



HAL
open science

**Impact biologique de peuplements naturels et artificiels
de peupliers sur le milieu : une approche bibliographique.
Part. II : Le cycle de l'eau. Part. III : Incidences sur la
qualité des eaux**

Alain Valadon, F. Diot

► **To cite this version:**

Alain Valadon, F. Diot. Impact biologique de peuplements naturels et artificiels de peupliers sur le milieu : une approche bibliographique. Part. II : Le cycle de l'eau. Part. III : Incidences sur la qualité des eaux. irstea. 1996, pp.49. hal-02576998

HAL Id: hal-02576998

<https://hal.inrae.fr/hal-02576998>

Submitted on 14 May 2020

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

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

96/0716



LA RECHERCHE POUR L'INGENIERIE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ENVIRONNEMENT

Division Ressources Génétiques et Plants Forestiers

IMPACT BIOLOGIQUE DE PEUPELEMENTS NATURELS ET ARTIFICIELS DE PEUPLIERS SUR LE MILIEU : UNE APPROCHE BIBLIOGRAPHIQUE.

**II - Le cycle de l'eau
III - Incidences sur la qualité des eaux**

Alain VALADON et François DIOT

**Etude réalisée avec le concours financier du Ministère de l'Agriculture - Direction de l'Espace Rural
et de la Forêt**

Décembre 1996

Groupement de NOGENT-SUR-VERNISSON

**Domaine des Barres
F45290 Nogent-sur-Vernisson
Tél. 02 38 95 03 30 - Fax 02 38 95 03 59**

SOMMAIRE

INTRODUCTION	3
I - LE CYCLE DE L'EAU : ASPECTS QUANTITATIFS	4
I - 1 Les quantités de précipitations	4
I - 2 L'interception des précipitations liquides	5
I - 21 Les eaux d'égouttement	7
I - 22 Ecoulements le long des troncs	8
I - 3 L'évapotranspiration	9
I- 31. Evaporation du sol et de l'eau interceptée	9
I- 32. Transpiration foliaire et régulation stomatique	10
I- 33. Consommation en eau et efficacité de l'utilisation de l'eau	14
I- 34. Des approches à différentes échelles	15
I - 4 L'écoulement fluvial	20
I- 41. Ecoulement en forêt	20
I- 42. Ecoulement de crues	21
I- 43. Niveaux des nappes	22
I - 5 Conclusions	23
II - INCIDENCES SUR LA QUALITÉ DES EAUX	25
II - 1 Interception des eaux de pluies par les peuplements	25
II-11. Ecoulements le long des troncs	25
II-12. Pluviólessivage et récréation	25
II - 2 Décomposition des litières en milieu alluvial	27
II- 21. Cinétique de décomposition des litières	27
II- 22. Accumulation de vases réductrices possédant un effet dystrophisant	28
II- 23. Désoxygénation enzymatique	30
II- 24. Désoxygénation d'origine microbienne	32

II- 25. Rôle de diverses substances et de leurs produits d'oxydation	33
II - 3 Rôle épurateur de boisements de peupliers	36
II- 31. Les nitrates	36
II- 32. Les phosphates	39
II- 33. Autres éléments et produits	39
II - 4 Conclusions	40
III - CONCLUSION	41
IV - BIBLIOGRAPHIE	43

INTRODUCTION

Dans un précédent document relatif aux cycles d'éléments minéraux sous peuplements naturels et artificiels de peupliers (Valadon et Diot, 1996), nous avons souligné, après de nombreux autres auteurs, les caractéristiques particulières des boisements artificiels de peupliers, comparés à d'autres types d'espèces largement utilisées en foresterie (facilité de multiplication, rapidité de croissance, forte productivité) ainsi que l'emploi de méthodes ayant assuré le développement de l'agriculture (programmes d'amélioration génétique, variétés clonales, intensification fréquente des modes de culture).

Souvent considérée comme une forme extrême de sylviculture, les plantations de peupliers suscitent à cet égard de multiples interrogations relatives à leur impact biologique sur les milieux, alluviaux principalement. Aussi, il nous a paru nécessaire de tenter de dresser un bilan des connaissances actuelles sur les thèmes suivants : cycles biogéochimiques des principaux macro-éléments, cycle de l'eau, impact sur les propriétés biologiques des sols, sur la faune et la flore.

Le contenu de la présente recherche bibliographique sera limité à la synthèse des données existantes en matière de cycle de l'eau, tant en ce qui concerne les aspects quantitatifs que les aspects qualitatifs de ce dernier. Comme dans le cas de l'étude sur les cycles d'éléments minéraux (cf. supra), les informations recueillies proviennent des sources documentaires suivantes :

- les bases de données scientifiques AGRIS, BIOSIS, CAB, PASCAL, TREE CD et Téléthèses. L'interrogation de ces six bases, à partir de nombreuses combinaisons de mots-clé, a permis en un deuxième temps une recherche sélective des documents retenus auprès de divers organismes scientifiques ou directement auprès des auteurs. On peut ajouter à cette série de bases de données la consultation des ouvrages "Populus : A bibliography of World Literature, 1964-1974" et "Populus : A bibliography of World Literature, 1975-1988" publiés par l'US Department of Agriculture, ainsi que plusieurs études bibliographiques telles que celle de Humbert et Najjar (1992).

- la consultation des bibliothèques des organismes de recherche suivants : INRA (Unité Ecophysiologie Forestière), ENGREF, Centre d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, Muséum National d'Histoire Naturelle.

A l'exception des plantations d'alignement de diverses natures, la relative rareté des travaux portant sur le cycle de l'eau sous peupliers nous a conduit à retenir et analyser les informations obtenues en peuplements artificiels et naturels mais aussi en pépinière.

I- LE CYCLE DE L'EAU : ASPECTS QUANTITATIFS

Comme le soulignent Humbert et *al.* (1992), le milieu forestier - et les boisements de peupliers, naturels ou artificiels, constituent un cas particulier de milieu forestier - « *participe étroitement à la redistribution de l'eau au sein du cycle hydrologique* ». Nous tenterons de préciser, à l'aide des documents analysés, les relations entre boisements de peupliers et composantes du cycle hydrologique selon un plan analogue à celui de Humbert et *al.* (1992), c'est à dire :

- influence des boisements sur les quantités de précipitations ;
- interception des précipitations liquides et leur distribution au sol ;
- évapotranspiration ;
- influence des boisements sur l'écoulement fluvial.

Les travaux traitant de l'influence des caractéristiques du cycle hydrique sur le comportement des arbres, bien que correspondant à une problématique inverse de celle définie ici, ont également été pris en compte quand ils complétaient les informations recueillies par ailleurs, notamment en permettant de préciser les caractéristiques du fonctionnement hydrique des peupliers à différents niveaux botaniques ou spatiaux : espèce-provenance-clone, arbre-peuplement par exemple.

Les salicacées, et parmi elles les peupliers, sont considérées par de très nombreux auteurs comme très exigeantes en eau (FAO, 1980 ; Hinckley et *al.* 1989 ; Braatne et *al.* 1992). Braatne et *al.* (1992) remarquent ainsi que la distribution naturelle des peupliers, ainsi que leur productivité, suit assez étroitement la disponibilité de l'eau du sol : les peuplements naturels de peupliers se retrouvent sous forme de ripisylves dans l'Ouest des Etats-Unis, et sont particulièrement sensibles à une sécheresse prolongée. Toutefois Fowells (1965), cité par Abrams (1988), remarque que *Populus tremuloides* est une espèce que l'on retrouve sur une grande variété de sols, qui vont des plaines alluviales humides aux hautes terres sableuses, bien que sa productivité soit faible sur les sites pauvres en eau.

I- 1 Les quantités de précipitations

Ni l'analyse de la littérature francophone (Belgique, France, Québec, Suisse) menée par Humbert et *al.* (1992) sur l'influence de la forêt sur le cycle de l'eau en domaine tempéré ni les références provenant d'autres pays n'apportent d'informations particulières sur ce thème.

Selon Aussenac (1970), la présence de peuplements forestiers dans une zone donnée provoquerait une augmentation de 1 à 2 % des précipitations. Pour d'autres auteurs cités par Humbert et *al.*, comme Poncet (1981), cette augmentation serait de l'ordre de 5 à 10 %. Aucun des auteurs cités ne fait de distinction entre espèces et si ces derniers s'accordent à considérer que les zones boisées favorisent plutôt une

augmentation des précipitations (Choisnel, 1985), nous n'avons pu trouver aucune étude quantitative s'appliquant plus spécifiquement aux peuplements de peupliers, naturels ou artificiels, y compris dans les régions où les espèces du genre sont largement représentées (*P. tremuloides* en Amérique du nord par exemple).

On peut cependant citer les conclusions de Iacobelli et al. (1992) qui remarquent que les espèces pionnières comme le tremble (*P. tremuloides*) et le bouleau (*Betula papyrifera*), qui recolonisent des terrains qui ont brûlé, notamment dans les forêts boréales, ont des échanges de nutriments et d'énergie avec le milieu beaucoup plus rapides que les autres espèces et les conductances stomatiques maximales de *P. tremuloides* et de *Betula papyrifera* sont 2 fois supérieures à celles des autres espèces compagnes boréales. De grands peuplements (3 km²) composés essentiellement de *P. tremuloides* et de *Betula papyrifera*, qui sont caractérisés de plus grandes conductances stomatiques, sont susceptibles d'influencer les relations forêt-atmosphère au-delà de l'échelle du peuplement.

Humbert et al. (1992) signalent également que la quantification de l'impact de zones boisées sur les niveaux de précipitations se heurte à deux difficultés :

- « à partir de quelle gamme de superficie la forêt exerce-t-elle une influence notable sur le cycle de l'eau ? »,

- comment « isoler le facteur purement forestier parmi l'ensemble des facteurs agissant sur les totaux pluviométriques » ?

Ils font en outre remarquer qu'en zone tempérée « les conditions d'advection sont généralement telles qu'elles peuvent masquer les spécificités d'une région donnée..... ».

En conclusion, les massifs boisés en général sont considérés, malgré l'absence de données indiscutables, comme un facteur favorisant les précipitations. On peut donc supposer que peupleraies artificielles et boisements naturels de peupliers contribuent également à cette augmentation, du moins dans les zones géographiques où ils constituent des massifs de taille supérieure à plusieurs dizaines d'hectares.

I- 2 L'interception des précipitations liquides

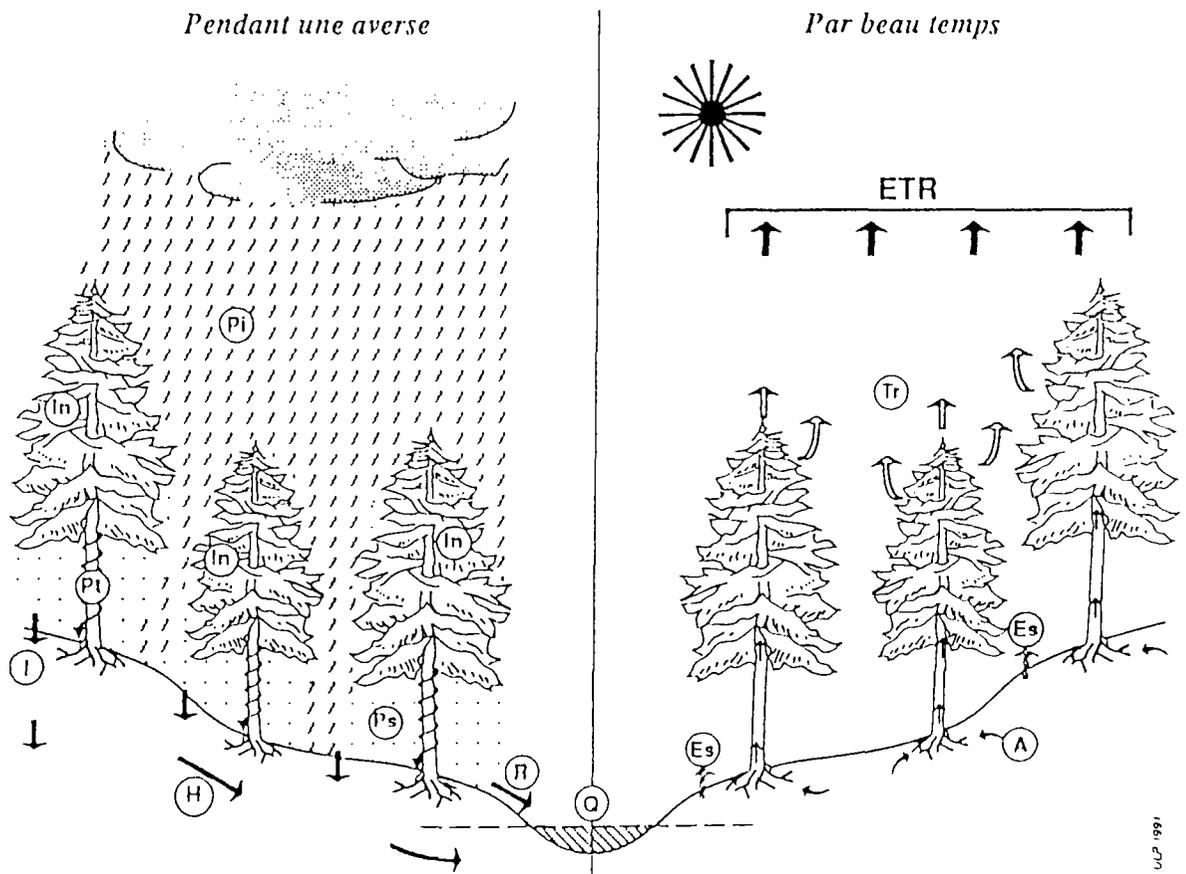
En terrains boisés, les eaux de pluie (figure n° 1.1) sont pour partie interceptées par les végétaux et parviennent pour partie au sol :

- soit directement, sans interception par les végétaux,
- soit après interception par les éléments du couvert (feuilles, branches) puis égouttement direct des cîmes,
- soit par écoulement le long des troncs.

Si la quantité de pluies incidentes dépend d'abord des conditions climatiques du site étudié, la nature même du couvert forestier (densité de tiges, espèces,...)

influence la répartition entre précipitations interceptées puis restituées et écoulements le long des troncs.

Figure n° 1.1 - Schéma du cycle de l'eau en forêt (extrait de Humbert et al. 1992)



- | | | |
|--|---------------------------------|---|
| · Pi : précipitations incidentes | · I : infiltration | · Tr : transpiration |
| · Ps : précipitations parvenant plus ou moins directement au sol | · R : ruissellement superficiel | · Es : évaporation du sol |
| · Pt : écoulement le long des troncs | · H : écoulement hypodermique | · A : absorption racinaire |
| · In : interception | · Q : écoulement fluvial | · ETR : évapotranspiration réelle = Tr + Es (i In après une averse) |

A.C.M. / C.E.R.E.G. C.N.R.S. U.L.P. 1991

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

I- 21 Les eaux d'égouttement

Etudiant les apports minéraux par les précipitations dans une plantation de *P. deltoides* âgée de 8 ans située dans la plaine alluviale du Mississippi, Lockaby (1986) évalue la proportion d'eau de pluie interceptée par l'étage dominant et le sous-étage qui parvient au sol après égouttement. Sur ce site caractérisé par des précipitations annuelles moyennes de 1290 mm. avec des maxima entre décembre et avril et des minima de juillet à septembre, Lockaby constate les faits suivants :

- le pourcentage des pluies interceptées ne dépend pas de la saison de mesure. Lockaby considère que la faible densité du houppier, la souplesse et la mobilité des pétioles et feuilles de *P. deltoides* limitent les interceptions et peuvent expliquer les quantités réduites d'eau accumulées sur les feuilles y compris en saison de végétation.

- 80 % environ des précipitations totales parviennent au sol après passage à travers les feuilles et branches. Lockaby ne précise pas si ce pourcentage inclut également les eaux d'écoulement le long des troncs. Il observe que cette valeur est voisine de celle trouvée en massifs feuillus par d'autres auteurs comme Helvey et *al.*, 1965 ou Henderson et *al.* 1977. 20 % des pluies sont donc interceptées par les éléments des houppiers (feuilles + branches) et non restituées au sol.

Les travaux de Lockaby (1986) constituent la seule référence que nous avons pu trouver concernant des boisements de peupliers. Il n'est donc pas possible de tirer des conclusions générales applicables au genre *Populus* en diverses situations. On peut toutefois comparer ce résultat ponctuel aux données rassemblées par Humbert et *al.* (1992) : en zone tempérée, le taux d'interception varie entre 12 et 50 %, ce large intervalle traduisant « *l'influence combinée des facteurs climatiques et des facteurs propres aux essences considérées* ».

Selon Humbert et *al.*, le type d'espèce et la structure du peuplement agissent sur l'interception. Ils indiquent par exemple que l'interception annuelle moyenne d'une hêtraie varie de 14 à 33 % selon les auteurs (6 % en hiver et 21 % en été selon Aussenac et Boulangeat, 1980). Nizinski et *al.* (1988) évaluent à respectivement 22 % et 34 % l'interception en phase non feuillée et feuillée sous chênaie adulte de 182 tiges par hectare. La densité du boisement peut également modifier l'interception qui « *est liée au nombre moyen d'arbres présents à l'hectare* » tant que le couvert n'est pas fermé - cas des plantations de peupliers à large espacement pendant plusieurs années - puis « *dès que le couvert est fermé, la quantité d'eau interceptée varie beaucoup moins avec la densité* ». Enfin, l'interception augmente avec l'âge des tiges « *mais atteint rapidement une valeur-seuil au-delà de laquelle elle ne progresse pratiquement plus... ou très faiblement* ».

Si les données annuelles de Lockaby correspondent aux ordres de grandeur cités ci-dessus, on ignore cependant quelle est l'évolution des interceptions avec la fermeture du couvert à une densité donnée de tiges par hectare. Le rôle de la présence ou non d'un sous-étage herbacé, ligneux ou mixte, fréquent sous peupleraies, n'est pas non plus quantifiable et il serait hasardeux d'extrapoler à des peupleraies les résultats obtenus sous d'autres types de couverts, même feuillus. On doit donc

constater le caractère très fragmentaire des connaissances sur cette partie du cycle de l'eau sous peupliers.

I- 22 Ecoulements le long des troncs.

Watters et Price (1988) ont évalué, sous un peuplement naturel mixte de *P. tremuloides* M., *P. grandidentata* M., *Betula papyrifera* M. et *Acer rubrum* L. en Ontario (840 mm. de précipitations annuelles), les quantités d'eau parvenant au sol après écoulement le long de troncs d'arbres vivants et morts appartenant à ces différentes espèces.

Ils observent que pour chaque épisode pluvieux (d'intensité variant de 4 à 25 mm.) survenu en saison de végétation, en moyenne 14 litres d'eau ruissellent le long de chaque tronc de tiges vivantes de *P. tremuloides* contre 9.9 seulement pour *P. grandidentata* ou 5.9 pour *Acer rubrum*. Dans le cas de troncs d'arbres morts - cas fréquent en peuplements naturels mais exceptionnel en peupleraies artificielles - les quantités de pluies recueillies sont respectivement de 0.4, 0.79 et 1.9 litres par arbre. L'influence du type d'espèce sur cete forme d'apports de pluies au sol apparait donc clairement ici.

Watters et *al.* ne donnent aucune information sur les écoulements hivernaux. Des auteurs comme Schnock et *al.* (1967), cités par Humbert et *al.* (1992) indiquent que l'écoulement hivernal le long des troncs (en chênaie) peut atteindre 10 à 15 % des précipitations totales contre 2 à 5 % seulement en été. Nizinski et *al.* (1988) sous chênaie adulte (182 tiges par ha) estiment par contre les écoulements de troncs à moins de 1 % des précipitations incidentes mais soulignent que la rugosité des écorces limite cet écoulement. Aussenac (1975) trouve que ce pourcentage atteint 11 à 12 % des précipitations annuelles sous hêtraies. Plusieurs auteurs soulignent que des valeurs élevées sont souvent atteintes pour des espèces à écorce lisse, ce qui est le cas des peupliers cultivés même au stade adulte.

Si pour Schnock ou Aussenac, les quantités d'eau écoulées le long des troncs sont positivement corrélées à la circonférence, d'autres ne trouvent en revanche, sur des espèces différentes, aucune relation entre ces variables. S'il n'est donc guère possible d'apprécier avec précision l'importance quantitative des écoulements de troncs sous peupliers, on peut retenir que ces phénomènes contribuent à « *une redistribution de l'eau dans l'espace.....* » parfois importante et susceptible d'affecter « *le fonctionnement hydrologique du versant lui-même* » (Humbert et *al.* 1992).

En conclusion, la très grande variabilité des résultats obtenus sur l'interception des précipitations liquides sous forêts et la rareté de données relatives à des massifs de peupliers, ne permettent que très imparfaitement d'évaluer les flux de précipitations au sein de ces formations. Or, l'étude de l'impact hydrologique éventuel de formations végétales telles que les peupleraies plantées à large espacement bénéficierait sans aucun doute de meilleures connaissances sur la dynamique des précipitations parvenant au sol, surtout si l'on considère que ce dernier est très souvent travaillé et partiellement à nu dans de nombreuses plantations, au moins les premières années alors que le couvert n'est pas totalement fermé. Même dans les cas de pratiques

culturelles plus extensives avec développement d'un sous-étage, la faible densité initiale des tiges plantées (150 à 280 tiges par hectare) se traduit nécessairement par des apports directs (sans interception puis égouttement) importants, par des écoulements de troncs localisés élevés, caractéristiques relativement différentes de celles rencontrées dans les peuplements forestiers généralement étudiés, souvent plus denses.

I- 3 Evapotranspiration

Dans un écosystème donné, l'évapotranspiration (ET) est la quantité de vapeur d'eau rejetée dans l'atmosphère :

- par évaporation du sol (E_s) et d'une partie des précipitations interceptées par les éléments du houppier des arbres et du sous-étage (I_n),

- par la transpiration des arbres (T_r) et celle de la végétation présente en sous-étage (T_v).

$$ET = T_r + T_v + E_s + I_n$$

A l'exception des travaux de Liani (1975) distinguant E_s et T_r et de Abrams (1988) sur la transpiration de plantes de sous-étage, nos recherches bibliographiques ne nous ont pas permis de trouver des références relatives aux termes E_s , I_n ou T_v . Des données sont toutefois disponibles sur ces flux dans le cadre d'études plus générales ou consacrées à d'autres espèces (Nizinski et al. 1988), qui peuvent fournir des références intéressantes, au moins au niveau d'ordres de grandeur.

En revanche, les phénomènes de transpiration des peupliers ont été étudiés par de nombreux auteurs mais avec des approches, des méthodes et à des échelles très variées, du stomate au peuplement.

I- 31. Evaporation du sol et de l'eau interceptée

Liani (1975) évalue par mesures lisimétriques l'évapotranspiration potentielle (ETP) de plants âgés de 3 ans de *P. x euramericana* cv. 'I-214' en appliquant la relation : $ETP = E + T$ (E : évaporation du sol nu ; T : transpiration des végétaux). L'ETP de plants (4.3 m de hauteur et de 970 dm² de surface foliaire moyennes) augmente de 16.4 mm en décembre à 35.5 mm en mars puis jusqu'à un maximum de 223 mm en juillet et décroît ensuite à 50.9 mm en octobre et 21.8 en novembre. La part de l'évaporation du sol est prépondérante en juillet (62 % de l'ETP) et représente encore 55 % de l'ETP en septembre.

Ces données, obtenues en Italie dans des conditions climatiques particulières, fournissent cependant des informations intéressantes sur l'importance de l'évaporation d'un sol nu sous jeune plantation, cas fréquent en populiculture intensive où le travail

du sol par discages répétés réduit considérablement voire supprime toute couverture herbacée durant les premières années suivant la plantation.

Nous ne disposons en revanche d'aucune information sur les quantités d'eau évaporées à partir des stocks interceptés par les éléments de houppiers de peupliers (branches et feuilles) et par les troncs.

I- 32. Transpiration foliaire et régulation stomatique

* Mesures de transpiration foliaire

Sur plants de 1 et 2 ans en pépinière, Leibundgut (1986) a mesuré par période de 3 minutes la transpiration de feuilles de 26 clones appartenant à des espèces pures ou hybrides. Rapportées à 100 cm^2 de surface foliaire, les quantités d'eau transpirées varient de 32 mg à 80 mg, 18 des 26 clones ayant une transpiration comprise entre 40 et 60 mg. Parmi les valeurs extrêmes observées, Leibundgut note celles d'un clone de grisard (32 mg), d'un clone de *P. trichocarpa* (39 mg) et d'une variété hybride euraméricaine (80 mg).

Abrams (1988), sur des jeunes plants de *P. tremuloides* situés en sous-étage d'un peuplement mixte de *Quercus ellipsoidalis*, *Acer rubrum* et *Populus tremuloides*, évalue la transpiration entre 2 et $60 \text{ mg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, selon les jours et heures de mesures. Il observe que la transpiration foliaire est généralement maximale entre 11 et 14 heures (heure solaire) mais peut augmenter jusqu'à 17 heures en juillet pour atteindre 60 mg.s^{-1} . Ces valeurs extrêmes correspondent à respectivement 3.6 et 100 mg d'eau par tranche de 3 minutes et pour 100 cm^2 pour reprendre les unités utilisées par Leibundgut, soit des ordres de grandeur comparables.

Des estimations de transpiration peuvent être indirectement fournies par les pathologistes travaillant sur les infections foliaires des peupliers. Ainsi, Anselmi (1982) étudie, sur le cultivar euraméricain 'I-214', les variations de transpiration de feuilles saines et de feuilles infectées par *Marssonina brunnea*. Sur des feuilles saines de 35-40 jours prises sur plants de un an et durant une journée à température moyenne de $26.6 \text{ }^\circ\text{C}$ et à humidité relative moyenne de 61.6 %, la transpiration journalière atteint 438.2 g.m^{-2} . Sur des feuilles infectées du même âge, elle atteint 480 g.m^{-2} . Anselmi estime, en conditions climatiques moyennes, la transpiration à 50% des valeurs précédentes soit 219.1 et 240 g.m^{-2} .

Il est délicat de comparer des valeurs de transpiration mesurées de manière instantanées, comme celles de Leibundgut (1986) à des valeurs journalières moyennes (Anselmi, 1982), l'intensité des phénomènes de transpiration variant au cours d'une même journée. Les données du tableau n° 1.1 doivent donc être considérées comme un éventail indicatif des valeurs prises par la transpiration de matériels végétaux par ailleurs très disparates.

Tableau n° 1.1 - Quelques données de transpiration foliaire

Référence	Espèce	Transpiration g.m ⁻² .mn ⁻¹
Leibundgut (1986)	grisard	1.07
	<i>P. trichocarpa</i>	1.3
	<i>P. x euramericana</i>	2.7
Abrams (1988)	<i>P. tremuloïdes</i>	0.12 à 3.6
Anselmi (1982)	<i>P. x euramericana</i>	0.15 à 0.3

*** la régulation stomatique : une réponse physiologique**

Muhle Larsen (1961) remarque l'importance des conditions hydriques dans le développement des stomates chez les peupliers : un épisode sec provoque une diminution de la longueur et une augmentation de la densité des stomates dans les feuilles se développant en conditions hydriques défavorables. Muhle Larsen ne discute cependant pas de l'influence de ces modifications sur la consommation en eau du peuplier en période sèche. Braatne et al. (1992) remarquent également l'effet du stress hydrique sur l'anatomie et la morphologie des feuilles : selon ces auteurs, un stress hydrique augmente la densité des stomates et diminue la taille des cellules.

Ceulemans et al. (1978 a) observent des différences importantes de taille et de densité des stomates des clones *P. x euramericana* 'Robusta', *P. trichocarpa x P. deltoïdes* 'Unal' et 'Beaupré', qui se traduisent par des résistances stomatiques sensibles entre ces variétés. Ceulemans et al. (1978 b) montrent alors que ces différences au niveau stomatique se traduisent par des écarts significatifs entre cultivars pour la résistance à la diffusion de l'eau et la régulation de la transpiration.

Ainsi, les cultivars 'Unal' et 'Beaupré', qui se différencient de 'Robusta' par une plus faible densité, une longueur et une profondeur supérieures des stomates (tableau n° 1.2), ont une efficacité plus forte dans la régulation des flux d'eau que 'Robusta' ou 'Fritzi-Pauley', clone de *P. trichocarpa* (clone mère de 'Unal' et 'Beaupré'). Sous faible stress hydrique (potentiel hydrique de sol de 1.8 bars) les transpirations de 'Fritzi-Pauley' (1.5 g.m⁻².s⁻¹) et dans un moindre degré de 'Robusta' (0.70 g.m⁻².s⁻¹) sont nettement plus fortes que celles de 'Unal' ou 'Beaupré' (0.50 g.m⁻².s⁻¹). Ces différences s'estompent à mesure qu'augmente le stress hydrique. On peut remarquer que les valeurs trouvées par Ceulemans et al. (1978 a) sont supérieures de près de 60 fois à celles citées précédemment (voir tableau n° 1.1).

Tableau n° 1.2 - Caractéristiques des stomates de quelques clones (Ceulemans et al. 1978)

Clone	Densité de stomates (nb.cm ⁻²)	Longueur (μ)	Profondeur (μ)	
			face supérieure	face inférieure
Robusta	12.6	22.8	11	10.4
Unal	12.3	26.2	11.6	11.6
Beaupré	9	28.3	13.8	13.5

Ceulemans et *al.* observent également que la résistance stomatique de ces deux cultivars est très supérieure à celle de 'Fritzi-Pauley' et augmente plus vite en cas de stress hydrique croissant, ce qui montre donc chez ces hybrides interaméricains une plus grande aptitude à réguler leur transpiration.

Braatne et *al.* (1992) - citant Pallardy et Kozlowski (1981), Blake (1984), Hinckley (1989, 1991), Ceulemans (1990), Gebre et Kuhns (1991) - signalent que les réponses physiologiques des peupliers au déficit hydrique diffèrent selon l'espèce et l'hybride interspécifique considéré. Les stomates de *P. trichocarpa* restent insensibles à la diminution du potentiel hydrique foliaire et restent ouverts à de très faibles potentiels (au-delà de -3.5 MPa). Au contraire, les stomates de *P. deltoides* se ferment rapidement en réponse à la diminution du potentiel hydrique foliaire.

Dickmann et *al.* (1992) confirment ces résultats, en insistant sur le fait que *P. trichocarpa* fait figure d'exception dans ce domaine. Au contraire, Pezeskhi et Hinckley (1982), cités par Besnard et *al.* (1988), trouvent des potentiels hydriques foliaires entraînant la fermeture des stomates de seulement -1.0 MPa chez *P. trichocarpa*, alors qu'ils sont de -2.0 pour *P. grandidentata* (Federer, 1977), de -2.5 à -3.3 chez *P. grandidentata* (Tobiessen et Kana, 1974), et de -2.0 à -6.0 chez *P. tremuloides* (Tobiessen et Kana, 1974).

Kozlowski (1982) indique que, chez le peuplier, c'est surtout le taux d'ouverture des stomates qui détermine la transpiration, par rapport à d'autres facteurs tels que la taille et la fréquence des stomates, l'épaisseur de la feuille ou les quantités relatives de parenchymes palissadique et lacuneux. Cet auteur signale également des différences de réponse au déficit en eau entre clones de peupliers : les réponses des stomates aux changements de déficit de pression de vapeur d'eau de l'air diffèrent selon le clone étudié. Quand ce déficit est fort, la fermeture des stomates est, par exemple, plus prononcée chez *P. candicans* x *P. berolinensis* que chez *P. deltoides*. La photosynthèse est aussi susceptible de varier selon les clones (Scarascia Mugnozza et *al.* 1985, 1992). Regehr et *al.* (1975), cités par Kozlowski, remarquent d'ailleurs une corrélation étroite entre ouverture des stomates et photosynthèse chez *Populus deltoides*.

Ces réponses physiologiques ont une influence directe sur la consommation en eau. Ainsi, Braatne et *al.* (1992) distinguent deux stades dans la déshydratation :

* durant le premier stade, la plante continue à transpirer comme en conditions hydriques optimales, bien que la quantité d'eau présente dans le sol puisse diminuer de plus de 40%.

* le second stade commence lorsque le taux d'absorption est inférieur à la transpiration et qu'un déficit hydrique se développe : la fermeture des stomates intervient alors.

Braatne et *al.* remarquent que le passage du stade 1 au stade 2 s'opère plus tard et après une plus grande perte d'eau du sol pour *P. trichocarpa* que pour *P. deltoides* et surtout que leurs hybrides interspécifiques (tableau n° 1.3).

Tableau n° 1.3 - Pertes d'eau (kg) par transpiration (Braatne et al., 1992)

	<i>P.</i> <i>trichocarpa</i> n° 93-968	<i>P.</i> <i>deltoides</i> n° III-129	Hybride F1 n° TD 53-242	Hybride F1 n° TD 53-246
<u>Stade 1</u>				
Durée du stade (jours)	16.7	9.7	8.7	7.3
Pertes d'eau par plant	5.6	4.6	3.4	2.7
<u>Stade 2</u>				
Durée du stade (jours)	12.7	12.7	16.7	17.7
Pertes d'eau par plant	2.3	2.9	4.0	4.6
<u>TOTAL</u>				
Durée des stades (jours)	29.3	22.3	25.3	25.0
Pertes d'eau par plant	7.9	7.5	7.4	7.3

On retrouve là les résultats obtenus plus haut avec les comparaisons entre les clones 'Fritzi-Pauley', 'Unal' et 'Beaupré' (Ceulemans et al.) : *P. trichocarpa* réagit plus tardivement que *P. deltoides* et que les hybrides interspécifiques.

La taille des feuilles chez les hybrides F1 décroît de 51 à 64 % sous l'effet de stress hydriques croissants contre 16 % pour le parent *P. trichocarpa* et 27 % pour le parent *P. deltoides* et cette réduction intervient plus tôt que pour les espèces parentes. Les hybrides démontrent une meilleure efficacité de l'utilisation de l'eau que leurs parents. Les réductions de taille des feuilles (jusqu'à 39 %) et de l'indice foliaire sont aussi observées par Liu et al. (1988).

Les pertes en eau peuvent également être limitées par abscission foliaire, comme le constatent Dickmann et al. (1992) sur *P. x euramericana* cv. 'Eugenei'. Anselmi (1982) observe également que suite à une attaque de *Marssonina brunnea*, les plantes de *P. x euramericana* cv. 'I-214' réagissent par une élimination accélérée des feuilles infectées qui sont celles consommant le plus (cf. supra).

* facteurs influençant la transpiration

Humbert et al. (1992) distinguent trois grands groupes de facteurs agissant sur l'évaporation en milieu forestier :

- les facteurs climatiques, tels que le déficit de saturation de l'air (Granier et al. 1988) - la conductance du couvert varie en sens inverse du déficit de saturation de l'air -, le rayonnement R_n « *par les nombreuses relations linéaires reliant ETR et R_n . Le rapport ETR/ R_n est supérieur à 0.9 en cas de stress hydrique faible ou nul mais tombe à 0.6 en cas de stress hydrique prononcé (Aussenac, 1980)* ». La conductance stomatique dépend de la radiation solaire, du déficit de pression de vapeur d'eau, de la température et de l'humidité du sol (Pallardy et al. 1981 ; Beedle 1985, Dolman 1988 cités par Iacobelli et al., 1992 ; Yin et al. 1996).

- le couvert végétal (âge, densité, espèce). Les travaux décrits plus haut montrent clairement l'impact de ces facteurs. On peut également mentionner les substances de croissance comme l'acide abscissique (ABA) que Xie et al. (1988),

Hinckley et *al.* (1994), Chen et *al.* (1996) citent pour leur rôle majeur dans les ajustements à long terme de l'activité stomatique aux conditions de déficits hydriques chez les peupliers. Hinckley et *al.* mentionnent également le rôle des cytokinines.

- la réserve hydrique du sol. Pezeshki et Hinckley (1982) montrent ainsi qu'un dessèchement du sol se traduit chez *P. trichocarpa* par une réduction de la conductance stomatique. Iacobelli et *al.* (1992) mettent en évidence que les changements saisonniers de conductance stomatique du tremble (*Populus tremuloides*) sont reliés aux changements de teneur en eau du sol, avec des délais de réponse pouvant atteindre 3-4 jours, sans doute dus à la reconstitution de la teneur en eau des tissus internes. Liu et *al.* (1992) mettent en outre en évidence des différences clonales, entre hybrides provenant de types de croisements différents, dans la capacité des stomates à réguler la transpiration en cas de successions de phases de submersion et de stress hydrique. Strong et Hansen (1991) montrent également que des différences clonales fortes existent au sein des espèces *P. balsamifera*, *P. trichocarpa* et *P. deltoides*.

L'influence simultanée ou non de l'ensemble de ces facteurs rend difficile la prévision de l'évapotranspiration de la plante mais les mesures de transpiration peuvent néanmoins éclairer sur les besoins en eau, même si elles se limitent aux feuilles, faisant abstraction de l'évaporation sur le fût et sur les branches.

I- 33. Consommation en eau et efficacité de l'utilisation de l'eau

Eidman (in : FAO, 1980) compare les besoins des peupliers à ceux des autres espèces ligneuses en étudiant les quantités d'eau absorbées en cm³ pendant une durée moyenne de 24 heures, de Mai à Septembre, par gramme de poids sec de feuilles (tableau n° 1.4).

Tableau n° 1.4 - Efficacité d'utilisation en eau de quelques espèces (FAO, 1980)

Espèce	Consommation en eau cm ³ .g ⁻¹ MS
<i>Abies</i> sp.	5.1
<i>Fagus sylvatica</i>	19.6
<i>Quercus pedunculata</i>	20.6
<i>Larix</i> sp.	22.6
<i>Populus tremula</i>	35.5
<i>Betula</i> sp.	45.1
<i>Populus</i> sp. (Aigeiros ?)	50.4

Eidman estime à 5.79 cm³ par jour la quantité d'eau nécessaire pour augmenter le poids sec de 1 gramme pendant la période active de végétation chez *Populus tremula* (6.59 chez *Betula* sp. et 2.64 seulement chez *Abies* sp.). Sur la base d'une période active de végétation de 150 jours, la quantité d'eau nécessaire pour produire 1 kg de matière sèche est évaluée à 868.5 l. Aucune donnée n'est toutefois fournie concernant les peupliers de culture.

Frison et al. (1982), en pépinière irriguée et avec le clone *P. x euramericana* cv 'Pan', estiment l'efficacité de l'utilisation de l'eau à 370 l.kg^{-1} de MS sur un terrain sablonneux profond de 50 cm, avec une capacité hydrique au champ de 24.5 % et un point de flétrissement de 3.5 %. Cette même efficacité est évaluée à 350 l.kg^{-1} MS sur un autre terrain de 1 m de profondeur, sablonneux, avec une capacité hydrique au champ de 20.5 % et un point de flétrissement de 3 %. Ces données peuvent être comparées à celles de Lindroth (in : Ledin et al. 1996) sur peuplements artificiels de *Salix viminalis* : 208 l.kg^{-1} de MS.

Braun (1976) compare l'efficacité d'utilisation en eau de trois hybrides de peupliers (*P. x euramericana* cv 'Robusta' ; *P. x interamericana* cv. 'Barn' et *P. maximowiczii* x *P. x berolinensis* cv 'Oxford') et de quelques espèces feuillues. S'il ne constate aucun écart entre clones en comparant les surfaces foliaires produites, en revanche l'efficacité de 'Robusta' en terme de production en volume est de $0.29 \text{ dm}^3.100 \text{ l}^{-1}$ seulement contre 1.1 pour 'Barn' (*Alnus glutinosa* L.: 0.87 ; *Acer platanoides* L. : 1.8).

Si l'efficacité d'utilisation en eau (Water-Use Efficiency WUE) peut être appréciée par la quantité d'eau consommée par unité de matière sèche produite comme indiqué ci-dessus - il s'agit alors de l'efficacité d'utilisation en eau intégrée dans le temps - , une autre approche consiste à comparer l'activité photosynthétique - exprimée en μmoles de CO_2 fixées - à la conductance stomatique (WUE instantanée). Dickmann et al. (1992) observent ainsi que des conditions de stress hydrique prolongé peuvent diminuer WUE de plus de 50 %.

I- 34. Des approches à différentes échelles

Si comme le soulignent Humbert et al. (1992), « *la quantification de l'impact de tel ou tel couvert végétal, assortie d'un intervalle de confiance, est encore difficile à réaliser* », pour de multiples raisons méthodologiques et techniques, une des questions majeures, également évoquées par d'autres auteurs comme Hinckley et Braatne (1994) ou Hinckley et al. (1994) est la suivante : « *comment passer de l'arbre à la parcelle ou au bassin-versant, de la feuille à la région, ou encore du petit au grand bassin ?* » (Humbert et al.).

Hinckley et Braatne (1994) introduisent en effet une notion intéressante : l'échelle d'observation. Ils remarquent que les physiologistes et les écologistes étudient les échanges hydriques à une échelle tout à fait différente : au niveau moléculaire ou au niveau de l'organe (la feuille) pour les physiologistes, et au niveau de l'organisme en entier, au niveau du peuplement voire au niveau de la région pour les écologistes (pollution de l'air, changement climatique global, ...). Les transports membranaires, les flux ioniques se déroulent à l'échelle du micromètre et de la milliseconde, tandis que la perte d'eau du peuplement se mesure à l'échelle du kilomètre et de l'année. Ils précisent que les scientifiques tentent d'intégrer l'ensemble de ces données et de passer d'une échelle à l'autre en utilisant des modèles mais que le passage d'une échelle à une autre échelle plus grande, n'est pas encore résolu.

Dans ces conditions, les travaux menés par Hinckley et *al.* (1994) sur une plantation de peupliers simultanément à différentes échelles (feuille, arbre, peuplement) sont particulièrement intéressants et constituent, à notre connaissance, la seule référence disponible de ce type relative à des plantations artificielles de clones cultivés. Les résultats obtenus par ces auteurs sont détaillés ci-dessous et comparés à d'autres données expérimentales recueillies à l'une de ces échelles d'observation.

Les recherches conduites par Hinckley et *al.* (1994) portent sur une plantation d'hybrides F1 *P. trichocarpa* x *P. deltoides* dont les caractéristiques dendrométriques en cours de quatrième saison de végétation peuvent être résumées comme suit :

- hauteur totale variant de 11.0 à 15.1 m
- circonférence à 1.30 m variant de 26 à 47.4 cm

*** transpiration au niveau foliaire**

Hinckley et *al.* mettent en évidence un gradient de conductance stomatique ainsi qu'une évolution différente de ce paramètre au cours d'une journée selon la position des feuilles dans le houppier (tableau n° 1.5). La conductance stomatique passe par un léger maximum vers 12 heures puis subit une chute, en fin d'après-midi, plus forte pour les feuilles des parties médiane et supérieure du houppier que pour celles situées en partie inférieure.

Tableau n° 1.5 - Evolution de la conductance stomatique ($\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en cours de journée (Hinckley et *al.* 1994)

Position des branches dans le houppier	10 h.	14 h.	22 h.
basse	0.08 (1.44)*	0.08 (1.44)	0.03 (0.54)
moyenne	0.35 (6.3)	0.27 (4.86)	0.08 (1.44)
haute	0.43 (7.74)	0.35 (6.3)	0.1 (1.8)

* en $\text{g.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$

De plus, la conductance stomatique maximale mesurée entre les 31 juillet et 6 août diminue de $0.48 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à plus de 13 m de hauteur à $0.07 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ entre 7 et 8 m. Hinckley et *al.* attribuent les valeurs élevées de conductance stomatique aux conditions d'éclairement régnant aux différents niveaux de houppiers plus qu'au statut hydrique des feuilles.

Liu (1988) note également une évolution de la transpiration en fonction des conditions climatiques journalières avec des variations intra-journée avec un maximum vers 10 h. Il observe en outre une diminution de la transpiration du bas vers le haut du houppier. Yin et *al.* (1996) trouvent des flux de sève qui peuvent atteindre 600 g.heure^{-1} pour 'Beaupré' contre moins de 400 g.heure^{-1} pour 'Robusta' et mettent ainsi en évidence des différences clonales fortes.

* transpiration au niveau des houppiers

La transpiration dépend, comme la conductance stomatique, de la position des branches dans le houppier : à la mi-journée, les branches inférieures consomment pratiquement deux fois moins d'eau que les branches médianes et trois fois moins que les branches hautes.

Quelle que soit la position des branches, Hinckley et *al.* (1994) observent une stabilisation de la transpiration entre 11h.30 et 19h.30 malgré la baisse sensible de la conductance stomatique décrite plus haut. Les auteurs expliquent ce phénomène par l'augmentation du déficit de saturation de l'air durant cette période de la journée, qui annule ainsi la réduction de conductance stomatique. Ils notent également que la conductivité spécifique foliaire (LSHC) des branches hautes est près du double de celle des branches médianes ou basses. Ces valeurs élevées en partie sommitale du houppier sont attribuées aux conditions particulières d'éclairement de cette partie de l'arbre plutôt qu'à un statut hydrique.

La vitesse potentielle de sève dans le xylème des branches est évaluée à 12.6 m. par heure. Pour les branches les plus éclairées, la vitesse maximale observée atteint 90 % de la vitesse potentielle et est plus de 10 fois supérieure à celle observée par Granier et Claustres (1989) sur *Picea abies*.

* transpiration au niveau de l'arbre entier

Hinckley et *al.* (1994) montrent que la quantité de sève montant dans le tronc - exprimées en kg. par centimètre de circonférence et par heure - est fortement dépendante de la radiation solaire. Les quantités de sève sont maximales à la mi-journée et nulles durant la nuit. Elles peuvent atteindre $0.1 \text{ kg.cm}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en été. Ces quantités sont évidemment dépendantes des conditions climatiques journalières.

Sur une semaine estivale, avec des radiations solaires variant de 1006 W.m^{-2} à 372 W.m^{-2} et sous températures maximales variant de 33.1 à 20.2 °C, Hinckley et *al.* évaluent la consommation journalière moyenne en eau par arbre entre 20 et 39 kg (tableau n° 1.6) selon la dimension des tiges. Les consommations journalières maximales observées varient quant à elles de 26 à 51 kg.

Tableau n° 1.6 - Consommations journalières moyennes et maximales en eau par arbre (Hinckley et *al.* 1994)

Diamètre	Consommation moyenne (kg)	Consommation maximale (kg)
12 cm	20	26
14 cm	29	38
16 cm	39	51

* transpiration au niveau du peuplement

Nous rappellerons tout d'abord quelques notions relatives aux liaisons entre cîmes des arbres et atmosphère, tirées de Hinckley et Braatne (1994). Ces derniers indiquent que les cîmes des arbres sont plus ou moins découplées de l'atmosphère : en effet, les feuilles des arbres échangent de la vapeur d'eau et du CO₂ avec la couche d'air qui leur est immédiatement adjacente ou couche limite.

Dans des cîmes bien découplées, la couche limite est épaisse et les échanges de gaz se font lentement avec l'atmosphère proprement dite. Quand cette couche limite s'enrichit en vapeur d'eau, les pertes d'eau des feuilles diminuent, la différence de pression de vapeur d'eau entre l'intérieur et l'extérieur des feuilles diminuant. Les changements d'ouverture des stomates ont alors peu ou plus d'effet sur les flux hydriques de la plante en entier et la transpiration est plus dépendante de l'énergie solaire que de l'humidité de l'atmosphère proprement dite. Au contraire, dans le cas de cîmes peu découplées, la couche limite est fine et la vapeur d'eau transpirée est rapidement balayée par le vent. Dans ce cas, toute ouverture des stomates se traduit par une augmentation de la perte d'eau par transpiration.

Hinckley et Braatne, citant une publication de Jarvis et McLaughton, 1986 ("Stomatal control of transpiration: Scaling up from Leaf to Region"), expliquent que pour les physiologistes le rôle des stomates est largement prédominant dans le contrôle de la transpiration, alors que les météorologistes considèrent que l'estimation de l'évapotranspiration pour un peuplement bien fourni en eau ne nécessite pas la prise en compte de l'activité des stomates. Ces divergences sont dues, selon Hinckley et Braatne, à des échelles d'observation incompatibles. A l'échelle de la feuille, et surtout dans des conditions de "cuvette" dans lesquelles la plupart des physiologistes mesurent la transpiration, il est vrai que l'activité des stomates contrôle la perte d'eau par les feuilles. Cependant, à l'échelle du peuplement, la plupart des cîmes sont tellement découplées de l'atmosphère que les principaux facteurs contrôlant la transpiration sont ceux qui agitent et qui brassent la couche limite, c'est-à-dire la vitesse du vent et le coefficient de rugosité du couvert forestier. Il est donc clair que le degré de couplage entre la cîme et l'atmosphère a un effet important sur la réponse des arbres à un changement des conditions climatiques.

Ce découplage cîme-atmosphère est approché à l'aide d'un coefficient (coefficient Ω) qui prend des valeurs comprises entre 0 et 1. Une valeur proche de 1 signifie que la cîme est bien découplée de l'atmosphère proprement dite : une épaisse couche limite est alors présente.

Hinckley et *al.* (1994) estiment Ω à 0.66 pour les branches médianes à hautes mais observent que ce coefficient peut atteindre 0.82 à la mi-journée pour redescendre à 0.64 en fin d'après-midi alors que la vitesse des vents augmente. Pour ces auteurs, la moitié supérieure des houppiers de peupliers apparaît comme peu couplée à l'atmosphère pour ce qui est du contrôle stomatique de la transpiration et considèrent que Ω doit augmenter du sommet vers la base des arbres. Ils notent par ailleurs que les valeurs de Ω observées sont proches de celles obtenues par d'autres auteurs sur des peuplements feuillus.

De telles valeurs de Ω ont pour conséquence une modification limitée de 3.4 % de la transpiration du peuplement pour une variation de 10 % de la conductance stomatique, toutes autres variables constantes. Elles laissent à penser que l'activité stomatique chez le peuplier n'est pas le principal facteur de régulation de la transpiration : le vent et la rugosité du couvert sont mis en cause de manière plus importante.

L'ensemble des paramètres mesurés permet à Hinckley et *al.* d'évaluer à 3.64 mm.jour⁻¹ la consommation en eau moyenne de la peupleraie étudiée, avec un maximum de 4.81 mm.jour⁻¹, valeurs sont légèrement inférieures au maximum observé sur un peuplement de *Pseudotsuga menziesii* par Fritschen et al. (1973) qu'ils citent. Hinckley et *al.* constatent ainsi que ces deux types de peuplements dont l'indice foliaire LAI est identique, malgré des différences fortes de conductance stomatique (3 à 5 fois supérieures chez les peupliers) et du coefficient Ω , ont des niveaux très voisins de transpiration. Pour expliquer cette apparente similarité entre peuplements,

Hinckley et *al.* avancent l'hypothèse d'une répartition différente de la conductance totale entre conductance stomatique g_s et conductance de la couche limite g_b :

- valeurs élevées de g_s et basses de g_b dans le peuplement de peupliers,
- valeurs faibles de g_s et élevées de g_b dans le peuplement de douglas.

Pour ce peuplement on peut estimer très approximativement, à partir de la consommation journalière moyenne trouvée par Hinckley et *al.*, une consommation annuelle moyenne sur la base de 120 à 150 jours de saison végétation. Cette dernière pourrait alors être comprise entre 430 et 550 mm. Ces valeurs sont comparables, au moins au niveau des ordres de grandeur, à celles de Liu et *al.* (1988) sur *P. deltoides* cv 'Lux' (tableau n° 1.7) pour des âges et caractéristiques dendrométriques voisines (2 à 6 ans ; diamètre moyen à 6 ans 18 cm ; hauteur moyenne à 6 ans 14 m).

Liu et *al.* (1988) montrent en outre qu'une irrigation en complément des précipitations conduit à des gains de croissance et donc à des rendements par hectare plus élevés mais aussi à une transpiration plus forte, évaluée à 28 mm par m³ supplémentaire produit à 6 ans.

Tableau n° 1.7 - Transpiration annuelle moyenne d'une plantation de *P. deltoides* cv 'Lux' (Liu et *al.*, 1988)

Année de végétation	Précipitations annuelles moyennes (mm)	Transpiration annuelle moyenne (mm)
2	428.4	128.4
3	715.8	365.0
6	446.0	602.6

Ramenant à l'arbre entier (surface foliaire estimée à 200 m²) et à l'hectare de plantation (200 tiges.ha⁻¹) les valeurs de transpiration mesurées au niveau des feuilles, Anselmi estime à 1580 m³ (ou 158 mm) la consommation d'eau en plantation âgée de

4 ans de 'I-214' en Italie, non infectées par le champignon parasite *Marssonina brunnea*, et durant une saison de végétation de 120 jours.

Conclusion

Quelle que soit la variable étudiée, les ordres de grandeur obtenus varient fortement selon les conditions expérimentales, climatiques, pédologiques des sites analysés. Humbert et *al.* (1992) font un constat analogue mais nous devons ici ajouter un autre paramètre à l'origine de la variabilité des résultats. Il s'agit, dans le cas des peupliers, du type de matériel végétal considéré.

En effet, nous avons pu voir que l'estimation de la consommation en eau d'un peuplement dépend, tous autres facteurs de variation égaux par ailleurs, de l'espèce voire du clone pris en compte. Ce constat conduit malheureusement à ne pas pouvoir extrapoler tel résultat expérimental à un autre type de matériel végétal, notamment quand il s'agit de variétés cultivées ou susceptibles de l'être. On peut d'ailleurs remarquer que le facteur clone n'intervient pas seulement au niveau de l'efficacité d'utilisation de l'eau mais également de l'efficacité d'utilisation des éléments minéraux (Valadon et *al.*, 1996).

Ainsi, le bilan hydrique de plantations monoclonales, plantées à forte ou faible densité, dépendra de manière significative, non seulement des conditions stationnelles mais aussi des caractéristiques physiologiques des variétés employées, même si l'activité stomatique n'est pas le principal facteur de régulation de la transpiration comme le montrent Hinckley et *al.* (1994). L'effet clonal mis en évidence par des variations de conductances ne peut toutefois être négligé et pourrait être pris en compte lors de l'évaluation des variétés, au même titre que les performances agronomiques mesurées par des critères dendrométriques ou par un niveau de résistance à une gamme d'agents pathogènes.

I- 4 L'écoulement fluvial

Nos recherches bibliographiques ne nous ont permis de trouver aucune référence relative à l'écoulement de l'eau en peupleraie. Généralement installées en vallée, sur des terrains à pente nulle ou très faible, les peupleraies ne constituent pas *a priori* des sites favorisant les processus d'érosion par écoulement des eaux de pluies.

Il faut toutefois remarquer que des pratiques sylvicoles courantes en populiculture, comme un labour en plein avant plantation ou un discage d'entretien, peuvent entraîner des phénomènes érosifs de surface lors de crues survenant immédiatement après travail du sol. Ainsi, dans des zones reconnues comme fréquemment inondables, ces interventions ne sont réalisées qu'après la fin des périodes de risque de crues, faute de quoi les horizons superficiels des sols, ameublés par un labour ou un discage, risquent d'être érodés et emportés par le courant de la rivière ou du fleuve riverain.

Si les boisements, artificiels surtout, de peupliers en vallées et en zones inondables en particulier ont depuis longtemps attiré l'attention des responsables de la gestion des cours d'eau - les plantations de peupliers en zones inondables font l'objet de réglementations dans plusieurs pays (France : articles 48 à 54 du Code du Domaine Public Fluvial) -, très peu d'études précises ont été menées sur le véritable impact de ces formations sur l'écoulement des eaux de surface. De même, les exigences en eau, élevées ou supposées telles, des peupliers ont maintes fois impliqué ces boisements dans l'abaissement de nappes, là encore sans que des investigations détaillées aient été conduites. De fait, nous devons constater la rareté des travaux disponibles sur ces thèmes, qui contraste singulièrement avec la force des opinions exprimées sur ces mêmes sujets.

I- 41. Ecoulement en forêt

Nous n'avons pu trouver sur ce thème que les travaux de Timmons et al. (1977) qui permettent de quantifier les écoulements sous couvert forestier, dans le cas d'un peuplement naturel adulte de *P. tremuloides* et *Betula papyrifera* du Minnesota. Pour des précipitations (pluie + neige) annuelles moyennes de 790 mm, ils observent un écoulement annuel moyen à la surface du sol de 82 mm et un flux de 57 mm à travers les 30 premiers centimètres de sol. Ils remarquent en outre que l'orientation du versant influe sur le rythme et les proportions d'eau s'écoulant en surface ou dans les premiers horizons du sol : en versant sud, le flux d'eau provenant de la fonte des neiges est plus précoce, plus rapide et concerne plutôt les écoulements de surface.

La majorité des précipitations (82 %) est donc interceptée et consommée par la végétation, évaporée ou s'infiltrant en profondeur au-delà des 30 premiers centimètres de sol.

Si ces données correspondent bien évidemment à des caractéristiques climatiques, topographiques et de couvert végétal particulières non extrapolables à des peupleraies cultivées de fond de vallée, elles fournissent cependant des ordres de grandeur intéressants sur une partie du cycle de l'eau peu documentée.

I- 42. Ecoulement de crues

Les travaux de Benini et al. (1986) sur le cours médian du Pô montrent que les peupleraies cultivées de cette région - caractérisées par des espacements de 6m sur 6m et l'absence de sous-étage semi-ligneux ou ligneux - ont des valeurs proches de celles de prairies pour les paramètres hydrauliques étudiés (coefficient de résistance χ de Chézy, coefficients de rugosité k de Gaukler-Strickler et γ de Bazin). En revanche, les boisements naturels de Salicacées étudiés se distinguent des prairies et des peupleraies par des coefficients de résistance et de rugosité différents. Benini et al. en concluent que les peupleraies étudiées n'affectent pas les caractéristiques de l'écoulement des eaux en cas de crues.

Allegro et al. (1996) indiquent d'ailleurs que ces caractéristiques des peupleraies ont permis leur développement au début de ce siècle alors que les responsables de l'aménagement des cours d'eau italiens considéraient les boisements naturels ou les taillis de peupliers comme des obstacles dangereux à l'écoulement des eaux. Des mesures législatives (loi n° 381 du 1/3/1928) favorisaient la plantation entretenue de peupliers.

Aucune autre référence n'a pu être trouvée dans ce domaine, en France ou à l'étranger. En revanche, de nombreux articles traitent du rôle de diverses essences sur la stabilité des berges de cours d'eau et les risques d'embâcles liés à la présence de débris végétaux emportés par les courants. Les résultats de Dutartre (1991), sur plusieurs ripisylves en place le long de cours d'eau du Sud-Ouest de la France, montrent que de nombreux facteurs contribuent à assurer la stabilité de berges : espèce, structure du peuplement, âge, capacité à rejeter à un âge donné, état du système racinaire, état sanitaire entre autres. Si les peupliers figurent parmi « *les espèces que nous avons notées comme pionnières.....Leur gestion devrait prendre en compte comme positive la grande vitesse de colonisation, permettant une protection rapide des sites, mais comme négative le maintien de peuplements denses d'arbres peu solides et aux enracinements très superficiels* » (Dutartre, 1991).

Lachat (1994) indique que les peupliers, et notamment les peupliers cultivés, sont susceptibles de déstabiliser les berges par déchaussement des arbres à système racinaire superficiel, de provoquer des embâcles et d'étouffer la végétation indigène (aulnes, frênes) capable de jouer un rôle efficace de stabilisation des berges. Ce dernier point est également cité par Dutartre (1991).

L'appareil racinaire des peupliers, sans que soit toujours clairement établie la distinction entre peupliers cultivés et peupliers indigènes comme *P. nigra*, est très souvent mis en cause par les aménagistes de cours d'eau (Lachat, 1994). Frison (1995) montre cependant que pour des variétés cultivées, le développement du système racinaire est fortement influencé par les caractéristiques du profil de sol, par la profondeur de la nappe et par le clone lui-même. Leibundgut (1981) met également en évidence des différences d'enracinement entre espèces du genre *Populus* et divers auteurs soulignent la capacité d'ancrage racinaire d'espèces pionnières comme *P. nigra* ou *P. trichocarpa* dans des milieux non stabilisés. Cette variabilité possible du système racinaire des peupliers ne semble toutefois pas prise en compte dans les arguments techniques visant à proscrire les peupliers des bordures immédiates de cours d'eau. L'hypothèse (à vérifier) d'une certaine uniformisation des systèmes racinaires sur sol alluvial à nappe proche de la surface - cas des quelques premiers mètres de berge - quel que soit le génotype présent, ne peut être écartée.

I- 43. Niveaux des nappes

Si les peupliers sont capables d'assurer une partie de leur alimentation en eau en puisant dans la nappe phréatique (Leibundgut 1981, Dawson et al. 1991, Busch et al. 1992), grâce à un système racinaire développé en profondeur (présence de racines fines nombreuses), l'effet de tels prélèvements sur le niveau même de la nappe n'a été que partiellement étudié.

En effet, les travaux auxquels nous pouvons nous référer (Van Slycken 1984 ; Ruffinoni 1994 ; Járó et *al.* 1996) permettent de suivre l'évolution du niveau de la nappe au cours d'une saison de végétation mais ne peuvent isoler l'effet « peuplier » d'autres effets tels que des prélèvements divers (irrigation agricole, pompes industriels, ...) susceptibles d'influer à l'échelle du bassin versant concerné sur le niveau de la nappe étudiée. Comme le soulignent d'ailleurs Humbert et *al.* (1992), l'échelle spatiale retenue lors d'études sur les écoulements constitue « *l'un des points les plus délicats...* ». De plus, sous le terme « peupleraie », sont généralement regroupés étage ligneux composé de tiges de peupliers et sous-étage (herbacé, semi-ligneux, ligneux) plus ou moins complexe sans que la consommation en eau de chaque compartiment soit individualisée.

Sous ces réserves, il reste extrêmement difficile d'apprécier l'impact relatif de peupleraies sur le niveau des nappes, comparé à d'autres modes d'utilisation de l'espace car les couples de comparaison (peupleraie et autre culture par exemple sur un même site) manquent.

Ainsi, Van Slycken (1984) observe que le niveau de la nappe est plus élevé sous prairie que sous plantation de peupliers mais il indique que cette dernière est située légèrement au-dessus de la prairie. Il remarque cependant que l'écart de niveau de nappe sous ces deux formations est maximal en été, ce qui peut laisser supposer une plus forte consommation d'eau de la part de la peupleraie. En revanche Járó et *al.* (1996) ne notent aucune différence de fluctuation de nappe sous peupleraie (environ 15 ans), prairie ou terre cultivée sur le même site.

La comparaison des fluctuations de nappe sous prairie et peupleraie d'une douzaine d'année pour des sites ayant sensiblement le même niveau piézométrique moyen, à partir des suivis de Ruffinoni (1994), ne met pas en évidence de différence nette entre couverts végétaux : la nappe s'abaisse dans les deux cas d'un mètre ou plus (effet année) entre fin avril et fin août. Ruffinoni fait toutefois observer que « *il s'agit de nappe d'accompagnement, soumise au régime du fleuve, tout autant que de nappe alluviale stricto sensu* ».

Les rares sources disponibles ne permettent donc réellement pas de comparer peupleraies et autres formations végétales, boisées ou non, du point de vue de leur impact sur le niveau des nappes. La présence fréquente de plusieurs strates de végétation sous peupliers au moins durant une partie d'un cycle de production, les relations nappe-fleuve (la « *soumission au fleuve* » selon Ruffinoni), la nécessité de disposer de véritables sites expérimentaux dans lesquels sont simultanément présents plusieurs types de végétation à comparer, expliquent très probablement le caractère très fragmentaire des connaissances actuelles.

I- 5 Conclusions

Si comme le constatent Humbert et *al.* (1992) à propos du cycle de l'eau en domaine tempéré « *En définitive, l'effet végétation ne paraît pas encore clairement*

élucidé... », il n'est guère surprenant qu'au sein de la « *végétation* » citée, les boisements de peupliers demeurent encore très mal connus sur ce plan.

Le domaine le mieux couvert semble encore être celui des besoins en eau de la plante, besoins étudiés par les physiologistes à diverses échelles et dont les travaux intéressent les sélectionneurs, nord américains en particulier, pour des implantations hors zones non limitantes du point de vue de l'approvisionnement en eau. S'agissant de variétés sélectionnées au niveau clonal, les peupliers cultivés présentent des différences sensibles de comportement vis-à-vis de la consommation d'eau et ce facteur variété ne contribue pas à simplifier l'étude des bilans en eau de peupleraies.

On peut cependant noter que des avancées importantes ont été obtenues ces toutes dernières années pour quantifier la consommation en eau au niveau d'un peuplement et non plus d'arbres étudiés individuellement. Il n'en demeure pas moins que l'estimation des flux en milieu alluvial (cas le plus fréquent des peupleraies européennes) et dans des bassins versants où l'activité humaine (agricole, industrielle, ...) se traduit par des prélèvements en eau de nature et d'intensité diverses est loin d'être maîtrisée. L'impact quantitatif de boisements de peupliers sur le cycle de l'eau comporte encore de très nombreuses zones d'ombre que l'extrapolation de données obtenues avec d'autres essences ne saurait éclairer.

En conséquence, le souci légitime d'appréciation de cet impact suppose que soient mis en place de véritables programmes pluridisciplinaires de recherche, faute de quoi des généralisations abusives et des approximations criticables alimenteront un débat quelque peu stérile.

II - INCIDENCES SUR LA QUALITÉ DES EAUX

II - 1 Interception des eaux de pluies par les peuplements

Les eaux de pluies traversant le couvert de formations boisées d'une part apportent au sol directement des éléments minéraux dissous, d'autre part entraînent par égouttement les dépôts secs et ocultes présents à la surface des feuilles, branches et troncs et enfin « *transportent les éléments directement diffusés de l'intérieur des feuilles par voie physico-chimique ou par l'action des microorganismes de la phyllosphère* » (Bonneau, 1995). L'ensemble des éléments ainsi mobilisés constitue les pluviollessivats bruts.

Nous nous intéresserons dans le cadre de cette étude uniquement aux modifications de la composition chimique des eaux de pluies traversant les houppiers de peuplements de peupliers puis parvenant au sol. Les références bibliographiques citées ont été détaillées par Valadon et *al.* (1996) car elles contribuent à quantifier les flux d'éléments minéraux intervenant sous la forme de phénomènes de récrétion. Ces références apportent également des informations d'ordre quantitatif sur le cycle de l'eau (voir Chap. I).

II- 11. Ecoulements le long des troncs

Ainsi, Watters et Price (1988) ont étudié la chimie de ces écoulements sur arbres morts et vivants dans un peuplement mixte de *P. tremuloides*, *P. grandidentata* et *Acer rubrum* en Ontario. Ils montrent que les eaux s'écoulant le long des troncs morts de *P. tremuloides* s'enrichissent notablement en ions H^+ , NO_3^- et PO_4^{3-} par rapport aux eaux provenant d'écoulements le long de troncs vivants de la même espèce. En revanche, ces eaux s'appauvrissent fortement en calcium et magnésium. Sur *P. grandidentata*, Watters et Price notent un appauvrissement en ions H^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} et un enrichissement en K^+ , NO_3^- et PO_4^{3-} pour les eaux s'écoulant sur troncs morts.

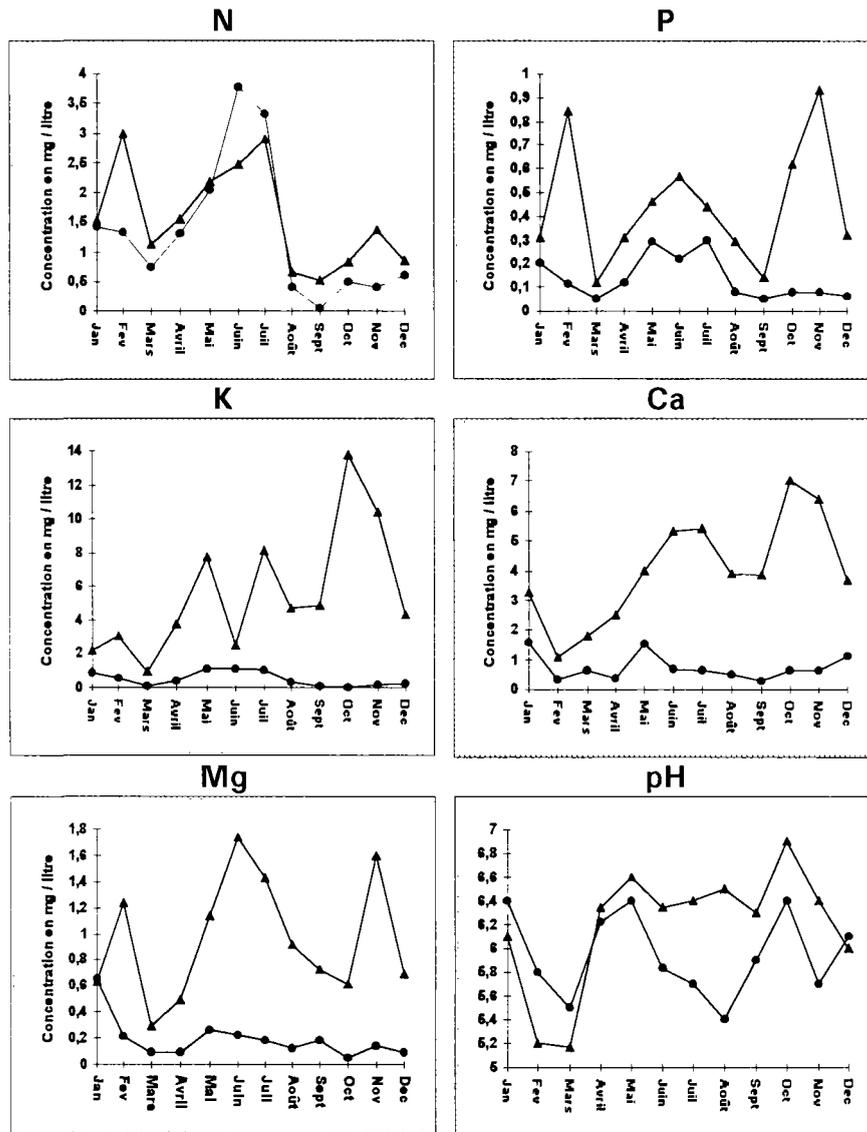
Ils montrent donc qu'existe un effet espèce susceptible de provoquer des modifications importantes de la composition chimique des eaux de pluie, même si les phénomènes d'écoulement de troncs sont quantitativement limités (voir § I-21).

II- 12. Pluviollessivage et récrétion

Si plusieurs auteurs se sont intéressés aux apports de macroéléments par les eaux de pluies - qui constituent l'un des flux du cycle géochimique (Valadon et Diot, 1996) - seuls les travaux de Lockaby (1986) sur *P. deltoides* (voir § I-21) apportent

des informations sur les variations intra-année de la composition chimique des eaux de pluies après passage au travers des houppiers (figure n° 2.1).

Figure n° 2.1 - Concentration mensuelle et pH des eaux de pluies sous et hors peupleraie (Lockaby, 1986)



Légende :

▲ précipitations sous couvert

● précipitations hors couvert

Lockaby constate un léger enrichissement en azote des eaux de pluies parvenant au sol sous couvert : cette différence de concentration n'est cependant significative qu'en novembre. Pour P, K, Ca et Mg, des évolutions identiques, quoique d'intensité plus forte, sont mises en évidence. Lockaby observe qu'après une phase hivernale de faible enrichissement des eaux de pluies en éléments minéraux (malgré l'absence de feuillage à cette période de l'année), ce phénomène s'accroît progressivement jusqu'en août, chute alors puis ré-augmente en automne pour atteindre des maxima.

Le pH des eaux interceptées puis s'égouttant au sol augmente durant la saison de végétation et l'écart avec les précipitations hors couvert est maximal entre juin et août.

Les données de Lockaby (1986) ne peuvent être transposées à d'autres sites et d'autres types de plantations de peupliers : de nombreux auteurs soulignent en effet l'importance des rythmes de précipitations, des caractéristiques chimiques initiales des eaux de pluies et de la nature des essences forestières concernées, tous facteurs pouvant contribuer à modifier l'intensité des phénomènes de récrétion.

II - 2 Décomposition des litières en milieu alluvial

La chute de feuilles (et d'autres parties de plantes) de peupliers dans les plans d'eau ou cours d'eau et les phénomènes physico-chimiques de dégradation de cette biomasse peuvent affecter les caractéristiques chimiques des eaux. Ces modifications sont mesurables directement - sur l'eau ou sur les éléments végétaux pris en compte - ou estimées à travers leur impact biologique sur les populations d'organismes vivant dans ces milieux (poissons,...).

II- 21. Cinétique de décomposition des litières

Nous nous réfèrerons essentiellement aux travaux de Chauvet (1987, 1989) sur la décomposition de litières d'espèces arborées (*Populus nigra*, *Alnus glutinosa*, *Salix alba*) présentes dans les ripisylves de la Garonne.

Sur des lots de feuilles entières fraîchement tombées, maintenus au fond de l'eau durant plusieurs semaines, Chauvet (1987) n'observe aucune différence significative entre espèces dans la dynamique d'évolution du poids sec, de la matière organique, du carbone, de l'azote et du phosphore sur une période de 24 semaines, malgré des rapports initiaux C/N et lignine/N différents (tableau n° 2.1) selon l'espèce considérée (C/N : *P. nigra* 42, *A. glutinosa* 19.3, *S. alba* 25.4). Chauvet remarque que ces cinétiques de décomposition sont comparables à celles trouvées par de nombreux autres auteurs.

Tableau n° 2.1 - Composition initiale moyenne (*) des feuilles de trois espèces (Chauvet, 1989)

	<i>A. glutinosa</i>	<i>P. nigra</i>	<i>S. alba</i>
carbone	42.4	39.0	41.7
azote	2.2	0.93	1.64
phosphore organique	0.063	0.053	0.073
sucres hydrosolubles	6.2	4.7	5.9
sucres acido-extractibles	7.1	8.1	8.8
cellulose	15.0	22.3 (23.8**)	18.5
lignine	12.4	23.2 (26.8**)	20.0

* en % de la masse sèche

** données de Kunze et al. (1982)

Outre les éléments totaux (C, N, P), les feuilles contiennent des sucres qui « *constituent une fraction importante de la matière organique foliaire et sont généralement lessivés rapidement.....* » (Chauvet,1989). Pour cet auteur, « *les sucres de peuplier sont moins facilement lessivés que ceux d'aulne ou de saule (en teneur absolue ou en teneur relative rapportée à la matière organique).* ». Ainsi, après un mois *P. nigra* perd 26 % de ses sucres hydrosolubles contre 58 % pour *A. glutinosa* ou 66 % pour *S. alba* ; cependant, au bout de 6 mois, « *les pourcentages résiduels sont du même ordre pour les trois espèces (15 à 21 % des quantités initiales). Le phénomène est moins rapide pour les polysaccharides solubles dans l'acide 3N, et après six mois d'expérience, il reste 29 %(saule) à 39 % (peuplier) des quantités initiales*» (Chauvet,1989).

Les diminutions de teneur absolue en cellulose des feuilles obéissent à des cinétiques voisines pour les trois espèces (alors que les teneurs relatives en cellulose sont stables) et l'évolution des stocks de lignine suit chez *P. nigra* une courbe identique à celle constatée sur *A. glutinosa* (Chauvet, 1989). Chauvet observe également peu de différences entre espèces pour la minéralisation des lignines dans l'eau. En revanche, il note que sous peupleraie, « *la transformation de la lignine en ¹⁴CO₂ ou en substances humiques est faible. Dans les sols d'aulnaies, la minéralisation de la lignine est du même niveau , mais la formation d'acides fulviques et humiques est plus rapide.*» et ces substances humiques contribuent « *à un pool d'humus aquatique.* ».

En conclusion, Chauvet (1987, 1989) constate que les taux de décomposition des constituants foliaires de ces trois espèces ne diffèrent pas, à l'exception notable des sucres, malgré des rapports C/N et lignine/N initiaux différents. Il note en outre que ces cinétiques de décomposition sont plutôt lentes mais montre que ces cinétiques de dégradation dépendent fortement du milieu récepteur.

II- 22. Accumulation de vases réductrices possédant un effet dystrophisant

Wurtz (1955) rappelle que l'action des feuilles d'arbres tombant dans les étangs de pisciculture ou dans les eaux courantes a déjà préoccupé un certain nombre d'auteurs. Il cite Huet (1950) qui signale la nocivité des boisements d'épicéas pour certains cours d'eau des Ardennes belges, et parle même de la stérilisation plus ou moins complète de ces cours d'eau traversant des forêts de résineux. De même, Leclerc et Devlaminck (1950) montrent la toxicité des essences résineuses pour les poissons (aiguilles d'épicéa, aiguilles de pin sylvestre, et surtout feuilles de mélèze). Wurtz signale qu'en 1950 les données concernant les feuillus sont plus rares mais cite Lefèvre (1945) qui remarque que la présence massive dans les étangs de feuilles (chêne et platane, surtout), ou d'eau ayant lavé les sols forestiers, semble entraver la fraye de la Carpe, et attribue cette action stérilisante aux tanins des feuilles.

Dans sa publication de 1955, Wurtz insiste sur le fait que, dans les bassins de pisciculture qu'il a étudiés, les feuilles de peuplier (type botanique non précisé) n'ont pas eu de répercussions appréciables sur la composition chimique de l'eau libre, sur le plancton et la végétation en général. C'est pourquoi il s'attendait à des productivités

piscicoles analogues à celles obtenues dans des bassins sans feuilles de peuplier. Or la production de poissons a été plus de 2.5 fois inférieure à celle du témoin ($200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ de production de poissons contre $544 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$), et les alevins en moyenne moins gros et moins nombreux.

Les feuilles de peuplier en décomposition ont provoqué la formation d'une abondante quantité de vase putride sur le fond du bassin. Cette vase a éliminé la faune benthique (Mollusques, Vers, Larves d'insectes...) nutritive, intéressante pour les poissons, a changé les conditions de reproduction et diminué d'une manière appréciable la productivité.

Wurtz met là en évidence les phénomènes qui se passent au niveau de la vase (chimie complexe des décompositions, putréfactions, minéralisation par chimiosynthèse, réductions et hétérotrophies), phénomènes qui intéressent les êtres benthiques du fond et en dernier ressort les poissons qui se nourrissent de ces êtres benthiques ou qui ont besoin du fond pour se reproduire. Ces phénomènes sont complètement séparés de ceux qui se passent en eau libre : la vase putride n'a, selon Wurtz, pas libéré de substances fermentescibles, ni de gaz. Les feuilles n'ont pas produit de substances toxiques et n'ont pas empoisonné les poissons. Et pourtant, dès que le bassin est vidé, la vase dégage une odeur nauséabonde d'hydrogène sulfuré et d'ammoniaque. Les produits de décomposition et de putréfaction des feuilles, qui se trouvaient dans la vase, n'ont pas diffusé dans l'eau libre.

Wurtz signale que lorsque l'accumulation de vase est normale, il se peut fort bien qu'il n'y ait aucune répercussion sur la productivité piscicole. Si, par contre, il y a une accumulation anormale de vase, il peut y avoir une véritable pollution avec élimination de la faune du fond intéressante et abaissement de la productivité piscicole.

Toutes ces observations ont été conduites dans le cadre d'une expérience, avec apport artificiel de feuilles de peupliers, dont la quantité avait été un peu forcée. Wurtz (1955) affirme cependant qu'en conditions naturelles le même phénomène se reproduit parfaitement. Il cite le cas d'un étang bordé de peupliers dans lequel tombe chaque année une quantité appréciable de litière et dont la productivité d'alevins est nulle, comparée aux autres étangs. Pour le réhabiliter, il faudrait draguer 500 m^3 de vase. Il cite également une source d'eau pure alimentant une salmoniculture, dont la saturation en oxygène est particulièrement faible, et dangereuse pour les truites, à cause de la chute périodique de feuilles de peupliers.

Wurtz conclut que dans les cours d'eau bordés de peupliers, de pareils phénomènes peuvent également se produire. Il est malgré tout difficile de mettre en évidence les pollutions insidieuses, par envasement "naturel", occasionnées par l'accumulation de feuilles au fond des rivières et formation lente de vase putride. L'analyse chimique de l'eau coulant tranquillement sur cette vase ne donne pratiquement pas d'indications valables (pas de diffusion). Des études détaillées de la vase, des bactéries qui la peuplent, des fermentations dont elle est le siège sont alors nécessaires. Il faut également tenir compte de l'abaissement de la capacité biogénique des rivières par raréfaction de la faune benthique, de l'impossibilité des poissons à se reproduire et à trouver de bonnes frayères.

Enfin, il convient de noter que les travaux cités ci-dessus s'appliquent soit à des plans d'eau fermés (bassins, étangs), soit à des cours d'eau de faible débit mais aucune donnée n'est fournie dans le cas de boisements de peupliers situés en bordure de cours d'eau de moyen ou fort débit.

II- 23. Désoxygénation enzymatique

Trémolières et Carbiener (1985) signalent que l'apport des litières des écosystèmes forestiers riverains constitue, en milieu aquatique, un facteur important de modification, voire de pollution naturelle de mares, étangs et petits cours d'eau, et citent la chute de productivité observée par Wurtz (1955). En mettant de côté les problèmes d'interception lumineuse, cette chute de productivité peut sembler paradoxale si l'on considère l'apport (faible il est vrai) de N, P, K, Ca, et Mg que constitue la chute de feuilles mortes: l'apport de litière en milieu aquatique devrait donc avoir un effet eutrophisant. Mais aussi bien Wurtz (1955) pour les feuilles de peupliers que Huet (1951) pour les aiguilles de conifères, ont indéniablement montré l'effet nocif du point de vue piscicole d'un tel apport.

Trémolières et *al.* (1985) ne considèrent pas uniquement l'envasement, et remarquent que « *l'une des originalités de l'évolution des litières en milieu aquatique est la très grande importance prise dans ce milieu par la formation de polycondensats phytomécaniques d'origine endogène foliaire* ». Selon ces auteurs, cette polycondensation « *a des effets désoxygénants immédiats, très intenses dans le cas des litières de certaines espèces feuillues comme les peupliers ou les frênes . Ces effets sont d'origine biochimique : le système polyphénol / polyphénoloxydase impliqué dans les premières étapes de la polycondensation est hautement consommateur de O₂ moléculaire* ».

Wurtz (1955) remarque également la faiblesse des valeurs d'oxygène dissous dans des bassins de pisciculture avec apports de feuilles de peuplier et suppose alors que les feuilles provoquent des fermentations et une absorption d'oxygène, mais avec le temps les différences s'estompent et Wurtz ne conclut pas à une action désoxygénante des feuilles de peuplier.

Parmi les processus impliqués dans la pollution naturelle des écosystèmes aquatiques par les feuilles mortes, Trémolières et *al.* (1985) distinguent notamment les processus à action rapide, voire immédiate (quelques heures à quelques jours), à effets désoxygénants et toxiques et dont une des deux causes est « *la persistance d'un complexe polyphénoloxidasique foliaire actif dans les feuilles mortes, dans les jours et semaines qui suivent la chute* » (désoxygénation enzymatique).

Trémolières et *al.* signalent qu'en laboratoire, ces complexes « *gardent une activité notable dans les feuilles mortes séchées après un an de conservation à 20°C* ». Ils insistent sur le fait que cet effet désoxygénant est particulièrement intense et quasi-immédiat chez *Populus nigra* et chez *Fraxinus excelsior* alors qu'il est très nettement inférieur chez *Betula pendula*, *Quercus robur* et *Juglans regia*.

Ni l'importance quantitative de la fraction phénolique extractible par l'eau, ni le pouvoir réducteur chimique des substances réactives extractibles ne sont les paramètres déterminants de l'activité désoxygénante biochimique des feuilles. Par contre, la teneur en azote est susceptible d'intervenir sur deux plans :

* d'une part comme stimulant du développement de la flore saprophyte.
« Une forte teneur en azote favorisera la désoxygénation de nature microbiologique » ;

* « d'autre part comme reflet de la teneur en protéines, et donc en enzymes. En effet, les espèces les plus fortement désoxygénantes, comme le peuplier, ont les concentrations en azote foliaire les plus importantes (2.3% en moyenne) ».

Trémolières et *al.* (1985) notent que *Populus nigra* a un système enzymatique efficace et un contenu phénolique abondant et facilement auto-oxydable, contrairement à *Quercus robur* et *Betula pendula* qui eux, ont un contenu phénolique important mais un contenu en enzymes phénoloxydasiques faible (*Betula pendula*) ou un contenu en inhibiteurs fort (*Quercus robur*). *Fraxinus excelsior* se comporte encore différemment : son système enzymatique est particulièrement efficace mais son contenu en phénols totaux est relativement faible, ce qui donne lieu à une "flambée", vite épuisée par manque de substrats. Son effet désoxygénant à très court terme est très important, 10 fois plus intense que celui de *Populus nigra*. Au bout de 24 h cependant, les deux espèces ont des activités désoxygénantes comparables (contenu en éléments phénoliques plus important chez le peuplier).

Trémolières et *al.* (1985) complètent et nuancent là les résultats qu'ils avaient obtenu en 1977, et où, d'après les consommations (en 5 mn) en mg d'O₂ par litre d'eau en laboratoire, ils avaient conclu à une très forte intensité d'action du frêne, suivi, mais de loin, par le peuplier. Trémolières et Carbiener (1977) remarquent que « l'activité antioxygène à manifestation rapide apparaît être reliée, dans les conditions naturelles, à la balance et à l'abondance respective des phénolases d'une part, des acides phénols libres d'autre part, dans la feuille sénescence au moment de la chute, et aisément extractibles par l'eau ».

Pour ces auteurs, « les espèces et clones (comme *Populus x canadensis*) aux feuilles les plus actives, donc les plus redoutables, sont celles qui possèdent des feuilles sénescences non encore mélanisées à la chute (donc jaunes ou vertes à ce moment), mais mélanisant intensément dans leurs extraits aqueux. Ceux-ci sont particulièrement foncés et noirâtres (cas du peuplier). Par contre, les feuilles déjà évoluées mélaniques à la chute, comme celles de Noyer, de Chêne et de Charme, sont moins actives ».

Dans tous les cas, Trémolières et *al.* remarquent que le complexe polyphénoloxydasique, du fait de sa présence ou de son absence, est le responsable majeur de l'activité ou de la non-activité désoxygénante des extraits aqueux de feuilles mortes.

II- 24. Désoxygénation d'origine microbienne

Selon Trémolières et Carbiener (1985), d'autres fractions organiques solubles extraites des feuilles, et aisément fermentescibles, manifestent également des effets désoxygénants dus à la respiration des microorganismes ainsi stimulés. Parmi les processus à action rapide et à effets désoxygénants et toxiques, outre les phénomènes de désoxygénation enzymatique évoqués ci-dessus, ils distinguent la consommation microbienne des substrats organiques nutritifs contenus dans les macérats foliaires (désoxygénation microbiologique). Il ne s'agit pas là d'un processus de pollution spécifique des peupliers : c'est « *un banal processus de pollution par matières organiques fermentescibles ... dans la pollution de l'eau par les débris végétaux* ».

Pour Trémolières et *al.*, cette composante microbiologique est faible à court terme. Durant les 12 premières heures de contact, la consommation enzymatique de O₂ reste prédominante vis-à-vis de la consommation globale en oxygène des macérats foliaires (60% chez le peuplier, 80% chez le Frêne). « *Mais elle devient prépondérante à moyen terme (2-3 jours)* », représentant alors 90% de l'activité désoxygénante globale chez le peuplier noir au bout de 3 jours. Au bout de 48 heures, les différences de consommation en O₂ entre espèces s'estompent.

Trémolières et Carbiener (1981) indiquent des valeurs de consommation d'oxygène par gramme de poudre de feuilles séchées. Les peupliers (*P. nigra* et *P. x canadensis*) appartiennent au groupe des espèces les plus actives, avec le frêne et le noyer. L'activité de désoxygénation globale est maximale durant les premières 48 heures (tableau n° 2.2).

Tableau n° 2.2 - Consommation de O₂ en millilitres par gramme de poudre de feuilles à 25 °C (Trémolières et Carbiener, 1981)

	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus x canadensis</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Betula pendula</i>
24 heures	12.6	12.6	8.4	4.2	7.7
48 heures	19.6	19.6	13.3	13.3	10.5
15 jours	84	78.4	112	109	75.6

« *Ainsi, au processus biochimique (enzymatique) de désoxygénation d'origine purement foliaire qui permet de différencier très nettement les espèces d'arbres, se rajoute à partir de 12 heures de macération, un processus de désoxygénation microbiologique beaucoup moins spécifique. A long terme et à 25 °C, les données tendent à s'égaliser. Tout se passe comme si seul l'aspect quantitatif "Matière Organique Fermentescible" intervenait alors* ». (Trémolières et *al.*, 1985). Trémolières (1988) ajoute en outre que *Populus tremuloides* et *Populus balsamifera* ont une activité désoxygénante très supérieure à celle de *Populus nigra* ou *Populus x canadensis*.

Trémolières et Carbiener (1982) soulignent que, du point de vue de l'impact écologique, c'est la réactivité à court et moyen terme qui est déterminante, d'autant plus qu'au niveau des basses températures caractérisant les eaux automnales, ces différences tendent à s'accroître. Mais il convient également de tenir compte d'autres paramètres liés à la chute des feuilles (précocité et massivité de la chute), ainsi que du

comportement des feuilles dans l'eau (densité des feuilles, extractabilité aqueuse et richesse en matières hydrosolubles). Or les feuilles de *P. nigra* et *P. x canadensis* :

* sont très denses (9 mg.cm^{-2} , Trémolières et *al.* 1982) et s'immergent rapidement dans l'eau après leur chute, alors que celles du Charme, du Hêtre et du Bouleau, plus légères (4.5 mg.cm^{-2} pour le charme, Trémolières et *al.* 1982), flottent longuement.

* tombent souvent précocement et massivement. Trémolières et *al.* (1982) soulignent que la chute des feuilles de peupliers intervient dès le début d'Octobre en plaine du Rhin, à un moment où la température encore relativement élevée des eaux tend à accroître l'activité des systèmes phénoloxydases-polyphénols et à potentialiser tous les effets biologiques liés à la désoxygénation. Pour la plupart des autres espèces, la chute est plus étalée dans le temps et plus tardive. Chauvet (1989) observe également que « *les retombées de feuilles de peuplier sont concentrées sur quelques semaines de septembre ou octobre (environ 60 % du total annuel en octobre 1984 et en septembre 1985)* » et indique que « *c'est également le cas de Populus tremula aux Pays-Bas, où la majeure partie de la litière tombe en octobre (Witkamp et Drift, 1961)* ».

* se caractérisent par une extractabilité de la fraction hydrosoluble environ trois fois plus grande que chez *Quercus robur* (et 1.5 à 2 fois plus que chez le Hêtre).

* produisent, avec celles des hêtres, la plus forte quantité de litière produite par mètre carré : 4 tonnes.ha^{-1} contre 3 pour les autres espèces voire même $1.25 \text{ tonne.ha}^{-1}$ pour le bouleau verruqueux. Chauvet (1989) estime les retombées annuelles de litière à $3.9 \text{ tonne.ha}^{-1}$ de feuilles seules (4.71 tonnes au total) pour *P. nigra*, 4.42 pour *Alnus glutinosa* et 2.9 pour *Salix alba* en ripisyle garonnaise.

Les résultats des consommations d'oxygène obtenus à 25°C amènent Trémolières et Carbiener (1982) à considérer que « *les peuplier noir et canadien restent les espèces les plus dangereuses pour la vie des eaux et pour la pisciculture* ». Ensuite arrivent le hêtre (espèce peu désoxygénante mais produisant une abondante litière) et le frêne (tableau n°2.3).

Tableau n° 2.3 - Consommation de O_2 par unité de surface d'eau au bout de 48 heures (Trémolières et Carbiener, 1982)

	<i>Populus nigra</i>	<i>Populus x canadensis</i>	<i>Fagus silvatica</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Betula pendula</i>
Poids de feuilles tombées (g.m^{-2})	92	53	62	49	9
Quantité de O_2 (l.m^{-2})	1.5	1.3	1.1	0.6	0.1

II- 25. Rôle de diverses substances et de leurs produits d'oxydation

Trémolières et *al.* (1985) estiment que la diminution du taux d'oxygène dans les eaux recevant des feuilles mortes n'est pas la seule cause des effets biologiques

constatés sur les poissons : « *des substances hydrosolubles préexistant dans les litières, ou formées au cours des phases du début de la polycondensation, sont en effet susceptibles d'aggraver les problèmes respiratoires des poissons ou autres animaux aquatiques* ». Ils citent par exemple les quinones « *qui apparaissent au début de l'oxydation des phénols* ».

A des concentrations de feuilles entières de 2g.l^{-1} et sous conditions pourtant oxygénées, *P. x. canadensis* est cependant moins toxique que *Betula pendula* (100 % de mortalité d'alevins de gardons au bout de 24 heures) ou *Alnus glutinosa* (50% de mortalité au bout de 6 jours), les effets toxiques des feuilles de peuplier n'apparaissant qu'au bout de 10 jours. La concentration des macérats nécessaire pour produire un tel effet toxique est cependant tellement grande que Trémolières et *al.* (1985), citant les travaux de Ponce (1974) considèrent que la diminution du taux d'oxygène « *doit probablement être tenue pour responsable des effets nocifs observés dans ces macérats* ».

Outre les processus à action rapide et à effets désoxygénants et toxiques évoqués ci-dessus, Trémolières et *al.* (1985) distinguent des manifestations lentes à apparaître, de l'ordre de quelques semaines. Ces manifestations sont liées à l'évolution des polycondensats mélaniques hydrodispersés puis sédimentés, polycondensats insolubles de structure proche de celle des acides humiques plus évolués.

Les auteurs remarquent en effet la formation, au bout de quelques semaines, d'un précipité noirâtre dans les extraits de feuilles ; cette précipitation est encore accentuée en milieu aqueux carbonaté calcique, eaux dures où elle peut se produire en quelques jours.

Trémolières et Carbiener (1981) citent d'ailleurs plusieurs auteurs, dont Mangenot (1966) et Metche (1974), qui remarquent les grandes analogies de structure et de propriétés de ces phytomélanines avec certains acides humiques. Les phytomélanines jouent donc un rôle sans doute important dans la genèse des humus des sols. D'autres auteurs (Andreux (1969) ont confirmé l'importance pédologique de la polycondensation phytomélanique. Trémolières et *al.* (1982) signalent d'ailleurs qu'en hydrobiologie, les eaux riches en acides humiques sont connues pour leur productivité faible (divers blocages biochimiques induits par les acides humiques en solution ou en suspension) et soulignent que des effets positifs ne peuvent pas être écartés, notamment la capacité d'échange des polycondensats mélaniques. Ils indiquent que les capacités d'échange des polycondensats sont comparables à celles des acides humiques peu évolués (peu polymérisés) des sols : de l'ordre de 200 meq/100 g à pH 7.

Trémolières et *al.* (1985) remarquent cependant que cette capacité d'échange est plus faible chez les peupliers et chez le frêne. La polycondensation a, dans un premier temps, pour conséquence d'augmenter le nombre de groupements phénoliques et carboxyliques. Trémolières et *al.* corrélaient les capacités d'échange aux fonctions carboxyliques et les activités désoxygénantes aux fonctions phénoliques, avec cependant des distorsions car toutes les fonctions carboxyliques ne sont pas accessibles aux cations).

Ces polycondensats phytomélaniques sont susceptibles, tout comme les acides humiques, de complexer les métaux. Les complexes peuvent donc adsorber des phosphates et d'autres anions, et diminuer ainsi la biodisponibilité du phosphore, dans certaines conditions biogéochimiques. Des risques de séquestration d'autres anions et surtout de complexation non réversible de métaux ne peuvent donc pas être exclus. Les phytomélanines pourraient donc présenter des propriétés analogues à celles observées avec les acides humiques peu polymérisés, des sols podzoliques ou sols bruns acides, qui, une fois lessivés, présentent un effet dystrophisant (Trémolières et Carbiener, 1982).

Trémolières et Carbiener en concluent que l'effet perturbateur résultant de la formation de polycondensats de type acides humiques dans des écosystèmes limniques est très complexe : séquestration et/ou complexation de cations indispensables à la vie des eaux, diminution de la minéralisation de l'azote bloqué au stade ammoniacal dans les vases réductrices que forme le précipité mélanique sédimenté, ou dénitrification par effet réducteur de ces polycondensats.

Conclusion

Populus nigra se caractérise donc par une production de litière importante, un pouvoir désoxygénant enzymatique élevé, un contenu phénolique important bien adapté à l'enzyme et aussi particulièrement auto-oxydable (potentiel rédox le plus bas de toutes les feuilles étudiées). De plus, les feuilles sont très denses et ont une forte teneur en matières hydrosolubles et en azote résiduel ce qui stimule la composante microbiologique de leur activité polluante. L'extraction des matières hydrosolubles se fait d'autant mieux que les feuilles de cette espèce s'enfoncent rapidement dans l'eau. De plus, l'intensité de la cellulolyse aquatique chez la feuille de peuplier est reconnue : en quelques semaines de séjour sous l'eau, les feuilles se trouvent réduites à la trame des vaisseaux ligneux. L'ensemble de ces propriétés confère à *Populus nigra* un effet désoxygénant particulièrement important.

Les feuilles de peupliers hybrides testés, malgré une absence de tanins qui sont des inhibiteurs enzymatiques, ont un impact polluant moindre notamment à cause d'une teneur en phénols relativement faible. L'impact polluant des feuilles de *P. alba* reste très modeste par rapport à *P. nigra* ou aux hybrides étudiés, en raison d'une production de litière moins abondante et d'une activité désoxygénante enzymatique et microbiologique plus faible.

Est donc mise en évidence l'individualité biochimique des feuilles mortes entre les différentes espèces. On peut ainsi parler de "chimiotaxonomie" : les espèces pures présentent des caractéristiques biochimiques distinctes et distinctes de celles des variétés hybrides de peuplier (du moins celles citées dans les travaux évoqués) issues de croisements entre ces espèces pures. Une extrapolation de résultats issus d'expérimentations menées avec une variété donnée pourrait en conséquence conduire à des interprétations erronées.

De plus, les caractéristiques du milieu récepteur (type de cours d'eau, zone inodable ou non) influent sur les cinétiques de décomposition des litières pour une

espèce donnée - comme l'a montré Chauvet (1989) - et il apparait donc indispensable de définir précisément ces dernières avant toute utilisation des références existantes.

II - 3 Rôle épurateur de boisements de peupliers

L'impact de boisements de peupliers sur la qualité des eaux peut également être abordé sous l'angle des capacités épuratrices de différents types de formations végétales, naturelles ou artificielles, à base de peupliers. Les polluants visés sont essentiellement les nitrates mais aussi les phosphates ou des herbicides.

II- 31. Les nitrates

Sanchez-Perez et *al.* (1991 b) montrent que les teneurs en N-NO_3^- des eaux de la nappe phréatique sous plusieurs types de formations végétales (plantation de *P. x canadensis*, stade pionnier à *Salix alba* et *P. nigra*, stade intermédiaire à *P. alba* et stade terminal à chêne pédonculé, frêne et orme) ne sont pas significativement différentes, « *ce qui semble indiquer un excès de disponibilité, matérialisé aussi par des espèces hygronitratophiles telles les orties* » (Sanchez-Perez et *al.*, 1991 a).

Ces teneurs sont « *directement liées aux variations du niveau de la nappe qui provoquent très rapidement une variation des teneurs en nitrates* » mais elles restent inférieures ($< 1\text{mg.l}^{-1}$) aux teneurs des eaux superficielles (1-2.4 mg.l^{-1}). Après des épisodes de crues, Sanchez-Perez et *al.* (1991 b) observent que « *la concentration en nitrates augmente de façon très spectaculaire, probablement par suite du lessivage des couches superficielles du sol enrichies en N par la nitrification ...* », puis les nitrates disparaissent « *par dénitrification probablement* » à des vitesses variables dépendant des conditions topographiques et du type de sol.

Les auteurs concluent à une nitrification intense sur ces types de sols alluviaux (« *ce que leur texture légère, macroporeuse, donc bien aérée, et leur basicité laissent aisément prévoir* » Sanchez-Perez et *al.*, 1991 a), compensée « *par une assimilation racinaire quasi totale en période de végétation* » et par des phénomènes de « *dénitrification, en cas d'hydromorphie temporaire ou localisée* », lors de crues par exemple (Sanchez-Perez et *al.*, 1991 b).

Haycock et Pinay (1993) confirment l'importance des phénomènes de dénitrification bactérienne sous peupliers (*P. nigra* cv. *italica*), notamment en hiver alors que la végétation ne peut prélever de NO_3^- et mettent en évidence une relation linéaire entre apports de NO_3^- -N et rétention. Ils attribuent cette efficacité à l'activité bactérienne favorisée par des ressources en carbone organique non limitantes sous peupliers, contrairement aux prairies dont le pouvoir épurateur est moindre en période hivernale. En effet, « *la disponibilité en carbone organique assimilable est essentielle à l'activité des bactéries dénitrifiantes hétérotrophes car le carbone fournit l'énergie nécessaire à leur métabolisme* » (Ruffinoni (1994). Les auteurs observent également que l'activité bactérienne est maximale sous peupliers dans les 5 premiers mètres de bordure, zone dans laquelle la teneur en NO_3^- est réduite de près de 100 % alors que 17 m de prairie sont nécessaires pour diminuer de 84 % cette même teneur.

Licht (1994) évalue à 45 mg.l⁻¹ la concentration en N-NO₃⁻ immédiatement en amont d'une bande rivulaire large de 7.5 m et plantée en hybrides de peupliers (EcoloTree™ buffers). cette concentration chute à 31 mg.l⁻¹ au milieu de la bande plantée et à moins de 3 mg.l⁻¹ en bordure aval de la plantation. 95 % des nitrates sont donc captés par une bande boisée de peupliers de 5 m de largeur. Ce résultat est très voisin de celui de Haycock et al. (1993) ou Licht et al. (1996) qui signalent en outre que la concentration en N-NO₃⁻ peut atteindre 35 mg.kg⁻¹ de matière sèche de sol sous une culture de maïs et seulement 3 mg sous cette bande boisée, dans les 120 premiers centimètres.

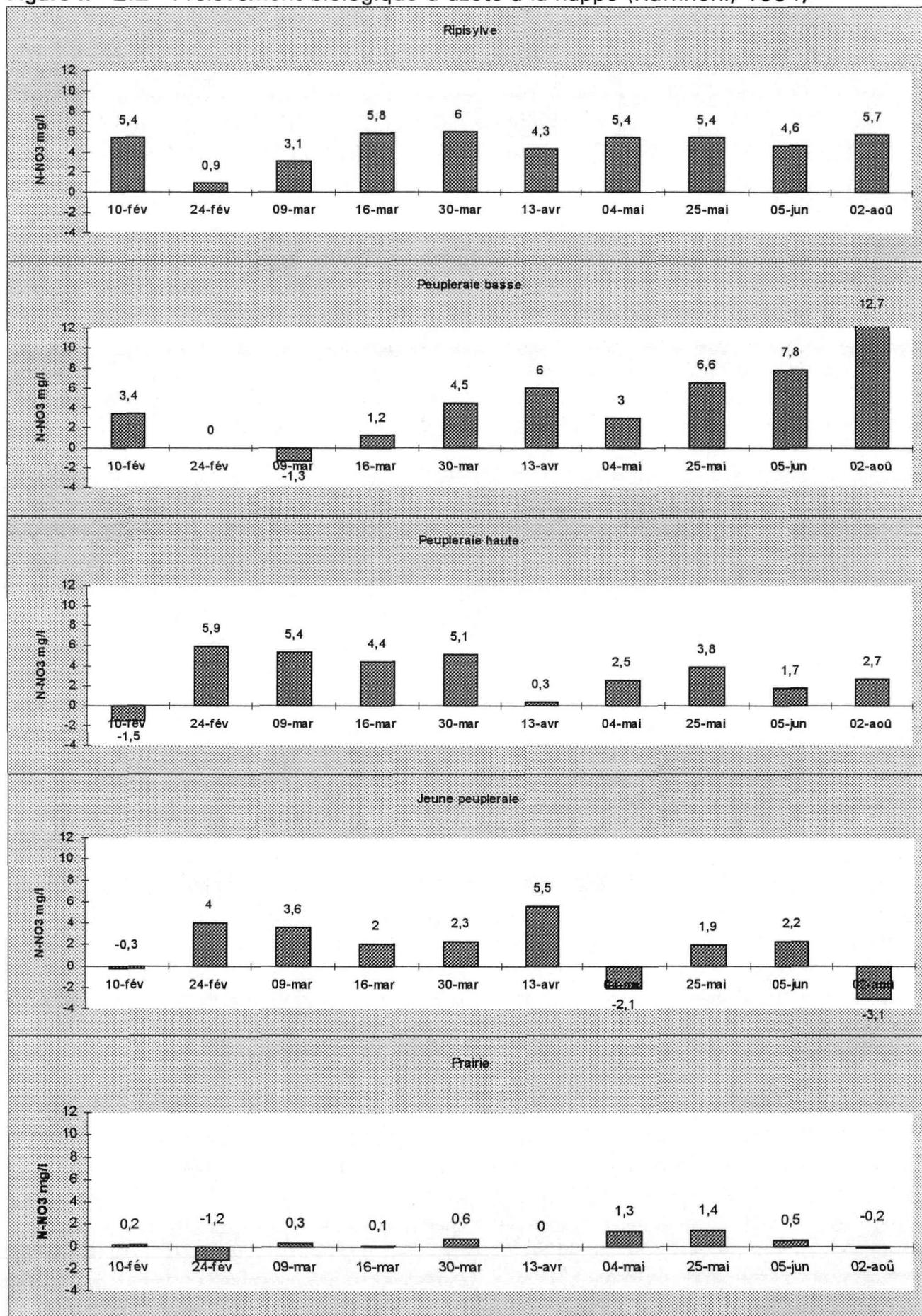
Ruffinoni (1994) distingue « *le prélèvement racinaire associé à la dénitrification microbienne en milieu hydromorphe* » mais aussi « *le prélèvement racinaire dans une nappe alluviale* » ou prélèvement biologique en milieu aérobie. Il observe que « *la dénitrification n'est significative que dans les 60 premiers centimètres du sol. Les caractéristiques pédologiques de nos sites, très poreux et pauvres en carbone assimilables, n'apportent pas les conditions qu'exigent les micro-organismes dénitrifiants* ». On retrouve ici les remarques de Sanchez-Perez et al.(1991 a) sur l'importance de la texture des sols.

Les prélèvements racinaires dans la nappe alluviale dépendent non seulement du type de formation végétale (nature, âge) mais aussi de la distance entre la surface du sol et le toit de la nappe ainsi que de la topographie du site, en particulier son niveau par rapport au cours d'eau (Ruffinoni, 1994). L'auteur observe qu'en l'absence de perturbation hydrologique (crue), une jeune ripisylve est capable dès le début de la saison de végétation de prélever jusqu'à 6 mg.l⁻¹.jour⁻¹ (donnée proche de celle de Haycock et al.,1993) et conserve une capacité pratiquement constante à puiser l'azote (figure n° 2.2). Alors que la prairie ne prélève que peu d'azote en saison de végétation, les quantités prélevées par les peupleraies dépendent de leur âge (2-3 à 12 ans dans ce cas précis) et de la capacité de leur système racinaire à rester connecté à la nappe qui s'abaisse en période estivale. Ruffinoni explique ainsi la chute de prélèvement dans la peupleraie haute alors que la peupleraie basse, du même âge, continue à puiser dans la nappe des quantités importantes de N-NO₃⁻.

Ruffinoni évalue à respectivement 0.38, 0.25, 0.19, 0.04 et 0.01 g.m².jour⁻¹ les prélèvements moyens de N-NO₃⁻ dans la ripisylve, la peupleraie basse de 12 ans, la peupleraie haute de 12 ans, la jeune peupleraie de 2-3 ans et la prairie. Pour ces deux derniers cas, un prélèvement biologique direct dans la nappe n'est possible que si le toit de celle-ci ne s'abaisse pas à moins de 1.5 m et il devient négligeable quand ce toit descend à plus de 2 m.

On peut enfin noter que l'apport d'engrais azoté dans une jeune peupleraie (fertilisation de maïs cultivé en culture intercalaire, pratique fréquente en vallée de Garonne les 2-3 premières années) se traduit très clairement par une restitution au site plutôt que par un piégeage de N-NO₃⁻. Dans ce cas, la jeune peupleraie cumule un certain nombre de caractéristiques limitant fortement son aptitude à réguler les flux d'azote : système racinaire encore peu développé, besoins limités, apports exogènes d'azote. Elle demeure cependant capable de puiser quatre fois plus d'azote qu'une prairie.

Figure n° 2.2 - Prélèvement biologique d'azote à la nappe (Ruffinoni, 1994)



Il ressort donc de ces différents travaux que des boisements de peupliers peuvent contribuer en milieu alluvial à réguler des flux d'azote, même importants, avec une efficacité comparable (au moins au niveau des ordres de grandeur) à celle de jeunes ripisylves et très supérieure à celle de prairies. Cette efficacité est cependant conditionnée par des facteurs stationnels tels que la texture des sols, l'altitude par rapport au cours d'eau, le niveau de la nappe et ses variations « *puisque elles agissent sur la circulation du carbone nécessaire à l'activité microbienne de dénitrification* » (Madison et al. 1994 ; Balent et al. 1994), l'existence d'épisodes de crues créant des conditions anaérobies mais aussi entraînant les produits de nitrification, l'âge du boisement et les pratiques culturales éventuelles (fertilisation).

II- 32. Les phosphates

Les formations végétales boisées en zone alluviale sont capables de réduire considérablement les teneurs en $P-PO_4^{3-}$ des eaux superficielles, comme le montrent Sanchez-Perez et al. (1991 b) en vallée du Rhin. Contrairement au cas des nitrates, les auteurs mettent en évidence des différences d'efficacité entre types de formations boisées, le stade terminal de forêt alluviale (*Quercus Ulmetum minoris* Issl. 24) s'avérant le plus performant grâce à un nombre élevé de strates de végétation avec des décalages phénologiques qui optimisent l'utilisation des nutriments. Les teneurs en $P-PO_4^{3-}$ passent ainsi de 30-1500 $\mu g.l^{-1}$ à 0-400 $\mu g.l^{-1}$ avec des taux particulièrement bas entre août et octobre.

Des épisodes de crues perturbent cette régulation en provoquant des apports importants de phosphates qui doivent ensuite être piégés par la végétation. Sanchez-Perez et al. (1991 b) observent qu'après une crue, P est préférentiellement retenu dans les horizons de surface riches en colloïdes argilo-humiques où il peut s'accumuler au fil des ans.

II- 33. Autres éléments et produits

Sanchez-Perez et al. (1991a) montrent également que la teneur en potassium des eaux souterraines est plus faible que celle mesurée dans les eaux de surface, surtout à la fin du cycle de végétation, les stades terminaux de forêt alluviale ayant une efficacité supérieure à des plantations de *P.x canadensis*.

Par ailleurs, Nair et al. (1993) estiment que des peupliers sont capables de prélever de 11 à 91 % d'atrazine sous forme de composés non phyto-toxiques selon le type de sol, des substrats sableux s'avérant nettement plus favorables au piégeage de l'atrazine. Schnoor et al. (1995) évaluent à 10-20 % la quantité d'atrazine captée par une bande de 8 m de largeur composée de clones hybrides de peupliers.

Schnoor et al. (1995) et Licht et al. (1995) font en outre état de résultats positifs obtenus avec des plantations de peupliers installées sous forme de bandes boisées le long de cours d'eau pour l'épuration d'eaux usées domestiques, le piégeage de métaux ou de molécules organiques.

II - 4 Conclusions

Deux domaines ont été particulièrement abordés par les chercheurs au cours des quinze dernières années, particulièrement riches en résultats. Il s'agit d'une part de l'étude des effets chimiques et biologiques de la décomposition des litières de peupliers dans des milieux aquatiques et d'autre part du rôle régulateur des flux de polluants, surtout agricoles, joué par des formations boisées naturelles ou artificielles à base de peupliers.

Dans le premier cas, les peupliers, espèces indigènes et cultivées confondues, présentent certaines caractéristiques pouvant conduire à des effets négatifs sur les milieux aquatiques, comme le montrent par exemple les divers travaux de Trémolières et Carbiener. Il importe toutefois de rappeler que les résultats publiés correspondent à des conditions expérimentales très précises, que très peu d'entre elles sont immédiatement extrapolables à des cours d'eau de débits variés. De plus, ces travaux mettent en évidence une forte variabilité des propriétés physico-chimiques des litières au niveau espèce et rien ne permet d'écarter l'hypothèse de variabilité élevée au niveau clone pour les variétés cultivées.

En ce qui concerne le pouvoir épurateur ou fixateur de polluants agricoles (nitrates notamment), les plantations de peupliers - classiquement à usage de production de bois ou spécialement installées comme zones tampons le long de cours d'eau - offrent des possibilités intéressantes de régulation des flux de polluants et donc de frein aux pollutions d'eaux de surface mais aussi des nappes. Même si l'efficacité de ces plantations apparaît inférieure à celle de ripisylves naturelles, la capacité de telles plantations à assurer simultanément une production de bois et un rôle épurateur doit être soulignée. Cette double fonction est d'ailleurs systématiquement rappelée dans les nombreuses publications anglo-saxonnes consacrées à ce sujet. La création de linéaires boisés sur les rives de cours d'eau présente en outre d'autres avantages écologiques dans les domaines aquatiques ou ornithologiques mentionnés par divers auteurs.

Globalement, les aspects qualitatifs du cycle de l'eau sous peupliers paraissent plutôt bien étudiés, même si les données relatives au pluviolessivage sont par exemple très fragmentaires et si la diversité des types de matériel végétal regroupés très souvent sous la dénomination de « peupliers » n'est pas souvent prise en compte dans l'analyse des phénomènes analysés.

III - CONCLUSIONS

Les difficultés rencontrées dans cette recherche bibliographique tiennent d'abord à la rareté et l'hétérogénéité des données disponibles - ou tout au moins indexées dans des bases de données - dans un certain nombre de domaines, en particulier l'étude des principaux flux participant au cycle de l'eau, approché sous l'aspect quantitatif. Comme le soulignent Humbert et *al.* (1992), l'hydrologie forestière a certes beaucoup progressé récemment mais les connaissances actuelles ne permettent pas encore de quantifier les différents flux pour divers types de milieux et/ou de formations végétales.

Les boisements artificiels de peupliers n'échappent pas à ce constat et font même figure de parent pauvre dans bien des domaines (interception des précipitations, écoulements,...). Leur implantation privilégiée dans les zones alluviales, souvent sous forme de mosaïques au sein de zones agricoles pouvait laisser supposer que de nombreux travaux porteraient par exemple sur l'impact de ces formations sur l'écoulement des eaux. Or force est de constater que les réglementations mises en place ne s'appuient pas véritablement sur des études précises. On peut donc reprendre pour les peuplements de peupliers la remarque suivante de Humbert et *al.* : « *Il en résulte une incertitude souvent difficile à chiffrer, sur l'équation du bilan de l'eau, d'autant que l'effet qu'on cherche à mettre en évidence se situe très souvent à l'intérieur de cette marge d'erreur* ».

On doit également constater que les aspects quantitatifs du cycle de l'eau sous peupliers ont le plus souvent été abordés par des physiologistes, en relation avec des améliorateurs ou sélectionneurs, dans le but d'optimiser une production de matière première dans différentes conditions pédoclimatiques, soit via la sélection de matériel végétal à forte efficacité d'utilisation de l'eau, soit dans un souci pratique de gestion rationnelle de ressources en eau limitées.

En outre, la structure des peuplements artificiels de peupliers, liée à des types particuliers de sylviculture (plantation à faible densité, travail du sol, matériel clonal) crée des conditions différentes de celles généralement rencontrées dans les peuplements feuillus étudiés en hydrologie forestière. Sous cette apparente homogénéité du cas « peupliers » se cache en fait une source de variabilité mal cernée qui provient du matériel végétal lui-même mais que les résultats de divers travaux conduisent à ne pas négliger.

S'agissant des aspects qualitatifs du cycle de l'eau, l'information disponible paraît plus riche et plus précise. Si l'importance du facteur matériel végétal est clairement mise en évidence dans des domaines tels que la décomposition des feuilles, il n'en demeure pas moins que le matériel expérimental choisi ne correspond pas toujours à celui existant sur le terrain, ce qui pourrait conduire à des généralisations risquées. De plus, l'analyse des données disponibles sur cet aspect du cycle de l'eau fait apparaître le rôle majeur de facteurs stationnels nombreux (voir Ruffinoni 1994,...)

dans l'évaluation de l'impact réel des boisements de peupliers. La caractérisation précise de ces facteurs fait alors appel à des compétences dans des domaines tels que la pédologie, l'hydrologie, la chimie des eaux, l'étude de la faune aquatique parmi d'autres et nécessite donc une approche multidisciplinaire qu'il serait souhaitable de voir se mettre en place sur un ou quelques sites pilotes représentatifs de la diversité de la populiculture actuelle.

De telles coopérations dans les domaines abordés par ce rapport créeraient, comme le soulignent très justement Humbert et *al.* (1992), les conditions pour que « *les progrès accomplis puissent davantage contribuer à optimiser la gestion des bassins fluviaux* ».

Remerciements

Les auteurs adressent toute leur reconnaissance à André Granier (INRA Nancy) pour les nombreux documents qu'il leur a permis de consulter et pour ses conseils lors de cette recherche bibliographique.

Ils remercient également vivement Sonia Launay pour son efficacité et son opiniâtreté lors de la collecte des ouvrages et articles cités.

IV - BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMS M.D., 1988.- Comparative water relations of three successional hardwood species in central Wisconsin. *Tree Physiology* 4, 263-273.
- ALLEGRO G., BORELLI M., CAGELLI L., CHIARABAGLIO P.M., COALOA D., FACCIOTTO G., BISOFFI S., 1996.- Environmental and social aspects of poplar and willow cultivation and utilization (Italy). FAO/IPC XXth Session Budapest, 25 p.
- ANSEMI N., 1982.- Influence of attacks of Marssonina brunnea on the transpiration of poplar leaves. FAO/IPC, Working group on diseases, XXII Session, Casale Monferrato, 15 p.
- AUSSENAC G., 1970.- Influence du couvert forestier sur les précipitations. *Rev. For. Fr.*, XXI 7, 631-635.
- BALENT G., DECONCHAT M., 1994.- Conception de zone de filtration des eaux effluentes de parcelles agricoles : approche bibliographique, 119-130. In : *Agriculteurs, agricultures et forêts / Actes du colloque Cemagref - INRA Paris, 12-13 décembre 1994*, Cemagref ed.
- BENINI G., CERUTTI G., DE PHILIPPIS A., GERBELLA E., VALENZIANO S., 1986.- Influenza del pioppeti e di altri tipi di vegetazione sul deflusso delle acque nelle golene del medio Pô. Ministero dell'agricoltura e delle foreste. *Collana Verde* n° 70, 51 p.
- BESNARD G., CARLIER G., 1988.- Le régime hydrique de l'aulne blanc (*Alnus incana* (L.) Moench.) dans une forêt riveraine du Haut Rhône. *Bull. Ecol.*, t. 19, 1, 1-11.
- BRAATNE J.H., HINCKLEY T.M., STETTLER R.F., 1992.- Influence of soil water on the physiological and morphological components of plant water balance in *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and their F1 hybrids. *Tree Physiology* 11, 325-339.
- BRAUN H.J., 1976.- Rhythmus und Größe von Wachstum, Wasserverbrauch und Produktivität des Wasserverbrauchs bei Holzpflanzen. II *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. und *Fraxinus excelsior* L. mit cinem Vergleich aller unetrsuchter Baumarten einschließBlich einiger *Populus*-Klone. *Allg. Forst-u. J.-Ztg.*, 147. Jg., 8, 163-168.
- BRUNET R.C., GAZELLE F., 1995.- Alternance des phénomènes d'érosion et de rétention de la matière dans la zone inondable de l'Adour au cours d'une saison hydrologique. *Acta Oecologica*, 16 (3), 331-349.
- BUSCH D.E., INGRAHAM N.L., SMITH S.D., 1992.- Water uptake in woody riparian phreatophytes of the southwestern United States : a stable isotope study. *Ecological Applications*, 2(4), 450-459.

CEULEMANS R., IMPENS I., LEMEUR R., MOERMANS R., SAMSUDDIN Z., 1978 a.- Water movement in the soil-poplar-atmosphere system. *I. Comparative study of stomatal morphology and anatomy, and the influence of stomatal density and dimensions on the leaf diffusion characteristics in different poplar clones*. *Oecol. Plant.*, 13, (1), 1-12.

CEULEMANS R., IMPENS I., LEMEUR R., MOERMANS R., SAMSUDDIN Z., 1978 b.- Water movement in the soil-poplar-atmosphere system. *II. Comparative study of the transpiration regulation during water stress situations in four different poplar clones*. *Oecol. Plant.*, 13, (2), 139-146.

CHAUVET E., 1987.- Changes in the chemical composition of alder, poplar and willow leaves during decomposition in a river. *Hydrobiologia* 148: 35-44.

CHAUVET E., 1989.- Production, flux et décomposition des litières en milieu alluvial. Dynamique et rôle des hypomycètes aquatiques dans le processus de décomposition. Thèse de doctorat en Ecologie, Université Paul Sabatier Toulouse, 239 p.

CHEN S., WANG S., ALTMAN A., HÜTTERMANN A., 1996.- Genotype-specific differences in drought tolerance of poplar in relation to Abscisic Acid. *FAO/IPC 20th Session, Budapest, Vol. II, 555-562*.

CHOISNEL E. 1985.- Cycle de l'eau dans l'atmosphère et rôle des zones forestières. *La Météorol.*, 7(9), 57-70.

DAWSON T.E., EHLERINGER J.R., 1991.- Streamside trees that do not use stream water. *Nature*, vol. 350, 335-337.

DICKMANN D.I., LIU Z., NGUYEN P.V., PREGITZER K.S., 1992.- Photosynthesis, water relations and growth of two hybrid *Populus* genotypes during a severe drought. *Can. J. For. Res.* vol. 22, 1094-1106.

DUTARTRE A., 1991.- Protocole d'examen rapide des ripisylves des cours d'eau destiné à prévoir les modalités pratiques de leur gestion : application sur quelques cours d'eau du sud ouest de la France. Colloque « Impacts liés aux travaux d'aménagement sur les cours d'eau : évaluation, méthodologie, aide à la décision ». Namur, 10-12 septembre 1991, 19 p.

FAO, 1980.- Peupliers et saules dans la production du bois et l'utilisation des terres. Rome, FAO/IPC. 343 p. (Collection FAO : Forêts n°10).

FENGJUE L., SZEKAI Z., DAOQUN Z., 1988.- A study on relationship between water supply and growth in poplar plantation. *FAO/IPC 18th Session, Beijing*, 13 p.

FRISON G., NEGRO G., BARDELLI P., 1982.- Ricerche sulle esigenze idriche del pioppo in vivaio irrigato a goccia. *Cellulosa e Carta*, n° 10, 3-28.

FRISON G., 1995.- Osservazioni sull'apparato radicale del pioppo. Edizioni L'Informatore Agrario, 31 p.

- GUEHL J.M., PICON C., AUSSENAC G., GROSS P., 1994.- Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiology* 14, 707-724.
- HAYCOCK N.E., PINAY G., 1993.- Groundwater Nitrate Dynamics in Grass and Poplar Vegetated Riparian Buffer Strips during the Winter. *J. Environ. Qual.*, 22, n°2, 273-278.
- HINCKLEY T.M., BRAATNE J.H., 1994.- Stomata in : *Plant-Environment Interactions*, R.E. Wilkinson ed., (Chapter 11) 325-355.
- HINCKLEY T.M., BROOKS J.R., CERMAK J., CEULEMANS R., KUCERA J., MEINZER F.C., ROBERTS D.A., 1994.- Water flux in a hybrid poplar stand. *Tree Physiology*, 14, 1005-1018.
- HUMBERT J., NAJJAR G., 1992.- Influence de la forêt sur le cycle de l'eau en domaine tempéré. Une analyse de la littérature francophone. CEREG - URA 95 CNRS et Université Louis Pasteur, 85 p.
- IACOBELLI A., McCAUGHEY J.H., 1992. Stomatal conductance in a northern temperate deciduous forest : temporal and spatial patterns. *Can. J. For. Res.* vol. 23, 245-252.
- JARO Z., SITKEY J., 1996.- Relationship between forest and groundwater. FAO/IPC 20th Session, Budapest, 847-860.
- KOZLOWSKI T.T., 1982.- Water supply and tree growth. Part I : Water deficits. *Forestry Abstracts*, Vol. 43 N°2, 57-95.
- KUNZE Chr., BONNERT R., 1982.- Blattabbau in Wasserprobrn aus einem belasteten Fließgewasser. *Angew. Botanik* 56, 237-242.
- LACHAT B., 1994.- Guide de protection des berges de cours d'eau en techniques végétales. Ministère de l'Environnement, DIREN Rhône-Alpes, 143 p.
- LEDIN S., CHRISTERSSON L. (Coords.), 1996.- The Swedish energy research programme at the department of short rotation forestry, SUAS, Uppsala : Summary report prepared for the evaluation of the short-rotation forestry research. Swedish University of Agricultural Sciences, Report 56, 132 p.
- LEIBUNDGUT H., 1981.- Untersuchungen über das Verhalten von Jungpflanzen einiger Baumarten bei verschiedenem Grundwasserstand. *Schweiz. Forstwes.*, 132 5, 291-318.
- LEIBUNDGUT H., 1986.- La transpiration des peupliers de culture. Communauté Suisse du peuplier, avril 1986, 13-14.
- LIANI A., 1975.- Misure lisimetriche di evapotraspirazione in giovani piante di pioppo. *Monti e Boschi*, n°3, 11-17.

- LICHT L.A., 1994.- EcoloTree Buffers : non-point pollution control using agroforestry technology. Agroforestry and Sustainable Systems Symposium, Fort Collins, Colorado, August 7-10, 93-101.
- LICHT L.A., 1995.- Using Poplar Trees as a Landfill Cover : experiences with the Ecolotree Cap. SWANA 11th Annual Northwest Regional Solid Waste Symposium, Portland Oregon, 7p.
- LIU F., 1988.- Method of measuring and estimating transpiration water-consumption in tree. FAO/IPC 18th Session, Beijing, 5 p.
- LIU F., ZHENG S., ZANG D., 1988.- A study on relationship between water supply and growth in poplar plantation. FAO/IPC 18th Session, Beijing, 13 p.
- LIU Z., DICKMANN D.I., 1992.- Responses of two hybrid *Populus* clones to flooding, drought, and nitrogen availability. II. Gas exchange and water relations. Can. J. Bot. Vol. 71, 927-938.
- LOCKABY B.G., 1986.- Nutrient transfer associated with precipitation in plantations of eastern cottonwood (*Populus deltoides*). Forest Ecology and Management, 17, 13-24.
- MADISON M., LICHT L.A., 1994.- Land Application on Poplar Trees with the Ecolotree Buffer. Pacific Northwest Pollution Control Association, Spokane, WA, 5 p.
- MUHLE LARSEN C., 1961.- Développement des stomates de peupliers au cours d'une année sèche. Physiologia Plantarum Vol. 14, 877-889.
- NAIR D.R., BURKEN J.G., LICHT L.A., SCHNOOR J.L., 1993.- Mineralization and uptake of triazine pesticide in soil-plant systems. J. Environ. Engineer., 119 (5), 842-854.
- NIZINSKI J., SAUGIER B., 1988.- Mesures et modélisation de l'interception nette dans une futaie de chênes. Acta Oecologica / Oecologia Plantarum, Vol. 9, n° 3, 311-329.
- OSZLANYI J., 1995.- Above-ground biomass and water capacity of dominant growth forms in the poplar Robusta forest stand. Lesnictvi-Forestry, 41, (2), 83-86.
- PALLARDY S.G., KOZLOWSKI T.T., 1981.- Water relations of *Populus* clones. Ecology, 62(1), 159-169.
- PEZESHKI S.R., HINCKLEY T.M., 1982.- The stomatal response of red alder and black cottonwood to changing water status. Can. J. For. Res. vol. 12, 761-771.
- PINAY G., FABRE A., VERVIER Ph., GAZELLE F., 1992.- Control of C, N, P distribution in soils of riparian forests. Landscape Ecology vol. 6, n° 3, 121-132

RUFFINONI C., 1994.- Rôle des ripisylves dans la réduction des pollutions azotées diffuses en milieu fluvial. Thèse de Doctorat d'Ecologie, Université Paul Sabatier Toulouse, n° ordre 1866, 66 p. + annexes.

RUFFINONI C., 1996.- Contribution des ripisylves au contrôle des flux d'azote en milieu fluvial. Et. Rech. Syst. Agraires Dév., 29, 115-137.

SANCHEZ - PEREZ J.M., TREMOLIERES M., SCHNITZLER A., CARBIENER R., 1991 a.- Evolution de la qualité physico-chimique des eaux de la frange superficielle de la nappe phréatique en fonction du cycle saisonnier et des stades de succession des forêts alluviales rhénanes (*Quercus-Ulmetum minoris* Issl.24). Acta Oecologica 12 (5), 581-601

SANCHEZ - PEREZ J.M., TREMOLIERES M., CARBIENER R., 1991 b.- Une station d'épuration naturelle des phosphates et nitrates apportés par les eaux de débordement du Rhin : la forêt alluviale à frêne et orme. CR. Acad. Sci. Paris, t.312 Série III, 395-402

SCARASCIA MUGNOZZA G., VALENTINI R., PAVOLETTONI L., 1985.- Le relazioni idriche nelle piante : conoscenze teoriche ed applicazioni per la loro determinazione. Accademia italiana di scienze forestali. Firenze. Annali vol. 34, 161-178.

SCARASCIA MUGNOZZA G., SABATTI M., CAPRIOLI C., POMARE B., 1992.- Water stress effects on different clones of *Populus alba* grown in controlled conditions. FAO/IPC 19th Session, Zaragoza, Vol. 1, 558.

SCHNOOR J.L., MADISON M., 1992.- Impact of poplar tree buffers on riparian ecosystems. FAO/IPC 19th Session, Zaragoza, Vol. I, 702-721.

SCHNOOR J.L., LICHT L.A., McCUTCHEON S.C., WOLFE N.L., CARREIRA L.H., 1995.- Phytoremediation of Organic and Nutrient Contaminants. Environmental Science & Technology, Vol. 29 n° 7, 6p.

SITKEY J., .- Effect of yield increasing artificial fertilization upon underground water quality under culture Euramericana poplar stands. Erdeszeti kutatások különlenyomata, 255-259.

STRONG T., HANSEN E.A., 1991.- Response of three *Populus* species to drought. Res. Pap. NC-302. St. Paul, MN : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 9p.

TIMMONS D.R., VERRY E.S., BURWELL R.E., HOLT R.F., 1977.- Nutrient Transport in Surface Runoff and Interflow from an Aspen-Birch Forest. J. Enviro. Qual. Vol . 6 n° 2, 188-192.

TREMOLIERES M, 1979.- De quelques effets hydrobiologiques de la genèse de phytomélanines (allomélanines) dans les macérats aqueux de feuilles d'automne d'arbres forestiers. Thèse de doctorat en Biologie végétale, Université Louis pasteur Strasbourg, 201 p.

TREMOLIERES M., 1988.- Deoxygenating effect and toxicity of ground-up dried coniferous needles and deciduous leaves of canadian trees in water : a preliminary study in comparison with litter of european trees. Wat. Res. Vol. 22 n° 1, 21-28.

TREMOLIERES M, CARBIENER R., 1977.- Pollution naturelle des eaux continentales par l'effet antioxygène de la genèse des phytomélanines dans les extraits aqueux de feuilles d'automne, notamment de Peupliers. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 284 Série D, 2561-2564

TREMOLIERES M, CARBIENER R., 1978.- Mesures de l'activité antioxygène de macérats de feuilles d'automne dans les eaux de surface. Essai d'évaluation de l'impact écologique. C.R. Acad. Sc. Paris, t. 286 Série D, 1719-1722

TREMOLIERES M, CARBIENER R., 1980.- Un aspect méconnu des interactions milieu forestier - milieu aquatique : les feuilles mortes sont-elles polluantes ? Bull. Assoc. Philom. Alsace, t. 17, 56-83

TREMOLIERES M, CARBIENER R., 1981.- Aspects de l'impact de litières forestières sur des écosystèmes aquatiques. I.- *L'effet désoxygénant de systèmes polyphénoloxydases-polyphénols*. Acta Oecologica, Vol. 2, n° 3, 199-212

TREMOLIERES M, CARBIENER R., 1982.- Aspects de l'impact de litières forestières sur des écosystèmes aquatiques. II.- *Evolution à moyen et long terme de l'activité de désoxygénation - De quelques propriétés des phytomélanines formées*. Acta Oecologica, Vol. 3, n° 2, 241-257

TREMOLIERES M., CARBIENER R., 1982.- Rôle des métaux de transition (fer, cuivre, manganèse) dans la genèse des phytomélanines des feuilles sénescentes. Sciences du Sol n°2. 153-167.

TREMOLIERES M, CARBIENER R., 1985.- Quelques aspects des interactions entre litières forestières et écosystèmes aquatiques ou terrestres. Rev. Ecol. (Terre Vie), vol. 40, 435-449

VALADON A., DIOT F., 1996.- Impact biologique de peuplements naturels et artificiels de peupliers sur le milieu : une approche bibliographique. Cemagref, Division Ressources Génétiques et Plants Forestiers, 92 p.

VAN SLYCKEN J., VEREECKEN H., 1990.- Water supply from the groundwater table and the growth of poplar : a case study. Agricultural and Forest Meteorology, 50, 65-74.

WATTERS R.J., PRICE A.G., 1988.- The influence of stemflow from standing dead trees on the fluxes of some ions in a mixed deciduous forest. Can. J. For. Res. Vol. 18, 1490-1493.

WURZT A., 1955.- Action des feuilles de peuplier dans de petits bassins de pisciculture. Extrait du *Bulletin Français de Pisciculture* n° 179, 41-52

Cemagref - archive ouverte d'Irstea / Cemagref

XIE Y., WANG S., 1988.- Physiological responses of poplar leaves to water stress. FAO/IPC, 18th Session, Beijing, 19 p.

YIN W., CEULEMANS R., IMPENS I., WANG S., CHEN X., JIANG X., 1996.- Sapflow rate, stomatal resistance and photosynthetic rate of two poplar clones grown under elevated CO₂ levels. FAO/IPC 20th Session, Budapest, Vol. II, 691-697.