
BILAN D'EAU, DE CARBONE ET CROISSANCES COMPARÉES DE DEUX HÊTRAIES DE PLAINE

**MARIANNE PEIFFER - NOËL LE GOFF - CLAUDE NYS
JEAN-MARC OTTORINI - ANDRÉ GRANIER**

Le fonctionnement hydrique et le cycle du carbone de peuplements forestiers, leur croissance et leur structure sont sous la dépendance étroite des facteurs climatiques et édaphiques. Le rayonnement, la température, l'humidité de l'air et le vent déterminent le bilan d'énergie et l'évapotranspiration potentielle. La contrainte hydrique est un des facteurs limitants de la transpiration et de l'assimilation de carbone. Enfin, l'alimentation minérale, limitée par les potentialités édaphiques des stations et l'activité des micro-organismes du sol, représente aussi un des grands facteurs limitants de la productivité forestière.

Les connaissances sont encore insuffisantes pour modéliser la croissance des peuplements à partir des différents processus physiques et biologiques impliqués et de leur dépendance à ces différents facteurs, notamment en raison de leur complexité et des interactions nombreuses entre eux, mais aussi de rétroactions complexes. L'exemple de l'effet des sécheresses régulières qui diminuent l'indice foliaire d'un peuplement, ce qui en retour peut diminuer l'évapotranspiration et donc le niveau de déficit en eau du sol, est une bonne illustration de ces rétroactions.

Le but de ce travail était d'améliorer la connaissance des facteurs de variation de la productivité pour une grande essence forestière européenne, le Hêtre, à partir de la comparaison de deux peuplements étudiés dans des sites-ateliers de recherche sur les cycles biogéochimiques des hêtraies de plaine (Landmann, 2004). L'un est situé en Bretagne (forêt domaniale de Fougères, Ille-et-Vilaine), le second en Lorraine (forêt domaniale de Hesse, Moselle). Ce travail compare la structure et le fonctionnement, au cours de la période 1997-2002, de deux parcelles jeunes, d'âge voisin, situées l'une à Fougères et l'autre à Hesse.

Une première partie est consacrée à une étude descriptive des peuplements à l'aide de variables dendrométriques classiques mais aussi par une approche utilisant les inventaires annuels et les relations allométriques construites à partir d'échantillonnages destructifs de biomasses aériennes et souterraines.

Dans une seconde partie, une étude de bilan hydrique analyse les termes de transpiration des arbres et d'interception des précipitations et leur contrôle environnemental. Des mesures de flux de sève, de précipitations au sol (définies comme "traversées") et de pluies ruisselant le long des troncs ou "écoulements" ont été mises en œuvre. Les contraintes pédo-climatiques sont simulées par un modèle de bilan hydrique. Des relations entre les facteurs pédo-climatiques et la réponse des peuplements ont ainsi pu être mises en évidence.

Finalement, des mesures directes utilisées dans le bilan de carbone sur le site de Hesse sont présentées. Le bilan net de carbone est établi et les principales sources de variabilité inter-annuelle sont discutées.

STRUCTURE COMPARÉE DES PEUPEMENTS

Notons que le peuplement de Fougères a été éclairci durant l'hiver 2002-2003 de sorte qu'il se démarque fortement de celui d'avant 2003.

- En 2002, les âges des parcelles étudiées sont en moyenne 30 ans pour Fougères et 36 ans pour Hesse (tableau I, ci-dessous). Ces 6 années d'écart constituent potentiellement une différence importante entre les deux peuplements, en particulier en biomasse. À Hesse, sur une relation établie à partir des mesures de biomasse par classes de circonférence (cf. ce paragraphe, figure 3, p. 204), nous avons représenté les circonférences moyennes d'arbres dominants et codominants, en 1996 et en 2001. On constate alors qu'au cours de 6 années, les augmentations de biomasse sont très importantes avec 74 % pour les individus dominants et 94 % pour les individus codominants (figure 1, p. 203).

TABEAU I **Caractéristiques dendrométriques, indice foliaire et production en biomasse aérienne des peuplements de Hêtre à Hesse et à Fougères**

Fin 2002	Fougères		Hesse
	avant éclaircie	après éclaircie	
Âge (ans)	30	30	36
Densité (n/ha)	4 260	1 088	3 144
Surface terrière (m ² /ha)	27,3	13,5	21,6
Hauteur moyenne (m)	12,4		14,6
Hauteur dominante (m)	14,8		17,9
Circonférence moyenne (cm)	25	41	26
Indice foliaire (litières, m ² /m ²)	7,4		7,6
Biomasse (t MS/ha)	167	86	137
Accroissement biomasse (t MS/ha/an)	10,1 (2000-2002)		9,7 (1999-2002)

- Des mesures dendrométriques montrent les différences de structure entre les deux peuplements (tableau I, ci-dessus) :

- Avant l'éclaircie, les indices de surface foliaire de 7,6 à Hesse et 7,4 à Fougères correspondent à un degré similaire de fermeture du couvert.

- Les arbres de Hesse mesurent en moyenne 14,6 m et ceux de Fougères 12,4 m. Corrélativement, les hauteurs dominantes sont 17,9 m et 14,8 m. L'écart apparent est dû à la différence d'âge entre les deux peuplements.

- Les valeurs de circonférence moyenne des arbres à 1,30 m étaient semblables à Hesse et Fougères avec respectivement 26 et 25 cm. Elle est passée à 41 cm à Fougères après éclaircie, en relation avec la disparition des petites tiges.

- À Hesse, on dénombre 3 144 tiges à l'hectare. À Fougères, on en recensait 4 260 avant et 1 088 après éclaircie.

- Pour le site de Hesse la surface terrière est de 21,6 m²/ha. En réponse à l'éclaircie, le site de Fougères évolue de 27,3 à 13,5 m²/ha, ce qui confirme que cette éclaircie a été particulièrement forte.

La distribution des circonférences est représentée au moyen de 3 histogrammes sur la figure 2 (p. 203). On observe à Fougères, en 2002, une distribution relativement homogène, sensiblement

FIGURE 1
ESTIMATION
DE L'ACCROISSEMENT EN BIOMASSE
de 1996 (symboles vides)
à 2001 (symboles pleins)
à Hesse
pour les arbres codominant (triangles)
et dominant (cercles)

La trajectoire est délimitée par la relation allométrique établie à Hesse (cf. figure 3, p. 204)

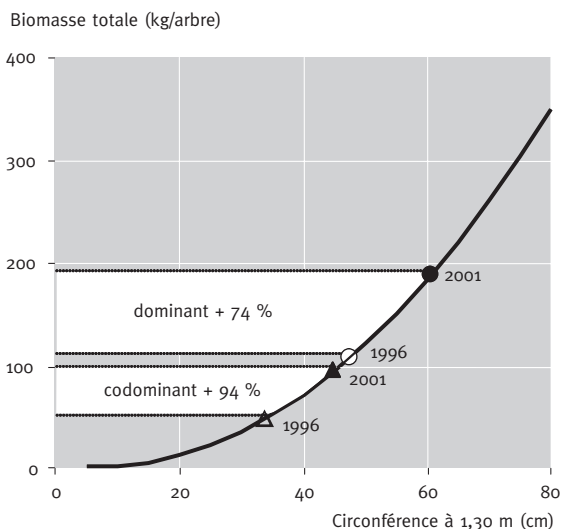
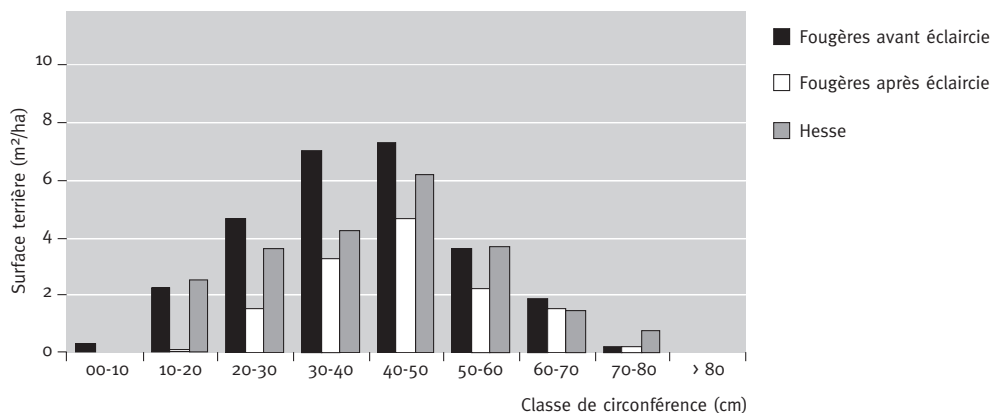


FIGURE 2
HISTOGRAMMES DE RÉPARTITION DE LA SURFACE TERRIÈRE
par classes de circonférence à Hesse
et à Fougères avant et après éclaircie



plus étalée vers les faibles valeurs. La classe modale [40-50] a une surface terrière cumulée de 7,3 m²/ha. Les plus petites tiges [0-10] occupent 0,3 m²/ha de surface terrière. Les tiges les plus grosses [70-80] ne représentent que 0,2 m²/ha de surface terrière.

À Hesse, la répartition est plus homogène et la classe modale [40-50] correspond à une surface terrière de 6,2 m²/ha. Les hêtres les plus petits [10-20] couvrent une surface terrière de 2,5 m²/ha. Les hêtres les plus gros [70-80] occupent une surface terrière de 0,8 m²/ha.

Ainsi, la proportion plus élevée de tiges de petite taille à Fougères et inversement la proportion plus élevée de grosses tiges à Hesse fait encore transparaître la différence d'âge.

L'éclaircie à Fougères a majoritairement touché les petites et moyennes tiges ; les tiges des circonférences [40-50] continuent à occuper la surface terrière maximale.

- Comparaison des relations allométriques et de la biomasse.

Pour chacun des deux peuplements, des relations allométriques ont été construites, en ajustant des fonctions mathématiques, sur le poids de matière sèche et la circonférence des arbres. Elles ont été établies, pour chacun des compartiments de l'arbre, en fonction des distributions des catégories (Ottorini et Le Goff, 1999 ; Huet *et al.*, 2004). Pour comparer les arbres, en rendant compte du site d'origine, une régression polynomiale d'ordre 2 a été appliquée sur les données, selon leur provenance. Ici, des données issues d'une hêtraie d'altitude du Nord de l'Espagne ont servi à compléter la comparaison (Santa Regina *et al.*, 1997).

Les relations allométriques établies pour les sites-ateliers de Fougères et Hesse sont très peu différentes (figure 3, ci-dessous). La courbe de Santa Regina *et al.* (1997) est proche elle aussi, ce qui montre que cette relation allométrique semble très stable chez le Hêtre. On peut chiffrer les écarts relatifs entre les relations par rapport à celle de Hesse ; par exemple, pour des individus de 60 cm de circonférence, l'écart est de 6 % entre Hesse et Fougères et de 6,4 % entre Hesse et les hêtres espagnols.

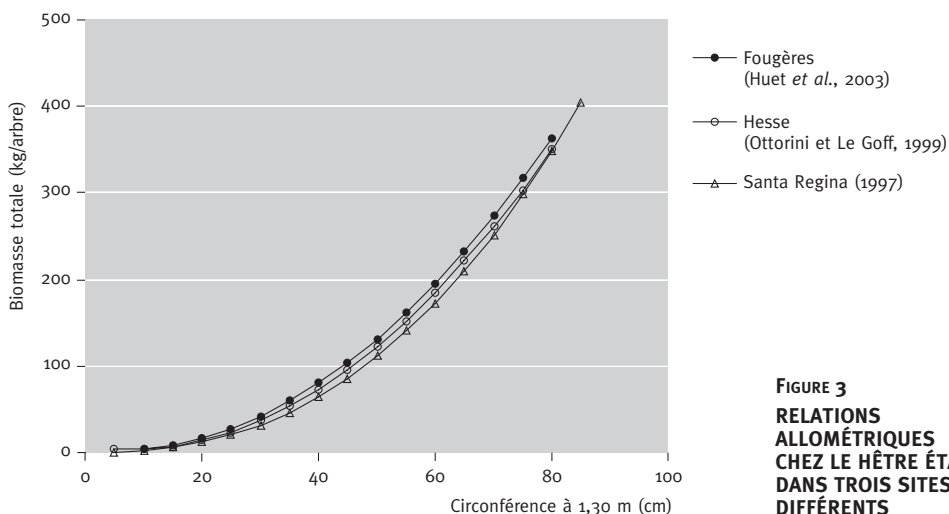


FIGURE 3
RELATIONS
ALLOMÉTRIQUES
CHEZ LE HÊTRE ÉTABLIES
DANS TROIS SITES
DIFFÉRENTS

Dans une deuxième étape, les biomasses des peuplements ont été calculées. Ce changement d'échelle, de l'arbre au peuplement, a été réalisé en combinant les relations allométriques et les inventaires annuels de circonférence. La biomasse totale correspond au peuplement avec feuilles et racines, hors racines fines. En 2002, Fougères avec 167 t MS/ha avant éclaircie supplantait Hesse avec 137 t MS/ha. En revanche, après éclaircie, le peuplement de Fougères ne présente plus que 86 t MS/ha (tableau I, p. 202).

Enfin, dans le but de mettre en évidence un potentiel d'accroissement de site, un calcul simple d'accroissement net moyen annuel a été effectué à partir des biomasses totales. Cette valeur d'accroissement est donnée par le rapport entre l'écart des biomasses entre deux dates et la durée écoulée. Avec 10,1 t MS/ha/an à Fougères entre 2000 et 2002 et 9,7 t MS/ha/an à Hesse entre 1999 et 2002, l'accroissement net moyen annuel est très proche entre les deux peuplements (tableau I, p. 202) ; sachant que le peuplement de Fougères est plus jeune, de 6 ans, que celui de Hesse, la productivité du site de Fougères est donc supérieure à celle du site de Hesse.

INFLUENCE DES VARIABILITÉS CLIMATIQUES ET ÉDAPHIQUES SUR LE FONCTIONNEMENT HYDRIQUE

Le fonctionnement hydrique des arbres et des peuplements a été caractérisé dans les deux sites-ateliers.

Climat

- Les différences de climat sont définies par des moyennes annuelles relevées sur des séries de données climatiques complètes. À Fougères, ces calculs sont établis à partir de séries récentes, les seules disponibles, sur la période 1997-2002. À Hesse, les moyennes annuelles sont d'abord calculées sur la période 1996-2002. Des températures plus douces, des précipitations plus élevées et moins de jours de gel caractérisent alors le climat de Fougères par rapport à celui de Hesse (tableau II, ci-dessous).

Toutefois, les comparaisons des périodes 1996-2002 et 1950-2002 montrent que les conditions climatiques sont plus favorables à Hesse au cours des toutes dernières années (tableau II, ci-dessous) que sur les 53 dernières années.

Interception des précipitations incidentes

- L'interception des précipitations est « la hauteur d'eau qui est **retenue** par les houppiers et n'atteint pas le sol ; la totalité de cette lame d'eau est évaporée pendant et après l'épisode pluvieux » (Aussenac, 1981).

L'interception (I_n) est calculée par la différence entre la pluie incidente (P_i), la pluie au sol qui a traversé le couvert (P_s) et la pluie qui s'écoule le long des troncs (P_t), selon la relation :

$$I_n = P_i - (P_s + P_t).$$

On peut l'exprimer proportionnellement à la pluie incidente : $I_n \% = (I_n / P_i) \times 100$.

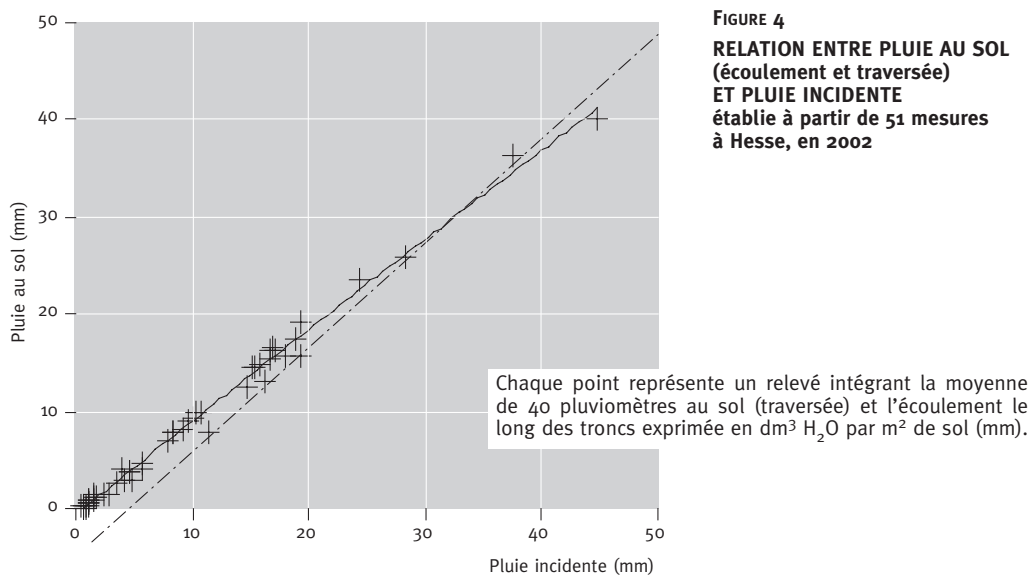
Sur chaque site, la pluie incidente a été mesurée par un pluviomètre automatique au pas de temps semi-horaire. La pluie traversant la canopée et atteignant le sol est mesurée à Hesse par un réseau de 40 pluviomètres au sol répartis sur l'ensemble du site d'étude. Des gouttières d'en-

TABLEAU II **Données climatiques et contraintes hydriques annuelles
à Fougères et Hesse**

	Fougères 1997-2002	Hesse	
		1996-2002	1950-2002
Climat :			
T _{air} moyenne annuelle (°C)	11,2	9,9	8,9
précipitations annuelles (mm/an)	1 083	989	857
nombre annuel de jours de gel (jour/an)	5	31	34
rayonnement global (kJ/m ² /an)	3 588	3 940	3 872
Bilan hydrique :			
nombre de jours de stress (jour/an)	16	35	31
indice de stress moyen (Is)	4,3	10,4	10,2

viron 0,5 m² de surface munies d'un compteur à auget permettent également de mesurer la quantité de pluie arrivant au sol. Sur chacun des sites-ateliers ont été installés deux de ces systèmes. L'écoulement le long des troncs est quantifié par des équipements identiques sur les deux sites : il s'agit de systèmes de colliers avec compteur à auget placés sur 8 arbres. Ces arbres sont représentatifs des différentes classes de circonférence des peuplements de Hesse et Fougères. Toutes les données, relevées par un opérateur, ont été mesurées aussitôt que la pluviométrie d'une journée pouvait être collectée.

À Hesse, la quantité de pluie atteignant le sol (P_s) est définie pour chacun des relevés par la moyenne des 40 mesures du réseau de pluviomètres. La pluie s'écoulant le long des troncs (P_t) est obtenue, à l'échelle du peuplement, en combinant les mesures des 8 colliers aux inventaires. Les mesures ont été réalisées entre le 2 mai et le 11 novembre 2002. Avec un nombre de 51 mesures, une relation d'allure polynomiale a été établie entre la quantité de pluie au sol et la pluie incidente (figure 4, ci-dessous).



Une représentation de l'interception (I_n %) en fonction de la quantité de pluie incidente (figure 5, p. 207) permet de visualiser la variation classique de l'interception en fonction des intensités de pluie. Depuis des valeurs élevées pour des petites pluies (au maximum $I_n = 87,5$ % pour $P_i = 1,2$ mm), l'interception diminue de manière exponentielle. Un ajustement mathématique est appliqué : $I_n (\%) = 45,775 \times P_i^{-0,686}$, le coefficient de détermination est 0,63.

Toutefois, de très faibles interceptions peuvent se produire lors des petites pluies ; par exemple, une interception de 1,1 % apparaît pour 4 mm de pluie (figure 5, p. 207, cercle plein). D'après les relevés automatiques semi-horaires, nous constatons que cette pluie était brève mais de forte intensité.

Parallèlement, des campagnes de mesure déterminant la quantité de pluie atteignant directement le sol ont été menées avec des systèmes de gouttières. La pluie au sol d'un relevé est obtenue par la moyenne des mesures des deux systèmes de gouttières et le ruissellement le long des troncs des peuplements, à Hesse et Fougères. Les pluies au sol ($P_{sol\ cum}$) et les pluies incidentes

FIGURE 5

**FONCTION D'INTERCEPTION DES PRÉCIPITATIONS
établie à partir de 51 relevés de pluie au sol à Hesse, en 2002**

La valeur d'interception de 1,1 % pour 4 mm de pluie apparaît par un cercle plein.
Chaque point représente un relevé.

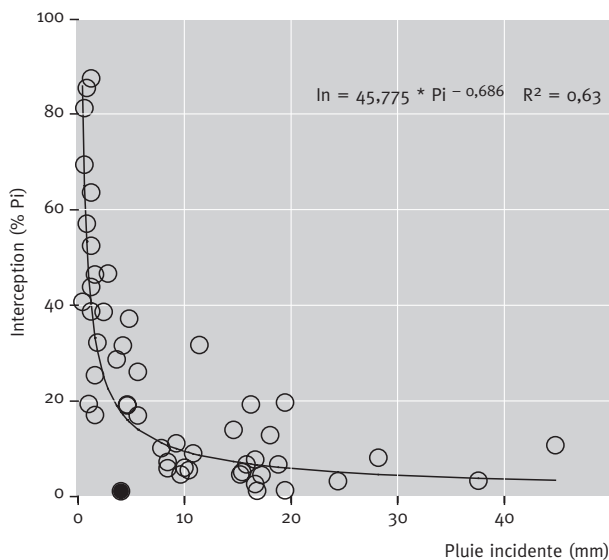


TABLEAU III

**Pluies au sol (moyenne de 2 systèmes de gouttières)
et incidente (1 pluviomètre automatique) cumulées
pour les campagnes de mesure à Hesse et Fougères en 2002**

	Hesse 2002	Fougères 2002
	jours 149 à 315 (n = 48)	jours 183 à 315 (n = 32)
Pluie incidente (mm)	508	487
Pluie au sol (mm)	423	392
Interception	17 %	19 %

($P_{i\ cum}$), de 48 relevés à Hesse et 32 relevés à Fougères, ont été cumulées (tableau III, ci-dessus). L'interception cumulée : $ln_{cum} = (P_{i\ cum} - P_{sol\ cum}) / P_{i\ cum}$ permet alors de voir que les quantités de pluie interceptée par les deux peuplements sont très proches : 17 % à Hesse et 19 % à Fougères.

Effet de la contrainte hydrique

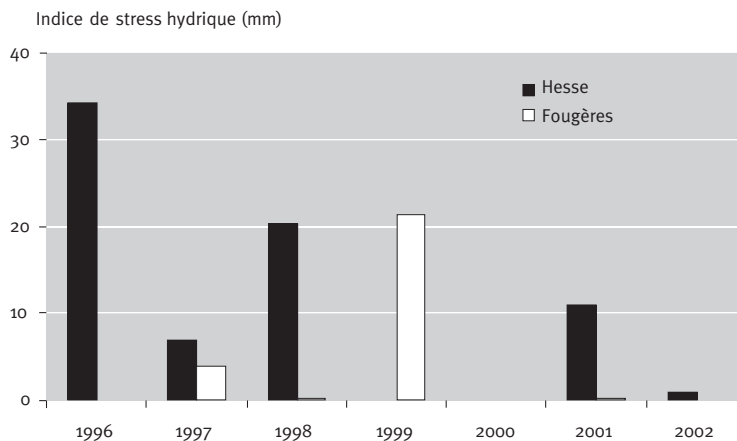
- L'approche classique, simple, qui consiste à calculer des déficits hydriques à partir de la différence précipitations - évapotranspiration potentielle n'est pas opérationnelle car elle ne rend pas compte du fonctionnement du réservoir-sol, ni de la régulation de la transpiration par les arbres. Pour rendre compte de la contrainte édaphique, nous avons donc quantifié les variations de la réserve en eau d'un sol par un modèle de bilan hydrique au pas de temps journalier. Le modèle que nous utilisons (Granier et al., 1995) effectue le bilan journalier des entrées et sorties d'eau en calculant les termes de transpiration et interception des précipitations incidentes à partir des données climatiques et des paramètres qui caractérisent le peuplement (indice foliaire, phéno-

logie, caractéristiques du sol, etc.). Ainsi, la réserve en eau du sol et le drainage profond sont estimés chaque jour. Nous calculons une valeur annuelle de la contrainte hydrique par un indice de stress I_s , qui est égal au cumul du déficit de réserve du sol, au-dessous du seuil de 40 % de la réserve utile : $I_s = \sum (0,4 - REW) / 0,4$, avec $REW_{(t)}$: réserve hydrique relative du sol = $EW_{(t)} / EW_{max}$, où $EW_{(t)}$ est la réserve hydrique extractible au temps t (mm) et EW_{max} est la réserve extractible maximale (mm), appelée aussi réserve utile du sol. Ce cumul est effectué sur l'ensemble de la saison de végétation, de début mai à fin octobre dans le cas du Hêtre.

Nos résultats montrent que la contrainte hydrique est en moyenne supérieure à Hesse aussi bien en intensité, avec un indice de stress de 10,4 contre 4,3, qu'en durée avec 35 jours contre 16 jours (tableau II, p. 205).

Sur la figure 6 (ci-dessous), les indices de stress hydrique sont représentés en fonction des années entre 1996 et 2002. À Fougères, un fort déficit hydrique apparaît une seule fois, en 1999, alors qu'il s'observe à plusieurs reprises à Hesse, en 1996, 1998 et 2001.

FIGURE 6
INDICE DE STRESS HYDRIQUE
à Hesse (de 1996 à 2002) et à Fougères (de 1997 à 2002)
cumulé sur la saison de végétation, calculé par un modèle de bilan hydrique



- Afin de vérifier par la mesure si les deux peuplements participent à un épuisement de la réserve hydrique du sol de manière équivalente, nous avons mesuré et analysé le flux de transpiration des arbres dans les deux peuplements.

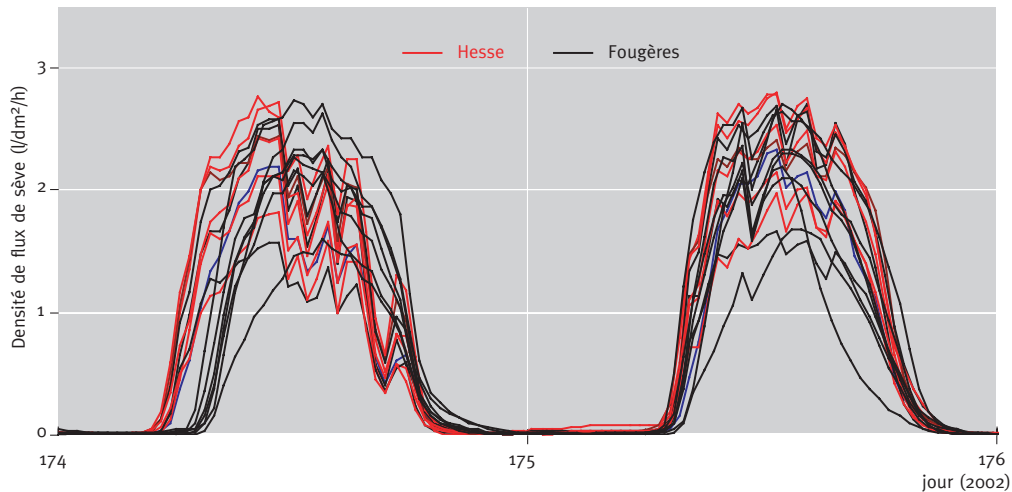
La transpiration des arbres a été mesurée au moyen de capteurs de flux de sève installés dans des tiges de différents diamètres (Granier, 1985). En 2002, 10 arbres à Hesse et 7 arbres à Fougères en sont équipés.

Des cinétiques journalières de la densité de flux de sève lors de deux journées de 2002 montrent que les arbres des deux peuplements ont des niveaux de transpiration qui sont proches et sont assujettis à une même variabilité entre les individus (figure 7, p. 209). Toutefois, la forte compétition entre les tiges induit à Fougères une forte stratification de la transpiration des arbres en faveur des arbres dominants. À Hesse, la variabilité de la transpiration n'apparaît pas liée au statut concurrentiel des arbres (Peiffer et al., 2003).

Un changement d'échelle permet de passer de la transpiration individuelle des arbres à celle du peuplement : la transpiration de peuplement est calculée en se basant sur les inventaires utilisés

FIGURE 7

MESURES DE FLUX DE SÈVE
réalisées sur des tiges de différents diamètres
(Hesse n = 10, Fougères n = 7) les 23 et 24 juin 2002



pour calculer la surface d'aubier conducteur par hectare et en prenant en compte les variations du flux au sein de l'aubier (Granier *et al.*, 2000). À l'échelle du peuplement, on peut montrer (figure 8, ci-dessous) que les niveaux maxima de transpiration sont très voisins sur les deux sites, de l'ordre de 0,35 à 0,4 mm/h. Les écarts observés sont sous la dépendance des différences climatiques entre les deux sites : par exemple, la journée 177 était ensoleillée à Fougères et couverte à Hesse. Pour s'affranchir des différences climatiques entre les deux sites, la démarche a été de calibrer un modèle de transpiration sur un des deux sites puis d'appliquer ce modèle à l'autre site. L'étape de calibration a été effectuée sur le site de Hesse (Granier *et al.*, 2000) et les données météorologiques d'entrée du modèle sont celles de Fougères. Une comparaison entre la transpiration modélisée et la transpiration obtenue à partir des flux de sève des arbres de Fougères est réalisée (figure 9, p. 210). L'adéquation étroite mise en évidence entre les transpirations confirme le fonctionnement hydrique remarquablement similaire des deux peuplements.

FIGURE 8

TRANSPIRATION DES PEUPELEMENTS (T)
obtenue à partir des mesures du flux de sève
du 26 juin au 3 juillet 2002 à Hesse et Fougères

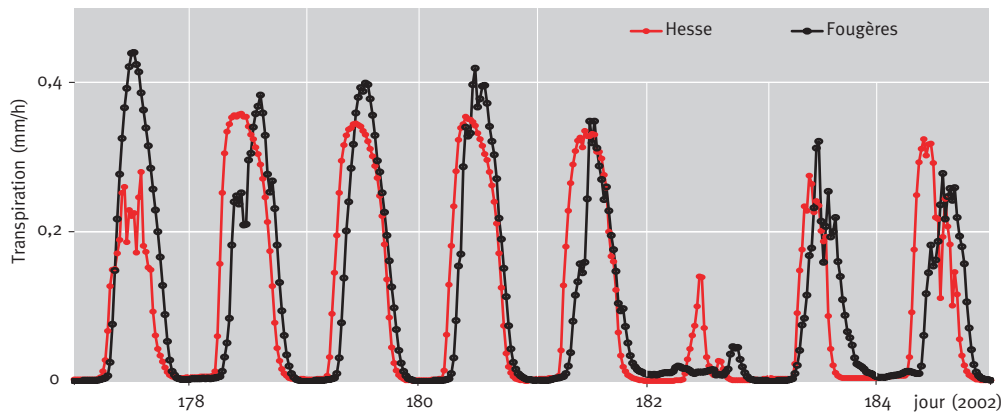
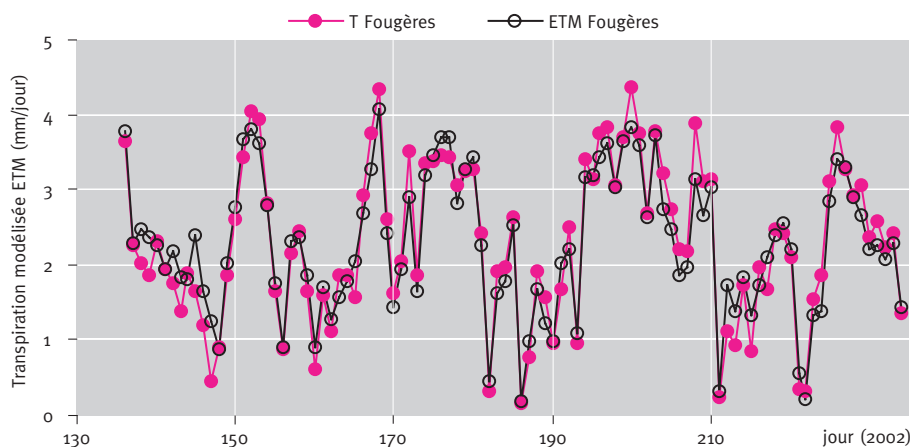


FIGURE 9 **TRANSPIRATION MODÉLISÉE (ETM) AU PAS DE TEMPS JOURNALIER**
COMPARÉE À LA TRANSPIRATION DU PEUPEMENT (T)
 obtenue à partir des mesures du flux de sève du 16 mai au 22 août 2002 à Fougères



BILAN DE CARBONE ET CROISSANCE

L'analyse des composantes du bilan annuel de carbone n'est réalisée que sur le site-atelier de Hesse, équipé d'une tour instrumentée permettant de mesurer les flux nets de chaleur, vapeur et CO₂ échangés entre la forêt et l'atmosphère (projet CARBOEUROPE, <http://www.carboeurope.org>).

- Dans le but d'établir le flux net de dioxyde de carbone d'un écosystème forestier, NEE (*Net Ecosystem Exchange*), la technique des corrélations turbulentes est utilisée. Cette technique repose sur des mesures simultanées des concentrations en CO₂ et vapeur d'eau de l'air, au moyen d'un analyseur de gaz rapide infrarouge et des composantes directionnelles de la vitesse du vent. Un balayage informatique génère des données collectées à une fréquence de 10 Hz.

La nuit, le flux de CO₂ échangé est attribué à la seule respiration de l'écosystème (R_{eco}). Le jour, la production primaire brute (GPP pour *Gross Primary Production*) s'ajoute à la respiration. Sous certaines hypothèses, on peut séparer GPP et R_{eco} dans le flux de CO₂ mesuré le jour comme suit. La respiration de l'écosystème le jour peut se déduire par extrapolation des mesures du flux de CO₂ nocturne. Le flux de carbone dû à la production brute, GPP, peut être calculé par différence entre le flux net mesuré et la respiration extrapolée.

[Signalons que l'extrapolation de R_{eco} est faite sans tenir compte d'une réduction de la respiration mitochondriale (Brooks et Farquhar, 1985)].

- À l'échelle de l'année, de fortes variations inter-annuelles de l'assimilation photosynthétique (GPP) et de la respiration de l'écosystème (R_{eco}) apparaissent de 1996 à 2002. Le bilan net annuel (NEE) présente de fortes variations : il est compris entre - 1 et - 6 tonnes de carbone par hectare selon les années. Ces valeurs apparaissent d'autant plus négatives (= "puits de carbone plus élevé") qu'elles sont postérieures à l'éclaircie (figure 10, p. 211).

- Un modèle "couvert" (Granier *et al.*, 2003), calibré sur les flux de CO₂ mesurés en 1997, a été appliqué sur la séquence d'années 1996-2002. Dans ce modèle, nous avons supposé qu'il n'y avait pas de contraintes hydriques, dans le but de calculer une assimilation brute maximale

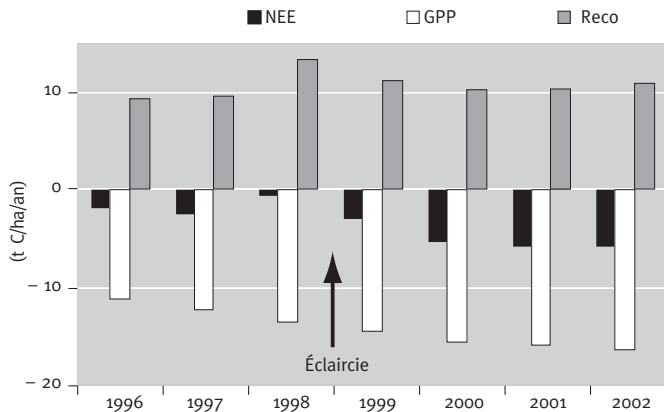


FIGURE 10
VALEURS ANNUELLES
DE L'ASSIMILATION
PHOTOSYNTHÉTIQUE (GPP),
RESPIRATION
DE L'ÉCOSYSTÈME (Reco)
ET BILAN NET DE CARBONE
(NEE)
pour 7 années de mesures
à Hesse
 La flèche repère une éclaircie

(GPP_{max}). Nous avons ensuite calculé la différence entre cette GPP_{max} et la valeur mesurée pour chaque année, qui représente ainsi un déficit d'assimilation de carbone lié à la contrainte hydrique. L'assimilation carbonée (GPP) apparaît fortement diminuée pour les années 1996, 1998 et 2001 (figure 11, ci-dessous), de l'ordre de 2-3 tC/ha. Ces années sont caractérisées par un déficit hydrique élevé (figure 6, p. 208) et cette relation fait apparaître un lien étroit entre le cycle du carbone et le déficit en eau de la hêtraie. Un calcul indépendant de l'incrément net annuel en biomasse a été réalisé à partir des lois allométriques et des inventaires annuels en circonférence. Il montre que l'accroissement net annuel en biomasse est lui aussi relié à l'indice de stress hydrique, avec un coefficient de détermination élevé ($r^2 = 0,72$) (figure 12, ci-dessous).

Finalement, la cohérence entre les approches a été évaluée en comparant le flux net de carbone (NEE) et la biomasse totale du peuplement (figure 13, p. 212). D'une manière globale, la fixation

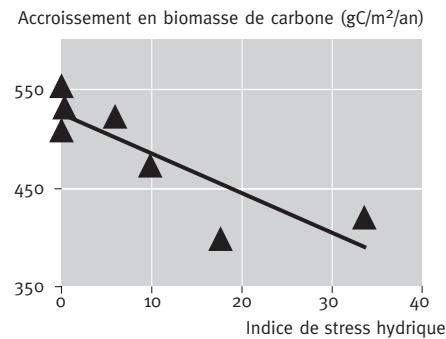
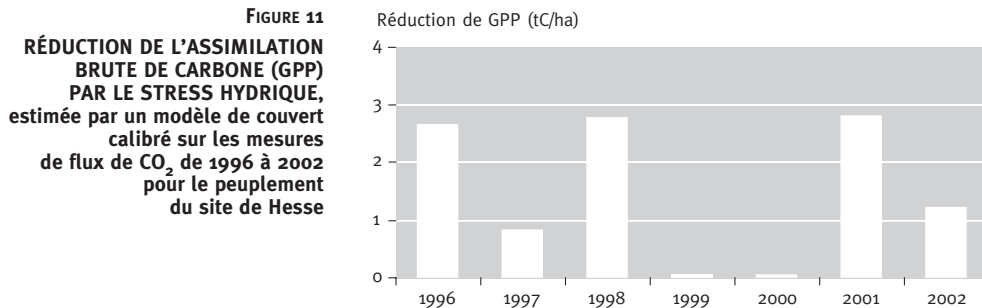
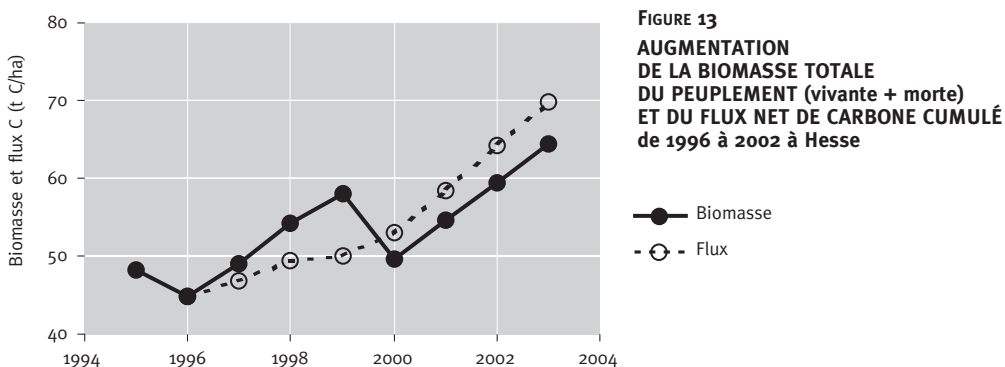


FIGURE 12
ACCROISSEMENT ANNUEL TOTAL DU PEUPLEMENT
en fonction de l'indice de stress hydrique
pendant la saison de végétation
pour les années 1996 à 2002 à Hesse



TABEAU IV Analyse statistique des variations inter-annuelles de l'assimilation brute à Hesse de 1996 à 2002

Variable explicative	% variance expliquée
Nombre de jours de stress	50,7
LAI	21,6
Total	72,3

du carbone et l'accroissement du peuplement augmentent en parallèle. Toutefois, des divergences importantes apparaissent, axées autour de 1999 (année avec éclaircie et exportations de biomasse). Une partie des différences entre ces deux courbes est expliquée par la mortalité (tiges-branches), qu'il est encore difficile d'évaluer.

- Les facteurs déterminant les entrées annuelles de carbone ont été recherchés. Pour cela, une analyse de facteurs explicatifs des variations inter-annuelles de l'assimilation brute est réalisée. Il apparaît que le déficit hydrique à lui seul explique environ 50 % des variations annuelles et l'indice foliaire (LAI) en explique plus de 20 %. Ainsi, ces deux facteurs déterminent 72,3 % des variations inter-annuelles (tableau IV, ci-dessus).

- Nous avons entrepris de répartir les 15 tonnes/ha/an de carbone assimilé en moyenne sur la période 1996-2002 (cf. figure 10, p. 211) en fonction de son devenir (figure 14, ci-contre).

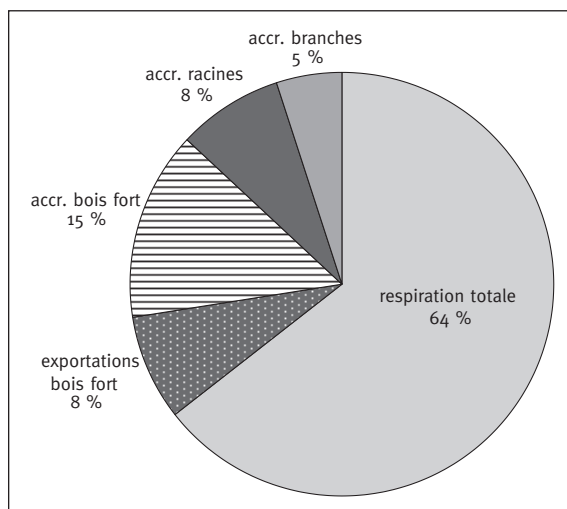


FIGURE 14
DEVENIR DU CARBONE ASSIMILÉ
PAR LE PEUPEMENT DE HESSE
estimation annuelle sur la période 1996-2002

Nous avons déterminé l'allocation du flux net de carbone annuel en utilisant les relations allométriques par compartiment établies par Ottorini et Le Goff (non publié). Il apparaît alors que :

- 64 % est perdu naturellement par les processus de respirations autotrophe et hétérotrophe,
- 5 % est utilisé pour la croissance des branches,
- 8 % sert à l'accroissement des racines,
- 8 % est exporté en bois fort,
- 15 % reste aux accroissements du bois fort.

Au total, 23 % de l'assimilation brute va dans le bois fort.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Cette étude a comparé les facteurs hydriques déterminant la croissance des Hêtres à Hesse et à Fougères.

L'hypothèse d'une différence de sensibilité des flux d'eau aux variables climatiques ou à la contrainte hydrique entre ces deux peuplements est écartée par nos résultats puisque l'eau est transpirée de façon analogue à Hesse et Fougères. Quant à l'interception, elle varie fortement selon la pluviométrie : la quantité de pluie et l'intensité de l'averse mais elle est bien conservée entre les deux sites. Les deux sites, de couvert foliaire (ou indice foliaire) semblable, interceptent globalement les pluies de la même façon puisque les interceptions sont de 17 % à Hesse et de 19 % à Fougères. Ainsi, aucune différence liée à la pluviométrie au sol n'interfère dans la recharge de la réserve en eau des deux peuplements, avant l'éclaircie de 2003.

La détermination des contraintes climatiques a été abordée de deux manières :

- annuellement, à partir de moyennes des pluviométries, des températures et du nombre de jours de gel ;
- et par calcul de bilan hydrique journalier.

En réponse au régime thermique annuel, la durée potentielle de la saison de végétation est supérieure à Fougères où la hêtraie bénéficie de surcroît de précipitations plus abondantes au cours de l'année. De plus, on a montré qu'à Hesse les déficits hydriques sont plus intenses, plus fréquents au cours de la saison de végétation et répétitifs d'année en année, par modélisation du bilan hydrique. Ainsi, il ressort que les contraintes hydriques et le contexte climatique du site de Fougères représentent une potentialité de croissance supérieure à celle de Hesse pour la hêtraie.

Le bilan de carbone n'a été établi par des mesures directes que sur le site de Hesse, par la méthode des corrélations turbulentes. Ces mesures, après un certain nombre de corrections et d'hypothèses, permettent d'estimer l'assimilation photosynthétique brute du couvert (GPP) ainsi que la respiration totale de l'écosystème (Reco). L'ordre de grandeur de ces deux termes, de signe différent, est assez proche ; ainsi leur somme algébrique, qui est le bilan net de carbone, varie relativement de façon importante même lorsque GPP et/ou R_{eco} varient peu. Les variations inter-annuelles du bilan de carbone sont particulièrement élevées.

Les bilans hydriques se sont révélés puissants pour expliquer les variations de l'assimilation brute, ils expliquent 50 % de la variance. Tandis que les 21 % de la variance expliqués par l'indice foliaire signalent un effet des interventions sylvicoles.

Le lien entre le bilan de carbone et l'accroissement en biomasse est complexe. Les fortes divergences constatées sont peut-être liées à des problèmes méthodologiques, notamment de quantification de mortalité et variations de stock des sols.

Cette approche a confirmé le rôle capital de l'alimentation hydrique des hêtres dans la productivité stationnelle. Une caractérisation comparée de la fertilité minérale des stations reste à établir pour analyser le rôle de la nutrition en éléments minéraux dans les différences de productivité observées entre les sites.

<p>Marianne PEIFFER UMR INRA-UHP "Écologie et Écophysiologie forestières" UR INRA "Biogéochimie des Écosystèmes forestiers" INRA F-54280 CHAMPENOUX (peiffer@nancy.inra.fr)</p>	<p>Noël LE GOFF – Jean-Marc OTTORINI UMR INRA-ENGREF Laboratoire d'Étude de la Ressource Forêt-Bois INRA F-54280 CHAMPENOUX (legoff@nancy.inra.fr) (ottorini@nancy.inra.fr)</p>
<p>Claude NYS UR INRA "Biogéochimie des Écosystèmes forestiers" INRA F-54280 CHAMPENOUX (nys@nancy.inra.fr)</p>	<p>André GRANIER UMR INRA-UHP "Écologie et Écophysiologie forestières" INRA F-54280 CHAMPENOUX (agranier@nancy.inra.fr)</p>

Remerciements

Du site-atelier expérimental au site-atelier conceptuel, ce travail est l'œuvre de collaborations réussies, citons :

Messieurs S. Didier, C. Hossann (Unité Biogéochimie des Écosystèmes forestiers), R. Canta (Croissance et Production), B. Clerc, F. Willm (UMR Écologie et Écophysiologie forestières), C. Marochain (ONF-Fougères), et l'ONF de Sarrebourg dont les compétences techniques et l'ingéniosité créative rivalisent depuis des années avec le défi expérimental de l'"*in situ*"!

Mesdames M. Lebret et S. Huet qui nous ont fourni par leur travail de thèse des données de matières sèches du site de Fougères.

Monsieur M. Marochain qui a collecté les pluies à Fougères.

Et ces Messieurs du Service Techniques et Recherches de l'ONF de Boigny-sur-Bionne d'avoir fourni les inventaires, présents et passés, de la forêt domaniale de Fougères.

Ces travaux ont été réalisés grâce aux financements de l'Office national des Forêts, du GIP-ECOFOR et de l'Union européenne (programme Carboeurope du 6^e PCRD).

BIBLIOGRAPHIE

- AUSSENAC (G.). — Écologie du Hêtre et de la hêtraie : influence du Hêtre sur le cycle de l'eau et sur le microclimat. *In* : Le Hêtre / E. Teissier du Cros, F. Le Tacon, G. Nepveu, J. Pardé, R. Perrin, J. Timbal. — Paris : INRA Éditions, 1981. — pp. 136-145.
- BROOKS (A.), FARQUHAR (G.D.). — Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. — *Planta*, 165, 1985, pp. 397-406.
- GRANIER (A.). — Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 42, n° 2, 1985, pp. 193-200.
- GRANIER (A.), AUBINET (M.), EPRON (D.), FALGE (E.), GUDMUNDSSON (J.), JENSEN (N.O.), KÖSTNER (B.), MATTEUCCI (G.), PILEGAARD (K.), SCHMIDT (M.), TENHUNEN (J.). — Deciduous forests : carbon and water fluxes, balances and ecophysiological determinants. *In* : Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests / R. Valentini Ed. . — Berlin : Springer-Verlag, 2003. — pp. 55-70 (Ecological Studies, 163).
- GRANIER (A.), BADEAU (V.), BRÉDA (N.). — Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. — *Revue forestière française*, vol. XLVII, n° spécial "Modélisation de la croissance des arbres forestiers et de la qualité des bois", 1995, pp. 59-68.
- GRANIER (A.), BIRON (P.), LEMOINE (D.). — Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. — *Agricultural and Forest Meteorology*, 100, 2000, pp. 291-308.
- HUET (S.), FORGEARD (F.), NYS (C.). — Above- and belowground distribution of dry matter and carbon biomass of Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) in a time sequence. — *Annals of Forest Science*, vol. 61, 2004, pp. 683-694.
- LANDMANN (G.), coord. . — Observatoire de recherche en environnement "fonctionnement des écosystèmes forestiers" (F-ORE-T). Rapport 2003. — Paris : ECOFOR, 2004. <http://www.gip-ecofor.org>.
- LEBRET (M.), NYS (C.), FORGEARD (F.). — Litter production in an Atlantic beech (*Fagus sylvatica* L.) time sequence. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, 2001, pp. 755-768.
- LE GOFF (N.), OTTORINI (J.-M.). — Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. — *Annals of Forest Science*, vol. 58, 2001, pp. 1-13.
- OTTORINI (J.-M.), LE GOFF (N.). — Aspects quantitatifs et qualitatifs de la biomasse. Rapport scientifique final (3^e année). — Convention de recherche ONF-INRA "Étude de la croissance du Hêtre sur le Plateau lorrain", 1999. — 18 p.
- PEIFFER (M.), GRANIER (A.), NYS (C.). — Comparaison de la transpiration de deux hêtraies de plaine aux échelles de l'arbre et de la parcelle. *In* : Les V^{es} journées de l'Écologie fonctionnelle. — Nancy : Centre national de Formation forestière (CNFF-ONF), 2003 (poster).
- SANTA REGINA (I.), TARAZONA (T.), CALVO (R.). — Aboveground biomass in a beech forest and a Scots pine plantation in the Sierra de la Demanda area of northern Spain. — *Annales des Sciences forestières*, vol. 54, 1997, pp. 261-269.

BILAN D'EAU, DE CARBONE ET CROISSANCES COMPARÉES DE DEUX HÊTRAIES DE PLAINE (Résumé)

Les sites-ateliers de Fougères (Ille-et-Vilaine) et Hesse (Moselle) ont servi de base de recherche dans l'établissement des bilans d'eau, de carbone et de la croissance des hêtraies de plaine. La structure et le fonctionnement de ces jeunes parcelles sont comparés ; des tarifs estiment les biomasses aériennes et souterraines et permettent d'établir un accroissement annuel. La transpiration a été mesurée par des capteurs de flux de sève. L'interception des précipitations est calculée au moyen de mesures de précipitations au sol sous forêt et d'écoulements le long des troncs. Des réponses similaires aux facteurs climatiques sont montrées. Une modélisation simule les contraintes édaphiques. La méthode des corrélations turbulentes a été utilisée pour établir le bilan de carbone sur le site de Hesse : les sources de variabilité inter-annuelle du bilan de carbone sont expliquées par le climat et la gestion forestière. La part de carbone attribuée au bois fort est chiffrée.

WATER BALANCE, CARBON BALANCE AND TREE GROWTH IN TWO LOWLAND BEECH FORESTS (Abstract)

Two long-term experimental sites in lowland beech forests were chosen to study water balance, carbon balance and tree growth. The study was conducted in young beech stands growing in the North West (Fougères) and in the North East (Hesse) of France. Stand characteristics and functioning are compared. Dendrometric measurements were used to calculate the amount of carbon stored yearly in the aerial and underground biomass of trees. Stand transpiration was estimated with sap flow meters. Throughfall and stemflow were measured to estimate rainfall interception. A daily water balance model was used to quantify drought intensity and duration. The ecosystem carbon exchange between the Hesse beech stand and the atmosphere was measured with an eddy covariance system - annual variations of ecosystem carbon are explained by climate and silvicultural regime. The net annual carbon gain in wood is calculated.
