

Comment les forêts contrôlent-elles le cycle de l'eau ?

Water cycle control by forests

par Bernard Saugier

Université Paris-Sud Orsay, Ecologie, Systématique et Evolution, bât. 362, Université Paris-Sud,
91405 Orsay cedex
E-mail : bernard.saugier@ese.u-psud.fr

The forests cover approximately the quarter of the surface of the continents. They on average consume more water than the meadows and the cultures, because of a foliar index and a high roughness which contribute to the interception of the rains and perspiration ; a deep rooting makes it possible to maintain this perspiration for limited periods of dryness. The global changes will have on the forests the positive and negative effects whose assessment is still uncertain.

I ■ INTRODUCTION

Les forêts du globe couvrent environ 40 millions de km², soit un peu plus du quart des terres émergées (Saugier et al., 2001). En France métropolitaine, la proportion est sensiblement la même actuellement, avec 15 millions d'hectares en 2001 contre 11,5 en 1950 et 7,5 en 1800. Le feuillage des forêts reste vert pendant une fraction importante de l'année. De ce fait, elles jouent un rôle central dans les échanges de matière et d'énergie entre la surface du globe et l'atmosphère. Les hydrologues ont remarqué depuis longtemps que les bassins versants forestiers présentaient des écoulements plus faibles que ceux couverts de cultures ou de prairies, pour des conditions comparables de climat et de sols. Ceci implique que les forêts perdent plus d'eau par évapotranspiration que les autres types de végétation. Comme il existe une relation étroite entre pertes en eau et gains en carbone, on s'attend à ce que les forêts fixent davantage de carbone. Nous verrons que c'est vrai en partie seulement.

L'extension récente des forêts en France (et plus généralement dans les pays développés) est due au fait que les progrès de l'agriculture, en augmentant les rendements, ont permis de nourrir la population sur une surface plus réduite, et donc de libérer de la surface pour les friches et les forêts. Cette extension en climat tempéré et boréal est largement compensée à l'échelle mondiale par la coupe des forêts tropicales dans les pays à forte croissance démographique dont l'agriculture n'est pas encore très développée. Le 21^e siècle va voir s'accroître ces changements d'utilisation des terres. Il va connaître aussi un climat plus chaud que l'actuel à cause de l'accroissement des gaz à effet de serre, et un régime hydrologique plus contrasté avec une accélération globale du cycle de l'eau mais aussi une aridité plus prononcée au centre des grandes masses continentales. Peut-on prévoir les conséquences de ces changements sur les forêts et leur consommation en eau, et en déduire des indications pour leur gestion ?

Dans ce qui suit, nous présenterons d'abord ce qu'on sait sur la consommation en eau des forêts, puis nous analyserons les caractéristiques des forêts par rapport aux autres types de végétation, pour leur rôle dans le bilan hydrique actuel et futur.

II ■ CONSOMMATION EN EAU DES FORÊTS

Les premières études ont été réalisées sur des bassins versants forestiers, en soustrayant des précipitations le volume d'eau écoulé à l'exutoire, divisé par la surface du bassin versant. Ainsi dès 1937 Kittredge publiait une carte de la consommation en eau de la végétation des Etats-Unis d'Amérique. Cette consommation varie de 1 000 mm/an près du golfe du Mexique à moins de 150 mm/an dans le désert du grand bassin (principalement au Nevada, entre la Sierra Nevada et les Rocheuses). Pour un même endroit, on observe une forte variabilité de l'écoulement annuel (qui est fonction de la variabilité des précipitations) et une relative stabilité de l'évapotranspiration. Ainsi, dans la forêt expérimentale de Hubbard Brook dans le New Hampshire l'évapotranspiration réelle (ETR) est en moyenne de 500 mm/an (variations de 410 à 530) alors que l'écoulement augmente linéairement avec les précipitations P, passant de 500 à 1 350 mm/an quand P augmente de 950 à 1 850 mm/an (moyenne 1 300 mm/an, Borman et Likens, 1979). De même Rambal (1984) a trouvé qu'une garrigue à chêne kermès présentait une ETR presque constante (de 530 à 670 mm/an, moyenne 600 mm/an) mais un drainage relié linéairement à la pluie et variant de zéro à 680 mm/an. Aussenac (1975) a étudié l'ETR de divers peuplements forestiers sur des sols présentant un horizon d'engorgement limitant l'enracinement des arbres et favorisant le développement de « nappes perchées » temporaires ; le suivi des variations de niveau de ces nappes lui a permis d'évaluer le drainage et les variations de stock d'eau du sol. En forêt d'Amance près de Nancy, il a trouvé une ETR variant de

470 mm/an pour une forêt de sapins à 540 mm/an pour une forêt feuillue de chênes et hêtres (moyennes de 1967 à 1969). A Fontainebleau, Nizinski et Saugier (1989) trouvent une ETR de 547 mm/an (moyenne de 1981 à 1983) en ajoutant à l'interception nette des précipitations la transpiration du peuplement.

Ces quelques données permettent de poser plusieurs questions :

1. Quels facteurs déterminent les variations de l'ETR ?
2. Comment séparer le rôle du climat (précipitations, demande évaporative), de celui de la végétation (feuillus, résineux, à feuilles caduques ou persistantes) et de celui du sol ?
3. Quelle est l'importance relative de la transpiration par rapport à l'évaporation ?
4. Comment les périodes de sécheresse affectent-elles l'ETR et, ce qui est plus important pour le forestier, la production de bois ?

L'expérience des hydrologues leur a fait remarquer qu'en général la présence de forêts sur un bassin versant diminue l'écoulement mesuré. Ainsi à Hubbard Brook, l'écoulement a augmenté de 32 % après une coupe à blanc et l'application d'herbicides pendant 3 années successives ; après l'arrêt des traitements herbicides, la régénération a commencé et l'écoulement a rapidement diminué, passant même en dessous du témoin après 15 ans, sans doute parce qu'une jeune forêt en pleine croissance consomme plus d'eau qu'une forêt plus âgée. De manière générale, la coupe de forêts entraîne une augmentation de l'écoulement, en général moins forte qu'à Hubbard Brook, mais néanmoins sensible. Cela signifie que l'ETR de la forêt est plus importante que celle de la végétation qui la remplace. Ce terme général d'évapotranspiration regroupe plusieurs termes : l'évaporation du sol nu, l'évaporation de l'eau de pluie interceptée par le feuillage, la transpiration des arbres et celle du sous-bois. L'évaporation du sol nu est en général faible parce qu'il y a peu de rayonnement au sol et que la litière joue un rôle de couverture. Nous analyserons successivement l'importance des autres termes.

III ■ INTERCEPTION DES PRÉCIPITATIONS

De nombreuses études ont été menées sur l'interception en forêt depuis une trentaine d'années. Elles ont montré que ce terme était important, pouvant excéder la transpiration de la forêt, pour deux raisons : le feuillage d'une forêt peut stocker des quantités d'eau appréciables, et il est bien ventilé par l'air parce que les échanges végétation - atmosphère dépendent de la vitesse du vent et de la rugosité du couvert, qui croît avec sa hauteur. En pratique, on appelle interception nette I_n la part de cette interception qui est évaporée. L'interception comme la transpiration peuvent être estimées par la formule de Penman-Monteith :

$$E = (1/L)(\Delta R_n + \rho_c p_g D)/(\Delta + \gamma(1 + g_a/g_s)) \quad (1)$$

avec E = évaporation (mm s^{-1}), L = chaleur latente de vaporisation de l'eau (J kg^{-1}) ; Δ = dérivée de la pression de vapeur saturante par rapport à la température (Pa K^{-1}), R_n rayonnement net (W m^{-2}) ; $\rho_c p_g$ = capacité calorifique de l'air à pression constante ($\text{J m}^{-3} \text{K}^{-1}$) ; D = déficit de saturation de l'air (Pa) ; g_a = conductance aérodynamique du couvert végétal (m s^{-1}) ; γ constante psychrométrique (66 Pa K^{-1} à pression normale) et g_s conductance de surface (m s^{-1}) qui dépend de l'indice foliaire et de l'ouverture des stomates.

Lorsque le feuillage est mouillé, l'évaporation se produit directement à la surface des feuilles, le rapport g_a/g_s devient nul et la formule (1) dépend seulement de facteurs climatiques. g_a peut s'écrire, en absence de stratification thermique marquée :

$$g_a = k^2 \cdot u/\ln^2((z-d)/z_0) \quad (2)$$

avec k constante de von Karman (0,4), u vitesse du vent mesurée à la hauteur z , d hauteur de déplacement du plan où la vitesse du vent s'annule, z_0 hauteur de rugosité de la surface.

Diverses expressions empiriques ont été proposées dans la littérature pour calculer d et z_0 , par exemple : $d = 0,63 h$ et $z_0 = 0,1 h$ (Monteith, 1973). Les travaux sur forêts adultes montrent en général un rapport d/h plus élevé, et un rapport z_0/h plus faible. Dans leur revue sur les forêts de conifères, Jarvis et al. (1976) proposent $d/h = 0,78 \pm 0,09$ et $z_0/h = 0,076 \pm 0,047$. En Amazonie centrale (forêt feuillue d'environ 35m de haut) Shuttleworth (1989) cite des valeurs de 0,86 et 0,06 pour d/h et z_0/h . L'application de ces relations conduit à des valeurs élevées pour g_a dans le cas des forêts (10 à 50 cm s^{-1}), contre seulement 1 à 2 cm s^{-1} pour une prairie de 20 cm de hauteur.

Ces valeurs élevées de g_a conduisent dans la formule (1) à de fortes valeurs de l'évaporation de forêts mouillées, valeurs qui peuvent nettement dépasser l'équivalent en évaporation du rayonnement net. Dans ce cas, l'énergie est fournie par l'air qui se refroidit au contact du couvert mouillé qui évapore. Cette advection de chaleur ne peut se prolonger que si la forêt constitue une tache isolée au milieu de cultures ou de prairies. Dans le cas d'une grande étendue forestière, l'évaporation est limitée par l'énergie disponible et ne peut excéder le rayonnement net. Shuttleworth (1989) a bien illustré ce point. Il a comparé dans deux cas l'ETR à l'ETP (évapotranspiration potentielle, estimée par la formule de Priestley-Taylor $LE = 1,26 \Delta R_n/(\Delta + \gamma)$). Pour une forêt de conifères du pays de Galles, la transpiration ne représente qu'environ 60 % de l'ETP, mais lorsqu'on y ajoute l'interception, l'ETR dépasse alors de près de 20 % l'ETP, ce qui implique des transferts importants d'énergie par advection. Par contre, au milieu du bassin amazonien, l'ETR, de l'ordre de 1 300 mm/an, est pratiquement égale à l'ETP : il n'y a pas de période de déficit hydrique (c'était aussi le cas au pays de Galles) et pas de possibilité d'advection.

Rutter et al. (1971) ont présenté un modèle d'interception qui reproduit bien les valeurs observées mais nécessite des valeurs horaires de précipitations et de données climatiques. Newson et Calder (1989) ont suggéré d'utiliser une formule simplifiée utilisant des données journalières.

Pour calculer l'interception et la transpiration :

$$I_n = \gamma(1 - \exp(-\delta P)) \quad (3)$$

Avec paramètre d'interception (entre 6 et 7,6 mm j^{-1} pour les forêts de conifères en Angleterre, 4 à 5 mm j^{-1} pour une forêt feuillue en été, et un peu moins en hiver), autre paramètre valant environ 0,1 mm^{-1}), P pluie en mm j^{-1}

$$T = \beta(1 - w) E_p \quad (4)$$

Avec E_p évaporation potentielle, w fraction de la journée pendant laquelle la végétation est mouillée (= $\text{MIN}(0,045P, 1)$), et β fraction maximale T/E_p , valant 1 pour une prairie et 0,7 à 0,8 pour une forêt. Les formules (3) et (4) permettent pour les climats d'Europe de l'Ouest de comparer les

consommations en eau de divers couverts végétaux en absence de déficit hydrique. Le site web <http://www.fao.org/WAICENT/FAOINFO/AGRICULT/AGL/AGLW/webpub/REVMETH.htm> donne la méthode recommandée par la FAO pour calculer l'ETP à partir de la formule de Penman-Monteith en prenant un albédo de 0,23 et une conductance de surface de $1,4 \text{ cm s}^{-1}$. Plusieurs modèles sont disponibles pour simuler interception et transpiration à partir de données journalières. Ainsi Halldin et al. (1985) utilisent un modèle mécaniste simple au pas de temps journalier pour une chênaie, avec une capacité de rétention du couvert différente en hiver (1,5 mm) et en été (2,3 mm), et une conductance de surface du couvert g_s constante de 1 cm s^{-1} en absence de déficit hydrique. Chassagneux et Choissel (1986, 1987) ont un modèle plus complexe au pas de temps horaire qu'ils ont appliqué à des peuplements de hêtre et de douglas. Ils simulent une transpiration des résineux plus faible d'environ 20 % à cause d'une conductance de surface plus faible.

IV ■ EVAPOTRANSPIRATION DES FORÊTS

L'ETR dépend de la demande climatique, traduite par l'ETP, et de la disponibilité en eau, qui dépend des précipitations et éventuellement d'autres sources (brouillards, nappes souterraines). Nous avons déjà mentionné des valeurs d'environ 1 300 mm/an en forêt amazonienne (Shuttleworth, 1989). Dans une autre forêt tropicale à l'ouest de Java, Calder et al. (1986) ont trouvé une ETR équivalente au rayonnement net (le terme $1,26 \Delta / (\Delta + \gamma)$ vaut pratiquement un en climat tropical), soit 1 480 mm/an, dont 40 % pour l'interception et 60 % pour la transpiration. En Afrique de l'ouest, Monteny trouve pour des forêts tropicales des valeurs d'ETR variant entre 950 et 1 425 mm/an. Le record d'ETR semble fourni par Greenwood et al. (1985) avec 2 700 mm/an pour un peuplement d'*Eucalyptus (globulus et cladocalyx)* dans un site de la vallée d'Hotham à l'ouest de l'Australie. Ce site reçoit une pluie annuelle de seulement 680 mm/an mais les arbres sont alimentés par une nappe souterraine et ne sont pas limités en eau. On atteint ainsi des ETR voisines de l'ETP.

Les valeurs maximales d'ETP sont de 2 500 à 3 000 mm/an, Grouzis (1987) cite 2 872 mm/an pour la station de Jalafanka près d'Oursi au nord du Burkina-Faso. Riou (1972) a étudié l'ETR et l'ETP de diverses stations (Tchad, Soudan, RCA et Congo) le long d'un gradient d'aridité. Au voisinage de l'équateur, pour des pluies supérieures à 1 500 mm/an, ETR et ETP sont semblables avec des valeurs d'environ 1 200 mm/an. Quand on se déplace vers le nord, les pluies diminuent, l'ETP augmente (augmentation de l'ensoleillement, de la température maximale et de la sécheresse de l'air), et l'ETR diminue, avec en première approximation $ETR + ETP = \text{constante}$. L'ETR de 2 700 mm/an pour des eucalyptus australiens reste donc une exception.

En France métropolitaine, l'ETR des forêts varie de 400 à 700 mm/an. La transpiration représente de l'ordre de 300 mm/an : Roberts (1983) trouve une valeur moyenne de 330 mm/an pour divers peuplements d'Europe du Nord-Ouest, feuillus et conifères. Il faut y ajouter la valeur de l'interception, qui dépend du régime des précipitations et peut varier de 15 à 40 % des précipitations. En France, Aussenac (1975) extrapole à partir de ses données des valeurs de 15 à 22 % pour des feuillus (pouvant atteindre 25 %), 23 à 33 % pour du pin sylvestre et 33 à 47 % pour de l'épicéa ou du

sapin grandis. En pratique, la transpiration dépend de la réserve en eau du sol, et même dans un climat relativement humide comme celui du bassin parisien, il y a en moyenne chaque année une période de déficit hydrique plus ou moins marquée : ETP et précipitations sont toutes deux de l'ordre de 650 mm/an, mais les précipitations sont également réparties dans l'année, alors que l'ETP varie comme le rayonnement solaire, avec un maximum prononcé en été. Un grand nombre d'études (voir notamment Halldin et al., 1985) montrent que la transpiration n'est réduite que lorsque la forêt a épuisé 60 % environ de la réserve en eau utilisable dans le sol. Le rapport T/ETP diminue alors, atteignant une valeur proche de zéro lorsque la réserve atteint le point de flétrissement permanent. La difficulté pour traduire concrètement ce raisonnement est qu'on ignore en général la distribution racinaire, et qu'on sous-estime souvent les racines profondes. En région méditerranéenne, Rambal a pu montrer que les racines de chêne kermès atteignaient 4,5 m de profondeur. En forêt tropicale amazonienne, Nepstad et al. (1994) ont trouvé des racines jusqu'à 9 m de profondeur. On trouvera une revue des systèmes racinaires des divers types de végétation dans Jackson et al. (1996) et de leur profondeur dans Canadell et al. (1996). En général pour un climat donné, les arbres ont des racines plus profondes que les herbacées, ce qui leur permet de continuer à transpirer plus longtemps au cours d'une période sèche. De nombreuses études ont remarqué qu'en climat sec l'indice foliaire de la végétation (et par suite des forêts) dépend des précipitations. C'est net en région méditerranéenne, ou en Afrique de l'Ouest le long d'un gradient de précipitations. Ceci a conduit Eagleson (1982) à formuler une théorie selon laquelle la végétation évolue de façon à maximiser la production de matière sèche (supposée proportionnelle à sa consommation en eau) compatible avec la disponibilité en eau. Cette idée intéressante a eu peu d'écho direct en hydrologie bien qu'elle évite d'avoir à mesurer des grandeurs difficiles à évaluer comme la profondeur d'enracinement ou la réserve utilisable ; elle a été récemment discutée par Hatton et al. (1997).

V ■ RELATION ENTRE PRODUCTION ET CONSOMMATION EN EAU

Puisque le gaz carbonique et la vapeur d'eau transitent tous deux à travers les stomates, il est logique d'attendre une relation entre fixation de CO_2 par photosynthèse et transpiration, et par suite entre production et consommation en eau. Les premières études sur ce thème l'ont été entre 1850 et 1925, particulièrement au début du 20^e siècle, et ont été bien analysées par Lee (1942). La méthode consiste à faire pousser des plantes dans des récipients scellés contenant environ 130 kg de terre et de peser la matière aérienne produite après séchage entre 100 et 110°C. Le récipient est pesé régulièrement pendant la saison de croissance, et des quantités d'eau mesurées sont régulièrement ajoutées pour remplacer les pertes. La quantité d'eau retenue par la plante en fin de croissance est négligeable devant la quantité transpirée. Les résultats sont exprimés en quantité d'eau transpirée par masse de matière sèche végétale produite. Souvent seules les feuilles sont considérées, en négligeant les autres parties de la plante. C'est ainsi que Briggs et Shantz (1914) ont trouvé des valeurs de 250 à 1 000 grammes d'eau consommés par gramme de matière sèche foliaire produite, avec des différences entre les graminées tropicales comme le maïs, le mil, le sorgho ou le

téosinte (250 à 400) et d'autres graminées comme le blé, l'avoine, le seigle ou le riz (500 à 700) ; on sait maintenant que les premières sont en C_4 et les secondes en C_3 , ce qui explique ces différences.

Pour les arbres, une technique similaire mais pour des plants de 5 ans sur de plus petits conteneurs (5 kg de sol) a été appliquée par Franz von Höhnelt à Maraibrunn en Autriche de 1878 à 1880. Les résultats ont été analysés par Horton (1923). Il a trouvé des rapports de transpiration (dans les mêmes unités de g d'eau par g de matière sèche foliaire) de 970 en moyenne pour des arbres à feuilles caduques poussant sur sol toujours humide (hêtre, tilleul, frêne, mélèze, peuplier), de 680 pour des arbres décidus en habitat normal sur sols bien drainés et sur pentes, de 140 pour des conifères (épicéa, sapin, pin sylvestre et pin noir d'Autriche). Cette idée d'une efficacité d'utilisation de l'eau (EUE) a été beaucoup utilisée pour les cultures, et un peu moins pour les forêts. On peut néanmoins citer pour l'EUE globale (production totale de biomasse sur ETR) la valeur de $2,1 \text{ gm}^{-2} \text{ mm}^{-1}$ (Choudhury, 1994) pour une forêt tropicale. Cette valeur est comparable à celle d'une forêt tempérée feuillue (ETR 500 mm an^{-1} , productivité $1\,000 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), mais nettement inférieure à celle d'une forêt de conifères qui peut dépasser $3 \text{ gm}^{-2} \text{ mm}^{-1}$. On retrouve le classement de Horton mais avec des écarts plus modestes.

Une méthode moderne pour étudier l'EUE consiste à mesurer le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ (qui est relié à l'EUE) dans les cernes des arbres, à étudier ses variations au cours du temps et à comparer les espèces entre elles. Bert et al. (1997) ont ainsi montré que l'EUE « intrinsèque » (rapport entre l'assimilation du CO_2 et la conductance stomatique à l'échelle foliaire) avait augmenté de 1930 à 1980 de 30 % chez le sapin. L'augmentation est plus progressive depuis 1890 dans une futaie de hêtre et atteint 44 % ; elle est plus récente et de 23 % dans un taillis sous futaie (Duquesnay et al., 1998). On sait par les expériences d'enrichissement en CO_2 qu'un doublement du CO_2 atmosphérique entraîne un accroissement de l'ordre de 60 % de l'EUE. D'autres facteurs peuvent aussi contribuer à l'accroissement constaté in situ comme l'augmentation des dépôts azotés, qui stimule la production plus que la perte en eau.

VI ■ CONCLUSION

Les forêts sont répandues sur toute la surface du globe, étant naturellement exclues seulement des endroits les plus froids (toundra arctique et alpine) et les plus secs (savanes et prairies, steppes et déserts). Leur consommation en eau est déterminée en premier lieu par l'énergie disponible, représentée par le rayonnement net. Plusieurs auteurs ont proposé d'utiliser pour la calculer la formule de Priestley-Taylor, ou mieux une formule similaire avec un coefficient variable α :

$$E = \alpha \Delta R_n / L(\Delta + \gamma) \quad (5)$$

Plusieurs auteurs (Monteny et Casenave, 1989, Shuttleworth, 1991) ont cherché à représenter α en fonction de la conductance de surface du couvert. Ils trouvent que α augmente avec cette conductance jusqu'à une valeur maximale proche de 1, atteinte pour des conductances supérieures à 1 cm s^{-1} . α diminue lorsque la réserve en eau du sol baisse en dessous d'une valeur seuil, ou lorsque le recouvrement du sol par la forêt est partiel.

Les facteurs déterminant de la formule (5) sont le rayonnement net et la température ($\Delta/(\Delta + \gamma)$ passe de 0,65 à

0,77 quand la température augmente de 17 à 28 °C). Le rayonnement net dépend de l'albédo et de la perte de rayonnement terrestre vers l'atmosphère. Les forêts ont un albédo particulièrement faible (7 % des conifères, 13 à 14 % pour des feuillus dont la forêt tropicale, contre 17 à 25 % pour des prairies avec une partie de feuilles sèches). Le coefficient α est plus élevé pour les cultures ou les prairies humides (de l'ordre de 1,26), il est aussi plus élevé pour les feuillus que pour les conifères, qui présentent une transpiration un peu plus faible. Par contre, les conifères interceptent davantage les précipitations ce qui entraîne une ETR proche entre feuillus et conifères. Les modèles actuels permettent de calculer interception et transpiration avec une bonne précision pour divers types de végétation, et par suite de déterminer les changements de consommation en eau entraînés par un changement de couverture végétale.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] AUSSENAC G. (1975). — Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysologiques chez quelques résineux. Thèse d'Etat, Université de Nancy I, 234 pp.
- [2] BERT D., LEAVITT S.W., DUPOUEY J.L. (1997). — Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology*, 78, 1588-1596.
- [3] BORMAN F.H., LIKENS G.E. (1979). — Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag.
- [4] BRIGGS L.J., SHANTZ H.L. (1914). — Relative water requirements of plants. *J. Agric. Res.*, 3, 1-165.
- [5] CALDER I.R., WRIGHT I.R., MURDIYARSO D. (1986). — A study of evaporation from tropical rainforest – west Java. *J. Hydrol.*, 89, 13-33.
- [6] CANADELL J., JACKSON R.B., EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., SALA O.E., SCHULZE E.D. (1996). — Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 108, 583-595.
- [7] CHASSAGNEUX P., CHOISNEL E. (1986). — Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. I. Principes physiques et description du modèle. *Ann. Sci. For.*, 43, 505-520.
- [8] DUQUESNAY A., BRÉDA N., STIEVENARD M., DUPOUEY J.L. (1998). — Changes in tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France during the past century. *Plant, Cell, Env.*, 21, 565-572.
- [9] EAGLESON P.S. (1982). — Ecological optimality in water-limited natural soil-vegetation systems. *Water Resour. Res.*, 17, 3-18.
- [10] GREENWOOD E.A.N., KLEIN L., BERESFORD J.D., WATSON J.D. (1985). — Differences in annual evaporation between a grazed pasture and *Eucalyptus* species in plantations on a saline farm catchment. *J. Hydrol.*, 78, 261-278.
- [11] HALLDIN S., SAUGIER B., PONTAILLER J.Y. (1985). — Evapotranspiration of a deciduous forest : simulation using routine meteorological data. *Journal of Hydrology*, 75, 323-341.
- [12] HATTON T.J., SAVUCCI G.D., WU H.I. (1997). — Eagleson's optimality theory of an ecohydrological equilibrium : quo vadis ? *Funct. Ecol.*, 11, 665-674.
- [13] JACKSON R.B., CANADELL J., EHLERINGER J.R., MOONEY H.A., SALA O.E., SCHULZE E.D. (1996). — A global analysis of root distribution for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389-411.
- [14] JARVIS P.G., JAMES G.B., LANDSBERG J.J. (1976). — Coniferous forest. In : *Vegetation and the Atmosphere* (J.L. Monteith, ed.), vol. 2, pp. 171-240. Academic Press, New York and London.
- [15] KITTREDGE J. JR (1938). — The magnitude and regional distribution of water losses influenced by vegetation. *J. Forest.*, 36, 775.
- [16] LEE C.H. (1942). — Transpiration and total evaporation. In : *Hydrology* (O. E. Meinzer, ed.), Dover New York, 259-330.

- [17] MONTEITH J.L. (1973). — Principles of Environmental Physics. Arnold, London.
- [18] MONTENY B.A., CASENAVE A. (1989). — The forest contribution to the hydrological budget in Tropical West Africa. *Annal. Geophys.*, 7, 427-436.
- [19] NĚPSTAD D. et al. (1984). — The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature*, 312, 666-669.
- [20] NEWSON M.D., CALDER I.R. (1989). — Forests and water resources : problems of prediction on a regional scale. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 324, 283-298.
- [21] NIZINSKI J., SAUGIER B. (1989). — Dynamique de l'eau dans une chênaie en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. For.*, 46, 173-186.
- [22] RAMBAL S. (1984). — Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia* (Berlin), 62, 18-25.
- [23] RIOU C. (1972). — Etude de l'évaporation en Afrique centrale (Tchad, République Centrafricaine, Congo). Contribution à la connaissance des climats. Thèse Univ. Paris VI, Orstom Paris, 205 pp.
- [24] RUTTER A.J., KERSHAW K.A., ROBINS P.C., MORTON A.J. (1971). — A predictive model of rainfall interception in forests. 1. Derivation of the model from observations in a plantation of Corsican pine. *Agric. Meteor.*, 9, 367-394.
- [25] SAUGIER B., ROY J., MOONEY H.A. (2001). — Estimations of global terrestrial productivity : converging toward a single number ? In : *Terrestrial global productivity* (J. Roy, B. Saugier and H.A. Mooney, eds), Academic Press, 543-557.
- [26] SHUTTLEWORTH W.J. (1989). — Micrometeorology of forests. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 324, 299-334.
- [27] SHUTTLEWORTH W.J. (1991). — The modellion concept. *Rev. Geophys.*, 29, 585-606.