HAL
open science

Une strate herbacée monopoliste : quelle concurrence vis-à-vis de l'eau pour le peuplement adulte ?

R. Gobin, Philippe Balandier, Nathalie Korboulewsky, Yann Dumas, V. Seigner, C. Richter

To cite this version:

R. Gobin, Philippe Balandier, Nathalie Korboulewsky, Yann Dumas, V. Seigner, et al.. Une strate herbacée monopoliste : quelle concurrence vis-à-vis de l'eau pour le peuplement adulte ?. Rendez-vous Techniques de l'ONF, 2015, 48-49, pp.17-22. hal-01306622

HAL Id: hal-01306622

https://hal.science/hal-01306622v1

Submitted on 25 Apr 2016

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.

Une strate herbacée monopoliste : quelle concurrence vis-à-vis de l'eau pour le peuplement adulte ?

L'adaptation des forêts aux changements climatiques est un enjeu crucial pour l'avenir. Sachant que, dans bien des cas, il faudra faire face à un problème de disponibilité en eau, une des stratégies consisterait à diminuer la densité des peuplements forestiers pour limiter le stress hydrique. Mais si, profitant de la réduction du couvert arboré, la strate herbacée explosait et exacerbait la concurrence ? Où placer le curseur ? Deux expérimentations d'Irstea donnent quelques indications pour les espèces du sous-bois dites monopolistes.

Dans un contexte de changements climatiques, avec une augmentation généralisée des températures et une réduction de la pluviométrie dans bien des régions, la disponibilité de la ressource en eau devient un paramètre essentiel pour la productivité et la stabilité d'un peuplement. Or les arbres adultes ne sont pas les seuls utilisateurs de cette ressource. Les écosystèmes forestiers ont une structure verticale où il est possible de distinguer plusieurs strates et où la strate herbacée, notamment, tient une place non négligeable. Définie comme la végétation dont la hauteur est inférieure à deux mètres, cette strate atteint en moyenne un recouvrement supérieur à 70 % de la surface de sol dans 36 % des points de l'inventaire forestier (32725 points, © IGN 2014) et même dans 71 % des points sous pin maritime. Dans certains cas, elle est dominée par une ou quelques espèces dites monopolistes en raison de leur forte capacité à accaparer l'espace et les ressources du milieu. Quelles sont alors la consommation en eau et la réponse physiologique face à un stress hydrique d'une strate herbacée monopoliste ? Comment limiter son impact sur la ressource hydrique pour la strate arborée ?

Pour répondre à ces problématiques, nous avons installé deux expérimentations. La première, en forêt domaniale d'Orléans dans des peuplements adultes purs de chênes sessiles, a consisté à suivre la teneur en eau du sol et les conditions microclimatiques le long d'un gradient (20 dispositifs) de densité foliaire arborée en présence ou en absence (désherbage) de la strate herbacée (photo 1).

Centre Irstea, Nogent-sur-Vernisson

1 – Exemple d'un dispositif installé en forêt domaniale d'Orléans dans un peuplement pur de chêne sessile
Il est composé de deux placettes dont l'une est colonisée par un tapis de molinie et l'autre est désherbée pour mesurer l'effet de la strate herbacée.

Le travail a permis de déterminer la contribution de cette strate herbacée dans la consommation en eau du peuplement. La seconde expérimentation en conditions semi-contrôlées a permis de caractériser finement la transpiration de quatre espèces réputées monopolistes de nos sous-bois : la fougère aigle, la callune, la ronce et la molinie (photo 2). Les quatre espèces ont été cultivées en pot sous différentes modalités de disponibilité en eau du sol.

La contribution de la strate herbacée dans le bilan hydrique

La strate herbacée contribue au même titre que la strate arborée au bilan hydrique (encadré 1) d'un peuplement à travers sa consommation en eau et l'interception des pluies. Ainsi, la strate herbacée joue un rôle sur la ressource hydrique avec potentiellement des conséquences pour la croissance et l'état sanitaire des arbres.

Contribution aux flux hydriques entrants

L'interception des pluies par la végétation limite le rechargement de la ressource hydrique du sol, l'eau interceptée par les feuilles étant directement évaporée. Ce phénomène, bien connu et quantifié pour de nombreuses essences forestières (Barbier *et al.*, 2009), reste méconnu en ce qui concerne les espèces de la strate herbacée. Les quelques chiffres disponibles indiquent par exemple que la fougère aigle intercepterait 12 % des pluies incidentes (Gash and Stewart, 1977) et un couvert de graminée 4-5 % (Schnock, 1970 *in* Aussenac, 2000). Les mesures que nous avons effectuées en forêt domaniale d'Orléans montrent que pour des pluies incidentes d'intensité inférieure à 8 mm.h^{-1} (pluie faible, Météo France), l'interception est de 37 % par le chêne sessile et de 31 % par la fougère aigle à surface foliaire égale (LAI de 3 ; encadré 2). Cependant, une partie de ces pluies interceptées peut s'écouler le long des troncs et tiges de fougère aigle et atteindre le sol. À titre d'exemple, l'écoulement facilité le long des troncs des arbres décidus représente 5,4 % des pluies incidentes sur l'ensemble de la saison de végétation (Barbier *et al.*, 2009). Notre système de mesure de l'interception des pluies donne une indication de la proportion des pluies qui n'atteignent pas directement le sol, il ne nous permet pas de distinguer les pluies s'écoulant ensuite le long des troncs et tiges de l'interception nette des pluies (pluie n'arrivant jamais au sol).

Contribution aux flux hydriques sortants

D'une manière générale, la présence de la strate herbacée accentue significativement la diminution du stock d'eau disponible dans le sol. Sur les vingt dispositifs installés en forêt domaniale d'Orléans, lorsque la strate herbacée est supprimée, la teneur en eau du sol à 15 centimètres de

Centre Irstea, Nogent-sur-Vernisson

2 – Expérimentation en conditions semi-contrôlées pour suivre et mesurer la transpiration des quatre espèces étudiées

1 – Bilan hydrique

Le bilan hydrique correspond à l'évaluation du volume d'eau du sol disponible pour les plantes d'un écosystème résultant des flux d'eau entrants et des flux d'eau sortants. Les flux entrants sont principalement la pluviométrie mais aussi la montée de nappe phréatique. Les flux sortants sont l'évaporation du sol, la transpiration des végétaux, le drainage et le ruissellement. La pluviométrie peut être à la fois un flux entrant et sortant. Une partie de la pluie incidente atteint le sol directement ou indirectement via l'écoulement facilité le long des végétaux (flux entrant). À l'inverse, une seconde partie des pluies est interceptée sur le feuillage et les tiges puis évaporée (flux sortant). Le bilan hydrique se calcule comme la différence entre ces flux entrants et sortants par rapport à un niveau initial d'eau contenu dans le sol. Le bilan hydrique peut se modéliser à l'aide de données climatiques et pédologiques ou être mesuré directement à l'aide de sonde d'humidité du sol à un instant t, par exemple.

2 – Indice foliaire (LAI)

La densité d'un peuplement peut être appréciée de différentes manières telles que la surface terrière, le nombre de tiges par hectare, etc. mais aussi par le LAI (Leaf Area Index en anglais, Indice Foliaire en français). Cette notion correspond au rapport entre la somme de la surface (prise d'un seul côté) de toutes les feuilles de la strate arborée et la surface de sol occupée par le peuplement (en m² de feuilles par m² de sol, donc sans dimension). Si toutes les feuilles étaient horizontales et ne se chevauchaient pas, un LAI de 1 signifierait donc que le sol serait virtuellement « recouvert » en totalité par une couche de feuilles. Le LAI peut être mesuré directement à l'aide de bacs récupérateurs de litière d'une surface connue ou de manière indirecte avec des photographies hémisphériques et des capteurs de lumière, par exemple.

profondeur décroît 1,3 fois moins vite qu'en présence de la strate herbacée en fin d'été (Août-Septembre, période généralement la plus sèche en forêt domaniale d'Orléans). Par ailleurs, nos résultats montrent un prélèvement préférentiel de la ressource en eau du sol jusqu'à 50 cm de profondeur pour la fougère aigle contre 15 cm pour un couvert de molinie. Cela peut s'expliquer à la fois par la capacité de prospection racinaire différente des deux espèces (réseau de rhizome à deux étages pour la fougère aigle et fasciculé depuis la surface pour la molinie) et par les caractéristiques stationnelles différentes des peuplements se développant sur ptéridaie ou moliniaie. En effet, les profils de sol de la forêt d'Orléans se caractérisent par la différenciation d'une formation sableuse en surface et d'une formation argileuse en profondeur (planosol). Sur nos dispositifs, l'apparition de la formation argileuse est en moyenne à 65 cm de profondeur pour les peuplements colonisés par la fougère aigle contre 38 cm de profondeur pour les peuplements colonisés par la molinie.

Pendant la saison de végétation, la strate herbacée contribue en moyenne pour un tiers à l'évapotranspiration totale du peuplement (Gobin, 2014). Selon certains auteurs, cette contribution est ponctuellement plus élevée avant la fermeture de la canopée par le développement complet des feuilles (Vincke and Thiry, 2008; Iida *et al.*, 2009) et en période de sècheresse où des cas avérés ont montré que la transpiration de la strate herbacée continue alors que celle des arbres est déjà stoppée (Roberts *et al.*, 1980; Hamada *et al.*, 2004). Par la suite, le stress hydrique pour les arbres pourrait être à la fois accentué et plus précoce en présence d'une strate herbacée.

Facteurs influençant la consommation en eau de la strate herbacée

Comme pour tout être vivant, la transpiration des plantes résulte de phénomènes physiques impliquant notamment le rayonnement, la température, l'humidité relative de l'air et le vent. L'ensemble est résumé par le terme « demande climatique » qui traduit le fait que plus le rayonnement, la température, la vitesse du vent sont élevés et l'humidité relative de l'air faible, et plus la transpiration des plantes est potentiellement élevée. Cette demande peut s'exprimer par une variable condensée, le déficit de saturation de l'air en vapeur d'eau (VPD) qui est fonction de la température (et donc du rayonnement) et de l'humidité relative de l'air.

La demande climatique pour la strate herbacée est conditionnée par les conditions microclimatiques du sous-bois qui sont elles-mêmes contrôlées par la canopée (Aussenac, 2000) (Figure 1). Selon l'essence, la structure du peuplement et la densité de la canopée, les ressources disponibles (lumière, pluviométrie) dans le sous-bois sont différentes. Lorsque la densité de la canopée, appréciée par l'indice foliaire (LAI, encadré 2), diminue, l'effet tampon de la canopée sur les conditions atmosphériques dans le sous-bois diminue également ce qui se traduit par une demande climatique plus élevée (figure 1). En parallèle, la disponibilité accrue des ressources en sous-bois favorise le développement de la strate herbacée, notamment d'espèces monopolistes telles que fougère aigle, molinie, callune ou ronce pour la forêt domaniale d'Orléans (Gaudio *et al.*, 2011b). La combinaison des deux conduit à une augmentation de la consommation en eau de la strate herbacée aux faibles densités de la canopée (figure 2). En effet, la consommation d'un tapis de molinie est multipliée par 3,3 entre une chênaie avec un LAI de 6 et une autre avec un LAI de 3.

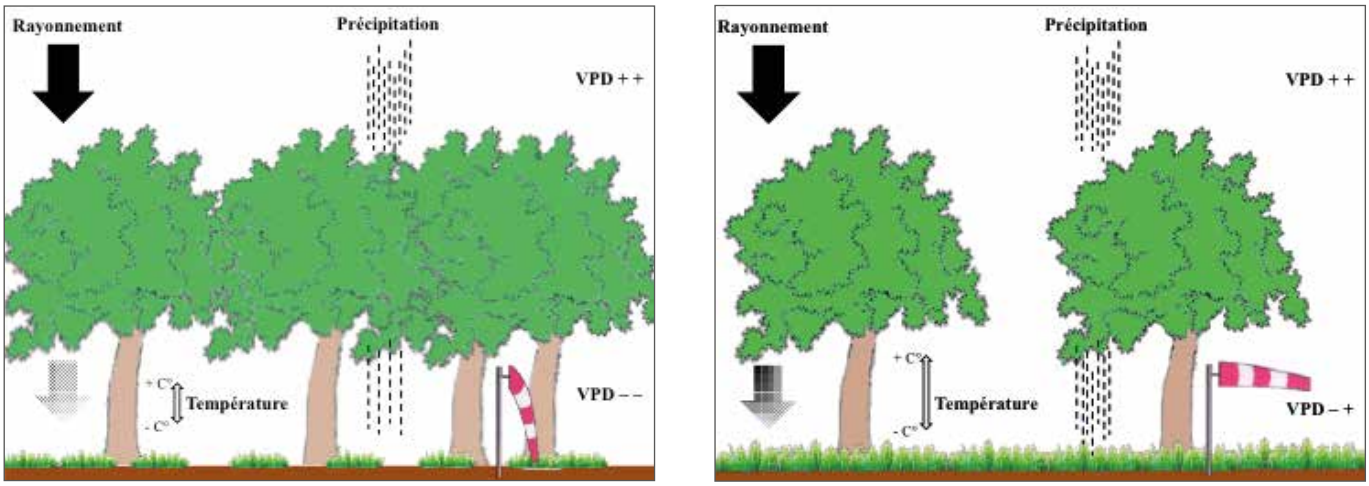

Fig. 1 : contrôle des conditions microclimatiques et de la demande climatique (VPD) dans le sous-bois par une canopée des arbres dense (gauche) et plus éparse (droite)

Comportement de quatre espèces de la strate herbacée sous un stress hydrique

Les différences entre espèces de la strate herbacée sont de deux ordres : leur consommation en eau journalière, estimée par l'évapotranspiration (figure 2), et leur stratégie en période de stress hydrique. Le stress hydrique subi par une plante peut-être lié à une disponibilité limitée de la ressource en eau du sol, d'une part, ou à une demande climatique trop élevée d'autre part et que la plante ne peut plus étancher.

Un comportement différent de celui des arbres

La régulation stomatique correspond à un contrôle de la transpiration des plantes dépendant de l'espèce et de sa sensibilité à un stress hydrique. Ce phénomène implique la fermeture des stomates des plantes lorsque la disponibilité en eau se réduit. Or, dans la littérature, il est souvent mentionné une régulation stomatique de la strate herbacée plus faible que celle de la strate arborée, notamment pour des peuplements du genre *Pinus* (Roberts *et al.*, 1984 ; Jarosz *et al.*, 2008). Cela signifie que la strate herbacée continue de consommer de l'eau alors que les arbres contrôlent plus précocement leur transpiration sous un stress hydrique.

Un comportement différent entre espèces de la strate herbacée

La sensibilité de la strate herbacée à un stress hydrique dépend de l'identité des espèces qui la composent. D'une manière générale, nos résultats montrent que les quatre espèces étudiées n'arrêtent pas totalement leur transpiration, même sous des stress hydriques importants, mais des différences entre espèces sont notables. Lorsque la ressource en eau du sol devient limitante (en-dessous de 40 % de la réserve utile en eau, RU), la molinie et la ronce divisent leur transpiration par trois, la fougère aigle par deux, mais la callune seulement par 1,6. De même, lorsque

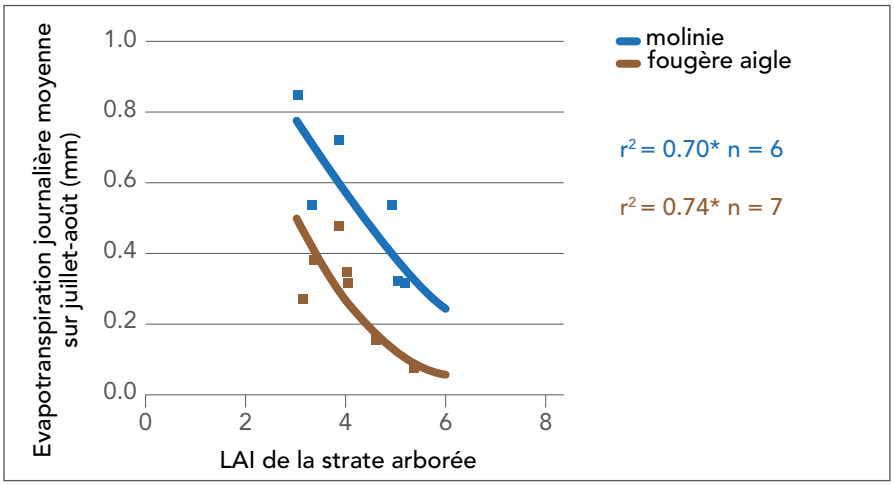

Fig. 2 : évapotranspiration journalière estivale (moyenne sur Juillet-Août) d'un tapis continu de molinie (trait bleu) ou de fougère aigle (trait orange) pour un sol bien alimenté en eau selon la densité du couvert (LAI) des peuplements de chêne sessile en forêt domaniale d'Orléans

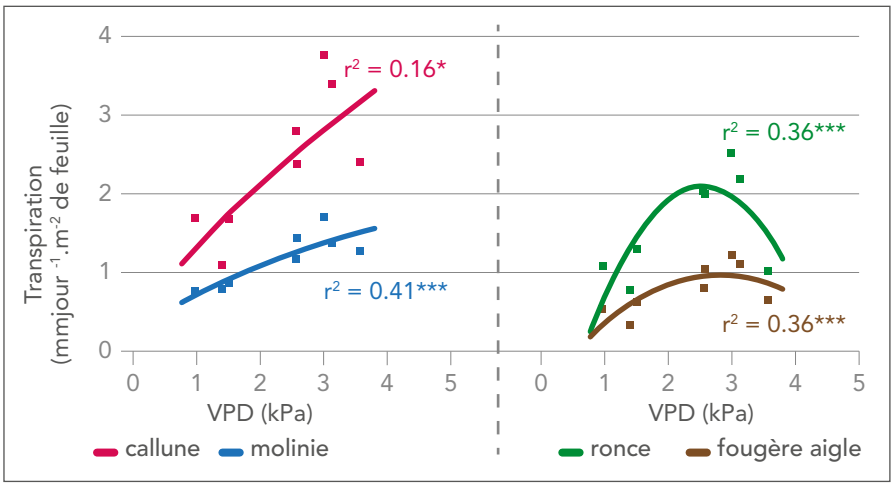

Fig. 3 : transpiration de la molinie et de la callune (à gauche), de la fougère aigle et de la ronce (à droite) en réponse à l'augmentation de la demande climatique (VPD) dans des conditions non limitantes d'alimentation en eau et sous un éclairement relatif de 70 %

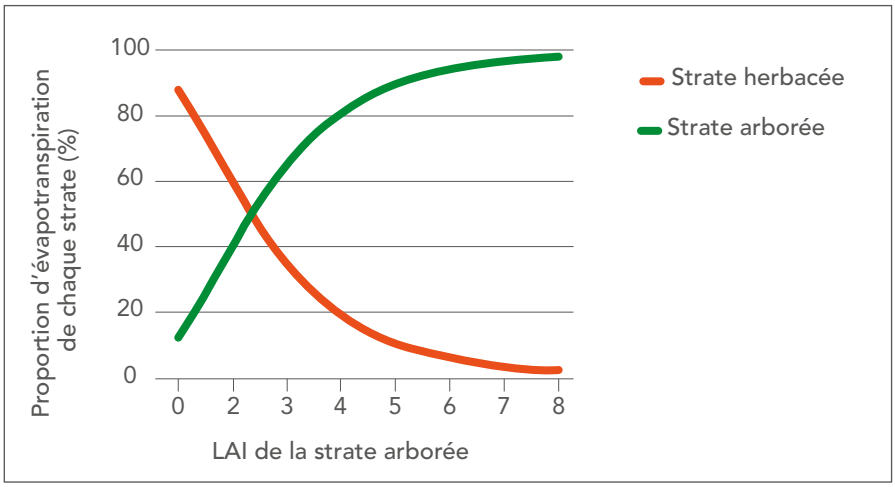

Fig. 4 : évapotranspiration relative de la strate herbacée et de la strate arborée en fonction du LAI de la strate arborée

la demande climatique devient très élevée en condition hydrique non limitante, la fougère aigle et la ronce réduisent leur transpiration contrairement à la callune et à la molinie dont la transpiration continue d'augmenter sous l'effet de la demande climatique croissante (figure 3). Par ailleurs, la fougère aigle et la molinie peuvent réguler leur transpiration par la réduction de leur surface transpirante : sous un stress hydrique, la molinie enroule ses feuilles et la fougère aigle entre en senescence précoce. Lorsque l'épisode de stress hydrique (hors stress hydrique tardif) est fini, la fougère aigle est capable de produire de nouvelles frondes.

Les quatre espèces adoptent donc des stratégies plus ou moins conservatrices de la ressource en eau. La callune présente la stratégie la plus dépensière de la ressource hydrique avec une faible régulation de sa transpiration. Selon l'espèce qui compose le sous-bois, les conséquences pour le peuplement lors d'un stress hydrique seront différentes.

Quelle gestion pour préserver la ressource hydrique ?

Dans la mesure où on s'attend à des problèmes accrus de ressource en eau dans les prochaines décennies, au moins dans certaines régions métropolitaines, une des orientations sylvicoles consisterait à réduire le nombre de tiges par hectare de la strate arborée pour diminuer la consommation en eau du peuplement (Spiecker, 2003 ; van der Maaten, 2013). Cependant, nos résultats montrent que la consommation en eau de la strate herbacée, lorsqu'elle est présente, augmente avec la diminution du LAI des arbres, compromettant ainsi le bénéfice de la réduction de la densité des arbres. Mais, aussi bien l'analyse de la bibliographie (Gobin, 2014) que nos résultats en forêt domaniale d'Orléans montrent l'existence d'une valeur seuil de densité du peuplement en dessous de laquelle la consommation en eau de la strate herbacée augmente fortement : cette valeur seuil du LAI est d'environ 2-4 pour le chêne sessile en forêt d'Orléans (voir aussi encadré 3). Ce phénomène est principalement lié à une forte augmentation de la demande climatique (rayonnement notamment) dans le sous-bois et non à l'augmentation du couvert de la strate herbacée. À ce niveau d'éclairement (30-45 % d'éclairement relatif dans le sous-bois pour les peuplements de chênes sessiles étudiés), le recouvrement de la strate herbacée est déjà maxi-

3 – Utilisation de l'indice foliaire (LAI) en gestion ?

(Claudine Richter, ONF)

La réduction de la densité des peuplements forestiers fait partie des solutions en cours d'étude pour l'adaptation des peuplements au stress hydrique (sécheresse estivale).

Le travail présenté, dans le cas de la chênaie acidiphile plus ou moins hydromorphe en forêt d'Orléans, montre que la marge d'action possible est loin d'être évidente compte tenu de la consommation en eau de la strate herbacée, dont le développement est lié à la densité du couvert arboré (mesurée par le LAI). Dans ces chênaies, Irstea a prospecté une gamme de LAI large de 2,4 (situation « extrême » de petites trouées) jusqu'à 6,5 pour des valeurs de surface terrière d'environ 10 à 28 m²/ha. Si on se réfère à la plage de valeur seuil de LAI de 2 à 4 établie dans l'étude, cela suggère qu'il est possible, au-dessus de ce seuil, de piloter le couvert pour limiter les risques de déficit hydrique. D'après les relations établies par Balandier *et al.* (2006) entre surface terrière et lumière pour le chêne, cette plage seuil de LAI correspondrait à une plage de surface terrière comprise entre 8 et 18 m². Cela signifierait qu'au-dessus de 20 m² de surface terrière, on contrôlerait l'effet de la végétation. Le guide ONF des sylvicultures des chênaies atlantiques, qui préconise chez les peuplements adultes un capital sur pied de l'ordre de 20 à 23 m² en fertilité 3, aurait déjà quasiment utilisé la marge d'adaptation… Cependant ces estimations restent à très gros grain et nécessitent d'être prudent dans les interprétations sylvicoles.

Plus généralement, considérations sur l'intérêt du LAI pour la gestion

Les mesures d'indice foliaire sont pertinentes en recherche, le LAI étant un paramètre intégrateur du fonctionnement écophysiologique d'un peuplement (Bréda *et al.*, 2002) ; elles sont donc particulièrement intéressantes eu égard aux changements climatiques. Mais elles restent lourdes et difficiles à mettre en œuvre pour le gestionnaire. D'où le besoin de disposer de relations entre LAI du couvert arboré et caractéristiques dendrométriques des peuplements mesurables en gestion (âge, surface terrière, nombre de tiges/ha…) pour permettre des interprétations sylvicoles. Or en 2013, un groupe de travail du RMT AFORCE* (groupe sur la gestion de l'eau dans la sylviculture des peuplements existants) a dressé ce constat : de telles relations ne sont encore disponibles que pour des cas bien trop restreints et, surtout, ni leur robustesse ni leur généricité ne sont éprouvées.

Le travail est en effet ardu car le LAI varie non seulement entre espèces et types de peuplements mais aussi, dans une même parcelle, au cours de l'année et entre les années (selon les coupes, l'état sanitaire…), et de manière non linéaire par rapport au nombre de tiges ou à la surface terrière. Un nouveau projet de recherche** va analyser un jeu de données de LAI acquises récemment par le RMT AFORCE sur 33 dispositifs de chênes ou de douglas issus de différents réseaux expérimentaux pluri-organismes, chacun étudiant des modalités sylvicoles contrastés de futaie régulière. L'objectif est de préciser dans quelles circonstances les relations statistiques entre LAI et grandeurs dendrométriques peuvent être utilisées, avec quelle précision ou corrections.

** Réseau mixte technologique « Adaptation des forêts au changement climatique », associant des établissements de recherche, formation et gestion forestière (dont l'ONF) http://www.reseau-aforce.fr/*
*** Le projet IFASYL, financé par le Labex Arbre (appel 2015) et porté par Nathalie Bréda (INRA UMR Écologie et Écophysiologie Forestières)*

mal pour les espèces considérées (Gaudio *et al.*, 2011a). À l'inverse, tant que le LAI des arbres reste supérieur à 2-4, la consommation en eau de la strate herbacée est limitée et la diminution du nombre d'arbres sur pied demeure bénéfique (figure 4).

En conclusion, ces résultats montrent la nécessité de considérer la végétation du sous-bois dans la gestion sylvicole, notamment lorsque la ressource hydrique est limitante et dans la perspective des changements de climat. Ainsi, la réduction de la densité de la strate arborée doit être un compromis entre la réduction de la surface foliaire des arbres pour réduire l'évapotranspiration globale de l'écosystème forestier, et le maintien d'une densité suffisante de la strate arborée pour limiter le développement et la transpiration de la strate herbacée.

Rémy Gobin
Philippe Balandier
Nathalie Korboulewsky
Yann Dumas
Vincent Seigner
Irstea, Centre de Nogent-sur-Vernisson
UR Écosystèmes Forestiers (EFNO)
remy.gobin@irstea.fr

Claudine Richter
ONF, département RDI

Remerciements

Ces travaux ont été réalisés avec le soutien financier de la région Centre et de l'Office national des forêts (département Recherche, Développement et Innovation) et la mise à disposition de parcelles en forêt domaniale d'Orléans.

Bibliographie

Aussenac G., 2000. Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. Annals of Forest Science vol 57, pp. 287-301

Balandier P., Sonohat G., Sinoquet H., Varlet-Grancher C., Dumas Y, 2006. Characterisation, prediction and relationships between different wavebands of solar radiation transmitted in the understorey of even-aged oak (Quercus petraea, Q. robur) stands. Trees, vol 20/3 pp. 363-370

Barbier S., Balandier P., Gosselin F., 2009. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. Annals of Forest Science vol 66, pp. 602-602

Bréda N., Soudani K., Bergonzini J. C., 2002. Mesure de l'indice foliaire en forêt. GIP-ECOFOR ed., ISBN 2-914770-02-2

Gash J.H.C., Stewart J.B., 1977. The evaporation from Thetford Forest during 1975. J. Hydrol. 35, 385-396.

Gaudio N., Balandier P., Dumas Y., Ginisty C., 2011a. Growth and morphology of three forest understorey species (Calluna vulgaris, Molinia caerulea and Pteridium aquilinum) according to light availability. Forest Ecology and Management vol 261, pp. 489-498

Gaudio N., Balandier P., Dumas Y., Ginisty C., 2011b. Régénération naturelle du pin sylvestre sous couvert : contrainte de la végétation monopoliste de sous-bois en milieu acide. Rendez-vous techniques ONF n° 33-34, pp. 18-24

Gobin R., 2014. Contribution relative de la végétation du sous-bois dans la consommation en eau des placettes forestières soumises aux changements de climat et de pratiques. In. thèse de doctorat, Université d'Orléans, Irstea Nogent-sur-Vernisson, France, 148 p.

Hamada S., Ohta T., Hiyama T., Kuwada T., Takahashi A., Maximov T.C., 2004. Hydrometeorological behaviour of pine and larch forests in eastern Siberia. Hydrological Processes vol 18, pp. 23-39

Iida S.i., Ohta T., Matsumoto K., Nakai T., Kuwada T., Kononov A.V., Maximov T.C., van der Molen M.K., Dolman H., Tanaka H., Yabuki H., 2009. Evapotranspiration from understory vegetation in an eastern Siberian boreal larch forest. Agricultural and Forest Meteorology, vol 149, pp. 1129-1139

Jarosz N., Brunet Y., Lamaud E., Irvine M., Bonnefond J.-M., Loustau D., 2008. Carbon dioxide and energy flux partitioning between the understorey and the overstorey of a maritime pine forest during a year with reduced soil water availability. Agricultural and Forest Meteorology, vol. 148, pp. 1508-1523

Roberts J., Pymar C.F., Wallace J.S., Pitman R.M., 1980. Seasonal Changes in Leaf Area, Stomatal and Canopy Conductances and Transpiration from Bracken Below a Forest Canopy. Journal of Applied Ecology, vol 17, pp. 409-422

Roberts J., Wallace J.S., Pitman R.M., 1984. Factors Affecting Stomatal Conductance of Bracken Below a Forest Canopy. Journal of Applied Ecology, vol 21, pp. 643-655

Spiecker H., 2003. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. Journal of Environmental Management, vol 67, pp. 55-65

van der Maaten E., 2013. Thinning prolongs growth duration of European beech (Fagus sylvatica L.) across a valley in southwestern Germany. Forest Ecology and Management vol 306, pp. 135-141.

Vincke C., Thiry Y., 2008. Water table is a relevant source for water uptake by a Scots pine (*Pinus* sylvestris L.) stand: Evidences from continuous evapotranspiration and water table monitoring. Agricultural and Forest Meteorology, vol 148, pp. 1419-1432