



HAL
open science

Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques

Rémy Gobin

► **To cite this version:**

Rémy Gobin. Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques. Sciences de l'environnement. Doctorat en Ecologie forestière, Université d'Orléans, 2014. Français. NNT: . tel-01288518v1

HAL Id: tel-01288518

<https://hal.inrae.fr/tel-01288518v1>

Submitted on 16 May 2020 (v1), last revised 15 Mar 2016 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ÉCOLE DOCTORALE
SANTÉ, SCIENCES BIOLOGIQUES ET CHIMIE DU VIVANT
Irstea – Unité de Recherches Ecosystèmes Forestiers

THÈSE présentée par :

Rémy GOBIN

soutenue le : **08 Décembre 2014**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université d'Orléans**

Discipline/ Spécialité : **Ecologie forestière**

Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques

THÈSE dirigée par :

Philippe BALANDIER

Nathalie KORBOULEWSKY

Directeur de recherche, Irstea

Chargée de Recherche / HDR, Irstea

RAPPORTEURS :

Laurent AUGUSTO

Jean-Claude GEGOUT

Directeur de recherche, INRA

Professeur, AgroParisTech

JURY :

Franck BRIGNOLAS

Laurent AUGUSTO

Jean-Claude GEGOUT

Caroline VINCKE

Lluís COLL

Philippe BALANDIER

Professeur, Université d'Orléans, Président du jury

Directeur de recherche, INRA

Professeur, AgroParisTech

Professeur, Université catholique de Louvain

Chercheur, Centre Tecnològic Forestal de Catalunya

Directeur de recherche, Irstea

Résumé

Avec l'augmentation des sécheresses dans les forêts tempérées, la gestion sylvicole envisage de réduire la densité des peuplements adultes pour limiter le déficit hydrique. Cependant, la réduction de la canopée arborée augmente le rayonnement dans le sous-bois et permet le développement de la strate herbacée monopoliste. Nos objectifs étaient de caractériser l'évapotranspiration (ETu) de 4 herbacées monopolistes (*Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Rubus sp.*) et de quantifier leur impact sur la teneur en eau du sol (SWC) dans des peuplements de *Quercus petraea*.

L'ETu des quatre herbacées cultivées en pot a été quantifiée en conditions semi-contrôlées caractérisées par deux niveaux d'éclairement relatif et 3 niveaux de SWC. *In situ*, le SWC, le microclimat et l'ETu de *P. aquilinum* et *M. caerulea* ont été mesurés sur 20 dispositifs dans les peuplements forestiers de *Q. petraea* présentant un gradient croissant de LAI. Chaque dispositif était subdivisé en 2 placettes, l'une était désherbée et l'autre enherbée.

M. caerulea et *C. vulgaris* ont une faible régulation de leur ETu alors que *P. aquilinum* et *Rubus sp.* ont une stratégie conservatrice face au stress hydrique. SWC diminue plus rapidement quand le LAI de la strate herbacée augmente, ce qui est directement lié à l'ouverture du couvert arboré avec une valeur seuil de LAI de la strate arborée à 2-3, sous laquelle la contribution de la strate herbacée à l'évapotranspiration du peuplement pourrait compenser la diminution de celle de la strate arborée.

Ces résultats montrent la nécessité de considérer la végétation du sous-bois dans la gestion sylvicole notamment lorsque la ressource hydrique est limitante. Ainsi, la réduction de la densité de la strate arborée doit être un compromis entre la réduction de la surface foliaire des arbres pour réduire l'ET, et le maintien d'une densité suffisante de la strate arborée pour limiter la croissance et l'ETu de la végétation du sous-bois.

Mots clés : évapotranspiration, végétation du sous-bois, surface foliaire, microclimat, changement climatique, *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus sp.*, *Quercus petraea*

Abstract

In the context of ongoing increase of drought in temperate forests, forest managers consider the reduction of stand density to limit soil water depletion. The reduction of tree canopy density increases light below canopy and allows the development of monopolistic understorey vegetation. Our objectives were to characterize the evapotranspiration (ETu) of common understorey plants (*Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Rubus sp.*) and to quantify their impacts on soil water content (SWC) in mature oak stands (*Quercus petraea*).

A first experiment was set up in a greenhouse where the 4 understorey species were potted and subjected to 2 levels of light transmittance and 3 levels of SWC. Microclimate and ETu were monitored. A second experiment was carried out on 20 plots (10 with *M. caerulea* and 10 with *P. aquilinum*) in oak stands with contrasted LAI. On each plot, two circular areas were set up, one weeded and the other untouched. SWC, microclimate and ETu were monitored.

M. caerulea and *C. vulgaris* are more water spenders, whereas *P. aquilinum* and *Rubus sp.* are more water savers under water stress. Soil water depletion was faster with increasing understorey vegetation LAI, which was directly linked to tree canopy opening with a threshold of tree LAI of 2-3 below which the understorey contribution could offset the reduction of tree ET. The experimentations showed that the relative contribution of understorey vegetation in the ecosystem water balance is significant, and depends on SWC and on the understorey species identity.

These results show the necessity to consider understorey vegetation in forest management when water availability is an issue. Lower tree canopy density could increase the understorey ETu and soil water stress for trees. From a management perspective, thinning should be designed as a compromise between the reduction of tree leaf area to reduce ET, and maintaining sufficient tree canopy to restrict the growth and ETu of understorey vegetation.

Keywords : evapotranspiration, understorey vegetation, leaf area index, microclimate, climate change, *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus sp.*, *Quercus petraea*

Remerciements

Avant la rédaction de ce mémoire, je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements à l'ensemble des personnes qui ont contribué au bon déroulement de ma thèse.

Un grand à merci à **Philippe Balandier** et à **Nathalie Korboulewsky**, mes directeurs de thèse, qui m'ont fait confiance pour mener à bien cette thèse. Merci pour leur encadrement professionnel et humain, leur disponibilité, leurs conseils pertinents à chaque étape de la thèse et au temps passé à la relecture.

Merci à **Vincent Seigner** pour son l'aide et ses conseils, de la conception des expérimentations à la gestion des données et l'analyse des photographies hémisphériques. Sans oublier les nombreuses semaines de terrains dans la bonne humeur (ou plutôt les mois de terrains !!!) à toutes heures du jour et de la nuit où l'on part propre et l'on revient boueux ou bleu. Merci de m'avoir initié aux centrales d'acquisition de données et aux capteurs.

Merci à **Yann Dumas** pour son aide notamment pour l'expérimentation en conditions contrôlées, ses conseils et ses connaissances en botanique et pédologie. Merci d'avoir mesuré plus de 160 feuilles de callune sous microscope.

Merci à tous les contractuels qui ont travaillé sur ma thèse **Elodie Novara, Sébastien Macé, Loïc Cotel, Francis Dromacque** et **Camille Couteau**. Ils m'ont aidé dans de multiples activités très variées, pas toujours drôles et épanouissantes mais toujours dans la bonne humeur. Ils ont rendu possible la mise en place, le suivi et la désinstallation des expérimentations.

Merci aux membres de mon jury de thèse **Franck Brignolas, Laurent Augusto, Jean-Claude Gégout, Caroline Vincke** et **Lluís Coll** pour leurs remarques et leurs suggestions d'amélioration du manuscrit et des analyses de données.

Merci aux membres de mon comité de thèse, **Vincent Badeau, Marc Bakker, Catherine Collet, Claudine Richter** et **Anatja Samouelian** pour leurs conseils et leurs remarques constructives sur les expérimentations et leurs évolutions. Merci tout particulièrement à **Vincent Badeau**, mon maître de stage de Master 2, qui m'a encouragé et soutenu dans ma candidature pour cette thèse.

Merci à **Lisa Laurent** pour son excellent stage dans le cadre de ma thèse et son travail consciencieux sur l'acquisition des données.

Merci à **Maude Toïgo** pour sa bonne humeur, son humour et bien sûr nos discussions toujours congrues.

Merci à l'ensemble de l'équipe ForHet : **Philippe Balandier, Yann Dumas, Catherine Menuet, Nathalie Korboulewsky, Thomas Perot, Sandrine Perret, Vincent Seigner et Patrick Vallet** pour leur aide, leurs conseils et l'atmosphère agréable de travail qui y règne.

Merci aux occupants des Pommiers pour ses pauses cafés toujours sympathiques et régulièrement accompagnées d'un bon mot.

Merci à l'équipe GeeDAAF pour nos échanges notamment sur les méthodes d'étalonnage, le stress hydrique et la mesure du potentiel hydrique.

Merci à **François Morneau** pour la validation des dispositifs expérimentaux en forêt domaniale d'Orléans.

Merci à **Josette Baptiste** et **Sylvie Bourgeois** pour les démarches administratives et leur adaptation pour mes demandes de dernière minute.

Merci à **Philippe Guillemard** et **Gilles Bergevin** pour leur appui informatique et accueil convivial dans leur bureau.

Merci à **Franck Stocchero** et **Daniel Moreau** pour la réalisation du portique à roulettes, les améliorations sur la chambre de transpiration et leur aide technique.

Merci à **Sonia Launay** pour son aide dans ma recherche bibliographique.

Merci à **Marie-Charlotte Savalli** pour ses relectures du manuscrit et son soutien.

Et aussi, à tous ceux qui, de près comme de loin, ont contribué au bon déroulement de ma thèse au sein de l'Irstea Nogent-sur-Vernisson.

Merci enfin à tous mes proches pour leur soutien indéfectible.

Sommaire

INTRODUCTION GENERALE	14
CHAPITRE 1 : ETAT DE L'ART	20
1. INTRODUCTION	20
2. METHODOLOGY	22
3. DRIVING FORCES OF UNDERSTOREY ET	23
3.1. Understorey microclimate controlled by overstorey trees	23
3.2. Root distribution of understorey vegetation affecting stand water balance	24
4. UNDERSTOREY EVAPOTRANSPIRATION AND ITS CONTRIBUTION TO STAND EVAPOTRANSPIRATION	26
4.1. Measurement methods	26
4.2. Mean understorey vegetation contribution to stand ET	26
4.3. Conditions for maximum contribution of understorey vegetation to water balance	30
4.4. Effect of removing understorey vegetation	33
5. IMPROVEMENT OF FOREST WATER BALANCE BY MORE INTENSIVE THINNING?	35
5.1. Limits of forest stand thinning benefits	35
5.2. Control of understorey vegetation by thinning	37
6. CONCLUSIONS	39
CHAPITRE 2 : INSTALLATIONS EXPERIMENTALES	40
1. EXPERIMENTATION EN CONDITIONS CONTROLEES	40
1.1. Installation des plants	40
1.2. Modalités d'éclaircissement et d'alimentation hydrique	42
1.3. Plan expérimental	43
1.4. Mesure de l'évapotranspiration	45
1.5. Suivi des conditions édaphiques et du stress subi par les plants	46
1.6. Suivi des conditions climatiques	48
2. EXPERIMENTATION EN FORET D'ORLEANS	49
2.1. Site d'étude	49
2.2. Plan expérimental	50
2.3. Suivi de la teneur en eau du sol	53
2.5. Mesure de l'évapotranspiration du sous-bois	56

2.6. <i>Suivi des conditions microclimatiques</i>	57
2.7. <i>Interception de la pluie par la fougère aigle</i>	59
2.8. <i>Caractérisation dendrométrique des placettes</i>	59
2.9. <i>Calcul du LAI de la strate arborée</i>	60
2.10. <i>Calcul du LAI de la strate herbacée</i>	64

CHAPITRE 3 : CONTROLE DU MICROCLIMAT ET DU DEVELOPPEMENT DE LA STRATE HERBACEE PAR LA CANOPEE ARBOREE **67**

1. INTRODUCTION	67
2. MATERIEL ET METHODES	68
2.1. <i>Température et humidité de l'air</i>	68
2.2. <i>Interception des pluies par la strate arborescente</i>	68
2.3. <i>Evapotranspiration potentielle</i>	68
2.4. <i>Déficit de pression de vapeur d'eau de l'air</i>	69
2.5. <i>Analyse des données</i>	70
3. RESULTATS	70
3.1. <i>Effet sur le microclimat</i>	70
3.2. <i>Effet sur la demande climatique</i>	73
3.3. <i>Effet sur la végétation du sous-bois</i>	75
4. DISCUSSION	76
4.1. <i>Rôle tampon de la strate arborée sur le microclimat du sous-bois</i>	76
4.2. <i>Sensibilité de la strate herbacée à l'ouverture de la canopée arborescente</i>	78
5. CONCLUSION	79

CHAPITRE 4 : COMPORTEMENT DE LA TRANSPIRATION DE LA VEGETATION DU SOUS-BOIS SOUS UN STRESS HYDRIQUE **80**

1. INTRODUCTION	81
2. MATERIAL AND METHODS	83
2.1. <i>Experimental set-up</i>	83
2.2. <i>Experimental design</i>	83
2.3. <i>Assessment of plant water stress</i>	84
2.4. <i>Evapotranspiration (ET) measurements</i>	85
2.5. <i>Environmental measurements</i>	85
2.6. <i>Allometric relation</i>	86
2.8. <i>Data analysis</i>	87

3. RESULTS	87
3.1. <i>Climate demand and water stress undergone by plants</i>	87
3.2. <i>Plant leaf area</i>	89
3.3. <i>Evapotranspiration</i>	89
3.4. <i>Species responses to climate demand in interaction with soil water stress</i>	91
4. DISCUSSION	92
4.1. <i>Comparison of ET between species</i>	92
4.2. <i>Species responses relative to radiation levels</i>	93
4.3. <i>Species responses relative to soil water stress and climatic demand</i>	93
4.4. <i>Implications of the four plant functional types for forest-stand water balance</i>	96
5. CONCLUSION	97
CHAPITRE 5 : ROLE DE LA VEGETATION DU SOUS-BOIS DANS LA CONSOMMATION EN EAU DU PEUPEMENT	98
1. INTRODUCTION	98
2. MATERIELS ET METHODES	98
2.1. <i>Mesure directe de la transpiration de la strate herbacée</i>	98
2.2. <i>Interception de la pluie par la fougère</i>	99
2.3. <i>Pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol</i>	99
2.4. <i>Réserve en eau extractible et indice de stress hydrique</i>	100
2.5. <i>Analyses des données</i>	101
3. RESULTATS	101
3.1 <i>Transpiration et interception de la pluie de la strate herbacée du sous-bois</i>	101
3.2 <i>Effet des deux strates sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol</i>	103
3.3. <i>Effet de la végétation du sous-bois sur la sécheresse</i>	108
4. DISCUSSION	110
4.1. <i>Effet du sous-bois sur la ressource hydrique</i>	110
4.2. <i>Effet de la strate herbacée sur le stress hydrique subi par le peuplement</i>	113
5. CONCLUSION	114
CHAPITRE 6 : DISCUSSION GENERALE	115
1. ROLE DES TROIS ACTEURS SUR LE BILAN HYDRIQUE D'UN PEUPEMENT	115
1.1. <i>Strate arborée</i>	115
1.2. <i>Surface du sol/litière</i>	115

1.3. <i>Strate herbacée</i>	116
2. CONTRIBUTION RELATIVE DES ARBRES ET DE LA STRATE HERBACEE	117
2.1. <i>Implication du LAI de la strate arborée sur l'évapotranspiration de la strate herbacée</i>	117
2.2. <i>Contribution relative de la strate arborée et de la strate herbacée dans le bilan hydrique</i>	119
3. CONSEQUENCES POUR LA STRATE ARBOREE DE LA PRESENCE D'UNE STRATE HERBACEE	123
3.1. <i>Augmentation du stress hydrique</i>	123
3.2. <i>Croissance des arbres</i>	125
4. GESTION DE LA STRATE HERBACEE	126
5. LES LIMITES DE L'ETUDE	127
5.1. <i>L'expérimentation en conditions contrôlées</i>	127
5.2. <i>L'expérimentation en Forêt d'Orléans</i>	128
6. PERSPECTIVES	129
CONCLUSION GENERALE	131
RÉFÉRENCES	133
ANNEXE	148

Liste des Figures

Introduction Générale

Figure 1 : Acteurs et processus du bilan hydrique déterminant la teneur en eau du sol d'un écosystème forestier	18
---	----

Chapitre 1

Figure 2: Theoretical comparison of environmental conditions affecting understorey vegetation below tree canopy between high and low tree densities corresponding to high and low tree LAI.	25
Figure 3: Effect of tree canopy LAI on the contribution of understorey ET in stand ET	31

Chapitre 2

Figure 4 : Plan d'échantillonnage de l'expérimentation en conditions contrôlées	44
Figure 5 : Courbe d'étalonnage spécifique des sondes réflectométriques	47
Figure 6 : Relation entre la teneur en eau volumique du sol et le potentiel hydrique de base	48
Figure 7 : Diagramme ombrothermique de Gaussen et Bagnouls de la normale 1981-2010, Domaine des Barres (Nogent-sur-Vernisson, Loiret)	50
Figure 8 : Représentation schématique des modalités de l'expérimentation <i>in situ</i> en forêt domaniale d'Orléans, massif Lorris - Les Bordes	51
Figure 9 : Localisation des vingt dispositifs et des quatre points découverts (stations météorologiques hors couvert forestier) de l'expérimentation <i>in situ</i> en forêt domaniale d'Orléans	53
Figure 10 : Courbe d'étalonnage de la sonde TDR selon les textures S, Sa et As.	55
Figure 11 : Seuillage d'une photographie hémisphérique	62
Figure 12 : Surface de canopée sur laquelle est calculé le LAI sur un diamètre de 5, 10, 20 et 42 m selon l'angle zénithal	63
Figure 13 : Relation allométrique de la surface foliaire d'échantillons de feuilles de chêne sessile récupérées dans des bacs à litière en forêt d'Orléans en fonction de leur biomasse sèche	64
Figure 14 : Relation allométrique du LAI en fonction du recouvrement pour la fougère et la molinie sur des placeaux de 1 m ² en forêt d'Orléans	65

Figure 15 : Relation allométrique de la surface foliaire en fonction de la longueur totale des pennes d'une fronde de fougère et de la biomasse aérienne de la molinie	65
---	----

Chapitre 3

Figure 16 : Effet du LAI du chêne sessile sur la température et l'humidité relative journalière moyenne, maximale et minimale dans des peuplements de chênes sessiles	71
Figure 17 : Effet du LAI du chêne sessile sur l'amplitude journalière de la température et l'humidité relative dans le sous-bois de peuplements de chênes sessiles	72
Figure 18 : Effet du LAI du chêne sessile sur la proportion moyenne de pluie interceptée par la canopée du chêne	73
Figure 19 : Effet du LAI du chêne sessile sur le VPD moyen journalier du sous-bois dans des peuplements de chênes sessiles	74
Figure 20 : Effet du LAI du chêne sessile sur le PET_{Turc} moyen journalier du sous-bois dans des peuplements de chênes sessiles	75
Figure 21 : Effet du LAI du chêne sessile sur le LAI de la strate herbacée et sa proportion par rapport au LAI total (arbre + herbacée) dans des peuplements de chênes sessiles	76

Chapitre 4

Figure 22 : Average of predawn leaf water potential relative to watering regime per species and per session under 20% radiation and 70% radiation	88
Figure 23: Evapotranspiration for the 3 sessions in water stress-free modalities under 70% and 20% incident radiation for the four species studied	91
Figure 24 : Evapotranspiration under 70% radiation as a function of VPD at field capacity and at high water stress (0.2 REW) for the four species studied	92
Figure 25 : Difference between evapotranspiration at field capacity and at high water stress (0.2 REW) under 70% radiation as a function of VPD for the four species studied	95

Chapitre 5

Figure 26 : Evapotranspiration journalière de la molinie et de la fougère aigle en fonction du rayonnement PAR sous un peuplement de chênes sessiles	102
Figure 27 : Evapotranspiration journalière de la fougère aigle en fonction de son LAI sous un peuplement de chênes sessiles	102
Figure 28 : Proportion de pluie interceptée par la fougère aigle selon son LAI	103

Figure 29 : Effet du LAI de la strate arborée de chênes sessile sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol à 15 cm, 30 cm, 40 cm et 50 cm moyennée sur 2012 et 2013	104
Figure 30 : Effet du LAI de la fougère aigle et de la molinie sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol aux quatre profondeurs de mesure	105
Figure 31 : Effet du LAI total des dispositifs sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol.	106
Figure 32 : Relation entre le rapport E/D de la pente et le LAI des arbres	107
Figure 33 : Contribution moyenne de la strate herbacée composée de molinie ou de fougère aigle sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol le long du profil de sol sur les 20 dispositifs en forêt domaniale d'Orléans	108
Figure 34 : Evolution du REW moyenné par placettes enherbées et désherbées en molinie et en fougère	109
Figure 35 : Déficit climatique mensuel en 2012, 2013 et sur la normale 1981-2010, Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson.	113

Chapitre 6

Figure 36 : Effet du LAI du chêne sessile sur l'évapotranspiration réelle de la molinie et de la fougère aigle pour un sol à la capacité au champ	118
Figure 37 : Contribution théorique du chêne sessile et de la fougère aigle dans l'interception de pluie de faible intensité avec un LAI de la strate arborée de 6 et de 2	120
Figure 38 : Contribution théorique du chêne sessile et de la strate herbacée dans l'évapotranspiration totale du peuplement forestier avec un LAI de la strate arborée de 6 et de 2, en condition d'alimentation hydrique non limitante	121
Figure 39 : Point de compensation théorique entre l'évapotranspiration la strate herbacée et la strate arborée, et l'évapotranspiration totale minimale théorique du peuplement selon le LAI de la strate arborée	122
Figure 40 : Projection relative de la teneur en eau du sol pour 2016-2035 par rapport à 1986-2005 sous le scénario RCP 4.5 avec le modèle CMIP5 (IPCC 2013)	124
Figure 41 : Distribution des racines fines sur un profil de sol dans deux peuplements de chêne sessile en forêt domaniale d'Orléans	129

Annexe

Figure 42 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif M6 en molinie	148
Figure 43 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif M213 en molinie	149
Figure 44 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif F22 en fougère	149
Figure 45 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif F204 en fougère	149

Liste des tableaux

Introduction générale

Tableau 1 : Fréquence de présence de quatre espèces de la strate herbacée forestière	19
--	----

Chapitre 1

Tableau 2: Understorey vegetation contribution in total forest stand ET	28
---	----

Tableau 3: Light in the understorey for which maximum and minimum covers of main monopolistic understorey species are found	37
---	----

Chapitre 2

Tableau 4 : Analyse de sol réalisée sur un échantillon composite avant la mise en pot pour l'expérimentation en conditions contrôlées	41
---	----

Tableau 5 : Caractéristiques dendrométriques et surfaces foliaires des deux strates pour chaque placette.	66
---	----

Chapitre 3

Tableau 6 : Comparaison des valeurs journalières de la température et de l'humidité de l'air hors et sous la canopée des chênes sessiles	71
--	----

Tableau 7 : Comparaison des valeurs moyennes journalières du PET_{turc} et du VPD hors et sous la canopée des chênes sessiles	73
---	----

Chapitre 4

Tableau 8: PET_{turc} during the three sessions	88
---	----

Tableau 9: Leaf area of the four species under different levels of water stress and available solar radiation	89
---	----

Tableau 10: Species evapotranspiration for the different modalities and the three sessions	90
--	----

Tableau 11 : Maximum recorded daily transpiration of tree per leaf area unit	97
--	----

Chapitre 5

Tableau 12 : Valeur de la teneur en eau volumique à la capacité au champ et au point de flétrissement selon la texture sur des échantillons de sol	100
Tableau 13 : Résultats de l'ANOVA sur les pentes de la diminution de la teneur relative en eau du sol	103
Tableau 14 : Profondeur moyenne de sol considérée pour le calcul de REW avec l'exclusion de l'horizon argileux pour les dispositifs en fougère aigle et molinie.	109
Tableau 15 : Indices de stress hydrique est calculé en considérant les horizons S et Sa ou sur 60 cm de profondeur de sol moyennés sur les étés 2012 et 2013 en forêt domaniale d'Orléans	110

Introduction générale

Au cours des prochaines décennies, la température et les précipitations estivales moyennes devraient augmenter en Europe centrale respectivement de 1.9 °C et de 1 % par rapport à 1986–2005 (scénario RCP 4.5, 2065, Europe centrale, IPCC 2013). L'augmentation du forçage radiatif et du taux de CO₂ atmosphérique engendrerait une augmentation de l'indice foliaire de la végétation ce qui induirait une augmentation de l'évapotranspiration globale (Bounoua *et al.* 2010). Or, en forêts de feuillus tempérées, la transpiration représente 67 % de l'évapotranspiration globale qui elle-même représente 65 % de la pluviométrie annuelle (Schlesinger and Jasechko 2014). Avec l'augmentation de l'évapotranspiration et une faible augmentation (voire une diminution selon les projections de certains scénarios) de la pluviométrie, la demande en ressources hydriques de ces écosystèmes risque de ne pas être satisfaite. Or la disponibilité de la ressource hydrique est un facteur limitant de la croissance des arbres (Barber *et al.* 2000, Mäkinen *et al.* 2003). La fréquence et la sévérité des épisodes de sécheresse devraient s'accroître dans les prochaines décennies (Schar *et al.* 2004) en particulier dans la moitié sud de la France mais l'incertitude est forte, notamment sur l'emplacement de la limite nord/sud.

Les périodes de sécheresse ne sont pas sans conséquences pour les écosystèmes forestiers. Les sécheresses récentes de 2003 et 2006 ont induit des dysfonctionnements réversibles mais aussi irréversibles (Bréda and Peiffer 2014). Les périodes de sécheresse conduisent à une perte de croissance immédiate des arbres mais aussi les années suivantes (Barber *et al.* 2000, Sergent *et al.* 2014) et peuvent aboutir à un dépérissement progressif, voire un taux élevé de mortalité dans les peuplements (Becker and Levy 1983, Nageleisen 1994, Allen *et al.* 2010). De plus, en période de sécheresse, les peuplements sont plus vulnérables faces aux attaques de pathogènes et d'insectes (Hogg *et al.* 2002, Desprez-Loustau *et al.* 2006, Jactel *et al.* 2012).

Dans ce contexte, la gestion sylvicole s'orienterait vers de nouvelles pratiques telles que la diminution de la densité d'arbres sur pied (Spiecker 2003, Puettmann 2011, van der Maaten 2013). La diminution du nombre d'arbres sur pied, et donc de l'indice foliaire (LAI) du peuplement a pour objectif de réduire le déficit hydrique (amélioration du bilan hydrique) par une diminution à la fois de l'interception des pluies et de la consommation en eau et donc une recharge de la réserve hydrique du sol accrue (Morikawa *et al.* 1986, Aussenac and Granier 1988, Whitehead and Kelliher 1991, Bréda *et al.* 1995a, Ganatsios *et al.* 2010, Ge *et*

al. 2011). Par ailleurs, les peuplements ayant subi une éclaircie présentent souvent une meilleure croissance individuelle des arbres et une plus grande stabilité (Kohler *et al.* 2010, Kolström *et al.* 2011, van der Maaten 2013).

Cependant, la réduction du LAI de la strate arborée augmente le rayonnement et la quantité de pluies dans le sous-bois et peut favoriser le développement de la strate herbacée notamment des espèces monopolistes avec une forte capacité compétitrice (Balandier *et al.* 2006a, Balandier *et al.* 2009). Or, l'évapotranspiration d'un peuplement forestier est le résultat de trois acteurs/composantes : principalement la strate arborée et la strate herbacée et secondairement la surface du sol/litière (Figure 1). Ainsi, le rôle de la strate herbacée dans le bilan hydrique d'un peuplement adulte pourrait devenir prépondérant par rapport aux autres acteurs du bilan hydrique (strate arborée et surface du sol/litière, Figure 1) avec la réduction de la densité de la strate arborée.

L'évapotranspiration de la strate herbacée est conditionnée comme pour l'ensemble des végétaux par la disponibilité de la ressource hydrique et la demande climatique. D'une manière générale, la réserve en eau extractible du sol fluctue en fonction de l'évapotranspiration des différentes strates de végétation et de l'apport des pluies. La demande climatique pour la strate herbacée, c'est-à-dire l'évapotranspiration potentielle (PET), est contrôlée par la strate arborée (Aussenac 2000) et de la teneur en eau du sol (von Arx *et al.* 2013). Or la réduction de la surface foliaire (LAI) de la strate arborée modifie les conditions microclimatiques sous la canopée arborée. Ainsi, le premier objectif de la thèse est de mesurer dans quelle proportion la réduction du LAI de la strate arborée modifie la demande climatique pour la strate herbacée (carre bleu, Figure 1).

L'évapotranspiration de la strate herbacée est également dépendante de l'espèce qui la domine et notamment par sa réponse à un stress hydrique édaphique et atmosphérique. Le deuxième objectif de la thèse est de caractériser l'évapotranspiration, et en particulier sous contrainte hydrique, de quatre espèces herbacées (cercle rouge, Figure 1).

Même si la strate herbacée est identifiée depuis de nombreuses années comme un acteur important du bilan hydrique (Tan *et al.* 1978, Black *et al.* 1989), son lien quantifié avec la strate arborée demeure plus incertain. En particulier, la réduction envisagée de la strate arborée pourrait modifier la contribution de la strate herbacée. Ainsi, le troisième objectif est de mesurer et de quantifier la contribution potentielle de la strate arborée et de la strate herbacée sur la teneur en eau du sol (SWC) le long d'un gradient de LAI de la strate arborée (carre vert, Figure 1).

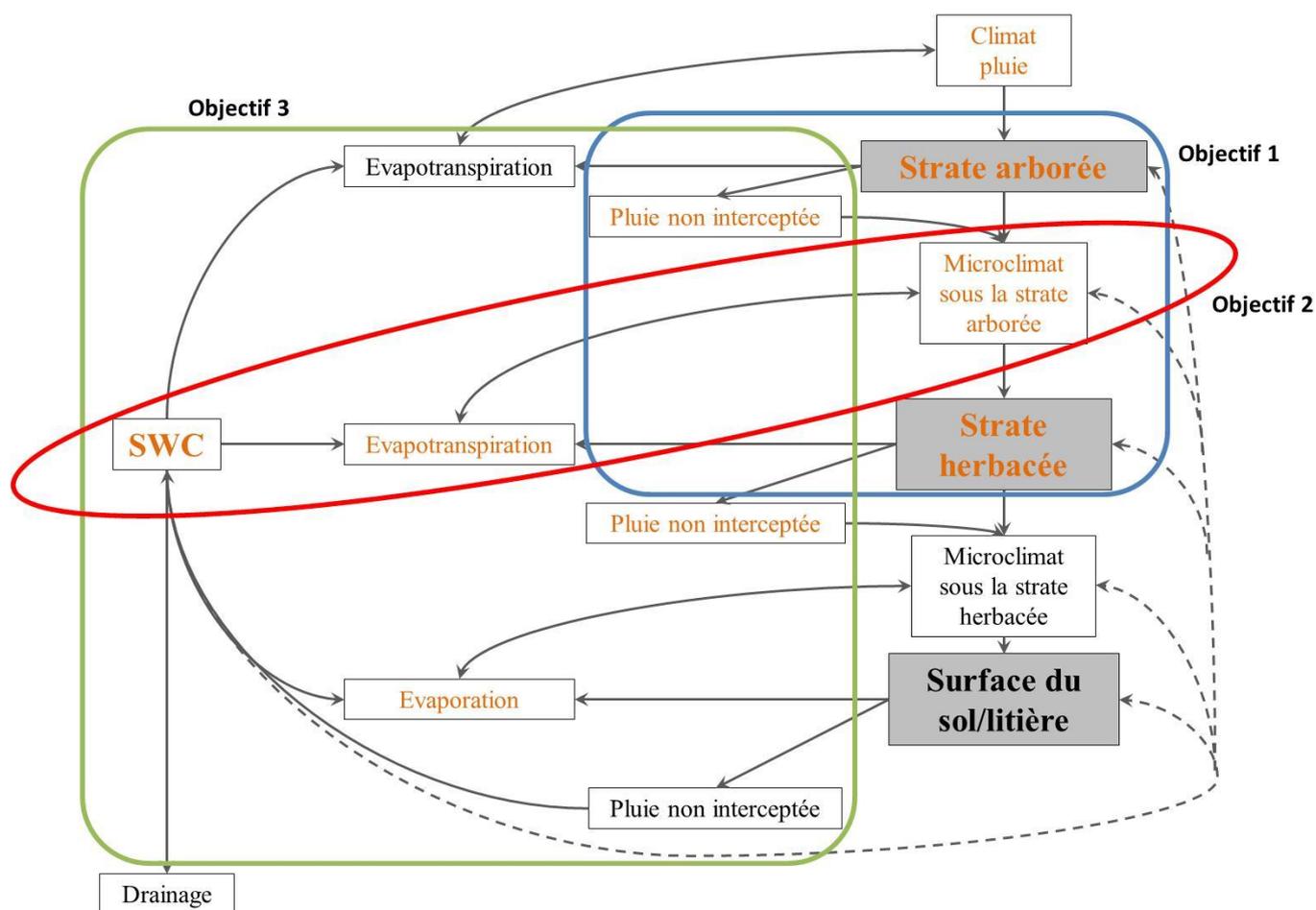


Figure 1 : Acteurs et processus du bilan hydrique déterminant la teneur en eau du sol d'un écosystème forestier. Les rectangles grisés représentent les acteurs du bilan hydrique. Les flèches discontinues représentent les feedbacks de la teneur en eau du sol. Les éléments en orange sont les acteurs et processus mesurés. (SWC : teneur en eau du sol, PET : évapotranspiration potentielle, VPD : déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau).

Pour tenter de répondre à ces problématiques, nous avons mis en place deux expérimentations. La première, en conditions contrôlées, a permis de suivre la réponse en terme d'évapotranspiration de quatre espèces herbacées soumises à des facteurs croisés d'éclairement et d'alimentation hydrique (objectif 2). Ces quatre espèces sont la molinie (*Molinia caerulea*), la fougère (*Pteridium aquilinum*), la callune (*Calluna vulgaris*) et la ronce (*Rubus sect. Fruticosi*). Elles font parties des espèces très fréquentes dans le sous-bois de nos forêts (Gama *et al.* 2006) et présentent une forte aptitude compétitrice envers l'eau et la lumière (Frochot *et al.* 2002, Gaudio *et al.* 2011a). Sous des peuplements de chênes sessiles (*Quercus petraea*), ces quatre espèces forment dans un tiers des cas (hors callune) un couvert supérieur à 25 % (Tableau 1).

La seconde expérimentation, en forêt domaniale d'Orléans, a permis de mesurer les conditions microclimatiques sous la strate arborée (objectif 1) et de suivre la teneur en eau du sol en présence et en absence de la strate herbacée (objectif 3) le long d'un gradient du LAI de la strate arborée. Cette deuxième expérimentation concerne la molinie et la fougère sous des peuplements purs de chênes sessiles. En forêt d'Orléans, la molinie et la fougère forment des couverts continus à l'échelle d'une parcelle, contrairement à la ronce et à la callune présentes en tache d'une surface inférieure au besoin de l'expérimentation. Le choix du peuplement s'est porté sur le chêne sessile car il représente 11 % du volume de bois vivant sur pied en France métropolitaine, derrière le chêne pédonculé avec 12 % (IGN 2014). Le chêne sessile se caractérise par une tolérance à la sécheresse édaphique (Becker and Levy 1983, Backes and Leuschner 2000) mais une sensibilité à la sécheresse atmosphérique (Bréda *et al.* 2004). C'est une essence à fort intérêt écologique et économique présentant des cas de dépérissement liés à des phénomènes de sécheresse (Thomas *et al.* 2002).

Tableau 1 : Fréquence de présence de quatre espèces de la strate herbacée forestière sur les 3811 relevés IGN où l'essence dominante est le chêne sessile en France métropolitaine (campagne d'inventaire 2009-2013, <http://inventaire-forestier.ign.fr>)

	Fréquence de présence (en %)	Pourcentage de relevés où recouvrement > 25 % (en %)
<i>Rubus fruticosus</i>	77.7	33.9
<i>Pteridium aquilinum</i>	35.2	35.8
<i>Molinia caerulea</i>	15.0	26.2
<i>Calluna vulgaris</i>	12.3	10.0

Les résultats et l'interprétation de ces deux expérimentations seront présentés après un état de l'art sur la contribution de la strate herbacée au bilan hydrique du peuplement forestier et une présentation détaillée de leur mise en place. Nous terminerons sur une discussion générale rappelant les principaux rôles des acteurs du bilan hydrique du peuplement, les effets de l'ouverture du couvert sur la contribution de la strate herbacée, et les enseignements qu'on peut en tirer pour la gestion sylvicole dans le cadre des changements climatiques.

Chapitre 1 : Etat de l'art

Ce chapitre a fait l'objet d'un article intitulé : « The contribution of understorey vegetation to forest water balance is not marginal ». Les auteurs sont Rémy Gobin, Nathalie Korboulewsky et Philippe Balandier. L'article a été soumis à la revue *Forestry* le 08 Septembre 2014 et est en révision majeur.

Résumé

Dans un contexte de changement climatique où l'intensité des sécheresses estivales augmente, les gestionnaires forestiers envisagent de réduire le volume de bois sur pied dans de nombreuses régions touchées par des déficits hydriques importants pour limiter la consommation en eau du peuplement. D'une manière générale, une telle pratique augmente le rayonnement dans la canopée arborée et la croissance de la végétation du sous-bois. Dans ce chapitre, nous étudions la contribution de la végétation du sous-bois dans l'évapotranspiration totale des forêts boréales et tempérées.

Pendant la saison de végétation, la strate herbacée contribue en moyenne à un tiers de l'évapotranspiration totale du peuplement. La contribution de la strate herbacée est maximale pendant les périodes de sécheresse et aux faibles indices foliaires de la strate arborée en début de saison de végétation. La contribution de la strate herbacée augmente rapidement en-dessous d'une valeur seuil de l'indice foliaire de la strate arborée à 2-3. Des études ont montré une amélioration du bilan hydrique et une augmentation de la croissance des arbres lorsque la strate herbacée est supprimée. La contribution de la strate herbacée dans l'évapotranspiration totale du peuplement s'explique par sa capacité racinaire à exploiter la ressource hydrique, le maintien de son évapotranspiration sous un stress hydrique, et son interception de la pluie incidente.

1. Introduction

With climate changes (IPCC 2013), water resources in forests may be reduced in the coming decades with adverse impact on forest productivity. Tree growth is often limited by water availability following drought episodes in most biomes, such as temperate (Mäkinen *et al.* 2003) and boreal forests (Barber *et al.* 2000). Also, trees are more sensitive to attack by pathogens, pests or insects during drought periods (Hogg *et al.* 2002, Desprez-Loustau *et al.* 2006, Jactel *et al.* 2012), hastening forest decline, which thus worsens with the recurrence and intensity of droughts (Becker and Levy 1983, Nageleisen 1994).

To counterbalance forest decline due to drought events, forest managers in many regions currently envisage reducing standing wood volume by thinning. The aim is to improve stand water balance by limiting stand water consumption at the ecosystem level (Spiecker 2003, Puettmann 2011, van der Maaten 2013). The water balance of a stand can be monitored by soil water content variations and studied by calculating differences between inflow (rainfall) and outflow (evapotranspiration, drainage) within a forest ecosystem (Thornthwaite and Mather 1955, 1957, Granier *et al.* 1999). To obtain a positive effect on forest water balance, about 30-50% of basal area should be removed, as shown by Aussenac and Granier (1988), Bréda *et al.* (1995a), Morikawa *et al.* (1986) and Ge *et al.* (2011) on *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* Franco, *Quercus petraea*, *Chamaecyparis obtusa* and *Picea abies* stands, respectively. These studies showed that the positive effect following the tree canopy opening was due to a reduction of both tree evapotranspiration (ET) and throughfall intercepts. In most cases a better tree growth in thinned plots and improved tree stability were recorded (Bréda *et al.* 1995b, Kohler *et al.* 2010, Kolström *et al.* 2011). Such heavy thinnings and tree canopy openings were seldom practiced in the past. If promoted they will reinforce the growth of understorey vegetation, and especially that of monopolistic species, both herbaceous and woody (Balandier *et al.* 2006a, Kohler *et al.* 2010). This growth is favoured in particular by the increase in light penetration below tree canopy (Balandier *et al.* 2009).

In the past, forest ecosystems were studied as a whole (Lamaud *et al.* 2001), and stand evapotranspiration (ET) was considered as equal to tree ET (Roberts 1983). Today three component sources of water depletion are distinguished: soil surface, understorey vegetation, and overstorey vegetation composed by trees (Aussenac *et al.* 1995, Barbour *et al.* 2005). It was shown that taking into account understorey vegetation improves the accuracy of flux models (CO₂, H₂O) (Rivalland *et al.* 2005). If the practice of intensive thinnings develops in the near future, with the resulting increased growth of understorey vegetation, it will become even more important to take this component into account in the water balance of forest ecosystems. However, although water consumption of tree species is well described, that of understorey species has been far less thoroughly studied (Wullschleger *et al.* 1998), even though ET from understorey vegetation or soil evaporation often forms a significant proportion of stand ET (Black *et al.* 1989).

When water resources are not the limiting factor, understorey vegetation ET is not a major problem. Understorey vegetation may even be a positive factor for regeneration through

herbivore protection and a propitious microclimate (Walker 1994, Gómez-Aparicio *et al.* 2008).

We reviewed the literature on understorey vegetation to specify the influence of this component on the forest water balance. We asked three main questions: (i) what factors affect ET of understorey vegetation and to what extent? (ii) Could understorey vegetation be a substantial contributor to water depletion in forest ecosystems? (iii) What are the practical implications, in particular for designing the thinning regime?

2. Methodology

Selected papers came from the online bibliographic databases ISI Web of Knowledge and Google Scholar. We also used multiple key words related to understorey vegetation: herbaceous species, water balance, microclimate, roots, and thinning. We also extended the search using the citing articles tool (tool available online to list all articles citing a chosen article). The first difficulty encountered was the definition of “understorey vegetation”, which varies in the literature. A single component can be described by several different terms, such as understorey (British) or understory (American) vegetation, undergrowth, herbaceous layer, field layer, herbaceous vegetation, herbs, ground vegetation, forest floor, etc. In addition, a particular term can have several different definitions, e.g. the term “forest floor evaporation” can define either the soil evaporation alone, or both soil and understorey vegetation ET (Daikoku *et al.* 2008).

We examined some 200 papers, most on temperate and boreal forests, of which we selected 146 for this review. We focused on boreal and temperate mature forests because few studies have measured the ET of understorey vegetation in Mediterranean and tropical forests (Berbigier *et al.* 1996, Jung *et al.* 2013). Among the selected papers, 37 explicitly gave figures on water consumption by understorey vegetation (listed in Tableau 2). In these studies, understorey vegetation was mostly made up of herbaceous species, shrubs, mosses, lichens or tree seedlings. Mid-storey woody species were excluded from this study.

A meta-analysis of the effect of understorey vegetation in stand ET was first considered, but proved impossible to perform owing to a lack of data (stand description such as tree canopy LAI, understorey LAI, stand age or tree height), the use of different methods and periods of measurements (year or growing season, drought period, etc.), and sometimes the absence of any indication of the statistical variability of the data. Nevertheless, the data enables us to

compare the contribution of understorey ET by rough categories (e.g. temperate *vs.* boreal, coniferous *vs.* deciduous) and test relations between the contribution of understorey vegetation to stand ET and tree canopy LAI by linear and non-linear regressions.

3. Driving forces of understorey ET

3.1. Understorey microclimate controlled by overstorey trees

Understorey microclimate is the major driver affecting understorey vegetation (Whitehead *et al.* 1994, Bréda 1999), and is controlled by the overstorey (Aussenac 2000, Wilson *et al.* 2000), through modifications of radiation, temperature, deficit of air water vapour saturation (VPD), wind, and throughfall (Figure 2). Soil moisture can also affect understorey microclimate (temperature and VPD), e.g. air temperature below canopy (LAI <4) was reduced by 1.2 °C with a wet soil compared with a dry soil (von Arx *et al.* 2013).

Radiation is a major environmental factor driving plant transpiration and controlling other environmental factors such as temperature or air relative humidity (Barbier *et al.* 2008). The quantity and quality of radiation in the understorey depend mainly on overstorey canopy leaf area index (LAI), (Bréda 1999, Wilson *et al.* 2000, Bréda *et al.* 2002, Balandier *et al.* 2006b) and canopy structure (Kellomaki and Oker-Blom 1983, Aussenac 2000, Drever and Lertzman 2003).

The tree canopy narrows the temperature range amplitudes, blunts extremes (high temperatures in summer, low in winter), and reduces wind below tree canopy (Morecroft *et al.* 1998). Tree canopy opening increases air temperature range amplitudes (Chen *et al.* 1993, Carlson and Groot 1997).

VPD and wind contribute to the ET of understorey vegetation (Whitehead *et al.*, 1994; Hamada *et al.*, 2004; Iida *et al.*, 2009). VPD is calculated as the difference between saturated and effective water vapour pressure of the air, and is mainly affected by temperature and air humidity (Guyot 1997). As a general rule, VPD (Blanken *et al.* 1997, Leuschner 2002) and wind speed (Blanken *et al.* 1997, Wilson *et al.* 2000, Leuschner 2002) are reduced below dense overstorey canopy. Open canopy increases turbulence (Chen *et al.* 1993), and plays a role in transpiration by reducing aerodynamic water vapour transfer resistance (Aussenac 2000).

Stand structure determines rainfall interception by tree canopy (Dohrenbusch and Barch 2002, Barbier *et al.* 2009). Throughfall (rainfall not intercepted) spatial distribution can affect understorey vegetation development, soil moisture, and root distribution (Barbier *et al.* 2009). As a general rule, the lower the tree LAI, the greater is the throughfall component (Simonin *et al.* 2007, Tsioras and Pavlidis 2010).

3.2. Root distribution of understorey vegetation affecting stand water balance

Root distribution depends on soil depth, structure and to a lesser extent soil texture (Bréda *et al.* 1995b) and plant species. Several authors found roots of *Pinus*, *Fagus* and *Quercus* at 2-5 m depth (Lucot and Bruckert 1992, Whitehead *et al.* 1994, Bréda *et al.* 1995b, Köstner 2001, Bakker *et al.* 2006). The authors explained that trees extracted soil water at such depths only during extreme droughts. For understorey vegetation, such as *Pteridium aquilinum* (Den Ouden 2000, Dumas 2002) or *Molinia caerulea* (Taylor *et al.* 2001), depths of 0.5-1,3 m are mostly recorded, but there is still a lack of data on the potential exploration depth of understorey vegetation roots (Vincke *et al.* 2005a).

As a first hypothesis we could postulate that the root vertical stratification between trees (often deep-rooted) and understorey vegetation (mainly in the upper soil layer) could limit water competition to some extent. However, indirect competition for water can arise (Balandier *et al.* 2008). The root system of the understorey vegetation at the surface takes up most of the water from throughfall, and so can limit the penetration of throughfall deeper into the soil (Bréda *et al.* 1995b, Kelliher *et al.* 1998, Coomes and Grubb 2000, Balandier *et al.* 2006a). Simply stated, if most water is taken up in the topsoil by roots of understorey vegetation, there will be less soil water left for more deeply rooted trees.

As a second hypothesis, when soil depth is limited, tree and understorey vegetation roots can be concentrated together in the upper soil layer (Whitehead *et al.* 1994, Ohta *et al.* 2001, Bakker *et al.* 2006), creating competition for water if resources are limited. Bakker *et al.* (2006) showed a high root density (*Pinus pinaster*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*) in the upper 5 cm, and 69-89% fine root biomass of *Pinus pinaster* was in the upper 60 cm. Ohta *et al.* (2001) observed 80% of roots (*Larix gmelinii* and *Vaccinium sp.*) in the upper 20 cm.

Water uptake efficiency depends on different traits, and competition with understorey may be very different depending on the understorey species considered. For instance, it is well known that the grass root system is very dense, and fasciculated (Aerts *et al.* 1991), with lots of fine

roots exposing a large root surface for water uptake (Coomes and Grubb 2000), and a high water uptake efficiency (higher water absorption per unit root area than other species) (Coll *et al.* 2003).

In sum, the reduction of tree LAI increases resource availability (radiation and rainfall) below canopy, and favours strong development of understorey vegetation (Figure 2). It modifies microclimatic conditions towards an increase in potential evapotranspiration (PET) in the understorey. Also, soil water availability for plants is affected by both soil characteristics and root distribution and traits of trees and understorey vegetation.

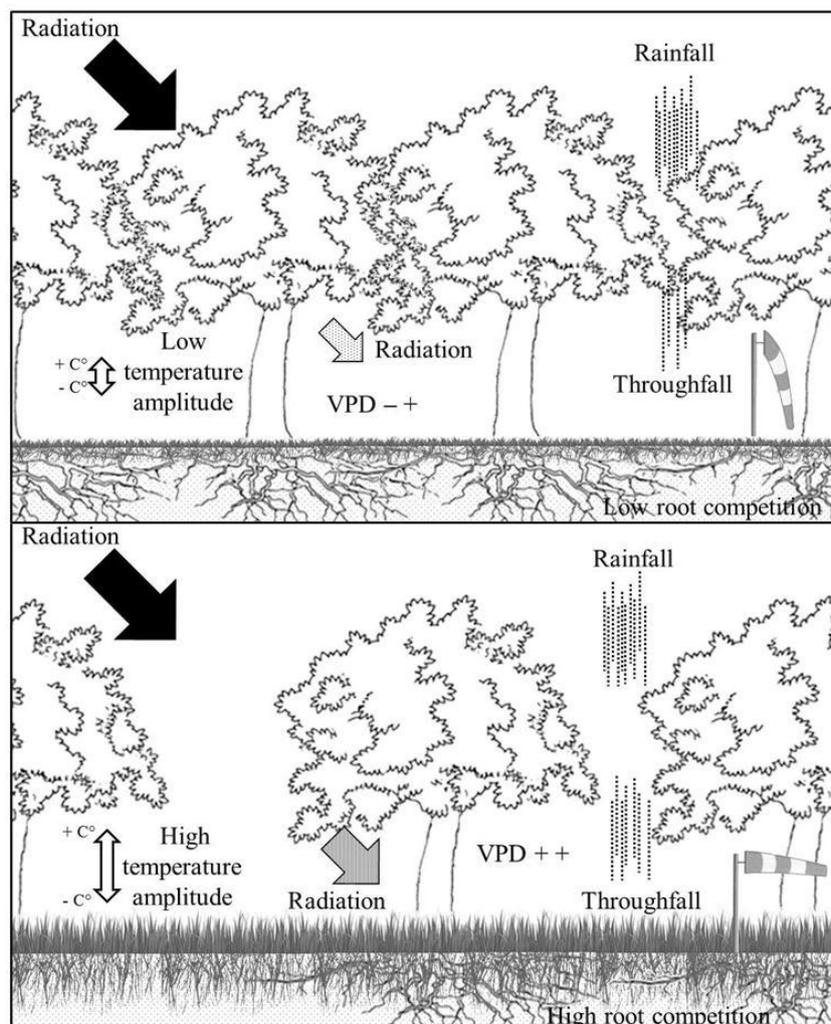


Figure 2: Theoretical comparison of environmental conditions affecting understorey vegetation below tree canopy between high (top) and low (bottom) tree densities corresponding to high and low tree LAI.

4. Understorey evapotranspiration and its contribution to stand evapotranspiration

4.1. Measurement methods

Measurements of understorey vegetation ET can be direct or indirect (Tableau 2). Direct measurements can be made using a transpiration chamber, or lysimeter (regularly weighed), porometer (measuring gas fluxes of leaves), or by the eddy covariance method below the tree canopy.

Measurements of understorey ET can also be measured indirectly (Iida *et al.* 2009), most commonly by calculating the difference between total stand transpiration (eddy covariance method) and tree canopy transpiration (sap flow method). Other studies follow soil water content, or estimate ET using models such as that of Penman-Monteith.

The eddy covariance method is mostly preferred (one third of our selected papers, Tableau 2). Each method has strengths and weaknesses, e.g. technical difficulties, measurement errors and often different spatiotemporal scales and resolutions (Wilson *et al.* 2001). However, the few studies comparing methods obtained similar results. For instance, Daikoku *et al.* (2008) obtained the same results in ET using a closed chamber and a lysimeter. Kelliher *et al.* (1998) noted a close similarity of understorey vegetation ET between eddy covariance and lysimeter measurements collected within a 100 m radius. Large below-canopy heterogeneity complicates the estimation of understorey vegetation contribution to stand ET (Baldocchi *et al.* 2000).

4.2. Mean understorey vegetation contribution to stand ET

The first study found that the measured contribution of understorey ET dated from 1978 (Tan *et al.* 1978). The experimental sites were mainly in Canada, France, Russia and the USA, where understorey vegetation was mainly composed of perennial species such as *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*, *Gaultheria shallon* and *Vaccinium sp.*

A review of the 37 papers (44 values) shows a contribution of the understorey vegetation ranging from around 5% to 92% (Tableau 2). Exceptionally low and high values are noted: less than 5% in the case of understorey composed of seedlings and saplings of the overstorey trees (Baldocchi and Vogel 1996), and 92% of stand ET (graminoids within *Pinus ponderosa* stand) is measured in one study (Simonin *et al.* 2007). This broad range is due to differences

in the understorey species and cover considered, season, and duration of the measurements. The understorey species with the highest contribution to total ET were *Cladonia sp.* in boreal forests with 54% ($n = 1$), and *Gaultheria shallon* and graminoid species in temperate forests with $45 \pm 11\%$ ($n = 4$) and $39 \pm 15\%$ ($n = 8$), respectively.

On average, understorey vegetation ET accounted for $31 \pm 9\%$ ($n = 8$) of total ET on an annual basis, and $34 \pm 15\%$ ($n = 36$) when only the summer was taken into account (growth period). However, no significant differences (Wilcoxon test, p -value = 0.1887) were noted between boreal and temperate biomes on average, differences depending mostly on species. In conifer forests, the contribution of understorey ET, at $36 \pm 14\%$ ($n = 36$), was significantly higher (Wilcoxon test, p -value < 0.05) than in deciduous forests, at $23 \pm 10\%$ ($n = 8$).

Tableau 2: Understorey vegetation contribution in total forest stand ET

Biome	Site	Overstorey species	Canopy LAI	Stand age (years)	Canopy height (metres)	Understorey species	Understorey family	Understorey cover	Contribution of understorey	Temporal scale	Method	Reference
Boreal	Yakutsk, Russia	<i>Larix gmelinii</i>	1.5	130	12	<i>Vaccinium sp.</i> , <i>Arctostaphylos</i> spp.	Ericaceae, Ericaceae	LAI 1	50%	mean 3 daytimes (July)	Lysimeter	Kelliher <i>et al.</i> (1997)
			3.7	/	18	<i>Vaccinium</i> sp.	Ericaceae	/	35%	mean June-September	Eddy covariance, sap flow	Ohta <i>et al.</i> (2001)
		3.7	/	18	<i>Vaccinium uva-ursi</i>	Ericaceae	high density	25-50%	mean July-August	Lysimeter	Hamada <i>et al.</i> (2004)	
		1.8	/	18	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Ericaceae	LAI 2.1	52%	mean June-August	Eddy covariance	Iida <i>et al.</i> (2009)	
	Uppsala, Sweden	<i>Picea abies</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	4-5	50	23	young <i>Picea abies</i>	Pinaceae	/	17%	mean May-October	Open chamber system	Grelle <i>et al.</i> (1997)
	Nipawin, Canada	<i>Pinus banksiana</i>	3.1	75-90	13.5	<i>Alnus crispa</i> , <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Cladina</i> spp.	Betulaceae, Ericaceae, Ericaceae, Cladoniaceae	sparse	20-30%	mean 15 daytimes (summer)	Eddy covariance	Baldocchi and Vogel (1996)
			2.1	/	13.5			sparse	20-40%	mean May-September		Baldocchi <i>et al.</i> (1997)
	Thompson, Canada	<i>Pinus banksiana</i>	1.4	60	10	Lichens and mosses	/	/	23-26%	mean growth period	Eddy covariance	Moore <i>et al.</i> (2000)
	Juupajoki, Finland	<i>Pinus sylvestris</i>	6	42	14.6	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>	Ericaceae, Ericaceae, Hylocomiaceae	dry mass 93g.m ²	30%	annual mean	Eddy covariance	Launiainen <i>et al.</i> (2005)
			6-8	40	13-16			LAI 1.5	23%	annual mean (5 years)		Launiainen (2010)
	Yakutsk, Russian	<i>Pinus sylvestris</i>	2.5	/	/	<i>Vaccinium uva-ursi</i>	Ericaceae	LAI 2.5	25-50%	mean July-August	Lysimeter	Hamada <i>et al.</i> (2004)
	Zotino, Russian	<i>Pinus sylvestris</i>	1.5	215	16	<i>Cladonia</i> sp., <i>Cladina</i> spp., young <i>Pinus sylvestris</i>	Cladoniaceae, Cladoniaceae, Pinaceae	LAI 6	54%	mean 18 daytimes (July)	Lysimeter	Kelliher <i>et al.</i> (1998)
	Jädraås, Sweden	<i>Pinus sylvestris</i>	2.3	/	15.8	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>Cladonia sylvatica</i>	Ericaceae, Ericaceae, Hylocomiaceae, Cladoniaceae, Cladoniaceae	cover 50 %	13%	mean 6 daytimes (August)	Lysimeter	Lindroth (1985)
Uppsala, Sweden	<i>Pinus sylvestris</i>	3-4	100	19	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Betula alba</i>	Ericaceae, Pinaceae, Betulaceae	/	10-15%	variation 19 daytimes (June)	Eddy covariance	Constantin <i>et al.</i> (1999)	
Prince Albert, Canada	<i>Populus tremuloides</i>	2.3	70	21.5	<i>Corylus cornuta</i> , <i>Rosa woodsii</i> , <i>Alnus crispa</i>	Betulaceae, Rosaceae, Betulaceae	height 2 m, LAI 3.3	25%	mean full-leaf period	Eddy covariance	Blanken <i>et al.</i> (1997)	
		2.3	70	21.5			height 2 m, LAI 3.3	26-28%	annual mean		Blanken <i>et al.</i> (2001)	
		1.8	/	/	<i>Corylus cornuta</i>	Betulaceae	LAI 3.3	22%	mean February-September		Black (1996 in Iida <i>et al.</i> , 2009)	

Biome	Site	Overstorey species	Canopy LAI	Stand age (years)	Canopy height (metres)	Understorey species	Understorey family	Understorey cover	Contribution of understorey	Temporal scale	Method	Reference
Temperate	Vancouver Island, Canada	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	/	23	7.5	<i>Gaultheria shallon</i>	Ericaceae	LAI 1.7	30-42%	20 daytimes (June-July)	Lysimeter	Osberg (1986)
			6	31	14			LAI 3	35%	mean (May-September)	Penman-Monteith equation	Kellher <i>et al.</i> (1986)
			3.6	22	8			LAI 3	40-65%	variation July	Vapour diffusion model, stomatal resistance measurements	Black <i>et al.</i> (1980)
			3	22	8.5			LAI 2.9	45-70%	variation 7 daytimes (July)	Stomatal resistance measurements	Tan <i>et al.</i> (1978)
	Okarito Forest, New Zealand	<i>Dacrydium cupressinum</i>	2.9	100-400	/	shrubs, ferns and bryophytes	/	/	22%	mean of dry day (summer)	Eddy covariance, lysimeter, sap flow	Barbour <i>et al.</i> (2005)
	Münchberg, Germany	<i>Picea abies</i>	5.3	54	25	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Picea abies</i>	Ericaceae, Poaceae, Pinaceae	/	10%	mean 5 daytimes (summer)	Eddy covariance	Staudt <i>et al.</i> (2011)
	Landes forest, France	<i>Pinus pinaster</i>	/	19	13	<i>Molinia caerulea</i>	Poaceae	dry biomass 0.126 kg.m ⁻² , height 0.7 m	31%	mean 5 daytimes (growth period)	Eddy covariance	Diawara <i>et al.</i> (1991)
			3	19	12			height 0.6 m, LAI 1.2	30%	mean 11 daytimes (growth period)	Chamber transpiration	Loustau and Cochar (1991)
			3	20	13.6			height 0.7 m, LAI 1.2	45%	mean (June-August)	Eddy covariance	Berbigier <i>et al.</i> (1991)
			2.4	32	16			height 0.7 m, LAI 1.6	38%	annual mean	Eddy covariance	Jarosz <i>et al.</i> (2008)
			2.3	37	20.3	<i>Pteridium aquilinum</i>	Demnstaedtiaceae	high density	30%	mean 36 daytimes (June - July)	Eddy covariance, sap flow	Granier <i>et al.</i> (1990)
	Thetford Forest, England	<i>Pinus sylvestris</i>	/	45	16	<i>Pteridium aquilinum</i>	Demnstaedtiaceae	LAI 1.1	19-65%	variation (June-October)	The Penman-Monteith Equation, stomatal conductance	Roberts <i>et al.</i> (1980)
	Rösa, Germany	<i>Pinus sylvestris</i>	3.7	61	16	<i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Brachypodium sylvaticum</i>	Poaceae, Poaceae	LAI 2.45	28-50%	variation (April-July)	Porometer	Liittschwager <i>et al.</i> (1999)
	Mol, Belgian	<i>Pinus sylvestris</i>	3.4	56	22	<i>Sorbus aucuparia</i> , <i>Prunus serotina</i> , <i>Rubus sp.</i> , <i>Athyrium filix-femina</i>	Rosaceae, Rosaceae, Rosaceae, Dryopteridaceae	LAI 3	19%	mean (May-November)	Equations PAR et LAI	Vincke and Thyry (2008)
	Hartheim, Germany	<i>Pinus sylvestris</i>	2.8	33	12	<i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Carex alba</i> , <i>Carex flacca</i> , <i>Scleropodium purum</i>	Poaceae, Cyperaceae, Cyperaceae, Brachytheciaceae	LAI 1.54	20%	mean 9 daytimes (May)	Porometer, eddy covariance, Lysimeter	Wedler <i>et al.</i> (1996)
	Taura, Germany	<i>Pinus sylvestris</i>	2.65	45	18	<i>Deschampsia flexuosa</i>	Poaceae	LAI 1.65	33-55%	variation (April-July)	Porometer	Liittschwager <i>et al.</i> (1999)
	Neuglobsow, Germany	<i>Pinus sylvestris</i>	2.38	65	20.1	<i>Deschampsia flexuosa</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>	Poaceae, Ericaceae	LAI 1.01	24-34%	variation (April-July)	Porometer	Liittschwager <i>et al.</i> (1999)
	Oak Ridge, USA	<i>Quercus alba</i> , <i>Quercus prinus</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Acer rubrum</i> , <i>Carya spp.</i> , <i>Pinus taeda</i>	4.9	/	24	Seedlings and saplings of overstorey species	/	sparse	< 5%	mean 22 daytimes (summer)	Eddy covariance	Baldocchi and Vogel (1996)
	Mulhouse, France	<i>Quercus petraea</i>	4.6	137	27	<i>Holcus mollis</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>Poa chaixii</i>	Poaceae, Caryophyllaceae, Poaceae	cover 80-100%	20%	mean (full-leaf period)	Chamber transpiration	Bréda and Peiffer (1999)
	Chimay, Belgium	<i>Quercus robur</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Fraxinus excelsior</i>	4.1	/	/	<i>Circaea luteiana</i> , <i>Stachys sylvatica</i> , <i>Carex pendula</i> , <i>Athyrium filix femina</i> , <i>Rubus fruticosus</i>	Onagraceae, Lamiaceae, Cyperaceae, Dryopteridaceae, Rosaceae	LAI 2	26%	annual mean	Chamber transpiration, equations PAR and LAI	Vincke <i>et al.</i> (2005b)
3.4			/	/	LAI 2.5			40%				
Flagstaff, USA	<i>Pinus ponderosa</i>	1.3	/	/	<i>Festuca arizonica</i> , <i>Elymus alymoides</i> , <i>Bouteloua gracilis</i>	Poaceae, Poaceae, Poaceae	cover 2.4-7.2%	23-75%	variation May-August	Volumetric soil water content	Simonin <i>et al.</i> (2007)	
		0.7	/	/			cover 11-28.5%	45-92%				
Kaingaroa Forest, New Zealand	<i>Pinus radiata</i>	6.8	4	2.5	<i>Hypochaeris radicata</i> , <i>Holcus lanatus</i>	Asteraceae, Poaceae	cover 70 %, height 0.3 m	53%	mean 2 daytimes (March)	Lysimeter	Kellher <i>et al.</i> (1990)	
		5.2	7	9			cover 16%, height 0.1 m	42%	mean 2 daytimes (April)			
		5.9	7	7.5			height 0.01-0.1 m, cover 40%	46%	mean 6 daytimes (year)		Whitehead <i>et al.</i> (1994)	
Aichi, Japan	<i>Ilex pedunculosa</i> , <i>Symplocos prunifolia</i> , <i>Quercus serrata</i> , <i>Evodiapanax innovans</i>	3.3	/	7.9-9.2	<i>Dicranopteris pedata</i>	Gleicheniaceae	/	20%	annual mean	Closed chamber system, lysimeter	Daikoku <i>et al.</i> (2008)	

4.3. Conditions for maximum contribution of understorey vegetation to water balance

Understorey contribution to forest stand water depletion is maximal in several conditions: when tree canopy LAI is low, before tree budbreak, during drought periods, and after significant rainfall events.

As described in Section 3.1, tree canopy LAI can change the understorey microclimate, and is thus a key driver of understorey ET. Taking into account all the data reviewed (Tableau 2), no general relation between understorey vegetation contribution and tree canopy LAI can be established. However, when data are separated into biomes (boreal/temperate) or tree type (coniferous/deciduous) or type of understorey vegetation, there were significant relations between tree canopy LAI and contribution of understorey ET to total stand ET (Figure 3). In every case, contribution of understorey to stand ET decreased when tree canopy LAI increased. Most of the relations were fitted by $y = \sqrt{(a + b/x)}$ based on the best p and r^2 values. The relations were closer in the temperate than in the boreal biome (Figure 3). The closer relation was found for herbaceous understorey vegetation type in the temperate biome (Figure 3, j). The relations for deciduous trees and shrub as the vegetation in the understorey in temperate biome (Figure 3, f, h) were linear, although the number of points to fit a curve was very limited. Deciduous trees and tree seedlings in the understorey in boreal biomes showed no relation, most probably due to a lack of data ($n \leq 4$). For the shrub-temperate category (Figure 3, h) the three studies (Tan *et al.* 1978, Black *et al.* 1980, Kelliher *et al.* 1986) on the same *Pseudotsuga menziesii* stands showed a linear increase in the contribution of *Gaultheria shallon* (with a constant LAI) in stand ET with a tree LAI decrease, which we could interpret as a proportional increase in the understorey PET.

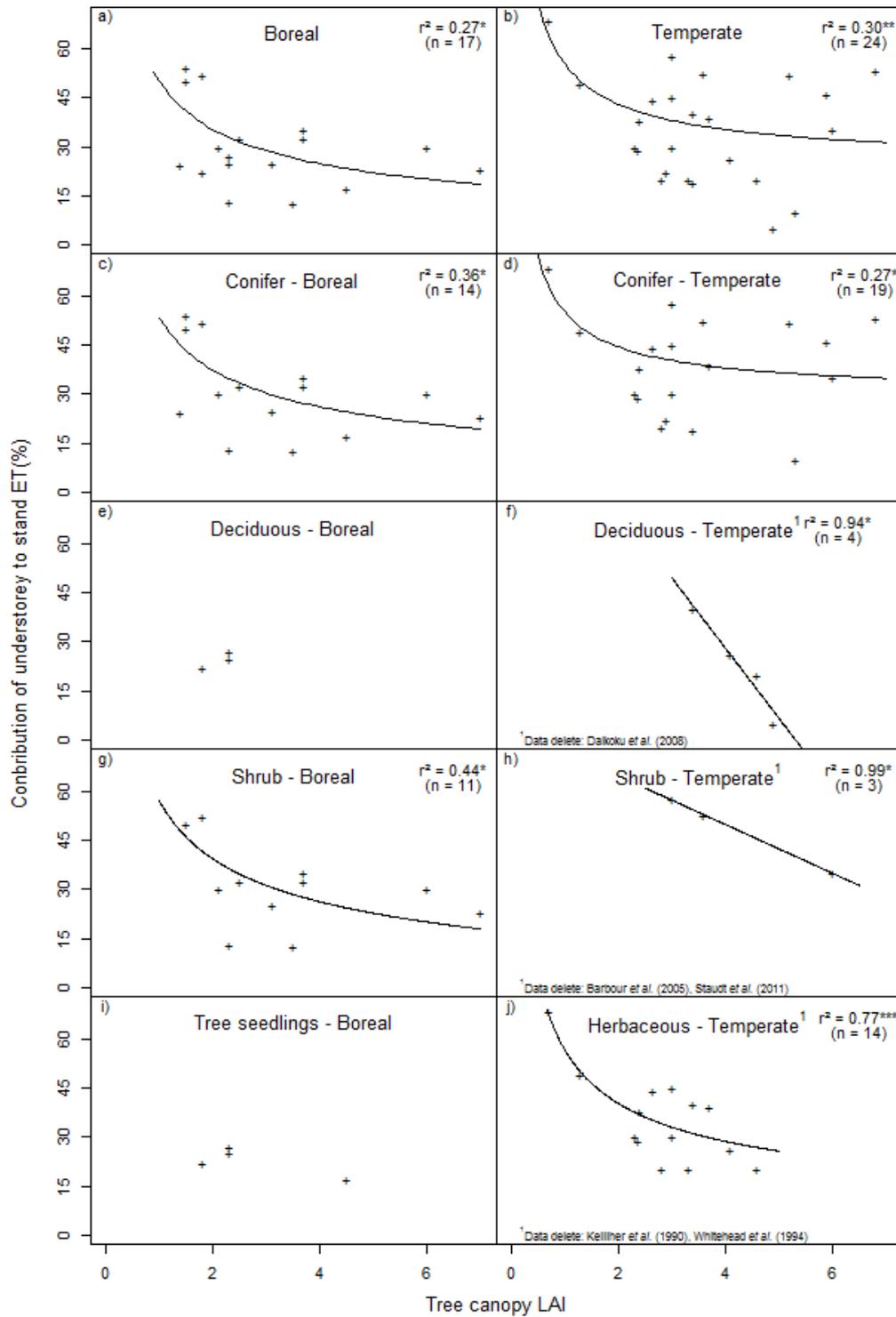


Figure 3: Effect of tree canopy LAI on the contribution of understorey ET in stand ET. Data came from Table 1 and were analysed according to biome (boreal/temperate), tree type (coniferous/deciduous) and type of understorey vegetation (herbaceous/Shrub/tree seedling). Performances of the model are expressed by r^2 and p-value: *** <0.001, ** <0.01, * <0.05

For the overall relations in temperate and boreal biomes (Figure 3, a, b), the model of understorey contribution to stand ET showed a small decrease above a tree LAI of about 2.6 (mean of tangent between 0.9 and 7 of LAI), with the constant at $23 \pm 3\%$ and $35 \pm 2\%$ in boreal and temperate forests, respectively (Figure 3, a, b). In other words, a tree canopy LAI of 2.6 could be a threshold value below which the contribution of understorey ET increases quickly. Below a tree canopy LAI of 2.6, the contribution of understorey ET increases 5 and 6 times faster than for values of tree canopy LAI greater than 2.6 in boreal and temperate forests, respectively (Figure 3, a, b). However, models (Figure 3, a, b) have to be interpreted with precaution as they are based on a small number of data and their r^2 values are low. Indeed, more research is needed in this area to specify this potential threshold effect that could help foresters to design thinning operations.

Low tree canopy LAI thus leads to high contribution of understorey vegetation to ET, but the maximal understorey transpiration has been recorded either before tree budbreak, during drought periods, or after significant rainfall events.

For several authors, the maximal understorey transpiration was recorded during the period before tree budbreak, when soil water content and net radiation below the canopy were high (Bréda and Peiffer 1999, Wilson *et al.* 2000, Vincke *et al.* 2005a, Vincke and Thiry 2008, Iida *et al.* 2009). Wilson *et al.* (2000) showed that one-third of the annual net radiation below the canopy was received during the 40 days before tree budbreak in mixed deciduous stands. During this period, understorey vegetation (mainly *Vaccinium vitis idaea* in that study) transpiration is the main component of the ecosystem ET in *Larix cajanderi* stands (Iida *et al.* 2009). In *Quercus robur* stands, graminoid transpiration reached 2.9 mm per day before tree leaf emergence, and fell to 0.7 mm per day during the foliated period (Vincke *et al.* 2005a). These authors explained the maximal understorey transpiration before tree leaf emergence by phenology time-lag between herbaceous species and trees. After tree leaf development, atmospheric conditions below the canopy changed, with net radiation loss (Moore *et al.* 1996), and understorey (graminoids) transpiration was reduced to 25-30% of the maximal spring transpiration in *Quercus petraea* stands (Bréda and Peiffer 1999). Marrs and Watt (2006) reported that frond emergence of *Pteridium aquilinum* lasted from May to June (before the tree leafy period). Conversely, Loustau and Cochard (1991) showed that the leaf area of *Molinia caerulea*, and therefore its transpiration, was low at the beginning of the growing season in stands of *Pinus pinaster*, a coniferous species with little variation of light availability in the understorey.

Water stress induces stomatal closure and a decrease in photosynthetic rates (Crawley 1997), but the response to water stress varies between tree and herbaceous layer. Understorey vegetation is reported to be less sensitive to VPD than trees (Tan *et al.* 1978, Roberts *et al.* 1984) and not to adjust its transpiration as quickly as trees (Dumas 2002, Jarosz *et al.* 2008). Hence understorey vegetation is sometimes reported to continue taking up water even after tree transpiration has stopped during drought (Diawara *et al.* 1991). For example, the adaptation of graminoids to drought by rolling their leaves enables them to continue to transpire even though their transpiration is reduced threefold (Renard and Demessemaeker 1983). Understorey vegetation ET can therefore be the main component of stand ET during drought (Roberts *et al.* 1980, Hamada *et al.* 2004).

Not only drought, but also rainfall can increase the contribution of the understorey (Berbigier *et al.* 1991). Kelliher *et al.* (1998) showed lichen (*Cladonia sp.*) ET was maximal after rainfall, and then exponentially declined over the following days in a *Pinus sylvestris* stand. The authors explained this high contribution to total ET by the large water storage capacity of lichens, and soil water deficit for the rest of the stand (difficulty for roots to take up water).

4.4. Effect of removing understorey vegetation

To quantify the contribution of the understorey vegetation to stand ET, several authors tested the effect of removing understorey vegetation. According to Zahner (1958 in Roberts *et al.* 1980), forest stand ET was reduced by 25% when the understorey was removed in *Pinus taeda* and *Pinus echinata* mixed stands. Osberg (1986) showed that after the weeding of *Gaultheria shallon*, ET below the canopy accounted for 17-21% of forest stand ET instead of 30-42% when understorey vegetation was not weeded in *Pseudotsuga menziesii* stands. Barrett and Youngberg (1965) showed that the total water consumption of the forest stand was reduced by 45% when understorey vegetation was removed in a *Pinus ponderosa* stand. Matsushima and Chang (2006) measured a significantly higher soil water content after weeding *Calamagrostis canadensis* in *Picea glauca* stands. By contrast, Kelliher *et al.* (1986) showed only a small effect of *Gaultheria shallon* removal on total ET owing to an increase in tree transpiration rates of 31-51% and soil evaporation in *Pseudotsuga menziesii* stands. The presence of understorey vegetation significantly reduced tree ET.

The competition between trees and understorey vegetation for nutrients and water resources may be indirectly highlighted by the follow-up of tree growth. In stands where the understorey vegetation was weeded, trees grew better (Collet *et al.* 1996, Matsushima and

Chang 2006, Balandier *et al.* 2008, Moreaux *et al.* 2011). This effect was more marked when the weeding of understorey vegetation increased (Bower and Ferguson 1968). Barrett and Youngberg (1965) noted that the weeding of understorey vegetation had more impact on tree girth increment when stand density was lower in *Pinus ponderosa* stands. The higher tree growth without understorey vegetation could be explained by a higher soil water content (Price *et al.* 1986). It is noteworthy that understorey vegetation removal has an effect when water resources are a limiting factor (Kelty *et al.* 1987).

Removing understorey vegetation also improves the recharge of soil water because, just like the tree canopy, the understorey vegetation may intercept a significant part of throughfall, to an extent depending on its LAI (Gash and Stewart 1977, Osberg 1986, Pitman 1989a, Putuhena and Cordery 1996). However, few studies have reported rainfall interception by herbaceous species (Monson *et al.* 1992, Wohlfahrt *et al.* 2006) and especially by forest species. The herbaceous layer (grass) intercepted 4-5% of annual rainfall according to Schnock (1970 in Aussenac, 2000). Between May and September, the canopy of *Pteridium aquilinum* intercepted 10.4 % and 12.3% of rainfall according to Noirfalise (1959 in Gash and Stewart, 1977) and Gash and Stewart (1977), respectively.

When understorey vegetation is weeded, soil and litter can contribute significantly to the total forest ET (Schaap and Bouten 1997, Schelde *et al.* 1997, Wilson *et al.* 2000). Soil evaporation responds to environmental conditions as well as understorey vegetation, and can represent 20% of total stand ET according to Daikoku *et al.* (2008). Soil surface ET responds in the same way as understorey vegetation, decreasing fast when soil water content decreases (Schaap and Bouten 1997). Most of these studies also observed the short-term effects of removing understorey vegetation, but Busse *et al.* (1996) found a negative long-term effect (120 years) on soil quality in a *Pinus ponderosa* stand. Indeed, removal of understorey affects litter decomposition rate and soil microflora (Wu *et al.* 2011).

In sum, understorey vegetation could be a strong contributor to stand ET. Understorey ET often peaks in spring before tree budburst. Tree canopy opening increases the contribution of understorey vegetation to stand ET, particularly when tree LAI is lower than 2 to 3. Also, understorey vegetation appears less sensitive than trees to water stress, and continues to transpire when tree stomata are already closed. In general, weeding understorey vegetation reduces stand ET.

5. Improvement of forest water balance by more intensive thinning?

In the face of climatic changes and recurrent droughts, forest managers currently favour more intense thinnings to improve forest water balance, on the hypothesis of less competition for water between trees, and thus improvement of tree growth and health (Aussenac and Granier 1988, Bréda *et al.* 1995a, Misson *et al.* 2003, Kohler *et al.* 2010, Kolström *et al.* 2011, van der Maaten 2013). Thinning can be viewed as a disturbance by the modification of tree canopy structure (Dore *et al.* 2010) and changes in understorey microclimate.

The literature relates some positive effects of thinning in forest water balance mainly due to decrease in rainfall interception (Bréda *et al.*, 1995a; Stogsdill Jr *et al.*, 1992) and stand transpiration (Morikawa *et al.* 1986, Aussenac and Granier 1988). Some authors have observed a better tree resilience after drought in *Picea abies* stands (Sohn *et al.* 2013), and a reduced sensitivity to climatic stress in *Pinus resinosa* stands (Magruder *et al.* 2013). However, benefits are not always observed, and several authors have reported drawbacks, which we detail in the following section.

5.1. Limits of forest stand thinning benefits

The marked decrease in tree transpiration after thinning seems to be transient, and could be due to a reduction of leaf area and also to post-thinning stress (Lagergren *et al.* 2008). However, soon after thinning, tree leaf area increases (Cregg *et al.* 1990, Stogsdill Jr *et al.* 1992), thus increasing transpiration.

Owing to an increase in available resources, and especially light (cf. Section 3.1), understorey vegetation grows faster (Roberts 1983, Stogsdill Jr *et al.* 1992, Lüttschwager *et al.* 1999, Vincke *et al.* 2005b), often with monopolistic species that can largely contribute to stand LAI and transpiration. As highlighted in the first section, stand structure determines understorey microclimate, and thereby the possibility of species presence and growth (Gray *et al.* 2002, Van Couwenberghe *et al.* 2011). Decreasing tree LAI by thinning creates conditions favourable to the development of the understorey vegetation (Balandier *et al.* 2006a). Simonin *et al.* (2007) observed for instance that the cover of understorey vegetation (graminoids) increased to 28% two years after a 45% tree LAI reduction in a *Pinus ponderosa* stand. The increase in light and the associated water availability drive the understorey composition and biomass (Chen *et al.* 1993, Berger and Puettmann 2000, Barbier *et al.* 2008).

Though not always observed, the understorey plant richness follows a humped-back curve at the plot scale, whereas plant biomass shows a logarithmic increase according to light availability (Balandier *et al.* 2006a). From dense stands with very low light availability, i.e. a few percent, plant richness increases with light towards a maximum. Beyond this point, species richness may decrease by a loss of typical shade-tolerant forest species and/or the spread of a limited number of opportunistic and monopolistic species with high biomass production (Balandier *et al.* 2002). Most understorey opportunistic and monopolistic species are reputed to be light-requiring (Gaudio *et al.* 2011a), although *Pteridium aquilinum*, for example, can grow over a broad range of light availability and have a significant cover or LAI in shady conditions (Tableau 3) (Den Ouden 2000, Gaudio *et al.* 2011a, Balandier *et al.* 2013).

Understorey vegetation growth is due not only to more light after thinning, but also to less tree root competition (Riegel *et al.* 1992). This observation probably reflects competition for water between trees and understorey vegetation when the soil depth is limited, which needs further investigation.

Authors have observed that rate of the evaporatranspiration by trees in unthinned stands is similar to a combination of understorey vegetation and tree evaporatranspiration rate in a thinned stand. Similarly, Black *et al.* (1980) showed that in a thinned *Pseudotsuga menziesii* stand, the growth of understorey vegetation (*Gaultheria shallon*) rose dramatically, accounting for half of the stand LAI of 6.6, and that the stand evapotranspired similarly to the unthinned stand with LAI of 8 (without understorey vegetation). In the same way, Whitehead and Kelliher (1991) showed a 36% reduction of tree canopy transpiration in young *Pinus radiata* stands after thinning (46% of LAI), whereas understorey vegetation transpiration doubled.

Tableau 3: Light in the understorey (in percent of above-tree canopy light) for which maximum and minimum covers of main monopolistic understorey species are found

Understorey species	Max. cover		Min. cover		Reference
	Cover	Light transmittance	Cover	Light transmittance	
<i>Calamagrostis canadensis</i>	/	/	2.30%	10%	Lieffers and Stadt (1994)
<i>Calluna vulgaris</i>	93%	48%	10%	6%	Gaudio <i>et al.</i> (2011a)
	88-99%	74-77%	42%	69%	Gonzalez <i>et al.</i> (2013)
<i>Cytisus scoparius</i>	75%	60–80%	4%	15%	Gaudio <i>et al.</i> (2008)
	30%	83%	4%	57%	Gonzalez <i>et al.</i> (2013)
<i>Eplobium angustifolium</i>	/	/	1%	10%	Lieffers and Stadt (1994)
<i>Erica cinerea</i>	93%	75%	28%	74%	Gonzalez <i>et al.</i> (2013)
<i>Gaultheria shallon</i>	biomass 174.3 g.m ⁻²	15%	/	/	Smith (1991)
	/	/	min cover	0.3-1.8%	Messier <i>et al.</i> (1989 in Messier and Mitchell, 1994)
<i>Molinia caerulea</i>	88%	48%	23%	6%	Gaudio <i>et al.</i> (2011a)
	100%	57-79%	88%	44%	Gonzalez <i>et al.</i> (2013)
<i>Pteridium aquilinum</i>	98%	48%	75%	6 or 100%	Gaudio <i>et al.</i> (2011a)
	89-99%	59-74 %	77%	22%	Gonzalez <i>et al.</i> (2013)
<i>Rubus fruticosus</i>	/	/	min LAI	0-3%	Balandier <i>et al.</i> (2013)
<i>Rubus idaeus</i>	/	/	min biomass	8%	Ricard and Messier (1996)
	52%	40–50%	14%	5%	Gaudio <i>et al.</i> (2008)
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	6.8%	25.3%	5.2%	3.9%	Moola and Mallik (1998)

5.2. Control of understorey vegetation by thinning

The understorey vegetation could be controlled by chemical or mechanical treatments (Balandier *et al.* 2006a, Gama *et al.* 2006) to limit understorey vegetation ET, but this approach is more and more often challenged because of its adverse effects on the environment (Ammer *et al.* 2011). Generally, the development of understorey species responds to light. Therefore, the understorey vegetation could be ecological managed by overstorey control. For example, Gaudio *et al.* (2008) explained that 30% light availability below tree canopy could

limit *Cytisus scoparius* cover to 20%, but tree density should be high (transmittance below canopy < 0.1) to limit *Rubus idaeus* growth. With only 15% light availability, the covers of *Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum* were significantly high (Gaudio *et al.* 2011b). These authors defined a light level below canopy of 18-25% and 15-20% to allow tree regeneration (*Pinus sylvestris*), with low covers of *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea*, respectively. This approach is not possible with *Pteridium aquilinum* because this species intercepts a high proportion of light transmittance even in low covers (Gaudio *et al.* 2011b). Messier *et al.* (1989 in Messier and Mitchell, 1994) explained that the elimination of *Gaultheria shallon* by the overstorey is possible if light availability falls below 1.8% during a long period. Also, Harmer *et al.* (2012) showed that *Rubus fruticosus* control by the overstorey during the tree regeneration stage was complex, because this species was more shade-tolerant than usually reported (Balandier *et al.* 2013).

In sum, the reduction of tree LAI increases resource availability, and allows a faster growth of understorey vegetation whose ET can compensate for the decreasing tree ET. Hence the global stand ET after thinning may remain unchanged. Controlling development by tree canopy manipulation has proved quite impossible for many understorey species, because they can survive and sometimes grow, albeit slowly, at light availability levels lower than those often considered limiting.

6. Conclusions

Dans ce chapitre, nous avons synthétisé la bibliographie (i) sur la contribution de la strate herbacée en forêt boréale et tempérée, (ii) sur les paramètres affectant l'évapotranspiration de la strate herbacée et (iii) sur l'implication pour la gestion de la strate herbacée.

Des expérimentations sur la suppression de la végétation du sous-étage ont rapporté un effet bénéfique, mais à court terme, sur le bilan hydrique et la croissance des arbres. Une gestion plus écologique de la végétation du sous-étage consisterait à la contrôler par la strate arborée, mais cette approche apparaît complexe avec des espèces de sous-bois tolérantes à l'ombre.

L'évapotranspiration de la strate herbacée compte en moyenne pour un tiers de l'évapotranspiration totale du peuplement. La contribution de la strate herbacée augmente significativement avec la diminution du LAI de la strate arborée indépendamment de sa composition, de l'essence forestière ou du biome. L'analyse bibliographique suggère que la relation entre la réponse de la strate herbacée à la diminution du LAI des arbres n'est pas linéaire et qu'il existe un point de rupture au-delà duquel la consommation en eau de la strate herbacée augmente fortement. Nous allons tester par la suite l'hypothèse d'une valeur seuil de LAI de la strate arborée et un phénomène de compensation de l'évapotranspiration totale du peuplement par l'évapotranspiration de la strate herbacée. Après l'analyse de 37 études sur la contribution de la strate herbacée, cette valeur seuil de LAI de la strate arborée serait proche de 2-3.

La littérature souligne aussi une contribution élevée de la strate herbacée dans l'évapotranspiration totale du peuplement au début de la saison de végétation, et pendant les périodes de sécheresse, ce qui pourrait accentuer le stress hydrique subi par l'écosystème. Nous allons donc tester par la suite la réponse de quatre espèces herbacées en termes d'évapotranspiration et en particulier sous contrainte hydrique avec l'hypothèse d'une réponse variable selon l'espèce herbacée.

Chapitre 2 : Installations expérimentales

Pour répondre aux questions posées et tester les hypothèses de départ, deux expérimentations ont été installées ; une première en conditions contrôlées et une seconde *in situ* en forêt domaniale d'Orléans.

1. Expérimentation en conditions contrôlées

L'objectif de cette expérimentation est de caractériser le flux évapotranspiratif de quatre espèces herbacées : la fougère aigle (*Pteridium aquilinum*), la molinie (*Molinia caerulea*), la callune (*Calluna vulgaris*) et la ronce (*Rubus sect. Fruticosi*) selon deux niveaux de contrainte lumineuse et trois régimes hydriques.

1.1. Installation des plants

L'expérimentation a été installée au printemps 2012 sous un tunnel permettant ainsi le contrôle de l'alimentation hydrique (Photo 1). Les individus de chaque espèce sont étudiés dans des pots de 20 litres.



Photo 1 : Tunnel utilisé pour l'expérimentation en conditions contrôlées, installé dans le centre Irstea (Domaine des barres, Nogent-sur-Vernisson)

La callune (au stade semis), la molinie (racine et souche sans feuille) et la fougère aigle (rhizome) ont été prélevées en forêt domaniale d'Orléans. La ronce (au stade semis) étant moins abondante en forêt domaniale d'Orléans, les individus ont été prélevés sur le Domaine des barres (Nogent-sur-Vernisson). Avant la mise en pot en Mai 2012 dans 21 kg de terre de Loire à texture sablo-argileuse (Tableau 4), la biomasse de chaque individu a été

ajustée afin de débiter l'expérimentation dans des conditions similaires quelles que soient les contraintes exercées. Les échantillons collectés ayant une biomasse extrême par rapport à la moyenne et à la distribution globale des échantillons n'ont pas été mis en pot. La biomasse moyenne des plants (tige et racine) de callune et de ronce était de 1.1 ± 0.4 g et 15.1 ± 5.6 g, respectivement. Pour la fougère, seules des sections de 20 cm de rhizome avec une biomasse de 18.9 ± 4.3 g ont été plantées. Les échantillons de molinie sélectionnés (racine et souche sans feuille) ont une biomasse initiale de 16.2 ± 3.0 g.

Tableau 4 : Analyse de sol réalisée sur un échantillon composite avant la mise en pot pour l'expérimentation en conditions contrôlées

Teneur en eau résiduelle à 105°C		11.7 g.kg ⁻¹
Granulometrie 5 fractions après décarbonatation	argile	116 g.kg ⁻¹
	limons fins	84 g.kg ⁻¹
	limons grossier	54 g.kg ⁻¹
	sable fin	95 g.kg ⁻¹
	sable grossier	651 g.kg ⁻¹
Carbone organique		13 g.kg ⁻¹
Azote total		1.05 g.kg ⁻¹
C/N		12.4
pHeau		6.81
pHKcl		6.03
Calcaire total		< 1 g.kg ⁻¹
Phosphore assimilable (Dyer)		0.361 g.kg ⁻¹
Phosphore assimilable (Duchaufour)		0.822 g.kg ⁻¹
Phosphore total		0.191 g/100g
CEC		8.74 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	Ca	7.93 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	Mg	0.855 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	Na	0.0453 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	K	0.155 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	Fe	<0.005 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	Mn	0.0088 cmol ⁺ .kg ⁻¹
	Al	<0.02 cmol ⁺ .kg ⁻¹

1.2. Modalités d'éclairage et d'alimentation hydrique

Les deux modalités contrastées d'éclairage ont été choisies pour refléter les conditions d'ombrage en sous-bois et après une pré-étude basée sur l'interception du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) par le tunnel en lui-même et différents types de toiles d'ombrage. L'interception obtenue dans l'expérimentation correspond au rapport entre le rayonnement PAR mesuré sous le dispositif d'ombrage et un témoin extérieur par des capteurs PAR (Capteur PAR SKP 215 - Skye Instruments) pendant 24 heures. Le tunnel en lui-même produit une interception du rayonnement PAR de 30 %. L'installation d'une toile d'ombrage en supplément sous le tunnel a permis d'aboutir à une interception de 80 %. Cela correspond à un sous-bois clair (20 % d'éclairage relatif) et une large trouée (70 % d'éclairage relatif), conditions où les quatre espèces ont un développement assez important (Gaudio *et al.* 2011a). Les modalités d'éclairage ont été installées dès le départ et en continu pendant toute la durée de l'expérimentation.

Les trois niveaux d'alimentation hydrique sont basés sur la teneur relative du sol en eau extractible également appelée humidité relative du sol (REW, relative extractible water). Le REW correspond à la différence entre l'humidité du sol à un temps t et l'humidité du sol au point de flétrissement divisée par la réserve utile $REW = (SWC - SWC_{WP}) / (SWC_{FC} - SWC_{WP})$. La réserve utile est elle-même la différence entre l'humidité du sol à la capacité au champ et l'humidité du sol au point de flétrissement. Les trois modalités d'alimentation en eau ont été les suivantes :

- Sans stress hydrique : humidité du sol maintenue à la capacité au champ.
- Stress intermédiaire fixé à 40 % du REW, valeur seuil définissant un stress hydrique (Black 1979, Bréda *et al.* 1995b). Les deux autres modalités sont à 20% du REW et à la capacité au champ.
- Stress fort d'alimentation hydrique avec un REW à 20%.

Equation 1 :

$$REW = (SWC - SWC_{WP}) / (SWC_{FC} - SWC_{WP})$$

avec : SWC = teneur en eau à l'instant t

SWC_{FC} = teneur en eau à la capacité au champ

SWC_{WP} = teneur en eau au point de flétrissement

Contrairement aux deux modalités d'éclairage appliquées en continu, les niveaux de stress hydrique ont été appliqués sur trois sessions de quatre jours consécutifs, du 30 Juillet au 2 Août, du 5 au 8 Août et du 17 au 20 Septembre 2013. Les plantes ont été cultivées un an (2012) avant le début de l'application des stress hydriques afin éviter les effets de la crise de transplantation. Les niveaux de stress hydrique ont été ajustés la veille du premier jour de mesure, moyennant un arrosage spécifique par combinaison de modalités, d'espèces et sol nu. Pendant la session de mesure, il n'y avait aucun d'arrosage. Par ailleurs, un lit de gravier siliceux de 2 cm d'épaisseur disposé à la surface de la terre évite l'évaporation du sol.

1.3. Plan expérimental

Les trois niveaux d'alimentation hydrique sont combinés aux deux modalités d'éclairage. Les six combinaisons sont appliquées aux quatre espèces et à une modalité sol nu avec huit répétitions. Ainsi, 240 plants et sol nu sont installés sous le tunnel selon un plan d'échantillonnage aléatoire (Figure 4, Photo 2). Pour une question pratique et reconstituer un « pseudo-peuplement » en évitant une croissance trop perturbée, les huit répétitions de chaque modalité sont scindées en deux groupes de quatre répétitions. Cependant, il n'y a aucune différence significative de consommation en eau entre les deux groupes de répétitions impliquant un traitement des données en deux répétitions et huit pseudo-répétitions. A l'extérieur du tunnel, trois répétitions de chaque espèce et la modalité sol nu servent de témoin (sans stress hydrique).

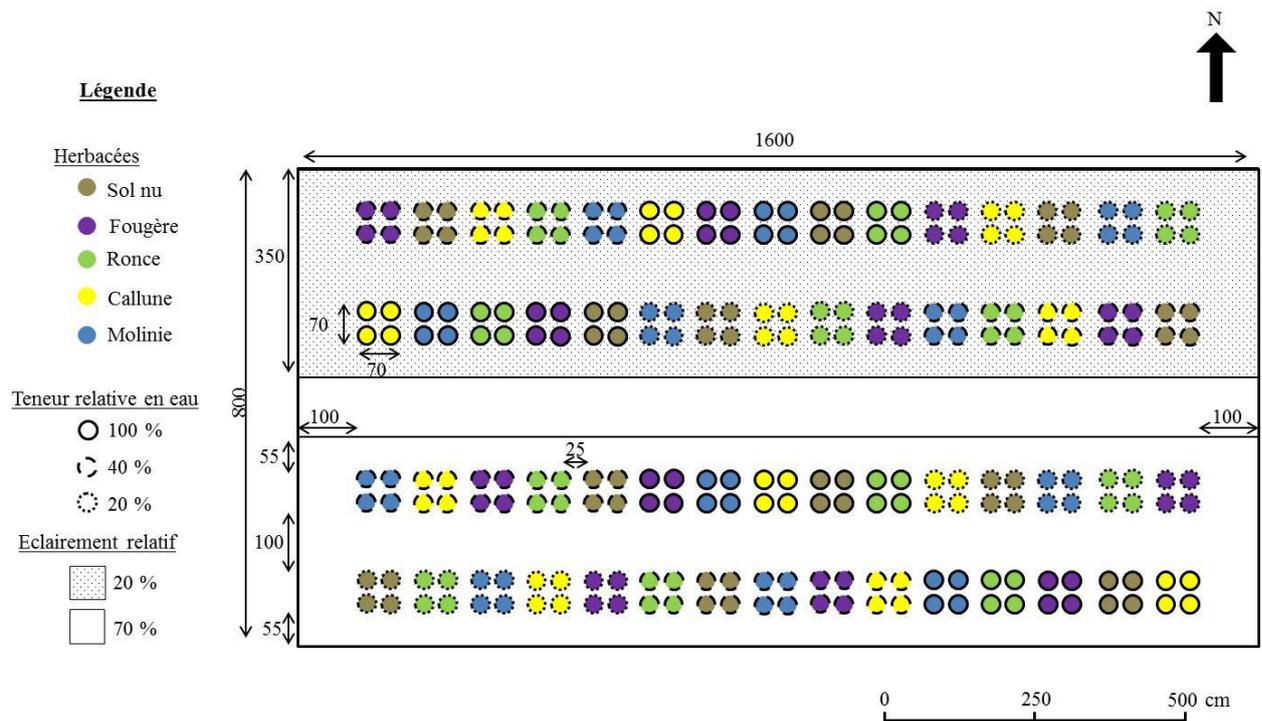


Figure 4 : Plan d'échantillonnage de l'expérimentation en conditions contrôlées sous tunnel



Photo 2 : Disposition des pots sous le tunnel dans le cadre de l'expérimentation en conditions contrôlées (Domaine des barres, Nogent-sur-Vernisson)

1.4. Mesure de l'évapotranspiration

L'évapotranspiration des plants est déduite de la perte de poids de l'ensemble pot-plante mesurée sur les trois sessions de quatre jours consécutifs. La semaine précédant une session de mesure, les pots des modalités de stress hydrique fort et intermédiaire ne sont pas arrosés. Ainsi, les pots de ces deux modalités sont déjà sous stress hydrique avant le début de la session de mesure. Cependant les niveaux de stress hydrique sont ajustés la veille du premier jour de mesure par un arrosage afin d'atteindre les niveaux de REW correspondant aux trois modalités de stress hydrique en début de sessions de mesure. Pendant les sessions de mesure, aucun arrosage n'est pratiqué. L'évapotranspiration journalière d'un plant est calculée par la perte de poids d'un pot sur une période de 24 heures. Les pots sont pesés tous les matins pendant les trois sessions de mesure à l'aide d'un peson (précision de 20 g, HCB50K20, Kern) et d'un portique à roulettes réalisé en interne (Photo 3).



Photo 3 : Système de pesé des pots constitué d'un peson et d'un portique à roulettes réalisé en interne par Daniel Moreau et Franck Stocchero.

1.5. Suivi des conditions édaphiques et du stress subi par les plants

L'humidité relative et la température du sol ont été suivies en continu de Juin à Septembre 2013 sur une répétition par combinaison de modalité (hors modalité intermédiaire d'alimentation hydrique) pour chaque espèce et sol nu, soit un suivi de 20 pots. L'humidité relative et la température du sol sont mesurées toutes les 5 minutes par des sondes réflectométriques de teneur en eau du sol (CS616, Campbell Scientific) et par des thermocouples (type T) connectés à deux centrales d'acquisition (CR1000, Campbell Scientific). Les sondes réflectométriques mesurent une période d'onde (P_a) en microseconde, dépendant de la teneur en eau volumique du sol. Cependant, leur utilisation nécessite une calibration spécifique au substrat (Figure 5) avec une correction de la période selon la température (T_{sol} , Equation 2). Cette correction de la période (P_{a_t} , Equation 2) est donnée par le constructeur par référence à la température de 20°C.

Equation 2 :

$$P_{a_t} = P_a + (20 - T_{sol}) \times (0.526 - 0.052 \times P_a + 0.00136 \times P_a^2)$$

L'étalonnage spécifique des sondes réflectométriques a été réalisé à l'aide d'un échantillon brut de sol (sans tamisage, ni tri) utilisé pour remplir les pots de l'expérimentation en conditions contrôlées. Après le séchage de l'échantillon à 105°C pendant 48 heures, des niveaux croissants d'humidité du sol ont été obtenus par le mélange homogène d'eau dans l'échantillon de sol. A chaque niveau d'humidité du sol, l'humidité (période) et la température de l'échantillon ont été mesurées par la sonde réflectométrique et un thermocouple pendant 24 heures. En parallèle, l'humidité pondérale et la densité apparente ont été déterminées par trois prélèvements de sol à l'aide d'un cylindre de volume connu. Les prélèvements ont été pesés puis séchés à l'étuve (105°C pendant 48h) et de nouveau pesés. L'humidité pondérale et la densité apparente permettent de calculer la teneur en eau volumique réelle pour chaque niveau d'humidité du sol. La courbe d'étalonnage spécifique correspond à la relation entre la teneur en eau volumique réelle et la période mesurée par la sonde réflectométrique après correction de cette dernière selon la température (Figure 5). L'équation de la courbe (Figure 5) a permis de corréliser les valeurs de période données par la sonde à la teneur en eau volumique réelle de notre sol et donc d'être au plus juste des REW souhaitées.

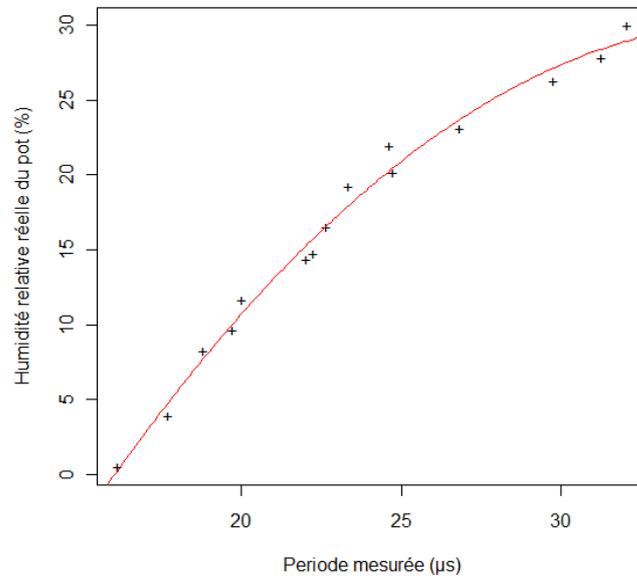
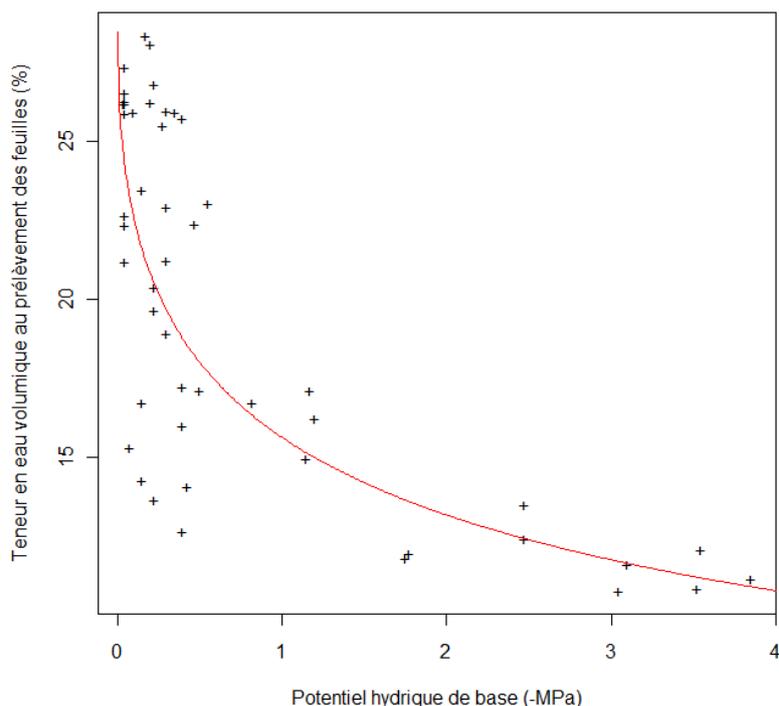


Figure 5 : Courbe d'étalonnage spécifique des sondes réflectométriques (période corrigée selon température par l'équation constructeur) : $y = -0.07458 x^2 + 5.39265 x - 67.30099$, $r^2 = 0.99$, $p\text{-value} < 0.001$

Le statut hydrique des plants a été caractérisé par le potentiel hydrique de base. Ce dernier a été mesuré à la fin de chaque session de mesure de l'évapotranspiration sur une répétition de combinaison de modalité (éclairage relatif et alimentation hydrique) pour chaque espèce. La mesure du potentiel hydrique de base nécessite le prélèvement de feuilles (ou de tiges pour la callune) avant le lever du soleil, période où la tension de l'eau du sol est en équilibre avec celle de la plante (absence de flux d'eau par transpiration). Le potentiel hydrique a été mesuré à l'aide d'une chambre à pression de Scholander (Model 600, P.M.S. Instruments Co.).

La relation entre l'humidité et le potentiel hydrique de base (Figure 6) permet de déterminer la teneur en eau à la capacité au champ (-0.032 MPa, pF 2.5) et au point de flétrissement permanent (-1,585 MPa, pF4.2). Ainsi, pour notre sol, la capacité au champ est à 24.4 % d'humidité relative volumique et le point de flétrissement à 14.0 % d'humidité relative volumique.



2. Expérimentation en forêt d'Orléans

L'objectif principal de cette expérimentation a été de caractériser *in situ* le rôle de la strate herbacée dans la consommation hydrique d'un peuplement et l'effet de cette strate sur le stress hydrique estival sur la strate arborée le long d'un gradient d'indice foliaire du couvert arboré. Ainsi, des couples de placettes, dont l'une désherbée, ont été installés dans des peuplements purs de chênes sessiles plus ou moins denses.

2.1. Site d'étude

L'ensemble de l'expérimentation a été installé en forêt domaniale d'Orléans sur le massif de Lorris - Les Bordes (Loiret, 45) (Figure 9). Ce massif couvre 8 631 ha de forêt et appartient à la plus grande forêt domaniale de France métropolitaine. Ce massif forestier est soumis à un climat océanique avec des influences continentales marquées. La pluviométrie annuelle moyenne (sur la période 1981 - 2010) atteint 742 mm, avec des pluies relativement bien réparties tout au long de l'année, et une température moyenne de 11,3 °C (Figure 7). En général, le déficit hydrique estival atteint en valeur cumulée 200 mm fin août (Révision de l'aménagement du Massif de Lorris - Les Bordes 2002-2021, ONF).

Le massif repose sur une assise géologique constituée par les calcaires de Beauce, couvert par des dépôts de sable et d'argile de Sologne. Au fil de la pédogenèse, une formation sableuse en surface s'est différenciée d'une formation argileuse en profondeur (plancher argileux imperméable). Le type de sol le plus fréquent, est un sol brun à pseudogley avec une nappe d'eau perchée temporaire (plutôt en hiver et au printemps mais pouvant persister en été). La richesse chimique est faible avec un pH relativement bas ($\text{pH} < 5$). Le chêne sessile et le pin sylvestre sont les deux essences forestières constituant la grande majorité des peuplements sur le massif de Lorris - Les Bordes.

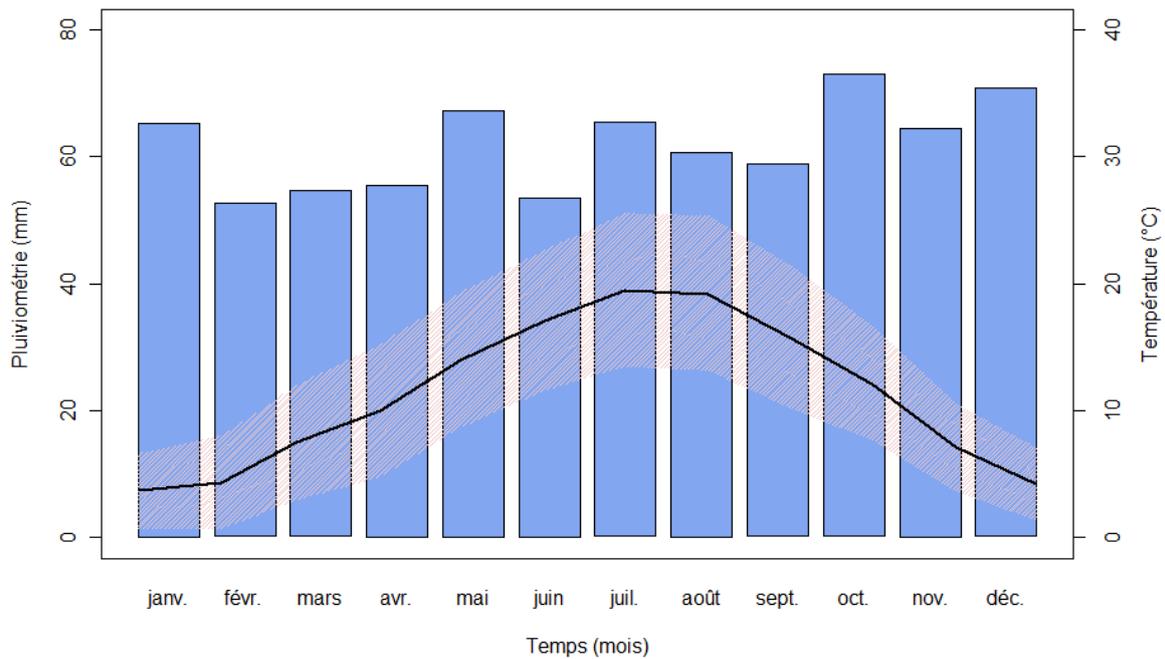


Figure 7 : Diagramme ombrothermique de Gaussen et Bagnouls de la normale 1981-2010, Domaine des Barres (Nogent-sur-Vernisson, Loiret). L'histogramme représente la pluviométrie et la courbe indique la température moyenne encadrée par les températures moyennes minimale et maximale.

2.2. Plan expérimental

L'expérimentation était constituée de vingt dispositifs, eux-mêmes subdivisés en deux proches placettes circulaires de vingt mètres de rayon, soit une surface unitaire de 1 256 m² par placette. Les dispositifs installés au printemps 2012 dans des peuplements de chênes sessiles (*Quercus petraea*) purs ont été suivis pendant deux étés consécutifs. Dix dispositifs avaient une strate herbacée composée de fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et dix autres de molinie (*Molinia caerulea*). La sélection des dispositifs s'est faite sur les critères suivants :

- présence d'une strate herbacée dense
- peuplement pur chêne sessile sans taillis
- surface suffisante pour installer deux placettes de 20 m de rayon
- homogénéité pédologique
- gradient de LAI par type d'herbacée (≈surface terrière)
- sans perturbation, ni travaux sylvicoles pendant la durée de l'expérimentation

Pour mettre en évidence le rôle de la strate herbacée sur la consommation en eau du peuplement, une des deux placettes par dispositif a été désherbée (témoin sans végétation herbacée) alors que la seconde est restée en l'état (Figure 8, Photo 4).

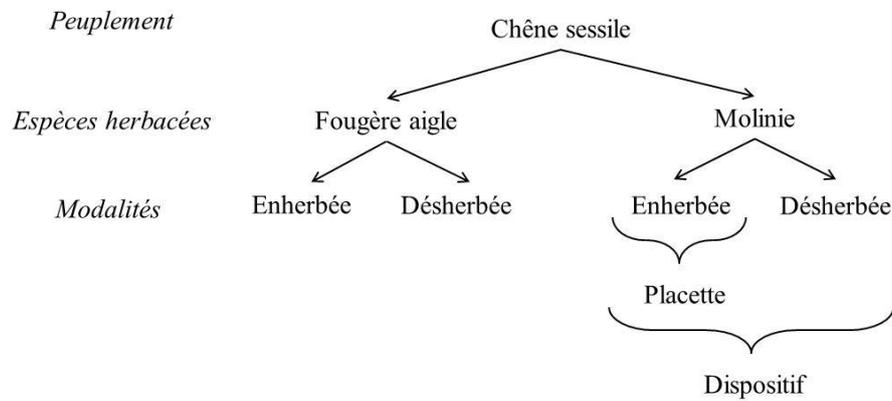


Figure 8 : Représentation schématique des modalités de l'expérimentation *in situ* en forêt domaniale d'Orléans, massif Lorris - Les Bordes (Loiret, 45).



Photo 4 : Illustration d'un dispositif en molinie constitué d'une placette enherbée (gauche) et désherbée (droite) de l'expérimentation *in situ* en forêt domaniale d'Orléans, massif Lorris - Les Bordes (Loiret, 45).

Le désherbage a été réalisé par un traitement chimique homologué pour les usages en forêt (Photo 5), ayant comme matière active le glyphosate (Touchdown® Forêt, Syngenta/Arole PFB). L'herbicide a été appliqué à la dose recommandée de 6 L.ha⁻¹ avec une bouillie de 300 L.ha⁻¹. Un dispositif (F32) situé en série d'intérêt écologique est désherbé mécaniquement à l'aide d'une débroussailleuse (Photo 5). En Juin 2013, soit un an après le traitement chimique, les placettes désherbées des dispositifs en fougère aigle ont subi un désherbage mécanique à l'aide d'une débroussailleuse (la matière végétale traitée est laissée sur place). Les placettes désherbées des dispositifs en molinie n'ont pas nécessité de traitement supplémentaire en 2013.



Photo 5 : Désherbage par un traitement chimique homologué (gauche) et désherbage mécanique (droite)

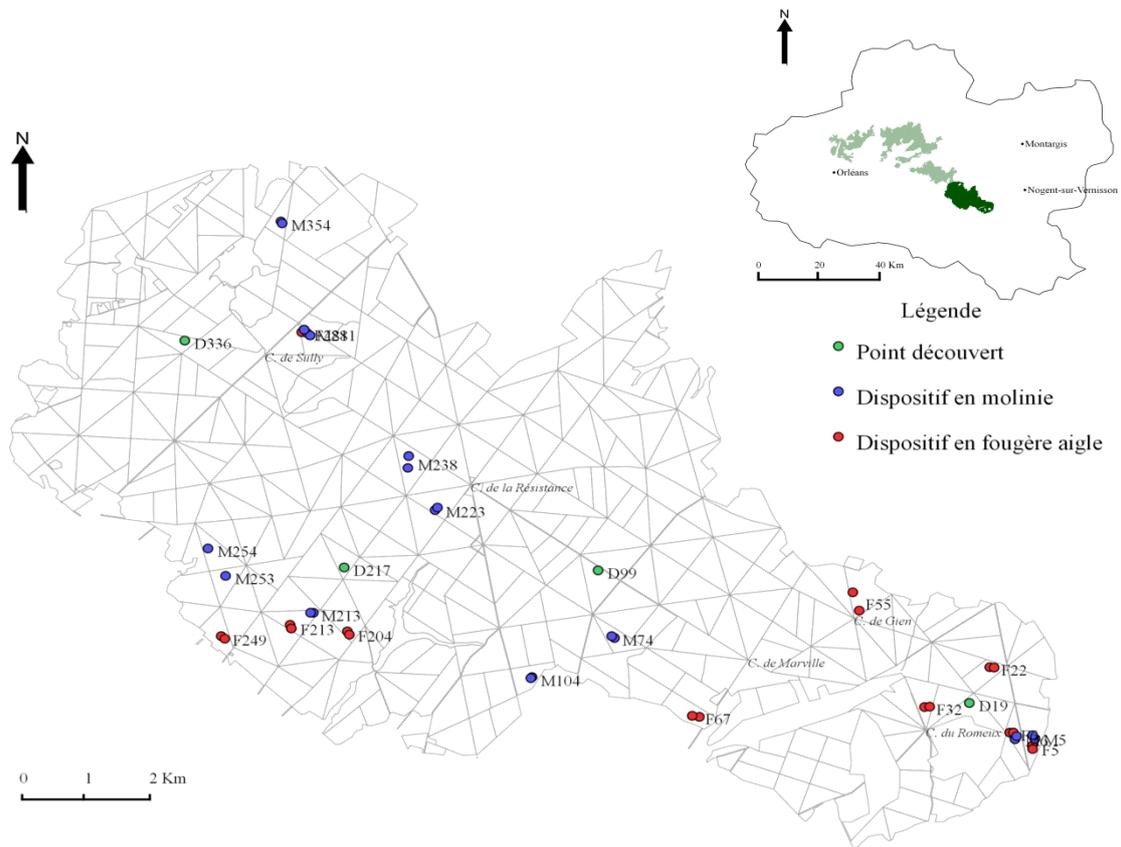


Figure 9 : Localisation des vingt dispositifs et des quatre points découverts (stations météorologiques hors couvert forestier) de l'expérimentation *in situ* dans le massif Lorris - Les Bordes (Loiret, 45) en forêt domaniale d'Orléans (en vert foncé sur la carte du Loiret en haut à droite).

2.3. Suivi de la teneur en eau du sol

La teneur en eau volumique du sol a été mesurée de manière discontinue à l'aide d'une sonde TDR (TRIME®-PICO IPH/T3, IMKO). La sonde s'utilise avec des tubes d'accès en plastique enfoncés dans le sol permettant une mesure centrée à 15, 30, 40 et 50 cm de profondeur. La mesure de l'humidité relative du sol est intégrée sur un volume de 3 litres autour de la sonde et jusqu'à 60 cm de profondeur. Chaque placette enherbée et désherbée est équipée de trois tubes d'accès (TECANAT, IMKO), soit un total de 120 points de mesure pour l'ensemble de l'expérimentation (Photo 6).



Photo 6 : Illustration d'un point de mesure et de la mesure de la teneur en eau volumique à l'aide d'une sonde TDR

Les trois tubes par placette ont été positionnés selon un échantillonnage aléatoire sous conditions dans un rayon de 15 m à partir du centre. En cas de non-respect des conditions ci-dessous, le tube d'accès était déplacé à la même distance du centre mais à l'azimut opposé. Les conditions sont :

- à au moins 2 m de tous troncs,
- à au moins 5 m d'espèces autres que le chêne sessile,
- à au moins 5 m d'un fossé,
- à au moins 5 m d'un autre tube d'accès,
- hors trou majeur,
- hors cloisonnement et hors passage d'engins,
- hors dépression,
- avec présence d'un recouvrement conséquent de molinie ou de fougère aigle.

La sonde TDR, comme pour les sondes réflectométriques CS616, nécessite un étalonnage spécifique selon la texture (Figure 10, Equation 3, Equation 4 et Equation 5).

Quatre textures : sableuse (S), sablo-argileuse (Sa), argilo-sableuse (As) et argileuse (A), ont été identifiées lors des descriptions des profils de sol au niveau de chaque tube d'accès (identification des horizons, profondeurs, textures, pourcentages de cailloux, couleurs, hydromorphies). Le prélèvement d'un échantillon de sol de chaque texture en forêt d'Orléans a permis d'effectuer un étalonnage suivant le même protocole que pour l'étalonnage des sondes réflectométriques CS616 (cf. chapitre 2, paragraphe 1.5). L'étalonnage pour la texture argileuse a été impossible (texture difficile à homogénéiser avec différentes teneurs en eau). Pour cette texture, nous avons donc utilisé l'étalonnage de la texture argilo-sableuse. Les équations d'étalonnage sont (Figure 10) :

Pour S :

$$\text{Equation 3 : } y = 1.3466 * x + 1.0768 \quad r^2 = 0.99^{***}$$

Pour Sa :

$$\text{Equation 4 : } y = 0.6987 * x + 6.3572 \quad r^2 = 0.85^{***}$$

Pour As :

$$\text{Equation 5 : } y = 0.7202 * x + 3.377 \quad r^2 = 0.95^{***}$$

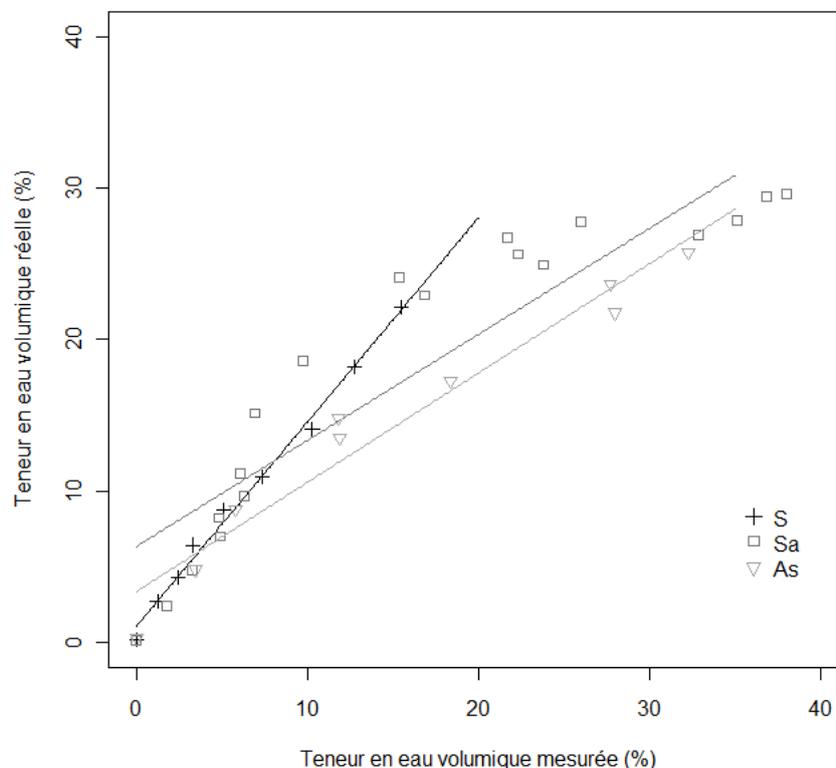


Figure 10 : Courbe d'étalonnage de la sonde TDR selon les textures S, Sa et As.

Les mesures de la teneur en eau du sol ont été effectuées de façon intensive en été et au début de l'automne : toutes les deux semaines en alternance entre les dispositifs en molinie et en fougère aigle du 25 Juillet au 27 Novembre 2012 et du 01 Juillet au 25 Septembre 2013, puis ponctuellement le reste de l'année. Par profondeur, la teneur en eau du sol a été mesurée sur deux axes perpendiculaires, puis moyennée par profondeur et point de mesure.

2.5. Mesure de l'évapotranspiration du sous-bois

En parallèle du suivi de la teneur en eau du sol, l'évapotranspiration du sous-bois a été mesurée directement à l'aide d'une chambre de transpiration de fabrication maison d'après Loustau and Cochard (1991), Bréda and Peiffer (1999), Vincke *et al.* (2005a).

La chambre de transpiration est composée d'une ossature aluminium (100 x 80 x 80 cm, fabriquée par SAS Gauvin) recouverte d'un film polypropylène de 60 µm (Starex, Exbanor). Une rallonge (50 x 80 x 80 cm) est utilisée pour la fougère haute (Photo 7). A l'intérieur de la chambre, l'air est homogénéisé par deux petits ventilateurs d'ordinateur. La chambre est un système hermétique où la cinétique de la température et de l'humidité relative de l'air (HC2S3, Campbell Scientific) sont mesurées toutes les secondes pendant deux minutes. Au-delà de 2 minutes, l'effet serre accroît anormalement l'évapotranspiration. Le rayonnement global (SP1110, Campbell Scientific) et PAR (SKP 215, Campbell Scientific) sont également mesurés pendant la mesure du flux transpiratoire. L'ensemble des capteurs et ventilateurs est connecté à une centrale d'acquisition (CR1000, Campbell Scientific). L'évapotranspiration est mesurée par la chambre de transpiration lors de belles journées ensoleillées sans épisode nuageux au fil de la saison de végétation 2013, après des essais en 2012.



Photo 7 : Illustration de la chambre de transpiration sans la rallonge pour les mesures d'évapotranspiration de la molinie (droite) et avec la rallonge pour la fougère aigle (gauche)

2.6. Suivi des conditions microclimatiques

Dans la perspective d'effectuer un bilan hydrique, la pluviométrie non interceptée par la canopée des chênes adultes, a été mesurée par des pluviomètres manuels au niveau de chaque tube d'accès de mesure de la teneur en eau du sol (Photo 6) à une hauteur de 1.5 m hormis sur les placettes enherbées en fougère où les pluviomètres étaient à 2 m (i.e. au-dessus de la fougère, Photo 8). Les pluviomètres sont relevés en même temps que la mesure d'humidité du sol en 2012 et 2013. Afin d'éviter l'évaporation d'eau dans les pluviomètres entre deux dates de relevé, un film d'huile était disposé à la surface de l'eau.



Photo 8 : Illustration d'un point de mesure sur une placette enherbée en fougère aigle avec un pluviomètre et un abri météo installé à 2 m

La température et l'humidité de l'air du sous-bois ont été enregistrées toutes les heures sur cinq dispositifs (deux en molinie et trois en fougère aigle) du 11 Juin au 12 Novembre 2013 par un capteur ibutton (iButtons DS1923-F5#, Maxim Integrated). Deux ibuttons sont installés au niveau de chaque tube d'accès, l'un à 2 m, l'autre à 20 cm de hauteur, soit six par placette et soixante au total. Chaque ibutton est installé sous un abri météo (Photo 8). Les résultats de la température et de l'humidité de l'air mesurées à 20 cm de hauteur ne seront pas évoquées par la suite.

La pluviométrie, la température, l'humidité de l'air et le rayonnement global ont été également suivis en 2013, en dehors du couvert forestier sur quatre points, dits « points découverts » (Figure 9). Pour cela, chaque point découvert était équipé d'un pluviomètre (AGR100, Campbell Scientific), d'un pyranomètre (SP1110, Campbell Scientific) et d'un capteur de température et d'humidité relative de l'air (CS215, Campbell Scientific) connectés à une centrale d'acquisition (CR800, Campbell Scientific). Les conditions climatiques ont été mesurées tous les quarts d'heure.

2.7. Interception de la pluie par la fougère aigle

L'interception de la pluie par la fougère aigle a été mesurée par la différence entre la pluviométrie mesurée au-dessus de la canopée des frondes et celle mesurée en dessous à l'aide de gouttières connectées à des bidons (Photo 9). La surface des gouttières était de 650 cm² (100 × 6.5 cm) et le volume des bidons de 10 litres. Vingt unités de mesure ont été installées début Juillet 2013 et sont relevées à deux reprises : début Août et Septembre 2013. L'interception de la pluie n'a pas été mesurée pour la molinie, faute de système viable de mesure.



Photo 9 : Illustration de la mesure de l'interception de la pluie par la fougère aigle à l'aide gouttières au-dessus (gauche) et une seconde en dessous (droite) de la canopée des frondes

2.8. Caractérisation dendrométrique des placettes

L'ensemble des placettes est décrit à partir des circonférences à 1.3 m de hauteur de l'ensemble des arbres (diamètre supérieur à 7.5 cm) sur un rayon de 20 m. Ces données permettent de calculer le nombre de tiges par hectare, la surface terrière du peuplement (G , m².ha⁻¹), la hauteur moyenne (m , Equation 6), le diamètre quadratique moyen (D_g , cm, Equation 7), et l'indice de densité relative (RDI, Reineke 1933, Dhôte 1997) (Equation 8). Cet indice est basé sur la notion de droite d'auto-éclaircie. Pour une essence donnée, le nombre maximal de tiges vivantes qu'un peuplement peut compter est corrélé négativement au diamètre moyen. Le RDI rapporte la densité observée d'un peuplement à la densité théorique maximale compte-tenu du diamètre quadratique moyen du peuplement considéré. Un RDI de 1 correspond à la densité maximale du peuplement et un indice de 0 à un peuplement théorique sans arbre. La hauteur du peuplement a été déterminée à l'aide d'une relation allométrique (Equation 6) entre circonférence et hauteur de chênes sessiles à partir d'une base

de données de mesure sur des dispositifs en forêt d'Orléans suivis par l'équipe Forêt Hétérogène (UR Ecosystèmes Forestiers, Irstea).

Equation 6 : Hauteur moyenne du peuplement

$$\text{hauteur} = 7.9208 \times \ln(\text{circonférence}) - 16.193 \quad r^2 = 0.78^{***}, n=1741$$

Equation 7 : Diamètre quadratique moyen

$$Dg = \sqrt{\frac{\sum (\text{rayon} \times 2)^2}{\text{nbre d'arbres}}}$$

Equation 8 : RDI d'après Reineke (1933) et Dhôte (1997)

$$RDI = \frac{\text{nbre d'arbres} \times (\pi \times Dg)^{1.701}}{e^{14.0}}$$

2.9. Calcul du LAI de la strate arborée

L'indice foliaire (LAI) du peuplement est calculé à partir de photographies hémisphériques prises à l'aide d'un appareil photo (Canon EOS-5D) équipé d'un objectif avec un angle d'ouverture de 180° (fish-eye SIGMA 1/1). Les photographies ont été prises au niveau de chaque tube d'accès TDR (soit 120 clichés) à 1.60 m de hauteur (ou 2 m sur les placettes fougère enherbées) entre le 15 et le 19 Juillet 2013 (Photo 10). Les photographies ont été prises sans lumière directe au lever ou au coucher du soleil.



Photo 10 : Illustration d'une prise de photographie hémisphérique à un point de mesure

En parallèle, l'éclairement relatif (ER, Equation 9) a été mesuré pour déterminer le seuil séparant les pixels de ciel en blanc et les pixels de la végétation en noir. Des capteurs de rayonnement PAR (SKP 215, Skye Instruments) connectés à des centrales d'acquisition (DataHog2, Skye Instruments) ont été installés pendant 24 heures (pour tenir compte de l'ensemble de la course du soleil) en sous-bois sur chaque dispositif ainsi qu'en plein découvert. Les mesures sous couvert sont alors exprimées par référence à cette mesure à découvert, ce qui permet, dans une certaine mesure, de s'affranchir de la météorologie du jour de mesure. Cependant, le pourcentage d'éclairement diffus lors du jour de mesure a influencé partiellement la mesure. Un capteur de rayonnement PAR direct et diffus (PAR BF3, Delta-T Devices) connecté à une centrale d'acquisition (CR800, Campbell Scientific) permet de calculer la part de rayonnement diffus du jour de mesure et de corriger la valeur d'éclairement relatif. L'ensemble des capteurs de lumière a été étalonné par rapport à un capteur de référence (PAR LI-COR 190, LI-COR Biosciences).

Equation 9 : Eclairement relatif

$$ER = \frac{(\overline{PAR_{\text{sous-bois}}} \times \text{Coef}) - [(\overline{PAR_{\text{sous-bois}}} \times \text{Coef}) \times \text{Diffus} \times 0.15]}{\overline{PAR_{\text{découvert}}} \times \text{Coef}}$$

avec : ER = éclairement relatif

$\overline{PAR_{\text{sous-bois}}}$ = moyenne du rayonnement PAR en sous-bois

($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

$\overline{PAR_{\text{découvert}}}$ = moyenne du rayonnement PAR en plein découvert

($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

Coef = coefficient d'étalonnage du capteur

Diffus = proportion de rayonnement diffus en plein découvert



Figure 11 : Seuillage d'une photographie hémisphérique

Le seuillage a été effectué sous PiafPhotem (Adam *et al.* 2006) à dire d'expert à partir du calcul de l'éclairement relatif sur la journée de mesure considérée. L'éclairement relatif calculé a été confronté à l'éclairement relatif mesuré par les capteurs de lumière, ce qui valide ou non le seuillage, auquel cas un nouveau seuillage a été testé (Figure 11). Après le seuillage, la fraction de trouées (GF, nombre de pixel de ciel / nombre total de pixel) calculée par angle zénithal sous GLA (Frazer *et al.* 1999) permet de déterminer le LAI à surface constante de canopée en prenant en compte la hauteur du peuplement et la hauteur de prise de la photographie hémisphérique. Le LAI est alors calculé sur un diamètre de 5, 10, 20 et 42 m centré sur le tube d'accès TDR. L'angle zénithal, correspondant à la surface de canopée voulue, est déterminé selon le calcul de la longueur d'un arc de cercle où le rayon est la hauteur du peuplement (hauteur de prise de vue de la photographie soustraite).

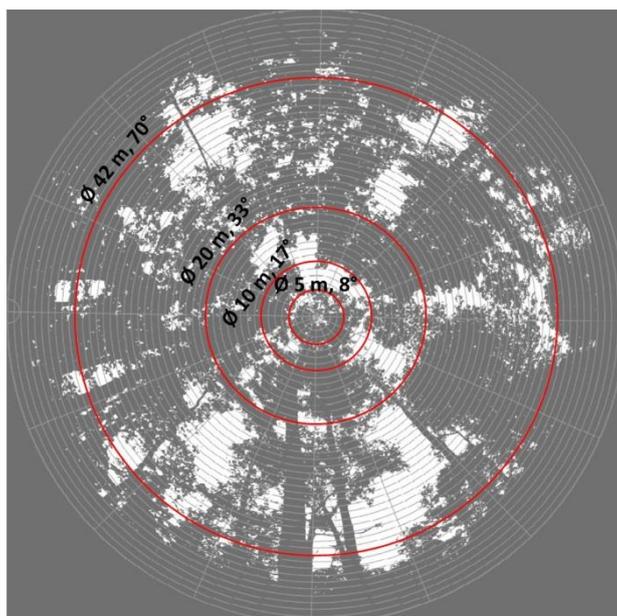


Figure 12 : Surface de canopée sur laquelle est calculé le LAI sur un diamètre de 5, 10, 20 et 42 m selon l'angle zénithal

Le LAI est calculé par analogie à la loi de Beer-Lambert (Equation 10) pour chaque surface à partir de la fraction de trouées correspondante et du coefficient d'extinction (k).

Equation 10 : LAI

$$\text{LAI} = -\ln(\text{GF}^{0.9})/k$$

Avec $\text{ER} = \text{GF}^{0.9}$ pour rendre compte qu'une partie du rayonnement est transmise par les feuilles vertes du chêne (ce n'est pas un corps noir) k a été déterminé et est égal à 0.4 pour nos dispositifs. Le coefficient d'extinction a été obtenu par inversion de la loi de Beer-Lambert, les mesures d'éclairement relatif et de la mesure directe du LAI à l'aide de la collecte des litières dans vingt bacs à litière. Les feuilles de chêne ont été récupérées dans des bacs de 0.41 ou 0.52 m² puis pesées après un passage à l'étuve à 80°C pendant 48h. Une partie des feuilles de chêne est scannée et analysée par WinFolia (Regent Instrument Inc.) pour obtenir la surface foliaire. Par une relation allométrique, la surface totale de feuille récupérée dans chaque bac à litière est déterminée en fonction de leur biomasse sèche (Figure 13).

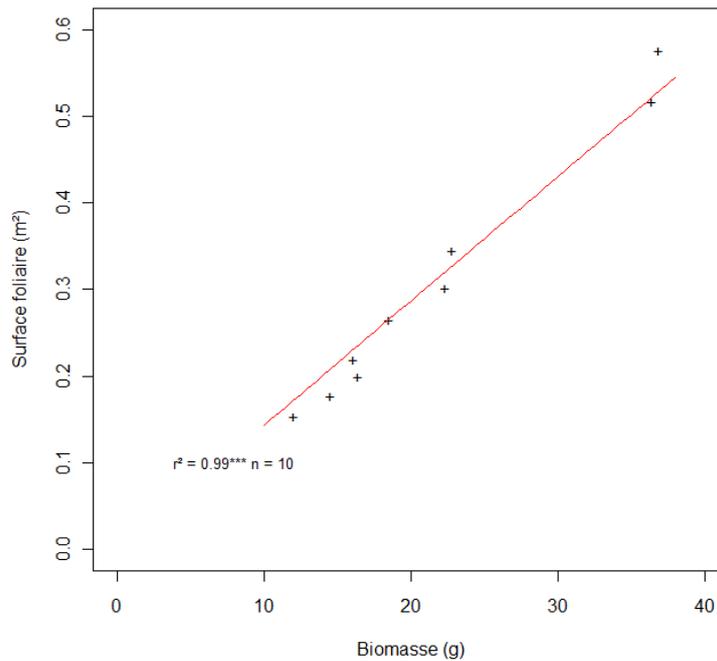


Figure 13 : Relation allométrique de la surface foliaire d'échantillons de feuilles de chêne sessile récupérées dans des bacs à litière en forêt d'Orléans en fonction de leur biomasse sèche ($y = 0.0143340 x$)

2.10. Calcul du LAI de la strate herbacée

Le LAI de la strate herbacée est calculé à partir de son recouvrement (projection verticale effectuée à vue d'œil de l'ensemble du feuillage de la plante sur le sol) au niveau de chaque tube d'accès TDR selon une relation allométrique par espèce (Figure 14). Les relations allométriques sont établies sur des placeaux d'un mètre carré. La surface foliaire de chaque placeau est calculée à l'aide d'une relation allométrique en fonction de la longueur totale des pennes d'une fronde pour la fougère aigle et de la biomasse aérienne pour la molinie (Figure 15). Pour établir ces relations allométriques, des échantillons de fougère aigle et de molinie sont scannés et analysés par WinFolia (Regent Instrument Inc.) pour obtenir la surface foliaire.

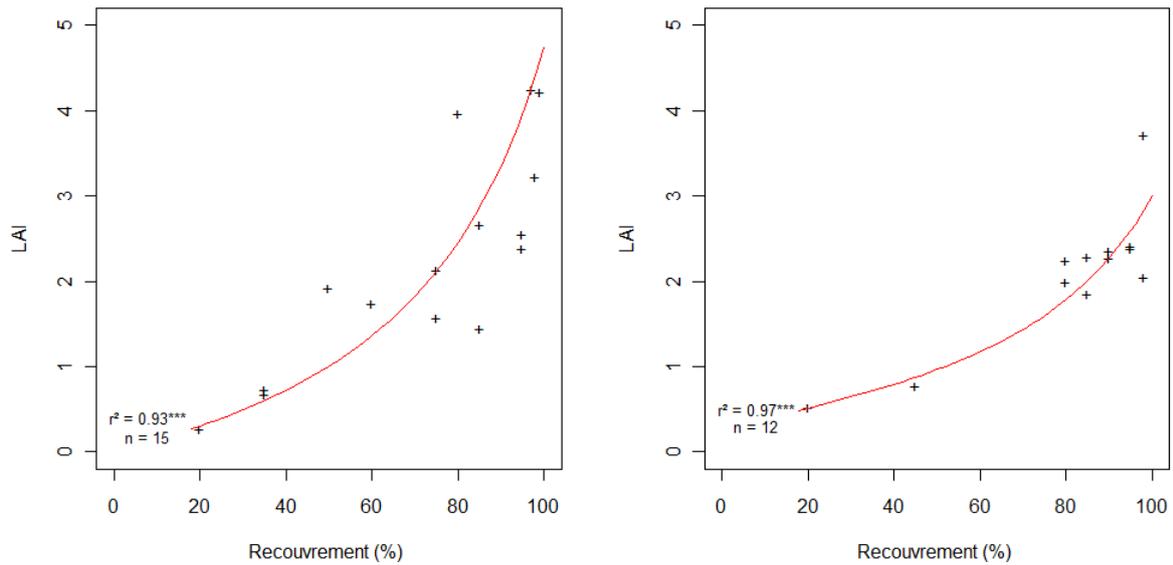


Figure 14 : Relation allométrique du LAI en fonction du recouvrement pour la fougère (gauche, $y = 1 / (-0.574606 + 78.5256 / x)$) et la molinie (droite, $y = 1 / (5.0103 - 1.01574 * \ln(y))$) sur des placeaux de 1 m² en forêt d'Orléans

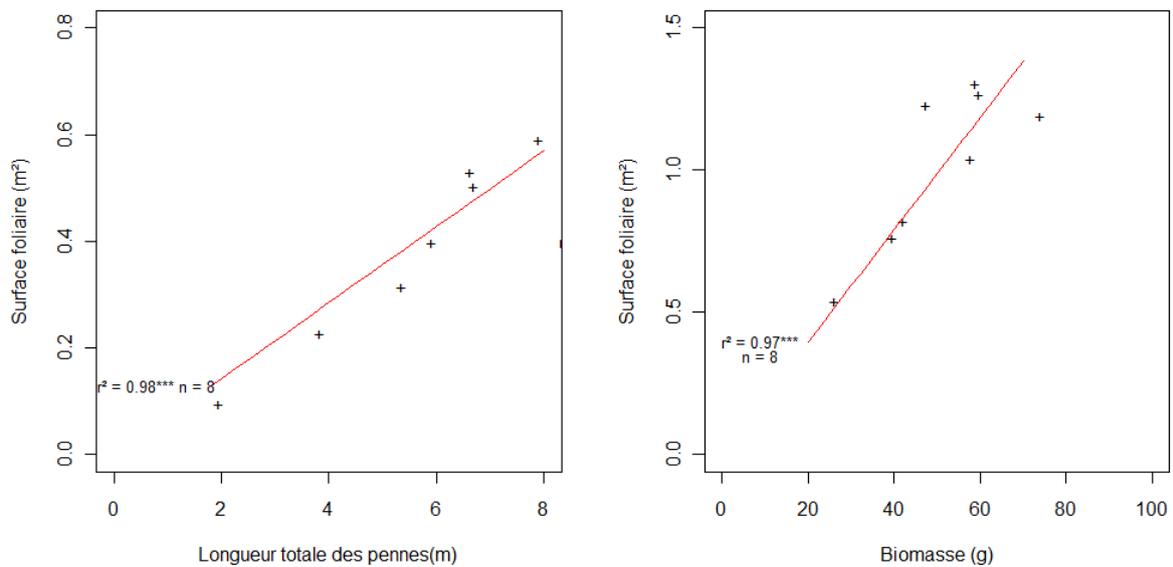


Figure 15 : Relation allométrique de la surface foliaire en fonction de la longueur totale des pennes d'une fronde de fougère (gauche, $y = 0.071328 x$) et de la biomasse aérienne de la molinie (droite, $y = 0.019756 x$) à partir d'échantillons prélevés en forêt d'Orléans

Le tableau ci-dessous synthétise l'ensemble des caractéristiques des placettes calculées selon les équations et protocoles de mesure décrits auparavant.

Tableau 5 : Caractéristiques dendrométriques et surfaces foliaires des deux strates pour chaque placette. (G : surface terrière, Dg : diamètre quadratique moyen, RDI : indice de densité relative, LAI : indice foliaire). *LAI calculé sur un diamètre de 42 m

Sous-bois	Dispo	Placette	G (m ² .ha ⁻¹)	Dg (cm)	Hauteur (m)	Nbre de tige à l'hectare	RDI	LAI peuplement*	Recouvrement sous-bois (%)	LAI sous- bois
Fougere	F204	D	16.1	23.6	16.9 ± 3.7	366	0.46	5.0 ± 0.2	/	/
Fougere	F213	D	16.1	17.7	14.9 ± 3.0	653	0.51	5.3 ± 0.3	/	/
Fougere	F22	D	27.3	52.2	24.1 ± 1.1	127	0.62	4.1 ± 0.7	/	/
Fougere	F249	D	18.1	26.9	17.9 ± 4.6	318	0.50	3.3 ± 0.1	/	/
Fougere	F281	D	18.5	21.0	15.4 ± 3.8	533	0.55	6.4 ± 0.2	/	/
Fougere	F32	D	32.0	54.9	24.4 ± 1.4	135	0.72	2.7 ± 0.6	/	/
Fougere	F5	D	22.8	51.0	24.0 ± 0.7	111	0.52	3.7 ± 0.4	/	/
Fougere	F55	D	18.4	21.9	16.2 ± 3.4	485	0.54	4.1 ± 0.3	/	/
Fougere	F6	D	26.2	52.8	24.2 ± 1.0	119	0.59	3.2 ± 0.7	/	/
Fougere	F67	D	21.4	47.7	23.3 ± 1.1	119	0.50	2.4 ± 0.4	/	/
Molinie	M104	D	18.3	23.9	15.9 ± 4.1	406	0.52	3.4 ± 0.1	/	/
Molinie	M213	D	13.3	20.8	15.4 ± 3.6	390	0.40	4.4 ± 0.5	/	/
Molinie	M223	D	28.8	31.3	20.3 ± 5.3	374	0.76	5.1 ± 0.5	/	/
Molinie	M238	D	21.4	39.5	18.5 ± 6.5	175	0.53	3.2 ± 0.4	/	/
Molinie	M254	D	17.4	24.1	17.2 ± 3.3	382	0.50	6.5 ± 0.4	/	/
Molinie	M281	D	18.2	25.7	17.8 ± 3.2	350	0.51	5.1 ± 0.1	/	/
Molinie	M354	D	18.7	22.9	17.2 ± 2.6	454	0.54	4.3 ± 0.1	/	/
Molinie	M5	D	30.5	52.1	23.0 ± 4.6	143	0.69	3.8 ± 0.2	/	/
Molinie	M6	D	31.1	45.5	23.2 ± 1.3	191	0.74	3.9 ± 0.9	/	/
Molinie	M74	D	27.5	48.2	23.8 ± 1.4	151	0.64	3.0 ± 0.2	/	/
Fougere	F204	E	15.2	22.1	17.7 ± 2.8	398	0.45	4.2 ± 1.0	42 ± 19	0.8 ± 0.5
Fougere	F213	E	10.2	20.5	15.5 ± 3.1	310	0.31	4.2 ± 0.8	68 ± 26	2.1 ± 1.3
Fougere	F22	E	31.7	62.4	25.6 ± 0.7	103	0.68	3.9 ± 0.7	43 ± 10	0.8 ± 0.3
Fougere	F249	E	8.9	20.4	16.9 ± 2.1	271	0.27	3.2 ± 0.2	87 ± 8	3.1 ± 0.8
Fougere	F281	E	20.4	23.1	16.0 ± 4.1	485	0.59	5.8 ± 0.3	50 ± 13	1.1 ± 0.5
Fougere	F32	E	33.7	53.3	23.4 ± 4.1	151	0.76	3.6 ± 0.4	72 ± 6	1.9 ± 0.3
Fougere	F5	E	25.8	50.8	23.8 ± 1.1	127	0.59	3.9 ± 0.3	58 ± 18	1.4 ± 0.7
Fougere	F55	E	19.4	21.2	16.3 ± 2.7	549	0.58	3.5 ± 0.3	67 ± 8	1.7 ± 0.4
Fougere	F6	E	18.3	51.5	24.0 ± 0.8	88	0.42	2.8 ± 0.6	62 ± 20	1.6 ± 0.9
Fougere	F67	E	20.8	47.2	23.4 ± 1.3	119	0.49	2.8 ± 0.9	83 ± 16	3.0 ± 1.2
Molinie	M104	E	17.6	20.2	14.4 ± 3.9	549	0.53	4.0 ± 0.1	78 ± 8	1.7 ± 0.3
Molinie	M213	E	12.7	19.3	14.5 ± 3.4	438	0.39	4.6 ± 0.7	82 ± 10	1.9 ± 0.4
Molinie	M223	E	22.3	33.4	23.2 ± 2.3	255	0.58	5.3 ± 0.2	57 ± 16	1.1 ± 0.4
Molinie	M238	E	23.9	36.3	17.3 ± 6.2	231	0.61	3.4 ± 0.2	83 ± 3	1.9 ± 0.1
Molinie	M253	E	17.4	21.4	16.1 ± 2.7	485	0.52	5.2 ± 0.5	63 ± 16	1.3 ± 0.4
Molinie	M281	E	19.2	24.1	16.7 ± 3.6	422	0.55	5.6 ± 0.4	87 ± 8	2.1 ± 0.4
Molinie	M354	E	16.0	23.6	17.0 ± 3.7	366	0.46	4.1 ± 0.2	50 ± 13	1.0 ± 0.3
Molinie	M5	E	30.7	53.8	24.3 ± 1.2	135	0.69	3.7 ± 0.2	85 ± 10	2.1 ± 0.5
Molinie	M6	E	29.9	39.9	22.0 ± 0.9	239	0.74	3.8 ± 1.2	83 ± 10	2.0 ± 0.5
Molinie	M74	E	20.9	40.9	22.5 ± 3.8	159	0.51	2.6 ± 0.4	87 ± 8	2.1 ± 0.4

Chapitre 3 : Contrôle du microclimat et du développement de la strate herbacée par la canopée arborée

1. Introduction

L'évapotranspiration du sous-bois peut représenter une part non négligeable de l'évapotranspiration du peuplement (cf. Chapitre 1). Elle est dépendante des espèces composant la strate herbacée, de la disponibilité de la ressource hydrique et du stade physiologique atteint par les plantes et de la demande climatique (Guyot 1997). Lorsque la ressource en eau du sol n'est pas limitante et à un stade physiologique donné, seule la demande climatique détermine l'évapotranspiration potentielle des plantes. Ainsi, l'évapotranspiration des espèces du sous-bois est dans ce cas liée essentiellement aux conditions microclimatiques régnant dans ce sous-bois (Whitehead *et al.* 1994, Bréda 1999).

La demande climatique est évaluée par le calcul de l'évapotranspiration potentielle (PET) ou plus simplement par le calcul du déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (VPD). PET peut être calculée selon plusieurs modèles comme Turc (1961), Thornthwaite (1948) ou Monteith (1965), utilisant différentes variables climatiques : rayonnement, température, humidité relative de l'air et vitesse du vent. Le rayonnement est la principale variable contrôlant les autres variables climatiques et la transpiration des plantes (Barbier *et al.* 2008). La quantité et la qualité du rayonnement dans le sous-bois sont elles-mêmes dépendantes de la densité et de l'arrangement du couvert forestier (Aussenac 2000, Wilson *et al.* 2000, Drever and Lertzman 2003, Balandier *et al.* 2006b). La canopée de la strate arborescente modifie aussi la distribution et la quantité de pluie parvenant dans le sous-bois (Aussenac 1968, Barbier *et al.* 2009), influençant le microclimat et la disponibilité de la ressource hydrique pour la strate herbacée. Outre le microclimat, le couvert arboré influence aussi la richesse spécifique, la biomasse et le recouvrement de la strate herbacée (Cf. Chapitre 1).

La densité de la strate arborescente apparaît donc comme le facteur déterminant sur la demande climatique, l'approvisionnement de la ressource hydrique et les possibilités de développement des espèces du sous-bois. L'indice foliaire (LAI) directement lié à la densité de la strate arborescente est un paramètre essentiel du fonctionnement des écosystèmes forestiers (Bréda 1999). Les objectifs de cette étude sont, d'une part, d'établir les relations spécifiques entre le LAI des peuplements de chêne sessile et les paramètres déterminant l'évapotranspiration de la strate herbacée, d'autre part, de mesurer dans quelle proportion

l'augmentation ou la diminution du LAI de la strate arborée influence le LAI de la strate herbacée c'est-à-dire de la molinie et de la fougère. Dans la littérature, ces relations sont souvent décrites qualitativement entre deux LAI contrastés de la strate arborée.

2. Matériel et méthodes

2.1. Température et humidité de l'air

Les valeurs de température et d'humidité relative de l'air ont été enregistrées à deux mètres de hauteur dans le sous-bois sur cinq dispositifs entre le 1^{er} Juillet et le 11 Septembre 2013. Cet intervalle correspond à la période où la teneur en eau volumique du sol décroît. La température et l'humidité de l'air ont été enregistrées simultanément sur la même période hors couvert forestier au niveau des points découverts. La moyenne, la valeur minimale et maximale de ces deux variables ont été calculées par jour entre le lever et le coucher du soleil. L'amplitude journalière correspond à la différence entre la valeur maximale et minimale entre le lever et le coucher du soleil.

2.2. Interception des pluies par la strate arborescente

La proportion de pluie interceptée par la canopée des arbres a été obtenue par le rapport entre la pluviométrie mesurée dans le sous-bois et la pluviométrie incidente. La pluviométrie incidente correspond à la pluviométrie moyenne enregistrée au niveau des quatre points découverts. La proportion de pluie interceptée a été calculée entre le 21 Juin et le 25 Septembre 2013, période où a été suivie la pluviométrie en sous-bois. Les jours de pluies d'orage ($> 8 \text{ mm.h}^{-1}$, pluie forte, Météo France) ont été exclus du calcul. En effet, ce type de pluie très localisé, avec des points découverts plus ou moins éloignés des dispositifs, rend impossible le calcul d'une proportion de pluie interceptée correcte.

2.3. Evapotranspiration potentielle

L'évapotranspiration potentielle (PET_{Turc}) est calculée selon la formule journalière de Turc (1961) (Equation 11 et Equation 12) à partir des moyennes journalières de température et d'humidité relative de l'air entre le lever et le coucher du soleil.

Equation 11 : $PET_{T_{urc}}$ pour une humidité relative de l'air moyen ≥ 50 %

$$PET_{T_{urc}} = 0.013 \times (R_g + 50) \times \left(\frac{T}{T + 15} \right)$$

Equation 12 : $PET_{T_{urc}}$ pour une humidité relative de l'air moyen ≤ 50 %

$$PET_{T_{urc}} = 0.013 \times (R_g + 50) \times \left(\frac{T}{T + 15} \right) \times \left(1 + \frac{50 - RH}{70} \right)$$

avec : $PET_{T_{urc}}$ = évapotranspiration potentielle journalière (mm)

R_g = rayonnement global total sur la journée ($\text{cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$)

T = température moyenne sur la journée ($^{\circ}\text{C}$)

RH = humidité relative de l'air moyenne sur la journée (%)

Hors couvert forestier, le rayonnement global a été mesuré directement par des pyranomètres. Sous couvert forestier, le rayonnement global a été calculé à partir du rayonnement global du point découvert le plus proche multiplié par l'éclairement relatif. Ce dernier a été calculé toutes les 15 minutes pour chaque enregistrement de rayonnement global et à l'emplacement de chaque enregistreur température/humidité relative de l'air dans le sous-bois. L'éclairement relatif a été obtenu à partir des photographies hémisphériques exploitées sous PiafLA (Adam *et al.* 2008) où les photographies ont été orientées et géo-localisées. Le logiciel calcule un éclairement relatif à partir de la fraction de trous correspondant au rayonnement diffus et direct de la course du soleil à un pas de temps de 15 minutes du 1^{er} Juillet au 11 Septembre 2013. La proportion du rayonnement direct et diffus est fixée à 0.5 (données non publiées).

2.4. Déficit de pression de vapeur d'eau de l'air

Le déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (VPD) correspond à la différence entre la pression de vapeur saturante (P_{sat} , Equation 13) et la pression de vapeur effective de l'air (P_{air} , Equation 14) (Tetens 1930). P_{sat} et P_{air} sont calculées à partir de la température et de l'humidité relative de l'air moyenne journalière, entre le lever et le coucher du soleil (WMO 2008).

Equation 13 : P_{sat}

$$P_{sat} = 0.6112 \times e^{\left(\frac{17.62 \times T}{T + 243.12} \right)}$$

Equation 14 : P_{air}

$$P_{\text{air}} = P_{\text{sat}} \times \frac{\text{RH}}{100}$$

avec : T = température moyenne sur la journée ($^{\circ}\text{C}$)

RH = humidité relative moyenne de l'air sur la journée (%)

P_{sat} = pression de vapeur saturante moyenne de l'air sur la journée (kPa)

P_{air} = pression de vapeur effective moyenne de l'air sur la journée (kPa)

2.5. Analyse des données

Les variables climatiques ont été comparées hors et sous couvert forestier par une analyse de variance (ANOVA) à un facteur. Les variables climatiques des deux modalités (hors et sous couvert forestier) ont été moyennées entre les points de mesure par jour. L'effet du LAI de la strate arborescente a été testé par des modèles linéaires. Le modèle final a été sélectionné sur la base du r^2 si l'ajustement est significatif. Les postulats requis par les différents tests (normalité, homoscedasticité) ont été validés par visualisation graphique. L'ensemble des analyses a été réalisé avec un risque d'erreur de première espèce de 5%.

3. Résultats

3.1. Effet sur le microclimat

La température moyenne mesurée aux points découverts est 2.4°C supérieure à la normale 1981-2010 (Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson) sur la période Juillet-Août 2013 (Figure 7). Les valeurs moyennes journalières de la température et l'humidité relative de l'air sous la canopée du chêne sessile ne sont pas significativement différentes à celles mesurées hors couvert arboré (Tableau 6). Seules la température minimale et l'humidité relative maximale sont respectivement plus et moins élevées que les mesures aux points découverts. Le couvert forestier a un effet tampon sur les conditions extrêmes de température et d'humidité relative. En effet, la variation journalière de ces deux paramètres est significativement réduite sous le couvert forestier (Tableau 6).

Tableau 6 : Comparaison des valeurs journalières de la température et de l'humidité de l'air hors et sous la canopée des chênes sessiles en forêt d'Orléans entre le 1^{er} Juillet et le 11 Septembre 2013 (Les lettres a et b indiquent une différence significative à 5 %).

Température (°C)				
	Moyenne	Maximale	Minimale	Variation
point découvert	21.8 ± 3.5 a	26.9 ± 4.0 a	10.9 ± 4.2 b	16.0 ± 5.3 a
sous-bois	21.4 ± 3.4 a	26.1 ± 4.1 a	13.3 ± 3.2 a	12.8 ± 4.1 b

Humidité relative (%)				
	Moyenne	Maximale	Minimale	Variation
point découvert	67.8 ± 10.3 a	99.3 ± 2.0 a	46.1 ± 11.0 a	53.3 ± 11.5 a
sous-bois	68.7 ± 10.3 a	97.8 ± 3.8 b	48.9 ± 12.3 a	48.9 ± 12.2 b

La Figure 16 ne montre pas d'influence du LAI de la strate arborée sur la température et l'humidité relative de l'air moyenne journalière du sous-bois. Ainsi, ces deux variables ne sont pas modifiées par la présence d'un couvert arborescent. A l'inverse, les valeurs extrêmes sont minimisées avec l'augmentation du LAI de la canopée du chêne sessile (hors température minimale). Par exemple, la température maximale augmente de 1.6°C lorsque le LAI du chêne est réduit de 6 à 2 (p-value < 0.001, Figure 16, a).

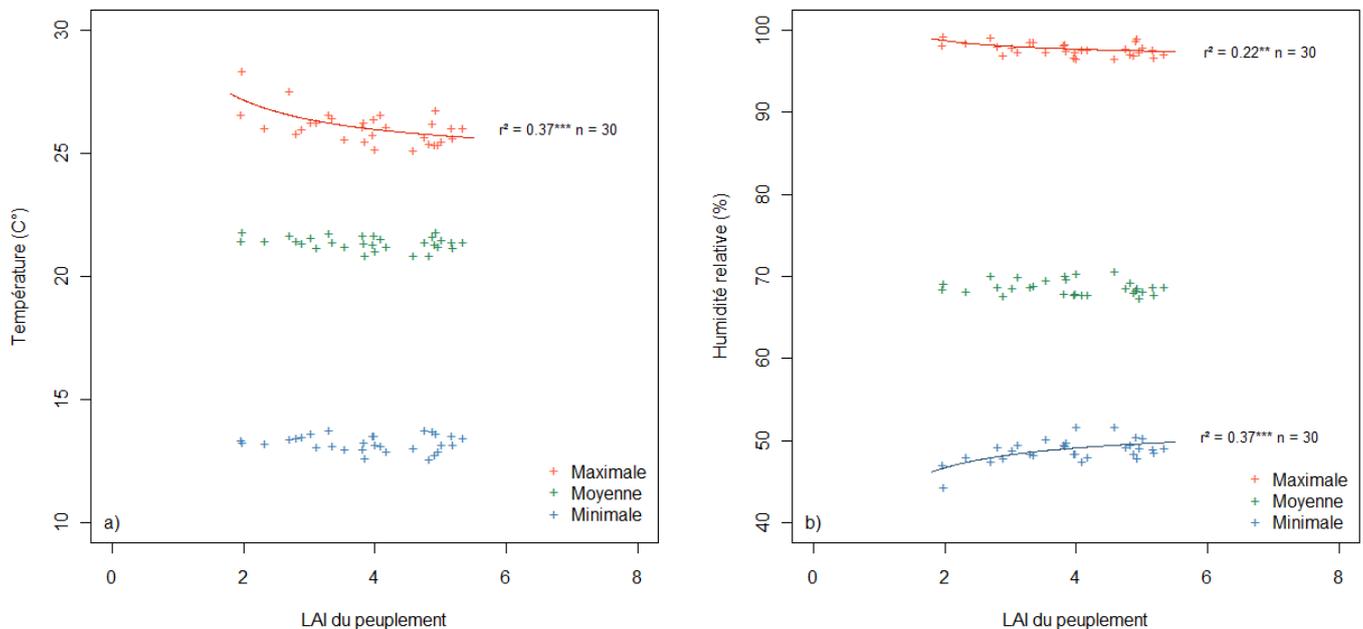


Figure 16 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 42 m sur la température (a) et l'humidité relative (b) journalière moyenne, maximale et minimale dans des peuplements de chênes sessiles en forêt d'Orléans entre le 1^{er} Juillet et le 11 Septembre 2013

L'effet de la canopée arborée sur les valeurs extrêmes se traduit sur l'amplitude journalière de la température et de l'humidité relative de l'air. L'amplitude journalière de ces paramètres diminue avec l'augmentation du LAI des chênes sessiles (p -value < 0.001 , Figure 17). Pour la température, l'augmentation de l'amplitude journalière aux faibles LAI de la canopée arborée est liée aux températures maximales (Figure 16, a). A l'inverse, la réduction de l'amplitude journalière de l'humidité relative aux forts LAI du chêne sessile est liée à la fois à une augmentation et à une diminution des valeurs minimales et maximales journalières, respectivement (Figure 16, b). La réduction du LAI de la canopée arborée de 6 à 2 accroît l'amplitude journalière de l'humidité relative de l'air de 10 % (Figure 17, b). Par conséquent, l'effet tampon de la strate arborée sur les conditions atmosphériques du sous-bois s'amplifie avec l'augmentation de son LAI.

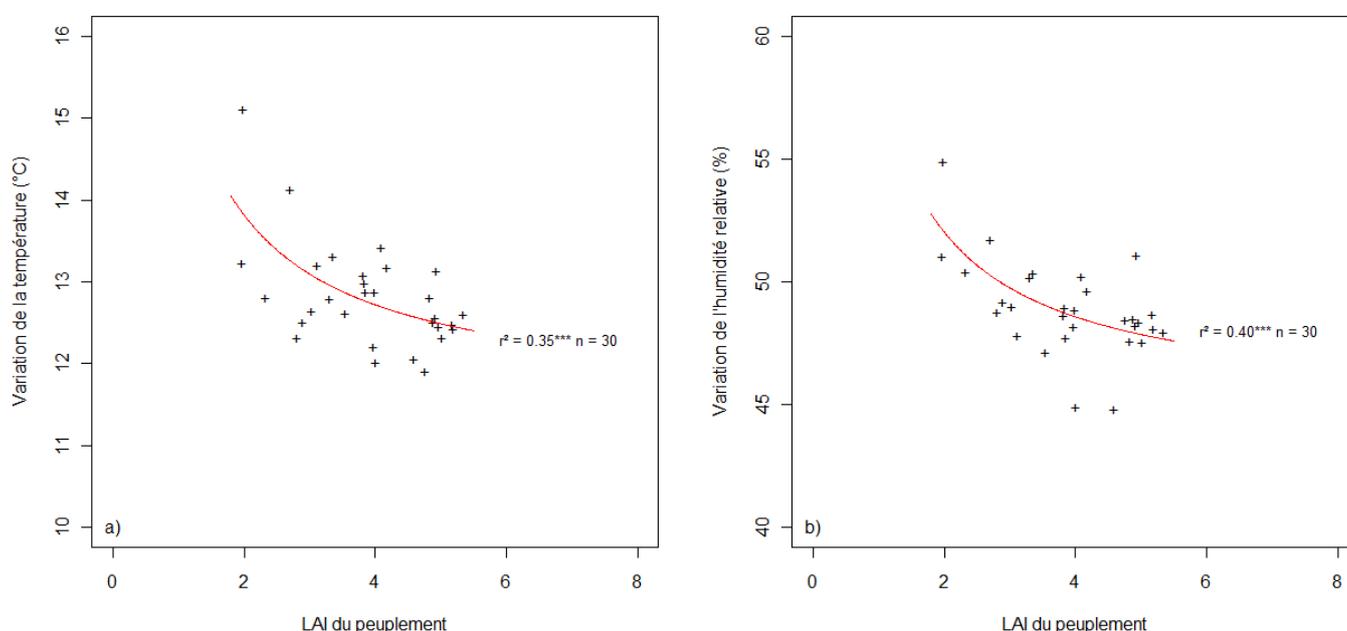


Figure 17 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 42 m sur l'amplitude journalière (valeur maximale – minimale) de la température (a) et l'humidité relative (b) dans le sous-bois de peuplements de chênes sessiles en forêt d'Orléans entre le 1^{er} Juillet et le 11 Septembre 2013

La pluviométrie est la principale variable d'entrée dans le calcul d'un bilan hydrique. La proportion de pluie interceptée par les arbres est calculée sur 22 et 30 jours de pluie avec en moyenne $1.4 \pm 2.7 \text{ mm.jour}^{-1}$ et $1.5 \pm 2.5 \text{ mm.jour}^{-1}$, respectivement pour les dispositifs en molinie et en fougère. En moyenne, la proportion de pluie interceptée par la canopée arborée est de $45 \pm 17 \%$ sur l'ensemble des dispositifs. Cette proportion est reliée positivement avec le LAI de strate arborée (p -value = 0.002, Figure 18). Une augmentation de 2 à 6 du LAI du

chêne sessile double la proportion de pluie interceptée. Cependant, la Figure 18 montre une forte variabilité de proportion de pluie interceptée aux LAI 3-4 du chêne sessile.

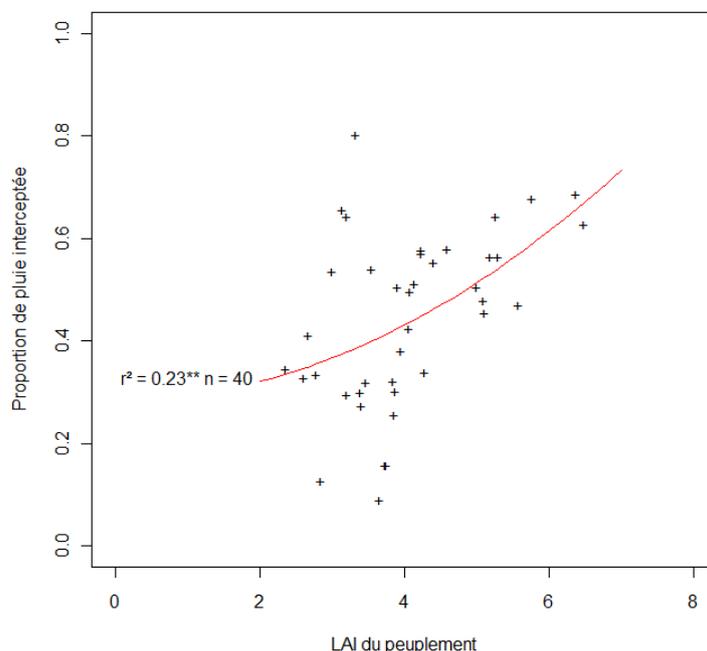


Figure 18 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 42 m sur la proportion moyenne de pluie interceptée par la canopée du chêne en forêt domaniale d’Orléans entre le 21 Juin et le 10 Septembre 2013 sans les périodes orageuses (pluviométrie $\geq 8 \text{ mm.h}^{-1}$).

3.2. Effet sur la demande climatique

Le PET_{Turc} calculé à partir de la normale 1981-2010 et de valeurs théoriques de rayonnement pour la zone concernée (Lebourgeois and Piedallu 2005) s’élève à 3.7 mm.jour^{-1} (sur Juillet-Août), soit 0.4 mm en dessous du PET_{Turc} moyen calculé sur les points découverts pour la période Juillet-Août 2013 (Tableau 7). Sous couvert forestier, le PET_{Turc} moyen est divisé par quatre (Tableau 7) par rapport aux points découverts alors que la température moyenne journalière reste inchangée (Tableau 6). Le rayonnement étant pris en compte dans le calcul du PET_{Turc} , ce dernier est grandement réduit lorsque le LAI de la strate arborescente est de 6, soit un rayonnement dans le sous-bois égal à 9 % du rayonnement incident.

Tableau 7 : Comparaison des valeurs moyennes journalières du PET_{Turc} et du VPD hors et sous la canopée des chênes sessiles en forêt d’Orléans entre le 1er Juillet et le 11 Septembre 2013

	PET_{Turc}	VPD
point découvert	4.1 ± 1.2 a	0.9 ± 0.4 a
sous-bois	1.0 ± 0.2 b	0.8 ± 0.4 a

A l'inverse, le VPD calculé à partir de la température et de l'humidité relative de l'air moyenne journalière reste identique hors et sous couvert forestier (Tableau 7). Avec un LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 42 m, le VPD ne présente pas de variations significatives en fonction du LAI du chêne sessile. Cependant, le VPD décroît légèrement avec l'augmentation du LAI de la strate arborée calculé sur un diamètre de 5 m (p-value = 0.0184, Figure 19). Le PET_{Turc} dans le sous-bois est fortement dépendant du LAI de la strate arborée (p-value < 0.001, Figure 20). Une réduction du LAI du chêne de 6 à 2 multiplie par 3.5 le PET_{Turc} en sous-bois.

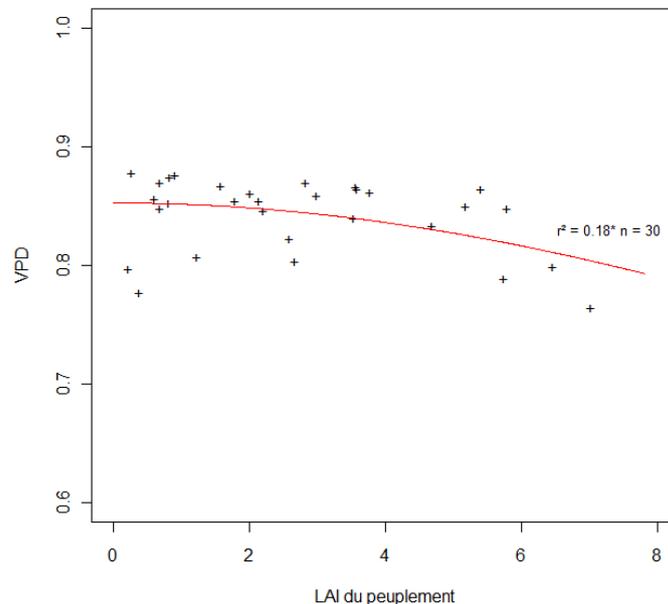


Figure 19 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 5 m sur le VPD moyen journalier du sous-bois dans des peuplements de chênes sessiles en forêt domaniale d'Orléans entre le 21 Juin et le 10 Septembre 2013.

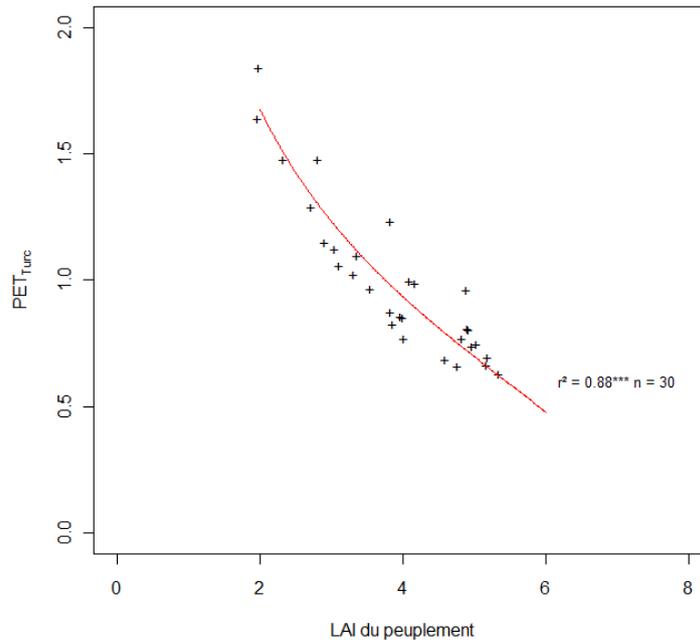


Figure 20 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 42 m sur le PET_{Turc} moyen journalier du sous-bois dans des peuplements de chênes sessiles en forêt domaniale d'Orléans entre le 21 Juin et le 10 Septembre 2013.

3.3. Effet sur la végétation du sous-bois

Le LAI moyen de la strate herbacée est de 1.7 ± 0.6 (pas de différence significative de LAI entre la fougère aigle et la molinie). Le LAI de la végétation du sous-bois décroît globalement avec l'augmentation du LAI de la strate arborée (p-value = 0.025, Figure 21, a), cependant la relation entre ces deux variables est faible avec une forte variabilité. La fougère aigle et la molinie ont la même réponse. Le LAI de la strate herbacée représente 50 % du LAI total de la placette lorsque le LAI du peuplement est de 2.3. Cette proportion décroît avec l'augmentation du LAI des arbres (p-value < 0.001, Figure 21, b).

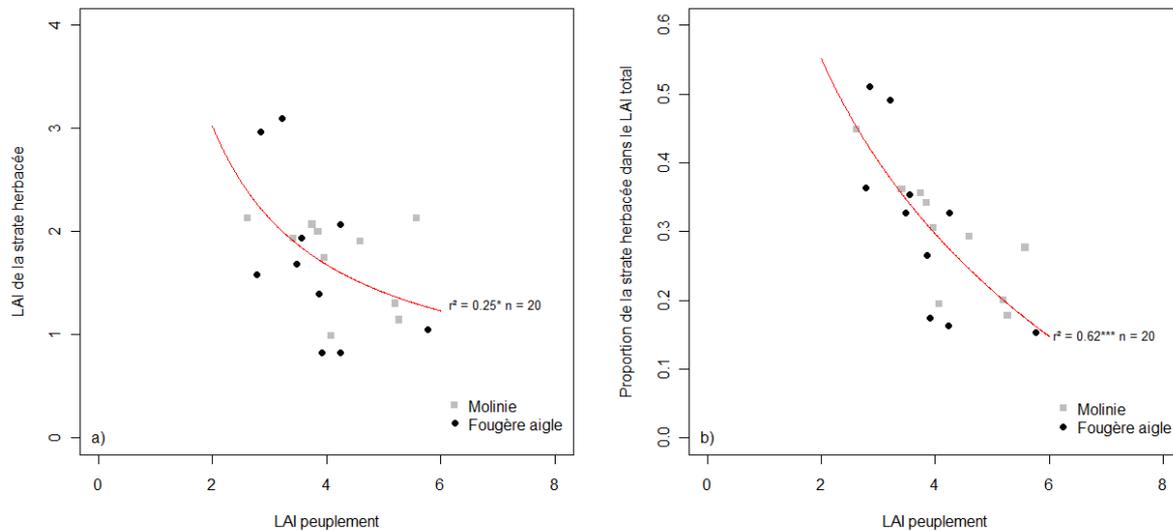


Figure 21 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un diamètre de 42 m sur (a) le LAI de la strate herbacée et (b) sa proportion par rapport au LAI total (arbre + herbacée) dans des peuplements de chênes sessiles en forêt domaniale d'Orléans.

4. Discussion

4.1. Rôle tampon de la strate arborée sur le microclimat du sous-bois

Les moyennes journalières de la température et de l'humidité de l'air ne changent pas avec la présence ou la densité de la strate arborée, seules les valeurs journalières maximales et minimales sont influencées (Figure 16). Ces résultats reflètent l'effet tampon du couvert forestier, d'autant plus important que la canopée arborée est fermée (Figure 17). Le rôle tampon du couvert forestier sur les températures extrêmes est déjà connu (Chen *et al.* 1993, Carlson and Groot 1997, Morecroft *et al.* 1998, Abd Latif and Blackburn 2010, von Arx *et al.* 2012). Par exemple, Abd Latif and Blackburn (2010) ont montré une augmentation significative de la température maximale journalière avec la surface d'une trouée sous un peuplement mélangé chêne-hêtre. Le couvert forestier crée un microclimat favorable en limitant les faibles températures en hiver et les températures élevées en été (Morecroft *et al.* 1998). Notons toutefois, que les variations mesurées sont relativement faibles (de l'ordre du degré pour la température). La température et l'humidité relative de l'air ne sont pas les principales variables modifiées par le couvert forestier dans nos peuplements de chênes sessiles.

La proportion de pluie interceptée par la canopée des arbres est un paramètre connu (Aussenac 1968, 1970, Aussenac and Boulangeat 1980, Bréda *et al.* 1995a, Barbier *et al.*

2009). Avec la diminution du LAI de la strate arborée, la proportion de pluie interceptée diminue (Figure 18). Nos résultats sont en accord avec Simonin *et al.* (2007), Tsioras and Pavlidis (2010) mais d'une manière générale, les valeurs d'interception obtenues sont élevées par rapport à la littérature (Aussenac *et al.* 1995, Bréda 1999). Bréda *et al.* (1995a) ont obtenu des valeurs d'interception plus faibles avec 16 % et 23 % pour des LAI de 3.3 et 5.1 dans des peuplements de chênes sessiles. Cependant, de nombreux facteurs déterminent cette proportion : l'essence forestière, l'âge et la hauteur du peuplement, l'arrangement de la canopée, le type de pluie, la saison, etc. (Barbier *et al.* 2009). Dans notre calcul de l'interception de la pluie par la strate arborée, les périodes de pluie de forte intensité sont exclues ($> 8 \text{ mm.h}^{-1}$, pluie d'orage) où la proportion d'interception est plus faible. Cela pourrait expliquer, en partie, nos valeurs d'interception élevées par rapport à la littérature. Si la canopée intercepte une partie des pluies limitant la recharge du sol en eau, elle affecte aussi la distribution spatiale des pluies non interceptées au sol (ex. écoulement facilité le long des troncs) pouvant modifier l'humidité du sol et la distribution des racines (Barbier *et al.* 2009).

Le VPD, calculé avec les moyennes journalières de température et d'humidité relative de l'air, reste indifférent (Tableau 7) ou peu sensible (Figure 19) au couvert forestier. Les résultats de la littérature sont contradictoires : Blanken *et al.* (1997) et Leuschner (2002) ont mis en évidence un VPD plus faible sous couvert forestier contrairement à Iida *et al.* (2009). Von Arx *et al.* (2013) montrent que la différence entre les VPD journaliers maximaux en dessous et au-dessus la canopée augmente avec le LAI de la strate arborée.

Le PET_{Turc} du sous-bois est fortement corrélé au LAI de la strate arborée (Figure 20). Cela peut s'expliquer par la formule elle-même du PET_{Turc} (Turc 1961) qui tient compte du rayonnement logiquement plus faible avec la fermeture de la canopée arborée. Si le calcul du PET selon la formule de Thornthwaite (1948) est basé uniquement sur les moyennes journalières de la température, le PET apparaîtrait indépendant du couvert forestier. Toutefois, cette formule du PET prenant en compte un seul paramètre climatique est considérée moins précise (Lebourgeois and Piedallu 2005). Par contre, nous n'avons pas mesuré la vitesse du vent dans cette expérimentation qui peut fortement influencer le PET. Les conditions microclimatiques jouant sur la demande climatique du sous-bois sont non seulement dépendante du couvert forestier mais aussi de l'humidité du sol (von Arx *et al.* 2013). Par ailleurs, les variations d'humidité du sol changent la puissance de l'effet.

4.2. Sensibilité de la strate herbacée à l'ouverture de la canopée arborescente

La fougère aigle et la molinie sont des espèces de demi-ombre à héliophile (Rameau *et al.* 1989) avec des coefficients d'Ellenberg *et al.* (1992) pour la lumière de 6 et 7 respectivement. Ces deux herbacées ont une réponse semblable face à l'ouverture de la canopée arborescente : leur surface foliaire augmente avec la diminution du LAI de la strate arborée de 6 à 2 (Figure 21, a). Pour le peuplement de chênes sessiles étudié, des LAI de 6 et de 2 correspondent à un éclairage relatif dans le sous-bois de 9 % et 45 %, respectivement. Ces résultats sont en accord avec Gaudio *et al.* (2011a) qui montrent une augmentation significative du recouvrement de ces deux herbacées entre 6 % (et/ou 11 % pour la molinie) et 48 % d'éclairage relatif. Le développement de la végétation du sous-bois aux faibles LAI de la strate arborée observé dans notre étude et par ailleurs par Balandier *et al.* (2006a), Simonin *et al.* (2007), Halpern and Lutz (2013), est lié en grande partie à l'augmentation de la ressource lumineuse (Roberts 1983, Stogsdill Jr *et al.* 1992, Lüttschwager *et al.* 1999) mais aussi à des ressources édaphiques plus importantes (principalement hydriques avec la réduction de l'interception des pluies et de la transpiration des arbres) et à une diminution de la compétition racinaire avec les arbres (Riegel *et al.* 1992, Coomes and Grubb 2000, Barbier *et al.* 2008).

Selon Satoo (1970, in Bréda 1999), la part de la végétation du sous-bois dans le LAI total d'un peuplement varie de 15 à 60 %. Dans les peuplements de chênes sessiles étudiés, cette proportion augmente avec la diminution du LAI des arbres dans la même gamme de pourcentage (Figure 21, b). Loustau and Cochard (1991) et Berbigier *et al.* (1991) mesurent une contribution de 30 % de la molinie dans le LAI total d'un peuplement de pin maritime avec un LAI de 3. Sous ces mêmes pins avec un LAI de 2.4, Jarosz *et al.* (2008) mesure une proportion de la molinie de 40 %.

Or, le LAI de la végétation du sous-bois représente la surface transpirante de cette strate. Dans des peuplements aux LAI relativement faibles de la strate arborée, l'impact de la végétation du sous-bois dans le bilan hydrique doit devenir significatif. Par ailleurs, la présence de la végétation du sous-bois implique aussi une capacité d'interception de la pluviométrie plus importante (Pitman 1989a), un développement racinaire avec une forte capacité compétitrice (Aerts *et al.* 1991, Coomes and Grubb 2000, Coll *et al.* 2003) envers la strate arborée pour le prélèvement des ressources et l'occupation du sol. La fougère et la molinie ont des rapports de biomasse racinaire sur biomasse aérienne élevés de 8.4 ± 5.5 et 9.5 ± 4.3 (Gonzalez *et al.* 2013). De ce fait, le sous-bois peut représenter une faible part

(6.8 %) de la biomasse aérienne totale d'un peuplement de pins maritimes (LAI 1.4), mais sa contribution dans la biomasse totale de racines fines est grande avec 54.4 % (Gonzalez *et al.* 2013).

5. Conclusion

Le LAI de la strate herbacée (Figure 21) et la demande climatique en sous-bois (Figure 19 et Figure 20) sont dépendants du LAI de la strate arborée. Ces deux variables augmentent avec la diminution du LAI de la strate arborée ce qui pourrait se traduire par une forte évapotranspiration de la strate herbacée au faible LAI de la strate arborée. Les différents modèles obtenus en fonction du LAI de la strate arborée devraient permettre de quantifier l'évapotranspiration de la strate herbacée par la suite, cependant l'espèce composant la strate herbacée doit être aussi déterminante.

Chapitre 4 : Comportement de la transpiration de la végétation du sous-bois sous un stress hydrique

Ce chapitre a fait l'objet d'un article intitulé : « Evapotranspiration strategies of four forest understorey plant species relative to drought intensity and their functional type ». Les auteurs sont Rémy Gobin, Nathalie Korboulewsky, Yann Dumas et Philippe Balandier. L'article a été soumis dans la revue *Annals of Forest Science* le 4 Décembre 2014 et est en révision majeur.

Résumé

L'évapotranspiration d'un peuplement forestier est la somme de trois composantes : la surface du sol/litière, la strate arborée et la strate herbacée. La réponse à la sécheresse en terme d'évapotranspiration des essences forestières est relativement bien renseignée dans la littérature par rapport aux espèces herbacées de nos sous-bois. Or en période de sécheresse, la strate herbacée peut parfois être la source principale de la diminution de la teneur en eau du sol dans un peuplement forestier.

L'objectif de cette étude est de caractériser la réponse à un stress hydrique édaphique et atmosphérique en terme d'évapotranspiration de quatre espèces de sous-bois avec des traits fonctionnels contrastés. Les quatre espèces *Pteridium aquilinum* (fougères), *Molinia caerulea* (graminées), *Calluna vulgaris* (ericacées) et *Rubus sect. Fruticosi* (sous-arbrisseaux) sont connues pour leur capacité monopolistique, leur tolérance au stress et leur compétitivité pour l'acquisition des ressources dans les forêts tempérées. Ces quatre espèces ont été cultivées en pot sous deux niveaux d'éclairage relatif combinés à trois niveaux de teneur en eau du sol. La température, l'humidité relative de l'air, la lumière et l'évapotranspiration des plants ont été suivis.

Calluna vulgaris a le taux d'évapotranspiration journalière le plus élevé (par unité de surface foliaire), suivi par ordre décroissant par *Rubus sect. Fruticosi*, *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum*. Hormis pour *Calluna vulgaris*, l'évapotranspiration des plants diminue significativement avec la réduction de la disponibilité de rayonnement et de la teneur en eau du sol. À la capacité au champ, la réponse au VPD entre 0,8 et 3,6 kPa de l'évapotranspiration de *Pteridium aquilinum* et *Rubus sect. Fruticosi* suit un modèle en cloche alors que *Molinia caerulea* et *Calluna vulgaris* ont une réponse linéaire positive.

Les quatre types fonctionnels semblent adopter deux stratégies en termes d'évapotranspiration sous un stress hydrique. Les graminées et les éricacées ont une plus faible régulation de leur évapotranspiration par rapport aux fougères et sous-arbrisseaux qui ont une stratégie conservatrice.

1. Introduction

Water resource could become a limiting factor in some temperate forest ecosystems with as climate change continues (IPCC 2013). Recorded effects of recurrent drought on forest ecosystems range from growth losses (Barber *et al.* 2000, Mäkinen *et al.* 2003) and, higher sensitivity to pathogens, pests and insects (Hogg *et al.* 2002, Desprez-Loustau *et al.* 2006, Jactel *et al.* 2012) to forest decline (Allen *et al.* 2010).

Wullschleger *et al.* (1998)'s review of studies on water use by trees showed that daily water use for an average 21 m-high tree varies between 10 and 200 litres. However, trees are not the only forest stand component to consume water. According to Aussenac *et al.* (1995) and Barbour *et al.* (2005) forest-stand evapotranspiration (ET) is the sum of soil surface ET, understorey ET, and overstorey vegetation ET.

Studies carried out in temperate and boreal forests have shown that understorey vegetation ET averages out at a third of total stand ET (Granier *et al.* 1990, Diawara *et al.* 1991, Ohta *et al.* 2001, Launiainen *et al.* 2005), but can range from as low as 15% (Lindroth 1985, Constantin *et al.* 1999, Staudt *et al.* 2011) up to over 90% (Simonin *et al.* 2007). Understorey (*Vaccinium vitis-idaea*) and overstorey vegetations (*Larix cajanderi*) can share the same range of daily ET ($0.8 - 1.0 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$) (Iida *et al.* 2009). Loustau and Cochard (1991) explained that between-study differences in measured ET could be due to different climate demands and vegetation compositions. Furthermore, understorey vegetation ET is often higher during droughts (Diawara *et al.* 1991) and before deciduous tree budbreak (Vincke and Thiry 2008).

Although overstorey ET is known to be tree species-dependent (Roberts 1983), understorey vegetation is still often considered as a layer of vegetation without distinction of plant identity. In an attempt to clarify this issue, Frochot *et al.* (2002) and Balandier *et al.* (2006a) grouped understorey species by plant functional types such as graminoids, ericaceous, small shrubs and ferns based on their competitive traits towards tree seedlings and saplings. Moreover, plant functional types make it possible to identify general response patterns to environmental conditions (Diaz and Cabido 1997, Friedrich *et al.* 2012).

The main objective of this study was to better characterize the ET of different understorey plants presenting contrasted functional traits and reputed problematic for forest dynamics and function in some circumstances (Willoughby *et al.* 2009). For each main plant functional type, we chose one representative species that had a stress-tolerant competitor strategy (Grime *et al.* 1988), i.e. *Molinia caerulea* for graminoids, *Calluna vulgaris* for Ericaceae, *Rubus sect. Fruticosi* for small shrubs and *Pteridium aquilinum* for ferns. These species are considered as typically monopolistic with significant foliage cover even in shady conditions (Gaudio *et al.* 2011a, Balandier *et al.* 2013).

M. caerulea (graminoids) is a perennial deciduous grass found in a large range of wet soils but able to temporarily tolerate dry soils (Grime *et al.* 1988). It is known to be highly competitive relative to water (Aerts *et al.* 1991) and has even been reported as drought-resistant by maintaining constant biomass production during drought and a low enough shoot-root ratio to meet water demand (Friedrich *et al.* 2012). *P. aquilinum* is a perennial deciduous fern species (Gonzalez *et al.* 2013) that tolerates faintly waterlogged soils and is often considered to be a high competitor due to resource storage in its rhizomes (Dumas 2002, Marrs and Watt 2006). *C. vulgaris* is an evergreen shrub with a low growth rate (Aerts *et al.* 1991). Britton *et al.* (2003) showed that its cover percentage, height and biomass production are not dependent on soil water availability, and Gordon *et al.* (1999) showed that *C. vulgaris* used more water than *P. aquilinum*. *Rubus sp.* is a group of perennial shrub species with often very dense cover that is able to maintain high water consumption rates during drought periods by increasing its root growth (Fotelli *et al.* 2001).

Based on a greenhouse experiment, the ET of the four plant functional types was characterized under different levels of soil water content (relative extractable soil water content, REW, i.e., 100%, 40% and 20%). As light availability strongly modulates climate demand, we also evaluated the ET of the four plants under two contrasted radiation levels (20% and 70% of incident radiation) mimicking prevailing below tree canopy conditions. We tested the hypothesis that the four plant functional types (i) present different ET levels and (ii) different response strategies to drought, and that (iii) the shaded conditions would reduce their ET.

2. Material and methods

2.1. Experimental set-up

The experiment was set up in spring 2012 in a greenhouse (with a control installed outdoors) located at the Irstea research centre (Nogent-sur-Vernisson, France, 47°50'06"N 2°45'40"E). The four species were cultivated in 20-L pots. Soil was sandy-clay (74.6% sand, 13.8% loam and 11.6% clay) with an organic matter content of 2.2% and a pH_{water} of 6.8. C/N ratio was 12.4. Soil fertility was medium (N_{total} : 1.05 g.kg^{-1} , P_{Dyer} : 0.361 g.kg^{-1} , CEC: 8.74 $\text{cmol}^+.\text{kg}^{-1}$).

Two cm of siliceous stones were laid on the surface to limit soil evaporation, and plants were fertilized with a 0.107 g mixture of trace elements (B, Cu, Fe, Mn, Mo, Mg, Zn) (Hortrilon[®], Compo[®], BASF, Germany) and 0.3 g NPK fertilizer (Hakaphos[®] bleu, Compo[®], BASF, Germany) per pot.

C. vulgaris, *P. aquilinum* and *M. caerulea* seedlings were collected in the nearby Orléans forest and *R. sect. Fruticosi* seedlings were collected from the Irstea research centre forest stand. A quasi-same initial biomass per species was selected and potted in 21 kg of the soil described above. For *C. vulgaris*, we collected plants (root plus stem) and selected those with a mean weight of 1.1 ± 0.4 g. For *M. caerulea*, we collected root and stump parts and selected those with a mean weight of 16.2 ± 3.0 g. For *P. aquilinum*, we selected rhizomes with short 20 cm-long shoots and sampled rhizomes with mean weight of 18.9 ± 4.3 g. For *Rubus sect. Fruticosi*, we collected plants (root plus one stem) and selected those with a mean weight of 15.1 ± 5.6 g. To limit the effect of the transplantation crisis on ET, plants were cultivated for one year without soil water stress. The experiment was thus started in summer 2013.

2.2. Experimental design

The experimental design was a fully replicated design crossing two radiation levels and three soil water stress levels. The two radiation levels of 70% and 20% PAR (photosynthetically active radiation, as percent incident radiation above the greenhouse) were obtained by greenhouse interception and the addition of a shading net throughout the experiment. REW at a given time was fixed as identical for all species and calculated using the following equation:

Equation 15 : REW_t

$$REW_t = (SWC_t - SWC_{WP}) / (SWC_{FC} - SWC_{WP})$$

Where: SWC_t = Soil water content at a given time t

SWC_{FC} = Soil water content at field capacity

SWC_{WP} = Soil water content at permanent wilting point

Levels of soil water stress corresponded to:

- stress-free conditions: 100% of field capacity,
- low stress conditions: 40% REW, threshold for soil water deficit (Black 1979, Bréda *et al.* 1995b)
- high stress conditions: 20% REW

Water stress was applied during three measurement sessions: between ordinate date 211-214 (30 Jul. to 2 Aug. 2013), 217-220 (5 to 8 Aug. 2013) and 260-263 (17 to 20 Sep. 2013), hereafter annotated S1, S2 and S3, respectively. On the evening before these sessions, soil water content was adjusted to reach the chosen water stress levels by different waterings, and no watering was done over the following days corresponding to the measurement sessions. The rest of the year, pots were watered to field capacity.

The three levels of water stress were applied under the two radiation levels, resulting in 6 modalities (2 levels of radiation \times 3 levels of water stress). Each modality was applied to the four plant species plus a bare soil control, and 8 repetitions were set up, giving a total of 240 pots in the greenhouse (6 modalities \times (4 species + 1 bare soil) \times 8 repetitions = 240). In parallel, three pots per species were installed outdoors (i.e. 100% radiation) and maintained at field capacity as absolute controls. During S3, ET was not measured on controls due to rainy conditions.

2.3. Assessment of plant water stress

Soil water content (SWC, %) and temperature (T_{soil} , °C) in the pots were measured every 5 minutes from Jun. to Sep. by soil water content reflectometers (CS616, Campbell Scientific, USA) and copper-constantan thermocouples, respectively, connected to a datalogger (CR1000, Campbell Scientific, USA). The water content reflectometer measures a wave length period (Pa) in microseconds. A specific calibration was applied using pot soil texture and T_{soil} corrections according to the manufacturer's equation in order to improve SWC

accuracy (Equation 16 and Equation 17). SWC was measured in one pot per species and per modality for stress-free and high-stress water levels.

Equation 16 : Pa_t

$$Pa_t = Pa + (20 - T_{soil}) \times (0.526 - 0.052 \times Pa + 0.00136 \times Pa^2)$$

Equation 17 : SWC

$$SWC = -0.07458 \times Pa_t^2 + 5.39265 \times Pa_t - 67.30099$$

Predawn leaf water potential (Ψ_p) of the plants was measured at the end of each session for each modality. Small stems for *C. vulgaris* and leaves for the other three species were sampled before sunrise, and water potential was measured in a Scholander chamber (Model 600, P.M.S. Instruments Co., USA) The relation between SWC and predawn water potential (Equation 18) allowed to determine permanent wilting point ($\Psi_p = -1.6$ MPa) at 14% SWC for the four species.

Equation 18 : $SWC = f(\Psi_p)$

$$SWC = -1 / (0.036007 + 0.028009 \times \text{sqrt}(\Psi_p)) \quad r^2 = 0.67^{***} \quad n=48$$

2.4. Evapotranspiration (ET) measurements

ET measurements were carried out over the three successive days following application of the water stress for each session. ET corresponded to soil evaporation and plant transpiration, whereas soil evaporation was limited by the layer of siliceous stone above the soil surface and shading by the plant foliage. Despite this protection, on average, soil evaporation (without shading by the plant foliage) came to 25% with 1.02 ± 0.64 mm.day⁻¹ of pot area. Daily ET was calculated as the difference between initial pot weight (measured in the morning) and pot weight after 24 hours, measured using a dynamometer (HCB50K20, Kern, Germany).

2.5. Environmental measurements

Air temperature (T_{air} , °C) and relative humidity (RH_{air} , %) were measured every 5 minutes in each light condition by four USB dataloggers (LOG32, Dostmann Electronic, Germany) under the greenhouse and one USB Datalogger outdoors. T_{air} and solar radiation (SR, kJ.m⁻²) were also measured by a copper-constantan thermocouple and a pyranometer (SP1110, Campbell Scientific, USA), respectively, both connecting to a datalogger (CR1000, Campbell Scientific, USA). Daily potential evapotranspiration (PET_{tunc} , mm, Equation 11) (Turc 1961) was calculated from mean daily temperature (T_{air}) and total daily solar radiation (SR).

Daily vapour pressure deficit (VPD, kPa) was calculated as the difference between saturated (P_{sat} , Equation 13) and effective water vapour pressure of the air (P_{air} , Equation 14) (cf. WMO 2008, von Arx *et al.* 2013) .

2.6. Allometric relation

To compare ET between species of different size and architecture, ET was expressed in millimetres of water per day and per square metre of foliar area of each potted plant. As it was wholly impractical to measure foliar area on all plants, we used allometric relations between leaf area measured at the end of the summer and species-specific morphological traits or biomass (based on the better statistical model) established on a subset of plants. Leaf samples (with stem for *C. vulgaris*) were scanned, and leaf area was measured by an image analysis system (WinFolia, Regent Instruments Inc., Canada).

When differences were found in the allometric relations between lighted and shaded leaves, such as for *M. caerulea* and *C. vulgaris*, different models were established. Leaf area of *C. vulgaris* was corrected by a coefficient between exact leaf area (measurement on 160 leaves under a microscope) and leaf area with stem on the scan. On average, these coefficients were 0.87 ± 0.07 and 0.73 ± 0.10 for lighted and shaded plants, respectively. We obtained the following allometric relations:

Equation 19 : For *P. aquilinum*

$$L_{\text{area}} = 0.0308 x^{2.3473} \quad r^2=0.93*** \quad n=34 \quad x: \text{frond length (cm)}$$

Equation 20 : For *R. sect. fruticosi*

$$L_{\text{area}} = 2.03x + 1124.54 \quad r^2=0.77*** \quad n=20 \quad x: \text{total cane length (cm)}$$

Equation 21 : For *M. caerulea*, lighted plants

$$L_{\text{area}} = 164.43.45x^{1.0796} \quad r^2=0.61** \quad n=11 \quad x: \text{total leaf biomass (g)}$$

Equation 22 : For *M. caerulea*, shaded plants

$$L_{\text{area}} = \text{sqrt}(-553744 + 62538x^2) \quad r^2=0.78*** \quad n=10 \quad x: \text{total leaf biomass (g)}$$

Equation 23 : For *C. vulgaris*, lighted plants

$$L_{\text{area}} = 177.11e^{x \cdot 0.036} \quad r^2=0.99*** \quad n=6 \quad x: \text{total biomass (g)}$$

Equation 24 : For *C. vulgaris*, shaded plants

$$L_{\text{area}} = 21.71 x^{1.13} \quad r^2=0.96*** \quad n=7 \quad x: \text{total biomass (g)}$$

For two species, two measurement sessions of length cane (*R. sect. Fruticosi*) and frond (*P. aquilinum*) in mid-summer (for S1 and S2) and late-summer (for S3) made it possible to factor in variations in leaf area. For the two other species, these variations were negligible.

2.8. Data analysis

All data were analysed with R software (R Development Core Team 2013). Effects of radiation and soil water stress on ET were tested by two-way analysis of variance (ANOVA) factoring in interactions between radiation and soil water stress levels (fixed effects, random effects = 8 replications). Data from the three water stress sessions were analysed separately as they cannot be considered as a repeated experiment due to variations in prevailing climate prevailing during the three water stress periods. When a result was significant, modalities were compared by a Tukey test. Model postulates (normality, homoscedasticity) were checked by graphic validation. If postulates were not respected, data were transformed (square root, logarithmic and arctangent of square root). Allometric relations and relations between ET and VPD or times were established with linear and non-linear models. The best-model fit was selected on the r^2 value when the model was significant. All tests were realized with 5% error risk.

3. Results

3.1. Climate demand and water stress undergone by plants

On average, the daylight temperatures were 30% higher under the greenhouse than outdoors at $30 \pm 8^\circ\text{C}$ during S1 and S2 and $25 \pm 9^\circ\text{C}$ during S3. Average daylight temperature average was homogeneous in the greenhouse (i.e. between the shaded and lighted parts). PET_{tunc} was halved between the first two sessions and the third session (Tableau 8). As radiation is a climatic variable used in the PET_{tunc} calculation, the reduction of radiation in greenhouse modalities (70% and 20% radiation) resulted in a significant decrease in PET_{tunc} compared to outdoors (100% radiation) (Tableau 8).

Tableau 8: PET_{turc} (mm) during the three sessions. Uppercase indicates statistically significant difference between sessions and lowercase indicates statistically significant difference between modalities (ANOVA, P<0.05).

	Session 1	Session 2	Session 3
100% radiation	4.6 ± 1.2 (a) ^A	4.9 ± 0.5 (a) ^A	2.1 ± 0.7 (a) ^B
70% radiation	3.9 ± 0.9 (a) ^A	4.2 ± 0.5 (a) ^A	2.1 ± 0.7 (a) ^B
20% radiation	1.5 ± 0.3 (b) ^A	1.6 ± 0.1 (b) ^A	0.9 ± 0.2 (b) ^B

Intensity of plant water stress was studied by measuring predawn leaf water potential (Ψ_p) at the end of each session and determining the wilting point. During S1, conditions were not sufficient to reach a low Ψ_p , and no difference was observed between the three levels of REW (Figure 22, e).

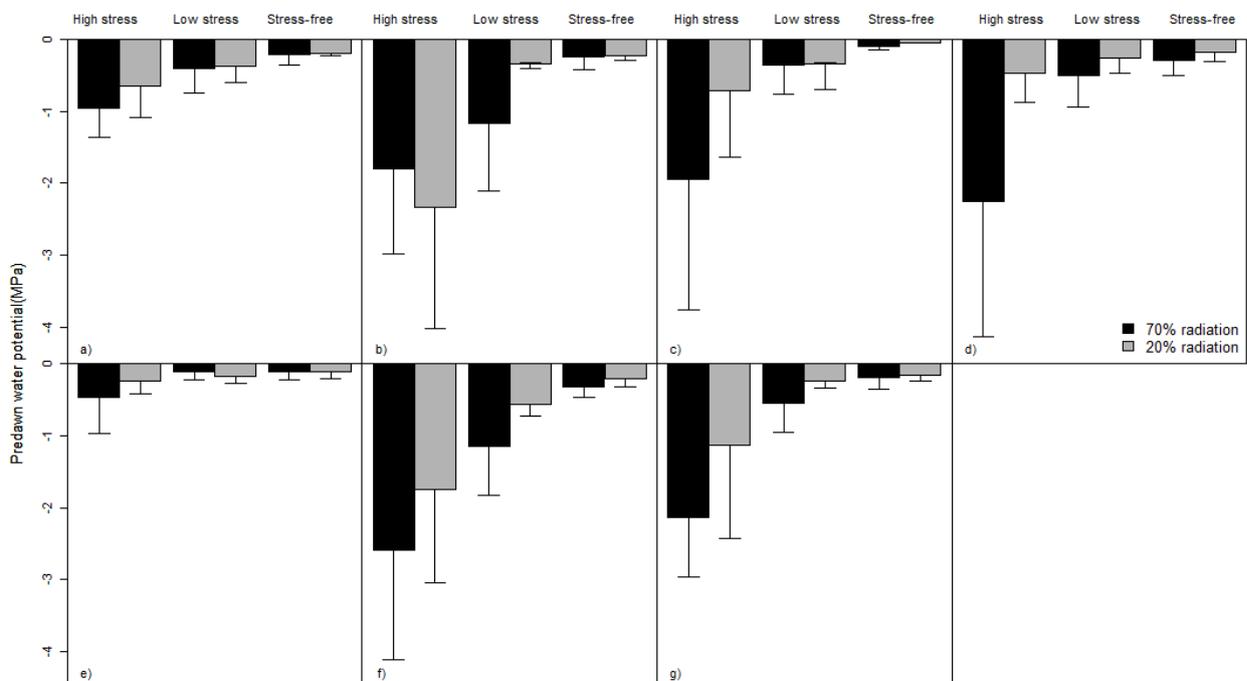


Figure 22 : Average (\pm SD) of predawn leaf water potential relative to watering regime per species a) *Pteridium aquilinum*, b) *Molinia caerulea*, c) *Rubus sect. Fruticosi*, d) *Calluna vulgaris*, and per session e) S1, f) S2, g) S3 under 20% radiation (grey) and 70% radiation (black).

In contrast, for S2 and S3, plants showed a gradual Ψ_p in relation to watering regime: Ψ_p (-0.2 ± 0.1 MPa) was close to zero for the water stress-free modality, intermediate (-0.6 ± 0.5 MPa) at the low water stress level, and lowest (-1.9 ± 1.2 MPa) at the high water stress level ($P < 0.001$) (Figure 22, f, g). Except for *P. aquilinum*, Ψ_p was similar between

species at the same water stress regimes. For *P. aquilinum*, as conditions did not allow it to reach its wilting point ($\Psi_p = -1.5$ MPa), it underwent different levels of stress for the different REW levels, reaching $\Psi_p \approx -1$ MPa for the high water stress modality (Figure 22, a). Ψ_p was not significantly different between radiation levels was highly variable within modalities.

3.2. Plant leaf area

In general, *P. aquilinum* showed the highest leaf area per pot, followed by *R. Sect. Fruticosi*, and *M. caerulea* which had similar leaf areas, and *C. vulgaris* which showed the lowest leaf area (comparison of species for a same modality, Tableau 9). Only *P. aquilinum* showed a change in leaf area with radiation availability ($P < 0.001$). On average, the leaf area of *P. aquilinum* was three-fold higher under 20% available solar radiation compared to 100% available solar radiation. Water stress level had no effect on leaf area in any species studied here, but the water stress was only applied during short periods.

Tableau 9: Leaf area (average \pm SD in m² per pot) of the four species under different levels of water stress and available solar radiation. Lowercase letters in brackets indicate statistically significant difference between modalities for a species and uppercase letters statistically significant difference between species for a same modality (ANOVA, $P < 0.05$).

		<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Rubus sect. Fruticosi</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Calluna vulgaris</i>
20% radiation	Stress-free	0.72 \pm 0.22 (a) ^A	0.33 \pm 0.11 (ab) ^B	0.24 \pm 0.06 (a) ^B	0.09 \pm 0.03 (a) ^C
	Low stress	0.64 \pm 0.14 (ab) ^A	0.28 \pm 0.05 (ab) ^B	0.27 \pm 0.08 (a) ^B	0.07 \pm 0.04 (a) ^C
	High stress	0.58 \pm 0.19 (abc) ^A	0.25 \pm 0.02 (b) ^B	0.20 \pm 0.05 (a) ^B	0.12 \pm 0.06 (a) ^C
70% radiation	Stress-free	0.49 \pm 0.13 (abcd) ^A	0.34 \pm 0.05 (a) ^B	0.27 \pm 0.05 (a) ^{BC}	0.16 \pm 0.11 (a) ^C
	Low stress	0.39 \pm 0.12 (bcd) ^A	0.30 \pm 0.05 (ab) ^{AB}	0.26 \pm 0.06 (a) ^B	0.10 \pm 0.06 (a) ^C
	High stress	0.33 \pm 0.09 (cd) ^A	0.29 \pm 0.02 (ab) ^A	0.25 \pm 0.06 (a) ^A	0.11 \pm 0.07 (a) ^B
100% radiation	Stress-free	0.23 \pm 0.15 (d) ^A	0.29 \pm 0.07 (ab) ^A	0.20 \pm 0.07 (a) ^{AB}	0.07 \pm 0.01 (a) ^B

3.3. Evapotranspiration

On the whole, ET decreased when radiation level decreased and/or soil water stress increased ($P < 0.001$). ET was two-fold higher in 100% REW (stress-free) compared to 20% REW (high stress). Focusing on the radiation effect for the stress-free modality only, ET was 44% and 55% lower at 70% and 20% radiation level, respectively, compared to 100% radiation. At the end of the summer (S3), climatic water demand decreased (Tableau 8) leading to concomitant decrease ET (Figure 23).

Species showed different ETs and sensitivities to water stress and radiation levels. On average, *C. vulgaris* ET was 2.5, 3.0 and 4.6 times higher than *R. sect. Fruticosi*, *M. caerulea*

and *P. aquilinum* ET, respectively. Conversely, *P. aquilinum* often showed the lowest ET for a modality. *R. sect. fruticosi* and *M. caerulea* showed intermediate and similar ET in most modalities (Tableau 10).

C. vulgaris ET showed no significant difference between water stress and radiation levels within a measurement session, with a mean ET of 3.0 ± 2.0 , 4.2 ± 1.6 and 1.1 ± 1.0 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area in S1, S2 and S3, respectively. Under high soil water stress, *M. caerulea* transpired more in shaded conditions (0.37 ± 0.26 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area) than in lighted conditions (0.30 ± 0.1 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area) (S1 and S2, Tableau 10).

Tableau 10: Species evapotranspiration (average \pm SD in mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area) for the different modalities and the three sessions. Letters in brackets indicate statistically significant difference between modalities for a same session and capital letters indicate statistically significant difference between species for a same modality (ANOVA, P<0.05)

			<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Rubus sect. Fruticosi</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	
S1	20% radiation	Stress-free	0.70 \pm 0.60 (bc) ^C	1.35 \pm 0.30 (b) ^B	0.98 \pm 0.16 (a) ^B	2.84 \pm 1.50 (a) ^A	
		Low stress	0.51 \pm 0.22 (bc) ^C	1.12 \pm 0.25 (b) ^B	0.91 \pm 0.49 (a) ^{BC}	2.54 \pm 1.43 (a) ^A	
		High stress	0.43 \pm 0.29 (c) ^C	0.94 \pm 0.15 (b) ^B	0.82 \pm 0.26 (a) ^B	2.77 \pm 2.73 (a) ^A	
	70% radiation	Stress-free	0.84 \pm 0.15 (ab) ^C	2.03 \pm 0.35 (a) ^A	1.17 \pm 0.28 (a) ^{BC}	2.80 \pm 2.17 (a) ^A	
		Low stress	0.45 \pm 0.14 (bc) ^C	1.22 \pm 0.39 (b) ^B	0.98 \pm 0.23 (a) ^B	3.66 \pm 2.58 (a) ^A	
		High stress	0.50 \pm 0.22 (bc) ^B	1.20 \pm 0.21 (b) ^A	0.47 \pm 0.12 (b) ^B	2.63 \pm 2.17 (a) ^A	
	100% radiation	Stress-free	2.33 \pm 1.69 (a) ^{AB}	2.38 \pm 0.28 (a) ^{AB}	1.41 \pm 0.63 (a) ^B	4.36 \pm 0.49 (a) ^A	
	S2	20% radiation	Stress-free	0.80 \pm 0.57 (bc) ^C	1.45 \pm 0.37 (b) ^{AB}	1.10 \pm 0.24 (ab) ^B	2.36 \pm 0.56 (ab) ^A
			Low stress	0.36 \pm 0.21 (cd) ^C	0.83 \pm 0.15 (c) ^B	0.82 \pm 0.55 (bc) ^B	2.41 \pm 1.26 (ab) ^A
High stress			0.23 \pm 0.21 (d) ^C	0.42 \pm 0.30 (d) ^{BC}	0.51 \pm 0.30 (c) ^B	1.55 \pm 0.80 (ab) ^A	
70% radiation		Stress-free	1.11 \pm 0.20 (ab) ^C	2.22 \pm 0.51 (a) ^{AB}	1.51 \pm 0.35 (a) ^{BC}	3.16 \pm 2.32 (ab) ^A	
		Low stress	0.41 \pm 0.18 (cd) ^C	0.79 \pm 0.10 (c) ^B	0.67 \pm 0.19 (bc) ^B	2.94 \pm 2.14 (ab) ^A	
		High stress	0.54 \pm 0.16 (bc) ^{AB}	0.30 \pm 0.13 (d) ^{BC}	0.27 \pm 0.10 (d) ^C	1.48 \pm 1.64 (b) ^A	
100% radiation		Stress-free	2.44 \pm 1.21 (a) ^{AB}	2.43 \pm 0.71 (a) ^{AB}	1.87 \pm 0.50 (a) ^B	4.40 \pm 0.54 (a) ^A	
S3		20% radiation	Stress-free	0.25 \pm 0.09 (ab) ^C	0.64 \pm 0.29 (ab) ^B	0.63 \pm 0.12 (ab) ^B	1.43 \pm 0.62 (a) ^A
			Low stress	0.18 \pm 0.07 (b) ^C	0.44 \pm 0.12 (b) ^B	0.49 \pm 0.27 (bc) ^B	1.12 \pm 0.45 (a) ^A
	High stress		0.15 \pm 0.09 (b) ^B	0.40 \pm 0.10 (b) ^A	0.24 \pm 0.13 (d) ^{AB}	0.55 \pm 0.44 (a) ^A	
	70% radiation	Stress-free	0.50 \pm 0.14 (a) ^B	0.95 \pm 0.18 (a) ^A	0.94 \pm 0.23 (a) ^A	1.72 \pm 1.60 (a) ^A	
		Low stress	0.29 \pm 0.19 (ab) ^B	0.52 \pm 0.24 (b) ^B	0.51 \pm 0.13 (bc) ^B	1.58 \pm 1.40 (a) ^A	
		High stress	0.18 \pm 0.15 (b) ^A	0.20 \pm 0.15 (c) ^A	0.33 \pm 0.10 (cd) ^A	0.65 \pm 0.75 (a) ^A	

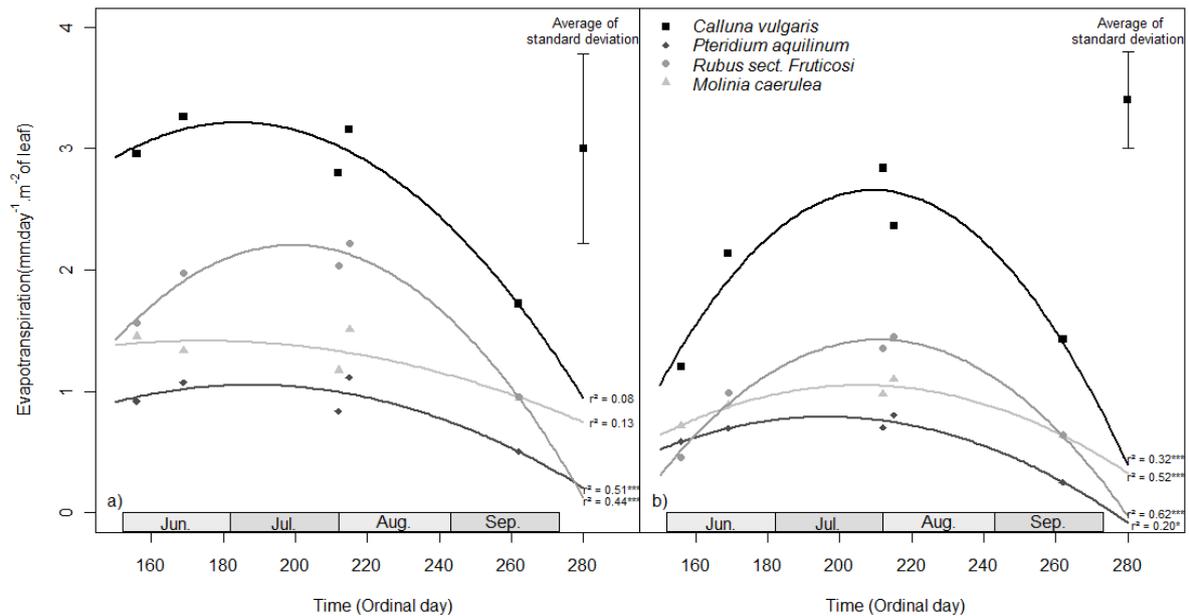


Figure 23: Evapotranspiration for the 3 sessions in water stress-free modalities under (a) 70% and (b) 20% incident radiation for the four species studied. Performances of the models were expressed by r^2 and p-value: *** <0.001, ** <0.01, * <0.05.

3.4. Species responses to climate demand in interaction with soil water stress

At field capacity, ET by *R. sect. Fruticosi* and *P. aquilinum* showed a humped model relative to VPD, and peaked at 2.6 and 2.8 kPa, respectively. ET by *M. caerulea* and *C. vulgaris* increased linearly with VPD between 0.8 and 3.6 kPa (Figure 24, a). When soil water content became limited (Figure 24, b), *M. caerulea* and *C. vulgaris* showed a shift in response curves to VPD. ET by *C. vulgaris* adopted a humped model relative to VPD peaking at 2.3 kPa (2.1 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf). ET by *M. caerulea* did not exceed 0.5 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area (on average) and did not show any relation with VPD. *R. sect. Fruticosi* and *P. aquilinum* still showed a humped model relative to VPD but the amplitude of ET was reduced by 62% and 34%, respectively (Figure 24, b).

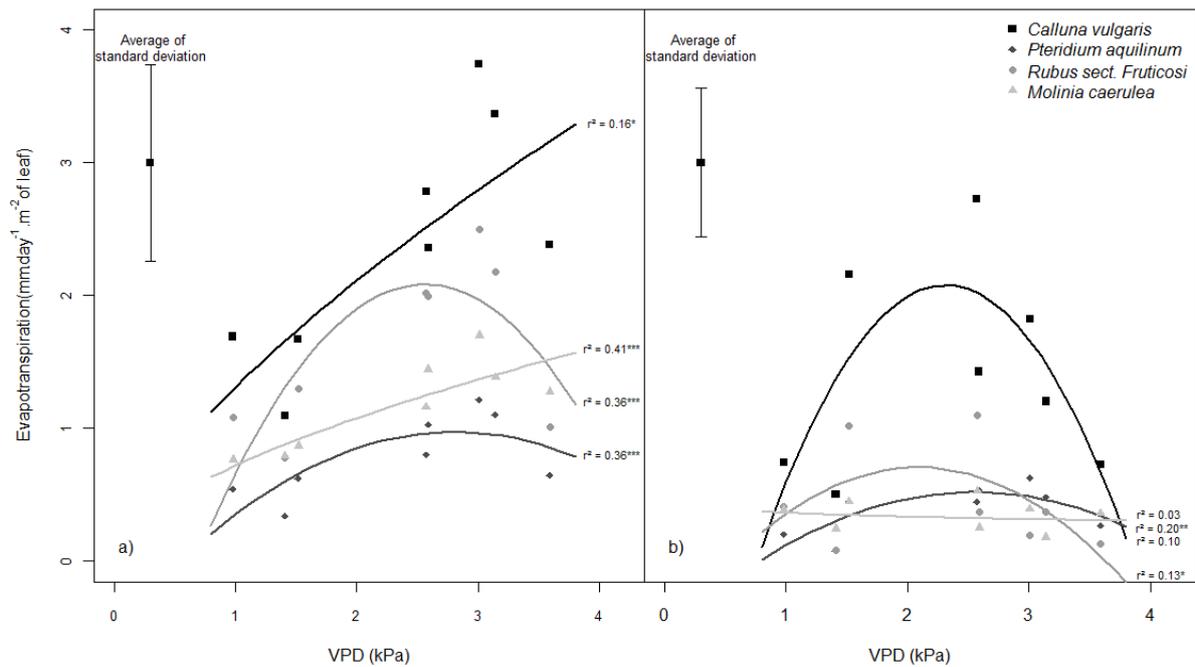


Figure 24 : Evapotranspiration ($\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ of leaf area) under 70% radiation as a function of VPD (a) at field capacity and (b) at high water stress (0.2 REW) for the four species studied. Performances of the models were expressed by r^2 and p-value: *** <0.001 , ** <0.01 , * <0.05 .

4. Discussion

This trial tested two hypotheses: whether the four plant functional types present different ET levels, and whether radiation and water availability affect plant response strategies. Different radiation levels were obtained using shading nets and different levels of water stress were obtained by water irrigation (REW). Results showed that *C. vulgaris*, *M. caerulea*, *R. sect. Fruticosi*, and *P. aquilinum* show different ET levels and strategies under drought conditions.

4.1. Comparison of ET between species

C. vulgaris showed higher ET on a leaf area basis ($\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ of leaf area) than the three others species ($C. vulgaris > M. caerulea = R. sect. Fruticosi > P. aquilinum$, Tableau 10). These results confirmed our first hypothesis: ET was different between the four studied species. Indeed, forest understorey vegetation ET depends on species composition. Gordon *et al.* (1999) also found that *C. vulgaris* consumed more water than *P. aquilinum*. *M. caerulea* ET was lower than *C. vulgaris* ET but higher than *P. aquilinum* ET (Tableau 10). This result is in accordance with Loustau and Cochard (1991) and Roberts *et al.* (1980) who measured *M. caerulea* ET at $0.89 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$ (LAI of 1.2 in *Pinus pinaster* stands) and *P. aquilinum* ET at

0.51 mm.day⁻¹ (LAI of 1.1 in *Pinus sylvestris* stands), respectively, despite different environmental conditions between these two studies. Like *M. caerulea*, *R. sect. Fruticosi* ET was also intermediate between *C. vulgaris* and *P. aquilinum* (Tableau 10). *R. sect. Fruticosi* ET under 100% radiation and water stress-free conditions was 2.4 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area, and comparable to the ET of *Rubus idaeus* (2 mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area) measured by Neocleous and Vasilakakis (2007).

4.2. Species responses relative to radiation levels

Radiation level had effects on ET in all plants except *C. vulgaris* (Tableau 10). For *R. sect. Fruticosi*, *M. caerulea* and *P. aquilinum*, ET increased with increasing radiation. In general, radiation drives temperature and air relative humidity (Barbier *et al.* 2008). However, in our greenhouse conditions, we recorded similar temperatures and air relative humidity between both radiation levels. Nevertheless, climatic demand expressed by PET_{turc} was significantly lower under 20% than 70% radiation (Tableau 8) as PET_{turc} was calculated from radiation. In true forest conditions, shading together with lower temperatures and higher relative humidity, could likely even reduce understorey vegetation ET even further. Our results validate the third hypothesis that shade conditions reduce understorey vegetation ET.

4.3. Species responses relative to soil water stress and climatic demand

In agreement with the second hypothesis, ET response to soil water availability was different between the four species. We observed two different ET strategies: one where ET by *M. caerulea*, *R. sect. Fruticosi*, and *P. aquilinum* decreased with increasing water stress, and the other where ET by *C. vulgaris* (Ericaceae) remained relatively constant regardless of radiation and water conditions. The first strategy can be dubbed a water saver strategy, the second a water spender strategy (Levitt 1972). Water savers limit water consumption through stomatal closure or reduction of leaf area, e.g. when soil water availability is low, whereas water spenders keep up a high transpiration rate under drought conditions *via* low shoot-root ratio, high water uptake efficiency, or deep rooting. Levitt (1972) made it clear that water spenders could switch strategy and become water savers during extreme drought.

M. caerulea like most graminoids, has morphological and physiological plasticities typical of water savers (Aerts *et al.* 1991, Taylor *et al.* 2001), such as leaf rolling to reduce transpiration (Renard and Demessemacker 1983). However, *M. caerulea* also has a low shoot-root ratio

with a dense and fasciculated root system and high water uptake efficiency (Aerts *et al.* 1991, Coll *et al.* 2003). *M. caerulea* may therefore be a water spender converted to water saver, as its ET response to VPD changed from a linear increase at field capacity to a humped model under water stress. The strategy change is also consistent with a Ψ_p close to -2 MPa in water stress condition at the end of the water stress session, i.e. a relatively negative water potential but without plant damage, indicating stomatal closure before any dramatic loss in water conductivity. Loustau and Cochard (1991) explained that stomatal conductance by *M. caerulea* stays insensitive to VPD when lower than 3 kPa. Other studies have shown that *M. caerulea* decreased stomatal conductance exponentially with VPD when over 1 kPa by closing their stomata (Otieno *et al.* 2012).

P. aquilinum was the most sensitive of the four species to low soil water availability, and also presented a rapid decrease in ET with increasing VPD (humped response model, Figure 24). Stomatal conductance by *P. aquilinum* was faintly sensitive to VPD according to Roberts *et al.* (1980), in contrast to soil water availability (Hollinger 1987). As a result, the predawn water potential of *P. aquilinum* never dropped below -1 MPa. Hollinger (1987), Marrs and Watt (2006) claim that *P. aquilinum* is relatively drought-tolerant due to its thick cuticle and pinnae rigidity. *P. aquilinum* also has the ability to store up to 6 mm water in the rhizome (Smith 1986 in Gordon *et al.* 1999). During a drought, *P. aquilinum* is able to increase its water use efficiency, contrary to *C. vulgaris* which continues to consume a lot of water (Gordon *et al.* 1999). Despite these traits, *P. aquilinum* still showed signs of wilting at low predawn water potential, possibly due to in-greenhouse temperatures, as *P. aquilinum* is not thought to tolerate high temperature (Miller and Gates 1967, Marrs and Watt 2006). Dumas (2002) reported that *P. aquilinum* did not stand up to atmospheric drought, the fronds wither, but the plant survives.

Consistent with the findings of Fotelli *et al.* (2001), *R. sect. Fruticosi* ET decreased with increasing soil water stress. Like *P. aquilinum*, *R. sect. Fruticosi* also showed a humped model as a function of VPD (Figure 24). According to several authors (Roberts *et al.* 1984, Waring and Schlesinger 1985, Wherley and Sinclair 2009), stomatal conductance is decreased when VPD increases. However, even with this strategy, *R. sect. Fruticosi* showed higher ET than *M. caerulea* at VPD between 1.1 and 3.5 kPa.

C. vulgaris ET increased with VPD suggesting that peak ET could be reached at a VPD over 4 kPa under non-limiting soil water content. Under high soil water stress, *C. vulgaris* adopted a humped model but with a relatively high ET at a VPD of 2.3 kPa compared with the other

species. Tan *et al.* (1978) also found that the ET response of *Gaultheria shallon* (another ericaceous species) to VPD was a humped model with ET decreasing when soil water stress increased.

Iida *et al.* (2009) showed that the VPD below the tree canopy was the main factor controlling understorey ET. Indeed, ET by understorey species appeared more sensitive to VPD than soil water availability, as the mini-max ET differential was practically two-fold higher (mean = 1.8) for VPD than REW levels. The effect of soil water stress on ET response to VPD increased with increasing VPD (up to a VPD of 3.1 kPa), again except for *C. vulgaris* (Figure 25) that seems insensitive. Drought had a little influence on plant ET when VPD was low.

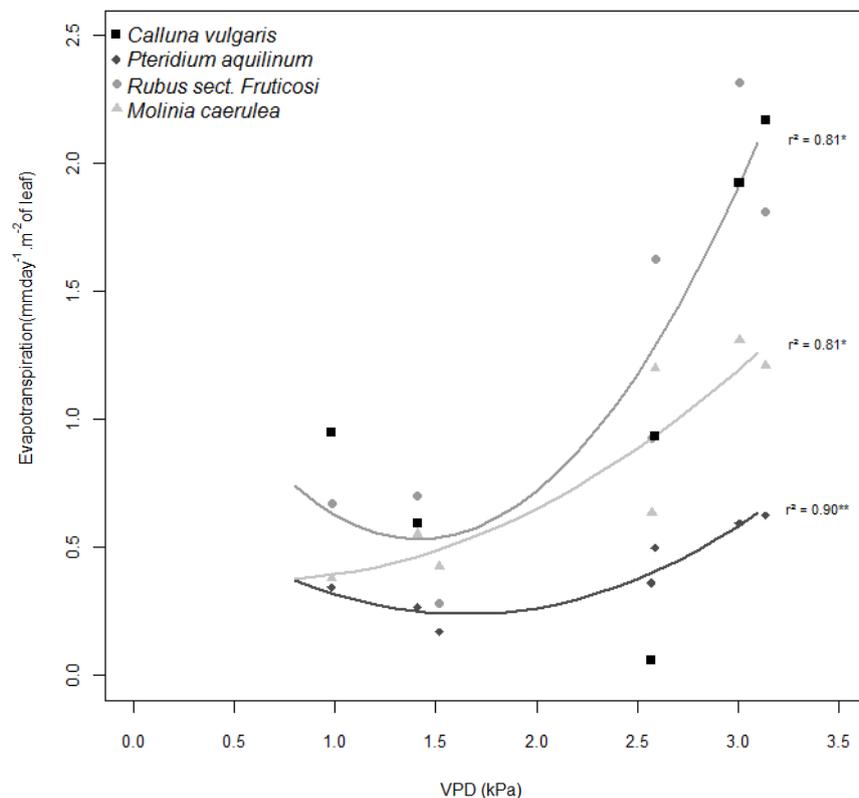


Figure 25 : Difference between evapotranspiration (mm.day⁻¹.m⁻² of leaf area) at field capacity and at high water stress (0.2 REW) under 70% radiation as a function of VPD (0.8-3.1 kPa) for the four species studied. Performances of the models were expressed by r^2 and p-value: *** <0.001, ** <0.01, * <0.05. We found no significant model fit for *C. vulgaris*.

It is important to note that the VPD gradient was not obtained at a constant temperature. VPD and temperature are positively correlated, which means any decrease ET at high VPD could be linked or co-linked to a temperature inhibition effect, especially since, *M. caerulea* and *C. vulgaris* share a large range of temperature tolerance whereas, *R. fruticosus* and *P. aquilinum* only score a 5 on the Ellenberg scale for temperature (Ellenberg *et al.* 1992).

4.4. Implications of the four plant functional types for forest-stand water balance

This experiment revealed two strategies concerning the ET of the four functional types. Ericaceae and graminoids tend to emerge as water spenders whereas, ferns and *Rubus sp.* tend to emerge as water savers. This means that composition of the understorey vegetation could change the contribution of understorey to total stand ET and competition with trees for the water resource.

High SWC and understorey VPD could prevail in forests at the beginning of the growth season when the tree canopy has a lower LAI. During this period, understorey ET is at a peak (Bréda and Peiffer 1999, Wilson *et al.* 2000, Iida *et al.* 2009), which accelerates the risk of water shortage for the rest of the growing season, especially for Ericaceae and graminoids which rapidly increase their ET with increasing VPD when soil water is not limited (Figure 24, a).

In addition, there are several reports to suggest that understorey contribution to total stand ET is highest during drought periods (Roberts *et al.* 1980), and that the results found here appear to corroborate this pattern. Despite a REW less than 0.4, all four understorey species studied here continued to evapotranspire (Tableau 10). Moreover, the ET rate of *C. vulgaris* evolved little if at all with soil water stress. The understorey species *P. aquilinum* or *M. caerulea* have been reported as less sensitive to high VPD than trees and their presence has been cited as factor of the high contribution of understorey ET to total stand ET during drought periods (Roberts *et al.* 1984, Hollinger 1987, Diawara *et al.* 1991).

ET is also shaped by factors other than radiation, VPD and SWC only. Fertilization like nitrogen deposition (Friedrich *et al.* 2012) or biotic competition/interaction with neighbouring vegetation (Gordon *et al.* 1999) can also change ET responses in understorey vegetation.

Few studies have measured the maximum daily ET in trees per leaf area unit. Here, in optimal conditions (100% radiation at field capacity), the average ET of the four species was $2.8 \pm 1.2 \text{ mm.day}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ of leaf area, which is higher than the ET of some trees (Tableau 11).

Tableau 11 : Maximum recorded daily transpiration of tree per leaf area unit. Data cited from Wullschlegler *et al.* (1998). Methods used were either weighing lysimeters and large-tree potometers (L/P) or thermal balance and heat dissipation methods (TM).

Species	Method	Height (m)	Diameter (cm)	Leaf area (m ²)	Water use (kg.day ⁻¹)	Transpiration per leaf area (mm.day ⁻¹ .m ⁻² of leaf area)	References
<i>Abies amabilis</i>	TM	18	40	151	98	0.6	Martin <i>et al.</i> (1997)
<i>Picea abies</i>	TM	25	36	447	175	0.4	Herzog <i>et al.</i> (1995)
<i>Pinus radiata</i>	L/P	6	\	265	150	0.6	Edwards (1986)
<i>Pinus radiata</i>	TM	25	42	300	349	1.2	Teskey and Sheriff (1996)
<i>Populus x euramericana</i>	L/P	5	\	26	109	4.2	Edwards (1986)
<i>Salix fragilis</i>	TM	\	\	42.5	103	2.4	Ěermák <i>et al.</i> (1984)
<i>Salix matsudana</i>	L/P	5	\	28	106	3.8	Edwards (1986)

Ultimately, we would have to take into account the actual LAI of these plants in the field, which could be quite different from LAI in pots. According to some authors, the LAI of understorey vegetation represents a large share of whole-stand LAI, and often equals or surpasses the LAI of overstorey vegetation (Blanken *et al.* 1997, Hamada *et al.* 2004, Iida *et al.* 2009, Gonzalez *et al.* 2013). The cover of understorey vegetation, and in particular the four species used in this experiment may prove very important with high leaf areas, even under shade conditions (Gaudio *et al.* 2011a, Balandier *et al.* 2013). In these conditions, the high LAI and ET of understorey species can explain the high contribution of understorey to whole-stand ET.

5. Conclusion

Les quatre types fonctionnels montrent une réponse différente à un stress hydrique édaphique et atmosphérique. Les éricacées et les graminées ne régulent pas leur évapotranspiration avec l'augmentation de VPD lorsque la réserve hydrique du sol n'est pas limitante. *Calluna vulgaris* a le taux d'évapotranspiration journalière le plus élevé (par unité de surface foliaire), suivi par ordre décroissant par *Rubus sect. Fruticosi*, *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum* qui apparaît finalement comme l'espèce la plus conservatrice en termes d'évapotranspiration. Cette étude étend les connaissances actuelles sur l'évapotranspiration des espèces de sous-bois et souligne l'importance d'identifier l'espèce composant la strate herbacée au même titre que la strate arborée dans les modèles d'évapotranspiration.

Chapitre 5 : Rôle de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau du peuplement

1. Introduction

La strate herbacée (fougère aigle et molinie) représente une forte proportion de la surface transpirante totale du peuplement voire plus de la moitié au faible LAI de la strate arborée (cf. chapitre 3) avec une biomasse produite non négligeable (6.8 % et 27.4 % de la biomasse totale aérienne et racinaire, Gonzalez *et al.* 2013). En fonction de la profondeur de sol, les systèmes racinaires des deux strates peuvent être distribués dans les mêmes horizons et donc partager la même ressource hydrique (Whitehead *et al.* 1994, Ohta *et al.* 2001, Bakker *et al.* 2006). En période de sécheresse, les deux strates seraient donc en compétition pour la même ressource hydrique, or la fougère aigle et la molinie ont de fortes capacités compétitrices (Aerts *et al.* 1991, Dumas 2002, Marrs and Watt 2006).

Dans le chapitre 3, nous avons constaté que la diminution du LAI de la strate arborée engendre une augmentation du LAI de la strate herbacée et de la demande climatique dans le sous-bois.

Dans ce contexte, la consommation en eau de la strate herbacée pourrait aggraver la sécheresse estivale subie par la strate arborée. Les objectifs de cette étude sont de mesurer l'effet de la strate herbacée sur la ressource hydrique et son impact sur le stress hydrique estival le long d'un gradient de LAI de la strate arborée. Par ailleurs, l'évapotranspiration par unité de surface de la molinie étant supérieure à celle de la fougère aigle (cf. chapitre 4) nous pouvons émettre l'hypothèse que la présence de la molinie aura un effet plus important sur la teneur en eau du sol que la présence de la fougère aigle.

2. Matériels et méthodes

2.1. Mesure directe de la transpiration de la strate herbacée

L'évapotranspiration a été mesurée à l'aide de la chambre de transpiration (cf. chapitre 2). La mesure a été réalisée pendant 2 minutes toutes les heures de 8h30 à 18h30 à six endroits d'un dispositif (3 par placettes) par jour. Les mesures ont été effectuées sur huit journées et quatre dispositifs choisis pour leurs LAI de la strate arborée contrastés. L'évapotranspiration a été calculée pour chaque mesure selon la formule ci-dessous d'après

Najjar et Biron (1998) *in* Bréda and Peiffer (1999). L'évapotranspiration journalière du sous-bois a été obtenue par l'intégration sur l'ensemble de la journée des mesures horaires (Annexe).

Equation 25 : ET (Najjar and Biron 1998 in Bréda and Peiffer 1999)

$$ET = \frac{V}{R \times T \times A} \times \left[\frac{dP_w}{dt} - \left(\frac{P_w}{T} \times \frac{dT}{dt} \right) \right]$$

Avec : ET = évapotranspiration ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

T = température de l'air dans la chambre ($^{\circ}\text{K}$)

dT/dt = taux d'accroissement de la température ($^{\circ}\text{K} \cdot \text{s}^{-1}$)

P_w = pression de vapeur dans la chambre (Pa)

dP_w/dt = taux d'accroissement de la pression de vapeur ($\text{Pa} \cdot \text{s}^{-1}$)

R = constante des gaz parfaits ($8.3 \text{m}^3 \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$)

V = volume de la chambre (m^3)

A = surface au sol de la chambre (m^2)

2.2. Interception de la pluie par la fougère

L'interception de la pluie a été étudiée uniquement pour la fougère aigle car nous n'avons pas trouvé de système viable pour la molinie. L'interception de la pluie par la fougère aigle correspond à la différence entre la pluviométrie mesurée au-dessus de la canopée des frondes et celle mesurée en dessous à l'aide de gouttières connectées à des bidons. Les vingt unités de mesure ont été installées début Juillet 2013 et relevées début Août et début Septembre 2013. Les interceptions calculées lors de la première et de la seconde session peuvent être assimilées, respectivement à une interception de pluie d'orage et à une interception de pluie normale à faible. Le LAI de la fougère a été calculé selon la relation allométrique et l'estimation de son recouvrement entre les gouttières supérieures et inférieures.

2.3. Pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol

Sur la période estivale la teneur en eau volumique du sol décroît. Pour apprécier l'effet de la strate herbacée nous avons ajusté un modèle linéaire sur la diminution de la teneur en

eau volumique et déterminé la pente par point de mesure et profondeur. La pente de chaque ajustement est extraite puis analysée en fonction des différentes modalités et le LAI de la strate arborée et de la strate herbacée. Par ailleurs, les valeurs brutes de la teneur en eau volumique du sol varient fortement d'une placette à l'autre, liées à la variation de texture et de structure du sol.

La pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol a été calculée à partir des données de la teneur en eau du sol mesurée du 25 Juillet au 25 Septembre 2012 et du 1^{er} Juillet au 20 Septembre 2013. La première mesure de chaque période a été la valeur de référence par laquelle les valeurs suivantes sont divisées pour chaque point de mesure et pour chaque profondeur. Une régression linéaire ($y = a \times x + b$) est ajustée sur les valeurs relatives pour chaque période, chaque point de mesure et chaque profondeur.

2.4. Réserve en eau extractible et indice de stress hydrique

La réserve en eau extractible (REW) a été intégrée sur les soixante premiers centimètres de sol avec les mesures de teneur en eau centrées à 15, 30 et 50 cm de profondeur. La sonde TDR centrée à 15 cm indique une teneur en eau du sol entre 0 et 20 cm, celle centrée à 30 cm entre 25 et 40 cm, et celle centrée à 50 entre 41 et 60 cm. La teneur en eau sur la section 21-24 cm de profondeur (section de recouvrement entre les mesures centrées à 15 et 30 cm) correspond à la moyenne des mesures à 15 et 30 cm de profondeur. Le REW a été calculé selon l'Equation 15 avec les valeurs de la teneur en eau volumique à la capacité au champ et au point de flétrissement mesuré *in situ* par texture (Tableau 12).

Tableau 12 : Valeur de la teneur en eau volumique (%) à la capacité au champ (SWC_{FC}) et au point de flétrissement (SWC_{WP}) selon la texture sur des échantillons de sol prélevés dans le cadre du projet OPTMix en forêt domaniale d'Orléans (n est le nombre d'échantillons analysés). Les valeurs pour la texture Sa correspondent à la moyenne des valeurs des textures As et S.

Texture	SWC_{FC}	SWC_{WP}	n
A	30.8	19	9
As	28.7	19.2	11
Sa	20.6	12.2	/
S	12.5	5.4	11

De nombreux travaux montrent que lorsque le REW descend en dessous du seuil de 0.4 (Black 1979, Bréda *et al.* 1995b), la plante commence à subir la contrainte hydrique (perte de croissance notamment). Plus le REW est bas, plus la contrainte devient forte. Ainsi, le

stress hydrique peut être caractérisé par trois indices : la date de début du déficit hydrique (quand $REW \leq 0.4$, en jour julien), la durée du déficit (en nombre de jours) et l'intensité du stress ($\Sigma((0.4 - REW_t)/0.4)$) (Granier *et al.* 1999).

2.5. Analyses des données

Les pentes de la diminution de la teneur relative en eau, l'interception de la pluie par la fougère et les indices de stress ont été comparés par modalités à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA). L'effet du LAI de la strate arborée et de la strate herbacée a été testé par des modèles linéaires. Le modèle le plus performant a été sélectionné sur le r^2 si l'ajustement est significatif. Les postulats (normalité, homoscedasticité) ont été validés par visualisation graphique. L'ensemble des analyses est réalisé avec un risque d'erreur de première espèce de 5 %.

3. Résultats

3.1 Transpiration et interception de la pluie de la strate herbacée du sous-bois

La strate herbacée agit sur le bilan hydrique par l'évapotranspiration d'une partie de la ressource hydrique, c'est-à-dire l'évaporation notamment de l'eau de pluie interceptée et la transpiration en elle-même.

L'évapotranspiration moyenne mesurée par la chambre de transpiration est significativement plus élevée en fougère aigle avec $0.66 \pm 0.27 \text{ mm.jour}^{-1}$ (LAI 1.8 ± 0.6) qu'en molinie avec $0.46 \pm 0.20 \text{ mm.jour}^{-1}$ (LAI 2.0 ± 0.5). Cependant, le rayonnement PAR reçu dans le sous-bois lors des journées de mesure est 15 % plus élevé en fougère aigle. Avec l'augmentation du rayonnement PAR reçu, l'évapotranspiration du sous-bois en présence de la fougère aigle ou de la molinie augmente (p-value < 0.001 , Figure 26). L'évapotranspiration du sous-bois est significativement plus faible en l'absence de végétation avec $0.19 \pm 0.10 \text{ mm.jour}^{-1}$ (= évaporation de la surface du sol/ litière) et reste stable quel que soit le niveau de rayonnement PAR reçu. La surface foliaire de la molinie ou de la fougère aigle n'influence pas significativement l'évapotranspiration. Toutefois, une tendance se dessine avec la fougère aigle où son évapotranspiration augmente avec sa surface foliaire (Figure 27).

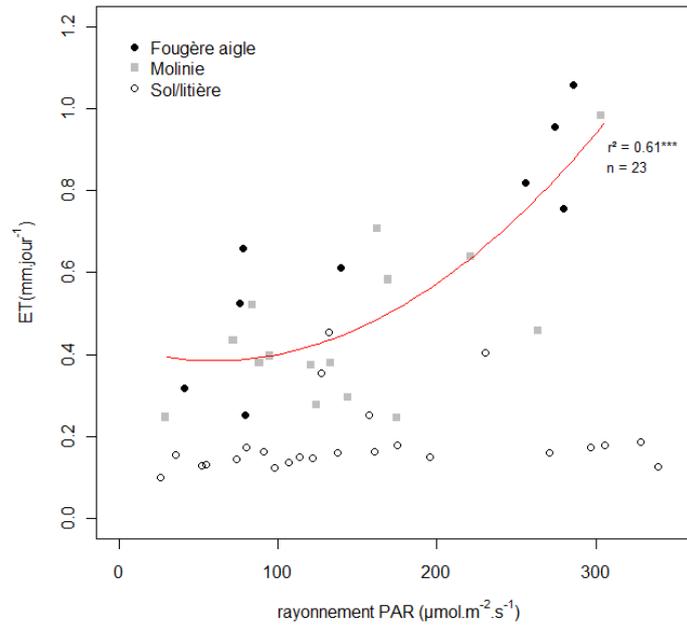


Figure 26 : Evapotranspiration journalière (6h30-16h30 UTC) de la molinie et de la fougère aigle en fonction du rayonnement PAR sous un peuplement de chênes sessiles en forêt domaniale d’Orléans.

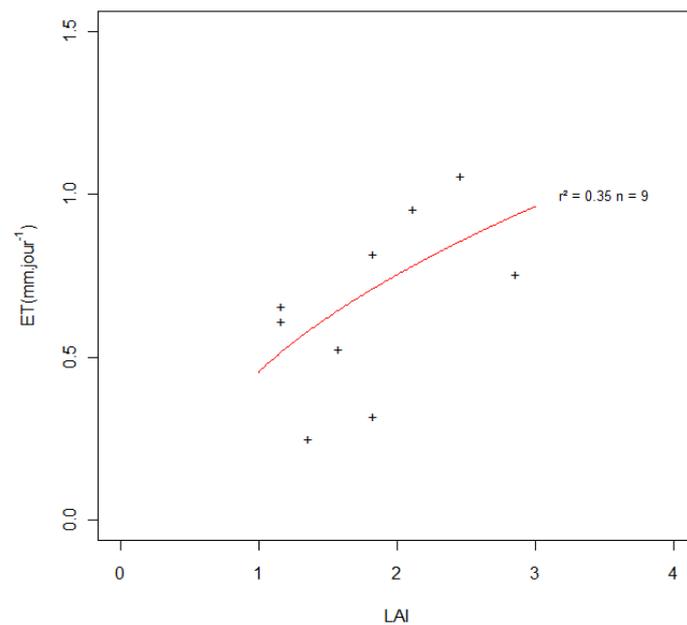


Figure 27 : Evapotranspiration journalière (6h30-16h30 UTC) de la fougère aigle en fonction de son LAI sous un peuplement de chênes sessiles en forêt domaniale d’Orléans (p-value = 0.09511)

L’interception de la pluie par la végétation du sous-bois a été mesurée uniquement pour la fougère aigle. En moyenne, la fougère aigle intercepte 28.9 ± 11.4 % de la pluie non interceptée par le couvert de chênes sessiles. En période de pluie orageuse, l’interception est significativement plus faible avec 14.2 ± 11.1 %. La proportion de pluie interceptée s’accroît avec le LAI de la fougère (Figure 28). Cependant, cette relation ne fonctionne plus avec des

pluies d'orage où la proportion de pluie interceptée est restée constante quel que soit le LAI de la fougère.

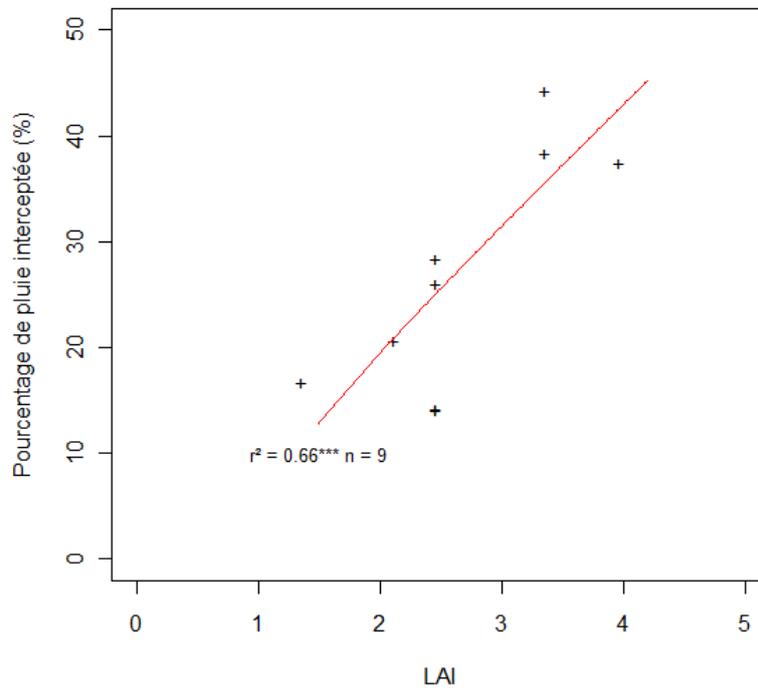


Figure 28 : Proportion de pluie interceptée par la fougère aigle selon son LAI (hors pluie d'orage)

3.2 Effet des deux strates sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol

D'une manière générale, les pentes sont significativement plus fortes en surface, dans les dispositifs en molinie et dans les placettes enherbées (Tableau 13). Seule la différence entre les pentes calculées en 2012 et 2013 n'est pas significative. L'effet de la strate herbacée est significatif sur la perte en eau du sol uniquement en molinie à 15 cm de profondeur (p-value = 0.011). La teneur en eau relative du sol à 15 cm de profondeur décroît 1.3 fois plus vite sur les placettes enherbées par rapport aux placettes désherbées en molinie.

Tableau 13 : Résultats de l'ANOVA sur les pentes de la diminution de la teneur relative en eau du sol

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
Enherbée/Désherbée	1	0.00004911	0.00004911	9.7007	0.002016	**
Année 2012/2013	1	0.00000114	0.00000114	0.2251	0.6355	
Fougère/Molinie	1	0.00031892	0.00031892	62.9944	3.92E-14	***
Profondeur de mesure	3	0.00032755	0.00010918	21.5662	1.06E-12	***
Residuals	307	0.00155426	0.00000506			

Dans les placettes désherbées, la densité du peuplement de chênes influence la diminution de la teneur relative en eau du sol (Figure 29) : plus le LAI des chênes est fort et plus la décroissance en eau du sol est rapide (pente plus forte). Cet effet est indépendant de l'espèce du sous-bois qui était présente avant le désherbage (molinie ou fougère aigle) et de la profondeur de mesure d'humidité relative du sol mais avec un niveau de significativité plus ou moins fort (mais non significatif avec l'humidité relative mesurée à 30 cm).

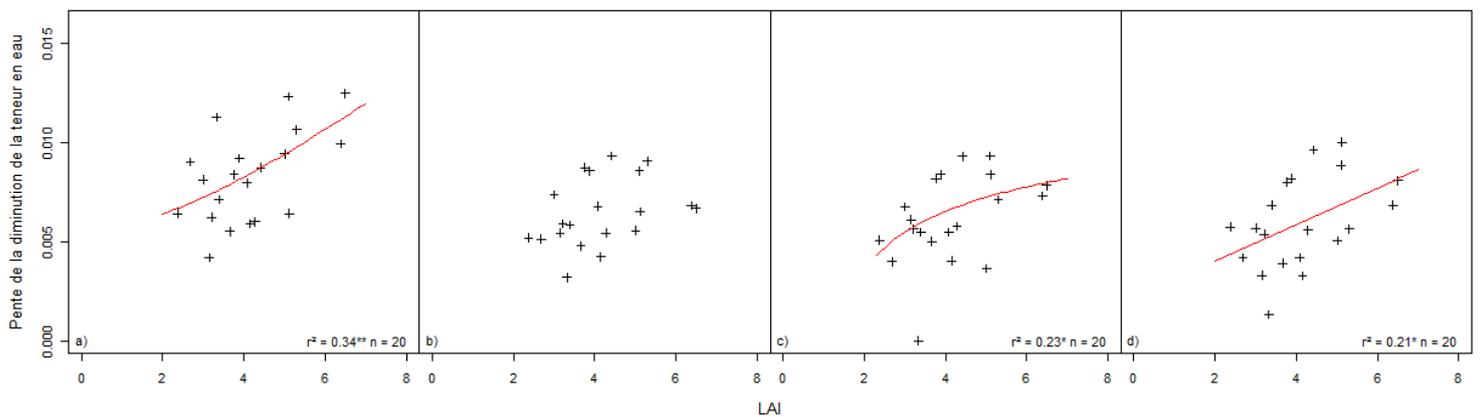


Figure 29 : Effet du LAI de la strate arborée de chênes sessile calculé sur un diamètre de 42 m sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol à 15 cm (a), 30 cm (b), 40 cm (c) et 50 cm (d) moyennée sur 2012 et 2013. La relation est établie uniquement avec les placettes désherbées des dispositifs en forêt domaniale d'Orléans.

Au même titre que la strate arborée, la présence d'une strate herbacée accélère la perte en eau du sol (Tableau 13) avec un effet d'autant plus fort que son LAI est important (Figure 30). Cet effet est significatif uniquement avec la teneur en eau mesurée à 15 cm de profondeur pour les placettes en molinie contrairement aux placettes en fougère où la relation est significative aussi à 40 et 50 cm de profondeur.

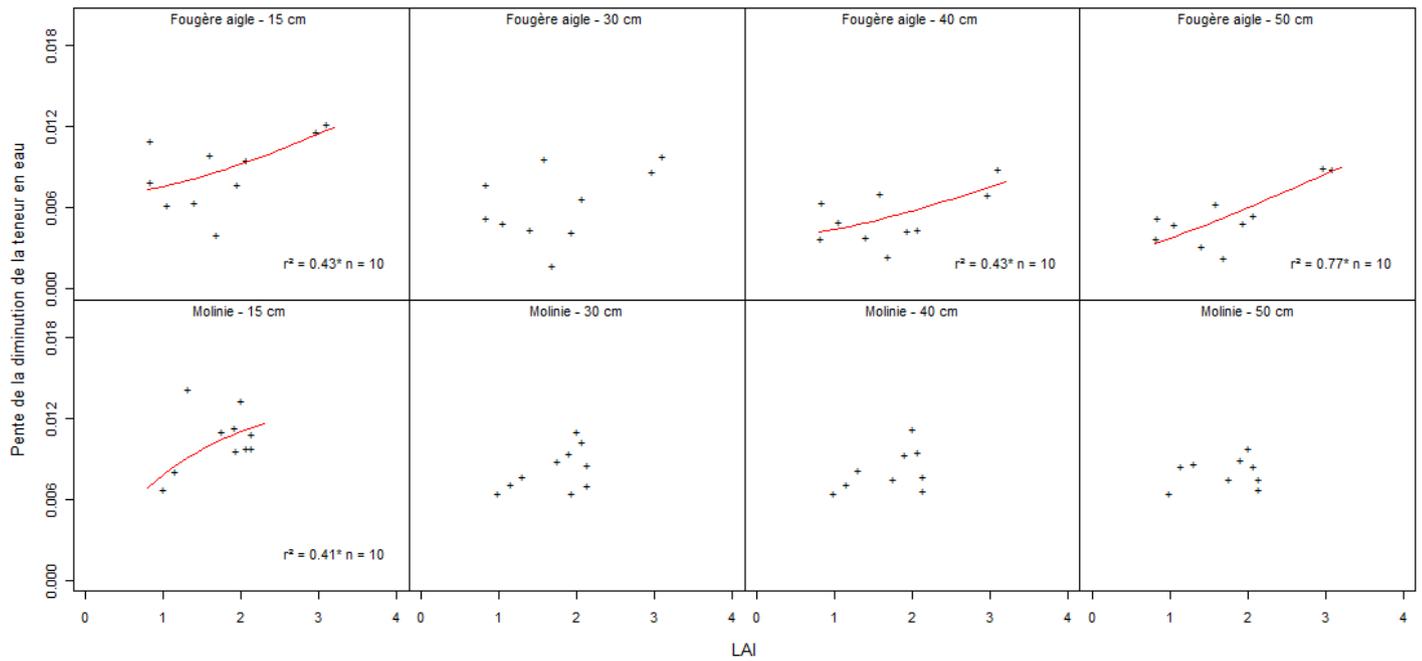


Figure 30 : Effet du LAI de la fougère aigle (haut) et de la molinie (bas) sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol aux quatre profondeurs de mesure

La strate arborée et la strate herbacée prises séparément ont un effet sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau qui s'accroît avec l'augmentation de leur LAI. La combinaison des deux strates aboutit au même résultat (Figure 31). Sur les placettes enherbées, la surface totale transpirante correspond à la somme des LAI de la strate arborée et de la strate herbacée. Le LAI total (arbres + sous-bois) des placettes enherbées est significativement supérieur aux placettes désherbées. La strate herbacée augmente en moyenne le LAI total de 39 % à 5.8 ± 0.8 . L'ajustement de la relation entre la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol et le LAI total de la placette est plus performant (p-value et r^2) sur les dispositifs en fougère aigle avec l'humidité du sol mesurée à 50 cm contre 15 cm pour des dispositifs en molinie (Figure 31).

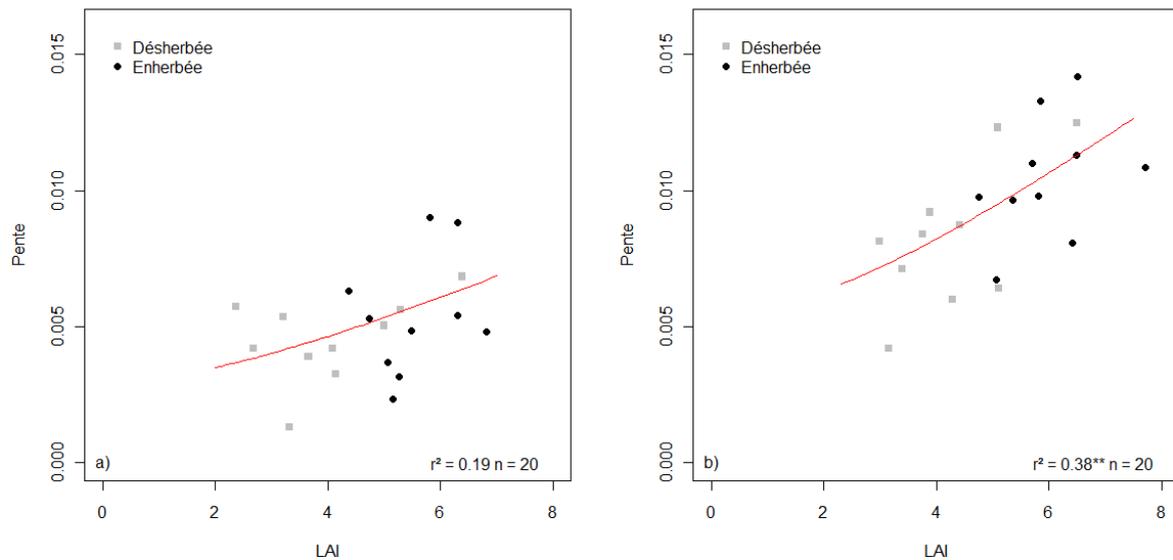


Figure 31 : Effet du LAI total des dispositifs sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol (Août-Septembre 2012 et 2013). Les relations sont établies avec les teneurs en eau mesurées à 50 cm et 15 cm pour les dispositifs en fougère aigle (a) et en molinie (b), respectivement. La relation en fougère n'est pas significative (p -value = 0.0534). Le LAI des arbres est calculé sur un diamètre de 42 m. Le LAI des placettes enherbées correspond à la somme des LAI de la strate herbacée et de la strate arborée.

A partir des pentes de diminution de la teneur relative en eau, il est possible de déterminer la contribution de la strate herbacée selon deux méthodes. La méthode 1 correspond au rapport des pentes des placettes enherbées sur ceux des placettes désherbées. La méthode 2 correspond à la différence entre les pentes calculées sur les placettes enherbées et désherbées divisée par la pente calculée sur les placettes enherbées. Selon la méthode 1, le rapport entre des pentes des placettes enherbées et désherbées augmente avec la diminution du LAI des arbres ce qui implique une contribution de la strate herbacée plus importante aux faibles valeurs de LAI des arbres (Figure 32). De même, le rapport des pentes est inférieur à 1 pour les forts LAI des arbres, ce qui indique une plus forte consommation des peuplements à fort LAI, et montre la présence d'un point d'équilibre (rapport = 1) pour des LAI intermédiaires.

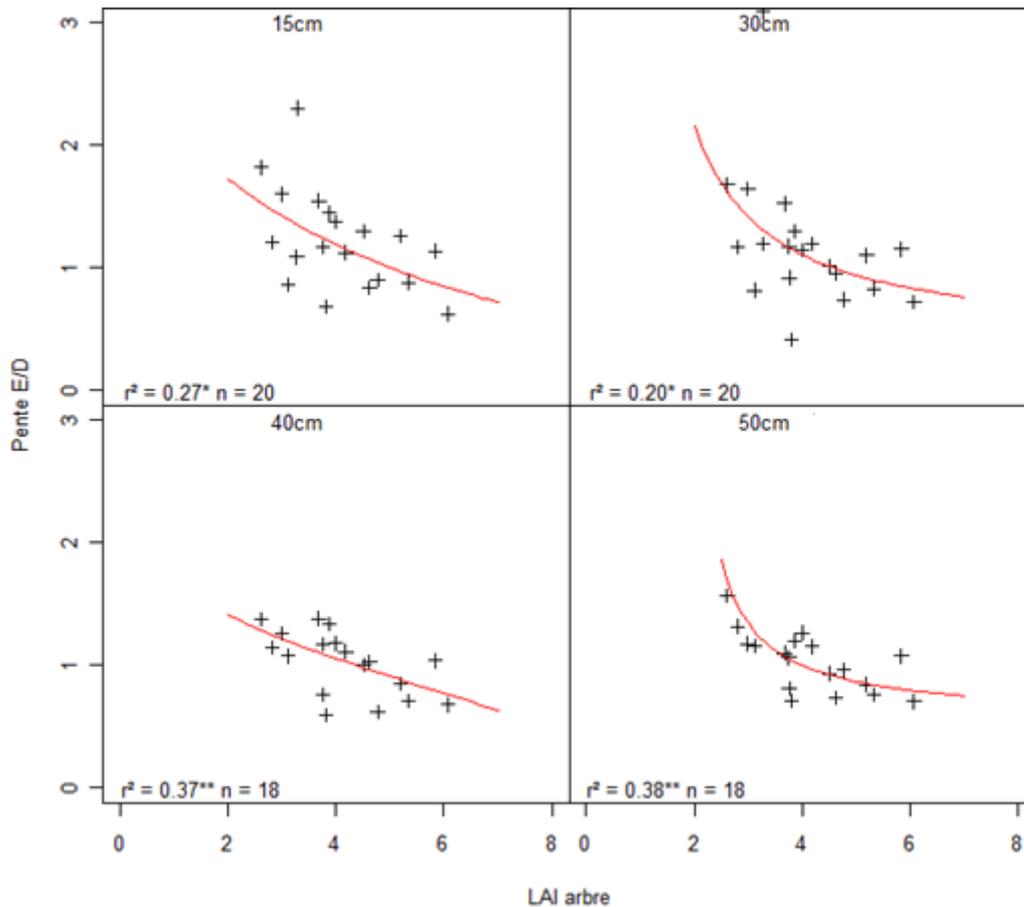


Figure 32 : Relation entre le rapport E/D de la pente (moyenne de 2012 et 2013 calculée à 15, 30, 40 et 50 cm de profondeur) et le LAI des arbres (calculé sur un rayon de 42 m)

En moyenne selon méthode 2, la contribution du sous-bois composé de molinies et de fougères aigles représente 11.5 % et 9.7 % respectivement de la perte totale en eau du sol sur la période Août-Septembre 2012 et 2013. La répartition de leur contribution sur le profil de sol est inverse (Figure 33). L'effet de la molinie est visible principalement en surface avec une contribution de 20,7 % à 15 cm de profondeur et celui de la fougère aigle principalement à 50 cm de profondeur avec une contribution de 15.3 % (Figure 33). Avec une grande variabilité de la contribution du sous-bois, l'expérimentation ne permet pas de faire de lien entre la contribution du sous-bois et le LAI des deux strates.

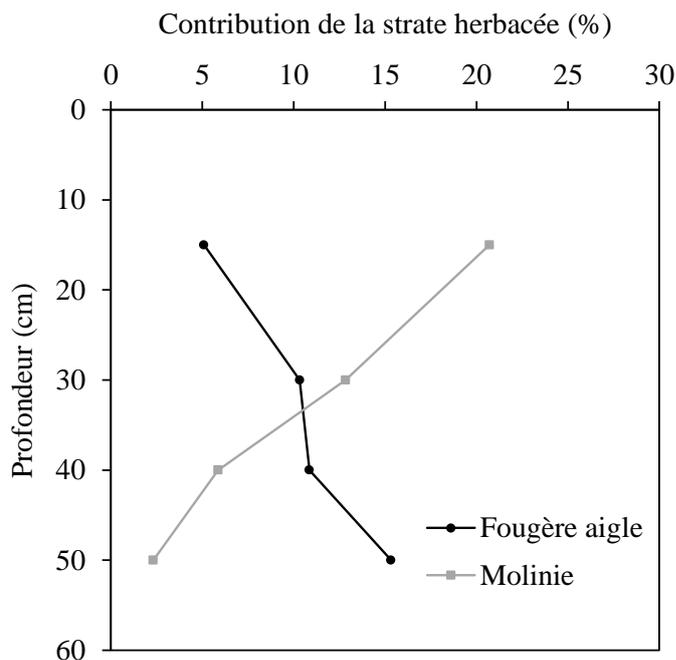


Figure 33 : Contribution moyenne de la strate herbacée composée de molinie ou de fougère aigle sur la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol le long du profil de sol sur les 20 dispositifs en forêt domaniale d'Orléans.

3.3. Effet de la végétation du sous-bois sur la sécheresse

La strate herbacée a un effet significatif sur la consommation totale en eau du peuplement. Cependant la mesure de la contribution du sous-bois ne rend pas compte de l'effet de cette strate sur le stress hydrique subi par le peuplement. La Figure 34 montre l'évolution de la réserve en eau extractible (REW) moyennée selon les modalités enherbées/désenherbées en molinie ou fougère aigle. N'ayant pas de données précises sur la distribution racinaire, le REW est calculé soit sur la profondeur maximale mesurée : 60 cm, soit en considérant uniquement les horizons S et Sa. Cela implique que les systèmes racinaires sont absents dans les horizons argileux et une épaisseur de sol considérée différente entre les dispositifs en molinie et en fougère aigle pour le calcul du REW (Tableau 14). De mi-Août à mi-septembre, le REW passe sous le seuil de 0.4, indiquant l'entrée en contrainte hydrique. Graphiquement mais pas statistiquement, le stress hydrique apparaît plus important sur les placettes enherbées en 2012 notamment en molinie (Figure 34, a). En 2013, la présence de la strate herbacée ne semble pas amplifier le stress hydrique.

Tableau 14 : Profondeur moyenne de sol considérée pour le calcul de REW avec l'exclusion de l'horizon argileux pour les dispositifs en fougère aigle et molinie.

	Profondeur de sol considérée (cm)
Fougère aigle	52.3 ± 10.6
Molinie	33.0 ± 16.6

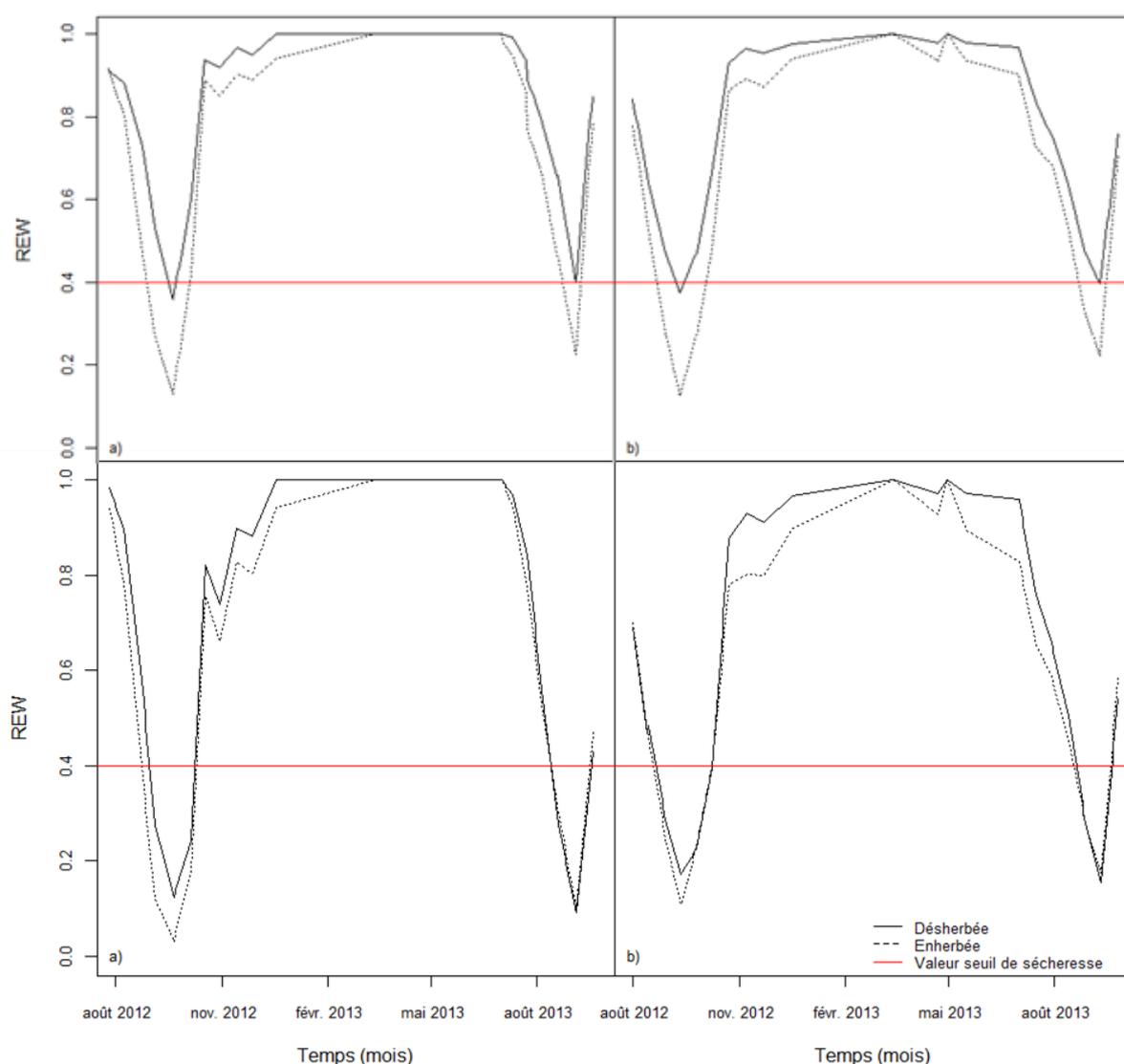


Figure 34 : Evolution du REW moyenné par placettes enherbées et désherbées en molinie (a) et en fougère (b) en forêt domaniale d'Orléans entre Août 2012 et Septembre 2013. En haut, le REW est calculé en considérant les horizons S et Sa sur 16 dispositifs. En bas, le REW est calculé sur 60 cm de sol sur 17 dispositifs.

En moyenne sur 2012 et 2013, la strate herbacée augmente la durée du stress hydrique de 5 jours et l'intensité du stress de 26 %. Cependant, en 2012 et 2013, la strate herbacée n'aggrave pas significativement la durée, l'intensité ou la précocité de la période de sécheresse (Tableau 15).

Tableau 15 : Indices de stress hydrique est calculé en considérant les horizons S et Sa sur 16 dispositifs ou sur 60 cm de profondeur de sol sur 17 dispositifs et moyennés sur les étés 2012 et 2013 en forêt domaniale d'Orléans. Aucune différence significative entre les modalités.

Epaisseur de sol considérée	Espèce de sous-bois	Placette	Date début du stress (jour julien)	Durée du stress (jour)	Intensité	REW minimale
Standardisée à 60 cm	Fougère aigle	Désherbée	222 ± 16	41 ± 29	25.0 ± 21.2	0.16 ± 0.20
		Enherbée	217 ± 33	44 ± 31	31.1 ± 29.1	0.14 ± 0.20
	Molinie	Désherbée	233 ± 16	34 ± 21	22.7 ± 16.0	0.11 ± 0.18
		Enherbée	229 ± 14	41 ± 19	28.9 ± 18.8	0.07 ± 0.14
Uniquement sur S et Sa	Fougère aigle	Désherbée	227 ± 16	20 ± 27	10.4 ± 16.9	0.44 ± 0.34
		Enherbée	227 ± 18	35 ± 29	21.9 ± 23.7	0.19 ± 0.20
	Molinie	Désherbée	239 ± 7	27 ± 13	11.5 ± 8.9	0.12 ± 0.07
		Enherbée	230 ± 17	34 ± 16	20.6 ± 13.1	0.06 ± 0.11

4. Discussion

4.1. Effet du sous-bois sur la ressource hydrique

La végétation du sous-bois agit sur la ressource hydrique par sa transpiration et l'interception de la pluie.

La mesure de l'interception de la pluie par la molinie n'a pas été possible à partir du dispositif par gouttière que nous avons utilisé : il était pratiquement impossible de glisser une gouttière sous la molinie. Il faudrait donc envisager un autre système pour cette espèce. Seule celle de la fougère aigle a donc été déterminée, avec une valeur proche de 30 %. L'interception augmente avec le LAI de la fougère. L'interception de la pluie par la fougère aigle est élevée par rapport aux graminées, estimée à 4-5 % (Schnock G., 1970 in Aussenac 2000) et comparable à celle de la canopée des chênes sessiles (chapitre 3). Cependant, l'interception de la pluie par la fougère ne signifie pas que l'ensemble des pluies interceptées s'est évaporé sur les frondes, une partie doit atteindre le sol par écoulement facilité le long des tiges à l'image de l'écoulement le long des troncs pour les arbres. Gash and Stewart (1977) et

Williams *et al.* (1987) obtiennent une proportion de pluie interceptée par la fougère aigle de 18.7 % et 48.7 % respectivement.

Sous couvert forestier, la fougère aigle et la molinie évapotranspirent en moyenne 0.66 ± 0.27 mm.jour⁻¹ et 0.46 ± 0.20 mm.jour⁻¹, respectivement. Roberts *et al.* (1980) et Loustau and Cochard (1991) mesurent une évapotranspiration de la fougère aigle à 0.51 mm.jour⁻¹ et de la molinie à 0.89 mm.jour⁻¹. Plusieurs paramètres influencent le niveau d'évapotranspiration de la strate herbacée tels que son LAI, la teneur en eau du sol et la demande climatique. L'évapotranspiration de ces deux types de strate herbacée est inférieure à celle d'une strate arborée composée de chênes sessiles (LAI de 6) qui évapotranspire 1.9 mm.jour⁻¹ sans stress hydrique d'après Bréda *et al.* (1993). L'évaporation de la litière n'est pas nulle avec 0.19 mm.jour⁻¹ mais quasiment quatre fois inférieure par rapport au sous-bois avec de la végétation. L'évaporation du sol dépend tout comme la végétation de sa teneur en eau et de la demande climatique (Raz-Yaseef *et al.* 2010). Selon Osberg (1986), Wilson *et al.* (2000), Daikoku *et al.* (2008) l'évaporation du sol/litière peut représenter 15-21 % de l'évapotranspiration d'un peuplement (sans strate herbacée). Les mesures à la chambre de transpiration ne montrent pas d'augmentation de l'évaporation du sol avec le rayonnement. Cela peut s'expliquer par la faible teneur en eau de la litière au moment des mesures.

L'augmentation du LAI de la strate arborée accroît la réduction de la ressource hydrique (Figure 29). Outre la consommation plus importante du peuplement liée à une plus grande surface transpirante, l'interception de la pluie est aussi plus forte (Figure 18), limitant le rechargement de la ressource hydrique. De nombreuses études ont montré un effet positif de la réduction de la densité du peuplement, en particulier de la réduction de son LAI, sur le bilan hydrique (Morikawa *et al.* 1986, Aussenac and Granier 1988, Bréda *et al.* 1995a, Ge *et al.* 2011), ce que nos résultats montrent également. Mais en présence de la strate herbacée, la relation entre le LAI des arbres et la pente de la diminution de la teneur relative en eau n'est plus significative. Cela peut s'expliquer par l'effet de la strate herbacée sur la pente de décroissance, pente qui augmente avec le LAI de la molinie ou de la fougère aigle (Figure 30). Le LAI de la strate herbacée augmente le LAI total du peuplement et donc sa perte en eau. Dans ce sens, des études sur la suppression de la végétation du sous-bois ont montré une amélioration de la réserve hydrique (Barrett and Youngberg 1965, Matsushima and Chang 2006). Ainsi, la réduction de la consommation en eau du peuplement nécessite une réduction de la strate arborée mais aussi de la strate herbacée si celle-ci est présente.

La contribution de la strate herbacée est en moyenne de 10.7 % sur la pente de diminution de la teneur relative en eau du sol. Cette valeur est relativement faible comparée à la littérature (34 ± 15 % sur la saison de végétation, cf. chapitre 1). En 2012, où le déficit climatique était quasiment deux fois plus important sur la période Juin-Septembre (Figure 35), la contribution de la végétation était de 16.3 %. La végétation du sous-bois étant moins sensible au stress hydrique édaphique ou climatique que les arbres (Tan *et al.* 1978, Roberts *et al.* 1984, Dumas 2002, Jarosz *et al.* 2008), sa contribution augmente avec le stress hydrique. Par ailleurs, la contribution de la strate herbacée n'est pas identique le long du profil de sol (Figure 33), la fougère aigle contribue plus en profondeur et la molinie en surface. Cela rejoint les observations de distribution des racines de ces deux espèces effectuées sur le même massif par Pouzerat (2010) : la densité racinaire de la molinie est plus forte en surface, celle de la fougère en profondeur. La présence d'un plancher argileux assimilable à une barrière physique au passage des racines peut aussi influencer les résultats. Ce phénomène se rencontre plus particulièrement dans les dispositifs en molinie où l'apparition du plancher argileux est précoce. Le plancher argileux des dispositifs en molinie apparaît en moyenne à 37.5 ± 15.2 cm de profondeur contre 64.6 ± 25.9 cm en fougère. Si la strate herbacée contribue à hauteur de 10 % dans la pente de la diminution de la teneur relative en eau du sol, la strate arborée ne doit pas contribuer à 90 %. En effet, la forêt d'Orléans présente une nappe d'eau perchée temporaire en hiver. Or, en 2012 et 2013, cette nappe d'eau perchée était encore présente au début de l'été et une partie de la décroissance observée de la teneur en eau du sol peut être attribuée à la baisse de cette nappe. Toutefois cela n'enlève rien à la contribution de la strate herbacée avec des pentes de la diminution de la teneur relative en eau du sol significativement plus élevée sur les placettes enherbées plutôt que désherbées.

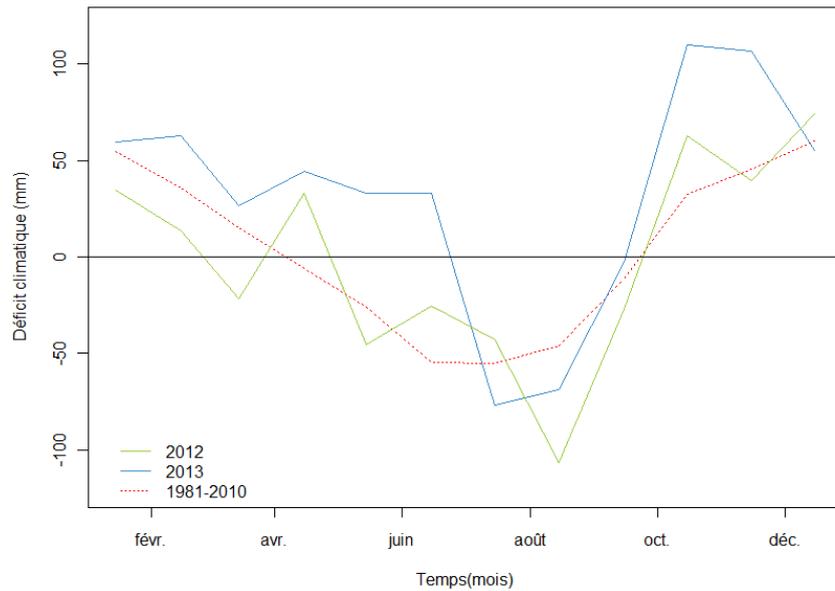


Figure 35 : Déficit climatique (pluie- PET_{Turc}) mensuel en 2012, 2013 et sur la normale 1981-2010, Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson.

4.2. Effet de la strate herbacée sur le stress hydrique subi par le peuplement

La présence de la strate herbacée n'aggrave pas significativement les indices de stress hydrique (Tableau 15) dans cette expérimentation et pour les années considérées. En moyenne, le stress hydrique a commencé mi-Août et duré 40 jours. En comparaison, Bréda *et al.* (2004) calcule, pour un peuplement feuillu type avec un LAI de 5 et une réserve utile de 130 mm, un début de stress hydrique mi-Juin avec une durée de 106 et 129 jours en 1976 et 2003 (années de forte sécheresse), respectivement. Les années 2012 et 2013 se caractérisent par une faible sécheresse, tardive, n'induisant pas un effet négatif significatif de la strate herbacée sur la ressource hydrique. Kelty *et al.* (1987) montrent un effet positif de la suppression de la végétation du sous-bois uniquement lorsque la ressource hydrique est limitante. De même, l'effet de la suppression de la végétation du sous-bois sur la croissance des arbres est plus forte dans des stations sèches que des stations humides (Powers and Reynolds 1999).

La réserve en eau extractible a été calculée sur une épaisseur de 60 cm, or les systèmes racinaires du chêne sessile, de la molinie et de la fougère aigle sont capables d'atteindre respectivement plus de 2 m (Bréda *et al.* 1995b), 0.8 m (Taylor *et al.* 2001) et 1.3 m de profondeur (Watt 1976 in Marrs and Watt 2006). En période de sécheresse, les deux strates pourraient puiser de l'eau à des profondeurs supérieures à 60 cm.

5. Conclusion

La strate herbacée contribue à la consommation en eau du peuplement avec une part croissante lorsque son LAI augmente. La présence de la molinie par rapport à la fougère aigle n'a pas un effet plus important sur la teneur en eau du sol. Cependant, la contribution de la molinie est majoritairement en surface (15 cm) et celle de la fougère aigle plus en profondeur (50 cm). Au même titre que la strate arborée, la strate herbacée a aussi la capacité de limiter le rechargement de la réserve hydrique par l'interception de la pluie.

Les épisodes de sécheresse ont un fort impact sur la croissance et la stabilité des peuplements adultes (Becker and Levy 1983, Nageleisen 1994). La présence d'une certaine strate herbacée pourrait aggraver ces épisodes de sécheresse avec sa participation à la consommation totale du peuplement.

Chapitre 6 : Discussion générale

1. Rôle des trois acteurs sur le bilan hydrique d'un peuplement

Trois acteurs majeurs contrôlent les flux hydriques dans un peuplement forestier : les arbres, l'ensemble sol/litière et la végétation de la strate herbacée.

1.1. Strate arborée

La strate arborée, par son LAI, a un rôle prédominant dans le bilan hydrique (Bréda 1999). La strate arborée, par l'interception des eaux de pluie, limite le rechargement de la réserve hydrique et, par transpiration, en consomme une très grande partie. Son action sur ces deux aspects augmente avec son LAI mais dépend aussi de nombreux paramètres tels que l'essence dominant la strate arborée. Dans l'expérimentation en forêt d'Orléans, le chêne sessile intercepte en moyenne 45 % des pluies incidentes sur la saison de végétation (chapitre 3). Pour un peuplement feuillu, l'interception est de 15-30 % mais des pluies annuelles (Aussenac *et al.* 1995, Bréda 1999). Une partie des pluies interceptées s'écoule le long des troncs et atteint le sol. L'autre partie est soit évaporée, soit faiblement absorbée par les différents organes (Aussenac 1968, 1970). Le rôle de la strate arborée dans le bilan hydrique du peuplement est surtout relatif à sa transpiration. Bréda *et al.* (1993) ont mesuré la transpiration d'un peuplement de chêne sessile (LAI de 6) à 1.9 mm.jour^{-1} en condition hydrique non limitante.

La strate arborée joue un rôle important sur les conditions microclimatiques en sous-bois (chapitre 3). La réduction du LAI de la strate arborée augmente la demande climatique et le LAI de la strate herbacée. La strate arborée conditionne ainsi l'évapotranspiration de la strate herbacée et de la surface du sol/litière. Nos résultats montrent en moyenne que la diminution d'un point de LAI de la strate arborée augmente d'une part le PET_{Turc} de 0.3 mm dans le sous-bois et d'autre part la proportion du LAI de la strate herbacée de 0.1 dans le LAI total de la placette, de manière continue entre un LAI de 6 et de 2 de la strate arborée.

1.2. Surface du sol/litière

Dans la plupart de la littérature, l'évaporation de la surface du sol/litière est souvent confondue dans un ensemble avec la végétation du sous-bois. Dans l'expérimentation en conditions contrôlées et dans l'expérimentation en forêt d'Orléans avec les mesures par la

chambre de transpiration, la surface du sol/litière représente environ le tiers de l'évapotranspiration de la végétation du sous-bois, ce qui n'est pas négligeable. En effet, nous avons mesuré une évapotranspiration d'environ $0,2 \text{ mm.jour}^{-1}$ pour la surface sol/litière contre $0,5 \text{ mm.jour}^{-1}$ avec un couvert de molinie, et $0,7 \text{ mm.jour}^{-1}$ avec un couvert de fougère aigle. Cependant, cette proportion pourrait être surestimée. Les mesures étant réalisées en l'absence de la strate herbacée qui doit former, à l'image du couvert arboré, un microclimat (réduction du rayonnement notamment) limitant l'évaporation du sol. Toutefois, plusieurs études confortent nos résultats et montrent que l'évaporation de la seule surface du sol/litière représente 20 % de l'évapotranspiration totale du peuplement et précisent qu'elle est dépendante de la teneur en eau de la litière et de la demande climatique (Wilson *et al.* 2000, Daikoku *et al.* 2008). Au même titre que la strate arborée et la strate herbacée, la litière peut aussi intercepter la pluie à hauteur de 2 à 5 % des pluies annuelles (Helvey and Patric 1965). La capacité de rétention en eau de la litière est liée à l'essence forestière, l'épaisseur de cette couche, et donc à sa vitesse de décomposition, au microclimat et à l'activité biologique du sol (Helvey and Patric 1965). Blow (1955) montre qu'une litière d'un peuplement mélangé de feuillus (de chênes principalement) peut retenir 135 % de son poids sec en eau. Une litière de fougère aigle possède une capacité de rétention de 1.67 mm.kg^{-1} de litière de fougère aigle (Pitman 1989b). L'eau contenue dans la litière n'est pas uniquement destinée à être évaporée. Ce compartiment peut être colonisé par des racines fines (arbres et végétations du sous-bois) (Bakker *et al.* 2006) et être une réserve d'eau pour la végétation. La litière est rarement considérée dans le calcul du bilan hydrique et pourrait avoir un rôle non négligeable lorsqu'elle est colonisée par les racines. Ce compartiment se dessèche en premier et souvent le plus vite mais aussi reçoit les pluies faibles en période de sécheresse par rapport au sol minéral.

1.3. Strate herbacée

La contribution de la strate herbacée dans l'évapotranspiration est en moyenne sur la période estivale de 34 % d'après la synthèse bibliographique (chapitre 1) et de 10 % d'après l'expérimentation en forêt d'Orléans, mais qui s'est déroulée en conditions peu contraignantes d'alimentation hydrique pendant la durée de l'étude (chapitre 5). Les résultats obtenus dans l'expérimentation en conditions contrôlées ont montré que l'évapotranspiration de la strate herbacée et donc sa contribution dans l'évapotranspiration totale du peuplement est dépendante de l'identité de l'espèce considérée, du microclimat et de la disponibilité de la

ressource hydrique. En moyenne, et par unité de surface foliaire, la callune a une évapotranspiration trois fois plus élevée que la fougère aigle, la molinie et la ronce (chapitre 4). Par ailleurs, la callune se caractérise par rapport aux trois autres herbacées étudiées par une quasi absence de régulation de son évapotranspiration, que ce soit selon le niveau d'éclairement relatif ou selon la disponibilité de la réserve hydrique.

La strate herbacée intercepte également une certaine proportion de la pluie à hauteur de 30 % pour la fougère (chapitre 5) et de 5 % pour des graminées (Schock 1970, in Aussenac 2000). Pitman (1989a) détermine la capacité de rétention de la fougère aigle à près de 0.2 mm par unité de LAI. A titre de comparaison pour un LAI de 3, le chêne sessile intercepte 37 % et la fougère aigle intercepte 31 % des pluies incidences reçues de faible intensité ($< 8 \text{ mm.h}^{-1}$).

2. Contribution relative des arbres et de la strate herbacée

2.1. Implication du LAI de la strate arborée sur l'évapotranspiration de la strate herbacée

L'expérimentation en forêt (chapitre 3) montre que le LAI de la strate herbacée et le PET_{Turc} du sous-bois augmentent avec la réduction du LAI de la strate arborée (Figure 20 et Figure 21). La combinaison de ces deux paramètres devrait aboutir à une augmentation de l'évapotranspiration de la strate herbacée avec la diminution du LAI de la strate arborée.

Pour tester cette hypothèse, nous appliquons les rapports évapotranspiration/ PET_{Turc} déduits des mesures par la chambre de transpiration pour la molinie et la fougère aigle aux données de LAI de ces deux espèces et aux valeurs du sous-bois moyennes sur la période estivale pour un LAI de la strate arborée donné (Figure 36). L'évapotranspiration de la molinie et de la fougère aigle s'accroît avec la diminution du LAI de la strate arborée (p-value de 0.04 et 0.01, respectivement, en molinie et en fougère aigle, Figure 36). Les rapports $\text{ET}/\text{PET}_{\text{Turc}}$ de la fougère aigle et de la molinie sont respectivement de 0.34 et 0.29 par unité de LAI pour des conditions d'alimentation en eau du sol non limitantes. Loustau and Cochard (1991) déterminent un rapport moyen $\text{ET}/\text{PET}_{\text{Turc}}$ pour la molinie à 0.23 sur Juin-Août dans les conditions des Landes de Gascogne, valeur proche de nos résultats.

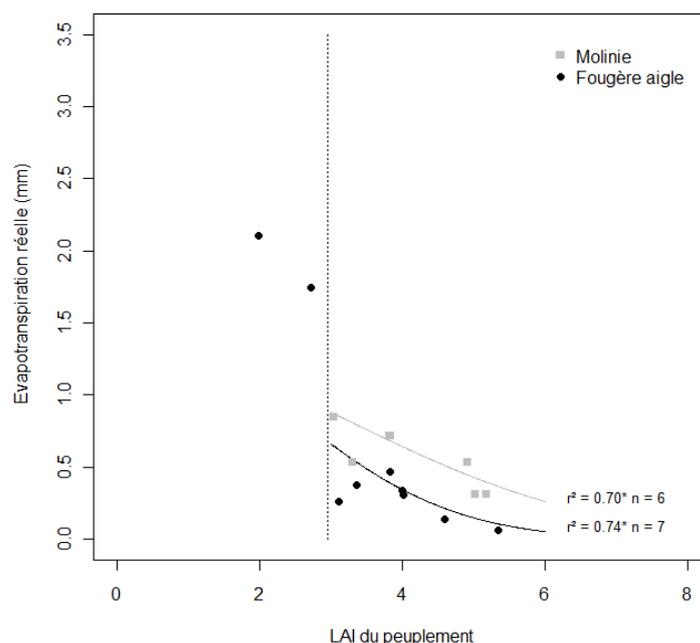


Figure 36 : Effet du LAI du chêne sessile calculé sur un rayon de 42 m sur l'évapotranspiration réelle de la molinie et de la fougère aigle pour un sol à la capacité au champ. Les valeurs de consommation en eau de la fougère en dessous d'un LAI du chêne de 3 ne sont pas prises en compte dans le modèle.

L'évapotranspiration moyenne de la molinie et de la fougère aigle est respectivement de $0.62 \pm 0.25 \text{ mm.jour}^{-1}$ avec un LAI de et $0.38 \pm 0.19 \text{ mm.jour}^{-1}$ lorsque le LAI de la strate arborée est compris entre 3 et 6 (Figure 36). Roberts *et al.* (1980) mesurent l'évapotranspiration de la fougère aigle sur Juillet-Août à $0.65 \text{ mm.jour}^{-1}$ avec un LAI de 1.1 sous un peuplement de pin sylvestre (LAI non renseigné). Berbigier *et al.* (1991) mesurent l'évapotranspiration de la molinie à 1.2 mm.jour^{-1} avec un LAI de 1.2 sous un peuplement de pin maritime (LAI de 3).

Bréda (1999) formule l'évapotranspiration du sous-bois comme étant inversement proportionnelle au LAI des arbres. Mais il semble qu'en dessous d'un LAI de la strate arborée de 3, l'évapotranspiration réelle de la fougère est multipliée par cinq (les deux points isolés sur la Figure 36). N'ayant pas de point de mesure en molinie avec un LAI de la strate arborée inférieur à 3, la comparaison avec la fougère est impossible et les deux points extrêmes pour la fougère deviennent suspects, sans que nous ayons de raison de les remettre en cause. Un LAI de la strate arborée de 3 peut donc correspondre à une valeur seuil sous laquelle l'évapotranspiration du sous-bois est très élevée. Cela peut s'expliquer par la combinaison des fortes valeurs du LAI de la strate herbacée et de celles du PET_{Turc} dans le sous-bois. Suite à

l'analyse bibliographique (cf. chapitre 1), nous avons aussi émis l'hypothèse d'une valeur seuil de LAI de la strate arborée proche de 2.6 au-dessous de laquelle la contribution de la strate herbacée augmente fortement. Kelliher *et al.* (1995) et Schmidt-Walter *et al.* (2014) identifient une valeur seuil de LAI à 3. Kelliher *et al.* (1995) démontrent mathématiquement que la conductance totale d'un peuplement forestier (i.e. strate arborée + strate herbacée) tend vers la conductance des arbres avec l'augmentation du LAI de la strate arborée à partir d'un LAI de 3. En dessous de cette valeur, la conductance totale du peuplement est supérieure à celle de la strate arborée liée à l'évapotranspiration de la strate herbacée. De même, Schmidt-Walter *et al.* (2014) suggèrent que l'origine des principales pertes en eau d'un écosystème forestier passent du sous-bois à la strate arborée lorsque le LAI de la strate arborée dépasse 3 en début de saison de végétation. Ce phénomène est relaté par plusieurs auteurs où la contribution du sous-bois dans l'évapotranspiration totale du peuplement est maximale en début de saison de végétation (Bréda and Peiffer 1999, Wilson *et al.* 2000, Vincke *et al.* 2005b, Vincke and Thiry 2008, Iida *et al.* 2009). Cela s'explique, au moins pour les espèces arborées décidues, par un décalage phénologique entre les deux strates au printemps, période où le rayonnement en sous-bois est maximal avant le débourrement de la strate arborée.

2.2. Contribution relative de la strate arborée et de la strate herbacée dans le bilan hydrique

Comme nous avons décrit précédemment, la modification du LAI de la strate arborée influence la strate herbacée et les conditions microclimatiques dans le sous-bois. De plus, l'augmentation du LAI de la strate arborée ou de la strate herbacée accélère la diminution de la teneur relative en eau du sol. Ainsi, les contributions des strates herbacée et arborée dans le bilan hydrique (interception de la pluie et évapotranspiration) sont modifiées selon le LAI de la strate arborée.

La somme des pluies interceptées par les trois compartiments conduit vers une faible recharge de la ressource hydrique du sol notamment lors de pluie de faible intensité, cela est lié aux hautes capacités de rétention des trois compartiments avant la saturation et le drainage de la pluie. D'une manière générale, la strate arborée (chêne sessile) avec un faible ou un fort LAI reste la principale origine de l'interception de la pluie par rapport à la fougère aigle (Figure 37). La réduction du LAI de la strate arborée de 6 à 2 augmente la pluviométrie touchant la surface du sol/litière malgré un développement plus important de la fougère aigle et une interception plus forte de sa part. En effet, la fougère aigle contribue dans l'interception

totale du peuplement à hauteur de 5 % lorsque le LAI de la strate arborée est de 6 et à hauteur de 40 % lorsque le LAI de la strate arborée est de 2.

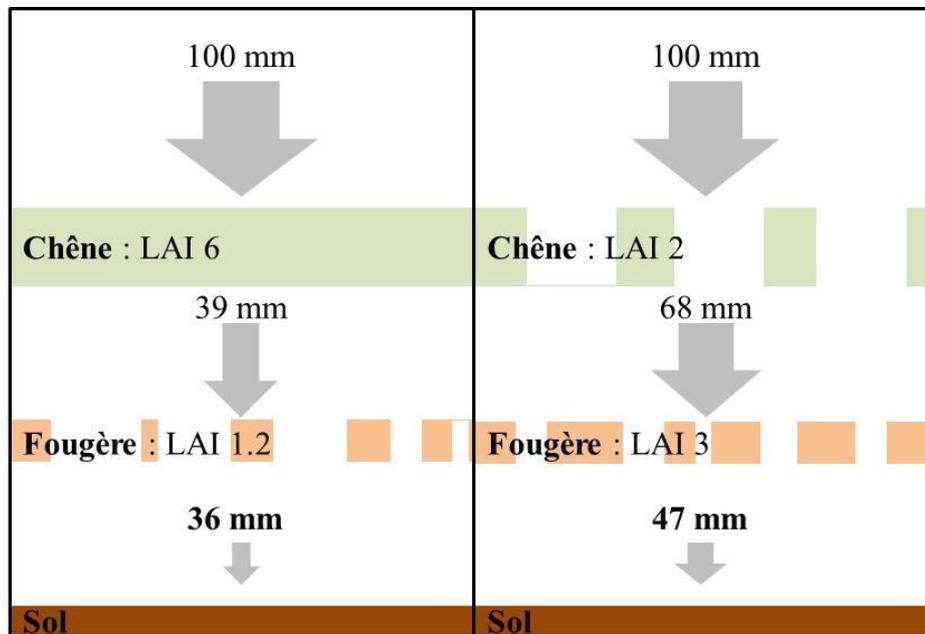


Figure 37 : Contribution théorique du chêne sessile et de la fougère aigle dans l'interception de pluie de faible intensité ($< 8 \text{ mm.h}^{-1}$) avec un LAI de la strate arborée de 6 et de 2. D'après les résultats obtenus lors de l'expérimentation en forêt d'Orléans. L'interception comprend aussi les pluies interceptées mais qui s'écoulent le long des troncs des chênes ou des tiges de fougère. Le calcul ne comprend pas l'interception par la litière, processus non mesuré.

Contrairement à l'interception de la pluie, la contribution de la strate arborée dans l'évapotranspiration totale du peuplement ne reste pas la plus importante quel que soit le LAI de la strate arborée. En effet, la réduction du LAI de la strate arborée de 6 à 2 engendre une forte augmentation de l'évapotranspiration de la strate herbacée dépassant celle de la strate arborée à un LAI de la strate arborée de 2 (conditions, sans stress hydrique, Figure 38). La contribution théorique de la fougère passe de 7 % à 63 % de l'évapotranspiration totale du peuplement lorsque le LAI de la strate arborée diminue de 6 à 2. De même, pour la contribution théorique de la molinie qui augmente de 7 % à 60 %. Ainsi la diminution de l'évapotranspiration de la strate arborée de 37 % est quasiment compensée par l'augmentation de l'évapotranspiration de la strate herbacée.

Lors d'une éclaircie, le prélèvement d'une partie de la strate arborée conduit à une modification de l'interception de la pluie et de l'évapotranspiration de la placette forestière comme décrite ci-dessus avec une réduction de la strate arborée. Le rôle de la strate herbacée dans le bilan hydrique devient relativement important par rapport à la strate arborée immédiatement en situation post-éclaircie. Cependant, au fur et à mesure que la strate arborée se referme, les conditions microclimatiques sous la canopée arborée retrouvent leurs valeurs post-éclaircie et l'importance de la strate herbacée dans le bilan hydrique décroît.

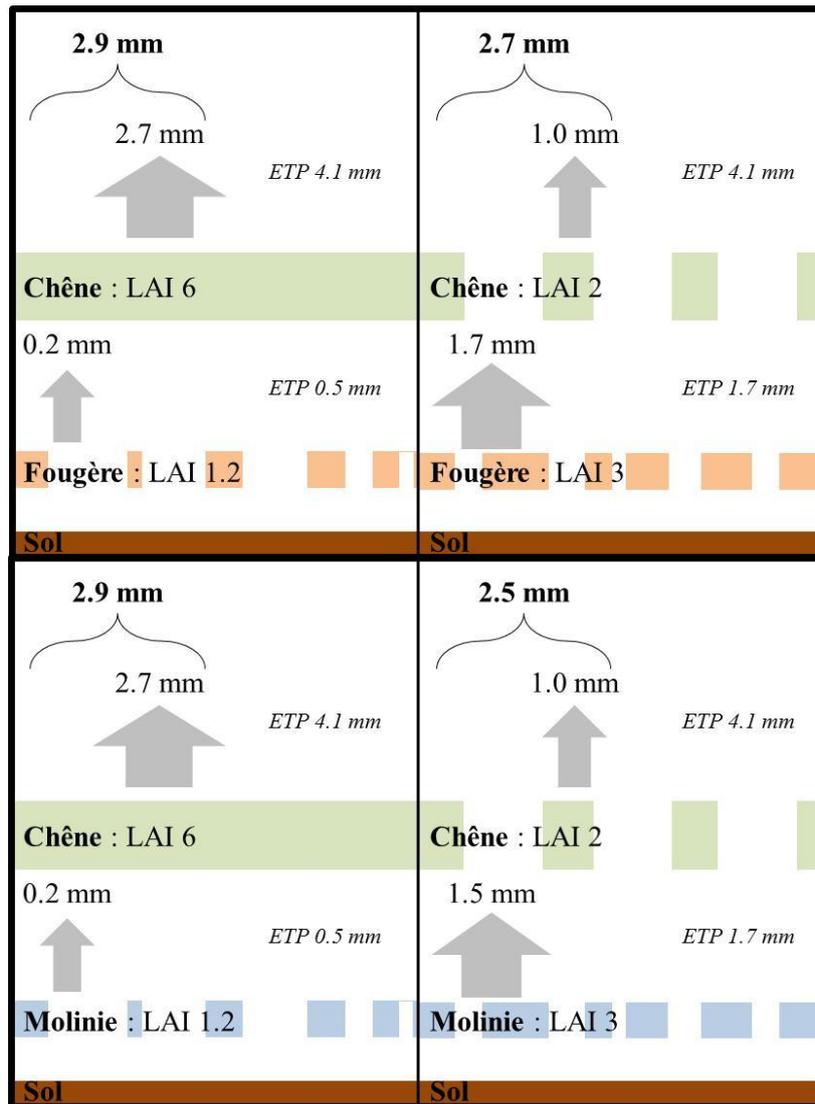


Figure 38 : Contribution théorique du chêne sessile et de la strate herbacée (fougère aigle en haut, molinie en bas) dans l'évapotranspiration totale du peuplement forestier avec un LAI de la strate arborée de 6 et de 2, en condition d'alimentation hydrique non limitante, d'après les résultats obtenus lors de l'expérimentation en forêt d'Orléans. L'évapotranspiration du chêne sessile n'a pas été mesurée et est calculée pour un LAI donné selon l'équation $ET/PET = 0.106 * LAI + 0.029$ (Breda and Granier 1996). PET est l'évapotranspiration potentielle (formule de Turc) moyennée sur la saison de végétation 2013 en forêt d'Orléans.

L'une des hypothèses émergente de la synthèse bibliographique (chapitre 1) était l'existence d'une valeur seuil de LAI de la strate arborée sous laquelle la contribution de la strate herbacée augmente fortement. L'analyse de 37 études avait permis de fixer cette valeur seuil proche de 2.6 de LAI de la strate arborée. La démarche entreprise à partir des résultats obtenus en forêt d'Orléans et l'évapotranspiration du chêne sessile calculée à partir de Breda and Granier (1996) permet de calculer le point de compensation, c'est-à-dire le LAI de la strate arborée pour lequel l'évapotranspiration des deux strates est égale. Le point de compensation théorique est à un LAI de la strate arborée de 2.4 et 2.5 pour une strate herbacée de molinie et de fougère aigle respectivement (Figure 39). De même, l'évapotranspiration totale du peuplement est minimale à un LAI de la strate arborée de 3 et 3.2 pour une strate herbacée de molinie et une strate herbacée de fougère aigle, respectivement (Figure 39). Ces valeurs de point de compensation théorique et d'évapotranspiration totale minimale théorique du peuplement rejoignent l'idée d'une valeur seuil de LAI de la strate arborée proche de 3 déterminée par l'analyse bibliographique (chapitre 1) et en accord avec Kelliher *et al.* (1995).

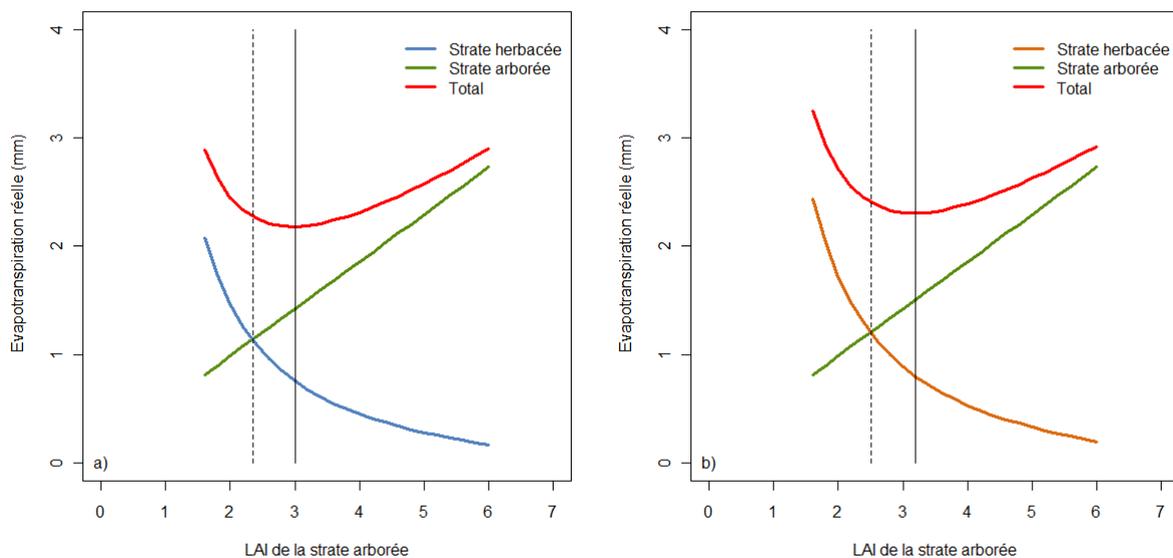


Figure 39 : Point de compensation théorique (ligne verticale en pointillée) entre l'évapotranspiration la strate herbacée et la strate arborée, et l'évapotranspiration totale minimale théorique du peuplement (ligne verticale continue) selon le LAI de la strate arborée avec une strate herbacée de molinie (a) et de fougère aigle (b), en condition d'alimentation hydrique non limitante, d'après les résultats obtenus lors de l'expérimentation en forêt d'Orléans. L'évapotranspiration du chêne sessile n'a pas été mesurée et est calculée pour un LAI donné selon l'équation $ET/PET = 0.106 \cdot LAI + 0.029$ (Breda and Granier 1996). PET est l'évapotranspiration potentielle (formule de Turc) moyennée sur la saison de végétation 2013 en forêt d'Orléans.

Le suivi de la teneur en eau du sol dans l'expérimentation en forêt d'Orléans a permis de déterminer la contribution moyenne de la strate herbacée à l'évapotranspiration totale de l'écosystème. Celle-ci est de 10 % (chapitre 5) pour un LAI moyen de la strate arborée sur l'ensemble des dispositifs de 4.0 ± 1.1 (Tableau 5). Par ailleurs, les calculs théoriques de l'évapotranspiration des deux strates aboutissent à une contribution de la strate herbacée de l'ordre de 10 % à l'évapotranspiration totale du peuplement lorsque le LAI de la strate arborée est proche de 5, ce qui rejoint la valeur de contribution issue du suivi de la teneur en eau sol.

Pour résumer, la réduction du LAI de la strate arborée diminue l'évapotranspiration et l'interception de la pluie par la strate arborée mais augmente l'évapotranspiration et l'interception de la pluie par la strate herbacée. Globalement, le bilan hydrique en chênaie ayant une strate herbacée pourrait d'abord s'améliorer lorsque le LAI de la strate arborée décroît jusqu'à une valeur de 3 environ, puis ré-augmenter pour des valeurs du LAI de la strate arborée inférieures à 2.5, la strate herbacée compensant alors l'évapotranspiration de la strate arborée. Ce phénomène de compensation entre les deux strates a été souligné par plusieurs auteurs (Black *et al.* 1980, Roberts 1983, Whitehead and Kelliher 1991, Lüttschwager *et al.* 1999, Vincke *et al.* 2005b).

3. Conséquences pour la strate arborée de la présence d'une strate herbacée

3.1. Augmentation du stress hydrique

Les conditions climatiques de 2012 et 2013 n'ont pas permis de mettre en évidence un effet significatif de la strate herbacée sur le stress hydrique subi par les arbres. Malgré un mois d'Août 2012 faiblement pluvieux avec 3.6 mm (Domaine des Barres, Nogent-sur-Vernisson), la ressource hydrique était suffisante pour permettre l'alimentation des deux strates sans que celles-ci ne se concurrencent outre mesure. Cependant, les scénarios actuels de changements climatiques soulignent également la possibilité de précipitations hivernales plus soutenues qu'actuellement (IPCC 2013). Dans ce cas, il est possible d'envisager une amélioration du bilan hydrique des stations hydromorphes. En effet, le décalage phénologique de la strate herbacée pourrait réduire l'engorgement des sols par son évapotranspiration

précoce et donc limiter les conditions d'anoxie pour le peuplement, notamment pour le chêne sessile, vulnérable à l'hydromorphie (Schmull and Thomas 2000, Drenou 2006) .

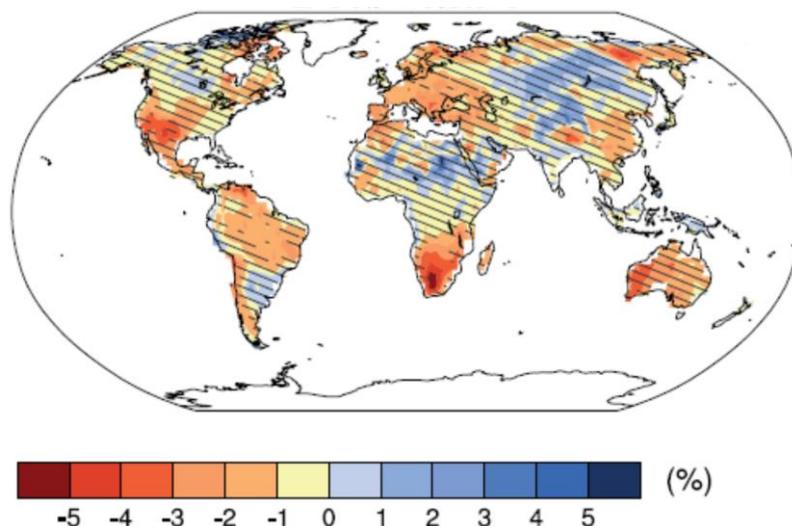


Figure 40 : Projection relative de la teneur en eau du sol pour 2016-2035 par rapport à 1986-2005 sous le scénario RCP 4.5 avec le modèle CMIP5 (IPCC 2013)

Dans un contexte de changement climatique, la réponse des végétaux à l'augmentation du forçage radiatif et du CO₂ engendrerait une augmentation du LAI de la végétation ce qui induirait une augmentation de l'évapotranspiration globale de l'écosystème (Bounoua *et al.* 2010). Cependant l'évapotranspiration globale pourrait être réduite si la ressource en eau édaphique devient limitée (Jung *et al.* 2010). D'après les projections de l'IPCC (2013), la teneur en eau du sol devrait diminuer en Europe (Figure 40).

L'expérimentation en forêt d'Orléans (chapitre 5) a montré graphiquement un stress hydrique plus fort sur les placettes enherbées par rapport aux placettes désherbées en 2012 (Figure 34) où le déficit climatique estival était plus important par rapport à 2013 (Figure 35). Dans l'hypothèse d'un déficit climatique plus élevé et/ou une ressource hydrique plus limitée, la présence d'une strate herbacée pourrait aggraver le stress hydrique pour le peuplement par sa contribution dans la consommation du peuplement au printemps avant la fermeture de la canopée et pendant les périodes de sécheresse (chapitre 1).

L'étude comparative en conditions contrôlées (chapitre 4) sur la fougère aigle, la molinie, la ronce et la callune a mis en évidence deux stratégies en réponse à une sécheresse. La callune et la molinie ont une régulation faible de leur évapotranspiration face à un déficit

hydrique édaphique ou atmosphérique (i.e. leurs stomates restent ouverts même pour des déficits hydriques prononcés, $REW \cong 0.2$ pour la callune et $VPD > 3$ hPa). A l'inverse, la fougère aigle et la ronce adoptent une stratégie plus conservatrice en régulant leur évapotranspiration précocement par rapport à la molinie et à la callune en réponse à un déficit hydrique. Toutefois, la régulation de l'évapotranspiration de la strate herbacée apparaît plus faible et plus tardive en période de sécheresse que de nombreuses essences forestières notamment les pins (Tan *et al.* 1978, Roberts *et al.* 1980, Roberts *et al.* 1984, Lüttschwager *et al.* 1999, Jarosz *et al.* 2008). Par exemple, la molinie dans l'expérimentation en conditions contrôlées maintient un flux transpiratoire bien au-delà du point de flétrissement permanent théorique, à des potentiels hydriques de base inférieurs à -4 MPa (limite de mesure de la chambre de Scholander). Ainsi, la valeur du LAI de la strate arborée compensatoire pour laquelle l'évapotranspiration de la strate herbacée est égale à celle de la strate arborée pourrait être décalée vers des valeurs de LAI de la strate arborée supérieures à 3 pendant les périodes de sécheresse. Cependant, l'expérimentation en forêt d'Orléans s'est déroulée dans des peuplements de chêne sessile qui est connu pour être une essence assez tolérante à la sécheresse (Becker and Levy 1983, Backes and Leuschner 2000) et supporte une certaine proportion d'embolie (Bréda *et al.* 2004). Le chêne sessile présente une capacité à supporter un niveau de sécheresse inférieur à 0.4 du REW où il maintient un rapport ET/PET_{Turc} de 0.4 environ contre 0.8 lorsque le REW est supérieur à 0.4 (LAI de 6, Breda and Granier 1996). Ainsi, le chêne sessile conserve une certaine transpiration à un potentiel hydrique de base à -2 MPa (-1.5 MPa = point de flétrissement permanent théorique) et a une faible régulation stomatique (Zapater 2009). A l'inverse, le chêne sessile est sensible à la sécheresse atmosphérique. Sa conductance stomatique décroît avec l'augmentation du VPD (Bréda *et al.* 1993). Or, les espèces herbacées que nous avons étudiées, en particulier la Callune, continuent de transpirer pour des valeurs de VPD élevées.

Quoi qu'il en soit, notre étude *in situ* devra être complétée dans les années futures par l'établissement des flux hydriques entre les différentes strates, en condition d'alimentation en eau contraignante pour valider ou non ces hypothèses.

3.2. Croissance des arbres

La répétition des périodes de sécheresse restreint la croissance et la stabilité des peuplements adultes (Becker and Levy 1983, Nageleisen 1994, Barber *et al.* 2000, Mäkinen *et al.* 2003). La présence d'une certaine strate herbacée, particulièrement la callune, ou un LAI

de la strate arborée inférieure à 3, pourrait accroître l'intensité des sécheresses et impacter indirectement la croissance du peuplement arboré.

L'effet direct de la strate herbacée sur la strate arborée est le plus souvent étudié par la compétition entre les deux strates pour les ressources édaphiques moyennant l'analyse de leur distribution racinaire (Coomes and Grubb 2000, Bakker *et al.* 2006, Balandier *et al.* 2008) ou pour la ressource en lumière avec l'installation et le développement des semis (Gaudio *et al.* 2011c). Mais nous devons reconnaître que les études sur l'effet de la strate herbacée sur la croissance des arbres ont souvent été cantonnées aux stades de la régénération (Collet *et al.* 1996, Davis *et al.* 1999, Coll *et al.* 2003, Coll *et al.* 2004, Bloor *et al.* 2008, Gaudio *et al.* 2011c) ou juvénile (Matsushima and Chang 2006, Moreaux *et al.* 2011). Ces études concluent sur une réduction de la croissance des arbres en présence d'une strate herbacée ayant une forte capacité compétitrice. Selon Mead *et al.* (2010), la compétition pour l'accès aux ressources est la plus dommageable aux jeunes stades du peuplement avant que les arbres ne dominent la strate herbacée par ombrage. Par exemple, l'effet bénéfique du désherbage sur la disponibilité de la ressource hydrique pour un peuplement de douglas se réduit au fur et à mesure que le peuplement se ferme avec une évapotranspiration croissante des arbres (Powers and Reynolds 1999).

4. Gestion de la strate herbacée

Comme nous l'avons décrit précédemment, le LAI de la strate herbacée augmente avec la réduction du LAI de la strate arborée et son impact dans le bilan hydrique peut devenir majeur lorsque le LAI de la strate arborée est inférieur à 3. Le développement de la strate herbacée est en grande partie lié à l'augmentation du rayonnement disponible dans le sous-bois mais aussi à une compétition racinaire plus faible après une éclaircie (Riegel *et al.* 1992). Un contrôle écologique par ombrage de la strate herbacée par la strate arborée semble impossible au vu de la tolérance à l'ombre des quatre herbacées étudiées et en particulier de la fougère (Gaudio *et al.* 2011a, Balandier *et al.* 2013) notamment si nous le combinons à l'objectif d'améliorer du bilan hydrique avec des éclaircies plus fortes qu'auparavant. En effet, à 6 % de lumière, la callune présente déjà 10 % de couvert, la molinie 23 %, la ronce 25 %, et la fougère 75 %. Cependant, à défaut de pouvoir contrôler le couvert de ces espèces, nous pouvons au moins recommander d'éviter une trop forte augmentation de l'ETP ou du VPD dans le sous-bois, afin de limiter la transpiration de ces herbacées, et en particulier de la callune, qui y répond très fortement (chapitre 4). En ce sens, la Figure 38 et la Figure 39 sont

un guide pour y parvenir mais la ronce et la callune nécessiteraient des développements supplémentaires.

5. Les limites de l'étude

L'installation d'expérimentations sous un tunnel ou en conditions naturelles implique de s'accommoder d'éléments plus ou moins maîtrisables tels que la température sous le tunnel ou le profil pédologique en forêt d'Orléans.

5.1. L'expérimentation en conditions contrôlées

L'expérimentation a été installée sous un tunnel afin de maîtriser l'apport d'eau à chaque individu et ainsi atteindre les niveaux de stress hydrique souhaités. Cependant, la température n'a pas été contrôlée mais uniquement mesurée. Malgré les deux grandes ouvertures aux extrémités du tunnel, la ventilation n'a pas permis de réguler la température ni de limiter l'effet de serre sous le tunnel. La moyenne journalière de la température de l'air sous le tunnel (30 ± 8 °C) pendant les sessions 1 et 2 de mesures était 30 % supérieure à celle mesurée à l'extérieur du tunnel. L'expérimentation étant menée en pot, les systèmes racinaires étaient aussi soumis à des températures élevées avec 23.2 ± 4.5 °C en moyenne ; or, les températures élevées augmentent le taux de mortalité des racines (Forbes *et al.* 1997). L'évapotranspiration des plants pourrait être surestimée liée à une demande climatique élevée par rapport aux conditions *in situ* à des niveaux similaires d'éclairement relatif, ou sous-estimée selon la capacité des herbacées étudiées à tolérer, ou non, de fortes températures. Par exemple, la fougère aigle est rapportée pour ne pas tolérer de fortes températures, avec un optimum entre 10 °C et 25 °C (Miller and Gates 1967, Marrs and Watt 2006). Ainsi, pour la fougère aigle, il est possible que la courbe de réponse de son évapotranspiration au VPD que nous avons obtenue, soit plus due à un stress thermique qu'à un stress hydrique. Ce point requiert quelques vérifications expérimentales ultérieures.

Les individus ont été cultivés dans des pots de vingt litres. Kawaletz *et al.* (2014) soulignent de nombreux problèmes qu'implique l'utilisation de pots dans le cadre expérimental notamment la taille du pot, le substrat, les effets de la transplantation ou encore la validité des résultats obtenus vis-à-vis des conditions *in situ*. Par exemple, Poorter *et al.* (2012) suggèrent un volume de pot suffisant pour ne pas affecter la croissance, avec une biomasse du plant n'excédant pas 1 g.L^{-1} de pot, soit dans notre situation 20 g. Or l'ensemble

des plants dépassait cette limite. La biomasse racinaire des plants de molinie et de fougère aigle occupait l'ensemble du volume du pot. Nous avons ainsi prélevé la biomasse aérienne et racinaire d'un échantillon de pots, mais les données restent à analyser.

Ces remarques militent pour expérimenter ou observer *in situ* en forêt mais les paragraphes suivants montrent aussi les limites de cette démarche.

5.2. L'expérimentation en Forêt d'Orléans

Les sols de la forêt d'Orléans sont constitués de dépôts de sable et d'argile de Sologne qui se sont différenciés en une formation sableuse en surface et une formation argileuse (plancher argileux) plus ou moins profond. Ces formations présentent de nombreux faciès répartis en bancs et lentilles changeant rapidement sur quelques mètres (Brêthes 1993). Ainsi au sein d'une placette de 20 mètres de rayon, une forte hétérogénéité de profil de sol peut induire un biais sur la représentation de la teneur en eau du sol d'une placette malgré trois points de mesure (tubes d'accès pour la sonde TDR, soit 120 points de mesure au total).

Par ailleurs la présence d'un plancher argileux interroge sur la distribution racinaire et la capacité racinaire des deux strates à explorer dans et sous le plancher argileux pour exploiter la ressource hydrique. Deux études en forêt d'Orléans ont montré une proportion très élevée de la biomasse de racines fines (50 % à 70 % sur l'ensemble du profil) dans les quinze premiers centimètres (Pouzerat 2010, Laurent 2013). Cependant, la méthode utilisée n'a pas permis d'analyser la distribution racinaire au-delà de 50 cm de profondeur. Sur le dispositif OPTMix, dans le même massif forestier, le constat est similaire puisque la grande majorité des racines est présente dans les 15 premiers centimètres, même si des racines peuvent être observées sur tout le profil d'un mètre de profondeur (Figure 41). Ces résultats, en accord avec la littérature (Bakker 1999, Bakker *et al.* 2006), pourraient suggérer une forte compétition pour la ressource hydrique en période de sécheresse. Cependant, la strate arborée, notamment le chêne, a la capacité d'explorer et d'extraire l'eau en profondeur (deux mètres et plus) dans des horizons riches en argile lorsque les horizons supérieurs sont asséchés (Bréda *et al.* 1995b). Dans l'hypothèse d'un prélèvement en profondeur de l'eau par le chêne, les indices de stress hydrique calculés sur 60 cm de profondeur de sol reflèteraient partiellement le stress hydrique subi par la strate arborée.

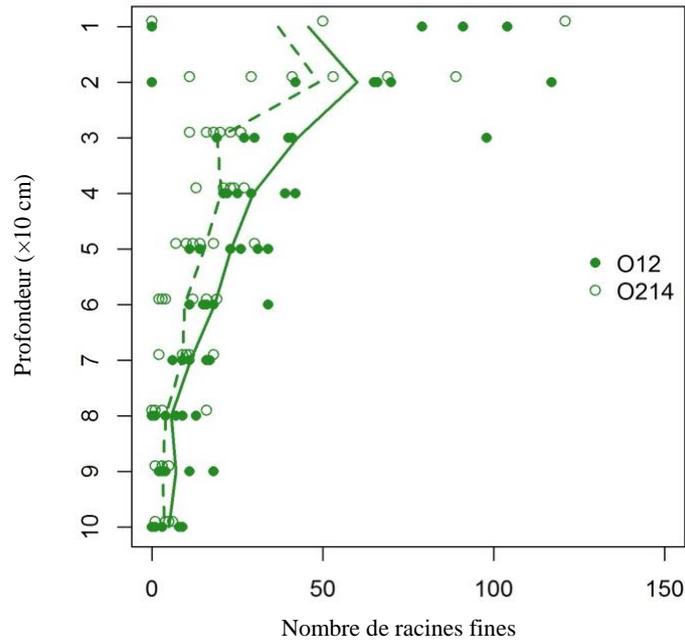


Figure 41 : Distribution des racines fines sur un profil de sol dans deux peuplements de chêne sessile en forêt domaniale d'Orléans. Un point correspond au nombre de racines sur une maille de 10 cm de profondeur et sur 40 cm de largeur. Données issues du projet OPTIMix.

6. Perspectives

Nous devons reconnaître que la portée de notre étude a forcément été limitée par les conditions climatiques particulièrement humides de 2012, 2013 et encore plus 2014. Ainsi si nous établissons avec une bonne précision le bilan hydrique et la contribution de la strate herbacée du sous-bois en condition de bonne alimentation en eau, il restera de nombreuses validations à faire en conditions plus sèches.

A travers la thèse, nous nous sommes concentrés sur l'évapotranspiration de la strate herbacée soumise ou non à un stress hydrique et à une modification de son microclimat par l'ouverture de la canopée de la strate arborée. Le suivi de l'humidité du sol à plusieurs profondeurs a montré ses limites car il nous est difficile d'identifier quelle strate prélève à quelle profondeur en fonction de l'évolution de la teneur en eau du sol. Dans un contexte de sécheresse édaphique et d'épaisseur de sol variant, une description racinaire fine des deux strates associée à une étude sur l'origine des prélèvements en eau des deux strates par l'utilisation d'isotopes améliorerait la compréhension du rôle de chaque strate dans le bilan hydrique.

Par ailleurs, l'expérimentation en forêt d'Orléans a été focalisée sur l'effet de l'évapotranspiration de la strate herbacée sur la teneur en eau du sol qui agit elle-même sur la croissance des arbres adultes. Il serait intéressant d'étudier l'effet direct de la présence de la strate herbacée sur la croissance des arbres selon différents niveaux de stress hydrique et de densité de la strate herbacée.

Conclusion générale

Les objectifs de la thèse étaient de caractériser (i) le microclimat en sous-bois et la conséquence pour la strate herbacée de la réduction du LAI de la strate arborée, (ii) la réponse de la strate herbacée (molinie, fougère aigle, ronce et callune) aux stress hydriques édaphiques et atmosphériques et (iii) l'effet des strates arborée et herbacée sur la teneur en eau du sol (SWC) le long d'un gradient de LAI de la strate arborée. Les travaux ont été menés dans des futaies de chênes sessiles adultes en forêt d'Orléans et complétés par une expérimentation en conditions contrôlées.

Les mesures en forêt ont montré que la réduction du LAI de la strate arborée réduit significativement la proportion de pluie interceptée par cette strate. Ainsi, lorsque le LAI de la strate arborée est divisé par 3 (LAI de 6 à 2), la proportion de pluie interceptée par la strate arborée est divisée par deux et donc la pluie atteignant le sous-bois est augmentée dans les mêmes proportions. Cette même réduction du LAI des chênes de 6 à 2 augmente significativement l'éclaircissement dans le sous-bois. L'augmentation des ressources en eau et en lumière conduit à un développement accru de la strate herbacée dont le LAI est multiplié par 2.5. En parallèle, le PET_{Turc} dans le sous-bois est multiplié par 3.5. En conséquence, lors de l'ouverture du couvert, l'évapotranspiration de la strate herbacée augmente et sa contribution à l'évapotranspiration totale de l'écosystème pourrait être supérieure à $34 \pm 15 \%$ (contribution moyenne sur la saison de végétation calculée à partir de 36 études). L'analyse bibliographique et nos résultats en forêt d'Orléans ont mis en évidence une valeur seuil de LAI de la strate arborée à 2-3, sous laquelle la contribution de la strate herbacée à l'évapotranspiration du peuplement augmente fortement. Cette contribution pourrait être d'autant plus importante pendant les périodes de sécheresse, car les herbacées monopolistes, particulièrement la callune, sont moins sensibles au stress atmosphérique que les essences forestières, et donc leur taux d'évapotranspiration par unité de LAI est plus élevé.

En effet, nos expérimentations en conditions contrôlées ont montré que la fougère et la ronce adoptent une stratégie conservatrice face au stress hydrique tandis que la callune et la molinie ont une plus faible régulation de leur évapotranspiration.

Globalement si l'on compare l'évapotranspiration de deux peuplements dont l'un, dit fermé, avec un fort LAI de la strate arborée (6) et un LAI de la strate herbacée faible, et un second, dit ouvert, avec un faible LAI de la strate arborée (2) et un LAI de la strate herbacée fort, sans stress hydrique, l'évapotranspiration des deux peuplements est assez semblable avec

une différence entre deux peuplements inférieure à 0.3 mm.jour^{-1} . A l'inverse, nos données en conditions contrôlées laissent à penser que sous un stress hydrique, notamment atmosphérique, l'évapotranspiration du peuplement ouvert serait plus élevée que celle du peuplement fermé. *In fine*, en termes de gestion, la réduction de la densité de couvert forestier doit être un compromis entre la diminution du LAI de la strate arborée pour réduire son évapotranspiration mais maintenir un LAI de la strate arborée suffisamment élevé pour contenir la strate herbacée.

Références

- Abd Latif, Z. and G. A. Blackburn. 2010.** The effects of gap size on some microclimate variables during late summer and autumn in a temperate broadleaved deciduous forest. *International Journal of Biometeorology* 54:119-129.
- Adam, B., J. Benoit, H. Sinoquet, P. Balandier, and A. Marquier. 2006.** PiafPhotem - software to threshold hemispherical photographs. UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand - ALLIANCE VISION, Montélimar.
- Adam, B., H. Sinoquet, P. Balandier, and A. Marquier. 2008.** PiafLA – A software to calculate transmitted light by canopies. UMR PIAF INRA-UBP, Clermont-Ferrand, France.
- Aerts, R., R. Boot, and P. van der Aart. 1991.** The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87:551-559.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, and N. Cobb. 2010.** A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259:660-684.
- Ammer, C., P. Balandier, N. Bentsen, L. Coll, and M. Löf. 2011.** Forest vegetation management under debate: an introduction. *European Journal of Forest Research* 130:1-5.
- Aussenac, G. 1968.** Interception des précipitations par le couvert forestier. *Annals of Forest Science* 25:135-156.
- Aussenac, G. 1970.** Action du couvert forestier sur la distribution au sol des précipitations. *Annals of Forest Science* 27:383-399.
- Aussenac, G. 2000.** Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57:287-301.
- Aussenac, G. and C. Boulangeat. 1980.** Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillu (*Fagus sylvatica* L.) et de résineux (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco). *Annals of Forest Science* 37:91-107.
- Aussenac, G. and A. Granier. 1988.** Effects of Thinning on Water-Stress and Growth in Douglas-Fir. *Canadian Journal of Forest Research* 18:100-105.
- Aussenac, G., A. Granier, and N. Breda. 1995.** Effets des modifications de la structure du couvert forestier sur le bilan hydrique, l'état hydrique des arbres et la croissance. *Revue Forestière Française* 47:54-62.
- Backes, K. and C. Leuschner. 2000.** Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Canadian Journal of Forest Research* 30:335-346.

- Bakker, M. R. 1999.** The effect of lime and gypsum applications on a sessile oak (*Quercus petraea* (M.) Liebl.) stand at La Croix-Scaille (French Ardennes) II. Fine root dynamics. *Plant and Soil* 206:109-121.
- Bakker, M. R., L. Augusto, and D. L. Achat. 2006.** Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil* 286:37-51.
- Balandier, P., C. Collet, J. H. Miller, P. E. Reynolds, and S. M. Zedaker. 2006a.** Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79:3-27.
- Balandier, P., F. X. De Montard, and Curt T. 2008.** Root competition for water between trees and grass in a silvopastoral plot of ten-year-old *Prunus avium*. Pages 253-270 in D. R. Bastish, R. K. Kohli, S. Jose, and H. P. Singh, editors. *Ecological basis of agroforestry*. CRC Press.
- Balandier, P., A. Marquier, E. Casella, A. Kiewitt, L. Coll, L. Wehrlen, and R. Harmer. 2013.** Architecture, cover and light interception by bramble (*Rubus fruticosus*): a common understorey weed in temperate forests. *Forestry* 86:39-46.
- Balandier, P., A. Marquier, Y. Dumas, N. Gaudio, G. Philippe, D. Da Silva, B. Adam, C. Ginisty, and H. Sinoquet. 2009.** Light sharing among different forest strata for sustainable management of vegetation and regeneration. Pages 81-86 in *Forestry in achieving millennium goals*. Institute of Lowland Forestry and Environment.
- Balandier, P., D. Pauwels, F. Landré, and R. Jouvie. 2002.** La lumière, outil sylvicole pour favoriser la diversité végétale ou la gestion cynégétique des peuplements de mélèze (*Larix* sp.). *Forêt Wallone* 61:9-13.
- Balandier, P., G. Sonohat, H. Sinoquet, C. Varlet-Grancher, and Y. Dumas. 2006b.** Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak stands. *Trees-Structure and Function* 20:363-370.
- Baldocchi, D. D., B. E. Law, and P. M. Anthoni. 2000.** On measuring and modeling energy fluxes above the floor of a homogeneous and heterogeneous conifer forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 102:187-206.
- Baldocchi, D. D. and C. A. Vogel. 1996.** Energy and CO₂ flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. *Tree physiology* 16:5-16.
- Baldocchi, D. D., C. A. Vogel, and B. Hall. 1997.** Seasonal variation of energy and water vapor exchange rates above and below a boreal jack pine forest canopy. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 102:28939-28951.
- Barber, V. A., G. P. Juday, and B. P. Finney. 2000.** Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405:668-673.

- Barbier, S., P. Balandier, and F. Gosselin. 2009.** Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science* 66:602-602.
- Barbier, S., F. Gosselin, and P. Balandier. 2008.** Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254:1-15.
- Barbour, M. M., J. E. Hunt, A. S. Walcroft, G. N. D. Rogers, T. M. McSeveny, and D. Whitehead. 2005.** Components of ecosystem evaporation in a temperate coniferous rainforest, with canopy transpiration scaled using sapwood density. *New Phytologist* 165:549-558.
- Barrett, J. W. and C. T. Youngberg. 1965.** Effect of tree spacing and understory vegetation on water use in a pumice soil. *Soil Science Society of America Journal* 29:472-475.
- Becker, M. and G. Levy. 1983.** Oak dieback: ecological causes, taking the Forest of Tronçais as an example, and preliminary conclusions. *Revue Forestière Française* 35:341-356.
- Berbigier, P., J. M. Bonnefond, D. Loustau, M. I. Ferreira, J. S. David, and J. S. Pereira. 1996.** Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal .2. Evapotranspiration and canopy stomatal conductance measured by an eddy covariance technique. *Oecologia* 107:43-52.
- Berbigier, P., A. Diawara, and D. Loustau. 1991.** A microclimatic study of the effect of drought on evapotranspiration in a maritime pine stand and its understorey. *Annals of Forest Science* 48:157-177.
- Berger, A. L. and K. J. Puettmann. 2000.** Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota. *American Midland Naturalist* 143:111-125.
- Black, T. A. 1979.** Evapotranspiration from douglas-fir stands exposed to soil-water deficits. *Water Resources Research* 15:164-170.
- Black, T. A., F. M. Kelliher, J. S. Wallace, J. B. Stewart, J. L. Monteith, and P. G. Jarvis. 1989.** Processes Controlling Understorey Evapotranspiration [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 324:207-231.
- Black, T. A., C. S. Tan, and J. U. Nnyamah. 1980.** Transpiration Rate of Douglas-Fir Trees in Thinned and Un-Thinned Stands. *Canadian Journal of Soil Science* 60:625-631.
- Blanken, P. D., T. A. Black, H. H. Neumann, G. den Hartog, P. C. Yang, Z. Nestic, and X. Lee. 2001.** The seasonal water and energy exchange above and within a boreal aspen forest. *Journal of Hydrology* 245:118-136.
- Blanken, P. D., T. A. Black, P. C. Yang, H. H. Neumann, Z. Nestic, R. Staebler, G. den Hartog, M. D. Novak, and X. Lee. 1997.** Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: Partitioning overstory and understory components. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 102:28915-28927.

- Bloor, J. M. G., P. W. Leadley, and L. Barthes. 2008.** Responses of *Fraxinus excelsior* seedlings to grass-induced above- and below-ground competition. *Plant Ecology* 194:293-304.
- Blow, F. E. 1955.** Quantity and Hydrologic Characteristics of Litter under Upland Oak Forests in Eastern Tennessee. *Journal of Forestry* 53:190-195.
- Bounoua, L., F. G. Hall, P. J. Sellers, A. Kumar, G. J. Collatz, C. J. Tucker, and M. L. Imhoff. 2010.** Quantifying the negative feedback of vegetation to greenhouse warming: A modeling approach. *Geophysical Research Letters* 37:L23701.
- Bower, D. R. and E. R. Ferguson. 1968.** Understory Removal Improves Shortleaf Pine Growth. *Journal of Forestry* 66:421-422.
- Bréda, N. 1999.** L'indice foliaire des couverts forestiers : mesure, variabilité et rôle fonctionnel. *Revue Forestière Française* 2:135-150.
- Bréda, N., H. Cochard, E. Dreyer, and A. Granier. 1993.** Water Transfer in a Mature Oak Stand (*Quercus-Petraea*) - Seasonal Evolution and Effects of a Severe Drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23:1136-1143.
- Breda, N. and A. Granier. 1996.** Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of a sessile oak stand (*Quercus petraea*). *Annales Des Sciences Forestieres* 53:521-536.
- Bréda, N., A. Granier, and G. Aussenac. 1995a.** Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree physiology* 15:295-306.
- Bréda, N., A. Granier, and G. Aussenac. 2004.** The 2003 drought in the climate context of the last 54 years - ecophysiological analysis and impact on forest trees. *Revue Forestière Française* 56:109-131.
- Bréda, N., A. Granier, F. Barataud, and C. Moyne. 1995b.** Soil water dynamics in an oak stand.1. Soil moisture, water potentials and water-uptake by roots. *Plant and Soil* 172:17-27.
- Bréda, N., Y. Lefèvre, and V. Badeau. 2002.** Réservoir en eau des sols forestiers tempérés : spécificité et difficultés d'évaluation. *La Houille Blanche*:24.
- Bréda, N. and M. Peiffer. 1999.** Etude du bilan hydrique des chênaies de la Forêt Domaniale de la Harth (Haut-Rhin) et impact des épisodes de sécheresse sur la croissance radiale des chênes. ONF Alsace.
- Bréda, N. and M. Peiffer. 2014.** Vulnerability to forest decline in a context of climate changes: new prospects about an old question in forest ecology. *Annals of Forest Science*:1-5.
- Brêthes, A. 1993.** Les types de station forestière de l'Orléanais. ONF.
- Britton, A., R. Marrs, R. Pakeman, and P. Carey. 2003.** The influence of soil-type, drought and nitrogen addition on interactions between *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa* : implications for heathland regeneration. *Plant Ecology* 166:93-105.
- Busse, M. D., P. H. Cochran, and J. W. Barrett. 1996.** Changes in Ponderosa Pine Site Productivity following Removal of Understory Vegetation. *Soil Science Society of America Journal* 60:1614-1621.

- Carlson, D. W. and A. Groot. 1997.** Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 87:313-329.
- Chen, J., J. F. Franklin, and T. A. Spies. 1993.** Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 63:219-237.
- Coll, L., P. Balandier, and C. Picon-Cochard. 2004.** Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. *Tree physiology* 24:45-54.
- Coll, L., P. Balandier, C. Picon-Cochard, B. Prévosto, and T. Curt. 2003.** Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Annals of Forest Science* 60:593-600.
- Collet, C., J. M. Guehl, H. Frochot, and A. Ferhi. 1996.** Effect of two forest grasses differing in their growth dynamics on the water relations and the growth of *Quercus petraea* seedlings. *Canadian Journal of Botany* 74:1562-1571.
- Constantin, J., A. Grelle, A. Ibrom, and K. Morgenstern. 1999.** Flux partitioning between understorey and overstorey in a boreal spruce/pine forest determined by the eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology* 98-9:629-643.
- Coomes, D. A. and P. J. Grubb. 2000.** Impacts of root competition in forests and woodlands: A theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70:171-207.
- Crawley, M. J. 1997.** Life History and Environnement. Pages 73-131 in M. J. Crawley, editor. *Plant Ecology*. Blackwell publishing.
- Cregg, B. M., T. C. Hennessey, and P. M. Dougherty. 1990.** Water Relations of Loblolly-Pine Trees in Southeastern Oklahoma Following Precommercial Thinning. *Canadian Journal of Forest Research* 20:1508-1513.
- Daikoku, K., S. Hattori, A. Deguchi, Y. Aoki, M. Miyashita, K. Matsumoto, J. Akiyama, S. Iida, T. Toba, Y. Fujita, and T. Ohta. 2008.** Influence of evaporation from the forest floor on evapotranspiration from the dry canopy. *Hydrological Processes* 22:4083-4096.
- Davis, M. A., K. J. Wrage, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, T. Schaeffer, and C. Muermann. 1999.** Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. *Plant Ecology* 145:341-350.
- Den Ouden, J. 2000.** The role of bracken (*Pteridium aquilinum*) in forest dynamics. Wageningen University.
- Desprez-Loustau, M. L., B. Marçais, L. M. Nageleisen, D. Piou, and A. Vannini. 2006.** Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science* 63:597-612.
- Dhôte, J.-F. 1997.** Effets des éclaircies sur le diamètre dominant dans des futaies régulières de hêtre ou de chêne sessile. *Revue Forestière Française* 49:557-578.

- Diawara, A., D. Loustau, and P. Berbigier. 1991.** Comparison of two methods for estimating the evaporation of a *Pinus pinaster* (Ait.) stand: sap flow and energy balance with sensible heat flux measurements by an eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology* 54:49-66.
- Diaz, S. and M. Cabido. 1997.** Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8:463-474.
- Dohrenbusch, A. and N. Bartch. 2002.** Forest Development: succession, environmental stress and forest management. Springer Verlag.
- Dore, S., T. E. Kolb, M. Montes-Helu, S. E. Eckert, B. W. Sullivan, B. A. Hungate, J. P. Kaye, S. C. Hart, G. W. Koch, and A. Finkral. 2010.** Carbon and water fluxes from ponderosa pine forests disturbed by wildfire and thinning. *Ecological Applications* 20:663-683.
- Drenou, C. 2006.** Les Racines : face cachée des arbres. Institut pour le Développement Forestier.
- Drever, C. R. and K. P. Lertzman. 2003.** Effects of a wide gradient of retained tree structure on understory light in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 33:137-146.
- Dumas, Y. 2002.** Que savons-nous de la fougère aigle ? . *Revue Forestière Française* 4:357-374.
- Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, and D. Paulissen. 1992.** Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa Scripta Geobotanica.
- Forbes, P. J., K. E. Black, and J. E. Hooker. 1997.** Temperature-induced alteration to root longevity in *Lolium perenne*. *Plant and Soil* 190:87-90.
- Fotelli, M. N., A. Geßler, A. D. Peuke, and H. Rennenberg. 2001.** Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and $\delta^{13}C$ composition. *New Phytologist* 151:427-435.
- Frazer, G. W., C. D. Canham, and K. P. Lertzman. 1999.** Gap Light Analyzer (GLA). Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Friedrich, U., G. von Oheimb, W. U. Kriebitzsch, K. Schlesselmann, M. S. Weber, and W. Hardtle. 2012.** Nitrogen deposition increases susceptibility to drought - experimental evidence with the perennial grass *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Plant and Soil* 353:59-71.
- Frochot, H., G. Armand, A. Gama, M. Nouveau, and L. Wehrlen. 2002.** La gestion de la végétation accompagnatrice : état et perspective *Revue Forestière Française* 6:505-520.
- Gama, A., Y. Dumas, and H. Frochot. 2006.** Utilisation des herbicides en forêt et gestion durable. Editions Quae.
- Ganatsios, H. P., P. A. Tsioras, and T. Pavlidis. 2010.** Water yield changes as a result of silvicultural treatments in an oak ecosystem. *Forest Ecology and Management* 260:1367-1374.
- Gash, J. H. C. and J. B. Stewart. 1977.** The evaporation from Thetford Forest during 1975. *Journal of Hydrology* 35:385-396.

- Gaudio, N., P. Balandier, Y. Dumas, and C. Ginisty. 2011a.** Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *Forest Ecology and Management* 261:489-498.
- Gaudio, N., P. Balandier, Y. Dumas, and C. Ginisty. 2011b.** Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert: contrainte de la végétation monopoliste de sous-bois en milieu acide. *Rendez-vous techniques ONF* 33-34:18-24.
- Gaudio, N., P. Balandier, and A. Marquier. 2008.** Light-dependent development of two competitive species (*Rubus idaeus*, *Cytisus scoparius*) colonizing gaps in temperate forest. *Annals of Forest Science* 65.
- Gaudio, N., P. Balandier, G. Philippe, Y. Dumas, F. Jean, and C. Ginisty. 2011c.** Light-mediated influence of three understorey species (*Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*) on the growth of *Pinus sylvestris* seedlings. *European Journal of Forest Research* 130:77-89.
- Ge, Z.-M., S. Kellomäki, H. Peltola, X. Zhou, K.-Y. Wang, and H. Väisänen. 2011.** Effects of varying thinning regimes on carbon uptake, total stem wood growth, and timber production in Norway spruce (*Picea abies*) stands in southern Finland under the changing climate. *Annals of Forest Science* 68:371-383.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. Castro, and J. A. Hódar. 2008.** Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19:161-172.
- Gonzalez, M., L. Augusto, A. Gallet-Budynek, J. Xue, N. Yauschew-Raguenes, D. Guyon, P. Trichet, F. Delerue, S. Niollet, F. Andreasson, D. L. Achat, and M. R. Bakker. 2013.** Contribution of understory species to total ecosystem aboveground and belowground biomass in temperate *Pinus pinaster* Ait. forests. *Forest Ecology and Management* 289:38-47.
- Gordon, C., S. J. Woodin, C. E. Mullins, and I. J. Alexander. 1999.** Effects of environmental change, including drought, on water use by competing *Calluna vulgaris* (heather) and *Pteridium aquilinum* (bracken). *Functional Ecology* 13:96-106.
- Granier, A., V. Bobay, J. H. C. Gash, J. Gelpe, B. Saugier, and W. J. Shuttleworth. 1990.** Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les Landes forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 51:309-319.
- Granier, A., N. Bréda, P. Biron, and S. Villette. 1999.** A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling* 116:269-283.
- Gray, A. N., T. A. Spies, and M. J. Easter. 2002.** Microclimatic and soil moisture responses to gap formation in coastal Douglas-fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 32:332-343.
- Grelle, A., A. Lundberg, A. Lindroth, A. S. Moren, and E. Cienciala. 1997.** Evaporation components of a boreal forest: Variations during the growing season. *Journal of Hydrology* 197:70-87.

- Grime, J. P., J. G. Hodgson, and R. Hunt. 1988.** Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman Ltd.
- Guyot, G. 1997.** Climatologie de l'environnement - De la plante aux écosystèmes. Masson.
- Halpern, C. B. and J. A. Lutz. 2013.** Canopy closure exerts weak controls on understory dynamics: a 30-year study of overstory-understory interactions. *Ecological Monographs* 83:221-237.
- Hamada, S., T. Ohta, T. Hiyama, T. Kuwada, A. Takahashi, and T. C. Maximov. 2004.** Hydrometeorological behaviour of pine and larch forests in eastern Siberia. *Hydrological Processes* 18:23-39.
- Harmer, R., A. Kiewitt, and G. Morgan. 2012.** Can overstorey retention be used to control bramble (*Rubus fruticosus* L. agg.) during regeneration of forests? *Forestry* 85:135-144.
- Helvey, J. D. and J. H. Patric. 1965.** Canopy and litter interception of rainfall by hardwoods of eastern United States. *Water Resources Research* 1:193-206.
- Hogg, E. H., J. P. Brandt, and B. Kochtubajda. 2002.** Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research* 32:823-832.
- Hollinger, D. Y. 1987.** Photosynthesis and Stomatal Conductance Patterns of Two Fern Species From Different Forest Understoreys. *Journal of Ecology* 75:925-935.
- IGN. 2014.** La forêt en chiffres et en cartes. IGN.
- Iida, S. i., T. Ohta, K. Matsumoto, T. Nakai, T. Kuwada, A. V. Kononov, T. C. Maximov, M. K. van der Molen, H. Dolman, H. Tanaka, and H. Yabuki. 2009.** Evapotranspiration from understory vegetation in an eastern Siberian boreal larch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1129-1139.
- IPCC. 2013.** Climate Change 2013: The Physical Science Basis.
- Jactel, H., J. Petit, M. L. Desprez-Loustau, S. Delzon, D. Piou, A. Battisti, and J. Koricheva. 2012.** Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis. *Global Change Biology* 18:267-276.
- Jarosz, N., Y. Brunet, E. Lamaud, M. Irvine, J.-M. Bonnefond, and D. Loustau. 2008.** Carbon dioxide and energy flux partitioning between the understorey and the overstorey of a maritime pine forest during a year with reduced soil water availability. *Agricultural and Forest Meteorology* 148:1508-1523.
- Jung, E.-Y., D. Otieno, H. Kwon, B. Lee, J.-H. Lim, J. Kim, and J. Tenhunen. 2013.** Water use by a warm-temperate deciduous forest under the influence of the Asian monsoon: contributions of the overstory and understory to forest water use. *Journal of Plant Research* 126:661-674.
- Jung, M., M. Reichstein, P. Ciais, S. I. Seneviratne, J. Sheffield, M. L. Goulden, G. Bonan, A. Cescatti, J. Chen, R. de Jeu, A. J. Dolman, W. Eugster, D. Gerten, D. Gianelle, N. Gobron, J. Heinke, J. Kimball, B. E. Law, L. Montagnani, Q. Mu, B. Mueller, K. Oleson, D. Papale, A. D. Richardson, O. Roupsard, S. Running, E. Tomelleri, N. Viovy, U. Weber, C. Williams,**

- E. Wood, S. Zaehle, and K. Zhang. 2010.** Recent decline in the global land evapotranspiration trend due to limited moisture supply. *Nature* 467:951-954.
- Kawaletz, H., I. Mölder, P. Annighöfer, A. Terwei, S. Zerbe, and C. Ammer. 2014.** Pot experiments with woody species – a review. *Forestry* 87:482-491.
- Kelliher, F. M., T. A. Black, and D. T. Price. 1986.** Estimating the effects of understory removal from a douglas-fir forest using a 2-layer canopy evapotranspiration model. *Water Resources Research* 22:1891-1899.
- Kelliher, F. M., D. Y. Hollinger, E. D. Schulze, N. N. Vygodskaya, J. N. Byers, J. E. Hunt, T. M. McSeveny, I. Milukova, A. Sogatchev, A. Varlargin, W. Ziegler, A. Arneth, and G. Bauer. 1997.** Evaporation from an eastern Siberian larch forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 85:135-147.
- Kelliher, F. M., R. Leuning, M. R. Raupach, and E. D. Schulze. 1995.** Maximum conductances for evaporation from global vegetation types. *Agricultural and Forest Meteorology* 73:1-16.
- Kelliher, F. M., J. Lloyd, A. Arneth, J. N. Byers, T. M. McSeveny, I. Milukova, S. Grigoriev, M. Panfyorov, A. Sogatchev, A. Varlargin, W. Ziegler, G. Bauer, and E. D. Schulze. 1998.** Evaporation from a central Siberian pine forest. *Journal of Hydrology* 205:279-296.
- Kelliher, F. M., D. Whitehead, K. J. McAneney, and M. J. Judd. 1990.** Partitioning evapotranspiration into tree and understorey components in two young pinus radiata D. Don stands. *Agricultural and Forest Meteorology* 50:211-227.
- Kellomaki, S. and P. Oker-Blom. 1983.** Canopy structure and light climate in a young Scots pine stand. *Silva Fennica* 17:1-21.
- Kelty, M. J., E. M. Gould, and M. J. Twery. 1987.** Effects of Understorey Removal in Hardwood Stands. *Northern Journal of Applied Forestry* 4:162-164.
- Kohler, M., J. Sohn, G. Nagele, and J. Bauhus. 2010.** Can drought tolerance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) be increased through thinning? *European Journal of Forest Research* 129:1109-1118.
- Kolström, M., M. Lindner, T. Vilén, M. Maroschek, R. Seidl, M. J. Lexer, S. Netherer, A. Kremer, S. Delzon, A. Barbati, M. Marchetti, and P. Corona. 2011.** Reviewing the Science and Implementation of Climate Change Adaptation Measures in European Forestry. *Forests* 2:961-982.
- Köstner, B. 2001.** Evaporation and transpiration from forests in Central Europe relevance of patch-level studies for spatial scaling. *Meteorology and Atmospheric Physics* 76:69-82.
- Lagergren, F., H. Lankreijer, J. Kučera, E. Cienciala, M. Mölder, and A. Lindroth. 2008.** Thinning effects on pine-spruce forest transpiration in central Sweden. *Forest Ecology and Management* 255:2312-2323.
- Lamaud, E., J. Ogée, Y. Brunet, and P. Berbigier. 2001.** Validation of eddy flux measurements above the understorey of a pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 106:187-203.

- Launiainen, S. 2010.** Seasonal and inter-annual variability of energy exchange above a boreal Scots pine forest. *Biogeosciences* 7:3921-3940.
- Launiainen, S., J. Rinne, J. Pumpanen, L. Kulmala, P. Kolari, P. Keronen, E. Siivola, T. Pohja, P. Hari, and T. Vesala. 2005.** Eddy covariance measurements of CO₂ and sensible and latent heat fluxes during a full year in a boreal pine forest trunk-space. *Boreal Environment Research* 10:569-588.
- Laurent, L. 2013.** Distribution des systèmes racinaires de chêne sessile et de fougère aigle en forêt tempérée Master 2. Université de Lorraine.
- Lebourgeois, F. and C. Piedallu. 2005.** Appréhender le niveau de sécheresse dans le cadre des études stationnelles et de la gestion forestière à partir d'indices bioclimatiques. *Revue Forestière Française* 57:26.
- Leuschner, C. 2002.** Air humidity as an ecological factor for woodland herbs: leaf water status, nutrient uptake, leaf anatomy, and productivity of eight species grown at low or high vpd levels. *Flora* 197:262-274.
- Levitt, J. 1972.** Responses of plants to environmental stresses. Academic press.
- Lindroth, A. 1985.** Seasonal and diurnal variation of energy budget components in coniferous forests. *Journal of Hydrology* 82:1-15.
- Loustau, D. and H. Cochard. 1991.** Utilisation d'une chambre de transpiration portable pour l'estimation de l'évapotranspiration d'un sous-bois de pin maritime à molinie (*Molinia caerulea* (L) Moench). *Annals of Forest Science* 48:29-45.
- Lucot, E. and S. Bruckert. 1992.** Common Oak (*Quercus-Robur*) Root-System Organization Developed without Restricting Edaphic Conditions (Colluvial Leached Brown Soil). *Annals of Forest Science* 49:465-479.
- Lüttschwager, D., S. Rust, M. Wulf, J. Forkert, and R. F. Huttl. 1999.** Tree canopy and herb layer transpiration in three Scots pine stands with different stand structures. *Annals of Forest Science* 56:265-274.
- Magruder, M., S. Chhin, B. Palik, and J. B. Bradford. 2013.** Thinning increases climatic resilience of red pine. *Canadian Journal of Forest Research* 43:878-889.
- Mäkinen, H., P. Nojd, H. P. Kahle, U. Neumann, B. Tveite, K. Mielikainen, H. Rohle, and H. Spiecker. 2003.** Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. *Trees-Structure and Function* 17:173-184.
- Marrs, R. H. and A. S. Watt. 2006.** Biological flora of the british isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology* 94:1272-1321.
- Matsushima, M. and S. X. Chang. 2006.** Vector analysis of understory competition, N fertilization, and litter layer removal effects on white spruce growth and nutrition in a 13-year-old plantation. *Forest Ecology and Management* 236:332-341.
- Mead, D. J., J. T. Scott, and S. X. Chang. 2010.** Using vector analysis to understand temporal changes in understory-tree competition in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 259:1200-1211.

- Miller, P. C. and D. M. Gates. 1967.** Transpiration Resistance of Plants. *American Midland Naturalist* 77:77-85.
- Misson, L., A. Nicault, and J. Guiot. 2003.** Effects of different thinning intensities on drought response in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Ecology and Management* 183:47-60.
- Monson, R. K., M. C. Grant, C. H. Jaeger, and A. W. Schoettle. 1992.** Morphological causes for the retention of precipitation in the crowns of alpine plants. *Environmental and Experimental Botany* 32:319-327.
- Monteith, J. 1965.** Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 19:205-234.
- Moore, K. E., D. R. Fitzjarrald, R. K. Sakai, and J. M. Freedman. 2000.** Growing season water balance at a boreal jack pine forest. *Water Resources Research* 36:483-493.
- Moore, K. E., D. R. Fitzjarrald, R. K. Sakai, M. L. Goulden, J. W. Munger, and S. C. Wofsy. 1996.** Seasonal variation in radiative and turbulent exchange at a deciduous forest in central Massachusetts. *Journal of Applied Meteorology* 35:122-134.
- Moreaux, V., E. Lamaud, A. Bosc, J.-M. Bonnefond, B. E. Medlyn, and D. Loustau. 2011.** Paired comparison of water, energy and carbon exchanges over two young maritime pine stands (*Pinus pinaster* Ait.): effects of thinning and weeding in the early stage of tree growth. *Tree physiology* 31:903-921.
- Morecroft, M. D., M. E. Taylor, and H. R. Oliver. 1998.** Air and soil microclimates of deciduous woodland compared to an open site. *Agricultural and Forest Meteorology* 90:141-156.
- Morikawa, Y., S. Hattori, and Y. Kiyono. 1986.** Transpiration of a 31-year-old *Chamaecyparis obtusa* Endl. stand before and after thinning. *Tree physiology* 2:105-114.
- Nageleisen, L. M. 1994.** Current oak forest decline. *Revue Forestière Française* 46:504-511.
- Neocleous, D. and M. Vasilakakis. 2007.** Effects of NaCl stress on red raspberry (*Rubus idaeus* L. 'Autumn Bliss'). *Scientia Horticulturae* 112:282-289.
- Ohta, T., T. Hiyama, H. Tanaka, T. Kuwada, T. C. Maximov, T. Ohata, and Y. Fukushima. 2001.** Seasonal variation in the energy and water exchanges above and below a larch forest in eastern Siberia. *Hydrological Processes* 15:1459-1476.
- Osberg, P. M. 1986.** Lysimeter measurements of salal understory evapotranspiration and forest soil evaporation after salal removal in a Douglas-fir plantation. University of British Columbia.
- Otieno, D., S. Lindner, J. Muhr, and W. Borcken. 2012.** Sensitivity of Peatland Herbaceous Vegetation to Vapor Pressure Deficit Influences Net Ecosystem CO₂ Exchange. *Wetlands* 32:895-905.
- Pitman, J. I. 1989a.** Rainfall interception by bracken in open habitats — Relations between leaf area, canopy storage and drainage rate. *Journal of Hydrology* 105:317-334.

- Pitman, J. I. 1989b.** Rainfall interception by bracken litter — Relationship between biomass, storage and drainage rate. *Journal of Hydrology* 111:281-291.
- Poorter, H., J. Böhler, D. van Dusschoten, J. Climent, and J. A. Postma. 2012.** Pot size matters: a meta-analysis of the effects of rooting volume on plant growth. *Functional Plant Biology* 39:839-850.
- Pouzerat, A. 2010.** Répartition horizontale et verticale des racines d'arbres et de la végétation du sous-bois en peuplement mélangé chêne sessile-pin sylvestre ; influence sur la teneur en eau. Master 2. Université Bordeaux 1.
- Powers, R. F. and P. E. Reynolds. 1999.** Ten-year responses of ponderosa pine plantations to repeated vegetation and nutrient control along an environmental gradient. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1027-1038.
- Price, D. T., T. A. Black, and F. M. Kelliher. 1986.** Effects of salal understory removal on photosynthetic rate and stomatal conductance of young Douglas-fir trees. *Canadian Journal of Forest Research* 16:90-97.
- Puettmann, K. J. 2011.** Silvicultural Challenges and Options in the Context of Global Change: "Simple" Fixes and Opportunities for New Management Approaches. *Journal of Forestry* 109:321-331.
- Putuhena, W. M. and I. Cordery. 1996.** Estimation of interception capacity of the forest floor. *Journal of Hydrology* 180:283-299.
- R Development Core Team. 2013.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Rameau, J. C., D. Mansion, and G. Dume. 1989.** Flore forestière française : guide écologique illustré : t. 1 Plaines et collines. IDF.
- Raz-Yaseef, N., E. Rotenberg, and D. Yakir. 2010.** Effects of spatial variations in soil evaporation caused by tree shading on water flux partitioning in a semi-arid pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 150:454-462.
- Reineke, L. H. 1933.** Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* 46:627-638.
- Renard, C. and W. Demessemaeker. 1983.** Effects of wind velocity on stomatal conductance and consequences of leaf rolling on water uptake in tall fescue. *Biologia Plantarum* 25:408-411.
- Riegel, G. M., R. F. Miller, and W. C. Krueger. 1992.** Competition for Resources Between Understory Vegetation and Overstory Pinus Ponderosa in Northeastern Oregon. *Ecological Applications* 2:71-85.
- Rivalland, V., J. C. Calvet, P. Berbigier, Y. Brunet, and A. Granier. 2005.** Transpiration and CO₂ fluxes of a pine forest: modelling the undergrowth effect. *Annales Geophysicae* 23:291-304.
- Roberts, J. 1983.** Forest transpiration: A conservative hydrological process? *Journal of Hydrology* 66:133-141.
- Roberts, J., C. F. Pymar, J. S. Wallace, and R. M. Pitman. 1980.** Seasonal Changes in Leaf Area, Stomatal and Canopy Conductances and Transpiration from Bracken Below a Forest Canopy. *Journal of Applied Ecology* 17:409-422.

- Roberts, J., J. S. Wallace, and R. M. Pitman. 1984.** Factors Affecting Stomatal Conductance of Bracken Below a Forest Canopy. *Journal of Applied Ecology* 21:643-655.
- Schaap, M. G. and W. Bouten. 1997.** Forest floor evaporation in a dense Douglas fir stand. *Journal of Hydrology* 193:97-113.
- Schar, C., P. L. Vidale, D. Luthi, C. Frei, C. Haberli, M. A. Liniger, and C. Appenzeller. 2004.** The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature* 427:332-336.
- Schelde, K., F. M. Kelliher, W. J. Massman, and K. H. Jensen. 1997.** Estimating sensible and latent heat fluxes from a temperate broad-leaved forest using the Simple Biosphere (SiB) model. *Agricultural and Forest Meteorology* 84:285-295.
- Schlesinger, W. H. and S. Jasechko. 2014.** Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology*:115-117.
- Schmidt-Walter, P., F. Richter, M. Herbst, B. Schuldt, and N. P. Lamersdorf. 2014.** Transpiration and water use strategies of a young and a full-grown short rotation coppice differing in canopy cover and leaf area. *Agricultural and Forest Meteorology* 195-196:165-178.
- Schmull, M. and F. M. Thomas. 2000.** Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea* [Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant and Soil* 225:227-242.
- Sergent, A.-S., P. Rozenberg, and N. Bréda. 2014.** Douglas-fir is vulnerable to exceptional and recurrent drought episodes and recovers less well on less fertile sites. *Annals of Forest Science* 71:697-708.
- Simonin, K., T. E. Kolb, M. Montes-Helu, and G. W. Koch. 2007.** The influence of thinning on components of stand water balance in a ponderosa pine forest stand during and after extreme drought. *Agricultural and Forest Meteorology* 143:266-276.
- Sohn, J. A., T. Gebhardt, C. Ammer, J. Bauhus, K.-H. Häberle, R. Matussek, and T. E. Grams. 2013.** Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*). *Forest Ecology and Management* 308:188-197.
- Spiecker, H. 2003.** Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management* 67:55-65.
- Staudt, K., A. Serafimovich, L. Siebicke, R. D. Pyles, and E. Falge. 2011.** Vertical structure of evapotranspiration at a forest site (a case study). *Agricultural and Forest Meteorology* 151:709-729.
- Stogsdill Jr, W. R., R. F. Wittwer, T. C. Hennessey, and P. M. Dougherty. 1992.** Water use in thinned loblolly pine plantations. *Forest Ecology and Management* 50:233-245.
- Tan, C. S., T. A. Black, and J. U. Nnyamah. 1978.** A Simple Diffusion Model of Transpiration Applied to a Thinned Douglas-Fir Stand. *Ecology* 59:1221-1229.

- Taylor, K., A. P. Rowland, and H. E. Jones. 2001.** *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89:126-144.
- Tetens, O. 1930.** Ueber einige meteorologische Begriffe. *Journal of Geophysics* 6:297-309.
- Thomas, F. M., R. Blank, and G. Hartmann. 2002.** Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32:277-307.
- Thornthwaite, C. and J. Mather. 1955.** The water balance. *Publications in climatology* 8:104.
- Thornthwaite, C. and J. Mather. 1957.** Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance. *Publications in climatology* 5:185-311.
- Thornthwaite, C. W. 1948.** An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review* 38:55-94.
- Tsioras, P. A. and T. Pavlidis. 2010.** Water yield changes as a result of silvicultural treatments in an oak ecosystem. *Forest Ecology and Management* 260:1367-1374.
- Turc, L. 1961.** Evaluation des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle *Annales Agronomiques* 12:13-49.
- Van Couwenberghe, R., C. Collet, E. Lacombe, and J.-C. Gégout. 2011.** Abundance response of western European forest species along canopy openness and soil pH gradients. *Forest Ecology and Management* 262:1483-1490.
- van der Maaten, E. 2013.** Thinning prolongs growth duration of European beech (*Fagus sylvatica* L.) across a valley in southwestern Germany. *Forest Ecology and Management* 306:135-141.
- Vincke, C., N. Bréda, A. Granier, and F. Devillez. 2005a.** Evapotranspiration of a declining *Quercus robur* (L.) stand from 1999 to 2001. I. Trees and forest floor daily transpiration. *Annals of Forest Science* 62:503-512.
- Vincke, C., A. Granier, N. Bréda, and F. Devillez. 2005b.** Evapotranspiration of a declining *Quercus robur* (L.) stand from 1999 to 2001. II. Daily actual evapotranspiration and soil water reserve. *Annals of Forest Science* 62:615-623.
- Vincke, C. and Y. Thiry. 2008.** Water table is a relevant source for water uptake by a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand: Evidences from continuous evapotranspiration and water table monitoring. *Agricultural and Forest Meteorology* 148:1419-1432.
- von Arx, G., M. Dobbertin, and M. Rebetez. 2012.** Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166:144-155.
- von Arx, G., E. Graf Pannatier, A. Thimonier, and M. Rebetez. 2013.** Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology* 101:1201-1213.

- Walker, L. R. 1994.** Effects of fern thickets on woodland development on landslides in Puerto Rico. *Journal of Vegetation Science* 5:525-532.
- Waring, R. H. and W. H. Schlesinger. 1985.** Forest ecosystems : concepts and management. Academic press.
- Wedler, M., B. Heindl, S. Hahn, B. Köstner, C. Bernhofer, and J. D. Tenhunen. 1996.** Model-based estimates of water loss from “patches” of the understory mosaic of the Hartheim Scots pine plantation. *Theoretical and Applied Climatology* 53:135-144.
- Wherley, B. G. and T. R. Sinclair. 2009.** Differential sensitivity of C3 and C4 turfgrass species to increasing atmospheric vapor pressure deficit. *Environmental and Experimental Botany* 67:372-376.
- Whitehead, D. and F. M. Kelliher. 1991.** A canopy water balance model for a *Pinus radiata* stand before and after thinning. *Agricultural and Forest Meteorology* 55:109-126.
- Whitehead, D., F. M. Kelliher, P. M. Lane, and D. S. Pollock. 1994.** Seasonal Partitioning of Evaporation Between Trees and Understorey in a Widely Spaced *Pinus radiata* Stand. *Journal of Applied Ecology* 31:528-542.
- Williams, A. G., M. Kent, and J. L. Ternan. 1987.** Quantity and Quality of Bracken Throughfall, Stemflow and Litterflow in a Dartmoor Catchment. *Journal of Applied Ecology* 24:217-229.
- Willoughby, I., P. Balandier, N. S. Bentsen, N. McCarthy, and J. Claridge. 2009.** Forest vegetation management in Europe: Current practice and future requirements. COST Office, Brussels.
- Wilson, K. B., P. J. Hanson, and D. D. Baldocchi. 2000.** Factors controlling evaporation and energy partitioning beneath a deciduous forest over an annual cycle. *Agricultural and Forest Meteorology* 102:83-103.
- Wilson, K. B., P. J. Hanson, P. J. Mulholland, D. D. Baldocchi, and S. D. Wullschleger. 2001.** A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components: sap-flow, soil water budget, eddy covariance and catchment water balance. *Agricultural and Forest Meteorology* 106:153-168.
- WMO. 2008.** Guide to Meteorological Instruments and Methods of Observation. No. 8. World Meteorological Organization, Geneva.
- Wohlfahrt, G., K. Bianchi, and A. Cernusca. 2006.** Leaf and stem maximum water storage capacity of herbaceous plants in a mountain meadow. *Journal of Hydrology* 319:383-390.
- Wu, J., Z. Liu, X. Wang, Y. Sun, L. Zhou, Y. Lin, and S. Fu. 2011.** Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two *Eucalyptus* plantations in South China. *Functional Ecology* 25:921-931.
- Wullschleger, S. D., F. C. Meinzer, and R. A. Vertessy. 1998.** A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree physiology* 18:499-512.
- Zapater, M. 2009.** Diversité fonctionnelle de la réponse à la sécheresse édaphique d'espèces feuillues en peuplement mélangé : approches écophysiological et isotopique. Université Henri Poincaré, Nancy 1.

Annexe : Mesures journalières de l'évapotranspiration de la molinie et de la fougère aigle

L'ensemble des mesures a été réalisé pendant la saison de végétation 2013 à l'aide de la chambre de transpiration. Chaque graphique représente la cinétique journalière de l'évapotranspiration d'un point de mesure (3 par placettes) sur quatre dispositifs.

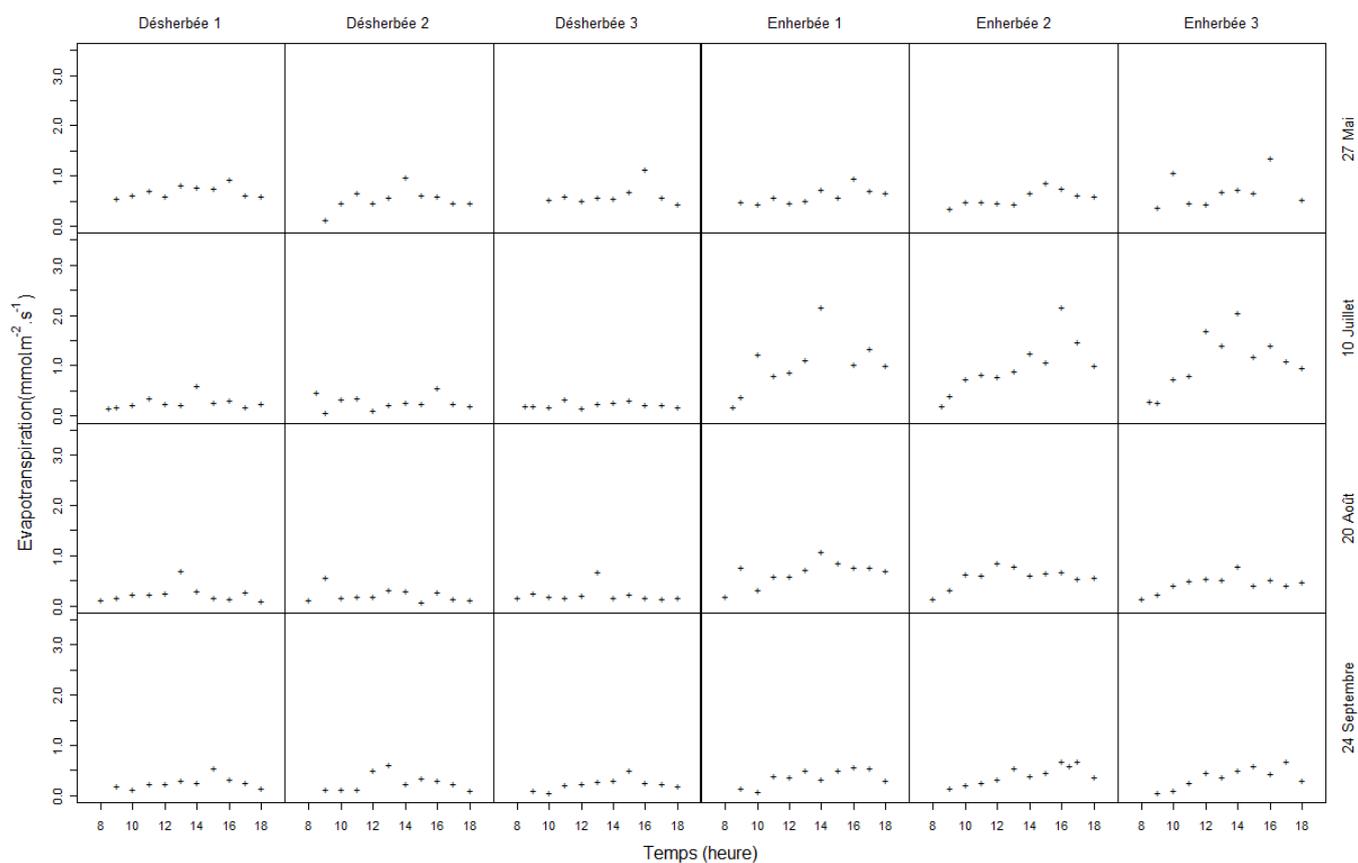


Figure 42 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif M6 en molinie sur quatre journées différentes et six points de mesure (trois sur la placette dés herbée et trois sur la placette en herbée)

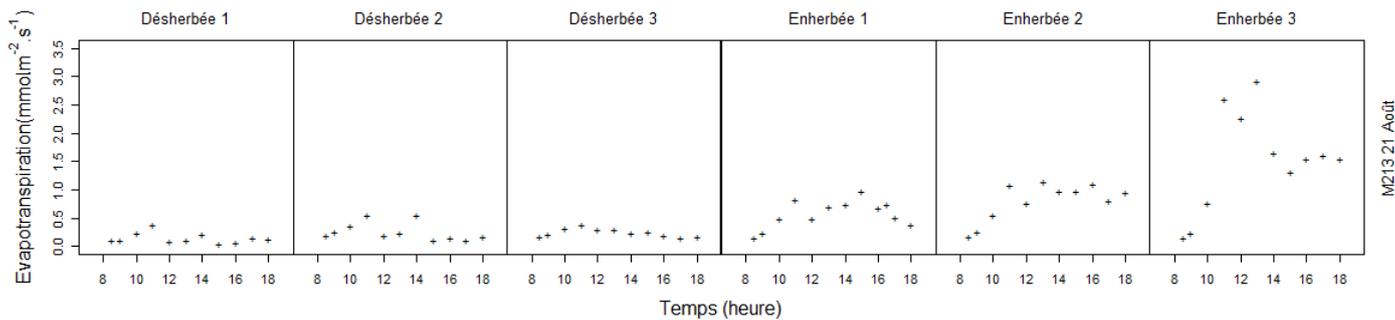


Figure 43 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif M213 en molinie le 21 Août 2013 sur six points de mesure (trois sur la placette désherbée et trois sur la placette enherbée)

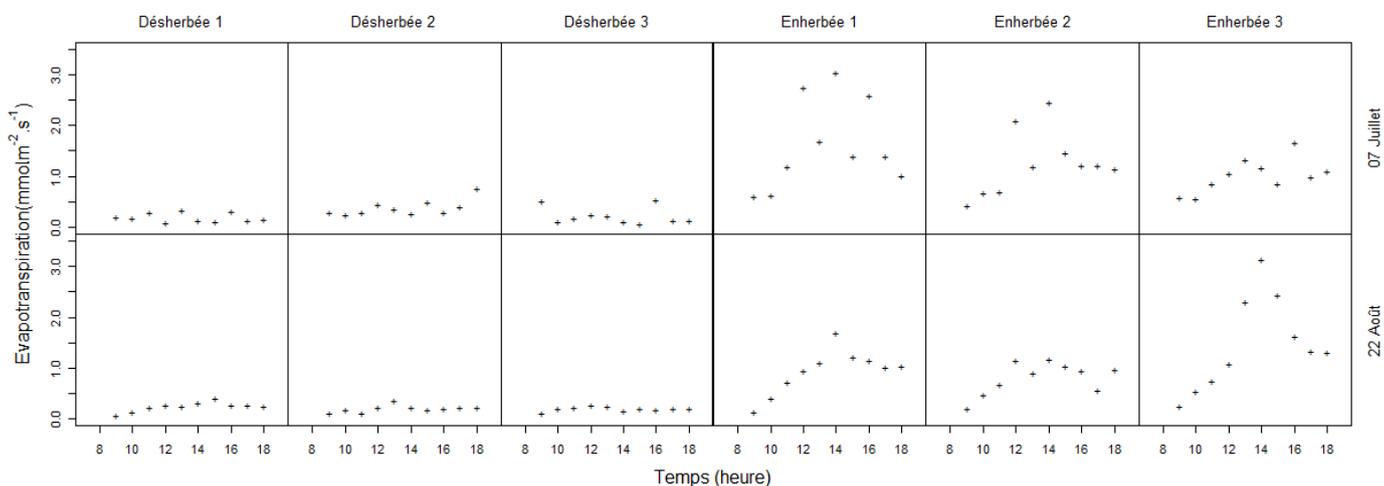


Figure 44 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif F22 en fougère sur deux journées et sur six points de mesure (trois sur la placette désherbée et trois sur la placette enherbée)

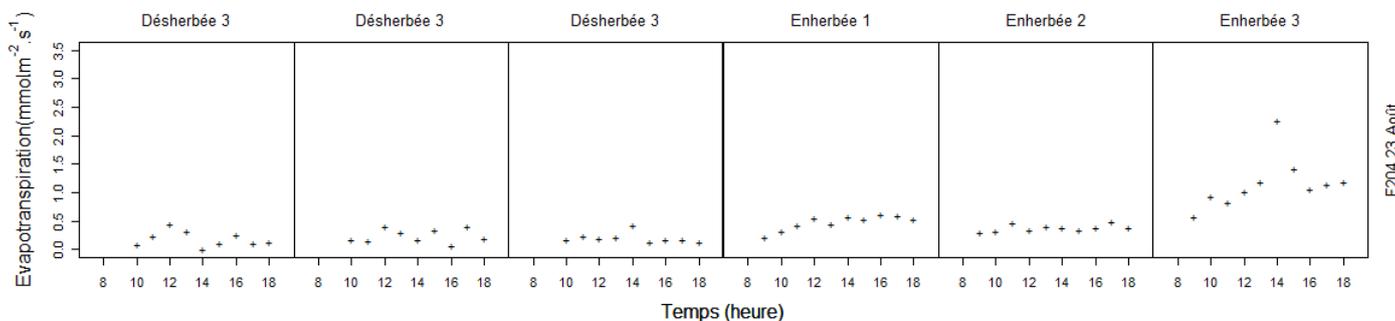


Figure 45 : Mesures d'évapotranspiration réalisées sur le dispositif F204 en fougère le 23 Août 2013 sur six points de mesure (trois sur la placette désherbée et trois sur la placette enherbée)

Rémy GOBIN

Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières
soumises aux changements de climat et de pratiques

Résumé :

Avec l'augmentation des sécheresses dans les forêts tempérées, la gestion sylvicole envisage de réduire la densité des peuplements adultes pour limiter le déficit hydrique. Cependant, la réduction de la canopée arborée augmente le rayonnement dans le sous-bois et permet le développement de la strate herbacée monopoliste. Nos objectifs étaient de caractériser l'évapotranspiration (ETu) de 4 herbacées monopolistes (*Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Rubus sp.*) et de quantifier leur impact sur la teneur en eau du sol (SWC) dans des peuplements de *Quercus petraea*. L'ETu des quatre herbacées cultivées en pot a été quantifiée en conditions semi-contrôlées caractérisées par deux niveaux d'éclairement relatif et 3 niveaux de SWC. *In situ*, le SWC, le microclimat et l'ETu de *P. aquilinum* et *M. caerulea* ont été mesurés sur 20 dispositifs dans les peuplements forestiers de *Q. petraea* présentant un gradient croissant de LAI. Chaque dispositif était subdivisé en 2 placettes, l'une était désherbée et l'autre enherbée. *M. caerulea* et *C. vulgaris* ont une faible régulation de leur ETu alors que *P. aquilinum* et *Rubus sp.* ont une stratégie conservatrice face au stress hydrique. SWC diminue plus rapidement quand le LAI de la strate herbacée augmente, ce qui est directement lié à l'ouverture du couvert arboré avec une valeur seuil de LAI de la strate arborée à 2-3, sous laquelle la contribution de la strate herbacée à l'évapotranspiration du peuplement pourrait compenser la diminution de celle de la strate arborée. Ces résultats montrent la nécessité de considérer la végétation du sous-bois dans la gestion sylvicole notamment lorsque la ressource hydrique est limitante. Ainsi, la réduction de la densité de la strate arborée doit être un compromis entre la réduction de la surface foliaire des arbres pour réduire l'ET, et le maintien d'une densité suffisante de la strate arborée pour limiter la croissance et l'ETu de la végétation du sous-bois.

Mots clés : évapotranspiration, végétation du sous-bois, surface foliaire, microclimat, changement climatique, *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus sp.*, *Quercus petraea*

Contribution of understorey vegetation to forest water consumption in stand
under climate change and new practices

In the context of ongoing increase of drought in temperate forests, forest managers consider the reduction of stand density to limit soil water depletion. The reduction of tree canopy density increases light below canopy and allows the development of monopolistic understorey vegetation. Our objectives were to characterize the evapotranspiration (ETu) of common understorey plants (*Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* and *Rubus sp.*) and to quantify their impacts on soil water content (SWC) in mature oak stands (*Quercus petraea*). A first experiment was set up in a greenhouse where the 4 understorey species were potted and subjected to 2 levels of light transmittance and 3 levels of SWC. Microclimate and ETu were monitored. A second experiment was carried out on 20 plots (10 with *M. caerulea* and 10 with *P. aquilinum*) in oak stands with contrasted LAI. On each plot, two circular areas were set up, one weeded and the other untouched. SWC, microclimate and ETu were monitored. *M. caerulea* and *C. vulgaris* are more water spenders, whereas *P. aquilinum* and *Rubus sp.* are more water savers under water stress. Soil water depletion was faster with increasing understorey vegetation LAI, which was directly linked to tree canopy opening with a threshold of tree LAI of 2-3 below which the understorey contribution could offset the reduction of tree ET. The experimentations showed that the relative contribution of understorey vegetation in the ecosystem water balance is significant, and depends on SWC and on the understorey species identity. These results show the necessity to consider understorey vegetation in forest management when water availability is an issue. Lower tree canopy density could increase the understorey ETu and soil water stress for trees. From a management perspective, thinning should be designed as a compromise between the reduction of tree leaf area to reduce ET, and maintaining sufficient tree canopy to restrict the growth and ETu of understorey vegetation.

Keywords : evapotranspiration, understorey vegetation, leaf area index, microclimate, climate change, *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus sp.*, *Quercus petraea*



Irstea
Unité de Recherches Ecosystèmes Forestiers
Domaine des Barres
45290 Nogent-sur-Vernisson

