Etude bioclimatique d'une futaie feuillue
(*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.)
de l'Est de la France

I. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire

G. AUSSENAC, M. DUCREY

*Station de Sylviculture et Production, I.N.R.A.,
Centre National de Recherches forestières, I.N.R.A.
Champenoux, 54280 Seichamps*

Résumé

Au cours de l'été 1973 des mesures microclimatologiques et une étude anatomique et morphologique de l'appareil foliaire ont été effectuées à 10 niveaux dans une futaie mélangée de hêtre et de chêne (*Fagus sylvatica* L., *Quercus sessiliflora* Salisb.) âgée de 80 ans.

Les mesures microclimatologiques concernent le rayonnement global, le rayonnement net, la vitesse du vent, la température et l'humidité de l'air.

L'appareil foliaire a été caractérisé par la dimension des feuilles et des différents tissus, la densité stomatique, la teneur en eau et le poids spécifique des feuilles.

Les auteurs interprètent les données recueillies en les comparant à celles trouvées dans la bibliographie et formulent quelques hypothèses pouvant aider à la compréhension du fonctionnement hydrique et photosynthétique des peuplements forestiers.

1. — Introduction

Le fonctionnement de la forêt est le résultat d'échanges entre les organismes qui constituent cette communauté vivante et le milieu ambiant. Au niveau du couvert forestier les transferts de masse et d'énergie sont influencés par la structure des peuplements : densité, dimensions, formes et orientations des surfaces foliaires. Ainsi par exemple le devenir de l'énergie incidente de rayonnement est fortement lié à l'organisation du matériel végétal qui constitue le peuplement. Ces influences se manifestent au niveau de l'absorption, de la réflexion et de l'émission de rayonnement par les différentes surfaces végétales qui constituent le couvert.

Réciproquement l'organisation de l'appareil foliaire dépend des conditions microclimatiques. Il y a ainsi un état d'équilibre entre la distribution verticale du microclimat et les caractéristiques anatomiques et morphologiques du couvert. Cet état d'équilibre dépend donc à la fois des potentialités des espèces, de la structure des peuplements et des caractéristiques du climat général. Le fonctionnement du couvert forestier doit être envisagé à partir de cette interaction forêt-climat (Aussenac, 1975).

La modification de l'état d'équilibre par exemple sous l'action d'une intervention sylvicole a pour effet de transformer les conditions microclimatiques et de plonger partie ou totalité du feuillage dans une situation microclimatique nouvelle qui va avoir un retentissement plus ou moins rapide sur l'appareil foliaire (modifications anatomiques et morphologiques, effets sur les mécanismes physiologiques : transpiration, photosynthèse).

L'homme a la possibilité d'exercer une action sur la structure des peuplements. Il est donc à même de modifier le microclimat des forêts dans lesquelles il intervient. Le but qu'il recherche n'est évidemment pas la modification du microclimat mais l'amélioration du peuplement tant au niveau de la quantité de bois produit que des caractéristiques des produits qu'il veut en retirer. C'est cependant par l'intermédiaire des variations microclimatiques qu'il agit sur la biologie des arbres. On comprend alors l'intérêt de l'étude intégrée du microclimat et de la structure des peuplements (Aussenac, Bouchon, Ducrey, 1975).

A Nancy des recherches ont été entreprises dans ce domaine. Dans une première phase l'étude a porté sur un peuplement de hêtre en état d'équilibre : couvert fermé depuis plusieurs années (4 ou 5 ans).

La présente étude fait état des travaux réalisés pour définir les différents profils microclimatiques et les paramètres foliaires qui caractérisent le feuillage aux divers niveaux des houppiers.

2. — Dispositif expérimental et méthode d'étude

2.1. — Description de la parcelle étudiée

Le dispositif expérimental a été installé dans la parcelle 26 de la Forêt domaniale d'Amance (Meurthe-et-Moselle). Cette forêt est située à une quinzaine de kilomètres au Nord-Est de Nancy, à 250 m d'altitude. Elle est traitée en futaie. L'essence dominante et principale est le chêne, rouvre ou pédonculé. Mais le hêtre y joue, en mélange subordonné, un rôle important, voire localement exclusif. Le peuplement étudié est constitué d'une futaie simple de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) à couvert fermé, sous-étage très réduit. On rencontre aussi en mélange quelques chênes (*Quercus sessiliflora* Salisb.), tilleuls (*Tilia cordata* Mill.), charmes (*Carpinus betulus* L.) et frênes (*Fraxinus excelsior* L.).

La placette expérimentale a une surface de 2 205 m². Les caractéristiques générales du peuplement, issu de régénération naturelle, sont les suivantes :

- Age moyen : 80 ans ;
 - Nombre d'arbres à l'hectare : 744
(78 p. 100 de hêtre, 7 p. 100 de charme, 6 p. 100 de frêne, 6 p. 100 de tilleul, 3 p. 100 de chêne) ;
 - Surface terrière par hectare : 25,9 m²
 - (89 p. 100 de hêtre, 3,4 p. 100 de chêne, 3,2 p. 100 de charme, 2,2 p. 100 de tilleul, 2,2 p. 100 de frêne).
 - Hauteur totale moyenne du peuplement : 23 m
- (Les houppiers ont une « épaisseur moyenne » de 10 à 12 m).

Dans ce peuplement l'indice foliaire a été mesuré par ramassage des feuilles au sol. Il est égal à 6,23 (soit 6,23 m² de feuilles par m² de sol) ce qui représente une valeur moyenne pour une hêtraie adulte à couvert fermé (Ducrey, 1973).

Ce peuplement est situé sur un sol brun lessivé marmorisé qui s'est développé sur des marnes liasiques couvertes de limons. Il est installé sur un terrain non accidenté légèrement en pente vers le Nord-Est.

2.2. — Dispositif expérimental et méthodes de mesure

Le dispositif expérimental est constitué par une tour métallique de 25,40 m de hauteur (fig. 1) qui dépasse le toit du peuplement, de 2 m environ.

FIG. 1. — Schéma du dispositif expérimental.

Schematical representation of the experimental design.

Sur cette tour nous avons choisi 10 points de mesure situés sur une même verticale et plus rapprochés dans la zone des houppiers que dans la zone inférieure. En effet, les couronnes des arbres constituant l'interface entre le milieu atmosphérique et le peuplement forestier, c'est là que l'on peut s'attendre à trouver les plus grandes variations des facteurs microclimatiques. Un point de mesure supplémentaire a pu être installé à 30 m de hauteur pour mesurer la vitesse du vent au-dessus du peuplement et essayer de préciser la forme des profils de vent.

Pour chacun des niveaux choisis nous avons mesuré différents paramètres climatiques ainsi que les caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire des arbres qui constituent le peuplement.

— *Mesure des paramètres microclimatiques.*

Les paramètres étudiés sont les suivants :

- le rayonnement global,
- le rayonnement net (mesuré uniquement en deux points : au-dessus du peuplement et au niveau du sol),
- la température et l'humidité de l'air,
- la vitesse du vent.

Les caractéristiques des appareils utilisés sont donnés dans le tableau 1.

TABLEAU 1

Caractéristiques des capteurs utilisés pour l'étude des profils microclimatiques

Characteristics of sensors with which the microclimate profiles were obtained

Facteur climatique	Type de capteur	Caractéristiques des capteurs
Rayonnement global	Pyranomètres linéaires Type INRA	Résistance interne : 16 Ω Sensibilité : 20 mV.cal.cm ⁻² .mn ⁻¹
	Pyranomètre KIPP et ZONEN	Résistance interne : 8 Ω Sensibilité : 8 mV.cal.cm ⁻² .mn ⁻¹
Rayonnement net	Pyrradiomètre type CEA Fabrication CROUZET	Résistance interne : 20 Ω Sensibilité : 4 mV.cal.cm ⁻² .mn ⁻¹
Température et humidité de l'air	Psychromètres ventilés fabri- cation BIOCLIMATOLOGIE FORESTIÈRE	Mesure des températures sèches et humides par sonde de platine 100 Ω Sensibilité : 0,1 mV.degré
Vent	Anémomètres Type ROCHAT (Zurich) Mg 5 et Mg 100	Mesure par comptage d'impulsions tous les 5 tours ou tous les 100 tours Seuil de démarrage : 0,1 ms ⁻¹ .

Ces différents paramètres microclimatiques ont été enregistrés sur des potentiomètres pendant une grande partie de l'été 1973 du 1^{er} juillet au 15 septembre, mais seules les périodes de temps les plus intéressantes ont été retenues dans cette étude.

FIG. 2. — Variation journalière moyenne du rayonnement global et du rayonnement net au-dessus et au-dessous du couvert pour deux périodes en août et en septembre.

Daily mean variations of global solar radiation and net radiation above and under the canopy at two different periods of the year (August and September).

— *Etude des caractéristiques de l'appareil foliaire.*

En vue de caractériser la réaction de l'appareil foliaire aux conditions microclimatiques, on s'est aussi attaché à mesurer les paramètres les plus représentatifs de l'anatomie et de la morphologie des feuilles :

- dimensions,
- surface spécifique (poids sec par unité de surface),
- degré d'hydratation des feuilles (teneur en eau rapportée au poids sec),
- la densité stomatique (nombre de stomates par mm^2 de feuilles).

Ces caractéristiques ont été étudiées chez les deux espèces les plus importantes : le hêtre et le chêne.

3. — Résultats

3.1. — Profils microclimatiques

Les profils microclimatiques ont été étudiés pendant deux périodes de temps parfaitement clair, la première allant du 9 au 16 août 1973 et la seconde du 4 au 13 septembre 1973. Nous nous sommes limités à l'étude des périodes de temps clair car elles permettent de bien mettre en évidence les gradients microclimatiques. Cependant en ce qui concerne le rayonnement solaire nous avons aussi pris en compte quelques journées de temps couvert afin de mieux étudier l'extinction progressive du rayonnement global à travers les houppiers.

3.11. Rayonnement solaire.

La figure 2 montre l'évolution moyenne du rayonnement global et du rayonnement net au-dessus et au-dessous du peuplement pour les deux périodes de temps clair.

Au-dessus du peuplement : le rayonnement global atteint en août un maximum de $1,13 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ (790 Wm^{-2}) vers 13 heures, heure locale. Le rayonnement net est alors de $0,80 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ (560 Wm^{-2}). En septembre les valeurs sont respectivement égales à $1,00 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ (700 Wm^{-2}) et $0,69 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ (480 Wm^{-2}).

Le bilan radiatif s'inverse le soir dès 19 heures et se stabilise pour des valeurs négatives de l'ordre de $0,10 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ (70 Wm^{-2}).

A 1,80 m au-dessus du sol le rayonnement global et le rayonnement net sont très faibles et voisins de $0,05 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{mn}^{-1}$ (35 Wm^{-2}). La nuit le rayonnement net est à peu près nul au niveau du sol.

L'extinction du rayonnement au cours de la traversée du feuillage a été étudiée à partir des mesures de rayonnement global. L'éclairement relatif correspondant à chacun des niveaux a ainsi pu être calculé pour différentes journées de temps clair et de temps couvert (fig. 3). Ces profils résultent de la moyenne de plusieurs journées d'observations. Ils montrent une extinction rapide du rayonnement global au niveau des couronnes entre 18 et 23 m. Au-dessous de 18 m, dans la partie inférieure des

couronnes l'éclairement relatif devient inférieur à 10 p. 100 pour atteindre une valeur voisine de 5 p. 100 au niveau du sol.

L'extinction est cependant plus rapide par temps clair que par temps couvert ; ceci est très visible en août au niveau du sol où l'éclairement relatif est égal à 6,5 p. 100 par temps couvert et à 4,3 p. 100 par temps clair. On retrouve ici le fait bien connu que l'extinction du rayonnement global est plus forte par temps clair que par temps couvert à cause de la part prépondérante du rayonnement solaire direct dans le premier type de temps (Chartier, 1966).

FIG. 3. — Distribution journalière moyenne de l'éclairement relatif dans la futaie (hauteur moyenne : 23 m).

Mean relative radiation at different heights in the stand (mean height of the stand : 23 m).

3.12. Température de l'air.

La température de l'air a été mesurée aux huit niveaux supérieurs dans le peuplement. Les figures 4 et 5 sur lesquelles ont été tracées les courbes d'égales température montrent l'évolution journalière des profils thermiques pour les deux périodes de mesure d'août et septembre.

La température est maximale en début d'après-midi dans la partie supérieure des couronnes : niveau 3 à 21,60 m de hauteur. On y observe alors, par rapport aux autres parties du peuplement des écarts thermiques de l'ordre de 4 °C. Un deuxième maximum se produit aussi, surtout en août, dans la partie supérieure des troncs (niveaux 6 et 7 entre 12 et 16 m).

Pendant la nuit le gradient de température est pratiquement nul. Au lever du jour on observe une tendance à l'inversion de températures, avec un léger minimum au niveau des couronnes.

FIG. 4. — Variation journalière de la température de l'air dans la futaie (moyennes pour la période du 9 au 16 août 1973).

Daily variations of the air temperature in the stand (means during the period for 9 to 16 August 1973).

FIG. 5. — Variation journalière de la température de l'air dans la futaie (moyennes pour la période du 4 au 13 septembre 1973).

Daily variations of the air temperature in the stand (means during the period for 4 to 13 september 1973).

FIG. 6. — Variation journalière de l'humidité relative dans le peuplement (moyennes pour la période du 9 au 16 août 1973).

Daily variations of relative humidity in the stand (means during the period for 9 to 16 August 1973).

3.13. Humidité de l'air.

L'humidité de l'air a été mesurée en même temps que la température de l'air grâce aux psychromètres ventilés. Les résultats présentés dans les figures 6, 7 et 8 se rapportent à la période du 9 au 16 août 1973.

L'humidité relative (fig. 6) présente au milieu de l'après-midi deux minimas aux niveaux 3 (21,60 m) et 7 (12,60 m) avec des valeurs inférieures à 50 p. 100. C'est dans la partie basse des couronnes (niveaux 4 à 6) que l'humidité relative est la plus élevée, supérieure à 70 p. 100. Pendant la nuit la saturation est atteinte pratiquement à tous les niveaux.

Le déficit de saturation ⁽¹⁾ (fig. 7) présente lui aussi deux minimas aux niveaux 3 et 7 et un maximum entre ces deux niveaux.

On note aussi que, au milieu de la journée, l'humidité absolue est supérieure à 18 g par m³ (température du point de rosée de l'air 21 °C) dans la partie basse de la couronne alors qu'elle est inférieure à 14 g.m⁻³ (température du point de rosée : 12 °C) dans la partie supérieure de la couronne et dans la partie inférieure des troncs. Pendant la nuit l'humidité absolue peut s'abaisser jusqu'à 10 g.m⁻³ (température du point de rosée : 7 °C) (fig. 8).

3.14. Vent.

La vitesse du vent a été mesurée à 9 niveaux dont un situé à 8 m au-dessus du peuplement. Les profils de vent ont été calculés sur des périodes d'une demi-heure ou d'une heure. La figure 9 représente la forme des profils moyens pour différentes classes de vitesse du vent au-dessus du peuplement. La vitesse est très rapidement réduite dans les couronnes : elle est minimum juste au-dessous des cimes (niveau 5 et 6) mais elle augmente très légèrement dans la zone des troncs.

Le degré d'atténuation de la vitesse du vent dans le couvert augmente avec la vitesse du vent au-dessus du peuplement ainsi que le montrent les différentes courbes de la figure 9.

3.2. — Caractéristiques morphologiques et anatomiques de l'appareil foliaire

Les caractéristiques morphologiques et anatomiques de l'appareil foliaire ont été étudiées à 9 niveaux dans le peuplement. Ces différentes hauteurs sont les mêmes que celles où ont été mesurés les facteurs microclimatiques.

— Dimensions des feuilles.

Chez le chêne la longueur du limbe varie de 8,8 cm à 9,7 cm et la largeur de 4,4 à 4,7 cm. La longueur est maximale dans la partie inférieure de la cime.

Chez le hêtre la longueur est comprise entre 8,1 et 8,8 cm et la largeur entre 4,9 et 5,3 cm. La longueur est maximale au sommet.

Il ne semble pas possible d'interpréter ces variations par rapport à la situation des feuilles dans les houppiers.

⁽¹⁾ Le déficit de saturation calculé en mb est égal à la différence entre la tension de vapeur saturante à la température de l'air et la tension de vapeur réelle de l'air.

FIG. 7. — Variation journalière du déficit de saturation (en mb) dans le peuplement (moyenne pour la période du 9 au 16 août 1973).

Daily variations of vapor pressure deficit (mb) in the stand (means during the period for 9 to 16 August 1973).

FIG. 8. — Variation journalière de l'humidité absolue (en g.m^{-3}) dans le peuplement (moyennes pour la période du 9 au 16 août 1973).

Daily variations of the absolute humidity (g.m^{-3}) in the stand (means during the period for 9 to 16 August 1973).

FIG. 9. — Profils de vent pour différentes classes de vitesses du vent au-dessus du peuplement étudié.

Wind profiles for different air velocity above the stand.

L'épaisseur des feuilles par contre dépend de leur position dans les couronnes (tabl. 2).

Ainsi chez le chêne l'épaisseur totale moyenne des feuilles passe de 176,7 μ au sommet des couronnes à 114,9 μ à la base ; chez le hêtre elle passe de 197,5 μ au sommet à 99,7 μ à la base des couronnes. Dans le sous-étage on observe aussi pour cette espèce une variation nette : 105,1 μ au sommet des houppiers contre 94,4 μ pour les feuilles les plus basses.

L'épaisseur du tissu palissadique et de l'épiderme supérieur varient aussi avec la position dans les couronnes (tabl. 2). Il est intéressant de remarquer que les feuilles de chêne ont un épiderme plus épais que les feuilles du hêtre : 24-22 μ contre 18-14 μ .

— Densité stomatique.

Le hêtre et le chêne n'ont des stomates que sur la face inférieure des feuilles.

La densité des stomates (nombre par mm^2) varie avec la position des feuilles dans les couronnes (tabl. 2).

Chez le chêne la densité passe de 432 ± 25 stomates/ mm^2 au sommet à 243 ± 17 stomates/ mm^2 à la base des couronnes.

Chez le hêtre on observe aussi une variation importante : 238 stomates/ mm^2 au sommet du peuplement et 149 stomates/ mm^2 à la base. Dans le sous-étage la variation est comprise entre 169 et 115 stomates/ mm^2 .

TABLEAU 2

Variations de quelques caractéristiques anatomiques et morphologiques des feuilles de chêne et de hêtre en fonction de leur position dans le peuplement étudié
Morphological and anatomical leaf characteristics of oak and beech leaves sampled at various levels in the stand

	Situation (hauteur en m)	Epaisseur totale μ	Epaisseur tisseur palissadique μ	Epaisseur épiderme supérieur μ	Teneur en eau des feuilles (%)	Poids spécifique des feuilles (2)	Nombre stomates . mm ²
CHÊNE	Sommet des couronnes 19,80	176,7 $\pm$ 7,9 (1)	78,3 $\pm$ 3,1	24,0 $\pm$ 5,5	109,4 $\pm$ 3,3	96,7 $\pm$ 5,0	432 $\pm$ 25
	18,00	145,1 $\pm$ 7,2	59,5 $\pm$ 3,8	25,0 $\pm$ 1,9	135,9 $\pm$ 12,8	65,4 $\pm$ 4,2	377 $\pm$ 25
	16,20	123,5 $\pm$ 5,2	54,3 $\pm$ 3,0	23,9 $\pm$ 2,5	171,3 $\pm$ 6,2	48,4 $\pm$ 2,1	265 $\pm$ 20
	Base des couronnes 12,60	114,9 $\pm$ 2,7	48,5 $\pm$ 1,3	22,3 $\pm$ 1,7	172,5 $\pm$ 13,6	42,0 $\pm$ 2,1	242 $\pm$ 17
HÊTRE	Sommet des couronnes 23,40	197,5 $\pm$ 8,7	77,2 $\pm$ 3,4	18,1 $\pm$ 1,7	103,3 $\pm$ 3,0	102,3 $\pm$ 12,1	238 $\pm$ 15
	21,60	—	—	—	—	94,7 $\pm$ 4,8	203 $\pm$ 12
	19,80	136,9 $\pm$ 4,1	54,3 $\pm$ 2,6	16,3 $\pm$ 1,7	123,1 $\pm$ 6,7	69,3 $\pm$ 2,9	177 $\pm$ 14
	18,00	122,0 $\pm$ 4,0	47,6 $\pm$ 1,5	16,6 $\pm$ 1,6	131,2 $\pm$ 5,7	49,5 $\pm$ 1,9	172 $\pm$ 19
	16,20	107,9 $\pm$ 6,5	42,5 $\pm$ 2,8	15,0 $\pm$ 1,7	124,5 $\pm$ 11,4	42,3 $\pm$ 1,6	126 $\pm$ 12
	Base des couronnes 12,60	99,7 $\pm$ 5,7	41,1 $\pm$ 2,9	15,0 $\pm$ 1,7	109,3 $\pm$ 5,1	34,9 $\pm$ 1,8	149 $\pm$ 7
	9,00	105,1 $\pm$ 5,9	42,5 $\pm$ 2,0	15,7 $\pm$ 1,7	85,7 $\pm$ 12,5	33,5 $\pm$ 1,8	169 $\pm$ 19
	Sous-étage 5,40	106,8 $\pm$ 3,5	43,7 $\pm$ 1,2	14,9 $\pm$ 1,2	160,4 $\pm$ 18,4	23,0 $\pm$ 1,3	159 $\pm$ 9
	1,80	94,4 $\pm$ 5,0	39,2 $\pm$ 2,0	13,6 $\pm$ 1,4	146,6 $\pm$ 16,7	23,5 $\pm$ 1,4	115 $\pm$ 14

(1) Intervalle de confiance pour P = 0,05.

(2) Poids spécifique en grammes de matière sèche par m².

On remarque que le nombre de stomates est en moyenne 2 fois plus petits chez le hêtre que chez le chêne.

— *Teneur en eau et poids spécifique des feuilles.*

La teneur en eau des feuilles est moindre au sommet qu'à la base des couronnes (tabl. 2). Ainsi chez le chêne la teneur en eau (en pourcentage du poids sec) varie de 109,4 p. 100 au sommet à 172,5 p. 100 à la base ; chez le hêtre elle passe de 103,3 p. 100 au sommet à 109,3 p. 100 à la base avec un maximum (131,2 p. 100) sous 5,40 m d'épaisseur de cime (18 m de hauteur). Dans les hêtres du sous-étage on observe un phénomène identique.

Le poids spécifique des feuilles est plus important au sommet : $96,7 \text{ gm}^{-2}$ chez le chêne et $102,3 \text{ gm}^{-2}$ chez le hêtre qu'à la base des couronnes : $42,0 \text{ gm}^{-2}$ chez le chêne et $34,9 \text{ gm}^{-2}$ chez le hêtre. Dans le sous-étage on note $33,5 \text{ gm}^{-2}$ au sommet contre $23,5 \text{ gm}^{-2}$ à la base.

4. — Discussion et conclusion

Les résultats exposés ci-dessus reflètent l'état d'équilibre qui s'est établi dans le peuplement entre les facteurs microclimatiques et l'appareil foliaire qui constitue le couvert. Dans une première phase de la discussion nous analyserons l'influence du couvert sur la répartition des facteurs microclimatiques et dans une deuxième phase

FIG. 10. — Influence de la répartition de l'indice foliaire sur la distribution de quelques paramètres climatiques.

Effect of leaf area index variations upon some climatical parameters.

nous essayerons de mettre en évidence l'action de ces conditions microclimatiques sur l'organisation de l'appareil foliaire.

Des profils microclimatiques types ont été établis et mis en relation avec la distribution des biomasses feuillées. A partir de la courbe d'extinction du rayonnement global par temps couvert et en utilisant une méthode de calcul mise au point par Ducrey (1970) ⁽¹⁾ il a été possible d'évaluer l'indice foliaire partiel niveau par niveau dans le peuplement. Cette répartition est basée sur une indice foliaire total de 6,23.

La figure 10 donne la distribution des profils types (moyennes horaires des valeurs à 15 h pour les journées du mois d'août) en parallèle avec la répartition verticale de l'indice foliaire.

Le maximum de surface foliaire se situe entre 18 et 21,60 m. A ce niveau on observe des influences très nettes sur la distribution verticale des paramètres climatiques. L'extinction du rayonnement global est maximale dans cette zone, ceci a déjà été observé par différents auteurs (Baumgartner, 1969 ; Grulois, 1966 ; Gay, 1966).

Au sol, l'éclairement relatif est de 6,5 p. 100 par temps couvert et de 4,3 p. 100 par temps clair. Des valeurs du même ordre de grandeur ont été données par Trapp (1938) pour un peuplement de hêtre âgé de 120 à 150 ans. Cet éclairement permet encore le développement des feuilles du hêtre en sous-étage jusqu'au sol, alors que l'on ne trouve plus de feuilles de chêne en dessous de 12,60 m de hauteur (ce qui correspond par temps couvert à un éclairement relatif de 8 p. 100). Ainsi les feuilles de chêne ne subsistent pas pour des éclairements relatifs inférieurs à 8 p. 100. Par contre, il est probable que les feuilles de Hêtre peuvent exister pour des éclairements inférieurs à 6,5 p. 100, car on trouve des peuplements de hêtre à couvert plus épais que le nôtre.

Le rayonnement net sous le couvert est pratiquement nul pendant la nuit, ce qui indique que le rayonnement thermique émis par le sol est compensé par celui émis vers le bas par la partie inférieure des couronnes. Par conséquent, l'intérieur du peuplement est en équilibre thermique. La température des feuilles de la partie inférieure des couronnes est donc très voisine la nuit de celle de la surface du sol. On retrouve ce fait dans les figures 4 et 5 qui montrent que dans la nuit les gradients thermiques dans l'air sont faibles.

La répartition verticale des températures de l'air au-dessus, au milieu et au-dessous des couronnes a permis de bien mettre en évidence les deux types essentiels de répartition : un type diurne avec les maximums de température dans la partie supérieure des couronnes (21,60 m), un type nocturne avec des minimums de température sensiblement au même niveau. Les périodes de transition sont cependant très importantes au début de la matinée et pendant la première partie de la nuit. Les gradients thermiques sont alors pratiquement nuls. On retrouve donc bien ici les répartitions verticales de température qui ont été mises en évidence par d'autres auteurs (Seltzer, 1935 ; Aussenac, 1968). Dans la figure 10, on peut aussi remarquer que, à 15 h, la température de l'air est maximum dans la partie supérieure des couronnes (21,60 m). C'est le niveau où elles deviennent jointives, mais où les feuilles sont encore soumises à l'action du rayonnement solaire direct. On constate de même à ce niveau que l'humidité absolue de l'air est faible, ce qui signifie que la transpira-

⁽¹⁾ Cette méthode utilise l'extinction exponentielle du rayonnement dans le couvert (loi de Beer) $E = E_0 e^{-KF}$ en supposant que le coefficient d'extinction est une constante dont la valeur (0,439) a été déterminée à partir d'un index foliaire de 6,23 et d'un éclairement relatif sous le couvert de 6,5 p. 100 (temps couvert).

tion est peu importante. Ce phénomène peut s'expliquer par une régulation stomatique : on note en effet que, à ce même niveau, la température de l'air et le rayonnement global sont très élevés. Par contre, l'humidité absolue augmente aux niveaux 1 et 2. Il doit alors s'agir de phénomènes d'advection et d'accroissement de la vitesse du vent dans les couches d'air situées immédiatement au-dessus du couvert.

Dans la zone des couronnes située à l'ombre (entre 16,20 m et 20 m), on constate une diminution rapide de la température et un relèvement de l'humidité absolue de l'air ; ceci laisse supposer que, à ce niveau, la transpiration n'est pas limitée par des phénomènes de régulation stomatique : on peut alors penser que c'est à ce niveau que les processus de photosynthèse sont les plus actifs. Enfin, dans la zone des troncs, il existe à la fois une augmentation de la température et une diminution de l'humidité absolue.

Les caractéristiques anatomiques et morphologiques des feuilles présentent des modifications plus ou moins importantes en relation avec leur position dans le couvert. La figure 11 montre qu'il existe une relation étroite entre l'épaisseur des feuilles et l'éclairement relatif.

FIG. 11. — Variation de l'épaisseur et du poids spécifique des feuilles en fonction de l'éclairement relatif.
Relationships between relative radiation and thickness and specific weight of leaves.

Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Tronchet et Grandgirard (1956) sur de jeunes plants de chêne cultivés en laboratoire.

Chez le chêne aussi bien que chez le hêtre, l'épaisseur du tissu palissadique varie avec la position de la feuille dans les couronnes, mais si pour chaque niveau on calcule

la proportion de tissu palissadique par rapport à l'épaisseur totale de la feuille, on constate que cette proportion est relativement constante.

Le tissu épidermique a une épaisseur à peu près constante en valeur absolue, mais si on l'examine en valeur relative par rapport à l'épaisseur totale, on voit que sa proportion augmente quant l'éclairement diminue.

La densité stomatique varie aussi avec l'éclairement relatif, mais il est difficile d'interpréter réellement cette variation, car nous n'avons pas mesuré la dimension des stomates.

Le poids spécifique des feuilles de hêtre et du chêne augmente avec l'éclairement relatif (voir fig. 11). Il en résulte que les feuilles du sommet sont 2 fois plus lourdes que celles de la base chez le chêne et 4 fois plus lourdes chez le hêtre.

Notre étude a bien mis en évidence une interaction entre la distribution des facteurs microclimatiques et l'organisation de l'appareil foliaire. Cette interaction se traduit non seulement au niveau de l'organisation de l'appareil foliaire, mais aussi au niveau de son fonctionnement (transpiration, photosynthèse). Il est apparu que le rayonnement solaire est le facteur prépondérant pour expliquer la structure du couvert.

En ce qui concerne le fonctionnement de l'appareil foliaire et du couvert dans son ensemble, le rayonnement solaire est toujours un facteur déterminant mais, son action est modulée par l'effet des autres facteurs microclimatiques. Ainsi l'interprétation du fonctionnement d'un couvert forestier ne peut pas être effectuée uniquement à partir de la répartition des masses foliaires et du rayonnement solaire. Il faut tenir compte d'autres facteurs, la température, le vent, le pouvoir évaporant de l'air dont l'action peut être « limitante » dans certaines parties des couronnes et dans certaines situations de stress hydrique.

Ce travail essentiellement descriptif a apporté un certain nombre de premiers résultats qui ont permis de formuler quelques hypothèses utiles pour les phases ultérieures (qui sont en cours) de l'étude du fonctionnement hydrique et photosynthétique de ce peuplement forestier.

Reçu pour publication en avril 1977.

Summary

*Bioclimatological studies in a broadleaf hight stand
(Fagus silvatica L. and Quercus sessiliflora Salisb.)*

1. Analysis of the microclimatical profiles and morphological leaf characteristics

During summer 1973 we studied the microclimatic variations (global radiation, net radiation, air velocity, air temperature and air humidity), at ten different levels in the canopy.

Simultaneously we studied at the same levels the anatomical and morphological variations of the leaf characteristics (leaf size, relative amount of the various tissues, stomata density, water content, specific weight).

The datas are compared with these from the litterature, some new hypothesis which might help to understand the water status and the photosynthetic variations are proposed.

Zusammenfassung

Bioclimatische Untersuchungen in einem Eichen-Buchenmischbestand (Fagus silvatica L., Quercus sessiliflora Salisb.) in Ostfrankreich

Im Sommer 1973 wurden in einem 80 jährigen Eichen-Buchenmischbestand in 10 verschiedenen Höhen microklimatische Messungen und anatomische und morphologische Untersuchungen der Blätter durchgeführt. Die mikroclimatischen Messungen betreffen die Global- und Nettostrahlung, die Windstärke sowie die Temperatur und die Feuchte der Luft.

Die Blattdimensionen und die Abmessungen der verschiedenen Blattgewebe, die Stomatadichte sowie der Wassergehalt und das spezifische Gewicht der Blätter wurden gleichfalls in den 10 Straten erhoben.

Die Autoren interpretieren die gesammelten Daten und vergleichen sie mit aus der Literatur bekannten Ergebnissen. Es werden einige Hypothesen aufgestellt, die zu einem besseren Verständnis der Transpirations- und Assimilationsabläufe in Buchenbeständen beitragen könnten.

Références bibliographiques

- AUSSENAC G., 1968. Observations sur les variations microclimatiques verticales dans un peuplement de Pins sylvestres. *Publication interne Station de Sylviculture et de Production* (I.N.R.A., 11 p.).
- AUSSENAC G., 1975. Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysiologiques chez quelques résineux. *Thèse d'Etat*, Nancy, 234 p.
- AUSSENAC G., BOUCHON J., DUCREY M., 1975. La production photosynthétique forestière, 217-242. In : *Photosynthèse et production végétale*. Costes Ed. Gauthiers Villars, Paris.
- BAUMGARTNER A., 1969. Meteorological approach to the Exchange of CO₂ between the Atmosphere and Vegetation particularly Forest stands. *Photosynthetica*, 3 (2), 127-149.
- DUCREY M., 1970. Contribution à l'étude de la répartition du rayonnement dans une plantation de Pins sylvestres. *Publication interne Station de Sylviculture et de Production* (I.N.R.A.), n° 70-3, 55 p.
- DUCREY M., 1973. Appréciation du rayonnement solaire dans et sous le couvert forestier, 13 p. Congrès : « Le soleil au Service de l'Homme », U.N.E.S.C.O., Paris.
- CHARTIER P., 1966. Etude du microclimat lumineux dans la végétation. *Annales agronomiques*, vol. 5, n° 5, 571-602.
- GAY L. W., 1966. The radiant energy balance of a pine plantation. *Duke University Ph. D. University Microfilm Inc. Ann. Arbor, Michigan.*, 224 p.
- GRULOIS J., 1967. Extinction du rayonnement global, tropismes et paramètres foliaires. Recherches sur l'écosystème forêt. Série B : la chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blamont. Contribution n° 7. *Bull. Soc. Roy. Botanique de Belgique*, T 100, 315-334.
- SELTZER P., 1935. Etudes micrométéorologiques en Alsace. *Thèse d'Etat*, Strasbourg, Imprimerie alsacienne, 57 p.
- TRAPP E., 1938. Untersuchung über die Verteilung der Helligkeit in einem Buchenbestand. *Biokl. B.* 5, 153-158.
- TRONCHET A., GRANDGIRARD A., 1956. L'analyse histométrique et son application à l'écologie forestière. *Annales scientifiques, Université de Besançon*, 2^e série, Botanique fasc. 8, 3-30.