

Université de Paris-Sud XI
Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale
U.R.A. 2154 Bât. 362
91 405 ORSAY Cedex

I.N.R.A Centre de Recherches forestières
Unité d'Ecophysiologie forestière
Equipe phytoécologie
54280 Champenoux

DENDROCHRONOLOGIE ET MODELISATION :

DEUX APPROCHES COMPLEMENTAIRES POUR COMPRENDRE LA CROISSANCE DES FORETS SUR LE LONG TERME

Application à une expérience de fertilisation dans une hêtraie des Basses-Vosges

Présenté par Cécile Barbaroux

pour l'obtention du DEA d'Ecologie
Filière Ecologie Fonctionnelle
de l'Université Paris XI - Orsay

Septembre 1997

Responsable du DEA : M. Bernard Saugier
Responsables du stage : Mlle Nathalie Bréda
M. Eric Dufrêne
M. Jean François Picard

AVANT-PROPOS

Avant de présenter les résultats de ce travail, je tiens à remercier l'ensemble de l'équipe Phytoécologie forestière à l'INRA de Nancy-Champenoux et l'équipe Ecophysiologie végétale à l'université de Paris XI Orsay, pour leur accueil chaleureux et leur grande disponibilité.

Merci à :

Jean-François PICARD pour m'avoir accepté au sein de son équipe afin de réaliser mon stage de D.E.A.

Eric DUFRENE et Nathalie BREDA, pour m'avoir fait profiter de leurs connaissances scientifiques et pour m'avoir appris la rigueur, indispensable à tout travail de recherche.

Jean-Luc DUPOUEY, Michel BECKER, Vincent BADEAU et François LEBOURGEOIS pour leurs compétences et leurs conseils avisés.

Christian KIEFFER, François GEREMIA et Y. LEFEVRE pour leur aide précieuse dans les mesures de terrain.

François LE TACON et H. OSWALD pour avoir installé le dispositif de Darney, et C. NYS pour sa précieuse collaboration.

Valérie LE DANTEC, Claire DAMESIN, Isabelle PLANCHAIS, Florence VINIT-DUNAND, Nicolas BARRIERE, Anne DUQUESNAY, Patrick BEHR, Pauline et Mélanie pour leur soutien moral et leur bonne humeur.

Mes parents.

La forêt de Darney.

TABLE DES MATIERES

I. INTRODUCTION	3
II. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE	4
A. CLIMAT ET CROISSANCE.....	4
B. FERTILISATION ET CROISSANCE.....	5
C. MODELES DE BILAN CARBONE.....	6
III. MATERIELS ET METHODES	7
A. SITE D'ETUDE.....	7
1. <i>Localisation et topographie</i>	7
2. <i>Climat</i>	7
3. <i>Sol</i>	7
4. <i>Peuplement</i>	8
5. <i>Traitements</i>	9
B. ANALYSE DENDROCHRONOLOGIQUE - PRINCIPES.....	10
1. <i>Echantillonnage</i>	10
2. <i>Interdatation</i>	11
3. <i>Standardisation</i>	12
a) Standardisation à partir de la courbe âge régionale.....	12
(1) Elimination de l'effet de l'âge sur les surfaces de cerne.....	12
(2) Stratification	13
b) Standardisation arbre par arbre	14
C. MODELISATION DU BILAN CARBONE.....	15
1. <i>Principes de fonctionnement et structure</i>	15
2. <i>Description simplifiée par module</i>	16
a) Bilan radiatif.....	16
b) Bilan carboné	17
(1) Strate de LAI - pas de temps horaire	17
(2) Couvert - Journalier.....	18
c) Bilan hydrique	19
(1) Horaire.....	19
(2) Journalier.....	19
3. <i>Choix et détermination des paramètres du modèle CASTANEA</i>	20
D. COMPARAISON DES INDICES DE CROISSANCE DE CERNE AVEC UN MODELE DE BILAN CARBONE.....	21

IV. RESULTATS ET DISCUSSION.....	22
A. EFFET DE LA FERTILISATION SUR LA CROISSANCE RADIALE.....	22
1. <i>Effet de la fertilisation sur la croissance radiale à partir des circonférences à 1,30 m.</i>	22
2. <i>Effet de la fertilisation sur la croissance radiale à partir des indices dendrochronologiques</i>	23
a) Effet de la fertilisation et interaction avec le climat.....	23
b) Prise en compte du statut social	24
c) Effet de la fertilisation selon le statut.....	24
3. <i>Conclusion partielle.....</i>	25
B. RESULTATS DE LA MODELISATION.....	26
1. <i>Tests de sensibilité.....</i>	26
a) Sensibilité à l'indice foliaire (LAI).....	27
b) Sensibilité à la réserve utile du sol (RU).....	28
c) Sensibilité à la teneur en azote foliaire.....	28
2. <i>Variations interannuelles.....</i>	29
a) Analyse par fonction physiologique.....	29
(1) Données climatiques de VITTEL (1974 à 1985).....	29
(2) Données climatiques d' EPINAL (1988 à 1996)	30
b) Comparaison des croissances simulées et des données climatiques pour le témoin.....	30
3. <i>Conclusion partielle.....</i>	31
C. COMPARAISON MODELE - DENDROCHRONOLOGIE.....	31
1. <i>Influence de la fertilisation.....</i>	31
2. <i>Influence du climat</i>	32
3. <i>Conclusion partielle.....</i>	34
V. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES.....	35

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

I. INTRODUCTION

La production de biomasse ligneuse est une des caractéristiques propres des écosystèmes forestiers, dont l'aspect économique intéresse les gestionnaires qui se posent la question de l'amélioration de la production et de la qualité du bois. 3 moyens sont alors à leur disposition :

- la sylviculture, la plus communément utilisée;
- la fertilisation;
- l'amélioration génétique par la sélection d'espèces à croissance plus rapide (l'Eucalyptus, le Peuplier, et pour les résineux : Douglas, Pin maritime ...).

Pour les grandes essences feuillues, telles que le Hêtre ou le Chêne, l'amélioration génétique est en cours de recherche. Par conséquent, les forestiers sélectionnent les arbres au cours des interventions sylvicoles successives, pour aboutir à une régénération naturelle. Cette régénération, dans le cas du hêtre, se heurte à de nombreuses difficultés comme : l'espacement des faînées (5 à 10 ans) et leur insuffisance (Le Tacon et Oswald, 1977). La forêt de Darney (Vosges) est dans un contexte climatique peu favorable à des faînées fréquentes (hiver froid et fréquence des gelées tardives), c'est pourquoi l'amélioration des facteurs édaphiques pouvait augmenter leur production. Parallèlement, le but du dispositif de Darney était aussi de déterminer l'influence de la fertilisation sur la production et la qualité du bois de hêtre. C'est dans ce contexte que l'étude rétrospective de la croissance radiale des arbres a été envisagée 25 ans après la fertilisation.

Le premier objectif de cette étude dendroécologique est d'analyser les effets à long terme de la fertilisation sur la croissance radiale. Le second objectif est d'analyser les interactions entre la fertilisation et la réponse au climat, en prenant en compte le statut social des arbres. Ces 2 objectifs s'inscrivent dans la suite des travaux concernant la réactivation d'anciens dispositifs de fertilisation du hêtre. Il s'agit d'étendre les résultats obtenus par Marsalle (1996) sur le dispositif de Fougères (ouest de la France), dans un autre contexte climatique, et sur une station de fertilité initiale meilleure. Le peuplement de Darney étant plus âgé, la réactivité des arbres à la fertilisation appliquée à la même date sera comparée à celle des arbres de Fougères.

Enfin le troisième objectif, à la fois prospectif et novateur, est d'utiliser une modélisation des flux d'eau et de carbone, à l'échelle du peuplement, comme un outil complémentaire pour l'interprétation physiologique des variations de croissance du dispositif de Darney. Il s'agit ici de tester le modèle à l'échelle interannuelle en confrontant les simulations de production de biomasse à des indices de croissance dendrochronologiques. C'est aussi l'occasion de paramétrer et de tester le modèle dans un contexte climatique et forestier autre que celui de la forêt de Fontainebleau.

II. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

A. CLIMAT ET CROISSANCE

Depuis la découverte de la Dendrochronologie dans les années 1900 par l'américain A.E. Douglass, cette technique d'analyse des cernes s'est principalement orientée vers les rapports existants entre la croissance et le climat (dendroclimatologie), puis elle s'est associée à l'écologie (dendroécologie) pour répondre aux variations des conditions environnementales (P. de Martin, 1974). En effet, l'arbre étant tributaire de son environnement, il apparaît comme un intégrateur complexe des conditions extérieures, dont les cernes sont le principal témoin.

En France, les travaux de Becker (1987) se sont tournés il y a 10 ans vers l'étude des tendances de la croissance radiale suite au dépérissement des forêts (Sapin des Vosges et du Jura) depuis les années 1970. Ces résultats mettent en évidence une tendance à l'augmentation de la croissance radiale sur les 100 dernières années, que l'on retrouve pour les forêts boréales d'Europe et d'Amérique du Nord et les forêts tempérées d'altitude. Des études plus récentes ont également été effectuées sur le hêtre dans les Vosges et montrent une tendance à l'augmentation de la croissance de +90% entre 1850 et 1990 (Picard, 1995). Des observations similaires pour de nombreuses espèces ligneuses (*Picea abies*, *Quercus petraea* et *robur*, *Abies alba*, *Pinus nigra*), entrent donc dans le cadre de la problématique des effets à long terme des changements globaux sur les écosystèmes forestiers : effets liés à l'augmentation de la teneur en CO₂ atmosphérique (combustion des composés fossiles), aux changements climatiques (effets de serre), à la pollution atmosphérique (impact des dépôts azotés)...

Les relations interannuelles entre la surface du cerne et le climat ont été mises en évidence par des modèles bioclimatiques pour différentes espèces (sur *Fagus sylvatica* par Badeau, 1995, et Dupouey *et al.*, 1993; sur *Pinus nigra* par Lebourgeois, 1995; sur le Douglas par Livingston et Spittlehouse, 1996). En effet, les variations interannuelles des largeurs ou des surfaces de cernes peuvent être corrélées aux variations stochastiques des facteurs climatiques susceptibles d'agir sur la croissance. Il est possible de construire une relation statistique entre les surfaces de cernes et les variables climatiques. Pour modéliser la réponse des arbres au climat, on peut tout d'abord supposer l'existence d'une relation linéaire simple développée a priori ou déduite par des analyses de corrélations (Fritts, 1976). Badeau (1995) a utilisé les sorties d'un modèle bioclimatique de bilan hydrique (basé sur l'analyse des corrélations entre les variables et les méthodes de régressions multiples) pour mettre en évidence les variables synthétiques caractérisant les déficits hydriques, les plus déterminantes pour la croissance radiale du hêtre sur les plateaux calcaires de Lorraine. Pour le hêtre, les arrière-effets d'une année à l'autre sur la croissance radiale ne remontent pas au-delà de l'année précédente. Une fois ces arrière-effets dégagés, Badeau met en évidence le rôle prépondérant des déficits de réserve en eau du sol des mois de juin, juillet et août pour la croissance du hêtre (55 % de la variance interannuelle est expliquée avec les seuls déficits de l'année).

Le niveau de croissance d'une année dépend du niveau de croissance des années précédentes (Fritts, 1976), mais est également très dépendant des conditions climatiques précédant le début de la saison végétative. De fortes températures (ou une forte évapotranspiration potentielle) aux mois de mars et avril sont préjudiciables à la croissance. Il semblerait que les bourgeons et le cambium du hêtre aient besoin d'être vernalisés. Cependant, s'il est bien résistant aux froids rigoureux de l'hiver, le hêtre est particulièrement sensible aux gelées de printemps (Becker, 1981). Enfin, parmi les facteurs climatiques favorisant la croissance du hêtre, les températures automnales douces (températures minimales pas trop basses) de l'année précédente jouent un rôle non négligeable.

B. FERTILISATION ET CROISSANCE

Ce n'est qu'à la fin des années cinquante que sont instaurés les fondements scientifiques de la fertilisation forestière (Duchaufour, 1958). La fertilisation forestière présente une certaine spécificité par rapport à l'agriculture. En effet, les exportations étant faibles en milieu forestier et la durée de vie des peuplements longue, le but premier n'est pas seulement une alimentation immédiate des arbres (pour compenser une faible nutrition), mais également la restauration et/ou le maintien d'une minéralisation rapide de la matière organique (Bonneau, 1995). D'après cet auteur, la fertilisation à appliquer varie avec l'espèce, et elle peut être utile à tout âge du peuplement. Cependant, pour une même espèce, la fertilisation optimale peut varier suivant l'âge. De plus, tous les éléments minéraux ont une influence sur la croissance mais leur dynamique varie selon l'élément ou les combinaisons d'éléments (Becker, 1990).

Le calcium est généralement utilisé pour réduire l'acidité des sols, et le phosphore et l'azote pour favoriser la microflore et la microfaune. Ensuite, la fertilité sera maintenue grâce à l'évolution de l'humus vers un type mull.

Sous la végétation forestière et en milieu calcaire, l'évolution normale des sols est l'acidification, résultant de la lixiviation des cations, et des exportations de biomasse par les récoltes de bois. Beaucoup de hêtraies des Basses-Vosges développées sur des substrats naturellement pauvres, le plus souvent de nature gréseuse, sont caractérisées par une extrême désaturation du complexe absorbant du sol et par une activité biologique très réduite, qui retentit sur l'ensemble du cycle biogéochimique (Toutain *et al.*, 1988). Cette faible activité biologique se traduit par la formation d'un humus de type moder et par l'accumulation de litière où sont bloqués les éléments minéraux qui deviennent ainsi inaccessibles à la végétation forestière.

Un niveau de fertilité aussi bas a des conséquences diverses. La production forestière potentielle se trouve réduite. La régénération naturelle du hêtre devient difficile. Les peuplements forestiers installés sur de tels milieux sont moins aptes à résister aux agressions de toute nature. Cependant ces processus de désaturation et d'acidification peuvent se corriger par un apport d'éléments minéraux majeurs (azote, phosphore et potassium) ou d'un chaulage. Diagne (1982) a déjà démontré, sur l'essai de fertilisation en forêt de Darney, que dix ans après l'apport d'éléments minéraux (calcium et traitement complet NPKCa), un humus de type moder se transforme en mull avec installation d'une microflore et d'une microfaune très actives qui accélèrent la minéralisation de la matière organique. De plus, Diagne a mis en évidence, sur ce dispositif, un gain d'accroissement en surface terrière sur 5 ans de 18% par apport de Ca et de 26% pour le traitement complet NPKCa. Plus tôt, Hubert (1979) a mis en évidence un effet très positif de l'apport d'azote, phosphore, et potassium en complément du calcaire (NPKCa₁ et NPKCa₂) par l'analyse des circonférences à 1,30 m. Elle constate également que le rapport de dominance n'est pas changé depuis 1972 et que les arbres de petits diamètres ont peu réagi à la fertilisation.

En général, peu d'expériences de fertilisation ont été effectuées sur le hêtre. Dans l'ouest de la France, sur une hêtraie adulte acidiphile, Gruat (1995) a tout d'abord montré par des mesures de circonférence qu'un apport combiné d'azote et de calcium, complété ou non de phosphore et de potassium, avait un effet plus favorable sur la croissance radiale des arbres qu'un simple apport de calcium. Ensuite, Marsalle (1996) a mis en évidence, par analyse dendrochronologique, un effet à la fois rapide et durable de la fertilisation complète (NPKCa), significative 3 ans après l'apport, qui a permis un gain en accroissement de 20% en 20 ans. Cette étude a également montré un effet dépressif de l'azote et du phosphore, respectivement -11% et -4% par rapport aux témoins, ainsi que l'effet positif du traitement calcium pendant les périodes de sécheresse.

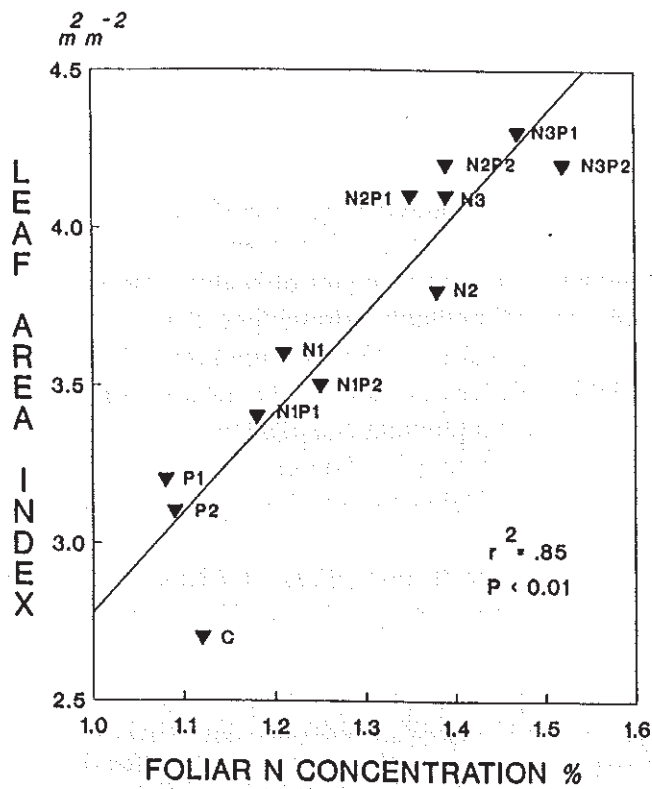


Figure 1 a : Relation entre l'indice foliaire (Leaf Area Index) et la concentration en azote foliaire (% matière sèche) chez *Pinus taeda* après la fertilisation pour la parcelle 3. Le code des traitements est : C = témoin sans fertilisation, N1 = 112 N, N2 = 224 N, N3 = 336 N, P1 = 28 P, P2 = 56 P, l'ensemble étant en kg/ha (Vose et Allen, 1988).

Figure 1 b : Relation entre la croissance annuelle en volume de tronc (Volume Growth) et l'indice foliaire (Leaf Area Index) après la fertilisation pour la parcelle 3. Le code des traitements est identique à celui de la figure 1 a (Vose et Allen, 1988).

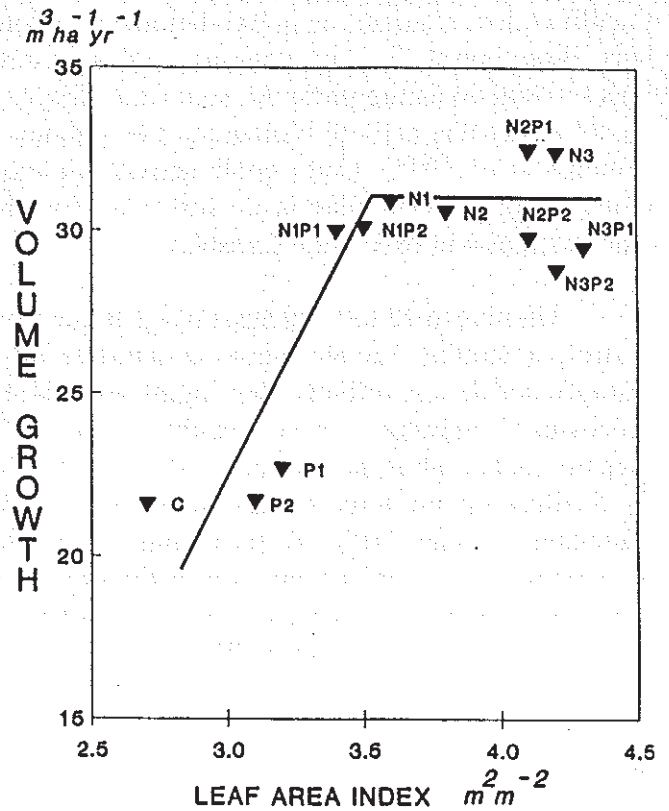
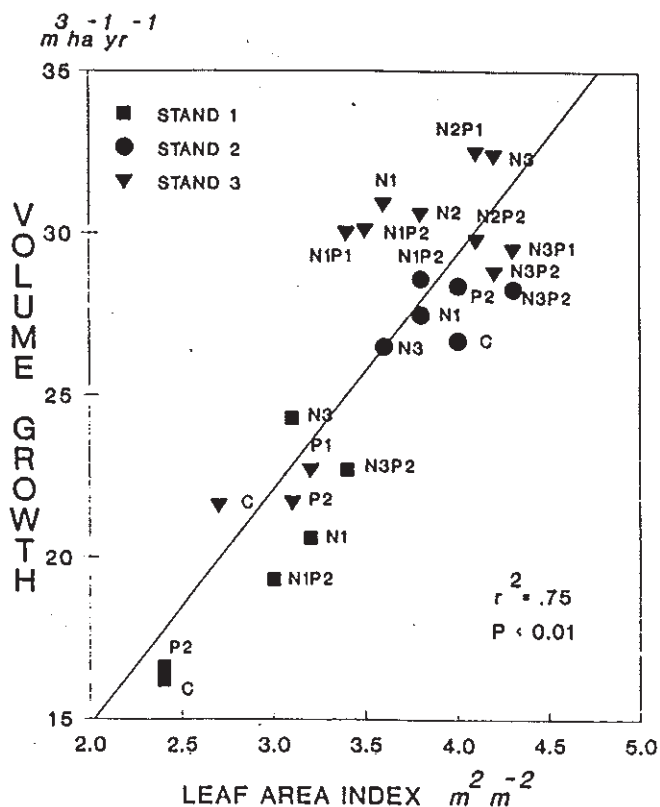


Figure 1 c : Relation entre la croissance annuelle en volume de tronc (Volume Growth) et l'indice foliaire (Leaf Area Index) pour les différents traitements et les différentes parcelles. Le code des traitements est identique à celui de la figure 1 a. Parcelle 1 = ■, parcelle 2 = ● et parcelle 3 = ▼ (Vose et Allen, 1988).



Enfin d'autres essais sur différentes espèces résineuses ont montré des effets controversés de l'apport d'azote. En effet, des effets négatifs de l'azote ont été observés sur le Sapin (Becker, 1990), sur le pin maritime (Lemoine, 1993), sur l'Épicéa (Fehlen, 1992), contrairement à des apports combinés. De plus, Becker (1990) et Fehlen (1992) constatent que les conditions climatiques qui suivent la fertilisation, influent sur la réponse des arbres. Ainsi, l'effet positif de l'azote et du phosphore se révélerait dans des conditions climatiques favorables, contrairement au calcium. Enfin, la compétition entre les arbres affecte leur réaction à la fertilisation et cette réaction varie selon l'élément apporté : le calcium favoriserait les dominants, et l'azote les codominants et dominés.

D'autre part, l'influence de la fertilisation sur l'indice foliaire est encore peu connu. Cependant, certains travaux sur résineux ont montré que la fertilisation fait augmenter l'indice foliaire (LAI) et la production en volume (en $\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$, Gholz *et al.*, 1991). Toutefois, sur les stations à faible réserve utile, la croissance est limitée malgré une augmentation du LAI, en raison d'une interaction avec le déficit hydrique (cf. figure 1a, b et c, Vose and Allen, 1988).

C. MODELES DE BILAN CARBONE

Depuis deux décennies, les modèles visant à simuler les bilans carbonés et hydriques des écosystèmes forestiers ont connu un développement considérable (Landsberg *et al.*, 1991). Plus récemment, en relation avec les problèmes de pollution, on a aussi cherché à simuler le bilan d'azote et parfois d'autres minéraux (Tiktak and Grinsven, 1995). S'il existe de nombreux modèles, peu sont publiés et/ou divulgués; et même si c'est le cas, il est souvent difficile et très long de comprendre le détail de chacun d'eux. Tous ces modèles ont des modules pour simuler tout ou une partie des processus suivants : l'interception du rayonnement par le couvert, l'assimilation et la transpiration foliaire et celles du couvert, la respiration d'entretien des organes, leur croissance et leur mortalité, l'interception de la pluie et l'évapotranspiration du couvert, la minéralisation de l'azote dans le sol et son prélèvement par les racines, etc ...

Les modèles existants diffèrent par le choix des processus étudiés, le détail dans lequel on étudie chacun d'eux et la façon dont ils sont couplés entre eux. Dans le modèle MAESTRO (Wang et Jarvis, 1990) par exemple, l'interception du rayonnement, l'assimilation photosynthétique et la transpiration sont simulées avec un grand luxe de détails ce qui permet d'une part d'avoir une vision spatiale (en 3 dimensions) de ces phénomènes, et d'autre part de simuler correctement ces processus sur des forêts hétérogènes et/ou à couvert discontinu (jeune âge, plantation, etc..). En contre partie, les temps de calcul et surtout le nombre de paramètres nécessaires ne permettent pas d'utiliser MAESTRO sur des longues périodes de temps (de la demi heure à la saison maximum). D'autre part, ce modèle ne simule pas la croissance.

D'autres modèles comme BIOMASS (McMurtrie *et al.*, 1990) ou CASTANEA simulent uniquement la variabilité verticale du couvert (ils font donc l'hypothèse d'une homogénéité horizontale), ce qui les rend plus aptes à des prédictions sur de longues périodes de temps (depuis la journée jusqu'en pluriannuels). Ils simulent aussi le bilan hydrique et la croissance des organes à un pas de temps journalier. En contre partie, ces modèles ne sont pas aptes à décrire le fonctionnement de couverts discontinus. Dans certains cas, on peut utiliser des modèles comme MAESTRO pour vérifier si des modèles "plus simples" ne sont pas sortis de leur domaine de validité.

III. MATERIELS ET METHODES

A. SITE D'ETUDE

1. Localisation et topographie

Le dispositif expérimental a été installé en forêt domaniale de Darney (Basses Vosges) par Le Tacon et Oswald en 1971-72, dans les parcelles 453-454 (anciennement parcelle 1 et 2 de la 6^e série), au lieu dit "la Grange Bresson". La superficie totale du dispositif (Hêtraie-chênaie acidiphile) est de 10 ha. L'altitude moyenne est de 400 m, et la pente est faible (5%) à nulle.

2. Climat

Le climat de la forêt de Darney est de type lorrain. La pluviosité est de 950 mm, assez bien répartie au cours de l'année avec un léger maximum en juillet et août et un léger minimum en janvier, février et mars. La température moyenne de juillet est de 17°C et celle de janvier de 0,5°C (Tableau I). Les vents dominants soufflent en direction du sud-sud ouest, avec une vitesse moyenne de 3 m/seconde.

Tableau I : Précipitation et températures moyennes (sur la période 1950-1980) pour la station météorologique de Vittel (Vosges), d'après Kessler et Chambraud (1990). En moyenne 102 jours de gelées par an.

	Jan	Fév	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Année
P (mm)	80	80	70	60	70	70	70	90	70	60	90	90	900
T (°C)													
moy.	0,5	1,5	4,5	8	12	15,5	17	16,5	14	9,5	4	0,5	8,65
min.	-2	-2	0	3	7	10	11	11	9	5	1	-2	4,3
max.	3	5	9	13	17	21	23	22	19	14	7	3	13

3. Sol

Les sols sont développés sur grès intermédiaire du Trias, "pollués" par des limons en certains endroits. Lors de la mise en place du dispositif, ils variaient du sol brun acide à mull oligotrophe au sol brun acide à moder. Deux fosses pédologiques ont été ouvertes mécaniquement jusqu'à une profondeur de 2 m, dans les parcelles témoin et NPKCa. La description du profil pédologique actuel a été réalisée par Y. Lefèvre le 30/04/1997, dont les résultats pour la parcelle témoin sont présentés dans le **tableau II**. La zone prospectable par les racines s'étend jusqu'à 1,50 m environ. A cette profondeur, les quelques racines observées présentent une structure fine et très ramifiée.

Tableau II : Description du profil pédologique de la fosse témoin (S= sable, L= limon, a= argile, MO= matière organique).

horizons			couleur	texture	structure	taches	compacité	éléments grossiers	racines
nomenclature	profondeur (cm)	limites							
A1	0-12	irrégulière	brun-noir	LSa	grumeleux fin		meuble		
(B)1	12-52		brun	LSa	polyédrique émoussé	MO + galeries (lombrics)	meuble	cailloux	dense tout diamètre
(B)2	52-92	graduelle	brun	LSa	polyédrique émoussé	MO+ galeries	meuble		moy à fines
B/C	92-127	ondulée	brun-beige	LS	polyédrique	altération	moyenne	cailloux	oui
C	127-180	irrégulière	beige	S		altération-rubéfaction	médiocre	blocs horizontaux	rare fines

4. Peuplement

L'essai de fertilisation a été installé dans une futaie adulte de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), âgés de 110 ans en 1972 (soit 140 ans en moyenne en 1996), avec une faible proportion de chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl. : 10%). Il s'agit d'un peuplement issu d'une régénération naturelle (Le Tacon et Oswald, 1977).

Au sujet de la gestion sylvicole de la forêt de Darney Martinville (cf. **tableau III**), les rares archives ne sont pas exhaustives et aucune archive n'est disponible avant 1948. Il apparaît toutefois que des coupes d'améliorations ont été effectuées pendant les hivers 1948, 1956 et 1977, et que la coupe prévue en 1984 n'a pas été réalisée en raison de la tornade survenue le 11 juillet 1984. Les prélèvements effectués à cette date correspondent à la récolte des chablis.

Tableau III : Régime des éclaircies pour le hêtre et le chêne, dans les deux parcelles expérimentales (d'après ONF, Epinal)

Années	parcelle 453		parcelle 454		Nature des coupes
	nb d'arbres	volume (m ³)	nb d'arbres	volume (m ³)	
1948	324	164	192	92	amélioration
1956	801	413	750	463	amélioration
1977	585	575	510		amélioration
1984	434	430		396	non effectuées-chablis

A l'automne 1996, la hauteur dominante dans le dispositif est d'environ 32 m, la densité du peuplement est de 194 tiges par hectare en moyenne, et la circonférence moyenne à 1,30 m varie de 124 à 132 cm, selon le traitement.

La végétation climacique se rattache à l'association du Luzulo-fagetum, avec une flore de sous bois composée de : *Deschampsia flexuosa* (Canche flexueuse), *Luzula luzuloides*, *Luzula sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus fruticosus*, et *Rubus idaeus*, *Polytrichum formosum*.

5. Traitements

Le dispositif (cf. annexe 1a) a été installé par Le Tacon et Oswald en 1971, et a été décrit en détail dans leur article de 1977. Nous n'en reprendrons ici que les caractéristiques essentielles.

Le choix des traitements s'est fait par rapport aux analyses foliaires qui avaient montré une carence en calcium et parfois en phosphore pour le hêtre des Basses-Vosges.

Initialement, le dispositif comprenait 6 traitements (T, P, Ca₂, PCa₁, NPKCa₁, NPKCa₂), répété dans 5 blocs aussi homogènes que possible (soit 30 placeaux au total), choisis notamment en fonction du type d'humus et de la surface terrière initiale. Le passage de la tornade le 11/07/84 a affecté une partie du dispositif de façon assez hétérogène (cf. annexe 1a et b), ce qui a conduit au regroupement des blocs I et V, soit 24 placeaux restants. Pour chaque bloc, le type d'humus est indiqué ci-dessous :

- Bloc I : Mull
- Bloc II : Moder, Mull Moder
- Bloc III : Mull Moder
- Bloc IV : Moder

L'analyse dendrochronologique a porté sur l'ensemble du dispositif disponible, au total 24 placeaux (6 traitements répétés 4 fois) couvrant une superficie de 5 ha environ. Les différents traitements ont été appliqués sur des placettes de 3025 m² (55 x 55 m), comprenant une bande d'isolement de 7,50 m de large :

- Témoins (T) pas de fertilisation;
- Phosphate (P) 240 kg/ha de P₂O₅ sous forme de supertriple à 45%;
- Calcium (Ca₂) 1500 kg/ha de CaO sous forme de carbonate ou de chaux vive;
- Phosphate-Calcium (PCa₁) 1500 kg/ha de scories à 16% de P₂O₅ soit 240 kg de P₂O₅ et 675 kg de CaO;
- Complet 1 (NPKCa₁)
200 kg/ha d'azote apportés sous forme d'ammonitrate à 33%;
240 kg/ha de P₂O₅ sous forme de scories à 16%;
675 kg/ha de CaO provenant des scories;
150 kg/ha de K₂O sous forme de sulfate de potassium à 50%.
- Complet 2 (NPKCa₂)
200 kg/ha d'azote sous forme d'ammonitrate à 33%;
240 kg/ha de P₂O₅ sous forme de scories à 16%;
1500 kg/ha de CaO dot 675 kg provenant des scories et 825 kg par apport de calcaire;
150 kg/ha de K₂O sous forme de sulfate de potassium à 50%.

Le phosphore, le calcium et le potassium ont été apportés en surface au cours de l'hiver 1971-1972; l'azote a été apporté en deux fois, aux printemps 1972 et 1973 (100 kg à chaque passage).

B. ANALYSE DENDROCHRONOLOGIQUE - PRINCIPES

1. Echantillonnage

Dans chacun des 24 placeaux du dispositif, tous les hêtres situés dans la partie centrale (40x40 m, soit 1600 m²) ont été carottés (sauf les arbres fortement dominés). L'échantillon total de l'étude comporte 745 hêtres. Le nombre d'arbres par placette varie de 20 à 45. Chaque arbre a été mesuré (circonférence à 1,30 m en cm et hauteur totale) et son statut social a été défini selon 4 classes (dominant, codominant, codominé et dominé). En effet, des études précédentes ont clairement mis en évidence une variation de la réponse des arbres à la fertilisation selon leur statut social (Becker, 1990 ; Lebourgeois *et al.*, 1993, Marsalle, 1996). Les caractéristiques moyennes de l'échantillon sont résumées pour chaque traitement (moyenne de 4 répétitions) dans le **tableau IV**:

Tableau IV : Caractéristiques moyennes des données dendrométriques individuelles par traitement.

	T	P	Ca ₂	PCa ₁	NPKCa ₁	NPKCa ₂
Nb d'arbres	121	133	117	129	115	129
Age moyen (ans)	141	139	140	140	139	139
Circonf. (cm)	132	124	130	126	129	126
Nb Dominants	43	28	40	33	43	36
Nb Codominants	48	75	54	58	52	64
Nb Codominés	27	25	23	31	18	23
Nb Dominés	3	5	0	7	2	6

La croissance radiale des arbres a été appréhendée de deux manières :

- par comparaison d'inventaires des circonférences à 1,30 m des arbres. En effet, le suivi des mesures de circonférences a été régulièrement effectué depuis 1972 jusqu'en 1979, puis C. Nys a repris les mesures à partir de 1994.
- par analyse rétrospective des accroissements annuels mesurés à partir des carottes de sondage.

Dans cette étude, les mesures de circonférences ont fait l'objet d'une analyse statistique avec la procédure GLM du logiciel SAS (1988) et le test de comparaison de moyenne de Bonferroni (seuil de significativité de 5%), afin de mettre en évidence l'effet de la fertilisation et du statut initial de l'arbre à partir de simples critères dendrométriques de terrain.

Les carottes ont été prélevées en septembre-octobre 1996, c'est-à-dire suffisamment tard en saison pour que le cerne de 1996 soit complet.

Chaque arbre a été carotté à coeur à 1,30 m (1 carotte par arbre), suivant une orientation sud-nord, à l'aide d'une tarière de Pressler de 5 mm de diamètre intérieur, adaptée sur un moteur thermique.

Chaque carotte a été ensuite répertoriée selon une nomenclature rigoureuse spécifiant le numéro de l'arbre, l'appartenance à un bloc (I, II, III, IV) et à un traitement (T, P, Ca₂, PCa₁, NPKCa₁, NPKCa₂). Par exemple :

II Ca₂ 17 = Bloc II, Traitement calcium, arbre 17.

Tableau V : Années caractéristiques pour le Hêtre en forêt de Darney. Seules les années pour lesquelles au moins 70% des arbres ont eu le même comportement ont été indiquées.

Année	Fréquence de l'évolution interannuelle (%)			Ecart relatif moyen (%)	Effectif d'arbres
	Augmentation	Diminution	Maintien		
1996	6	78	14	-25	745
1993	73	8	18	43	745
1989	7	77	14	-23	745
1985	66	14	19	61	745
1983	12	68	19	-12	745
1982	74	6	18	82	745
1981	5	80	13	-29	745
1979	71	9	18	66	745
1976	1	95	2	-47	745
1975	73	8	18	52	745
1967	88	3	7	79	745
1966	84	8	7	78	745
1963	10	72	17	-19	745
1961	75	9	15	54	745
1959	6	80	12	-26	745
1958	95	2	1	326	745
1957	2	93	4	-54	745
1955	78	4	16	36	745
1951	81	6	12	45	745
1949	76	13	10	73	745
1948	10	78	11	-32	745
1945	2	90	7	-40	745
1944	75	6	18	63	745
1942	4	87	7	-36	745
1939	75	5	19	46	745
1937	3	86	10	-28	745
1934	2	81	15	-20	745
1933	4	72	23	-18	745
1932	87	1	11	39	745
1931	88	1	10	78	745
1930	5	80	14	-28	745
1923	88	2	9	45	745
1917	7	73	18	-17	745
1914	73	6	19	32	745
1913	86	3	9	79	745
1912	2	92	5	-48	745
1894	78	4	17	36	735
1885	2	82	15	-22	722
1887	7	77	14	-22	728
1879	86	6	7	71	704
1874	6	85	7	-35	689
1870	5	88	5	-47	651
1871	92	3	4	161	665
1869	88	6	4	90	643
1868	4	89	6	-30	639
1866	87	5	6	74	615
1865	6	84	9	-28	595
1858	7	84	8	-29	372

Les trous de sondage ont ensuite été rebouchés avec des tourillons de Hêtre traités au mercurothiolate de sodium (fongicide), et la plaie de l'écorce a été étanchéifiée par un cicatrisant (mastic horticole).

Avant la saisie des largeurs de cernes, chaque carotte a été planée. Cette opération consiste à éliminer à l'aide d'une lame tranchante, perpendiculairement au fil du bois, environ 1/3 de l'épaisseur des échantillons. Ceci permet de rendre les limites de cernes plus distinctes et de révéler d'éventuels cernes très fins (Bert, 1992). Pour faciliter la saisie des cernes, chaque carotte est ensuite observée sous une loupe binoculaire et les années décadaires sont repérées. Par cette méthode, on parvient à lever certaines ambiguïtés concernant la limite des cernes.

Les largeurs de cernes ont été ensuite mesurées au centième de millimètre à l'aide d'un système vidéo-informatisé spécifique.

Dans le cas où la carotte ne passe pas exactement à la moelle, la distance au coeur est estimée en faisant coïncider la limite du dernier cerne mesuré avec la limite d'un cerne représenté sur une coupe transversale théorique de l'arbre. Le nombre de cernes manquants entre l'extrémité de la carotte et la moelle est estimé en calculant le rapport entre cette distance et la moyenne des largeurs des cinq derniers cernes mesurés. L'âge de l'arbre (à 1,30 m) peut alors être estimé.

Au niveau de l'échantillonnage, j'ai participé à toutes les étapes, depuis la collecte jusqu'à l'interdatation.

2. Interdatation

Le principe fondamental de l'interdatation (ou synchronisation) repose sur l'existence "d'années caractéristiques" qui correspondent à des conditions de croissance remarquables. Dans la grande majorité des cas, elles témoignent de l'action limitante ou stimulante du climat sur la croissance radiale (Schweingruber, 1985, 1992).

La détermination des années caractéristiques et l'interdatation se font grâce à l'utilisation d'un programme informatique mis au point par M. Becker. Une année n est considérée comme caractéristique quand :

1. la différence entre la largeur du cerne de l'année n et celle du cerne de l'année $n-1$ est au moins égale à 10% ;
2. l'effectif d'arbres disponible est au minimum de 30, et au moins 70% des arbres présentent le même comportement pour le cerne concerné (si au moins 80% des arbres réagissent de la même façon, l'année est dite très caractéristique).

Les années caractéristiques ayant été définies, une courbe de référence est calculée sur l'ensemble des arbres disponibles (moyenne des largeurs des cernes par date). Chaque série chronologique individuelle est comparée visuellement à cette courbe.

En prenant comme repère les années caractéristiques, il est possible de déceler d'éventuels décalages dans le temps entre le profil individuel d'un arbre et la courbe de référence. Ces décalages peuvent être dus à des erreurs dans la lecture des cernes, ou à l'existence de faux cernes et de cernes manquants. La synchronisation s'opère alors en corrigeant manuellement le profil de l'arbre, par l'ajout ou la suppression de cernes.

Les années caractéristiques pour le Hêtre en forêt de Darney sont présentées dans le **tableau V**.

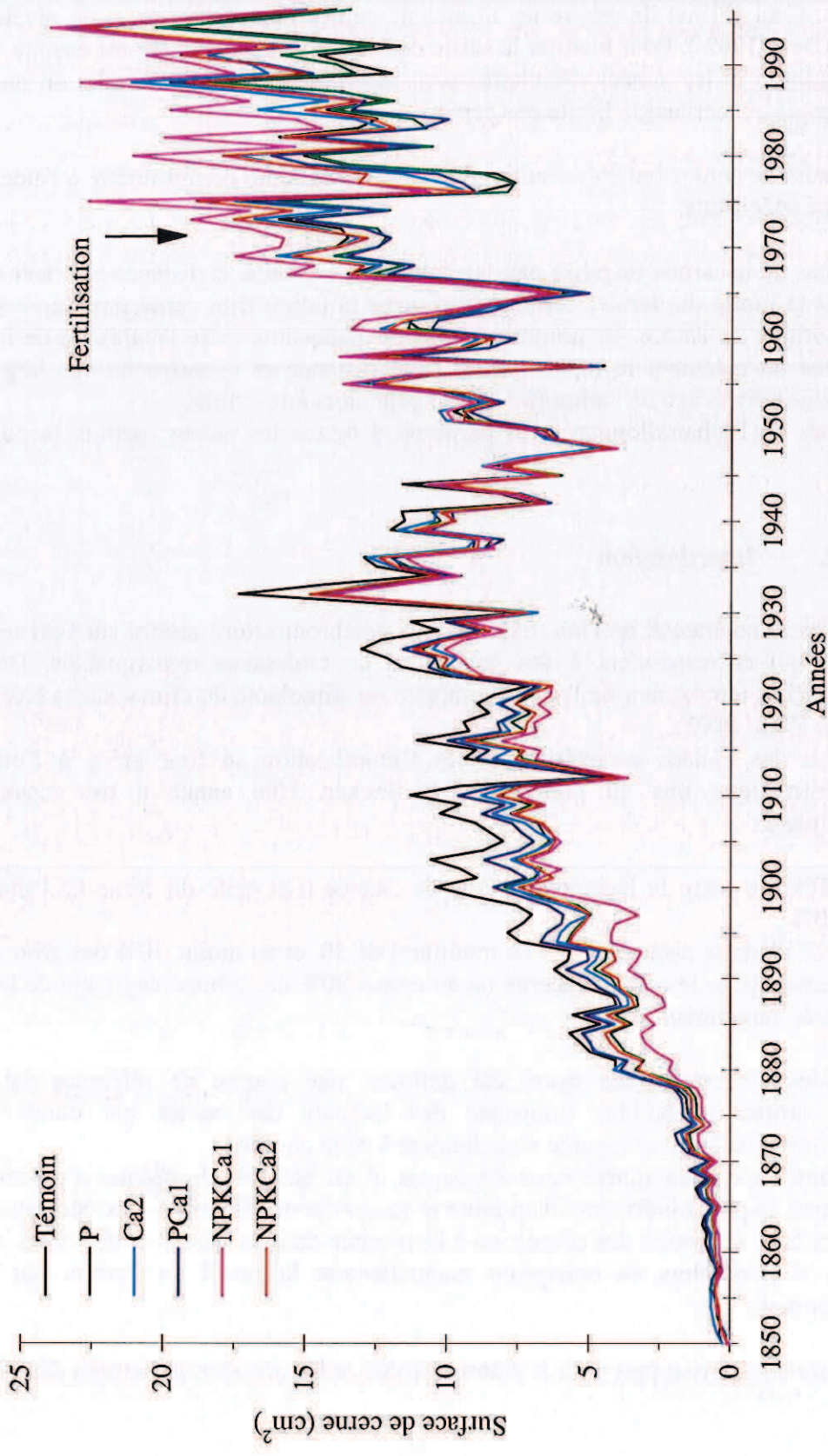


Figure 2. Evolution des surfaces de cerne brutes par traitement.

Chaque largeur de cerne a été ensuite convertie en surface terrière (surface de l'anneau correspondant exprimé en cm²). Celle-ci donne une meilleure estimation de l'accroissement en biomasse et permet de corriger l'effet de la décroissance géométrique de la largeur en fonction de la position relative du cerne par rapport au coeur de l'arbre (Briffa, 1992).

Cependant, la courbe moyenne des surfaces de cernes en fonction de la date (cf. **figure 2**) soulève deux difficultés majeures pour l'analyse directe des données, à savoir :

- l'influence de l'âge sur le niveau de croissance;
- des conditions stationnelles différentes avant la fertilisation, selon les traitements, qui se traduisent par des croissances initiales différentes.

En effet, les surfaces de cernes intègrent plusieurs informations d'ordre climatique, stationnel, d'interactions interannuelles, de vigueur due à l'âge ou au statut de l'arbre, et de tendance à long terme. Une analyse plus poussée des données nécessite donc une standardisation.

3. Standardisation

La standardisation permet de corriger chaque surface de cerne d'un "bruit" indésirable, pour dégager le signal que l'on souhaite analyser. Trois fréquences de signaux sont classiquement reconnues en dendrochronologie : le signal haute fréquence traduit uniquement les variations inter-annuelles de la croissance; le signal moyenne fréquence intègre les variations de croissance à l'échelle de quelques années; le signal basse fréquence intègre les variations de croissance à l'échelle de la décennie, du siècle ou de plusieurs siècles (tendance de croissance).

Dans notre étude, deux standardisations ont été utilisées (cf. **schéma 1**), d'une part afin de répondre à la problématique de l'effet de la fertilisation à long terme (c'est-à-dire une approche plus appliquée du point de vue forestier) et d'autre part afin de comparer des indices de croissance avec les sorties de la modélisation. En effet, une standardisation "classique" permet d'obtenir un niveau général de croissance dégagé de l'effet de l'âge, et d'étudier les signaux de haute, moyenne, et basse fréquence. A l'inverse, une standardisation arbre par arbre ne conserve que le signal haute fréquence, ce qui permettra de comparer les croissances des cernes avec les sorties du modèle car toute tendance dans la croissance est alors enlevée. Toutefois, au niveau des résultats de l'effet de la fertilisation sur la croissance radiale, les deux analyses dendrochronologiques seront utilisées de façon complémentaire.

a) *Standardisation à partir de la courbe âge régionale*

(1) Elimination de l'effet de l'âge sur les surfaces de cerne

Indépendamment des autres facteurs du milieu, la largeur des cernes décroît en fonction du vieillissement biologique normal de l'arbre (Fritts, 1976 ; Becker, 1987). Pour dégager le "signal" fertilisation, il faut donc éliminer l'effet de l'âge par référence au comportement des arbres témoins. En effet, la référence au témoin permet de ne pas introduire d'interaction entre l'âge et l'effet de la fertilisation.

Dans ce cas, la méthode de standardisation consiste à transformer les données brutes de surface de cerne en indices afin de pouvoir comparer des cernes élaborés à la même date mais d'âges courants différents (âge cambial).

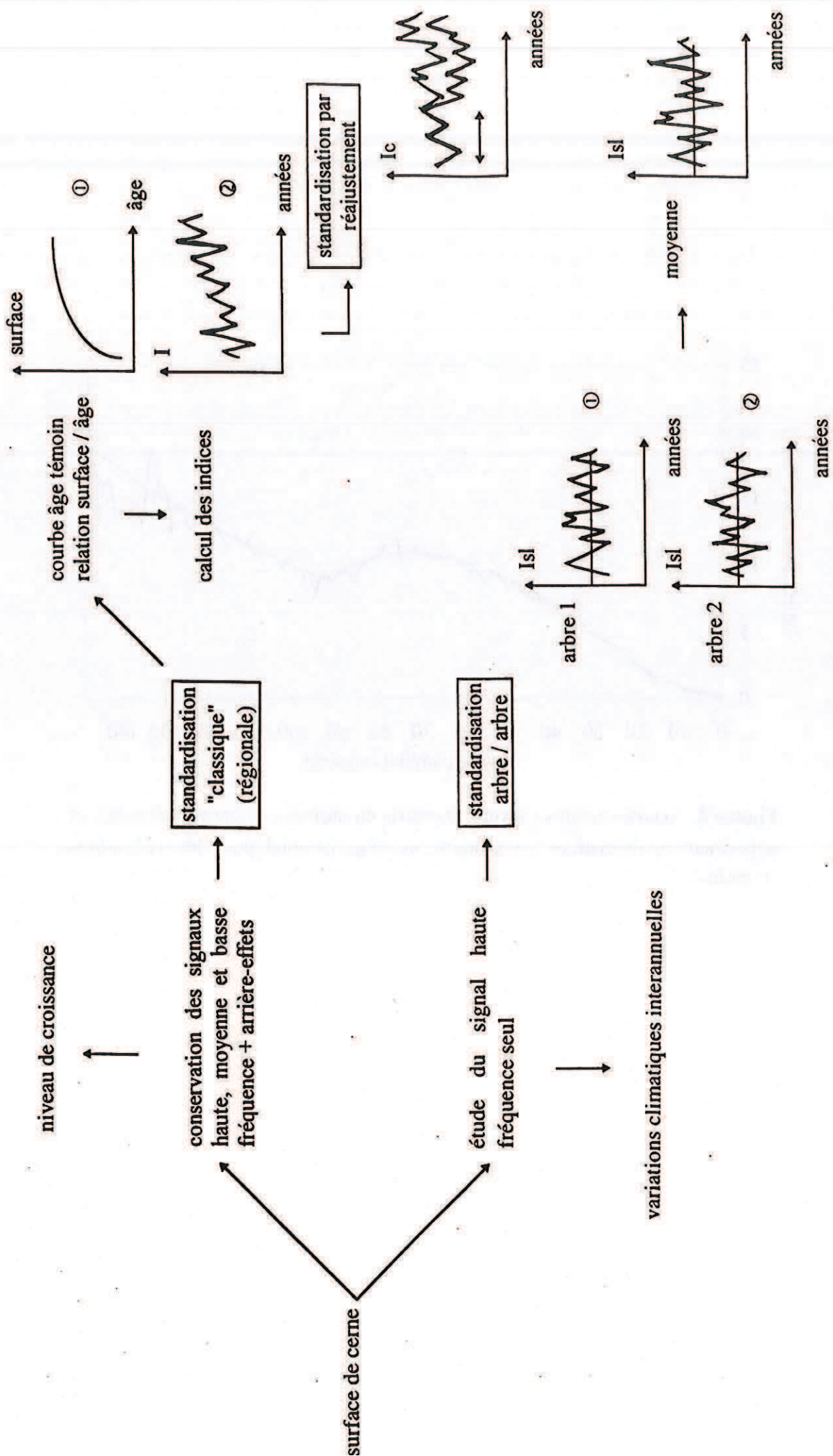


Schéma 1 : Deux méthodes de standardisation pour le calcul des indices de croissance radiale

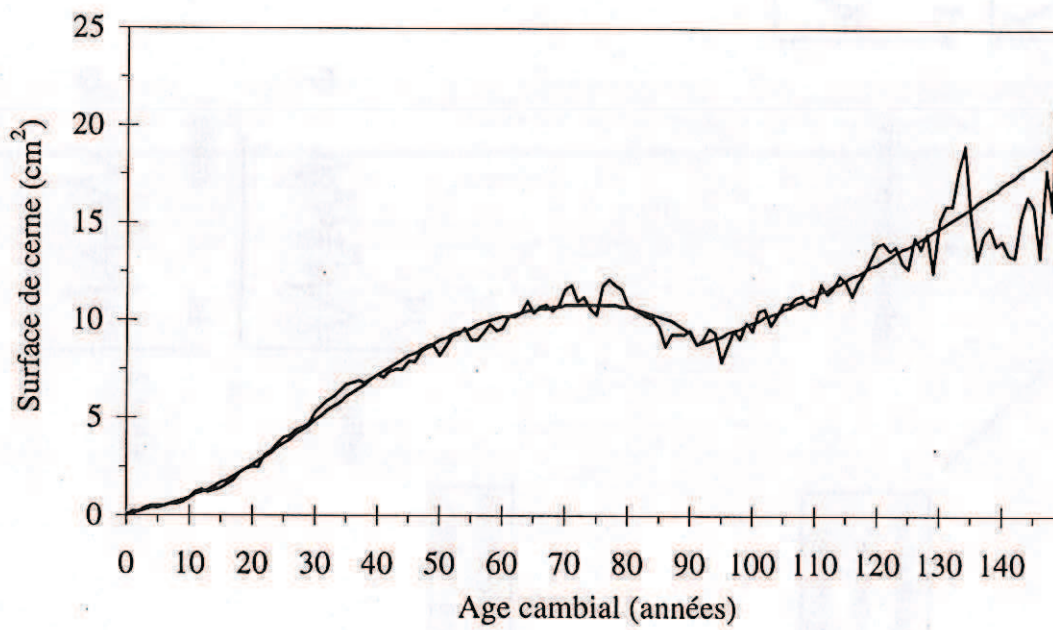


Figure 3. Accroissements moyens exprimés en surfaces de cernes annuelles et ajustement mathématique en fonction de l'âge cambial pour les 121 arbres "témoins".

Le point initial de la standardisation est la réalisation d'une "courbe âge" qui représente la surface moyenne de l'ensemble des cernes disponibles dans le peuplement témoin, en fonction de l'âge courant. Comme chaque âge courant correspond à des dates d'élaboration, des conditions individuelles et stationnelles différentes, cette courbe moyenne exprime essentiellement la loi biologique liant la croissance radiale au degré de vieillissement de l'arbre. La courbe âge des témoins (cf. **figure 3**) présente une diminution de la surface des cernes d'âge cambial compris entre 80 et 95 ans. Ce comportement atypique des témoins n'est pas expliqué mais il suggère deux hypothèses qui ne s'excluent pas l'une l'autre :

- la courbe âge de l'ensemble des témoins est la résultante de plusieurs courbes âge différentes, selon la placette témoin considérée.
- l'histoire sylvicole des témoins est différente des autres placeaux fertilisés.

Avant la standardisation proprement dite, la courbe âge est ajustée mathématiquement (ajustement non linéaire en fonction de l'âge par une régression progressive pas à pas) afin d'éliminer les variations "non biologiques" aléatoires ou relatives au faible effectif de cernes disponibles pour certains âges courants, en particulier les âges courants élevés. De plus, le peuplement de Darney est quasi équienne, ce qui représente une difficulté supplémentaire due à la forte interaction entre l'âge et la date (donc le climat). Chaque valeur d'accroissement annuel est alors convertie en indice de croissance, exprimé en pourcentage (I %) par rapport à la moyenne des surfaces de cernes de même âge courant (Becker, 1987; Badeau et al., 1996).

$$I = \frac{\text{surface de cerne observée (1 arbre, 1 âge)}}{\text{surface de cerne théorique à cet âge (x arbres, 1 âge)}}$$

(2) Stratification

A partir des indices de croissance par arbre, différentes courbes peuvent être obtenues :

- Une courbe de référence qui représente la moyenne de tous les indices de croissance disponibles pour chaque année, et qui correspond au comportement moyen du peuplement dans le site étudié (tous traitements confondus) en fonction de la date (cf. **annexe 2**).
- Un ensemble de courbes moyennes partielles obtenues en stratifiant l'échantillon initial en un certain nombre de sous-populations selon la valeur prise par les différents paramètres mesurés sur le terrain. Ce procédé permet de dégager de façon pertinente les paramètres les plus discriminants vis-à-vis de la croissance radiale, de quantifier l'effet des traitements sur la croissance et, enfin, d'établir dans quelle mesure un paramètre donné peut moduler l'expression des traitements sur la croissance radiale (Bert et Becker, 1990).

Dans cette étude, afin que les effets spécifiques de la fertilisation soient plus faciles à observer et à quantifier, chaque courbe moyenne relative à un traitement a été réajustée de manière à l'amener globalement au niveau de la courbe du témoin correspondant pendant les 10 années précédant la fertilisation (1962-1971). Ce procédé permet de s'affranchir des inévitables petites différences de croissance moyenne des arbres des divers blocs avant l'application des traitements (Lebourgeois *et al.*, 1993).

Ces différences peuvent être dues à de légères variations des conditions physiques stationnelles ou de densité des peuplements. Dans ce cas, une simple translation homothétique des courbes peut suffire pour les amener en superposition au cours de la période de référence (1962-1971). Mais, il est également possible que les diverses populations d'arbres correspondant aux traitements aient des dynamiques de croissance plus ou moins différentes : récession (liée à une fermeture du couvert forestier) ou une expansion (liée à une ouverture). Ceci entraîne des différences de pente moyenne des courbes de croissance entre traitement avant fertilisation dont il peut être utile de tenir compte. Dans ce but, on opère une sorte de deuxième standardisation de chaque indice moyen (par date et traitement) sur la base de l'ajustement linéaire de la courbe de croissance moyenne avant fertilisation de chaque traitement, extrapolé à la période post-fertilisation. On obtient alors un nouvel indice de croissance, appelé I_c , dont la formule est explicitée ci-dessous :

$$I_c = \frac{\text{I moyen (1 traitement A, 1 date B)}}{\text{valeur de la pente initiale extrapolée à la date B (1 traitement A, 1 date B)}}$$

La période de 10 ans, choisie comme référence pour compenser les inégalités initiales de croissance, apparaît comme un bon compromis : suffisamment longue pour la validité d'un calcul de pente et suffisamment courte pour minimiser les risques d'y intégrer plus d'un "événement" sylvicole susceptible de modifier significativement la trajectoire des courbes de croissance.

A ce stade, les indices témoignent des interactions entre le climat et les conditions stationnelles (effet bloc, atténué mais toujours présent, et fertilisation), qui se traduisent par des variations interannuelles dans la croissance, auxquelles s'ajoutent les arrière effets d'une année sur l'autre et une tendance à plus long terme. Ces indices de croissance sont donc très dépendants des conditions antérieures, ce qui leur permet de rendre compte de l'effet de la fertilisation sur le long terme.

b) *Standardisation arbre par arbre*

Il devient intéressant de dégager l'effet fertilisation de toute tendance à long terme, si l'on veut mettre en évidence les variations interannuelles dues au climat et à la fertilisation (signal haute fréquence). Pour cela, un autre type de standardisation peut être employé : la standardisation arbre par arbre.

Cette standardisation supprime donc toute information sur le long terme, pour garder uniquement le signal interannuel. Le même principe de standardisation vu précédemment s'opère alors sur les courbes individuelles de surface de cerne, en rapportant chaque surface à la valeur prédite par l'ajustement de la courbe, pour une date donnée. Cependant les indices obtenus gardent l'influence d'une année sur l'autre dans le bruit interannuel. Or, le modèle de bilan carboné ne simule pas ces arrière-effets interannuels. La technique de standardisation adoptée revient donc à corriger chaque surface de cerne élaboré à une date donnée par l'accroissement en surface de l'année précédente. L'indice utilisé correspond au logarithme de ce rapport (Cook *et al.*, 1989) :

$$I_{sl} = \text{Log} \frac{\text{surface de cerne de l'année } y}{\text{surface de cerne de l'année } y-1}$$

En effet, le passage au log permet de linéariser le résultat, et de limiter la variabilité des indices autour de zéro. Et, il n'est plus nécessaire d'ajuster la courbe d'indice par rapport au témoin pour la période précédant la fertilisation. De plus, le faible degré d'autocorrélation entre deux indices consécutifs ($R=0,2$; non significatif) montre que cette solution drastique gomme la plupart des arrière-effets d'une année sur l'autre, alors qu'initialement, l'autocorrélation d'ordre 1 de deux surfaces de cernes consécutives étaient de 0,92.

A terme, ces indices expriment uniquement les interactions entre le climat et la fertilisation, année par année, avec une grande partie des arrière-effets entre années gommés.

De la même manière, il est possible d'obtenir différentes courbes exprimées en fonction de la date, par regroupement en classes de traitements, de statuts et de traitements par statut (stratification).

Analyse statistique détaillée année par année

Cette étape caractérise l'utilité de l'analyse dendrochronologique comme outil dans l'explication du comportement des arbres pour une année comportant des conditions climatiques et de fertilité particulières. L'étude statistique comprend une analyse de variance opérée arbre par arbre afin d'expliquer chaque indice par date, en fonction du traitement. Cette analyse a été effectuée par la procédure GLM du logiciel statistique SAS (1988) avec le test de comparaison de moyenne de Bonferroni (seuil de significativité de 5%).

On peut voir apparaître alors une problématique à double sens :

- la fertilisation a-t-elle induit des réactions différentes au climat ?
- des conditions climatiques ont-elles provoqué des changements dans la réponse des arbres à la fertilisation ?

Un outil supplémentaire pour répondre à ces interrogations serait l'utilisation d'un modèle sensible aux variables climatiques (modèle bioclimatique), qui pourrait ainsi faire ressortir l'effet de la fertilisation.

C. MODELISATION DU BILAN CARBONE

1. Principes de fonctionnement et structure

Le modèle CASTANEA que nous avons utilisé a été développé par E. Dufrène (Laboratoire Ecophysiologie d'Orsay). Il est formé à partir d'une synthèse de modèles mécanistes, dont l'objectif est la simulation des flux de matière et d'énergie d'un écosystème forestier équienne et monospécifique. Les paramètres d'entrée du modèle sont les variables climatiques journalières (rayonnement, pluie, températures minimales et maximales, humidité relative, vent). On doit aussi initialiser les variables d'état (biomasse des organes et réserve en eau du sol).

Dans ce modèle, le peuplement forestier est représenté par un arbre moyen (hypothèse "Big Leaf" empilée : homogénéité spatiale du couvert avec un gradient vertical). Le modèle découpe le houppier en strates d'indice foliaire (LAI) de même épaisseur, afin de calculer la proportion de rayonnement intercepté selon la position dans le couvert. Le passage de la feuille au couvert s'effectue au moyen de fonctions décroissantes avec la profondeur du couvert comme celle de la lumière, de la masse surfacique et de la teneur en azote foliaire.

Le modèle s'organise en compartiments (tiges vivantes, fines et grosses racines, feuilles, réserves) reliés entre eux par des flux de matière et d'énergie, représentés par différents modules (photosynthèse, respiration, transpiration, évaporation). Le couplage entre flux d'eau et de carbone se produit au niveau de la feuille.

Les différents processus sont simulés à des pas de temps différents :

- horaire : photosynthèse et transpiration des feuilles et du couvert;
- journalier : respiration de croissance et d'entretien, croissance et mortalité des organes, évapotranspiration, interception de la pluie par le couvert, évolution de la réserve en eau du sol.

Chacun des flux est ensuite sommé sur la journée puis sur l'année.

Les variables comme l'assimilation, la respiration et la croissance sont exprimées en g de carbone par m² de sol et par an, en supposant que la matière sèche est constituée à 50% de carbone.

2. Description simplifiée par module

a) *Bilan radiatif*

Cette étape a pour objectif de calculer la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) par strate d'indice foliaire et la fraction d'indice foliaire éclairé (recevant du rayonnement direct et diffus), nécessaire au modèle de bilan carboné, en séparant le rayonnement direct du rayonnement diffus. L'estimation de la pénétration du rayonnement dans le couvert s'effectue grâce à une discrétisation de la voûte céleste en 162 secteurs (9 hauteurs et 18 azimuts).

Pour chaque rayonnement, un coefficient d'extinction du couvert est calculé toutes les heures. Il dépend de la direction du rayonnement, de la distribution d'inclinaison foliaire et de l'agencement des feuilles (agencement aléatoire, régulier, ou agrégatif). Dans le modèle, l'angle des feuilles avec l'horizontale est supposé constant (fixé à 25° pour le hêtre), et les feuilles sont réparties au hasard dans le couvert. Ensuite, la proportion de rayonnement photosynthétiquement actif par strate d'indice foliaire s'obtient selon une décroissance exponentielle du PAR au-dessus du couvert, en fonction du coefficient d'extinction et du LAI, pour les deux types de rayonnement considérés. Le même principe s'applique pour le calcul de la fraction d'indice foliaire au soleil, recevant à la fois du rayonnement direct et diffus, et la fraction d'indice foliaire à l'ombre, recevant uniquement du rayonnement diffus.

En ce qui concerne les variables énergétiques nécessaires au modèle de bilan hydrique, on trouve la simulation des paramètres climatiques horaires et l'estimation du rayonnement net, reçu par le couvert, sur la base d'un ennuagement constant.

b) Bilan carboné

(1) Strate de LAI - pas de temps horaire.

La modélisation à l'échelle de la feuille a été réalisée avec le modèle biochimique de photosynthèse proposé par Farquhar *et al.* (1980) associé au modèle empirique de conductance stomatique décrit par Ball *et al.* (1987). L'assimilation dépend de la vitesse de carboxylation (V_c), qui est elle-même limitée soit par l'activité d'une enzyme : la RUBISCO (RibUlose BISphosphate Carboxylase/Oxygénase), c'est-à-dire W_c dans le modèle, soit par la vitesse de régénération du substrat: le RUBP (RibUlose-1,5-BisPhosphate) dépendant du transport d'électron (et donc du flux quantique), c'est-à-dire W_j . La valeur retenue pour la vitesse de carboxylation (V_c) correspond à la plus faible valeur de ces deux vitesses (la limitation par la régénération du phosphate inorganique n'est pas introduite).

En effet, lorsque la vitesse de carboxylation est limitée par la Rubisco (c'est-à-dire par W_c), elle obéit à la cinétique enzymatique de Michaelis-Menten qui dépend de V_{cmax} (vitesse maximale de carboxylation), de C_i (concentration interne en CO_2), de K_c et de K_o (constantes de Michaelis pour la carboxylation et l'oxygénation). Par contre, dans le cas d'une lumière limitante, la vitesse de carboxylation dépend de la vitesse du transport d'électron (c'est-à-dire de W_j), calculé séparément pour les rayonnements direct (V_{jdir}) et diffus (V_{jdif}) selon l'équation d'une courbe non équilatère de réponse à la lumière. Cette courbe est fonction du rendement quantique et de V_{jmax} , la vitesse de transport d'électron sous lumière saturante. Ensuite, V_{jdir} et V_{jdif} sont respectivement étendus à la fraction de feuillage éclairé et ombragé.

Au cours de la simulation, les vitesses maximales, V_{cmax} et V_{jmax} , sont d'une part linéairement reliées à la concentration en azote foliaire par strate de LAI (paramètres de la relation estimés sur des mini-couvertures de hêtre, laboratoire d'Ecophysiologie d'Orsay : Badeck, Liozon, communication personnelle) et d'autre part corrigées par la température (Long, 1991). Enfin, l'assimilation nette est calculée en fonction de V_c , C_i , et du point de compensation pour le CO_2 , en enlevant la part due à la respiration mitochondriale (supposée égale à la respiration à l'obscurité).

L'équation de Ball *et al.* (1987) fait dépendre la conductance stomatique de la conductance cuticulaire, de la concentration en CO_2 à la surface de la feuille, de l'humidité relative de l'air, et enfin de l'assimilation nette calculée précédemment. Le couplage photosynthèse - conductance stomatique s'effectue par l'intermédiaire de la concentration en CO_2 interne, qui dépend à la fois de la demande photosynthétique et de l'ouverture des stomates. Ce système d'équations ne peut être résolu analytiquement (en supposant que la conductance cuticulaire est nulle). La résolution est effectuée en initialisant le C_i (concentration interne du CO_2), puis en calculant les différentes inconnues du système d'équations. On recalcule ensuite le C_i puis on réitère le processus ci-dessus jusqu'à obtenir une convergence des inconnues calculées, c'est-à-dire une très faible variation entre deux itérations successives. Dans certains cas on n'observe pas de convergence vers une solution unique (Baldochi, 1994), aussi nous avons fixé comme bornes au C_i : C_a (concentration atmosphérique en CO_2) et Γ (point de compensation photosynthétique pour le CO_2). On calcule ainsi l'assimilation photosynthétique horaire par strate d'indice foliaire.

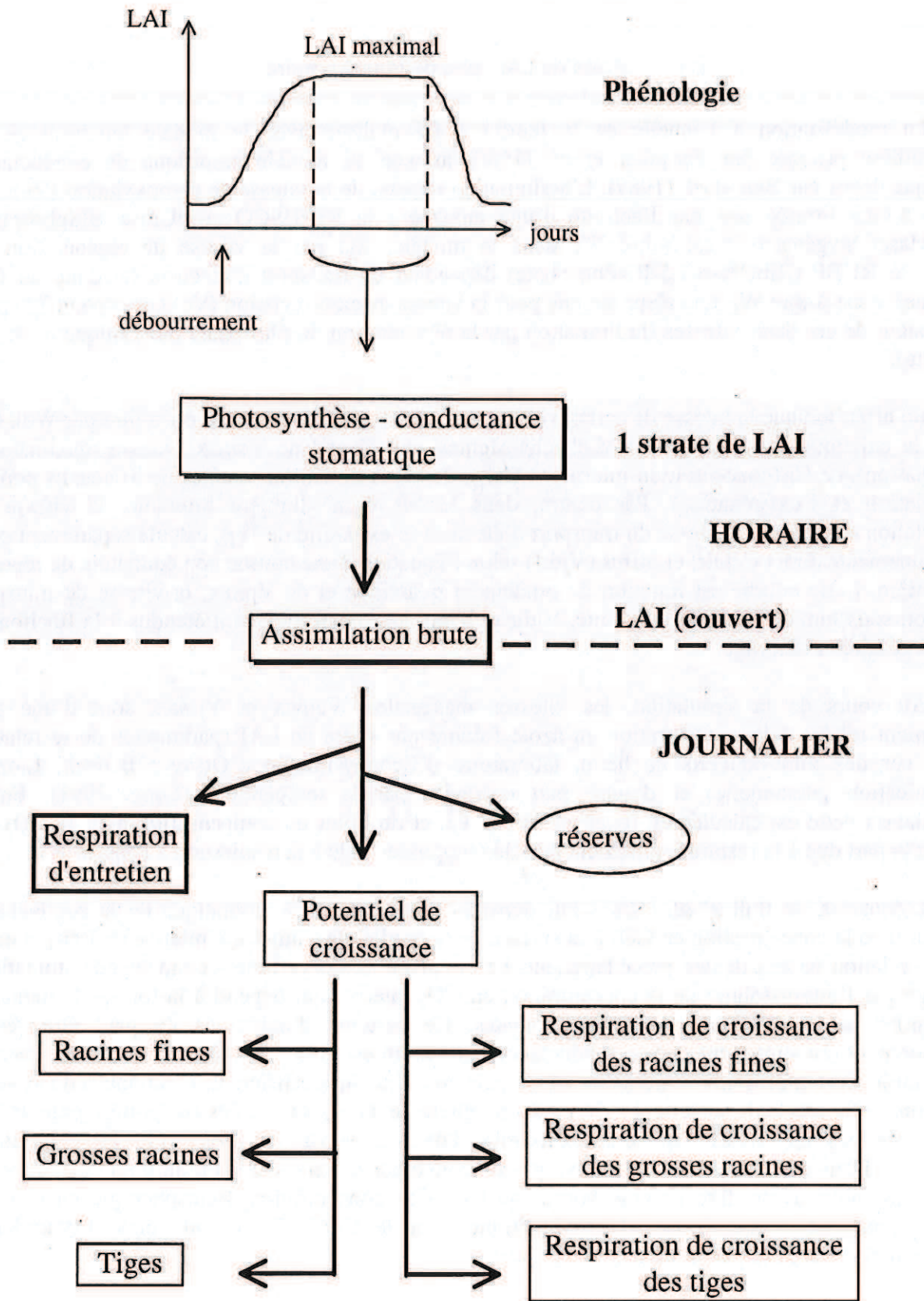


Schéma 2 : Fonctionnement du modèle CASTANEA pendant la période de l'indice foliaire maximal.

(2) Couvert - Journalier

Pendant la saison hivernale aucune croissance n'est simulée. L'arbre puise dans ses réserves pour assurer l'entretien de sa biomasse en place (les coûts dus à l'activité des tissus cellulaires vivants), traduit par la respiration d'entretien. Une respiration propre est affectée à chaque organe pour une température de 25°C, sur la base d'expériences menées sur la respiration des troncs par Damesin (communication personnelle) et des travaux de Gansert (1994) sur les racines. Ensuite, le modèle simule une respiration d'entretien journalière en fonction de la biomasse de l'organe et de la température moyenne journalière (dans le cas des feuilles, on rajoute l'effet de la teneur en azote foliaire). L'effet de la température suit une relation de type exponentielle avec un $Q_{10} = 2$, c'est-à-dire qu'un réchauffement de 10°C entraîne un doublement de la respiration d'entretien (Ryan, 1991).

Le module phénologique du modèle simule l'évolution de l'indice foliaire au cours de la saison de végétation. La première étape consiste à déterminer la date du débourrement, par une valeur fixe de somme de température calculée à partir du 11ème jour de l'année. Ensuite, l'évolution de l'indice foliaire est simulée par l'augmentation de la surface des feuilles, également fonction d'une somme de température après le débourrement. La croissance en biomasse des feuilles dépend alors de leur masse surfacique (constante pour une strate de LAI donnée) et du gain en indice foliaire. Pendant cette période, les paramètres de photosynthèse permettent d'emblée un fonctionnement photosynthétique à sa capacité optimale. Les coûts d'entretien et de croissance sont assurés par les réserves et la photosynthèse, avec une répartition évoluant avec la croissance des feuilles.

Le modèle suppose que la croissance des organes survient une fois que l'indice foliaire atteint sa valeur maximale, indépendamment des réserves (cf. schéma 2). Une fois les coûts dus à la respiration d'entretien enlevés de l'assimilation brute, la croissance des autres organes est alors simulée. Il faut noter que cet enchaînement simplifié des différents stades de développement n'est pas loin des observations en cours dans le cas du dispositif de hêtre du projet EUROFLUX. Ensuite, le modèle fonctionne selon un système de priorité d'allocation des photosynthétats, qui favorise le remplissage des réserves, durant toute la saison de végétation. A défaut de connaissances relatives aux pourcentages d'allocation entre organes et à leur variations saisonnières, le potentiel de croissance restant est partagé entre les différents organes, selon des coefficients d'allocation constants. Chaque organe possède un taux de mortalité constant, qui dans le cas des tiges vivantes correspond à la duraminisation du bois d'aubier en bois de coeur. Dans le cas du hêtre, la détermination de ce taux de mortalité des tiges vivantes est encore sujet à controverses à cause des incertitudes concernant l'existence d'une délimitation entre le bois de coeur et l'aubier. Ensuite, le modèle suppose que la croissance de chaque organe est compensée par la mortalité, afin de revenir aux valeurs initiales de biomasse (fonctionnement à l'équilibre). Il ne peut donc pas y avoir une évolution de la biomasse d'une année sur l'autre, sauf pour les tiges. La croissance de chaque organe s'accompagne de coûts de synthèse des différents composés biochimiques nécessaires à l'élaboration d'une matière sèche spécifique. Cette respiration de croissance dépend de la croissance de l'organe, de sa composition biochimique, et du coût de synthèse en glucose de chaque composé (Penning de Vries, 1975).

La saison de végétation se termine par une décroissance du LAI, obtenue grâce aux cumuls des température depuis une date fixée au jour 213.

c) *Bilan hydrique*

Le module "bilan hydrique" du modèle simule :

- les variations de l'eau dans le sol;
- les échanges de vapeur d'eau au niveau du couvert, simultanément, à des pas de temps horaires et journaliers.

(1) Horaire

Dans le modèle, le flux hydrique est couplé au flux de carbone par le degré d'ouverture des stomates. La conductance stomatique de chaque strate est ensuite sommée de façon à calculer une conductance à la vapeur d'eau du couvert. Cette conductance régule en outre les flux d'eau entre le couvert et l'atmosphère (transpiration) selon la relation de Penman - Monteith. Dans cette relation, le calcul de la transpiration réelle est décomposé en terme de bilan radiatif et bilan convectif, qui dépendent respectivement du rayonnement net du couvert et du déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère (VPD). La relation de Penman-Monteith fait également intervenir la résistance de couche limite du couvert, prenant en compte la hauteur du peuplement. Le même principe s'applique au calcul de l'évapotranspiration potentielle, où le modèle utilise l'équation de Penman seule, en ne faisant pas intervenir la résistance du couvert.

(2) Journalier

L'interception des précipitations s'obtient par différence entre la quantité de pluie au-dessus du couvert et sous le couvert. En effet, une partie de la pluie est d'abord retenue par le feuillage, le tronc et les branches. Le modèle simule une interception journalière de la pluie par les surfaces du bois et des feuilles, qui est retenue jusqu'à ce que le volume de réserve en eau atteigne sa valeur maximale. Au delà de ce seuil, il y a écoulement du surplus le long des troncs et égouttement pour les feuilles. Cette réserve en eau de la canopée constitue le support de l'évaporation réelle du couvert, à laquelle s'ajoute la transpiration.

La quantité d'eau totale arrivant au sol alimente la réserve en eau du sol de façon spécifique pour chaque compartiment. Tout d'abord, le réservoir litière se remplit par la quantité d'eau arrivant directement au sol et l'égouttement des feuilles. Il constitue la première source de l'évaporation du sol. Le réservoir superficiel se remplit à son tour par l'eau de drainage provenant du réservoir supérieur, et l'écoulement le long des troncs. Ce réservoir alimente la transpiration du couvert et le reste de l'évapotranspiration réelle du sol. Il est lui même inclus dans un réservoir plus vaste représentant la totalité du sol, qui finit de couvrir la demande évaporative et transpiratoire, une fois l'eau de drainage écoulée.

L'eau disponible dans le sol régule la photosynthèse en affectant la pente de la relation liant la conductance stomatique à l'assimilation (variable g_1). Cette pente g_1 décroît linéairement lorsque la réserve en eau du sol descend en dessous de 40% de la réserve utile. Cependant, le réservoir superficiel domine sur celui du sol, car sa réalimentation rapide lors de courts épisodes de pluies suffit à provoquer l'ouverture des stomates, permettant ainsi une reprise rapide des flux optimaux d'eau et de carbone. Aussi g_1 reste maximal tant que le réservoir superficiel contient de l'eau.

Pendant la saison hivernale aucune croissance n'est simulée. L'arbre puise dans ses réserves pour assurer l'entretien de sa biomasse en place (les coûts dus à l'activité des tissus cellulaires vivants), traduit par la respiration d'entretien. Une respiration propre est affectée à chaque organe pour une température de 25°C, sur la base d'expériences menées sur la respiration des troncs par Damesin (communication personnelle) et des travaux de Gansert (1994) sur les racines. Ensuite, le modèle simule une respiration d'entretien journalière en fonction de la biomasse de l'organe et de la température moyenne journalière (dans le cas des feuilles, on rajoute l'effet de la teneur en azote foliaire). L'effet de la température suit une relation de type exponentielle avec un $Q_{10} = 2$, c'est-à-dire qu'un réchauffement de 10°C entraîne un doublement de la respiration d'entretien (Ryan, 1991).

Le module phénologique du modèle simule l'évolution de l'indice foliaire au cours de la saison de végétation. La première étape consiste à déterminer la date du débourrement, par une valeur fixe de somme de température calculée à partir du 11ème jour de l'année. Ensuite, l'évolution de l'indice foliaire est simulée par l'augmentation de la surface des feuilles, également fonction d'une somme de température après le débourrement. La croissance en biomasse des feuilles dépend alors de leur masse surfacique (constante pour une strate de LAI donnée) et du gain en indice foliaire. Pendant cette période, les paramètres de photosynthèse permettent d'emblée un fonctionnement photosynthétique à sa capacité optimale. Les coûts d'entretien et de croissance sont assurés par les réserves et la photosynthèse, avec une répartition évoluant avec la croissance des feuilles.

Le modèle suppose que la croissance des organes survient une fois que l'indice foliaire atteint sa valeur maximale, indépendamment des réserves (cf. schéma 2). Une fois les coûts dus à la respiration d'entretien enlevés de l'assimilation brute, la croissance des autres organes est alors simulée. Il faut noter que cet enchaînement simplifié des différents stades de développement n'est pas loin des observations en cours dans le cas du dispositif de hêtre du projet EUROFLUX. Ensuite, le modèle fonctionne selon un système de priorité d'allocation des photosynthétats, qui favorise le remplissage des réserves, durant toute la saison de végétation. A défaut de connaissances relatives aux pourcentages d'allocation entre organes et à leur variations saisonnières, le potentiel de croissance restant est partagé entre les différents organes, selon des coefficients d'allocation constants. Chaque organe possède un taux de mortalité constant, qui dans le cas des tiges vivantes correspond à la duraminisation du bois d'aubier en bois de coeur. Dans le cas du hêtre, la détermination de ce taux de mortalité des tiges vivantes est encore sujet à controverses à cause des incertitudes concernant l'existence d'une délimitation entre le bois de coeur et l'aubier. Ensuite, le modèle suppose que la croissance de chaque organe est compensée par la mortalité, afin de revenir aux valeurs initiales de biomasse (fonctionnement à l'équilibre). Il ne peut donc pas y avoir une évolution de la biomasse d'une année sur l'autre, sauf pour les tiges. La croissance de chaque organe s'accompagne de coûts de synthèse des différents composés biochimiques nécessaires à l'élaboration d'une matière sèche spécifique. Cette respiration de croissance dépend de la croissance de l'organe, de sa composition biochimique, et du coût de synthèse en glucose de chaque composé (Penning de Vries, 1975).

La saison de végétation se termine par une décroissance du LAI, obtenue grâce aux cumuls des températures depuis une date fixée au jour 213.

c) *Bilan hydrique*

Le module "bilan hydrique" du modèle simule :

- les variations de l'eau dans le sol;
- les échanges de vapeur d'eau au niveau du couvert, simultanément, à des pas de temps horaires et journaliers.

(1) Horaire

Dans le modèle, le flux hydrique est couplé au flux de carbone par le degré d'ouverture des stomates. La conductance stomatique de chaque strate est ensuite sommée de façon à calculer une conductance à la vapeur d'eau du couvert. Cette conductance régle en outre les flux d'eau entre le couvert et l'atmosphère (transpiration) selon la relation de Penman - Monteith. Dans cette relation, le calcul de la transpiration réelle est décomposé en terme de bilan radiatif et bilan convectif, qui dépendent respectivement du rayonnement net du couvert et du déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère (VPD). La relation de Penman-Monteith fait également intervenir la résistance de couche limite du couvert, prenant en compte la hauteur du peuplement. Le même principe s'applique au calcul de l'évapotranspiration potentielle, où le modèle utilise l'équation de Penman seule, en ne faisant pas intervenir la résistance du couvert.

(2) Journalier

L'interception des précipitations s'obtient par différence entre la quantité de pluie au-dessus du couvert et sous le couvert. En effet, une partie de la pluie est d'abord retenue par le feuillage, le tronc et les branches. Le modèle simule une interception journalière de la pluie par les surfaces du bois et des feuilles, qui est retenue jusqu'à ce que le volume de réserve en eau atteigne sa valeur maximale. Au delà de ce seuil, il y a écoulement du surplus le long des troncs et égouttement pour les feuilles. Cette réserve en eau de la canopée constitue le support de l'évaporation réelle du couvert, à laquelle s'ajoute la transpiration.

La quantité d'eau totale arrivant au sol alimente la réserve en eau du sol de façon spécifique pour chaque compartiment. Tout d'abord, le réservoir litière se remplit par la quantité d'eau arrivant directement au sol et l'égouttement des feuilles. Il constitue la première source de l'évaporation du sol. Le réservoir superficiel se remplit à son tour par l'eau de drainage provenant du réservoir supérieur, et l'écoulement le long des troncs. Ce réservoir alimente la transpiration du couvert et le reste de l'évapotranspiration réelle du sol. Il est lui même inclus dans un réservoir plus vaste représentant la totalité du sol, qui finit de couvrir la demande évaporative et transpiratoire, une fois l'eau de drainage écoulée.

L'eau disponible dans le sol régle la photosynthèse en affectant la pente de la relation liant la conductance stomatique à l'assimilation (variable g_1). Cette pente g_1 décroît linéairement lorsque la réserve en eau du sol descend en dessous de 40% de la réserve utile. Cependant, le réservoir superficiel domine sur celui du sol, car sa réalimentation rapide lors de courts épisodes de pluies suffit à provoquer l'ouverture des stomates, permettant ainsi une reprise rapide des flux optimaux d'eau et de carbone. Aussi g_1 reste maximal tant que le réservoir superficiel contient de l'eau.

Tableau VIa : Paramètres stationnels utilisés pour les simulations du modèle CASTANEA sur 3 traitements de fertilisation en forêt de Darney, et selon deux périodes relatives aux données climatiques de Vittel et d'Epinal. Les biomasses initiales sont calculées en supposant que la matière sèche renferme 50% de carbone.

Paramètres	VITTEL (1974 à 1985)			EPINAL (1988 à 1996)		
	Témoin	Ca ₂	NPKCa ₁	Témoin	Ca ₂	NPKCa ₁
Indice foliaire (m ² feuilles/m ² sol)	6,2	6,5	7,1	5,9	6,2	6,8
Indice de bois (m ² bois/m ² sol)	0,86	0,93	1,20	0,86	0,93	1,20
Azote foliaire (gN/g matière sèche)	0,017	0,018	0,020	0,019	0,020	0,021
Réserve utile (mm)	244	244	292	244	244	292
Hauteur dominante (m)	27	30	32	32	35	37
Circonférence à 1,30 m (m)	1,16	1,06	1,27	1,31	1,23	1,46
Densité (tiges/ha)	163	206	156	163	206	156
Biomasse de tiges (gC/m ²)	2050	2400	2800	3118	3800	4300
Biomasse totale (gC/m ²)	5680	6656	7736	8603	10482	11840
Biomasse des troncs (gC/m ²)	5184	6078	7048	7835	9548	10770

Tableau VIb : Taux de mortalité par organe pour 3 traitements de fertilisation, utilisés dans les simulations de CASTANEA afin de revenir aux biomasses initiales en fin d'année. Les pourcentages d'allocations des assimilats sont constants et s'élèvent à : 65% pour les tiges, 26% pour les racines fines et 9% pour les grosses racines.

Taux de mortalité (%)	VITTEL (1974 à 1985)			EPINAL (1988 à 1996)		
	Témoin	Ca ₂	NPKCa ₁	Témoin	Ca ₂	NPKCa ₁
Tiges	16	15	14	14	12	11
Racines fines	80	80	90	100	100	110
Racines grosses	7,0	7,0	9,5	9,5	9,5	9,5

3. Choix et détermination des paramètres du modèle CASTANEA

La production de biomasse a été simulée par le modèle sur 3 placettes du dispositif fertilisation de Darney : Témoin (bloc IV), Ca₂ (bloc IV), NPKCa₁ (bloc II). En effet, Diagne avait déjà mené une étude sur ces 3 placettes en 1982 et des données supplémentaires, relatives à l'indice foliaire maximal et la masse surfacique, étaient donc disponibles pour paramétrer le modèle sur une période de 10 ans. Les données climatiques quotidiennes relatives à la période post-fertilisation proviennent de deux stations Météo-France : celle de Vittel pour la période 1974-1985 et celle d'Epinal pour la période 1988-1996, avec quelques années manquantes ou incomplètes (1973, 1986, 1987). En effet, le transfert du poste météorologique vers Epinal ne permettait pas d'avoir la série climatique complète pour la même station. Les stations de Vittel et d'Epinal se situent respectivement à 20 km au nord-nord ouest et 40 km au nord-nord est de Darney.

L'analyse des résultats du modèle sur le dispositif de Darney, comprends deux parties correspondant aux deux dossiers de données climatiques (Vittel et Epinal). Chaque jeu de données a été établi sur les paramètres disponibles aux périodes considérées (cf. **tableau VI a et b**), soit pour chaque période:

- un indice foliaire constant : respectivement pris en 1982 (Diagne) et 1997 (nos mesures)
- des circonférences à 1,30 m constantes : 1979 (Le Tacon) et 1996 (nos mesures)
- des teneurs en azote foliaire constantes : 1973 (Le Tacon) et 1995 (Montpied)

La densité du peuplement, l'indice de bois (1997, nos mesures) et la surface moyenne d'une feuille sont prises constantes sur l'ensemble de la période après fertilisation. En ce qui concerne la densité du peuplement et les circonférences, elles concernent seulement les arbres encore vivants l'année du carottage, c'est-à-dire en 1996.

Les autres paramètres d'entrée du modèle proviennent d'une synthèse de résultats issus de la bibliographie (cf. **tableau VII**), représentant les paramètres par défaut du hêtre.

Mesure de la réserve utile (RU)

La réserve utile a été calculé à partir de cylindres de sol de volume connu prélevés le 30/04/97. Les prélèvements frais étaient considérés comme étant à la capacité au champ, compte tenu du régime des pluies observé et des mesures d'humidité volumique *in situ* à cette date (30%). Le protocole expérimental s'organise ensuite par une série de pesées des cylindres à différents états de dessèchement (poids frais, sec, et au PFP). Le point de flétrissement permanent (PFP) est obtenu, sur des cylindres ressuyés, placés dans un dessiccateur contenant de l'oxalate d'ammonium dilué à 20%. Dans ces conditions, la pression exercée sur les cylindres s'élève à -16 bars, ce qui permet d'obtenir, après équilibrage des deux compartiments, un PFP égal à 4,2. L'humidité volumique s'obtient par différence de poids entre la capacité au champ et le PFP, tout deux dégagés du poids sec et corrigés par la densité apparente. La réserve utile correspond alors à la somme des humidités volumiques calculées pour chaque profondeur de prélèvement et rapportées aux épaisseurs de sol prospectées.

Mesure de l'indice foliaire (LAI)

Nous avons mesuré les indices de bois et de feuilles avec un analyseur de couvert LAI-2000, à deux époques de l'année : pendant la saison hivernale pour l'indice de bois (WAI) (le 03/04/97) et pendant la saison de pleine végétation pour l'indice de bois et de feuilles (PAI) (le 07/07/97).

Tableau VII : Valeurs de plusieurs paramètres d'entrée du modèle CASTANEA

Paramètre	Valeur	Référence
paramètre de courbure de la relation régénération de la RuBP - PAR	0.8	
masse surfacique des feuilles de lumière (g MS/m ² feuille)	80	Le Dantec, 1995
coefficient de décroissance du LMA avec le LAI dans le couvert (%)	0.14	Analyse bibliographique de Badeck
coefficient d'allocation des assimilats pour les grosses racines (%)	0.09	
coefficient d'allocation des assimilats pour les fines racines (%)	0.26	
coefficient d'allocation des assimilats pour l'aubier (%)	0.65	
coefficient d'allocation des assimilats pour les réserves (%)	0.60	
biomasse initiale des grosses racines (g C/m ² sol)	650	Montpied, 1988
biomasse initiale des fines racines (< 2mm) (g C/m ² sol)	185	
coefficient respiratoire d'entretien des feuilles (mol CO ₂ /gC/h)	0.002 x [N foliaire]	
coefficient respiratoire d'entretien des grosses racines (mol CO ₂ /gC/h)	2.10 ⁻⁶	Gansert, 1994
coefficient respiratoire d'entretien des fines racines (mol CO ₂ /gC/h)	20.10 ⁻⁶	Gansert, 1994
coefficient respiratoire d'entretien des tiges vivantes (mol CO ₂ /gC/h)	2.10 ⁻⁶	Damesin (communication personnelle)
coefficient respiratoire d'entretien des réserves (mol CO ₂ /gC/h)	0.4.10 ⁻⁶	
pente du modèle stomatique de Ball <i>et al.</i> , 1987	9.3	Ball <i>et al.</i> , 1987
conductance cuticulaire (mol/m ² /s)	0.001	Genty (communication personnelle)
réserve maximale en eau du réservoir superficiel (mm)	30	
réserve maximale en eau de la litière (mm)	2	

Le LAI-2000 permet d'estimer indirectement le PAI à partir du rayonnement solaire diffus transmis sous couvert, rapporté au rayonnement diffus mesuré hors couvert. Les mesures ont été réalisées avec deux analyseurs et deux capteurs, permettant la mesure simultanée du rayonnement sous-couvert et du rayonnement incident. Le fonctionnement de ce LAI-mètre portable est détaillé par Dufrêne et Bréda (1995). En raison de la faible superficie de chaque plateau (40x40 m), l'ouverture du capteur a été restreinte à 45° par l'utilisation d'un cache 3/4, (et sur 3 anneaux centrés sur les angles zénithaux de 7, 23, et 38°). L'intégration spatiale des résultats se fait par des mesures ponctuelles effectuées aux 4 coins de la placette en direction du centre. Compte tenu du recouvrement entre le bois et les feuilles, l'indice foliaire (LAI) se rapproche plus du PAI que de la valeur déduite à partir du PAI et du WAI (Dufrêne et Bréda, 1995). C'est donc la valeur du PAI qui est utilisée comme indice foliaire. Le WAI sert au calcul de l'interception de la pluie par le tronc et les branches.

Mesure de l'azote foliaire

La teneur en azote foliaire a été mesurée sur le dispositif de Darney en 1973 et 1995 selon le même protocole : un échantillon de feuilles de lumière est récolté au fusil, puis les feuilles sont séchées, broyées, minéralisées à l'acide sulfurique (méthode Kjeldahl) puis analysées au Technicon (méthode colorimétrique), afin de révéler leur composition chimique.

D. COMPARAISON DES INDICES DE CROISSANCE DE CERNE AVEC UN MODELE DE BILAN CARBONE

Dans l'état actuel des connaissances et en fonction des données de terrain disponibles, le modèle introduit l'effet de la fertilisation uniquement par l'azote, qui modifie l'assimilation brute et la respiration d'entretien des feuilles. Cependant, la fertilisation est prise en compte indirectement dans le modèle, à travers l'effet bloc qu'elle induit (différence de biomasses, d'indice foliaire...).

De plus, les sorties des deux analyses sont difficilement comparables directement, à cause de leur différence dans la façon d'exprimer la croissance. En effet, les indices de croissance radiale sont calculés à partir de surfaces de cernes, tandis que les croissances de tiges simulées par le modèle s'expriment en masse de carbone. Il faudrait donc les exprimer dans les mêmes unités (biomasse ou volume) pour les comparer directement. Cependant, les multiples incertitudes concernant chaque étape de la conversion (évolution de la surface du cerne avec la hauteur, variation de la densité et du contenu en carbone selon les années), ne permettent pas dans l'état actuel des connaissances d'obtenir des résultats satisfaisants. Aussi, plutôt que de comparer directement les sorties brutes, nous avons choisi de convertir les croissances de tige calculées par le modèle en "indice de croissance simulée". Chaque croissance annuelle simulée a été rapportée à la croissance simulée de l'année précédente, et comme en dendrochronologie, on a pris le Logarithme népérien de ce rapport. Les indices de croissance simulée pour une année exprimeront donc le gain de biomasse obtenu par rapport à l'année précédente. Pour les premières années de chaque dossier climatique (Vittel et Epinal), le rapport s'est effectué sur la croissance moyenne de chaque période. La comparaison directe avec les indices de la dendrochronologie ne peut donc pas se faire pour les années 1974 et 1988.

IV. RESULTATS ET DISCUSSION

A. EFFET DE LA FERTILISATION SUR LA CROISSANCE RADIALE

1. Effet de la fertilisation sur la croissance radiale à partir des circonférences à 1,30 m.

Cette première analyse a pour but de mettre en évidence l'effet de la fertilisation directement par la mesure des accroissements en circonférence, afin de comparer les résultats obtenus avec l'analyse des cernes et de quantifier l'influence respective des conditions de croissance initiale et du traitement. (cf. tableau VIII)

Tableau VIII : Analyse de variance (procédure GLM, SAS) combinant les différents paramètres pouvant influencer l'accroissement en circonférence de 1972 à 1996, selon le statut social des arbres. Les variables explicatives sont : l'accroissement de 1951 à 1971 (ac5171), le traitement (trait) et l'appartenance à un bloc. Ce tableau regroupe les coefficients de corrélation au carré, exprimés en pourcentage de variance expliquée et le seuil de significativité (**= 1%, ***= 1%).

Statut	ac5171	ac5171 et trait , bloc, trait x bloc	trait, bloc, trait x bloc	trait
Dominants	45% ***	59% ***	20% **	6,7% **
Codominants	48% ***	59% ***	23% ***	6,4% ***
Codominés	22% ***	50% ***	38% ***	11% **
Total (tous statuts)	63% ***	68% ***	11% ***	5,3% ***

Le rôle prépondérant du niveau de croissance initial (avant la fertilisation), sur le comportement des arbres fertilisés (surtout les Dominants et Codominants), nous oblige à relativiser l'effet même de la fertilisation, hors du contexte de croissance. L'effet de la fertilisation se réduit alors à 5% mais reste significatif à 1%. L'utilisation de différentes périodes précédant la fertilisation (5, 10, 15, 20 et 25 ans) dans l'explication de l'accroissement entre 1972 et 1996, donne des résultats très proches. Une durée suffisamment longue est donc nécessaire pour garder les principales informations concernant les conditions initiales de croissance.

Par ailleurs, les analyses montrent le plus souvent un effet significatif de l'interaction entre traitements et blocs, ce qui ne nous permet pas de généraliser les résultats de la fertilisation en dehors du contexte spécifique au dispositif.

Au niveau de la comparaison entre les traitements pour différentes périodes depuis 1972, il apparaît que le traitement complet NPKCA₁ se démarque systématiquement des autres (résultats non montrés).

D'autre part, les critères concernant la dendrométrie, sont relativement indépendants de la fertilisation. Les différences observées de hauteur, hauteur dominante et surface terrière dominante, sont plus à mettre en relation avec un effet stationnel du à l'appartenance à un bloc. D'autre part, les critères visuels d'évaluation du statut social des arbres semblent mieux corrélés avec la circonférence (résultats non montrés).

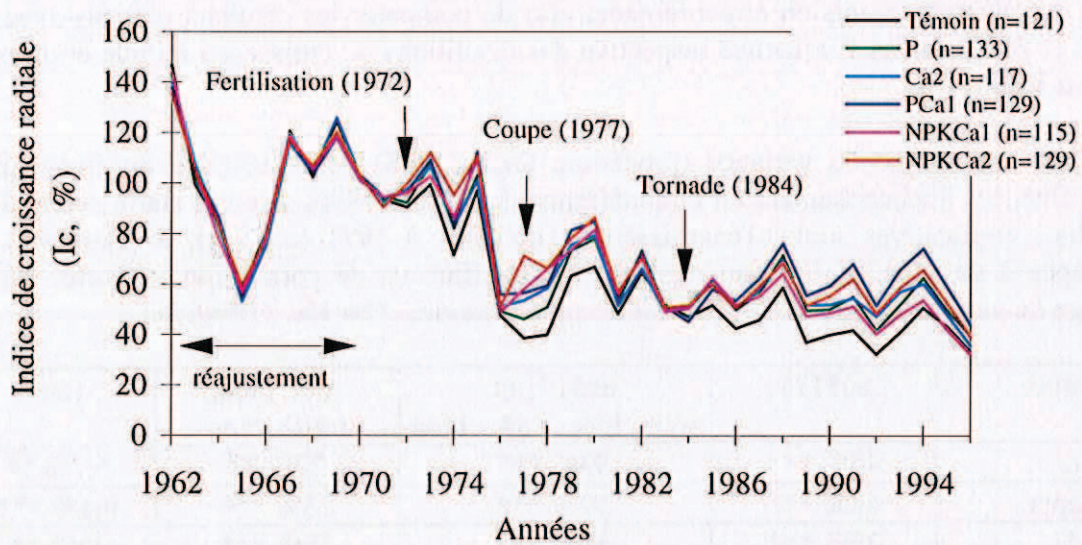


Figure 4. Evolution des indices de croissance radiale compensés selon le traitement (n = nombre d'arbres disponibles).

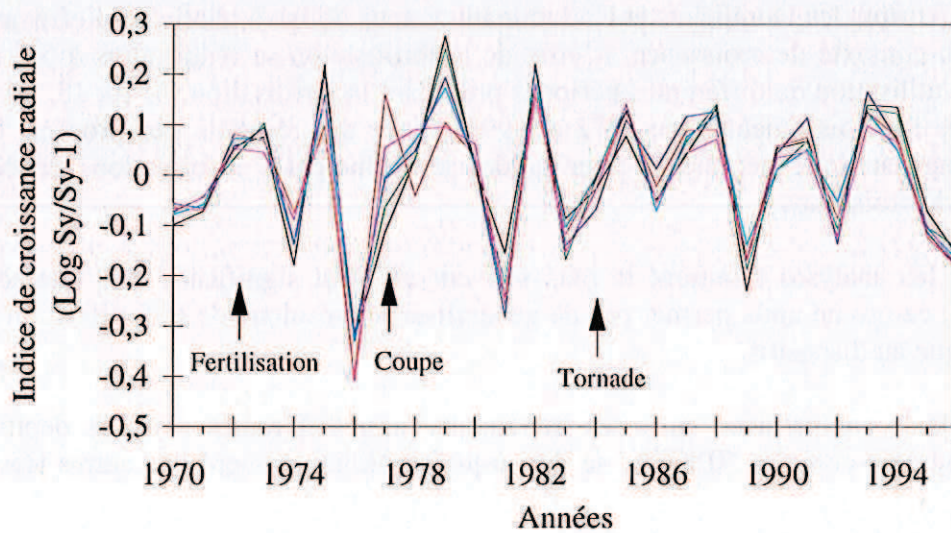


Figure 5. Evolution des indices de croissance "détendancés" selon le traitement.

2. Effet de la fertilisation sur la croissance radiale à partir des indices dendrochronologiques

a) Effet de la fertilisation et interaction avec le climat

Après la fertilisation, la diminution générale des courbes d'indice de croissance obtenues par la méthode "classique" avec la courbe âge régionale (cf. **figure 4**), provient du fait que la période post-fertilisation est climatiquement plus défavorable que lors de la période précédente (de 1962 à 1971).

En comparaison avec le témoin, l'effet général de la fertilisation s'exprime pendant et après la crise de 1976 (jusqu'en 1980). Puis on observe une reprise nette de la croissance qui débute en 1985 pour s'estomper 10 ans après.

Les différences entre traitements se manifestent pour la période allant de 1976 à 1978 où les traitements NPKCa sont favorisés, puis on observe une différenciation du traitement PCa₁ à partir de 1986 et surtout 1990 avec un effet très positif. D'une manière générale, les différences entre les traitements disparaissent pour les années de crise de croissance, comme en 1976, 1981, 1983 et 1989. Aucun effet dépressif des traitements n'est observé, mis à part la chute du traitement NPKCa₁ vers la fin des années 90.

Le **tableau IX** qui regroupe les gains d'accroissement de chaque traitement par rapport au témoin, fait ressortir le traitement PCa₁ comme le plus efficace sur le dispositif de Darney.

Tableau IX : Gains de croissance de chaque traitement par rapport au témoin (en pourcentage).

P	Ca ₂	PCa ₁	NPKCa ₁	NPKCa ₂
17,5 %	17,8 %	27,9 %	15,8 %	25,2 %

D'une façon générale, les courbes d'indices de croissance montrent une atténuation progressive de l'effet fertilisant, qui peut s'expliquer par une fermeture plus rapide du couvert pour les peuplements traités, où la compétition devient alors le facteur limitant de la croissance.

Au niveau des différences observées entre les traitements, il semble que l'effet direct du calcium devient indirect par la suite grâce à la restructuration du sol à moyen terme. Cette hypothèse expliquerait que l'effet se maintient pendant toute la période post-fertilisation.

L'amélioration très nette de la croissance des arbres fertilisés au PCa₁ à partir de 1984, peut se traduire comme une modification de la tendance dans le comportement des peuplements dont l'origine pourrait être la tornade.

Les changements de situation pour les arbres fertilisés au NPKCa peuvent s'expliquer comme un effet coup de fouet du traitement juste après la fertilisation, qui devient limitant suite au développement plus accru du houppier. On ne peut pas écarter non plus l'intervention d'un événement local (comme la tornade par exemple).

Pour les indices issus de la standardisation arbre par arbre, les résultats graphiques sont confirmés et quantifiés par l'analyse statistique de l'effet fertilisation, année par année (cf. **tableau X**). Il en ressort que l'effet du traitement n'est pas toujours positif par rapport au témoin, comme pour les années 1975-76, 1979, 1981 et 1994. Et, les années les plus représentatives d'un effet de la fertilisation, quelque soit le statut social, sont : 1977, 1979, et 1994.

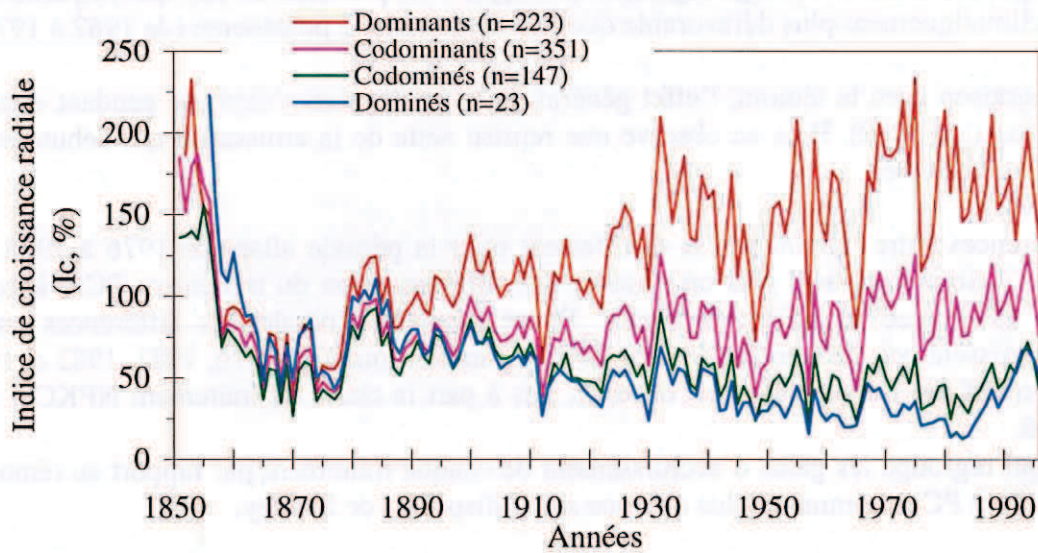


Figure 6. Evolution des indices de croissance selon le statut social (n = nombre d'arbres disponibles).

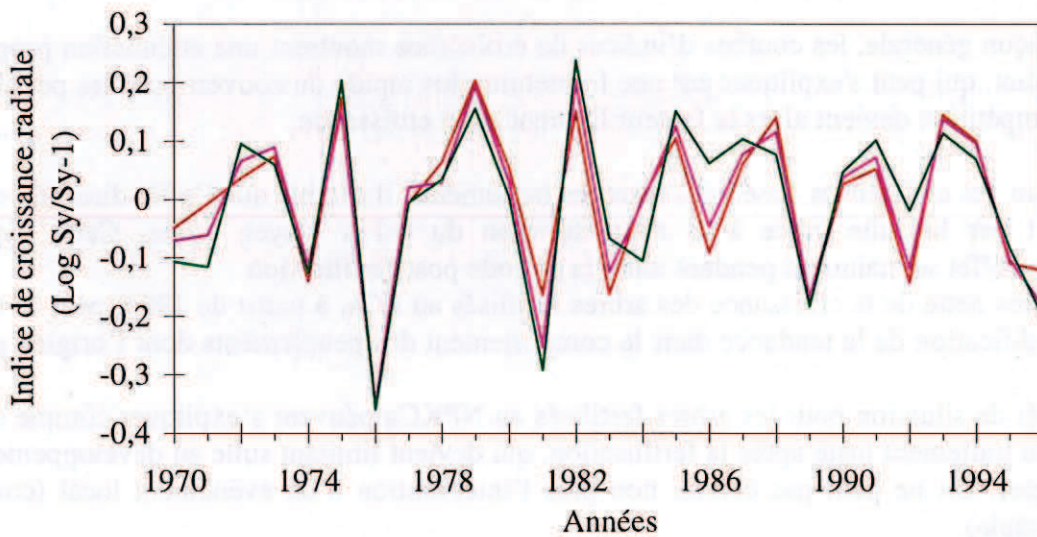


Figure 7. Evolution des indices de croissance "détendancés" selon le statut social pour la période 1970-1996.

Au niveau des différences entre les fertilisants (cf. **figure 5**), on observe tout d'abord que les traitements complets (NPKCa) ont des réactions nettement contrastées. En effet, les arbres réagissent mieux à la crise de l'année 1974, puis l'année 1976 est marquée par un effet très dépressif des traitements complets sur la croissance, suivi d'une réaction nettement positive de leur croissance en 1977. Le traitement NPKCa₂ semble avoir le mieux réagit en 1977, mais l'année suivante, les arbres traités connaissent une perte de croissance très marquée, contrairement aux autres traitements. La croissance des arbres fertilisés au calcium (Ca₂) semble être favorisée pendant les crises de croissance des années 1989 et 1992. Ce résultat a également été obtenu par Marsalle (1996) sur le Hêtre et Becker (1990) sur le Sapin pectiné, où l'effet favorable du calcium pendant les crises climatiques a été expliqué par une amélioration des caractéristiques physico-chimiques du sol et donc de ses capacités de rétention en eau. Par contre, le traitement PCa₁ se démarque sensiblement des autres traitements pendant les années de croissance favorable comme 1987, 1991 et 1993.

Dans la suite, les simulations du bilan de carbone seront réalisées sur trois placettes (témoin, Ca₂ et NPKCa₁), dont les courbes d'indices de croissance sont comparables aux courbes moyennes de chaque traitement (cf. **annexe 3**).

b) Prise en compte du statut social

Pour lever l'ambiguïté sur l'identification du statut social, on a aussi utilisé d'autres paramètres de stratification concernant la hauteur relative du houppier, la circonférence à 1,30 m, et le rapport hauteur/diamètre. Toutefois, dans le cadre du dispositif de Darney, le statut social était le plus discriminant.

La **figure 6** montre tout d'abord que la croissance des dominants s'individualise de façon précoce à partir de 1885-90 par rapport aux codominants où la différence devient nette vers 1900. Ensuite, l'effet du statut social est bien affirmé avec une très nette différence entre chaque classe. Toutefois on peut rapprocher les comportements des codominés et des dominés.

Quel que soit le statut social, le signal basse et haute fréquence est conservé sauf à partir des années 90 pour les classes dominées, où l'on observe une accélération de la croissance, qui concorde avec le passage de la tornade en 1984. Les dominés semblent avoir bénéficié d'une moindre concurrence.

Les résultats des courbes d'indice de croissance "détendancés" (cf. **figure 7**) montre que le comportement des arbres de statuts sociaux différents n'est pas semblable d'une année à l'autre, même pour des épisodes climatiques bien marqués. Toutefois, il ressort que les dominants semblent avantagés pendant toute la période allant de 1978 à 1982, puis ce sont les codominés qui prennent le relais jusqu'en 1992, mis à part deux années (1984 et 1988). Les réactions des arbres dominants et codominants sont très proches sauf en 1981, où les codominants sont sensiblement plus défavorisés.

c) Effet de la fertilisation selon le statut

Pour les dominants (cf. **figure 8**), l'effet de la fertilisation est très net, mais les différences entre traitements sont sensiblement modifiées par rapport à celles observées sur l'ensemble des arbres. En effet, le traitement NPKCa₂ se démarque positivement des autres durant la première période qui suit la fertilisation (jusqu'en 1986), même pendant la crise de 1976. Ensuite les différences s'estompent progressivement.

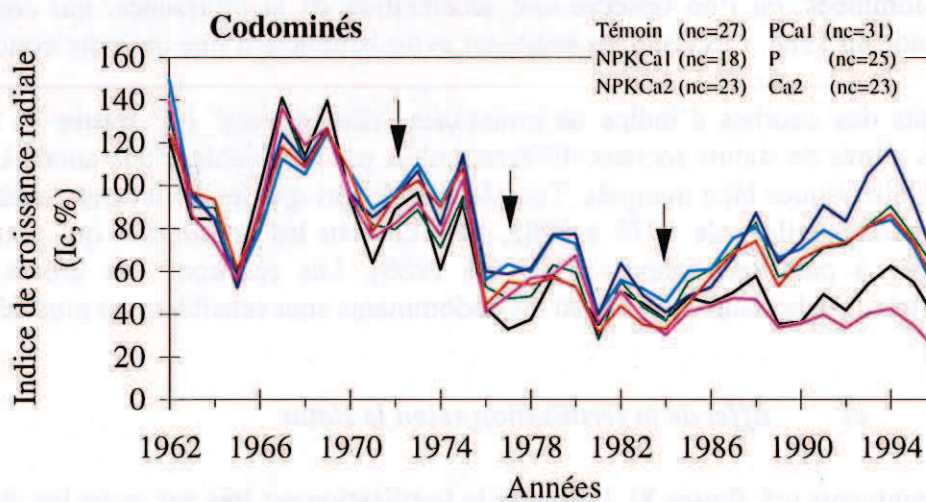
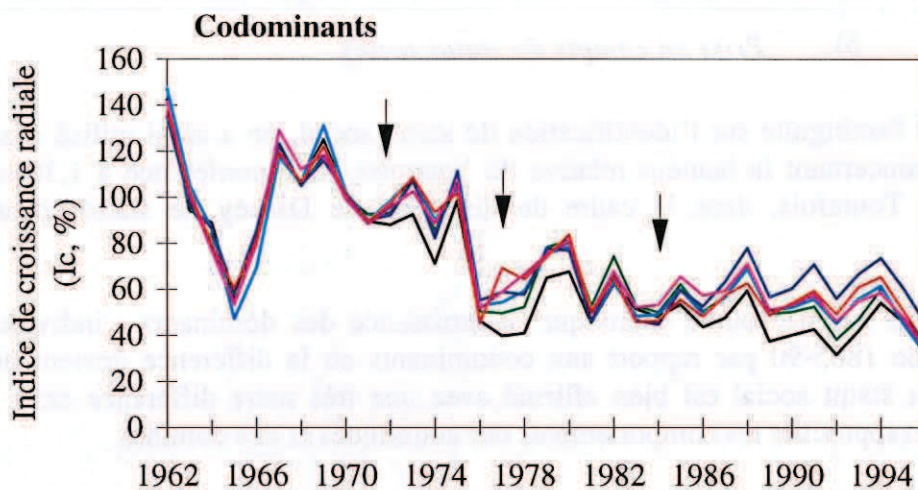
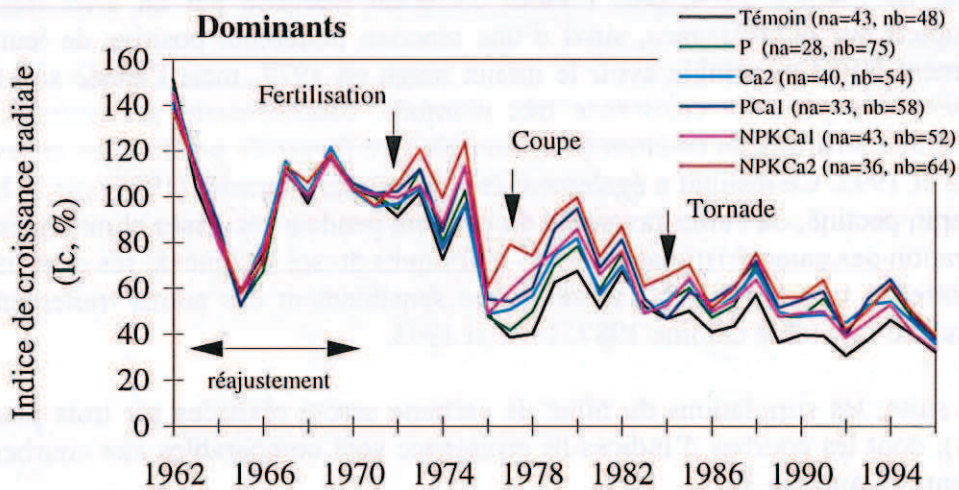


Figure 8. Evolution des indices de croissance radiale compensés selon le traitement pour chaque classe de statut social. na = nombre d'arbres pour les dominants ; nb = nombre d'arbres pour les codominants ; nc = nombre d'arbres pour les codominés.

Pour les codominants, il y a peu de différences entre les fertilisants, sauf pour PCa₁ à partir de 1987, qui se détache favorablement des autres traitements.

Le faible effectif disponible pour les arbres codominés se traduit par une plus grande variabilité dans les réponses; seul l'effet positif de PCa₁ est nettement conservé. Par contre, la croissance des arbres codominés du traitement NPKCa₁ chute en dessous du niveau des témoins à partir de 1984 et se détache de l'autre traitement complet (NPKCa₂).

D'une manière générale, la fertilisation joue sur les relations de compétition entre les classes d'arbres de statut social différent. En effet, les dominants entrent plus rapidement en compétition, d'où une atténuation du signal fertilisation, qui ne se retrouve pas chez les codominés et les dominés.

De plus, le traitement NPKCa₂ semble avoir un effet positif plus marqué chez les dominants et sur une période de temps plus longue, contrairement aux autres statuts.

L'hypothèse des effets de la tornade pour l'explication du comportement des arbres fertilisés au NPKCa₁, semble se vérifier par l'analyse détaillée de la réaction des codominés. Ainsi, la chute très nette de la croissance des codominés à partir de 1984 traduit la conséquence de dégâts directs au niveau du houppier ou du système racinaire. Les codominés auraient donc eu une récupération plus difficile par rapport aux dominants.

3. Conclusion partielle

Tout d'abord, les différences observées entre l'analyse des mesures de circonférences, où la fertilisation au NPKCa₁ donne les meilleurs résultats, et l'analyse des indices de croissance compensés (par la croissance initiale des arbres pour chaque traitement), où c'est la fertilisation au PCa₁ qui ressort préférentiellement, pourraient s'expliquer par des conditions stationnelles plus favorables selon les traitements. En effet, les arbres qui poussaient mieux avant fertilisation (NPKCa₁) ont réagi plus intensément aux traitements. La simple analyse des circonférences doit donc rester très prudente quant à l'interprétation de l'effet d'un traitement, car elle intègre tout le passé sylvicole et stationnel de l'arbre. Ces résultats font donc ressortir les indices de croissance, issus des mesures de cerne, comme une meilleure méthode pour mettre en évidence l'effet de la fertilisation à long terme.

D'autre part, l'intérêt de l'analyse dendrochronologique par rapport aux mesures de circonférence réside dans le fait qu'elle permet de dater les événements, de donner une dynamique temporelle et de rendre compte des interactions entre le climat et la fertilisation.

Cette analyse dendrochronologique d'un dispositif de hêtre fertilisé, suggère que l'effet de la fertilisation n'est pas évidente dans le contexte de Darney. Ce résultat pourrait s'expliquer par le fait que les arbres appartiennent à une classe de productivité élevée (I et II). En effet, les hêtres de Darney semblent moins réactifs que ceux de Fougères, dont la fertilité stationnelle est plus basse et les arbres plus jeunes. Ces différences seraient dues à un besoin plus grand d'apport nutritif au sol et/ou à une meilleure réactivité des arbres jeunes, dans le cas de Fougères. Bonneau (1995) et Dambrine *et al.* (1991) ont montré que la fertilisation est sensible dans la phase jeune du peuplement, mais qu'elle a peu d'effet sur la croissance radiale d'un peuplement adulte à cause du phénomène de transfert des éléments, à partir des cernes anciens (translocation). De plus, la sylviculture appliquée à Darney semble peu dynamique.

Le traitement PCa₁ ressort comme le plus positif sur la croissance surtout vers la fin de la période post-fertilisation. Les raisons reposent pour l'instant sur un effet de la combinaison des deux éléments qui agirait aussi bien directement sur la nutrition des arbres, qu'indirectement par une restructuration du sol. A l'inverse, l'effet dépressif du traitement NPKCa₁, pourrait s'expliquer par une sensibilité accrue de la croissance au climat ou par un déséquilibre nutritionnel obtenu sur des plateaux de bonne fertilité initiale. L'interaction entre l'apport d'éléments fertilisants et le climat a déjà été mise en évidence par Becker (1990) sur des peuplements adultes de Sapin pectiné.

L'interaction entre le climat et la fertilisation se traduit par un effet positif de la fertilisation, plus ou moins fort selon les traitements, à la suite d'années connaissant une crise de croissance. A l'inverse, ces années se caractérisent en général par une diminution dans les différences entre les traitements. Bonneau (1995) et Nys *et al.* (1985) ont déjà montré que des conditions climatiques défavorables constituent, quelle que soit la manière dont on a amélioré la nutrition minérale, un facteur limitant qui empêche l'expression de la fertilisation.

Enfin, le statut social des arbres, apparaît aussi comme un critère important dans la réponse des arbres à la fertilisation. Dans le contexte du dispositif de Darney, il ressort que les codominés ont une plus forte réaction à la fertilisation.

D'une façon générale, la fertilisation semble tamponner les effets climatiques défavorables sur la croissance, mais les différences interannuelles des traitements et du statut sont difficilement interprétables.

B. RESULTATS DE LA MODELISATION

1. Tests de sensibilité

Les tests de sensibilité consistent à analyser la réponse du modèle en faisant varier la valeur des paramètres d'entrée. Le choix des paramètres à étudier s'est appuyé sur les connaissances des facteurs susceptibles de modifier la production d'une forêt et sur l'accessibilité des données. Les paramètres retenus sont : **l'indice foliaire** (Kershaw *et al.*, 1996; Carlyle, 1995; Stenberg *et al.*, 1995), **la réserve utile du sol**, **la teneur en azote foliaire**, et les réponses étudiées concernent **l'assimilation brute**, **la respiration totale** et **la croissance des tiges**. D'autres réponses comme la respiration de croissance et d'entretien et l'assimilation nette figurent en **annexe 4**. L'existence probable d'interactions entre la sensibilité à un paramètre et le climat nous a amené à étudier 4 années, choisies sur la base de critères climatiques et dendrochronologiques (comme les années caractéristiques où 70% des arbres ont le même comportement) :

- 1989 : année caractéristique avec une faible croissance, climatiquement sèche.
- 1990 : année humide, mais pas caractéristique.
- 1993 : année caractéristique avec une forte croissance, humide.
- 1996 : année caractéristique avec une faible croissance, sèche.

Pour chaque test, la simulation se fait en fixant tous les autres paramètres, qui représentent ici les valeurs obtenues sur la parcelle témoin (sauf la réserve utile fixée à 200 mm), cf. **tableau XI**.

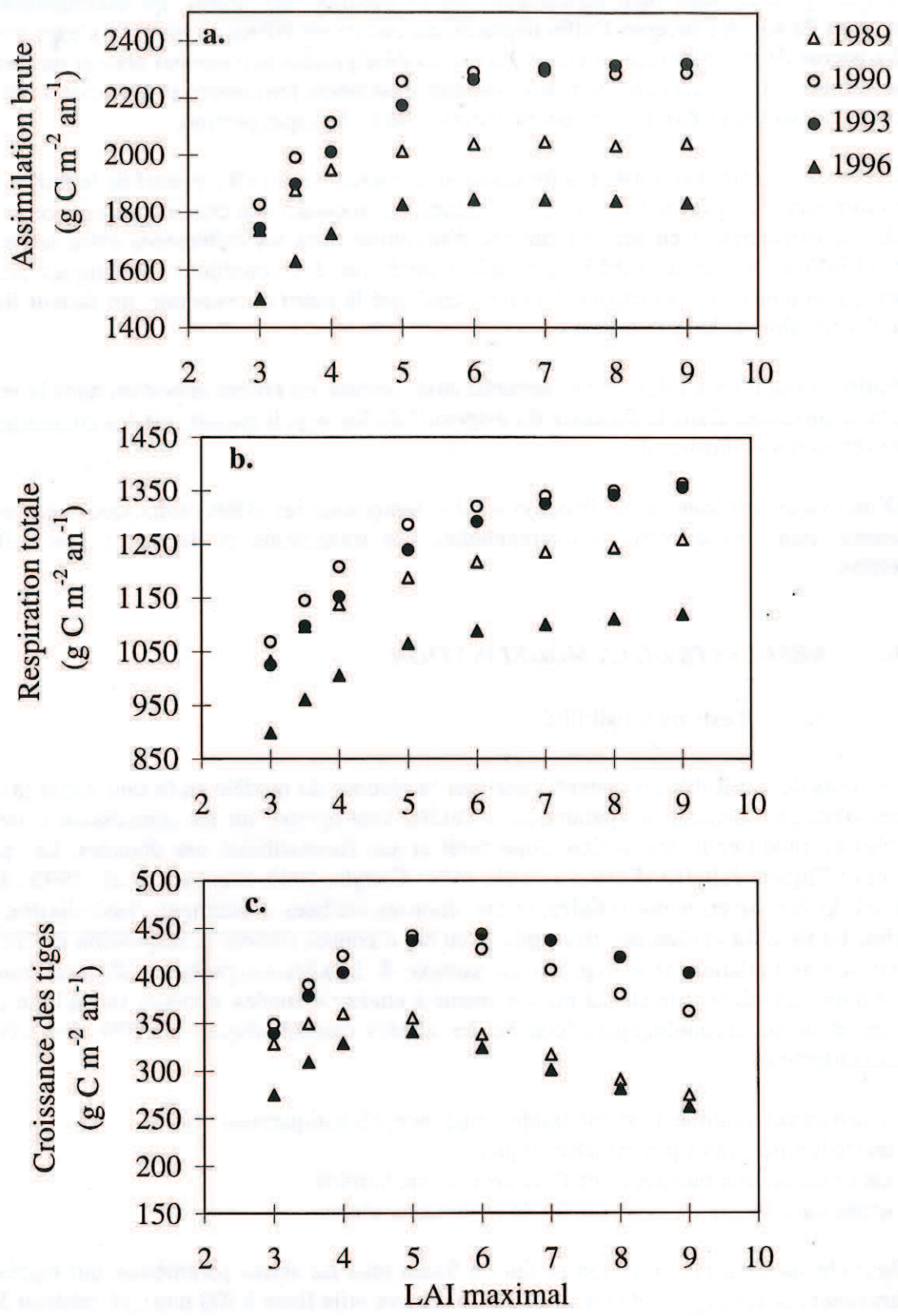


Figure 9. Tests de sensibilité au LAI maximal pour l'assimilation brute (a), la respiration totale (b) et la croissance des tiges (c).

Tableau XI : Paramètres utilisés pour les tests de sensibilité du modèle CASTANEA, en fonction de l'indice foliaire (LAI), de la réserve utile (RU), et de la teneur en azote des feuilles (NF).

	LAI	RU (mm)	NF (gN/g matière sèche)
Test LAI	3 à 9	200	0,0019
Test RU	5,88	50 à 300	0,0019
Test NF	5,88	200	0.01 à 0.03

a) Sensibilité à l'indice foliaire (LAI)

Le modèle CASTANEA n'est pas conçu pour simuler proprement les couverts discontinus, aussi a-t-on choisi de commencer le test par un indice foliaire de 3, censé correspondre à un couvert fermé. Les simulations se font jusqu'à un indice foliaire de 9, qui excède un peu les maxima observés sur des forêts de hêtre (Jarvis and Leverenz, 1983).

Pour une gamme d'indice foliaire variant de 3 à 9 points d'indice foliaire, l'**assimilation brute** passe d'environ 1500 à 2300 g C m⁻² an⁻¹ (soit environ 35%), selon une courbe asymptotique (cf. **figure 9a**). Le modèle apparaît très sensible dans la faible gamme d'indice foliaire, c'est à dire pour des LAI allant de 3 à 5 (300 g C m⁻² an⁻¹ pour 1 point de LAI), sans que les années influent sur la pente de la réponse. Ce résultat traduit le fait que pour des valeurs faibles, toute augmentation du LAI s'accompagne d'un accroissement de la proportion du feuillage à la lumière.

Un plateau de saturation s'observe rapidement pour des valeurs d'indice foliaire variables selon l'année considérée. En effet, l'assimilation brute de 1989 et 1996 se stabilise à partir d'un LAI=5, 1990 pour un LAI=6, tandis que 1993 ne sature qu'à partir d'un LAI=7. On observe une inversion des courbes entre les années 1990 et 1993 à partir d'un LAI=7. Dans le modèle, ce plateau s'explique par une rétroaction négative du LAI sur l'assimilation brute à travers la réserve en eau du sol (et le paramètre g1), qui diminue plus rapidement pour de forts LAI à cause de l'augmentation de la transpiration. Le décalage du plateau de saturation selon les années est donc une conséquence de conditions pluviométriques différentes (1993 est la plus humide des 4 années). Les années sèches ont logiquement les assimilations brutes les plus faibles, comme pour 1989 et surtout 1996 qui font aussi partie des années caractéristiques avec une faible croissance.

Les courbes de réponse de la **respiration totale** (entretien + croissance) à l'indice foliaire présentent le même profil avec une sensibilité d'environ 70 g C m⁻² an⁻¹ pour 1 point de LAI (cf. **figure 9b**). Les plateaux de saturation semblent moins prononcés que pour ceux de l'assimilation brute. En effet, la respiration d'entretien mais aussi de croissance continue à augmenter avec l'indice foliaire.

La **croissance des tiges** varie de 250 à 450 g C m⁻² an⁻¹ (environ de 45%), selon une courbe qui présente un optimum (cf. **figure 9c**). Cet optimum est atteint pour des valeurs d'indice foliaire variables d'une année à l'autre, soit respectivement 4, 5, 6 pour 1989, 1990-96, 1993. Ensuite la croissance diminue presque linéairement avec l'augmentation du LAI : en effet l'assimilation brute est stable et la part des assimilats alloués à la respiration, et surtout à la croissance des feuilles, continue à augmenter au détriment des tiges.

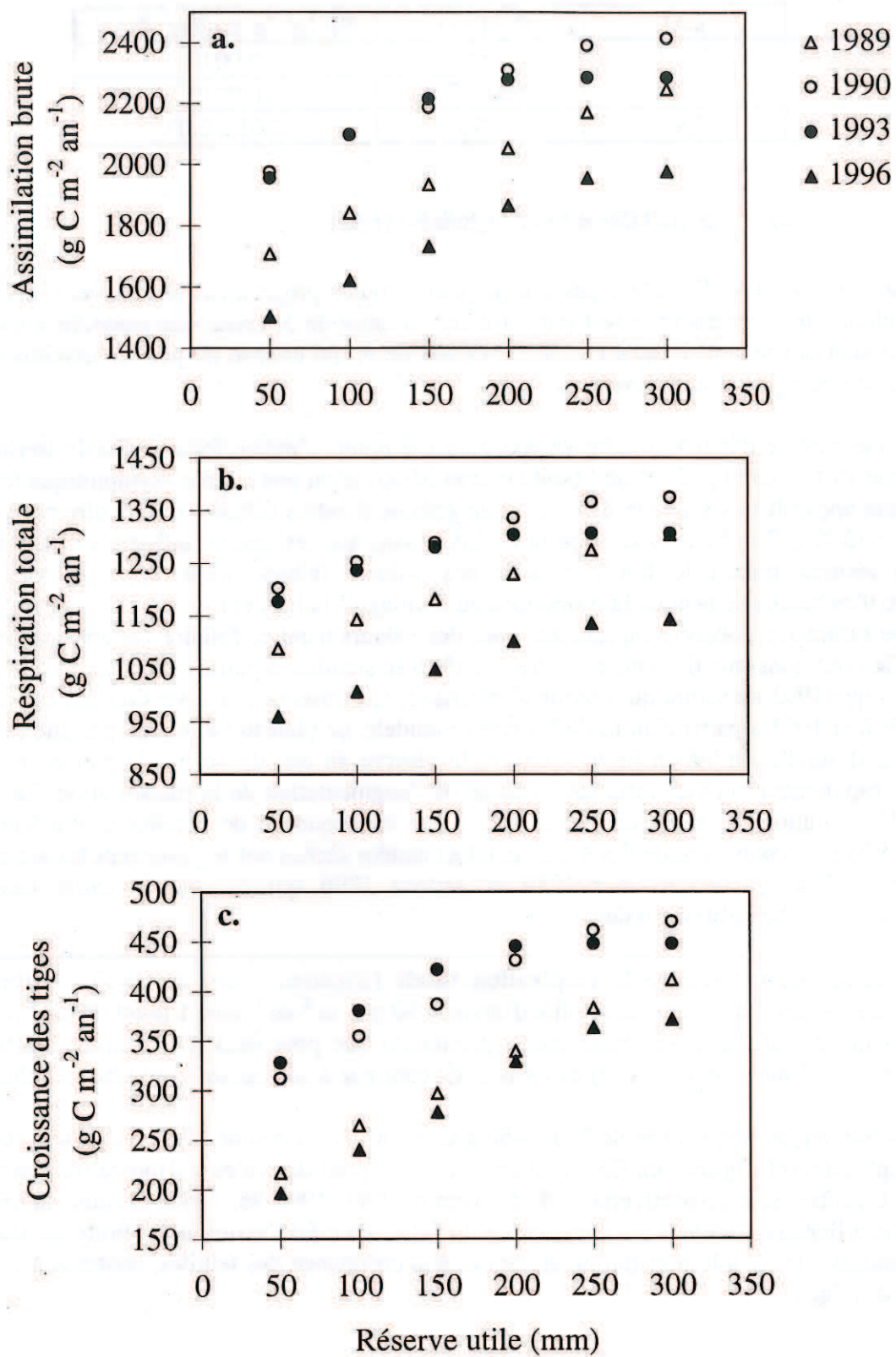


Figure 10. Tests de sensibilité à la réserve utile pour l'assimilation brute (a), la respiration totale (b), la croissance des tiges (c).

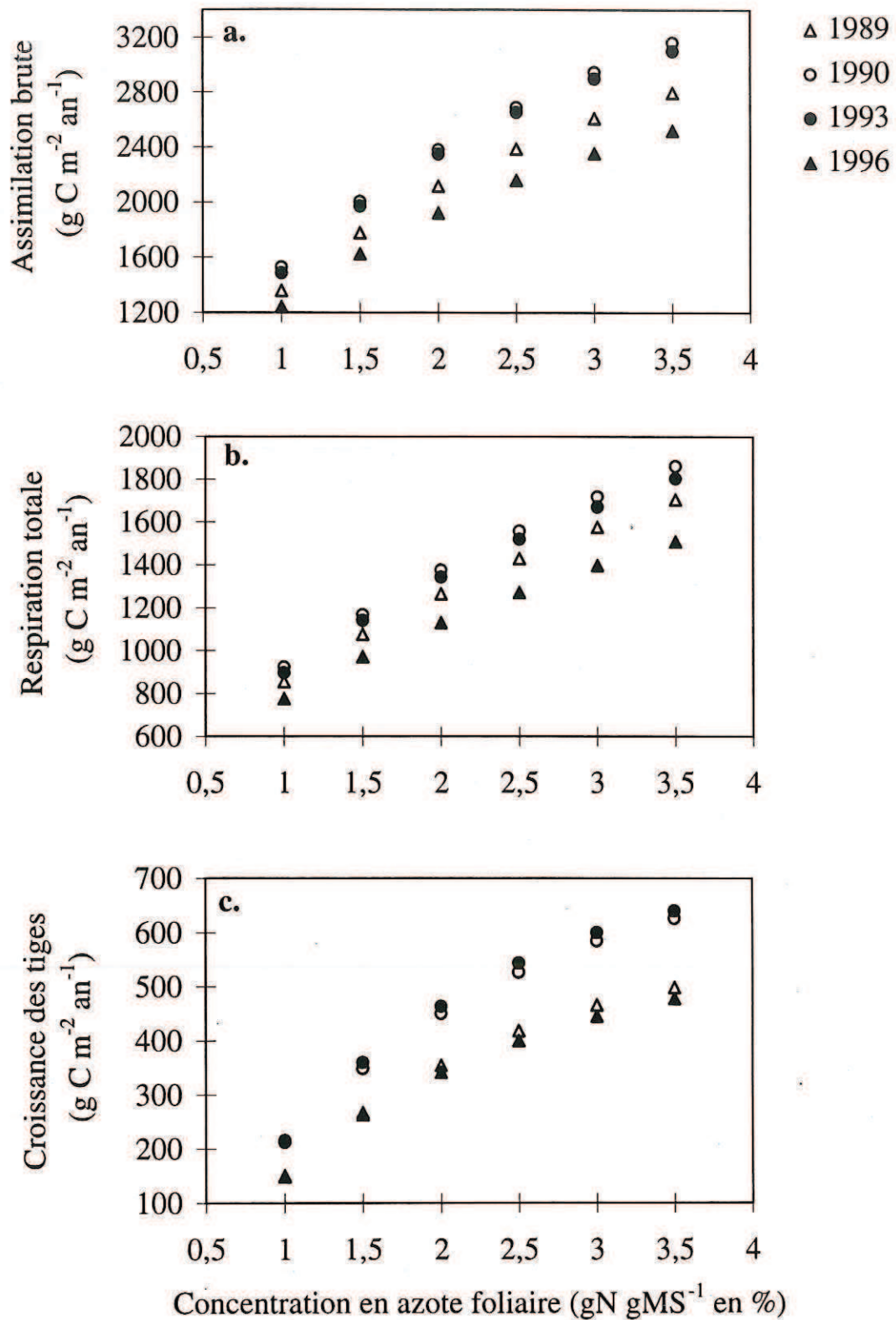


Figure 11. Tests de sensibilité à la concentration en azote foliaire (exprimée en pourcentage de la matière sèche) pour l'assimilation brute (a), la respiration totale (b) et la croissance des tiges (c)

b) *Sensibilité à la réserve utile du sol (RU)*

Dans ces tests de sensibilité, les valeurs prises par la réserve utile varient de 50 jusqu'à 300 mm, et couvrent la gamme des valeurs couramment observées.

L'**assimilation brute** varie de 1500 à 2400 g C m⁻² an⁻¹ soit environ 40% pour une réserve utile variant de 50 à 300 mm (cf. **figure 10a**). Pour une gamme de réserve utile allant de 50 à 200 mm, les écarts relatifs entre les années restent les mêmes, et une augmentation de 50 mm accroît l'assimilation brute d'environ 140 g C m⁻² an⁻¹. L'effet de la réserve utile diminue sensiblement vers des valeurs de 200 mm pour 1993, de 250 mm pour 1990 et 1996, voire de 300 mm pour 1989. L'année 1993 se caractérise par une saturation précoce à partir d'une réserve utile de 200 mm. Cette saturation peut s'expliquer par un faible stress hydrique compensé facilement par une augmentation modérée de la réserve utile. Le ralentissement observé pour 1996 (considérée comme une année sèche) à partir d'une réserve utile de 250 mm pourrait s'expliquer par une faible influence de la réserve en début de sécheresse puis l'absence d'influence, les pluies étant toujours insuffisantes pour recharger la réserve au delà du seuil de 40%. De plus, pour de fortes valeurs de réserve utile, le modèle tend à surestimer le stress en augmentant parallèlement la valeur seuil de la réserve en eau du sol en dessous duquel il y a un stress.

La réponse de la **respiration totale** à l'augmentation de la réserve utile est proche de celle de l'assimilation brute (cf. **figure 10b**), avec des écarts relatifs entre 1989 et 1996 très prononcés (environ 130 g C m⁻² an⁻¹). En moyenne, 50 mm de réserve en plus se traduit indirectement par une augmentation de 60 g C m⁻² an⁻¹ de la respiration, en passant par une augmentation de la croissance. Le même comportement interannuel se retrouve dans la réponse de la **croissance des tiges** à la réserve utile, avec une distinction années sèches-années humides très nette, qui tend à s'estomper pour des valeurs élevées de RU (cf. **figure 10c**).

c) *Sensibilité à la teneur en azote foliaire*

La gamme des teneurs en azote foliaire utilisées (exprimées en pourcentages de matière sèche), commence à 1 % (Sabatier, 1989) et fini à 3,5 %, ce qui représente un maximum en condition de fertilisation (R. Liozon et F. Badeck, communication personnelle).

L'**assimilation brute** varie d'environ 60% pour une gamme de teneur en azote foliaire allant de 1 à 3,5% de matière sèche (cf. **figure 11a**). Et une augmentation de 0,5% s'accompagne d'un accroissement de 15 à 20% de l'assimilation brute. L'effet de l'azote dans les feuilles est presque linéaire. Les courbes des années 1990 et 1993 sont pratiquement confondues.

La **respiration totale** et la **croissance des tiges** répondent de la même façon que l'assimilation brute, avec une variation de 15% pour une augmentation de 0,5 g d'azote pour 100 g de matière sèche (cf. **figures 11b et c**). Cependant, la croissance devrait présenter un optimum pour des teneurs en azote foliaire élevées, à cause des coûts croissants dus à l'entretien des feuilles. Deux facteurs peuvent expliquer ce résultat : soit le modèle surestime l'effet de l'azote sur l'assimilation brute, soit il sous estime l'effet de l'azote sur la respiration d'entretien des feuilles. De plus, le fait que le coût du prélèvement de l'azote par les racines n'est pas intégré dans le modèle, pourrait aussi expliquer cette tendance. Une dernière hypothèse serait la non prise en compte d'une possible augmentation de la teneur en azote pour les autres organes ce qui augmenterait encore la respiration d'entretien totale.

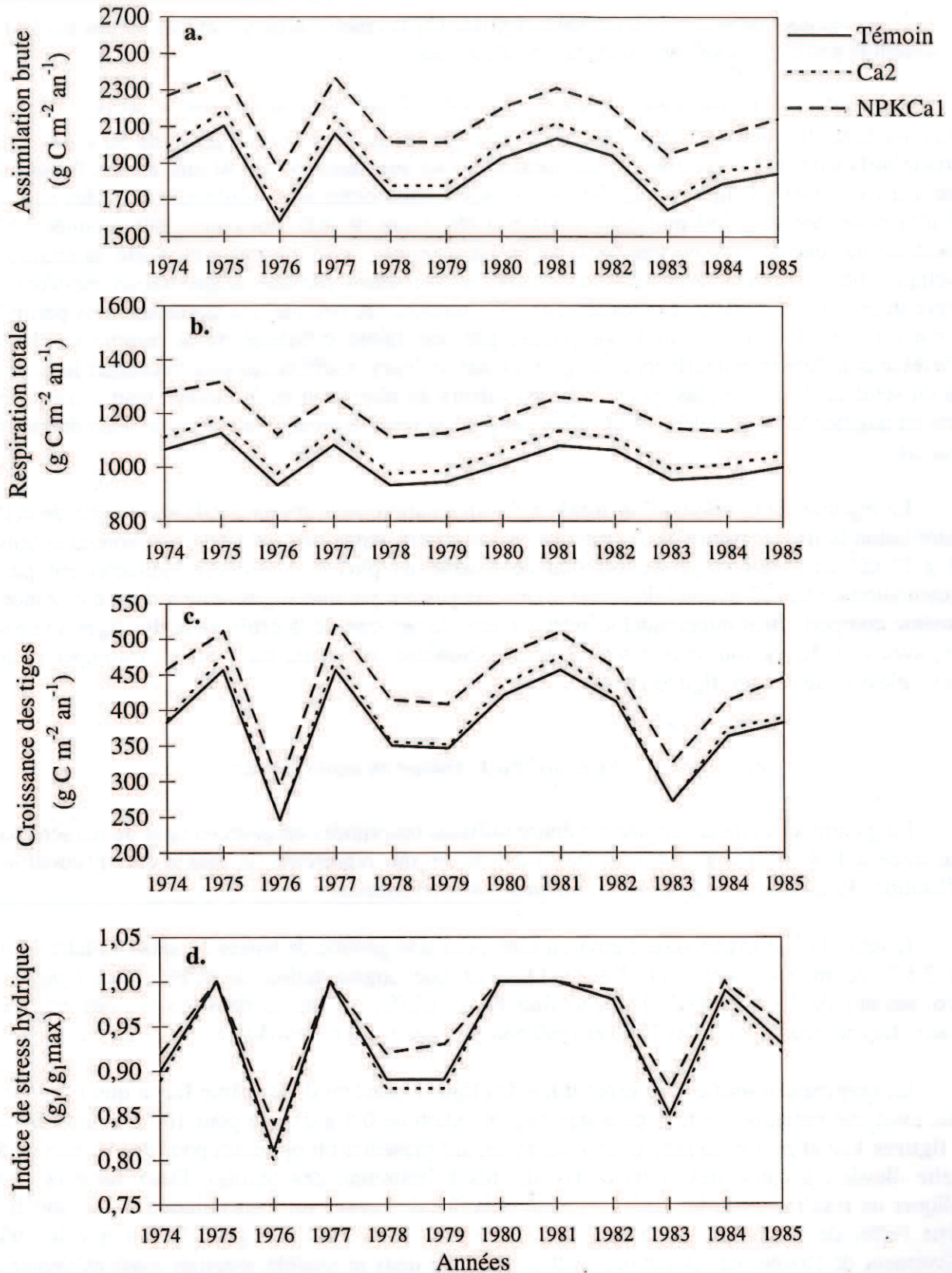


Figure 12. Assimilation brute (a), respiration totale (b), croissance des tiges (c) et indice de stress hydrique (d) pour trois traitements. Les simulations ont été effectuées à partir des données météorologiques de Vittel.

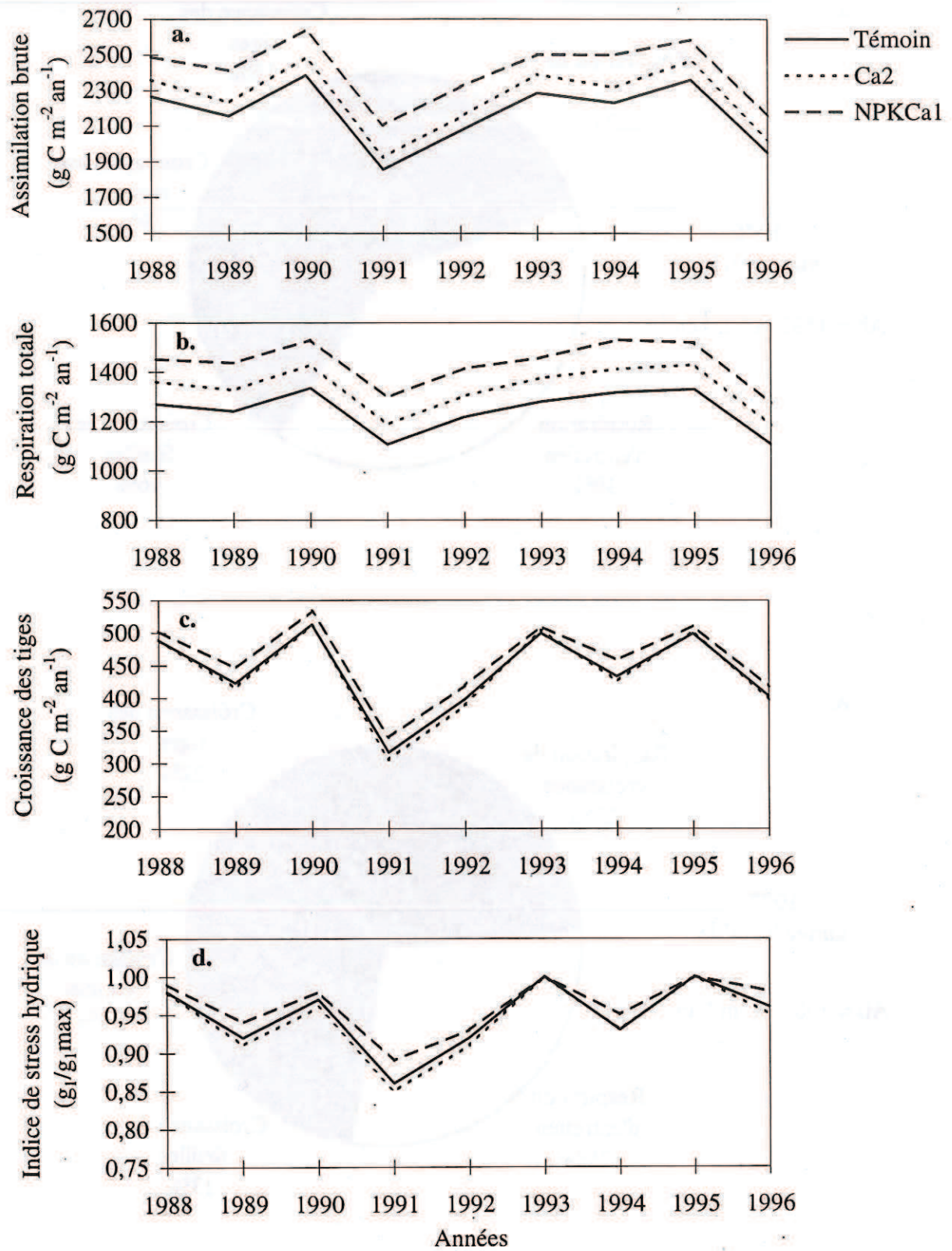


Figure 13. Assimilation brute (a), respiration totale (b), croissance des tiges (c) et indice de stress hydrique (d) pour trois traitements. Les simulations ont été effectuées à partir des données météorologiques d'Epinal.

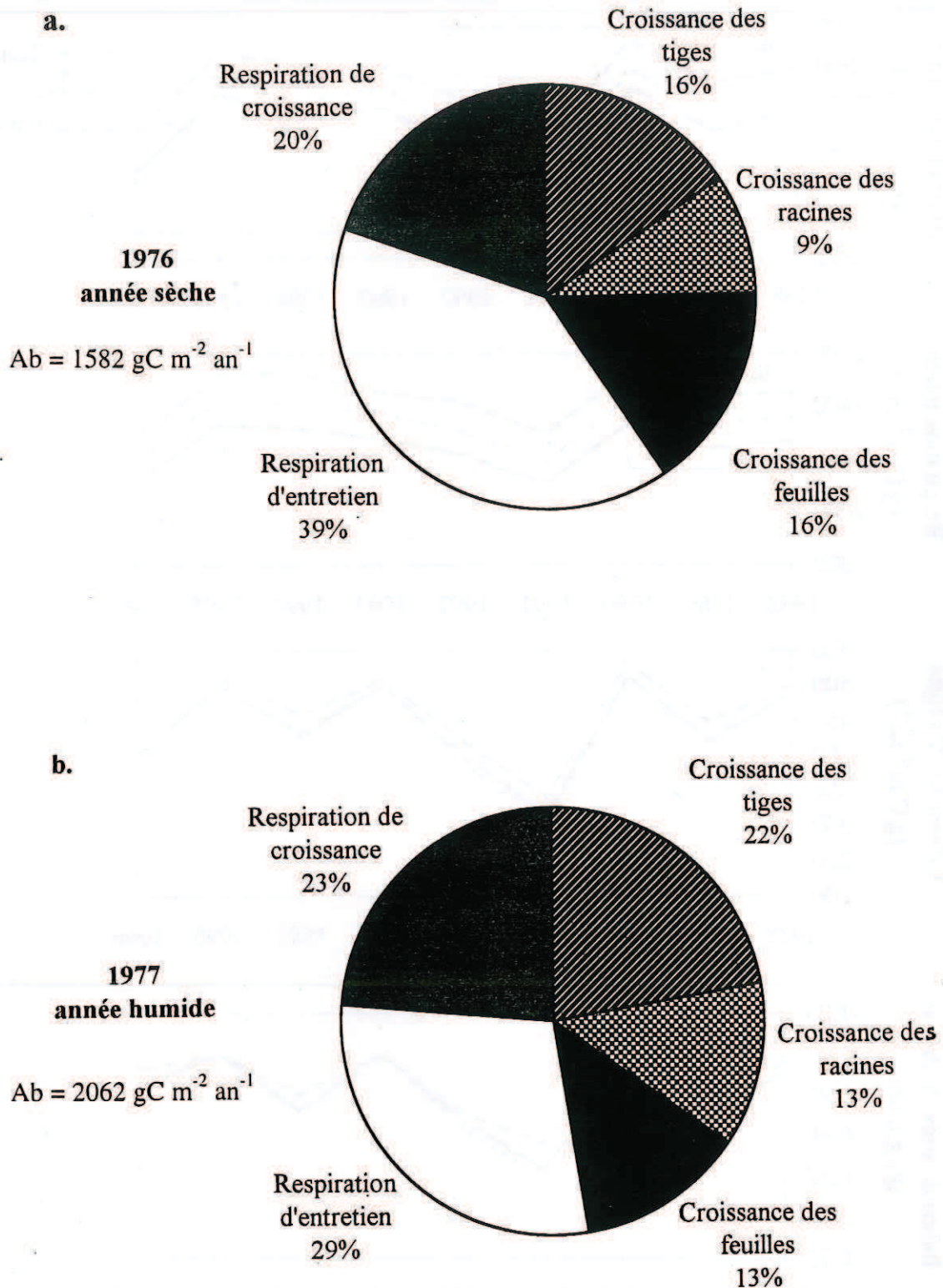


Figure 14. Répartition de l'assimilation brute (Ab) en respiration de croissance, en respiration d'entretien et en croissance des différents organes pour une année sèche 1976 (a) et pour une année humide 1977 (b). Sorties du modèle CASTANEA.

2. Variations interannuelles

a) Analyse par fonction physiologique

L'étude des variations interannuelles des principales fonctions physiologiques (assimilation brute, respiration totale, croissance des tiges) a été effectuée pour deux jeux de données climatiques (cf. **figures 12 et 13**), et en fonction de trois traitements de fertilisation (Témoin, Ca₂ et NPKCa₁). Les simulations pour l'assimilation nette et les respirations de croissance et d'entretien figurent en **annexe 5**. Pour chacune des trois placettes fertilisées, les valeurs des paramètres utilisés dans les simulations sont regroupées dans les **tableaux VI a et b** (p.20).

D'une manière générale les différences de simulation entre les trois traitements, Témoin, Ca₂ et NPKCa₁, se retrouvent systématiquement dans le même ordre (NPKCa₁ se démarque positivement des autres), quelle que soit la variable étudiée. L'effet de la fertilisation est alors observé indirectement à travers des biomasses initiales, des hauteurs, et des teneurs en azote foliaire différentes selon les placettes fertilisées.

(1) Données climatiques de VITTEL (1974 à 1985)

La répartition de l'assimilation brute entre la respiration totale et la croissance des différents organes est donnée en **figure 14** pour une année sèche (1976) et une année humide (1977). De même, la part de la croissance, de la respiration d'entretien et de la respiration de croissance investie dans chaque organe figure en **annexe 6**.

La **croissance des tiges** du témoin et du traitement Ca₂ sont relativement proches (cf. **figure 12c**). La crise de 1976 se traduit par une chute de croissance correspondant à environ 220 g C m⁻² an⁻¹ soit 45% par rapport à 1975. L'année 1983 ressort également comme une année de crise (-35%), tandis que 1975, 1977, et 1981 se trouvent parmi les années de plus forte croissance, avec une production de tiges d'environ 500 g C m⁻² an⁻¹.

La **respiration totale** suit la même évolution (cf. **figure 12b**) mais représente une part différente de l'assimilation brute suivant les années, soit en moyenne 55% de l'assimilation brute avec +4% pour 1976 et -2,5% pour 1977 et 1980.

L'**indice de stress hydrique** est calculé comme le rapport entre la somme des valeurs de g1 (la pente de la relation liant la conductance stomatique à l'assimilation) et la somme des valeurs optimales de g1 (g1 maximal) au cours de la saison de végétation. En effet, dans le modèle, g1 diminue quand la réserve en eau du sol s'abaisse ; il permet donc de relier l'état hydrique du sol à la capacité photosynthétique. Il ressort que les années à fort stress hydrique sont : 1976 et 1983, et celles à stress hydrique plus modéré sont : 1974, 1978-79 et 1985 (cf. **figure 12d**).

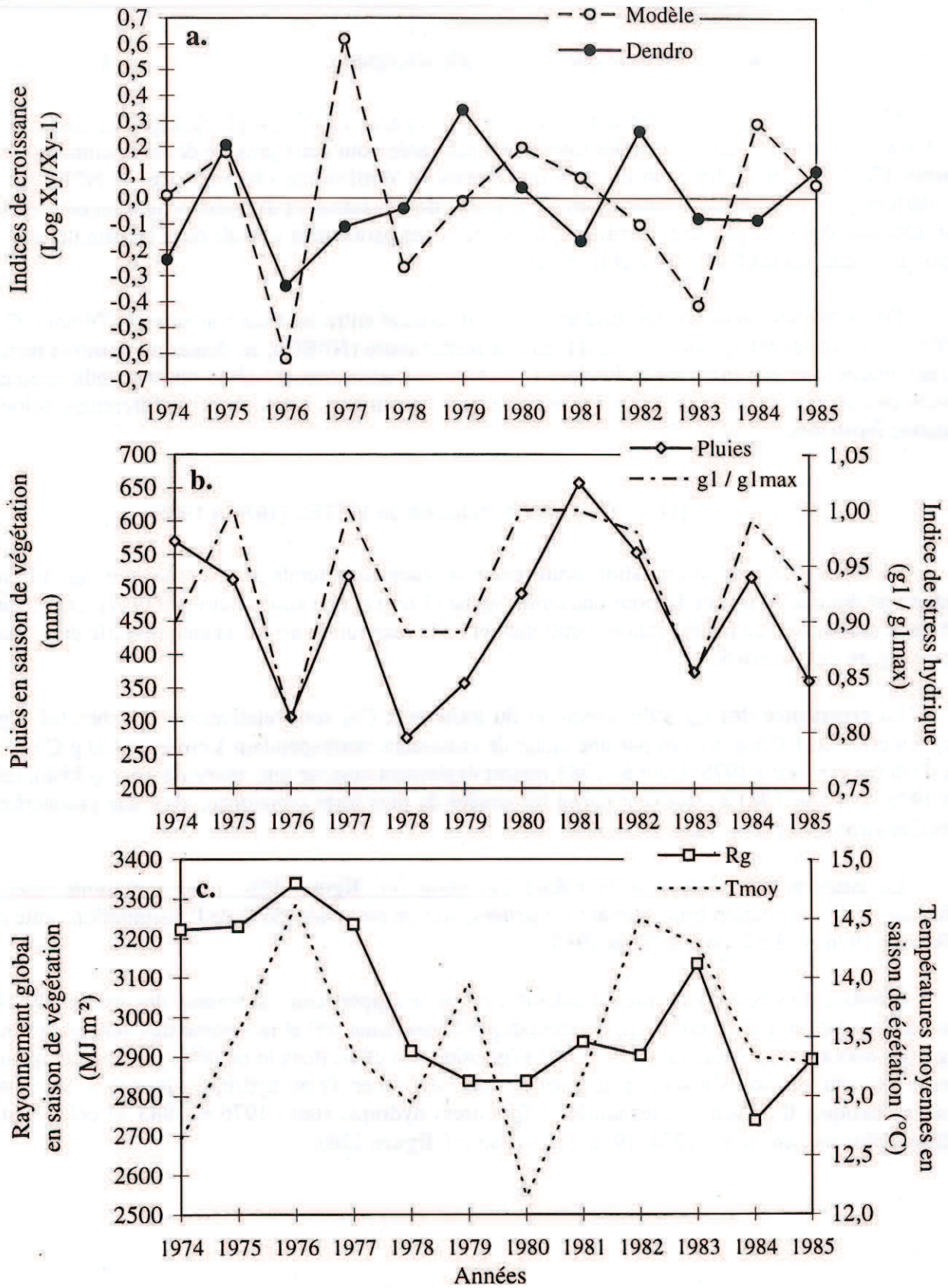


Figure 15. Comparaison des indices de croissance simulés et observés du plateau témoin (a), avec les variables climatiques du bilan hydrique (b) et du bilan radiatif (c), pour la période de 1974 à 1985. X= croissance des tiges dans le cas du modèle et X= surface de cerne dans le cas de la dendrochronologie (Dendro).

En terme de **croissance des tiges**, 1991 ressort comme l'année la plus déficitaire ($300 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$, et -40% par rapport à 1990), suivi de 1996, 1992 et 1989 (et 1994), avec environ $400\text{-}450 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (cf. **figure 13c**). A l'inverse 1988, 1990, 1993 et 1995 se présentent comme des années favorables ($500 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ en moyenne).

En comparant les résultats pour l'**assimilation brute** et la **respiration totale** (cf. **figure 13a et b**), 1994 ressort comme une année particulière avec une forte respiration (surtout d'entretien), qui fait chuter la croissance. D'une manière générale, la respiration représente environ 57% de l'assimilation brute.

Le **stress hydrique** touche préférentiellement les années comme : 1991, 1989, et 1992 (cf. **figure 13d**).

Il faut souligner que la comparaison des deux séries climatiques montrent de meilleures croissances pour le poste d'Epinal, en raison d'une différence pluviométrique moyenne d'environ 100 mm par an (Kessler et Chambraud, 1990).

b) Comparaison des croissances simulées et des données climatiques pour le témoin

Au vue des **figures n°15 et 16**, les pluies tombées pendant la saison de végétation déterminent pour une large part les croissances simulées des tiges. En effet seulement deux années, 1974 et 1985, présentent une opposition de phase entre la croissance et la hauteur des pluies : le modèle simule une croissance de tiges faible pour de fortes pluies en 1974 et inversement pour 1985. Cependant, même si certaines années semblent en accord avec la pluviométrie, elles diffèrent dans l'intensité de la réponse. C'est le cas pour la période allant de 1981 à 1984, et les années 1991, 1993, et 1995, où le modèle simule des croissances relativement faibles par rapport aux quantités de pluies observées. Inversement, les années 1978 et 1979 présentent une croissance relativement forte par rapport aux précipitations pour la saison de végétation.

Toutefois, l'indice de stress hydrique semble mieux rendre compte des variations de croissance simulées par le modèle. Si l'on compare l'indice de stress hydrique avec les précipitations, on remarque qu'ils ne sont pas toujours en accord, comme pour l'année 1974 (stress hydrique malgré des pluies abondantes) ou qu'ils présentent des différences d'intensité comme pour 1978 et 1979 (pluviométries différentes et stress hydrique comparable). En effet, cet indice de stress représente le lien entre les pluies arrivant au sol (intensité et répartition) et leurs conséquences physiologiques sur l'arbre (transpiration, assimilation). Ces résultats révèlent donc une forte influence de la répartition des pluies sur la croissance simulée par le modèle. De la même façon, les écarts observés entre l'indice de stress et la croissance des tiges mettent en évidence l'influence de facteurs secondaires, qui viennent moduler la réponse du modèle :

Dans le modèle, l'augmentation de la température joue positivement sur l'intensité de la respiration d'entretien, ce qui a pour conséquences de faire diminuer la quantité d'assimilats disponibles pour la croissance. L'effet de la température peut donc s'apprécier de deux façons : soit elle vient accentuer l'influence des précipitations (par ex. : de faibles températures et de fortes pluies pour une croissance élevée ou de fortes températures et de faibles pluies pour une croissance réduite), soit elle devient limitante face à des précipitations abondantes.

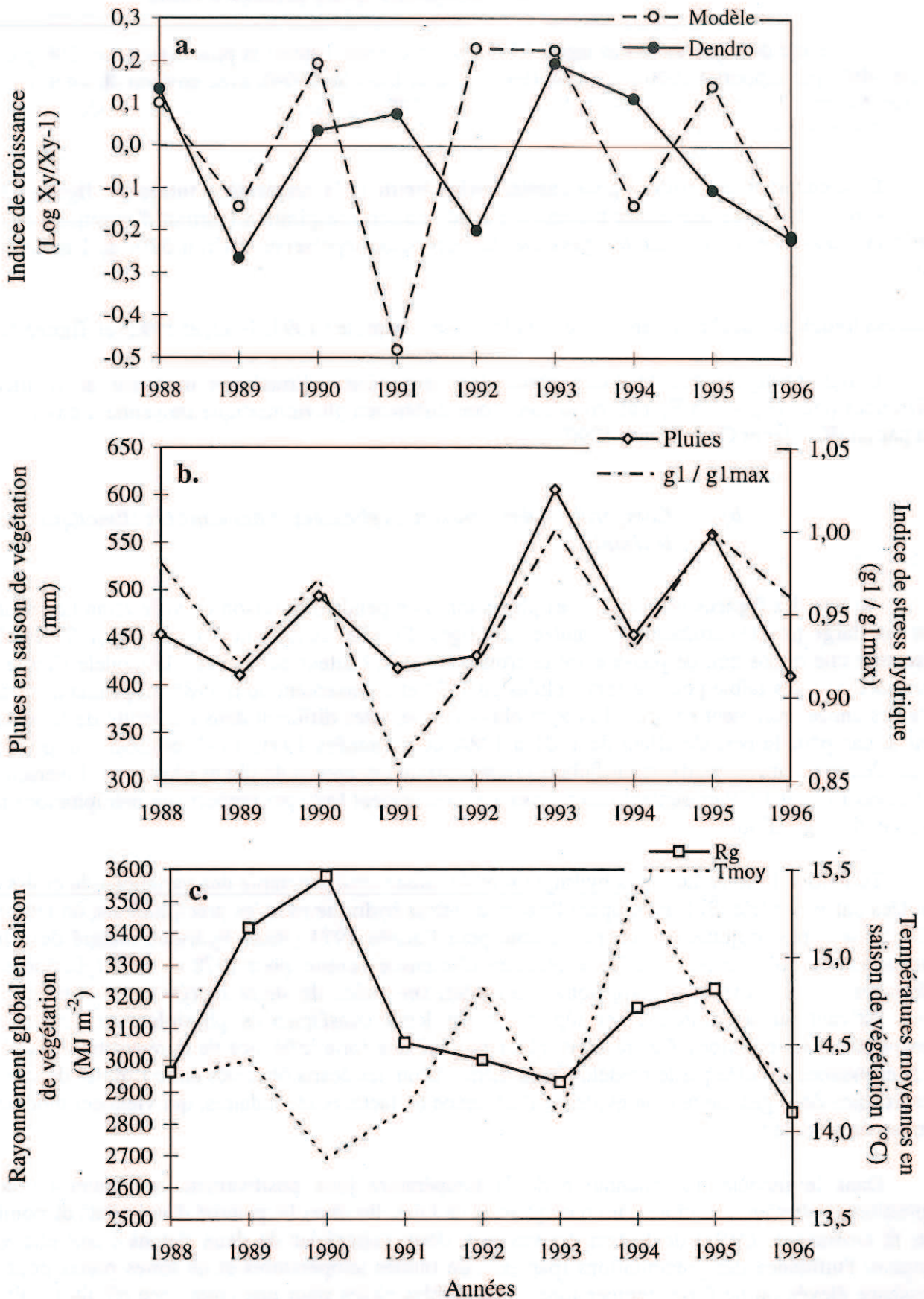


Figure 16. Comparaison des indices de croissance simulés et observés du placeau témoin (a), avec les variables climatiques du bilan hydrique (b) et du bilan radiatif (c), pour la période de 1988 à 1996. X= croissance des tiges dans le cas du modèle et X= surface de cerne dans le cas de la dendrochronologie (Dendro).

Ce dernier cas pourrait alors expliquer les années où la pluie a moins d'influence sur la croissance. En effet, l'année 1982 présente de fortes températures pendant la saison de végétation qui s'élèvent à 14,5°C en moyenne et qui pourraient réduire l'effet bénéfique des fortes pluies.

Un autre facteur climatique majeur pour la croissance est l'intensité du rayonnement via la photosynthèse. Pour les années caractérisées par de fortes précipitations et des températures moyennes faibles à modérées, le manque de rayonnement peut alors ressortir comme un facteur limitant la croissance dans le modèle. On retrouve une telle situation pour les années comme 1981, et surtout 1984, dont le déficit de rayonnement pour la croissance est accentué par une date de débourrement tardive (Cannell (1989) a montré l'importance de la date de débourrement sur l'interception du rayonnement par le couvert). De plus, l'effet limitant du rayonnement ressort d'avantage si l'on compare les croissances de 1984 et 1985 avec les données climatiques. En effet, ces deux années ont des températures comparables, mais 1985 présente une pluviométrie plus faible et un indice de stress plus fort contrairement à 1984; on s'attendrait donc, sans tenir compte du rayonnement, à obtenir une croissance plus faible en 1985, ce qui n'est pas le cas.

3. Conclusion partielle

La sensibilité du modèle à l'indice foliaire, à la réserve utile et à la teneur en azote des feuilles, est bien marquée. Toutefois, l'effet de l'azote sur l'assimilation semble très prononcé, ce qui suggère d'étudier les relations liant les paramètres photosynthétiques aux teneurs croissantes en azote foliaire, en particulier pour les fortes teneurs en azote (au delà de 2,5%).

Les variations interannuelles de croissance simulées par le modèle sont reliées, de façon prépondérante, au bilan hydrique du sol. Ce résultat rejoint les études menées par Dupouey *et al.* (1993) sur la croissance du Hêtre, qui dépend fortement de la disponibilité en eau du sol, ainsi que les travaux de Badeau (1995).

Pour les années sans déficit hydrique, la température ressort comme un deuxième facteur limitant la croissance. Enfin, le rayonnement joue un rôle non négligeable quand l'eau est peu ou pas limitante.

C. COMPARAISON MODELE - DENDROCHRONOLOGIE

1. Influence de la fertilisation

Au niveau des résultats du modèle, la fertilisation se traduit uniquement par un sens constant dans les différences entre les traitements. Les figures 12c et 13c montrent que l'écart entre les courbes de croissance des tiges n'est pas constant, ce qui révèle une interaction de la fertilisation avec le climat. Cependant ces interactions sont trop faibles pour que les courbes se croisent, dans la majorité des cas, et permettre ainsi de les relier aux résultats de la dendrochronologie (cf. annexe 3). Par conséquent, on discutera seulement les effets du climat sur la croissance du peuplement témoin.

Néanmoins, il est intéressant de voir que les croissances des tiges pour les données climatiques d'Epinal se caractérisent par une inversion entre le témoin et le traitement calcium (Ca₂) au cours des années sèches (cf. figure 13c). En effet, on peut expliquer ces inversions par le fait que les deux peuplements possèdent des biomasses initiales différentes en faveur du Ca₂ (cf. Tableau VI, p.20), qui présente donc une respiration d'entretien plus forte (cf. annexe 5).

Les différences entre les deux respirations d'entretien dépassent alors les différences entre les assimilations brutes des deux traitements, relativement proches, ce qui fait chuter préférentiellement la croissance du traitement Ca₂. La même inversion entre les deux traitements se retrouve pour l'indice de stress hydrique car le traitement Ca₂ présente un indice foliaire plus élevé par rapport au témoin, pour une réserve utile égale, ce qui fait augmenter la transpiration et vider plus vite la réserve en eau du sol.

2. Influence du climat

Pour la période correspondant aux données climatiques de Vittel (cf. **figure 15**), les années comme 1976, 1978 et 1983, où les croissances simulées sont fortement réduites par rapport à la dendrochronologie, suggèrent que le modèle tend à surestimer l'effet des gros déficits hydriques (leurs indices de stress étant élevés) sur la croissance. En effet, même si la sécheresse survenue ces années là est conséquente, la croissance radiale des arbres semble moins affectée que celle prédite par le modèle. Une hypothèse serait que le modèle surestime la sécheresse au niveau de la réserve en eau du sol, en fixant un seuil de stress hydrique comme un pourcentage fixe de la réserve utile.

En fait, si on vide complètement la réserve il faut plus de temps, pour revenir au seuil de 40 %, pour une réserve forte que pour une réserve faible. Donc, la réhydratation intervient plus tard dans la saison, quand la croissance radiale est terminée. Ce phénomène a été illustré par Granier *et al.* (1995) sur des sols bruns lessivés à forte RU, où la recharge en eau du sol se fait plus tardivement par rapport à une rendzine brunifiée à faible RU.

Une autre hypothèse serait que l'arbre utilise une partie de ses réserves en carbone pour maintenir une partie de la croissance les années sèches, alors que nous avons imposé au modèle de travailler à réserve constante, au pas de temps d'une année.

La période allant de 1977 à 1979, et l'année 1984, se caractérisent par une série d'événements qui viennent perturber sensiblement la cohérence entre les indices du modèle et les indices de cerne. Les indices d'une année sont calculés de façon relative par rapport à l'année précédente, or il existe des événements comme : la grande sécheresse de 1976, l'éclaircie de 1977 ou encore la tornade (chablis) de 1984, susceptibles d'avoir des effets indirects s'exerçant sur plusieurs années. Ainsi, certains paramètres comme l'indice foliaire ou la réserve de carbone peuvent nécessiter plusieurs années pour retrouver un état d'équilibre. Ces variations (LAI, réserve en carbone) ne sont pas incluses dans la version actuelle du modèle, ce qui peut entraîner des écarts importants entre les prédictions et les observations.

Les différences observées en 1977 sont probablement la conséquence de la sécheresse de 1976, soit parce que les réserves de carbone n'ont pas été reconstituées en 1976, ce qui réduit la croissance de 1977 afin de remplir les réserves; soit parce que le LAI de 1977 est plus faible (effet sécheresse), soit parce qu'un renouvellement plus important des racines fines a modifié l'allocation entre compartiments, toutes ces hypothèses pouvant réduire d'autant la croissance par rapport aux prédictions du modèle.

L'éclaircie de 1977 semble être à l'origine des divergences observées entre les indices pour l'année 1979, dont la croissance radiale apparaît stimulée. Le Goff et Ottorini (1993) montrent que les effets de l'éclaircie chez le hêtre s'observe généralement par une stimulation de la croissance l'année suivante, mais que la réponse des arbres est en étroite relation avec le climat. Donc, les mauvaises conditions pluviométriques de 1978 ont sans doute retardé l'effet positif de l'éclaircie sur la croissance des arbres.

Enfin, le passage de la tornade en 1984, pendant la saison de végétation, est à l'origine des divergences entre les deux indices, le modèle prédisant une meilleure croissance que celle observée. Par contre, l'année 1985 présente un gain de croissance plus élevé pour l'indice de cerne, par rapport aux simulations. Ce résultat suggère un effet positif de la tornade, comparable à une forte éclaircie, qui n'est pas pris en compte par le modèle (cf. ci dessus pour l'effet de la coupe de 1977).

En ce qui concerne la période relative aux données climatiques d'Epinal (cf. **figure 16**), la concordance entre les deux séries d'indice est meilleure que pour Vittel. Certaines différences observées peuvent toutefois être regoupées.

Tout d'abord, les contradictions observées entre les indices de cerne et les indices du modèle pour les années 1981 et 1991, suggèrent l'hypothèse selon laquelle ces années présentent un comportement "atypique" au niveau de la croissance des arbres. D'un point de vue dendrochronologique, les croissances radiales des années comme 1981 et 1991 ne semblent pas cohérentes avec les conditions climatiques. En effet, l'année 1981 se démarque de 1980 par d'importantes précipitations pendant la saison de végétation avec des températures et un rayonnement plus favorable, et pourtant sa croissance est relativement plus faible. A l'inverse, l'année 1991, présente une pluviométrie et une intensité de rayonnement plus faibles qu'en 1990, mais sa croissance est relativement plus forte. Aucun gel de printemps n'est recensé en 1981 (à Vittel) et 1991 (à Epinal) au poste météorologique (installé sur pelouse) et les analyses dendrochronologiques des forêts de hêtre en Lorraine (Badeau, 1995), sont contradictoires avec les résultats de la forêt de Darney en ce qui concerne l'année 1991. Des explications possibles pourraient être une variation importante de l'indice foliaire ces années là (attaque de défoliateurs, gel tardif local), une modification dans la répartition des assimilats, une gestion différente des réserves, ou une variation dans la densité des cernes; le déterminisme de toutes ces modifications étant encore inconnu.

Pour les années suivantes (1982 et 1992), les divergences entre le modèle et l'analyse des cernes sont biaisées par le calcul même des indices qui se réfèrent, dans ces cas là, à des années déjà contradictoires en terme de croissance. Le modèle tendrait donc à aller dans le même sens que l'indice de croissance radiale, si on ne tenait pas compte de ces divergences passées.

D'autre part, l'effet des fortes températures pendant la saison de végétation de 1982 et 1994 (14,5 et 15,5°C en moyenne), pourrait aussi être à l'origine des divergences observées entre les indices de croissance. En effet, dans le modèle, la température va jouer défavorablement sur la croissance, tandis que pour la croissance des cernes, l'augmentation de la respiration d'entretien semble contrebalancée par l'effet positif de la température sur la division et l'élongation cellulaire. Ce résultat suggère aussi une variation dans la densité des cernes, pour expliquer l'élaboration d'un cerne plus large avec la même quantité d'assimilats.

En 1995, l'inversion entre les indices, serait due pour partie aux divergences obtenues en 1994 et pour une autre part à une journée de gel (le gel n'étant pas pris en compte dans le modèle), survenue 20 jours après le débourrement, dont les conséquences auraient pu conduire à un retard dans la saison de végétation, une perte du feuillage déjà mis en place et une réduction de l'indice foliaire maximal.

3. Conclusion partielle

Les différences observées entre les indices de croissance simulée par le modèle et les indices dendrochronologiques ressortent principalement pour la période correspondant aux données climatiques de Vittel, qui est caractérisée par plusieurs événements "parasites". On peut donc séparer ces différences selon leur origine climatique ou historique.

L'influence des variables climatiques sur la cohérence entre les résultats du modèle et de la dendrochronologie fait ressortir que le modèle tend à :

- surestimer les forts stress hydriques. Il faudrait dans ce cas tester l'effet de la taille du volume du réservoir superficiel sur l'assimilation brute, et diminuer le seuil de la réserve en eau du sol (à partir duquel débute le stress), en le fixant à un volume constant quelque soit la valeur de la réserve utile.
- négliger l'effet positif de la température sur la croissance des tiges. Il serait intéressant de faire ressortir l'influence de la variabilité interannuelle de la température dans le modèle, en fixant la réserve utile au maximum. A terme, l'influence de la température pourrait se rajouter dans le modèle après une étude sur la variabilité interannuelle de la densité du bois.

V. CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

L'analyse dendroécologique de la réponse des arbres de Darney à la fertilisation, a suscité de nombreuses réflexions sur l'incidence du niveau de croissance initiale avant fertilisation, sur la réactivité des individus et de la façon de la prendre en compte. Ceci a conduit à la mise au point de diverses méthodes de réajustement sur la période avant fertilisation qui ont toutes conduit à des conclusions comparables. La réactivité des arbres de Darney à la fertilisation a été plus difficile à mettre en évidence par la méthode classique. Elle reste plus faible que dans l'étude sur le dispositif de hêtre de Fougères, mais néanmoins significative, sans doute en raison de la bonne fertilité initiale de la station et de l'âge avancé des arbres.

Cette première tentative de confrontation entre deux outils d'analyse de la croissance annuelle, l'approche dendroécologique et la modélisation des flux d'eau et de carbone, apparaît à la fois prometteuse, mais difficile.

Notre travail a permis en outre, grâce à l'analyse systématique et rigoureuse des simulations réalisées dans les tests de sensibilité, de vérifier la cohérence du modèle CASTANEA sur un nouveau jeu de paramètres. L'apport du modèle comme outil d'intégration des processus physiologiques est évident, et a été bien illustré par les tests de sensibilité. Même si les ordres de grandeurs des estimations (d'assimilation, de respirations, de croissance des tiges ...) restent à manipuler avec précaution, les tests ont permis de hiérarchiser le poids de chacun des paramètres testés et l'incidence de leurs variations sur les sorties.

Le modèle CASTANEA intègre les connaissances actuelles sur le fonctionnement de chaque processus pris en compte (mécanismes écophysologiques et phénologie), sur le couplage des flux d'eau et de carbone d'une part et les liaisons entre fonctionnement carboné et croissance d'autre part. Le moteur des variations interannuelles de ces flux est essentiellement climatique, et c'est pour cette raison que les données dendrochronologiques, après une standardisation permettant de ne conserver qu'un signal haute fréquence, sont des données potentiellement comparables aux sorties du modèle. Toutefois, les approches ne contiennent pas les mêmes informations et ne sont pas exprimées dans les mêmes grandeurs. Cette première comparaison nous a permis de mettre en évidence certains points à améliorer au niveau du modèle et dans l'approche pour comparer les résultats. Les divergences observées devront être réduites en progressant dans deux directions :

* Les sorties du modèles ne prennent pas en compte les arrière-effets, intégrés dans les cernes. Des améliorations seront possibles à condition que les données expérimentales permettent d'avancer dans la compréhension du rôle et de la dynamique des réserves carbonées : quantifier expérimentalement le compartiment réserve, jusqu'ici initialisé arbitrairement pour permettre la mise en place du LAI, avec une prise en compte des variations interannuelles possibles de ce compartiment :

- sous l'effet direct des conditions climatiques (T° , sécheresse printanière ou estivale ...)

- par voies indirectes *via* des modifications de LAI ou de renouvellement racinaire, en réponse à des variations de LAI (consécutives aux éclaircies, aux défoliateurs, aux gels tardifs, aux dégâts du vent...).

Cet aspect peut difficilement être analysé indépendamment des changements d'allocation possible entre compartiments. Là encore, le choix actuel de coefficients d'allocation constants entre compartiments ainsi que les règles fixant les priorités entre mise en réserve ou investissement dans la croissance peuvent apparaître comme des hypothèses lourdes. Elles reflètent en réalité un manque de connaissances : des recherches complémentaires devront préciser comment ces règles d'allocations et de priorité peuvent être modifiées après éclaircie, à l'occasion de faînées importantes, après une grosse sécheresse, après un gel de printemps nécessitant la remise en place de feuilles, après défoliations ...

* Le modèle permet de simuler un accroissement global en biomasse dans les tiges, alors que les données dendrochronologiques expriment un accroissement en surface terrière par arbre, sur l'échantillon d'arbres restants après éclaircie notamment (d'où un effet positif des éclaircies sur la croissance des arbres contrairement à ce que le modèle pourrait simuler si on intégrait un taux de mortalité). On aborde alors le problème de la variation de densité du peuplement et du statut social des arbres qui restent en place : une réflexion quant aux biais possibles devra être engagée.

Du point de vue technique, nous avons choisi de comparer les indices de croissance à des indices "simulés" comparables mathématiquement. Ce choix peut être discuté, et la mise au point d'autres indices peut aussi être envisagée.

Enfin, une confrontation plus pertinente des deux approches nécessiterait une conversion soignée de surfaces de cernes en volume, puis du volume en biomasse, nécessitant la prise en compte du profil de tige et de la densité du bois. Enfin, la conversion en poids de carbone fixé par compartiment nécessite la connaissance de la composition minérale. Ces étapes successives nécessitent une synthèse des connaissances acquises par les anatomistes, les spécialistes de la qualité du bois, les dendrométriciens et les biogéochimistes. Envisagées à l'initiation de ce travail, ces étapes longues n'ont pu être réalisées dans le temps imparti au D.E.A. et constituent des perspectives pluridisciplinaires.

Il ressort donc de cette réflexion une double limitation à une confrontation satisfaisante des données dendrochronologiques avec les sorties du modèle, limitation par (1) les connaissances fonctionnelles et (2) les techniques (au sens mathématiques) et les objets de la comparaison. La compréhension des mécanismes, qui relève de l'écophysiologie depuis l'échelle foliaire jusqu'au couvert, progresse actuellement grâce à de gros dispositifs en conditions naturelles tels que ceux du programme EUROFLUX. Parallèlement, les travaux en dendrochronologie sur la compréhension des tendances positives de croissance, des augmentations d'efficacité d'utilisation de l'eau (Duquesnay, 1995), et des modifications des conditions de l'environnement (augmentation de la concentration atmosphérique en CO₂, dépôts azotés ...) à long terme mais aussi avec l'âge des peuplements apporte des informations sur une période plus longue compatible avec la durée de vie des arbres. Par ailleurs, la chronoséquence de peuplements de hêtre à Fougères (dispositif GIP-Ecofor) pourra aussi prochainement renseigner sur la biomasse et la composition minérale pour chaque compartiment aérien, avec extrapolation possible à l'échelle du peuplement pour 4 âges différents. Le second point relève à la fois de la dendrochronologie, de la dendrométrie, et de la qualité du bois. Des collaborations entre toutes ces disciplines sont indispensables, et la modélisation de type CASTANEA se positionne comme un outil de réflexion puis d'intégration de choix.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BIBLIOGRAPHIE

Badeau V., 1995 - Etude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. *Thèse de doctorat en biologie forestière, Université Nancy I Henri Pointcaré*, 224p.

Badeau V., Becker M., Bert D., Dupouey J.L., Lebourgeois F., Picard F. 1996 - Long-term growth trends of trees : ten years of dendrochronological studies in France. In "*Growth trends in European forests*", Spiecker H., Mielikäinen K., Köhl M., Skovsgaard J.P. (Eds), *European Forest Institute Research Report N°5*, © Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 167-181.

Baldocchi D., 1994 - An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree Physiology*, **14**: 1069-1079.

Ball, J.T., Woodrow, I.E., and Berry, J.A., 1987 - A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In "*Progress in photosynthesis research*" (Ed. J. Biggins) vol **4**: 221-224.

Becker M., 1981 - Ecologie du hêtre et de la hêtraie ; caractérisation climatique de la hêtraie. In "*Le hêtre*", Tessier-du-Cros E., Le Tacon F., Nepveu G., Pardé J., Perrin R., Timbal J., I.N.R.A. (Ed.), Paris: 71-77.

Becker M., 1987 - Bilan de santé actuel et rétrospectif du sapin (*Abies alba* Mill.) dans les Vosges. Etude écologique et dendrochronologique. *Annales des Sciences Forestières*, **44(4)**: 379-402.

Becker M., 1990 - Radial growth of mature silver firs (*Abies alba* Mill.) fertilized in 1969. In "*Tree rings and environment*". *Proceedings of the International Dendrochronological Symposium, Ystad, South Sweden, 3-9 septembre*: 17-21.

Bert G.D. et Becker M., 1990 - Vitalité actuelle et passée du sapin (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude dendroécologique. *Annales des Sciences Forestières*, **47(5)**: 395-412.

Bert G.D., 1992 - Influence du climat, des facteurs stationnels et de la pollution sur la croissance et l'état sanitaire du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) dans le Jura. Etude phytoécologique et dendrochronologique. *Thèse de l'Université Nancy I Henri Pointcaré*, 200p.

Bonneau M., 1995 - Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. *E.N.G.R.E.F. (Ed.)*, Nancy: 367p.

Briffa K.R., 1992 - Increasing productivity of "natural growth" conifers in Europe over the last century. *International Dendrochronological Symposium "Tree rings and Environment"*, Lund University Department of Quaternary Geology, **34**: 64-71.

Cannell M.G.R., 1989 - Physiological Basis of Wood Production: a Review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 4: 459-490.

Carlyle J.C., 1995 - Nutrient management in a *Pinus radiata* plantation after thinning: the effect of nitrogen fertilizer on soil nitrogen fluxes and tree growth. *Canadian Journal of Forest Research*, 25: 1673-1683.

Cook E.R., Briffa K., Shiyatov S., Mazepa V., 1989 - Tree-ring standardization and growth-trend estimation. In L. Kairiukstis et al. (Ed.), "Methods of dendrochronology" - 1. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria, and Polish Academy of Sciences-systems Research Institute, Warsaw, Poland: 104-123.

Dambrine E., Le Goaster S. et Ranger J., 1991 - Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II - Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Oecologica*, 12(6): 791-808.

De Martin P., 1974 - Analyse des cernes ; dendrochronologie et dendroclimatologie. *Masson (Ed.) Paris VIe*, 78p.

Diagne A., 1982 - Effets d'une fertilisation minérale sur l'humification, les cycles biologiques et la productivité d'une hêtraie acidiphile sur grès de l'Est de la France. *Thèse de docteur ingénieur. Université de Nancy I - UER STMCM*, 72p.

Duchaufour P., 1958 - L'utilisation des engrais en forêt. *Revue forestière Française*, 10(6): 377-392.

Dufrêne E., and Bréda N., 1995 - Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia*, 935 : 1-7.

Dupouey J.L., Leavitt S., Choisnel E. and Jourdain S., 1993 - Modelling carbon isotope fractionation in tree rings based on effective evapotranspiration and soil water status. *Plant Cell and Environment*, 16(8): 939-948

Duquesnay A., 1995 - Evolution depuis le siècle dernier du $\delta^{13}\text{C}$ du bois chez le hêtre des plateaux calcaires de Lorraine; influence de l'âge et de la structure du peuplement. *DEA biologie forestière Université Nancy I Henri Pointcaré*, 22p.

Farquhar G.D., Von Caemmerer and J.A. Berry, 1980 - A biochemical Model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 149: 78-90.

Fehlen N., 1992 - Etude dendroécologique d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst) adulte fertilisée dans les Ardennes. *D.E.A. de biologie forestière, Université Nancy I Henri Pointcaré*: 25p.

Fritts H.C., 1976 - Tree-ring and climate. *Academic Press.*, 576p.

Gansert D., 1994 - Root respiration and its importance for the carbon balance of beech saplings (*Fagus sylvatica* L.) in a montane beech forest. *Plant and Soil*, 167: 109-119.

Gholz H.L., Vogel S.A., Cropper W.P., McKelvey K., Ewel K.C., Teskey R.O. and Curran P.J., 1991 - Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus elliotti* stands, north Florida. *Ecological Monographs*, **61**(1): 33-51.

Granier A., Badeau V. and Bréda N., 1995 - Modélisation du bilan hydrique des peuplements forestiers. *Revue Forestière Française*, **XLVII**, N° spécial: 59-68.

Gruat E., 1995 - Etude de l'influence des amendements sur la production de bois de hêtre et l'évolution chimique d'un sol acide sous hêtraie (*Fagus sylvatica* L.). *Rapport de stage Mex de fin de 4ième année*, 58p.

Hubert C., 1979 - Rapport de stage ENGREF, document manuscrit.

Jarvis P.G. and Leverenz J.W., 1983 - Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. In : *Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B., Ziegler H (eds) "Ecosystem processes : mineral cycling, productivity and man's influence". Encyclopedia of plant physiology NS, vol 12D, Springer, Berlin Heidelberg New York, 233-280.*

Kershaw J.A. Jr and Maguire D.A., 1996 - Crown structure in western hemlock, Douglas-fir, and grand fir in western Washington: horizontal distribution of foliage within branches. *Canadian Journal of Forest Research*, **26**: 128-142.

Kessler J. et Chambraud A., 1990 - Météo de la France, tous les climats localité par localité. éd. *J.C. Lattès*, 392 p.

Landsberg J.J., Kaufman M.R., Binkley D., Isebrands J., and Jarvis P.G., 1991 - Evaluating progress toward closed forest models based on fluxes of carbon, water and nutrients. *Tree Physiology* **9**(1 et 2): 1-15.

Lebourgeois F., Becker M. et Bonneau M., 1993 - Influence d'une fertilisation minérale sur la croissance radiale de sapinières dépérissantes dans les Vosges. *Revue Forestière Française*, **45**(6): 639-650.

Lebourgeois F., 1995 - Etude dendroécologique et écophysiological du pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arnold ssp *laricio* Poiret var *corsicana*) en région pays de la Loire. *Thèse Université Paris-sud*, 209p.

Le Dantec V., 1995 - Utilisation de la télédétection multi-spectrale en vue de modéliser le bilan carboné d'un massif forestier. *DEA Ecologie Générale et Production Végétale Université Paris-sud*, 35p.

Le Goff N. et Ottorini J.M., 1993 - Thinning and climate effects on growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) in experimental stands. *Forest Ecology and Management*, **62**: 1-14.

Lemoine P., 1993 - Etude dendrochronologique du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) sur le dispositif de fertilisation de Mimizan (Landes). *DEA biologie forestière, Université Nancy I*, 23p.

Le Tacon F. et Oswald H., 1977 - Influence de la fertilisation minérale sur la fructification du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Annales des Sciences Forestières*, **34**(2): 89-109.

Livingston N.J. and Spittlehouse D.L., 1996 - Carbon isotope fractionation in tree ring early and late wood in relation to intra-growing season water balance. *Plant Cell and Environment*, **19**(6): 768-774.

Long S.P., 1991 - Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant Cell and Environment*, **14**: 729-739.

Marsalle S., 1996 - Etude dendroécologique d'un peuplement adulte de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) fertilisé dans l'ouest de la France (forêt de Fougères). *DEA biologie forestière Université Nancy I Henri Pointcaré*, 28p.

McMurtrie R.E., Rook D.A., and Kelliher F.M., 1990 - Modelling the yield of *Pinus radiata* on a site limited water and nitrogen. *Forest Ecology and Management* **30**, 381-413.

Montpied P., 1988 - Biomasse, dynamique et production racinaires dans un taillis de châtaigniers (*Castanea sativa* Mill.). *Thèse de l'Université Paris XI - Orsay*, 176p.

Nys C., Bonischot R., Gelhaye D., 1985 - Réponse d'un peuplement de pin laricio de Corse (*Pinus nigra* espèce *Laricio*) à la fertilisation en Sologne. *Revue Forestière Française*, **37**(6): 482-486.

Penning De Vries F.W.T., 1975 - Use of assimilates in higher plants. In "Photosynthesis and productivity in different environments" Cooper J.P. (Ed.) *International Biological Programme 3. Cambridge University Press, Londres*: 459-480.

Picard J.F., 1995 - Evolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant Lorrain. *Annales des Sciences Forestières*, **52**: 11-21.

Ryan G.M., 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, **1**(2) : 157-167.

Sabatier C., 1989 - Production de taillis de chataîgnier (*Castanea sativa* Mill.) en relation avec les caractéristiques stationnelles. *Thèse Université Paris-sud*, 231p.

SAS institute Inc., 1988 - SAS/STAT® Guide to the SQL Procedure: Usage and Reference, Version 6. Cary, NC: SAS Institute Inc.: 210p.

Schweingruber F.H., 1985 - Abrupt changes in growth reflected in tree ring sequences as an expression of biotic and abiotic influences. Inventoring and monitoring endangered forests. *IUFRO conference Zurich 1985*: 291-295, Birmensdorf, Eidg. Anstalt für das forstliche versuchswesen.

Schweingruber F.H., 1988 - Tree rings. Basics and applications of dendrochronology. D. Reidel Publishing Company, 276p.

Schweingruber F.H., 1992 - Event years and pointer years. In *International Dendrochronological Symposium "Tree rings and Environment"*, Lund University Department of quaternary Geology, **34**: 288-292.

Stenberg P., Linder S. and Smolander H., 1995 - Variation in the ratio of shoot silhouette area to needle area in fertilized and unfertilized Norway spruce trees. *Tree Physiology*, **15**: 705-712.

Tiktak A., Van Grinsven H.J.M., 1995 - Review of sixteen forest-soil-atmosphere models. *Ecological modelling*, **83**: 35-53.

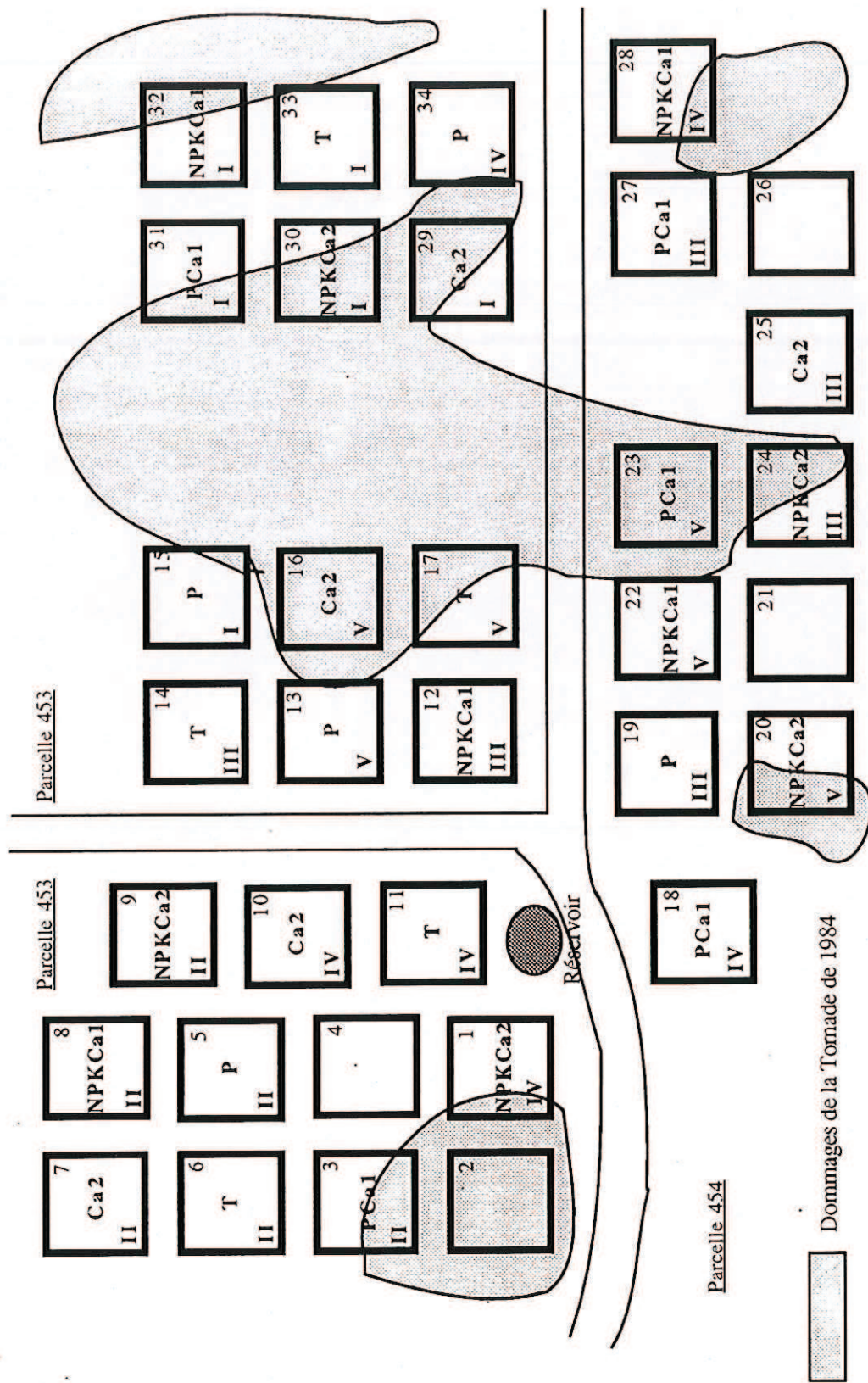
Toutain F., Diane A. et Le Tacon F., 1988 - Possibilités de modifications du type d'humus et d'amélioration de la fertilité des sols à moyen terme en hêtraie par apport d'éléments minéraux. *Revue Forestière Française*, **40(2)**: 99-107.

Vose J.M. and Allen H.L., 1988 - Leaf Area, Stemwood Growth, and Nutrition Relationships in Loblolly Pine. *Forest Science*, vol **34**, N°3: 547-563.

Wang, Y.P. et Jarvis P.G., 1990 - Description et validation of an array model-MAESTRO. *Agricultural and forest meteorology* **51**: 257-280.

ANNEXES

Forêt de DARNEY : Essai de fertilisation

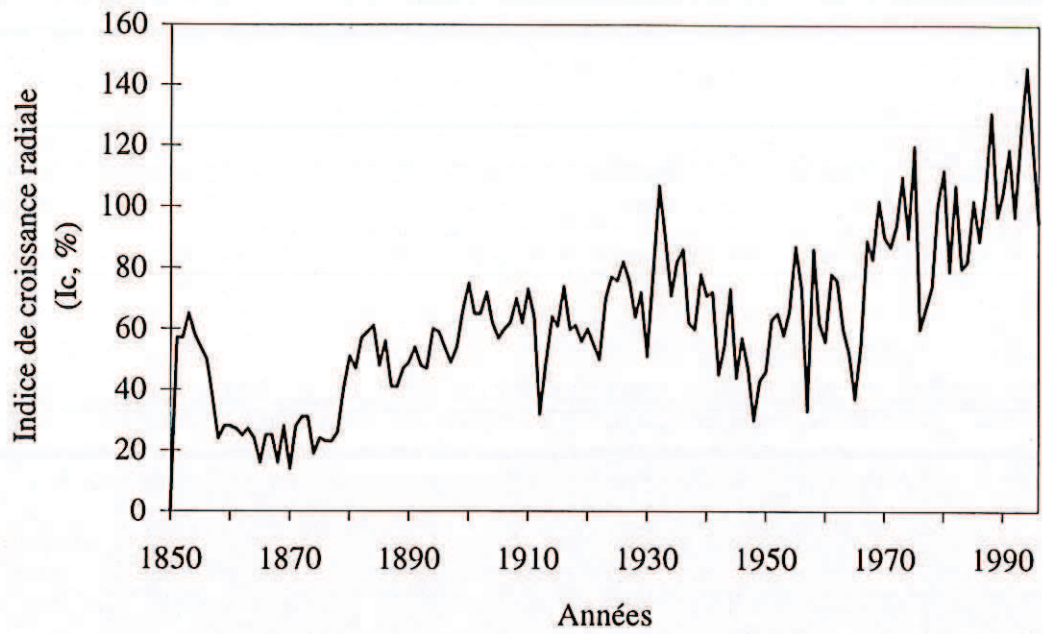


Annexe 1a : Schéma du dispositif de fertilisation de Darney.

Traitement	Bloc 1	Bloc 2	Bloc 3	Bloc 4	Bloc 5
Humus départ	Mull	Moder à M-M	Mull-Moder	Moder	Mull
T	44 arbres mesurés, dont 3 chènes (41 Fs). 6% ST en Qp	40 arbres mesurés, dont 7 chènes (33 Fs). 14% ST en Qp	49 arbres mesurés, dont 9 chènes (40 Fs). 17% ST en Qp	47 arbres mesurés, dont 15 chènes (32 Fs). 28% ST en Qp	55 arbres mesurés, dont 7 chènes (48 Fs). 18% ST en Qp
P	39 arbres mesurés, dont 5 chènes (34 Fs). 14% ST en Qp	37 arbres mesurés, dont 3 chènes (34 Fs). 7% ST en Qp	56 arbres mesurés, dont 17 chènes (39 Fs). 30% ST en Qp	54 arbres mesurés, dont 2 chènes (52 Fs). 3% ST en Qp	60 arbres mesurés, dont 23 chènes (37 Fs). 40% ST en Qp
Ca 2	37 arbres mesurés, dont 3 chènes (34 Fs). 13% ST en Qp	40 arbres mesurés, dont 5 chènes (35 Fs). 11% ST en Qp	41 arbres mesurés, dont 7 chènes (34 Fs). 24% ST en Qp	47 arbres mesurés, dont 8 chènes (39 Fs). 15% ST en Qp	partiel
P Ca1	25 arbres mesurés, dont 1 chène (24 Fs). 3% ST en Qp	32 arbres mesurés, dont 1 chène (31 Fs). 3% ST en Qp	51 arbres mesurés, dont 5 chènes (46 Fs). 13% ST en Qp	53 arbres mesurés, dont 2 chènes (51 Fs). 4% ST en Qp	NON
NPKCa 1	Partiel	40 arbres mesurés, dont 11 chènes (29 Fs). 19,5% ST en Qp	47 arbres mesurés, dont 7 chènes (40 Fs). 11% ST en Qp	36 arbres mesurés, dont 3 chènes (33 Fs). 5% ST en Qp	48 arbres mesurés, dont 6 chènes (42 Fs). 13% ST en Qp
NPKCa 2	NON	40 arbres mesurés, dont 6 chènes (34 Fs). 17% ST en Qp	43 arbres mesurés, dont 6 chènes (37 Fs). 15% ST en Qp	41 arbres mesurés, dont 4 chènes (37 Fs). 8% ST en Qp	38 arbres mesurés, dont 3 chènes (35 Fs). 6% ST en Qp

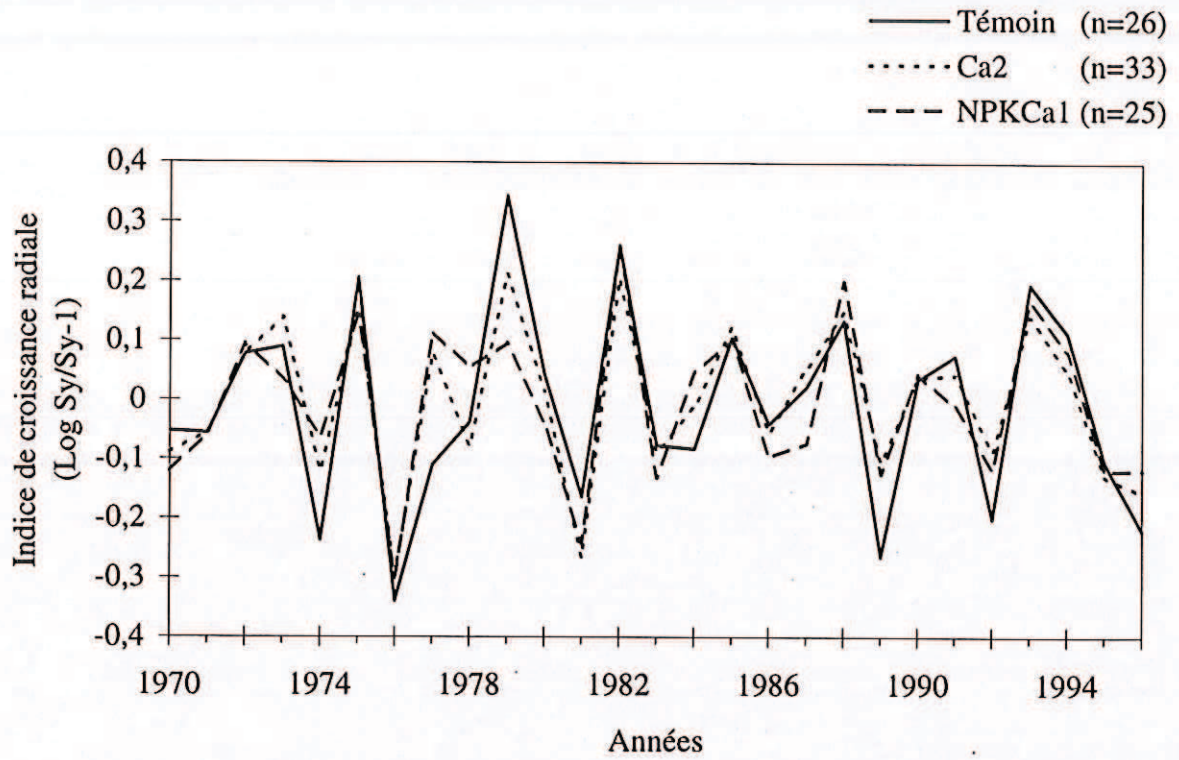
Annexe 1b : Effectif des arbres (hêtres : Fs ; chènes : Qp) mesurés en circonférence et importance du Chêne en surface terrière (ST)
Les plateaux en gris n'ont pas été retenus en raison de la tornade du 11/07/84 ou de l'importance relative du Chêne

Annexe 2



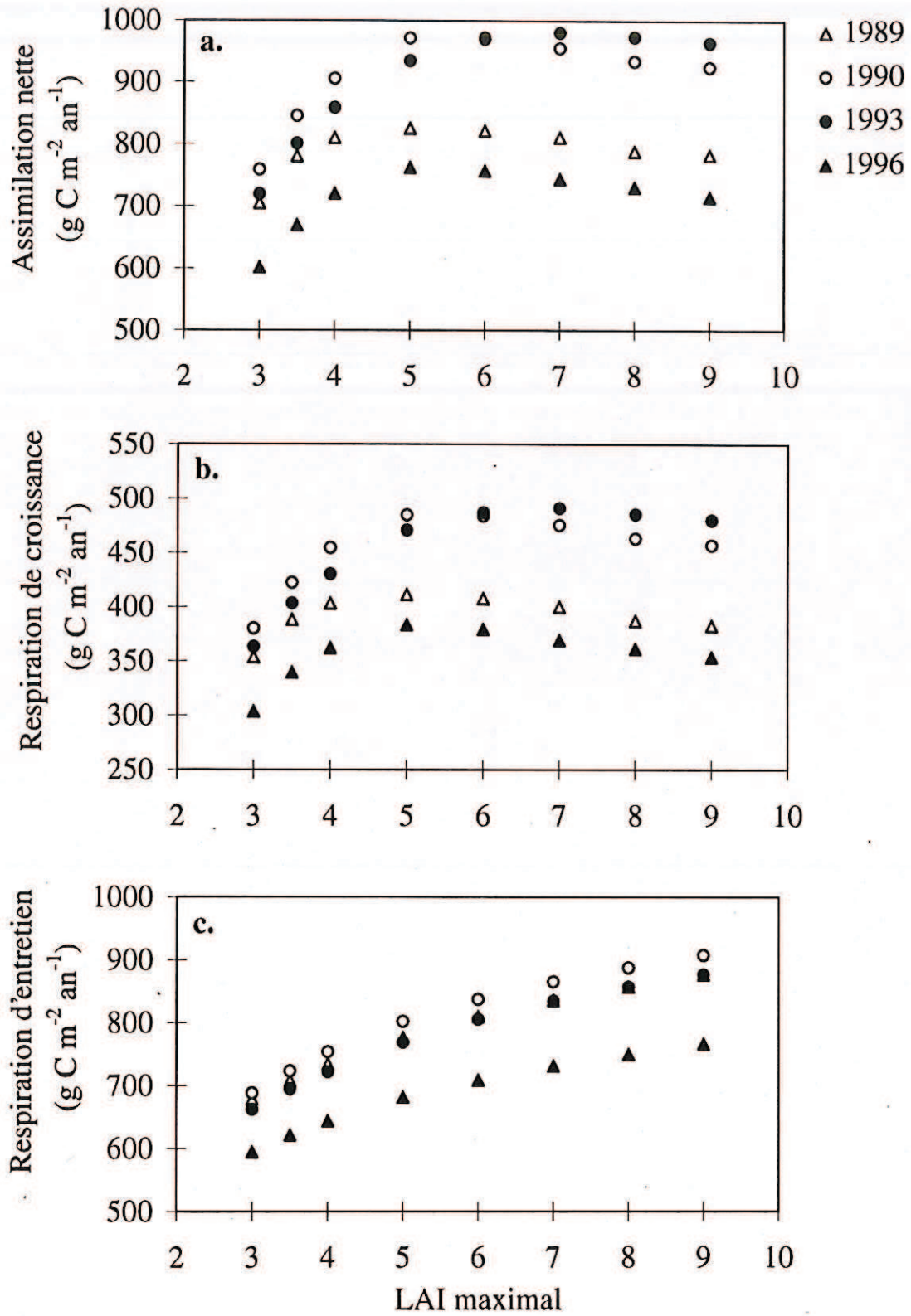
Evolution de l'indice de croissance radiale moyen calculé sur l'ensemble des 745 hêtres échantillonnés.

Annexe 3



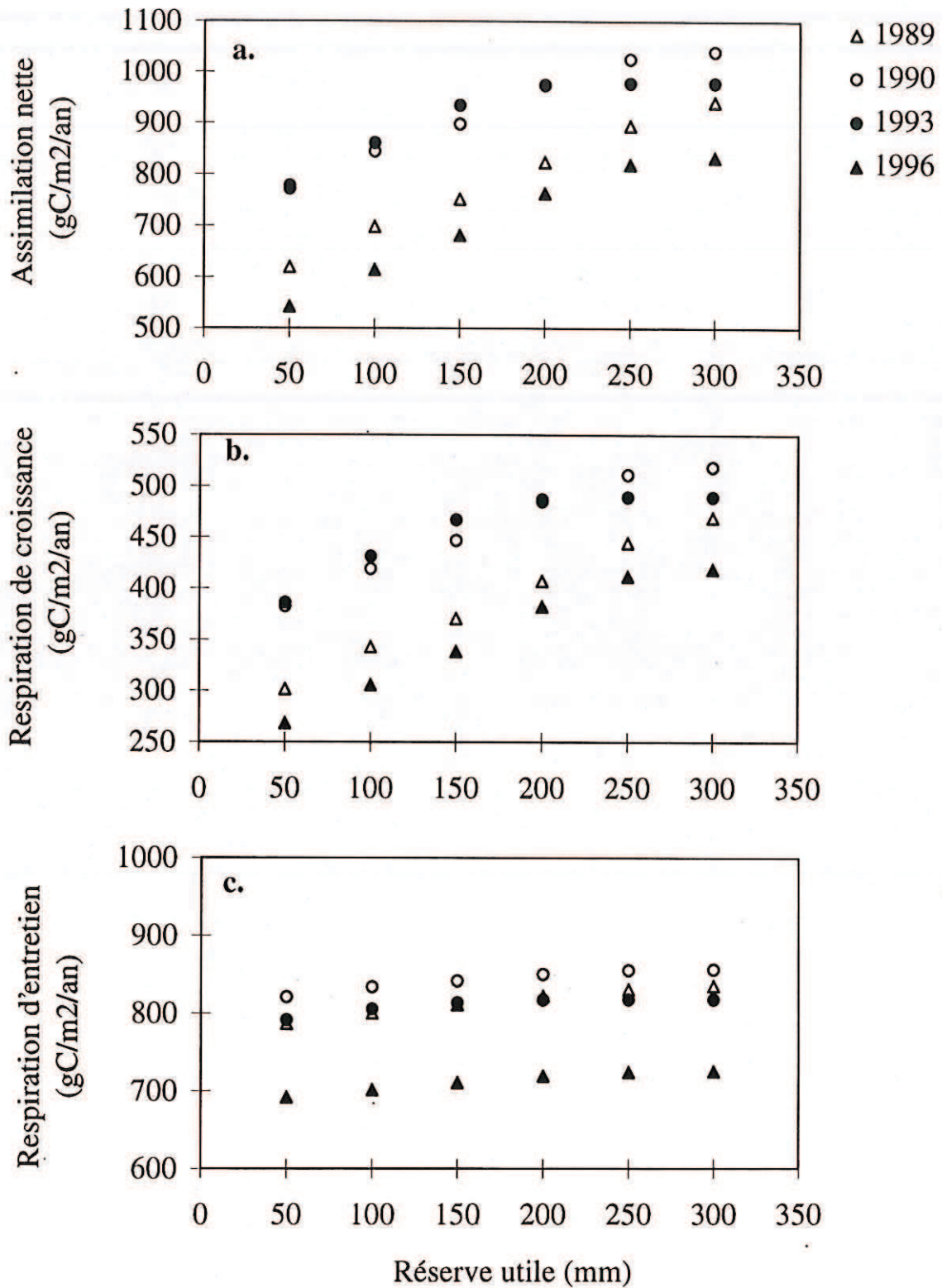
Evolution des indices de croissance "détendancés" pour 3 placettes fertilisées.

Annexe 4



Tests de sensibilité au LAI maximal pour l'assimilation nette (a), la respiration de croissance (b) et la respiration d'entretien (c)

Annexe 4



Tests de sensibilité à la réserve utile pour l'assimilation nette (a), la respiration de croissance (b) et la respiration d'entretien (c)

RESUME

L'étude dendrochronologique d'un dispositif de fertilisation (Témoin, P, Ca₂, PCa₁, NPKCa₁, NPKCa₂) installé en 1972 dans une hêtraie adulte en forêt de Darney (Vosges) a été entreprise en 1996. Parallèlement, les indices de croissance de cerne obtenus par une standardisation arbre par arbre ont été confrontés aux croissances de tige simulées par un modèle de flux carboné (CASTANEA, Eric Dufrêne).

Les résultats dendrochronologiques montrent un effet positif de la fertilisation sur le long terme (tous traitements confondus), mais relativement faible par rapport aux conditions initiales de croissance (statut social, fertilité stationnelle...) pour ce dispositif.

Le modèle rend difficilement compte des interactions entre le climat et la fertilisation, en revanche il reproduit de façon satisfaisante les variations interannuelles de croissance observées. Toutefois, la comparaison des croissances mesurées et simulées des arbres d'un plateau témoin a permis de mettre en évidence certaines limites du modèle qui résultent pour partie d'un manque de connaissances fonctionnelles et pour partie des différences entre les objets comparés (cernes d'accroissement annuel des arbres et biomasse du peuplement). En dépit des limites exprimées ci-dessus, la confrontation des deux approches pour comprendre la croissance des forêts apparaît prometteuse.

Mots clés : *Fagus sylvatica* (L.), dendrochronologie, fertilisation, croissance, modélisation, bilan assimilation.