

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 151 (2000)

Heft: 9

Artikel: Problématique du bilan de carbone dans les écosystèmes forestiers : exemple d'une jeune hêtraie de plaine

Autor: Granier, André / Damesin, Claire / Epron, Daniel / Le Dantec, Valérie

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1098372>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 02.05.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Problématique du bilan de carbone dans les écosystèmes forestiers: exemple d'une jeune hêtraie de plaine

ANDRÉ GRANIER, CLAIRE DAMESIN, DANIEL EPRON et VALÉRIE LE DANTEC

Keywords: «Euroflux»-programme; carbon cycle; photosynthetic activity; biomass; beech; France. FDK 111 : 161 : 176.1 Fagus : 425 : (44)

Abstract: The results of an investigation carried through within the «Euroflux»-programme in eastern France assessing the carbon fluxes above the canopy of the forest are presented. The photosynthetic activity within the annual and daily cycles are discussed. The high variability of the carbon net-balance and the variation of the total respiration make further research into the understanding of the correlation between the carbon net-balance and the biomass production necessary.

Abstract: Le présent article rend compte des résultats d'une expérimentation entreprise dans l'est de la France, dans le cadre du programme «Euroflux» et qui avait pour objectif de recenser les flux de carbone au-dessus du couvert forestier. Il traite de l'activité photosynthétique au cours de l'année et de la journée. La forte variabilité du bilan net de carbone et la variation de la respiration totale requièrent des recherches supplémentaires pour comprendre les relations entre le bilan net de carbone et la production de biomasse.

Introduction

L'augmentation régulière et continue de la concentration en CO₂ dans l'air est un fait certain: elle est passée de 280 ppm (parties par million en volume) à l'époque préindustrielle, à environ 360 ppm actuellement. Ce phénomène planétaire constitue une préoccupation majeure, car il est notamment associé à de probables changements climatiques. Il existe néanmoins de nombreuses incertitudes quant au rôle et à la réponse des écosystèmes terrestres, forestiers en particulier, sous les latitudes moyennes ou élevées. Des travaux de synthèse comme le diagramme de la *figure 1* donnent les ordres de grandeur des principaux stocks et flux de carbone. Mais ces valeurs sont entachées de fortes incertitudes. Les océans sont un des compartiments les moins bien connus, notamment en ce qui concerne leurs échanges internes, entre la surface et les profondeurs. On peut constater que les ordres de grandeur des principaux flux sont très importants par rapport au bilan net. Ce bilan net fait apparaître un stockage de carbone, qui pourrait se répartir équitablement entre les océans et les écosystèmes terrestres, notamment forestiers (SCHIMMEL, 1995).

Dans cette perspective, et pour alimenter en données des modèles climatiques à l'échelle continentale, des expérimentations ont été récemment engagées en Europe et en Amérique du nord. Ces expérimentations (fédérées sous le nom de Fluxnet) sont destinées à répondre aux questions suivantes: 1) quelle est la force de puits pour le carbone, c'est-à-dire quelle est la potentialité de fixation du carbone atmosphérique des écosystèmes forestiers selon leur composition, 2) comment le carbone assimilé est-il distribué entre les différents éléments qui composent ces écosystèmes, 3) quelle est la modulation par le climat des flux d'eau et de carbone, dans et au-dessus des forêts.

Deux sites ateliers forestiers gérés par l'INRA ont été mis en place en France, dans le cadre du projet européen Euroflux (1996-1998) qui rassemble des recherches se déroulant dans dix Etats-membres de l'Union européenne. Ces sites ont été instrumentés avec des systèmes de mesure des flux d'eau et de CO₂ au-dessus du couvert (utilisation de la méthode des corrélations turbulentes) et du microclimat, et font l'objet d'un suivi écophysologique dense. Le premier site est une plantation de pin maritime (*Pinus pinaster*), au Bray (près de Bordeaux). Le second est une jeune parcelle de hêtre (*Fagus sylvatica*), située en forêt domaniale de Hesse (proche de Nancy).

Le projet de la forêt de Hesse, qui rassemble des équipes de recherche de différentes disciplines, a démarré en 1996. Les objectifs précédemment énoncés ont été élargis sous l'impulsion de l'Office National des Forêts. Une part de ce programme porte sur l'analyse et la modélisation des relations entre le bilan de carbone et la croissance des arbres.

Définitions

Dans cet article, nous noterons négativement les flux de carbone qui sortent de l'écosystème (respiration, décomposition), et positivement les flux qui entrent (photosynthèse).

- NEP: flux net de l'écosystème. Terme mesuré à l'interface couvert forestier-atmosphère, par exemple au moyen de la méthode des corrélations turbulentes (= eddy covariance). NEP est égal à la différence entre l'assimilation photosynthétique et la respiration de l'écosystème.

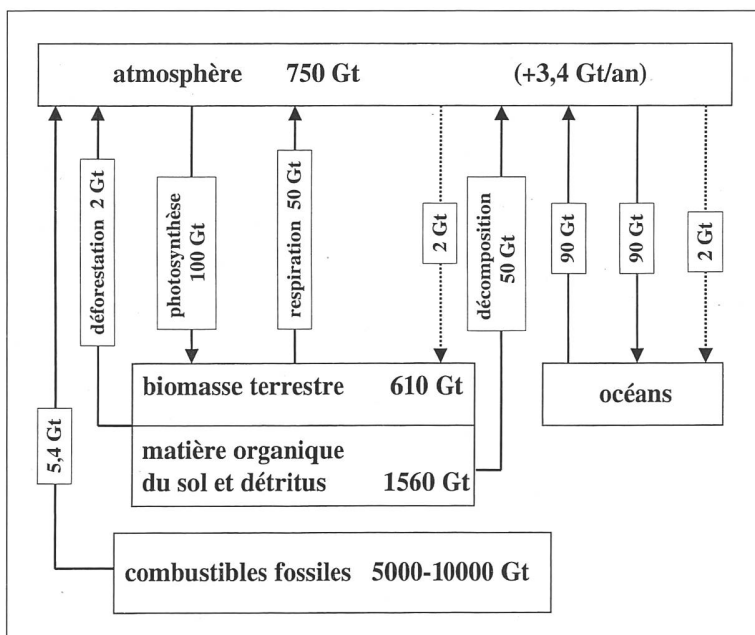


Figure 1: Principaux flux et stocks de carbone sur le globe. D'après TAYLOR et LLOYD, 1992.

- GPP: production primaire brute = assimilation brute de carbone par la photosynthèse, calculée en additionnant au NEP le terme respiration de l'écosystème (en valeur absolue).
- NPP: production primaire nette = assimilation brute dont on soustrait la respiration autotrophe du compartiment sol.

Les différents termes respiration (voir figure 2):

- Reco: respiration totale de l'écosystème, qui inclut les composantes aérienne et souterraine, autotrophes et hétérotrophes. Ce terme est mesuré le jour et la nuit en période défeuillée, et seulement la nuit pendant la période feuillée, puis extrapolé sur les 24 heures de chaque journée à partir de relations statistiques (voir plus loin).
- Rsol: respiration du sol et des racines, y compris la dégradation de la matière organique grossière ou fine (litières, racines mortes, etc.); c'est la somme des termes respiration autotrophe (Ra) et hétérotrophe (Rh).
- Rag: respiration de la partie aérienne, y compris des déchets ligneux, des arbres morts, etc.

On a les relations suivantes:

$$\begin{aligned} \text{NEP} &= \text{GPP} - \text{Reco} \\ \text{Reco} &= \text{Rsol} + \text{Rag} \\ \text{NPP} &= \text{NEP} + \text{Rh} \end{aligned}$$

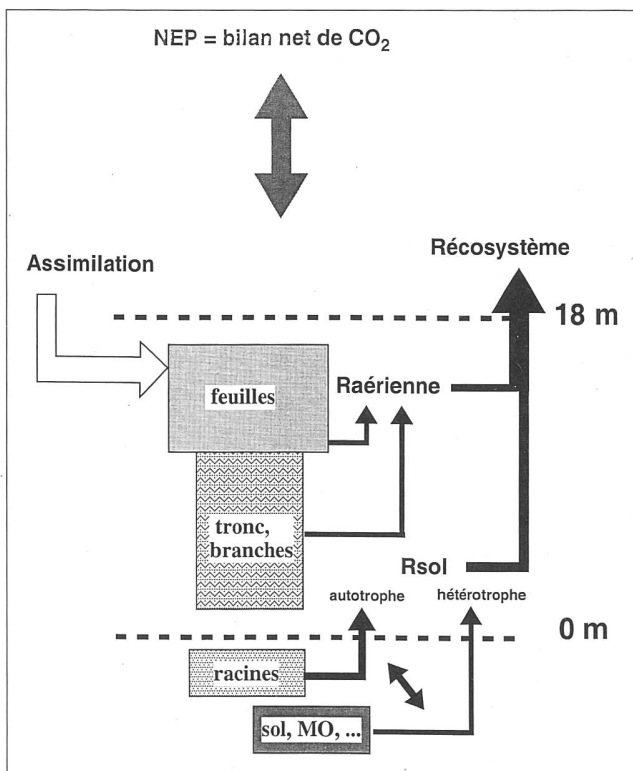


Figure 2: Schéma des différents flux de carbone échangés dans et au-dessus d'un écosystème forestier.

Site et méthodes d'étude

Site expérimental

La forêt domaniale de Hesse, située à 5 km au sud de Sarrebourg (lat. 48°40' N, long. 7°05' E, altitude 300 m, pente faible < 2%), est localisée à l'extrémité orientale du plateau lorrain, à proximité des premières collines vosgiennes. Le sol est de type brun lessivé marmorisé, limoneux, épais (>120 cm), de type mull mésotrophe, sur Muschelkalk inférieur. Les précipitations annuelles sont de 820 mm, la température moyenne annuelle est de 9,2 °C. Dans l'environnement proche de la par-

celle expérimentale, le hêtre constitue l'essence dominante avec 90% de la surface terrière totale. Les arbres ont un âge compris entre 25 et 35 ans. La hauteur moyenne des hêtres est de 13 m, leur hauteur dominante est de 14,5 m. La densité du peuplement est de l'ordre de 4000 tiges/ha. Le dispositif expérimental (0,6 ha) a été installé au centre d'un bloc constitué de 4 parcelles de composition et de hauteur voisines, couvrant au total environ 65 ha. Une tour de 18 m de hauteur a été installée au centre de la parcelle et sert de support à différentes mesures décrites ci-dessous.

Structure du peuplement, dendrométrie, indice foliaire

La parcelle expérimentale a fait l'objet d'un inventaire exhaustif des circonférences et des hauteurs. Une analyse de tige, avec mesure des biomasses et accroissements en biomasse des parties aérienne et souterraine, a été effectuée sur un échantillon représentatif de 11 arbres des différentes classes de statut social. Différentes méthodes ont été utilisées pour estimer l'indice foliaire du peuplement et de ses variations intra-annuelles: LAI-mètre (DEMON, CSIRO, Australie), recueil des litières en automne dans des bacs répartis sur toute la parcelle. Des sous-échantillons de feuilles ont été régulièrement planimétrés (Delta-T devices, UK), pour calculer les masses surfaciques. Les premières estimations ont conduit aux valeurs suivantes de LAI: $6,1 \pm 0,2$ [m² m⁻²] (DEMON), et $5,7$ [m² m⁻²] pour le ramassage des litières. La variation saisonnière a été déterminée à partir des mesures de rayonnement relatif atteignant le sol.

Flux de vapeur d'eau et de CO₂ au-dessus du sol et du couvert

Les flux sont mesurés par la méthode des corrélations turbulentes, qui est la partie centrale de cette expérimentation. L'intégration spatiale est de l'ordre de 10 à 100 ha. Cette technique met en relation la composante verticale de la vitesse du vent et les variations de concentration en CO₂ et H₂O. Ces mesures sont effectuées à la fréquence de 10 Hz au moyen d'un anémomètre sonique tridimensionnel SOLENT (Gill, UK) situé sur la tour à une hauteur de 18 m, et d'un analyseur de gaz LI-COR 6262 (Li-Cor, USA). L'air est pompé au sommet de la tour au niveau de l'anémomètre sonique dans un tube en Téflon muni d'un filtre, le débit étant régulé par un débitmètre massique, et passe dans la cellule de mesure de l'analyseur. Un micro-ordinateur intègre en temps réel les différents flux, au pas de 30 min (logiciel EDISOL, Université d'Edimbourg, UK). Le flux de CO₂ à la surface du sol est mesuré en circuit fermé à l'aide d'un analyseur de gaz (Li-Cor 6250) relié à une chambre posée sur le sol.

Microclimat

Les mesures microclimatiques suivantes ont été réalisées:

- Au-dessus du peuplement: rayonnement global, rayonnement net, température et humidité de l'air (psychromètre ventilé), pluie incidente, vent.
- A différentes hauteurs sous couvert: température des troncs et des branches, rayonnement global.

Dans un plateau central, trois thermopiles linéaires (modèle INRA) ont été disposées à un mètre de hauteur au-dessus du sol, pour mesurer le rayonnement global sous couvert. Deux fluxmètres thermiques (REBS, Seattle, USA) ont été installés sous la surface du sol (à -3 cm de profondeur), pour mesurer le flux de chaleur échangé avec le sol. Un ensemble

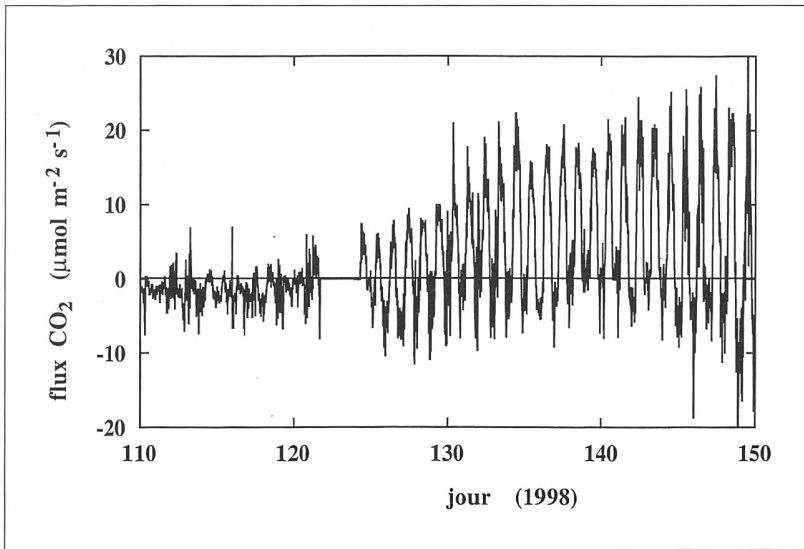


Figure 3: Variations du flux de dioxyde de carbone, mesuré au-dessus du peuplement de hêtres au moyen de la méthode des corrélations turbulentes sur une séquence d'un mois et demi, correspondant à la période allant de quelques jours avant le débourrement à la pleine expansion foliaire.

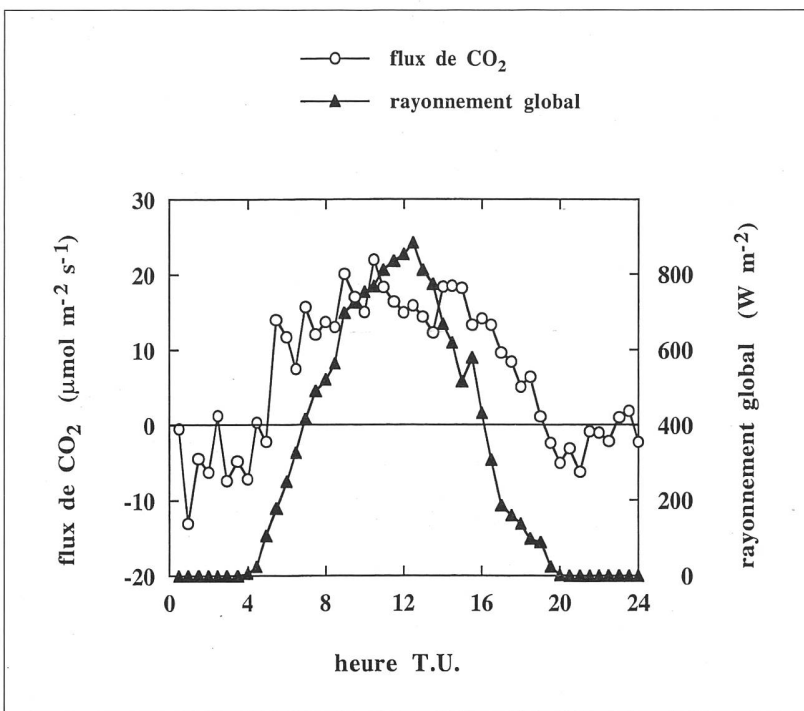


Figure 4: Variation du flux de CO₂ et du rayonnement global au-dessus du couvert de hêtres lors d'une journée ensoleillée. La ligne pointillée indique la limite entre assimilation et respiration.

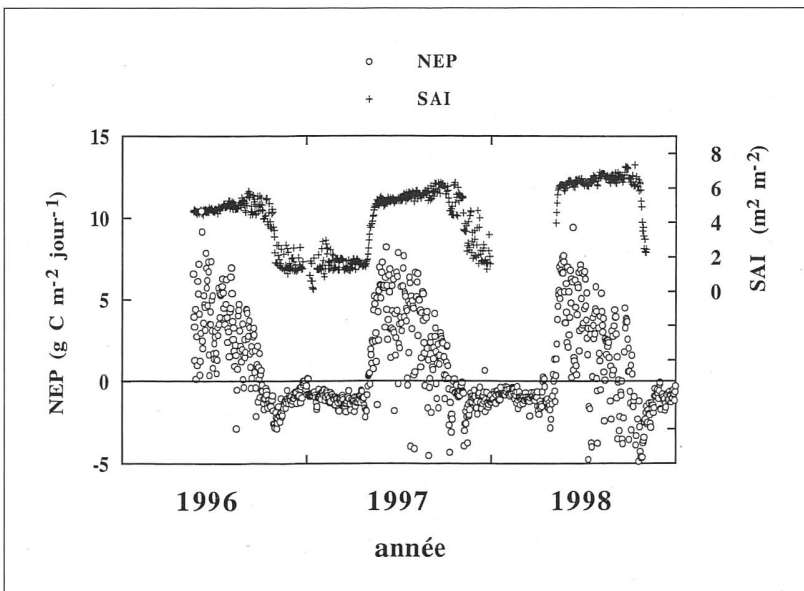


Figure 5: Bas: flux net de carbone NEP (valeurs journalières) de l'écosystème de hêtres au cours de trois années successives. Haut: variations de l'indice de surface foliaire (SAI), mesuré au moyen du rayonnement relatif sous le couvert. Les valeurs non nulles en hiver correspondent à l'interception de la lumière par les organes ligneux aériens (branches et troncs).

de cinq thermocouples permet de mesurer les gradients de températures dans le sol (-5, -10, -20, -40, -60 et -80 cm). Soixante sous-unités de la parcelle, d'environ 100 m² chacune, ont été délimitées et servent de maille au dispositif pour les études spatiales. Neuf de ces placeaux seront maintenus hors passage des opérateurs et sont réservés aux mesures de respiration du sol. Ils sont équipés en outre de capteurs de mesure de l'humidité (TDR) et de température du sol à -10 cm de profondeur.

Bilan hydrique

L'interception des précipitations est évaluée par différence entre la pluie incidente et la pluie au sol, dont on mesure les deux composantes:

- la pluie sous le couvert, évaluée au moyen de 42 pluviomètres disposés sur une maille régulière,
- l'écoulement le long des troncs, mesuré au moyen de systèmes de colliers en spirale autour de 7 arbres choisis dans les différentes classes de diamètre de la parcelle.

La transpiration du peuplement est estimée au moyen de la mesure du flux de sève (GRANIER, 1985, 1987) sur 7 arbres (en 1996) puis sur 10 arbres (en 1997) représentatifs du peuplement. En 1996, 5 arbres supplémentaires, choisis parmi les petites tiges (arbres dominés et surcimés) ont fait l'objet de mesures de flux de sève pendant une période de 18 jours. La transpiration du peuplement est calculée à partir de ces mesures, pondérées par la représentativité de chaque arbre dans le peuplement. Une expérimentation préliminaire a permis de préciser la variation de la densité de flux de sève en fonction de la circonférence des arbres, et d'évaluer ces coefficients de pondération. On pourra trouver les principaux résultats sur la transpiration des arbres et le bilan hydrique dans GRANIER *et al.* (2000).

Résultats

Flux de CO₂

La *figure 3* représente une séquence typique d'un mois et demi de mesures réalisées au printemps 1998. On peut suivre l'augmentation progressive, mais rapide, de la fixation de CO₂ par le couvert, pendant l'expansion foliaire. Il faut environ 20 à 25 jours après le débourrement des arbres (au jour 120) pour que cette fixation atteigne son maximum, qui se situe vers 25 μmol · m⁻² · s⁻¹, ce qui correspond à environ 1 g de carbone fixé par m² de surface au sol et par heure. Ces valeurs sont conformes à celles qui sont données dans la littérature sur des peuplements feuillus. Les flux négatifs, mesurés toute la journée avant le débourrement, et la nuit après cette date, correspondant à la respiration de l'écosystème, sont très variables d'une nuit à l'autre et peuvent atteindre, voire dépasser 10 μmol · m⁻² · s⁻¹ en valeur absolue. La jeune hêtraie de Hesse se caractérise ainsi, pendant sa phase feuillée, par un niveau important de stockage de carbone, et ce, malgré un taux de respiration lui aussi élevé.

À l'échelle de la journée (*figure 4*), on observe des variations diurnes du flux de dioxyde de carbone étroitement liées au rayonnement incident, avec un maximum de fixation autour de 12 h solaire. Le bilan net d'une journée s'obtient en effectuant la somme algébrique des flux mesurés chaque demi-heure. On constate sur la *figure 4* qu'une partie du carbone fixé dans la journée est perdue au cours de la nuit par la respiration de l'écosystème.

L'évolution du bilan net de carbone est présentée sur la *figure 5*, pour les trois années de mesures dont nous dispo-

sons. Malgré la dispersion importante des points, on constate une très forte dépendance entre la fixation de carbone et la phénologie des arbres: fixation active dès la fin du printemps, lorsque l'indice foliaire augmente, et au contraire ralentissement puis arrêt de la fixation en automne au moment du jaunissement et de la chute des feuilles. Les mesures réalisées en dehors de la période feuillée montrent que la perte de carbone est continue, même au milieu de l'hiver lorsque les températures sont basses.

La respiration totale de l'écosystème (Reco) ne peut pas être mesurée en continu. On l'évalue à partir des mesures de flux de CO₂ pendant les périodes où la photosynthèse est nulle: lors de la phase défeuillée, entre le début du mois de novembre et la mi-avril, et pendant les nuits. L'analyse des variations de ce terme respiration totale montre une dépendance assez étroite avec la température du sol (Tsol). Nous avons établi la relation suivante:

$$\text{Reco} = 0,542 \cdot 10^{0,0559 \text{ Tsol}}$$

où Reco est exprimé en μmol · m⁻² · s⁻¹, et Tsol en °C

Les mesures de respiration du sol Rsol (EPRON *et al.*, 1999a et 1999b) réalisées au moyen de chambres à respiration posées sur le sol, montrent une grande variabilité spatiale à l'échelle métrique, ce qui a imposé la réalisation d'un grand nombre de répétitions (72 mesures pour calculer chaque moyenne). On observe un maximum de respiration du sol entre la fin mai et la fin juillet (entre 2 et 4 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹), en relation avec des températures élevées et une humidité du sol non limitante (voir *figure 6*). L'humidité des couches superficielles du sol est le second facteur qui influence Rsol: la sécheresse estivale ralentit les échanges carbonés entre le sol et l'atmosphère, tandis que la réhumectation entraîne une forte reprise du flux de CO₂. Ceci explique la décroissance de Rsol qui apparaît en août et septembre lors des deux années de mesures. La relation suivante a été obtenue, avec Rsol en μmol · m⁻² · s⁻¹:

$$\text{Rsol} = 0,55 \cdot 2,2^{\text{Tsol}/10}$$

La *figure 7* illustre les variations saisonnières au cours de l'année 1997 des différents flux de dioxyde de carbone échangés par les principaux compartiments de l'écosystème et du bilan net de ces flux. Le flux net mesuré au-dessus du couvert

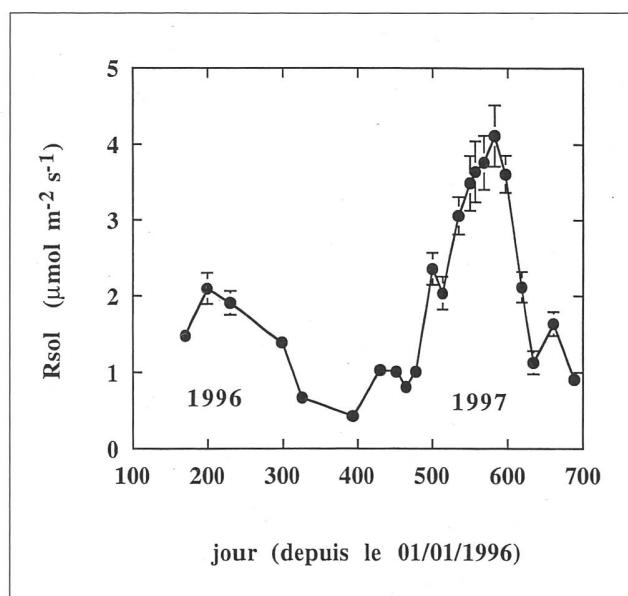


Figure 6: Variations de la respiration du sol sous la hêtraie de Hesse au cours de deux années de mesures (d'après EPRON *et al.*, 1999a et 1999b).

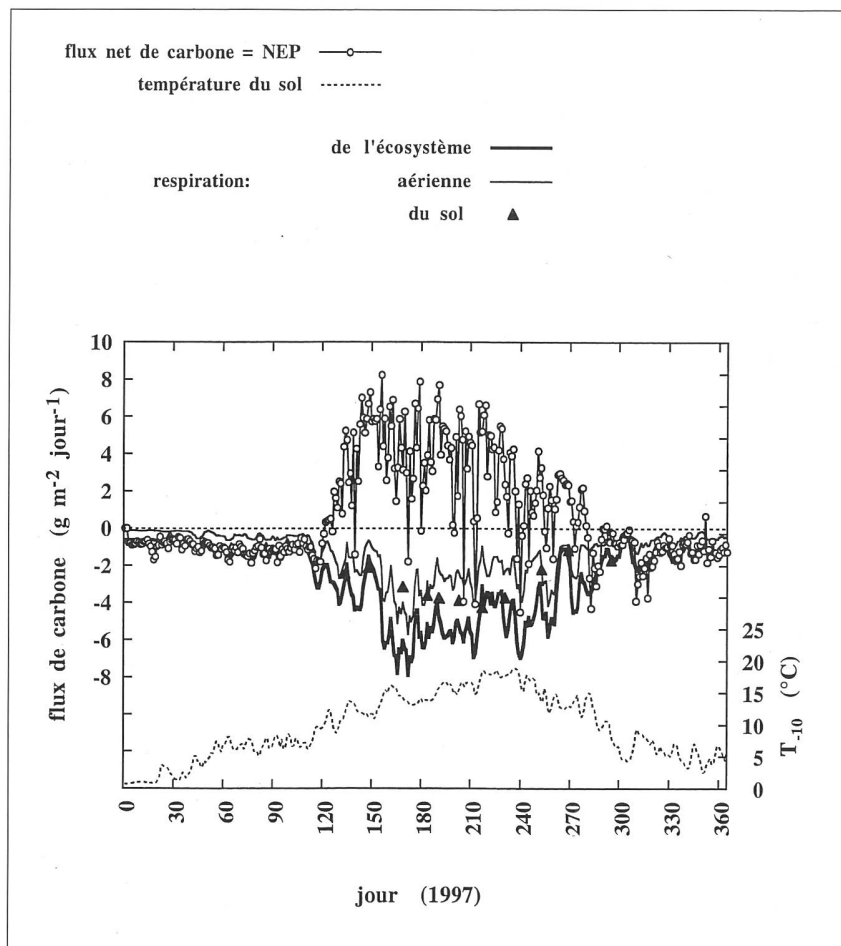


Figure 7: Variations saisonnières des principaux flux de carbone dans l'écosystème de hêtres au cours de l'année 1997. NEP (flux net de l'écosystème), Rsol (respiration du sol) et Rbiomasse (respiration de la biomasse aérienne).

est la résultante de trois principaux flux élémentaires: l'assimilation brute, la respiration de la biomasse aérienne et celle du sol. On constate que le flux net NEP et la respiration de l'écosystème évoluent en sens inverse, et que globalement, les termes respiration sont bien corrélés à la température.

A partir de l'ensemble des mesures reportées dans le *tableau 1*, le bilan net de carbone a été calculé pour chacune des trois années: les valeurs de NEP sont relativement variables d'une année à l'autre. On peut traduire les chiffres de ce tableau en kg de carbone fixé à l'hectare et par an avec la correspondance suivante: $1 \text{ g [C] m}^{-2} \text{ an}^{-1} = 10 \text{ kg [C] ha}^{-1} \text{ an}^{-1} = 22 \text{ kg de matière sèche ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$. Ainsi, il y a eu par hectare environ 2,5 t de carbone fixées par l'écosystème en 1997, soit l'équivalent en bois de 5,5 t. L'année 1998 notamment se caractérise par une fixation nette particulièrement faible, correspondant à environ un tiers de celle de 1997. Il est important de remarquer que NEP est faible par rapport à chacun des deux termes GPP et Reco, dont il est la résultante. Ainsi, une faible variation relative d'une année sur l'autre de l'un de ces deux termes aura pour conséquence de faire varier NEP de façon plus importante. C'est le cas de l'année 1998 par rapport à 1997, où l'assimilation brute de l'écosystème GPP a peu varié, mais où Reco a augmenté, entraînant une fixation nette de carbone beaucoup plus faible.

Une question importante concerne la confrontation du NEP à l'accroissement net annuel en biomasse. On voit sur le *tableau 1* que pour chacune des trois années de mesures, l'immobilisation de carbone dans la biomasse dépasse largement la fixation nette par l'écosystème. Nous n'avons pas encore de certitude concernant une telle divergence. Néanmoins, plusieurs causes sont envisageables: 1) les mesures dendrométriques qui ont permis d'estimer l'accroissement annuel du peuplement n'ont pas pris en compte la mortalité des arbres et des branches basses, 2) nous n'avons pas pu évaluer

la variation de stock de carbone dans le sol, pour des raisons techniques, 3) la mesure des corrélations turbulentes pose encore des problèmes techniques, notamment en phase nocturne lorsque la turbulence est peu active.

Tableau 1: Flux annuels de carbone au-dessus et dans la hêtraie de Hesse. Les valeurs sont exprimées en valeur absolue, et sont en $\text{g [C] m}^{-2} \text{ an}^{-1}$.

	1996	1997	1998
NEP année	218	257	79
NPP	422	531	364
GPP	1011	1245	1300
Reco	793	988	1235
respiration sol+racines	509	685	713
respiration racines	325	386	
accroissement biomasse (1)	383	472	355
production de feuilles	126	139	153

mai 96-avr. 97 jan. 97-déc. 97 jan. 98-déc. 98

(1) incluant la biomasse souterraine, sauf les fines racines.

Ainsi, Reco est un terme déterminant dans le bilan de carbone, et qui va fortement le moduler en fonction des conditions climatiques et édaphiques annuelles. Dans ce terme, ici compris entre 800 et 1200 $\text{g [C] ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$, Rsol assure entre 60 et 70% du flux de carbone. Le *tableau 2* permet de comparer nos mesures à d'autres valeurs obtenues sur des forêts feuillues tempérées. Il faut signaler qu'actuellement encore peu de mesures fiables sont disponibles, principalement à cause de la lourdeur méthodologique; cette mesure est difficilement automatisable, et la très forte variabilité spatiale doit être prise en compte par un nombre important de répétitions. Le *tableau 2* montre que les ordres de grandeur de Reco mesurés sur d'autres sites sont similaires à ce qui a été trouvé en forêt de Hesse.

Tableau 2: Flux annuel de carbone à la surface du sol dans différents écosystèmes tempérés feuillus.

Type	Localisation	Age an	Flux g C m ⁻²	Référence
<i>Castanea sativa</i>	Angleterre	40-60	630	ANDERSON 1973
<i>Fagus sylvatica</i>	Angleterre	40-60	575	ANDERSON 1973
forêt mélangée feuillue	Massach. (USA)	80	371	BOWDEN et al. 1993
forêt mélangée feuillue	Michigan (USA)		478	TOLAND et ZAK 1994
chênaie	Belgique		760	THIERRON et LAUDELOUT 1996
<i>Fagus sylvatica</i>	Hesse (France)	30	509-716	cette étude

Tableau 3: Valeurs annuelles de GPP, NEP et Reco (valeur absolue) dans différents écosystèmes forestiers. En g [C] m⁻² an⁻¹.

Référence	Site	Espèce	GPP	NEP	Reco
VERMETTEN et al. 1994	Pays-Bas	<i>Pseudotsuga menziesii</i>		1045 à 1543	
RYAN et al. 1996		<i>Pinus radiata</i>	2440 à 3440		
GRACE et al. 1995	Brésil	forêt tropicale		102	
BALDOCCHI et al. 1997	Canada	<i>Pinus banksiana</i>		47	
FROLKING et al. 1996	Canada	<i>Picea mariana</i>		51	
CANNELL et al. 1996	NE Irlande	<i>Fagus</i> , conifères			740
WOFSY et al. 1993	Harvard (USA)	feuillus mélangés	1110	370	
GOULDEN et al. 1996	Harvard (USA)	feuillus mélangés		210	
GRECO et BALDOCCHI 1996	Oak Ridge (USA)	<i>Quercus</i> , <i>Acer</i>	1085	525	560
BLACK et al. 1996	BOREAS (Canada)	<i>Populus tremuloides</i>	1020	130	890
VALENTINI et al. 1996	Italie	<i>Fagus sylvatica</i>	1016	472	544
notre étude 1996-98	France	<i>Fagus sylvatica</i>	1011 à 1300	79 à 257	793 à 1235

Ce type d'expérimentation, qui permet d'avoir accès au bilan de carbone à l'échelle de l'année ne s'est développé que récemment: encore peu de sites sont instrumentés, et pour les plus anciens, les mesures ne couvrent que quelques années. Nous avons rassemblé dans le *tableau 3* les principaux résultats obtenus sur divers écosystèmes forestiers. En dehors des forêts résineuses à forte productivité (douglas, pin radiata), on peut voir que NEP se situe dans la gamme de 50 à 500 g [C] m⁻² an⁻¹ fixés. La fixation de carbone par les forêts tempérées est de l'ordre de ce que nous avons trouvé pour le site de Hesse: les résultats obtenus ici sur une jeune hêtraie semblent ainsi cohérents avec les estimations réalisées dans des écosystèmes feuillus plus âgés. Enfin, les forêts tropicales et boréales, bien que dans une moindre mesure, sont fixatrices de carbone, contrairement à ce qui a été parfois avancé.

Conclusion

Si ces expérimentations s'avèrent particulièrement lourdes et complexes à gérer, c'est actuellement le seul moyen permettant l'analyse des flux de carbone dans les différents compartiments de l'écosystème, aux échelles de temps inter et intra-annuelles. Nos mesures réalisées sur un couvert homogène de hêtres, ainsi que les données de la littérature montrent que:

1. La plupart des écosystèmes forestiers sont fixateurs de carbone, en quantité variable. Toutefois, les transitions comme la phase de régénération, les coupes rases ou les éclaircies, n'ont pas été étudiées. Les systèmes agricoles naturels ou artificiels sont eux aussi peu étudiés; il semble que les prairies naturelles présentent un bilan proche de zéro, alors que les cultures intensives, de type maïs, soient des puits importants. Toutefois, les produits agricoles présentent une courte durée de vie, ce qui en limite la portée.
2. Le flux de carbone sortant sous forme de respiration ou de décomposition hétérotrophe est déterminant du bilan net annuel. On sait maintenant que certains sites nordiques fixent très peu de carbone. Lors de certaines années, ces forêts peuvent même représenter des sources de carbone, lorsque les conditions climatiques favorisent le terme respiration. On peut penser que les sols forestiers de ces écosystèmes sub-boréaux, qui ont accumulé lors des millénaires passés de grandes quantités de carbone, sont dans une phase de déstockage. Ce phénomène pourrait être une des manifestations des changements climatiques récents.
3. Compte tenu des nombreuses incertitudes liées à la carence des résultats expérimentaux, qui sont encore loin d'être exhaustifs et qui manquent de recul, il est difficile d'avoir une vision globale de cette question. On peut toutefois se

Tableau 4: Superficie, stocks de carbone dans le sol et dans la végétation, et bilan de carbone net annuel dans les écosystèmes continentaux. D'après TAYLOR et LLOYD (1992).

Biome	Surface (10 ⁶ km ²)	Stock de carbone (Gt C)			Bilan net annuel (Gt C/an)
		plante	sol	total	
forêt tropicale	17,9	356	223	579	0,71
forêt tempérée	10,0	160	143	303	0,33
forêt boréale	11,6	112	254	366	0,32
bosquets, friches, etc.	14,6	43	110	153	0,27
savanes	16,5	32	74	106	0,11
prairies tempérées	12,9	9	263	272	0,28
toundra, zones alpines	7,1	2	149	151	0,06
déserts	40,4	9	172	181	0,01
terres cultivées	15,1	7	261	268	0,24
zones humides, marais	2,0	3	47	50	0,02
tourbières	1,5	3	150	153	0,06
lacs	2,0	0	0	0	0,00
TOTAL	151,5	737	1846	2583	2,40

référer au *tableau 4*, tiré de TAYLOR et LLOYD (1992), qui tente de donner des chiffres à l'échelle du globe.

Résumé

Pour répondre aux questions sur le rôle de la forêt dans le cycle du carbone, des sites de mesure en continu des flux au-dessus de couverts forestiers représentatifs ont été installés en Europe dans le cadre du programme Euroflux. Nous présentons ici des résultats obtenus dans la forêt de Hesse, jeune hêtraie d'environ 30 ans située dans l'est de la France. Ces mesures montrent que le couvert de hêtres a une forte activité photosynthétique, en relation étroite avec le développement de son indice foliaire: lors de l'expansion foliaire au printemps, l'augmentation de la fixation de carbone est très rapide. Les mesures de flux nocturnes indiquent une forte respiration totale de l'écosystème, que l'on peut mettre en relation avec la température. Grâce à des chambres de mesure adaptées, la respiration du sol a pu être évaluée indépendamment: ce terme correspond à environ 60–70% de la respiration totale, ce qui en fait avec la photosynthèse un des principaux flux de carbone dans l'écosystème forestier. Le bilan net annuel est de l'ordre de 2,5 tonnes de carbone fixées par hectare, valeur située dans la fourchette des rares chiffres disponibles provenant d'autres expérimentations. Toutefois, nos trois années de mesures montrent qu'il existe une forte variabilité intra-annuelle du bilan net de carbone, qui est à rapprocher des variations de la respiration totale. Des recherches supplémentaires sont encore nécessaires pour préciser ce phénomène, et pour mieux comprendre les relations entre le bilan net de carbone et l'accroissement en biomasse du peuplement.

Zusammenfassung

Problematik der Kohlenstoff-Nettobilanz in forstlichen Ökosystemen; dargestellt am Beispiel eines jungen Buchenwaldes im Flachland

Um die offenen Fragen zur Rolle des Waldes im Kohlenstoffkreislauf zu beantworten, wurden in Europa im Rahmen des Programmes «Euroflux» repräsentative Messstellen zur kontinuierlichen Erfassung der Kohlenstoffflüsse oberhalb des Kronendaches des Waldes eingerichtet. Wir präsentieren hier Resultate aus dem Wald von Hesse, einem jungen, etwa 30 Jahre alten Buchenwald im Osten Frankreichs. Die Messungen zeigen, dass das Kronendach der Buchen eine starke photosynthetische Aktivität hat, die in enger Beziehung zur Entwicklung des Blattflächenindex steht: beim Blattaustrieb im Frühjahr erfolgt eine sehr schnelle Erhöhung der Kohlenstofffixierung. Die Messungen der nächtlichen Kohlenstoffflüsse weisen auf eine starke Gesamtrespiration des Ökosystems hin, die in Beziehung zur Temperatur gesetzt werden kann. Dank adaptierten Messkammern konnte die Respiration des Bodens unabhängig gemessen werden. Sie entspricht ungefähr 60–70% der gesamten Respiration, was sie mit der Photosynthese zu einem der wichtigsten Kohlenstoffflüsse im Waldökosystem macht. Die jährliche Nettobilanz liegt in der Größenordnung von 2,5 Tonnen fixiertem Kohlenstoff pro Hektare, ein Wert, der zwischen den seltenen, aus anderen Experimenten verfügbaren Zahlen liegt. Unsere dreijährige Messperiode zeigt indessen, dass eine starke Variabilität der Kohlenstoff-Nettobilanz innerhalb des Jahres existiert, die sich der Variation der Gesamtrespiration nähert. Zusätzliche Forschung ist nötig, um dieses Phänomen zu präzisieren und um die Beziehungen zwischen der Kohlenstoff-Nettobilanz und dem Biomasse-Zuwachs des Bestandes besser zu verstehen.

Übersetzung: KASPAR SCHMIDT

Summary

Problematics of the Carbon Net-Balance Within the Forest Ecosystems: a Juvenile Beech Forest in the Lowlands

In order to find answers to the questions regarding the role the forest plays within the carbon cycle, representative measuring points were established all over Europe within the «Euroflux»-programme to continuously assess the carbon fluxes above the canopy of the forests. Results originating from the Hesse-forest, a young, about 30-year-old beech forest in Eastern France. The measurements show that the canopy of the beech forests have a high photosynthetic activity, closely related to the development of the leaf-area index: When the leaves appear in spring, there is a high increase in carbon fixation. The measurements of the nocturnal carbon fluxes indicate a strong total respiration of the ecosystem correlated with the temperature. Thanks to adapted measuring chambers, the respiration of the soil could be measured independently. It corresponds to about 60–70% of the total respiration, which renders photosynthesis to be one of the most important carbon fluxes of the forest ecosystem. The annual net-balance amounts to about 2.5 tons of fixated carbon per hectare which corresponds with the rare numbers available from other experiments. This measuring period of three years, however, shows a high variability of the carbon net-balance within the year cycle, coming close to the variation of the total respiration. Further research is necessary in order to specify this phenomenon and in order to better understand the correlation between the carbon net-balance and the biomass increase of the stand.

Translation: TAMARA BRÜGGER

Références bibliographiques

- ANDERSON, S.M., 1973. Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. *J. Appl. Ecol.*, 10, 361–378.
- BALDOCCHI, D.D., VOGEL, C.A., HALL, B., 1997. Seasonal variation of carbon dioxide exchange rates above and below a boreal jack pine forest. *Agric. For. Meteorol.*, 83, 147–170.
- BLACK, T.A., DENHARTOG, G., NEUMANN, H.H., BLANKEN, P.D., YANG, P.C., RUSSELL, C., NESIC, Z., LEE, X., CHEN, S.G., STAEBLER, R., NOVAK, M.D., 1996. Annual cycles of water vapour and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Global Change Biol.*, 2, 219–229.
- BOWDEN, R.D., NADELHOFFER, K.J., BOONE, R.D., MELILLO, J.M., 1973. Contribution of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Can. J. For. Res.*, 23, 1402–1407.
- CANNELL, M.G.R., CRUICKSHANK, M.M., MOBBS, D.C., 1996. Carbon storage and sequestration in the forests of Northern Ireland. *Forestry*, 69, 155–165.
- EPRON, D., FARQUE, L., LUCOT, E., BADOT, P.M., 1999a. Soil CO₂ efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Ann. For. Sci.*, 56, 221–226.
- EPRON, D., FARQUE, L., LUCOT, E., BADOT, P.M., 1999b. Soil CO₂ efflux in a beech forest: the contribution of root respiration. *Ann. For. Sci.*, 56, 289–295.
- FOLKING, S., GOULDEN, M.L., WOFSEY, S.C., FAN, S.M., SUTTON, D.J., MUNGER, J.W., BAZZAZ, A.M., DAUBE, B.C., CRILL, P.M., ABER, J.D., BAND, L.E., WANG, X., SAVAGE, K., MOORE, T., HARRISS, R.C., 1996. Modelling temporal variability in the carbon balance of a spruce/moss boreal forest. *Global Change Biol.*, 2, 343–366.
- GOULDEN, M.L., MUNGER, J.W., FAN, S.M., DAUBE, B.C., WOFSEY, S.C., 1996. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biol.*, 2, 169–182.
- GRACE, J., LLOYD, J., MCINTYRE, J., MIRANDA, A., MEIR, P., MIRANDA, H., MONCRIEFF, J., MASSHEDER, J., WRIGHT, I. & GASH, J. 1995. Fluxes of carbon dioxide and water vapour over an undisturbed tropical forest in south-west Amazonia. *Global Change Biology* 1, 1–12.

- GRANIER, A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42, 193–200.
- GRANIER, A., 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3, 309–320.
- GRANIER, A., CESCHIA, E., DAMESIN, C., DUFRÈNE, E., EPRON, D., GROSS, P., LEBAUDE, S., LE DANTEC, V., LE GOFF, N., LEMOINE, D., LUCOT, E., OTTORINI, J.M., PONTAILLER, J.Y., SAUGIER, B., 2000. The carbon balance of a young beech forest. *Func. Ecol.*, in press.
- GRANIER, A., BIRON, P., LEMOINE, D., 2000. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agric. For. Meteorol.*, 100, 291–308.
- GRECO, S., BALDOCCHI, D.D., 1996. Seasonal variations of CO₂ and water vapour exchange rates over a temperate deciduous forest. *Global Change Biol.*, 2, 183–197.
- RYAN, M.G., HUBBARD, R.M., PONGRACIC, S., RAISON, R.J., MCMURTRIE, R.E., 1996. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiol.*, 16, 333–343.
- SCHIMMEL, D.S., 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biol.*, 1, 77–91.
- TAYLOR, J.A., LLOYD, J., 1992. Sources and sinks of atmospheric CO₂. *Austr. J. Bot.*, 40, 407–418.
- THIERRON, V., LAUDELOUT, H., 1996. Contribution of root respiration to total CO₂ efflux from the soil of a deciduous forest. *Can. J. For. Res.*, 26, 1142–1148.
- TOLAND, D.E., ZAK, D.R., 1994. Seasonal patterns of soil respiration in intact and clear cut northern hardwood forests. *Can. J. For. Res.*, 24, 1711–1716.
- VALENTINI, R., DEANGELIS, P., MATTEUCCI, G., MONACO, R., DORE, S., MUGNOZZA, G.E.S., 1996. Seasonal net carbon dioxide exchange of a beech forest with the atmosphere. *Global Change Biol.*, 2, 199–207.
- VERMETTEN, A.W.M., GANZVELD, L., JEUKEN, A., HOPFSCHREUDER, P. & MOHREN, G.M.J., 1994. CO₂ uptake by a stand of Douglas fir: Flux measurements compared with model calculations. *Agric. For. Meteorol.*, 72, 57–80.
- WOFSY S.C., GOULDEN M.L., MUNGER J.W., FAN S.M., BAKWIN P.S., DAUBE B.C., BASSOW S.L., BAZZAZ F.A., 1993. Net Exchange of CO₂ in a Mid-Latitude. *Forest. Science*, 260, 1314–1317.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce au soutien financier:

- de la Communauté Européenne (programme Euroflux) «Long term carbon dioxide and water vapor fluxes of European forests and interactions with the Climate System»,
- de l'Office National des Forêts (convention ONF-INRA n°s 1164B et 1165B) «Analyse et modélisation des flux de carbone dans la hêtraie»,
- du programme «Environnement, vie et Sociétés» du CNRS, du Grand Duché du Luxembourg qui a financé une bourse d'études.

Auteurs:

ANDRÉ GRANIER, INRA, Ecophysiologie Forestière, F-54280 Champenoux.

CLAIRE DAMESIN et VALÉRIE LE DANTEC, Université Paris-Sud, Laboratoire d'Ecophysiologie Végétale, F-91405 Orsay cedex.

DANIEL EPRON, ISTE, Equipe Sciences Végétales, Université de Franche-Comté, F-25211 Montbéliard cedex.