Le carbone forestier : un équilibre à trouver entre la préservation des stocks et le maintien d'une pompe à carbone

Par Christine DELEUZE

Directrice de projet stratégie carbone à l'ONF

Salomé FOURNIER, Antoine BILLARD et Emila AKROUME

Chargés de R&D à l'ONF

Antoine COLIN

Chef du département d'analyse des forêts à l'IGN

Claire BASTICK et Henri CUNY

Ingénieurs d'étude, département d'analyse des forêts à l'IGN

Estelle VIAL

Ingénieure environnement FCBA

Mélanie JUILLARD

Ingénieure d'études au CITEPA

Meriem FOURNIER

Directrice de l'unité SILVA-INRAE

Et Jean-François DHÔTE

Directeur de recherche INRAE

Avec près de 72 MtCO₂eq absorbées en 2013, la forêt de métropole représentait jusqu'à ces dernières années un puits conséquent de carbone, équivalent à la compensation d'environ 15 % des émissions de gaz à effets de serre de la France. Cette situation venait d'une progression historique de la forêt au cours du XX^e siècle, en termes de surfaces et de volume sur pied. Par rapport au temps long forestier, notre forêt était donc encore jeune et en progression.

Depuis ce puits a fortement réduit et on parle même d'effondrement de 50 % en 10 ans. La forêt est rattrapée par d'importants dépérissements, des incendies de forêt, mais aussi une réduction de sa croissance à la suite des extrêmes climatiques de ces dernières années.

Au moment de la révision des politiques publiques sur la Stratégie Nationale Bas Carbone, le rôle de la forêt est réinterrogé entre maintien d'un stock, support de production et de nombreux services environnementaux rendus par la forêt, optimisation d'une pompe à carbone, ou encore fournisseur d'un matériau renouvelable et à longue durée de vie, indispensable à la décarbonation de notre société.

Les forêts au cœur des stratégies d'atténuation

Le Global Carbon Budget publie chaque année le bilan mondial des émissions de gaz à effet de serre (GES) (Friedlingstein *et al.*, 2023) et montre que le carbone continue de s'accumuler dans l'atmosphère et même

de plus en plus vite. Sur plus de 41 milliards de tonnes de CO_2 équivalent (tCO_2 eq) émises en 2022, dont 89 % par l'usage d'énergies fossiles, seulement la moitié est réabsorbée par la planète avec 26 % par les océans et 29 % par les terres, principalement les forêts.

À l'échelle de notre pays, la forêt tient de même une place conséquente puisqu'elle occupe 31 % de la

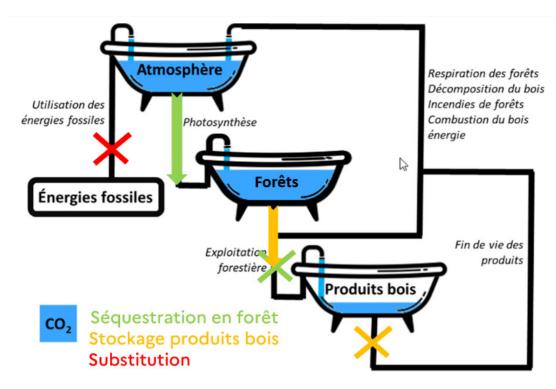


Figure 1 : Représentation schématique des stocks et flux de carbone dans le système atmosphère-forêt-filière bois, avec trois leviers d'atténuation identifiés : la séquestration de carbone en forêt par l'activité de photosynthèse qui capte le CO₂ atmosphérique ; le stockage de carbone dans les produits bois lors de la valorisation des récoltes en produits à longue durée de vie ; et enfin la substitution en économisant des émissions d'énergies fossiles par l'utilisation de bois en remplacement de matériaux plus énergivores et fossiles. La croix verte indique que la diminution de coupes en forêt permet d'augmenter à court terme la séquestration, mais limite le stockage dans les produits bois, donc demande un compromis entre ces deux leviers. La croix jaune représente le prolongement du stockage de carbone dans les produits bois qui nous entourent, soit par allongement de leur durée de vie, réemploi ou recyclage. Ce levier est cette fois toujours gagnant (© Les Echos d'Ecofor, n°56, janvier 2023).

surface métropolitaine et permettait d'absorber en 2013, au pic du puits forestier, près de 72 MtCO₂eq (CITEPA, 2023¹), soit 15 % des émissions brutes du pays.

C'est dans ce contexte que la France a établi en 2020 sa Stratégie Nationale Bas Carbone (SNBC2), reposant sur une vision que l'on peut aujourd'hui qualifier d'optimiste du puits forestier. Engagée depuis 2016 avec l'accord de Paris, puis en 2019 comme les autres pays européens dans le Green Deal² vers une neutralité carbone à 2050, c'est-à-dire avec l'ambition de baisser nos émissions au juste niveau de ce que nous sommes capables d'absorber sur le territoire national, la SNBC2 donnait une large part au secteur des terres en général, mais particulièrement à la forêt et aux produits bois, pour compenser 80 % des émissions résiduelles en 2050.

En 2023, différents rapports (IGN³, CITEPA⁴, Haut Conseil pour le Climat⁵, Académie des Sciences⁶,

France Stratégie⁷) alertaient sur l'effondrement du puits forestier, qui aurait chuté de 50 % en 10 ans.

Comment expliquer cette chute drastique? Quelle part peuvent prendre la forêt et la filière bois dans la stratégie d'atténuation et comment? Cet article veut faire le point sur le compromis entre stock et flux de carbone sur le temps long forestier, pour bien expliciter les choix, adapter l'ambition du puits et présenter le rôle crucial de la forêt dans les stratégies d'atténuation, à condition de bien prendre en compte son caractère vivant.

Les forêts : une pompe à carbone naturelle utilisant l'énergie du soleil

La photosynthèse est une réaction photochimique qui, en utilisant l'énergie du soleil, permet de transformer le dioxyde de carbone (CO₂) de l'atmosphère : ainsi les arbres absorbent le CO₂ pour en « extraire » le carbone et, ce faisant, libèrent de l'oxygène. Ils tirent de ce carbone l'énergie nécessaire à leur fonctionnement, mais en transforment aussi une partie en chaînes carbonées longues, composantes du matériau bois.

Ce bois constitue la plus grande partie du stock de carbone sur pied et il est évalué par l'IGN⁸ à environ

¹ https://www.citepa.org/fr/secten/ dans le fichier de données complémentaires détaillées pour UTCATF.

² https://www.consilium.europa.eu/fr/policies/green-deal/

³ https://www.ign.fr/files/default/2023-10/memento_oct_2023.pdf

⁴ https://www.citepa.org/fr/2023_07_a02/

https://www.hautconseilclimat.fr/wp-content/uploads/2023/10/ HCC_Rapport_GP_2023_VF_cor-1.pdf

⁶ https://www.academie-sciences.fr/pdf/rapport/060623_foret.pdf

⁷ https://www.strategie.gouv.fr/sites/strategie.gouv.fr/files/atoms/ files/2023-07-20-na_124-filiere_foret-bois.pdf

⁸ https://foret.ign.fr/themes/attenuation-effet-de-serre

1,3 milliard de tonnes de carbone en métropole (soit 4,8 milliards de tonnes en équivalent CO₂).

Le puits forestier se définit comme le bilan des flux du système forêt. Si on le simplifie au bilan de la biomasse, cela correspond à la croissance des arbres moins la mortalité et la récolte, autrement dit c'est l'augmentation du stock sur pied. La récolte peut être transformée en produits bois si bien que le stockage d'une partie du carbone est prolongé dans des matériaux à longue durée de vie (stock carbone dans les produits bois d'environ 91 millions tCO₂). Une vraie histoire de baignoires qui se remplissent et se vident (voir la Figure 1).

Il est souvent évoqué que les arbres vieux captent plus de carbone que les jeunes (Luyssaert et al., 2008 ; Stephenson et al., 2014). Effectivement tant qu'ils sont en bon état de santé, leur houppier (les branches et les feuilles) sont souvent plus importants que celui des petits arbres et donc la production photosynthétique est plus forte. Même si les pertes de respiration sont aussi plus fortes, à l'échelle de l'arbre, le bilan est en faveur des arbres matures. Cependant ce constat n'est plus vrai à l'échelle d'un peuplement, c'est-à-dire quand on ramène la croissance à une unité de surface : les jeunes peuplements ont une productivité nette plus forte car la densité d'arbres y est beaucoup plus élevée. « Jeune » c'est à l'échelle du temps long forestier, environ 30-40 ans pour des résineux, 50-60 ans pour des feuillus (Ryan et al., 1997; Tang et al., 2014).

Le moteur de l'absorption c'est donc aussi le stock

Le rôle central de la photosynthèse dans cette absorption du carbone atmosphérique, explique l'articulation complexe pour la forêt entre le flux, ou la « pompe à carbone » et le stock de carbone, support du processus biologique. La forêt et le bois sont bien plus qu'une ressource « naturellement renouvelable », le stock forestier est en réalité le support de sa production puisque

le taux de croissance dépend de la biomasse vivante présente (Stephenson *et al.*, 2014).

Cette constatation assez triviale pour les forestiers ne l'a pas toujours été. Le principe en remonte à l'ordonnance de Brunoy édictée par Philippe VI de Valois en 1346, qui instaure l'idée de préserver les ressources forestières dans une gestion durable : « Les maîtres des eaux et forêts enquerront et visiteront toutes les forez et bois et feront les ventes qui y sont, en regard de ce que lesdites forez se puissent perpétuellement soustenir en bon estat ».

Ce principe a été réaffirmé en 1669 par la très connue ordonnance de Colbert, qui ajoutait le besoin d'orienter un quart des forêts vers des futaies pour anticiper les besoins du royaume en bois de marine.

Enfin en 1827, le Code forestier reprend ce cadrage strict des droits d'usage et est toujours de rigueur aujourd'hui. Les conditions de gestion durable sont régulièrement déclinées par l'administration au niveau régional, ce qui permet de donner ensuite des indicateurs qui cadrent les documents d'aménagement ou de gestion des forêts en tenant compte des caractéristiques et enjeux locaux.

À l'équilibre, les flux de carbone se compensent, le puits s'annule et la forêt devient neutre

Les documents de gestion durable organisent le cycle durable de la forêt en veillant à maintenir « leur diversité biologique, leur productivité, leur capacité de régénération, leur vitalité et leur capacité à satisfaire, actuellement et pour le futur, les fonctions écologiques, économiques » (FAO, 2012⁹ repris dans le Code forestier).

Le maintien continu de la fonction de production à l'échelle de la forêt nécessite d'organiser le cycle forestier (voir la Figure 2) pour tendre vers une forêt équilibrée, dont tous les stades de développement d'une

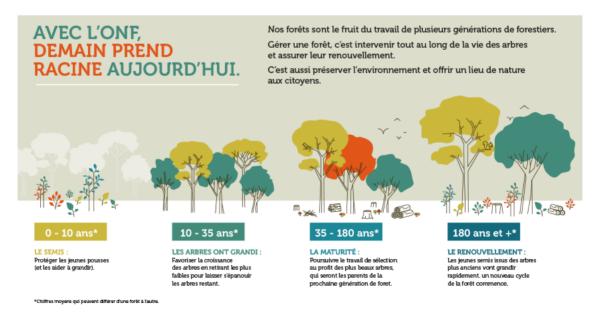


Figure 2 : Représentation du cycle de sylviculture des feuillus (exemple du chêne), site web ONF.

⁹ FAO, https://www.fao.org/forestry-fao/nwfp/76451/fr/

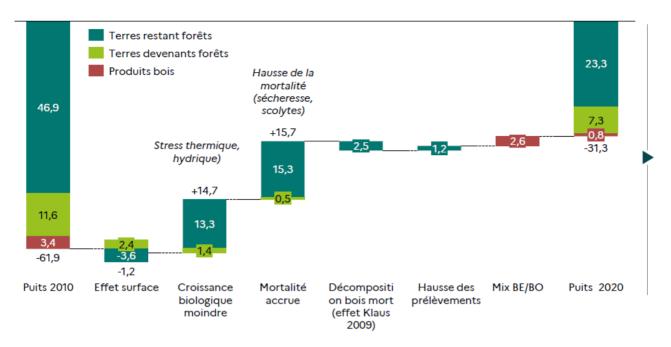


Figure 3 : Graphique issu du rapport SGPE pour la forêt sur la chute de 50 % du puits en 10 ans. Les puits sont représentés en négatif en regard des émissions positives de Gaz à effet de serre des autres secteurs non représentées ici. La décomposition du changement en 10 ans montre les origines des améliorations du puits (plus négatif) ou des aggravations (bilan positif indiquant une réduction du puits). Données CITEPA, fichiers UTCATF, LULUCF background ; https://www.info.gouv.fr/upload/media/content/0001/06/94b5555866d658dedc6ae77125b6c8eaf7e1b835.pdf).

essence soient répartis afin d'assurer un renouvellement régulier.

Une fois l'équilibre atteint, chaque coupe finale lors du renouvellement est équilibrée avec la croissance de tous les peuplements plus jeunes. Arrivé à ce stade d'équilibre, ce qui est actuellement observé dans certaines forêts anciennes comme les forêts domaniales, la forêt devient neutre en carbone.

Le puits d'aujourd'hui est le fruit d'une progression sans précédent de la forêt au siècle dernier

Le fait d'avoir en France un puits encore très important est le résultat de l'augmentation au XXe siècle des forêts françaises : 50 % de surface en plus et un doublement du volume sur pied. Par rapport au minimum forestier atteint à la moitié du XIXe siècle, la surface a même doublé et le volume triplé (Denardou et al., 2017). L'augmentation de la surface forestière est surtout due à la déprise agricole à l'œuvre depuis le XIXe siècle et plus encore suite à la Seconde Guerre mondiale, tandis que l'augmentation du volume est due à la fois à l'expansion surfacique de la forêt et à la maturation des arbres.

Le cycle forestier étant long, cette progression continue de marquer la forêt française, encore jeune et en capitalisation (voir pour plus de détail Peyron et Hervé, 2012). Le puits forestier, c'est-à-dire l'augmentation de stock, est donc une situation conjoncturelle, d'ailleurs observée dans les autres pays européens (Bontemps, 2021).

Mais la forêt est rattrapée par les changements environnementaux

Depuis quelques années, la forêt est affectée par des conditions climatiques plus difficiles : de longues sécheresses avec des canicules, des périodes de pluies intenses et d'hydromorphie. En 5 ans, le département Santé des Forêts et l'IGN ont identifié le dépérissement d'environ 670 000 ha¹⁰ auxquels s'ajoutent 72 000 ha partis dans les incendies de 2022. L'IGN a mesuré une augmentation de 80 % de la mortalité en 8 ans.

Ces crises successives expliquent pour moitié la chute du puits forestier en 10 ans (voir la Figure 3). L'autre moitié est due à une baisse à bas bruit de 4 % de la croissance, mais cet effet sur l'ensemble de la forêt agit un peu comme une tempête silencieuse.

Des régions devenues source de carbone ?

Durant l'été 2023, les dernières publications sur la chute du puits ont été largement reprises dans les médias comme une alerte sur l'effondrement de la forêt ellemême. Si le puits s'est effondré de 50 %, c'est quand même que le stock continue à progresser, moins rapidement mais de manière significative.

Le bilan est différent selon les régions (voir la Figure 4). La région la plus affectée a été le Grand-Est avec surtout une hausse très forte de la mortalité, qui a conduit à une perte de stock (la région est devenue « source »

¹⁰ https://foret.ign.fr/themes/estimation-de-la-surface-deforets-deperissantes

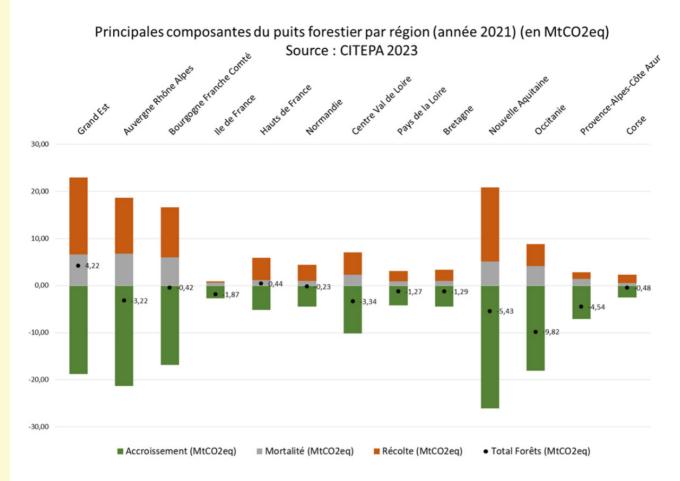


Figure 4 : Bilan des accroissements, de la mortalité et de la récolte par région en 2021, en MtCO₂eq (Sources : CITEPA 2023 ; https://foret.ign.fr/themes/attenuation-effet-de-serre).

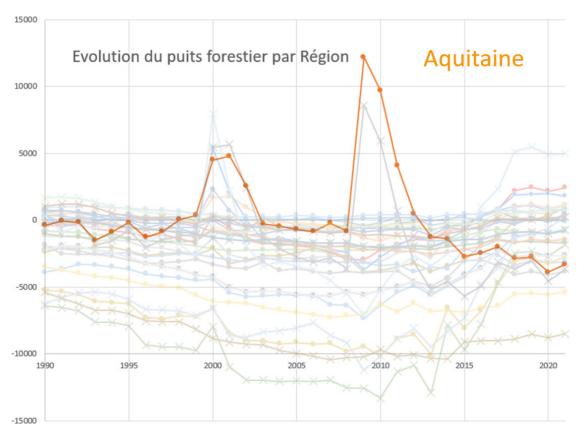


Figure 5 : Données CITEPA fichiers UTCATF, LULUCF background par région, 2023 en tCO₂e. Exemple de la région Aquitaine en bilan depuis 1990. L'ensemble des autres régions est représenté en grisé dessous.

de carbone). La Bourgogne-Franche-Comté a été très affectée aussi mais le bilan était proche de zéro. Les Hauts-de-France sont devenus une « source » de carbone mais pour un bilan très faible.

Par ailleurs la Figure 5 pour l'ancienne région Aquitaine montre comment le bilan est affecté fortement par les épisodes de crise, comme les deux tempêtes Lothar-Martin en 1999 puis Klaus en 2009. La dynamique du massif Aquitain était quasiment à l'équilibre avant 1999, ce massif a été peu affecté finalement après la première tempête. En 2009 la tempête Klaus a entraîné à nouveau une forte chute du stock en forêt, mais cette fois un important rajeunissement du massif, devenu depuis un puits plus marqué.

La forêt a besoin d'actions fortes pour aller vers plus de résilience

Dans l'articulation entre stocks et flux de carbone, la connaissance et la gestion de la vulnérabilité des forêts est un enjeu important. L'ONF évalue aujourd'hui que 30 % des surfaces qu'il gère seront en grande difficulté climatique d'ici 2050, et 50 % d'ici 2100 (Rapport d'activité ONF 2023¹¹, en utilisant l'outil ONF Climessence¹² pour les principales essences de la forêt publique).

La stratégie d'adaptation de la forêt aux nouvelles conditions climatiques va bien au-delà de la simple question du carbone, mais l'articulation entre les stocks et les flux montre combien il est important pour l'atténuation de réfléchir en même temps à la protection des stocks sur pied et au maintien d'une pompe à carbone efficace.

La protection du stock est « sans regret » par rapport au risque accru d'incendies de forêts, comme les ont vécus l'Australie en 2019 et le Canada en 2023. La perte par combustion, avec le carbone retournant directement à l'atmosphère, est l'effet le plus catastrophique sur les stocks de carbone en forêt (pour le Canada en 2023, ces émissions étaient du même ordre de grandeur que les émissions de l'ensemble des autres secteurs économiques du pays).

La protection des sols forestiers est aussi une solution sans regret car non seulement ces sols contiennent autant de carbone que la biomasse vivante mais ils sont en plus le support du bon état de santé des peuplements. En 2019, l'étude 4P1000¹³ a permis de faire un point sur les facteurs influençant le bilan carbone des sols, notamment forestiers (Augusto *et al.*, 2019). L'ADEME¹⁴ a par ailleurs publié en 2020 un guide de recommandation des pratiques respectueuses des sols

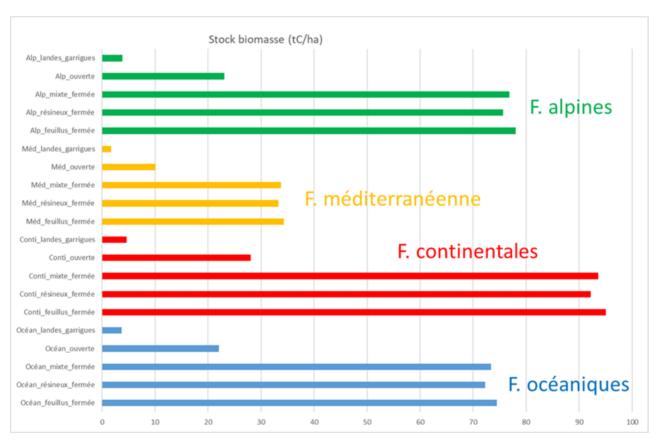


Figure 6 : Graphique issu des données du rapport EFESE, MTES, 2019 des stocks moyens de carbone à l'hectare selon les grandes régions pédoclimatiques de métropole (https://www.ecologie.gouv.fr/sites/default/files/Th%C3%A9ma%20-%20La%20sequestration%20de%20carbone%20par%20les%20ecosysteme.pdf).

¹¹ https://www.onf.fr/onf/+/2141::rapport-dactivite-2023-de-lonf.

¹² https://climessences.fr/

¹³ https://www.inrae.fr/actualites/stocker-4-1-000-carbone-sols-potentiel-france

¹⁴ https://librairie.ademe.fr/produire-autrement/4196-recolte-durable-de-bois-pour-la-production-de-plaquettes-forestieres. html

forestiers, aussi bien pour leur intégrité physique que chimique, liées à la fertilité.

Par rapport à des risques de dépérissement, le choix du maintien des stocks peut conduire à une augmentation de la vulnérabilité. Le forestier essayera d'anticiper au maximum l'évolution des essences au moment des renouvellements de peuplements, parfois même en anticipant cette phase de renouvellement. Pour les peuplements à des stades plus avancés, l'enjeu sera de surveiller l'état sanitaire des arbres afin de pouvoir réagir au moment de crises et récolter les bois avant qu'ils ne se dégradent. La valorisation de ces bois subis, parfois dépréciés, devient de plus en plus cruciale pour permettre de prolonger le stockage d'une partie du carbone vers des produits bois matériau à longue durée de vie.

Enfin pour maintenir la pompe à carbone, des programmes ambitieux de plantations en plein et en enrichissement sont lancés et soutenus par France 2030 pour l'adaptation des forêts, avec une volonté de diversification des solutions, allant du brassage génétique des essences en place à l'introduction d'essences habituées à des climats plus secs et chauds.

Une adaptation des forêts vers des faciès plus du sud

Les données du GIEC et les modèles climatiques associés, nous prédisent des conditions plus chaudes et sèches au nord et à l'est du pays, avec des peuplements d'un faciès plus méditerranéen et moins hauts (Hanewinkel et al., 2013). Dans une translation latitudinale des biomes, la Figure 6 interroge sur les évolutions des stocks de carbone des forêts et sur la continuation d'une augmentation encore forte des stocks. Si les forêts du nord et de l'est du pays avaient demain des stocks du type méditerranéen, le chemin vers cet état d'équilibre passerait alors par une phase de déstockage de carbone.

L'importance de prolonger le stockage de carbone dans des produits bois à longue durée de vie

Cet article se concentre sur la partie forêt du rôle d'atténuation de la filière forêt-bois, mais il convient de revenir au système plus intégré de cette filière, et au prolongement assuré du stockage de carbone dans des produits bois dans notre environnement de vie. Ces produits agissent sur les deux leviers présentés en Figure 1 que sont le stockage de carbone et la substitution. Les deux articles complémentaires du numéro (« Proposition d'un scénario de convergence offredemande de la filière bois » et « Projections des stocks et flux de carbone du secteur forêt-bois français dans un contexte de changement climatique ») en détaillent les enjeux et donnent des pistes d'innovation pour améliorer le bilan de l'ensemble du système dans ce contexte incertain du changement climatique.

Conclusion et perspectives

La forêt n'est pas un puits magique, et le terme de puits est d'ailleurs mal choisi, puisqu'il laisse penser à un trou sans fond. Il a été montré que la forêt allait dans le temps long vers un bilan plutôt neutre, mais qu'elle pouvait même devenir rapidement une source de carbone en cas de crise, si son stock de carbone venait à diminuer.

Il convient donc d'être pleinement conscient de l'atout que représentent la forêt française et la filière bois pour la stratégie d'atténuation. L'augmentation des crises montre l'urgence d'assurer l'adaptation au changement climatique : l'adaptation des essences en forêt pour continuer de jouer un rôle de pompe à carbone et l'adaptation de la filière pour augmenter l'usage du matériau bois renouvelable, vers une société décarbonée. Le temps long forestier nous conduit à projeter nos choix à des horizons de plusieurs dizaines d'années pour mesurer pleinement leurs impacts.

La période récente montre aussi que ce puits ne doit pas être le seul indicateur des politiques publiques, tant il est influencé par les crises subies par les forêts. Les tendances récentes de baisse de la croissance et de hausse de la mortalité des arbres se sont ainsi traduites par un affaiblissement majeur d'un puits piloté depuis des décennies par une forte dynamique d'expansion forestière. Le changement climatique accélère finalement la transition vers un état plus stable, voire au-delà, conduira vers un stockage plus faible de carbone qu'actuellement. Prendre conscience de cette dynamique de long terme doit nous aider à replacer le rôle de la forêt et de la filière bois dans cette transition et dans les politiques qui visent l'atteinte de la neutralité carbone pour la France.

Plusieurs des leviers identifiés pour le carbone dans cet article sont de toute façon importants pour les autres fonctions assurées par les forêts, support de biodiversité ou du cycle de l'eau. Nous avons essayé d'expliciter la complexité des choix de leviers d'actions, qui peuvent parfois être antagonistes entre stocks et flux de carbone, mais qui doivent en plus répondre à ces autres attentes. Les choix favorables à un bon état sanitaire de la forêt et à sa meilleure résilience, comme l'adaptation des essences et la protection des sols, sont en tout cas sans regret : nous ne ferons pas d'atténuation sans réussir l'adaptation de nos forêts.

Bibliographie

AUGUSTO L., SAINT-ANDRÉ L., BUREAU F., DERRIEN D., POUSSE N. & CÉCILLON L. (2019), « Séquestration de carbone organique dans les sols forestiers : impacts de la gestion sylvicole », *Forêt entreprise*, n°245 spécial « Le carbone forestier au cœur de notre société », pp. 62-66.

BONTEMPS J.-D. (2021), "Inflation of wood resources in European forests: The footprints of a big-ban", Ed. Shijo Joseph, *PLoS ONE*, 16(11), e0259795, https://doi.org/10.1371/journal.pone.0259795

DENARDOU A., HERVÉ J.-C., DUPOUEY J.-L., BIR J., AUDINOT T. & BONTEMPS J.-D. (2017), « L'expansion séculaire des forêts françaises est dominée par l'accroissement du stock sur pied et ne sature pas dans le temps », *Revue*

forestière française, vol. 69, n°4-5 « Forêts anciennes », pp. 319-340, https://doi.org/10.4267/2042/67864

FRIEDLINGSTEIN P., O'SULLIVAN M., JONES M.-W., ANDREW R., BAKKER R., HAUCK J., LANDSCHÜTZER P. et al. (2023), "Global Carbon Budget 2023", Earth System Science Data, vol. 15, n°12, pp. 5301-5369, https://doi.org/10.5194/essd-15-5301-2023

HANEWINKEL M., CULLMANN D.A., SCHELHAAS M.-J., NABUURS G.-J. & ZIMMERMANN N.E. (2013), "Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land", *Nature Climate Change*, n°3, pp. 203-207, https://doi.org/10.1038/nclimate1687

LUYSSAERT S., SCHULZE D., BÖRNER A., KNOHL A., HESSENMÖLLER D., LAW B., CIAIS P. & GRACE J. (2008), "Old-growth forests as global carbon sinks", *Nature*, vol. 455, n°7210, pp. 213-215, https://doi.org/10.1038/nature07276

PEYRON J.-L. & HERVÉ J.-C., (2012), « Comment apprécier le niveau d'exploitation des ressources forestières françaises ? », *Revue forestière française*, vol. 64, n°5, pp. 599-611, https://hal.science/hal-03446879/document

RYAN, M. G., BINKLEY D. & FOWNES J. H. (1997), "Age-Related Decline in Forest Productivity: Pattern and Process", *In Advances in Ecological Research*, édité par BEGON M. & FITTER A. H., vol. 27, pp. 213-262, Academic Press, https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60009-4

STEPHENSON, N. L., A. J. DAS, R. CONDIT, S. E. RUSSO, P. J. BAKER, N. G. BECKMAN, D. A. COOMES *et al.* (2014), "Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size", *Nature*, vol. 507, n°7490, pp. 90-93, https://doi.org/10.1038/nature12914

TANG, J., LUYSSAERT S., RICHARDSON A., KUTSCH W., JANSSENSI. (2014), "Steeper declines in forest photosynthesis than respiration explain age-driven decreases in forest growth", *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 111, n°24, pp. 8856-8860, https://doi.org/10.1073/pnas. 1320761111