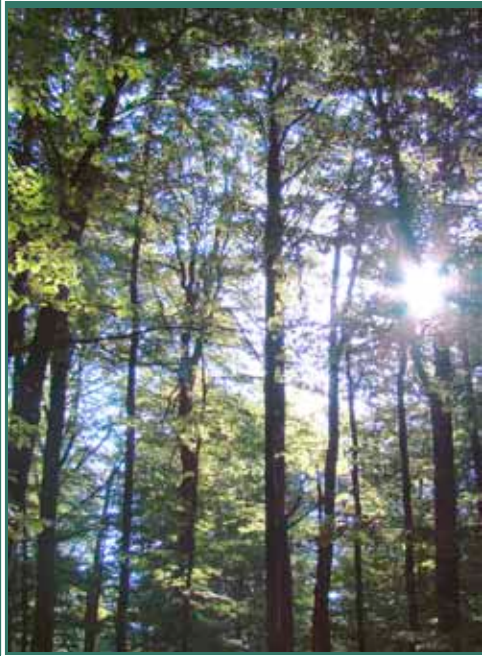


Olivier Bouriaud



Seria a III-a

TEZE DE DOCTORAT

MECANISME FUNCȚIONALE ALE PRODUCTIVITĂȚII FAGULUI

**INFLUENȚA MEDIULUI, A STRUCTURII ARBORETULUI
ȘI A LUCRĂRILOR SILVICE**

MECANISME FUNCȚIONALE ALE PRODUCTIVITĂȚII FAGULUI

**INFLUENȚA MEDIULUI, A STRUCTURII ARBORETULUI
ȘI A LUCRĂRILOR SILVICE**

Seria TEZE DE DOCOTRAT

Olivier Bouriaud

MECANISME FUNCȚIONALE ALE PRODUCTIVITĂȚII FAGULUI

**INFLUENȚA MEDIULUI, A STRUCTURII
ARBORETULUI ȘI A LUCRĂRILOR SILVICE**

Cuprins

Cuvânt înainte	7
1. Introducere	9
2. Scopul și obiectivele studiului	11
2.1 Reprezentativitatea spațială a măsurătorilor de flux și a monitorizării creșterii	11
2.2 Alegerea caracteristicilor de mediu și de arboret relevante pentru efectuarea studiului	12
2.3 Metodologie	13
3. Variabilitatea spațială a caracteristicilor solului, arboretului și a coronamentului și consecințele asupra creșterii radiale	15
3.1 Material și metodă	15
3.1.1 Dispozitivul de cercetare	15
3.1.2 Măsurători efectuate	17
3.1.3 Metodele de analiză	21
3.2 Rezultate	24
3.2.1 Rezultatele studiului fito-ecologic	24
3.2.2 Analiza caracteristicilor arboretului	29
3.2.3 Variabilitatea spațială a biomasei aeriene uscate	31
3.2.4 Variabilitatea structurii verticale a arboretului	32
3.2.5 Variabilitatea spațială a indicelui suprafeței foliare	33
3.2.6 Efectele răriturii asupra variabilității spațiale	34
3.3 Discuție	39
4. Studiul sincron: abordarea productivității prin prisma mecanismelor fiziologice	43
4.1 Introducere	43
4.2 Material și metodă	44
4.2.1 Înregistrarea creșterilor intra-anuale ale arboretului	44
4.2.2. Măsurători ale coronamentului. Proprietățile coronamentului și ale frunzelor	45
4.2.3 Măsurători referitoare la sol	47
4.2.4 Prezentare modelelor mecaniciste de bilanț de carbon și apă	48
4.2.5 Arhitectura generală a modelelor	49

4.2.6 Simularea fluxurilor de carbon și de apă ale coronamentului	50
4.2.7 Concluzii în urma comparării modelelor	55
4.3 Rezultate	55
4.3.1 Productivitatea anuală	55
4.3.2 Variații intra-anuale ale creșterii	65
4.3.3 Influența caracteristicilor solului	67
4.3.4 Influența răriturii	71
4.4 Discuție	72
4.4.1 Influența destul de redusă a caracteristicilor de mediu	72
4.4.2 Impactul răriturii asupra productivității arboretului	74
4.4.3 Relevanța măsurătorilor din teren	78
4.4.4 Rezultatul modelelor mecaniste – dificultăți legate de modelarea producției	79
4.5 Concluzii	80
5. Studiu diacronic: variațiile inter-anuale ale producției	83
5.1 Introducere	83
5.2 Material și metodă	85
5.2.1 Măsurătorile dendrocronologice	85
5.2.2 Prelucrări statistice	88
5.3 Rezultate și discuții	90
5.4 Concluzii	96
6. Concluzii	99
6.1 Concluzii asupra ecologiei fagului	99
6.2 Analiza funcțională și modelarea productivității	100
Bibliografie	101
Summary	108
Anexe. Articole publicate din teza de doctorat	109

Cuvânt înainte

În perioada actuală, când se pune tot mai mult accent pe rolul pădurii ca resursă naturală regenerabilă, cuantificarea producției de biomasă vegetală forestieră nu reprezintă doar o preocupare de silvicultură, ci și una de estimare a contribuției pădurilor în bilanțul global al carbonului. Prin faptul că influențează dinamica dezvoltării ecosistemelor forestiere, lucrările silvotehnice practicate au un rol deosebit de important. Lucrarea de față analizează influența unei rărituri asupra creșterii, productivității și bilanțului de carbon dintr-un făget tânăr din nord-estul Franței. Sub raportul intensității și a modului de alegere al arborilor de extras, răritura practică se încadrează în noul concept de silvicultură dinamică, aplicată în făgetele din Franța.

Site-ul Hesse CarboEuroflux din Franța în care sunt localizate cercetările oferă posibilitatea de a studia într-o zonă geografică de dimensiuni mici impactul schimbărilor de mediu asupra productivității fagului și oferă avantajul existenței unor măsurători climatologice foarte detaliate, rezultate din monitorizarea fluxurilor și din investiția deosebită pe care o constituie măsurătorile fiziologice realizate la scară mare pe suprafața experimentală.

Analiza aplică trei metode de evaluare: monitoringul creșterii radiale, inventarieri repetate și implementarea unui model de bilanț de carbon bazat pe procese fiziologice. Studiul dovedește efectul benefic al răriturii asupra tuturor arborilor din arboret, cu precădere asupra stimulării creșterii radiale a arborilor din etajul dominant. Intensificarea ratelor de creștere ale fiecărui arbore a permis o compensare a producției de biomasă la nivelul arboretului, aceasta menținându-se la nivelul arboretului martor sau chiar depășindu-l. Aplicarea unui model de bilanț de carbon arată că arboretul în care s-a aplicat răritura a avut un bilanț de carbon pozitiv, mai ridicat față de arboretul martor, coroborat cu o productivitate mai mare în condiții de secetă.

Lucrarea aduce de asemeni o serie de contribuții originale cu privire la ecologia fagului, bazate pe un sistem complex de măsurători (alimentarea cu apă, cu azot, fenologie, indice foliar, biometrie, dendrocronologie, xilologie, etc.). Se arată din nou că intervențiile silvice reprezintă cea mai bună cale de a influența nivelul de alimentare cu apă a arborilor, răriturile conducând la o reducere a cantității de apă interceptate de frunze (și deci de apă care ajunge în sol și este disponibilă creșterii) și la o creștere a cantităților de apă disponibile individual, fiind mai puțin arbori.

Ansamblul de măsurători efectuate, metodologia validată printr-o susținere de teză în cadrul ENGREF Nancy precum și rezultatele obținute cu privire la ecologia fagului și bilanțul de carbon al intervenției cu rărituri fac din prezenta lucrare o referință bibliografică de interes pentru cercetare dar și pentru o gestionare silvică pro-activă în contextul schimbărilor climatice.

Autorul

1. Introducere

Cercetările din ultimele decenii ai arătat că activitățile umane au dus la schimbări semnificative în compoziția atmosferei și a climatului. În fapt, de cel puțin 50 de ani, climatul este deja influențat, la latitudinile noastre, în special din punct de vedere al temperaturilor. În primul rând, proporția carbonului (Cox et al., 2000) și a altor gaze cu efect de seră în atmosferă (Saugier, 1999) a crescut considerabil în ultimele decenii. Aceste schimbări climatice și de compoziție atmosferică, asociate cu o intensificare a practicilor silviculturale, au dus la o sporire a ratei de creștere a arborilor (Spieker et al., 1996) și a stocului de masă lemnoasă, creștere observată în multe țări europene, inclusiv în Franța (Dupouey și Pignard, 2001). Impactul schimbărilor climatice globale asupra creșterii pădurilor de fag a fost evidențiat în mai multe rânduri. Magnitudinea acestei creșteri este de 70% între 1850 și 1989 în Vosges după cum a arătat Picard (1995), constatare confirmată de Duquesnay (1998), care a identificat o creștere de 71% în munții Vosges și de 22% pe platourile din Lorena. O serie de întrebări cu privire la ecosisteme au apărut de la identificarea acestor modificări, observate în special asupra ecosistemelor forestiere: prima se referă la rolul ecosistemelor în bilanțul anual al schimburilor de carbon cu atmosfera, cea de-a doua are în vedere dezvoltarea potențialului de funcționare (sau chiar de supraviețuire), în funcție de evoluția condițiilor climatice sau a mediului, în general. Ultima întrebare, mai practică, este cea care dorește ca cercetările să ofere silvicultorului cunoștințele necesare pentru a face față schimbărilor la care asistăm astfel încât să fie în măsură să adapteze aceste ecosisteme pentru a optimiza captarea carbonului.

Cunoașterea și cuantificarea stocărilor de carbon ale ecosistemelor forestiere la nivel european a fost unul din obiectivele programului EUROFLUX (1996-1999), devenit apoi CARBOEUROFLUX (2000-2003). Această cuantificare este efectuată *in situ*, pe baza măsurătorilor fluxurilor de carbon și de apă efectuate asupra pădurilor (în prezent, în 30 de locații din Europa), cu compoziție variabilă (fag, brad, molid, stejar etc.) (<http://www.carboeuroflux.com>). Măsurarea simultană a fluxurilor de carbon și de apă, împreună cu condițiile meteorologice care determină aceste fluxuri, permite de asemenea o estimare a influenței climatului. Știm deja că, dacă pădurile contribuie în mod semnificativ la bilanțul anual net de carbon, stocul lor de carbon nu va fi niciodată suficient pentru a contrabalansa emisiile antropice de carbon și, astfel, să aibă un efect clar de compensare (mitigation). De exemplu, stocurile pădurilor din Franța reprezintă echivalentul

doar a 10% din emisiile antropice franceze anuale de carbon (Dupouey și Pignard 2001). În aceste condiții, întrebarea esențială este dacă ecosistemele actuale vor suporta schimbările climatice majore din viitor și dacă vom fi capabili să anticipăm evoluția lor pentru a adapta corespunzător gestiunea ecosistemelor forestiere.

Situl Hesse CarboEuroflux din Franța a fost înființat tocmai pentru a oferi un suport pentru studiile de cuantificare a bilanțului de carbon, în condiții naturale și la scara ecosistemului, și pentru studiile analiză a influenței climatului asupra bilanțului de carbon. Pe acest sit sunt realizate un număr foarte mare de măsurători fiziologice care stau la baza dezvoltării modelului CASTANEA, care au în vedere diferite niveluri și compartimente ale ecosistemului: de la sol (respirație, activitatea rădăcinii), la trunchiuri (respirație) și frunze (mai mulți parametri precum densitatea, indicele foliar, conținutul de azot, parametrii de fotosinteză, conductivitatea stomatică). Acest model simulează la nivel de arboret, bilanțul de carbon, cel de apă și creșterea. Situl din pădurea Hesse este, de altfel, foarte potrivit pentru a studia atât creșterea, cât și procesele fiziologice ale productivității fagului, având informații foarte detaliate asupra proceselor monitorizate, a fluxurilor de apă și de carbon, precum și înregistrări meteorologice permanente.

2. Scopul și obiectivele studiului

2.1 Reprezentativitatea spațială a măsurătorilor de flux și a monitorizării creșterii

Fluxurile de carbon care au loc între ecosistemul forestier (arbori, sol) și atmosferă, monitorizate pe situl Hesse, sunt studiate cu ajutorul unor senzori poziționați pe vârful unui turn de 22 de metri, deasupra coronamentului arborilor. Metoda folosită este metoda numită *Eddy covariance*. Principiul metodei constă în măsurarea concentrației de apă și de CO₂ deasupra coronamentului, simultan cu viteza și sensul vântului în cele trei dimensiuni. Comparând concentrația de CO₂ (respectiv de H₂O) din aerul care se deplasează spre coronament și cea a aerului care provine din coronament, se poate deduce o diferență de concentrație, ce se convertește în cantitate. Datorită poziționării senzorilor/captatorilor, aceste fluxuri de carbon și de apă - măsurate la o frecvență de 10 Hz - provin dintr-o zonă de origine, numită *amprentă*, estimată a fi de ordinul a 60-100 ha. Măsurătorile de flux, realizate începând din 1996 pe situl CarboEuroflux, au pus în evidență o variabilitate mare a concentrațiilor de CO₂ măsurate, legată de direcția vântului (figura 1). Variabilitatea fluxurilor de carbon este mai mare ca aceea a fluxurilor de apă. Schimbările de direcție și de viteză a vântului induc schimbări temporale a amprentei. Datele prezentate sunt o medie semi-orară pentru toată durata sezonului de vegetație (când indicele foliar este maxim) și pentru o radiație maximă (PAR > 1000 μmol · m⁻² · s⁻¹).

Prin urmare se poate formula ipoteza unei variabilități spațiale a bilanțului de apă și de carbon din interiorul *amprentei* măsurătorilor “Eddy covarianță”.

Un prim obiectiv este acela de a dovedi că, într-o zonă de mărime redusă, cum ar fi o unitate de producție, variabilitatea spațială a condițiilor de mediu și a caracteristicilor dendrometrice ale arboretului sunt suficiente pentru a genera o astfel de variabilitate a bilanțului de carbon.

Un al doilea obiectiv al lucrării este acela de a documenta variabilitatea parametrilor fundamentali ai producției în condiții reale, utilă pentru o comparație între estimările din modelul CASTANEA și datele măsurate pe teren.

Site-ul Hesse CarboEuroflux oferă posibilitatea de a studia, într-o zonă geografică de dimensiuni mici, impactul schimbărilor de mediu asupra productivității fagului și oferă avantajul existenței unor măsurători climatologice foarte detaliate, rezultate din monitorizarea fluxurilor și din investiția deosebită

pe care o constituie măsurătorile fiziologice realizate la scară mare pe suprafața experimentală. Aceste măsurători permit să fie aplicate modelele mecaniciste (bazate pe simularea proceselor fiziologice), care pot fi folosite ca o metodă de analiză și cercetare. Obiectivul este acela de a cuantifica impactul fiecărei variații a condițiilor de creștere asupra bilanțului de carbon și asupra creșterii, după cum sunt observate din suprafețele de probă. Pentru aceasta, studiul se va baza pe mecanisme elementare ale producției fagului, în condiții naturale și la scara arboretului. Aceasta implică alegerea situațiilor cele mai contrastate dintre cele întâlnite în studiul site-ului, precum și cuantificarea influenței asupra producției în fiecare situație, împreună cu analiza mecanismelor proprii ale principalilor parametri cheie incluși pentru modelare.

Unul dintre aspectele originale ale acestui studiu este acela de a considera parametrii cei mai importanți pentru productivitate și, deci, pentru silvicultură. În mod special, se va studia impactul răriturii realizate în una din unitățile de producție studiate, aplicate în anul 1999, după normele clasice în vigoare pentru făgetele din nord-estul Franței.

2.2 Alegerea caracteristicilor de mediu și de arboret relevante pentru efectuarea studiului

Potrivit informațiilor bibliografice, aprovizionarea cu apă ar putea constitui unul dintre factorii cei mai influenți ai creșterii fagului, chiar mai important decât nivelul trofic al stațiunii. Acest aspect va fi abordat în detaliu în capitolul III, prin analiza dendroclimatică. Studiul privind variabilitatea condițiilor de mediu se poate concentra asupra caracteristicilor solului, având o influență potențială asupra alimentației cu apă.

Variabilele care trebuie studiate și care nu sunt legate de stațiune sunt cele climatice, respectiv caracteristicile dendrometrice. Aspectele legate de relația dintre creștere și climat necesită un număr ridicat de ani de studiu, pentru a putea întâlni mai multe tipuri de condiții de creștere. Metoda dendrocronologică este, astfel, cea mai potrivită.

Dintre caracteristicile arboretului, cele dendrometrice sau ale coronamentului, - indicele suprafeței foliare (Leaf Area Index: LAI) poate fi considerat ca fiind unul dintre cei mai importanți (Bréda și Soudani, 2001). Indicele suprafeței foliare este definit drept proporția dintre suprafața cumulată a frunzelor, raportată la unitatea de suprafață de sol ($m^2 \cdot m^{-2}$) (Watson, 1947; Lang, 1991). Frunza fiind locul de interfață în care au loc principalele schimbări de gaze și de energie, indicele foliar are un rol central în determinarea schimburilor de gaze și de energie

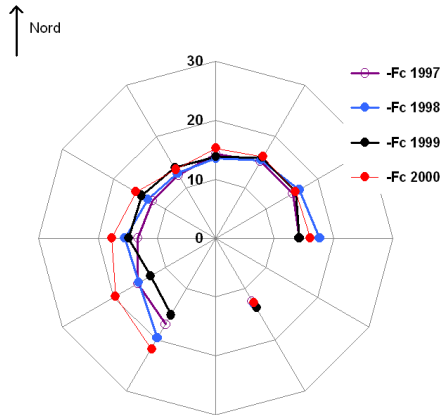


Fig. 1 Variabilitatea densității medii a fluxurilor de CO₂ (F_c μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹) măsurate pe situl CarboEuroflux în funcție de direcția și viteza vântului, pentru patru ani de măsurători (1996-2000).

la scara întregului coronament.

De asemenea, biomasa reprezintă o variabilă cheie pentru estimarea bilanțului de carbon, deoarece biomasa reprezintă cantitatea de carbon stocat, în timp ce creșterea în biomasă reprezintă bilanțul de carbon net. Caracteristicile dendrometrice, care pot fi calculate prin inventariere, vor constitui, de asemenea, factori importanți. Într-adevăr, structura arboretelor nu este definită numai prin clasele de diametre, ci și prin structurare pe verticală, un indicator totodată al productivității și al evoluției din trecut a arboretului. O serie de alte studii au pus în evidență și influența silviculturii asupra productivității arboretelor (Badeau, 1995 ; Duquesnay, 1998).

2.3 Metodologie

Două subiecte complementare sunt abordate în acest studiu: (i) studiul efectelor schimbărilor caracteristicilor de mediu sau de arboret, și (ii) studiul efectelor schimbărilor climatice sau de vârstă.

Prima parte va fi dedicată efectelor variabilității spațiale. Aceasta are în vedere cuantificarea și cartografierea variabilității spațiale a caracteristicilor fundamentale enumerate în paragraful precedent. Consecințele variabilității vor fi evaluate într-o abordare globală, prin analiza creșterii radiale a arborilor dominanți. Analiza spațială va oferi posibilitatea de alegere a zonelor pentru analiza în detaliu a mecanismelor cu influența cea mai mare asupra creșterii și a emisiei de fluxuri de carbon (partea a II-a), furnizând informații și despre factorii cu variația spațială cea mai mare și cu influența cea mai mare asupra creșterii radiale.

Cea de-a doua parte constă dintr-un studiu de funcționare *in situ* a arboretelor în diferite situații contrastante, selectate în urma efectuării analizei spațiale. Subiectele abordate se referă la dinamica intra-anuală de creștere, incluzând și aspecte de fenologie. În acest studiu sincron este vorba de a cuantifica productivitatea întregului arboret, răspunzând astfel problematicii specifice siturilor CAR-BOEUROFLUX, și de a pune în legătură productivitatea înregistrată cu unele caracteristici locale de mediu sau de coronament. Utilizarea modelelor mecaniciste ar trebui să permită analiza impactului variabilității parametrilor asupra productivității sau fluxurilor, estimând partea de variabilitate asociată diferitelor aspecte ale bilanțului de carbon.

Ultima parte este dedicată efectelor climatului și constă, în primul rând, dintr-un studiu retrospectiv al creșterii arborilor eșantionați și a productivității arboretelor din care provin aceștia. Două teme sunt incluse în același studiu: pe de o parte, influența condițiilor climatice asupra creșterii, iar pe de altă parte, estimarea productivității arboretului pe baza măsurătorilor asupra inelelor anuale. Este vorba, deci, de o sinteză a unei abordări dendroclimatice clasice aplicate la diferite nivele de analiză a creșterii anuale (de la lățimea inelului la densitatea lemnului, sau la creșterea în volum și în cantitate de carbon), și despre un exercițiu dendrometric asupra reprezentativității arborilor selectați.

Lucrarea este organizată în trei capitole, după cum urmează.

Capitolul 3. Studiul variabilității spațiale a principalilor factori determinanți ai productivității și ai schimburilor din cadrul fluxului de carbon, constând din: (i) analiza variabilității condițiilor de mediu, de creștere și a caracteristicilor populației, testarea relațiilor dintre variațiile condițiilor de mediu sau a caracteristicilor arboretului asupra creșterii radiale, (ii) selectarea parcelelor *in situ* pentru a studia funcționarea arboretului și a cuantifica productivitatea, incluzând cât mai mult din variabilitatea observată.

Capitolul 4. Cuantificarea productivității, studiul funcționării arboretelor pe aceste zone de studiu, cuantificarea influențelor respective ale condițiilor de creștere asupra productivității și a schimburilor în cadrul fluxurilor.

Capitolul 5. Analiza retrospectivă diacronică, care permite abordarea influenței climatului asupra productivității arboretului.

3. Variabilitatea spațială a caracteristicilor solului, arboretului și a coronamentului și consecințele asupra creșterii radiale

3.1 Material și metodă

3.1.1 Dispozitivul de cercetare

Site-ul dispozitivului CarboEuroflux, situat într-o făget tipic din zona nord-estică a Franței, a fost ales datorită omogeneității sale și a situației geografice (figura 2): pe o suprafață importantă se întâlnesc arborete de aceeași vârstă, în care domină fagul. Instalată într-o parcelă de 25-30 ani în 1996, site-ul de 0,6 ha servește drept suport pentru măsurători specifice siturilor de tip CarboEuroflux, toate fiind echipate de aceeași aparatură și utilizând aceeași metodologie.

Prin tip de sol și prin - climat moderat continental - zona de studiu este situată către optimul ecologic al fagului: pe un sol adânc și bogat, cu precipitații abundente și bine distribuite anual. Temperatura medie este de 9,2°C, iar precipitațiile anuale de 820 de mm; maximumul de precipitații se înregistrează în luna iunie,



Fig. 2 Harta localizării pădurii domeniiale Hesse. Extras din Google Maps

cu peste 80 mm.

Măsurătorile realizate în situl CARBOEUROFLUX sunt complexe și diverse (dendrometrice, ecofiziologice), având în vedere diferite scopuri (figura 3). În principal, este vorba de cuantificarea cantităților de carbon absorbite de ecosistemul forestier, în baza măsurătorilor directe de fluxuri de carbon și de apă, și de a cuantifica impactul climatului asupra acestor fluxuri. Pentru a atinge aceste scopuri, a fost instalat un echipament complet de monitorizare a fluxurilor de gaze (carbon și apă) și a condițiilor meteorologice. Temperatura, precipitațiile, radiațiile sunt măsurate continuu, la o frecvență foarte ridicată (10 Hz). Viteza vântului este monitorizată în toate cele trei dimensiuni, cu ajutorul anemometrului ultrasonic (figura 3), pentru a modela deplasarea maselor de aer. Această modelare stă la baza principiului de estimare a fluxurilor de apă și de carbon prin metoda ‘eddy covariance’ (numită și ‘eddy correlation’ de câțiva autori). Aceste măsurători sunt completate de măsurători ecofiziologice, precum monitorizarea creșterii pe baza unor micro-dendrometre electronice, monitorizarea fluxului de sevă (prin metoda și sistemele Granier, cf. Granier 2000b), măsurarea în fiecare săptămână a umidității relative a solului cu sonda neutronică, până la o adâncime de 120 cm în mai multe locuri a sitului. Zona de studiu, este delimitată de un gard, în care deplasările (exclusiv pe jos) trebuie limitate la strictul necesar. În părțile cele mai sensibile, accesul nu este permis decât pe niște podețe special amenajate pentru ca solul să nu fie tasat, ceea ce ar modifica permeabilitatea lui, și deci și fluxurile de carbon.

Măsurătorile de fluxuri de carbon și de apă sunt realizate pe un turn care depășește coronamentul arborilor, pentru a putea surprinde fluxurile de carbon care intră (absorbție prin fotosinteză) sau care sunt emise de ecosistem prin respirație. Turnul inițial a fost distrus în 1999 de furtuna de vânt “Lothar” după ce anemometrul a măsurat peste 200 km/h. Cel de al doilea turn construit a fost, de la bun început mai mare și mai performant, pentru a fi folosit mai mulți ani și a lua în considerare faptul că arboretele tinere (ca 25 de ani atunci) vor mai crește. Al doilea turn are o înălțime de 22 de metri, iar captatoarele sunt localizate pe vârful turnului. Prin urmare, zona de influență a măsurătorilor a fost sporită. Această zonă - amprentă - este zona din care fluxurile măsurate pot proveni potențial, într-un an. Lărgimea amprentei depinde de viteza vântului, de relieful și de înălțimea turnului. Forma ei depinde de direcția vântului și de distribuția direcției într-un an. O estimare a formei și a lățimii amprentei este foarte dificilă și apelează la o modelare complexă. În cazul suprafeței Hesse, s-a estimat că suprafața totală a amprentei este de circa 50 ha.

Având o zonă de influență a măsurătorilor de cca. 50 ha, s-a decis ca zona



Fig. 3 Situl CarboEuroflux este un dispozitiv foarte instrumentat în care sunt concentrate eforturile de monitoring, pentru a avea o viziune de ansamblu și sintetică a funcționării ecosistemului

de studiu să fie constituită în cele 4 parcele situate alături de situl Carboeuroflux. Cele patru parcele de studiu sunt constituite din arborete de fag, care este specia țel, pe o suprafață cumulată de 60 ha (figura 4). Două parcele (217 și 218), dintre care una include situl de monitoring (217), au fost regenerate în 1975 (anul de tăiere finală) și aveau, deci, 30-35 ani la începutul studiului, în anul 1999. Celelalte două parcele studiate (221 și 222) au între 30-60 ani și respectiv 60-90 ani. Prima răritură a fost făcută în parcelele 217 și 218 la începutul anului 1996, chiar înainte de înființarea site-ului. Cea de-a doua răritură, doar în parcela 217, a fost realizată în timpul iernii 1998-1999. Intensitatea sa, caracteristicile și consecințele sale vor fi discutate în continuare (a se vedea capitolul II).

3.1.2 Măsurători efectuate

Obiectivele măsurătorilor realizate în acest capitol sunt de a analiza variabilitatea mediului, cu precădere aprovizionarea cu apă a arborilor. În acest sens, s-a procedat la două campanii independente de măsurători, pedologice și floristice. Un alt obiectiv a fost acela de a analiza variabilitatea caracteristicilor dendrome-

trice și ale coronamentului, iar ultimul obiectiv a fost de a cuantifica impactul acestor variabilități asupra creșterii radiale.

Eșantionajul spațial trebuia să răspundă unor așteptări diferite, caracteristicile analizate ale ecosistemului forestier fiind foarte diverse și prezentând variabilități spațiale *a priori*, diferite la scara studiului. Scara studiată este foarte puțin documentată și nu sunt exemple în literatura. Planul cel mai simplu a fost un eșantionaj sistematic, pe o rețea pătrată de 50 m de lățime. Așadar, s-au amplasat un număr de 182 de suprafețe de inventariere, materializate în septembrie 1998, corespunzând unei densități de 4 suprafețe la hectar (figura 4).

Măsurători dendrometrice realizate au avut drept scop o descriere a structurii verticale a arboretelor studiate și a variabilității spațiale a caracteristicilor principale, dar și să permită să fie caracterizată rărirea care fusese programată pe un sfert din dispozitivul experimental (parcele 217, realizată în iarna 1998-1999).

Pentru fiecare din cele 182 de suprafețe, s-a efectuat un inventar sistematic al arborilor. Circumferința a fost măsurată la o înălțime standard de 1,3 m, iar poziția la care s-a măsurat a fost materializată pe trunchi, pentru a asigura remăsurarea

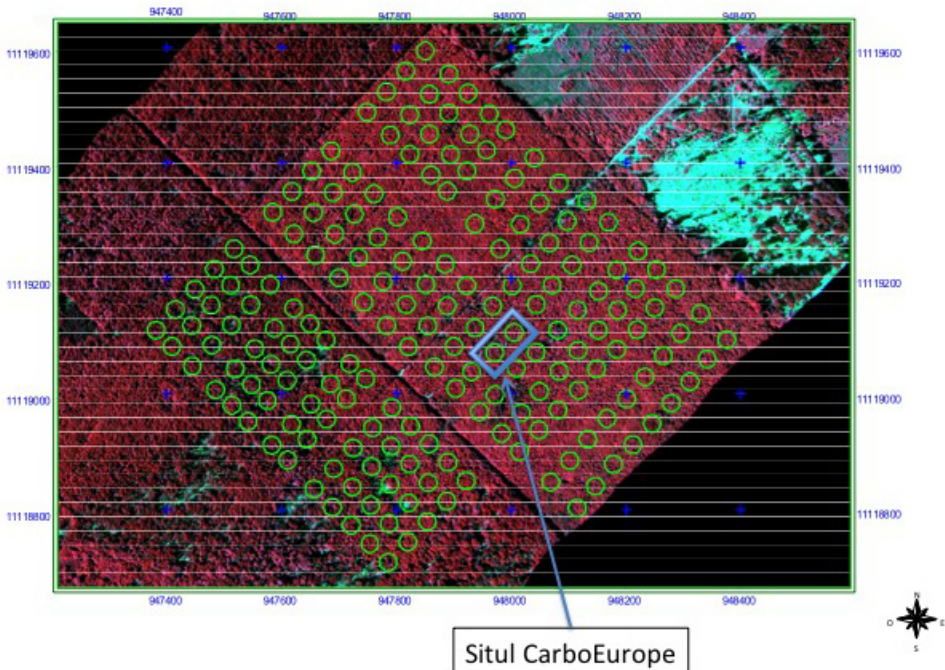


Fig. 4 Reprezentarea schematică a dispozitivului de cercetare, constituit din patru parcele (60 ha în total) și localizarea sitului CarboEuroflux

viitoare în același punct. Circumferința minimă luată în considerare a fost de 100 mm (adică arbori cu diametrul de la 3 cm în sus).

Raza suprafețelor de inventariere a variat în funcție de înălțimea medie a arborilor: 7 m pentru arborii tineri și 12 m pentru cei mai în vârstă. Această rază corespunde cu suprafața proiectată a segmentului de coronament care intră în unghiul de vedere al captatorului Li-Cor LAI 2000, folosind primele 3 inele ale captatorului. Așadar, s-a asigurat o bună corespondență și comparabilitate între măsurătorile dendrometrice clasice (suprafață de bază, indici de competiție, biomasă aeriană etc.) și indicele suprafeței foliare.

Măsurătorile înălțimilor au fost realizate pentru a se obține informații legate de fertilitatea locală și de variabilitatea spațială a fertilității în cadrul celor două parcele mai tinere (217 și 218). Trei arbori din suprafață au fost mășurați, fiind aleși cei mai mari în diametru pentru o rază de 11,5 m, respectând principiul potrivit căruia se aleg $n-1$ indivizi pentru n ari (Matern 1976, Rennolls 1978). Toate măsurătorile au fost realizate cu Vertex Forestor (Vertex Digital hypsometer, I. Haglöf, AB, Sueden).

Datele din inventar au fost folosite pentru a estima biomasa aeriană, un parametru major în cadrul estimărilor de bilanț ale carbonului. Studiul a beneficiat de un experiment desfășurat chiar în situl Carboeuroflux, al cărui scop era acela de a stabili ecuațiile locale specifice cu privire la biomasa aeriană a fagului (Ottorini și LeGoff, 1998). Aceste ecuații sunt niște funcții simple, deduse din circumferința la 1,3 m (C_{130} , cm):

$$\text{Log } M\text{Ut} = -4,5553 + 2,3467 \log C_{130} \quad s = 0,1001$$

MUt = masa uscată trunchiului, kg

$$\text{Log } M\text{Ur} = -9,7005 + 3,2715 \log C_{130} \quad s = 0,4443$$

MUr = masa uscată ramurilor, kg

Factorul de corecție pentru transformarea logaritmică, a fost aplicată prin calculul $e(s^2/2)$ după Flewelling și Pienaar (1981).

O altă ecuație, a fost aplicată pentru carpen, care provine de la Schnock (1983), și este tot o funcție de C_{130} :

$$M\text{UT} = -0,22427 - 0,12535 C_{130} + 0,02805 C_{130}^2$$

MUT = masa uscată totală, kg.

Inventarieri floristice. Originalitatea studiului floristic provine din faptul că suprafața studiată este cu mult mai mică decât cea în mod obișnuit utilizată în studiile de fitoecologie. În general, studiile de fitoecologie se situează la scara unui masiv forestier, a unui bazin hidrografic sau a unei regiuni naturale, de o arie ceva mai redusă. În al doilea rând, originalitatea studiului este dată de eșantionarea releveelor, fiind în același timp un eșantionaj foarte dens și sistematic, diferit prin aceasta de planurile bazate pe transecte. Releveul floristic efectuat asupra eșantioanelor a urmat metodologia utilizată în mod curent de către echipa de fitoecologie de la INRA Nancy: suprafața de probă trebuie să aibă cel puțin 400-500 m², soluție aplicată în majoritatea pădurilor de deal din Franța și trebuie să fie stratificată, adică să înregistreze patru categorii – mușchi, plante erbacee, plante arbustive lemnoase și arbori. În cadrul fiecărui strat speciile sunt inventariate și prezența lor este ponderată cu un coeficient de abundență /dominanță (Braun-Blanquet, 1983).

O primă campanie a fost efectuată în 1999, parcelele tinere au fost inventariate în iunie în timp ce parcelele 221 și 222 au fost inventariate în luna septembrie din cursul aceluiași an. Deoarece în septembrie speciile vernale dispăruseră, un al doilea inventar a fost efectuat în aceleași parcele în cursul lunii mai 2000 pentru completarea vechilor relevee. Completarea a fost necesară pentru un număr de 65 de relevee din 182.

Măsurarea indicelui suprafeței foliare. Măsurătorile indicelui suprafeței foliare (LAI, după definiția de la pagina 20) au fost efectuate cu ajutorul aparatului Li-Cor LAI 2000. Două aparate au fost utilizate în campaniile de măsurători în mod simultan: unul a fost plasat în vârful turnului pentru a măsura lumina incidentă (referința în afara coronamentului), în timp ce cu al doilea s-au efectuat măsurătorile la sol, sub coronament, ale luminii filtrate. Sincronizarea celor două măsurători s-a făcut prin semnal sonor, apoi prin aparate tip “walkie talkie”. Metoda are inconvenientul de a solicita prezența simultană a două persoane, dar are avantajul, deloc de neglijat, de a permite un calcul optim al cantității de lumină interceptată de coronament, fără utilizarea altor ipoteze (de exemplu, fără ipoteze asupra evoluției luminozității în cursul măsurătorilor, deoarece lumina incidentă a fost măsurată) și de a permite o măsurătoare sigură atunci când, de exemplu, stratul de nori nu este destul de dens și permite trecerea razelor de soare. Altfel a lucra cu un singur captator obligă la a realiza o referința la maximum fiecare 20 minute. Două măsurători au fost efectuate pe fiecare suprafață de probă, care sunt de fapt jumătăți (semisferice), una către vest și una către est, un ecran de 180° fiind plasat sub dispozitiv pentru a masca operatorul. Măsurătorile de referință sunt de asemenea efectuate în mod sincron pe două direcții.

Tabelul 1 Numărul de suprafețe măsurate, pe ani și pe parcele

	1998 septembrie	1999 Iunie	2000 Iunie	2001 Iunie
217 (35 ani)	61	61	60	61
218 (35 ani)	56	56	54	56
221 (40-60 ani)	25	25	3	3
222 (60 ani)	33	33	0	0

Măsurătorile dendrocronologice. Trei până la patru arbori dominanți au fost eșantionați în parcelele 217 și 218, pentru fiecare suprafață din rețea. Un eșantion de 183 de carote de creștere a fost astfel creat. Folosind procedura INRA, carotele nu au fost șlefuite, ci tăiate pe plan radial cu ajutorul unui cuter. Lățimea inelelor anuale a fost măsurată cu ajutorul dispozitivului video-optic conceput de către M. Becker, cu o precizie de 1/100 mm.

3.1.3 Metodele de analiză

Variabilitatea spațială. Bazându-se pe o rețea de puncte definite este ușor de calculat valorile medii, mediana și dispersia valorilor, dar aceste statistici nu descriu modul în care valorilor sunt distribuite spațial. Se pot face niște hărți, prin care se poate identifica vizual dacă ar exista un gradient sau un șablon de distribuție spațială, însă modul de distribuție nu este vizibil decât în cazuri mai puțin frecvente, și nu se poate afla nimic despre structura spațială în sens statistic.

Structura spațială nu se referă la o repartizare geografică, care se poate caracteriza printr-un gradient spre exemplu, ci la distribuția spațială după ce este dedus gradientul care pot fi identificat. Această distribuție poate fi organizată sau aleatorie, randomizată. Într-adevăr, structura spațială în sens statistic se definește prin auto-corelația valorilor. Conform teoriei variabilelor regionalizate, valorile observate într-un punct sunt rezultatul unei variabile aleatorii z , definită în orice punct din domeniul studiat. Trebuie insistat asupra faptului că aplicarea teoriei nu să poate face fără a defini domeniul statistic de studiu.

În cadrul acestei teorii să poate analiza structura spațială prin studiul auto-corelației valorilor măsurate pe teren, aceste valori fiind suprafețe de bază, indici de desime, biomasă, LAI etc. Aplicarea teoriei necesită, totuși, ca ipotezele de bază să fie verificate, sau de a corecta datele dacă nu au fost verificate. Ipotezele de bază presupun: (i) orice observație $z(x_i)$ la punctul x_i rezultă prin realizare unei funcții unice aleatorii $Z(x_i)$, (ii) ipoteza intrinsecă: fie indicele h un vector, indiferent de direcție, valoarea $Z(x_{i+h}) - Z(x_i)$ are o așteptare și o varianță finită, independente din poziția x_i .

Aplicarea teoriei mai presupune și ca ipoteza intrinsecă să fi fost verificată; în cazul general, aceasta nu este verificată, iar datele trebuie corectate, spre exemplu, pentru a elimina o tendință (un gradient). O dată corectate, auto-corelația spațială poate fi calculată și modelată pe baza semi-variogramei empirice. Într-adevăr, să poate defini semi-varianța pentru o distanță între punctele h ca fiind:

$$\gamma(h) = 1/2 \sum (x_{i+h} - x_i)^2$$

unde N reprezintă numărul de observații. Aplicând calculul pe o rețea de date, h reprezintă distanțele succesive crescătoare dintre punctele din rețea, de la cea mai mică distanță, care este pasul propriu rețelei.

Toate calculele au fost realizate în programul S+ folosind modulul “S-plus Spatial Stats” (MathSoft, Statistical Sciences, 1998) implementat în UNIX.

Analiza datelor floristice. Metoda de analiză a datelor floristice este axată pe aplicația analizei factoriale a corespondențelor (AFC), care constă în căutarea unor variabile sintetice, numite componente factoriale. Interpretarea componentelor calculate, care reprezintă fiecare un factor de structurare specific compoziției floristice (Gauch et al. 1977) a fost realizată cu ajutorul cunoștințelor prealabile ale autecologiei. Aceste cunoștințe provin din studii precum Rameau et al. (1989) sau, mai cantitativ, Ellenberg et al. (1992).

Studiul pedologic. Solurile din dispozitiv sunt soluri brune, foarte adânci, cu o mare capacitate de stocare a apei. La prima vedere este evident că aceste soluri oferă condiții favorabile creșterii fagului, asigurând și o mare fertilitate. Pe tot ansamblul sitului solul este constituit dintr-un strat de lut gros de la (1 la 2 metri), deșus pe un substrat de gresie.

Observațiile făcute în suprafețele din rețeaua sistematică au arătat că cea mai mare deosebire dintre acestea este dată de gradul de hidromorfie vizibilă, direct legat de adâncimea la care apare un orizont mai argilos (figura 5). Tipurile de sol întâlnite în cadrul celor 60 ha ale dispozitivului experimental sunt conform referențialului pedologic (figura 6) sunt: (i) sol brun oligosaturat (BO), care este solul cel mai drenant, având conținutul cel mai mic de argilă și care nu prezintă semne de hidromorfie; (ii) sol brun oligosaturat redoxic (BOr); (iii) neoluvisol sol brun oligosaturat redoxic (NbOr).

Trebuie menționat că, în Franța, metoda de descriere a solurilor nu este bazată pe o clasificare, ci pe un model referențial care definește niște caracteristici, într-un sistem tip catalog, din care se aleg caracteristicile pertinente. Astfel, solul este precis descris, pentru că fiecare caracteristică esențială este inclusă ca o caracteristică suplimentară față de tipul de bază (ex. oligosaturat, redoxic),

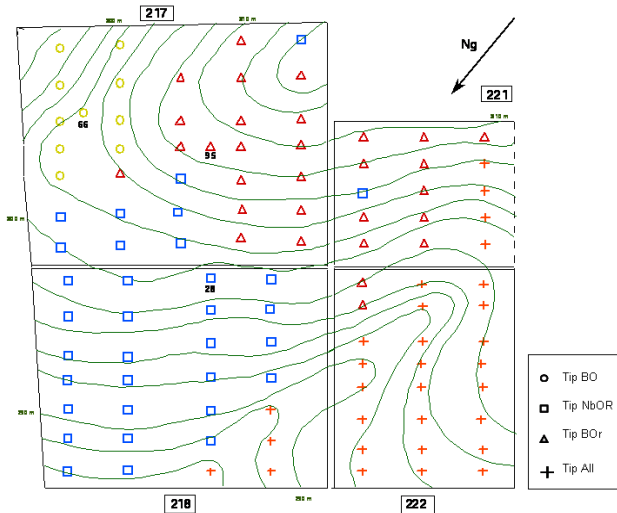


Fig. 5 Variabilitatea spațială a tipului de sol în cadrul celor 60 ha ale dispozitivului de analiză

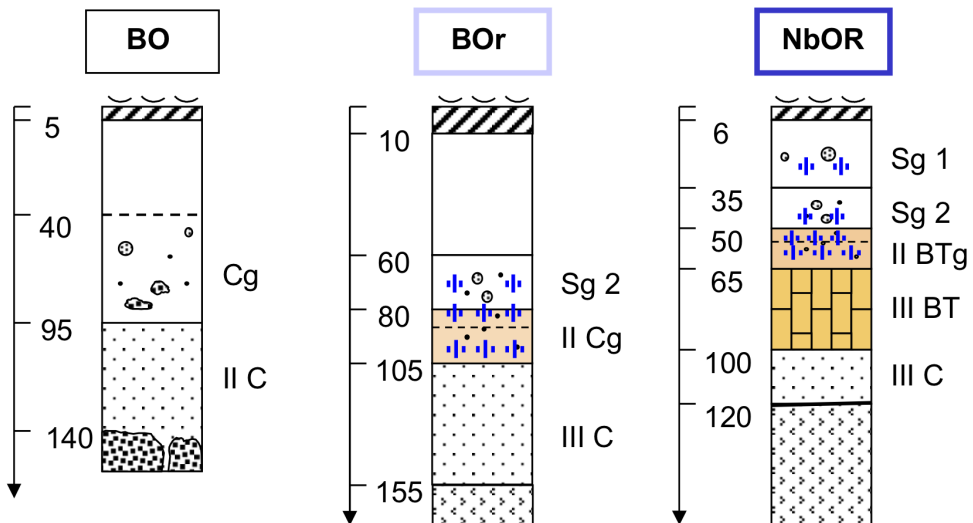


Fig. 6 Descrierea tipurilor de sol diferențiate pe dispozitivul experimental. Adâncimea orizonturilor este indicată în cm. Simbolurile orizonturilor sunt după Jabiol și Gégout (1992)

adăugând informații descriptive codificate.

Analizele chimice realizate pe eșantioanele colectate în timpul campaniei din 1998-1999 au arătat o omogeneitate a conținutului în materie organică și a acidității (tabel 2). Se observă totuși că tipul de sol BO are un conținut în azot puțin mai mare în primii 40 cm decât celelalte tipuri de sol din dispozitivul experimental.

3.2 Rezultate

3.2.1 Rezultatele studiului fito-ecologic

Varianța totală a eșantionului se descompune în câte 123 de axe factoriale, care absorb un procent descrescător din varianța totală. Numărul de componente care trebuie conservate pentru analiză poate fi dedus din profilul de scădere a procentului de varianță explicată. În cazul de față, primele trei componente merită a fi conservate, ele reprezentând respectiv 8,17%, 4,99% și 3,79% din varianța totală.

Interpretarea componentei 1. Speciile care au ponderarea factorială cea mai mare și stau la polul pozitiv a axului sunt specii heliofile (figura 7): *Epi-lobium angustifolium*, *Holcus lanatus*, *Prunella vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Sambucus racemosa* (arbustiv), *Populus tremula*.

Speciile care au ponderarea factorială cea mai mare și stau la polul negativ a axului sunt specii de umbră: *Ranunculus ficaria*, *Arum maculatum*, *Plagiomnum undulatum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cardamine pratensis*.

O analiză de varianță realizată pe coordonatele factoriale ale speciilor, incluzând indicele Ellenberg pentru lumină (L-Ellenberg) ca factor fix, a dovedit că acest factor este foarte semnificativ (figura 8). Coordonatele medii calculate după clasele factorului L-Ellenberg sunt clar descrescătoare. Coordonatele suprafețelor sunt, de altfel, foarte bine corelate cu procentul de acoperire a coronamentului, măsurat cu LiCor LAI 2000 ('gap fraction' în engleză).

Tablelul 2 Principalele caracteristici chimice și texturale ale celor trei tipuri de sol analizate pe fosă (după Quentin et al. 2001)

Profil	Adâncime cm	Horizon	Argilă g/100g _{sol}	S/T %	pH apă	C mg/g	N mg/g	C/N %	Hydromorfie
BO	0-5	A	23,2	24,6	4,8	24,9	42,8	13,3	0
	5-40	S	24,1	7,8	4,6	8,5	14,6	10,6	0
	40-95	Cg	29,4	5,5	4,5	2,9	5,0	7,1	+
	95-140	II C	31,4	35,1	4,9	1,1	1,9	2,7	0
BO _r	0-10	A	22,2	38,6	4,9	19,8	24,0	14,9	0
	10-60	S1	29,6	8,9	4,6	3,7	3,3	6,4	0
	60-80	Sg2	34,1	14,7	4,7	2,5	2,0	4,6	++
	80-105	II Cg	28,9	29,1	4,8	1,2	0,7	2,3	++
	105-155	III C	30,8	35,6	4,9	1,3	1,2	3,6	0
NbOR	0-6	A	25,4	40,9	5,1	21,8	25,3	12,8	0
	6-35	Sg1	25,0	18,4	4,9	12,7	13,8	13,1	+
	35-50	Sg2	26,9	22,0	4,9	3,8	3,4	10,1	+
	50-65	II BTg	33,4	28,4	4,9	2,5	1,9	8,1	++
	65-100	III BT	37,8	43,8	5,1	1,2	0,8	6,8	0
	100-120	III C	31,4	61,0	5,3	1,3	0,5	5,9	0

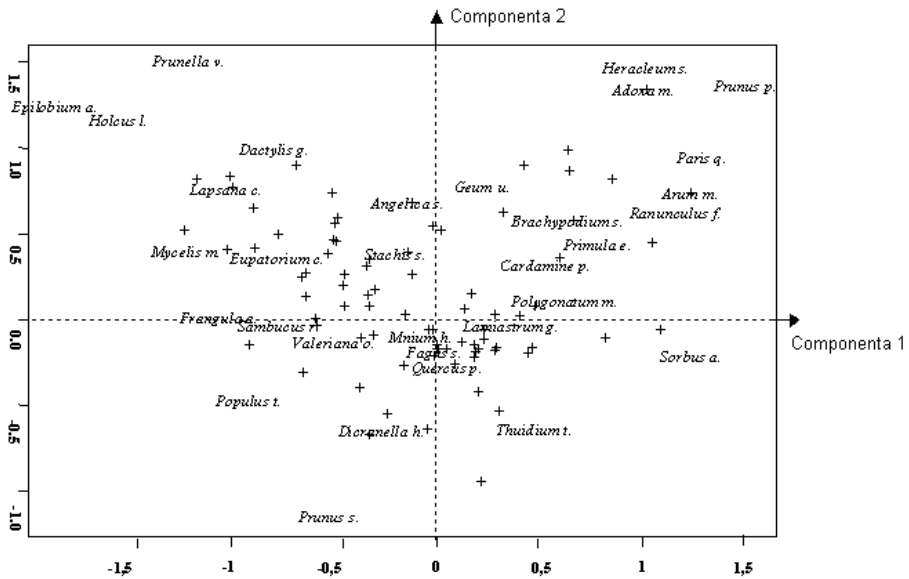


Fig. 7 Proiectarea speciilor din analiza fitologică pe componentele factoriale 1 și 2. Au fost proiectate numele speciilor celor mai influente și care sunt citate în text

Așadar, toate indiciile conduc la concluzia că prima componentă factorială reprezintă un gradient de lumină la sol, legată de variabilitatea structurii coronamentului. O astfel de concluzie este foarte logică, având în vedere scara spațială la care s-a desfășurat analiza și faptul că arboretul este unul tânăr, cu o mare deșime în diferite locuri, mai luminat și acolo s-au efectuat lucrările de îngrijire.

Interpretarea componentei 2. La extremitatea pozitivă a componentei 2 se observă niște specii puțin exigente la azot: *Dicranella heteromalla*, *Thuidium tamariscinum*, *Quercus petraea* (arbustiv), *Ilex aquifolium*, *Frangula alnus*. La cealaltă extremitate sunt specii nitrofile precum *Epilobium angustifolium*, *Holcus lanatus*, *Dactylis glomerata*, *Prunus padus*, *Adoxa moschatellina*. Această componentă reprezintă în mod clar un gradient de azot. Indicii N-Ellenberg confirmă acest lucru, deoarece coordonatele sunt semnificativ diferite pentru fiecare dintre clasele indicelui și ordonate descrescător. În același timp, coordonatele sunt semnificativ diferite și pentru indicii F-Ellenberg, care caracterizează umiditatea. Gradientul reprezentat de componentă este unul dublu, așa cum este de multe ori în cazul analizelor floristice, de umiditate și de azot.

Interpretarea componentei 3. Această ultimă componentă nu este la fel de clară ca celelalte, și s-a dovedit a reprezenta tot un gradient dublu, de umiditate și de aciditate. Pe această componentă se opun niște specii nitrocline (*Valeriana officinalis*) sau neutro-nitrocline hidrocline (*Holcus lanatus*, *Dactylis*

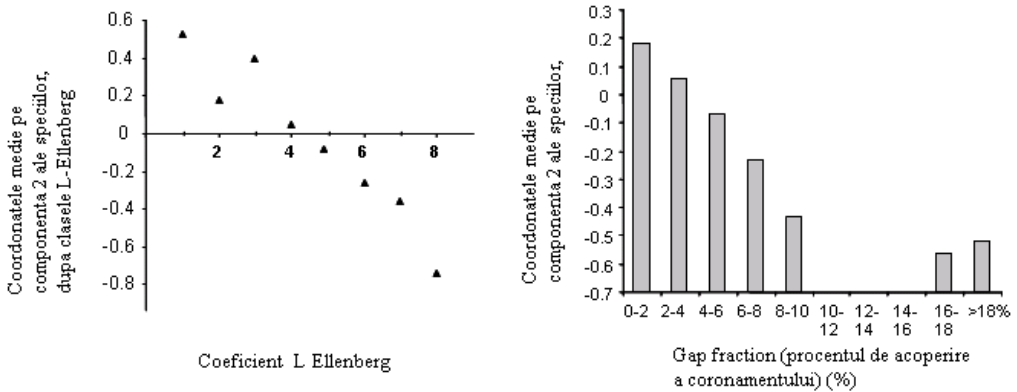


Fig. 8 Relațiile între coordonatele medii ale suprafețelor și factorul L-Ellenberg sau valorile procentului de deschidere în coronament

glomerata, Prunus spinosa, Populus tremula, Thamnobrium alopecurum, Mycelis muralis), unor specii acidofile precum *Veronica montana, Lonicera periclymenum, Dryopteris dilatata, Mnium hornum, Lapsana communis, Angelica sylvestris*.

Concluzii despre gradientii revelați de studiul floristic. Nu există nici o garanție că o analiză floristică precum cea realizată aduce rezultate reprezentative. Într-adevăr, analizele floristice sunt de obicei realizate pe o scară mult mai mare - pădure, versant, regiune - în care este mai ușor de găsit niște gradienti clari.

Principalul gradient care se manifestă, este un gradient definit de cantitatea de lumină care ajunge la sol, ceea ce nu este surprinzător, având în vedere opacitatea coronamentului de fag, mai ales în arboretele mici și tinere. Lumina poate fi elementul cel mai limitativ pentru vegetația spontană, erbacee sau arbustivă de sub coronamentele fagilor; nu contează existența apei sau azotului dacă nu este suficient de multă lumină pentru ca plantele să crească. Mai departe, așa cum a dovedit analiza dendrometrică și măsurătorile de LAI, variabilitatea spațială în privința disponibilității de lumină la sol este foarte mare în întreg dispozitivul.

Celelalte două componente au, prin contrast, o semnificație trofică complementară. Prima traduce o variabilitate a resurselor de azot, cartografiată în figura 10, ceea ce de a treia o variabilitate în aciditate și apă. Totuși, aciditatea nu poate fi considerată un factor de influență deoarece analizele de pH făcute pe eșantioanele de sol au arătat că gama de variabilitate este foarte mică, destul de mică pentru a avea o oarecare importanță pentru humus (care în mod cert este un oligomul).

Concordanța cu analizele pedologice. Gruparea suprafețelor

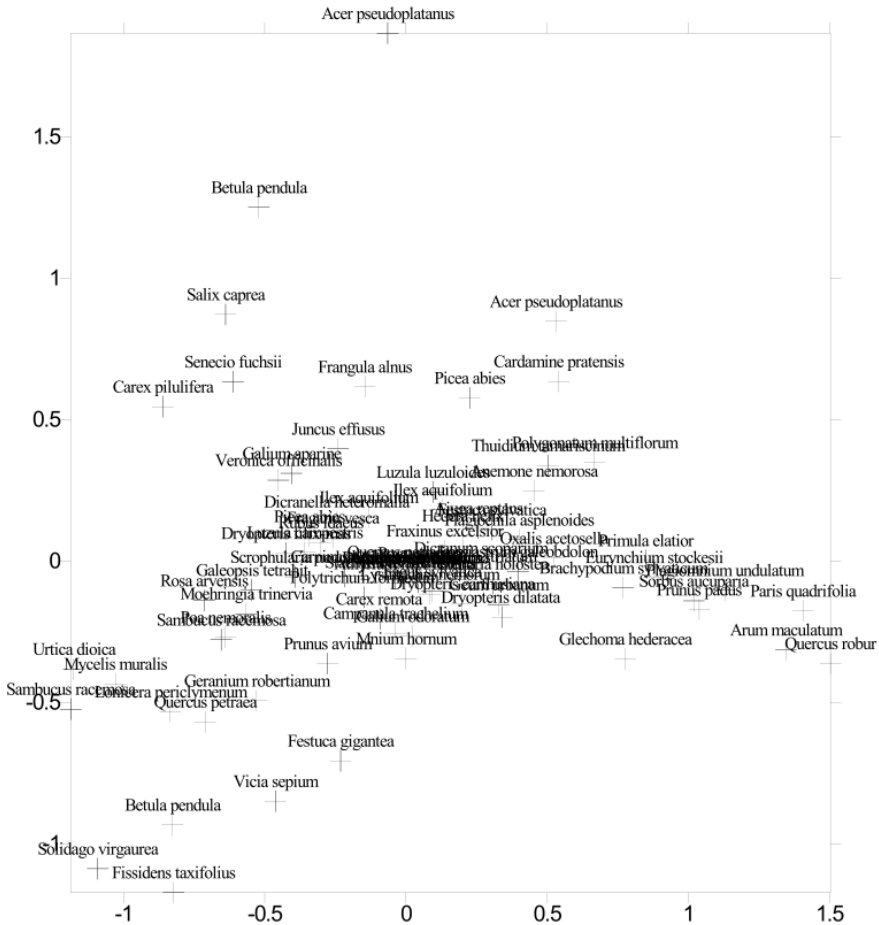


Fig. 9 Proiectarea speciilor pe componente factoriale 2 și 3 din analiza fitologică

din rețea în funcție de tipul de sol permite a fi testate valorile indicilor Ellenberg care au fost estimate pentru fiecare dintre suprafețe, sau coordonatele factoriale ale suprafețelor obținute ca urmare a analizei factoriale, prin analiză de varianță.

Analizele de varianță arată că există diferențe semnificative între tipurile de sol în privința conținutului de azot cu indicatorul N-Ellenberg: $F(3,168) = 4,52$ cu $p = 0,0045$ sau acidității cu indicatorul R-Ellenberg $F(3,168) = 14,36$ cu $p < 10^{-4}$. Însă, aceste diferențe nu s-au regăsit în mod sistematic pe coordonatele factoriale (tabelul 3).

Legăturile strânse dintre gradientii de apă și de azot sau de aciditate au putut introduce un zgomot sau niște contradicții în coordonatele factoriale. De altfel, determinarea coordonatelor factoriale este bazată pe câteva specii, care au o

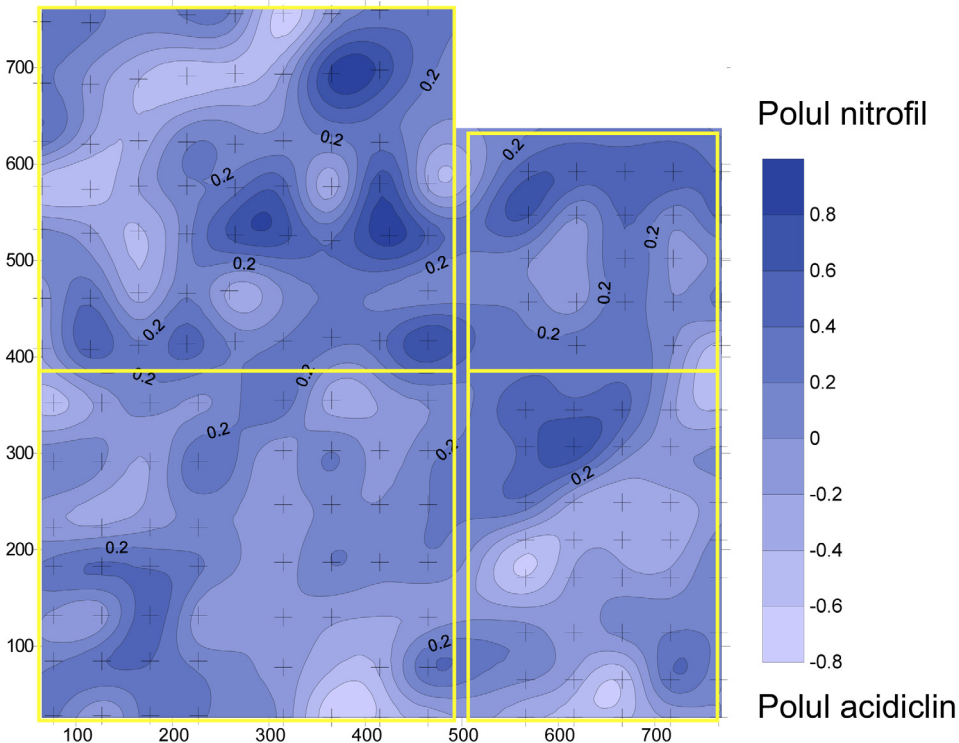


Fig. 10 Cartografierea nivelului trofic pe cele 4 suprafețe de analiză, conform valorilor N-Ellenberg a florei spontane

contribuție preponderantă, în timp ce valorile Ellenberg se bazează pe ansamblul speciilor, care nu sunt indiferente factorului studiat.

Variabilitatea dintre punctele dintr-un tip de sol dat poate conduce la o absență a unor corelații între coordonatele factoriale și măsurătorile pedologice, care sunt locale. Punctele alese pentru analiza pedologică nu au fost întotdeauna reprezentative pentru valorile medii ale grupului, așa cum se poate vedea în figura 11, care pune în evidență poziția marginală a valorilor punctului în care a fost săpată fosa pedologică, în raport cu valorile observate în celelalte suprafețe ale grupului.

Așadar, descrierea solului nu trebuie folosită pentru o estimare a texturii și nici pentru o descriere a nivelului trofic. Într-adevăr, tipurile de sol au fost stabilite după textură, prezența hidromorfiei, și nu după analizele chimice. Analizele floristice sunt complementare și pot fi considerate, local, mai informative.

3.2.2 Analiza caracteristicilor arboretului

Interesul acordat înălțimii dominante în studiile dendrometrice este explicat

Tabelul 3 Valori medii ale indicilor Ellenberg și ale coordonatelor pe componente factoriale 2 și 3 pe tipuri de sol. Liniile cu același literă nu sunt semnificativ diferite potrivit testul lui Tukey

Tip de sol	Efectiv	EF	ER	EN	Comp. 2	Comp. 3					
NbOR	58	5,47	a	5,39	b	5,41	b	-0,12	b,c	-0,05	b
BOr	51	5,47	a	5,19	c	5,37	b	-0,26	c	0,15	a
BO	17	5,50	a	5,35	b,c	5,67	a	0,04	a,b	0,11	a,b
Al	56	5,53	a	5,58	a	5,50	a,b	0,09	a	-0,01	a,b

în principal de legea lui Eichhorn, conform căreia “producția totală în volum a unui arboret, la o vârstă dată, nu depinde decât de înălțimea medie atinsă de arborii dominanți”. Amplitudinea de variație a înălțimii dominante, estimată la nivelul fiecărei suprafațe de probă, este mare, de la 12,2 la 19,9 m în parcela 217, și de la 14,3 la 19,3 m în parcela 218. Histogramele de distribuție arată o dispersie forte, dar cu o formă destul de apropiată de cea a distribuției normale, atât pentru fiecare parcelă luată individual, cât și pentru cele două parcele considerate cumulativ (figura 12). Valorile medii ale celor două parcele sunt extrem de

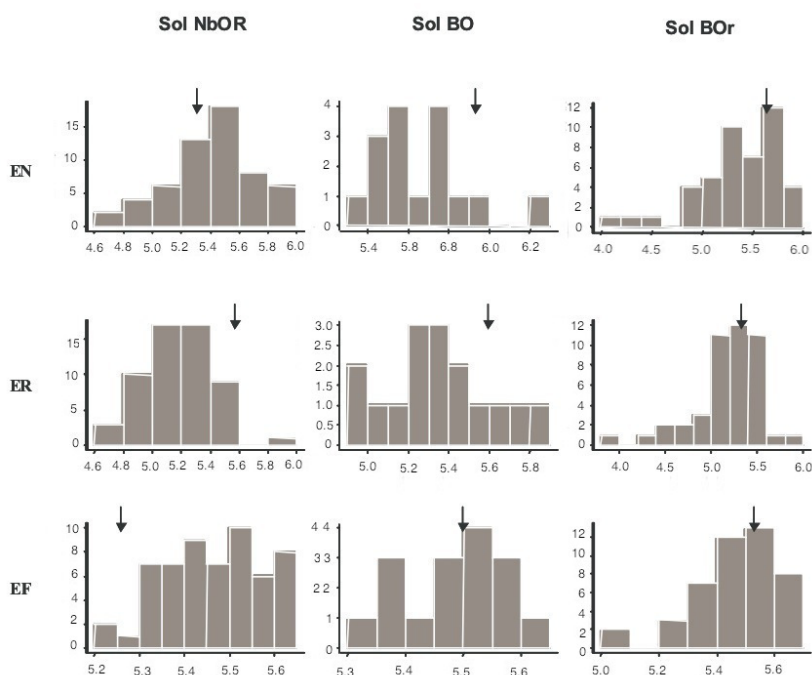


Fig. 11 Histograma de distribuție a indicilor Ellenberg care caracterizează nivelul trofic (EN), nivelul de aciditate (ER) și de umiditate (EF) pentru cele trei tipuri principale de sol. Săgețile arată poziționarea pietelor unde au fost săpate fosele pedologice.

apropiate, 16,3 și 16,4 m pentru parcela 218 și, respectiv, 217, ceea ce înseamnă o medie de cca. 16,4 m.

Analiza geostatistică a distribuției spațiale a pus în evidență o foarte ușoară tendință de creștere a varianței înălțimii dominante după azimutul de observare, orientat în sensul nord-sud. Această tendință nu corespunde strict vorbind unui gradient, deoarece regresiiile înălțimii dominante în funcție de axele X și Y nu arată nimic semnificativ, nici ca și coeficienți, nici ca ajustare. Este vorba despre o direcție după care semi-varianța crește rapid cu distanța, în timp ce pentru alte direcții ea este aproape constantă (anizotropie). Practic, varianța estimată între două puncte distanțate cu d într-o direcție este egală cu varianța între două situri distante de $k \cdot d$ (unde $k \neq 1$) pe o altă direcție (Legendre și Legendre, 1998).

Anizotropia a fost eliminată printr-o schimbare de reper, adică prin construirea unui nou reper în care normele X și Y compensează factorul k observat. Variograma calculată cu acest nou reper nu relevă o structură spațială, varianța obținută prin intermediul cuplelor de pași mici (50 m) fiind deja maximă (figura 13). Analiza indică, deci, că distribuția înălțimilor dominante nu este structurată spațial și, cu excepția anizotropiei nord-sud, această distribuție este asimilabilă unei distribuții aleatorii.

3.2.3 Variabilitatea spațială a biomasei aeriene uscate

Biomasa aeriană uscată estimată pentru cele două parcele tinere este în medie de 116 t/ha (P 218) și 122 t/ha (P 217, înaintea răriturii), ceea ce înseamnă

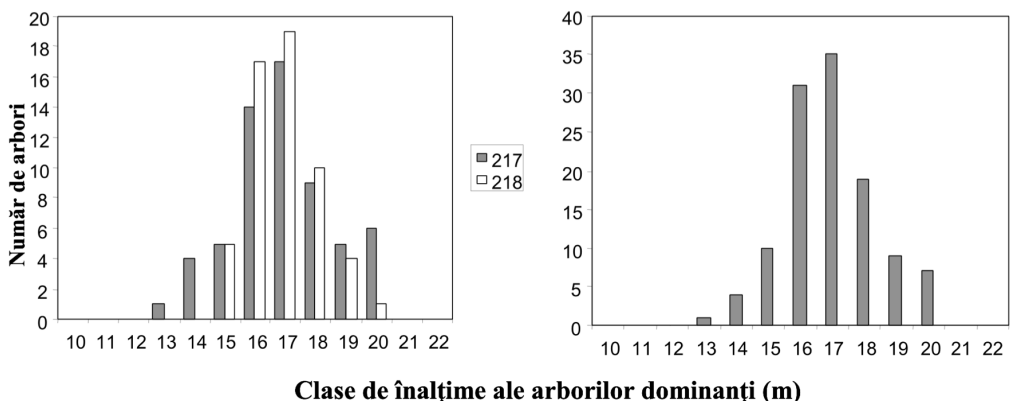


Fig. 12 Histograma de distribuție a înălțimilor dominante (m) în parcelele 217 și 218, considerate individual (stânga) sau în cele două parcele cumulate (dreapta)

un volum pe picior de aproximativ $165 \text{ m}^3/\text{ha}$. Aceste valori sunt destul de ridicate, în comparație, de exemplu, cu valorile preconizate de tabelele lui Schober (1972), care ar fi de $120 \text{ m}^3/\text{ha}$ pentru un arboret de clasă superioară de calitate (clasa 9). Valorile găsite sunt în acord cu valorile ridicate, înregistrate în același sit pentru densitate și pentru indicii de densitate.

Amplitudinea valorilor găsite este foarte importantă: în parcela 217, ea variază înaintea răriturii de la 87 la $197 \text{ t MU}/\text{ha}$ și de la 74 la $189 \text{ t MU}/\text{ha}$ după răritură (tabel 4). Coeficientul de variație se ridică la 24%, fiind deci mai important decât coeficientul de variație al suprafeței de bază (19,1%). De asemenea, pentru o biomasă aeriană din parcela 218 de $113 \text{ t MU}/\text{ha}$, variind de la 62 la $175 \text{ t MU}/\text{ha}$ coeficientul de variație este 24.6%.

Analiza autocorelației spațiale nu relevă nici o structură aparentă a biomasei înainte de răritură în suprafața 217 (figura 14). După răritură, cele două parcele se disting, bineînțeles în măsura în care cca. 20% din biomasa aeriană uscată a fost extrasă din parcela 217 (de la $122 \text{ t MU}/\text{ha}$ la $104 \text{ t MU}/\text{ha}$). Hărțile au fost obținute prin interpolare liniară. Axele coordonatelor sunt în metri, fiecare suprafață fiind reprezentată cu un cerc ($N = 117$), distanțat la 50 de metri de vecinii săi.

3.2.4 Variabilitatea structurii verticale a arboretului

Elementele care trebuie luate în considerare în analiza structurii arboretelor

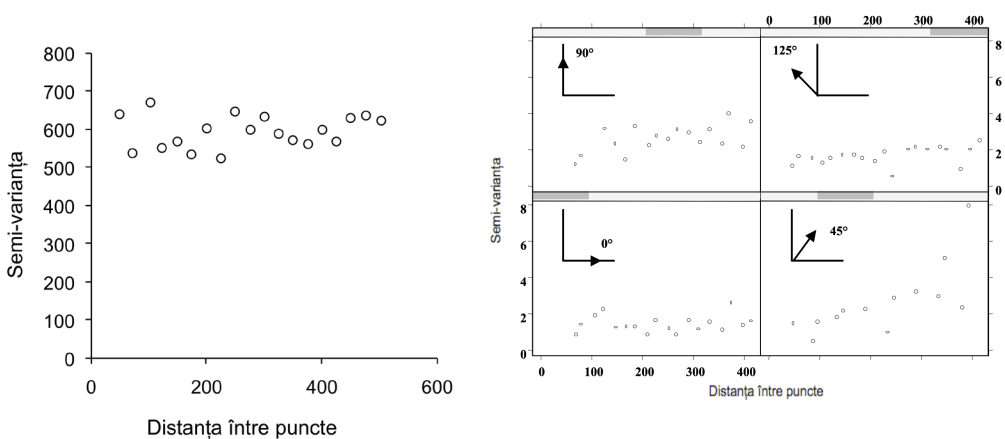


Fig. 13 La stânga: semi-variograma direcțională a înălțimii dominante a parcelelor 217 și 218, calculate după patru direcții definite în raport cu reperul orthonormic al rețelei, după măsurătorile din 2001. La dreapta: semi-variograma bidirecțională corectată a anizotropiei înălțimilor dominante. Semi-varianța este exprimată în metri, la fel ca și distanța între cuplurile de puncte.

sunt, cu prioritate, compoziția arboretului și mai ales prezența fagului, și proporția din suprafața de bază ocupată de fiecare strat sau nivel social (clasa socială Kraft) din arboret.

O analiză în componente principale (PCA) a fost realizată cu datele culese pe rețeaua sistematică, pentru a structura variabilitatea caracteristicilor dendrometrice ale arboretelor. O tipologie a arboretelor a fost realizată prin aplicarea metodei de clasificare ascendentă ierarhică (bazată pe distanțe euclidiene, „metoda Ward) pe valori obținute de fiecare suprafață pe primele două axe din PCA. Arborele ierarhic rezultat poate fi întrerupt după 6 ramuri, ceea ce conduce la stabilirea unor grupuri de suprafețe cu mărime suficientă, și care oferă o precizie suficientă, plus o limitare a suprapunerii. Pentru identificarea grupurilor astfel formate, mediile pe grupe sunt calculate pentru fiecare clasă socială Kraft: (i) suprafața de bază ocupată de fiecare specie ca procent din suprafața totală (ii) desimea parțială pentru fiecare specie și (iii) circumferința medie.

Analiza acestor valori medii a arătat că suprafețele se grupează în primul rând în funcție de compoziție, și mai ales în funcție de prezența fagului, și apoi după procentul din suprafața de bază ocupat de arborii dominanți. S-a pus în evidență faptul că variabilitatea observată într-o singură parcelă este aproape la fel de mare, ca în cazul celor patru parcele studiate luate împreună. O parcelă are o mărime de circa 20-25 de ha. Gama de variabilitate constatată este una foarte

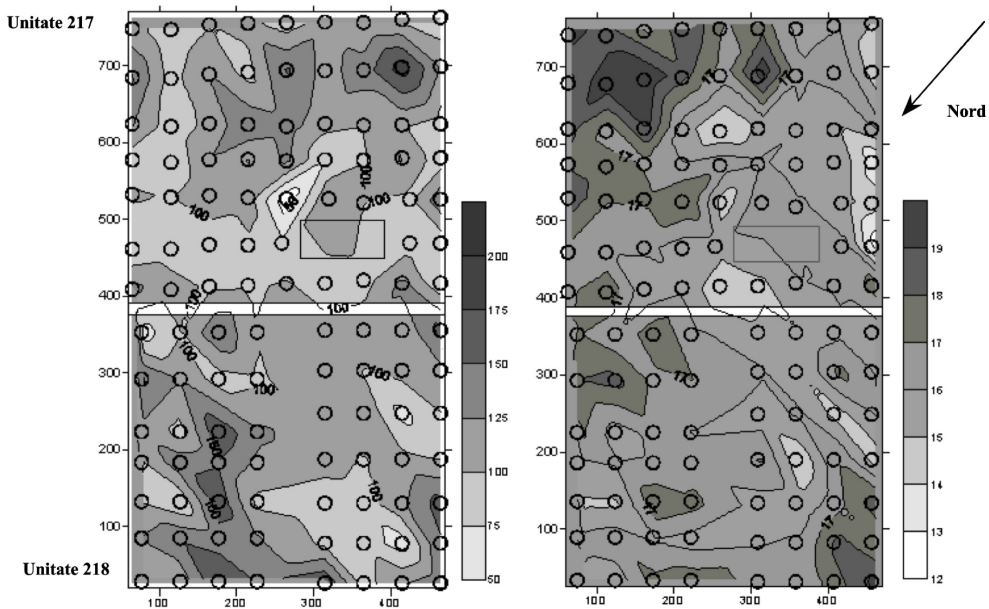


Fig. 14 La stânga: cartografia biomasei aeriene uscate (tMU/ha) în parcelele 217 și 218. La dreapta: cartografia înălțimilor dominante pe aceleași parcele.

Tabelul 4 Descrierea variabilității caracteristicilor dendrometrice principale pentru parcele tinere. Sunt considerate pentru calcule 117 suprafețe de măsurători: 61 pentru parcela 217 și 56 pentru parcela 218

	Parcela	Medie (std)	Minimum	Maximum	CV (%)	Anul măsurători
<i>Rdi</i>	217	0,612 (0,151)	0,394	1,048	24,7	1998
	218	0,670 (0,129)	0,333	0,911	19,3	1998
Înălțimea dominantă (m)	217	16,4 (1,7)	12,2	19,9	10,5	2000
	218	16,3 (1,1)	14,3	19,3	6,9	2000
Suprafața de bază (m ² · ha ⁻¹)	217	25,0 (0,6)	16,8	38,2	19,1	1998
	218	23,8 (0,6)	12,0	32,4	18,4	1998
Biomasa (tMU · ha ⁻¹)	217	122 (29)	87	197	24,0	1998
	218	116 (29)	62	175	24,6	1998

Notă: *Rdi* desemnează indicele de desime relativ

mare, în ciuda faptului că arborele studiate sunt echiene, au aceeași specie-țel, silvicultură etc.

Un al doilea rezultat important este faptul că variabilitatea nu s-a dovedit a fi structurată spațial, statistic vorbind. Absența structurii spațiale arată că diferențele dintre suprafețe nu depind de distanța dintre aceste suprafețe, nu există grupuri sau sub-populații localizate. Sursa principală de variabilitate a fost compoziția pe specii, care are o consecință asupra structurii verticale locale a arboretului.

3.2.5 Variabilitatea spațială a indicelui suprafeței foliare

Măsurătorile realizate în 1998 acoperă cele patru unități de producție studiate și permit o comparare a valorilor medii ale indicelui suprafeței foliare observat în arborele tinere sau bătrâne, precum și a variabilității spațiale a indicelui în aceste arborele (tabel 5). Gama de variație s-a dovedit a fi foarte mare în toate unitățile, ajungând la 6 m² · m⁻² în unitatea 217. Valorile obținute în arborele tinere sunt mai mari (în medie cu 6 m² · m⁻² mai mult), iar valorile extreme sunt de asemenea mai mari. Efectul unitate testat prin analiza variației s-a dovedit foarte semnificativ ($F(3,181) = 7,40^{***}$), iar valorile medii nu sunt semnificativ influențate de vârstă.

Variogramele direcționale obținute arată un profil de varianță diferit în funcție de direcția în care este calculată: prin definiție, datele sunt afectate de o anizotropie, care impune o prelucrare specială. Variograma finală (figura 15), după adaptări, scoate în evidență o creștere a varianței în funcție de distanță pentru

primele trei clase de distanță, urmată de o stagnare. Modelul sferic a fost ajustat, și caracteristicile sale sunt: asimptotă de 1,426, portanță de 100 m, ordonată 0,272. Acești parametri au fost introduși într-un model de interpolare spațială (Kriging), care permite o cartare a indicelui foliar ținând cont de structura spațială (figura 16). Punctele situate la o distanță de peste 450 de metri nu sunt luate în considerare pentru ajustarea modelului pentru că numărul de perechi formate este prea mic. Suprafețele sunt reprezentate de cercuri, distanța dintre ele fiind de 50 de metri.

3.2.6 Efectele răriturii asupra variabilității spațiale

Efectele răriturii s-au evidențiat mai mult asupra caracteristicilor coronamentului decât asupra caracteristicilor dendrometrice: scăderea medie a indicelui suprafeței foliare a fost de $2,17 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, ceea ce reprezintă circa 26% din valoarea anterioară răriturii.

Astfel, intensitatea s-a corelat cu înălțimea medie a arborilor și a fost mai intensivă în suprafețele unde fagul era prezent în etajul dominant. Principiul răriturii a fost acela de a pune în lumină mai ales arborii viguroși, de a face loc în jurul coronamentului lor. În suprafețele unde înălțimea elagată încă nu era suficient de mare, răritura a avut o intensitate mai scăzută. Bineînțeles, aceste observații sunt doar niște constatări, nu s-au formulat instrucțiuni, în sensul ca răritura să fie diferențiată spațial, după caracteristicile arboretului (figura 17).

Suprafețele sunt reprezentate cu cercuri, distanța dintre ele fiind de 50 de metri. Intensitatea locală a răriturii a fost estimată pe baza inventarierii realizate asupra rețelei de observație, și după măsurarea cioatelor. Dintre cele 11 suprafețe de monitorizare a creșterii și de modelare a bilanțului de carbon, un număr de 5 suprafețe au fost rărite în iarna 1998-1999. În medie, pentru unitatea 217, răritura a avut o intensitate de $4,6 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$. Se remarcă faptul că intensitatea locală a răriturii este foarte variabilă și poate lua valori extreme, ca în cazul suprafeței nr. 91. Intensitatea răriturii în celelalte suprafețe de monitorizare a fost foarte

Tablelul 5 Statisticile descriptive ale indicelui foliar ($\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$) estimat pentru cele 4 parcele studiate. Linile cu același literă nu sunt semnificativ diferite potrivit testul lui Tukey

Parcelă	Număr de puncte	Medie (ab. st.)	Tukey	Minim	Maxim	CV (%)
217	61	7.66 (1,49)	a	3,89	9,87	19,3
218	56	7.10 (1,51)	a,b	3,69	9,85	21,4
221	25	6.19 (1,38)	c	3,62	8,76	22,3
222	40	6.76 (1,16)	b,c	3,86	9,09	16,7

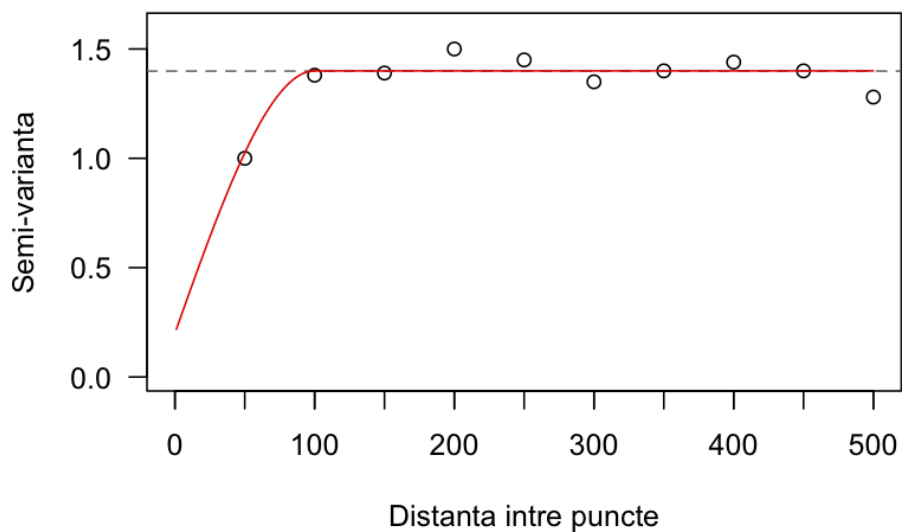


Fig. 15 Semi-variograma empirică a indicelui foliar (măsurători din 1998) și modelul sferic ajustat

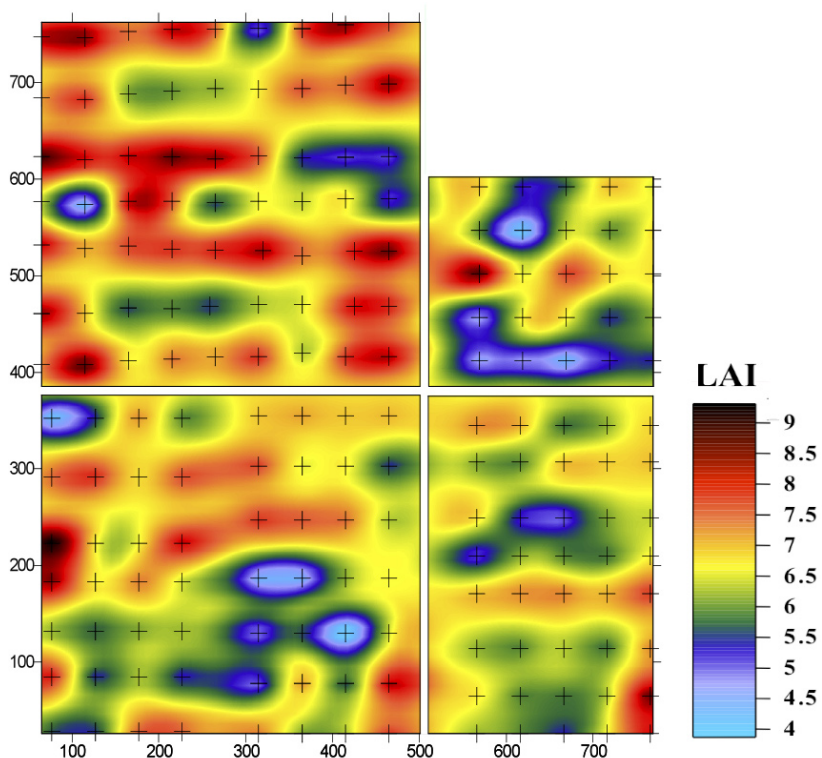


Fig. 16 Cartografia indicelui foliar (1998) pe patru unități de producție, folosindu-se metoda Kriging cu valori ale modelului de varianță ajustat

apropiată de valoarea medie.

Gama de variație a valorilor suprafeței de bază, a desimii, a biomasei sau indicelui foliar a fost puțin afectată de răritură (tabel 6). O omogenizare nu a avut loc, precum era de așteptat, ci, din contră, variabilitatea a crescut. Acest rezultat este remarcabil și cumva surprinzător pentru că, intuitiv, era de așteptat ca răritura să fie de intensitate mai redusă în părțile mai puțin dese a parcelei, și mai intensă în zonele dese, reducând astfel din gama de variabilitate. Măsurătorile nu confirmă de loc acest lucru. Coeficienții de variație sunt foarte mari și în creștere pentru toate caracteristicile studiate și sunt prezentați în tabelul 7. Explicația principală este aceea că intensitatea și modul în care au fost realizate răriturile sunt influențate puternic de condițiile locale dendrometrice, variabilitatea fiind astfel amplificată.

Închiderea coronamentului. Indicele mediu al suprafeței foliare a scăzut cu $2,2 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ din cauza răriturii. În anul 2000 valoarea medie era deja de $6 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ și în 2001 de $7 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, adică respectiv 80% și 91% din valoarea inițială, așadar, închiderea coronamentului a fost foarte rapidă.

Creșterea valorilor indicelui suprafeței foliare a fost foarte variabilă din punct de vedere spațial de la 0 la $2,5 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, cu un coeficient de variație de 67%. Aceste creșteri nu sunt distribuite aleatoriu, ci depind de intensitatea locală efectivă care o avut-o răritura. Pe baza unor corelații liniare, s-a dovedit că rata de creștere a

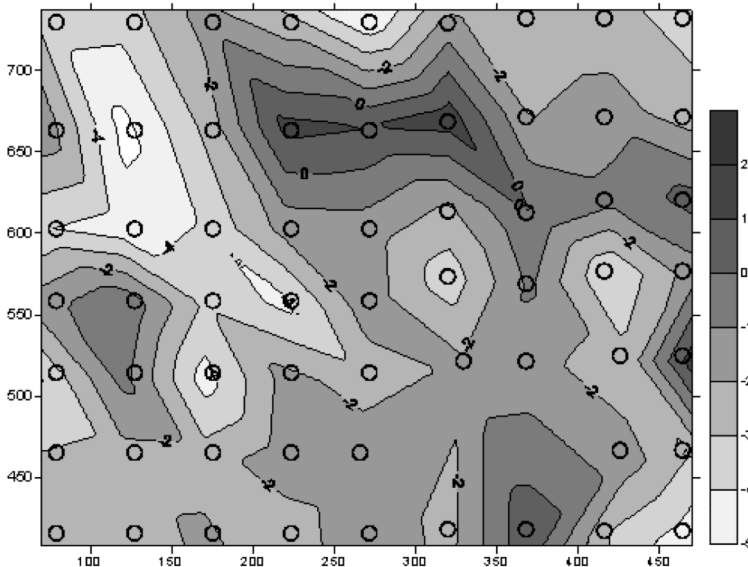


Fig. 17 Harta diferențelor indicelui suprafeței foliare înainte și după răritură (u.a. 217)

indicelui suprafeței foliare a fost mai mare pentru suprafețele care au o suprafață de bază mică, fiind corelat negativ, și legat de compoziția arboretului, deoarece prezența fagului este pozitiv legată de rata de creștere (tabelul 8).

Relația dintre variabilitatea condițiilor de creștere și creșterea radială. În primele părți ale lucrării a fost descrisă variabilitatea condițiilor de creștere a arborilor, care cuprind atât proprietăți ale solului, cât și caracteristicile dendrometrice ale arboretelor, legate de nivelul local de competiție, în mod detaliat și din punct de vedere statistic. Această parte are drept scop analiza legăturii dintre această variabilitate și creșterea radială a arborilor prin metode dendrocronologice. Variabilitatea dintre suprafețe a lățimii inelelor anuale s-a dovedit a fi destul de mare, având în vedere omogenitatea vârstelor și suprafața redusă a zonei de pe care au fost prelevate (o parcelă de 25 ha): lățimea medie este de $2,99 \pm 0,75$ mm și variază de la 1,76 mm la 4,98 mm.

Relația creștere-sol. Pentru a pune în evidență o legătură între caracteristicile condițiilor de creștere și rata creșterii arborilor, au fost calculate lățimile medii ale fiecărei suprafețe din rețea, luând în calcul ultimii 10 ani. Un astfel de calcul este posibil numai datorita faptului că arborii au toți de aceeași vârstă, iar vârsta nu intervine ca un factor de variabilitate, așadar, o standardizare (eliminarea a efectului vârstei) nu este necesară. Numărul de ani luat în calcul, o fereastră de 10 ani în cazul de față, nu este justificat printr-un argument statistic. Se poate observa totuși că inelele cele mai apropiate de măduvă nu sunt de folos, pentru

Tabelul 6 Compararea coeficienților de variație observați înainte și după răritura din iarna 1998-1999

		Suprafața de bază $m^2 \cdot m^{-2}$	Biomasa aeriană $Tms \cdot ha^{-1}$	Densitatea relativă	LAI $m^2 \cdot m^{-2}$
Înainte	medie	24,9	122	0,612	7,6
	C.V.	19,1	22,0	24,7	19,4
După răritură	medie	20,3	104	0,532	5,4
	C.V.	22,6	23,9	28,3	21,1

Tabelul 7 Corelațiile dintre reducerea de biomasă sau ale indicelui suprafeței foliare datorită răriturii și caracteristicile dendrometrice ale suprafețelor înainte de răritură

		Înălțime dominantă	Înălțime medie	% contribuția fagului la suprafața de bază dominanți	% contribuția fagului la nivelul arborilor	Biomasa arborilor dominanți
Biomasă extrasă prin răritură	<i>r</i>	0,359	0,433	0,267	0,375	0,370
	<i>P</i>	0,0049	0,0005	0,037	0,0025	0,0033
Reducerea indicelui foliar	<i>r</i>	0,251	0,299	0,135	0,304	0,305
	<i>P</i>	0,0532	0,0194	n.s.	0,017	0,0167

că arată o variabilitate neregulată. Calculele făcute pe o fereastră de 15 ani au furnizat aceleași rezultate.

Variabilitatea spațială a creșterilor medii astfel calculate a fost corelată cu diverse caracteristici măsurate sau estimate pentru fiecare piață de probă : coordonate pe componentele principale, indici medii Ellenberg. Rezultatele sunt prezentate în tabelul 9. Corelațiile arată o absență a legăturii dintre variațiile creșterii radiale și gradientii puși în evidență prin analiza floristică. Compararea nivelului de creștere din fiecare an în funcție de clasele factorilor Ellenberg este prezentată în figură 18. În această figură, suprafețele de probă au fost grupate în cvartile de valori medii (grupuri de mărime constantă egală cu un sfert din populația totală). Factorii azot și adâncimea de apariție a hidromorfiei s-au dovedit a fi cele mai legate de nivelul de creștere.

Creșterile claselor extreme sunt clar deosebite în mai mulți ani, în perioada 1975-1998. Un model de regresie, stabilit prin regresie multiplă ‘stepwise’ arată că trei factori pot fi incluși, pentru a modela variabilitatea spațială a nivelului de creștere: factorul Ellenberg-N, adâncimea de apariție a hidromorfiei, și rezerva utilă (tabelul 10). Modelul, deși foarte semnificativ, nu explică decât 18% din variabilitatea totală, multe rămân de explicat, eventual caracteristicile dendrometrice, care pot explica o parte mai substanțială.

Relația creștere-caracteristici dendrometrice locale. Analizele sunt realizate folosind același metode ca cele pentru analiza relațiilor dintre caracteristicile solului și creștere. Corelațiile arată efectul negativ al competiției, deoarece indicele de desime relativă este negativ corelat și semnificativ (tabelul 11). Dar efectul cel mai mare este, în mod surprinzător, procentul arborilor dominanți pe suprafața de bază, care este cel mai semnificativ. Compoziția nu a fost corelată semnificativ. În particular, contribuția fagului în suprafața de bază nu este semnificativă.

3.3 Discuții

Cea mai mare parte a variabilelor de mediu posedă o structurare a distribuției

Tabelul 8 Rata de închidere a coronamentului (de creștere a indicelui suprafeței foliare) din 1999 până în 2000, în funcție de caracteristicile dendrometrice

	Suprafața de bază m ² · ha ⁻¹	Biomasa aeriană Tms · ha ⁻¹	Indicele de desime	Contribuția fagului la suprafața de bază (%)
Rata de creștere	<i>r</i> -0,158	-0,083	0,02	0,241
	<i>P</i> 0,0141	0,198	-	0,0002

lor spațiale sub formă de gradienti, de regroupări sau șabloane organizate (Bellehumeur et al., 1997). Prezența unei structuri spațiale a indicelui LAI, pusă în evidență prin variograme și luată în considerare printr-o auto-corelație de valori, confirmă faptul că există o continuitate la nivelul caracteristicilor coronamentului la scara sitului. Continuitatea este pusă în evidență prin efectul de pepită, observat după ajustarea modelelor de varianță. Efectul de pepită indică existența unei structuri spațiale la o scară inferioară scării de efectuare a observațiilor (mai puțin de 50 de metri), scară comparabilă cu buchetele de arbori sau cu coroane de arbori. Astfel de structuri spațiale pot avea originea în diferiți factori care pot fi separați în funcție de natura lor.

Mai întâi, structura spațială poate fi reflexul condițiilor, proveniențelor și performanțelor deosebite ale arborilor obținuți în urma regenerării. Arboretele studiate provin dintr-o regenerare naturală începută la aceeași dată în parcelele 217 și 218. Această regenerare a fost obținută în urma unor rărituri efectuate în arboretul inițial, pentru a se stimula fructificația și pentru a se oferi protecție semințului obținut. Se poate deci emite ipoteza că schema inițială de regenerare avea o anumită structură, ca rezultat al dispersiei semințelor, a germinării și a competiției dintre ele (Lookingbill și Zavalla, 2000). Arboretul astfel obținut poate încă să fie un rezultat al schemei de însămânțare, mai ales în ceea ce privește variabilitatea compoziției, care pare să fie structurată pe grupe de piețe de probă. Imaginea aeriană a pădurii Hesse, luată în 1979, arată că există părți de pădure în

Tablelul 9 Corelația dintre indicii de creștere medie pe ultimii 10 ani, caracteristicile pozitive sau negative pe ani și caracteristicile solului

		Indicele EN	Indicele ER	Indicele EF	Comp. 2	Comp. 3	Adâncimea hidromorfiei	Rezerva de apă	Numărul de piețe
Lățimea medie	<i>r</i>	0.405	0.166	-0.024	0.240	-0.066	0.394	-0,314	55
	<i>P</i>	0.0026	0.2359	0.8672	0.084	0.6381	0.0029	0,0196	
Media ani +	<i>r</i>	0.296	0.211	-0.054	0.161	-0.048	0.258	-0.250	55
	<i>P</i>	0.0313	0.1287	0.7032	0.2505	0.7322	0.0571	0.0654	
Media ani -	<i>r</i>	0.299	0.177	0.031	0.215	-0.045	0.361	-0.295	55
	<i>P</i>	0.0298	0.2053	0.8234	0.1229	0.75	0.0068	0.0291	

Tablelul 10 Parametrii și coeficienții modelului de creștere, ajustat în funcție de caracteristicile solului

Parametru	Etape	Coefficient	<i>F</i> model	Pr > <i>F</i>	<i>R</i> ² modelul	<i>R</i> ² ajustat
Origine		-133,61				
Ellenberg N	1	61,50**	18,64	0,0002	0,0968	0,0916
Adâncime hidromorfie	2	2,28**	14,48	0,0420	0,1665	0,1665
Rezervă utilă	3	-0,46*	4,20	0,1496	0,1864	0,1722

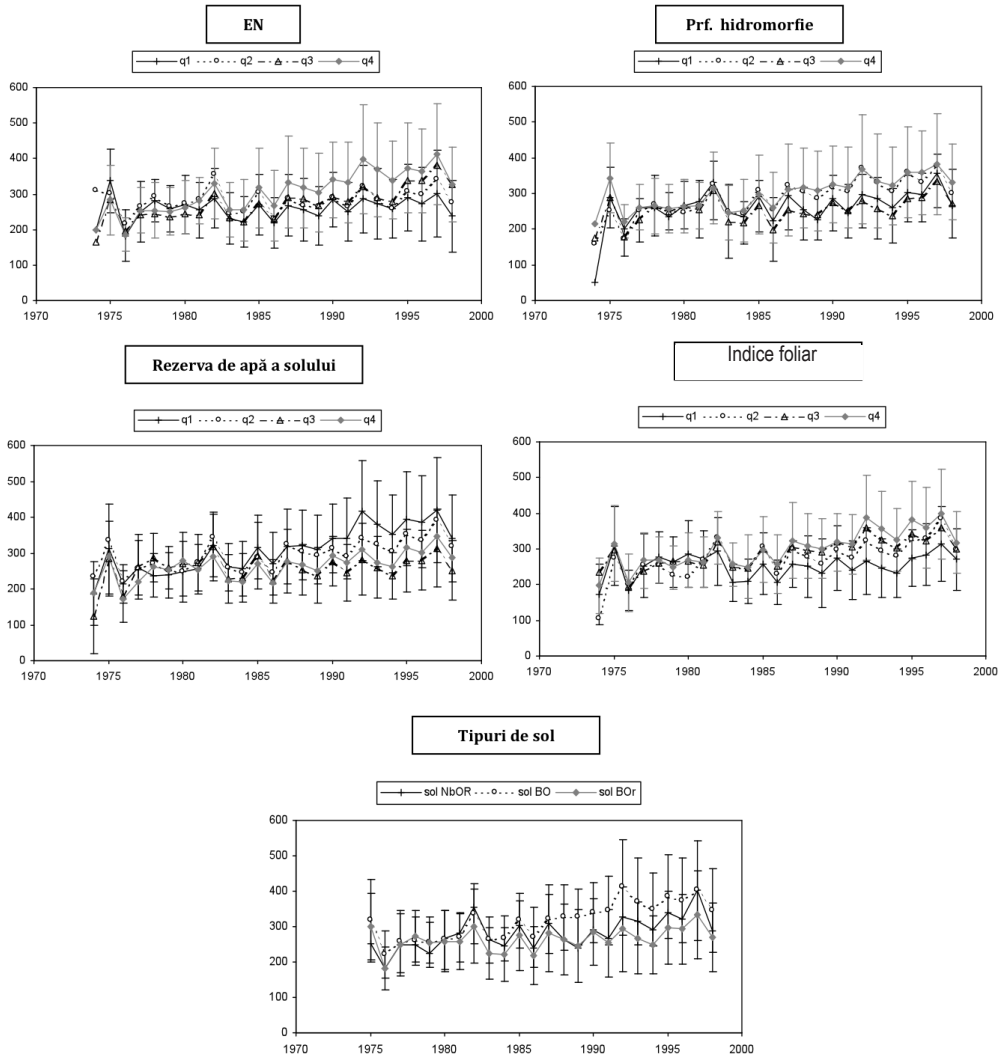


Fig. 18 Compararea nivelelor de creștere a arborilor dominanți (1/100 mm) stratificată în cvartile (q1 la q4) a nivelului trofic (EN: indicele Ellenberg), adâncimea de apariție a hidromorfiei (Prf. hidromorfie), rezerva de apă din sol și indicele suprafeței foliare. Stratificarea după tipurile de sol și a tipurilor de sol este, de asemenea, prezentată

care regenerarea este destul de puțin dezvoltată. Zonele acestea coincid destul de bine cu zonele în care fagul nu este specie majoritară. De asemenea, fagul arată o mare variabilitate a contribuției sale la densitatea sau suprafața totală de bază a arboretului, influențând valorile punctuale ale indicelui LAI, deoarece posedă un indice foliar specific superior celui aparținând altor esențe, precum stejarul sau mesteacănul. Zonele în care fagul nu este prezent au, de altfel, caracteristici

Tabelul 11 Corelația dintre indicii de creștere medie pe ultimii 10 ani, sau pe ani caracteristici pozitivi sau negativi, și caracteristicile dendrometrice locale

	Compo- nenta 1	Compo- nenta 2	Reprezentativitatea etajului dominant (% din suprafața de bază)	Desimea relativă	Indicele foliar 1998	Număr de suprafețe
Lățimea medie pe 10 ani	r 0.346 P <.0001	-0.153 0.039	0,281 0,0001	-0.163 0.027	0.218 0.003	55
Media ani +	r 0.42 P 0.001	-0.17 0.216	0,306 0,0232	-0.122 0.373	0.306 0.023	55
Media ani -	r 0.372 P 0.005	-0.163 0.234	0,353 0,008	-0.113 0.41	0.303 0.024	55

singulare: în partea de nord-vest a parcelei 218, frasinul și mesteacănul înlocuiesc fagul în numeroase piețe de probă, situate pe fundul văilor și în apropierea pâraielor. De altfel, suprafețele în cauză prezintă și o floră indicatoare cu plante precum *Plagomnium undulatum*, *Juncus effusus*, *Primula elatior*, *Eupatorium canabicum*, *Circea lutetiana* sau *Lysimachia vulgaris*. Se poate presupune că în aceste zone fagul are o germinare și o instalare dificilă, datorită umidității solului, ceea ce arată că solul este un factor de structurare a arboretului, influențând intensitatea competiției pentru diverse resurse de apă și nutrienți.

S-a probat, cu numeroase ocazii, că proprietățile solului influențează puternic caracteristicile arboretului, de ex. indicele suprafeței foliare, optimal pentru o anumită specie, crește odată cu conținutul în azot al solului (Anten et al., 1995; Hirose et al., 1987). Fertilizarea solului conduce de asemenea la o creștere a indicelui LAI la rășinoase (Miller și Miller, 1976; Binkley și Reid, 1984; Vose și Lee Allen, 1988). Influențele descrise au fost detectate prin compararea de arborete situate de-a lungul marilor gradienti sau pe soluri sărăcicioase. Comparația poate fi făcută și în cazul celor 65 de ha ale zonei studiate, deoarece indicele suprafeței foliare este corelat cu gradientii conținutului de azot al solului ($r = -0,255^{***}$ cu a doua axă floristică) și mai ales cu alimentarea cu apă ($r = 0,414^{***}$ cu a treia axă). Schimbările în proprietățile solului care intervin la scara arboretului sunt progresive, ceea ce introduce o continuitate pe distanțe mici a caracteristicilor arboretului și o disparitate pe distanțe mai mari, deci o auto-corelație a observațiilor. Variațiile înregistrate pot să inducă o structurare aparentă la scară fină, precum cea care apare la nivel de grup de arbori (Bouchon, 1974).

Ultima sursă de determinism a structurii spațiale ar putea fi silvicultura practică, care afectează în mod regulat arboretele prin extragerile de arbori efectuate (Walter și Gregoire Himmler, 1995). Contrar așteptărilor, răriturile din arboret aduc un plus de variabilitate, în special datorită faptului că intensitatea lor variază de la o piață de probă la alta și rezultatul conduce la o distribuție pe grupe

de parcele. O trăsătură caracteristică a răriturilor este faptul că s-a favorizat, ca specie, fagul și s-a intervenit în sensul creșterii înălțimii medii a arboretelor. Răritura are însă efecte puternic diferite asupra caracteristicilor dendrometrice, prin modificarea locală a competiției. Aspectul structurat al răriturilor în relație cu competiția a fost pus în evidență în arborete de codru regulat (Bachacou și Decourt, 1976). Efectul răriturilor asupra structurii nu poate fi neglijat în zona în studiu, având în vedere vârsta tânără a arboretelor și densitatea medie destul de ridicată.

4. Studiul sincron: abordarea productivității prin prisma mecanismelor fiziologice

4.1 Introducere

Analiza variabilității spațiale a condițiilor de mediu, a structurii arboretului și a coronamentului a evidențiat diferențe importante ale caracteristicilor dendrometrice și ale caracteristicilor coronamentului, în raport cu următoarele proprietăți ale solului: adâncimea de apariție a hidromorfismului, textura solului, aprovizionarea cu apă și cu azot. Creșterea radială a arborilor dominanți a fost, de asemenea, influențată în ultimii 10 ani. Obiectivul acestui capitol este de a intra în detaliul funcționării arboretelor analizate pe bază de măsurători, respectiv monitorizare *in situ*. Acest studiu original are drept scop analiza și cuantificarea productivității prin observații directe, de teren, ale creșterii arboretului întreg, și nu doar al arborilor dominanți.

Prin estimarea pe teren a parametrilor esențiali care influențează creșterea arboretelor și prin implementarea unor modele de producție bazate pe mecanisme fiziologice, un alt scop al acestui studiu este de a evidenția limitele și punctele slabe ale modelelor „mecaniciste” (bazate pe mecanisme fiziologice).

Acest studiu a impus realizarea unui număr mare de măsurători și observații de teren, cu scopul de a: (i) cuantifica parametrii mediului studiat, necesari pentru înțelegerea procesului, (ii) măsura cu precizie productivitatea arboretelor, alegerea acestora decurgând în mod direct din analizele realizate în capitolul 3, caracteristicile studiate fiind: hidromorfie și fertilitatea solului, răritura realizată în 1999 mărind gama de variabilitate a caracteristicilor dendrometrice și a coronamentului arboretelor, (iii) analiza influenței asupra producției.

Studiul prezentat în acest capitol se bazează pe rețeaua de suprafețe de probă pe care s-au măsurat caracteristicile esențiale ale solului, privind alimentarea în apă, în elemente trofice, și caracteristicile arboretului, privind coronamentul sau nivelul de competiție etc. Aceste observații foarte detaliate, o dată cu analizele spațiale aferente, sunt aici folosite pentru a selecționa niște suprafețe din rețeaua care reprezintă niște situații tipice. Alegerea suprafețelor, în număr mic (în total 11 suprafețe, cf. tabelul 12), s-a realizat având în vedere: (i) stabilirea unor gradienti: creșterea indicelui de desime relativă, creșterea suprafeței indicelui foliar, (ii) reprezentarea tipurilor de sol, pentru a studia impactul hidromorfiei, (iii) o comparație între arboretele rărite și martor, pentru a analiza impactul

răriturii.

Aplicarea modelelor de bilanț de carbon în suprafețele de probă selecționate a avut drept scop explicarea impactului variabilității caracteristicilor arboretului și a condițiilor de mediu asupra proceselor fiziologice. Modelele permit compararea impactului fiecărui parametru inclus, compararea între ei, a parametrilor sau a factorilor, pentru a se identifica parametrul cu cea mai mare influență asupra arborilor.

4.2 Material și metodă

A. Măsurători realizate în suprafețele de probă de monitoring

Scopul măsurătorilor realizate este de a monitoriza creșterea arborilor în condiții diferite și de a măsura cu precizie caracteristicile solului, arboretului și coronamentului, în vederea aplicării modelelor de bilanț de carbon. Monitorizarea creșterii cuprinde cuantificarea creșterii și a producției de masă lemnoasă, monitorizarea folosirii apei din sol, monitorizarea fenologiei. Caracteristicile care trebuie măsurate sunt nenumeroase, în acord cu parametrii modelelor de bilanț de carbon.

4.2.1 Înregistrarea creșterilor intra-anuale ale arboretului

Înregistrarea intra-anuală a creșterilor arboretului este bazată pe utilizarea micro-dendrometrelor și pe citirea directă, în majoritatea cazurilor, a indicațiilor

Tablelul 12 Principalele caracteristici dendrometrice, ale solului și ale coronamentului din suprafețele alese pentru monitorizarea eco-fiziologică

Parcelă	Vârsta (ani)	Sol	Nr. suprafață	Stare	Desime (N/ha)	G (m ² /ha)	G _{fag} / G _{total}	LAI 2000 Licor (m ² · m ⁻²)
221	50	BOr	128	martor	1899	23.1	0.92	5.7
218	30	NbOR	24	martor	4629	24.1	0.81	7.9
218	30	NbOR	35	martor	2834	23.7	0.89	6.7
218	30	NbOR	53	martor	3895	20.4	0.96	7.5
217	30	BOr	93	martor	6817	32.6	0.98	8.1
217	30	BOr	CarboEuro.	rărit	3098	19.3	1	4.7
217	30	BOr	106	rărit	2555	20.7	0.93	4.7
217	30	BOr	73	rărit	1718	17.2	0.78	4.7
217	30	BO	75	rărit	4629	20.0	1	4.5
217	30	BO	91	rărit	3305	19.7	0.87	4.8

acestora, ceea ce permite o urmărire cu precizie a evoluției circumferinței arborilor eșantionați.

Micro-dendrometrele asigură o precizie teoretică de 2/10 dintr-un milimetru, și sunt confecționate dintr-o bandă metalică, gradată în milimetri la o extremitate. Cele două extremități sunt apropiate și ținute împreună pe trunchiul arborelui cu ajutorul unui arc. Dispozitivele necesită câteva săptămâni (după instalare) pentru a se adapta perfect formei trunchiului și pentru a înregistra corect variațiile circumferinței. Pentru a funcționa corect, micro-dendrometrele trebuie instalate pe arbori ce depășesc 205 mm în circumferință, ceea ce înseamnă că, practic, s-au instalat pe arbori din categoria celor dominanți, în majoritatea piețelor de probă, cu excepția uneia, în care valoarea prag dintre arborii dominanți și dominați este de 200 mm.

Eșantionajul arborilor destinați a fi studiați cu ajutorul micro-dendrometrelor s-a făcut după inventarierea totală. Mai întâi a fost calculată contribuția fiecărei clase de circumferință la biomasa aeriană totală, în funcție de aceasta stabilindu-se numărul de arbori din fiecare clasă de reținut pentru amplasarea micro-dendrometrelor. S-au reținut 12 arbori, a căror circumferință este cuprinsă între 250 și 1000 mm, în funcție de arborii dominanți prezenți în piața de probă.

4.2.2. Măsurători ale coronamentului. Proprietățile coronamentului și ale frunzelor

Înregistrări fenologice. Înregistrarea de date fenologice constă în a observa și a data dinamica dezvoltării mugurilor foliari și a expansiunii frunzelor. Evoluția dezvoltării de la mugur la frunză este descompusă în șapte etape, mergând de la statutul de mugure dormind până la cel la frunză complet dezvoltată. Cum ultimele două etape nu mai pot fi distinse decât prin măsurători speciale, de exemplu prin interceptia luminii, observațiile se fac doar în primele cinci etape. În anul 2000, măsurători ale radiației incidente au fost efectuate în situl Carboeuroflux, la mai multe înălțimi în coronament. Raportul radiației măsurate la 22 de metri (deasupra coronamentului) și al radiației măsurate la un metru de la sol indică o scădere bruscă în ziua 115 (25 aprilie), corespunzătoare unei note medii de 67.

Pentru fiecare dată de observare, respectiv la trei-patru zile, starea de înfrunzire a unui arbore este măsurată estimând procentajele ocupate de fiecare stadiu în cadrul coroanei. Șase arbori din fiecare piață de probă au fost observați în 2000 și 2001, notele fiind atribuite pe o scară de la 0 la 100. Nota medie pe piață de probă ține, deci, cont de notele medii pe arbore, care au fost obținute multiplicând notele pentru fiecare stadiu cu procentajul respectiv, nota 67 corespunde stadiului

în care apar frunzele.

Măsurători directe ale indicelui suprafeței foliare. Măsurătorile directe se efectuează prin măsurarea suprafețelor frunzelor colectate în recipiente speciale și prezintă avantajul de a nu depinde de nici o ipoteză sau model matematic. Pentru piețele de probă situate în parcelele 217 și 218 s-au amplasat 5 tăvi de colectare a litierii, una dispusă central și celelalte orientate în cele patru puncte cardinale, la 10 metri de centru. În piața de probă 218, mai mare, s-au amplasat 13 tăvi, repartizate în cercuri concentrice cu o rază de 10, 15 și, respectiv, 20 metri.

Pentru a afla suprafața unui sub-eșantion de frunze triate pe specii, s-a utilizat planimetrul LiCor 3000 (Li-Cor, Nebraska, USA). Frunzele eșantionate s-au ținut în etuvă timp de două zile la o temperatură de 60°C, până când masa lor a rămas constantă, apoi s-au măsurat cu o precizie miligram. Se poate astfel calcula raportul dintre suprafață și masa uscată, care este aplicat întregii cantități de frunze ținute în etuvă și cântărite în aceleași condiții. Astfel, suprafața frunzelor fiecărei specii este estimată pentru fiecare dată de recoltare a frunzelor, cel puțin o dată la două săptămâni.

În paralel, LAI maxim este estimat în fiecare an cu ajutorul aparatului Li-Cor LAI 2000.

Măsurarea parametrilor foliari. Un studiu asupra variabilității piețelor de probă cu privire la caracteristicile principale ale frunzelor a fost realizat în iunie 2001, urmărindu-se: (i) raportul dintre masa și suprafața frunzelor, (ii) conținutul de azot și de carbon (în mg) pe unitate de masă sau pe unitate de suprafață a frunzelor, (iii) conținutul de clorofilă.

În acest scop, s-au prelevat frunze de lumină și frunze de umbră de la câte șase arbori pe fiecare piață de probă, respectiv câte zece frunze pentru fiecare arbore. Criteriul de departajare în frunze de lumină sau de umbră a fost verificat și prin măsurare, pentru ca o frunză să fie considerată de lumină aceasta trebuind să cântărească minim $70 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

Conținutul în carbon și azot a fost determinat în mod direct pentru frunzele care au fost prelevate, în prealabil planimetrat, uscate în etuvă și măcinate. Conținutul în clorofilă s-a determinat printr-o măsurătoare realizată pe frunzele verzi în funcție de indicele de transmitere al frunzelor într-o anumită lungime de undă specifică clorofilei (Chlorophyll meter, SPAD 502, Minolta). Zece măsurători au fost efectuate asupra fiecărei frunze, iar media a fost reținută pentru a calcula conținutul de clorofilă. O relație între indicele de transmitere și conținutul de clorofilă a fost stabilită în laborator de Lebaube (2001), pentru frunze provenind de la arbori de aceeași vârstă din aceeași pădure (Hesse). Relația este una de

forma:

$$\text{concentrația în clorofilă (milimol.m}^{-2}\text{)} = 0,08x^2 + 11,597x - 98,548$$

în care x este valoarea indicelui de transmitere măsurat cu SPAD.

4.2.3 Măsurători referitoare la sol

Datorită echipamentului, alcătuit din prea multe elemente, înregistrarea conținutului de apă din sol nu s-a putut efectua într-un număr mare de piețe de probă, ținând cont de faptul că solurile se diferențiază în special prin hidromorfie și că fagul este, prin excelență, o specie căreia nu îi prieste excesul de apă. S-au efectuat, astfel, măsurători în două locuri: într-o piață de probă situată pe tipul de sol cel mai profund, unde urmele de hidromorfie sunt aproape absente și într-o piață de probă cu hidromorfia cea mai accentuată din întreg dispozitivul.

Cele două tipuri de sol sunt cele mai reprezentative, ocupând 50, respectiv 28% din suprafața sitului studiat.

Înregistrarea conținutului de apă din sol: măsurători de umiditate volumetrică. În acest scop s-a utilizat un umidometru neutronic (Nordisk Elektrisk Apparاتفabrik, Danemarca). Umiditatea s-a măsurat până la 160 cm în interiorul solului, mai întâi, cu un pas de 10 cm sub un metru adâncime, apoi din 20 în 20 de cm. Eșalonarea a fost făcută pentru fiecare dintre cele șase tuburi utilizate (trei în prima piață de probă și trei într-a doua). Eșantioanele de sol au fost prelevate pentru măsurarea umidității lor ponderale și pentru măsurarea densității aparente cu ajutorul unui gamma-metru (Densimetre Campbell 501 B, Logan, USA).

Observațiile au început în iulie 2000 în piața de probă 53. Frațiunea relativă de apă disponibilă (REW – Relative extractable Water) s-a calculat cu formula

$$REW = (R - R_{min}) / RU$$

unde R - rezerva observată la un moment dat, R_{min} - rezerva nominală, estimată prin măsurători ale conținutului de apă la $pF = 4,2$ făcute în laborator (Quentin et al., 2001), RU - rezerva utilă, respectiv diferența între rezerva maximală și rezerva la $pF = 4,2$. Rezerva maximală este estimată după observații de umiditate volumică, alegând data de maxim, ceea ce corespunde unei înregistrări de iarnă.

Înregistrarea pânzei de apă freatică. Pânza de apă freatică, chiar și temporară, poate cauza asfixierea rădăcinilor (Lévy et al., 1999). Observațiile

efectuate prin sondarea cu burghiul arată că pânza de apă nu este de lungă durată, însă se manifestă foarte aproape de suprafață. Pentru determinarea caracteristicilor pânzei, în ianuarie 2001 s-au instalat câte cinci tuburi piezometrice, în cele două piețe de probă în care se instalaseră și sondele cu neutroni. Tuburile au avut o adâncime de 80 de cm și au fost golite după fiecare măsurătoare.

Proprietățile chimice ale solului. Cu ocazia campaniei de măsurători asupra respirației solului, realizată în iulie 2001, eșantioanele de sol au fost prelevate până la o adâncime de 90 de cm pentru analize chimice. Prelevările s-au efectuat în câte șase puncte din fiecare piață de probă, la o distanță de trei metri între zonele de prelevare. Pentru fiecare eșantion s-a calculat pH-ul (apă și KCl), conținutul de carbon și azot.

B. Prezentarea și parametrizarea modelelor mecaniciste de bilanț de carbon

4.2.4 Prezentare modelelor mecaniciste de bilanț de carbon și apă

Ținând cont de obiectivele studiului, s-au ales trei modele, cu o arhitectură diferită, dintre care două simulează creșterea, dar cu un nivel de detaliere diferit cu privire la mecanismele de alocare și de repartizare a carbonului în arbore, care sunt reflectate prin diferențe ale numărului de parametri ceruți.

Unul dintre aceste modele este BIOME-BGC (Hunt și Running, 1992; Thornton, 1998), care a servit ca referință unor numeroase alte studii (VEMAP, 1995; Kimball et al., 1997; Pan et al., 1998) și dispune de o serie de parametri automați, ce permite aplicarea la un număr mare de specii forestiere. În afara fluxului de carbon și de apă de la scara ecosistemului forestier, simulează, de asemenea, și ciclul azotului. Legat de această orientare vine și denumirea mult mai largă decât cea de arboret și anume - Bio Geochemistry Cycle - știind că, inițial, modelul a plecat de la FOREST-BGC (Running et Coughlan, 1988; Running et Gower, 1991) care simulează producția unui arboret pe durata unui ciclu de producție (www.forestry.umd.edu/ntsg).

Cel de-al doilea model este CASTANEA, dezvoltat la Universitatea Orsay Paris XI (Dufrêne et al., 2005). Acest model simulează toate fluxurile de carbon și apă la scara întregului arboret, incluzând respirația solului, și a fost calibrat și aplicat deja în pădurea Hesse (cf. Barbaroux, 2002).

Ultimul model, PROXEL_{NEE} (Reichstein, 2001 și Reichstein et al., 2002) este un model ce simulează fluxurile de apă și de carbon din sol și suprateran, însă nu și creșterea.

Tabelul 13 Parametri de intrare pentru coronament ai modelelor mecaniste CASTANEA și PROXEL_{NEE}

Parametru	Unități	Valori	Variabilitatea spațială
Indicile foliar	$m^2 \cdot m^{-2}$	4,7 - 7,89	oui
Raportul masă/suprafață al frunzelor de lumină	$g_{\text{matiere sêche}} \cdot m^{-2}$	74,3 - 91,0	oui
Conținutul de azot din frunze	$gN \cdot m^{-2}$	2,25 - 2,62	oui
Capacitatea maximă de carboxilare a enzimei RUBISCO ($V_{c_{max}}$) ^{spc}	$\mu\text{mol} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	după modelul	non
Capacitatea maximă de transport de electroni la nivelul de saturație de lumină (VJ_{max}) ^{spc}	$\mu\text{mol} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	după modelul	non
Randamentul quantic de transport de electroni (α) ^{spc}	$\mu\text{mol} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	după modelul	non

Notă: spc : parametri ajustați pentru fiecare strat de coronament diferențiat de modulul de radiație al CASTANEA și PROXELNEE

4.2.5 Arhitectura generală a modelelor

Procesul de intrare și de ieșire a carbonului (respectiv asimilația și respirația), precum și bilanțul hidric, sunt tratate de module distincte, funcționând pe pași de timp scurți, și coordonate de variabile climatice și de fenologie. Pentru toate modelele, modulul de asimilare este cuplat cu modulul de bilanț hidric, prin intermediul conductanței stomatice sau a conductanței coronamentului. Este cunoscut faptul că stomatele răspund stării hidrice a solului, închizându-se din ce în ce mai mult, pe măsură ce solul se usucă și trece dincolo de un anumit prag, de ex. 40% din valoarea rezervei utile de apă a solului, până la închiderea totală (Schulze et al., 1980; Aussenac et Valette, 1982; Graham et Running, 1984; Granier et al., 1999).

Ciclul apei este bazat pe un calcul al cantității de apă interceptate de coronament, și prin aceasta depinde de fenologie. Evaporația solului și transpirația arboretului sunt estimate cu ajutorul unui modul de evapo-transpirație, condus de climat (temperatură, radiații, presiunea saturată a vaporilor, viteza vântului), dar și prin starea rezervei de apă a solului.

Deși reprezentarea geometrică a coronamentului este diferită în cele trei modele, simularea asimilării carbonului urmează aceleași două etape, respectiv: (i) distribuirea în cadrul diferitelor compartimente ale coronamentului a cantității de radiație care ar trebui să le parvină, în funcție de radiația incidentă și (ii) estimarea fotosintezei realizate în fiecare dintre compartimente. În această etapă intervine cuplarea cu ciclul de apă prin intermediul conductanței stomatice sau a coronamentului.

Pentru modelele BIOME-BGC și CASTANEA, modelarea merge mai departe de această etapă, deoarece se simulează și creșterea arborilor.

4.2.6 Simularea fluxurilor de carbon și de apă ale coronamentului

Reprezentări ale coronamentului. Numeroase studii au arătat ca în coronament se succed mai mulți gradienti, care sunt dați de: (i) morfologie, frunzele multor specii fiind mai mari și mai fine la bază coronamentului; gradientul vertical privește de asemeni anatomia lor precum și unghiul de inserție; (ii) compoziția chimică a frunzelor respectiv conținutul în azot; (iii) condițiile de efectuare a răriturilor.

Foarte multe procese fiziologice au loc la scara frunzei și prin urmare, nu răspund liniar variabilelor climatice (Baldochi și Harley, 1995). Se pune, deci, întrebarea, asupra modului de a integra a acestor fluxuri la scara întregului coronament; modul de reprezentare a coronamentului oferă două răspunsuri diferite la această întrebare.

Modalitatea cea mai simplă consistă în a reprezenta coronamentul sub forma unei singure frunze (model “big leaf”). Modelul BIOME-BGC este un exemplu de model bazat pe acest tip de reprezentare, doar că diferența între cele două tipuri de frunze, de lumină și de umbră; fluxurile de carbon sunt calculate direct la scara coronamentului. Alegerea unui model de acest tip se justifică prin obiectivele modelului BIOME-BGC, de a reproduce la scară mare fluxuri și creșteri, în funcție de perioade de timp lungi, de exemplu perioada unui ciclu de producție. În al doilea mod de reprezentare, coronamentul este profilat în straturi de frunze de mărime constantă în funcție de indicele suprafeței foliare. Asimilarea va fi calculată strat cu strat, fiind apoi cumulată, pentru a obține asimilarea totală a coronamentului. Straturile sunt considerate omogene în plan orizontal, ca în modelul anterior. Lista parametrilor folosiți pentru aplicarea modelului BIOME-BGC pe suprafețele de monitoring este dată în tabelul 14.

Fiecare strat de frunze are proprietăți și parametri fotosintetici caracteristici. Modelele multistrat prezintă un mod care adaptează parametrii foliari, bazându-se pe cumularea indicelui suprafeței foliare dinspre vârf spre baza coronamentului. Profilul indicelui suprafeței foliare, la rândul lui, este modelat de legea Beer-Lambert. În modelul CASTANEA, acest profil determină raportul dintre masa și suprafața foliară a straturilor de care depinde distribuția azotului foliar și, deci, capacitatea de fotosinteză. Reprezentarea coronamentului în mai multe straturi necesită calculul unui bilanț de energie mult mai complex decât în cazul frunzei unice. Pentru fiecare dintre bilanțurile radiative, calculele sunt efectuate pen-

Tablelul 14 Lista parametrilor folosiți pentru aplicarea modelului BIOME-BGC în suprafețele de monitoring

Parametru	Unități	Proveniență	Valori
<u>C : N ale frunzelor</u>	-	Hesse, specific	17,85 - 21,56
Coeficientul de interceptare de apă	$LAI^{-1} \cdot zi^{-1}$	de bază	0,041
Coeficient de extincție a luminii	-	Hesse, specific	0,3 - 0,45 ^a
<u>Indice foliar specific</u>	$m^2 \cdot kgC^{-1}$	Hesse, specific	27 - 32
Raport SLA_{umbra}/SLA_{lumina}	-	Hesse, specific	1,8 - 2
<u>Procentul de azot în RUBISCO</u>	-	Hesse	0,3
Conductanță stomatică maximală	$m \cdot s^{-1}$	Hesse	0,015
Conductanță cuticulară	$m \cdot s^{-1}$	de bază	0,00001
Potențial hidric foliar: începerea reducerii conductanței	MPa	de bază	-0,6
Potențial hidric foliar: reducerea completă a conductanței	MPa	de bază	-2,3
Deficit de saturație de apă în aer: începerea reducerii conductanței	Pa	de bază	930
Deficit de saturație de apă în aer: reducerea completă a conductanței	Pa	de bază	4100

Notă: a: variaza pentru suprafețele rărite, chiar dacă modelul s-a dovedit a fi puțin sensibil față de acest coeficient

tru două game de lungime de undă distincte: apropiat infraroșu și PAR (radiație fotosintetică activă). Calculul, de asemenea, se face separat pentru radiația difuză și directă, înglobând coeficienți de extincție specifici. Calculul fluxului de ieșire se bazează pe un profil de atenuare a vitezei vântului în coronament, după algoritmul lui Landsberg (1986).

Estimarea fluxurilor de apă. Evapotranspirația este calculată, în modelele BIOME-BGC și CASTANEA, după modelul lui Penman-Monteith (Penman-Monteith, FAO 56 <http://www.nc-climate.ncsu.edu/et>), aplicat celor două fracțiuni, de lumină și de umbră, ale coronamentului. Ecuația de estimare a transpirației face sa intervină conductanța somatică a coronamentului. Pentru CASTANEA este vorba despre suma conductanțelor pentru fiecare din stratele de frunze identificate. Cel de-al treilea model, PROXEL_{NEE}, nu utilizează calculul Penman-Monteith pentru transpirație, ci pentru un bilanț de energie mai complex, care servește, de asemenea, calculului fotosintezei. Astfel, există două abordări: fie bilanțul de energie este calculat la scara coronamentului, fie este calculat pentru fiecare strat.

Asimilarea carbonului. Fluxurile de intrare. Pentru a asimila fotosinteza coronamentului, modelele se bazează pe două sisteme de ecuații complementare și în interacțiune: unul descrie conductanța stomatică, deci condiționează posibilitatea de a intra carbon în frunze sau în coronament, iar cel de-al doilea calculează asimilarea netă în funcție de variabilele climatice și de conductanța stomatică. În

metoda de calcul a conductanței stomatice pentru dioxidul de carbon se regăsește o relație referitoare la modul de reprezentare a coronamentului, în special posibilitatea pe care o oferă modelele multistrat de a integra interacțiunile dintre procese. Astfel BIOME-BGC se bazează pe sistemul de ecuații Jarvis și Morison (1981), modificate de Running și Coughlan (1988) și Leuning (1990). În același timp, PROXEL_{NEE} și CASTANEA se bazează pe sistemele de ecuații Ball et al. (1987). După Jarvis et Morison (1981), implementat în BIOME-BGC, conductanța stomatică nu depinde atât de variabilele climatice, ci de starea hidrică a solului. În modelul PROXEL_{NEE}, fluxurile de apă din sol și legătura dintre starea hidrică a solului și transpirație sunt cel mai fin descrise. Numărul și natura parametrilor arată acest grad de detaliu (tabel 15).

Față de conductanța stomatică, fotosinteza netă este calculată în toate modelele după același sistem de ecuații ale lui Farquar et al. (1980), cu câteva modificări specifice. Pentru BIOME-BGC, Leuning (1980) și Field et Mooney (1986) descriu o dependență a asimilării de masa de azot foliar pe unitatea de masă. Woodrow și Berry (1988) descriu o dependență a parametrilor de cinetică enzimatică, cu temperatura. Pentru PROXEL_{NEE}, Farquar și Von Caemmerer (1982) ia în considerare în același timp și efectul de deschidere a stomatelor cu iluminarea și efectul temperaturii asupra cineticii enzimatică. Pentru CASTANEA, Epron et al. (1995) țin cont în mod explicit de rezistența internă la difuziunea dioxidului de carbon.

Fenologia. Fenologia este integrată în modelare în două moduri: fie este simulată, ca în modelele BIOME-BGC și CASTANEA, fie este încorporată ca o variabilă zilnică și estimată înainte de a aplica modelul. Data deschiderii mugurilor este condusă de temperatură și de durata zilei pentru cele două modele BIOME-BGC și CASTANEA, după modelul lui White et al. (1997), dinamica dezvoltării frunzelor fiind diferită între modele, modulul fenologic al BIOME-BGC calculând numai ziua deschiderii mugurilor, față de CASTANEA, în care există un modul suplimentar de

Tabelul 15 Principalii parametri hidrologici de intrare necesari modelului PROXEL_{NEE}.

Parametri	Unități	Proveniența	Variabilitatea
Limitele straturilor pedologice	m	Hesse, specific	după tipul de sol
Porozitatea totală	m ³ ·m ⁻³	Hesse, specific	după tipul de sol
Umiditatea reziduală	m ³ ·m ⁻³	Hesse, specific	după tipul de sol
Van Genuchten <i>n</i>	-	de bază	
Van Genuchten <i>a</i>	cm ⁻¹	de bază	
Conductivitatea la saturație	cm · s ⁻¹	Hesse, specific	după tipul de sol
Desimea rădăcinilor	cm · cm ⁻³	de bază	
Parametrul de distribuție a rădăcinilor	-	de bază	

simulare a dinamicii anuale a indicelui suprafeței foliare. Acest modul face deosebire între creșterea suprafeței frunzei și grosimea ei zilnică.

Creșterea în suprafață. Punctul de pornire este dat de ziua deschiderii mugurilor, de la care începe creșterea suprafeței frunzei, care depinde de temperaturile cumulate inițializate din acea zi. Oprirea creșterii este calculată ca fiind ziua în care suprafața cumulată a frunzelor corespunde cu indicele foliar maxim, introdus ca un parametru de intrare al modelului.

Creșterea în grosime. Evoluția raportului dintre masa și suprafața frunzei este calculată în funcție de cantitățile de radiații absorbite (radiația fotosintetică activă, difuză și directă). Acest calcul este realizat separat pentru fiecare strat al coronamentului.

Distribuția carbonului asimilat

(a) Alocarea și creșterea. Creșterea diferitelor compartimente este reprezentată în modelele care necesită luarea în considerare a trei procese de bază: alocarea carbonului asimilat de către aparatul fotosintetic, respirația de întreținere și de creștere a acestor compartimente, și creșterea ca atare. Așadar, rezervele arborelui trebuie luate în calcul. Pentru majoritatea mecanismelor incluse în modele, este reprodusă dinamica intra-anuală. Compartimentele diferențiate în CASTANEA și BIOME-BGC sunt: frunzele, partea aeriană (trunchiul și ramurile), partea subterană (rădăcinile mari și mici) și rezervele. Rezervele apar ca un organ separat. Modelele CASTANEA și BIOME-BGC diferă foarte mult sub raportul schemei de alocare. În prima parte a sezonului de vegetație, alocarea este dirijată spre frunze, în mod prioritar, în modelul CASTANEA. În modelul BIOME-BGC, alocarea spre frunze este constantă. Schema de alocare se bazează, în cele două modele, pe ipoteza centrală, potrivit căreia distribuția carbonului respectă legile biometriei. Potrivit Waring și Pitman (1985), prioritatea investițiilor în carbon este dată mugurilor și frunzelor, care controlează creșterea celorlalte organe, odată cu condițiile climatice.

Aceste principii fundamentale sunt comune pentru cele două modele, dar aplicarea lor este diferită, deoarece se aplică zilnic în modelul CASTANEA și anual pentru BIOME-BGC. Motivul principal pentru care aplicarea este anuală în modelul BIOME-BGC constă în faptul că investiția în carbon este calculată după ce s-a calculat bilanțul global anual, la sfârșitul sezonului de vegetație.

În modelul CASTANEA, creșterea frunzelor este dată de modelul fenologic: frunzele constituie obiectivul principal de investiție în carbon până la obținerea indicelui foliar maxim. Când creșterea frunzelor este terminată, cantitățile de carbon disponibile pentru creșterea celorlalte organe este egală cu fotosinteza, minus respirația autotrofă. Când această diferență este negativă, rezervele arborilor sunt folosite pentru a compensa deficitul și pentru a asigura creșterea frunzelor.

În această situație, creșterea celorlalte organe este nulă. Rezervele nu se mai folosesc când rezultatul dintre fotosinteza netă minus respirația autotrofă, minus construcția și respirația frunzelor devine pozitiv. Așadar, modulul de alocare zilnică permite o modificare și adaptare a schemei de alocare în cursul sezonului de vegetație, în funcție de condițiile de creștere. Pe de altă parte, schema de alocare BIOME-BGC este constantă atât în sezonul de vegetație cât și în cel anual.

(b) Respirația autotrofă. În aceste modele sunt considerate trei tipuri de respirație: respirația legată de respirația țesuturilor vii, respirația indusă de fenomenele de creștere, respirația legată de degradarea materiei organice care are loc numai în sol (respirația heterotrofă). Așadar, respirația solului este constituită din două componente: respirația rădăcinilor (respirație autotrofă), și respirația legată de degradarea materiei organice (respirație heterotrofă), detaliată în paragraful 2.5.

Potrivit Kramer și Kozłowski (1979), rata respirației de întreținere este o funcție a procentului de țesuturi vii din organe. Modelarea respirației de întreținere a frunzelor apelează la același principiu și pentru celelalte organe, fiind bazată pe modelul empiric a lui Ryan (1991), potrivit căruia respirația zilnică a unui organ, la 20° C, este proporțională cu conținutul în azot a acestui organ:

$$CF_{20} = 0,218 \cdot N$$

Valoarea 0,218 reprezintă masa carbonului emis prin respirație a organului respectiv, la o temperatură standard de 20 °C.

În modelul CASTANEA, respirația de întreținere a rezervelor este considerată nulă, deoarece este deja inclusă în calculul respirației celorlalte organe. Așadar, această respirație depinde de climă și de creșterea realizată, ce aduc la zi valorile de biomasă ale organelor.

(c) Respirația heterotrofă. Modelele bilanțului de carbon au module de respirație foarte complexe, împrumutate direct de la alte modele anterioare: calculul de respirației heterotrofe din proxel provine din modelul ICBM (Introductory Carbon Balance Model, Andrén și Käterrer, 1997), iar cel din CASTANEA provine din modelul CENTURY. Determinarea respirației heterotrofe se bazează, în mare parte, pe temperatură și potențialul hidric al solului (umiditatea solului). Rezervele de carbon diferențiate sunt similare între modele. Litiera constituie prima rezervă, care este considerată cea mai labilă, iar cea de-a doua rezervă, mult mai stabilă, este carbonul din sol. “Turn-over”-ul acestei rezerve este de ordinul unui deceniu. În modelele CASTANEA și BIOME-BGC, o a treia rezervă, care este luată în considerare, constituie o formă foarte stabilă de carbon, al cărui “turn-over”-ul

este de ordinul unui mileniu. În aceste modele, litiera nu este numai degradată, ci este și transformată în carbon mai stabil, ceea ce permite o estimare a evoluției intra-aniuale.

4.2.7 Concluzii în urma comparării modelelor

Modelul $PROXEL_{NEE}$ se deosebește de celelalte prin faptul ca este un model bazat de fluxurile coronamentului, care nu iau în considerare mecanismele de alocare a carbonului, a azotului, sau pe cele de creștere. Acest model este un model parțial, care se concentrează asupra fluxurilor coronamentului. Determinarea fluxurilor coronamentului este asemănătoare cu cea din modelul $CASTANEA$, deoarece acest model reprezintă coronamentul ca pe un ansamblu de straturi orizontale, în care variabilitatea verticală a proprietății frunzelor este prezentată în mod explicit. Conexiunea cu ciclul de azot nu se face decât printr-un set de parametri (ca de exemplu conținutul de azot al frunzelor), care nu variază pe parcursul sezonului de vegetație. În acest sens, cele două modele diferă de $BIOME-BGC$, care ține cont de ciclul azotului în mod explicit prin relația dintre conținutul în azot al frunzelor, a litierei și al solului, și care influențează creșterea foliară sau rata de investiție a carbonului în frunze și în rădăcini.

4.3 Rezultate

4.3.1 Productivitatea anuală

La nivel de arboret. Suprafețele alese pentru analiza productivității arboritelor sunt situate pe trei tipuri de sol diferite: solul tip NbOr, cel mai hidromorf, tipul BO cel mai puțin hidromorf și tipul intermediar BOr. Suprafețele au fost în plus stratificate pe două clase: cele rărite și cele martor (tabelul 16). Caracteristicile lor dendrometrice sunt foarte variabile, deoarece s-au ales suprafețe care oferă situații diferite, pentru a asigura ca efectele să poate fi surprinse. De asemenea, mai este și indicele foliar, foarte variabil între suprafețe, acesta fiind sistematic mai mic în suprafețele rărite. Una dintre suprafețe are o vârstă puțin mai mare, 50 de ani în loc de 30.

Aceste discrepanțe ale caracteristicilor se regăsesc și în ratele de creștere observate în anii 2000 și 2001, exprimate în suprafață de bază, biomasă aeriană sau volum pe picior (tabelul 16).

În 2000, creșterea medie în suprafață de bază a fost de $1,5 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$, adică $11,5 \text{ Tms} \cdot \text{ha}^{-1}$ sau $14,3 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ din volumul total. Producția de biomasă reprezintă

în jur de 9,7% din biomasa totală pe picior, în medie, pentru cele patru unități de producție. În 2001 productivitatea a fost mai mică, scăzând la $1,2 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$ din suprafață de bază, $9,6 \text{ Tms} \cdot \text{ha}^{-1}$ din biomasa care corespunde la $12,1 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$ în volum. Ca maxim, s-a observat o creștere de $1,9 \text{ m}^2$ în două suprafețe în anul 2000, ceea ce a reprezentat o rată de 10%! Calculele de producție au arătat că există o variabilitate spațială mare, variabilitate între piețele de monitoring instalate. Această variabilitate era prevăzută, așa cum a fost prezentată în introducerea lucrării, pentru că s-a observat o variabilitate a fluxurilor de carbon și de apă prin măsurători tip “Eddy-covariance”. Ele sunt, așadar, confirmate prin observațiile de teren.

Nivelul productivității observat în 2000 este unul excepțional. Acest an a oferit, întra-devăr, niște condiții optime de creștere: temperatura medie a sezonului de vegetație a fost comparabilă cu cea din 2001 dar, numai între mai și august, au căzut 100 mm în plus în 2000. Așadar, anul 2000 a reprezentat o referință, un an martor fără secetă.

La nivel intra-arboret. Măsurătorile de circumferință realizate în suprafețele de probă au fost însoțite de estimarea poziției sociale a fiecărui arbore din suprafață după clasele ‘sociale’ sau cenotice Kraft. Această clasificare, repetată în fiecare an, a permis să fie monitorizat și documentat caracterul dinamic al limitelor claselor de circumferință care determină fiecare clasă Kraft. Clasificarea arborilor s-a efectuat pe teren pentru fiecare arbore care intră în piețele de probă.

Tablelul 16 Suprafața de bază ($G, \text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$), volumul pe picior ($V, \text{m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) și biomasa aeriană (masa uscată - B, $\text{Tms} \cdot \text{ha}^{-1}$) a arboretelor monitorizate

Suprafață	Stare	Anul 2000			Creștere 2000			Stare 2001			Creștere 2001		
		G	V	B	ΔG	ΔV	ΔB	G	V	B	ΔG	ΔV	ΔB
128	M	23,2	207	159	1,3	13,6	12,4	24,5	220	172	0,8	8,7	7,8
24	M	24,1	188	128	1,5	14,8	11,7	25,7	203	140	1,2	11,6	9,3
35	M	23,7	196	140	1,4	13,8	11,6	25,1	210	151	0,9	9,6	8,2
53	M	20,4	160	110	1,0	11,0	9,2	21,4	171	119	0,6	6,8	6,1
93	M							32,6	247	167	1,5	14,2	10,9
73	R	19,3	152	105	1,9	17,5	13,4	21,2	169	118	1,6	15,2	12,1
75	R	20,7	169	120	1,9	18,7	15,0	22,6	188	135	1,0	9,8	8,3
91	R	17,2	142	100	1,4	12,8	10,2	18,6	155	111	1,7	17,0	14,0
106	R	20,0	148	98	1,3	12,1	9,0	21,3	160	107	1,5	13,4	10,1
CarboEuro	R	19,7	154	106	1,6	14,8	11,3	21,3	169	117	1,5	14,1	10,9
Medie	Total	20,9	168	118	1,5	14,3	11,5	23,4	189	134	1,2	12,1	9,6
Medie	M	22,9	188	134	1,3	13,3	11,2	25,9	210	150	1,0	10,2	8,5
Medie	R	19,4	153	106	1,6	15,2	11,8	21,0	168	118	1,5	13,9	11,1

Notă: M: martor, R: rărit.

Afectarea claselor fiind bazată pe o examinare vizuală există desigur un oarecare nivel de imprecizie dar aprecierea vizuală s-a dovedit a fi foarte bine corelată de histograma distribuției diametrelor.

Prin stratificare, s-a putut estima creșterea medie pentru fiecare clasă socială (sunt grupați arborii dominanți din clasele IV și V; tabelul 17) și contribuția la productivitatea totală a arboretului. Astfel, s-au pus în evidența niște fenomene cunoscute dar puțin documentate și cuantificate: (i) după o răritură, contribuția arborilor din sub-etaj și arborii dominați este substanțială, putând să ajungă până la 32% din producția totală; (ii) după ce deschiderea făcută în coronament de răritura este închisă, producția arborilor co-domanți și dominanți reprezintă între 75 până la 80% din productivitatea totală a arboretului.

Cu alte cuvinte, trei sferturi sau două treimi din productivitatea anuală este realizată de numai 25% din arbori. Acest rezultat arată că eșantionajele ecofiziologice sunt valabile, chiar dacă sunt de obicei focalizate pe arbori co-domanți și dominanți, deoarece arborii din aceste clase reprezintă esențialul productivității. Arborii de dimensiuni mici nu pot fi însă analizați cu echipamentele obișnuite: gaura pentru sonda de flux de sevă s-ar resimți puternic în nivelul de precizie al măsurătorilor obținute.

Simularea bilanșurilor de carbon sau a productivității prin modele mecaniciste. Modelele PROXEL_{NEE} și CASTANEA au fost implementate pe suprafețele de monitorizare a creșterii, folosindu-se datele meteorologice măsurate pe situl CarboEuroflux. Parametrii esențiali ai acestor modele au fost mășurați pe teren sau evaluați după analize de laborator, pentru a permite o parametrizare specifică fiecărei suprafețe de probă.

Valorile de asimilare brută (GPP: Gross Primary Production) simulate de fiecare model sunt diferite, dar sunt ambele foarte ridicate (tabelul 18): în medie 1929 gC · m⁻² (în 2000) și 1456 gC · m⁻² (în 2001) pentru CASTANEA, iar 1419 gC · m⁻² în 2000 pentru PROXEL_{NEE}.

Toate estimările sunt exprimate în gC · m⁻² · C_{aer} se referă la creșterea aeriană totală, A_{brut} la asimilarea brută a coronamentului, NEP se referă la bilanșul de carbon.

Nivelele de fotosinteză simulate de modelul BIOME-BGC sunt cu mult mai mici (tabelul 18), fiind numai 1210 gC · m⁻², ceea ce se poate explica prin eșecul simulării dinamicii intra-aniuale a indicelui suprafeței foliare: în ciuda faptului că indicele suprafeței foliare, maxim simulat, are un nivel corect (datorită unei parametrizări potrivite și precise), valoarea maximă este obținută prea târziu (figura 19) în cursul sezonului de vegetație (în sfârșitul lui august). Astfel, modelul calculează termenele bilanșului de carbon și de apă pentru primele trei luni

Tabelul 17 Creșterea radială dedusă din monitorizarea prin micro-dendrometre, în funcție de suprafață și de clasa Kraft

Clasa Kraft	Medie	R	M	128 M	24 M	35 M	53 M	73 R	75 R	91 R	106 R
2000 Dominant	2,55	2,91	2,20	2,46	1,93	2,31	2,12	2,64	2,81	3,76	2,41
Codominant	2,14	2,23	2,05	2,01	2,17	1,99	2,03	2,59	2,14	2,31	1,87
Dominat	1,05	1,09	1,02	0,89	1,12	1,01	1,05	1,00	1,09	0,93	1,33
Total	2,05	2,24	1,85	1,88	1,81	1,88	1,83	2,35	2,10	2,57	1,96
2001 Dominant	2,27	2,69	1,85	1,96	1,65	1,86	1,94	2,44	2,75	3,29	2,29
Codominant	1,94	2,14	1,74	1,93	1,89	1,58	1,58	2,26	2,10	2,31	1,87
Dominat	0,97	1,00	0,94	0,95	1,04	0,86	0,90	0,77	0,99	0,91	1,33
Total	1,87	2,11	1,59	1,70	1,57	1,51	1,59	2,09	2,04	2,37	1,92

cu niște valori ale indicelui foliar mult prea mici (între 2 și 4 $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$). Iar din păcate, dinamica indiceului suprafeței foliare nu poate fi forțată să se potrivească observațiilor de teren.

Estimările asimilării brute calculate de CASTANEA și $\text{PROXEL}_{\text{NEE}}$ sunt din același ordin de mărime ca și cele deduse din observațiile făcute pe situl CarboEuroflux cu metoda „Eddy covariance” și care ajung la 1555 și 1596 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$ în anii 2000 și respectiv 2001 (figura 20). Diferențele observate pentru unele suprafețe, între simulări realizate de CASTANEA și cele de $\text{PROXEL}_{\text{NEE}}$ pot fi explicate prin faptul că modelul $\text{PROXEL}_{\text{NEE}}$ având o structură mai simplă decât modelul CASTANEA, folosește unii parametri de fotosinteză care nu sunt specifici sitului din Hesse și au tendința de a limita fotosinteza. Într-adevăr, studiile de laborator au demonstrat faptul că, în pădurea de la Hesse, datorită unei fertilități foarte ridicate, capacitatea fotosintetică este foarte ridicată și depășește, în medie, valorile observate în alte făgete.

Pe de altă parte, se remarcă un rezultat observat în aproape toate arboretele, și pe punctul de a deveni o axiomă: respirația autotrofă reprezintă în jur de 50% din asimilația brută, bilanțul net NPP reprezentând deci, o jumătate din asimilația brută (Medlyn, 1998; Mäkelä și Valentine, 2001).

Suma valorilor de respirație autotrofă și heterotrofă, numită respirația ecosistemului (R_{eco}), este estimată de modelele CASTANEA și BIOME-BGC, dar modelul $\text{PROXEL}_{\text{NEE}}$ nu o simulează, pentru că este un model doar al coronamentului. Modelele CASTANEA și BIOME-BGC au calculate niște valori diferite de R_{eco} . Valorile R_{eco} estimate de CASTANEA au fost sistematic mai mari decât cele estimate de BIOME-BGC: în 2000 s-au estimat 1305 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$ pentru CASTANEA, respectiv 1026 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$ pentru BIOME-BGC. Este de subliniat faptul că valorilor estimate sunt foarte apro-

Tabelul 18 Valorile medii ale estimărilor realizate în colecția de suprafețe de probă, folosind trei modele mecaniciste, în comparație cu estimările derivate de inventariere și măsurătorile de flux

An		Inventariere			Măsurători de flux			CASTANEA		BIOME-BGC		PROXEL _{NEE}	
		C _{aer.}	A _{brut}	NEP	C _{aer.}	A _{brut}	NEP	C _{aer.}	A _{brut}	NEP	A _{brut}	NEP	
2000	medie	558	1555	812	336	1929	1038	1210	422	1419	711		
	minim	433			226	1817	901	905	234	1254	554		
	maxim	728			480	2014	1119	1300	538	1549	829		
2001	medie	465	1596	849	210	1456	631	1159	402	-	-		
	minim	293			66	1291	501	1020	356				
	maxim	676			330	1549	737	1208	423				

Notă: Toate estimările sunt exprimate în $gC \cdot m^{-2} \cdot C_{aer}$ se referă la creșterea aeriană totală, A_{brut} la asimilarea brută a coronamentului, NEP se referă la bilanțul de carbon

priate de valorile deduse din măsurătorile “Eddy-Covariance”, care sunt de 1021 și 1014 $gC \cdot m^{-2}$, în 2000 și, respectiv 2001; cu precădere, respirația autotrofă este proporțională între suprafețe.

Modelele de bilanț de carbon au fost aplicate, între altele, pentru a analiza în mod cantitativ motivele pentru care nivelul de productivitate variază între suprafețe. Studiul beneficiază de capacitatea modelelor de a ierarhiza factorii ce pot determina variabilitatea spațială observată prin monitoring. O parte din rezultatele acestui exercițiu au fost puse în valoare de Davi et al. (2006), cu scopul de

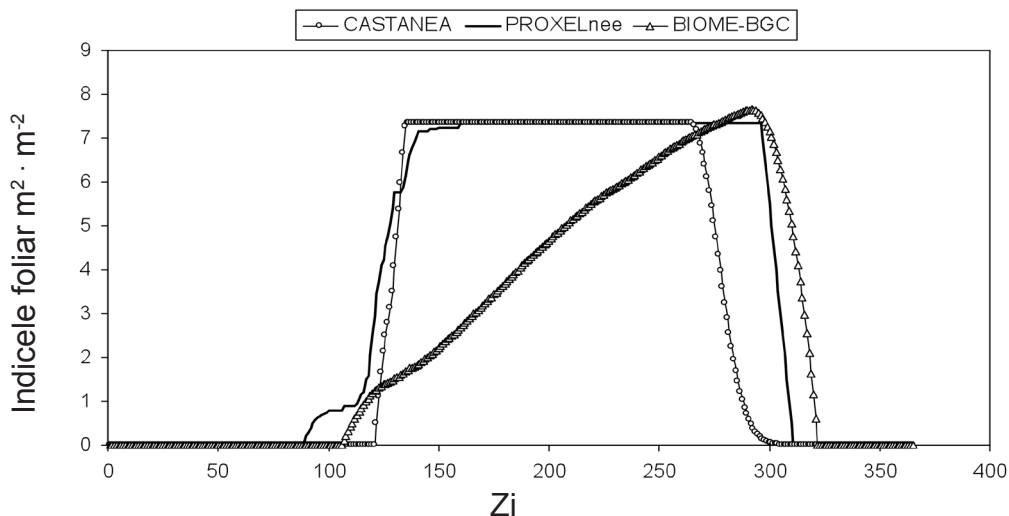


Fig. 19 Dinamica intra-anuală a valorilor de indicele foliar observate pe situl CarboEuroflux în 2000 (PROXELnee) sau simulate de CASTANEA sau de BIOME-BGC

a demonstra impactul variabilității parametrilor esențiali ai modelului CASTANEA asupra bilanțului de carbon.

Prima, dacă nu chiar cea mai mare dificultate de a compara modelările cu observațiile din teren, este cea de a găsi un element de comparație, comun la modelării și observației. Modelele simulează mai ales fluxuri, iar măsurătorile din teren observă o rezultantă a acestor fluxuri. Termenul comun este, așadar, productivitatea primară netă (Net Primary Productivity în engleză, NPP). Acest termen poate fi interpretat ca un bilanț care privește numai arborii. La prima vedere, simulările productivității sunt în gama de variație observate pe teren (tabel 18) sau al fluxurilor măsurate prin tehnica “Eddy covariance”. Calculul de NPP, bazat pe observațiile de teren, cere estimarea creșterii părților aeriene și subterane, a producției frunzelor, și, cu toată rigoarea, a mortalității organelor și a

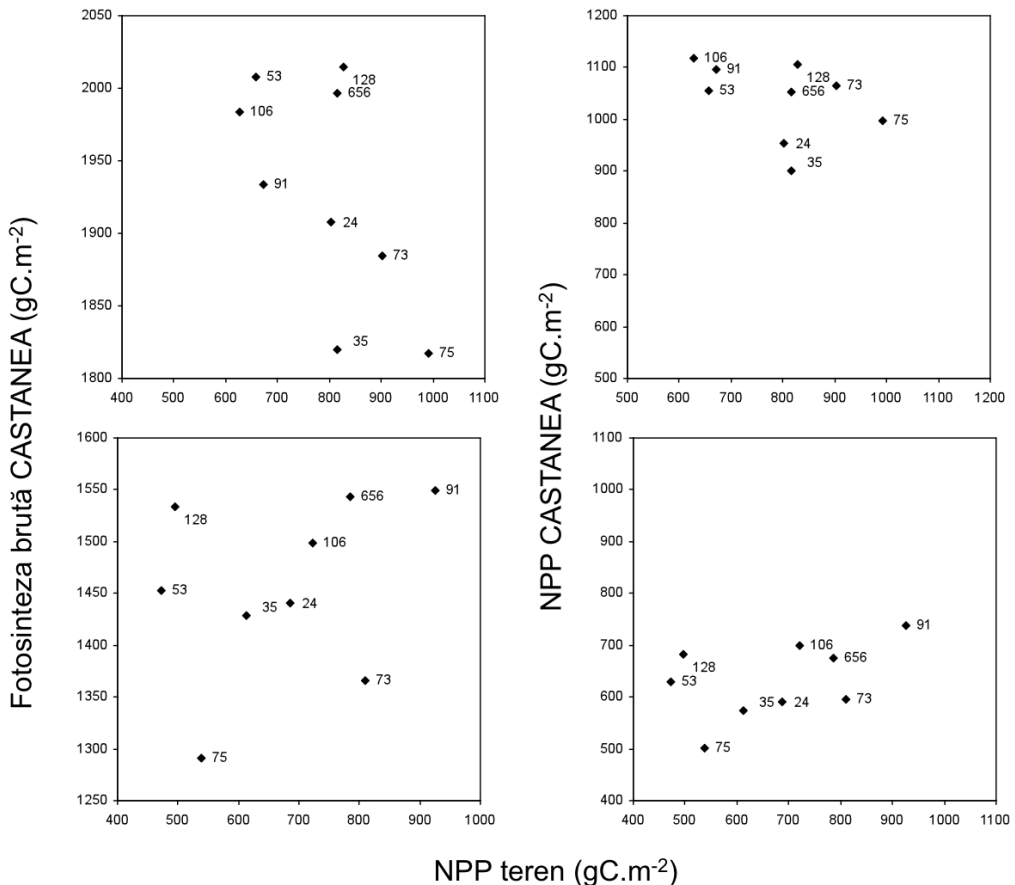


Fig. 20 Corelație între fotosinteza brută simulată (la stânga) sau NPP simulată (dreapta) și NPP de teren pentru anii 2000 și 2001

arborilor. Componentele esențiale și preponderente ale NPP-ului sunt creșterea și producția de frunze: primul se deduce din compararea inventariilor, al doilea a fost estimat prin culegerea frunzelor de litieră (cf. Bouriaud et al. 2003).

Potrivit măsurătorilor de teren, producția primară NPP este foarte mare în ambii ani, fiind de 790 și 681 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$ în medie pentru 2000 și 2001 respectiv, iar gama de variație este, de asemenea, foarte mare, cu 333 și 453 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$, adică mai mult jumătate din valoarea medie. Estimările fluxurilor sunt prezentate în tabelul 19.

Gama de variație simulată este variabilă, ceea ce arată că modelele au reprodus variabilitatea terenului (cf. tabelului 20 pentru modelul CASTANEA). De asemenea, modelele au simulat corect faptul că variabilitatea este mai mare în 2000 decât în 2001, an mult mai uscat. Dar corelațiile dintre valorile NPP simulate și cele rezultând din măsurătorile de teren sunt modeste și mai mici în 2000 decât în 2001. Acest rezultat este foarte interesant, în primul caz explicația ar putea fi aceea că exercițiul de modelare nu a fost un succes, pentru că devierile mai mari din 2000 decât din 2001 ne arată faptul că importanța parametrilor și a factorilor luați în considerare în modele nu au întotdeauna aceeași influență asupra productivității.

Mai în detaliu, este necesar ca fiecare factor să fie analizat separat, și să fie dovedită influența lui asupra producției lemnoase, a respirației și, în fine, asupra productivității. Un astfel de test se numește test de sensibilitate și constă în realizarea unor simulări succesive, în care un factor sau un parametru prinde valori crescătoare, într-o gamă foarte largă. Impactul variabilității acestui factor este comparat cu impactul obținut de un alt parametru. Modelul ales pentru test este modelul cel mai evoluat, CASTANEA, ce permite a fi modelată și creșterea arborilor, pentru că acest model dispune de un modul de alocare dinamic a carbonului. Valorile nominale ale parametrilor folosiți pentru test sunt date în tabelul 21, iar rezultatele testului în tabelul 22.

Testele de sensibilitate sunt foarte frecvente și necesare în procesul de dezvoltare a modelului, dar rareori sunt confruntate cu o gamă de valori reale. În cadrul lucrării, datorită eșantionajului, gama de variație a parametrilor este mare, iar estimările de teren permit o validare prin comparare cu fluxurile simulate. Așadar, testul este util pentru a evalua modelul, ceea ce duce la perfecționarea lui, iar sensibilitatea respectivă a parametrilor ne învață care sunt caracteristicile variabile spațial care au cea mai mare influență.

Rezultatele testului au arătat că: (i) influența rezervei utile este mai mare în 2001 decât în 2000, fapt așteptat având în vedere diferența substanțială de precipitații dintre acești doi ani. Din contră, influența indicelui foliar este mai

Tablelul 19 Estimările diferitelor fluxuri ale bilanțului de carbon după modelul CASTANEA

Suprafață	2000				2001			
	CAV	Frunze	ANPP	NPP	CAV	Frunze	ANPP	NPP
128	602	121	723	827	378	126	504	570
24	564	137	702	802	451	156	606	686
35	563	153	716	815	395	148	543	613
53	443	137	580	658	293	128	421	472
93	-	-	-	-	587	119	706	772
73	651	136	787	903	529	149	678	811
75	728	134	862	991	402	142	544	538
91	493	92	585	672	676	130	806	925
106	433	117	550	627	488	146	635	722
CarboEur.	549	176	725	804	530	158	687	800

Notă: CAV: creșterea anuală volumetrică, NPP: productivitatea primară netă, ANPP: productivitatea primară netă aeriană.

Tablelul 20 Estimările diferitelor fluxuri ale bilanțului de carbon după modelul CASTANEA [în $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2}$]

Suprafață	Starea	Bilanț 2000					Bilanț 2001				
		A _{brut}	R _{auto}	R _{hetero}	NPP	NEP	A _{brut}	R _{auto}	R _{hetero}	NPP	NEP
128	M	2014	909	418	1105	687	1534	851	364	1170	319
24	M	1908	954	429	954	525	1441	850	372	1069	219
35	M	1820	920	424	900	477	1429	855	363	1066	211
53	M	2007	951	429	1056	627	1453	824	374	1079	255
73	R	1884	820	394	1064	671	1366	769	332	1033	264
75	R	1817	819	396	998	602	1291	790	339	952	162
91	R	1934	838	398	1056	699	1549	811	337	1212	401
106	R	1984	865	411	1119	708	1498	799	351	1148	349
CarboEuro.	R	1996	943	430	1053	623	1543	867	376	1167	300

Notă: A_{brut}: asimilare brută, R_{auto}: respirația autotrofă (a arborilor), R_{hetero}: respirația heterotrofă, NPP: productivitatea primară netă, NEP: productivitatea netă a ecosistemului.

mare în 2000 decât în 2001; (ii) există o ierarhizare a parametrilor foarte clară: rezerva utilă este parametrul cel mai influent în 2001, mai ales pe asimilarea brută, având și o corelație cu producția aeriană estimată de teren de 0,39, și cu producția aeriană simulată de 0,42. Aceasta urmează indicele foliar, cu 0,42 în 2001, și LMA (Leaf Mass Area), dar cu o influență mai modestă.

Indicele foliar este preponderent în determinarea transpirației și a fotosintezei pentru că descrie suprafața schimburilor de flux de apă, de carbon și de energie. Fotosinteza este foarte strâns legată de indicele foliar în modele, dar observațiile

de teren nu confirmă întotdeauna acest lucru, pentru că gama largă de variabilitate a indicelui foliar a fost obținută punând împreună niște suprafețe situate în arborete rărite și suprafețe situate în arborete martor, cu indici mai mari (figura 21). Așadar, gradientul indicelui foliar nu permite o analiza a efectului propriu, pentru că intervine efectul răriturii. Într-adevăr, așa cum a fost descris mai sus, s-a observat că, spre deosebire de suprafețele martor, toți arborii din arboret contribuie în mod sensibil la productivitatea totală a arboretului. Motivele pentru care productivitatea, raportată la indicele foliar este mai mare în suprafețele rărite, este discutată în paragraful 4 al acestui capitol.

Tablelul 21 Parametri principali folosiți pentru testul de sensibilitate cu modelul CASTANEA

Suprafață	Rezervă utilă (mm)	Azot foliar (g · m ⁻²)	LMA (g · m ⁻²)	Indice foliar (m ² · m ⁻²)		Biomasă aeriană (gC · m ⁻²)	
				2000	2001	2000	2001
128	140	2,4	83,0	6,9	7,2	8346	8619
24	130	2,3	91,0	7,9	7,1	6688	6904
35	130	2,6	74,3	6,7	6,7	7268	7520
53	130	2,4	87,9	7,5	8,5	5901	6176
73	105	2,3	91,2	4,7	5,7	5748	5967
75	86	2,5	75,6	4,7	6,9	6429	6541
91	149	2,6	85,1	4,7	5,8	5562	5893
106	140	2,6	81,2	5,9	6,4	5444	5783
CarboEuro.	140	2,4	83,0	7,3	7,3	5737	5980
Fără variații	128	2,46	83,6	6,3	6,9	6347	6598

Notă: Linia ‘fără variații’ arată valoarea ‘universală’ și constantă a parametrului folosită când parametrul respectiv este considerat fix.

Tablelul 22 Rezultatele testului de sensibilitate realizat

Parametri	Fluxuri modelate				Corelația cu creșterea					
	A _{brut}	R _{auto}	NEE	Creșt.	Asimilare		NEE		Creștere	
					2000	2001	2000	2001	2000	2001
Toți, specifici	1694	857	448	433	-0,61	0,39	-0,21	0,65	-0,08	0,42
Constant : RU	1687	856	442	422	-0,59	0,09	-0,18	0,47	-0,06	0,20
Azot foliar	1695	858	448	432	-0,41	0,35	-0,15	0,64	-0,04	0,44
LMA	1696	858	450	434	-0,54	0,30	-0,17	0,63	-0,08	0,42
Indice foliar	1707	863	455	437	-0,19	0,49	-0,21	0,31	-0,29	0,31
Biomasă aeriană	1694	865	441	429	-0,61	0,39	-0,17	0,59	-0,02	0,41

Studiul a pus în evidență un rezultat foarte interesant și destul de surprinzător, potrivit căruia fotosinteza brută este destul de puțin variabilă între suprafețe (tabelul 23). Gama de variație este de $197 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$, ceea ce nu reprezintă mult față de valoarea medie calculată pentru cele 9 suprafețe studiate: 6%. $\text{PROXEL}_{\text{NEE}}$ este modelul care simulează cea mai mare variabilitate între suprafețe, dar variația rămâne de numai 12%. Acest rezultat nu este de loc trivial, într-adevăr, parametrii fotosintezei sunt toți specifici pentru fiecare suprafață (azot foliar, indice foliar, rezervă utilă, LMA, etc.), iar modelele sunt foarte sensibile la acești parametri. Precum au demonstrat și ilustrat Davi et al. (2006), acest lucru este cunoscut, fiind un exemplu flagrant de compensare sau, dacă privim lucrurile într-un mod mai deterministic, de optimizare.

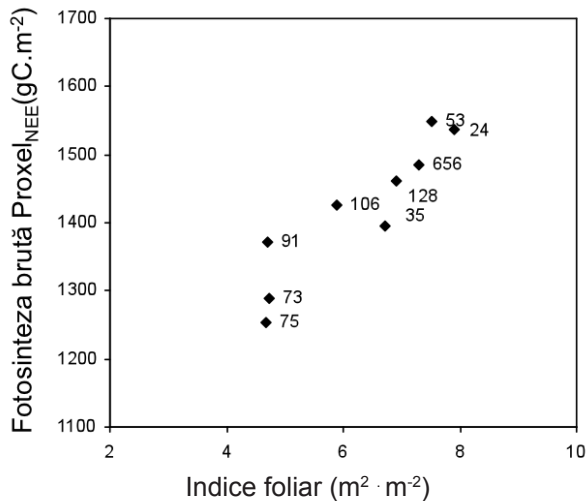


Fig. 21 Relația dintre indicele foliar și fotosinteza brută, simulată de modelul $\text{PROXEL}_{\text{NEE}}$, fiecare punct cu numărul asociat reprezintă o piața de probă diferită

Tabelul 23 Media stadiului de dezvoltare a frunzelor, observate în ziua iuliană 120 (anul 2000) și 125 (anul 2001), în funcție de tipul de sol și de starea arboretului (rărit/martor)

An, zi	Tipul de sol	BO și BO		NbOR			Rărit			Mator		
		Notă	Efectiv	Notă	Efectiv	Test T	Notă	Efectiv	Notă	Efectiv	Test T	
2000, 120	Dominant	94,8	18	83,9	9	10,55*	93,1	9	91,0	18	0,24	
	Codominant și dominat	95,8	18	62,1	9	28,65***	96,9	9	78,4	18	4,92*	
2001, 125	Dominant	62,9	21	58,5	9	1,00	56,6	9	68,9	21	1,67	
	Codominant și dominat	66,3	21	37,5	9	9,15*	58,0	9	56,4	21	0,02	

Toate termenele sunt exprimate în $gC \cdot m^{-2}$. Creșterea aeriană în volum (CAV) include trunchiul și ramurile, frunzele reprezentând cantitățile de carbon conținut sau alocat în frunze, ANPP este partea aeriană a productivității brute NPP.

4.3.2 Variații intra-anuale ale creșterii

Fenologia a fost monitorizată pe rețeaua suprafețelor pentru a analiza dinamica dezvoltării frunzelor. Stadiul de dezvoltare (o notă care variază treptat de la 0 la 100) a fost examinat pe 6 arbori din fiecare suprafață, care reprezintă trei clase sociale, pentru care o notă medie a fost calculată pentru fiecare dată de observație. Aceste observații au dovedit că deschiderea mugurilor este sincronă pe întreaga rețea și pentru ambii ani (în jurul zilei 110, 20 Aprilie), dar viteza dezvoltării s-a dovedit a fi foarte variabilă între suprafețe; apariția unor frunze vizibile poate fi întârziată în câteva suprafețe cu două săptămâni. În marea majoritatea cazurilor, arborii dintr-o suprafață sunt destul de sincroni, ceea ce indică un determinism legat de mediu și nu de individul analizat. Bineînțeles, dezvoltarea frunzelor este foarte strâns legată de condițiile climatice din perioada respectivă, în mod deosebit de temperaturi (figura 22). Examinarea datelor din ambii ani a dovedit faptul că arborii crescând pe solul de tip NbOR, adică cel mai hidromorf, au întârzieri sistematice (tabelul 23).

Numărul de arbori monitorizați în raport cu clasa socială. Valorile testului de comparare a mediei sunt indicate

Diferențele de note între clase sociale nu sunt semnificative. Decalajul, care a fost estimat la o săptămână în 2000, nu este deloc neglijabil, deoarece săptămâna respectivă poate reprezenta deja 5-10% din bilanțul de carbon total al anului. Într-adevăr, această perioadă este cea în care condițiile pentru o creștere rapidă sunt adunate: rezervele de apă sunt întotdeauna suficiente, frunzele sunt nevătămate etc.

Creșterea radială a fost monitorizată pe un eșantion foarte mare de arbori (120 captatori în total). Monitorizarea a demonstrat că arborii reacționează foarte sincronizat, acest rezultat este unul așteptat. Nici un efect nu a putut fi evidențiat (solul, răritura). Curbele de creștere cumulată standardizate arată că clasa socială nu are nici un efect asupra dinamicii temporale. În concluzie, numai amplitudinea diferențiază creșterea arborilor.

În ciuda diferențelor foarte mari de dinamică a creșterii intra-anuale, diferența explicată de condițiile meteorologice foarte diferite ale celor doi ani de monitorizare este foarte stabilă și comparabilă. S-a observat că sfârșitul creșterii are loc în septembrie, iar, deja în august, rata de creștere este foarte slabă, când aproape

90% din creșterea anuală a fost realizată. Repartizarea creșterii anuale pe fiecare lună este remarcabil conservată de un an la altul, așa cum este arătat în tabelul 24, care prezintă date stabilite după observații cu micro-dendrometre electronice în situl CarboEuroflux. Acest rezultat este remarcabil, din cauză că climatul a fost extrem de diferit în cursul acestor ani, fiind destul de uscat în 2001, respectiv foarte ploios în 2000.

Se poate observa contribuția slabă a lunii august, care este o lună destul de favorabilă, având temperaturi mari și radiație convenabilă. De asemenea, contribuția lunii septembrie este foarte slabă, chiar în anul 2000, în ciuda faptului că precipitațiile au fost abundente și au eliminat complet orice risc de deficit de apă.

Seceta este una din cele mai influente constrângeri ale mediului pentru creșterea radială a fagului. O secetă a fost mult așteptată, pentru că figura ca factor necesar a fi analizat, iar aceasta în final, și-a făcut apariția în 2001, dar prea târziu pentru a mai avea o influență semnificativă pentru că, potrivit rezultatelor prezentate în paragraful de mai sus, marea majoritate a creșterii radiale este realizată până în luna iulie. Efectele secetei au fost totuși observabile asupra

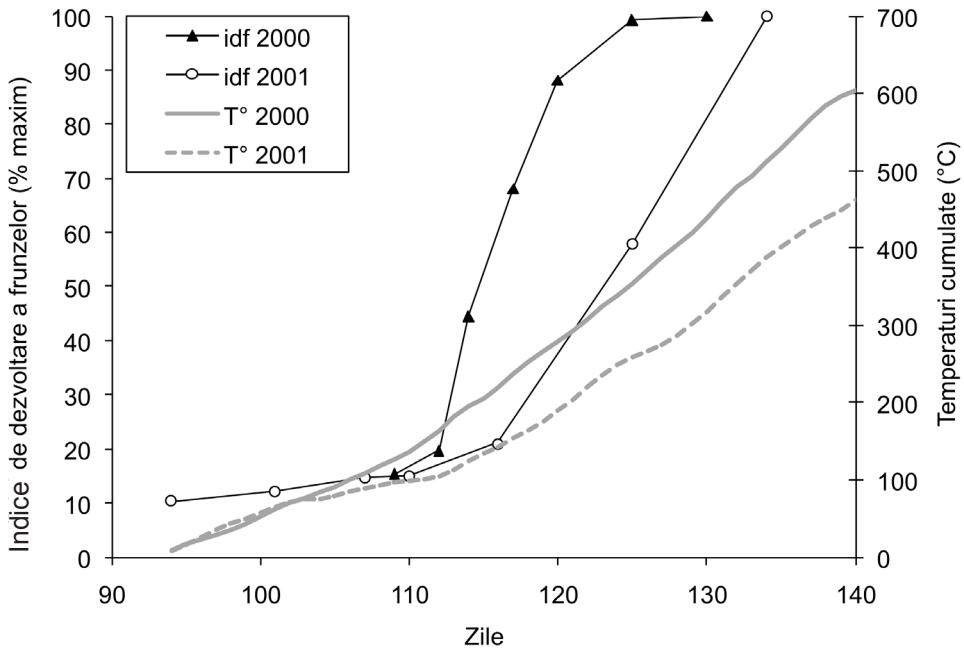


Fig. 22 Indicii medii de dezvoltare a frunzelor (în medie pe cele 9 suprafețe de monitorizare) în 2000 și 2001 și dinamica temperaturilor

producției anuale și a fluxurilor de sevă, monitorizate în situl CarboEuroflux (figura 23). Pe această figură se poate vedea faptul că creșterea radială a fost redusă după zilele 180-190, fără ca aceasta să fie o deteriorare a condițiilor climatice: această scădere este mai degrabă legată de starea rezervelor de apă din sol.

4.3.3 Influența caracteristicilor solului

Influența proprietăților chimice ale solului. Printre proprietățile chimice ale solului, conținutul de azot este fără îndoială cel mai important, pentru că el caracterizează nivelul trofic. Legătura care există între conținutul în azot sau nivelul trofic și creștere este cunoscută de foarte mult timp, ceea ce termenul „fertilitate” rezumă cumva, în majoritatea cazurilor, dar în care intervin alte proprietăți ale solurilor, precum rezerva de apă. Obiectivul acestei părți este de a verifica dacă această influență este regăsită în variațiile de productivitate ale arboretelor monitorizate, și de a determina care sunt mecanismele fiziologice care stau la bază.

Studiile realizate au demonstrat că productivitatea arboretelor studiate, exprimată ca producție de biomasă aeriană sau rată de creștere în biomasă, nu sunt legate de conținutul de azot, și precum era de așteptat, corelațiile sunt foarte slabe. Numai raportul carbon-azot la o adâncime de 15-30 de centimetri a oferit o corelație semnificativă, dar acest lucru poate fi întâmplător, deoarece este singura corelație semnificativă. Spre exemplu, numai raportul mediu la o adâncime de 0 la 30 de cm este semnificativ. Analiza floristică a indicat existența unei legături între nivelul trofic, precum cea descrisă de indicatorul Ellenberg-EN și productivitate, dar numai productivitatea observată în 2000 s-a dovedit a fi legată de acest indicator.

Tabelul 24 Procente lunare din creșterea radială anuală, stabilite prin monitorizare cu dispozitive electronice (micro-dendrometre) în situl CarboEuroflux, în anii 2000 și 2001

Luna	Anul 2000 Curent	Cumulat	Anul 2001 Curent
Aprilie	ε	0 - 4%	ε
Mai	32%	4 - 36%	29%
Iunie	29%	36 - 65%	32%
Iulie	34%	65 - 88%	28%
August	9%	90 - 99%	9%
Septembrie	aproape nimic : 1%	100%	2%

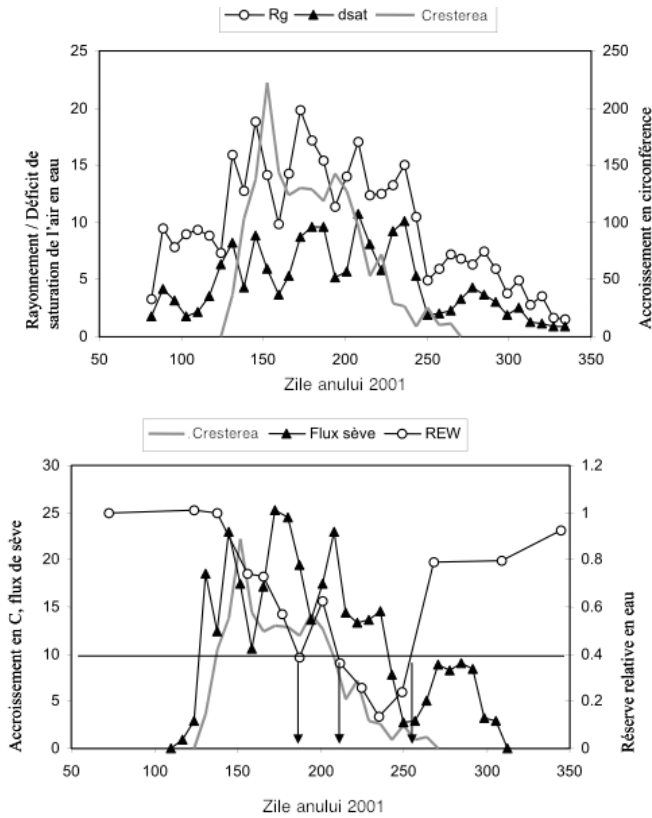


Fig. 23 Sus: Compararea variațiilor intra-aniuale de creștere (monitorizate prin micro-dendrometrie) și a unor caracteristici micro-climatice măsurate în 2001 (radiațiile, Rg și deficitul de saturație, d_{sat}). Jos: Comparația variațiilor creșterii radiale a fluxului de sevă sau rezerva relativă de apă a solului; săgețile arată începerea sau oprirea secetei, definită ca perioada când rezerva de apă a solului scade sub 40% din rezerva totală utilă

Tablelul 25 Cantitățile de apă folosite pe nivele de adâncime a solului în 2000 și 2001 în funcție de tipul de sol

Sol	Adâncime	Maxim		Minim 2000			Minim 2001		
		data	Rezervă (mm)	data	Rezervă (mm)	Rmax-R (mm)	data	Rezerva (mm)	Rmax-R (mm)
BOr	160 cm	14/03/01	629	24/08/00	555	74	23/08/01	464	165
	0 - 40 cm		187		142	45		94	93
	0 - 60 cm		276		213	63		144	132
	60-160 cm		353		342	11			34
NbOR	160 cm	14/03/01	621	24/08/00	503	118	23/08/01	467	154
	0 - 40 cm		205		115	90		88	117
	0 - 60 cm		279		177	102		146	133
	60-160 cm		342		326	16			21

Influența proprietăților solului asupra caracteristicilor foliare principale. Motivele pentru care producția este mai mare pe soluri bogate în azot nu apare în mod cert din analiza datelor culese. Modul în care fertilitatea/bonitatea solurilor se regăsește în modelele mecanice este numai prin intermediul proprietăților coronamentului, adică prin conținutul în azot, prin masa specifică a frunzelor (raportul între masă și suprafață, $g \cdot m^{-2}$, “Specific Leaf Area”, SLA). Obiectivul este de a descrie variabilitatea acestor două funcții pentru suprafețele de monitorizare.

Analiza confirmă faptul că raportul între masa și suprafața frunzelor de litieră este semnificativ diferit între diferitele tipuri de soluri (c.f. Bouriaud et al. 2003, tabel 3). De asemenea, acest studiu arată că suprafața medie a frunzelor se reduce o dată cu creșterea fertilității/bonității staționale. Acest studiu a confirmat, de asemenea, că nu există nici o relație între caracteristicile morfologice ale frunzelor și caracteristicile dendrometrice ale arboretelor, sau indicele foliar. Diferențele observate între suprafețele de monitorizare erau prea mici pentru a fi semnificative.

Exprimate în unități de masă, gama de variație a concentrațiilor de azot din frunze este foarte mare: de la 21,90 la 27,73 $mg \cdot g^{-1}$, pentru o valoare medie de 25,09 $mg \cdot g^{-1}$. Concentrațiile sunt mai puțin variabile, de la 477,5 la 504,2 $mg \cdot g^{-1}$ pentru o medie de 487,7 $mg \cdot g^{-1}$. În comparație cu valorile de referință obținute în alte situri CarboEuroflux din Comunitatea Europeană, conținutul în azot observat în pădurea de la Hesse este foarte mare. Valoarea cea mai mică a fost de 21,90 $mg \cdot g^{-1}$, ceea ce corespunde cu clasa de alimentare optimală (de la 18 la 25 $mg \cdot g^{-1}$). În comparație cu studiul realizat de Duquesnay (1998) cu privire la conținutul de azot în arboretele de fag din nord-estul Franței, valoarea observată în pădurea de la Hesse la un arboret de 60 de ani a fost de 26,77 $mg \cdot g^{-1}$, față de 24,83 $mg \cdot g^{-1}$, valoarea medie raportată de Duquesnay (1998).

Influența proprietăților solului asupra creșterii. Abundența azotului nu poate fi considerată ca fiind un element semnificativ în discriminarea creșterii, dar totuși analizele spațiale au arătat că solul este un element clar de departajare; alimentarea cu apă a fost, de asemea analizată, deoarece este un element cunoscut în literatură ca fiind deosebit de important pentru fag. Relieful sitului de studiu este suficient de omogen pentru a nu fi un factor determinant, iar micro-relieful este complet inexistent, singura sursă de deosebire în privința stocării sau mobilizării apei în sol fiind solul însuși.

Pentru identificarea prezenței unor semne de exces de apă, s-au instalat captatori piezometrici, care permit analizarea într-un mod cantitativ a excesului de apă. Caracteristicile de analizat sunt durata și intensitatea - adică înălțimea la care

ajunge pânza.

Observațiile din cei doi ani de înregistrare au arătat că pânza se creează la sfârșitul lunii noiembrie. Precipitațiile cumulate din această lună au ajuns la 150 mm în 2000 și 108 în 2001, iar cantitatea de apă este destul de mare pentru o perioadă în care arborii doar evaporează. Măsurătorile de umiditate relativă, realizate cu ajutorul unei sonde cu neutroni, arată că valorile de umiditate sunt aproape maxime pe tot profilul în acest moment. Fluctuația nivelului pânzei a fost destul de mare toată iarna, având o înălțime maximă de peste 40 cm și o medie de cca. 25 cm. Orizontul impermeabil fiind între 60 și 80 cm, porțiunea de sol fără exces de apă a fost de numai 40 cm. În ciuda fluctuațiilor, pânzele nu au avut un caracter temporar, deoarece s-au observat pe toată durata iernii.

Dispariția pânzei s-a produs în luna mai (zilele 125-129), adică exact când au apărut frunzele, nota medie de dezvoltare a frunzelor fiind de 76%.

Consecințele excesului de apă au putut fi observate datorită analizei foarte fine a umidității solului cu ajutorul sondei neutronice. Această sondă permite o determinare a umidității relative a solului pe profile de 2 m adâncime, pe tranșe de 10-20 cm adâncime. La instalarea sondelor, adică a tuburilor în care este coborâtă sonda neutronică (cuplată cu o sondă gama pentru a monitoriza, și eventual compensa orice modificare de densitate aparentă a solului), s-a procedat la o calibrare fină locală. Măsurătorile dintr-o piață de probă au constatat într-un ansamblu de măsurători pe 3 tuburi. Două piețe de probă sunt comparate: o piață pe situl cel mai puțin afectat de exces de apă, care este chiar situl CarboEuroflux, și o piață aleasă pentru a reprezenta opusul, adică excesul de umiditate pe circa 50 cm, cu un planșeu (orizont mai argilos și impermeabil la 70 cm).

Analiza constă în compararea celor două profile extreme de umiditate relativă, stabilite pentru fiecare suprafață: unul obținut când umiditatea a fost cea mai ridicată (la sfârșit de iarnă) și unul obținut în perioada cea mai uscată. Din diferența de umiditate relativă, calculată pe nivele de 10 și 20 cm, se deduc cantitățile de apă folosite pe nivele respective, ceea ce arată părțile din sol în care umiditatea a variat și care sunt zonele din care s-a extras apă (tabelul 25). Aceste profile de absorbție a apei pun în valoare diferențele clare dintre soluri, amplitudinea valorilor de umiditate relativă fiind mai mare pe solul hidromorf, iar adâncimea la care apar diferențe între profilul maxim și minim fiind mai mare pe solul mai puțin hidromorf. Așadar, arborii au putut folosi apa pe o adâncime mai mică pe solul mai hidromorf, ceea ce a dus la o diminuare mai rapidă a cantităților de apă disponibile. În primii 40 cm de sol s-au efectuat 76% din prelevările de apă din solul hidromorf, comparativ cu 56% în cealaltă suprafață. Această diferență s-a tradus printr-o oprire a creșterii pe suprafața hidromorfă în august, oprire care

nu a avut loc pe solul mai puțin hidromorf.

4.3.4 Influența răriturii

Potrivit monitorizării realizate cu ajutorul micro-dendrometrelor, creșterea radială ale arborilor dominanți a fost, în medie, de 2,1 cm în suprafețele martor, față de 2,9 cm pentru suprafețele în care s-a făcut răritura, ceea ce reprezintă o sporire a ratei de creștere de 47%. Este mult, dar nu se reflectă în producțiile de biomasă sau de volum la hectar estimate în anul 2000, care în medie valorează $5,9 \text{ T} \cdot \text{ha}^{-1}$ (respectiv $6,7 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$) pentru ambele categorii. Astfel, răritura nu a avut un efect negativ asupra producției ci, dimpotrivă, a stimulat-o. Datele sunt prezentate în tabelul 26. O sporire importantă s-a resimțit în anul 2001, care a fost mult mai puțin ploios decât 2000, cu o singură excepție, care merită o analiză mai aprofundată. În această suprafață de probă, creșterile radiale sunt cu mult mai mari ca în celelalte suprafețe. Intensitatea răriturii a fost de asemenea extremă, deoarece s-au extras până la 55% din suprafața de bază. Suma creșterilor foarte mari care au fost monitorizate cu ajutorul micro-dendrometrelor nu este suficientă pentru a compensa numărul prea mic de arbori (doar 1720 la hectar pentru o vârstă de 30 de ani). Deja, în 2001, acest deficit a fost compensat, iar productivitatea în această suprafață a fost la același nivel cu celelalte.

Din punctul de vedere al fenomenului, impactul răriturii s-a manifestat printr-o sporire a creșterii individuale. Fiecare arbore a beneficiat de intervenția realizată, de la arborii din sub-etaj, la arborii dominanți, care totuși aveau deja un acces la lumina. Per total, productivitatea s-a menținut, sau chiar a fost sporită, cum este cazul anului 2001. Motivele sporirii individuale a creșterii radiale sunt detaliate și discutate în paragraful următor. În principiu, impactul răriturii este dinamic și variază în timp. În cursul primului an, atunci când coronamentul arborilor nu era încă dezvoltat și nu s-au acoperit deschiderile făcute, lumina care penetrează mai adânc atinge niște părți ale coronamentului care de obicei stau în umbră. Mai simplu zis, arborii primesc mai multă lumină. Dar în anii următori, coronamentul, care să dezvoltă foarte repede la fag, va închide ochiurile. Atunci, o creștere mai mare provine, simplu, de la faptul că, coronamentul fiecărui arbore este mai mare în arboretul îngrijit față de arboretul neîngrijit.

Scopul analizei următoare, bazat pe aplicarea unui model ecofiziologic, este de a explica efectul răriturii prin analiza mecanismelor funcționale de bază.

Estimările realizate cu modelul *CASTANEA* arată, în acord cu măsurătorile de teren, că răritura nu reduce productivitatea arboretelor (tabelul 27). Acest rezultat conduce la o concluzie foarte importantă, aceea că fotosinteza realizată la scara

arboretului nu este redusă de răritură, în ciuda reducerii numărului de arbori. Din contra, respirația și cantitatea de carbon investit în frunze scade. Astfel, bilanțul de carbon este puțin influențat sau chiar favorabil.

Efectele răriturii au fost puse în evidență, prin folosirea modelului CASTANEA, pentru a simula fluxurile de carbon în suprafețele rărite și a le compara cu ceea ce ar fi fost dacă răritura nu ar fi avut loc. Parametrii folosiți sunt prezentați în tabelul 27. Datele climatice folosite sunt cele măsurate pe situl CarboEuroflux. Această simulare, ale cărei rezultate sunt prezentate în tabelul 28, arată în mod cert un impact minor al răriturii asupra asimilației brute și un bilanț mai favorabil cu 25% pentru suprafața rărită. Motivul pentru o astfel de diferență este o reducere foarte importantă a respirației, care presupune o reducere mare a cantității de carbon pierdute. În concluzie, răritura permite a fi realizate niște economii de carbon.

4.4 Discuții

4.4.1 Influența destul de redusă a caracteristicilor de mediu

Proprietățile chimice ale solului, precum conținutul de azot sau raportul carbon/azot, nu au arătat o influență semnificativă a caracteristicilor de mediu asupra arboretelor, în primul rând asupra caracteristicilor foliare sau a compoziției frunzelor. Gama de variație a conținutului de azot al frunzelor este relativ importantă, dar variațiile se fac pe valori foarte ridicate – de la bogat la foarte bogat în azot. O relație negativă între conținutul în azot al frunzelor și cel al solului a fost observată în anul 2001. În mod similar, o astfel de relație a fost descrisă pe un eșantion mult mai important ca dimensiune și cu variații mai mari ale caracteristicilor solului de către Duquesnay (1998), care arată că indicatorul

Tabelul 26 Comparație între caracteristicile dendrometrice principale medii, calculate pentru suprafețele de monitorizare rărite și cele martor, și estimările de bilanț de carbon realizate după modelul CASTANEA

	Martor	Rărit	Diferență
Caracteristici			
Desime (arbori · ha ⁻¹)	4550	3050	-33%
Suprafață de bază (m ² · ha ⁻¹)	25,2	16,2	-36%
Biomasă aeriană (T · ha ⁻¹)	134	106	-21%
Rezultate			
Producție 2000 (T · ha ⁻¹)	11,2	11,8	+10%
Producție 2001 (T · ha ⁻¹)	8,5	11,1	+31%

Ellenberg EN este corelat pozitiv cu concentrația foliară în azot.

Diferența dintre conținutul de azot indicat de datele floristice și cele rezultate din analize poate fi explicată prin ipoteza că indicatorii floristici au o putere integratoare superioară celei rezultate din măsurarea punctuală a compoziției în azot a solului. Pe de altă parte, speciile vegetale studiate pot fi indicatoare ale unei cantități de azot disponibile pentru plantă, în timp ce măsurătorile arată doar cantitatea totală de azot existentă (Meerts, 1997). O altă ipoteză ce ar explica incoerența dintre compoziția solului și a frunzelor este aceea că alimentarea cu azot a plantelor este foarte dependentă de activitatea micritică, care poate manifesta o variabilitate independentă de cea a solului. Pe un studiu asupra a 65 de arborete de fag situate pe stațiuni contrastate, în care humusul variază de la mor la mul calcic, Le Tacon și Toutain (1973) au observat că azotul din frunze variază puțin în funcție de tipul de stațiune, fagul manifestând astfel o anume indiferență față de forma și cantitatea de azot din sol. Indiferența fagului arată că această specie are capacitatea de a se asocia cu ciuperci specifice pe soluri diferite, ceea ce îi permite o alimentare normală în azot sub formă amoniacală sau nitrică (Zeller et al., 2001).

Măsurătorile de creștere au demonstrat, de altfel, o aparentă indiferență la fertilitatea solului. Nivelul de fertilitate existent este poate prea ridicat pentru ca variațiile sale să se mai reflecte în creșterile înregistrate. Cu toate acestea, se pune o întrebare referitoare la faptul că variația lărgimii inelului anual este corelată spațial cu variații locale ale fertilității solului. Ipotezele emise fac referire la faptul că alimentația minerală nu este un factor limitant în anii studiați, sau că o compensație a diferiților factori ar fi putut masca efecte ale fertilității solului pe durata efectuării studiului. Cu toate acestea, observațiile creșterii radiale a fagului, realizate la scară mai mare, arată, de asemenea, sensibilitatea sa mai redusă față de variațiile bogăției în substanțe minerale (Duquesnay, 1998).

Rezerva de apă a solului nu este un factor primordial al variațiilor spațiale ale

Tabelul 27 Estimarea componentelor bilanțului anual de carbon

Supr. de probă	Stare	2000					2001				
		GPP	R _{auto}	R _{frunze}	C _{Frunze}	NPP	GPP	R _{auto}	R _{frunze}	C _{Frunze}	NPP
Mator		1937	934	268	137	1513	1445	845	245	146	1096
Rărit		1923	857	237	127	1517	1449	807	242	143	1102
Diferență (%)		1	8	12	7	0	0	4	1	2	-1

Nota: GPP, NPP - fotosinteză brută, producția primară netă, R_{auto} - respirație autotrofă, R_{frunze} - respirație de fabricație și întreținere a frunzelor, C_{Frunze} - cantitate de carbon în frunze.

Tabelul 28 Comparație între fluxurile simulate pentru suprafețele rărite sau martor

	Martor	Rărit	Diferență
Caracteristici folosite (parametri)			
Volum ($m^3 \cdot ha^{-1}$)	220	170	-50
Biomasă aeriană ($gC \cdot m^{-2}$)	6800	5300	-1500
Indicele suprafeței foliare ($m^2 \cdot m^{-2}$)	7,1	5,7	-1,4
Fluxuri și bilanțuri estimate			
Asimilație brută	1224	1227	-3
Creștere foliară	187	166	+21
Respirație foliară	184	162	+20
Respirație autotrofă	774	667	+97
Bilanț net anual	450	550	+100

producției, contrar cu ceea ce s-ar fi putut aștepta. În 2000, indiferența față de apă este explicabilă prin intrările de apă frecvente și abundente în fluxul total al apei. În 2001, rezerva de apă a devenit încă și mai importantă. Impactul său este totuși mascat de cel al răriturii efectuate în același an. Deci, ca și în cazul conținutului de azot, nivelurile înregistrate sunt prea ridicate pentru a se putea concluziona cu privire la această caracteristică.

Efectul principal al tipului de sol se reflectă în final doar prin hidromorfie. Două efecte sensibile sunt prezente, în afara celui asupra înfrunzirii: primul privește profunzimea utilizării apei din sol, iar cel de-al doilea, sub formă de ipoteză, creșterea mortalității rădăcinilor. Chiar dacă profunzimea utilizării apei depinde de condițiile climatice și poate crește în mod sensibil în caz de secetă, utilizarea preferențială a unei rezerve disponibile, mai la suprafață, antrenează creșterea mortalității rădăcinilor. În aceeași timp, utilizarea preferențială a rezervei de suprafață duce la diminuarea rapidă a acesteia. O primă consecință ar fi, deci, un bilanț hidric mai puțin favorabil. În compensare, creșterea mortalității rădăcinilor apare în plus, afectând alimentarea cu apă, cu nutrienți – deci azot, reducerea rezervei de carbon (excesul de apă având loc iarna, carbonul provenind din rezervele arborelui). Cuantificarea efectului său ar trebui să treacă prin studii de evaluare a biomasei rădăcinilor, a rezervelor în carbohidrați, pentru a se putea estima consecințele lor asupra biomasei radicele și, eventual, asupra dezvoltării mugurilor în primăvară. Etapa aceasta va fi absolut necesară în cazul aplicării spațiale a unor modele de bilanț de carbon sau de creștere.

4.4.2 Impactul răriturii asupra productivității arboretului

Structura verticală a arboretului este o caracteristică ce variază foarte mult

spațial, cum a fost demonstrat în cursul primului capitol, ceea ce se pare că este o sursă importantă de variabilitate a productivității.

Importanța structurii coronamentului, în ceea ce privește productivitatea, a fost demonstrată de O'Hara (1988 și 1989) și O'Hara et al. (1999) pentru arborete de duglas, de *Pinus ponderosa*, sau arborete de amestec. S-a demonstrat că productivitatea unor arboretele de duglas, având același indice foliar și care au fost supuse aceluiași tratament silvic, poate varia până la 40% în funcție de caracteristicile structurii verticale a arboretului. După Baldocchi et al. (2002), influența distribuției angulare a frunzelor este un factor cu o incidență mai mare asupra fluxurilor de materie și energie față de incidența indicelui foliar. Se poate presupune în mod rezonabil că piețele de probă în care s-au efectuat răriturile vor prezenta o variație suplimentară. Totuși, în cazul unor valori mici ale indicelui foliar, schema de distribuție a frunzelor nu are decât un efect minor asupra fluxurilor, din moment ce întregul coronament a fost deja pus în lumină, ceea ce nu se mai verifică în cazul unor valori ridicate ale indicelui foliar (Law et al., 2001). Astfel, erorile care ar fi apărut eventual în piețele de probă în care s-a efectuat răritura pot fi compensate relativ ușor, deoarece agregarea foliară este aparentă.

Dispozitivul de studiu ar fi fost mai complet prin utilizarea unor modele de tip tridimensional, care ar fi luat în considerare și distribuția și starea frunzișului, precum și gradul de penetrare a lumini în interiorul arboretului. De exemplu, un model precum MAESTRO (Wang et Jarvis, 1990), considerând coronamentul ca pe un ansamblu de coroane elipsoidale, ale căror dimensiuni și poziționare pot fi specificate, ar fi putut fi aplicat pentru un studiu precis al impactului răriturii asupra fluxurilor coronamentului. Însă, acest tip de model necesită o cantitate mare de date și de măsurători, care să permită reprezentarea în trei dimensiuni a arboretului. Este probabil că s-ar fi obținut o precizie mai bună la evaluarea fotosintezei, însă mai puțin la evaluarea transpirației, din moment ce modelele bazate pe conductanța coronamentului nu depind de structura coronamentului (Granier et al., 2000a). Este, deci, evident că ameliorarea preciziei ce s-ar fi obținut prin utilizarea unui model 3D nu justifică în mod necesar costurile implicate, cu atât mai mult cu cât măsurătorile s-au efectuat la scara unui arboret întreg, ceea ce implică luarea în considerare a unei relative constanțe a procesului de asimilație.

Creșterea eficacității de funcționare a coronamentului prin efectuarea răriturii este o problemă conceptuală. Numeroși autori au avansat ipoteza că distribuția luminii în interiorul coronamentului, la fel ca și diferențierile morfologice și de compoziție foliară întâlnite la cea mai mare parte a speciilor forestiere reprezintă, în fapt, o adaptare pentru a optimiza absorbția carbonului (Givnish, 1988). De exemplu, după Monteith (1994), radiațiile din coronament sunt distribuite astfel

încât cea mai mare parte a frunzelor să nu fie supusă unei radiații de saturație. La o radiație incidentă puternică, frunzele de lumină sunt singurele expuse direct, însă punctul lor de saturație fiind ridicat, ele sunt capabile să exploateze acest tip de radiații. În acest timp, celelalte frunze sunt mascate, la umbră, deci nesaturate. În radiația difuză, un număr foarte mare de frunze sunt supuse unui flux ridicat de fotoni. Organizarea coronamentului permite deci să se exploateze lumina în situații diferite. După Field (1983) și Evans (1989), distribuția verticală a azotului în coronament se realizează încât permite optimizarea luminii interceptate la diferite adâncimi ale coronamentului, ca un rezultat al aclimatizării frunzelor la diferite condiții de punere în lumină (Kull și Jarvis, 1995), ipoteză avansată de asemenea de Medlyn (1997). Cum este atunci posibil de demonstrat că un coronament rărit este mai eficace? Competiția dintre arbori pentru a ajunge la lumină este mai puternică decât principiile lor de funcționare ecofiziologice? Competiția dintre arbori justifică poate faptul că nici indicele foliar, nici structura verticală nu sunt optimizate pentru asimilarea la scara arboretului, în timp ce ele sunt cu siguranță optimizate la scara arborelui. În acest context, noțiunile de indice foliar sau de structură optimală apar ca fiind niște concepte afectate de o anumită doză de determinism.

În afara acțiunii sale asupra modului de exploatare a luminii în coronament, răritura mai are și un efect de modificare a schemei de alocare a carbonului în arbori. Principiul conform căruia elementul cel mai limitat al creșterii este cel care induce dezvoltarea mai cu seamă a aceluia organ pentru a face față cantităților limitate ale aceluia factor (Lacointe, 2000) sugerează faptul că se poate ca răritura să fi avut un efect de diminuare a cererii de carbon a sistemului radicular în 2000, în măsura în care apa nu a fost un element limitativ pentru creșterea arborilor. Acest lucru este evident mai cu seamă în arboretele supuse răriturii, mai întâi prin diminuarea interceptării ploii și, mai apoi, prin diminuarea evapotranspirației arboretului (prin descreșterea indicelui foliar, ceea ce în temeni forestieri înseamnă mai puțini indivizi - mai multă apă disponibilă). Acest principiu, supranumit al balanței funcționale, servește ca suport pentru numeroasele modele de transfer de asimilație din plante. Deși acest principiu nu influențează cantitativ schema de alocare a carbonului în rădăcini, mai ales în cele fine, efectul său ar fi putut fi totuși amplificat în anul 2000 prin precipitațiile record înregistrate timp de șase luni. Rezultatul acesta este similar celui obținut de Leuschner et al. (2001), care au observat la fag o creștere a producerii de rădăcini fine în perioade de secetă. Producerea de părți aeriene în condiții de apă suficientă a crescut fără a modifica producția primară netă totală a arboretului, atingându-se valori ridicate, așa cum arată măsurătorile de circumferință.

Pe de altă parte, arborii dinainte de răritură cunoscuseră o perioadă de creștere favorabilă, după cum o arată măsurătorile de flux și măsurătorile lățimii inelului anual (capitolul 5). Arborii au constituit, astfel, rezerve importante, puse în serviciul creșterii radiale la începutul sezonului și al creșterii foliare și radice-lare. Totuși, cunoștințele existente în prezent nu ne permit să tragem concluzii cu privire la efectul condițiilor favorabile de creștere asupra rezervelor și, dacă prezența condițiilor favorabile de creștere induce sau nu o modificare a cantității de carbon produse prin utilizarea rezervelor. De regulă, se consideră, precum în modelul BIOME-BGC, că un an favorabil va duce la fixarea carbonului în lemn ca o utilizare „de lux”, suplimentară. Este, deci, sigur că rezervele există, însă nu este sigur dacă existența rezervelor a permis sau nu ameliorarea bilanțului anului următor. În mod similar, o cantitate mai mare de carbon asimilat ar fi putut, în cazul arboretelor rărite, să ducă la creșterea frunzelor și a ramurilor, pentru a ajunge la zone cu mai multă lumină. Conform modelului „pipe” (Shinozaki et al., 1964 a și b; Valentine, 1999) aceasta ar impune arborelui să mărească dimensiunea trunchiului, pentru a face față cererii sporite de elemente minerale și de apă, indusă de o suprafață foliară crescută. Totuși, echilibrul dintre suprafața foliară și dimensiunea trunchiului fiind perturbat prin răritură, trebuie ca în mulți ani în viitor să fie refăcut, atâta vreme cât suprafața foliară crește mult mai repede decât suprafața de bază (Granier, 1981; Aussenac și Granier, 1988).

În sfârșit, efectul răriturii rămâne dificil de explicat și, deci, de luat în considerare în modele, datorită faptului că arborii din etajul principal, cărora li s-a făcut loc prin efectuarea răriturii, sunt oricum arborii cei mai bine conformați, cu tulpina cea mai bine dezvoltată și echilibrată, fără boli (mai ales cancer). Ceea ce confirmă corelația dintre intensitatea răriturii și lărgimea inelelor realizate înainte de răritură este faptul că răritura oricum se face în favoarea celor mai viguroși arbori, care vor intensifica creșterea coroanei lor și, deci, creșterea individuală, deoarece se selecționează cei mai productivi arbori; comparativ cu un arboret similar fără răritură, în aceleași condiții, firește că arboretul cu răritura efectuată este mai productiv. Determinismul asupra predispoziției anumitor arbori de a domina pe ceilalți este destul de dificil de studiat. După lucrările efectuate de Décourt (1972), arborii dominanți pot proveni din semințișul performant chiar de la vârste tinere (determinism genetic, simbiotic) sau din semințiș care a confirmat tendința către dominare destul de devreme, în găurile formate prin dispariția unor arbori bătrâni sau prin depresaj (determinism silvicultural sau aleatoriu). Micro-topografia sau prezența unui strat fertil pot, de asemenea, să contribuie la posibilitatea ca un individ să fie, în mod semnificativ, mai productiv decât media, și să reacționeze, încă și mai puternic, la o răritură. Răritura de sus conduce la o

tendență a etajului dominant al arboretului către un ansamblu de indivizi oarecum marginali, în sensul că indivizii favorizați prin răritura de sus nu sunt în mod neapărat reprezentativi pentru media existentă înainte de efectuarea răriturii.

4.4.3 Relevanța măsurătorilor din teren

Estimările realizate prin măsurătorile asupra circumferinței arborilor sunt bazate în cea mai mare parte pe utilizarea unor tarife de biomasă pentru cea mai mare parte a compartimentelor. Utilizarea acestor tarife implică o ipoteză de proporționalitate a creșterilor în înălțime și diametru, o ipoteză a profilului regulat al trunchiului și o ipoteză a densității constante a lemnului. Dacă primele două ipoteze nu au consecințe asupra estimărilor realizate, având în vedere faptul că s-a lucrat pe doi ani consecutivi și că măsurătorile realizate până la 8 metri înălțime de-a lungul trunchiului au permis să se arate o relativă constanță a acestor două caracteristici. Ipoteza cea mai contestabilă privește densitatea lemnului. Conform studiului realizat pe 30 fagi dominanți, extrași din parcelele 221 și 222, densitatea lemnului prezintă o variabilitate anuală relativ importantă, fără ca să apară, pentru eşantioanele studiate, vreo legătură directă între densitatea lemnului și lărgimea inelelor. Nu se poate deci spune, pur și simplu, că un an de creștere slabă va fi un an de lemn cu densitate ridicată și invers. Variațiile din jurul mediei de densități anuale sunt astfel încât ele nu au nici o incidență asupra estimării biomasei pe picior, în măsura în care se auto-compensează. În schimb, variațiile inter-anuale pot avea incidențe puternice asupra estimării creșterii anuale a biomasei. Precipitațiile bogate din anul 2000 pot să conducă la ideea că densitatea era, mai degrabă, superioară valorii medii. Incertitudinea care persistă asupra acestui aspect ar putea modifica puternic bilanțul anual sau valoarea producției primare nete, estimată cu ajutorul măsurătorilor de circumferință.

Rezultatul care este însă cel mai interpretabil privește valoarea foarte ridicată a variațiilor inter-anuale ale producției. Numeroase precauții au fost luate pentru a face estimările fiabile: numărul de arbori a fost același de la un inventar la altul, măsurătorile realizate de aceeași persoană și în același loc pe trunchi, toate calculele au fost realizate în SAS. Potențialele erori legate de măsurători sau de calcul au fost puternic reduse. Chiar dacă precizia măsurătorilor efectuate asupra circumferinței este de doar 2 mm, numărul mare de arbori măsurați – peste 2000, și efectuarea măsurătorilor în doi ani consecutivi fac improbabilă existența unei erori sistematic pozitive sau negative de supraestimare sau subestimare a circumferinței. Ceva mai probabil, posibilitatea este ca numărul de dominanți și codominanți să nu fie suficient pentru a compensa ceea ce numim „efectul indi-

vidual” tratat în capitoul următor. Efectul individual poate să se manifeste semnificativ chiar în relația dintre creștere și un factor climatic de primă importanță, cum ar fi, de exemplu, precipitațiile din sezonul de vegetație. Cu toate aceste probleme legate de tehnicile de măsurare, observațiile și simulările efectuate pe teren arată în mod clar că o mare parte din schimbările în clasamentele din cadrul piețelor de probă pot să se explice printr-o schimbare în originea variației spațiale a creșterilor: în 2000, originea principală a schimbărilor a fost răritura, în 2001 originea este reprezentată mai ales de rezerva utilă și de indicele foliar. Piața de probă 75, rărită intens, este pe solul cel mai filtrant: în 2000 a putut beneficia din plin de efectele răriturii și a dat rezultate puternice; în 2001, rezerva sa utilă a scăzut, fiind deja cea mai scăzută dintre toate piețele de probă, ajungând astfel într-o situație delicată, cu atât mai mult cu cât indicele foliar a mai urcat cu un punct.

Ca și concluzie, după cum a fost arătat deja în numeroase alte ocazii, la compararea productivității prin măsurarea circumferințelor sau prin aplicarea metodei corelațiilor turbulente (Gower et al., 1999), cea mai mare necunoscută rămâne producția subterană. Departe de a fi neglijabilă prin cantitățile de carbon conținute, partea subterană este mult mai dificil de măsurat și, deci, puțin cunoscută. Chiar prezentul studiu arată că reacția sistemului radicular este importantă, însă dificil de cuantificat, referitor la excesul de apă, de exemplu.

4.4.4 Rezultatul modelelor mecaniste – dificultăți legate de modelarea producției

Modelele mecaniciste nu reușesc să reproducă variabilitatea producției estimate pe teren, mai ales pentru anul 2000, deși parametrii ecofiziologici principali sunt, cu toții, cunoscuți și specificați pentru fiecare piață de probă în parte. O parte, deloc neglijabilă, de determinism al creșterii este deci cu siguranță destul de slab reprodusă în model. Una din sursele de divergență dintre simulări și observații poate proveni din starea coronamentului. O altă sursă, însă, ar putea avea un impact și mai puternic și aceasta este reprezentată de variațiile sezoniere ale caracteristicilor foliare și, mai ales, a capacităților lor fotosintetice. Mai multe studii arată că există o variație intrasezonieră a acestor parametri, destul de importantă. Este posibil ca, în cadrul dispozitivului studiat, să se fi manifestat variații spațiale ale evoluției intrasezoniere a acestor parametri, într-o primă etapă, ar trebui să se ia în considerare sau să modeleze aceste variații. Variațiile induse de deficitul hidric sunt deja ceva mai bine cunoscute și privesc în special trei mecanisme: (i) schimbarea activităților fotosintetice ale mezofilului (Walter și Reich, 1988;

Harley și Tenhunen, 1991), (ii) inducerea unei închideri stomatice neuniforme („stomatal patchiness”) (Beyschlag et al., 1999; Buckley și al., 1999; Reichstein et al., 2001), (iii) diminuarea conductanței pentru CO₂ din mezofil (Roupsard et al., 1996).

Aceste modificări ale proprietăților foliare par să fie pozitive la fag, după testele realizate cu PROXEL pe un deficit hidric moderat. Modelarea bilanțului hidric trebuie să permită luarea în considerare a reducerii capacității de asimilație a coronamentului, așa cum se face în PROXEL.

O altă sursă de variație a producției aeriene este reprezentată de modificarea schemei de alocare a carbonului în interiorul arborelui. Înțelegerea sistemului de alocare a carbonului rămâne una dintre problemele cele mai persistente în studierea ecosistemelor (Landsberg et al., 1991). Schema de alocare nu modifică foarte mult bilanțul anual (Barbaroux, 2002), decât dacă se ia în considerare numai producția aeriană. Există multe motive pentru care se poate afirma că alocarea carbonului între diferitele compartimente ale arborelui (frunze, rădăcini, trunchi, rezerve) ar putea varia între piețele de probă studiate. Lucrările efectuate de Barbaroux indică o mare variabilitate a regulilor de alocare între siturile studiate. Sursele potențiale indică în primul rând efectuarea răriturii, apoi caracteristicile solului. Se poate presupune că variațiile constrângerilor legate de înrădăcinare implică variații în concentrarea de carbon în rădăcini, pentru formarea și creșterea lor. De exemplu, o mortalitate superioară pe soluri hidromorfe impune reconstrucția unei părți importante a sistemului radicular, mai ales pentru explorarea zonelor puțin profunde ale solului în perioadele de uscăciune.

4.5 Concluzii

Exercițiul de urmărire a creșterii și cuantificării *in situ* a producției a permis să se pună în evidență o variabilitate ridicată între piețele de probă mai întâi, și între ani mai apoi, variabilitate datorată în special condițiilor climatice și perturbațiilor datorate răriturii. Sursele de variabilitate spațială nu sunt foarte clar identificate, fiind fondate pe acțiunea simultană a mai multor factori. Se constată astfel un efect puternic al răriturii în anul al doilea și al treilea de după efectuarea lucrării. Răritura a separat în două categorii piețele de probă studiate, după viteza lor de creștere sau după creșterea individuală realizată. Efectul său pozitiv asupra creșterii și a producției este de netăgăduit, chiar pentru anul 2000, care este un an fără constrângeri din punct de vedere hidric, ceea ce arată că efectele răriturii nu sunt datorate unei diminuări ale constrângerilor hidrice. Răritura nu se traduce printr-o modificare sensibilă a caracteristicilor și a proprietăților foliare, nici a

fenologiei. Compararea diferiților termeni ai bilanțului hidric arată că răritura acționează, în principal, prin diminuarea respirației autotrofe. Rezultatul acesta reiese din modelare, ar fi deci util de a fi verificat experimental și de a identifica limitele unei astfel de ipoteze. De asemenea, după efectuarea răriturii se confirmă creșterea eficacității coronamentului, implicând o creștere a contribuției productive a tuturor arborilor din sub-etaj. Un aspect interesant pentru producția de lemn de calitate ridicată: s-a stabilit că efectuarea răriturii duce la o creștere puternică a arborilor dominanți, ajungând până la 37% în anul al doilea. Răritura radicală din parcela 91 este cea care a permis înregistrarea creșterilor celor mai puternice ale dominanților, iar chiar dacă în cursul celui de-al doilea an, producția arboretului era sub valoarea potențială maximă, efectuarea răriturii va îmbunătăți semnificativ, pe termen lung, productivitatea parcelei.

Un efect al tipului de sol: solul influențează dinamica înfrunzirii. Solurile cele mai hidromorfe sunt cele pe care dezvoltarea frunzelor este cea mai lentă. Întârzierea înseamnă circa o săptămână, în funcție de condițiile meteorologice, dar nu influențează bilanțul anual de carbon. Durata creșterilor, de altfel, pare să nu influențeze bilanțul de carbon. Impactul asupra caracteristicilor foliare nu este foarte clar. Frunzele de lumină eșantionate nu arată diferențe semnificative ale caracteristicilor lor morfologice, chiar dacă litiera colectată, realizată la o scară mai mare și cuprinzând toate categoriile de frunze, pare să indice o variabilitate a suprafeței foliare în funcție de sol. Efectul tipului de sol se manifestă, astfel, mai ales prin constrângerea reprezentantă de excesul de apă, și în al doilea rând, de rezerva utilă. De altfel, ambii factori sunt legați de alimentarea cu apă. Fără nici o îndoială, alimentarea cu apă este factorul determinant pentru productivitatea fagului, după cum arată și numeroase alte studii citate în introducere, sau după cum apare din variabilitatea creșterilor în anii 2000 și 2001.

5. Studiu diacronic: variațiile inter-anuale ale producției

5.1 Introducere

Studiile spațiale și sincrone au permis să fie puse în evidență și să se cuantifice efectele răriturii și ale caracteristicilor de mediu asupra productivității fagului, în interacțiune cu variațiile climatului. Cei doi ani de monitorizare nu au permis aprofundarea efectelor climatului, deoarece constrângerea principală pe care o putea reprezenta climatul nu s-a manifestat în această perioadă scurtă.

Studiile dendrocronologice utilizate pentru determinarea sensibilității climatice a arborilor, așa numite studii dendroclimatice sunt nenumeroase, fiind dintre cele mai vechi și cele mai răspândite analize pe baza variației lățimii inelelor anuale. Fagul, fiind o specie dominantă în Europa, a fost studiat în detaliu în ceea ce privește răspunsul creșterii la variațiile climatice. Analizele dendroclimatice aplicate la fag în Franța și în Europa s-au desfășurat conform metodelor standard, care se focalizează pe răspunsul la frecvențe înalte, adică la variațiile meteorologice inter-anuale, acoperind totuși o gamă foarte largă de condiții de creștere. Într-adevăr, fagul se întâlnește în arborete pure din Danemarca până în Spania sau Italia. Analiza dendroclimatică realizată în acest studiu nu avea scopul de a analiza, încă o dată, raportul între creșterea radială și variațiile climatice, care pot fi considerate ca fiind foarte bine documentate (mai ales că aceste studii dendroclimatice au tendința de a fi susceptibile la faptul că autorul este condus să formuleze concluzii, după o mulțime de calcule, pe care poate nu le-a înțeles; de exemplu: arborii cresc mai bine când plouă vara și nu e prea cald, sau dacă iarna nu a fost prea friguroasă, în general, „truisme”). De asemenea, nu va avea nici scopul de a stabili sau de a completa o cronologie pentru fag, pentru că acestea nu sunt de niciun folos, în afară de a se justifica doar cercetarea în sine. Analizele realizate în acest studiu vor avea scopul de a: (i) cuantifica variațiile inter-anuale de absorbție de carbon realizate de arbori, (ii) cuantifica impactul variațiilor climatice asupra productivității și a stocării carbonului în arbori, (iii) analiza etapelor limitative în folosirea datelor dendrocronologice standard, adică, carote de creștere luate la o înălțime de 1,3 m, pentru a deduce variațiile de productivitate.

Eșantionajul a fost decis după o reflecție îndelungată, pentru a permite reconstituirea variațiilor de productivitate la nivel de arboret. Această reconstituire este necesară pentru a confrunța estimările din teren cu simulările modelelor de

bilanț de carbon. Eșantionajul se deosebește de cele aplicate în alte studii prin faptul că scara studiului nu este arborele, ci arboretul, cu focalizare asupra arborilor dominanți, respectiv toți arborii dominanți dintr-o piață cu mărimea de 2000 m², în mod sistematic. O altă strategie era să fie luați toți arborii dintr-o piață de probă de mărime mai mică, dar din mai multe poziții sociale, care nu a fost reținută pentru că variațiile de creștere ale arborilor dominanți sunt mai puțin afectate de fenomenele locale de competiție și de fluctuații a poziției coronamentului, care influențează rata individuală de creștere, dar nu reflectă stabilitatea productivității. Într-adevăr, producția anuală a arboretului este distribuită între arbori în funcție de poziția relativă a arborelui față de competitorii lui și de numărul de arbori. Fenomenele care dirijează această distribuție nu sunt știute sau controlate. Dificultatea constă în a face abstracție de fenomenele locale, pentru focalizare pe suma creșterilor, și de a reconstitui variațiile anuale de producție. Arborii dominanți au, în făgete, avantajul de a fi fost dominanți mult timp înainte, cu o mare probabilitate, deoarece schimbările de poziție socială sunt puțin probabile în sensul retrogradării (Dhôte 1991). Semnalul legat de schimbarea de poziție este astfel evitat dacă eșantionajul se focalizează pe arbori dominanți. Mai departe, ei reprezintă majoritatea producției, așa cum a fost demonstrat în paragrafele anterioare.

Reconstituirea producției, s-a bazat, pe de altă parte, pe datele din amenajament, care, fiind foarte detaliate și ținute la zi, conțin informații despre tăierile intervenite în acest arboret, și anume când și cu ce intensitate. Cantitățile de masă lemnoasă supraternă extrase din arboret au putut fi astfel estimate.

Studiul are scopul de a determina, pe cât posibil, mecanismele prin care variațiile meteorologice influențează producția și productivitatea arborilor. Studiile dendrocronologice clasice se mulțumesc la a analiza creșterile la un nivel standard de 1,3 m, însă legătura dintre creșterea radială și producția de biomasă nu este simplă. Legătura poate fi văzută ca o proiecție dintr-un domeniu cu patru dimensiuni, într-unul unidimensional.

De la biomasă la volum, trecerea se face prin intermediul densității lemnului, dovedită în mai multe exemple a nu fi invariabilă în timp. Sensibilitatea densității lemnului de fag nu a fost studiată aprofundat și nici nu există un model suficient de dezvoltat și robust pentru a clarifica impactul densității asupra estimărilor de creștere de biomasă. Se presupune, totuși, că influența climatului asupra densității este destul de diferită, comparativ cu influență asupra creșterii radiale.

Cea de-a doua reducere a dimensiunii se face prin derivarea volumului într-o suprafață, și anume în suprafața de bază. Pentru a fi studiată, această proiectare cere ca volumul arborilor să fie estimat în fiecare an, pe lângă măsurătorile de

creștere radială. O astfel de analiză, numită analiză a trunchiului (“stem analysis” în engleză), cere un eșantionaj adaptat, în care sunt prelevate foarte multe probe de-a lungul trunchiului. Creșterile observate pe aceste diferite nivele ale trunchiului sunt folosite, o dată cu modelarea geometrică, pentru a reconstitui volumul succesiv al trunchiului, pentru fiecare an, și prin diferențiere, a creșterii în volum.

Ultima reducere este cea de la suprafață la lățimea inelului. Mult mai bine documentată, ea cere, totuși, o atenție particulară în eșantionajul realizat.

Pentru ca studiul să fie mai pertinent și să explice cât mai mult din relația între dinamica creșterii fagului și variațiile meteorologice, complementar s-a analizat discriminarea izotopică a carbonului, anume a raportului de concentrație a izotopilor ^{13}C și ^{12}C ai carbonului. Discriminarea izotopică este un indicator foarte fin al modului în care s-au desfășurat procesele de fotosinteză și starea generală fiziologică a arborelui.

5.2 Material și metodă

5.2.1 Masurătorile dendrocronologice

Arborii studiați au fost aleși din parcela 221, la numai 200-300 m de situl Carboeuroflux. S-a beneficiat de o doborâtură de vânt (Lothar), din iarna anului 1999, care a produs o pagubă destul de mare: orice arbore din parcela 221 care avea mai mult de 18 m înălțime a fost rupt sau doborât. Această doborâtură a avut, așadar, un caracter sistematic, care a fost benefică pentru studiu, deoarece s-au putut secționa un număr ridicat de arbori de mari dimensiuni, care altfel ar fi fost exploatați ca lemn de lucru sau pentru furnir. Deprecierea lemnului a permis ca arborii dominanți (cei mai mari) dintr-o piață de probă de 2000 m² să fie selecționați pentru analize, la circumferințe de la 81 la 119 cm.

Analizele realizate de Bouchon (1986), pentru inventarul forestier național, au arătat că nu este nevoie de a măsura sau de a preleva eșantioane din metru în metru pentru a avea o estimare fidelă a volumului. Înălțimile cheie puse în evidența de lucrările lui Bouchon (1986) au fost: 1,3 m ; 2,6 m ; baza coroanei și înălțimea intermediară între 2,6 m și baza coroanei. Pentru a determina vârsta reală a arborilor, s-a prelevat în plus o rondelă de la baza trunchiului, care nu a fost analizată decât în acest scop. La fiecare din nivelele menționate mai sus, s-a prelevat o rondelă de circa 5 cm grosime, care a fost folosită pentru analizele ulterioare: dendrocronologice, de densitatea lemnului sau izotopice.

Estimarea creșterii în suprafață s-a făcut pe baza unor măsurători foarte pre-

cise ale lățimii inelelor pe patru raze, la fiecare rondelă. Razele au fost alese pentru ca un model eliptic al formei rondelilor să poate fi aplicat. Lățimea inelelor s-a măsurat cu ajutorul dispozitivului Kütschenreiter Digitalpositionmeter (Wein), după ce fețele rondelilor au fost șlefuite.

Reconstituirea creșterii în volum. Suprafața anuală și creșterea anuală la fiecare nivel al arborelui, o dată estimată, volumul trunchiului poate fi calculat pentru fiecare an. Formulele geometrice clasice au fost aplicate pe diversele segmente de trunchi: segment conic, conic. Nu era niciun indiciu că forma trunchiului la arborii analizați trebuia reprezentată de o formulă mai complicată decât cea a conului de revoluție. În unele studii, s-a putut demonstra că forma locală a trunchiului este mai bine modelată printr-o ecuație mai sofisticată, spre exemplu neloidă. Dar măsurătorile realizate pe arborii studiați, completate de măsurători sistematice pe arborii din parcelă, de diametre similare sau mai mici, nu au adus dovezi că formulele mai simple nu ar introduce o deviație. Așadar, partea inferioară a trunchiului, o dată ce arborele a atins cel puțin nivelul intermediar dintre 2,6 m și baza coroanei, a fost modelată prin formula lui Newton (formula a celor trei nivele). Orice alt segment tronconic a fost modelat ca un simplu segment de con drept.

O dificultate a constat în interpolarea înălțimilor, care este necesară pentru a calcula volumul ultimului segment din trunchi. Având ca vârstă cinci nivele diferite, plus înălțimea totală a arborelui, s-au putut testa diferite modele de interpolare a înălțimii. Potrivit măsurătorilor și testelor realizate, s-a dovedit că modalitatea cea mai bună și mai simplă de a estima înălțimea este prin interpolare liniară între nivele. Biomasa sau volumul acestui ultimul segment este mică și nu reprezintă mai mult de câteva sutimi, o dată ce arborele a trecut de cca. 6 m.

Măsurători densitometrice. Principiul măsurătorilor densitometrice este de a stabili o relație între densitatea lemnului și transparența lui la raze X. O dată raportul stabilit, compararea între culoarea aparentă a lemnului pe o radiografie cu culoarea unui șablon de referință permite a fi dedusă densitatea. Șablonul este făcut fie dintr-o pană de lemn, fie din plastic, la care densitatea a fost stabilită cu precizie, și care este folosită numai în condiții standard de temperatură și de umiditate. Șabloanele folosite în lucrarea de față au fost din categoria pană de plastic, constituită din trei segmente de grosime variabilă, fiind dintr-un material foarte omogen, ceea ce a permis să fi reprodus un gradient de densitate aparentă.

Eșantioanele de lemn au constat în lamele de lemn extrase din rondelile, de grosime controlată, de 2 mm. Eșantioanele au fost condiționate la o temperatură constantă și la o higrometrie stabilă de 9%, într-o cameră de condiționare. Radi-

ogradiile au fost realizate folosind filmul Kodak Industriex AA 400, prin expunera la raze tip X de 4 ore (protocol INRA-QB standard). Tensiunea și intensitatea curentului de accelerație au fost de 7,5 kV și 1200 mA, respectiv. Radiografiile au fost scanate (precizie de 1000 dpi optic) și analizate cu softuri specializate realizate la Institutul Național de Cercetări Agronomice (INRA)(Mothe et al 1998). Imaginile au fost prelucrate în prima etapă cu programul CRAD (Calibrage de RADiographies, Mothe et al. 1998), care decupează și calibrează imaginile scanate. Al doilea program, CERD (Mothe et al., op. cit.) permite a fi delimitat și datat pe imaginea fiecărui inel.

Măsurătorile izotopice. La origine, raportul $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ a fost măsurat pe baza celulozei lemnului, în vederea reconstituirii evoluției acestui raport în aer (Tans și Mook, 1980). Dar, s-a dovedit foarte repede că acest raport este variabil în inelele de creștere de la un an la altul, și că există un lanț de procese fiziologice care stau la baza fluctuațiilor acestui raport. Potrivit modelului de fotosinteză propus de Farquhar și Caemmerer (1982), concentrația în bioxid de carbon a aerului conținut în spațiul inter-celular al frunzelor este elementul cel mai influent pentru raport, iar concentrația este determinată de conductanța stomatică și de fotosinteză. Așadar, raportul $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ este un indicator al caracteristicilor anuale ale fotosintezei și ale conductanței stomatice.

Potrivit lui Craig (1957), raportul $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, notat $\delta^{13}\text{C}$, este exprimat ca diferența de concentrație între eșantionul studiat și standardul internațional Pee-Dee Belemnite. O corectură este necesară pentru a ține cont de faptul că semnalul izotopic al aerului s-a schimbat în mod cvazi-liniar din 1950 până în 1999, trecând de la -6,8‰ la -8,3‰.

Materialul folosit pentru a determina seria $\delta^{13}\text{C}$ a provenit în mod exclusiv din rondelele prelevate la nivelul de 1,3 m, fiind constituit din 50 de eșantioane de lemn, care reprezentau ani, din 1950 până în 1999. Fiecare eșantion a fost un amestec de inele anuale prelevate de pe lamele de lemn, câte una pe arbore, de dimensiuni standardizate: 2 mm grosime și 5 mm lățime. Prin standardizare, s-a asigurat faptul că numai lățimea inelului diferă între arbori și deci, contribuția fiecărui arbore este proporțională cu lățimea inelului. Inelele decupate au fost pulverizate (moară Mixer Mill MM200, Retsch), iar pulberea de lemn care a rezultat a fost tratată chimic pentru a extrage celuloza. Extragerea s-a realizat folosind protocolul dezvoltat pentru stejar și gorun (Ponton 2001). Protocolul se bazează pe eliminarea succesivă a moleculelor nedorite - rășini, compuși fenolici, orice moleculă hidrolizabilă și lignină. Celuloza a fost analizată mai departe prin spectrometrie, folosind un spectrometru de masă (Finnigan Mat, Delta S, Bremen, Germany) cuplat la un analizor elementar cu flux continuu (Carlo Erba

Analysers NA 1500, CE Instruments, Rodano, Italy).

5.2.2 Prelucrări statistice

Analiza seriilor de creștere. Analiza seriilor temporale, fie lățimea inelului, fie creșterea suprafeței de bază, creșterea volumică sau în biomasă, sau cele densitometrice, se bazează pe o gamă de tehnici statistice dedicate, care cer o atenție foarte mare pentru a fi folosite în mod potrivit și pertinent. Sigur, mai multe programe informatice au apărut în ultimii 10 ani, care permit tot felul de calcule avansate și automate, doar prin selectare de meniuri, precum ARSTAN (AutoRegressiv STANdardization, Holmes 1983, 1992; Cook și Holmes, 1996), dar din păcate, nici unul nu a prevăzut o verificare pas cu pas a ipotezelor statistice care stau la baza ajustării modelelor complexe care sunt folosite, a controlului distribuției rezidurilor modelului. Un handicap constă în aceea că astfel de programe nu pot fi folosite de oricine, ci doar de cine dorește să înțeleagă și să controleze analizele realizate. De aceea, toate analizele au fost realizate folosindu-se abordări statistice complete, programate în SAS (SAS versiunea 6 pe UNIX, 7 și 8 pe Windows) și S-plus (S-PLUS 2000 Profesional Release, Mathsoft Inc., Seattle).

Seriile de creștere, în general, prezintă variații în frecvențele lungi (de la 10 la 100 de ani, sau mai mult), medii (5-10 ani) și scurte (anuale). Analiza legăturilor dintre variațiile meteorologice sau climatice și fluctuațiile seriilor de creștere nu se pot face decât pentru fiecare frecvență separat. Procesul de separare a semnalelor în funcție de frecvență este deseori numită standardizare, ca referință la faptul că rezultatul este producerea unor serii noi, cu aceeași medie (0 sau 1). Fiecare serie temporală are caracteristici proprii, iar a aplica o metodă unică de prelucrare nu este posibil, ci numai cu riscul ca principiile statistice de bază să fie încălcate. De aceea, fiecare analiză a avut la bază o prelucrare specifică, în funcție de obiectivul și de materialul folosit.

Seriile de creștere (în suprafață, în volum sau biomasă) au fost prelucrate pentru a extrage frecvențele scurte (inter-anuale) și a le confrunța cu climatul, dar toate aceste serii arată o tendință temporală foarte puternică de creștere, o tendință parabolică sau chiar exponențială, în funcție de vârstă. Curbele arătau variații decadale suprapuse variațiilor de frecvență lungă, care erau cauzate de răriturile efectuate în arboret și prin care spațiul disponibil a fost mărit brusc (aferent cantităților de lumină și de apă). Într-adevăr, datarea acestor salturi în curbe coincidea foarte precis cu răriturile. Tendințele și variațiile de creștere impun o prelucrare mai fină a curbelor de creștere decât o simplă combinație de

standardizare succesivă prin polinoame sau funcții spline. S-a preferat o modelare a tendințelor unei eliminări a acestor tendințe, pe baza unui algoritm pur non-parametric, și tocmai, arborii oferă o astfel de posibilitate prin faptul că, precum pentru aproape orice alt organism, creșterea cantitativă (a suprafeței de bază, în volum) este o funcție directă din mărimea lui. După acest principiu, universal, variațiile de înaltă frecvență pot fi extrase folosind exact același model, un model semi-parametric, care exprimă creșterea anului curent ca o funcție din mărimea observată în anul precedent, dar care conține și o componentă stohastică și o memorie, adică autocorelația. Modelul a fost ajustat pentru fiecare arbore și pentru fiecare serie cu parametri specifici. Cronologiile (seriile medii) sunt calculate ca o medie simplă a seriilor de înaltă frecvență care rezultă din model. Mai multe detalii pot fi găsite în articolul Bouriaud et al. (2005) anexat.

Prelucrarea datelor densitometrice. Datele densitometrice au fost prelucrate într-un mod diferit față de celelalte serii temporale, pentru că scopul studiilor a fost de a testa dacă există o legătură între creșterea radială anuală și densitatea lemnului produs în anul respectiv, și în ce măsură, densitatea este influențată de climat. Principiul prelucrării a fost acela de a ajusta un model, care prezintă în mod separat impactul fiecărui efect care trebuie studiat, anume al creșterii și al climatului. Laboratorul de analiză a calității lemnului are o experiență bogată în privința analizei variațiilor densității și legătura cu viteza de creștere a arborilor sau cu condițiile de creștere. Analizele anterioare, realizate pe aproape toate speciile forestiere temperate, au arătat că legătura între lățimea inelului și densitatea lemnului este de aceeași natură între arborii dintr-o specie dată, spre exemplu liniară sau quadratică, doar că parametrii relației nu se păstrează de la un individ la altul. Parametrii pot varia chiar și între arborii luați dintr-un singur arboret. Analiza relațiilor dintre lățimea inelului și densitatea lui trebuie să țină cont de această variabilitate, numită ‘efectul individului’ sau ‘efectul arborelui’, care este inclus în relația cu creșterea. Modelul ierarhic astfel dezvoltat permite a fi cuantificată variabilitatea legată de fiecare factor inclus și de a estima contribuția lui (mai multe detalii în Bouriaud et al. 2004).

Analiza a beneficiat de măsurătorile bioclimatice realizate permanent pe situl CarboEuroflux, care au permis stabilirea unor relații între caracteristicile climatice numeroase măsurate și transpirația arborilor, absorbția diurnă a carbonului prin coronament, prescurtat fotosinteză (se înțelege fotosinteza netă la nivel de coronament). Transpirația, fotosinteza și indicele de deficit hidric al solului au fost folosite, alături de caracteristicile climatice, ca niște variabile noi, care aduc o viziune mai profundă asupra proceselor studiate.

5.3 Rezultate și discuții

Rezultatele prezentate în această secțiune sunt o sinteză a rezultatelor raportate în articolele anexate, Bouriaud et al. (2004) și Bouriaud et al. (2005). Discuții specifice, argumentate cu citări din literatura de specialitate, se pot găsi în aceste articole.

Relațiile dintre densitatea lemnului și creștere. Impactul climatului. În ciuda faptului că densitatea anuală a lemnului este cunoscută ca un parametru esențial al calității lemnului și ca o sursă de informații utile despre creșterea arborilor, densitatea a fost studiată destul de puțin la speciile de foioase al căror lemn are pori difuzi, precum fagul. În această parte a studiului, s-a analizat relația dintre densitatea anuală a lemnului, creșterea radială (lățimea inelului) și climat. Influența climatului asupra creșterii radiale este destul de bine documentată, și mai multe studii au pus în evidență, la nivele regionale sau naționale, sensibilitatea creșterii fagului față de constrângerile meteorologice (e.g. Dittmar et al. 2003, Lebourgeois et al. 2005). Se poate presupune că aceste constrângeri vor avea o influență asupra densității, fie directă, fie indirectă, dacă o legătură există între creșterea anuală și densitatea lemnului. Tocmai, scopul studiilor este de a diferenția ambele efecte, directe și indirecte.

Ca o primă analiză, se poate observa faptul că densitatea lemnului este o proprietate mult mai puțin variabilă decât lățimea inelului, dacă este observată într-un singur arbore sau între arbori (coeficientul de variație este în medie de 9 ori mai mare pentru lățimea inelului decât pentru densitate). Diferența de variabilitate avertizează faptul că potențialul de modelare a variabilității densității prin lățimea inelelor nu este ridicat. Analiza s-a realizat prin ajustarea și compararea de modele, având de ales între mai mulți regresori potențiali și clasici, folosiți, de exemplu, pentru lemnul speciilor cu diferența marcată de densitate dintre lemnul timpuriu și lemnul târziu (Zhang et al. 1993, Guilley et al. 1999). Per total, corelația dintre densitatea și vârsta cambială este destul de mică, dar a fost găsită semnificativă. Așa cum a fost prevăzut, legătura între lățimea inelului și densitatea lemnului este variabilă între arbori (c.f. Bouriaud et al. 2004, figura 4), dar este stabilă în timp, dacă este examinată într-o serie individuală. Aceste observații aduc la formularea unui model în care lățimea inelului și vârsta cambială sunt regresori cu efecte fixe, iar arborii apar ca efecte aleatorii, adică necontrolate, și pentru care distribuția parametrilor urmărește o distribuție normală prin ipoteză (verificată). Modelul are forma:

$$DA_{ij} = (a + \alpha_i) + (b + \beta_j) \cdot Vârsta + (c + \gamma_j) / LI_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad [\text{modelul 1}]$$

unde DA este densitatea anuală pentru eșantionul (arborul) i în anul j , LI este lățimea anuală, a, b și c sunt coeficienții factorilor ficși, α, β și γ sunt coeficienții factorilor aleatorii la nivel de arbore, ε reziduala presupusă a fi aleatorie (adică având o distribuție normală de speranță nulă).

Forma relației o dată stabilită, modelul de densitate a fost ajustat pe setul de date, rezultând dintr-o serie de reziduale la nivel de populație care au toate proprietățile dorite pentru o analiză dendroclimatică: seria este centrată, standardizată - în sensul statistic al cuvântului - și de varianță fără tendință în perioada 1950-2000, perioadă în care datele meteorologice și variabilele sintetice sunt disponibile (c.f. Bouriaud et al. 2004, figura 5). Așadar s-a putut testa influența climatului asupra densității lemnului, prin introducerea succesivă a unor parametri climatici, influența celorlalți factori fiind deja eliminată. S-a testat influența climatului asupra lățimii inelelor anuale pentru comparație, folosind aceeași metodologie ca și pentru densitatea lemnului. Analizele au arătat că climatul poate influența densitatea lemnului de fag, mai ales prin temperatură sau prin radiațiile din lunile iunie și septembrie, și precipitațiile din august. Variabilele mai complexe, precum deficitul de apă din sol sau fotosinteza, nu sunt mai bine legate de variațiile densității decât variabilele climatice clasice.

Sensibilitatea creșterii la climat s-a dovedit a fi diferită față de sensibilitatea densității, cu o influență mai mare a condițiilor climatice de la începutul și mijlocul sezonului de vegetație. Este important de observat faptul că efectele climatului s-au manifestat numai ca efecte fixe și nu ca efecte aleatorii, ceea ce arată că sensibilitatea sau răspunsul arborilor eșantionați nu variază în mod semnificativ între arbori.

Studiul a demonstrat că variațiile densității lemnului sunt slab legate de variațiile creșterii radiale sau de vârsta cambială la fag, deși au fost semnificative. Studiul a demonstrat o variație individuală mare în privința legăturii între vârstă, creștere și densitate, care este observată în multe studii și nu numai pentru specii cu lemn omogen (Guilley et al. 2003, Nepveu 1981). Climatul nu influențează decât minor densitatea, având influență, mai ales, la sfârșitul sezonului de vegetație.

Relația dintre creșterea radială și productivitatea arborilor. Analizele densității lemnului au permis să fie studiat unul din factorii de scalare dintre creșterea radială, observată la nivel de referință, și creșterea în biomasă, densitatea fiind factorul de conversie din creșterea volumică în creșterea de biomasă. Partea următoare are scopul de a studia raportul între creșterea volumică și creșterea radială.

Creșterea volumică a fost estimată datorită unor măsurători ale creșterii și for-

mei trunchiului la mai multe înălțimi ale fusului. Patru nivele de creștere au fost reținute, care au fost demonstrate a fi cele mai pertinente pentru a studia volumul trunchiului de fag (Bouchon et al. 1986): la 1,3 m, la 2,6 m, la baza coroanei și la o înălțime intermediară între 2,6 m și baza coroanei. Creșterea volumică are la baza o integrare a creșterii radiale de-a lungu fusului, fără a fi formulată ipoteza că creșterile radiale sunt proporționale peste tot în trunchi. O creștere proporțională ar conduce la o proporționalitate mare între creșterea la orice nivel și creșterea volumică. Numărul inelelor scăzând odată cu înălțimea pe trunchi, o fereastră de 36 de ani, comună pentru toate nivelele, a fost aleasă. Creșterea în suprafață, observată la toate nivelele, scade de la baza arborelui spre vârf, dar variabilitatea inter-anuală a fost remarcabil de uniformă. Corelațiile între creșteri au fost, de asemenea, foarte mari, dar au scăzut în mod clar cu distanța între nivele, pentru a fi numai de 0,89, între 1,3 și baza coroanei.

Pentru a studia diferențele de creștere, s-a calculat raportul între seriile de 2,6 m, intermediară și baza coroanei și seria de la 1,3 m, care a dus la formarea unor noi serii. Aceste noi serii arată o variabilitate temporală marcantă, cu variații în multe frecvențe. Frecvențele înalte au fost filtrate prin ajustarea unor funcții spline cubice cu ruptură de răspuns de 50% la frecvența de 10 ani (parametri conform practicilor dendrocronologice, dar fără fundament teoretic). Rezidualele ajustărilor funcțiilor spline au fost folosite pentru a căuta un semnal climatic în variațiile diferențelor de creștere de la diferite nivele. Analizele au arătat că există un astfel de semnal, care este crescător cu înălțimea în trunchi (c.f. Bouriaud et al. 2005, figura 3). Se observă o influență a temperaturii, a deficitului de saturație de apă în aer și a deficitului de apă în sol, în luna iunie asupra seriilor, semnificativă și pozitivă. O corelație pozitivă arată că creșterea este, proporțional, mai mare în înălțime decât la nivelul de referință, (1,3 m). Au fost ajustate o serie de regresii multiple pe seriile de indici de creștere, pentru a face o comparație a nivelului de varianță, care poate fi explicat de climat pentru fiecare nivel, în raport cu seria de referință (tabelul 29). Astfel, s-a demonstrat că creșterea nu este proporțională în înălțime cu cea de la 1,3 m, și că raportul de creștere variază în funcție de climat.

Având o sensibilitate diferită la variațiile climatice în funcție de poziția pe trunchi, era de așteptat ca creșterea în volum sau în biomasă să nu fie proporțională cu creșterea radială la 1,3 m. Din nou, s-a putut demonstra că fluctuațiile anuale ale raportului între creșterea în suprafață de bază și creșterea volumică sau în biomasă sunt legate de variațiile climatului.

Seriile de creștere în biomasă au fost exprimate ca o funcție a creșterii în suprafață de bază, cu corectură pentru auto-corelație, într-un model mixt semi-

Tabelul 29 Sinteza modelelor de regresie ale indicilor de creștere radială și de creștere în biomasă, în funcție de climat (pentru o fereastră constantă de 30 de ani)

Indice: variabila dependentă	Step	Variabila adaugată	Parametrul ^a	F	Pr > F	R ² model	R ² ajustat	C(p)
ic 1,3	1	T6	-0,045**	15,05	0,0004	0,2638	0,2462	36,85
	2	P6	-0,021*	14,20	0,0005	0,4532	0,4265	19,08
	3	P5	0,029**	7,72	0,0083	0,5417	0,5073	11,84
	4	T9	0,001**	5,02	0,0308	0,5940	0,5523	8,38
	5	T7	0,001*	6,16	0,0176	0,6506	0,6046	4,47
ic 2,6	1	P6	-0,041**	16,63	0,0002	0,2836	0,2666	31,05
	2	T6	-0,017*	14,42	0,0005	0,4701	0,442	14,56
	3	P5	0,024*	8,09	0,0070	0,5593	0,5262	7,71
	4	T9	0,001**	4,07	0,0507	0,6009	0,5599	5,59
	5	T7	0,001*	4,48	0,0409	0,6429	0,5960	3,41
ic ½ BC	1	P6	-0,043**	14,97	0,0004	0,2628	0,2453	23,28
	2	T6	-0,019*	11,53	0,0015	0,4246	0,3966	11,39
	3	P5	0,001*	7,33	0,0099	0,5138	0,4773	5,74
	4	T9	0,001**	3,28	0,0779	0,5515	0,5055	4,50
	5	Rgl7	-1,1.10 ^{-4**}	3,26	0,0791	0,5869	0,5325	3,16
ic BC	1	Rgl6	-0,0002*	14,40	0,0005	0,2553	0,2376	19,3
	2	P5	0,001**	5,68	0,0219	0,3439	0,3140	14,1
	3	P6	0,001**	6,51	0,0146	0,4375	0,3953	8,8
	4	T9	0,030*	3,92	0,0547	0,4889	0,4375	6,7
	5	T7	-0,022*	5,49	0,0245	0,5534	0,4947	3,6
ic 1,3	1	început de stress	0,00188	34,24	<,0001	0,4433	0,4304	23,9
	2	deficit	-0,00309	11,10	0,0018	0,5597	0,5387	12,4
	3	T9	0,02680	6,57	0,0141	0,6205	0,5927	7,3
	4	T6	-0,02362	3,19	0,0819	0,6485	0,6133	6,0
ic 2,6	1	început de stress	0,00217	34,39	<,0001	0,4444	0,4315	17,7
	2	deficit	-0,00301	10,27	0,0026	0,5535	0,5323	8,2
	3	T9	0,02247	5,13	0,0288	0,6032	0,5742	4,9
ic ½ BC	1	început de stress	0,00211	26,30	<,0001	0,3795	0,3650	14,0
	2	deficit	-0,00311	8,51	0,0056	0,4841	0,4595	6,7
	3	T9	0,02064	3,12	0,0848	0,5205	0,4854	5,5
ic BC	1	P5678	0,0007	21,22	<,0001	0,3305	0,3149	21,9
	2	T9	0,0390	12,65	0,0009	0,4854	0,4609	9,4
	3	T6	-0,0250	5,23	0,0274	0,5437	0,5103	5,7
	4	deficit	-0,0018	2,74	0,1059	0,5729	0,5302	5,1

Notă: ic – indice de creștere.

parametric. O listă de variabile climatice au fost introduse succesiv în model, pentru a compara răspunsul seriilor și sensibilitatea lor. Compararea modelelor obținute s-a efectuat prin testul raportului de verosimilitate, și prin analiza semnificației parametrilor modelelor (c.f. Bouriaud et al. 2005, tabel 3). Astfel, s-a demonstrat că devierile de proporționalitate sunt influențate, în mod prioritar, de deficitul de apă din sol, variabile care caracterizează intensitatea și durata deficitului, ambele fiind foarte semnificative (tabelul 30). Influența deficitului de apă (secetă) se manifestează printr-o scădere mai mare a creșterii la nivelul de 1,3 m decât în altă parte a trunchiului, ceea ce aduce la o reducere mai mare a creșterii în suprafața de bază decât în volum sau biomasă.

Astfel, studiul a demonstrat că creșterea la nivel de 1,3 m este, pentru fag, un estimator biasat al productivității, deoarece seriile de la baza trunchiului sunt mai marcate de fenomenele climatice, și în particular, de secetă. O sensibilitate mai mare față de secetă la nivel de 1,3 m poate fi explicată prin faptul că începerea creșterii la fag este determinată de un semnal hormonal, care se difuzează din părțile somitale ale arborilor spre baza lui. Așadar, începerea creșterii este graduală, fiind mai precoce sus, înspre coronament, decât spre baza trunchiului. Monitorizarea rezervelor de apă din sol a arătat că, în aprilie, rezervele de apă din soluri sunt, după perioada de iarnă, la capacitate maximă sau aproape de maxim. Începutul sezonului de vegetație înregistrează, așa cum a fost demonstrat în capitolul II, o perioadă de creștere radială foarte activă și rapidă. Distribuția creșterii pe luni este dată de figura 6 din Bouriaud et al. (2004). Se poate vedea faptul că primele luni ale sezonului de vegetație au o importanță deosebită. Dacă seceta începe devreme, creșterea se va opri repede, iar inelul anual va fi subțire (1976 spre exemplu). Creșterea începând mai devreme sus pe trunchi, creșterea realizată va fi mai mare când arborele se va opri din cauza secetei. Un alt factor care poate să ducă la formarea unui inel mai subțire în părțile inferioare ale trunchiului este dat de principiul potrivit căruia elementele de bază construite prin fotosinteză sunt distribuite de sus, unde sunt produse, în jos. Astfel, dacă cantitățile asimilate nu sunt suficiente pentru a acoperi nevoile, ele vor fi oricum mai prezente în părțile superioare ale trunchiului decât jos.

Analiza fiziologică a fluctuației productivității. Analizele anterioare au demonstrat că creșterea fagului este afectată cel mai mult de secetă, dar că impactul este exagerat în seria de la 1,3 m, pentru că creșterea mai sus de trunchi nu este atât de sensibilă, și nu este redusă proporțional cu cea de la 1,3 m. Analiza discriminării izotopice $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ are drept scop de a studia în detaliu mecanismele pentru care seceta poate să afecteze creșterea și productivitatea, fiind alături de implementarea unui model de bilanț de carbon, modelul CASTANEA.

Tabelul 30 Compararea corelațiilor liniare observate între datele climatice sau între cele ale bilanțului de apă și seriile cronologice de creștere

	<i>Ic</i> suprafața (1,3 m)	<i>Ic</i> volum	<i>Ic</i> biomasa	<i>Ic</i> carbon
Temperatură iunie	-0,514**	-0,458*	-0,405*	-0,364*
Temperatură iulie	-0,337*	-0,469*	-0,409*	-0,252 ^{NS}
Precipitații iunie	0,509**	0,288 ^{NS}	0,184 ^{NS}	0,383*
Precipitații august	0,240 ^{NS}	0,332*	0,377*	0,259 ^{NS}
ETP iunie	-0,505**	-0,458*	-0,343*	-0,385*
Radiație iunie	-0,432*	-0,424*	-0,367*	-0,347*
Radiație septembrie	0,048 ^{NS}	0,310*	0,328*	0,222 ^{NS}
Data de început de stress	0,654***	0,549***	0,504**	0,543***
Număr de zile de stress	-0,609***	-0,519**	-0,501**	-0,421**
Deficit hidric	-0,661***	-0,561***	-0,546***	-0,512**

Nota: *Ic* – indice de creștere. ***, **, * - nivele de semnificație la $p < 0.001, 0.01, 0.05$. NS – nesemnificativ.

Motivul principal al variației discriminării izotopice (figura 24) a fost, potrivit corelațiilor, deficitul de apă din sol și variațiile rezervei de apă pe parcursul sezonului de vegetație (simulate de modelul CASTANEA). Valorile simulate sunt foarte strâns legate de indiciile dendrocronologice (tabelul 31 și 32). Acești coeficienți de corelație arată că transpirația nu este legată de indicii de discriminare. Acest rezultat nu trebuie să fie surprinzător, chiar dacă indicele de discriminare este considerat drept raportul dintre fotosinteză și cantitatea de apă evaporată. Potrivit modelului de Farquhar, discriminarea se face mai întâi prin conductanța stomatică. Acest fapt explică și corelația ridicată dintre indicele de discriminare și radiațiile sau deficitul de saturație de apă din aer, care influențează mult conductanța stomatică. Într-adevăr, potrivit lui Jarvis (1976) și Steward (1988), conductanța la nivel de coronament să poate exprima ca și conductanța maximă, înmulțită cu funcțiile reductoare din indicele foliar, dintr-un indice de rezervă de apă din solul, din temperatura aerului și din deficitul de saturație de apă din aer. Granier (2000a) a arătat că, conductanța coronamentului unui făget poate fi modelată ca o funcție din deficitul de saturație de apă din aer, și din radiațiile incidente, în condițiile în care rezerva de apă din sol nu este limitativă.

Variațiile simulate de fotosinteza anuală reproduc foarte bine variațiile indicelui de creștere radială (suprafața de bază), cu până la 43% din varianța explicată, dar numai 30% din creșterea volumică sau în biomasă. Legătura dintre variațiile indicelui de discriminare și fotosinteza este foarte bună, fiind tot în acord cu modelul Farquhar, chiar mai bună decât legătura cu indicii de creștere radială sau în volum.

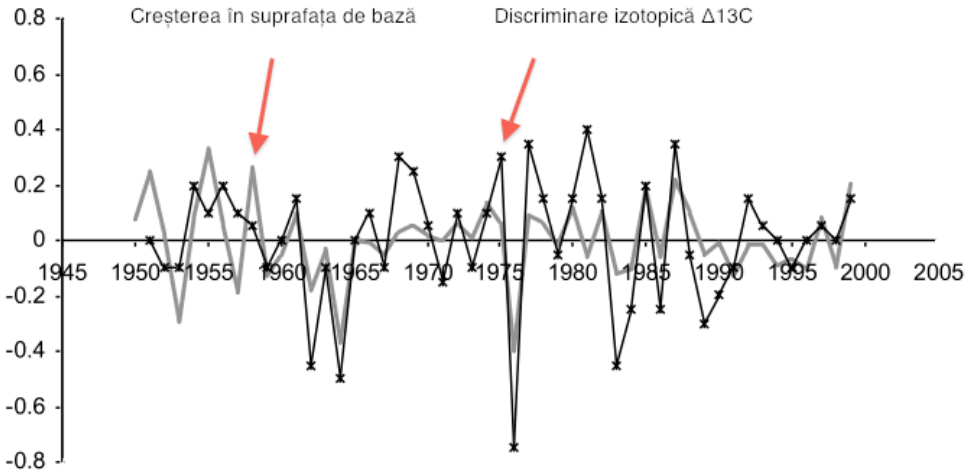


Fig. 24 Compararea valorilor anuale ale indicelui de creșterea radială și a valorilor de discriminare $\Delta^{13}\text{C}$

Tablelul 31 Corelația liniară dintre seriile dendrocronologice medii de creștere radială sau în volum și seria de discriminare izotopică, pe o fereastră constantă de 30 de ani

	Ic S 1,3m	Ic S 2,6m	Ic S $^{1/2}\text{BC}$	Ic S BC	Ic Volum	Ic Biomasa	Ic Carbon
r_{Pearson}	0,537	0,540	0,579	0,453	0,714	0,698	0,535
P	0,0001	0,0001	<,0001	0,0018	<,0001	<,0001	0,0002

Notă: Ic – indice de creștere, S - suprafața de bază, 1/2BC - nivelul intermediar între 2,6 m și baza coronamentului (notat BC).

5.4 Concluzii

Deși recunoscut ca fiind un parametru esențial al calității lemnului, densitatea inelului anual nu a fost studiată la specia fag, care are vasele distribuite în mod omogen în inelul anual. În acest studiu, s-a analizat variabilitatea **inter-anuală** a densității lemnului în legătura cu lățimea inelului, vârsta arborelui și variația climatului. Analiza s-a făcut pe un eșantion constituit din 30 de arbori din același arboret, a cărui vârstă era de aproximativ 55 de ani.

S-a dovedit că lățimea inelului variază mai mult decât densitatea lemnului. Relația dintre aceste două caracteristici a fost semnificativă și a fost foarte diferită

Tablelul 32 Comparație a corelațiilor obținute de seriile dendrochronologice de creștere radială, în volum, de discriminare izotopică și climat.

		Mai	Iunie	Iulie	August	567	678
Ic S 1,3m	P	0,278	0,509**	0,240	0,283	0,558***	0,496**
	T	-0,058	-0,514**	-0,337*	-0,056	-0,391*	-0,396**
	R	-0,135	-0,432*	-0,167	-0,279	-0,392*	-0,400*
	Dsat	-0,151	-0,663***	-0,576***	-0,383*	-0,607***	-0,605***
Ic Volum	P	0,199	0,288	0,156	0,332	0,381*	0,381*
	T	-0,081	-0,458*	-0,469*	-0,259	-0,477*	-0,534**
	R	-0,176	-0,424*	-0,199	-0,313*	-0,428**	-0,425**
	Dsat	-0,190	-0,618***	-0,612***	-0,486**	-0,619***	-0,646***
Ic Biomasă	P	0,184	0,184	0,146	0,377*	0,370*	0,405*
	T	-0,067	-0,405*	-0,409*	-0,248	-0,416*	-0,477*
	R	-0,197	-0,367*	-0,113	-0,316*	-0,364*	-0,354*
	Dsat	-0,218	-0,591***	-0,564***	-0,507**	-0,592***	-0,627***
Ic $\Delta^{13}C$	P	-0,078	0,458*	0,356*	0,318*	0,445*	0,580***
	T	-0,131	-0,411*	-0,374*	-0,209	-0,424*	-0,439*
	R	-0,044	-0,441*	-0,321*	-0,345*	-0,429**	-0,507**
	Dsat	-0,181	-0,637***	-0,648***	-0,469*	-0,642***	-0,661***

Notă: Ic – indice de creștere. ***, **, * - nivele de semnificație la $p < 0.001, 0.01, 0.05$. NS – nesemnificativ.

de la un individ la altul. De asemenea, răspunsul lățimii inelului la variația climatului a fost foarte diferit față de răspunsul densității lemnului. Lățimea a fost mai sensibilă la influența secetei, iar densitatea a fost mai legată de temperaturile și de precipitațiile din august. Într-adevăr, densitatea lemnului a fost mai influențată de climatul din ultima perioadă a sezonului de vegetație decât de creșterea radială, reflectată de lățimea inelului. O parte mare din variabilitatea densității lemnului a rămas ne-explicată, chiar cu ajutorul unui model complex de bilanț de apă. S-a propus ipoteza că o parte substanțială a determinării formării lemnului care controlează densitatea anuală se bazează pe mecanisme interne. Acest studiu a demonstrat, în sfârșit, o pregnantă diferențiere de la un individ la altul, care se manifestă nu numai printr-o densitate diferită, ci și printr-o relație climat/densitate specifică fiecărui arbore.

Relația dintre creștere în suprafața de bază și producție, exprimată prin creșterea în volum sau biomasă, a fost analizată asupra unui eșantion de 30 fagi aleși din vecinătatea sitului experimental CarboEuroflux. Arborii selectați au fost secționati la patru înălțimi diferite, de la care s-au luat discuri de lemn. Estimările

pentru creșterea în volum sau în biomasă au rezultat din aceste măsurători și nu din aplicarea unor modele biometrice. S-a realizat o comparație între creșterea radială la diferite înălțimi ale trunchiului. Analiza a demonstrat o diferență semnificativă de sensibilitate la climat între cele patru nivele de eșantionaj, potrivit căruia impactul secetei este mult mai pregnant la înălțimea de 1,3 m decât la baza coronamentului. Raportul dintre creșterea radială și creșterea în volum sau de biomasă variază în timp și s-a dovedit, de asemenea, a fi influențat de climat. Variațiile densității lemnului nu au fost suficient de mari ca să modifice semnificativ raportul dintre creșterea radială și producția de biomasă. Din acest studiu, s-a concluzionat că seriile dendrocronologice luate la nivel de 1,3 m sunt indicatori foarte buni, deoarece semnalul climatic este mai mare la această înălțime decât mai sus pe trunchi. Dar seriile dendrocronologice luate la 1,3 m nu permit o analiză a productivității, suficient de precisă, deoarece ele induc o eroare sistematică, prin sub-estimarea productivității în anii cu cantități mai reduse de ploi sau secetoși.

Analizele izotopice au arătat că creșterea radială este strâns legată de schimbări ale conductanței stomatice, care, la rândul ei, este foarte dependentă de variațiile rezervei de apă din sol. Acest rezultat explică sensibilitatea mare a fagului în raport cu seceta, care este resimțită când rezervele solului sunt prea mici pentru a susține transpirația potențială maximă, condusă de condițiile micro-meteorologice, și care este redusă prin ajustarea conductanței stomatice. Fotosinteza este direct dependentă de conductanța stomatică, care definește cantitățile de apă care pot fi schimbate cu aerul, dar și cantitățile de carbon care pot fi preluate.

6. Concluzii

6.1 Concluzii asupra ecologiei fagului

Factorul principal și cel aflat în atenția acestui studiu a fost, fără îndoială, aprovizionarea cu apă a arborelui și tot ceea ce o poate modifica: rezerva de apă din sol, adâncimea până la care se dezvoltă rădăcinile sau excesul de apă în sol. Chiar dacă seriile dendrocronologice luate la o înălțime de 1,3 m au tendința de a amplifica semnalul secetei, deficitul de apă rămâne factorul cel mai influent asupra variabilității inter-anuale a creșterii și a producției. Prin comparație, răritura a avut un efect mai moderat la scara arboretului, dar rămâne un factor major și cu efecte durabile. Valorile de discriminare izotopică sunt, în această privință, niște indicatori foarte buni pentru ceea ce se întâmplă la nivelul arborilor dominanți cu ocazia unei rărituri și care dovedesc impactul pozitiv și durabil al răriturii asupra productivității.

Așadar, productivitatea fagului pe soluri brune pare a fi determinată mai întâi de alimentarea cu apă și, numai într-o măsură mai redusă, de alimentarea cu azot. Pe solurile mai favorabile, intervențiile silvice s-au dovedit a fi mai intense, ceea ce conduce, înapoi, la o îmbunătățire globală a condițiilor de creștere. Altfel, productivitatea poate fi sporită o dată cu calitatea lemnului produs. Importanța intervențiilor s-a resimțit mai mult în condiții de secetă, în care s-a demonstrat că, cantitățile de apă disponibilă sunt mai mari în arboretele rărite, iar pierderile legate de temperatură sunt foarte limitate: doi factori foarte favorabili. Intervențiile silvice reprezintă cea mai bună cale de a influența nivelul de alimentare cu apă al arborilor, răriturile conducând la o reducere a cantității de apă interceptate de frunze (și deci de apă care ajunge în sol și este disponibilă creșterii) și la o creștere a cantităților de apă disponibile individual, fiind mai puțin arbori.

Un alt aspect subliniat prin aceste studii privind ecologia fagului este faptul că excesul de apă din sol, care este cunoscut ca fiind un factor negativ sau limitativ pentru această specie, nu a împiedicat arborii să aibă o rată de creștere și o calitate a lemnului acceptabile. Sigur că arborii care cresc pe un astfel de sol nu pot produce lemn din clasa de calitate cea mai mare (cu inele mai late de 4 mm după normele franceze CTBA). Generalizarea acestor rezultate la alte situri cere prudență, atâta timp cât mecanismele prin care excesul de apă influențează creșterea arborilor nu sunt suficient documentate.

În sfârșit, s-a demonstrat că densitatea lemnului nu este legată de creșterea

radială, așa că o creștere sporită nu se traduce printr-o reducere a proprietăților mecanice ale lemnului.

6.2 Analiza funcțională și modelarea productivității

Lucrarea a permis să se realizeze o sinteză asupra mai multor domenii de cercetare diferite, cu scopul de a înțelege cât mai bine mecanismele ce stau la baza determinării productivității fagului. Sigur, multe eforturi mai sunt necesare. Știm, în mod empiric, cum ar trebui să fie o silvicultură bună, dar tot mai sunt multe aspecte ne-explicate. Spre exemplu, știm să explicăm foarte bine cauzele care duc la reducerea creșterilor în anumiți ani, dar nu știm să explicăm de ce arborii cresc foarte bine în alți ani (ca în anul 2000, de exemplu).

În perioada actuală, când se pune tot mai mult accent pe rolul pădurii ca resursă naturală regenerabilă, creșterea producției de biomasă vegetală forestieră devine o preocupare primordială a silviculturii. Prin faptul că determină dinamica dezvoltării ecosistemelor forestiere, lucrările silvotehnice aplicate au un rol deosebit de important, care trebuie analizat și cuantificat. În această direcție s-a cuantificat influența unei rărituri asupra creșterii, productivității și bilanțului de carbon dintr-un fâget tânăr din nord-estul Franței. Răritura aplicată, sub raportul intensității și a modului de alegere al arborilor de extras, se încadrează în noul concept de silvicultură dinamică, aplicată în fâgetele din Franța. Analiza s-a bazat pe aplicarea a trei metode de evaluare: monitoringul creșterii radiale, inventarieri repetate și implementarea unui model de bilanț de carbon bazat pe procese fiziologice. Acest studiu a dovedit efectul benefic al răriturii aplicate pentru toți arborii din arboret, cu precădere asupra stimulării creșterii radiale a arborilor din etajul dominant. Intensificarea ratelor de creștere ale fiecărui arbore a permis o compensare a producției de biomasă la nivelul arboretului, aceasta menținându-se la nivelul arboretului martor sau chiar depășindu-l în condiții de secetă (în anul 2001). Acest efect, asupra productivității la nivel de arboret, se poate explica prin creșterea indicelui de eficiență fotosintetică al coronamentului. Aplicarea unui model de bilanț de carbon a dovedit că răritura nu a avut efect asupra fotosintezei, aceasta menținându-se la nivelul arboretului martor. În schimb, respirația (pierderea de carbon) a fost redusă substanțial. Așadar, arboretul în care s-a aplicat răritura a avut un bilanț de carbon pozitiv, mai ridicat față de arboretul martor, coroborat cu o productivitate mai mare în condiții de secetă.

Bibliografie

- Andr n O. & T. K tterer. 1997. ICBM – the introductory carbon balance model for exploration of soil carbon balances. *Ecological Applications*, 7: 1226-1236.
- Anten N.P.R., Schieving F., Medina E., Werger J.J.A. & P. Schuffelen. 1995. Optimal leaf area indices in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species at low and high nutrition availability. *Physiologia Plantarum*, 95: 541-550.
- Aussenac G. & J.C. Valette. 1982. Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L., *Quercus pubescens* Willd., et de divers pins dans le Mont Ventoux. *Annales des Sciences Foresti res*, 39: 41-62.
- Aussenac G. & A. Granier. 1988. Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 18(1): 222-231.
- Bachacou J. & N. D court. 1976. Etude de la comp tition dans des plantations r guli res   l'aide de variogrammes. *Annales des Sciences Foresti res*, 33: 177-198.
- Badeau V. 1995. Etude dendro cologique du h tre sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la gestion sylvicole. Th se de l'Universit  Henri Poincar  – Nancy I. 238 p + annexes.
- Baldocchi D.D. & P.C. Harley. 1995. Scaling carbon dioxide and water vapour exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment*, 18 : 1157-1173.
- Baldocchi D.D., Wilson K. & L. Gu. 2002. How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest - an assessment with the biophysical model CANOAK. *Tree Physiology*, 22: 1065-1077.
- Ball J.T., Woodrow I.E. & J.A. Berry. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions, in *Progress in Photosynthesis Research*. Proceedings of the VII International Photosynthesis Congress, edited by I. Biggens, pp. 221–224, Nijhoff, Norwell, Mass.
- Barbaroux C. 2002. Analyse et mod lisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compr hension de la croissance de deux esp ces feuillues. Th se de l'Universit  d'Orsay -Paris XI. 183 p + annexes.
- Bellehumeur C., Legendre P. & D. Marcotte. 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the scale of sampling units. *Plant Ecology*, 130: 175-209.
- Beyschlag W., Pfanz H. & R.J. Ryel. 1992. Stomatal patchiness in Mediterranean evergreen sclerophylls. *Planta*, 187: 546-553.
- Binkley D. & P Reid. 1984. Long term responses of stem growth and leaf area to thinning in a *Douglas-fir* plantation. *Canadian Journal of Forest Research*, 14: 656-660.
- Bouchon J. 1974. Use of Regionalized Variables in Forest Inventories. INRA France. IUFRO & SAF meeting, Syracuse, June 1974.
- Bouchon J., Delors J.M. & P. Rousseau. 1986. Comparaison de deux m thodes de cubage. *Revue Foresti re Fran aise*, 38: 47-54.
- Braun-Blanquet J.J. 1964. *Pflanzensoziologie*. 3e  dition. Springer-Verlag, Vienne, New-York, 865 p.
- Br da N. & K. Soudani. 2001. Analyse bibliographique des diff rentes m thodes de mesures du LAI en for t. Pr cis m thodologique   l'usage des utilisateurs. GIP-ECOFOR ed., 175 p. + annexes.
- Buckley T.N., Farquhar G.D. & K.A. Mott. 1999. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118: 132-143.
- Cook E.R., R.L. Holmes. 1996. Users Manual for Program ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research. University of Arizona, Tucson, USA.
- Cox P.M., Betts R.A. & Jones C.D. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408 : 184-187.

- Craig H. 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochemica and Cosmochimica Acta*, 12: 133-149.
- Davi H., Bouriaud O., Dufrière E., Soudani K., Pontailler J.Y., le Maire G., François C., Bréda N., Granier A. & V. le Dantec. 2006. Effect of aggregating spatial parameters on modelling carbon and water fluxes in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 139: 269-287.
- Décourt N. 1972. Tables de production provisoires pour l'Épicéa commun dans le Nord-Est de la France. *Annales des sciences forestières*, 29(1): 49-65.
- Dittmar C., Zech W. & W. Elling. 2003. Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. *Forest Ecology and Management*, 173: 63-78.
- Dufrière E., Davi H., François C., le Maire G., Le Dantec V. & A. Granier. **Modelling carbon and water cycles in a beech forest: Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE Ecological Modelling**, Volume 185, Issues 2-4, 10 July 2005, Pages 407-436.
- Dupouey J.-L. & G. Pignard. 2001. Quelques problèmes posés par l'évaluation des stocks et flux de carbone forestiers au niveau national. *Revue forestière française*, 53: 294-300.
- Duquesnay A. 1998. Changements de la composition foliaire et de la productivité des hêtraies dans le quart Nord-Est de la France entre 1970 et 1995, Teza de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 222 p.
- Duquesnay, A., Breda, N., Stievenard, M. & J.L. Dupouey. 1998. Changes of tree-ring $d^{13}C$ and water-use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France during the past century. *Plant, Cell and Environment* 21: 565-572.
- Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., Wirth V., Werner W. & D. Paulißen. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1-248.
- Epron D., Godard D., Cornic G. & B. Genty. 1995. Limitation of net CO_2 assimilation rate by internal resistances to CO_2 transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant Cell and Environment*, 18: 43-51.
- Evans J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, 78 : 9-19.
- Farquhar G.D., S. von Caemmerer & J.A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 149 : 78-90.
- Farquhar G.D. & S. von Caemmerer. 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, Vol. 12B, «Physiological Plant Ecology II». Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. & H. Ziegler (Eds). Springer Verlag, Berlin. pp 549-587.
- Field C. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximisation of carbon gain: Leaf age as a control on the allocation programme. *Oecologia*, 56: 341-347.
- Gauch H.G., Whittaker R.H. & T.R. Wentworth. 1977. A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *Journal of Ecology*, 65: 157-174.
- Givnish T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.
- Gower S.T., Kucharik C.J. & J.M. Norman. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} and Net Primary Production of terrestrial ecosystems. *Remote sensing Environment*, 70: 29-51.
- Graham J.S. & S.W. Running. 1984. Relative control of air temperature and water status on seasonal transpiration of *Pinus contorta*. *Canadian Journal of Forest Research*, 14: 833-838.
- Granier A. 1981. Etude des relations entre la section du bois d'aulé et la mase foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco). *Annale des Sciences Forestières*, 38(4): 503-512.
- Granier A., Bréda N., Biron P. & S. Vilette. 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116: 229-283.
- Granier A., Loustau D. & N. Bréda. 2000a. A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. *Annals of Forest Science*, 57: 755-765.
- Granier A., Ceschia E., Damesin C., Dufrière E., Epron D., Gross P., Lebaube S., Ledantec V., Le Goff N., Lemoine D., Lucot E., Ottorini J.M., Pontailler J.Y. & B. Saugier. 2000b. The carbon balance of a young beech forest. *Functional Ecology*, 14: 312-325.
- Guilley E., Hervé J.C., Huber F. & G. Nepveu. 1999. **Modelling variability of within-ring density compo-**

- nents in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influences of contrasting silvicultures on wood density. *Annals of Forest Science*, 56: 449-458.
- Guilley E. & G. Nepveu. 2003. Interprétation anatomique des composantes d'un modèle mixte de densité du bois chez le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.) : âge du cerne compté depuis la moelle, largeur de cerne, arbre, variabilité interannuelle et duraminisation. *Ann. For. Sci.* 60: 331-346.
- Harley P. C. & J. D. Tenhunen. 1991. Modelling the photosynthetic response of C3 leaves to environmental factors, in *Modelling Crop Photosynthesis - From Biochemistry to Canopy*, Spec. Publ. 19, edited by K. J. Boote and R. S. Loomis, pp. 17-39, Crop Sci. Soc. of Am., Madison.
- Holmes R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43: 69-78.
- Holmes, R.L., 1992. Dendrochronology Program Library, Instruction and Program Manual (January 1992 update). Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, USA.
- Hunt, R.E. & S.W. Running. 1992. Simulated dry matter yields for aspen and spruce stands in the North American boreal forest. *Canadian Journal of Remote Sensing*. 18: 126-133.
- Jabiol B. & J.-C. Gégout. 1992. Recommandations pour la description illustrée des sols. *Revue Forestière Française*, 18: 512-520.
- Jarvis P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Serie B* 273, 593-610.
- Jarvis P.G. & J.I.L. Morison. 1981. Stomatal control of transpiration and photosynthesis. In *Stomatal Physiology*. P.G. Jarvis and T.A. Mansfield (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp 247-279.
- Kimball J.S., Thornton P.E., White M.A. & S.W. Running. 1997. Simulating forest productivity and surface-atmosphere exchange in the BOREAS study region. *Tree Physiology*, 17: 589-599.
- Kramer P.J. & T.T. Kozlowski. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press, London. 810 p.
- Kull O. & P.G. Jarvis. 1995. The role of nitrogen in a simple scheme to scale up photosynthesis from leaf to canopy. *Plant Cell and Environment*, 18: 1174-1182.
- Lacointe A. 2000. Carbon allocation among tree organs : a review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 57: 521-533.
- Landsberg J.J. 1986. *Physiological Ecology of Forest Production*. Academic Press, London. 198 p.
- Landsberg J.J., Kaufmann M.R., Binkley D., Isebrands J. & P.G. Jarvis. 1991. Evaluating progress toward closed forest models based on fluxes of carbon, water, and nutrients. *Tree Physiology*, 9: 1-15.
- Lang A.R.G., McMurtrie R.E. & M.L. Benson. 1991. Validity of surface area indices of *Pinus radiata* estimated from transmittances of the sun's beam. *Agricultural and Forest Meteorology*, 57: 157-170.
- Law B.E., Cescatti A. & D.D. Baldocchi. 2001. Leaf area distribution and radiative transfer in open-canopy forests: implications for mass and energy exchange. *Tree Physiology*, 21: 777-788.
- Lebaube S. 2001. Bilan de carbone du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en conditions naturelles. Thèse de l'Université Henri Poincaré - Nancy I, 80 p + annexes.
- Lebourgeois F., Bréda N., Ulrich E. & A. Granier. 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees, Structure and Function*, 19(4): 385-401
- Le Tacon F. & F. Toutain. 1973. Variations saisonnières et stationnelles de la teneur en éléments minéraux des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica*) dans l'est de la France. *Annales des Sciences Forestières*, 30: 1-29.
- Leuschner C., Backes K., Hertel D., Schipka F., Scmitt U., Terborg O. & M. Runge. 2001. Drought responses at leaf, stem and fine roots levels of competitive *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Trees in dry and wet years*. *Forest Ecology and Management*, 149 : 33-46.
- Leuning R. 1990. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus Grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 17 : 159-175.
- Lévy G., Lefèvre Y., Becker M., Frochet H., Picard J.F. & P.A. Wagner. 1999. Les excès d'eau : influence sur la croissance des chênes. *Revue Forestière Française*, 51(2): 151-161.
- Lookingbill T.R. & M.A. Zavala. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment

- in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Sciences*, 11: 607-612.
- Mäkela A. & H. Valentine. 2001. The ratio of NPP to GPP : evidence of change over the course of stand development. *Tree Physiology*, 21: 1015-1030.
- Matern B. 1976. Om skattning av ovre hojden. (Summary: On estimating the dominant height). *Sveriges Skogsvårdsförbunds Tidskrift*, 74(1): 51-53.
- Medlyn B. 1998. Physiological basis of the light use efficiency model. *Tree Physiology*, 18: 167-176.
- Meerts P. 1997. Foliar macronutrient concentrations of forest understorey species in relation to Ellenberg's indices and potential relative growth rate. *Plant Soil*, 189: 257-265.
- Miller H.G. & J.D. Miller. 1976. Effects of nitrogen supply on net primary production in Corsican pine. *Journal of Applied Ecology*, 13: 249-256.
- Monteith J.L. 1994. Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agricultural and Forest Meteorology*, 68: 213-220.
- Mothe F., Duchanois G., Leban J.M. & G. Nepveu. 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois: une méthode de traitement des données aboutissant à la description synthétique et homogène des profils de cerne (programme CERD). *Annales des Sciences Forestières*, 55: 301-315.
- Nepveu G (1981b) Propriétés du bois de hêtre. In: Tessier du Cros E, Le Tacon F, Nepveu G, Pardé J, Perrin R, Timbal J (eds) *Le Hêtre*. INRA, Paris, pp 377-387.
- O'Hara K. 1988. Stand structure and growing space efficiency following thinning in an even-aged Douglas-fir stand. *Canadian Journal of Forest Research*, 18 : 859-866.
- O'Hara K. 1989. Stand growth efficiency in an Douglas-fir thinning trial. *Forestry*, 62: 409-418.
- O'Hara K., Lähde E., Laiho O., Norokorpi Y. & T. Saksala. 1999. Leaf area and tree increment dynamics on a fertile mixed-conifer site in southern Finland. *Annals of Forest Science*, 56: 237-247.
- Pan Y., Melillo J.M., Mac Guire A.D., Kiehl D.W., Pitelka L.F., Hibbard K., Pierce L.L., Running S.W., Ojima D.S., Parton W.J., Schimel D.S. & alți membrii VEMAP. 1998. Modeled responses of terrestrial ecosystems to elevated atmospheric CO₂: a comparison of simulations by the biogeochemistry models of the Vegetation/Ecosystem Modeling and Analysis Project (VEMAP). *Oecologia*, 114: 389-404.
- Picard J.-F. 1995. Évolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges. Premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann. For. Sci.* 52: 11-21.
- Ponton S., Dupouey J.-L., Bréda N., Feuillat F., Bodénès C. & E. Dreyer. 2001. Carbon isotope discrimination and wood anatomy variations in mixed stands of *Quercus robur* and *Quercus petraea*. *Plant, Cell and Environment*, 24: 861-868.
- Quentin C., Bigorre F., Granier A., Bréda N. & D. Tessier. 2001. Etude des sols de la Forêt de Hesse (Lorraine). Contribution à l'étude du bilan hydrique. *Etude et Gestion des Sols*, 8: 279-292.
- Rameau J.-C., Mansion D. & G. Dumé. 1989. Flore forestière française. Guide écologique illustré. I. Plaine et Collines. Institut pour le Développement Forestier et ENGREF (Eds). 1785 p.
- Reichstein M. 2001. Drought effects on ecosystem carbon and water exchange in three Mediterranean forest ecosystems - a combined top-down and bottom-up approach analysis. *Bayreuther Forum Ökologie*, 89. Thèse de doctorat de l'Université de Bayreuth, 150 pages.
- Reichstein M., Tenhunen J., Rouspard O., Ourcival J.M., Rambal S., Miglietta F., Peressottis A., Pecchiari M., Tirone G. & R. Valentini. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 8 : 999-1017.
- Rennolls, K. 1978. "Top height"; Its definition and estimation. *Comm. For. Rev.* 57(3): 215-219.
- Rouspard O., Gross P. & E. Dreyer. 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annales des Sciences Forestières*, 53: 243-254.
- Running S.W. & J.C. Coughlan. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*, 42: 125-154.
- Running S.W. & S.T. Gower. 1991. FOREST BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiology*, 9: 147-160.
- Ryan M.G. 1991. The effects of climate change on plants respiration. *Ecological Application*, 1: 157-167.

- Saugier B. 1999. Bilan carboné des écosystèmes forestiers. Revue Forestière Française, Numéro spécial « Fonctionnement des Arbres et Ecosystèmes forestiers », 2: 239-253.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K. & T. Kira. 1964a. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analyses. Japanese Journal of Ecology, 14: 97-105.
- Shinozaki K., Yoda K., hozumi K. & T. Kira. 1964b. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. Japanese Journal of Ecology, 14: 133-139.
- Schober R. 1972. Die Rotbuche. Frankfurt-am-Main, Sauerländer's Verlag. 333 p.
- Schulze E.-D., Lange O.L., Evenori M., Kappen L. & U. Bushbom. 1980. Long-term effects of drought on wild and cultivated plants in the Negev Desert. II. Diurnal patterns of net photosynthesis and daily carbon gain. Oecologia, 45: 19-25.
- Spieker H., Mielikäinen, Köhl M. & J. Skovsgaard. 1996. Growth trends in European forests. Studies from 12 countries. European Forest Institute Report n°5. Springer-Verlag, Berlin,. 372 p.
- Stewart J.B. 1988. Modelling surface conductance of pinr forest Agricultural and Forest Meteorology, 43: 19-35.
- Tans, P.P. & W.G. Mook. 1980. Past atmospheric CO₂ levels and the ¹³C/¹²C ratios in tree rings. Tellus 32, 268-283.
- Thornton P. 1998. Biome-BGC : Chapter 3, Description of a numerical simulation model for predicting the dynamics of energy, water, carbon, and nitrogen in a terrestrial ecosystem. Thèse de l'Université de Montana.
- Valentine H.T. 1999. Estimation of the net primary productivity of even-aged stands with a carbon-allocation model. Ecological Modelling, 12: 139-149.
- VEMAP Members 1995. Vegetation/Ecosystem Mapping and Analysis Project (VEMAP): A comparison of biogeography and biogeochemistry models in the context of global change. Global Biogeochemical Cycles 9: 407-437.
- Vose J.M. & H. Lee Allen. 1988. Leaf area, stemwood growth, and nutrition relationships in Loblolly Pine. Forest Science, 34: 547-563.
- Walter J.-M. & C. Grégoire Himmler. 1996. Spatial heterogeneity of a Scots pine canopy: an assessment by hemispherical photographs. Canadian Journal of Forest Research, 26: 1610-1619.
- Walters, M.B. & P.B. Reich. 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. 1. Photosynthesis and growth. Tree Physiol. 5: 159-172.
- Wang Y.P. & P.G. Jarvis. 1990. Description and validation of an arary model - MAESTRO. Agricultural and Forest Meteorology, 51: 257-280.
- Waring R.H., G.B. Pitman. 1985. Modifying lodgepole pine stands to change susceptibility to mountain pine beetle attack. Ecology 66(3): 889-897.
- Watson D.J. 1947. Comparative physiological studies in the growth of field crops. I: Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. Annals of Botany, 11: 41-76.
- White M.A., Thornton P.E. & S.W. Running. 1997. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. Global Biogeochemistry Cycles, 11: 217-234.
- Zhang S.Y., Eyono Owoundi R., Nepveu G., Mothe F. & J.-F. Dhôte. 1993. Modelling wood density in European oak (*Quercus petraea* L. and *Quercus robur* L.) and simulating the silvicultural influence. Canadian Journal of Forest Research, 23: 2587-2593.
- Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E. & F. Martin. 2001. Fate of nitrogen released from ¹⁵N-labeled litter in European beech forests. Tree Physiology, 21: 153-162.

Résumé

Analyse fonctionnelle de la productivité du hêtre: influences des conditions de milieu, de la structure du peuplement et du couvert, effets de l'éclaircie

La forêt domaniale de Hesse sert de support depuis 1996 à des mesures continues de flux de carbone et d'eau échangés à l'échelle du couvert entre les peuplements de hêtre et l'atmosphère dans le cadre des programmes Euroflux puis Carboeuroflux. Ces programmes ont pour objectif de quantifier la force de puits de carbone que représentent les forêts, ainsi que d'en connaître les variations en liaison avec celles du climat.

L'un des objectifs de la thèse était de quantifier et d'analyser, à l'échelle d'environ une centaine d'hectares, la variabilité spatiale des principaux facteurs à même d'influencer la productivité, et d'en étudier les effets en s'appuyant sur les mécanismes de la croissance mis en jeu. Les effets du climat ont été abordés par une étude dendrochronologique en complément des observations réalisées pendant les travaux de thèse et s'appuyant sur une collection de placettes.

Les mesures réalisées ont permis de confirmer l'existence de variations de la richesse trophique, mais les productions observées n'y ont pas été sensibles, ce qui corrobore l'idée d'une grande plasticité du hêtre. De même, bien que la structure du couvert ait été l'une des caractéristiques les plus variables, son influence sur les productions observées ne s'est que faiblement manifestée, ce que confirment les modèles mécanistes employés. L'alimentation en eau aura donc été un dénominateur commun majeur aux études de productivité réalisées sur la collection de placettes, ou rétrospectivement par dendrochronologie. Son influence s'est manifestée entre placettes de suivi soit au travers de la réserve utile -bien que celle-ci soit très élevée sur le site- mais seulement lors de l'année 2001 modérément sèche, soit au travers des excès temporaires d'eau (nappe perchée hivernale) entraînant un retard dans la feuillaison ainsi qu'une croissance plus faible.

Enfin une éclaircie pratiquée sur une partie du dispositif un an avant le début du suivi de croissance a permis de mettre en évidence à la fois la vigueur de la réponse du hêtre quelle que soit la position sociale des individus, la durabilité de ses effets (d'après les estimations de l'efficacité d'utilisation de l'eau) ainsi que

l'étonnante rapidité de la fermeture du couvert.

Mots Clés: *Fagus sylvatica L.*, production, couvert, variabilité spatiale, bilan de carbone, bilan hydrique, modélisation, éclaircie

Summary

Functional analysis of beech productivity: effects of site conditions, of stand and canopy structure, thinning effects

Carbon and water fluxes exchanged at canopy scale between beech stands and the atmosphere are being monitored since 1996 at the Hesse State Forest within the context of Euroflux and now Carboeuroflux programs. These programs were settled to quantify the carbon sink strength of forest ecosystems and to analyze its sensitivity to climate fluctuations.

One of the aims of the Ph. D. was to quantify and analyze the spatial variability at the scale of ca. 100 ha of the main factors having potential influence on productivity, and to study their effects considering the growth processes they involve. Climate effects were studied apart in a dendrochronological study.

Measurements realized revealed the existence of soil nutrient properties variations within the experimental site, but the observed productions were not sensitive to it so far, confirming the great plasticity of beech trees. Canopy characteristics were found to show one of the greatest spatial variability, but did neither have a link with observed production variations as confirmed by process-based simulations. Thus, water supply was the main driving factor for production as underlined by both field and dendrochronological approaches. Its influence was observable between growth monitoring plots, acting through soil water reserve even if the reserves are at high level among the site (only during the year 2001 that was moderately dry) and through soil water excess (temporary ground water table) that induced a delay in bud burst and a decrease of annual growth.

Keywords: *Fagus sylvatica L.*, production, canopy, spatial variability, carbon balance, water balance, modelisation, thinning

Articole publicate din teza de doctorat

Anexa 1

Bouriaud O., Soudani K. and N. Bréda. 2003. Leaf area index from litterfall collection: impact of specific leaf area variations within a beech stand. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 29 (3): 371-380.

Bouriaud O., Bréda N., Le Moguédec G. and G. Nepveu. 2004. Modeling variability of wood density in *Fagus sylvatica* Liebl. as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees*, 18 (3): 264-276.

Anexa 3

Bouriaud O., Bréda N., Dupouey J.-L. and A. Granier. 2005. Is ring width a reliable proxy for stem biomass increment? A case study in European beech. *Canadian Journal of Forest Research*, 35 (12): 2920-2933.

Anexa 4

Davi H., Bouriaud O., Dufrêne E., Soudani K., Pontailier J.Y., le Maire G., François C., Bréda N., Granier A. and V. le Dantec. 2006. Effect of aggregating spatial parameters on modelling carbon and water fluxes in forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 139: 269-287.

Leaf area index from litter collection: impact of specific leaf area variability within a beech stand

O. Bouriaud, K. Soudani, and N. Bréda

Abstract. Litter fall collection is a direct method widely used to estimate leaf area index (LAI) in broad-leaved forest stands. Indirect measurements using radiation transmittance and gap fraction theory are often compared and calibrated against litter fall, which is considered as a reference method, but few studies address the question of litter specific leaf area (SLA) measurement and variability. SLA (leaf area per unit of dry weight, m^2g^{-1}) is used to convert dry leaf litter biomass (gm^{-2}) into leaf area per ground unit area (m^2m^{-2}). We paid special attention to this parameter in two young beech stands (dense and thinned) in northeastern France. The variability of both canopy (closure, LAI) and site conditions (soil properties, vegetation) was investigated as potential contributing factors to beech SLA variability. A systematic description of soil and floristic composition was performed and three types of soil were identified. Ellenberg's indicator values were averaged for each plot to assess nitrogen soil content. SLA of beech litter was measured three times during the fall in 23 plots in the stands (40 ha). Litter was collected bimonthly in square-shaped traps (0.5 m^2) and dried. Before drying, 30 leaves per plot and for each date were sampled, and leaf length, width, and area were measured with the help of a LI-COR areameter. SLA was calculated as the ratio of cumulated leaf area to total dry weight of the 30 leaves. Leaves characteristics per plot were averaged for the three dates of litter collection. Plant area index (PAI), estimated using the LAI-2000 plant canopy analyser and considering only the upper three rings, ranged from 2.9 to 8.1. Specific leaf area of beech litter was also highly different from one plot to the other, ranging from 150 to 320 cm^2g^{-1} . Nevertheless, no relationship was found between SLA and stand canopy closure or PAI. On the contrary, a significant relationship between SLA and soil properties was observed. Both SLA and leaf area had the lowest values in the most hydromorphic soil with the highest nitrogen content. On the other hand, the highest values of SLA and leaf area were observed on the plots with the lowest nitrogen content. This spatial variability of SLA was taken into account to estimate LAI from litter collected at eight plots. For our study site, we conclude that neglecting SLA spatial variability is at the source of 8–24% error in the calculation of LAI.

Résumé. La collecte de litière est une méthode largement employée pour estimer l'indice foliaire (LAI) des peuplements feuillus. Les méthodes indirectes basées sur l'inversion du modèle de Poisson de distribution des transmittances ou des fractions de trouées, sous sa forme simple ou modifiée, sont souvent calibrées et comparées à la collecte de litière, qui est considérée comme une méthode de référence. Peu d'études ont porté sur la mesure de la surface spécifique des feuilles de litière (« specific leaf area », SLA) et sa variabilité. Le SLA (surface de feuille par unité de masse, m^2g^{-1}) est utilisé pour convertir la masse sèche des échantillons de feuilles (gcm^{-1}) en surface de feuilles par unité de surface de sol (m^2m^{-2}). Nous avons apporté une attention particulière à ce paramètre dans un jeune peuplement de hêtre (dense et éclairci) dans le nord-est de la France. La variabilité de la structure de la canopée (ouverture du couvert, indice foliaire LAI) et des conditions locales du milieu (propriétés du sol, végétation) ont été investiguées comme facteurs pouvant potentiellement contribuer à la variabilité du SLA du hêtre. Une description systématique du sol et de la végétation herbacée a été réalisée, et trois types de sol ont été identifiés. Les coefficients ont été calculés sur chaque point afin d'estimer la quantité d'azote du sol disponible. Le SLA du hêtre a été estimé à trois reprises durant la chute des feuilles sur 23 placettes dans le peuplement (40 ha). La litière a été collectée toutes les deux semaines dans des bacs de $0,5\text{ m}^2$ et séchée. Avant séchage, 30 feuilles par placette et par date ont été échantillonnées et les caractéristiques telles que longueur et surface élémentaire foliaire, ont été mesurées à l'aide d'un planimètre LI-COR. Le SLA est calculé comme le rapport de la surface cumulée des 30 feuilles sur leur masse. Les caractéristiques de feuilles ont été calculées en moyenne sur les trois dates de ramassage. L'indice foliaire, estimé à l'aide de l'analyseur du couvert LAI-2000 en conservant les trois anneaux supérieurs, varie entre 2,9 et 8,1. Le SLA de la litière du hêtre est également très variable d'un point de mesure à un autre, allant de 150 à 320 cm^2g^{-1} . Néanmoins aucune relation n'a été trouvée entre le SLA et l'ouverture du couvert ou le LAI. Au contraire, une relation

Received 31 May 2002. Accepted 24 January 2003.

O. Bouriaud and N. Bréda.¹ Unité Mixte de Recherche en Écologie et Écophysiologie forestière, Centre de Recherches Forestières de Nancy, Équipe Phytoécologie Forestière, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), 54280 Champenoux, France.

K. Soudani. Département d'Écophysiologie Végétale, Laboratoire Écologie Systématique et Évolution (ESE, UPRESA 8079), Université Paris-Sud XI, 91405 Orsay CEDEX, France.

¹Corresponding author (e-mail: Breda@nancy.inra.fr).

significative entre le SLA et les propriétés du sol a été observée. SLA et la surface élémentaire foliaire prennent les valeurs les plus faibles sur le type de sol le plus hydromorphe, possédant aussi la plus forte teneur en azote. A l'opposé, les plus fortes valeurs de SLA et de surface foliaire élémentaire ont été mesurées sur les placettes possédant la plus faible teneur en azote. La variabilité spatiale du SLA a été prise en compte dans le calcul du LAI à partir des collectes de litière sur huit placettes. Dans le cas de notre site, nous concluons que la non prise en compte de la variabilité spatiale du SLA est à la source d'erreurs allant jusqu'à 8–24 % dans le calcul ponctuel du LAI.

Introduction

It is now largely recognised that leaf area index (LAI), defined as the total one-sided area of leaves per unit ground surface area (Watson, 1947; Lang et al., 1991), is a key parameter describing canopy structure, driving both gas fluxes (water and CO₂) and energy. It has therefore been quantified in most forest ecophysiological experiments and is studied by itself, since it describes the canopy–atmosphere interface (Ehleringer and Field, 1993). The indirect methods used to estimate LAI on large areas or numerous plots are faced with problems of intrinsic assumptions violation, such as the non-randomness of the spatial distribution of leaves, and are for that reason often compared or calibrated against leaf litter collection for broad-leaved species (Chason et al., 1991; Dufréne and Bréda, 1995). This commonly used approach consists of measuring leaf mass and calculating LAI from the ratio of leaf mass to leaf area (Aber, 1979). There are several ways to assess leaf mass, either by allometric relationships or by collecting leaf litter fall. Concerning this last method, the only assumption made is that the collectors obtain a random sample of the overlying leaves (Chason et al., 1991). The success of this direct method, especially for broad-leaved species, can be explained by the relatively moderate amount of labour involved. In this method, the total dry weight of leaves collected within traps of known dimensions is converted into area using a species-specific leaf area to dry weight ratio, specific leaf area (SLA, in m²·g⁻¹). As the SLA determination is the harder step in the direct LAI measurement, it is generally determined on a subsample of collected leaves and is applied during the whole leaf-fall period or even for different years, as in the studies reported by Neumann et al. (1989) and Chason et al. (1991).

Few studies have examined the effects of in situ spatial and temporal variability of SLA on LAI estimation. However, it has been known for a long time that leaf morphological characteristics may change with resource availability (Jurik, 1986; Walters and Reich, 1989; Castro-Diez et al., 1997). In beech stands, Aussenac and Ducrey (1977) and Cermak (1998) reported a strong SLA vertical gradient that was related to the cumulated LAI profile from the top to the bottom of the crowns. The strong leaf differentiation resulting in morphological adaptation to available light leads to the determination of so-called sun and shade leaves already observed on several species (e.g., Abrams and Mostoller, 1995). At the largest scales, canopy SLA was reported to decrease with a decrease in water availability (Jose and Gillespie, 1997; Hobbie, 2000) or nutrient resource (Coyne and van Cleve, 1977). These results

established on green leaves address the question of litter SLA variability. We hypothesized that such environmental effects may also be found on litter SLA, particularly those concerning soil conditions and canopy structure. The aims of our study are thus to (i) describe the spatial variability of beech SLA in two pure even-aged beech stands, (ii) identify the influences of both soil moisture or nutrient regime and stand canopy structure characteristics on SLA, and (iii) quantify the consequences of the observed variability on LAI calculated from litter collection.

Materials and methods

Site description

The study was conducted in the Hesse State Forest, located in the east of France in the eastern side of the plateau of Lorraine (48°40'N, 7°05'E, altitude 300 m above sea level). The climate is semicontinental, with average annual temperature of 9.2°C and average annual rainfall of 820 mm. The experimental site was composed of two adjoining stand management units named P217 and P218 covering 45 ha, treated as high forest. Both stand units have the same age (35 years) and are composed mainly of beech (*Fagus sylvatica* L.), which represents 75% of the total basal area, hornbeam (*Carpinus betulus* L.), sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.), and silver birch (*Betula pendula* L.). Stand P217 was thinned by foresters during the winter of 1998–1999, resulting in the removal of 20–25% of the total basal area, mainly involving trees from the upper diameter classes. Stand density in 2000 was 4473 and 4957 stems·ha⁻¹ for P217 and P218, respectively. The total basal area in the thinned stand P217 was 21.6 m²·ha⁻¹, and dominant height ranged from 10.7 to 15.5 m (mean = 13.9 m). In the unthinned stand P218, total basal area was 23.9 m²·ha⁻¹, and dominant height ranged from 7.2 to 16.4 m (mean = 13.7 m).

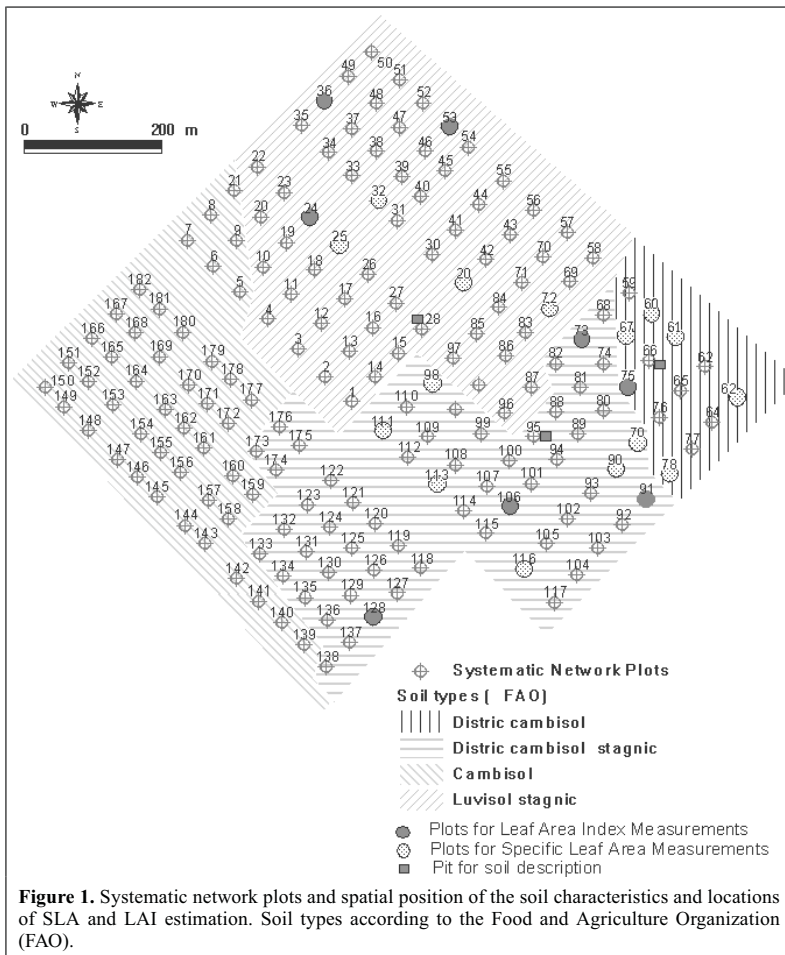
Soil and vegetation description

A systematic network of 182 plots measuring 50 × 50 m was created in 1998 to describe soil and understory vegetation within the stands (Figure 1). The centre of each plot was marked with a white stake. An exhaustive phytosociological relevé of species was carried out in 1999 within a circle of radius 12 m centred on each plot (plot area 452 m²). The relevés were used to compute Ellenberg's indicator values (IV) for each plot (Ellenberg et al., 1992). Plot average IVs were calculated for the four cited factors as the mean of IVs given for every

species present within the plot for which IV was not zero. Briefly, the Ellenberg IV provides quantitative estimates of soil factor influence on about 3000 vascular plants of Central Europe. The factors we considered in our analysis characterize soil nitrogen availability (N), soil moisture (F), soil reaction (R), and light (L). The IVs range from 1 to 9 (except 1 to 10 for F), reflecting species ecological behaviour and preferences. For one given species, a low IV value indicates the species preference for low availability of the studied factor, e.g., light, water, or nitrogen. Several studies already focused on the Ellenberg IV validity at the scale of large ecological gradients (Ter Braak and Gremmen, 1987; Hawkes et al., 1997; Diekmann and Falkengren-Grerup, 1998; Schaffers and Sykora, 2000) and at the scale of a forest unit (Kirby and Thomas, 2000). In a study conducted in northeastern France, Thimonier et al. (1992) and Thimonier (1994) observed that N-Ellenberg IV was sensitive enough to reveal changes in soil

eutrophication caused by aging of stands and deposition of atmospheric nitrogen.

Soil description was performed in 1999 from drill observations following a sampling frequency of one sample every two lines on the grid. For each sampled point, texture, thickness, and stone content of each soil horizon were observed. Depth to the groundwater table was recorded according to an assessment of oxydo-reduction spots in the clay layer. The parent material is sandstone, and soil type was intermediate between a luvisol and a stagnic luvisol according to the Food and Agriculture Organization (Granier et al., 2000a; 2000b). The humus at both stands was of the oligo-mull type. Three soil types were identified from field observations: dystric cambisol (DC), dystric cambisol stagnic (DCS), and luvisol stagnic (LVS). The main differences among types were the depth at which a silt-clay layer appears and the degree of wintery water excess, as revealed by oxydo-reduction spots. A



complete description of the three soil types is given in Quentin et al. (2001).

Indirect plant area index measurements

Plant area index (PAI) and canopy openness (CO), defined as gap fractions averages over the whole hemisphere, were estimated using the LAI-2000 plant canopy analyser (LI-COR, Inc., Lincoln, Nebr.). Measurements were performed in mid-June of 2000 as maximum leaf expansion was achieved. Two intercalibrated sensors were used, one for below-canopy transmittance measurements, and the other at the top of a 22 m high scaffolding tower set up in the middle of the stands for the above-canopy incident diffuse radiation measurements. The two acquisitions were synchronized between the two operators using walkie-talkies. A view cap of 180° was adapted on both sensors to mask the operator, and two measurements were performed on each plot, in the east and west directions. To avoid direct sunlight, measurements were performed at sunset and sunrise. PAI values were calculated with C2000 software (LI-COR, Inc.) using the three upper rings of each sensor. According to Fassnacht et al. (1994), Dufrière and Bréda (1995), and Planchais and Pontailleur (1999), PAI values estimated using the three upper rings of the LI-COR, Inc. sensor were close to those obtained using direct techniques such as litter collection or allometry.

SLA measurements

A subsample of 23 plots was stratified from the grid according to soil types and PAI (LI-COR, Inc.) spatial variability to test both soil properties and canopy structure effects on litter SLA. These plots are representative of the variability that may be encountered on the 45 ha of the two stand units (see **Table 1** for more details). The plots chosen are mainly located in the two young beech stands (P217 and P218). Measurements were also made in one plot located in an older stand (P221) close to P217 from the point of view of dendrometrical and soil conditions (45 years old, density 4500 stems·ha⁻¹, total basal area 28 m²·ha⁻¹).

To take into account possible temporal variability of SLA during the fall, leaf litter was collected three times (biweekly), on days of the year (DOY) 291, 304, and 325, from November to December. Leaf litter was collected within self-made square-

shaped (0.5 m²) traps. The bottom of the trap is self-draining, thus avoiding leaf decomposition. For each date and trap, a subsample of 30 leaves was randomly selected for SLA measurement. Leaf area was measured with the help of a leaf area meter (Licor 3000, LI-COR, Inc.) with a conveyor system (Licor 3050, LI-COR, Inc.). Individual leaf area, length, and width were recorded. The sampled leaves were then dried at 60°C to a constant weight (2 days) and weighed at the nearest 0.001 g.

Direct LAI estimates from litter collection

To properly measure leaf litter biomass, eight of the 23 plots were equipped with four additional traps located in the four cardinal directions, 4 m far from the plot centre. These eight plots were used to evaluate the impact of the SLA spatial variability on LAI calculation from litter collection. These eight plots for litter biomass monitoring were selected to screen the maximum variability of stem density and PAI found within the 23 plots and included all three soil types identified (**Table 1**). The subsample of leaves selected for SLA measurement was collected exclusively from the central trap for consistency of sampling among the 23 plots. Leaves collected in the four other traps were conditioned for dry mass measurements as detailed previously.

Testing the impact of the observed SLA variability on the LAI estimation

To test if the spatial variability of SLA has a significant effect on LAI calculation from litter fall, LAI estimations were implemented on the eight plots equipped with five traps according to four procedures. These procedures differ in the SLA employed to convert leaf biomass to leaf area. For the first procedure, the litter collected and dried at one date is converted using the date- and plot-specific SLA. This is the most accurate procedure and is referred to as 1-exact LAI (procedure 1). We then tested the impact of the temporal variability negligence by converting the total dry mass of litter collected during the three dates with the plot-specific SLA averaged over the three dates (referred to as 2-time neglected, or procedure 2). The between-plot variability was tested by converting the litter collected time by time (date per date) with date-specific SLA averaged over the eight plots: we used the same SLA for every plot, calculated

Table 1. Characteristics of beech litter leaves during the fall.

	SLA (cm ² /g)				Avg. leaf area (cm ²)	Avg. leaf weight (mg)
	DOY 291	DOY 304	DOY 325	Avg.		
Mean	230a	209a	253b	232	23.00	101.00
Min.	153	155	199	190	19.00	73.00
Max.	358	283	319	321	27.00	143.00
SE	12	6	5	6	0.50	3.00
CV (%)	24.00	14.80	9.80	12.40	10.30	20.50
No. of plots	23	23	22	68	68	68
No. of leaves	2070	2070	1980	6120	6120	6120

Note: Means followed by a different letter are significantly different at $p = 0.05$ according to the Tukey test. CV, coefficient of variation; SE, standard error.

at each date (referred to as 3-plot neglected, or procedure 3). Lastly, the coarse LAI (referred to as 4-coarse, or procedure 4) was calculated by averaging the SLA over both dates and plots.

Statistical analysis

Statistical analyses were conducted using SAS software (SAS Institute Inc., 1988). Assessment of spatial variability of SLA and morphological leaf characteristics was based on the coefficient of variation statistic as a normalized measure of the relative dispersion of each variable. General linear model ANOVA (Proc GLM of SAS software) was used to examine mean differences and interactions between leaf characteristics or Ellenberg IV and soil types. Means grouping was realised using the Tukey test, with significant differences at $p = 0.05$. The degree of correlation between leaves and soil or stand characteristics was assessed using Pearson's coefficient of correlation (r). The level of statistical significance was determined for a two-tailed P -value level of 5%. A stepwise regression (Proc reg of SAS software) was fitted to the 23 plots between soil and leaf characteristics to evaluate sources of SLA between-plot variability.

Results

Temporal and spatial variability of SLA

Descriptive statistics of SLA measurements and the average characteristics of leaf size and weight for each of the three collection dates are given in **Table 1**. SLA was on average 230 ± 11 , 209 ± 6 , and $253 \pm 5 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ (± 1 standard error) for DOY 291, 304, and 325, respectively (18 Oct., 31 Oct., and 21 Nov.). For the three dates, average SLA was $232 \pm 3 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$. Multiple comparison of means (according to the Tukey test at a significance level of 0.05) shows that the SLA measured on DOY 291 was significantly lower ($P = 0.0021$) than that measured on DOY 325. In our site, the period of leaf fall for beech ranges from mid-September to the end of November.

Spatial variability of SLA was quantified at each collection date as the coefficient of variation calculated among the 23 plots. Coefficients of variation were 24.0, 14.8, and 9.8% on DOY 291, 304, and 325, respectively. On average over the three dates, the coefficient of variation was 12.4%, which is quite high considering the spatial observation scale. The maximum of between-plot variability occurred during the first collection date, where 32% of the total amount of litter was obtained.

In the following we attempt to explain this spatial variability, according to canopy structure and soil properties. As the plot locations were chosen according to a PAI gradient that was as large as possible, the PAI ranged from 2.9 to 8.1, as shown in **Table 2** and **Figure 2**. No significant influences of PAI ($r =$

Table 2. Characteristics of plots chosen for SLA and LAI estimations, including soil type, plant area index (PAI), and litter specific leaf area (SLA) averaged among the three collection dates.

Plot No.	Soil type*	PAI ($\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$)	SLA ($\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$)	Thinned [†]	No. of traps	Measurements on litter
72	LVS	4.64	219	Yes	1	SLA
25	LVS	5.98	188	No	1	SLA
35	LVS	6.73	211	No	5	SLA, LAI
29	LVS	6.91	207	No	1	SLA
53	LVS	7.52	291	No	5	SLA, LAI
32	LVS	7.79	210	No	1	SLA
24	LVS	7.89	210	No	5	SLA, LAI
91	DC	2.88	211	Yes	5	SLA, LAI
78	DC	4.24	186	Yes	1	SLA
75	DC	4.67	275	Yes	5	SLA, LAI
63	DC	4.72	264	Yes	1	SLA
60	DC	4.89	229	Yes	1	SLA
61	DC	5.50	216	Yes	1	SLA
79	DC	6.47	214	No	1	SLA
106	DCS	4.54	218	Yes	1	SLA
67	DCS	4.55	228	Yes	1	SLA
73	DCS	4.72	259	Yes	5	SLA, LAI
111	DCS	5.49	222	Yes	1	SLA
98	DCS	5.66	210	Yes	1	SLA
128	DCS	5.66	230	No	5	SLA, LAI
116	DCS	6.60	321	Yes	5	SLA, LAI
90	DCS	7.63	272	No	1	SLA
113	DCS	8.09	238	No	1	SLA

*DC, dystic cambisol; DCS, dystic cambisol stagnic; LVS, luvisol stagnic.

[†]Indicates if sampled stands were thinned in 1999 or not.

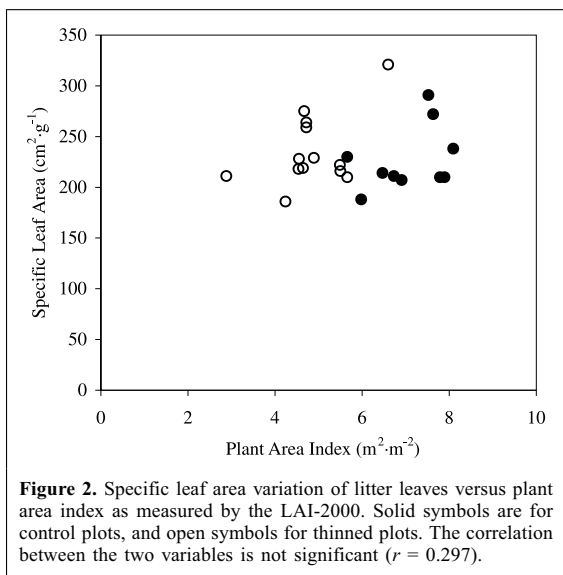


Figure 2. Specific leaf area variation of litter leaves versus plant area index as measured by the LAI-2000. Solid symbols are for control plots, and open symbols for thinned plots. The correlation between the two variables is not significant ($r = 0.297$).

0.297) or canopy openness (CO) ($r = -0.19$) were observed on SLA. PAI and CO did not correlate with average leaf area ($r = -0.23$ and 0.185 , respectively) or leaf weight ($r = -0.28$ and 0.237 , respectively) (**Figure 2**). The plots were gathered in a second step in two groups: thinned (from P217) and unthinned (from P218). No significant difference was pointed out between these two groups for SLA (ANOVA: $F(1,21) = 0.12$, $P = 0.72$) or leaf weight and leaf area ($P = 0.19$ and 0.27 , respectively). These results indicate that the morphological characteristics of leaf litter are not influenced by canopy structure, even after a thinning.

Relations with soil properties

The soil properties of the 23 studied plots, related to water and nitrogen, and Ellenberg's indicator values averaged by soil types are presented in the **Table 3**. The soil chemical analyses indicate differences in nitrogen content, which is in agreement with the estimated N-Ellenberg IV, which is significantly different for the three soil types ($P = 0.0164$). According to

hydraulic properties, the three soils exhibited different extractable water content as calculated from soil texture ($P = 0.0116$) and different depth of appearance of hydromorphy spots ($P = 0.0001$). The F-Ellenberg IV, reflecting soil moisture, also differs among the three groups of plots ($P = 0.0117$) but is not related to depth of hydromorphy or soil extractable water. Its significance in these site conditions is then redundant with the N-Ellenberg IV, as both are highly correlated (correlation coefficient = 0.44). We can then consider that the three groups of plots, according to their soil properties, are discriminated according to both water and nitrogen fertility. The next question is to test if the fertility can explain the differences in litter SLA. According to the average values per soil type, SLA decreases when N-Ellenberg IV increases (i.e., when N availability increases) (ANOVA: $F(2,20) = 2.634$, $P = 0.0965$). The decrease in SLA may be attributed to the decrease of individual leaf area, as this parameter is significantly different among soil types ($P = 0.0196$). Leaf area was then driving part of the spatial variability of SLA, and leaf dry weight (resulting from both leaf thickness and leaf density) was varying according to a random spatial pattern ($P = 0.7074$).

The most complete model suitable to explain the variance in SLA among the 23 studied plots involves a negative effect of N-Ellenberg IV (explaining 18.6% of total variance), a positive effect of plot PAI (12.0%) and individual leaf area (12.1%), and a negative effect of soil extractable water (10.2%) (**Table 4**). Only 52.9% of total variance is explained in this way, so the residual error term is high. One may hypothesize that either other site factors and climatic conditions are involved or the remaining variance is due to a random effect. In any case, numerous factors are responsible for SLA spatial variability, with nitrogen and canopy leaf area index being the most significant.

Impact of the observed SLA variability on the LAI estimation

LAI was calculated according to the four procedures described previously: the reference LAI, a procedure neglecting variability between collection dates, a procedure neglecting plot variability, and a rough estimation. These four procedures led to quite different LAI values (**Figure 3; Table 5**). The differences between exact and approximate

Table 3. Comparison among the three plot groups (i.e., soil types) of SLA, soil nitrogen content, acidity, water regime, and light regime.

	Nitrogen			Acidity		Water regime			Understory light regime		
	SLA (cm ² /g)	C:N	N (mg·g ⁻¹)	N-Ellenberg IV	pH	R-Ellenberg IV	SEW (mm)	DWT (cm)	F-Ellenberg IV	PAI (m ² ·m ⁻²)	L-Ellenberg IV
LVS ($n = 8$)	216	12.8	1.97	3.7	5.1	3.6	156	54	4.5	6.5	4.6
DC ($n = 6$)	232	13.3	1.95	3.5	4.8	3.2	101	78	4.4	4.8	4.4
DCS ($n = 9$)	246	14.9	1.61	3.4	4.9	3.4	149	69	4.3	5.9	4.3
$F(2,20)$	2.67			5.09		2.14	5.62	21.50	5.61	2.60	3.59
$P > t$	0.070			0.0164		0.144	0.0116	0.0001	0.012	0.099	0.047

Note: Ellenberg IV (F, available water; L, understory light; N, nitrogen; R, acidity) values are calculated from soil vegetation on each plot and averaged by group. Pedological data presented concern the organic layer and come from pith observations (C:N, N, pH, one analysis per pith and type of soil). Soil extractable water (SEW) and depth of water table (DWT) are averaged values from observations on each plot. PAI is calculated from LI-COR, Inc. LAI-2000 measurements on each plot and averaged by group.

Table 4. Regression of SLA on the N-Ellenberg index, PAI, individual leaf area (iLA), and soil extractable water (SEW).

	Coefficient	SE	Standard coefficient	F value	Adjusted R ²	Partial R ²
Intercept	205.096					
N-Ellenberg IV	-43.762	18.814	-0.366	5.410	18.6	18.6
PAI	14.016	3.704	0.686	14.320	30.6	12.0
iLA	6.141	1.993	0.507	9.498	42.7	12.1
SEW	-0.298	0.132	-0.407	5.092	52.9	10.2

Table 5. Statistics on differences between different LAI calculation procedures 1–4 from litter biomass performed on eight plots.

Difference	Mean	Min.	Max.
1 vs. 2	0.27 (5)	0.07	0.54 (8)
1 vs. 3	0.52 (9)	0.01	1.61 (24)
1 vs. 4	0.59 (7)	0.02	1.03 (16)

Note: 1, exact calculation, taking into account both time- and plot-specific SLA; 2, time neglected, with only time variability of SLA neglected and plot variability taken into account; 3, plot neglected, with plot variability of SLA neglected and variability among time collections taken into account; 4, coarse, with both time and plot variability of SLA neglected. Percentages are given in parentheses.

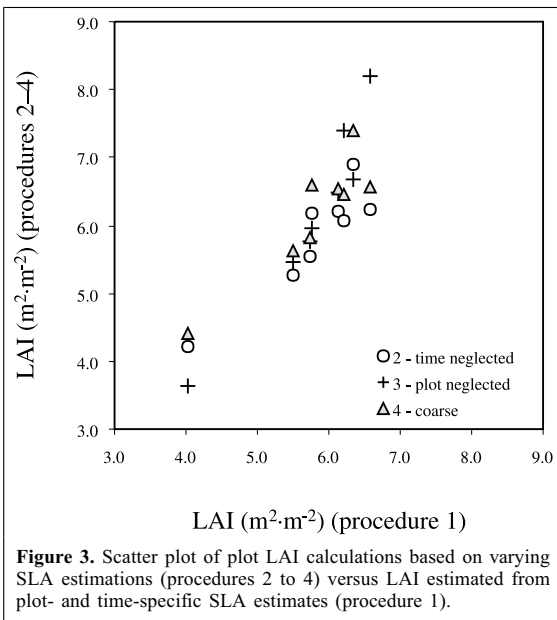


Figure 3. Scatter plot of plot LAI calculations based on varying SLA estimations (procedures 2 to 4) versus LAI estimated from plot- and time-specific SLA estimates (procedure 1). procedures ranged from 1 to 24%; every approximate procedure leads to an overestimation of LAI (**Figure 3**). The differences in LAI estimations also increased with an increase in the LAI value, as a result of multiplying SLA differences by largest collected litter biomass. We note that the between-plot variability has a greater consequence than variability between

collection dates, leading to serious errors that may overcome the sensitivity levels of some water-balance processes. LAI estimation errors in our example would reach 7–24% at one plot estimation while using the mean SLA value for all plots (procedure 3 or 4), but LAI averaged among plots was not significantly different between calculations (**Table 6**). If we had used a single SLA value measured at one location for all eight plots, however, we would have found an average LAI value significantly different from estimations using plot-specific SLA in three cases out of eight (**Table 6**).

Discussion

The average SLA we measured in this study ($232 \text{ cm}^2\text{-g}^{-1}$) is in the same order of magnitude as estimates given by Vanseveren and Herbauts (1977) in different Belgium–Lorraine beech stands, the value $256 \text{ cm}^2\text{-g}^{-1}$ reported by Chason et al. (1991) in an American mixedwood stand, and the value $242 \text{ cm}^2\text{-g}^{-1}$ measured by Hochbichler (1997) in beech stands in the Vienna area.

Although our study site has a small spatial extent (45 ha), a large range of SLA values was observed ($191\text{--}267 \text{ cm}^2\text{-g}^{-1}$).

Table 6. Average LAI values (calculated over the eight sampling plots) using different SLA values measured at one plot only or using four procedures.

SLA provenance taken from plot	SLA value used ($\text{cm}^2\text{-g}^{-1}$)	Average LAI ($\text{m}^2\text{-m}^{-2}$)
53	291, constant	7.72a
75	267, constant	7.08b
73	230, constant	6.20c
Time specific (procedure 3)	230, 209, 253	6.18c
Coarse (procedure 4)	233, constant	6.10c
128	230, constant	6.10c
106	226, constant	5.99cd
Plot specific (procedure 2)	Variable among plots	5.83cd
Exact (procedure 1)	Variable among plots	5.79cd
35	211, constant	5.60d
24	210, constant	5.57d
91	191, constant	5.07e

Note: Procedure 1, SLA measured at each time and plot; procedure 2, SLA plot specific, with time neglected; procedure 3, SLA time specific, with plot variability neglected; procedure 4, average value over time and plots. LAI values followed by the same letter are not significantly different at $P < 0.05$ according to the Tukey test.

This result is consistent with observations from ecologically contrasted forests ($166\text{--}200\text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ in three different aspen stands of low soil fertility; Jurik et al., 1985). Mean leaf area contributed more to this variability than leaf weight, which appears to be more randomly distributed among dates and plots. Vanseveren and Herbauts (1977) have already pointed out a significant decrease in beech litter SLA with an increase in both the C:N ratio and the nitrification index along an ecological gradient. Our results on leaf litter are also in agreement with results found on green leaves. Minotta and Panzauti (1996) and Heath and Kerstiens (1997) reported that beech seedlings grown with a high nutrient supply had considerably lower leaf area to tree dry mass ratios and lower SLA under both ambient and elevated CO_2 . Coyne and van Cleve (1977) also observed a decrease in SLA with an increase in fertilization in aspen stands. Little is known about mechanisms leading to the interactions between SLA and nutrient conditions for forest trees. Moreover, the complexity of such mechanisms is reflected by the fact that opposite effects of nutrient availability on SLA have already been reported (e.g., Jose and Gillespie, 1997; Jurik, 1986; Garnier and Freijssen, 1994). The main effect we found was that the decrease in individual leaf area (leaf size) was even greater than the decrease in SLA. It is conceivable that large leaf nitrogen content per unit mass, as a result of good nutrient availability, permits a decrease of leaf size. The resulting nitrogen content per unit area, which was proved to be a key parameter for photosynthesis, would then be conserved with a lower carbon investment in leaves. In contrast, SLA was not found to react to fluctuations in soil water regimes in our study, probably because soil extractable water was quite high in all plots. Another study along a precipitation gradient has already noted the low influence of water availability on leaf parameters, including SLA, of a deciduous species, *Quercus faginea* (Castro-Diez et al., 1997). By contrast, Kubiske and Abrams (1992) reported a higher SLA in *Quercus rubra* L. seedlings from a xeric site than from a mesic site.

The influence of light environment on green leaf characteristics within the canopy is well known (Goulet and Bellefleur, 1986; Niinemets and Kull, 1994). Light microclimate influences the geometrical and optical properties of leaves and determines the proportions of sunlit and shaded leaves within the canopy. Beech presents a strong leaf differentiation between these two leaf categories that is reflected by both leaf thickness and SLA (Aussenac and Ducrey, 1977; Bartelink, 1997). As the pattern of leaf differentiation follows the light extinction profile, the amount of so-called sunlit leaves is limited to the upper parts of the canopy. One could therefore expect a relationship between LAI and litter SLA that would reflect the average SLA profile: a high LAI value would involve a great amount of shaded leaves and then decrease the mean SLA value. The fact that we did not find such a relationship can be explained by the consequences of thinning on the extinction profile, but no significant relationship was found, even within unthinned plots. This could be due to a high within-habitat variance of SLA, especially for beech, which is a shade-tolerant

species. The variance was even higher than that reported for green leaves (Knapp and Carter, 1998). Moreover, litter leaves are dissimilar from green leaves, being transformed by element migration that occurs before they fall down, and continuing with lessiviation and decomposition when the leaf stays in the trap. These two processes may introduce some random noise, hiding a relationship, even if leaf lessiviation is minimized by low temperature and short residence time within the traps (2 weeks maximum). We cannot assess here if site fertility and canopy leaf area influence mainly litter properties, or if a similar pattern of SLA spatial variability would be observed on green leaves during the season. Complementary investigations are needed to answer this question. Jurik et al. (1985) noted that SLA of high-light leaves sampled just before leaf fall in October was approximately 30% lower than that of leaves during most of the year. Estimates of LAI derived from litter traps are highly dependent on the ratio of leaf area to leaf mass, as reported by Jurik et al., who noted that the greatest uncertainty in the litter fall method is probably the relationship of litter weight to leaf area. The most likely error is an overestimation of SLA owing to leaf decomposition. This is the reason why the frequency of litter collection is crucial, and likewise traps with good drainage are recommended rather than collection next to the soil. Our results underline another source of variation in the ratio of litter weight to leaf area, that is the within-stand spatial variability. One may suggest determination of SLA in each location where litter biomass is collected, i.e., sample leaves for SLA measurement from all the traps.

Our results illustrate the successful application of understory vegetation in assessing site quality at a within-forest unit scale. The below-canopy light gradient we observed from understory vegetation resulted from variability in local canopy PAI, leading to L-Ellenberg IV values ranging from 4.0 to 5.2. A similar range was reported in a study including 6285 beech forest plots in Nordic countries (Diekmann et al., 1999). The light gradient we described within a stand was comparable to that reported at a regional scale. Concerning the variability of site fertility, the nutrient regime reflected by the N-Ellenberg IV was consistent with soil chemical analysis and suitable to quantify spatial variability in nitrogen supply on this scale. Hawkes et al. (1997) already reported a strong correlation between soil data and both R (acidity) and N (nitrogen) Ellenberg indices. The N-Ellenberg IV values were quite variable between plots; a similar range was observed in forest (Thimonier, 1994) or regional (Badeau, 1995) scales in beech stands in northeastern France. Hawkes et al. also indicated ranges of two units of N-Ellenberg IV among plots within a mixed stand of larch, beech, and sycamore. Nevertheless, variability in the soil moisture regime in our study area was better quantified by soil observation than with F-Ellenberg IV. This lack of soil vegetation performance for soil moisture assessment could partly be due to the fact that fewer species have been assigned F-Ellenberg values as compared with N or R. A similar conclusion was also reported in a wider range of soil moisture regimes (Hawkes et al., 1997) and a limited variability on F-Ellenberg IV, restricted to less than 1 unit (4.8–

5.7), in the beech communities from the previously mentioned meta-analysis in Nordic countries (Diekmann et al., 1999).

Conclusions

Even within a small experimental study area, commonly considered as homogeneous, litter SLA showed spatial variability as great as that encountered at a regional scale. The results also showed to what extent litter SLA influences the estimation of LAI. This between-plots variability in SLA was mainly explained by leaf area, which was found to be sensitive to soil properties, especially nitrogen and water content. The influence of environmental conditions on SLA should be investigated to understand the processes and causes of the relation linking leaf parameters with soil properties, not only on litter leaves but also on green leaves.

Our results clearly showed that the between-plot SLA differences were large enough to generate bias in the calculated values of LAI, even working within a small area, i.e., within a forest stand. This implies that SLA should not be estimated only in one particular location and then applied elsewhere to convert litter fall biomass to leaf area per ground unit area. Therefore, the SLA ratio should be determined at each location where traps are used to monitor litter biomass, to take into account the spatial variability of the SAL ratio. The determination of SLA requires the measurement of individual leaf area, which by itself represents important ecophysiological data that allow determining if LAI variability results from a change in the number or size of leaves. The fact that variability in soil conditions influences SLA emphasizes the necessity of site-specific measurements for both litter biomass and SLA for studies at larger scales. A previous exploratory analysis of fertility conditions may be quite useful, for example, based on the understory species composition and its bio-indicator ability of site fertility. On the other hand, temporal variations in SLA during the fall did not significantly influence the LAI estimate and may therefore be omitted. Nevertheless, even if SLA could be determined once during the fall, we recommend that the litter be collected, dried, and weighed more frequently to avoid litter decomposition and mass loss. Lastly, interannual variations in SLA may also be large enough to be accounted for in LAI estimations. A study conducted by Bussotti et al. (2000) on the green leaves of beech trees revealed variations in the SLA value of up to twofold about the average value. Drought effects were responsible for the variability in the study by Bussotti et al., but seed production and defoliation have also been proven to dramatically decrease litter SLA as a result of modification of the allocation of tree carbon (Burton et al., 1991).

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the anonymous reviewers for their constructive remarks about the previous version of the manuscript. O. Bouriaud received a grant from the French

Government (Ministry of Research), and K. Soudani was supported by a postdoctoral grant from the Regional Council of Lorraine. This study was carried out with financial support from the Forest Ecosystems public-interest group (GIP-ECOFOR).

References

- Aber, J.D. 1979. A method for estimating foliage height profiles in broad-leaved forests. *Journal of Ecology*, Vol. 67, pp. 35–40.
- Abrams, M.D., and Mostoller, S.A. 1995. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought. *Tree Physiology*, Vol. 15, pp. 361–370.
- Aussenac, G., and Ducrey, M. 1977. Étude bioclimatique d'une futaie feuillue (*Fagus sylvatica* L. et *Quercus sessiliflora* Salisb.) de l'Est de la France. I. Analyse des profils microclimatiques et des caractéristiques anatomiques et morphologiques de l'appareil foliaire. *Annales des Sciences Forestières*, Vol. 34, pp. 265–284.
- Badeau, V. 1995. Étude dendroécologique du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) sur les plateaux calcaires de Lorraine. Influence de la station sylvoicole. Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, France. 238 pp.
- Bartelink, H.H. 1997. Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annales des Sciences Forestières*, Vol. 54, pp. 39–50.
- Burton, A.J., Pregitzer, K.S., and Reed, D.D. 1991. Leaf area and foliar biomass relationships in northern hardwood forests located along an 800 km acid deposition gradient. *Forest Science*, Vol. 37, pp. 1011–1059.
- Bussotti, F., Borghini, F., Celesti, C., Leonzio, C., and Bruschi, P. 2000. Leaf morphology and macronutrients in broadleaved trees in central Italy. *Trees*, Vol. 14, pp. 361–368.
- Castro-Diez, P., Villar-Salvador, P., Pérez-Rantomé, C., Maestro-Martinez, M., and Montserrat-Marti, G. 1997. Leaf morphology and leaf chemical composition in three *Quercus* (*Fagaceae*) species along a rainfall gradient in NE Spain. *Trees*, Vol. 11, pp. 127–134.
- Cermak, J. 1998. Leaf distribution in large trees and stands of the floodplain forest in southern Moravia. *Tree Physiology*, Vol. 18, pp. 727–737.
- Chason, J.W., Baldocchi, D.D., and Huston, M.A. 1991. A comparison of direct and indirect methods for estimating forest canopy leaf area. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 57, pp. 107–128.
- Coyne, P.L., and van Cleve, K. 1977. Fertilizer induced morphological and chemical responses of a quaking aspen stand in interior Alaska. *Forest Science*, Vol. 23, pp. 92–102.
- Diekmann, M., and Falkengren-Grerup, U. 1998. A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen. *Journal of Ecology*, Vol. 86, pp. 269–283.
- Diekmann, M., Eilertsen, O., Fremstad, E., Lawesson, J.E., and Aude, E. 1999. Beech forest communities in the Nordic countries — a multivariate analysis. *Plant Ecology*, Vol. 140, pp. 203–220.
- Dufrêne, E., and Bréda, N. 1995. Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. *Oecologia*, Vol. 104, pp. 156–162.
- Ehleringer, J.T., and Field, C.B. (Editors). 1993. *Scaling physiological processes: leaf to globe*. Academic Press, London.

- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., and Paulissen, D. 1992. Zeigewerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, Vol. 18, pp. 1–258.
- Fassnacht, K.S., Gower, S.T., Norman, J.M., and McMurtrie, R.E. 1994. A comparison of optical and direct methods for estimating foliage surface area index in forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 71, pp. 183–207.
- Garnier, E., and Freijsen, A.H.J. 1994. On ecological inference from laboratory data conducted under optimum conditions. In *A whole plant perspective on carbon–nitrogen interactions*. Edited by J. Roy and E. Garnier. SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 267–292.
- Goulet, F., and Bellefleur, P. 1986. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 16, pp. 1192–1195.
- Granier, A., Biron, P., and Lemoine, D. 2000a. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 100, pp. 291–308.
- Granier, A., Ceschia, E., Damesin, C., Dufrière, E., Epron, D., Gross, P., Lebaube, S., Ledantec, V., Legoff, N., Lemoine, D., Lucot, E., Ottorini, J.M., Pontailler, J.Y., and Saugier, B. 2000b. The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, Vol. 14, No. 3, pp. 312–325.
- Hawkes, J.C., Pyatt, D.G., and White, I.M.S. 1997. Using Ellenberg indicator values to assess soil quality in British forests from ground vegetation: a pilot study. *Journal of Applied Ecology*, Vol. 34, pp. 375–387.
- Heath, J., and Kerstiens, G. 1997. Effects of elevated CO₂ on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant Cell and Environment*, Vol. 20, pp. 57–67.
- Hobbie, S.E. 2000. Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, Vol. 3, pp. 484–494.
- Hochbichler, E. 1997. Leaf parameters of beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in the area of Vienna (Wienerwald). *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, Vol. 114, pp. 63–72.
- Jose, S., and Gillespie, R. 1997. Leaf area – productivity relationships among mixed-species hardwood forest communities of the Central Hardwood region. *Forest Science*, Vol. 43, pp. 56–64.
- Jurik, T.W. 1986. Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *American Journal of Botany*, Vol. 73, pp. 1083–1092.
- Jurik, T.W., Briggs, G.M., and Gates, D.M. 1985. A comparison of four methods for determining leaf area index in successional hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 15, pp. 1154–1158.
- Kirby, K.J., and Thomas, R.C. 2000. Changes in the ground flora in Wytham Woods, southern England, from 1974 to 1991 — implications for nature conservation. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 11, pp. 871–880.
- Knapp, A.K., and Carter, G.A. 1998. Variability in leaf optical properties among 26 species from a broad range of habitats. *American Journal of Botany*, Vol. 85, pp. 940–946.
- Kubiske, M.E., and Abrams, M.D. 1992. Photosynthesis, water relations, and leaf morphology of xeric versus mesic *Quercus rubra* ecotypes in central Pennsylvania in relation to moisture stress. *Canadian Journal of Forest Research*, Vol. 22, pp. 1402–1407.
- Lang, A.R.G., McMurtrie, R.E., and Benson, M.L. 1991. Validity of surface area indices of *Pinus radiata* estimated from transmittances of the sun's beam. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 57, pp. 157–170.
- Minotta, G., and Panzauti, S. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management*, Vol. 86, pp. 61–71.
- Neumann, H.H., Den Hartog, G., and Shaw, R.H. 1989. Leaf area measurements based on hemispheric photographs and leaf-litter collection in a deciduous forest during autumn leaf-fall. *Agricultural and Forest Meteorology*, Vol. 45, pp. 325–345.
- Niinemets, Ü., and Kull, K. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecology and Management*, Vol. 70, pp. 1–10.
- Planchais, I., and Pontailler, J.Y. 1999. Validity of leaf areas and angles estimated in a beech forest from analysis of gap frequencies, using hemispherical photographs and plant canopy analyser. *Annals of Forest Science*, Vol. 56, pp. 1–10.
- Quentin, C., Bigorre, F., Granier, A., Bréda, N., and Tessier, D. 2001. Étude des sols de la Forêt de Hesse (Lorraine). Contribution à l'étude du bilan hydrique. *Étude et Gestion des Sols*, Vol. 8, No. 4, pp. 279–292.
- SAS Institute Inc. 1988. *SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition*. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Schaffers, A.P., and Sykora, K.V. 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science*, Vol. 11, pp. 225–244.
- Ter Braak, C.J.F., and Gremmen, J.M. 1987. Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture. *Vegetatio*, Vol. 69, pp. 79–87.
- Thimonier, A. 1994. Changements de la végétation et des sols en forêt tempérée européenne au cours de la période 1970–1990. Rôle possible des apports atmosphériques. Thèse de doctorat, Université Paris XI Orsay, Paris. 177 pp.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., and Timbal, J. 1992. Floristic changes in herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management*, Vol. 55, pp. 149–167.
- Vanseveren, J.P., and Herbauts, J. 1977. Index foliaire, paramètres foliaires et caractéristiques édaphiques stationnelles dans quelques peuplements forestiers de Lorraine belge. *Annales des Sciences Forestières*, Vol. 34, pp. 215–229.
- Walters, M.B., and Reich, P.B. 1989. Response of *Ulmus americana* seedlings to varying nitrogen and water status. 1. Photosynthesis and growth. *Tree Physiology*, Vol. 5, pp. 159–172.
- Watson, D.J. 1947. Comparative physiological studies in the growth of field crops. I: Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, Vol. 11, pp. 41–76.

O. Bouriaud · N. Bréda · G. Le Moguédec · G. Nepveu

Modelling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate

Received: 30 April 2003 / Accepted: 9 October 2003 / Published online: 3 December 2003
© Springer-Verlag 2003

Abstract Although it has been recognized as a key parameter of wood quality and a good source of information on growth, annual wood density has been little studied within diffuse-porous trees such as beech (*Fagus sylvatica* Liebl.). In this paper we examine the variability encountered in beech ring density series and analyze the influences of ring age, ring width, climate and between-tree variability on density. Thirty ring sequences were sampled from 55-year-old dominant beech trees growing within the same stand; ring density and width were measured using radiography. Ring density proved to be less variable through time than ring width. The relationship between these two variables was less than observed in ring-porous trees and it showed great variation between trees. The sensitivity of ring width and density to climate was also different; width was strongly linked to soil water deficit whereas density was correlated to temperature and August rainfall. Unlike ring width, wood density showed sensitivity towards climatic characteristics of the late growing season. A large part of annual density variability remains unexplained, even using advanced modelled water balance variables. We hypothesize that a significant part of the tree ring is under internal control. We also demonstrated great inter-tree variability (the tree effect) in ring density, which has an influence on density but not on trees' response to climate.

Keywords *Fagus sylvatica* L. · Tree ring · Bioclimatology · Tree effect · Water balance

Introduction

In addition to its direct effect on the carbon content of wood products, wood density is well known in most tree species as a major parameter of wood quality, at interspecific as well as intraspecific levels. It has been shown to be closely associated with mechanical properties, as well as swelling. For that reason, wood density has been frequently studied, mainly in connection with silvicultural practice, geographical origin, site quality and tree characteristics such as age and ring width. But wood density should not be limited to timber end-use characteristics, as it is also of great importance when analyzing the past tree growth or predicting future tree productivity as a result of climate change. Indeed, analyses of long term ring width series have demonstrated that ring width should increase as a result of temperature, atmospheric CO₂ content and nitrogen deposition (Becker et al. 1995). However, greater ring widths do not necessarily imply higher wood production, because wood density could decrease. One of the most powerful approaches to predict wood productivity in such a changing environment is to use process-based modelling, including both tree increment and biomass accumulation, as a result of the product of volume increment by wood density. Ring width has proven to be very useful for relating tree growth to climate, as shown by numerous dendro-climatic papers (e.g. Fritts 1976; Schweingruber 1983; Cook and Kairiukstis 1990). In most studies, ring width is the only parameter taken into account to compute past biomass increments. Wood density is considered as a constant multiplying factor to convert volume into biomass. Nevertheless, if wood density varies from year to year or in a long term trend, its variation may have substantial consequences on the observed correlation between estimated biomass growth and climate. Hence annual variation of wood density may be considered as an

O. Bouriaud · N. Bréda (✉)
Unité Mixte de Recherche en Ecologie
et Ecophysiologie forestières, Equipe Phytoécologie
Forestière—Centre de Nancy,
Institut National de la Recherche Agronomique INRA—
Centre de Recherches Forestières, France
e-mail: breda@nancy.inra.fr

G. Le Moguédec · G. Nepveu
Laboratoire d'Etude des Ressources Forêt-Bois,
Equipe de Recherche sur la Qualité des Bois—Centre de Nancy,
Institut National de la Recherche Agronomique INRA—
Centre de Recherches Forestières,
Unité Mixte de Recherche INRA-ENGREF 1092, France

integrator of yearly ecophysiological activity, which provides additional information on growth (Hughes et al. 1984; D'Arrigo et al. 1992). Thus density variation measurements were performed in some dendro-climatological studies (Parker and Hensch 1971; Hughes et al. 1984; Briffa et al. 1990, 1995). However such studies mainly focused on coniferous, or deciduous ring-porous trees like oaks (Guilley et al. 1999; Bergès et al. 2000; Guilley et al. 2003), since these species present a sharp contrast between early and latewood. In contrast, little is known about wood variation of diffuse-porous trees like beech (*Fagus sylvatica* Liebl.), even though these species are of great ecological and economic interest. Moreover, long-term trends in ring width have been clearly demonstrated in beech (Badeau et al. 1995), but nothing is known about the physiological or climatic control of beech wood density.

Therefore the aims of this study were (i) to investigate temporal (inter-annual) beech wood density variability with regard to the ring width and ring age from the pith; (ii) to quantify the amount of variability attributable to within-tree and the between-tree density changes, which is an important factor to scale from trees to stand; and (iii) to investigate their relationships with fluctuations in climate.

Materials and methods

Site description

The study was conducted in the Hesse State forest, located in eastern France, on the eastern side of the plateau of Lorraine (48°40'N, 7°05'E, altitude 300 m a.s.l.). The climate is semi-continental, with an average annual temperature of 9.2°C and average annual rainfall of 820 mm. The studied stand is a management unit covering 20 ha, treated as even-aged high forest. The stand was 55 years old in 1999 and was mainly composed of beech (*Fagus sylvatica* Liebl.) that represented ca. 75% of the total basal area, in addition to hornbeam (*Carpinus betulus* Liebl.), sessile oak (*Quercus petraea* Matt. Liebl.) and silver birch (*Betula pendula* Liebl.). Stand density was 1,540 stems/ha in 1999, total basal area was 30 m²/ha and dominant height 26.5 m.

Climatic data, water and carbon balance estimations

Trees were sampled in a stand located near the Carboeuroflux site, which is designed to monitor carbon and water vapour fluxes at stand scale, in relation to climate. At this experimental site, numerous climatic data have been monitored daily since 1996 (for more details, see Granier et al. 2000). Monthly meteorological data was computed from the Carboeuroflux site during the period 1996–1999. For the period 1950–1996, daily precipitation was reconstructed using a cross-calibration performed in 1996 between measurements from the Carboeuroflux site and from a Météo-France weather station (Sarrebouurg; 48°44'N, 7°03'E, altitude 250 m a.s.l.). Temperature, radiation and vapour pressure deficit were calculated in the same way, but using data from another Météo-France weather station (Danne les Quatre Vents; 48°46'N, 7°17'E, altitude 350 m a.s.l.). To quantify drought constraint on tree physiology, a daily soil water balance model (Granier et al. 1999) was used to estimate soil water deficit, transpiration, and carbon fluxes at the stand level. These variables are more likely to relate climatic factors to stand growth, as compared to climatic index

(Rainfall—evapotranspiration), as far as they account for stomatal regulation occurring during water shortage. Water stress is assumed to occur when soil water content drops below 40% of its maximum value (Granier et al. 1999); in this paper, the threshold of 0.4 was shown to be independent of both species and soil type. The ratio (transpiration/potential evapotranspiration) is then reduced linearly with increasing soil water deficit. Monthly estimates were then established on the basis of the daily outputs computed by the model. The water balance model was recently improved by including carbon fluxes, under the same assumption of big leaf function. The main carbon fluxes are modelled, i.e. (i) diurnal canopy assimilation, as a function of PPFD, leaf area index and water stress, and (ii) ecosystem respiration, as related to soil temperature. Those functions were calibrated at the eddy covariance site using the flux data from 1996 to 2000 (Granier et al. 2000), located in the centre of the study area.

Radial growth monitoring

Intra-annual growth was monitored within the same stand (60 years old) using homemade dendrometer bands. A sample of 12 trees was measured weekly during the 2000 growing season. Results are expressed as a percent of total girth increment for the year 2000.

Tree sampling

Thirty dominant beech trees were cut for the study. In order to reduce the variability of both stand or soil conditions, they were sampled within a small area (ca. 4 ha). Age and girth at breast height (1.3 m) of sampled trees ranged from 45 to 70 years and from 81 to 119 cm respectively (Fig. 1), average age being 57±7 years (±1 SD). One disk per tree was sawn at breast height. Four radii per disk were distinguished, two of them along the longest diameter, the other two being orthogonal. For the following analyses, one radius per disk was randomly chosen from the four cited.

Ring width and ring density measurements

According to the methodology described by Polge and Nicholls (1972), longitudinal strips were sawn at right angles to the fibre direction, following the delimited radii. The strips have a constant thickness of 2 mm (Perrin and Ferrand 1984), and were conditioned to standard moisture content (ca. 11%) for X-ray micro densitometry analysis (air dried in a controlled room). Humidity content was estimated by comparing weights of a sub-sample during radiography and after a complete oven-drying. They were exposed for 4 h to X-ray radiation, the source being 2 m from samples, using Kodak Industrex AA 400 film, and standard electrical conditions (accelerating tension=7.5 kV; flux intensity=12 mA). The resulting radiographs of the samples and the calibration plastic wedge were digitized and analyzed using specific image analysis software (CERD) (Mothe et al. 1998). To correct the estimated density that proved to be slightly different from the gravimetric density (Mothe et al. 1998), the density from radiographs analysis was divided by a sample-specific control ratio. The control density ratio was obtained by the following procedure using sample gravimetric density: the total weight of the samples was measured at the nearest 0.001 g, the volume was calculated as the sum of the (known) thickness and the area of the samples, estimated from the radiograph by the software. The CERD software also provides annual ring width, estimated on the strips after ring limits are semi-automatically located. Figure 2 gives an example of the density and ring width measurements from an X-ray photomicrograph. Annual density and ring width series were cross-dated by visual superimposition of time curves. In the following text age refers to ring age counted from the pith, and ring density to micro-density estimates from the radiography.

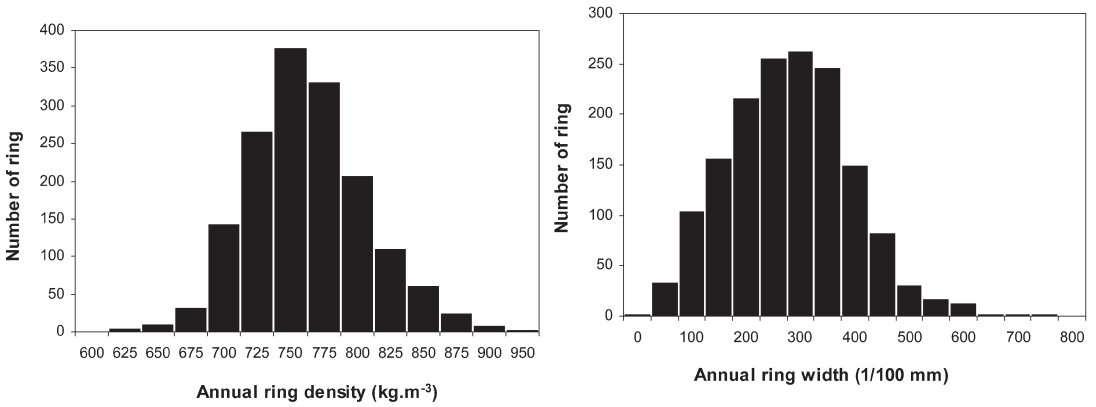


Fig. 1 Ring density and ring width distribution among all rings data set (from the 30 trees sampled, $n = 1,567$)

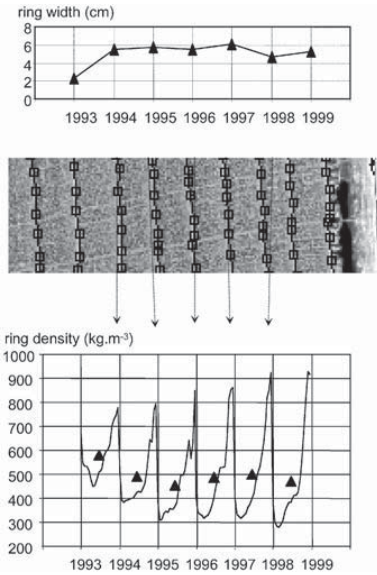


Fig. 2 X-ray photomicrograph (bottom) and line plot of a tree-ring sequence measured from a strip from a sampled beech

Statistical analyses

A linear mixed effects model was used to partition variability between within-tree or between-tree components. The model splits the total variance according to the cited sources using a fixed part (predictive) and a random part (associated to the tree and residual variation). This tool has already been successfully used for both wood density analysis (Guilley et al. 1999; Le Moguedec et al. 2002; Guilley et al. 2003), and ring chronology analysis (Ryan et al. 1993). The model has the general form for an individual observation:

$$y = x^t \beta + z^t v + \varepsilon \tag{model[1]}$$

where y is the yearly ring characteristic studied, x is the incidence vector of fixed effects for this ring, β the associated vector of fixed effects parameters; z is the incidence vector for the random effects, v is the vector of random effects and ε the residual random

variation. We assume that ε and v are independent, centred and normally distributed, that is ε follows $N(0, \sigma^2)$ and v follows $N(0, G)$, G being the variance-covariance full-matrix of random effects v . The unknown parameters β , G and σ^2 are estimated by restricted maximum likelihood method (REML), using the MIXED procedure (Littell et al. 1996) of the SAS software (version 8.01). In all the application of the formula or derivatives, random effect vector and incidence vector of random variable will refer to a random tree effect (or so-called tree-effect). Models were compared using the Akaike information criterion (AIC), enabled by use of maximum likelihood for estimating parameters, which takes into account the number of parameters introduced.

In order to quantify the variation associated with each part (fixed, random), wood density variance for an individual observation was split according to Eq. 2 (Hervé 1999):

$$\text{Var}(y_{ij}) = \beta^t \cdot \text{Var}(x_{ij}) \cdot \beta + Z^t \cdot G \cdot Z + \text{Trace}[\text{Var}(z_{ij}) \cdot G] + \sigma^2 \tag{model[2]}$$

where y_{ij} is the wood density of the j th ring for the i th tree; β is the fixed effects parameter vector; $\text{Var}(x_{ij})$ and $\text{Var}(z_{ij})$ are respectively the empirical variance-covariance matrix of fixed and random incidence vectors; Z is the means of the incidence vector of random effects, calculated over i and j ; G is the variance-covariance random effects matrix and σ^2 is the residual random variation term. In this formula, $\beta^t \times \text{Var}(x_{ij}) \times \beta$ represents the variance associated with the fixed effects (e.g. age effects); $Z^t \times G \times Z$ represents variance associated with random tree effects for the mean incidence vector Z ; the sum $Z^t \times G \times Z + \text{Trace}[\text{Var}(z_{ij}) \times G]$ accounts for the total variance associated with tree effect.

Results

Ring age (from the pith) and ring width effects on wood density

The inter-annual variability in wood density encountered is not negligible within a single tree between years, or among trees for a given year: the range is from 200 kg m^{-3} to 850 kg m^{-3} or even more (Fig. 1). This variability was observed for every tree, and had the same magnitude in rings located close to the pith as in the oldest ones formed when trees were 60 years old (Fig. 3). The overall trees' average density was $764 \pm 43 \text{ kg m}^{-3}$, with a

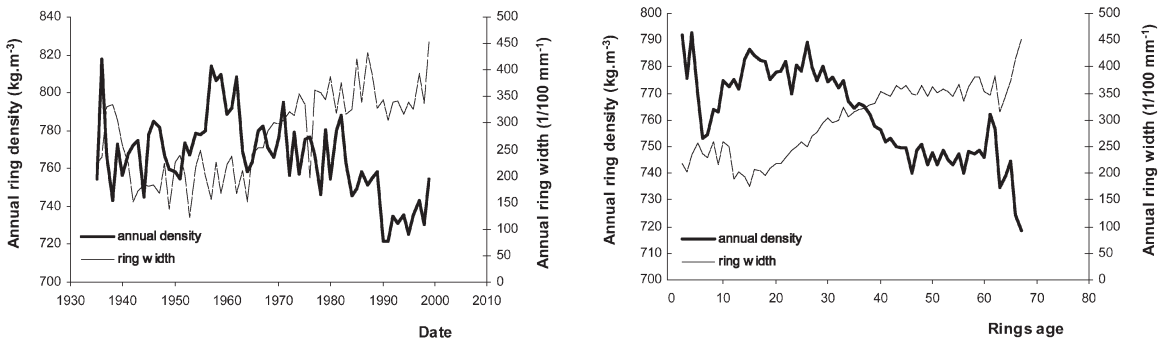


Fig. 3 Mean ring density and mean ring width plotted against date (*left*) and ring age (*right*) displayed by 30 beech trees

Table 1 Average ring characteristics (density, age from the pith, width) and Pearson correlation coefficients estimated between average density and other ring characteristics estimated on the pooled data (over the 30 trees sampled and years, $n=1,567$). Standard deviations are indicated in brackets

	Ring density kg m^{-3}	Ring age year	Ring width mm	Squared ring width mm^2	1/Ring width mm^{-1}	(1/Ring width) $\times 2$ mm^{-2}
Mean (SD)	764 (43)	31.7 (15.9)	2.90 (1.22)	9.91 (8.12)	0.44 (0.34)	0.031 (0.101)
Correlation with annual ring density		-0.271	-0.139	-0.091	0.170	0.110
P		<0.0002	<0.0001	0.0004	<0.0001	<0.0001

coefficient of variation of 5.8% on the entire rings' population but reaching 6.5% in one particular tree. Ring widths were found to vary more than ring densities as reflected by their coefficients of variation: 42.1% over the entire population, the maximum within-tree CV was 58.8% that is nine times the maximum found for ring density. Ring width ranged from 0.40 to 7.55 mm, the mean value being 2.90 ± 1.22 mm.

On the whole, the correlation between density and ring age or ring width was quite low but significant (Table 1). The highest correlation was obtained with ring age ($r=-0.27$), and inverse ring width (1/ring width: $r=-0.17$). It appears from the ring data set structure that ring age and date would be confused and are hardly separable because the sampling focused on an even-aged stand (Fig. 3).

Ring age and inverse width variables were selected both by stepwise regression calculated tree by tree as well as on the pooled data. They are the most suitable for density modelling. This exploratory step indicates the decreasing effect of both age and ring width on density. We also noticed the great inter-tree variability of density behaviour in relation to these regressors, as illustrated by Fig. 4 for two trees exhibiting contrasting patterns. Indeed, density linear regression models adjusted tree by tree showed a slope varying substantially, from 0.002 to 0.752, for the model including age; and from 0.001 to 0.401 for the model including 1/(ring width).

Modelling age and ring width effects on wood density variability

The preliminary results led us to test a first model including age from the pith, and inverse ring width. It was written as follows:

$$AD_{ij} = (a + \alpha_i) + (b + \beta_i) \cdot AGE_{ij} + (c + \gamma_i) / RW_{ij} + \varepsilon_i \quad (\text{model}[3])$$

where AD is the annual wood density; a, b and c are the coefficients associated with the fixed element; α , β and γ to the random tree effect; age is the age of the ring counted from the pith and RW its width; ε is the residual term. It was applied on the whole data set of 1,567 rings from 30 trees (Table 2). The REML parameter estimations indicate that there is little evidence that coefficient c, associated with inverse ring width, is different from 0. We had already noticed the large inter-tree discrepancy in the relation between inverse ring width and ring density. The non-significance of the fixed-effect parameter associated to ring width (c) stresses even more the fact that a relation between ring density and ring width should be considered only at the intra-tree scale. This parameter, and the corresponding random parameter (γ_i) was significant and was kept in the model.

Then we supposed that two successive annual densities may be correlated to each other, and an autoregressive of order 1 residual covariance structure was added in a new model (model 4). Accounting auto correlation model residuals does not imply changing the model structure as

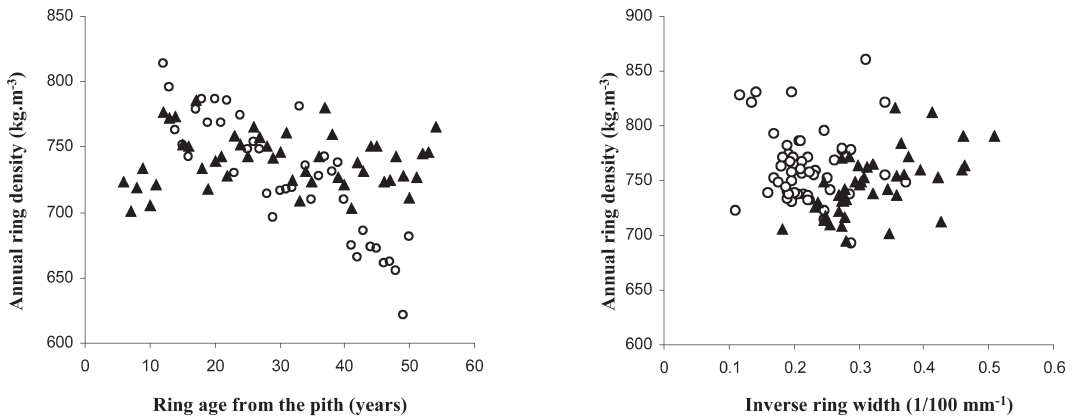


Fig. 4 Ring density plotted against ring age (*left*) or ring inverse width (*right*) for trees showing contrasted behaviours. Each symbol corresponds to a particular tree

Table 2 Statistics of mixed-effects linear fit of model 3 Density=f (age, 1/ring width) displaying estimated fixed effects parameters, random effects variances with statistical significance. Model 4

Model	REML	Residual variance	Parameter	Units	Fixed effects			Random tree effect	
					Estimates	(Precision)		Variance	
3	14,482	866	Intercept	kg m ⁻³	798	(7.80)	***	1,460	**
			Age	year	-1.02	(0.18)	***	0.83	**
			1/Ring width	mm ⁻¹	-0.61	(0.59)	N.S.	4.67	**
4	14,139	962	Intercept	kg m ⁻³	789	(5.70)	***	1,143	*
			Age	year	-0.86	(0.15)	***	0.63	*
			1/Ring width	mm ⁻¹	0.32	(0.59)	N.S.	4.57	*
			Autocorrelation					0.51	***

*: $P < 0.01$; **: $P < 0.001$; ***: $P < 0.0001$

compared to model 3 but only changes the computation of the random residual term ε'_i

$$AD_{ij} = (a + \alpha_i) + (b + \beta_i) \cdot AGE_{ij} + (c + \gamma_i) / RW_{ij} + \varepsilon'_i \quad (\text{model}[4])$$

with ε'_i following $N(0, \sigma^2)$. The random residual variations were expressed in the previous model as $\sigma^2 \times I$, where I is the identity matrix. While integrating autocorrelation in model 4, the identity matrix is replaced by a new one integrating the quantification of first order autocorrelation. This improvement caused by accounting for auto-correlation is significant at the level of 0.0001, as tested by comparison between the $-2\log L$ decrease (from 14,482 to 14,139) and the chi-square value (1 *df*).

Variation split

The variation terms presented in Eq. 2 were calculated for model 4, where β is the vector of age and 1/RW variance, Z the vector of age and 1/RW means. Results are shown in Table 3, where every source of variance is expressed as a fraction of the cumulated variance that was very close to

contains the residual autocorrelation parameter; 30 trees (1,567 rings) were used in computation for each model

Table 3 Contribution of fixed effects and random effects on total variation of average ring density, expressed in percent of the cumulated variance terms, for the model 3 or for the model accounting for residual auto-correlation 4

Model		3	4
Fixed effect	age, 1/RW	10.2	9.4
	Tree	36.1	33.5
Random effect	Treexage	9.4	7.0
	Treex1/RW	1.7	1.7
	Sum of random effects	47.2	42.2
	Residual variance	42.7	48.3

the empirical variance of the density calculated over all the trees and years (1,987 against 1,851 respectively) as expected. This splitting reveals the strong individual variability (33.5% of total variation), that represents in itself the major part (64.8%) of explained density variation.

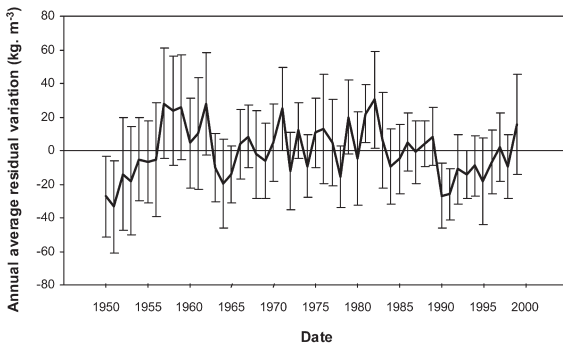


Fig. 5 Average ring density residual of model 4 fit calculated over the 30 sampled trees. Bars represent SD

Climate effects on wood density variability

The residuals of the adjusted model 4 were found to contain some structures, and even more showed a high inter-annual variability (Fig. 5). An analysis of variance applied on the residuals with year as the single factor showed that residuals still contain a significant year signal [$F(49,1,327)=11.77, P<0.0001$]. The amount of variation represented by year reaches one-third of total variance ($R^2=0.30$). The introduction of year as a variable in model 4 would have been a straightforward and sound method to quantify density variations; this calculation is unfortunately not possible for reasons of convergence, mostly because age and date are largely correlated.

Part of the yearly variations observed on residuals could be explained by climate. The climatic and functional variables were successively introduced into the mixed-effect model, together with age effect. The model was adjusted for the time period when climatic data are available, from 1950 to 1999. The relevance of one variable adjunction was examined on the basis of both $-2\log L$ and random residual variation decrease compared with model 4 adjusted for the same period, on the same set of data (Table 4). The model was as follows for an individual observation:

$$AD_{ij} = (a + \alpha_i) - (b + \beta_i) \cdot AGE_{ij} + (c + \gamma_i) / RW_{ij} + (d + \delta_i) \cdot CLIM_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{model}[5])$$

where CLIM was successively monthly meteorological variables (temperature, rainfall or radiation) or functional variables (transpiration, photosynthesis or soil water deficit). As a second step, cumulated estimates of pairs or multiple months were additionally tested as explanatory variables. In every case, the coefficient δ_i associated with the random part of the climate effect was not found to be significant, leading to simplification of the model:

$$AD_{ij} = (a + \alpha_i) + (b + \beta_i) \cdot AGE_{ij} + (c + \gamma_i) / RW_{ij} + dCLIM_{ij} + \varepsilon_{ij} \quad (\text{model}[6])$$

The variance terms were calculated following the method cited above. Variables improving the most complete model 6 were also added together in the same model, the relevance of adjunction was in that case examined using the AIC criterion. Results are presented in Table 5.

Only 3 months of the growing season (from April to late October) were found to have a significant influence on average ring wood density: June, August and September (Table 4). Temperature has a greater influence than rainfall, because temperature in June and September reduces the residual variation significantly; both temperature and rainfall have a positive effect on density. Rainfall was only significant once, in August. Global radiation offered exactly the same results as temperature, and reduced residual variance even more (Table 5). In the cases of both temperature and radiation, the variables associated with July or August did not obtain significant coefficients and were thus excluded. The best climatic model that rose from the data set is a function of June and September radiation, and August rainfall, offering a reduction of residual variance from reference model that reaches 5.2% (σ^2 decreases from 865 to 820).

The monthly functional variables selected were characterizing the same months, which is June concerning transpiration and photosynthesis, and September concerning transpiration. All of these variables had a positive effect on density. Unlike temperature or radiation, photosynthesis cumulated from May to June and transpiration cumulated from May to September proved to have significant influence, even if not decreasing σ^2 or $-2\log L$ as much as single monthly values. Surprisingly, September photosynthesis alone does not improve model 6 (the fixed parameter associated d_i is not significant and AIC value reaches 13,000 against 13,002 for reference model 5 even though September temperature, radiation and transpiration were significant. It is noticeable that soil water reserve indices, considered as single monthly data or even cumulated over months, were not significant or did not lead to a significant improvement. More generally, functional data did not explain annual density variations better than simple climatic data.

Nevertheless, a large part of variation associated with year still remains unexplained. The maximum variation that can be associated to year was 30% in our example. While taking climatic data into account, explained variation in wood density increased by 5.2% compared to the model that includes age from the pith and ring width. Year effect was thus reduced appreciably to the same extent although significantly, but in fact quite modestly even using integrative and improved variables.

Ring width versus ring density sensitivity to climate

In order to compare ring density and ring width sensitivity to climate, the same methodology was applied on the ring width time series coming from the same rings data set.

Table 4 Estimated (REML) fixed effects parameters, random effects variances of the models 6 including age, 1/ring width, and climatic or functional variables. [*T* average temperature (°C), *Rain* rainfall amount (mm), *Rad* radiation (W m⁻²), *TR* cumulated transpiration (mm), *Phis* cumulated photosynthesis (gC m⁻²). Months are indicated by numbers: 5 for May, 6 for June, etc. *Ar(I)* auto-correlation covariance parameter. Letters indicate probability: *a* for *P*<0.05; *b* for *P*<0.001; *c* for *P*<0.0001; non significant otherwise]

Parameter introduced	Climatic	Reference model 4	T6	T9	Rad6	Rad9	Rain8	Rain8, Rad6, Rad9	Tr6	Tr6789	Phs6	Phs56	Phs9	Phs56	Rad9
-2logL		12,981	12,951	12,973	12,953	12,964	12,971	12,896	12,959	12,938	12,966	12,952	12,984	12,935	
AIC value		12,997	12,967	12,989	12,969	12,980	12,987	12,912	12,975	12,954	12,982	12,968	13,000	12,951	
Fixed effect															
Intercept (Int.)		799 ^c	753 ^c	778 ^c	774 ^c	781 ^c	792 ^c	129 ^c	788 ^c	752 ^c	746 ^c	700 ^c	806 ^c	681 ^c	
Age		-1.071 ^c	-1.128 ^c	-1.098 ^c	-1.205 ^c	-1.026 ^c	-1.012 ^c	-1.153 ^c	-1.140 ^c	-1.097 ^c	-1.151 ^c	-1.202 ^c	-1.114 ^c	-1.16 ^c	
1/Rw		0.040	-0.662	0.146	-0.548	-0.259	0.385	-2.540	-0.571	0.334	0.422 ^c	0.237	-0.260	-0.06	
Climatic			0.336 ^c		0.184 ^c		0.604 ^b	-0.477 ^c						0.16 ^c	
Functional								-0.179 ^c	0.263 ^c	0.227 ^c	0.181 ^c	0.189 ^c	-0.027 ^c	0.19 ^c	
Random effect variances															
Var (Int)		1,782 ^a	1,761 ^a	1,795 ^a	1,753 ^a	1,747 ^a	1,775 ^a	1,691 ^a	1,793 ^a	1,749 ^a	1,768 ^a	1,717 ^a	1,770 ^a	1,688 ^a	
cov (Int, Age)		-25.08 ^a	-25.42 ^a	-25.04 ^a	-24.81 ^a	-24.39 ^a	-25.11 ^a	-23.80 ^a	-25.50 ^a	-24.45 ^a	-24.88 ^a	-24.03 ^a	-24.93 ^a	-24.41 ^a	
Var (Age)		0.66 ^a	0.67 ^a	0.66 ^a	0.66 ^a	0.64 ^a	0.66 ^a	0.64 ^a	0.67 ^a	0.65 ^a	0.67 ^a	0.65 ^a	0.65 ^a	0.64 ^a	
cov (Int, 1/Rw)		-57.01	-56.97	-56.56	-55.18	-53.46	-58.82	-52.86	-60.39	-56.71	-54.78	-51.90	-56.59	-48.86	
1/Rw															
cov (Age, 1/Rw)		1.39 ^a	1.49 ^a	1.36 ^a	1.45 ^a	1.30 ^a	1.42 ^a	1.37 ^a	1.54 ^a	1.36 ^a	1.35 ^a	1.33 ^a	1.43 ^a	1.24 ^a	
1/Rw)															
Var (1/Rw)		3.52 ^a	4.51 ^a	3.37 ^a	4.30 ^a	3.56 ^a	3.55 ^a	4.74 ^a	4.72 ^a	3.63 ^a	3.16 ^a	3.36 ^a	3.78 ^a	3.46 ^a	
Residual variations															
Ar (1)		0.47 ^c	0.47 ^c	0.45 ^c	0.47 ^c	0.44 ^c	0.46 ^c	0.47 ^c	0.47 ^c	0.47 ^c	0.45 ^c	0.46 ^c	0.46 ^c	0.45 ^c	
Var (ϵ_{ij})		865 ^c	862 ^c	852 ^c	857 ^c	842 ^c	862 ^c	820 ^c	870 ^c	854 ^c	849 ^c	851 ^c	873 ^c	828 ^c	

Table 5 Contribution of fixed effects and random effects on total variation of average ring density, expressed in percent of the cumulated variance terms for the model 6. The residual variance reduction is calculated as a percentage of reference model 4 residual variance (model 4 includes age and 1/RW as fixed and as

Model		4			6										
Parameters included		T6	T9	Rad6	Rad9	Rain8	Rain8 Rad6, Rad9	Tr6	Tr6789	Phs6	Phs56	Phs9	Rad9, Phs9		
% total variance	Fixed effects	12.4	12.7	12.9	13.2	13.1	12.7	12.7	13.3	13.6	13.5	12.8	14.6		
	Random effects	46.3	46.6	46.4	46.7	46.3	45.9	47.5	46.5	46.0	47.7	46.3	44.6		
	Residual	41.3	40.7	40.7	40.1	40.6	41.5	39.8	40.8	40.8	41.6	40.2	40.7		
Random residual reduction (%)		0.31	1.43	0.89	2.57	0.34	5.2	-0.64	1.17	1.77	1.58	-0.92	4.26		

random tree effects and an autocorrelation variance term). [*T* average temperature (°C), *Rain* rainfall amount (mm), *Rad* radiation ($W\ m^{-2}$), *TR* cumulated transpiration (mm), *Phs* cumulated photosynthesis ($gC\ m^{-2}$). Months are indicated by numbers: 5 for May, 6 for June, etc]

Table 6 Comparison of estimated (REML) fixed effects parameters, random effects variances of the models including age and the climatic or functional variables selected. [SWD cumulated soil water deficit (mm), *Rain* rainfall amount (mm), *Phs* cumulated

photosynthesis ($gC\ m^{-2}$), *TR* the transpiration (mm). Months are indicated by numbers: 5 for May, 6 for June, etc. Letters indicate probability: *a* for $P<0.05$; *b* for $P<0.001$; *c* for $P<0.0001$]

Model	Parameter introduced	Climatic Functional	Reference none none	Rain 8	Rain 5 to 8	Tr8	Tr9	Phs 5 to 8	SWD 6 to 9
	-2logL		15,887	15,825	15,684	15,825	15,694	15,614	15,613
	AIC value		15,894	15,835	15,694	15,835	15,704	15,624	15,623
Fixed effect	Intercept (Int.)		157.02 ^c	125.57 ^c	67.47 ^c	102.73 ^c	-2.99 ^c	-66.79 ^a	173.01 ^c
	Age		4.20 ^c	4.37 ^c	4.15 ^c	4.13 ^c	2.86 ^c	4.09 ^c	4.43 ^c
	Climatic Functional			0.37 ^c	0.32 ^c	1.18 ^c	4.66 ^c	0.22 ^c	-4.38 ^c
Random effect variances	Var (Int)		12,155 ^a	12,152 ^a	11,876 ^a	12,007 ^a	12,034	11,780 ^a	11,939 ^a
	cov (Int, Age)		-224 ^a	-222 ^a	-219 ^a	-223 ^a	-219	-219 ^a	-218 ^a
	Var (Age)		5.51 ^a	5.43 ^a	5.44 ^a	5.49 ^a	5.39	5.47 ^a	5.39 ^a
Residual variations	Ar (1)		0.55 ^c	0.56 ^c	0.58 ^c	0.56 ^c	0.59 ^c	0.59 ^c	0.59 ^c
	Var (ϵ_{ij})		7,973 ^c	7,789 ^c	7,331 ^c	7,848 ^c	7,569 ^c	7,028 ^c	7,136 ^c

Table 7 Contribution of fixed effects and random effects on total variation of ring width, expressed in percent of the cumulated variance terms. The residual variance reduction is calculated as a percentage of reference model (age as fixed effect) residual

variance. (SWD cumulated soil water deficit (mm), *Rain* is the rainfall amount (mm), *Photos* is the cumulated photosynthesis ($gC\ m^{-2}$), *TR* the cumulated transpiration (mm). Months are indicated by numbers: 5 for May, 6 for June, etc

Model	Parameters included	5	6 Rain 8	Rain 5-8	Tr8	Tr9	Phs 5-8	SWD 6-9
% total variance	Fixed effects	24.1	24.7	26.9	29.8	27.0	28.2	28.0
	Random effects	27.5	20.5	20.1	19.4	20.6	20.1	20.7
	Residual	48.4	47.3	45.4	43.9	45.6	44.0	43.8
Random residual reduction (%)			10.5	8.05	11.85	6.15	5.07	2.31

Results of model adjustment are shown on Table 6. The reference model constructed only with age of rings explained 24.1% of total variance, that is already much more (twice) than the same model applied for density. Climatic variables contributed 29.8% of explained variance (Table 7). Large differences between ring width and ring density appeared in the sensitivity to climate. Firstly, we may notice that monthly climatic variables did not improve the ring width modelling, unlike ring density, except for transpiration in August and September. August rainfall did not reduce residual variance strongly, whereas

the cumulated rainfall from May until August decreased -2logL from 15,884 to 15,684 and σ^2 from 7,973 to 7,331 (-8%). Even reducing significantly -2logL, monthly transpiration was not as influent as for density, and rainfall; soil water deficit indices or photosynthesis brought far higher results. According to the AIC information criterion, the best model integrates soil water deficit cumulated from June to September, which is only part of the growing season. In fact, during the time period analyzed, a soil water deficit never happened in May, as the winter rainfall refilled soil water reserves, so that May

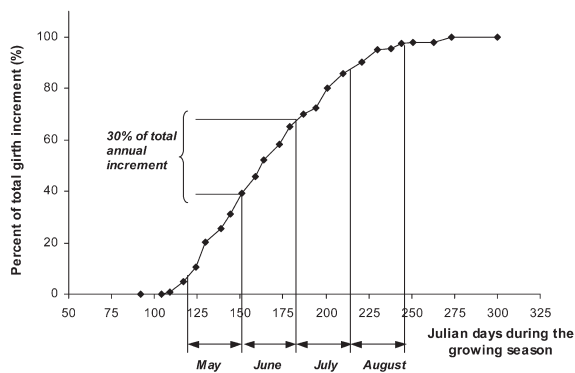


Fig. 6 Seasonal growth dynamic of 60-year-old beech trees monitored with dendrometer, expressed as a percent of total girth increment for year 2000. Twelve trees were monitored during the growing season; one plot represents the average percent of annual girth increment realized at each date

did not have to be included. Cumulated photosynthesis from May to August offered a very similar AIC value, and the random residual variance is even smaller representing 87% of that of the reference model ($\sigma^2=7,028$).

The intra-seasonal monitoring of growth shows that girth increment achieved during August and June represents almost 30–50% of annual growth (Fig. 6). Beech ecophysiology during May to August only contributes to stem growth. For that reason radiation and temperature during the end of the growing season were not as significant as they were for density: for example, the introduction of September temperature reduced the random tree residual variance from 960 to 852 (–11.3%) for density, but only from 7,973 to 7,952 (–0.3%) for ring width.

While splitting variance according to identified sources (Table 7) it appears that the individual or so-called ‘tree-effect’ was not as dominant as observed for ring density (Table 5). The comparison of calculated values resulting from the same model applied on both density and ring width reveals that within ring width tree-effect was only half that of the value for density. This decrease was not obtained through the random residual part increase but rather through the fixed-effect increase.

Discussion

Relations between wood density and ring width

Despite the ecological and economic importance of beech in European countries, few studies were conducted on its wood density and on the relations between wood density and age from the pith or ring width.

Beech wood density proved to be less variable than ring width in our study. One could have expected a stronger relation between ring density and ring width than the one we found, as already observed in oak (Zhang et al.

1993, 1994; Degron and Nepveu 1996; Bergès et al. 2000), in Scots pine (Mörling 2002) or in Norway spruce (Pape 1999). According to these last two authors, the relation may explain the effect of thinning on wood density by increasing ring width. But our result is in agreement with the conclusion of several previous studies on beech wood density, based on torsion torque measurements that pointed out the absence of a relationship between annual increment and wood density in this forest species (Tsoumis 1958; Polge 1973; Keller et al. 1976). Nepveu (1981a) observed a population of trees having a positive link between width and density, and trees having a negative link. By definition, the wood of diffuse-porous trees does not present heterogeneity in the ring anatomy that could be linked with the annual growth time-course. The transition between what one could call earlywood and latewood—by comparison with ring-porous wood—is very progressive. The maximum density difference encountered within parts of one ring may not be sufficient to induce a significant change in annual average ring density, even if tree reaction to specific growth conditions is limited only to part (e.g. latewood) of the ring. The large discrepancy found in our study between ring width and ring density sensitivity toward climate fluctuations also converges towards the conclusion of a relative independence between ring width and ring density.

Density and ring age from the pith

Annual ring density is linked to ring age from the pith, the density decreasing with increasing age. The intensity and quality of this relation was highly variable among trees, as reflected by the very large random tree effect evidenced by the relationship between ring age and ring density. The age of the tree sampled was only 60–70 years. Some analyses would have been more enlightening if they had been conducted on older trees of 120–140 years, offering longer time series and stronger responses to age. On this topic the literature shows that density decreases from the pith to the bark, reducing by 10% when comparing rings established at 0–30 or at 180–210 years (see Nepveu 1981b). De Bell et al. (2002) showed with young poplars, another diffuse porous tree species, that wood density was 0.37 g cm^{-3} during the first 3 years, decreased somewhat at age 4 or 5, and then increased to an average of 0.45 g cm^{-3} at age 9. However, no attempt was made to study the climate and its year to year variability. On a set of 60 beech trees with age ranging from 70 to 100 years, Nepveu (2001) reported a decrease of wood infra-density (i.e. dry weight at 105°C divided by fresh volume) with ring age as counted from the pith. Keller et al. (1976) observed a relation between beech tree diameter and density of rings sampled near bark, but with the same data concluded that annual ring density was independent from ring increment. In that case, the diameter-density relation could hide some age effects, a large diameter being explained by high age and not by high increments. Recently, new hypotheses have been suggested to explain

why trees exhibit changes in wood characteristics as a function of cambial age. Domec and Gartner (2002) have measured an increase in wood density by 18% from the pith to the outer growth rings in Douglas-fir. They attributed this difference in wood density to a difference in hydraulic and mechanical functions between juvenile and mature wood. For this coniferous species, the wood density was correlated to percent latewood, which is not the case in beech.

Climate effects

The incidence of June climate or calculated transpiration on beech ring width was once again illustrated by our results, as almost 30–50% of annual growth is achieved during this month. In contrast, the average ring density appears less sensitive to this month. But this result is not in contradiction to the relatively low part of variance associated with the year effect. Previous studies on coniferous species already pointed out the influence of May and June temperatures on wood density, by affecting cell size of larch (*Larix decidua* Mill.) in ideal water supply conditions (Vaganov 1987). Both temperature and radiation in June, and resulting transpiration and photosynthesis, may converge towards the same conclusion. On a deep soil offering a large extractable water amount (up to 180 mm in our site, Quentin et al. 2001), the high radiation (and consequently high temperature and high photosynthesis) allows the trees to divide and enlarge cells, as transpiration and photosynthesis are not limited by soil water deficit. A strong relationship between photosynthetic production and tracheid-wall thickness was seen in coniferous trees (Larson 1994; Yasue et al. 2000) and our results exhibited a similar correlation with ring width in beech trees, allocating photosynthates to a large extent to wood formation. Also, soil moisture conditions and depletion proved to promote latewood initiation for various tree species: Douglas fir (Brix 1972), red pine (Zahner and Whitmore 1960), and loblolly pine (Cregg et al. 1988). Reducing a part of earlywood in the total ring width, or so-called lightwood (Z'Graggen 1990), would influence average ring density in the same way.

Soil moisture may also be considered as a key parameter of vessel size that is under the control of turgor pressure in the tree (Ray et al. 1972). This parameter does not appear to be limiting at the studied site at the beginning of the growing season, but would quickly become critical. The role of rainfall amount and distribution through the growing season depends strongly on soil storage capacity. For example, Sass and Eckstein (1995) found on beech trees growing on a dry site significant correlation between July rainfall and vessel formation of late parts of the ring, whereas on the Hesse site, only August rainfall was significant. The fact that ring densities were not sensitive to soil water deficit indices may thus appear contradictory, as ring width is strongly dependent, as already reported for beech (Aranda

et al. 2000; Rozas 2001). This may involve a radial growth cessation occurring earlier than processes of wood densification, or a higher sensitivity to drought for radial growth. The radial increment is quickly stopped or strongly limited as soon as soil water deficit occurs. Two hypotheses of wood formation behaviour could then be proposed. The first one is that cell wall thickening stops at the same time as radial increment, the densities encountered within dry years will then reflect mainly growth activities that occurred when water was not limiting, and thus being at a normal magnitude. The second hypothesis is that cell wall thickening may continue or even differ from cell division and enlargement, and could even benefit from the recovery of good soil water conditions after sufficient rainfall events. Whatever the hypothesis, a small radial increment would not imply smaller density values and a low correlation between ring density and ring width is observed.

Soil water availability during the late growing season leads to high stomatal conductance and allows a consistent photosynthesis in September. At this period, radial increment is almost stopped (Schmitt et al. 2000) as confirmed by our seasonal radial growth monitoring (Fig. 6). Some assimilates may be allocated towards secondary cell wall building that may continue for several weeks (2–3 for beech) after the cell division and enlargement stop (Lachaud and Bonnemain 1981), or even more for latewood cells (Whitmore and Zahner 1966; Gindl et al. 2000).

The main effect in September was temperature, more than photosynthesis. The effect of high temperatures on cell wall thickening has already been described as a positive one for coniferous trees, while activating enzymes, increasing ability of membranes to transport substances (Antonova and Stasova 1997), and decreasing duration of tracheid development in the secondary thickening zone (Whitmore and Zahner 1966; Antonova and Stasova 1993). Some effects of temperature may be due to radiation, as these variables are significantly linked (Pearson = 0.28, $P < 0.0001$). Yasue et al. (2000) underlined the positive effect of light quantity (i.e. both day length and light intensity) on *Picea glehnii* Mast. wood density. The effects of temperature and radiation may thus be direct, and not expressed through photosynthesis stimulation, explaining the non-significance of this variable in September. Furthermore, photosynthate concentration is not limiting at the end of the growing season, unlike temperature or radiation.

However, beech wood density was not found to vary as much as radial increment. These findings confirm the results obtained by Z'Graggen (1990), who mentioned a mean sensitivity of maximum density very low (4%) as compared to ring width (30%) in beeches from a central alpine valley. Even when significant, the influence of climate effects did not offer a large reduction of annual density variation, accounting for almost 19% of variation attributable to year.

Tree effect

From a climatic and physiological analysis, we pointed out the unequal contribution of months to the part of variance associated with climate. The strongest effects were obtained during the last part of the growing season that would correspond to latewood, where maximum density is recorded. The results are in agreement with several studies based on density profiles or tracheidograms that stressed the increasing role of external influences such as climate (Woodcock 1989; Sass and Eckstein 1995), or forest site (Ackermann 1995). This assumption is illustrated by the numerous studies that are based on latewood density (e.g. Parker and Henschel 1971; Hughes et al. 1984; Briffa et al. 1990; Schweingruber and Briffa 1996; Gindl et al. 2000). Latewood density was even proved to be more linked than ring width with year-to-year temperature variations during the growing season (Hughes et al. 1984; Kienast et al. 1987; D'Arrigo et al. 1992). The fact that a large part of the ring is set mostly under control of internal factors is illustrated by the large amount of inter-tree variance ('tree effect') found in every model tested. Large tree effects have already been reported for beech, concerning for example the relation between ring width and density that showed a significant individual variability (Von Pechmann 1958; Nepveu 1981a). Savva et al. (2002) found in Scots pine an individual variability of all tree-ring characteristics that was 1–4 times greater than chronological variability.

In contrast, climate variables always entered as fixed-effects only. This may be due also to the fact that all the trees studied were dominant, and had comparable competition constraints for light and water. The reason for the predominance of internal factors at the beginning of the growing season, which may introduce a part of the tree effect found, is not completely understood. Some authors involve the phytohormonal control of cambium reactivation that was shown to be stronger for diffuse-porous trees than for ring-porous trees (Lachaud 1981; Schmitt et al. 2000). Anyway the largest part of the tree effect may be explained by genetic determinism, and also by environment \times genetic interactions. While studying wood density of spruce clones grown on two stands having a different fertility level, Chantre and Gouma (1993) proved that differences in wood density were higher between clones than between fertility level, and that the interaction fertility \times clone was not significant. The intrinsic tree effect driven by a genetic determinism is not likely to be limited to coniferous trees. For example, Beismann et al. (2002) has shown that beech wood density could have different reaction to CO₂ and N treatments depending on genotype. De Bell et al. (2002) also concluded that ring width, wood density and fibre length differed significantly among clones of *Populus*, while no relationship was observed between ring width and ring density. Using mixed effect models, Guilley et al. (2003) analyzed the variability existing in the relation between density, ring age and ring width. They tested whether relations were sensitive or not toward provenance of trees, silviculture or

site quality (and their interactions). That relation between wood density and radial growth was strongly changing according to the provenance and site quality. Moreover, most of the intra-stand level is caused by between-tree variability, which was as high as between regions or site quality classes. This finding based on 82 oaks corroborates our result on beech and stresses the importance of individual determinism on wood density.

Conclusion

The comparison between ring-porous trees and diffuse-porous trees already proved that differences are not limited to wood anatomy, but also concern seasonal growth pattern, cambium reactivation and stored carbohydrate mobilization (Barbaroux and Bréda 2002). The wood density of diffuse-porous trees seems to be less variable and sensitive to environmental conditions than ring width. However, density of diffuse-porous trees appears to respond quite similarly to coniferous or deciduous ring-porous trees to climatic fluctuations, even if the magnitude of its responses is far weaker. Wood density in particular, was sensitive to temperature, through direct influence on cell wall thickening, or through stimulating carbon fixation and allocation to wood lignification. These results suggest new elements of interest for process-based modelling of biomass production. The densification of the wood seemed to be decoupled to the radial growth and to remain substantial during the late growing season. Biomass production has to be broken down into dimension (via ring width) and mass (via ring density) increments. This conclusion is a significant advance in our understanding of biomass accumulation in beech, and will be of major importance in future development of process-based modelling.

Finally, the modelling process we employed allowed us to separate the different sources of variance existing within the annual mean density, and emphasized the major role played by inter-individual variance. This last effect was surprisingly high, while studying trees sampled within the same small area and having the same social status in canopy. It stresses the importance of scaling up from trees to the stand and this result will probably incite us to enlarge our sample size of trees.

Acknowledgements The authors are grateful to the French Forest Management Service (Office National des Forêts) for allowing the sample of trees, and to P. Behr, P. Gelhaye, F. Géréma, C. Kieffer and R. Schipfer for their technical support. We thank F. Mothe who provided X-ray analysis software and helpful advises. We also gratefully acknowledge A. Granier for supplying water and carbon balance simulations and for his constructive comments. The Ph.D. student, O.B., received a grant from the French Government (Ministry of Research).

References

- Ackermann F (1995) Influence du type de station forestière sur les composantes intracernes de la densité du bois de chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) dans les chênaies de l'Adour et des côtes basco-béarnaises. *Ann Sci For* 52:635–652
- Antonova GF, Stasova VV (1993) Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems. *Trees* 7:214–219
- Antonova GF, Stasova VV (1997) Effects of environmental factors on wood formation larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems. *Trees* 11:462–468
- Aranda I, Gil L, Pardos JA (2000) Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Matuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14:344–352
- Badeau V, Dupouey JL, Becker M, Picard JF (1995) Long-term trends of *Fagus sylvatica* L. in northeastern France. A comparison between high and low density stands. *Acta Oecol* 16:571–583
- Barbaroux C, Bréda N (2002) Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees. *Tree Physiol* 22:1201–1210
- Becker M, Bert GD, Bouchon J, Dupouey JL, Picard JF, Ulrich E (1995) Long term changes in forest productivity: the dendrochronological approach. In: Landmann G, Bonneau M (eds) *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 143–153
- Beismann H, Schweingruber F, Speck T, Körner C (2002) Mechanical properties of spruce and beech wood grown in elevated CO₂. *Trees* 16:511–518
- Bergès L, Dupouey JL, Franc A (2000) Long term changes in wood density and radial growth of *Quercus petraea* Liebl. in northern France since the middle of the nineteenth century. *Trees* 14:398–408
- Briffa KR, Bartholin TS, Eckstein D, Jones PD, Karlen W, Schweingruber FH, Zetterberg P (1990) A 1,400-year tree-ring record of summer temperatures in Fennoscandia. *Nature* 346:434–439
- Briffa KR, Jones PD, Schweingruber FH, Shiyatov SG, Cook ER (1995) Unusual twentieth-century summer warmth in a 1,000-year temperature record from Siberia. *Nature* 376:156–159
- Brix H (1972) Nitrogen fertilization and water effects on photosynthesis and earlywood-latewood production in Douglas fir. *Can J For Res* 2:467–478
- Chantre G, Gouma R (1993) Influence du génotype, de l'âge et de la station sur la relation entre l'infradensité du bois et la vigueur chez l'Épicéa commun (*Picea abies* Karst.). AFOCEL, Medoc, France, pp 61–89
- Cook ER, Kairiukstis LA (eds) (1990) *Methods of dendrochronology: applications in environmental science*. Kluwer, Dordrecht
- Cregg BM, Dougherty PM, Hennesey TC (1988) Growth and wood quality of young loblolly pine trees in relation to stand density and climatic factors. *Can J For Res* 18:851–858
- D'Arrigo RD, Jacoby GC, Free RM (1992) Tree ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climate change. *Can J For Res* 22:1290–1296
- DeBell D, Singleton R, Harrington CA, Gartner BL (2002) Wood density and fiber length in young *Populus* stems: relation to clone, age, growth rate, and pruning. *Wood Fiber Sci* 34:529–539
- Degron R, Nepveu G (1996) Prédiction de la variabilité intra- et interarbre de la densité du bois de chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.) par modélisation des largeurs et des densités de bois initial et final en fonction de l'âge cambial, de la largeur de cerne et du niveau dans l'arbre. *Ann For Sci* 53:1019–1030
- Domec JC, Gardner BL (2002) Age- and position-related changes in hydraulic versus mechanical dysfunction of xylem: inferring the design criteria for Douglas-fir wood structure. *Tree Physiol* 22:91–104
- Fritts HC (1976) *Tree rings and climate*. Academic Press, London
- Gindl W, Grabner M, Wimmer R (2000) The influence of temperature on lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width. *Trees* 14:409–414
- Granier A, Bréda N, Biron S, Villette S (1999) A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol Model* 116:269–283
- Granier A, Ceschia E, Damesin C, Dufréne E, Epron D, Gross P, Lebaube S, Ledantec V, Le Goff N, Lemoine D, Lucot E, Ottorini JM, Pontailler JY, Saugier B (2000) The carbon balance of a young beech forest. *Funct Ecol* 14:312–325
- Guilley E, Nepveu G (2003) Interprétation anatomique des composantes d'un modèle mixte de densité de bois chez le chêne sessile (*Quercus petraea* Liebl.): âge du cerne compté depuis la moelle, largeur de cerne, arbre, variabilité interannuelle et duraminisation. *Ann For Sci* 60:331–346
- Guilley E, Hervé JC, Huber F, Nepveu G (1999) Modelling variability of within-ring density components in *Quercus petraea* Liebl. with mixed-effect models and simulating the influences of contrasting silvicultures on wood density. *Ann For Sci* 56:449–458
- Guilley E, Hervé JC, Nepveu G (2003) The influence of site quality, silviculture and region on the wood density mixed model *Quercus petraea* Liebl. *For Ecol Manage* (in press)
- Hervé JC (1999) Mixed-effects modelling of between-tree and within-tree variations: application to wood basic density in the stem. FAIR CT96–1915. Product properties prediction—improved utilization in the forestry—wood chain applied on spruce sawnwood, Sub-task 2.1. CPL, Newbury, pp 25–42
- Hughes MK, Schweingruber FH, Cartwright D, Kelly PM (1984) July–August temperature at Edinburgh between 1721 and 1975 from tree-ring density and width data. *Nature* 308:341–344
- Keller R, Timbal J, Le Tacon F (1976) La densité du bois de hêtre dans le Nord-Est de la France. Influence des caractéristiques du milieu et du type de sylviculture. *Ann For Sci* 33:1–17
- Kienast F, Schweingruber FH, Bräker OU, Schär E (1987) Treering studies along ecological gradients and the potential of single-year analyses. *Can J For Res* 17:683–696
- Lachaud S (1981) Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. II. Evolution avec l'âge des modalités de la réactivation cambiale et de la xylogénèse chez le hêtre et le chêne. *Can J Bot* 59:2692–2697
- Lachaud S, Bonnemain JL (1981) Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les Hêtres et les Chênes âgés. *Can J Bot* 59:1222–1230
- Larson PR (1994) *The vascular cambium: development and structure*. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Le Moguédec G, Dhote JF, Nepveu G (2002) Choosing simplified mixed model for simulations when data have a complex hierarchical organization: an example with some basic properties in sessile oak wood (*Quercus petraea* Liebl.). *Ann For Sci* 59:847–855
- Littell RC, Milliken GA, Stroup WW, Wolfinger RD (1996) SAS system for Mixed Models, SAS Institute, Cary, N.C.
- Mörling T (2002) Evaluation of annual ring width and ring density development following fertilization and thinning of Scots pine. *Ann For Sci* 59:29–40
- Mothe F, Duchanois G, Leban JM, Nepveu G (1998) Analyse microdensitométrique appliquée au bois: une méthode de traitement des données aboutissant à la description synthétique et homogène des profils de cerne (programme CERD). *Ann For Sci* 55:301–315
- Nepveu G (1981a) Prédiction juvénile de la qualité du bois de hêtre. *Ann For Sci* 38:425–447
- Nepveu G (1981b) Propriétés du bois de hêtre. In: Tessier du Cros E, Le Tacon F, Nepveu G, Pardé J, Perrin R, Timbal J (eds) *Le Hêtre*. INRA, Paris, pp 377–387
- Nepveu G (2001) Effet de la conservation en forêt sans exploitation sur l'altération de chablis de hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Convention ONF/INRA/AFOCEL BP 009. INRA-CRF, Nancy, Champenoux

- Pape R (1999) Influence of thinning and tree diameter class on the development of basic density and ring width in *Picea abies*. *Scand J For Res* 14:27–37
- Parker ML, Henoch WNS (1971) The use of Engelmann spruce latewood density for dendrochronological purposes. *Can J For Res* 1:90–98
- Perrin JR, Ferrand JC (1984) Automatisation des mesures sur carottes de sondage de la densité du bois, de son retrait et des contraintes de croissance. *Ann For Sci* 491:69–86
- Polge H (1973) Etat actuel des recherches sur la qualité du bois de hêtre. *BT ONF Bull Tech* 4:13–22
- Polge H, Nicholls JWP (1972) Quantitative radiography and the densitometric analysis. *Wood Sci* 5:51–59
- Quentin C, Bigorre F, Granier A, Bréda N, Tessier D (2001) Etude des sols de la Forêt de Hesse (Lorraine). Contribution à l'étude du bilan hydrique. *EGS* 8:279–292
- Ray PM, Green PB, Cleland R (1972) Role of turgor in plant cell growth. *Nature* 239:163–164
- Rozas V (2001) Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, Northern Spain. *Ann For Sci* 58:237–251
- Ryan DAJ, McLaughlin DL, Gordon AM (1993) Interpretation of sugar maple (*Acer saccharum*) ring chronologies from central and southern Ontario using a mixed linear model. *Can J For Res* 24:568–575
- Sass U, Eckstein D (1995) The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees* 9:247–252
- Savva Y, Schweingruber F, Milyutin L, Vaganov E (2002) Genetic and environmental signals in tree rings from different provenances of *Pinus sylvestris* L. planted in the southern taiga, central Siberia. *Trees* 16:313–324
- Schmitt U, Möller R, Eckstein D (2000) Seasonal wood formation dynamics of beech (*Fagus sylvatica* L.) and black locust (*Robinia pseudoaccacia* L.) as determined by the “pinning” technique. *J Appl Bot* 74:10–16
- Schweingruber FH (1983) Tree rings and environment dendroecology. Paul Haupt, Stuttgart
- Schweingruber FH, Briffa KR (1996) Tree-ring density for climate reconstruction. In: Jones PD, Raymond SB, Jouzel J (eds) Climatic variations and forcing mechanisms of the last 2000 years. Springer, Berlin Heidelberg New York
- Tsoumis G (1958) Growth, specific gravity and shrinkage of the wood of *Pinus nigra* Arn., *Fagus sylvatica* L., *Quercus sessiliflora* Sm. and *Castanea vesca* Gärt. Aristolian University, Thessalonica
- Vaganov EA (1987) Histometric analysis of the tree rings in ecological and dendrochronological research. In: Kairiukstis L, Bednarz Z, Feliksis E (eds) Methods of dendrochronology. I. International Institute for Applied Systems Analysis, Laxenburg, Austria, and Polish Academy of Sciences-Systems Research Institute, Warsaw, Poland
- Von Pechmann H (1958) Die Auswirkung der Wuchsgeschwindigkeit auf die Holzstruktur und die Holzigenschaften einiger Baumarten. *Schweiz Z Forstwes* 109:615–647
- Whitmore FW, Zahner R (1966) Development of the xylem ring in stems of young Red pine trees. *For Sci* 12:198–210
- Woodcock DW (1989) Climate sensitivity of wood-anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Can J For Res* 19:639–644
- Yasue K, Funada R, Kobayashi O, Ohtoni J (2000) The effect of tracheid dimensions on variations in maximum density of *Picea glehnii* and relationships to climate factors. *Trees* 14:223–229
- Zahner R, Whitmore F (1960) Early growth of radically thinned loblolly pine. *J For* 58:628–634
- Z'Graggen S (1990) Ring width, maximum density and vessel area of beech from a central alpine valley with subcontinental climate. Proceedings of a conference on Tree Rings and Environment, 3–9 September 1990, Ystad, South Sweden, pp 353–356
- Zhang SY, Eyono Owoundi R, Nepveu G, Mothe F, Dhôte JF (1993) Modelling wood density in European oak (*Quercus petraea* L. and *Quercus robur* L.) and simulating the silvicultural influence. *Can J For Res* 23:2587–2593
- Zhang SY, Nepveu G, Eyono Owoundi R (1994) Intra-tree and inter-tree variation in selected wood quality characteristics of European oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* L.). *Can J For Res* 24:1818–1823

Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech

O. Bouriaud, N. Bréda, J.-L. Dupouey, and A. Granier

Abstract: The relationship between basal-area increment and stem-volume increment or biomass annual production was investigated in 30 dominant European beech (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. The trees were sampled at four heights along the stem for dendrochronological and densitometric measurements. Annual stem-volume and stem-biomass increments were computed from the measurements and were not obtained by applying allometric relationships. A comparison of the ring-area increments at the four stem heights indicated that the vertical distribution of annual growth fluctuates at an interannual time step and is influenced by climate during the growing season, particularly drought events. Ring-area increments were more strongly reduced at breast height than in the upper parts of the tree during dry years. Relationships between basal-area increment and volume or annual biomass production were very strong, but the residuals of these relationships contained up to 50% climate information. The amplitude of the breast-height radial-growth response to drought is much larger than the volume and biomass-production responses. Variations of wood density in this diffuse-porous species are not large enough to consistently modify the estimates of annual stem biomass production. Breast-height series are a valuable tool for dendrochronological investigations, but as they are more sensitive to drought, they greatly underestimate tree biomass increments during drought episodes.

Résumé : La relation entre l'accroissement en surface terrière et la croissance en volume ou en biomasse a été analysée sur un échantillon de 30 hêtres communs (*Fagus sylvatica* L.) provenant du nord-est de la France. Les arbres ont été échantillonnés à quatre hauteurs le long du tronc pour des mesures dendrochronologiques et densitométriques. Les accroissements annuels en volume et en biomasse du tronc ont été déduits des mesures et ne proviennent pas de l'application de relations allométriques. La comparaison des accroissements observés sur les quatre hauteurs de mesure a révélé que la distribution de la croissance le long du tronc fluctue entre années et est influencée par le climat lors de la saison de végétation, et particulièrement par les épisodes de sécheresse. La croissance était plus réduite à hauteur de poitrine que plus en hauteur lors des années sèches. Les relations entre l'accroissement en surface terrière et la production de volume ou de biomasse étaient très fortes, mais les résidus de ces relations présentaient jusqu'à 50 % de signal climatique. L'intensité de la réponse à la sécheresse de la croissance radiale à hauteur de poitrine est plus forte que celles de l'accroissement en volume ou biomasse. La variation de la densité annuelle du bois pour cette espèce à pores diffus n'est pas assez grande pour modifier sensiblement les estimations de production annuelle de biomasse. Les séries chronologiques à hauteur de poitrine sont donc de bons outils de recherche dendrochronologique, étant plus sensibles à la sécheresse, mais induisent des erreurs systématiques non négligeables de sous-estimation de la production de biomasse durant les épisodes de sécheresse.

Introduction

In the context of the threat of global change, numerous process-based models have been developed over the last 30 years. The models are designed both to improve our knowledge of growth processes and to simulate stand behavior beyond the range for which they were calibrated, as with climate change, for example. Those models that have proved their ability to predict growth and yield under various experimental conditions (e.g., Kramer et al. 2002; Reichstein et al. 2002; Battaglia et al. 2004) have already reached a high degree of complexity and accuracy. The necessity to validate these models against field measurements will increase. In this context, dendrochronological studies could offer great support, as they can be undertaken across very large scales,

encompassing numerous stand or soil conditions, and over long time series. The problem with the comparison, especially for retrospective analyses, lies both in the sampling and field-measurement techniques employed, which should be suitable for the time and spatial scales to be used, and in finding common elements between simulation data and field data. However, process-based models used at the stand level do not always offer a prediction of stand growth that is easily comparable with that from radial increments, as such models focus on the cumulative aboveground biomass or even the flux balance, while estimating annual aboveground increment or carbon balance from ring series requires specific and intensive measurements. Past estimates of biomass increments, from ring series used in previous studies, were based on allometric relationships and ignored interannual

Received 23 December 2004. Accepted 26 August 2005. Published on the NRC Research Press Web site at <http://cjfr.nrc.ca> on 20 December 2005.

O. Bouriaud,¹ N. Bréda,² J.-L. Dupouey, and A. Granier. Forest Ecology and Ecophysiology Unit, Centre de Nancy, Institut national de la recherche agronomique, 54 280 Champenoux, France.

¹Present address: Northern Forestry Centre, Canadian Forest Service, 5320-122 Street, Edmonton, AB T6H 3S5, Canada.

²Corresponding author (e-mail: breda@nancy.inra.fr).

variations in wood density or stem taper (e.g., Graumlich et al. 1989; Korol et al. 1996; Hingston and Galbraith 1998).

Variations in ring width at breast height have been intensively used in studies of stand yield for research or practical purposes. The common underlying assumption of most studies is that ring increment at breast height is an unbiased predictor of tree volume or biomass increment. However, it has been shown that the distribution of annual growth along the bole fluctuates (e.g., Farrar 1961; Larson 1963; Fayle 1973) and may be influenced by silvicultural practices and fertilization (Mitchell and Kellogg 1972; Snowdon et al. 1981; Valinger 1992) or irrigation (Wiklund et al. 1995). Variations in stem taper and distribution of growth along the stem have been attracting attention for as long as 40 years. Indeed, some studies, such as Meng (1981), have suggested that the estimates of growth responses could be biased if treatment effects on the stem form were not considered. Despite numerous implications and reported evidence, the relationship between ring width measured at breast height and stem volume or biomass increment has been quite poorly investigated. Moreover, only coniferous species were considered in those studies. Little is still known as to how the variations of growth at breast-height reflect quantitative variations of stem biomass production at short time steps.

In this context, computing the annual variation of stem biomass production or carbon-stock increase from basal-area increment involves unverified or biased assumptions. For example, the relative contribution of the variation in ring shape or annual fluctuations in wood density to estimates of woody biomass increment are not assessed, or even qualitatively compared. Recent work on carbon assimilation and transportation and on growth simulation also emphasizes the need for quantitative information on the control of wood formation, its dependence on climatic conditions, and variation of radial growth up the stem (Fritts et al. 1999; Deleuze and Houllier 1995, 2002). Currently, work is generally more oriented towards the short term than it used to be, as many physiological processes are being modeled at daily or even hourly time steps.

The two main objectives of this work were to test the extent to which radial growth at breast height is a reliable indicator of whole-stem biomass increment and to compare the climatic signals contained in ring-area increments and whole-stem biomass increments.

We analyzed the main stages required to scale up ring-area increments at breast height to whole-stem biomass increments. We focused on annual variation in the relationship between basal-area increment and volume or biomass increment in a European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand. The influence of climate on sensitivity at each stage of this process of scaling up from ring width to biomass was examined.

Materials and methods

Site description

The study was carried out in the Hesse State Forest, located on the eastern side of the Lorraine Plateau in eastern France (48°40'N, 07°05'E, 300 m a.s.l.). The climate is semicontinental, with average annual temperature of 9.2 °C and average annual rainfall of 820 mm. The studied stand is a management unit covering 20 ha, resulting from natural re-

generation and treated as even-aged high forest. The stand was 55 years old and composed mainly of European beech that represented about 50% of the total basal area, in addition to European hornbeam (*Carpinus betulus* L.), sessile oak (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.), and silver birch (*Betula pendula* Roth). Stand density was 1520 stems·ha⁻¹, total basal area was 14.6 m²·ha⁻¹, and the dominant height was 25.7 m.

Trees were sampled in a stand located near the Carboeuroflux site (FR02) in northeastern France, which is designed to monitor carbon and water-vapor fluxes at the stand scale in relation to climate. Numerous climate-monitoring data have therefore been collected at a daily time step since 1996 (for more details see Granier et al. 2000a, 2000b). Monthly meteorological data were collected from the Carboeuroflux site during the period 1996–1999. For the period 1950–1996, total precipitation was simulated on the basis of an intercalibration performed in 1996 between measurements from the Carboeuroflux site and from the Sarrebourg Météo-France weather station (48°44'N, 07°03'E, 250 m a.s.l.). Temperature, solar radiation, and vapour-pressure deficit (VPD) were simulated in the same way, but the measurements were done at the Danneles Quatre Vents Météo-France weather station (48°46'N, 07°07'E, 350 m a.s.l.). To quantify drought constraint on tree physiology, a daily soil water balance model (Granier et al. 1999) was used to estimate soil water deficit. Water stress is assumed to occur when the soil water content drops below 40% of its maximum value, independently of both species and soil type (Granier et al. 1999). This threshold was also confirmed on the beech stand studied here from measurements of sap flow and soil water content (Granier et al. 2000a, 2000c). The ratio of transpiration to potential evapotranspiration is then reduced linearly with increasing soil water deficit. Annual estimates were then established on the basis of the daily outputs computed by the model: the index of drought intensity (cumulative soil drought, CWD), drought duration expressed in days (DD), and the first day of drought (FD).

Tree sampling and ring-width and wood-density measurements

A total of 30 dominant beech trees were harvested for this study. To reduce the variability of both stand and soil conditions, trees were sampled within a small area (ca. 4 ha). Age and girth at breast height (1.3 m) of sampled trees ranged from 45 to 70 years and from 810 to 1190 cm, respectively. Four disks per tree were sawn at four locations along the stem: 1.3 m, 2.6 m, and 30 cm below the base of the crown (at a height of 10.8 m, on average) and at an intermediate location between 2.6 m and the base of the crown (at a height of 6.7 m, on average). Four radii per disk were distinguished, two of them following the longest diameter and the other two being orthogonal. The quadratic mean of the ring widths measured along the four radii was used to compute the stem area at the sampling heights. The annual area increments were obtained by subtracting the previous year's disk area from the current year's disk area.

Rings widths were measured along the four radii to the nearest 0.01 mm using a dendrochronometer (digital positioner, Kütschenreiter, Austria). Calibrated wood strips were sawn at a constant thickness of 2 mm for taking X-ray measurements from breast-height disks. The radius of a given disk was randomly chosen from among the four measured radii.

Strips used for X-ray measurements were conditioned to 12% moisture content before radiography. The X-ray negative radiographs of the samples and the plastic calibration wedge were digitized and analyzed using CERD image-analysis software (Mothe et al. 1998; for more details see Bouriaud et al. 2004). Annual microdensity and ring-width series were cross-dated by visual superposition of individual time curves with the aid of pointer years. These pointer years had been previously identified in the same region by several authors (Picard 1995; Lebourgeois 1997). Partly because of large ring widths (2.9 mm at breast height, on average), all cores were easily cross-dated. The average intercorrelation between all pairs of standardized series was 0.69.

Computation of volume and biomass increments

Stem-volume increment was computed on the basis of estimated disk areas and heights. The volume between the ground and the breast-height disk was computed as a cylinder. A truncated cone represented the volume between two sampling disks, while the volume of the last stem segment (tree top) was computed as a cone (Mallett and Volney 1999; Rytter and Stener 2003), involving a previous estimate of total stem height for each year. Several equations can be used to estimate the volume of tree stems. Smalian's formula, which assumes that the shape is a paraboloid, was rejected because its use should be restricted to measurements of short sections, typically up to 1 m (Husch et al. 2003). Huber's formula also assumes that the shape is a paraboloid, and tends to overestimate the volume if the surface line of the section is more convex than the paraboloid frustum (Husch et al. 2003). The difficulty in using the equation for a paraboloid lies in the fact that the parameters of the equation should be known and are changing over time. Using a cone frustum avoids any assumption about the curvature of the section (Philip 1994). Annual height was estimated by linear interpolation between observation levels. On average, annual height increments were fairly constant among years and trees, being around 50 cm. The error in estimating volume induced by a lack of accuracy in height interpolation was found to be insubstantial because the volume represented by the ultimate (conic) segment was a maximum of 5% of total volume when tree height was between 1.3 and 2.6 m, 5‰ when tree height was between the third- and fourth-disk sampling heights, and less than 1‰ farther up. The volume increment for a given year was computed as the difference between tree volume of the current year and the previous year. Biomass increments were obtained by multiplying the annual volume increments by the corresponding tree-specific ring (yearly) wood density. Therefore, the estimates of biomass increment were obtained solely from measurements and not from any allometric model.

Data analysis

Three different analyses were designed to address our objectives of (i) describing the variations in radial growth along the stem in relation to climate, (ii) quantifying the influence of climate on the relationship between growth at breast height and stem-biomass increment at an annual time step, and (iii) comparing sensitivity to climate of basal-area increment and stem-biomass increment.

First, to compare growth variations along the stem, ratios of ring-area increments were computed for each sampled tree as $(\text{ring-area increment})_{i,j,k} / \text{BAI}_{i,j}$, where BAI is the basal-area increment and i denotes the i th tree, j the j th year, and k one of the three stem heights (2.6 m, intermediate height, or crown base). A spline function with 50% frequency cutoff at 10 years was fitted to the resulting individual series to extract long- and medium-term variations. Residuals, hereinafter denoted Ir2, Ir3, and Ir4, were considered to be high-frequency differences in ring behavior according to the location along the stem.

Second, we tested the hypothesis that BAI can be a predictor of annual volume and biomass production. Linear mixed effects models of annual volume and biomass production were fitted against BAI. Mixed models were used instead of simple regression models to explicitly integrate among-tree variations (considered to be random effects), thus producing a tree-population-level representation of the process studied. Variation of the coefficients estimated by simple regressions indeed proved to vary strongly among trees, even if the fits were of comparable high quality. The models were therefore written as

$$[1] \quad \log(\Delta\text{Prod}_{ij}) = (a + \alpha_i) + (b + \beta_j) \times \log(\text{BAI}_{ij}) + \varepsilon_{ij}$$

where ΔProd is the annual volume or biomass production of the stem, a and b are the coefficients associated with the fixed effect, and α_i and β_j are random tree coefficients; i denotes the i th tree and j the j th year. The residuals, ε , which were assumed to follow $N(0, \sigma^2)$, were taken as new chronologies in which climate information was screened. Parameters were estimated using the restricted maximum likelihood. Response functions were computed for the new chronology of residuals according to the methodology presented below. Further, the quantitative importance of the relevant climate parameters was tested at the level of the tree population by including them in the prediction of volume increment according to the following model:

$$[2] \quad \log(\Delta\text{Prod}_{ij}) = (a + \alpha_i) + (b + \beta_j) \times \log(\text{BAI}_{ij}) + c \times \text{CLIM}_j + \varepsilon'_{ij}$$

where ΔProd is either annual volume or biomass production, a and b are fixed-effect coefficients, c is the coefficient associated with the climatic parameter introduced (fixed), denoted CLIM, α_i and β_j are the random-tree coefficients, and ε'_{ij} are the residuals assumed to follow $N(0, \sigma'^2)$. A parameter was said to be significant when the reduction of log likelihood ($-2 \times \log(\text{likelihood})$) was greater than a χ^2 value (1 df) at $p = 0.0001$ while including the parameter in the model (i.e., comparing model 2 with model 1).

To compare sensitivity to climate, response functions for ring-area increment, stem-volume increment, and stem-biomass increment were established after standardization. When plotted against tree age, tree dimensions (disk area, stem volume, or stem biomass) or annual increments (expressed as area, volume, or biomass) exhibited an exponential shape. These series were therefore transformed to logarithmic values. Individual increment series were subsequently expressed as a function of the previous year's cumulative dimension, e.g., the disk-area increment was expressed as a function of

Table 1. Averages, standard deviations and mean sensitivity of the ring area increment series for the period 1963–1999.

Ring-area series	Mean (mm ²)	SD (mm ²)	Coefficient of variation (%)	Mean sensitivity	Mean ring width (mm)
1.3 m	2047	1161	57	0.205	3.47
2.6 m	1831	1019	56	0.202	3.31
Intermediate height	1569	879	56	0.200	3.15
Base of crown	1409	834	59	0.232	3.45
Ir2	0.90	0.14	15	0.064	
Ir3	0.77	0.13	17	0.096	
Ir4	0.66	0.16	24	0.115	

Note: The corresponding mean ring width is provided for each height on the stem. Ring-area ratios are presented for comparison.

the disk area of the previous year. The efficiency of this standardization process, based on the tree dimension prior to growth, for climatic signal extraction has been repeatedly proved (Le Goff and Ottorini 1993). The individual increment indices were computed as residuals (ϵ_j , zero mean random error) from an integrated regression-spline function according to the following semiparametric model:

$$\log(\Delta d_j) = f(y_j) + \beta \times \log(d_{j-1}) + \epsilon_j$$

where Δd_j represents either annual ring-area, stem-volume, or stem-biomass increments for year j , $f(y_j)$ is the nonparametric part of the model, y_j being the years (i.e., the smoothing variable), and d_{j-1} is the cumulative dimension of the tree the previous year (disk area, stem volume, or stem biomass); β is a parametric vector to be determined. The spline parameter was estimated according to Cook and Peters (1981) to set the cutoff response of the function to 50% at 10 years. The final chronologies were constructed by computing arithmetic means of residuals over the 30 trees for a given year. The chronologies were tested for stationarity and autocorrelation but no transformation was needed.

The sensitivity of the different chronologies to climate was investigated using response and correlation functions. An orthogonal regression approach was used for the response function. Principal component analyses of climate data were carried out on a restricted constant time window, from 1963 to 1999. The period was reduced to ensure that mean growth index curves did not represent a varying number of rings. The principal components used for the regression were selected using the Guttman–Kaiser criterion. Stepwise regressions were computed on the set of components, which were retained with an F value of 0.15 at most (Fritts 1976). Then OLS multiple regressions were fitted using the selected significant components and the original climate parameters and their confidence intervals were computed. Then t tests were performed to assess the significance of the parameters at $p = 0.05$.

All computations and statistical analyses were carried out using SAS/STAT[®] software (version 8.02).

Results

Distribution of area increments along the stem

The trees studied had been growing in favorable edaphic conditions on a deep soil with good fertility. Ring width at breast height was then quite large: 2.90 ± 1.22 mm (mean \pm

SD) for trees during the past 50 years (from 1950 to 1999). Mean age in 1999 was 55 years. Ring widths varied significantly among the four observation levels over the previous 36 years: $F_{[3,4004]} = 25.6$ ($p < 1 \times 10^{-4}$). We observed a significant decrease in ring area from breast height to the base of the crown (Table 1). In contrast, the between-year coefficient of variation as well as mean sensitivity (Fritts 1976) remained fairly constant among observation levels.

The standardized ring-area series corresponding to the four levels are presented in Fig. 1. Correlations between series of area increments were all high and significant at $p < 0.0001$, presenting a clear pattern of decrease with increasing distance between levels (Table 2). According to the linear regressions, BAI explained 96% of the variance in the index of area increment at 2.6 m but only 78% of the index for the base of the crown. Among trees, BAI explained a minimum of 61% of the variance in the index of area increment at the base of the crown over the previous 37 years.

The series of ring-area ratios proved to be quite dynamic (Fig. 2). The influence of climate on these ring-area ratios was tested by computing correlation and response functions for the period 1963–1999. Climate information on the preceding calendar year was included as is usually done in dendroclimatic studies, but none of the month before growth had a significant influence. A further principal component analysis was computed on a reduced set of climatic variables including rainfall, temperature, VPD, and solar radiation from April to September of the current year, plus the set of modeled drought indices. The results are presented in Fig. 3 together with correlations. The series of ring-area ratios differed in their relationship to climate and modeled drought indices. The number of significant parameters increased from Ir2 to Ir4, while the variance explained by the response function remained around 20% for each. Temperature, solar radiation, and VPD had a significant positive influence in June. In contrast, August precipitation had a negative impact on all indices, indicating a greater influence of rainfall on the basal area than on the upper stem in August, while VPD and solar radiation still had a positive influence. The sensitivity of the series to soil water deficit was positive for all the ratios, denoting a stronger decrease in growth at breast height.

Ring area and biomass increment

Annual stem-volume increment (ΔV) and, to a lesser extent, stem-biomass increment (ΔB) displayed the highest correlation with radial growth measured at an intermediate level

Fig. 1. Ring area increment indices for the four different European beech stem levels from 1950 to 2000, calculated as the arithmetic mean over the 30 trees sampled.

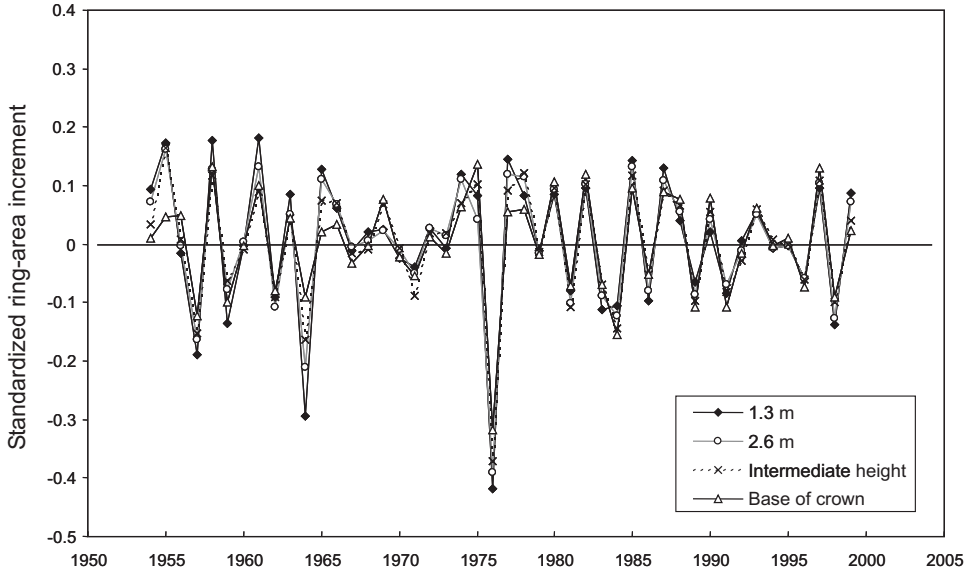
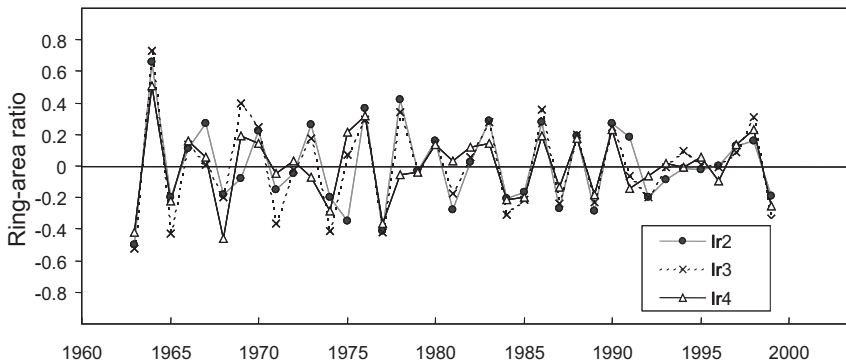


Table 2. Correlations among standardized ring-area series for different levels up the stem, volume increments, and biomass increments ($N = 36$ years).

	Level 2	Level 3	Level 4	Volume increment	Biomass increment
Level 1	0.985	0.948	0.885	0.969	0.961
Level 2		0.977	0.917	0.978	0.964
Level 3			0.964	0.984	0.968
Level 4				0.951	0.940
Volume increment					0.992

Note: Level 1 is 1.3 m; level 2 is 2.6 m; level 3 is an intermediate height; and level 4 is the base of the crown.

Fig. 2. Mean standardized indices of ring-area ratios from 1963 to 2000. Ir2 is the ratio of ring-area increment at a height of 2.6 m to the area increment at breast height, Ir3 is the ratio of the ring-area increment at the intermediate height to the area increment at breast height, and Ir4 is the ratio of the ring-area increment at the base of the crown to the area increment at breast height.



along the stem (level 3 in Table 2). Since the distribution of ring-area increments along the stem was found to be subject to climatic influence, it was likely that ΔV and ΔB would not react proportionally to changes in BAI. The consequences of

climatic fluctuation on the relationship between BAI and ΔV or ΔB were tested by computing deviations between actual biomass production and estimates from model 1. Deviations that represent the sum over the 30 trees in model 1 residuals,

Fig. 3. Response function coefficients of the monthly climate and drought variables estimated for the ratio index chronologies (at the left; error bars represent 95% confidence intervals for response function coefficients) and correlations between the monthly climate variables and the index chronologies (at the right; horizontal broken lines represent 95% confidence level significance for correlation coefficients).

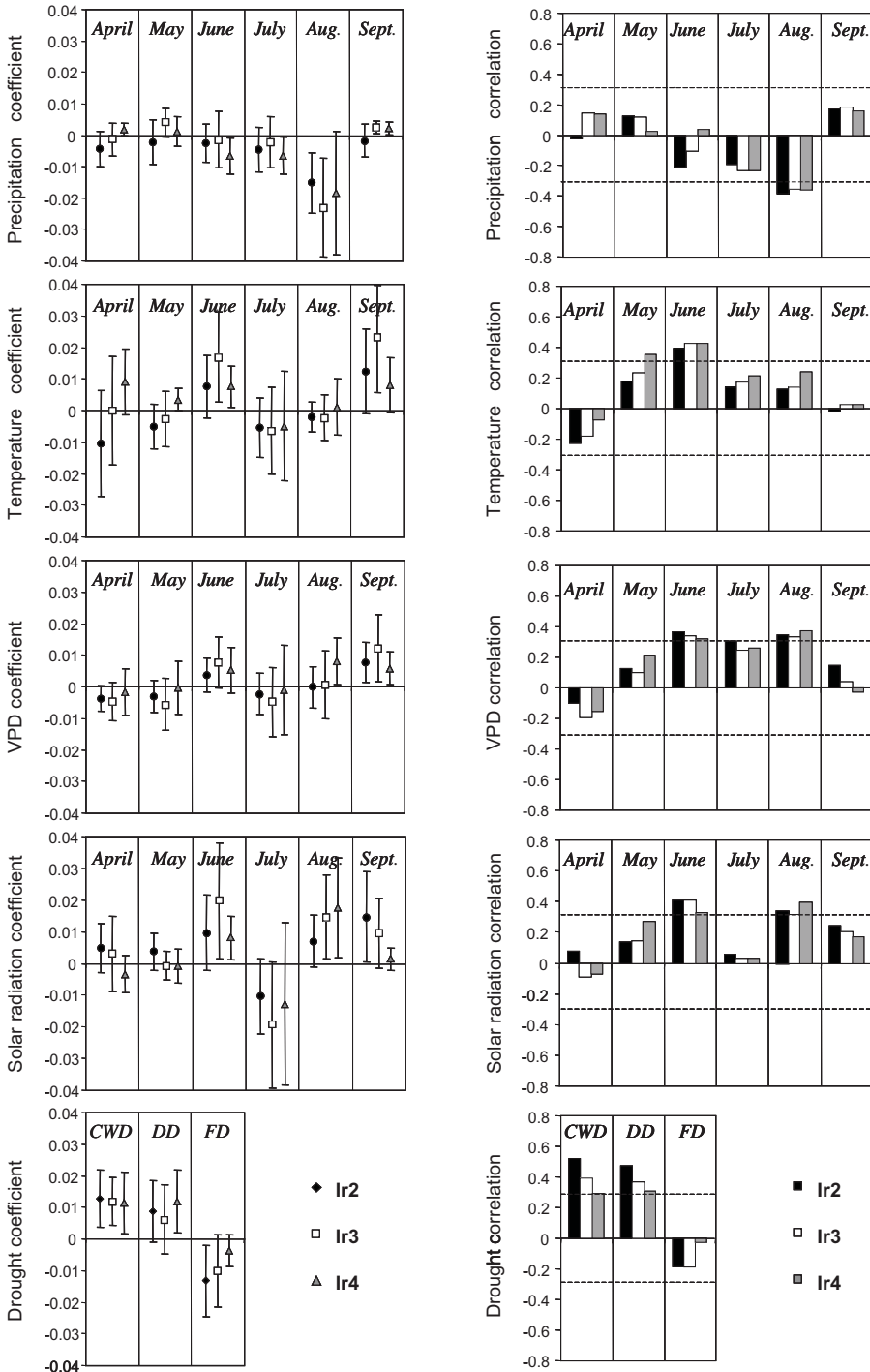
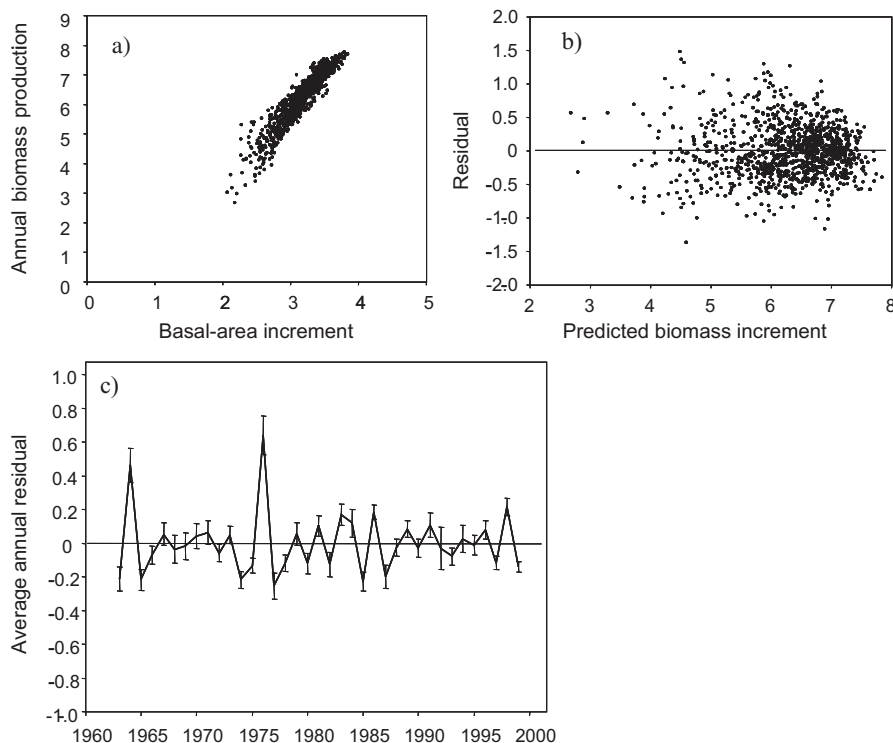


Fig. 4. Illustration of the model 1 fitting (biomass increment as a function of basal-area increment) and the resulting residual chronology. (a) Annual biomass increments as a function of the basal-area increment. (b) Resulting residuals. (c) Corresponding average annual chronology from 1963 to 1999. Error bars represent 95% confidence intervals.



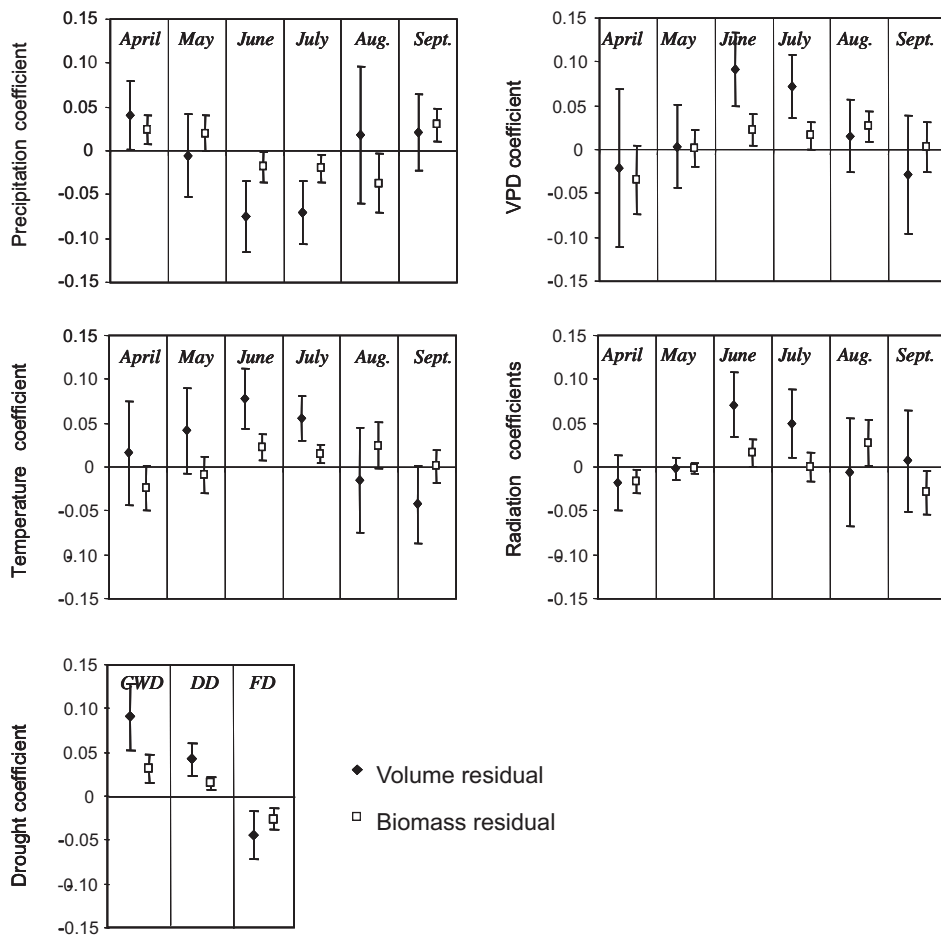
considered as actual minus estimated biomass, are shown in Fig. 4. They ranged around 15% for a given year, but peaked at 50% for dry years (e.g., 1976). In such years, the deviation of ΔB estimates mainly comes from the variation of radial growth along the stem, whereas density fluctuations only modify the deviation by a few percent, as its own annual variation ranges around 7%. As an example, the average reduction of BAI between 1975 and 1976 was 70% at breast height, against only 57% at the base of the crown, and the reduction in stem volume or stem biomass production was 45%. Wood density was $780 \pm 50 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$ (mean \pm SD) among trees in 1976 against $772 \pm 40 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$ in 1975 and $764 \pm 43 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$ from 1950 to 1999. The amplitude of interannual variations was more than six times greater for BAI than for wood density; mean sensitivities were 0.205 and 0.030, respectively. Also variations in wood density are negatively related to ring width, although the relationship is weak. Since there was a reduced contribution of wood density to the discrepancy between BAI and ΔB , and therefore to the small difference between ΔV and ΔB , only results involving ΔB will be presented thereafter.

The BAI and ΔB series were very closely related both at the tree level and on average over the standard indices (Table 2 and Fig. 4). To assess climatic influence on the relationship between BAI and ΔB , the residuals of the regression between ΔB and BAI (model 1) were used to compute a response function. Model 1 residuals showed a strong pattern

of variation among years that contained a high climatic signal, as the portion of variance explained by the response function reached 48%. Positive residuals indicate that predicted ΔB values are smaller than measured values. The coefficients of the fitted function and their confidence intervals are presented in Fig. 5. The residuals responded strongly and negatively to the precocity of drought, but positively to its intensity and duration (Fig. 6), indicating a larger response to drought by BAI than by ΔB . Precipitation had a significant influence on residuals throughout the growing period: positive in April, May, and September and negative in June and July. Biomass increments therefore tend to be overestimated by BAI in rainy years.

The quantitative importance of the climate parameters was further assessed by including them in model 2, which predicted annual ΔB as a function of BAI and climate. The results are presented in Table 3. Almost all the parameters introduced improved the model, based on the log-likelihood reduction. Drought indices (intensity and duration) offered the greatest reduction of residual variance when compared with model 1. Those modeled indices scored comparatively, but were also very collinear during the time period studied (Pearson's $r = 0.93$). June and July VPD were the most important factors among the climate variables, more important even than temperature. Overall, June climate contributed the most to the residuals. Unlike the drought indices, precipitation, although significant, did not explain a large portion of

Fig. 5. Response function coefficients of the monthly climate and drought variables estimated for the residuals of model 1 computed for volume and biomass increments (actual volume and biomass increments minus increments predicted from the basal-area increment). Error bars represent 95% confidence intervals.



the residual variance, and September precipitation even contributed negatively to the residuals. The inclusion of the two parameters cumulative soil drought and June VPD in model 2 improved the estimation of ΔB while reducing residual variance by one-third compared with model 1.

Consequences for dendroclimatic studies

Fluctuations in stem form and wood density were shown to contain climatic signals. The sensitivity of BAI to climate might therefore differ from that of biomass production at an interannual time step. Standardized high-frequency chronologies of BAI and biomass production were computed for the period 1963–1999 (Fig. 7) and used for response function analysis. The coefficients computed, which are presented in Fig. 8, reflected great sensitivity to the water status of the two high-frequency chronologies. The climate characteristics in June and July proved to have the greatest influence on each series. A slight decrease in the portion of variance explained is observed from the BAI to the biomass series: the

adjusted R^2 values were 0.50 and 0.46, respectively. The BAI series had the largest number of significant parameters. June and July characteristics were the most influential of the climatic factors over the two series, with little variation in either response function or correlation coefficients. The divergence between the two series was essentially due to greater sensitivity of BAI to precipitation, solar radiation, and VPD in the early growing season (April). The positive impact of September temperatures and VPD on ΔB was not observed in the BAI series. On the other hand, the responses of each series to the drought indices were very significant and quite comparable.

Discussion

The ratios of ring-area increments measured at different positions up the stem to BAI showed a response to climate at the interannual step. Although the length of the time window imposed by the sample was restricted in order to minimize

Table 3. Fitting statistics of the model describing annual biomass production as a function of basal-area increment and a monthly climate parameter; only significant climate parameters are shown.

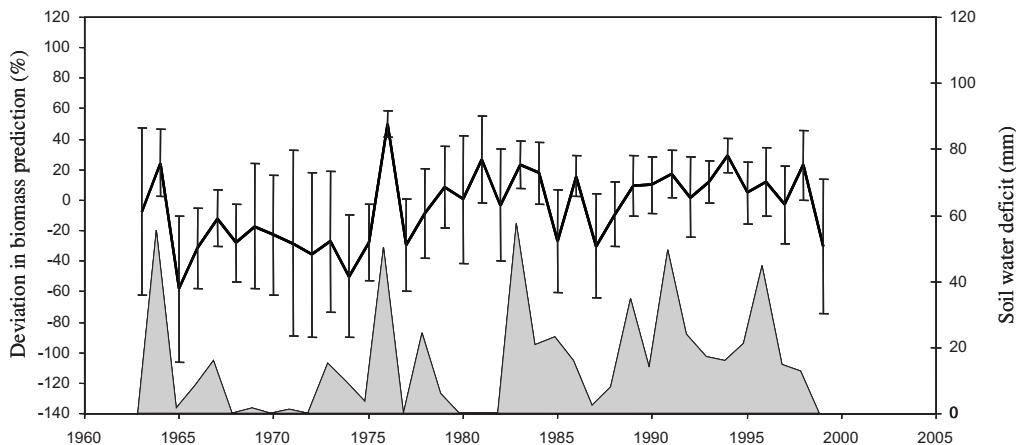
Model and climate parameter ^a	Climate parameter estimate	<i>t</i>	<i>p</i>	AIC ^b	-2 log <i>L</i> ^c	-2 log <i>L</i> reduction	Residual variance	Residual-variance reduction (%)
Model 1	—	—	—	1700	1694		0.207	
Model 2								
P5	-0.0015	-3.77	0.0002	1700	1694	0	0.205	1.0
P6	-0.0030	-8.64	<0.0001	1642	1636	58	0.193	6.8
P7	-0.0018	-3.85	<0.0001	1699	1693	1	0.205	1.0
P8	-0.0032	-8.72	<0.0001	1641	1635	59	0.193	6.8
P9	0.0015	4.36	<0.0001	1696	1690	4	0.204	1.4
R6	0.0006	8.03	<0.0001	1655	1649	45	0.195	5.8
R8	0.0013	9.32	<0.0001	1633	1627	67	0.193	6.8
VPD6	0.1629	15.72	<0.0001	1486	1480	214	0.167	19.3
VPD7	0.1228	14.48	<0.0001	1517	1511	183	0.172	16.9
VPD8	0.1334	11.22	<0.0001	1589	1583	111	0.185	10.6
T6	0.1374	11.98	<0.0001	1573	1567	127	0.182	12.1
T7	0.0847	9.35	<0.0001	1624	1618	76	0.191	7.7
T8	0.0777	5.70	<0.0001	1675	1670	24	0.201	2.9
CWD	0.0127	17.77	<0.0001	1437	1430	264	0.159	23.2
DD	0.0059	17.80	<0.0001	1438	1432	262	0.159	23.2
FD	0.0052	-10.21	<0.0001	1614	1608	86	0.189	8.7

^aP is rainfall, R is solar radiation, VPD is the vapor pressure deficit, T is temperature, CWD is the cumulative soil water deficit, DD is drought duration, and FD is the first day of drought during the growing season (see the text for definitions); numbers denote months (5 = May, 6 = June, etc.).

^bAkaike's Information Criterion.

^cLikelihood test.

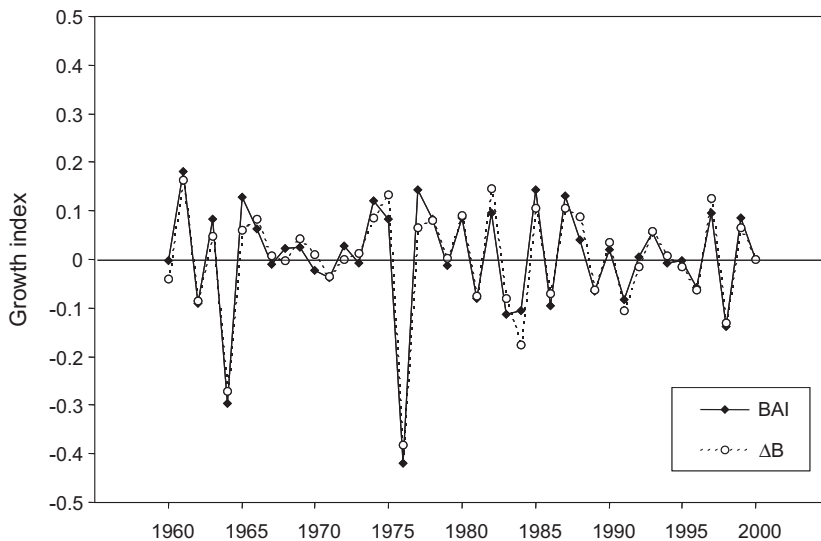
Fig. 6. A comparison of biomass prediction deviations (solid line) and the index of cumulative soil water deficits for the period 1963–1999 (shaded areas), computed by soil water modeling (see the text for details). Bars represent standard deviation computed among trees.



undesired noise in the series and improve their comparability, a longer period might have offered a clearer climatic signal. It is also likely that trees subjected to more constrained growing conditions would exhibit a greater difference in radial growth along their stems. Drought and June temperatures had a positive effect on the ratios and a strong negative effect on breast-height growth indices, indicating that growth was more strongly limited at breast height than higher up the stem. In contrast, August precipitation that was negatively related to the indices would favor breast-height growth. These results are in agreement with those obtained for loblolly pine (*Pinus taeda* L.), which showed a higher relative reduction

in growth at breast height as a result of drought (Zahner 1968). Similarly Cherubini et al. (1996) observed a higher occurrence of so-called light rings (rings exhibiting very low latewood density) at breast height than at 4 m height in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) growing in the subalpine eastern Alps. Although there are only a few studies assessing the influence of climate on variations in ring width up the stem, our observations find indirect support from numerous former studies on stem form, suggesting that growing conditions modify the pattern of growth allocation along the stem. Wiklund et al. (1995) showed that for Norway spruce, water had a greater influence on stem taper than nu-

Fig. 7. Time-series plot of standardized indices of basal-area increment and biomass increment from 1963 to 2000.



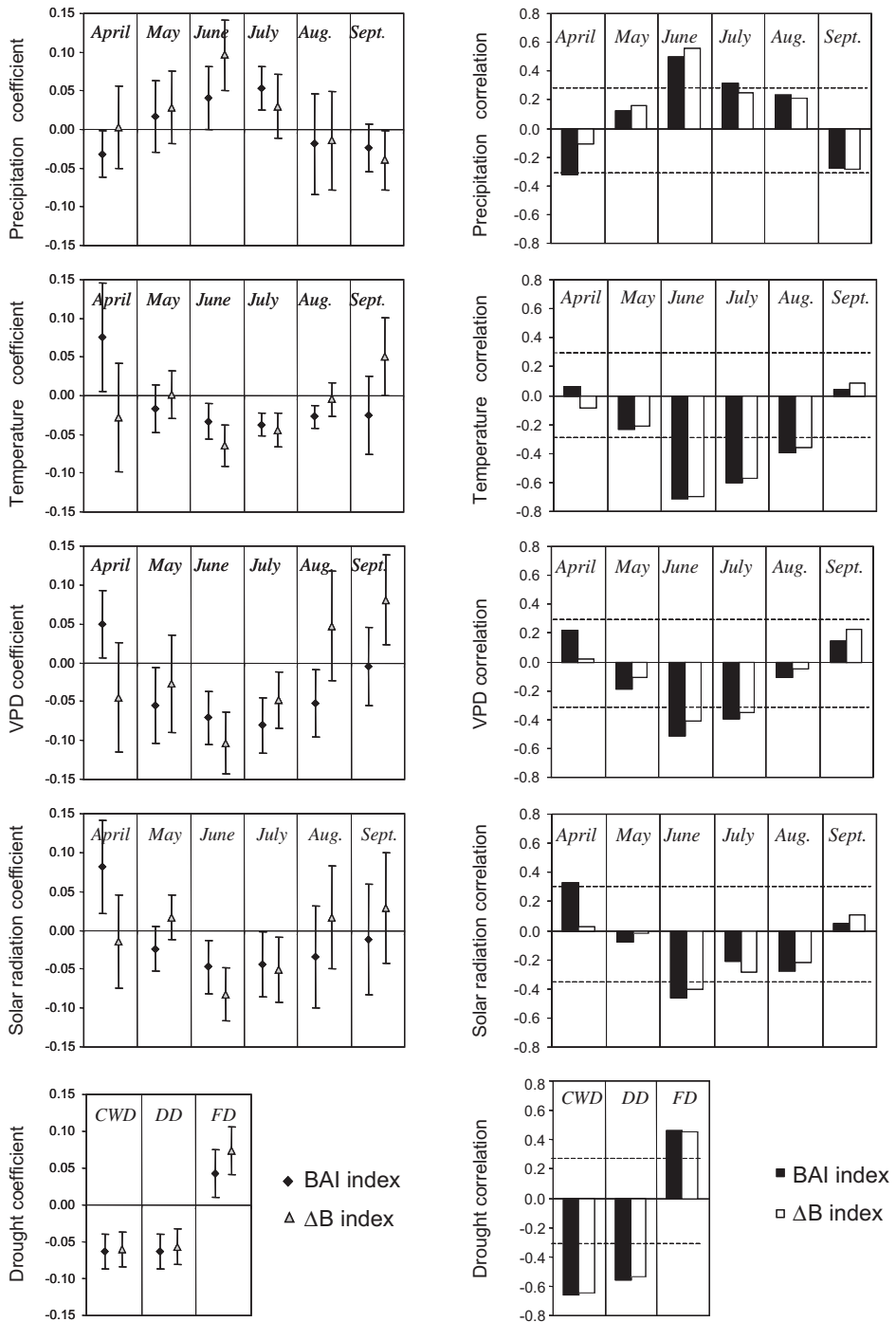
trient availability did, and observed a reduction of taper with water availability. In Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Valinger (1992) observed that thinning promoted growth of the lower bole but fertilization stimulated growth of the upper bole. Myers (1963), Thomson and Barclay (1984), and Tasissa and Burkhart (1997) reported an increase in growth along the upper stem in various species in response to thinning. More generally, Larson (1963) concluded that under favorable conditions, growth is diverted from the upper to the lower parts of the stem and the converse applies under unfavorable conditions. It has been argued for a long time that these observations support the idea of physiological control of growth distribution along the bole, based on the regulation of the distribution of assimilates (e.g., Farrar 1961). It is commonly agreed that the distance between carbon sinks and sources is also a major factor in the allocation of assimilates (Lacointe 2000). Sevanto et al. (2003) provide some recent experimental observations on the patterns of time lag between variations in xylem and whole-stem diameters, supporting the idea that growth would be more suppressed at the tree base during drought. In their experiment on Scots pine, they observed that the dynamics of xylem and whole-stem shrinkage at the tree base would discourage sink activity according to Münch's theory. They also observed a greater reduction in growth at the stem base than at the top during a dry period. Their experiments illustrate the role of both nutrients and water circulation. The relative importance of variation in water status along the stem was underlined in our study by the large influence of both VPD and solar radiation, which drive evaporative demand on the residuals of the relationship between BAI and ΔB .

One other explanation for the variation in sensitivity to drought along the stem could be a time lag in growth dynamics between the upper and lower parts of the stem. If growth started earlier in the upper part, ring development would be less affected by drought events, which do not occur until June. The positive relationship observed between

ring-area ratios and the first day of drought also suggests the existence of such a mechanism. Basipetal xylogenese reactivation in spring would lead to such a pattern. But if it is largely accepted that a basipetal auxin gradient is maintained in the tree stem, which plays a central role in the functioning of the cambium (Savidge 2001), the idea of basipetal cambium reactivation in diffuse-porous trees is more controversial. In particular, generalized cambium reactivation along the bole has been demonstrated in mature European beech trees (Lachaud et Bonnemain 1981). The pattern of reactivation might also be sensitive to climate. At the same site as our study but on younger trees, Ceschia et al. (2002) observed a synchronous growth start in spring at breast height and the mid-stem level. Nevertheless, the peak of stem respiration (which is visible in the middle of the growing season) occurred 27 days after the peak of growth at breast height, but only 18 days after at midstem. In agreement with Myers (1963) and Mitchell and Kellogg (1972) we conclude that there is greater climatic sensitivity towards the stem base than towards the crown, regardless of the underlying driving processes.

It is well recognized that diameter at breast height reacts strongly to thinning and could lead to overestimation of bole volume for relatively short time steps (Farrar 1961). In the same manner, the variability in the distribution of radial growth along the stem at an interannual time step leads to variations in stem taper and annual volume increment that are not exactly proportional to the variation in BAI. McTague (1992) presented a comparative study of volume equations that pointed out the great improvement in volume estimates resulting from the use of any single upper-stem diameter. It was shown that equations using diameter at breast height had the largest bias when applied to an independent data set, and that the improvement provided by the use of an upper-stem diameter did not depend on the relative height of the measurement. Those findings can be interpreted as resulting from the variations in radial growth along the stem, and

Fig. 8. Response function coefficients of the monthly climate and drought variables estimated for the ratio of basal area increment and biomass increment index chronologies (at the left; error bars represent 95% confidence intervals for response function coefficients) and corresponding correlations (at the right; horizontal broken lines represent 95% confidence level significance for correlation coefficients).



more precisely, from the greater sensitivity of radial growth to the effect of environmental changes at breast height than on the upper stem. The discrepancy between the predicted and actual stem-volume increments was large in the case of extreme events. To our knowledge, there are no reports of such behavior in the literature. Mäkinen et al. (2002) compared the radial increment at breast height with the volume increment over both the short and the medium term for Norway spruce and observed divergence only in the medium term that resulted from thinning. In this study, volume was computed using taper curve and volume functions. The procedure used was therefore unlikely to reproduce the variation in stem taper at short time steps. Stem-profile models were indeed shown to be inaccurate for predicting ring profiles, and models of ring profiles should be preferred for such studies (Courbet and Houllier 2002). LeBlanc (1990) reported broadly similar curves of basal area increment and annual volume increments for red spruce (*Picea rubens* Sarg.) and concluded that breast-height increments are a "useful though flawed representation of stem growth". The strength of the relationship observed in our study between BAI and stem volume production is in the same range and confirms the tight link between these two dimensional increment indices. Nevertheless, even though the residuals of the relationship showed a satisfactory distribution, they contained a strong climatic signal. The annual under- or over-estimation might be compensated for if the working time window was large enough because the residuals were normally distributed. Substantial errors can be made at annual time steps, or at the scale of a short time step in the case of consecutive constraining years during which growth would be more reduced at breast height than higher up in the stem.

The estimates of stem volume and annual volume increments were made at four levels along the stem and not at 1 m intervals or per growth unit as is often done in stem analysis. Bouchon et al. (1986) showed that the four levels offer adequate and unbiased prediction of stem volume in the context of national inventories. They compared the estimates of oak and beech stem volumes made at the four levels considered with those made using the intensive measurement of girth, i.e., at 1 m intervals, and found a 2% discrepancy. As demonstrated by McTague (1992), the use of even a single upper-stem diameter improves the volume estimates considerably. We give an additional example to illustrate that it is worthwhile to add information on the upper stem to allometric relationships related to the prediction of stem or bole dimensions. Also, the strength of the relationship between breast height and stem volume or biomass production is likely to decrease with tree age, as the upper parts of the stem increase their contribution to total production. The discrepancy between breast-height variation and stem-volume predictions is therefore likely to be greater in older trees. In turn, the errors in the estimates would not have the same amplitude in a long-term application. Such a trend is important for assessing past production based on tree rings. A study on older trees would be required to investigate such long-term deviations.

As previously established using the same data set, interannual variations in ring width and wood density are not equally related to climatic fluctuations (Bouriaud et al. 2004). Many studies have already proved that for many coniferous spe-

cies, wood density is an alternative source of information to ring width (e.g., Hughes et al. 1984; D'Arrigo et al. 1992). In this study, this is shown by the relative independence of ring area from average (annual) density. The amplitude of the interannual variations of wood density was greatly reduced compared with that of ring width. Wood density modified the quantitative estimate of biomass production only slightly, but enough to alter the computed response function. Accounting for wood-density variation decreased the sensitivity of the time series compared with BAI or ΔV , mostly because variations of wood density and ring area can respond in opposite ways, as, for example, during the very dry year 1976, when ring width decreased but wood density increased. It can be hypothesized that the time lag between growth and cell-wall thickening and lignification is the major reason for the difference in sensitivity to climate. Indeed, radial growth is almost completed by August, whereas intense photosynthetic activity may continue until October, providing assimilates to complete cell-wall thickening. This hypothesis is supported through the monitoring of beech stem respiration, which showed that respiration could be maintained at a high level in August, while the growth rate decreased substantially (Ceschia et al. 2002).

Even though the soil of the sampling plot offers a large water reserve, up to 180 mm according to Quentin et al. (2001), many drought episodes occurred during the period of the study. As illustrated in Fig. 6, the frequency of such events was particularly great during the last decade. Beech trees were found to be quite sensitive to drought, in agreement with several previous studies (Le Goff and Ottorini 1993; Rozas 2001; Dittmar et al. 2003; Lebourgeois et al. 2005). The dramatic consequences of water stress on transpiration and carbon exchange of beech trees were also observed in the same forest at the Carboeuroflux site (Granier et al. 1999, 2000c) as well as in other forest stands (Ciais et al. 2005). The drought index alone explained most of the inter-annual variation in each dendrochronological index computed. Lebourgeois et al. (2005) found a predominant influence of soil water deficit on radial growth variability while investigating 15 chronologies from the French Permanent Plot Network. BAI and volume and biomass increments showed the same high sensitivity to this integrated index. Beech is a shade-tolerant species, stands of which can have large leaf area index values (Bréda 2003) leading to large rainfall interception and large evaporative loss as well, which might contribute to its predisposition to drought exposure. In the same way, precipitation during the growing season promoted growth, as is seen in BAI, and equally in volume and biomass increments. The importance of precipitation outside the growing season might have been overshadowed by the fact that the water reserve was always full at the start of the growing season during the period of the study. According to the water-balance calculations for this site, soil water reserves reach a maximum by the end of the winter, owing to the large rainfall events that occur from autumn to spring, at a time when the trees bear no leaves.

Conclusion

Our results suggest that the pattern of growth distribution along the stem of beech trees fluctuates at an interannual time step and under the influence of climate. As a conse-

quence, BAI is not an unbiased predictor of annual stem volume increments in the trees studied. The proportionality of annual area increments at various levels up the stem was strong, but systematic annual deviations were caused by the water regime: growth appeared to be more strongly limited at breast height than higher up the stem. For this case study, water deficits and high VPD values during the growing period were the principal predictors of these deviations. Wood-density variations in this diffuse-porous species did not influence the annual biomass estimates as strongly. Nevertheless, the pattern of growth distribution along the stem of beech trees and the annual wood-density variations were found to influence sensitivity to climate as deduced by means of a dendroclimatic approach.

This analysis of radial-growth distribution along the stem provides information of interest for understanding carbon allocation within trees, and also for improving the assessment of the actual influence of environmental constraints on tree biomass production.

Acknowledgments

The authors are grateful to the French Forest Management Service (Office National des Forêts) for allowing the sampling of trees, and to P. Behr, P. Gelhay, F. G eremia, C. Kieffer, D. Ritti , and R. Schipfer for technical support. We thank F. Mothe, who provided X-ray analysis software and helpful advice. We also thank E. Banfield for helpful comments and corrections to the English. We gratefully acknowledge an anonymous reviewer and the Associate Editor for improvements to an earlier draft. Olivier Bouriaud received a grant from the French Government (Ministry of Research).

References

- Battaglia, M., Sands, P., White, D., and Mummery, D. 2004. CABALA: a linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. *For. Ecol. Manage.* **193**: 251–282.
- Bouchon, J., Delors, J.-M., and Rousseau, P. 1986. Comparaison de deux m ethodes de cubage. *Rev. For. Fr.* **38**: 47–54.
- Bouriaud, O., Br eda, N., Le Moguedec, G., and Nepveu, G. 2004. Modeling variability of wood density in beech as affected by ring age, radial growth and climate. *Trees*, **18**: 264–276.
- Br eda, N. 2003. Ground-based measurements of leaf area index: a review of methods, instruments and current controversies. *J. Exp. Bot.* **54**: 2403–2417.
- Ceschia, E., Damesin, C., Lebaube, S., Pontailler, J.-Y., and Duf rene, E. 2002. Spatial and seasonal respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). *Ann. For. Sci.* **59**: 801–812.
- Cherubini, P., Piussi, P., and Schweingruber, F.H. 1996. Spatio-temporal growth dynamics and disturbances in a subalpine spruce forest in the Alps: a dendroecological reconstruction. *Can. J. For. Res.* **26**: 991–1001.
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Og e, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grunwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., and Valentini, R. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* (Washington, D.C.) **437**: 529–533. doi: 10.1038.
- Cook, E.R., and Peters, P. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree Ring Bull.* **41**: 45–53.
- Courbet, F., and Houllier, F. 2002. Modelling the profile and internal structure of tree stem: application to *Cedrus atlantica* (Manetti). *Ann. For. Sci.* **59**: 63–80.
- D'Arrigo, R.D., Jacoby, G.C., and Free, R.M. 1992. Tree ring width and maximum latewood density at the North American tree line: parameters of climate change. *Can. J. For. Res.* **22**: 1290–1296.
- Deleuze, C., and Houllier, F. 1995. Prediction of stem profile of *Picea abies* using a process-based tree growth model. *Tree Physiol.* **15**: 113–120.
- Deleuze, C., and Houllier, F. 2002. A flexible radial increment taper equation from a process-based carbon partitioning model. *Ann. For. Sci.* **59**: 141–154.
- Dittmar, C., Zech, W., and Elling, W. 2003. Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe — a dendroecological study. *For. Ecol. Manage.* **173**: 63–78.
- Farrar, J.L. 1961. Longitudinal variation in the thickness of the annual ring. *For. Chron.* **37**: 323–330.
- Fayle, D.C.F. 1973. Patterns of annual xylem increment integrated by contour presentation. *Can. J. For. Res.* **3**: 105–111.
- Fritts, H.C. 1976. Tree rings and climate. Academic Press, London, UK.
- Fritts, H.C., Shashkin, A., and Downes, G.M. 1999. A simulation model of conifer ring growth and cell structure. In *Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects*. Edited by R. Wimmer, and R.E. Vetter. CABI Publishing, CAB International, Wallingford, UK. pp. 3–32.
- Granier, A., Br eda, N., Biron, S., and Villette, S. 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecol. Modell.* **116**: 269–283.
- Granier, A., Biron, P., and Lemoine, D. 2000a. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agric. For. Meteorol.* **100**: 291–308.
- Granier, A., Ceschia, E., Damesin, C., Duf rene, E., Epron, D., Gross, P., et al. 2000b. The carbon balance of a young beech forest. *Funct. Ecol.* **14**: 312–325.
- Granier, A., Loustau, D., and Br eda, N. 2000c. A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. *Ann. For. Sci.* **57**: 755–765.
- Graumlich, L.J., Brubaker, L.B., and Grier, C.C. 1989. Long-term trends in forest net primary productivity: Cascade Mountains, Washington. *Ecology*, **70**: 405–410.
- Hingston, F.J., and Galbraith, J.H. 1998. Application of the process-based model BIOMASS to *Eucalyptus globulus* ssp. plantations on ex-farmland in south western Australia. II. Stemwood production and seasonal growth. *For. Ecol. Manage.* **106**: 157–168.
- Holg en, P., S oderberg, U., and H anell, B. 2003. Diameter increment in *Picea abies* shelterwood stands in northern Sweden. *Scand. J. For. Res.* **18**: 163–167.
- Hughes, M.K., Schweingruber, F.H., Cartwright, D., and Kelly, P.M. 1984. July–August temperature at Edinburgh between 1721 and 1975 from tree-ring density and width data. *Nature* (London), **308**: 341–344.
- Husch, B., Beers, T.W., and Kershaw, J.A. 2003. *Forest mensuration*. 4th ed. John Wiley and Sons, Inc., Hoboken, N.J.
- Korol, R.L., Milner, K.S., and Running, S.W. 1996. Testing a mechanistic model for predicting stand and tree growth. *For. Sci.* **42**: 139–153.

- Kramer, K., Leinonen, I., Bartelink, H., Berbigier, P., Borghetti, M., Bernhoffer, C., et al. 2002. Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO₂ and H₂O fluxes at six forest sites in Europe. *Global Change Biol.* **8**: 213–230.
- Meng, C.H. 1981. Detection of stem form changes after stand treatment. *Can. J. For. Res.* **11**: 105–111.
- Lachaud, S., and Bonnemain, J.-L. 1981. Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les Hêtres et les Chênes âgés. *Can. J. Bot.* **59**: 1222–1230.
- Lacointe, A. 2000. Carbon allocation among tree organs: a review of basic processes and representation in functional–structural tree models. *Ann. Sci. For.* **57**: 521–533.
- Larson, P.R. 1963. Stem form development of forest trees. *For. Sci. Monogr.* **5**.
- LeBlanc, D. 1990. Relationships between breast-height and whole-stem growth indices for red spruce on Whiteface Mountain, New York. *Can. J. For. Res.* **20**: 1399–1407.
- Lebourgeois, F. 1997. Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. Département des Recherches Techniques, Office National des Forêts, Fontainebleau, France.
- Lebourgeois, F., Bréda, N., Ulrich, E., and Granier, A. 2005. Climate–tree–growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees*, **19**: 385–401.
- Le Goff, N., and Ottorini, J.-M. 1993. Thinning and climate effects on growth of beech (*Fagus sylvatica* L.) in experimental stands. *For. Ecol. Manage.* **62**: 1–14.
- Mallett, K., and Volney, W.J.A. 1999. The effect of *Armillaria* root disease on lodgepole pine tree growth. *Can. J. For. Res.* **29**: 252–259.
- McTague, J.P. 1992. Enhanced estimates of total volume with any single upper-stem measurement. *For. Ecol. Manage.* **48**: 55–67.
- Mitchell, K.J., and Kellogg, R.M. 1972. Distribution of area increment over the bole of fertilized Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* **2**: 95–97.
- Mothe, F., Duchanois, G., Leban, J.M., and Nepveu, G. 1998. Analyse microdensitométrique appliquée au bois : une méthode de traitement des données aboutissant à la description synthétique et homogène des profils de cerne (programme CERD). *Ann. For. Sci.* **55**: 301–315.
- Myers, C.A. 1963. Vertical distribution of annual increment in thinned ponderosa pine. *For. Sci.* **9**: 394–404.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., and Isomäki, A. 2002. Radial, height and volume increment variation in *Picea abies* (L.) Karst. stands with varying thinning intensities. *Scand. J. For. Res.* **17**: 304–316.
- Picard, J.F. 1995. Évolution de la croissance radiale du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans les Vosges : premiers résultats sur le versant lorrain. *Ann. Sci. For.* **52**: 11–21.
- Philip, M.S. 1994. Measuring trees and forests. 2nd ed. CAB International, Wallingford, UK.
- Quentin, C., Bigorre, F., Granier, A., Bréda, N., and Tessier, D. 2001. Etude des sols de la Forêt de Hesse (Lorraine) : contribution à l'étude du bilan hydrique. *Etude Gestion Sols*, **8**: 279–292.
- Reichstein, M., Tenhunen, J., Roupsard, O., Ourcival, J.-M., Rambal, S., Miglietta, F., et al. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biol.* **8**: 999–1017.
- Rozas, V. 2001. Detecting the impact of climate and disturbances on tree-rings of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in a lowland forest in Cantabria, northern Spain. *Ann. For. Sci.* **58**: 237–251.
- Rytter, L., and Stener, L.-G. 2003. Clonal variation content in woody biomass of hybrid aspen (*Populus tremula* L. × *P. tremuloides* Michx.). *Silva Fenn.* **37**: 313–324.
- Savidge, R.A. 2001. Intrinsic regulation of cambial growth. *J. Plant Growth Regul.* **20**: 52–77.
- Sevanto, S., Vesala, T., Perämäki, M., and Nikinmaa, E. 2003. Sugar transport together with environmental conditions controls time lags between xylem and stem diameter changes. *Plant Cell Environ.* **26**: 1257–1265.
- Snowdon, P., Waring, H.D., and Woollons, R.C. 1981. Effect of fertiliser and weed control on stem form and average taper in plantation-grown pines. *Aust. For. Res.* **11**: 209–221.
- Tasissa, G., and Burkhart, H.E. 1997. Modeling thinning effects on ring width distribution in loblolly pine (*Pinus taeda*). *Can. J. For. Res.* **27**: 1291–1301.
- Thomson, A.J., and Barclay, H.J. 1984. Effects of thinning and urea fertilization on the distribution of area increment along the boles of Douglas-fir at Shawnigan Lake, British Columbia. *Can. J. For. Res.* **14**: 879–884.
- Valinger, E. 1992. Effects of thinning and nitrogen fertilisation on the stem growth of *Pinus sylvestris* trees. *Scand. J. For. Res.* **7**: 219–228.
- Wiklund, K., Konôpka, B., and Nilsson, L.-O. 1995. Stem form and growth in *Picea abies* (L.) Karst. in response to water and mineral nutrient availability. *Scand. J. For. Res.* **10**: 326–332.
- Zahner, R. 1968. Water deficits and growth of trees. *In* Water deficits and plant growth. Edited by T.T. Kozlowski. Academic Press, New York. pp. 237–239.



Effect of aggregating spatial parameters on modelling forest carbon and water fluxes

H. Davi^{a,*}, O. Bouriaud^d, E. Dufrière^b, K. Soudani^b, J.Y. Pontailler^b,
G. le Maire^b, C. François^b, N. Bréda^c, A. Granier^c, V. le Dantec^e

^aINRA-UR629 Recherches Forestières Méditerranéennes, Domaine Saint Paul, Site Agroparc, 84914 AVIGNON Cedex 9, France

^bEcologie Systématique et Evolution (ESE), Université Paris Sud, Bât 362, 91405 Orsay, France

^cUMR INRA UHP Ecologie et Ecophysiologie Forestières, INRA-Nancy, F-54280 Champenoux, France

^dNorthern Forestry Centre, 5320 122 Street, Edmonton (Alberta), Canada T6H 3S5

^eCentre Etudes Spatiales de la Biosphère (CESBIO), (CNES/CNRS/UPS), Toulouse, France

Received 9 May 2005; received in revised form 17 July 2006; accepted 22 July 2006

Abstract

Estimating spatial variability of carbon and water fluxes is an essential task in ecological modelling. In this article, the sensitivity of carbon and water fluxes to the spatial variability of biochemical and structural properties of canopies is assessed in beech forests using a process-based model (CASTANEA). Firstly, a sensitivity analysis was carried out by varying simultaneously a combination of six key parameters within a realistic range: the above ground wood biomass (B), the soil water reserve (S_{WR}), the canopy clumping factor (C_F), the leaf area index (L), the leaf mass per area of sunlit leaves (M_{sun}) and the leaf nitrogen content (N). Secondly, three spatial scales of variability were considered using three study sites whose areas ranged from 0.8 to 1000 ha. The first area studied was a heterogeneous stand located in old-growth forest in Fontainebleau (south of Paris, France). The spatial variability of the biophysical and biochemical ecosystem characteristics in 80 m² out of 100 m² was determined. For the two other case studies, we selected a sample of nine plots in which the key input parameters were measured. Sensitivity analysis indicated that photosynthesis and ecosystem respiration show a moderate non-linear response to L , S_{WR} and B . In spite of these non-linear responses, the three case studies revealed that using parameters averaged over the whole area, induces only a slight bias in the estimation of carbon fluxes and almost no bias in the estimation of water fluxes. The implication of the low sensitivity of carbon and water fluxes to parameter aggregation is discussed in relation to the general problem of the scaling up fluxes from ecosystems to large forest regions.

© 2006 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Deciduous forest; Carbon balance; Simulation models; Spatial scale; Parameter averaging

1. Introduction

Carbon and water fluxes are controlled by a combination of several biophysical processes (photosynthesis, respiration, transpiration, evaporation, drain-

nage, etc.), which generally occur at high spatial and temporal resolutions: from seconds to hours and from micrometers (organelle and microbe) to square meters (organ, plant and soil profile). In order to scale carbon and water fluxes up to higher spatial and temporal scales, each process should first be properly scaled. Because these processes do not respond linearly to the biochemical and structural properties of ecosystems, assessment of the spatial variability of ecosystem characteristics is an essential first step for ecological modelling. The use of an

* Corresponding author. Tel.: +33 4 32 72 29 99;

fax: +33 4 32 72 29 02.

E-mail address: hendrik.davi@avignon.inra.fr (H. Davi).

Nomenclature

B	Above ground wood biomass (kg(C) m^{-2})
C_F	canopy clumping factor
GPP	gross primary production ($\text{g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$)
H_{soil}	soil depth (mm)
k_{LMA}	Exponential coefficient of M_L decrease
L	true leaf area index ($\text{m}_{\text{leaves}}^2 \text{ m}_{\text{soil}}^{-2}$)
$L_{\text{in av}}$	equivalent leaf area index ($\text{m}_{\text{leaves}}^2 \text{ m}_{\text{soil}}^{-2}$)
M_{sun}	leaf mass per area of sunlit leaves (g(DM) m^{-2})
M_L	leaf mass per area per leaf layer (g(DM) m^{-2})
N	leaf nitrogen content (g(N) g(DM)^{-1})
N_a	leaf nitrogen per unit leaf area ($\text{g(N) m}_{\text{leaf}}^{-2}$)
NEP	net ecosystem productivity ($\text{g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$)
P	gap fraction
REW	relative extractable water
R_{eco}	ecosystem respiration ($\text{g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$)
R_h	heterotrophic respiration ($\text{g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$)
S_{WR}	soil water reserve (mm)
TR	transpiration (mm)
V_{cmax}	maximal carboxylation rate ($\mu\text{mol(CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
V_{jmax}	potential rate of electron flow ($\mu\text{mol(CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
<i>Greek letters</i>	
σ_{base}	standard deviation obtained when all input parameters are variable together
σ_{sum}	sum of the standard deviations, obtained when input parameters are variable one by one
ω_j	azimuth angle for hemispherical photographs (radian)
θ_i	zenith angle for hemispherical photographs (radian)
θ_{fc}	soil water content at the field capacity ($\text{m}^{-3}(\text{H}_2\text{O) m}_{\text{soil}}^{-3}$)
θ_{wilt}	soil water content at the wilting point

arithmetic average of a spatially variable parameter could be inappropriate when processes exhibit strong non-linear responses to this parameter. This can lead to a significant bias in output variables (Kicklighter et al., 1994; Wollenweber, 1995; Arain et al., 1999).

Plant physiological processes have been scaled-up from cells to the entire canopy to assess carbon exchanges between the canopy and the atmosphere (Farquhar et al., 1980; De Pury and Farquhar, 1997). Several stand-level process-based models have been built and simulate canopy photosynthesis, soil heterotrophic and autotrophic respiration, energy budget and water balance (Running and Gower, 1991; Rasse et al., 2001; Kramer et al., 2002; Dufréne et al., 2005). These models have also been evaluated through comparison with eddy flux measurements (Law et al., 2000; Baldocchi and Wilson, 2001; Clark et al., 2001; Kramer et al., 2002; Rasse et al., 2001; Arain et al., 2002; Churkina et al., 2003; Ogée et al., 2003; Davi et al., 2005). Regional and global models often estimate the carbon balance using the same algorithms (Sellers et al., 1997) but with a broader resolution, typically at least $50 \text{ km} \times 50 \text{ km}$, in order to be coupled with a global circulation model (GCM). To date, however, model parameterisation is based on studies performed at the stand level or using remotely sensed data, and is homogeneously applied at broader scales using spatial aggregation of the input parameters. In this article, the term “spatial aggregation” is used when the arithmetic mean of a parameter is used instead of its explicit distribution for a specific area. The error due to the spatial aggregation of input parameters is rarely quantified using both ground data measurements and process-based models. In this context, analysis of carbon and water balances of ecosystems at landscape and regional scales is extremely important, since simulations made at these scales can provide a theoretical framework useful for evaluating the aggregation effect on global models simulations.

In this paper, a process-based model (CASTANEA; Dufréne et al., 2005) was used to evaluate the effect of aggregating spatial parameters on modelling carbon and water fluxes in temperate deciduous forests. Each sub-model of this model was accurately evaluated in a beech ecosystem by comparison to eddy flux measurements, to individual fluxes (soil, wood respiration and branch photosynthesis) and to tree growth data (Davi, 2004; Davi et al., 2005). The fact that this model was validated at the stand level for most of the elementary processes, improves the model’s reliability, validity and applicability.

To begin, a sensitivity analysis was carried out to get the response of gross primary production (GPP), ecosystem respiration (R_{eco}) and transpiration (TR) to six ecosystem “parameters”, aboveground wood biomass (B), available soil water storage or soil water reserve available for the tree (S_{WR}), canopy clumping factor (C_F), leaf area index (L), leaf mass per area of sunlit leaves (M_{sun}) and leaf nitrogen content (N). Based

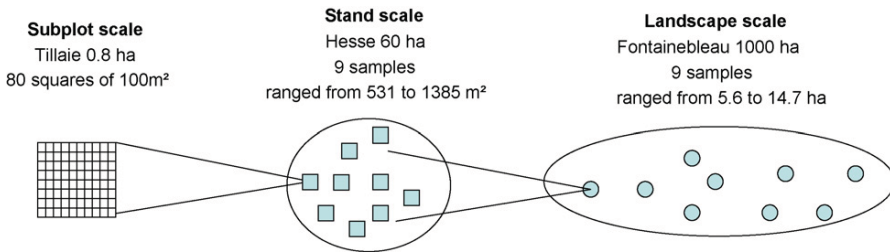


Fig. 1. Presentation of the three case studies.

on the sensitivity analysis, the ecosystem parameters among the six defined above were determined, for which the simulated carbon and water fluxes exhibited a non-linear response.

Next, the error caused by aggregating the parameters was quantified in three beech forests at three different scales (subplot, stand and landscape, see Fig. 1). For each of them, the spatial variability of the six ecosystem parameters described above and the budburst date (only in one case study) were quantified using ground measurements. The subplot scale (0.8 ha), was covered by a highly heterogeneous natural (i.e., not managed) stand (named La Tillaie hereafter) located in the Fontainebleau forest (south-east of Paris). The stand-level study was based on a sample of nine plots representative of the Hesse forest (60 ha—north-east of France). Carbon dioxide, water vapour, and energy exchange were measured using the eddy covariance technique (Granier et al., 2000a). At the landscape level, the spatial variability was estimated using a sample of nine beech stands (average area of 8.7 ha) in the southern Fontainebleau forest. Comparisons with tree growth measurements were previously carried out (Barbaroux, 2002; Davi, 2004; Le Maire et al., 2005). Carbon and water fluxes were simulated using CASTANEA both on each individual plot and on a “virtual” plot where averaged input parameters were applied. The effect of spatial aggregation of parameters was tested by comparing simulations using averaged parameters to averaged values of the simulations using plot specific parameters.

2. Materials and methods

2.1. Sensitivity analysis of key model parameters

2.1.1. Model description

CASTANEA is a multi-layer process-based model that is used to predict the carbon, water and energy balance in temperate forests (Dufrêne et al., 2005). The main output variables are: (i) state variables (leaf

area index evolution, biomass of above- and below-ground tree compartments, soil carbon and water content) and (ii) flux density variables (canopy assimilation, maintenance and growth respiration, organ growth, soil heterotrophic respiration, transpiration, and evapotranspiration). A canopy is assumed to be homogeneous horizontally, and vertically subdivided into a variable number of layers (i.e., multi-layer canopy model), each of them enclosing the same amount of leaf area ($0.1 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$). No variability is assumed between trees and one “averaged” tree is considered to be representative of a given area. Three different radiative balances are performed, in the PAR [400–700 nm] in the NIR [700–2500 nm], and in the thermal infrared. Canopy clumping is taken into account in the model of radiative transfer by using a clumping factor (C_F). This factor reduces the leaf area used by the SAIL sub-model (Verhoef, 1984, 1985) to compute radiation interception for each leaf layer. Gross canopy photosynthesis is calculated every half hour following Farquhar et al. (1980) coupled with a stomata conductance model according to Ball et al. (1987). The nitrogen effect of leaves on photosynthesis is taken into account assuming a linear relationship between the maximal carboxylation rate (V_{cmax}), and the leaf nitrogen content per unit area N_a , and a fixed ratio between V_{cmax} and the potential rate of electron flow (V_{jmax}). The leaf nitrogen concentration (per mass) N ($\text{g(N)} \text{ g(DM)}^{-1}$) is assumed to be constant inside the canopy. The leaf nitrogen per unit leaf area N_a ($\text{g(N)} \text{ m}_{leaf}^{-2}$) is then calculated for each layer from the leaf mass per area (M_L) profile, which decreases exponentially within the canopy (M_{sun} is the leaf mass per area of sunlit leaves and k_{LMA} the exponential coefficient):

$$M_L = M_{sun} \exp(-k_{LMA} L) \quad (1)$$

$$N_a = M_L N \quad (2)$$

Photosynthesis is computed for developed leaf area by square meter of soil, that is to say the leaf area index (L),

while PAR interception is computed using the effective leaf area ($C_F \times L$). Maintenance respiration depends on biomass (B), temperature and nitrogen content of various organs (Ryan, 1991); whereas growth respiration depends on fixed construction costs which in turn depend on organ type (Dufrêne et al., 2005). Heterotrophic respiration (R_h) is derived from a soil organic carbon sub-model (based on the Century model from Parton et al., 1987). Heterotrophic respiration mainly depends on temperature and soil water content. Spatial variability of soil water content depends also of litter fall, which depends on leaf area index and branch and coarse root mortality (Epron et al., 2001). The big-leaf Penman–Monteith equation (Monteith, 1965) is applied to calculate both transpiration (TR) and evaporation. The soil water balance model is a bucket-type model with three layers. During a water stress period, the slope of the relationship, proposed by Ball et al. (1987) between leaf assimilation and stomatal conductance is assumed to decrease (Sala and Tenhunen, 1996). In CASTANEA, this slope is linearly linked with the relative extractable water (REW) when it falls below a threshold of 0.4 (Granier et al., 1999, 2000b). A complete description of the model and its parameterisation for a beech stand is given in Dufrêne et al. (2005). The modelling of each individual processes were evaluated for the Hesse flux site (Davi et al., 2005) by comparison with local (respiration chambers and branch bags) and flux (eddy covariance techniques) measurements. The main species-specific input parameters are given in Table 1 for beech.

2.1.2. Model simulations

The response of carbon and water flux to six key input parameters that characterise the spatial variability of forest ecosystems were first assessed through sensitivity analysis. Seventeen key input parameters (which include the two initialized state variables) have

been previously obtained through an uncertainty analysis (Dufrêne et al., 2005). Among these 17 parameters, 6 spatially variable structural and biochemical parameters were retained for the sensitivity analysis: stand biomass (B), soil water reserve (S_{WR}), clumping factor (C_F), leaf area index (L), leaf mass per area of sunlit leaves (M_{sun}) and nitrogen content per mass unit (N). For each of the six parameters, five values were used in the range of values commonly observed in beech ecosystems, for the sensitivity analysis (Table 2). All combinations between the key input parameters were tested. Simulations were performed using 6 years of meteorological data in Fontainebleau (1994–1999) including various meteorological conditions. The mean response of four variables (GPP, R_{eco} , NEP and TR) to these input parameters over the 6 years was analysed. For each output variable, the average response curve to each input parameter is shown (Figs. 2–4). For one value of a given parameter the other five parameters can have all the possible values (i.e., 5^5 values for a given output variable). Mean and standard deviations were then calculated. In total, $6 \times 5^6 \cong 100,000$ simulations were performed with the CASTANEA model.

2.2. Effect of spatial variability of measured biophysical parameters: three case studies

2.2.1. Characteristics of sites

2.2.1.1. Fontainebleau forest and La Tillaie plot. - Fontainebleau forest (17,000 ha) is located south east of Paris, France (48°25'N, 02°40'E, elevation 120 m). The dominant forest species are oak (*Quercus petraea* (Matus) Liebl., *Quercus robur* (Matus) Liebl.), beech (*Fagus sylvatica* L.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). The climate is temperate with a mean annual temperature of 10.6 °C and a mean annual rainfall of 750 mm. This forest is managed by the French National Forest Office

Table 1
Main input parameters of CASTANEA for *Fagus sylvatica* L

	Value	Unit	References
Slope of the dependency between V_{cmax}^a and leaf nitrogen density	20	$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{g}(\text{N})^{-1} \text{s}^{-1}$	Liozon et al. (2000)
Ratio between V_{cmax} and V_{jmax}^b	2.1	Dimensionless	Liozon et al. (2000)
Quantum yield	0.292	$\text{mol electrons} (\text{mol quanta})^{-1}$	Ehleringer and Björkman (1977)
Curvature of the quantum response of the electron transport rate	0.7	Dimensionless	Fixed
Slope of the ball relationship	11.8	Dimensionless	Medlyn et al. (2001)
Temperature effect for respiration (Q_{10})	1.84	Dimensionless	Damesin et al. (2002)
Nitrogen dependency for all organs	$5.5e-4$	$\text{mol}(\text{CO}_2) \text{g}(\text{N})^{-1} \text{h}^{-1}$	Ryan (1991)

^a Maximum carboxylation rate.

^b Potential rate of electron flow.

Table 2
Range of input parameter values used for the sensitivity analysis

Parameter	Symbol	Unit	Minimum value	Maximum value
Nitrogen content of leaves per mass unit	N	% g(N) g(DM) ⁻¹	1.5	3
Leaf mass per area of sunlit leaves	M_{sun}	g(DM) m ⁻²	80	120
Leaf area index	L	m ² m ⁻²	1	8
Clumping factor	C_F	Dimensionless	0.45	1
Soil water reserve	S_{WR}	mm	80	250
Biomass of aerial wood	B	kg(C) m ⁻²	1	15

(ONF), old growth plot excepted. The soil is mainly sandy.

Spatial heterogeneity in a natural, old, 36 ha portion of the Fontainebleau forest (La Tillaie 48°43'N, 2°68'E, elevation 120 m) was investigated. This forest area has been protected for royal hunting since the 17th century and has not been subjected to forestry practices since that time. The canopy structure showed a very high heterogeneity, horizontal and vertical, due to numerous canopy gaps caused by wind throw (Pontailier et al., 1997). As a result, the canopy structure and light environment were much more variable here than in a managed stand. In this old forest mainly dominated by beech, an area of 80 m × 100 m (0.8 ha) was delimited. This selected area was characterised by a gradient in the canopy openness, from a clearing in the west to a dense pole stand in the east. The area was staked out every 10 m (99 stakes) allowing the delimitation of 80 squares of 100 m². The average density was 659 stems ha⁻¹. The soil types were luvisol and podzsol (Pontailier, 1979) with calcareous substratum at about a 1-m depth and humus types ranging from mull to moder.

Nine beeches were also sampled in the southern part of this forest. These stands represent a gradient from young to mature forests (i.e., from 30 to 135 years old). Stem densities range from 639 to 5053 stems ha⁻¹ and stand areas from 5.6 to 14.7 ha. The soil type is mainly gray Luvisol with a large range of humus type from acid mull to moder. The nine stands sampled are representative of the ecosystem variability of beech stands in the southern forest in terms of canopy characteristics, age and fertility. However, the stands underrepresent the variability of forest on the whole 17,000 ha. For example, the stands dominated by seed bearers were not represented in this sample. For that reason, this sample was considered to only be representative of 500–1000 ha of forest landscape. For more details see Le Dantec et al. (2000).

2.2.1.2. Hesse forest. Hesse forest (60 ha, four stands) is located in eastern France (48°40'N, 7°05'E, elevation 300 m). It is mainly composed of beech with a very

sparse understorey. The plot where the flux tower was installed covers 0.63 ha of a young beech forest (33 years old in the year 2000) with a density of 3482 trees ha⁻¹ and a dominant height close to 15 m. The soil type was intermediate between luvisol and stagnic luvisol, with a hydromorphic layer and clay content ranging from 25 to 40%. The annual precipitation was 820 mm and the average temperature 9.2 °C. For more details, see Granier et al. (2000a). Since 1997, CO₂ flux has been measured at 18 m (i.e., 3 m above the canopy) on a meteorological tower using the eddy covariance method (Leuning and Moncrieff, 1990).

A grid with a resolution of 50 m and covering 60 ha was installed around the Hesse site (CARBOEUROPE site). One hundred and eighty two plots were then defined. Soil type and leaf area index were estimated on the 182 plots (Bouriaud et al., 2003). In addition to the CARBOEUROPE site, eight plots were sub-sampled (average area of 835 m²) inside the three surrounding forest units, which include the footprint of the eddy covariance measurements (Bouriaud, 2003; Bouriaud et al., 2003). The plots were selected in order to reflect the highest variability in terms of leaf area index (L) and soil type (Bouriaud et al., 2003). The L variability among plots was caused by a recent forest thinning on five out the nine studied plots. Beech represented more than 75% of the total basal area. The other tree species were hornbeam (*Carpinus betulus* Liebl.), sessile oak (*Q. petraea*, Matt. Lieb.) and silver birch (*Betula pendula* Liebl.). Eight plots were 30–40 years old, and one plot was 50 years old.

2.2.2. In situ measurements of main canopy characteristics

2.2.2.1. First case study at the subplot scale: "La Tillaie". The leaf area index (L) and the clumping factor (C_F) were estimated above the 99 stakes (every 10 m) by using hemispheric photographs. The photographs were taken at 1.5 m above the ground using a digital camera (CoolPix 950, Nikon Corporation, Tokyo, Japan) equipped with a fisheye lens. The images were recorded in FINE mode (slightly compressed in

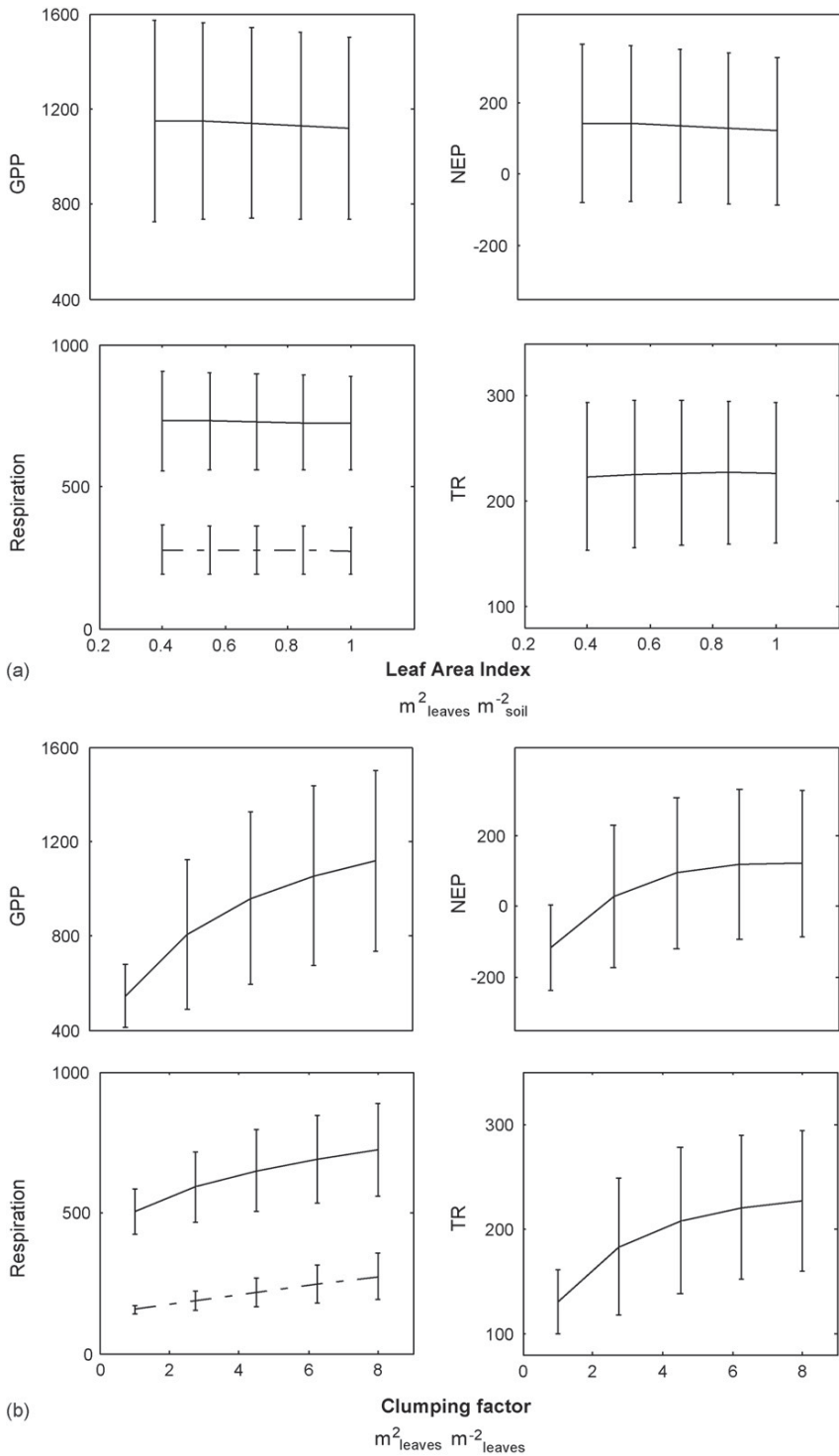


Fig. 2. Sensitivity analysis of annual gross primary production (GPP), net ecosystem production (NEP), ecosystem respiration split into the autotrophic respiration (solid line) and the heterotrophic respiration (dashed line) and transpiration (TR) to: (a) leaf area index (L) and (b) clumping factor (C_F). Carbon fluxes are expressed in $\text{g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ and water fluxes in mm year^{-1} . Vertical bars are the standard deviation of the ensemble of simulations.

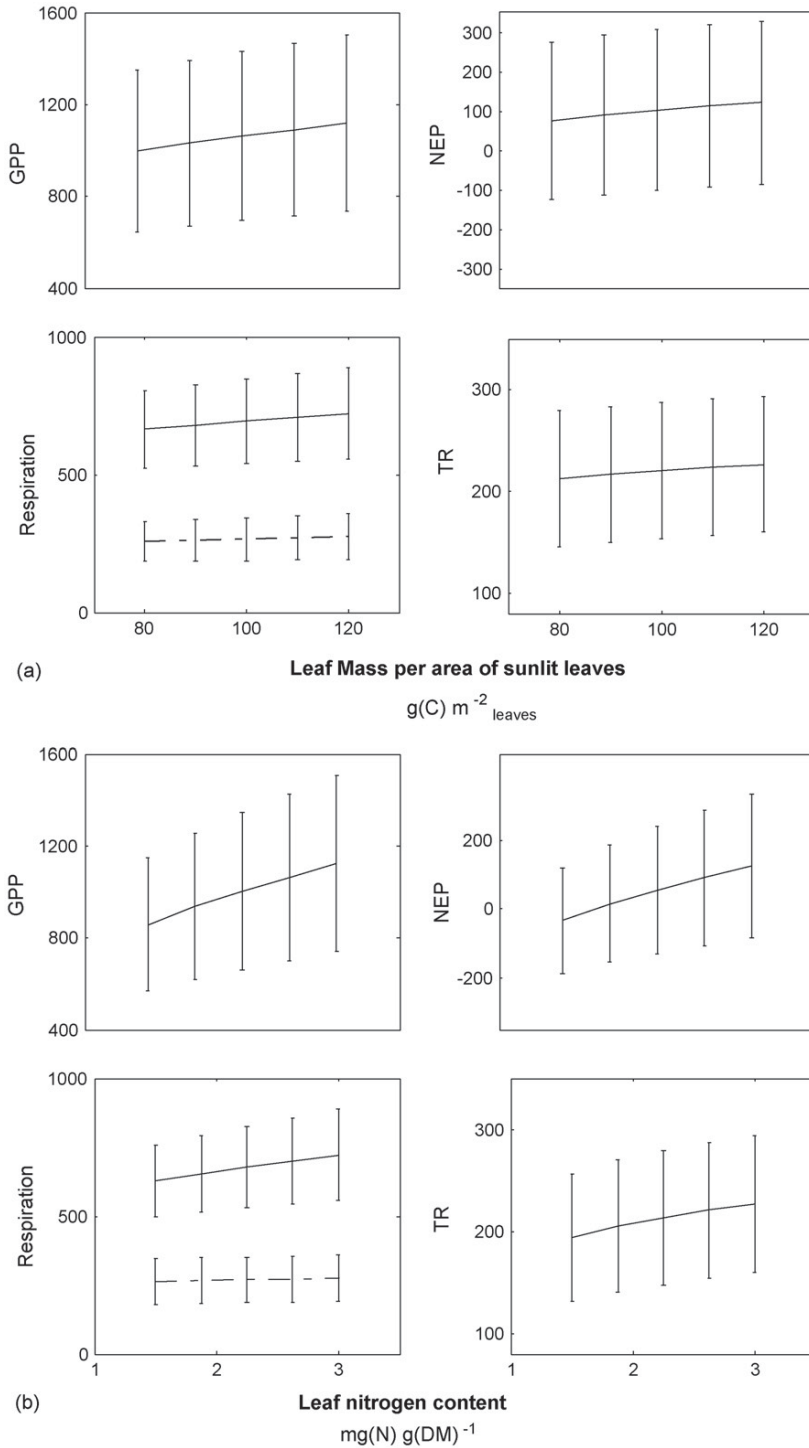


Fig. 3. Sensitivity analysis of gross primary production (GPP), net ecosystem production (NEP), ecosystem respiration split into the autotrophic respiration (solid line) and the heterotrophic respiration (dashed line) and Transpiration (TR) to: (a) leaf mass per area of sunlit leaves (M_{sun} in $g(DM) m^{-2}$) and (b) leaf nitrogen content per biomass unit (N in %). Carbon fluxes are expressed in $g(C) m^{-2} year^{-1}$ and water fluxes in $mm year^{-1}$. Vertical bars are the standard deviation of the ensemble of simulations.

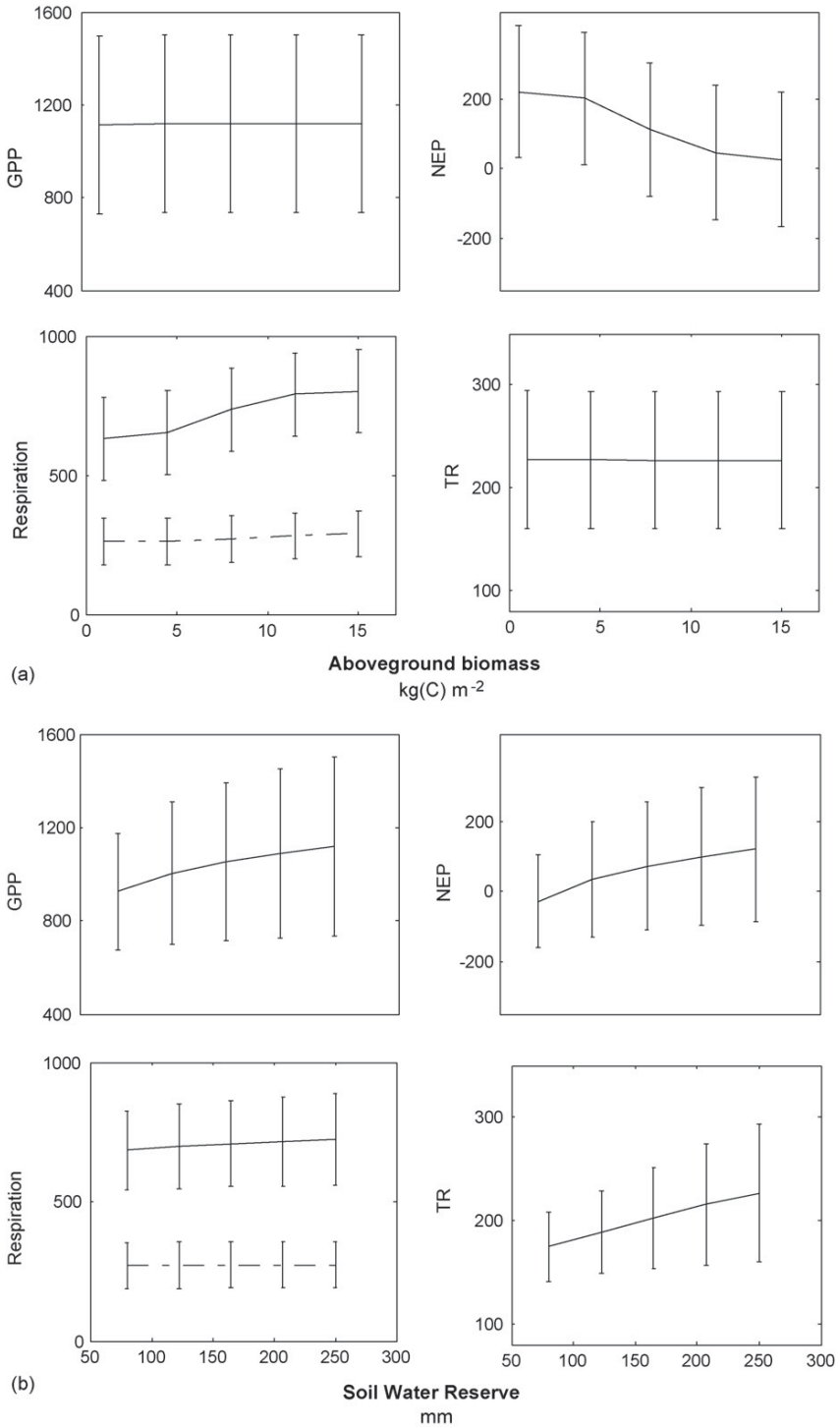


Fig. 4. Sensitivity analysis of gross primary production (GPP), net ecosystem production (NEP), ecosystem respiration split into the autotrophic respiration (solid line) and the heterotrophic respiration (dashed line) and Transpiration (TR) to: (a) stand aerial biomass (B in kg (C) m⁻²) and (b) soil water reserve (S_{WR} in mm). Carbon fluxes are expressed in g(C) m⁻² year⁻¹ and water fluxes in mm year⁻¹. Vertical bars are the standard deviation of the ensemble of simulations.

JPEG, no effect was observed) with a 1600×1200 pixel resolution. Measurements were made on cloudy days to prevent multiple scattering effects caused by direct radiation. Using Adobe Photoshop™, a threshold process was applied to several areas of each photograph using the threshold intensity for RGB images. The best calibration data determined for the Nikon Coolpix 950 was used to divide the photograph into sectors of 10° of azimuth angle (ω_j) and 5° of the zenith angle (θ_i). The gap fraction (P) was estimated using Gap Light Analyser Software (Frazer et al., 2000). Then L and C_F were calculated following methods in van Gardingen et al. (1999). For the L calculation, the first 45° of the zenith angles were used. Based on van Gardingen et al. (1999) an “equivalent” leaf area index ($L_{\ln av}$), assuming no clumping in the azimuth (Eq. (3)) and a “true” leaf area index (L) taking into account this clumping (Eq. (4)), were calculated. The ratio between the two estimates (Eq. (5)) provided the clumping factor (C_F). C_F was low when the canopy was clumped. To prevent a logarithm of zero, a minimum gap fraction of one pixel was assumed.

$$L_{\ln av} = - \frac{2 \sum_{i=1,9} \ln P(\theta) \cos(\theta_i) \sin(\theta_i)}{1 - \cos(\pi/4)} \quad (3)$$

$$L = - \frac{2 \sum_{i=1,9} \sum_{j=1,36} \ln P(\theta_i, \omega_j) \cos(\theta_i, \omega_j) \sin(\theta_i, \omega_j)}{1 - \cos(\pi/4)} \quad (4)$$

$$C_F = \frac{L_{\ln av}}{L} \quad (5)$$

L and C_F were then estimated over the 80 squares by interpolation using the weighted inverse distance centred on each stake with a 10 m radius. Average L and C_F were then determined over the 80 squares.

Diameter at breast height, tree height and geographic position were measured for the 527 trees in the study area. From these measurements, aboveground wood biomass was estimated using allometric relationships (Bouchon, 1982; Barbaroux et al., 2003). Tree age was also assessed from allometric relationships between tree height and tree age (Davi, 2004). Living biomass that drives simulated respiration was quantified by using a relationship between tree age and the proportion of living biomass (Barbaroux, 2002; also see Section 2.1.1).

One hundred and sixty two samples, each with 10 leaves, were obtained from 27 trees at various heights (by shooting twigs with a rifle), in order to estimate leaf mass per area and nitrogen (N) content per mass unit. The leaf area was measured using a leaf area meter

(Delta-T Area meter, Delta-T Devices, Cambridge, UK). The leaves were dried (60°C), ground into powders and weighed to obtain dry leaf mass. Next an elementary analyser (Thermo-Quest NCS 2500, France) was used to obtain nitrogen and carbon content according to Dhum’s method. A linear relationship was found between N and L of the square where the leaves were sampled:

$$N = 0.20L + 2(n = 27)$$

This relationship was then used to estimate the nitrogen content of leaves in each of the 80 squares. A measured average value of 98 g(DM) m^{-2} ($\sigma^2 = 12 \text{ g(DM) m}^{-2}$) was used (Davi, 2004), because no significant spatial variation of M_{sun} was found.

Soil types were surveyed for the entire reserve of “La Tillaie” (Bouchon et al., 1973; scale: 1/1000). The volumetric soil water content at the wilting point (θ_{wilt}), at field capacity (θ_{fc}), and soil depth (H_{soil}), were measured on this site for the two main soil types: podzsol and grey Luvisol (Pontailier, 1979). θ_{fc} was determined *in situ* in March (during the leafless period) at the end of a rainy winter (March) but following 2 weeks without rain. Soil samples were obtained using 250 cm^3 steel cylinders and they were dried at 105°C until a constant weight, so soil moisture per unit volume and weight, and soil bulk density could be determined. Soil moisture at wilting point was determined following equilibrium in a pressure membrane extractor at 15 bar (Soil Moisture, Santa Barbara, CA, USA). The above-mentioned bulk density values were used to calculate moisture values per unit volume. Both determinations were performed along vertical profiles, at 10-cm intervals, with three replicates per layer. The available water storage, called soil water reserve (S_{WR}) hereafter, was then estimated from these measurements as follows:

$$S_{\text{WR}} = H_{\text{soil}}(\theta_{\text{fc}} - \theta_{\text{wilt}})$$

2.2.2.2. *Second case study at the stand level: the Hesse forest (CARBOEUROPE site).* On the nine selected plots, L was measured using litter collection and two optical methods: hemispherical photographs and a Plant Canopy Analyser (PCA LAI-2000, Li-Cor, Nebraska, USA). Leaf litter was collected in 0.5 m^2 square-shaped traps on three pick-up days, respectively days of year 291, 304 and 325 (see Bouriaud et al., 2003 for details). PCA measurements were performed using two inter-calibrated sensors in the middle of June, when maximum leaf expansion was achieved and at sunset or sunrise to avoid direct sunlight. L was calculated using

C2000 software (Li-Cor, Nebraska, USA) and the three upper rings to provide a better agreement with litter collection (Fassnacht et al., 1997; Dufrene and Bréda, 1995; Planchais and Pontailier, 1999). The hemispherical photographs were taken and analysed for each of the nine plots using the protocol described in the first case study. The L estimates using litter collection were then used for the simulations. In this case study, the estimations of L by litter collections permitted the evaluation of the two indirect methods (PCA and hemispherical photographs). The results were discussed in Bouriaud (2003) and Davi (2004).

Diameter at breast height was measured on all trees inside the plots. Tree volume and biomass were then estimated from tree diameter using allometric relationships that were established on the same site (Le Goff and Ottorini, 2001).

Using the methodology described in the first case study, the leaf mass per area and the foliar nitrogen content per mass unit were estimated using samples of 10 sunlit leaves per tree for six trees in each of the nine plots.

A pedological study was carried out on the same site (Quentin et al., 2001). Several drilled pits enabled the determination of the chemical and physical properties of the soil. The different soil types were determined and a classification of the nine plots according to their soil type was established (Bouriaud et al., 2003). From these measurements, the soil water reserve was determined in each plot following the method described in the first case study. Finally, the date of budburst was determined for each of the nine plots in the year 2000.

2.2.2.3. Third case study at landscape level: the southern part of Fontainebleau Forest. L was estimated using ground measurements performed in 1996. The measurements were made using PCA (LAI-2000) between June and mid-July, and the L estimation was performed using the three upper rings. For each stand and according to its size, 40–150 LAI-2000 measurements were taken at intervals ranging from 5 to 10 m and on several transects. See Le Dantec et al. (2000) for a precise description of those measurements. The spatial variability of the clumping factor was not assessed in this last case study and an average measured value of 0.79 was used (data not shown).

During the winter of 1995–1996, the distribution of the stem diameters was measured in every stand. Tree volume in each diameter class was assessed by allometry according to Bouchon (1982) and converted into biomass using wood density measurements (Barbaroux et al., 2003). The aboveground wood biomass was then calculated from the diameter distribution and the tree

biomass in each diameter class. For further details see Barbaroux (2002).

The biochemical and biophysical characteristics of leaves were determined in July 1996, using samples of 10 sunlit leaves and 10 shaded leaves on five trees per stand. Nitrogen content and leaf mass per area were then determined using the method described in the first case study (see above).

A soil database was built by the French National Forest Office in 1995. It relies on about 8600 drilled pits evenly distributed within the Fontainebleau forest (one every 2 ha). The samples were obtained using a 2-m manual drill. Attributes given to each point included soil and humus type, and the underlying parent material and its depth, and for each horizon the type, depth, texture, proportion of coarse elements, effervescence and pH. The nomenclature of soil and humus types was based on Duchaufour (1982). The texture was determined by hand. From soil depth and texture, the soil water reserve (S_{WR}) was estimated according to Saxton et al. (1986). Then S_{WR} was spatially estimated for the Fontainebleau forest using the inverse distance weighted interpolation method for two adjacent points. The average values of S_{WR} in the nine studied plots were estimated from the S_{WR} map covering the entire forest. A description of this methodology is given in Le Maire et al. (2005).

In the three case studies, the carbon input and the soil texture was used to estimate the initial soil carbon content, by assuming a steady-state hypothesis. Under this hypothesis, for each soil carbon pool, the same annual amount of carbon enters and leaves the pool.

2.2.3. Plan of simulations

The variability of the key input parameters measured *in situ* in the three case studies enables: (i) the estimation of the variability of four output variables: gross primary production (GPP), ecosystem respiration (R_{eco}), carbon net ecosystem production (NEP) and tree transpiration (TR), and (ii) the determination of the main input parameters, which explained the water and carbon fluxes variability. For each site, simulations were performed for two contrasted years with regard to rainfall during the leafy period: 1996 was a dry year (from early May to the end of September, 200 mm of rain fell in Fontainebleau, and 264 mm fell in Hesse) with a pronounced soil water shortage, while 2000 was wetter year (440 mm of rain fell in Fontainebleau and 514 mm in Hesse), even though the soil water stress sill occurred in the year 2000 (but to a lesser degree).

- (i) For the three sites, CASTANEA was used to estimate carbon and water flux in each plot, with k

variable input parameters named X (Table 5). Eighty sets of simulations were performed for la Tillaie ($n = 80$; $k = 5$), whereas nine sets of simulations were performed for Hesse ($n = 9$; $k = 8$) and for Fontainebleau ($n = 9$; $k = 5$). Then, for each case study, using these n simulations, the average and standard deviation of each of the four output variables (Y) were calculated. The standard deviation, named σ_{base} hereafter, was used as an estimate of the spatial variability of a given output variable:

$$\sigma_{\text{base}} = \frac{1}{n-1} \sqrt{\sum_{i=1,n} (Y(\text{all } X)_i - \overline{Y(\text{all } X)})^2}$$

- (ii) For each study case, the average values of k key input parameters were fixed, while the k th remained free (named hereafter X_j). A new standard deviation of each output variable was calculated ($\sigma_{\text{par } X}$).

$$\sigma_{\text{par } X} = \frac{1}{n-1} \sqrt{\sum_{i=1,n} (Y(\text{only } X_j)_i - \overline{Y(\text{only } X_j)})^2}$$

The comparison of the different standard deviations, calculated when only one parameter was variable, indicated which parameter contributed the most to the variability of the output variables considered. Results were represented with piled histograms (Fig. 6). σ_{base} was also compared with σ_{sum} as follows:

$$\sigma_{\text{sum}} = \sqrt{\left(\sum_{X=1,k} (\sigma_{\text{par } X})^2 \right)}$$

The difference between σ_{sum} and σ_{base} was used to evaluate the compensatory effects between parameters. If the sum of the standard deviations, obtained when one input parameter is variable (σ_{sum}), is superior to the standard deviation obtained when all parameters are variable (σ_{base}), we can assume that some compensations between parameters occurred.

2.3. Comparison of model outputs using spatially variable and aggregated parameters

For each case study, a final simulation was performed with the average values of the input parameters. The comparison of the outputs variables, which were simulated when all parameters varied spatially, to this last simulation, allowed quantification of the effect of the aggregation of input parameters. In addition, the simulated daily NEP and the relative extractable water (REW) for Hesse the year 2000, were also compared to

the NEP measurements performed by the eddy covariance technique (Granier et al., 2000a) and to the REW, that was measured weekly with a neutron probe (Granier et al., 2000b). These last simulations permitted the evaluation of the model and the analysis of the effect of the spatial parameters aggregation on a daily basis.

3. Results and discussion

3.1. Sensitivity analysis of key model parameters

The gross primary production (GPP) and the transpiration (TR) increase with leaf area index (L), with saturation for the high L values (Fig. 2a). Ecosystem respiration (R_{eco}) increases almost linearly with L (mainly due to a linear increase of heterotrophic respiration), and consequently, the NEP (i.e., difference between GPP and R_{eco}) increases until L reaches a value of 5 and then shows a plateau above 5. GPP, R_{eco} and NEP, all decrease slightly when the canopy clumping (C_F) increases, but this effect is small in comparison to the other effects (Fig. 2b). When the canopy clumping increases (i.e., C_F decreases), there is more light available to the lower parts of the canopy, which improves the light use efficiency at the canopy scale. For that reason, for the same L , low C_F values contribute to higher GPP. This result agrees with the study by Law et al. (2001), in which the simulated GPP was stimulated when the clumping was taken into account in their model. The raise of the leaf mass per area of sunlit leaves (M_{sun}) or of the leaf nitrogen content (N), leads to a positive linear effect on the four fluxes (i.e. GPP, R_{eco} , NEP and TR, Fig. 3a and b). These two parameters have a similar effect on GPP, an effect which nevertheless remains smaller than the effect of L (Figs. 2a and 3a and b). In theory, a strong increase of M_{sun} and N should lead to a plateau in GPP by saturation as the increase of photosynthetic capacities cannot be infinite. In CASTANEA however, the sensitivity of GPP to M_{sun} and N is linear, which can indeed be true for the range of observed values. Finally, the increase of the aboveground biomass (B) has no effect on GPP but a strong positive non-linear effect on autotrophic respiration (R_a). The non-linearity is due to a non-linear relationship between aboveground biomass and the proportion of living cells in the wood (Barbaroux, 2002). Because few data exist concerning the evolution of this proportion with age (Ceschia et al., 2002), the response of R_a to aboveground biomass remains uncertain. Nevertheless, we know qualitatively that the autotrophic respiration increases more slightly than the aboveground biomass (Ryan and Waring, 1992),

which causes a saturation plateau for large values of aboveground biomass. NEP shows a non-linear decrease with B (Fig. 4a). The increase of soil water reserve (S_{WR}) leads to an increase in GPP, NEP, TR and to a lesser extent of R_{eco} (Fig. 4b). To conclude, three main causes of non-linearity were highlighted by the sensitivity analysis: high values of L for GPP, high and low values of B for R_{eco} and to a lesser extent, the high values of S_{WR} for GPP.

3.2. Effect of spatial variability of measured biophysical parameters: 3 case studies

3.2.1. First case study: La Tillaie

The L showed a strong variability between a clearing in the southwest of the area where L ranges from 0.75 to 2.5 and a dense canopy at the north and east where L reached values higher than 8 (Fig. 5). The average value of L on the surface of 0.8 ha was 5.79 ($\sigma^2 = 1.21$). Clumping was

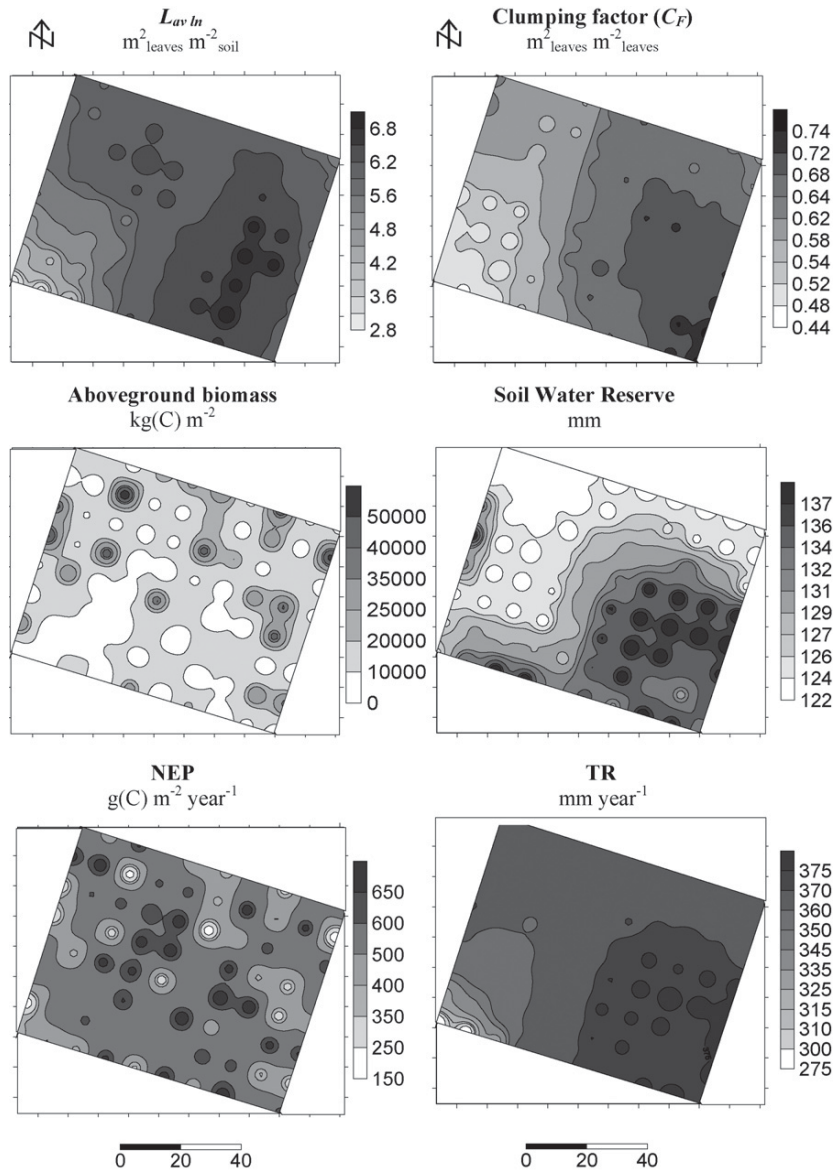


Fig. 5. Spatial distribution over the 80 squares of 100 m² in the Tillaie of the measured “true” leaf area index (L), clumping factor (C_F), aboveground biomass (B in kg(C) m⁻²) and soil water reserve (S_{WR} in mm) and the simulated net ecosystem production (NEP in g(C) m⁻² year⁻¹) and transpiration (in mm year⁻¹) using meteorological data from 2000.

Table 3
Main stand specific input parameters in nine beech plots in Hesse forest

N^a (%)	M_{sun}^b (g(DM) m ⁻²)	L^c (m ² m ⁻²)	Clumping (C_F)	S_{WR}^d (mm)	B^e (g(C) m ⁻²)	Budburst date	Age	Plot area (m ²)
2.25	91	7.89	0.74	130	6192	120	30	0.07
2.62	74	6.73	0.80	130	6765	120	30	0.08
2.38	88	7.52	0.66	130	5311	117	30	0.09
2.32	91	4.72	0.53	105	5079	114	30	0.07
2.53	76	4.67	0.55	86	5787	114	30	0.09
2.62	85	4.70	0.55	149	4857	114	30	0.08
2.56	81	5.89	0.61	140	4741	115	30	0.06
2.38	83	6.91	0.55	140	7714	116	50	0.14
2.38	83	7.30	0.66	140	5135	114	30	0.12

^a Nitrogen content.

^b Leaf mass per area of sunlit leaves.

^c Leaf area index.

^d Soil water reserve.

^e Stand aerial wood biomass.

generally larger when L was lower (Fig. 5). The spatial distribution of the canopy clumping presented a west to east gradient. The average clumping factor (C_F) was 0.62 with values ranging from 0.38 to 0.81 ($\sigma^2 = 0.10$). Biomass reached a high average value of 14,900 g(C) m⁻² and showed strong spatial variations (coefficient of variation of 108%), mainly due to the variations of stem density and tree age (data not shown). Soil water reserve (S_{WR}) showed little variation from 120 to 140 mm, with smaller values in the northern part of the stand.

3.2.2. Second case study: Hesse

The leaf nitrogen content per mass unit (N) ranged from 2.25% to 2.62% (Table 3), but its variability was negatively correlated to the leaf mass per area (M_{sun}) of sunlit leaves ($R = -0.76$). Consequently, the leaf nitrogen content per surface unit ($N_a = M_{\text{sun}} \times N$), which controls

photosynthesis, was less variable. L ranged from 4.67 to 7.89; this variability was partly explained by a thinning, which occurred in January 1999, in five plots. This thinning increased the heterogeneity of the canopy structure and explained the clumping variability. Clumping factor (C_F) ranged from 0.55 to 0.80 in the nine plots (Table 3). Its average value was 0.60 in the thinning area and 0.70 outside. S_{WR} exhibited stronger variations in Hesse than in La Tillaie, and ranged from 86 to 149 mm, with an average value of 130 mm. Small S_{WR} values could also contribute to explaining the lower L values in plots 73 and 75. Both the age of trees and the thinning were responsible for the spatial variability of aboveground biomass, which varied from 4741 to 7714 g(C) m⁻² (Table 2). The plot where trees were 20 years old of greater than in the other plots, had a stronger aboveground biomass (+30%) and thinned plots had a lower biomass (-19%).

Table 4
Main stand specific input parameters in nine beech stands in Fontainebleau forest

N^a (%)	M_{sun}^b (g(DM) m ⁻²)	L^c (m ² m ⁻²)	S_{WR}^d (mm)	B^e (g(C) m ⁻²)	Age	Stand area (ha)
2.39	109	4.69	99	5021	46	6.6
2.33	115	4.94	112	6514	48	6.0
2.74	102	6.49	115	4194	44	8.2
2.29	97	4.95	126	11876	79	8.6
2.40	96	6.10	136	5570	80	10.4
2.19	113	6.60	101	4423	28	5.6
2.26	90	3.80	101	13628	131	11.8
2.50	104	7.83	106	2912	33	6.7
2.80	106	7.61	133	3494	29	14.7

^a Nitrogen content.

^b Leaf mass per area of sunlit leaves.

^c Leaf area index.

^d Soil water reserve.

^e Stand aerial wood biomass.

3.2.3. Third case study: Fontainebleau

N ranged from 2.19% to 2.80% (Table 4). This variability was stronger in Fontainebleau than in Hesse forest. M_{sun} ranged from 96 to 115 g(DM) m⁻² and the average value of 103 g(DM) m⁻² was close to the value found in La Tillaie (98 g(DM) m⁻²) but stronger than in Hesse (83 g(DM) m⁻²). L ranged from 3.80 to 7.83 and S_{WR} from 99 to 136 mm. The aboveground biomass showed a large variability ranging from 2912 to 13,628 g(C) m⁻².

The variability of the different parameters, measured in the three case studies, was estimated using the coefficient of variation. By comparing the three cases, the variability of the aboveground biomass was higher in La Tillaie, while the soil extractable water showed a greater variability in Hesse and in Fontainebleau. Finally N and M_{sun} showed few spatial variations comparatively to the other parameters (Table 5).

3.2.4. Effect of the measured variability on the simulated outputs

In La Tillaie, the spatial variability of simulated NEP mainly correlated the aboveground biomass, while L and S_{WR} seemed to control the spatial variability of TR (Fig. 5). L variability also explained 82% of the hetero-

Table 5

Coefficient of variation (CV in %) of the different input parameters in the three case studies

Parameters	Symbol	Tillaie	Hesse	Fontainebleau
Leaf area index	L	14	21	23
Clumping factor	C_F	12	15	–
Leaf mass per area of sunlit leaves	M_{sun}	–	7	8
Foliar nitrogen concentration	N	6	6	9
Aerial wood biomass	B	108	17	59
Soil water reserve	S_{WR}	5	16	12
Budburst date	Bud	–	2	–

trophic respiration variability (data not shown). However, the strong variation of the aboveground biomass implied high local variations of the R_a that masked the effects of the other parameters acting on photosynthesis (N , L and C_F) or on heterotrophic respiration (i.e., L). Consequently, the standard deviation of R_{eco} on the 80 plots was mainly due to the autotrophic respiration (Fig. 6a). This conclusion was strengthened by the analysis of causes of spatial variability in which the impact of varying the spatial parameters are tested one by one. The aboveground biomass variability alone explained 62% of the

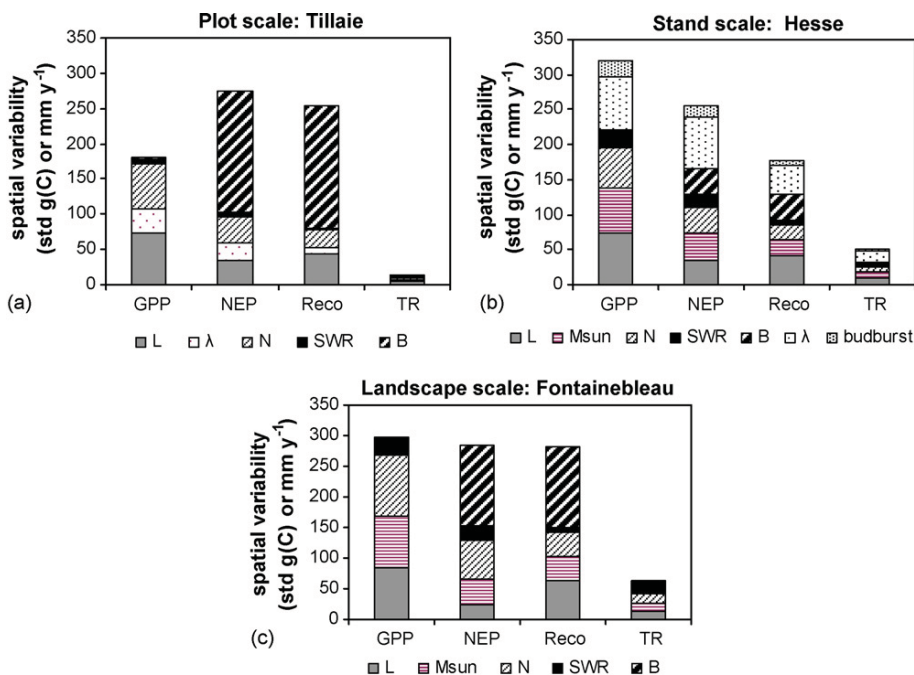


Fig. 6. Standard deviations of gross primary production (GPP), net ecosystem production (NEP), ecosystem respiration (R_{eco}) and transpiration (TR) simulated when spatial parameters are varying one by one during a wet year (2000). The total variability is thus shared out into the various components: leaf area index (L), clumping factor (C_F), leaf mass per area (M_{sun}), leaf nitrogen content (N), aboveground biomass (B), soil water reserve (S_{WR}) and budburst date (bud).

total variability of the NEP, while L and S_{WR} explained 76% of the variability of TR (Fig. 6a). There were compensatory effects between the input parameters for the NEP, as the σ_{sum} ($181 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) was stronger than the σ_{base} ($154 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$). This effect was caused by a positive correlation between L and C_F ($R = 0.73$). As the effect of L on NEP was positive, while the effect of C_F was negative, a correlation between the two parameters contributed to a compensatory effect. There was also an antagonistic effect of L on NEP through the GPP and through heterotrophic respiration (R_h), and since R_h was positively correlated to the GPP ($R = 0.89$), this also contributed to the compensatory effect.

In 2000, the GPP and the NEP were lower in the Hesse forest than in La Tillaie. In the Hesse forest, L , N , M_{sun} and B played similar roles in explaining the NEP variability, while the clumping factor (C_F) appeared to be slightly more important than the other parameters (Fig. 6b). The fact that L and C_F variability was essentially due to the effect of thinning, revealed the importance of these spatial variation of forestry practices that generate an NEP spatial variability. Higher L , M_{sun} or N led to increases in both the GPP and the R_{eco} , but because the NEP is the difference between GPP and R_{eco} , the effect of these parameters (L , M_{sun} and N) on NEP was reduced. This is not the case for clumping

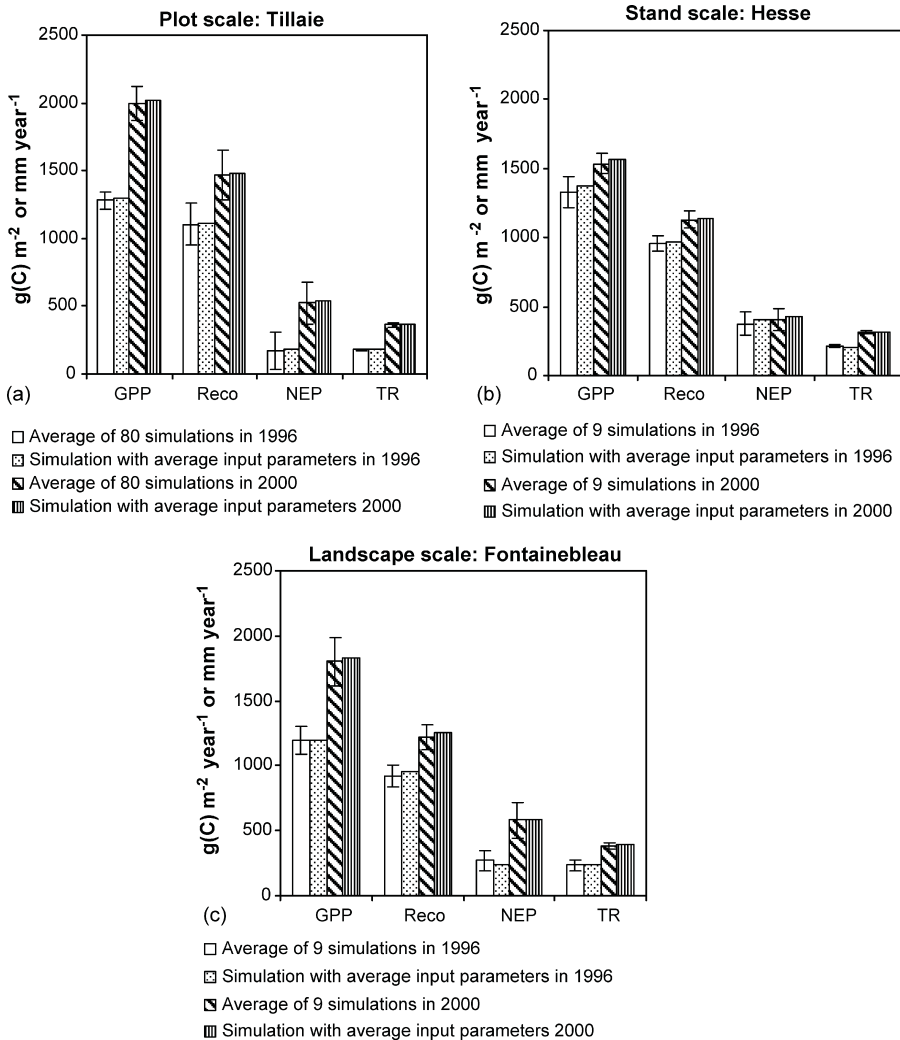


Fig. 7. Comparison of gross primary production (GPP), net ecosystem production (NEP), ecosystem respiration (R_{eco}) and transpiration (TR) simulated with average parameters and with the average of n simulations. Vertical bars are the standard deviation of the n simulations. Comparison is carried out at three spatial scales (0.8, 60 and 1000 ha) and in each case for a dry (1996) and a wet year (2000).

factor, which had no effect on R_h and few on R_{eco} . This suggests its relative importance in explaining the NEP variability. There were some compensatory effects, as σ_{base} ($74 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) was smaller than σ_{sum} ($107 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$). M_{sun} was negatively correlated to the nitrogen content, so the M_{sun} variability partly compensated the effect of nitrogen content on the GPP, which explained the compensatory effect.

In Fontainebleau, the simulated GPP was smaller than in la Tillaie. The above ground biomass varied more in Fontainebleau than in Hesse and consequently tends to explain most of NEP variability (Fig. 6c). As in Hesse, the L , N and M_{sun} effects on NEP, were reduced by their antagonistic effects on NEP through R_{eco} and GPP. There is less compensation between parameters in the NEP variability; indeed σ_{sum} ($155 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$) was closer to the σ_{base} ($140 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$).

3.2.5. Comparison of model outputs using spatially variable and aggregated parameters

In La Tillaie, NEP was strongly reduced in 1996 compared to 2000 (-20%), because of the water stress effect on GPP (Fig. 7a). For the 2 years, there was very little bias when using the simulations with average parameters in comparison to averaging the 80 outputs (Fig. 7a). In the simulation using the average input parameters in 2000, GPP R_{eco} and NEP were slightly overestimated, respectively only, of 28, 11 and $17 \text{ g(C) m}^{-2} \text{ year}^{-1}$. The aggregation effect induces only a $+3\%$ bias on the simulated NEP. By analyzing of the simulations when the parameters varied one to one, it was observed that this bias was mainly due to L (data not shown). In Hesse, using average input parameters also induces little effect (Fig. 7b). Indeed, in Hesse, a small positive bias on NEP was observed ($+24 \text{ g(C) m}^{-2}$

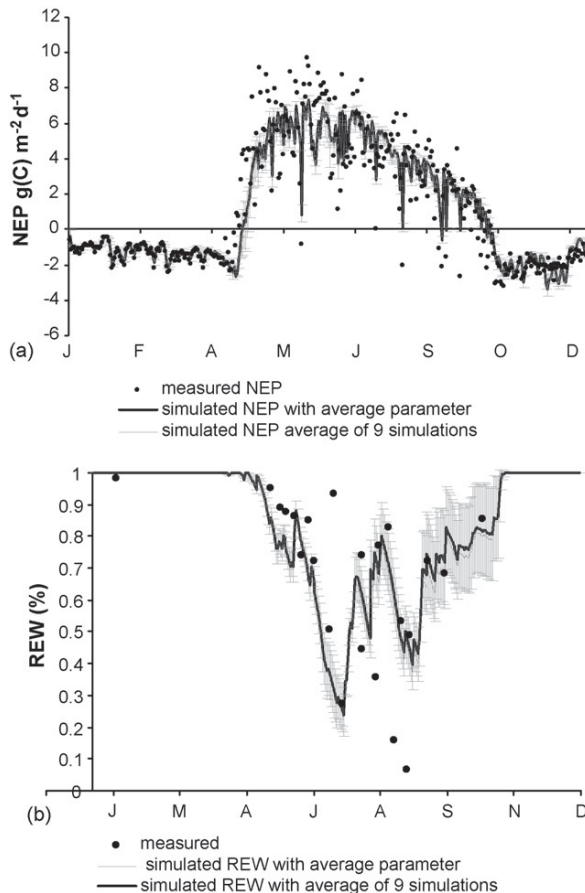


Fig. 8. (a) Daily net ecosystem production (NEP) and (b) daily relative extractable water (REW) measured and simulated in Hesse in 2000. One simulation done with the average input parameters (black line) is compared with the average of nine simulations (grey line) done on nine plots from the 60 ha surrounding the flux measurements. The error bar is the standard deviation of the nine simulations.

year⁻¹ in 2000 and +34 g(C) m⁻² year⁻¹ in 1996). At a daily time step, the model correctly reproduces the measured NEP (Fig. 8a). The correlation coefficients between daily simulated and measured NEP were equal in the two case studies, with or without aggregation of the input parameters: $R^2 = 0.88$. Moreover, it was difficult to graphically distinguish the two kinds of simulations (Fig. 8). NEP and REW variability between the nine plots represented by the error bar (1S.D.), was small and cannot explain all of the differences between simulated and measured NEP or REW (Fig. 8). In 2000, the annual NEP simulated in the Carboeuroflux plot was equal to the annual measured NEP (438 g(C) m⁻² year⁻¹). In Fontainebleau in 2000, no bias was observed when the NEP simulated with the average input parameters was compared with the average of nine of each of the stand simulations (+0.4 g(C) m⁻² year⁻¹). On the contrary, a negative bias was found in 1996 (−37 g(C) m⁻² year⁻¹).

When aggregating spatial input parameters, in the three case studies, few biases were found for NEP, and no bias for TR, neither for a dry year nor for a wet year. A positive bias that was produced was expected, due to saturation occurring. For this case the saturation curve was very progressive, which explains the small amplitude of the bias. The effects of non-linear response of NEP to the parameters would have been greater if there had been a real threshold, above which the variability of a given parameter would have had no effect on the NEP. This was not found in the three case studies, but theoretically, this could be the case for the soil water reserve (S_{WR}) or for L at the regional level (Le Maire, 2005). A negative bias on NEP was also found in Fontainebleau during the dry year. This was mainly due to a negligible bias on GPP and a positive bias on R_{eco} . This result showed that different positive biases on GPP and R_{eco} could either induce a positive or a negative bias on NEP according to the site and the year.

4. Summary and conclusion

Using a process-based model, the effects of spatial variability of the main input parameters driving the carbon and water fluxes were investigated. A sensitivity analysis and three case studies were used to determine: (i) which input parameters explained the majority of the spatial distribution of carbon and water flux and (ii) what were the effects of aggregating spatial parameters on the estimation of these fluxes? It was observed that the aboveground biomass explains a great part of net ecosystem productivity (NEP) variability at the small scale (1 ha), and is co-dominant at larger scales (60–1000 ha). Leaf area index (L), Leaf mass per area of sun

leaves (M_{sun}) and nitrogen content in leaves (N) play similar roles, while soil water reserve (S_{WR}) variability seems to be more important at a larger scale (60–1000 ha). The clumping factor (C_F) variability also influenced the NEP variability; consequently more efforts are required in order to quantify this parameter. Transpiration (TR) varied less spatially than the NEP and its variations were mainly explained by S_{WR} and L .

The most interesting and unexpected result is that despite the non-linear responses of NEP to L and to the wood biomass (B), a negligible bias was found when input parameters were aggregated. This result tends to prove that the use of process-based model at larger scales in order to couple them with global circulation models, can be justified. It is now necessary to perform similar studies at regional scales (50 km × 50 km) using remote sensed data for areas that include several dominant species and cover types.

Acknowledgments

We are grateful to the Office National des Forêts (ONF, the French National Office for Forestry) for providing us facilities for *in situ* measurements. Financial support was provided by the European community through the Euroflux program (contract ENV4-CT95-0078). We also want thank Cécile Barbaroux, Jean Marc Otorrini and Noël le Goff for their dendrometric measurements. We also thank S. Kull for the helpful comments and the English corrections.

References

- Arain, M.A., Burke, E.J., Yang, Z.L., Shuttleworth, W.J., 1999. Implementing surface parameter aggregation rules in CCM3 global climate model: regional responses at the land surface. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 3 (4), 463–476.
- Arain, M.A., Black, T.A., Barr, A.G., Jarvis, P.G., Massheder, J.M., Verseghy, D.L., Nesic, Z., 2002. Effects of seasonal and inter-annual climate variability on net ecosystem productivity of boreal deciduous and coniferous forests. *Can. J. For. Res.* 32, 878–891.
- Baldocchi, D.D., Wilson, K.B., 2001. Modelling CO₂ and water vapor exchange of a temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecol. Modell.* 142, 155–184.
- Ball, J.T., Woodrow, I.E., Berry, J.A., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins, J. (Ed.), *Progress in Photosynthesis Research*, vol. 4. pp. 221–224.
- Barbaroux, C., 2002. Analyse et modélisation des flux de carbone de peuplements forestiers pour la compréhension de la croissance de deux espèces feuillues *Quercus petraea* et *Fagus sylvatica*. Thèse de Doct. en Sci., Univ. Paris-Sud, Orsay, 182 p + annexes.
- Barbaroux, C., Bréda, N., Dufrene, E., 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of

- two contrasting broad-leaves species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). New Phytol. 157, 605–615.
- Bouchon, J., 1982. Tarifs de cubage à deux entrées pour le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en France. Revue Forestière Française 34, 225–235.
- Bouchon, J., Faille, A., Lemée, G., Robin, A.M., Schmitt, A., 1973. Carte et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. Laboratoire Ecologie Végétale, Orsay, p. 10.
- Bouriaud, O., 2003. Analyse fonctionnelle de la productivité du hêtre: influences des conditions de milieu, de la structure du peuplement et du couvert, effets de l'éclaircie. Thèse de Doct. en Sciences forestière, ENGREF, 240 p + annexes.
- Bouriaud, O., Soudani, K., Bréda, N., 2003. Leaf area index from litter collection: impact of specific leaf area variability in a beech stand. Can. J. Rem. Sens. 29, 371–380.
- Ceschia, E., Damesin, C., Lebaube, S., Pontailleur, J.Y., Dufrière, E., 2002. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). Ann. For. Sci. 59, 801–812.
- Churkina, G., Tenhunen, J.D., Thornton, P., Falge, E.M., Elbers, J.A., Erhard, M., Grunwald, T., Kowalski, A.S., Rannik, I., Sprinz, D., 2003. Analyzing the ecosystem carbon dynamics of four European coniferous forests using a biogeochemistry model. Ecosystems 6, 168–184.
- Clark, K., Cropper, W.P., Gholz, H.L., 2001. Evaluation of modelled carbon fluxes for a slash pine ecosystem: SPM2 simulations compared to eddy fluxes measurements. For. Sci. 47 (1), 52–59.
- Damesin, C., Ceschia, E., Le Goff, N., Ottorini, J.M., Dufrière, E., 2002. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. New Phytol. 153, 159–172.
- Davi, H., 2004. Développement d'un modèle générique simulant les flux et les stocks de carbone et d'eau dans le cadre des changements climatiques. Thèse de Doct. en Sci., Univ. Paris-Sud, Orsay, 213 p + annexes.
- Davi, H., Dufrière, E., Granier, A., Le Dantec, V., Barbaroux, B., François, C., Bréda, N., Montpied, P., 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part II: validation for each individual processes from organ to stand scale. Ecol. Modell. 185 (2–4), 387–405.
- De Pury, D.G.G., Farquhar, G.D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. Plant Cell Environ. 20, 537–557.
- Duchaufour, P., 1982. Pedology. George Allen & Unwin Ltd., London, 448 pp.
- Dufrière, E., Bréda, N., 1995. Estimation of deciduous forest leaf area index using direct and indirect methods. Oecologia 104, 156–162.
- Dufrière, E., Davi, H., François, C., le Maire, G., Le Dantec, V., Granier, A., 2005. Modelling carbon and water cycles in a Beech forest Part I: Model description and uncertainty analysis on modelled NEE. Ecol. Modell. 185 (2–4), 407–436.
- Ehleringer, J., Björkman, O., 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration. Plant Physiol. 59, 86–90.
- Epron, D., Le Dantec, V., Dufrière, E., Granier, A., 2001. Seasonal dynamics of soil carbon efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest. Tree Physiol. 21, 145–152.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J.A., 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta 149, 78–80.
- Fassnacht, K.S., Gower, S.T., MacKenzie, M.D., Nordheim, E.V., Lillesand, T.M., 1997. Estimating the leaf area index of north central Wisconsin forest using the Landsat Thematic Mapper. Rem. Sens. Environ. 61, 229–245.
- Frazer, G.W., Trofymow, J.A., Lertzman, K.P., 2000. Gap light analyser (GLA), Version 2.0: image-processing software to analyse true-color, hemispherical photographs. Bull. Ecol. Soc. Am. 81, 191–197.
- van Gardingen, P.R., Jackson, G.E., Hernandez-Daumas, S., Russel, G., Sharp, L., 1999. Leaf area index estimates obtained for clumped canopies using hemispherical photography. Agric. For. Meteorol. 94, 243–257.
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S., 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and in of drought constraints in forest stands. Ecol. Modell. 116, 269–283.
- Granier, A., Ceschia, E., Damesin, C., Dufrière, E., Epron, D., Gross, P., Lebaube, S., Le Dantec, V., Le Goff, N., Lemoine, D., Lucot, E., Ottorini, J.M., Pontailleur, J.Y., Saugier, B., 2000a. The carbon balance of a young beech forest. Funct. Ecol. 14, 312–325.
- Granier, A., Biron, P., Lemoine, D., 2000b. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agric. For. Meteorol. 100, 291–308.
- Kicklighter, D.W., Melillo, J.M., Peterjohn, W.T., Rastetter, E.B., McGuire, A.D., Steudler, P.A., Aber, J.D., 1994. Aspects of spatial and temporal aggregation in estimating regional carbon dioxide fluxes from temperate forest soils. J. Geophys. Res. 99, 1303–1315.
- Kramer, K., Leinonen, I., Bartelink, H.H., Berbigier, P., Borghetti, M., Bernhofer, Ch., Cienciala, E., Dolman, A.J., Froer, O., Gracia, C.A., Granier, A., Grünwald, T., Hari, P., Jans, W., Kellomäki, S., Loustau, D., Magnani, F., Markkanen, T., Matteucci, G., Mohren, G.M.J., Moors, E., Nissinen, A., Peltola, H., Sabaté, S., Sanchez, A., Sontag, M., Valentini, R., Vesala, T., 2002. Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO₂ and H₂O fluxes at six forest sites in Europe. Global Change Biol. 8 (3), 213–230.
- Law, B.E., Waring, R.H., Anthoni, P.M., Aber, J.D., 2000. Measurements of gross and net ecosystem productivity and water vapour exchange of a *Pinus ponderosa* ecosystem, and an evaluation of two generalized models. Global Change Biol. 6, 155–168.
- Law, B.E., Cescatti, A., Baldocchi, D., 2001. Leaf area distribution and radiative transfer in open-canopy forests: implications for mass and energy exchange. Tree Physiol. 21, 777–787.
- Le Dantec, V., Dufrière, E., Saugier, B., 2000. Interannual and spatial variation in maximum leaf area index of temperate deciduous stands. For. Ecol. Manage. 134, 71–81.
- Le Goff, N., Ottorini, J.M., 2001. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. Ann. For. Sci. 58, 1–13.
- Le Maire, G., 2005. Détermination du bilan de carbone de la forêt de Fontainebleau: apport de la télédétection pour la spatialisation des paramètres d'entrée. Thèse de Doct. en Sci., Univ. Paris-Sud, Orsay, 201 p + annexes.
- Le Maire, G., Davi, H., Soudani, K., François, C., Le Dantec, V., Dufrière, E., 2005. Modelling annual production and carbon dioxide fluxes of a large managed temperate forest using forest inventories, satellite data and field measurements. Tree Physiol. 25, 859–872.
- Leuning, R., Moncrieff, J., 1990. Eddy-covariance CO₂ flux measurements using open-path and close path CO₂ analysers Corrections for analyser water vapour sensitivity and damping of fluctuations in air sampling tubes. Bound. Layer Meteorol. 53, 63–67.
- Liozon, R., Badeck, F.W., Genty, B., Meyer, S., Saugier, B., 2000. Leaf photosynthetic characteristics of beech (*Fagus sylvatica* L.) saplings during three years of exposure to elevated CO₂ concentration. Tree Physiol. 20, 239–247.

- Medlyn, B.E., Barton, C.V.M., Broadmeadow, M.S.J., Ceulemans, R., De Angelis, P., Forstreuter, M., Freeman, M., Jackson, S.B., Kellomäki, S., Laitat, E., Rey, A., Roberntz, P., Sigurdsson, B.D., Strassmeyer, J., Wang, K., Curtis, P.S., Jarvis, P.G., 2001. Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO₂ concentration: a synthesis. *New Phytol.* 149, 247–264.
- Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. In: *The state and movement of water in living organisms XIX TII Symposium of the Society for Experimental biology*, Ed Cambridge Univ.Press, New York, pp. 205–233.
- Ogée, J., Brunet, Y., Lousteau, D., Berbigier, P., Delzon, S., 2003. MuSICA, a CO₂, water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis. *Global Change Biol.* 9, 697–717.
- Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V., Ojima, D.S., 1987. Analysis of factors controlling soil organic matters levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51, 1173–1179.
- Planchais, I., Pontailler, J.Y., 1999. Validity of leaf areas and angles estimated in a beech forest from analysis of gap frequencies, using hemispherical photographs and a plant canopy analyzer. *Ann. For. Sci.* 56, 1–10.
- Pontailler, J.Y., 1979. La régénération du hêtre en forêt de Fontainebleau, ses relations avec les conditions hydriques stationnelles. Thèse de Doct. en Sci., Univ. Paris-Sud, Orsay, 98 p + annexes.
- Pontailler, J.Y., Faille, A., Lemée, G., 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *For. Ecol. Manage.* 98, 1–15.
- Quentin, C., Bigorre, F., Granier, A., Bréda, N., Tessier, D., 2001. Etude des sols de la forêt de Hesse (Lorraine) Contribution à l'étude du bilan hydrique. *Etude et gestion des sols* 8, 279–292.
- Rasse, D.P., François, L., Aubinet, M., Kowalski, A.S., Walle, I.V., Laitat, E., Gérard, J.C., 2001. Modelling short-term CO₂ fluxes and long-term tree growth in temperate forests with ASPECTS. *Ecol. Modell.* 141, 35–53.
- Running, S.W., Gower, S.T., 1991. FOREST-BGC A general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiol.* 9, 147–160.
- Ryan, G.M., 1991. Effects of climate change on plant respiration. *Ecol. Appl.* 1 (2), 157–167.
- Ryan, G.M., Waring, R.H., 1992. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology* 73, 2100–2108.
- Sala, A., Tenhunen, J.D., 1996. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agric. For. Meteorol.* 78, 203–222.
- Saxton, K.E., Rawls, W.J., Romberger, J.S., Papendick, R.I., 1986. Estimating generalized soil–water characteristics from texture. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50, 1031–1036.
- Sellers, P.J., Dickinson, R.E., Randall, D.A., Betts, A.K., Hall, F.G., Berry, J.A., Collatz, G.J., Denning, A.S., Mooney, H.A., Nobre, C.A., Sato, N., Field, C.B., Henderson-Sellers, A., 1997. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science* 275, 502–509.
- Verhoef, W., 1984. Light scattering by leaf layers with application to canopy reflectance modeling: the SAIL model. *Rem. Sens. Environ.* 16, 125–141.
- Verhoef, W., 1985. Earth observation modelling based on layer scattering matrices. *Rem. Sens. Environ.* 17, 165–178.
- Wollenweber, G.C., 1995. Influence of fine scale vegetation distribution on surface energy partition. *Agric. For. Meteorol.* 77, 225–240.



Lucrarea conține elementele esențiale ale tezei de doctorat, realizată în întregime în cadrul unui laborator de cercetare din Franța, susținută de autor la Nancy, la Școala de Ape, Ingineria Mediului și Păduri, și finalizată cu diploma de doctor în științe forestiere cu *Summa cum laude*.

Tema lucrării vizează studiul impactului schimbărilor globale asupra ecosistemelor forestiere, pe baza unui program de cercetare multidisciplinar, prin care s-au studiat atât bilanțul de carbon al unor arborete de fag, cât și impactul climatului asupra dinamicii productivității. Trebuie subliniat aspectul pragmatic al studiului, deoarece cercetările realizate nu se adresează numai cercetătorilor, ci și silvicultorilor și gestionarilor de păduri, confrunțați cu schimbările la care asistăm și care trebuie să fie capabile să adapteze tehnicile de gestionare ale arboretelor în vederea optimizării captării carbonului. Pe de altă parte, dintr-o perspectivă pur multidisciplinară, studiile nu s-au limitat doar la aspecte tehnice de fiziologie și de dendrometrie. Elementul esențial al studiului rămâne înțelegerea fenomenelor de bază ale productivității arborilor, cu referire la aspectele dendrometrice, prin studierea biomasei, a creșterii radiale și a analizei caracteristicilor coronamentului, precum și la aspectele legate de intervențiile silviculturale. Impactul răriturii în arboretele de fag a fost de asemenea studiat pentru acest scop, și prin aplicarea unor metode complexe prin care au fost analizate consecințele asupra bilanțului de carbon.

Lucrarea s-a realizat în cadrul unui proiect de cercetare european de mare anvergură (CarboEuroflux), axat pe cuantificarea stocurilor de carbon realizate de ecosistemele forestiere din Europa.