional soil reflectance. Remote Sensing of Environment, 41, 123-132

Jacquemoud, S., Baret, F., & Hanocq, J.F. (1993). Modélisation de la réflectance spectrale et directionnelle des sols : application au concept de droite des sols. Cahiers ORSTOM. Série Pédologie, 28, 31-43

King, D.A. (1997). The Functional Significance of Leaf Angle in Eucalyptus. Australian Journal of Botany, 45, 619-639

Knyazikhin, Y., Martonchik, J.V., Myneni, R.B., Diner, D.J., & Running, S.W. (1998). Synergistic algorithm for estimating vegetation canopy leaf area index and fraction of absorbed photosynthetically active radiation from MODIS and MISR data. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 103, 32257-32275

Kubelka, P., & Munk, F. (1931). Ein Betrag zur Optik der Farbanstriche. Ann. Tech. Phys., 11, 593-601

Laclau, J.-P., Ranger, J., de Moraes Gonçalves, J.L., Maquère, V., Krusche, A.V., M'Bou, A.T., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J.-P., de Cassia Piccolo, M., & Deleporte, P. (2010). Biogeochemical cycles of nutrients in tropical Eucalyptus plantations: Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. Forest Ecology and Management, 259, 1771-1785

Laclau, J.P., Almeida, J.C.R., Goncalves, J.L.M., Saint-Andre, L., Ventura, M., Ranger, J., Moreira, R.M., & Nouvellon, Y. (2009). Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf lifespan and allocation of above-ground growth in Eucalyptus plantations. Tree Physiology, 29, 111-124

Landsberg, J.J., & Waring, R.H. (1997). A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. Forest Ecology and Management, 95, 209-228

le Maire, G., Francois, C., & Dufrene, E. (2004). Towards universal broad leaf chlorophyll indices using PROSPECT simulated database and hyperspectral reflectance measurements. Remote Sensing of Environment, 89, 1-28

le Maire, G., François, C., Soudani, K., Berveiller, D., Pontailler, J.-Y., Bréda, N., Genet, H., Davi, H., & Dufrêne, E. (2008). Calibration and validation of hyperspectral indices for the estimation of broadleaved forest leaf chlorophyll content, leaf mass per area, leaf area index and leaf canopy biomass. Remote Sensing of Environment, 112, 3846-3864

le Maire, G., Francois, C., Soudani, K., Davi, H., Le Dantec, V., Saugier, B., & Dufrene, E. (2006). Forest leaf area index determination: A multiyear satellite-independent method based on within-stand normalized difference vegetation index spatial variability. Journal of Geophysical Research, 111,G02027, doi:10.1029/2005JG000122

le Maire, G., Marsden, C., Laclau, J.-P., Stape, J.-L., Corbeels, M., & Nouvellon, Y. (2010). Spatial and temporal variability of the carbon budget of tropical eucalyptus plantations assessed using ecosystem modelling and remote-sensing. In, International Conference on Integrative Landscape Modelling (Landmod2010) Montpellier: Edition Quae Symposcience

Macfarlane, C., Arndt, S.K., Livesley, S.J., Edgar, A.C., White, D.A., Adams, M.A., & Eamus, D. (2007). Estimation of leaf area index in eucalypt forest with vertical foliage, using cover and fullframe fisheye photography. Forest Ecology and Management, 242, 756-763

Marsden, C., le Maire, G., Stape, J.-L., Seen, D.L., Roupsard, O., Cabral, O., Epron, D., Lima, A.M.N., & Nouvellon, Y. (2010). Relating MODIS vegetation index time-series with structure, light absorption and stem production of fast-growing Eucalyptus plantations. Forest Ecology and Management, 259, 1741-1753

Medhurst, J.L., & Beadle, C.L. (2001). Crown structure and leaf area index development in thinned and unthinned Eucalyptus nitens plantations. Tree Physiology, 21, 989-999

North, P.R.J. (2002). Estimation of fAPAR, LAI, and vegetation fractional cover from ATSR-2 imagery. Remote Sensing of Environment, 80, 114-121

Nouvellon, Y., Laclau, J.-P., Epron, D., Kinana, A., Mabiala, A., Roupsard, O., Bonnefond, J.-M., le Maire, G., Marsden, C., Bontemps, J.-D., & Saint-André, L. (2010). Within-stand and seasonal variations of specific leaf area in a clonal Eucalyptus plantation in the Republic of Congo. Forest Ecology and Management, 259, 1796-1807

Nouvellon, Y., Moran, M.S., Lo Seen, D., Bryant, R., Rambal, S., Ni, W.M., Begue, A., Chehbouni, A., Emmerich, W.E., Heilman, P., & Qi, J.G. (2001). Coupling a grassland ecosystem model with Landsat imagery for a 10-year simulation of carbon and water budgets. Remote Sensing of Environment, 78, 131-149

O'Grady, A.P., Worledge, D., Wilkinson, A., & Battaglia, M. (2008). Photosynthesis and respiration decline with light intensity in dominant and suppressed Eucalyptus globulus canopies. Functional Plant Biology, 35, 439-447

Pinkard, E.A., Patel, V., & Mohammed, C. (2006). Chlorophyll and nitrogen determination for plantation-grown Eucalyptus nitens and E. globulus using a non-destructive meter. Forest Ecology and Management, 223, 211-217

Ponzoni, F.J., & Goncalves, J.L.D. (1999). Spectral features associated with nitrogen, phosphorus, and potassium deficiencies in Eucalyptus saligna seedling leaves. International Journal of Remote Sensing, 20, 2249-2264

Press, W., Teukolsky, S., Vetterling, W., & Flannery, B. (1996). Numerical Recipes in Fortran 77, second edition. New York: Cambridge University Press

Privette, J.L., Myneni, R.B., Emery, W.J., & Pinty, B. (1995). Inversion of a soil bidirectional reflectance model for use with vegetation reflectance models. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 100, 25497-25508

Rouse, J.W., Haas, R.H., Schell, J.A., & Deering, D.W. (1973). Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. In N. SP-351 (Ed.), Third ERTS symposium (pp. 309-317). Washington

Saltelli, A., & Bolado, R. (1998). An alternative way to compute Fourier amplitude sensitivity test (FAST). Comput. Stat. Data Anal., 26, 445-460

Saltelli, A., Tarantola, S., & Chan, K.P.-S. (1999). A quantitative model-independent method for global sensitivity analysis of model output. Technometrics, 41, 39-56

Sands, P.J., & Landsberg, J.J. (2002). Parameterisation of 3-PG for plantation grown Eucalyptus globulus. Forest Ecology and Management, 163, 273-292

SIMLAB (2009). Version 2.2, Simulation Environment for Uncertainty and Sensitivity Analysis. In: developed by the Joint Research Centre of the European Commission. http://simlab.jrc.ec.europa.eu/

Soudani, K., Francois, C., le Maire, G., Le Dantec, V., & Dufrene, E. (2006). Comparative analysis of IKONOS, SPOT, and ETM+ data for leaf area index estimation in temperate coniferous and deciduous forest stands. Remote Sensing of Environment, 102, 161-175

Soudani, K., le Maire, G., Dufrêne, E., François, C., Delpierre, N., Ulrich, E., & Cecchini, S. (2008). Evaluation of the onset of green-up in temperate deciduous broadleaf forests derived from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) data. Remote Sensing of Environment, 112, 2643-2655

Stape, J.L., Binkley, D., & Ryan, M.G. (2008). Production and carbon allocation in a clonal Eucalyptus plantation with water and nutrient manipulations. Forest Ecology and Management, 255, 920-930

Suits, G.H. (1972). The calculation of the directional reflectance of a vegetative canopy. Remote Sensing of the Environment, 2, 117-125

Thenkabail, P.S., Smith, R.B., & De Pauw, E. (2000). Hyperspectral vegetation indices and their relationships with agricultural crop characteristics. Remote Sensing of Environment, 71, 158-182

Turner, D.P., Cohen, W.B., Kennedy, R.E., Fassnacht, K.S., & Briggs, J.M. (1999). Relationships between Leaf Area Index and Landsat TM Spectral Vegetation Indices across Three Temperate Zone Sites. Remote Sensing of Environment, 70, 52-68

Utsugi, H., Araki, M., Kawasaki, T., & Ishizuka, M. (2006). Vertical distributions of leaf area and inclination angle, and their relationship in a 46-year-old Chamaecyparis obtusa stand. Forest Ecology and Management, 225, 104-112

Verhoef, W. (1984). Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: The SAIL model. Remote Sensing of Environment, 16, 125-141

Verhoef, W., & Bach, H. (2007). Coupled soil-leaf-canopy and atmosphere radiative transfer modeling to simulate hyperspectral multi-angular surface reflectance and TOA radiance data. Remote Sensing of Environment, 109, 166-182

Viovy, N., François, C., Bondeau, A., Krinner, G., Polcher, J., Kergoat, L., Dedieu, G., De Noblet, N., Ciais, P., & Friedlingstein, P. (2001). Assimilation of remote sensing measurements into the ORCHIDEE/STOMATE DGVM biosphere model. In, Recueil des actes du 8ème Symposium International "Mesures Physiques et Signatures en Télédétection" (pp. 713-718). Aussois, France

Walthall, C., Dulaney, W., Anderson, M., Norman, J., Fang, H., & Liang, S. (2004). A comparison of empirical and neural network approaches for estimating corn and soybean leaf area index from Landsat ETM+ imagery. Remote Sensing of Environment, 92, 465-474

Weiss, M., & Baret, F. (1999). Evaluation of canopy biophysical variable retrieval performances from the accumulation of large swath satellite data. Remote Sensing of Environment, 70, 293-306

Wolfe, R. (2006). MODIS Geolocation. Earth Science Satellite Remote Sensing (pp. 50-73)

Xiao, Z.Q., Liang, S.L., Wang, J.D., Song, J.L., & Wu, X.Y. (2009). A Temporally Integrated Inversion Method for Estimating Leaf Area Index From MODIS Data. Geoscience and Remote Sensing, IEEE Transactions on, 47, 2536-2545

Zurita-Milla, R., Kaiser, G., Clevers, J.G.P.W., Schneider, W., & Schaepman, M.E. (2009). Downscaling time series of MERIS full resolution data to monitor vegetation seasonal dynamics. Remote Sensing of Environment, 113, 1874-1885

RÉSUMÉ

Dans de nombreuses régions tropicales dont certaines zones du Brésil, les plantations industrielles d'*Eucalyptus* connaissent une expansion rapide. L'impact environnemental et la durabilité de ces plantations soulèvent de nombreuses questions, notamment en termes d'évolution du bilan carboné et de la fertilité des sols, et d'impact sur les ressources en eau. Cette thèse contribue à apporter des réponses à ces questions, en étudiant les bilans de carbone, d'eau et d'azote des plantations d'*Eucalyptus* de l'état de São Paulo.

L'approche privilégiée est celle de la modélisation écophysiologique, et l'échelle visée *in fine* est celle de grandes plantations. Cette thèse présente une première approche empirique d'estimation spatialisée de la production des plantations, basée sur la construction et l'interprétation de séries temporelles d'indice de végétation du satellite MODIS sur un ensemble de parcelles d'âge et de productivité contrastés. Ensuite une approche plus complète de modélisation écophysiologique est développée, basée sur le modèle C-H_2O-N « G'DAY » qui a été adapté au cas des plantations brésiliennes. La simulation par le modèle des flux de C, H_2O et N sur l'ensemble de parcelles évoqué précédemment, à l'échelle de la rotation, a été réalisée avec et sans la contribution de données d'indice foliaire, obtenues à partir des séries temporelles de réflectance MODIS. Ces séries temporelles de données satellitaires sont riches en informations sur la variabilité spatio-temporelle de la productivité, qui est bien reproduite par le modèle écophysiologique proposé.

Mots-clé : modèle écophysiologique, télédétection, *Eucalyptus*, bilan de carbone, production de bois, séries temporelles

ABSTRACT

Industrial *Eucalyptus* plantations are expanding rapidly in many tropical regions, and in particular in south-eastern Brazil. Their sustainability and environmental impact are an issue of concern, and questions have been raised regarding their carbon balance and effects on soil fertility and water ressources. This thesis addresses some of these questions, by studying the carbon, water and nitrogen balance of *Eucalyptus* plantations in São Paulo State.

A process-based modelling approach was adopted, with the ultimate aim of application at the scale of large plantations. A first empirical approach was developed to estimate wood production on a spatial basis, involving the construction and interpretation of MODIS vegetation index time series on a set of *Eucalyptus* stands of contrasted age and productivity levels. The complete ecophysiological C-H_2O-N cycling model "G'DAY" was then adapted for Brazilian plantations. Rotation-length simulations of C, H_2O and N fluxes were carried out on the afore-mentioned set of plantation stands, either with or without the integration of leaf area index data obtained from MODIS reflectance time-series. The satellite time series carry useful information about the spatio-temporal variability of productivity, which is also well reproduced by the proposed ecophysiological model.

Key-words: ecophysiological model, remote sensing, *Eucalyptus*, carbon balance, wood production, time series