

Production potentielle de quelques types de futaies

par Louis ROUSSEL

(Les chiffres, entre parenthèses dans le texte, renvoient à la bibliographie)

Dans un peuplement forestier, situé sur un sol suffisamment approvisionné en eau et en matières minérales dissoutes, avec une atmosphère contenant une proportion normale de gaz carbonique, la production ligneuse est conditionnée par l'intensité de la photosynthèse, elle-même liée à la quantité d'énergie absorbée par les appareils foliacés. Un bon indice de l'allure de cette absorption est fourni par la relation :

$E(f) = E(o) - e^{-Kf}$, dont les termes ont été définis dans une étude précédente de l'auteur (1), sur le même objet. Il est à remarquer que si l'on considère l'ensemble des feuillages, on doit remplacer l'indice foliaire partiel f , par l'indice foliaire total F .

En considérant alors plus spécialement le produit KF , figurant en exposant :

K = coefficient d'extinction des radiations dans les cimes, déterminé par le facteur de transmission des feuillages, par leur plus ou moins grande inclinaison par rapport à l'horizontale (2) - et, également, par leur plus ou moins grande discontinuité (*),

F = indice foliaire total, ou surface de l'ensemble des feuillages par unité de surface du peuplement,

et en remarquant que cet indice ne tient pas compte de la plus ou moins grande densité des branchages, on peut cependant admettre que la forme même du peuplement peut osciller entre deux modèles extrêmes.

1) Le premier modèle serait celui dans lequel le coefficient K est élevé, et l'indice foliaire F modéré. Ce modèle peut être représenté par des appareils foliacés situés dans un plan unique à peu près horizontal, et placés très près les uns des autres. Ce serait, *en exagérant* la signification du schéma, la futaie régulière idéale.

2) Le second modèle serait celui dans lequel le coefficient K est faible et l'indice foliaire F relativement grand. Ce modèle peut être représenté par un peuplement dans lequel les feuillages sont établis sur des plans horizontaux, assez discontinus et successifs. Il s'agirait, en somme, d'une futaie étagée, ou bien, si l'on veut, jardinée par pieds d'arbres, où les cimes de différentes hauteurs seraient intimement mélangées.

(*). De même qu'à l'échelle de l'atome, le coefficient d'extinction a est d'autant plus élevé que la probabilité, pour un photon, de rencontrer un noyau, ou un électron, est plus grande.

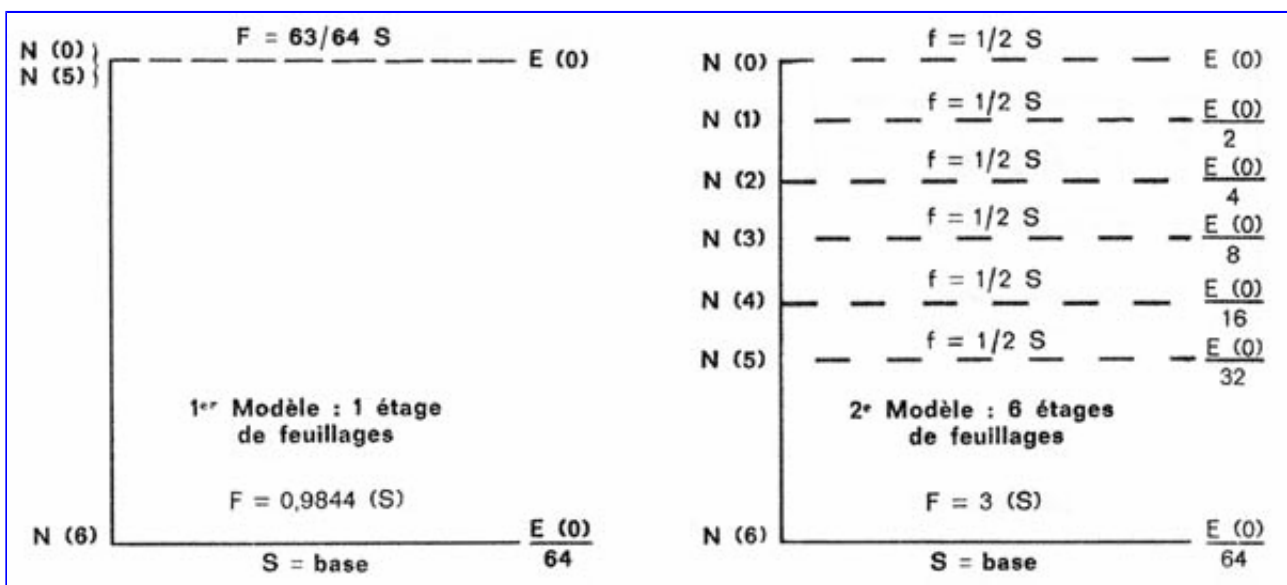


Figure 1 : Représentation schématique de 2 types de futaies, réalisant une absorption identique d'énergie naturelle, pour 2 indices foliaires différents.

La figure 1 représente, côte à côte, 2 modèles théoriques de peuplements, réalisant une absorption *identique* de l'énergie incidente, déduction faite de l'albédo, soit 63/64, ou 98,44 %.

Dans le premier modèle, les feuillages sont supposés horizontaux et absolument opaques : en fait, les aiguilles des résineux laissent passer extrêmement peu de lumière, et celle qui traverse les feuilles est très appauvrie en rayons rouges et bleus, donc peu active sur la photosynthèse. Ces feuillages sont disposés sur un plan à peu près continu : la proportion des espaces libres représente seulement 1/64 de la surface de base S.

Dans le second modèle, les feuillages sont étalés sur 6 plans successifs, d'une surface partielle égale, chaque fois, à la moitié de la surface de base, et laissant donc passer sur le plan inférieur, la moitié de l'énergie qui les atteint. À la sortie du 6^e plan, l'énergie ne représente plus que 1/64 de l'énergie incidente, comme dans le premier modèle.

Pour reprendre le raisonnement suivi dans l'étude citée (1), au paragraphe III, on peut imaginer d'abord que le coefficient d'utilisation de l'énergie, par unité de surface des feuillages C, est le même dans tous les cas. Si Q est la quantité de gaz carbonique assimilé par unité de temps, et E(o) l'énergie incidente au niveau N(o), on peut écrire les relations suivantes

$$1^{\text{er}} \text{ modèle (1 étage de feuillages)} \quad Q = 0,9844 - S - E(o) - C$$

2^e modèle (6 étages de feuillages)

$$Q = \frac{1}{2} - S - E(o) - C + \frac{1}{2} - S - \frac{E(o)}{2} - C + \dots + \frac{1}{2} - S - \frac{E(o)}{32} - C$$

$$\text{soit } Q = 0,9844 - S - E(o) - C$$

La quantité de gaz carbonique assimilé est la même dans les deux cas. Ainsi donc, et la conclusion n'est paradoxale qu'en apparence, un peuplement, dans lequel l'indice foliaire F est de 3, n'a pas une assimilation supérieure à celle d'un peuplement dans lequel cet indice n'est que de 0,9844, si les coefficients d'extinction K sont tels que la quantité d'énergie absorbée soit la même dans les deux cas. Ceci démontre seulement que « l'énergie ne se multiplie pas », quand on se contente d'augmenter le nombre des plans récepteurs, sur une surface de base donnée.

Mais ce résultat n'est obtenu qu'en partant d'une hypothèse simple (et inexacte) : à savoir, la constance du coefficient d'utilisation de l'énergie.

Serrant maintenant la réalité d'un peu plus près, on peut faire intervenir les variations du coefficient d'utilisation de l'énergie (lumineuse), telles qu'elles ont été décrites au paragraphe IV de l'étude déjà citée (1). On rappellera que, pour le hêtre par exemple, si les feuillages situés au sommet de la cime ont, sous 10.000 lux, un coefficient d'utilisation de 1, par définition, sous 30.000 lux, les mêmes feuilles ont un coefficient d'utilisation qui n'est plus que 0,43. À la base des cimes, les chiffres correspondants deviennent respectivement 1,5 et 0,8. Quant aux feuilles d'ombre typiques, elles ont, aux éclairements faibles, un coefficient d'utilisation encore plus élevé et qui dépasse 2. Tout ceci concerne évidemment, l'activité du gramme de matières sèches de feuilles (ou d'aiguilles) et il faut connaître l'activité du décimètre carré de surface supérieure de ces appareils foliacés. Or, et ceci est intéressant, on retrouve le même genre de variations, qu'il s'agisse des poids secs, ou bien des surfaces (3) et (4). Les figures 2 et 3 représentent ces nouvelles relations pour l'épicéa et pour le hêtre. On peut y remarquer, en particulier, que si l'on part de l'éclairage maximal, porté sur ces figures, et d'environ 30.000 lux, et que l'on se dirige vers les éclairements inférieurs, le coefficient d'utilisation de la lumière, matérialisé par la tangente des angles alpha-e ou alpha-h, est constamment croissant, à condition de passer progressivement de la courbe relative aux feuillages de lumière à la courbe relative aux feuillages d'ombre. Il est bien évident du reste, que dans le milieu naturel, on rencontre tous les intermédiaires entre ces deux types extrêmes d'appareils foliacés.

On reprendra donc un type de raisonnement analogue à celui indiqué ci-dessus, mais en tenant compte des changements observés dans le coefficient d'utilisation de la lumière, et en transposant les données d'éclairage énergétique en celles d'éclairage lumineux, par utilisation des correspondances établies au paragraphe II de l'étude de référence (1).

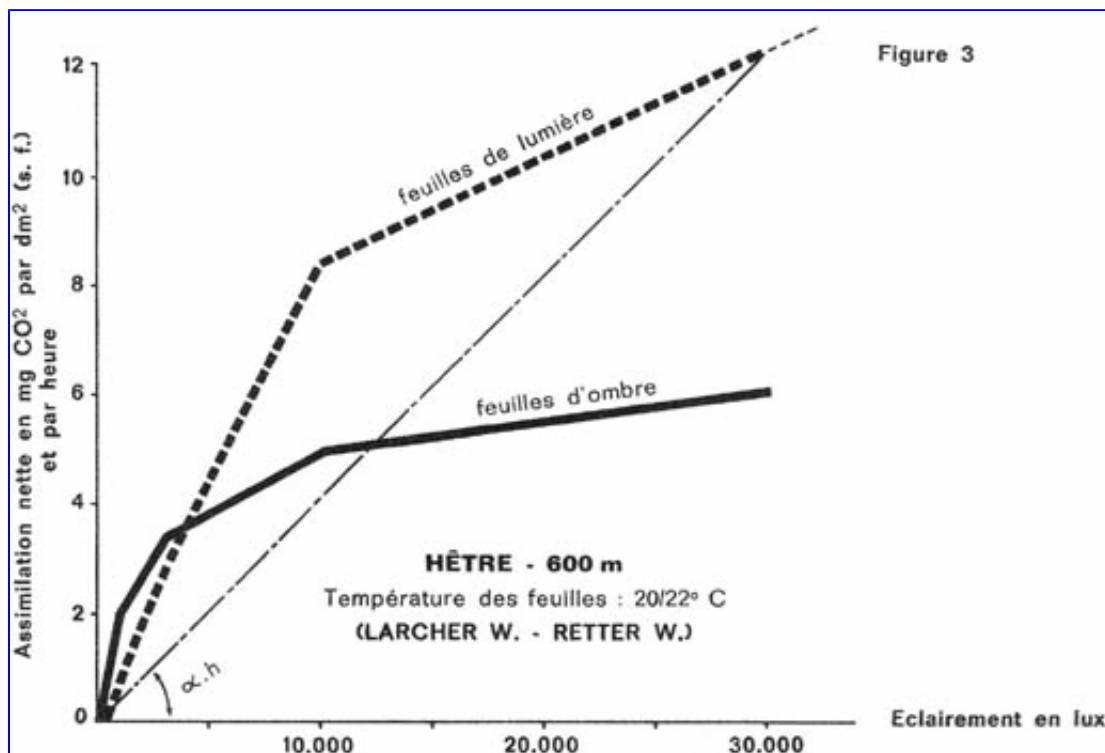
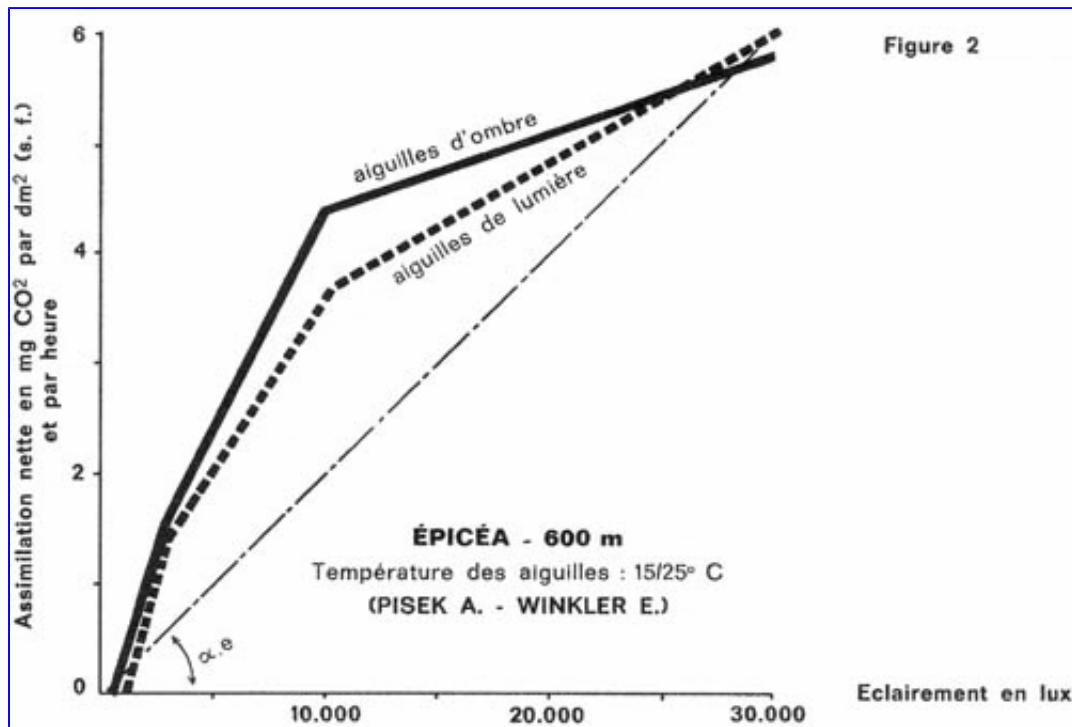
Dans le Nord-Est de la France, le niveau N(o) de la figure 1 recevra donc un éclairage lumineux moyen L(o) de l'ordre de 27.000 lux, pour l'ensemble de l'année et de 34.000 lux, pour la période de végétation la plus active. Le niveau N(1) recevra : (1/2)¹ de L(o), soit respectivement, 13.500 et 17.000 lux, etc.

Bien entendu, ces données n'ont qu'une valeur indicative moyenne, et par moments, on enregistrera 50.000 ou 60.000 lux, ou bien 10.000 à 15.000 lux seulement, au niveau supérieur du peuplement. L'éclairage des étages inférieurs variera en conséquence. Mais on ne considérera, dans les calculs qui vont suivre, que les valeurs moyennes indiquées plus haut.

On poursuivra en admettant que l'alimentation en eau et en matières minérales est convenablement assurée, que la teneur de l'air en gaz carbonique reste constante, et que les aiguilles des résineux (ici de l'épicéa commun) « fonctionnent » pendant 9 mois dans une année (3.500 heures), alors que les feuilles du hêtre ne « fonctionnent » que pendant 5 mois (2.100 heures), à une température voisine de l'optimum.

Les données relatives à la quantité de gaz carbonique assimilé par les aiguilles et par les feuilles seront relevées sur les figures 2 et 3 et, pour tenir compte de l'influence de la situation des feuillages dans les cimes, on passera progressivement des courbes relatives aux appareils foliacés de pleine lumière, aux courbes relatives aux appareils foliacés d'ombre. Comme ces données se rapportent à l'assimilation « nette » (déduction faite de la respiration des aiguilles et des feuilles pendant le jour), il conviendra de les réduire pour tenir compte des diverses autres pertes permanentes de gaz carbonique (respiration des aiguilles et des feuilles pendant la nuit, respiration des troncs, des branches et des racines pendant l'ensemble de l'année). Cette réduction sera estimée à 20 % (coefficient de 0,8). Enfin, on passera de la quantité de gaz carbonique assimilé, toutes respirations déduites, au tonnage de matières sèches élaborées, en adoptant le coefficient arrondi de 0,6 (264 grammes de gaz carbonique, renfermant 72 grammes de carbone, sont indispensables pour « fabriquer » 162 grammes de polyholosides). De cette façon sera déterminée la « production potentielle » de chaque type de peuplement, si toutes les conditions ci-dessus sont remplies, et qui représentera l'ensemble des matières susceptibles d'être élaborées pendant une année complète :

accroissement de l'ensemble de l'arbre, formation des appareils foliacés, « pertes » diverses de substances aux niveaux supérieurs et inférieurs (rameaux, racines, graines, excréments divers, etc.).



Voici, présentés d'une façon simplifiée, quelques résultats obtenus

EPICEA PUR

1^{er} modèle (1 étage d'aiguilles)

$$P = 0,9844 \cdot 10^6 - 3.500 - 5,6 - 0,8 - 0,6 = 9,2 \text{ tonnes/ha/an}$$

2^e modèle (6 étages d'aiguilles)

$$P = P(0) + P(1) + \dots + P(5) = 12,5 \text{ tonnes/ha/an}$$

HETRE PUR

1^{er} modèle (1 étage de feuilles)

$$P = 0,9844 - 10^6 - 2.100 - 12,8 - 0,8 - 0,6 = 12,6 \text{ tonnes/ha/an}$$

2^e modèle (6 étages de feuilles)

$$P = P(0) + P(1) + \dots + P(5) = 18,7 \text{ tonnes/ha/an}$$

La première conclusion de cette étude théorique est que la production potentielle est liée à la quantité de lumière retenue par les cimes (donc, sous réserve de quelques ajustements, à la densité des peuplements) ; par exemple, dans le cas de la futaie d'épicéa à un seul étage d'aiguilles, si la lumière qui parvient au niveau du sol est de 25 %, par exemple, de celle du plein découvert, la production potentielle tombe de 9,2 à 6,9 tonnes/ha/an. On retrouve là des notions assez généralement admises.

La seconde conclusion, nouvelle, est que l'absorption discrète et progressive de l'énergie lumineuse est plus efficace, en ce qui concerne la production potentielle, que l'absorption massive et localisée de la même quantité d'énergie. Le modèle à 6 étages correspond à un indice foliaire total de 3 (6 X S/2), ce qui semble un peu faible, car, pour les forêts danoises par exemple, C. MÖLLER, dans un très important travail (5) trouve des indices foliaires de 6,45, en moyenne, pour les hêtraies et de 1/2 de 13,1, soit 6,55, en moyenne, pour les pessières.

Mais ces derniers chiffres représentent la surface totale des feuilles ou des aiguilles (simple face) quelle que soit leur inclinaison sur le plan horizontal - alors qu'il n'en est pas de même pour les modèles théoriques retenus ci-dessus.

Or, on l'a dit plus haut, le modèle à 6 étages correspondrait, approximativement, à une futaie étagée ou jardinée par pieds d'arbres, dont la production, toutes autres conditions étant égales d'ailleurs, serait ainsi supérieure à celle de la futaie à un seul étage. On rejoindrait, dans ce cas les considérations développées par les anciens sylviculteurs, qui attribuaient à la futaie jardinée l'avantage de « présenter un locataire à chaque étage ». En ce qui concerne les seuls feuillages, cette particularité ne présentait pas, du reste, un grand intérêt, à moins d'admettre, mais on ne le savait pas, que le « locataire » est d'autant plus actif qu'il habite plus près du rez-de-chaussée.

Au surplus, si l'on veut bien y réfléchir un peu, même dans une futaie régulière idéale, l'absorption de l'énergie lumineuse s'opère sur quelques étages successifs, rassemblés à la partie supérieure du peuplement, et il paraîtrait plus conforme à la réalité de comparer un peuplement à 6 étages, par exemple, censé représenter maintenant une futaie régulière, à un autre peuplement, à 16 étages par exemple, se rapprochant davantage de la futaie jardinée par pieds d'arbres. Dans ce cas, les différences de production potentielle sont réduites, mais elles subsistent, ainsi qu'on peut le lire dans les lignes qui suivent, pour l'épicéa par exemple :

Futaie à 6 étages = production potentielle de 12,5 tonnes/ha/an (F = 3),

Futaie à 16 étages = production potentielle de 13,3 tonnes/ha/an (F = 4).

Ceci, pour une absorption d'énergie lumineuse très voisine.

On peut se demander à quoi correspondent, pratiquement, les calculs assez théoriques qui ont été effectués plus haut. Et d'abord, sans distinguer la forme même du peuplement (régulier ou jardiné), combien produisent, annuellement, dans les régions tempérées, les forêts en général et les pessières et les hêtraies, en particulier. Il faut reconnaître que, selon les auteurs, on se trouve en présence de chiffres très variés.

Il y a près d'un siècle, les stations de recherches forestières bavaroises avaient déterminé que les hêtraies, les pessières et les pinèdes produisaient, en moyenne, chaque année, environ 6,5 tonnes de matières sèches par hectare (bois des tiges et des branches, racines et souches, feuillages, etc.). Cependant, il semble que ces évaluations ne tenaient pas compte des « pertes » qui ont été détaillées plus haut.

A. GALOUX (6), dans une récente étude, très détaillée, consacrée aux échanges de matière et d'énergie relatifs à la production primaire des forêts, cite les chiffres avancés par J.D. OVINGTON et D.B. LAWRENCE, pour une chênaie du sud-est des Etats-Unis : 8,2 tonnes de matières sèches produites par hectare et par an (et 9,5 tonnes pour une culture de maïs fertilisée).

Les résultats théoriques obtenus plus haut seraient donc supérieurs à cette première série de données, ce qui n'a rien d'étonnant, étant donné que ces résultats correspondent à des conditions idéalement favorables, qui ne sont atteintes que momentanément dans le milieu naturel, en année normale.

Cette remarque permet également de comprendre la différence assez importante entre la production potentielle des futaies de hêtre et d'épicéa, que le lecteur a certainement relevée. Selon W. LARCHER (1971), les arbres à feuilles caduques (ici, le hêtre) sont, bien plus souvent que les arbres à aiguilles persistantes (l'épicéa) éloignés, dans le milieu naturel, des conditions optimales réalisées en laboratoire. La même observation est faite, dans les régions méridionales, pour le chêne pubescent et le chêne vert.

Cependant, il convient de noter que des chiffres nettement plus élevés ont été présentés lors du Colloque U.N.E.S.C.O. 1969 sur la productivité primaire des écosystèmes forestiers. Voici selon A. GALOUX - que l'auteur remercie, à cette occasion, de sa grande obligeance - les données retenues par P. DUVIGNEAUD et P. AMBROES, pour l'Europe septentrionale - les chênaies de Belgique ont une productivité primaire de 12-15 tonnes de matières sèches/ha/an, et les hêtraies d'Allemagne et du Danemark, de 8-13,5 tonnes. À l'âge de 76 ans, une pessière de Bavière produirait, sans les racines, 15,5 tonnes de matières sèches/ha/an. Le maximum serait atteint en U.R.S.S. pour un peuplement de trembles à 50 ans (26 tonnes). Il est à noter, à ce propos, que la photosynthèse maximale des espèces du genre « populus » peut être deux fois plus élevée, par unité de surface de feuilles, que celle des espèces du genre « fagus ».

Dans le groupe des forêts européennes à rendement élevé, on peut citer incontestablement les hêtraies et pessières danoises. Ce fait est connu depuis plus de 25 années. En effet, C. MÖLLER (5), a proposé des « esquisses » de spectres de production qui, pour l'épicéa (entre 20 et 70 ans), vont de 12 à 18 tonnes de matières sèches/ha/an, et pour le hêtre (entre 20 et 120 ans), de 11 à 16 tonnes. Selon cet auteur, les « pertes » auxquelles il a été fait allusion plus haut, représenteraient de 4 à 6 tonnes de matières sèches par hectare et par an. Les

stations sont, ici, de très bonne qualité. Plus récemment, J.N. BLACK, spécialiste britannique de ces questions, a retenu, d'après MÜLLER et NIELSEN (1965), le chiffre de 13,5 tonnes de matières sèches/ha/an pour la production des hêtraies danoises (et d'après KIRA, OGAWA, YODA et OGINO - 1964, de 28,5 tonnes pour la production des forêts humides tropicales ...).

En somme, les calculs théoriques des 2 modèles effectués plus haut donneraient des résultats un peu faibles, dans le cas de l'épicéa, et un peu élevés dans le cas du hêtre, par rapport à la seconde série de chiffres qui vient d'être rapportée. Outre les causes signalées plus haut, il semble que l'on doive attribuer en partie ces différences au fait que, si les études de la photosynthèse nette de l'épicéa et du hêtre ont été faites avec une grande précision à l'institut Botanique d'Innsbruck, elles se rapportent, évidemment, à des races se développant, dans les Alpes autrichiennes, à une altitude voisine de 600 m. Les hêtres des plaines de l'Allemagne, les épicéas du Danemark n'ont peut-être pas exactement le même comportement : nier cette hypothèse reviendrait à remettre en cause les principes mêmes de la génétique forestière. À l'appui de cette considération, on notera simplement que, au voisinage même d'Innsbruck, on relève une activité photosynthétique différente, en conditions climatiques identiques, pour l'épicéa d'altitude modérée, et pour l'épicéa de haute altitude. En tous cas, il subsiste des discordances que l'on doit, objectivement, souligner.

Si l'on n'est pas encore tombé d'accord sur le tonnage produit, chaque année, par un hectare de pessière ou de hêtraie, on comprend combien il est illusoire de rechercher des données expérimentales, comparant, par exemple, des futaies régulières et des futaies jardinées, de chacune de ces deux espèces ligneuses, renfermant un matériel sur pied identique, et situées dans des stations semblables. Cependant, dans un domaine voisin de la production forestière, celui de la production agricole, on peut trouver certains exemples qui tendent à prouver que l'absorption, discrète et progressive de l'énergie lumineuse est plus favorable à la nutrition carbonée, que l'absorption de la même quantité d'énergie lumineuse, d'une façon massive et localisée.

W. LARCHER (4), cite les expériences de J.D. HESKETH et O. BAKER (1967), sur la production comparée de deux variétés de maïs, l'une à port assez étalé, l'autre à port plus dressé. Pour une absorption identique d'énergie (100 cal/dm²/minute), la première, ayant un indice foliaire modéré (1,8), donc un coefficient d'extinction élevé, assimile 1 mg de gaz carbonique par décimètre carré de culture et par minute. La seconde, à indice foliaire plus élevé (4,4), mais à coefficient d'extinction plus faible, assimile, dans les mêmes conditions 1,4 mg de gaz carbonique. W. LARCHER explique ces différences de comportement par le fait que la première variété a des feuilles qui atteignent assez souvent l'éclairement de saturation, alors que la seconde a une partie de ses feuilles qui sont en permanence dans un éclairement plus bas, donc à meilleur rendement. C'est, sous une forme un peu différente, ce qui a été exposé plus haut.

P. CHARTIER (2), dans la belle thèse qu'il vient de soutenir sur l'influence de divers facteurs, dont la lumière, sur la production agricole, propose de retenir aussi un autre type de phénomène, pour expliquer des résultats expérimentaux analogues à ceux qui viennent d'être exposés (pour le trèfle, par W.R. STERN et C.M. DONALD - 1962, et pour la betterave, par D.J. WATSON et KJ. WITTS 1959). Il s'agit de l'influence, négative sur le bilan nutritif carboné, de la respiration des feuillages inférieurs qui, dans certaines conditions, consommeraient plus de substances hydrocarbonées qu'ils n'en élaboreraient.

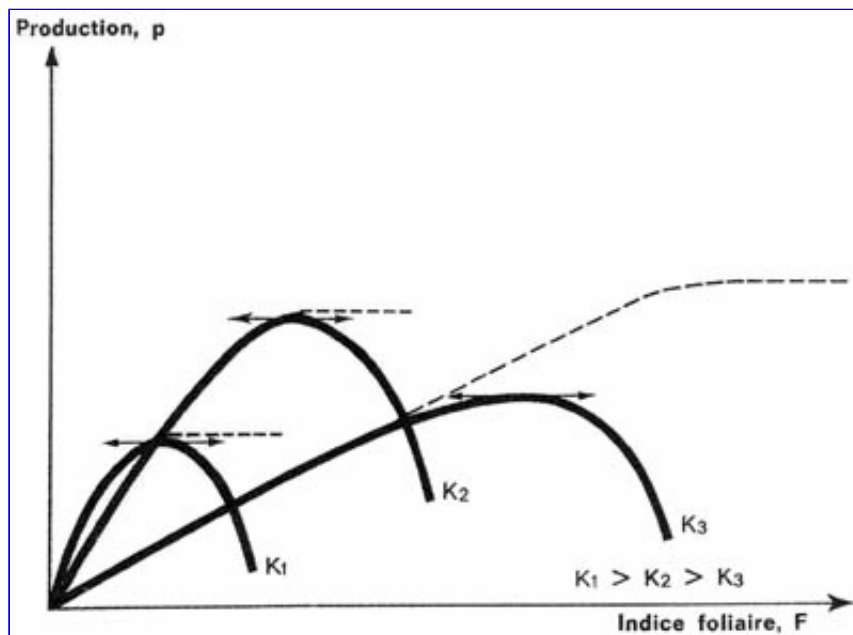


Figure 4 :
Traits pleins :
Relations complexes entre le coefficient d'extinction K, l'indice foliaire F et la production dans l'hypothèse de la "photosynthèse négative" des feuillages inférieurs (P. CHARTIER)
Traits tirés :
Mêmes relations, sans l'hypothèse de la "photosynthèse négative".

Dans ce cas, les relations entre l'indice foliaire, le coefficient d'extinction et la production deviennent plus complexes : pour chaque coefficient d'extinction, il existe un indice foliaire optimal. Au-dessous, naturellement, mais aussi, dans une certaine limite, au-dessus, la production diminuerait (voir traits pleins sur la figure 4).

Il est à noter que, selon P. CHARTIER, lui-même, ce type de relation n'est pas général, et que l'on peut observer, au lieu des « courbes en cloches, des courbes simplement asymptotiques d'un maximum », dans certains cas : - soit, par la disparition des feuilles à « photosynthèse négative », c'est-à-dire utilisant pour la respiration davantage de substances qu'elles n'en élaborent par la photosynthèse - soit par une adaptation des feuilles, toujours fortement ombragées, qui réduisent leur respiration de telle sorte que leur photosynthèse soit toujours positive. C'est ce type de réaction qui est indiqué, d'une façon approchée, en traits tirés sur la figure 4.

Les forestiers qui sont habitués aux « tables de production », dans lesquelles, à côté de la qualité de la station, la densité des peuplements figure en tant que facteur de production, feront des rapprochements avec : - d'une part, les relations du type « ASSMANN », où la

production est une fonction croissante de la densité des peuplements, jusqu'à un optimum, puis décroît légèrement au-delà, quand on se rapproche du maximum de densité. Ceci, en général, pour des peuplements d'un âge égal ou inférieur à 60 ou 80 ans, - d'autre part, les relations du type « WIEDEMANN-SCHOBÉR », où la production est une fonction constamment croissante de la densité des massifs, mais avec une allure asymptotique finale à la production maximale.

Comme on le voit, les recherches de ce que l'on peut appeler la « bio-énergétique végétale » ouvrent de nouvelles et intéressantes perspectives pour les sylviculteurs, mais il reste de nombreux détails à préciser, des anomalies à expliquer, et c'est sans doute ce qui en constitue l'un des principaux attraits.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) ROUSSEL (L.). - [La notion de niveaux d'énergie et son intérêt en sylviculture](#). **Revue forestière française**, n° 2, 1970, pp. 131-138.
- (2) CHARTIER (P.). - Etude de l'assimilation nette d'une culture couvrante. **Thèse de Doctorat d'Etat - I.N.R.A., Versailles**, 1970, pp. 1-135 et annexes (figures et tableaux).
- (3) PISEK (A.), WINKLER (E.). - Licht und Temperaturabhängigkeit der CO₂. Assimilation von Fichte, Zirbe und Sonnenblume. **Planta**, vol. 53, 1959, pp. 532-550.
- (4) LARCHER (W.). - The effect of environmental and physiological variables on the carbon dioxide gas exchange of trees. **Photosynthetica**, t. 3, vol. 2, 1969, pp. 167-198.
- (5) MÖLLER (C.M.). - Laubmenge, Stoffverlust und Stoffproduktion des Waldes. **Kandryp und Wunsch's Bogtrykkeri**, 1945, pp. 1-287.
- (6) GALOUX (A.). - Flux d'énergie et cycles de matières en tant que processus écologiques. **Association Nationale des professeurs de Biologie de Belgique**, 14^e année, n° 4, 1968, pp. 167-202.