LA NUTRITION MINÉRALE DE L'ÉPICÉA COMMUN (*PICEA EXCELSA* LINK.) EN SOLS CARBONATÉS ET EN SOLS DÉCARBONATÉS

ESSAI SUR LE COMPORTEMENT DU CALCIUM ET DU MANGANÈSE

F. LE TACON et C. MILLIER

avec la collaboration technique de Maryse BITSCH, D. BOUCHARD,
Françoise GEORGES, A. PIASTRA et Danielle SALMON

*Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation,
Station de Biométrie,*

*Centre national de Recherches forestières, 54 - Nancy
Institut national de la Recherche agronomique*

RESUME

Par l'étude de la nutrition d'une quarantaine de peuplements d'épicéas sur les plateaux calcaires de l'est de la France, nous avons essayé de déterminer l'influence du calcaire sur la composition minérale des aiguilles de cette essence réputée calcifuge.

Seuls trois éléments: le manganèse, le calcium et l'azote présentent des différences significatives entre peuplements situés sur sols décarbonatés et ceux situés sur sols carbonatés.

Par analyse canonique nous avons recherché la meilleure discrimination possible entre les deux types de peuplement. La meilleure discrimination a été obtenue dans un plan en utilisant d'une part une composante faisant intervenir le manganèse et le calcium avec des signes opposés et d'autre part une composante faisant intervenir uniquement l'azote.

La disponibilité en calcium du sol est toujours suffisante même en sol entièrement décarbonaté pour amener le niveau de nutrition de l'épicéa en calcium à un niveau élevé. Lorsque la disponibilité en calcium du sol augmente, la teneur en calcium des aiguilles n'augmente que faiblement, même lorsque le sol devient entièrement carbonaté.

Par contre le niveau de nutrition en manganèse présente de fortes variations. En sol décarbonaté la teneur en manganèse des aiguilles diminue considérablement lorsque la disponibilité du sol en calcium augmente. Il semblerait qu'il existe un antagonisme calcium manganèse au niveau de l'absorption. En sol carbonaté le niveau de nutrition en manganèse de l'épicéa est toujours très bas, souvent au-dessous de seuil de carence, en raison de la rétrogradation du manganèse assimilable et peut-être de l'antagonisme qui semblerait exister entre calcium et manganèse.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'une étude plus importante ayant pour but de déterminer l'influence des facteurs écologiques, essentiellement les caractéristiques du sol, sur la croissance de trois essences, l'Epicéa commun (*Picea excelsa*), le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra*, s. sp. *Nigricans*) et le Hêtre (*Fagus sylvatica*) sur les plateaux calcaires de l'est de la France, nous avons cherché à étudier le niveau de nutrition d'une de ces trois essences, réputée calcifuge ⁽¹⁾, l'Epicéa, en essayant de relier ce niveau de nutrition à un critère très simple, l'absence ou la présence de calcaire dans le profil dès la surface.

Ultérieurement, nous nous attacherons à relier les caractéristiques de nutrition de l'Epicéa à l'ensemble des caractéristiques du milieu. Mais les observations que nous avons pu déjà effectuer en essayant d'interpréter les données en fonction d'un facteur très simple étant déjà satisfaisantes, il nous a semblé intéressant de publier ces premiers résultats.

Il faut toutefois remarquer que nous ne nous sommes pas placés dans des conditions expérimentales et que si nous pouvons facilement « contrôler » un facteur, c'est-à-dire l'absence ou la présence de calcaire dès la surface, tous les autres facteurs sont sujets à des variations non contrôlables. Il est évident que, dans ces conditions, nos résultats ne seront pas aussi rigoureux que si nous avions travaillé en milieu défini en ne faisant varier qu'un seul facteur.

Mais, d'un autre côté, la présence de calcaire dans un sol induit un grand nombre de phénomènes secondaires qui influent sur la nutrition et dont on ne tient pas compte lorsque l'on travaille en milieu contrôlé et simplifié.

En utilisant une méthode de terrain, nous pouvons obtenir une vue complète et réelle des problèmes de nutrition posés par la présence de calcaire, mais sans que nous puissions aller au fond des phénomènes.

Par contre, en milieu simplifié et bien contrôlé, il est possible d'aller très loin dans l'analyse d'un processus, mais on ne peut avoir qu'une vue très partielle du problème. Or, ce problème des plantes calcifuges et calcicoles est très complexe et ne met pas en jeu uniquement des différences de comportement vis-à-vis du calcaire et du calcium. En travaillant sur le terrain, donc sur un milieu complexe, mais en utilisant des méthodes de dépouillement des résultats assez élaborées, nous pensons pouvoir aborder la question sous un « éclairage » intéressant.

Soulignons, d'autre part, que, en dehors de l'intérêt théorique qu'une telle étude peut avoir, les retombées pratiques ne seront pas négligeables. L'emploi de résineux en zone calcaire pose de nombreux problèmes. Il est, en effet, admis, contrairement à ce que l'on observe pour la plupart des plantes cultivées, que les conditions optimales de croissance de la majorité des essences résineuses se situent à un pH nettement inférieur à la neutralité (pH 5 à 5,5). La saturation du complexe absorbant et la présence de calcaire dans le sol induisent des désordres de nutrition que l'on ne pourra espérer corriger efficacement que lorsqu'ils seront mieux connus.

(1) Le caractère calcifuge de l'Epicéa sera discuté et défini dans un prochain article.

I. — LE MILIEU

Les formations calcaires du secondaire occupent une énorme surface dans l'est de la France. Elles s'échelonnent du Muschelkalk au Crétacé. En fait, deux groupes d'étages constituent 80 % des affleurements calcaires : ce sont le Jurassique moyen (Bajocien et Bathonien) et le Jurassique supérieur (Argovien, Rauracien, Séquanien et Portlandien).

Nous nous sommes limités à ces deux grandes séries calcaires qui intéressent une dizaine de départements et, d'après une étude de la Société d'Aménagement des friches de l'Est, près de 2 millions d'hectares de forêt. Ces deux grandes séries calcaires forment deux auréoles concentriques s'appuyant, au nord sur le massif primaire ardennais, et au sud sur le Morvan. Les peuplements d'épicéas que nous avons étudiés s'échelonnent de Verdun (Meuse) au nord à Montbard (Côte-d'Or) au sud.

Malgré les différences de latitude entre ces deux points, le climat ne semble pas présenter une trop grande hétérogénéité. Il est de type semi-continental, avec une certaine atténuation de ce caractère continental en Côte-d'Or. La pluviosité annuelle varie de 750 mm à 1 000 mm et l'altitude est comprise entre 200 et 440 m.

II. — METHODES DE TRAVAIL

2.1. — Echantillonnage

Nous avons installé des microplacettes dans 44 peuplements d'épicéas, d'âge compris entre 35 et 50 ans.

Ces microplacettes ont été choisies de façon à couvrir une importante gamme de sols dont le facteur essentiel de variation est la teneur en calcaire total. En effet, les affleurements de roches calcaires jurassiques sont en partie recouverts par des argiles de décarbonatation, par des limons éoliens, ou même, par des sables provenant du remaniement du Valanginien. Quand cette couverture superficielle existe, les sols sont dépourvus de calcaire et peuvent même être très acides. La teneur en calcaire total des sols de notre échantillon varie de 0 à 50 % en surface et corrélativement, le pH des horizons A_1 varie de 4,5 à 8,3. Sur ces 44 placettes, 21 sont situées sur des sols décarbonatés en partie ou totalement, et 23 sur des sols entièrement carbonatés.

Dans chacun de ces peuplements, nous avons choisi 5 arbres de l'étage dominant. Sur tous ces arbres, nous avons prélevé, au cours de l'hiver 1967-1968, des aiguilles de l'année dans le tiers supérieur de la cime.

2.2. — Méthodes d'analyses

Sur chacun des prélèvements, nous avons effectué une analyse totale des éléments suivants : N, P_2O_5 , K, Ca, Mg, Fe et Mn, après séchage à l'étuve à 65° pendant 24 heures, broyage et attaque à l'acide sulfurique et l'eau oxygénée.

L'azote a été dosé par distillation au micro-Kjeldahl Parnas-Wagner, le phosphore par colorimétrie au molybdate d'ammonium avec réduction au chlorure stanneux, le potassium et le calcium ont été dosés par spectrophotométrie de flamme, le magnésium par colorimétrie au jaune de titane, le fer par colorimétrie au sulfocyanure d'ammonium, enfin le manganèse par colorimétrie après oxydation de l'ion Mn^{++} en MnO_4^- par le périodate de potassium.

Nous avons de plus, pour chaque échantillon, déterminé la teneur en eau des aiguilles. Cette dernière détermination a été effectuée de façon assez grossière. En effet, les échantillons

ont été prélevés à une époque où il était impossible d'éviter les jours de pluie, de neige ou de gel. De ce fait, il était difficile d'éliminer parfaitement par séchage entre des feuilles de buvard, ou par grattage dans le cas du givre, l'eau présente à la surface des aiguilles lors de la mise en sachet.

2.3. — Méthodes d'interprétation

Il s'agit tout d'abord de déterminer globalement si ces 44 placettes diffèrent entre elles par les niveaux des divers éléments dosés et de déterminer quels éléments différencient le mieux ces placettes.

Nous avons ensuite essayé de définir par quels éléments ou combinaisons d'éléments la nutrition de l'*Epicea* est différente en sol calcaire et en sol décarbonaté.

Nous avons en premier lieu utilisé un procédé simple en comparant les moyennes des deux types de placettes. Nous avons ensuite utilisé une analyse canonique qui a été menée de la manière suivante :

Par une analyse simple de la variance, nous testons d'abord l'hypothèse d'égalité ou de non égalité des moyennes à l'aide du test F (numérateur variance interpeuplement, dénominateur variance intrapeuplement).

En corollaire à cette première analyse à un facteur contrôlé, nous obtenons également les matrices des coefficients de corrélation intrapeuplement et interpeuplement. A partir de ces matrices, nous recherchons des combinaisons de facteurs initiaux appelées composantes canoniques. Ces combinaisons sont linéaires et indépendantes entre elles. Elles sont calculées de façon à ce que les points moyens des 44 peuplements soient discriminés au maximum suivant des directions de l'espace ou axes canoniques, chaque axe canonique portant une composante.

Nous pouvons calculer le pouvoir discriminatoire de chacune des composantes et déterminer l'importance relative des différents facteurs initiaux entrant dans chaque composante.

Pour chaque placette, nous avons ensuite calculé la valeur des différentes composantes canoniques. A partir de ces valeurs, nous avons recherché, soit dans un espace à 8 dimensions, soit dans des sous-espaces à deux dimensions, l'image des points qui nous donne la meilleure discrimination en fonction d'un seul facteur du milieu : la présence ou l'absence de calcaire dans le profil dès la surface.

Nous voyons ainsi l'intérêt d'une telle analyse discriminante à plusieurs populations, couplée avec des méthodes de classement dans différents plans ou espaces. Cette méthode nous permet de porter un jugement d'ensemble et non plus un jugement fractionné, caractère par caractère.

III. — JUGEMENT DE LA NUTRITION EN VALEUR ABSOLUE

Il est intéressant de comparer les valeurs moyennes, maximales et minimales, de la composition foliaire de nos microplacettes aux valeurs optimales et aux seuils de carence généralement admis pour les résineux. Voyons tout d'abord les trois éléments majeurs : azote, phosphore et potassium.

La teneur moyenne de l'azote dans les aiguilles est très nettement au-dessous de la valeur optimale (1,35 contre 1,8 à 2 %). Seules les valeurs extrêmes maximales se rapprochent de l'optimum. Quant aux valeurs minimales, elles descendent à un niveau extraordinairement bas, très en-dessous du seuil de carence.

La teneur moyenne (0,378 %) en phosphore que nous avons observée est voisine de l'optimum (0,35 à 0,40 %). Les valeurs maximales dépassent très nettement l'optimum alors que les valeurs minimales atteignent le seuil de carence.

La teneur moyenne en potassium est très nettement au-dessus de l'optimum et les valeurs minimales n'atteignent pas le seuil de carence. Globalement, nous pouvons donc

dire que la nutrition de l'Épicéa sur les plateaux calcaires de l'Est, en ce qui concerne les éléments majeurs, est déficiente en azote, convenable en phosphore avec quelques rares déficiences, et toujours excellente en potassium.

Le calcium est toujours à un niveau très élevé. La valeur moyenne observée du magnésium est proche de l'optimum alors que les valeurs minimales extrêmes atteignent le seuil de carence.

Le niveau de nutrition en manganèse descend nettement au-dessous du seuil de carence pour les valeurs minimales extrêmes. Enfin, en ce qui concerne le fer, il est difficile de porter un jugement en valeur absolue en raison du manque de références.

IV. — ANALYSE DE LA VARIANCE A UN FACTEUR CONTROLE

4.1. — Analyse sur les éléments simples

Les résultats de cette analyse sont donnés dans le tableau 1. Quel que soit l'élément, la variation observée est importante ; il n'est donc pas étonnant de constater que tous les tests F de l'analyse par caractère soient nettement significatifs. Globalement, les microplacettes que nous avons étudiées diffèrent donc par tous les éléments dosés.

Dans le tableau 1, nous avons classé les éléments en fonction des valeurs de F. Nous voyons que c'est le manganèse qui discrimine le plus les stations, et de très loin ($F = 50,8$) ; viennent ensuite l'eau et les deux éléments majeurs N et P_2O_5 . Enfin, ce sont le calcium et le potassium qui différencient le moins les placettes.

TABLEAU 1

Analyse de la variance par caractère (ensemble des microplacettes)

Caractère	Teneur optimale	Seuil de carence	Moyenne observée	Valeurs extrêmes observées		Test F (ddl = 43 et 161)	Sign.
				max.	min.		
Mn %	variable	0,03	0,296	1,338	0,012	50,83	x x
H ₂ O %			126,97	183,7	95,7	16,38	x x
N %	1,8 - 2	1,1	1,355	1,740	0,685	12,50	x x
P ₂ O ₅ %	0,35 - 0,40	0,23	0,378	0,514	0,229	10,35	x x
Mg %	0,10	0,05	0,104	0,172	0,034	5,81	x x
Fe %	variable	non connu	0,133	0,304	0,032	5,29	x x
Ca %	variable	0,03	0,823	1,262	0,388	4,99	x x
K %	0,50	0,35	0,670	0,822	0,381	3,93	x x

Ces résultats sont assez intéressants à commenter. En effet, dans les sols, c'est le calcium qui présente le maximum de variation. A une extrémité de notre échantillon,

les sols sont entièrement dépourvus de carbonates, et même relativement désaturés (taux de saturation inférieur à 20 % et moins de 1 milliéquivalent de calcium pour 100 g de terre sèche dans tout le profil). A l'autre extrémité de notre échantillon, la teneur en calcaire total dépasse 50 % dès la surface, ce qui correspond à des variations de teneur en calcium échangeable de l'ordre de 1 à 100.

Or, ces très grandes variations de teneur du sol en calcium échangeable et en carbonate de calcium ne se répercutent que relativement faiblement sur le niveau du calcium dans les aiguilles (variation de 1 à 3).

Dans les aiguilles, le taux du manganèse au contraire peut varier de 1 à 100 alors que les variations dans le sol sont loin d'atteindre cette amplitude, comme nous le verrons. Nous reviendrons sur cette question dans la suite de ce mémoire.

4.2. — *Analyse sur les rapports entre éléments*

On a souvent essayé de caractériser la nutrition minérale des végétaux par certains rapports, notamment les rapports entre cations et le rapport Fe/Mn, dans le cas de l'étude de l'influence du calcaire.

Ne voulant pas *a priori* fixer notre choix sur certains rapports, nous avons utilisé toutes les combinaisons des éléments pris deux à deux. Nous avons donc travaillé sur les 21 combinaisons suivantes :

N/P, N/K, N/Ca, N/Mg, N/Fe, N/Mn
 P/K, P/Ca, P/Mg, P/Fe, P/Mn
 K/Ca, K/Mg, K/Fe, K/Mn
 Ca/Mg, Ca/Fe, Ca/Mn
 Mg/Fe, Mg/Mn
 Fe/Mn

Statistiquement, l'étude des rapports est sujette à caution :

- En effet, l'analyse statistique sur un rapport donne des résultats différents de celle sur l'inverse du rapport, sans que les résultats soient complètement prévisibles ;
- D'autre part, si deux éléments sont très discriminants et très corrélés, leur rapport est très stable et peu discriminant : il y a perte visible d'information.

Néanmoins, nous avons procédé à cette analyse en raison de l'utilisation fréquente des rapports pour caractériser la nutrition.

Pour toutes les combinaisons, la variation observée est importante et tous les tests F sont significatifs, ce qui est assez logique puisque ces mêmes tests étaient également significatifs pour tous les éléments.

Le classement que nous obtenons est par contre plus surprenant. Ce sont, dans l'ordre, les classements N/P, P/Fe, Mg/Mn, N/K, N/Mn, P/Mn, etc... qui discriminent le mieux les placettes, alors que ce sont les rapports K/Mg, Ca/Mg, Mn/Fe et N/Fe etc... qui discriminent le moins ces mêmes placettes.

V. — ESSAI DE MISE EN EVIDENCE DES DIFFERENCES DE NUTRITION EN SOLS CARBONATES ET EN SOLS DECARBONATES

5.1. — Comparaison des moyennes des caractéristiques de nutrition des deux types de peuplement

Ces comparaisons ont été effectuées à l'aide du test *t* de STUDENT, à la fois sur les éléments simples et sur les rapports des éléments pris deux à deux et en ne considérant que la variabilité interpeuplement. Les résultats sont consignés dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Comparaison des teneurs moyennes en sols carbonatés et en sols décarbonatés des éléments minéraux totaux des aiguilles et des rapports entre éléments (x : différences significatives au seuil de 5 %)

Moyenne des éléments totaux	Sols décarbonatés <i>n</i> = 21 <i>x</i>	Sols carbonatés <i>n</i> = 23 <i>x</i>	Valeur de <i>t</i> ddl = 42 (au seuil de 5 % <i>t</i> = 1,96)	Signification
N %	1,420	1,280	+ 2,207	x
P ₂ O ₅ %	0,375	0,377	+ 0,106	
K %	0,689	0,653	+ 1,207	
Ca %	0,765	0,887	— 2,452	x
Mg %	0,098	0,109	— 0,953	
Mn %	0,548	0,073	+ 7,049	x
Fe %	0,147	0,118	+ 1,801	
Moyenne des rapports :				
N/P ₂ O ₅	3,71	3,51	+ 1,140	
P ₂ O ₅ /K	0,56	0,60	— 1,146	
K/Ca	0,98	0,80	+ 2,165	x
Ca/Mg	10,08	10,28	— 0,124	
Mg/Mn	2,50	26,84	— 11,42	x
Mn/Fe	4,02	1,11	+ 3,96	x
N/K	2,14	1,97	+ 1,173	
P ₂ O ₅ /Ca	0,54	0,47	+ 1,343	
K/Mg	9,56	7,58	+ 1,326	
Ca/Fe	60,85	90,56	— 2,783	x
Mg/Fe	12,55	13,32	— 0,320	
N/Ca	2,03	1,56	+ 3,043	x
P ₂ O ₅ /Mg	5,11	4,00	+ 1,368	
K/Fe	55,38	66,35	— 1,457	
Ca/Mn	20,48	210,10	— 5,600	x
N/Mg	20,25	14,75	+ 1,570	
P ₂ O ₅ /Fe	29,30	42,30	— 1,730	
K/Mn	18,19	161,19	— 5,091	x
N/Fe	109,63	108,36	— 0,044	
P ₂ O ₅ /Mn	10,80	124,20	— 6,130	x
N/Mn	34,10	191,74	— 5,970	x

Si nous considérons tout d'abord les éléments simples, nous voyons que seuls le manganèse, le calcium et l'azote présentent des différences significatives entre les peuplements situés sur les deux types de sol.

C'est très nettement le manganèse qui présente la plus grande signification.

La différence de teneur en manganèse des aiguilles des deux types de station est considérable. En sol décarbonaté, cette teneur est en moyenne de 0,55 ‰, alors qu'en sol carbonaté elle n'est plus en moyenne que de 0,07 ‰.

Le calcium vient en seconde position, mais la différence n'est pas considérable entre les deux types de station : 0,76 ‰ en sol décarbonaté contre 0,89 ‰ en sol carbonaté.

L'azote vient en troisième position, avec une légère supériorité des stations décarbonatées (1,42 ‰ contre 1,28 ‰).

Ce classement présente une certaine distorsion avec celui obtenu par l'analyse de la variance, sauf en ce qui concerne le manganèse et l'azote. Le calcium qui discriminait assez peu l'ensemble des placettes apparaît nettement en seconde position, c'est-à-dire lorsque l'on fait intervenir la présence ou l'absence de calcaire. Tous les autres éléments qui discriminaient les placettes dans l'analyse précédente ont maintenant disparu, y compris le fer.

Ce dernier fait concorde bien avec les observations effectuées d'une manière générale sur l'importance du fer dans les chloroses en sol calcaire des plantes calcifuges. Sur le poirier et la vigne, par exemple, un apport de fer provoque la disparition des symptômes de carence, bien que la teneur en fer des individus chlorotiques soit identique à celle des individus sains.

Si nous considérons les rapports des éléments pris deux à deux, nous pouvons voir que neuf combinaisons binaires présentent des différences significatives et que dans ces combinaisons interviennent toujours les trois éléments précédents, c'est-à-dire le manganèse, le calcium et l'azote. Sur les six combinaisons faisant intervenir le manganèse, six sont significatives. Sur les six faisant intervenir le calcium, quatre sont significatives ; enfin, sur les six faisant intervenir l'azote, deux sont significatives.

TABLEAU 3

Eléments et rapports d'éléments dont la différence est significative entre peuplements situés sur sols décarbonatés et peuplements situés sur sols entièrement carbonatés (classement par ordre de signification)

Eléments	Valeur de t	Rapports	Valeur de t
1 Mn	+ 7,0487	1 Mg/Mn	— 11,42
2 Ca	— 2,452	2 P/Mn	— 6,13
		3 N/Mn	— 5,97
3 N	+ 2,207	4 Ca/Mn	— 5,60
		5 K/Mn	— 5,09
		6 Mn/Fe	+ 3,96
		7 N/Ca	+ 3,04
		8 Ca/Fe	— 2,78
		9 K/Ca	+ 2,165

En comparant le classement ainsi obtenu avec, dans l'ordre, les rapports Mg/Mn, P/Mn, N/Mn, Ca/Mn, K/Mn, Mn/Fe, N/Ca, Ca/Fe, K/Ca, et le classement obtenu par l'analyse de la variance, nous constatons qu'il existe cette fois une distorsion très nette. Sur les 21 combinaisons significatives de l'analyse de la variance, 9 seulement restent significatives.

Les quatre rapports différenciant le plus les stations décarbonatées des stations carbonatées, c'est-à-dire les rapports Mg/Mn, P/Mn, N/Mn, Ca/Mn et K/Mn, occupaient respectivement, dans l'analyse de la variance, les rangs suivants : 3, 6, 5, 8 et 15.

Par conséquent, si la présence ou l'absence de calcaire dans le milieu dès la surface induisent d'importantes modifications dans la nutrition minérale de l'Épicéa, il existe d'autres facteurs qui, pour une part non négligeable, ont un rôle dans les variations de nutrition que nous avons pu observer pour notre échantillonnage de placettes.

Dans la suite de cette étude, nous nous attacherons uniquement aux variations de composition minérale des aiguilles d'Épicéa, induites par la présence ou l'absence de calcaire.

5.2. — *Résultats de l'analyse canonique sur l'ensemble des placettes et essai de classement en fonction des deux types de station*

L'utilisation globale de l'information contenue dans tous les caractères est rendue possible par l'analyse canonique (SEAL, RAO). Cette masse d'information ne réside pas, en effet, seulement dans le comportement propre d'un caractère, mais aussi dans les liens entre caractères ; c'est pourquoi, au lieu de se contenter de résultats partiels par caractère, on utilise à la fois les matrices de dispersion entre placettes et individuelles pour chercher des directions qui aient la propriété d'être discriminantes au maximum.

Ainsi, on peut tester la dimension de l'espace dans lequel se trouvent les points moyens, interpréter chacune des directions qui le composent et y représenter les placettes.

Si la dimension de l'espace ne peut être statistiquement diminuée (c'est le cas ici), l'analyse conserve son intérêt car les directions canoniques sont hiérarchisées par rapport à leur qualité discriminante et indépendante entre elles. Elles permettent d'obtenir des résultats plus clairs ou complémentaires des analyses classiques.

Les huit composantes canoniques, comme les huit variables initiales, discriminent toutes significativement les 44 microplacettes.

La composante n° 1 fait intervenir essentiellement le manganèse et le calcium en opposition. C'est de très loin la composante la plus significative. La composante n° 2 fait intervenir à peu près uniquement l'eau, la composante n° 3 fait intervenir à peu près uniquement l'azote, la cinquième, le potassium et le fer, etc... (tableau 4). L'importance des variables initiales dans chaque composante est déterminée par la valeur des coefficients r dans les composantes canoniques réduites :

$$(r = a \sqrt{\text{carré moyen erreur}}).$$

A l'aide de ces huit composantes, nous avons essayé de différencier au mieux les deux types de placettes.

Nous avons tout d'abord utilisé les huit composantes canoniques, en calculant pour chaque placette la valeur de chaque composante. Nous pouvons ainsi placer chaque

TABLEAU 4

Axes canoniques (coeff. $\times 100$) ($a^2 = 10.000$ pour chaque axe canonique) ($r = a \sqrt{\text{carré moyen erreur}}$)

Axes canoniques Caractères		1	2	3	4	5	6	7	8
H ₂ O	a	.1657	.6218	— .1065	— .217	.017	— .063	.0461	— .111
	r	16	60	— 10	— 20	2	6	4	— 11
N	a	7.517	— 5.041	— 54.46	— .879	6.084	8.498	— 11.781	.532
	r	10	— 6	— 70	— 1	8	12	— 18	0
P ₂ O ₅	a	32.129	22.897	5.399	97.552	— 17.16	— 23.432	— 1.681	29.97
	r	5	11	0	11	— 3	— 4	0	5
K	a	0.358	— 14.297	26.477	— 13.706	38.907	9.795	10.868	49.608
	r	0	— 15	29	— 14	40	10	11	50
Ca	a	— 18.593	— 4.250	1.113	— 7.053	— 14.179	— 2.467	— 30.262	22.068
	r	— 32	6	0	19	— 22	— 4	— 52	36
Mg	a	2.883	51.121	74.302	13.025	— 31.958	96.027	— 13.359	— 46.384
	r	1	15	23	4	— 10	32	— 4	— 13
Mn	a	91.806	— 14.394	19.505	0.836	— 1.069	— 1.351	— 13.998	1.158
	r	92	— 14	19	1	— 1	— 1	— 14	1
Fe	a	— 11.348	6.656	— 20.076	— 8.649	— 83.254	7.322	91.924	63.252
	r	— 6	2	— 10	— 4	— 41	3	48	30
Valeur propre		16.251	4.424	3.486	2.910	1.611	1.176	0.776	0.452
Signification ..		xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx	xx

peuplement dans un espace à huit dimensions et calculer les distances des points moyens de chaque placette. Il est alors possible de regrouper ces points moyens à l'aide d'une méthode de classification. Nous avons utilisé deux méthodes différentes : la classification de VAN DEN DRIESCHE basée sur la formation de groupes à distances intérieures plus petites que les distances entre groupes et la classification ultramétrique conduisant à former un noyau de points à caractéristiques voisines et auquel viennent se rattacher des points de plus en plus éloignés au fur et à mesure de l'augmentation des distances.

Nous espérons ainsi arriver à une bonne discrimination des deux types de station. L'utilisation de la classification ultramétrique ne nous a pas donné de résultats très convaincants, le noyau central regroupant à la fois les deux types de placette. Les résultats obtenus par la méthode de VAN DEN DRIESCHE sont un peu plus satisfaisants sans cependant que nous soyons arrivés à une discrimination parfaite (figure 1).

FIG. 1. — Dendrogramme classant les peuplements en fonction de leurs caractéristiques de nutrition (Méthode de VAN DEN DRIESCHE)

Nous pouvons seulement discerner des tendances. L'utilisation de la classification de VAN DEN DRIESSCHE permet en effet de former deux groupes importants dans lesquels se retrouvent les trois quarts des placettes. Le groupe n° 1 est essentiellement constitué par les placettes à sol décarbonaté et le groupe n° 2 par les placettes à sol carbonaté, sans toutefois que ces deux groupes soient parfaitement purs.

Nous pouvons essayer de voir à quoi correspondent ces deux tendances en regardant les valeurs dans les axes canoniques. On constate que ces valeurs sont très faibles pour le groupe n° 2 (sols carbonatés) dans l'axe canonique n° 1 (composante $+ \text{Mn} - \text{Ca}$) et très forte au contraire pour le groupe n° 1 (sols décarbonatés).

Nous avons donc essayé d'obtenir une discrimination meilleure en n'utilisant que certains sous-espaces.

Nous avons représenté l'image du nuage des points moyens dans des plans en utilisant diverses combinaisons des axes canoniques pris deux à deux.

En utilisant les axes des composantes n° 1 et 3, nous avons obtenu l'image permettant de discriminer au mieux les placettes des sols carbonatés et décarbonatés (figure 2).

Les placettes sont représentées par des cercles dont le centre est le point moyen et le rayon l'intervalle de confiance. Rappelons que la première variable canonique est caractérisée par le manganèse et le calcium opposés tous les deux, alors que la troisième est caractérisée par l'azote.

La première composante classe parfaitement les deux types de placettes. Il n'y a pratiquement aucune imbrication entre sols carbonatés et décarbonatés. Il faut noter que cette composante discrimine surtout les sols non carbonatés et qu'elle ne discrimine pas le second type dont les représentants ont toujours des valeurs faibles dans cet axe canonique. Ce fait est très important et nous en reparlerons dans le paragraphe relatif au comportement du manganèse et du calcium.

La composante faisant intervenir l'azote classe beaucoup moins bien les deux types de placettes contrairement à ce que nous attendions.

L'azote discrimine considérablement les placettes à sols carbonatés où la nutrition en cet élément peut être excellente comme elle peut être mauvaise. La nutrition azotée peut être aussi bonne en sols carbonatés qu'en sols décarbonatés, par contre, en sols décarbonatés, elle n'atteint jamais des seuils aussi bas qu'en sols carbonatés. Nous n'avons pas pour l'instant d'explications à cet état de fait. Mais un travail est en cours pour essayer de déterminer à quels facteurs il faut attribuer ces différences considérables de nutrition en azote de l'épicéa en sols carbonatés.

5.3. — Analyse de la variance à un facteur contrôlé effectuée séparément sur les deux types de peuplement

Pour compléter l'analyse canonique précédente, nous avons effectué une analyse de la variance sur les deux groupes séparément. Par ce troisième procédé, nous avons pu ainsi préciser quels étaient les éléments qui présentaient le maximum de discrimination à l'intérieur de chacun des deux groupes et par-là même, nous obtenons des renseignements supplémentaires sur les différences de nutrition pouvant exister entre les deux groupes.

FIG. 2. — Classement des peuplements en fonction des composantes canoniques 1 et 3 (discrimination maximale par rapport à la présence ou à l'absence de calcaire dès la surface)

TABLEAU 5

Analyse de la variance par caractère (teneur en éléments minéraux des aiguilles). Peuplements situés sur sols décarbonatés

Caractère	Moyenne générale	Valeurs extrêmes		Test F ddl (21-81)	Signif.	Variance inter.
		Max.	Min.			
Mn ‰	0,548	1,681	1,121	24,792	xx	0,482
Mg ‰	0,099	0,154	0,035	10,56	xx	0,007
Fe ‰	0,150	0,304	0,082	8,469	xx	0,02
P ₂ O ₅ ‰	0,376	0,452	0,273	7,25	xx	0,01
N ‰	1,424	1,681	1,255	6,31	xx	0,112
Ca ‰	0,757	1,047	0,388	3,55	xx	0,10
K ‰	0,686	0,822	0,495	3,059	xx	0,03

5.31. Placettes à sols décarbonatés.

Les résultats de cette analyse sont donnés dans le tableau 5. Tous les éléments discriminent très significativement les placettes à sols décarbonatés, le manganèse arrivant très nettement en tête, suivi dans l'ordre par le magnésium, le fer, le phosphore, l'azote, le calcium et le potassium. Ces deux derniers éléments discriminent les placettes nettement moins que les cinq autres.

5.32. Placettes à sols carbonatés.

Comme pour le groupe précédent, les placettes à sols carbonatés diffèrent significativement par tous les éléments dosés, mais le classement obtenu est très différent. C'est l'azote cette fois qui discrimine le mieux les peuplements puis le phosphore, le manganèse et le calcium. Ce sont le potassium, le magnésium et le fer qui les discriminent le moins (tableau 6).

TABLEAU 6

Analyse de la variance par caractère (teneur en éléments minéraux des aiguilles). Peuplements situés sur sols carbonatés

Caractère	Moyenne générale	Valeurs extrêmes		Test F ddl (22-86)	Signif.	Variance inter
		Max.	Min.			
N ‰	1,294	1,740	0,685	16,649	xx	0,28
P ₂ O ₅ ‰	0,381	0,514	0,229	12,599	xx	0,03
Mn ‰	0,073	0,203	0,012	8,926	xx	0,012
Ca ‰	0,881	1,262	0,598	5,308	xx	0,15
K ‰	0,656	0,81	0,381	4,580	xx	0,06
Mg ‰	0,109	0,172	0,042	4,001	xx	0,006
Fe ‰	0,118	0,207	0,032	2,199	x	0,006

5.33. *Comparaison des deux types de peuplements.*

Les différences essentielles entre les deux groupes de station ont donc trait au comportement du manganèse qui, dans le groupe des stations décarbonatées, présente une variation considérable et vient en tête dans l'analyse discriminante. Ce même élément n'apparaît plus qu'en troisième position dans l'autre groupe où c'est l'azote qui vient en tête. L'azote, par contre, dans les stations décarbonatées, n'apparaît qu'en cinquième position. Ces résultats sont donc en parfait accord avec ceux obtenus par analyse canonique dans le plan des composantes 1 et 3.

Le calcium pour les deux types de station n'a pas un pouvoir discriminant très important ; il est néanmoins un peu plus discriminant pour les stations carbonatées que pour les stations décarbonatées.

Le magnésium et le fer ont un pouvoir discriminant important dans les stations décarbonatées et ont un comportement inverse dans les stations carbonatées. Nous constatons ce fait sans pour l'instant entrevoir d'explication.

Le potassium a un pouvoir discriminant faible dans les deux groupes très certainement en raison de la teneur très élevée en cet élément dans tous les sols, et de la faible influence des autres facteurs sur son absorption.

Enfin, notons que le phosphore est plus discriminant pour les stations carbonatées, où il arrive en deuxième position, que pour les sols décarbonatés.

VI. — CORRELATIONS ENTRE ELEMENTS

Nous avons calculé la matrice des coefficients de corrélation intrapeuplement et interpeuplement. Les coefficients de corrélation interpeuplement sont calculés sur les moyennes de chaque placette et les coefficients intrapeuplement pour l'ensemble des placettes, à partir des coefficients de corrélation existant entre éléments à l'intérieur de chaque placette.

Le coefficient de corrélation intrapeuplement entre deux caractères quantifie leur liaison (linéaire) à l'intérieur d'un peuplement. Cette relation peut avoir de multiples causes : caractéristiques physiologiques, valeur génétique des arbres, positions de prélèvement, microhétérogénéité des conditions d'alimentation. Elles ne peuvent être séparées.

Le coefficient de corrélation interpeuplement fait de même pour l'ensemble des placettes et a donc une signification régionale (la population de référence est ici l'ensemble des placettes ; dans le cas précédent, les arbres d'une même placette). Il est à remarquer néanmoins que ce dernier coefficient n'est pas « épuré » des variations intra-peuplement ; il est normal qu'il en soit ainsi car il n'existe pas de coupure nette entre la variation locale et la variation régionale. Par référence à la génétique, le coefficient interpeuplement est « phénotypique » (c'est-à-dire condensant l'effet traitement et l'effet individuel) par opposition au coefficient « génotypique » dans lequel on a éliminé l'effet individuel.

Ces coefficients n'ont réellement d'interprétation que si les liaisons entre caractères sont linéaires et dans l'hypothèse de distributions normales.

La signification des résultats n'est pas toujours très claire, néanmoins quelques faits intéressants peuvent être dégagés. L'ensemble des résultats est schématisé par la figure 3.

FIG. 3. — Corrélations entre les divers éléments totaux dosés dans les aiguilles

Considérons tout d'abord les coefficients de corrélation intrastation. Ils traduisent les liaisons entre éléments existant à l'intérieur des placettes pour l'ensemble des placettes.

Nous pouvons dire, avec une certaine approximation, il est vrai, que ces liaisons apparaissent entre éléments ayant des rôles complémentaires dans certains processus physiologiques ou ayant des comportements identiques au niveau de l'absorption.

Nous trouvons deux séries de liaison bien distinctes : les liaisons entre les trois éléments majeurs azote, phosphore et potassium d'une part et, d'autre part, les liaisons du manganèse avec le calcium et le fer.

Notons que le fer et le manganèse qui ont un rôle voisin dans la plante, en particulier dans le potentiel d'oxydo-réduction des cellules, sont fortement liés et qu'il existe une liaison positive calcium-manganèse sur laquelle nous allons revenir.

Considérons maintenant les coefficients de corrélation interstation. Ils ont une signification très différente des coefficients intrastation. Ils traduisent l'action des facteurs du milieu, essentiellement ici les caractères du sol, sur la nutrition minérale de l'arbre. Cette action du milieu dépend d'ailleurs des caractéristiques physiologiques propres de l'essence considérée. Ces coefficients de corrélation interstation sont donc la résultante de deux processus : l'action des facteurs du milieu et l'action de certaines caractéristiques physiologiques de l'arbre.

Si nous considérons maintenant le schéma des coefficients interstation, nous voyons que nous retrouvons en partie les liaisons intrastation, mais qu'il existe une différence très importante du comportement du calcium, autrement dit de l'élément dont la disponibilité varie le plus dans le milieu.

Le calcium ne présente jamais de liaison positive avec aucun autre élément, mais présente par contre des liaisons négatives avec tous les autres éléments, sauf le fer et le magnésium, ce dernier élément n'étant d'ailleurs jamais lié avec aucun autre élément. L'absence de liaison calcium-fer est à remarquer pour les mêmes raisons que nous avons déjà indiquées dans le paragraphe traitant des comparaisons de moyennes entre les deux types de station. Nous avons effectué également les calculs des coefficients de corrélation uniquement sur les stations carbonatées. Il n'a pas été possible non plus de mettre en évidence de liaison calcium-fer.

Le point le plus intéressant que fait apparaître le calcul des coefficients de corrélation interstation pour l'ensemble des placettes est la liaison négative très significative existant entre le calcium et le manganèse, alors que cette liaison est positive à l'intérieur des placettes (figure 4).

FIG. 4. — Représentation schématique des liaisons calcium-manganèse

Nous pouvons supposer que ces deux éléments calcium et manganèse utilisent les mêmes voies de pénétration dans la racine, c'est-à-dire les mêmes sites d'absorption ou les mêmes transporteurs, ce qui pourrait expliquer la liaison positive entre ces deux éléments à l'intérieur des placettes.

La liaison négative, au contraire, qui apparaît lorsque nous faisons intervenir le milieu peut traduire soit une rétrogradation du manganèse dans le sol lorsque la disponibilité du calcium augmente, soit un antagonisme calcium-manganèse lors de la pénétration dans le végétal, ce dont nous allons discuter dans le paragraphe suivant.

VII. — LE COMPORTEMENT DU MANGANESE ET DU CALCIUM DISCUSSION ET ESSAI D'INTERPRETATION

Nous venons de voir que la nutrition de l'épicéa en sol carbonaté et en sol décarbonaté se différencie essentiellement par trois éléments : le manganèse, le calcium et l'azote. Le problème de l'azote est actuellement à l'étude, aussi nous n'en parlerons pas pour l'instant. Nous allons par contre essayer d'interpréter le comportement du manganèse et du calcium à la lumière des résultats des analyses précédentes et des connaissances acquises par divers auteurs.

Récapitulons d'abord les observations que nous avons pu faire :

— Le manganèse discrimine le mieux et de très loin l'ensemble des placettes, alors que le calcium les différencie beaucoup moins.

— Le calcium est néanmoins l'élément qui présente dans les sols la variation la plus grande (disponibilité pouvant aller de 1 à 100 et plus).

— Dans les aiguilles de l'épicéa, les variations de teneur en calcium vont seulement de 1 à 3 alors que celles du manganèse vont de 1 à 100.

— Les différences de teneur en manganèse des aiguilles entre stations décarbonatées et carbonatées sont très significatives et considérables. Il y a en moyenne dix fois plus de manganèse dans les aiguilles des stations décarbonatées que dans celles des stations carbonatées. Les différences de teneur en calcium entre les deux types de station sont significatives mais faibles. Il y a un peu plus de calcium dans les aiguilles des stations carbonatées (0,89 % contre 0,76 %).

— Le manganèse discrimine très fortement les stations décarbonatées, alors qu'il discrimine assez peu les stations carbonatées.

Le calcium discrimine assez peu les deux types de station quoique un peu plus les stations carbonatées.

Il existe une corrélation positive entre calcium et manganèse à l'intérieur des placettes (corrélations intrapeuplement) et une corrélation négative entre ces deux mêmes éléments lorsque l'on fait intervenir le milieu (corrélations interpeuplement).

De très nombreux auteurs ont observé pour divers végétaux que l'absorption du manganèse dépendait du pH du sol et qu'elle devenait difficile en sol calcaire (PIERRON, NEMEC, BOISCHOT, COPPENET, DURROUX, SYLVESTRE, CHRISTENSEN, TOTH, BEAR JONES, MISRA, MISHRA, PAGE, RICH, DUCHAUFOUR, BONNEAU).

Les difficultés d'absorption du manganèse en sols carbonatés sont attribués généralement au fait qu'à pH élevé le manganèse passe sous forme inassimilable.

Nous pouvons, semble-t-il, proposer le schéma suivant :

En milieu acide, la concentration en ions H^+ est élevée ; la réaction a donc tendance à s'effectuer dans le sens 1. Le manganèse a tendance à se trouver sous la forme manganèse assimilable (Mn^{2+}). Lorsque le complexe absorbant se sature, les ions H^+ sont remplacés par des cations, dans notre cas essentiellement par du calcium. La réaction a tendance à se déplacer dans le sens 2 ; le manganèse passe alors sous forme manganique MnO_2 inassimilable.

En fait, le manganèse se trouve dans les sols également sous des formes autres que la forme manganèse assimilable (manganèse dit échangeable) et manganique inassimilable Mn_4^+ .

En dehors des formes incluses dans des combinaisons minérales complexes, ou dans des combinaisons organiques, le manganèse peut se trouver sous forme d'oxydes supérieurs divers en particulier sous forme de Mn^{3+} (forme très contestée) et sous forme de complexes hydratés $(\text{MnO})_x(\text{MnO}_2)_y(\text{H}_2\text{O})_z$. Ces formes peuvent donner par réaction d'oxydo-réduction, d'hydratation ou de déshydratation, du manganèse manganoux, les réactions de réduction étant toujours freinées quand la saturation du complexe absorbant augmente.

Le manganèse manganoux peut également être produit par des réactions de dismutation, c'est-à-dire d'auto-oxydo-réduction :

Par conséquent, si seul le manganèse manganoux est assimilable par les végétaux, le dosage de cette seule forme n'est pas suffisant pour rendre compte des disponibilités en manganèse du sol. Il y a, en effet, possibilité de passage de certaines formes oxydées ou hydratées en Mn^{2+} .

C'est pour cette raison que divers auteurs, dont COPPENET, ont introduit la notion de manganèse facilement réductible ; la détermination de cette « forme » de manganèse correspondrait plus aux possibilités de fournitures d'un sol en manganèse que la détermination du seul manganèse échangeable. On dose le manganèse facilement réductible en ajoutant à la solution d'extraction un réducteur, soit du chlorhydrate d'hydroxylamine, soit de l'hydroquinone.

Nous avons effectué dans diverses microplacettes à sols carbonatés et à sols décarbonatés, le dosage du manganèse échangeable et le dosage du manganèse facilement réductible (hydroquinone à 0,2 %).

Les différences en manganèse manganoux entre sols carbonatés et sols décarbonatés sont très significatives : en moyenne les horizons A_1 des sols décarbonatés contiennent 0,60 m.e. de Mn^{++} pour 100 grammes de terre sèche, alors que les mêmes horizons des sols carbonatés contiennent en moyenne 0,15 m.e. de Mn^{++} .

Par contre, toujours dans les horizons A_1 , les différences ne sont pas significatives pour les formes facilement réductibles (moyenne des teneurs des horizons A_1 de

1,75 m.e. pour les sols décarbonatés et 1,46 m.e. pour les sols carbonatés). Dans les horizons inférieurs, les différences redeviennent significatives bien qu'elles soient toujours faibles.

Nous avons donc bien une disponibilité en manganèse manganeux dans les sols décarbonatés supérieure à celle des sols carbonatés, ce qui est conforme à ce que l'on observe de manière générale.

Il faut maintenant remarquer que le seuil de carence en manganèse dans les aiguilles est atteint dans de nombreux cas, alors que dans le sol, ce seuil est loin d'être atteint. COPPENET admet, pour les sols de pH supérieur à 6, un seuil de carence de 1 p.p.m. pour le manganèse manganeux et de 20 p.p.m. pour le manganèse facilement réductible. Or, dans les horizons A₁ des sols carbonatés, nous n'observons pas de teneurs en manganèse échangeable inférieur à 25 p.p.m. et en manganèse réductible inférieur à 125 p.p.m.

D'autre part, les différences de disponibilités en manganèse des sols carbonatés et décarbonatés n'ont rien à voir avec les différences de teneur en manganèse des aiguilles des deux types de station comme nous l'avons déjà souligné.

Enfin, la disponibilité en manganèse échangeable comme en manganèse facilement réductible est toujours très élevée dans les sols décarbonatés même lorsque le pH est voisin de 6 ou supérieur à 6 et peu variable. Or, nous avons vu que c'est dans ce type de station que la nutrition de l'épicéa en manganèse présente le maximum de variation.

Il faut donc admettre que la rétrogradation du manganèse par oxydation quand le pH du sol augmente ne peut expliquer à elle seule les variations de nutrition de l'épicéa en cet élément.

Nous devons donc envisager l'intervention d'un phénomène uniquement physiologique qui pourrait être un antagonisme calcium-manganèse ; lorsque la teneur en calcium échangeable du sol augmente, l'absorption du manganèse par l'épicéa diminue de manière considérable indépendamment des modifications de disponibilité du manganèse dans le sol. D'autre part, l'augmentation de la teneur en calcium du sol ne se répercute que très faiblement dans la composition foliaire comme nous l'avons déjà noté.

Ce mécanisme peut être schématisé par la figure 5.

L'antagonisme calcium-manganèse peut avoir pour cause des raisons diverses. L'explication qui vient en premier lieu est celle que nous en avons avancée dans le chapitre relatif aux corrélations interstation et intrastation.

Le calcium et le manganèse pourraient utiliser les mêmes voies de pénétration dans la racine (corrélations intrapeuplement positives entre Ca et Mn).

Une augmentation de la teneur en calcium dans le sol provoquerait rapidement la saturation des sites d'absorption et le maintien de la pénétration du calcium à un niveau peu élevé même si l'augmentation du calcium dans le milieu devient considérable.

La saturation par le calcium de ces voies de pénétration qui seraient également utilisées par le manganèse provoquerait le blocage de l'entrée de ce dernier élément dans la racine.

Nous nous proposons de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse ultérieurement par divers procédés, d'une part, par des procédés mathématiques à partir de données que nous avons récoltées et, d'autre part, expérimentalement par des études d'absorption radiculaire.

Fig. 5. — Essai de représentation schématique du comportement du calcium et du manganèse

Dans la bibliographie, il n'existe pas de références concernant cet antagonisme calcium-manganèse chez les essences forestières. Par contre, chez les plantes cultivées, nous pouvons trouver quelques références. MEHTA et PATEL (1969) ont mis en évidence ce phénomène sur le tabac en travaillant en milieu contrôlé et sur plante entière. En solutions contenant de 1 à 10 p.p.m. de manganèse dans le milieu, il y a nettement diminution de l'absorption du manganèse quand la concentration en calcium du milieu augmente. Ce même phénomène se retrouve avec le potassium pour des solutions contenant de 1 à 100 p.p.m. de manganèse.

CONCLUSION GENERALE

En étudiant la composition minérale des aiguilles d'une quarantaine de peuplements d'épicéas âgés de 35 à 50 ans sur les plateaux calcaires de l'est de la France, nous avons essayé de déterminer dans quelle mesure la présence ou l'absence de calcaire dans le profil dès la surface pouvait modifier la nutrition minérale de cette essence réputée calcifuge.

Nous avons travaillé en milieu naturel donc non contrôlé ce qui nous a obligé à utiliser des méthodes d'interprétation assez élaborées (analyse discriminante à plusieurs populations ou analyse canonique et méthode de classification de VAN DEN DRIESSCHE).

Globalement, en faisant abstraction de la présence ou de l'absence de calcaire, nous pouvons dire que la nutrition de l'épicéa est généralement déficiente en azote, convenable en phosphore avec quelques rares exceptions et toujours excellente en potassium.

Le calcium est toujours à un niveau élevé. Les valeurs moyennes de la teneur en magnésium sont proches de l'optimum, alors que les valeurs minimales atteignent le seuil de carence. De même, le niveau de nutrition en manganèse descend nettement en-dessous du seuil de carence pour un nombre non négligeable de peuplements.

Toujours globalement, les peuplements diffèrent par tous les éléments dosés. C'est le manganèse qui a le pouvoir discriminant le plus élevé, suivi de l'azote et du phosphore. Ce sont le calcium et le potassium qui différencient le moins l'ensemble des placettes.

Par contre, seuls trois éléments, le manganèse, le calcium et l'azote, présentent des différences significatives entre les peuplements situés sur sols décarbonatés et ceux situés sur sols carbonatés. C'est le manganèse qui présente le maximum de différence (0,55 ‰ en moyenne pour les stations décarbonatées et 0,07 ‰ pour l'autre type de station). Le calcium vient en seconde position, mais la différence n'est pas considérable : 0,76 ‰ en moyenne contre 0,89 ‰ au profit des stations à sol carbonaté.

L'azote vient en troisième position avec une légère supériorité des stations décarbonatées (1,42 ‰ contre 1,28 ‰ en moyenne). Les autres éléments, c'est-à-dire le phosphore, le potassium, le magnésium et le fer ne présentent pas de différences significatives.

Nous avons essayé de différencier les deux types de station à partir de l'ensemble des données de départ en effectuant le calcul des composantes canoniques et en utilisant deux méthodes de classification. C'est avec la méthode de VAN DEN DRIESSCHE que nous arrivons à la meilleure discrimination, sans, cependant, que cette discrimination soit parfaite. Nous pouvons seulement discerner deux tendances correspondant à nos deux types. En fait, l'image qui nous donne la meilleure discrimination a été obtenue dans un plan en utilisant, d'une part, une composante faisant intervenir le manganèse et le calcium avec des signes opposés et, d'autre part, l'azote.

Si les comparaisons de moyennes de teneur en azote entre les deux types de station, montrent des différences assez faibles en valeur absolue bien que significatives, en fait le comportement de l'épicéa vis-à-vis de la nutrition azotée est très différent suivant le type de station.

En sol carbonaté, c'est l'azote qui discrimine le mieux les peuplements, alors que cet élément ne vient qu'en cinquième position en sol décarbonaté. La nutrition azotée peut être aussi élevée en sols carbonatés qu'en sols décarbonatés, par contre, en sol décarbonaté, elle n'atteint jamais des seuils aussi bas qu'en sols carbonatés.

Un travail est actuellement en cours pour essayer de déterminer le ou les facteurs qui induisent de telles différences dans la nutrition azotée de l'épicéa en sol calcaire.

Le comportement du manganèse et celui du calcium ne peuvent être dissociés. Le phénomène primaire est la variation de la disponibilité en calcium du sol. Cette variation est considérable. A une extrémité de notre gamme, les sols sont entièrement dépourvus de calcaire et relativement désaturés en calcium (moins de 1 m.e. de Ca^{++} pour 100 g de sol sec dans tous le profil). A l'autre extrémité de notre gamme, il peut y avoir plus de 50 % de calcaire total dès la surface.

En sol décarbonaté bien que la teneur en calcium soit faible comparativement à certains autres sols (rapport de 1 à 100), la disponibilité en cet élément est néanmoins suffisante pour amener le niveau de nutrition de l'épicéa en calcium à un niveau élevé et même très élevé. Lorsque la disponibilité du calcium augmente dans le sol, la teneur en calcium des aiguilles n'augmente que très faiblement, même lorsque le sol devient entièrement carbonaté. Il y a un véritable freinage de l'absorption du calcium, que traduit le faible pouvoir discriminant du calcium pour l'ensemble des peuplements.

Tant que l'on reste dans le domaine des sols décarbonatés, il n'y a pas de modification importante de la disponibilité du sol en manganèse, disponibilité qui reste assez élevée même au voisinage de la neutralité. Néanmoins, on observe une diminution considérable du niveau de nutrition en manganèse de l'épicéa lorsque la disponibilité du calcium dans le milieu augmente (saturation du complexe absorbant). Cette chute considérable du niveau de nutrition en manganèse est traduite par le très fort pouvoir discriminant de cet élément dans les peuplements installés sur sols décarbonatés. Tout se passe comme s'il existait un antagonisme entre le calcium et le manganèse au niveau de la racine. Cet antagonisme est traduit par la corrélation interstation négative et très significative existant entre ces deux éléments dans les aiguilles.

En sol carbonaté, il y a très nettement diminution de la disponibilité du sol en manganèse manganeux et à un degré moindre en manganèse facilement réductible, ce qui est d'ailleurs une loi générale vérifiée par de très nombreux auteurs. Dans ce type de station, le niveau de nutrition en manganèse de l'épicéa est toujours très bas, ce qui ne peut être dû uniquement à la diminution de la disponibilité du manganèse dans le sol, disponibilité qui tout en étant faible, n'atteint pas des valeurs extrêmement basses. A l'action de ce phénomène de rétrogradation du manganèse dans le sol, il semble que nous puissions ajouter l'action de l'antagonisme compétitif, calcium-manganèse qui semble ressortir du comportement de ces deux éléments dans le premier type de station.

Nous pensons pouvoir, dans un proche avenir, préciser le comportement du calcium et du manganèse, comme d'ailleurs celui de l'azote.

Des études analogues sont actuellement en cours sur le hêtre et le pin noir d'Autriche qui sont moins calcifuges que l'épicéa. Ces études nous permettront d'avoir une vue plus complète des problèmes de nutrition posés par la présence de calcaire dans le sol.

SUMMARY

THE MINERAL NUTRITION OF NORWAY SPRUCE (*Picea excelsa*)
ON CARBONATED AND DECARBONATED SOILS

On studying the mineral composition of needles of about forty stands of Norway Spruce (*Picea excelsa*), thirth five to fifty yeards old, in East of France, we tried to determine in which proportion the presence or absence of calcium carbonate in the profile from the very surface, could modify the mineral nutrition of this species, which grows with difficulty on calcareous soils.

Only three elements, manganese, calcium and nitrogen, present significant differences between the stands situated on carbonated soils and those situated on decarbonated soils.

We tried to differentiate both types of stands with all the characteristics of nutrition. We calculated the canonical components and used both methods of classifying.

The best differentiation was given by the Van den Driessche method, without yet obtaining a perfect one. The best discrimination was obtained on a plane when using, on one hand, a component with manganese and calcium with opposite signs, and, on the other hand, a component only with nitrogen.

Then, we tried to precise the behaviour of calcium and manganese. The basic phenomenon is the variation of calcium availability in the soil. This variation is very important since some of the considered stands are situated on soils having less than one milliequivalent of calcium for hundred grams of soil in the whole profile and, on the contrary, some others are situated on soils having more than fifty per cent of calcium carbonate from the very surface.

On a decarbonated soil, though the calcium content is not important compared to some other soils, the availability of this element is yet sufficient to bring calcium nutrition of Norway Spruce to a high level.

When the calcium disponibility grows in the soil, the calcium content of needles is growing too, but weakly, even when the soil becomes entirely carbonated.

There is a real decrease of calcium absorption which is shown by the fact that calcium is not very discriminant in the statistical analysis.

In decarbonated soils, the availability of manganese remains important enough, even at the proximity of neutrality.

Yet, we notice a very important decrease of the level of manganese nutrition of Norway Spruce when the availability of calcium increases in the soil (saturation of the absorbing complexe).

It seems as if it existed an antagonism between calcium and manganese at the moment of penetration in the plant.

In decarbonated soils, the availability of manganous manganese decreases a lot, and the availability of easily reductible manganese decreases too, but in a less important proportion, which is a general law. In this type of stand, the level of manganese nutrition of Norway Spruce is always very reduced which is perhaps due, on one hand, to the retrogression of available manganese in the soil and, on the other hand, to the antagonism between calcium and manganese at the moment of penetration in the plant.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE MINERALSTOFFERNÄHRUNG VON FICHTEN AUF KALKBÖDEN
UND ENTKALKTEN BÖDEN

Die vorliegende Arbeit untersucht die Nährstoffzusammensetzung in den Nadeln von über vierzig, 35 bis 50 jährigen Fichtenbeständen auf den Kalkplateaus in Ostfrankreich. Dabei sollte festgestellt werden inwieweit der Kalkgehalt, von den obersten Profilschichten ausgehend, die Mineralstoffernährung dieser allgemein als kalkfeindlich behannten Holzart beeinflusst.

Nur bei 3 Elementen, Mangan, Kalzium und Stickstoff zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen Beständen auf entkalkten Böden und auf Kalk böden.

Unter Verwendung sämtlicher Analysenergebnisse wurde versucht diese beiden Standarte zu unterscheiden. Es wurde eine kanonische Analyse durchgeführt und zwei Klassifikationsverfahren angewandt: dabei erbrachte die Klassifikationsmethode von VAN DEN DRIESCHIE die beste, wenn auch nicht vollständige Diskrimination. Die beste Trennung ergab sich in der, von der Komponente (Mn, Ca), mit den Variablen Mn und Ca (die beiden Variablen haben entgegengesetzte Vorzeichen) und der Komponente (N) aufgespannten Ebene.

Im weiteren wird versucht den Zusammenhang zwischen Mn und Ca näher zu erklären. Die Variation des im Boden verfügbaren Ca spielt hierbei eine wesentliche Rolle. Diese Variation ist äusserst gross, denn wir fanden Bestände auf Böden mit nur 1 mg Äqu. Ca pro 100 g Boden im gesamten Profil, während andere Bestände auf Böden mit über 50 % Kalk im Oberboden stocken.

Obwohl der Ca-Gehalt auf entkalkten Böden im Verhältnis zu anderen Standorten (1:100) sehr gering ist, scheint er dennoch ausreichend, um die Ca-Ernährung der Fichte auf einem hohen Niveau zu erhalten.

Steigt der Gehalt an verfügbaren Ca im Boden, so erhöht sich der Ca-Gehalt in den Nadeln nur sehr wenig, auch dann, wenn das gesamte Profil sehr kalkreich ist. Man kann von einer richtiggehenden Drosselung der Ca-Aufnahme sprechen, was auch durch das geringe Trennvermögen des Ca im Gesamtkollektiv deutlich zum Ausdruck kommt.

Der Gehalt an im Boden verfügbaren Mn bleibt auf entkalkten Böden ziemlich hoch und zwar auch auf Böden mit pH-Werten um 7. Man beobachtet jedoch eine starke Verminderung der Mn-Aufnahme durch die Fichte, sobald der Gehalt an im Boden verfügbaren Ca ansteigt (Sättigung des Arbsorptionskomplexes).

Allen anscheins besteht ein Antagonismus zwischen Mn und Ca bei der Aufnahme in die Pflanze.

Auf Kalkböden zeigt sich eine deutliche Abnahme an im Boden verfügbaren Mn++ und in einem geringeren Ausmass an leicht reduzierbaren Mn; dies ist jedoch eine allgemein bekannte Gesetzmässigkeit.

Auf diesen Standorten ist der Mn-Gehalt in den Nadeln der Fichte immer sehr gering. Dies kann einerseits auf die Retrogradation des pflanzenaufnehmbaren Mn im Boden zurückgeführt werden und andererseits durch den Antagonismus zwischen Mn und Ca bei der Aufnahme in die Pflanze erklärt werden. Diese beiden Phänomene lassen sich aus dem Verhalten von Mn und Ca auf entkalkten Standorten erklären.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BITTEL R., 1957. Etude d'une technique de détermination du manganèse actif du sol. Résultats expérimentaux. *Ann. agron.*, **1**, 91.
- BOISCHOT P., DURROUX M., 1949. Fixation du fer et du manganèse dans les sols calcaires. *C.R. Acad. Sci.*, **229**, 380-381.
- BOISCHOT P., DURROUX M., SYLVESTRE G., 1950. Etude sur la fixation du fer et du manganèse dans les sols calcaires. *Ann. agron.*, **3**, 1-9.
- BROWN J., 1963. Interactions involving nutrient elements. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **14**, 93-107.
- BROWN J. C., HOLMES R. S., TIFFIN L. O., 1959. Hypotheses concerning iron chlorosis. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **23** (3), 231-234.
- CHRISTENSEN P. D., TOTH S. J., DEAR F. E., 1950. Status of soil manganese as influenced by moisture, organic matter and pH. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **15**, 279-282.
- CLYMO R. S., 1962. An experimental approach to part of the calcicole problem. *J. ecol. G. B.*, **50** (3), 707-31.
- COIC Y., COPPENET M., 1958. Sur la carence en manganèse des céréales dans les sols humifères de Bretagne. *Ann. Physiol. vég. suppl. II*, **III**.
- COPPENET M., 1959. Le manganèse dans les sols de Bretagne et ses relations avec la croissance des végétaux. *Ann. agron.*, **2**, 155-218.
- COTTER D. J., MISHRA U. N., 1968. The role of organic matter in soil manganese equilibrium. *Plant and Soil*, **29**, 3.
- DE KOCK P. C., 1955. Iron nutrition of plant at high pH. *Soil Sci.*, **79**, 167-175.
- DUCHAUFOUR Ph., 1960. Notes sur l'origine de la chlorose de certains conifères sur sol calcaire. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **107** (1-2), 8-12.
- DUCHAUFOUR Ph., BONNEAU M., 1962. Etude expérimentale de l'influence du calcaire sur la nutrition et la croissance d'un résineux acidiphile. *Ann. Ec. Eaux Forêts*, **19**, 3, 389-413.

- DUCHAUFOR Ph., BONNEAU M., 1961. Essai de fertilisation sur plants d'épicéa en milieu calcaire et en milieu acide. *Notes techniques forestières*. Station de Recherches et Expériences forestières, Nancy.
- DROUINEAU G., GOUNY P., MAZOYER R., 1950. Influence du calcaire sur la nutrition végétale. *Ann. agron.*, **3**, 1-14.
- EPSTEIN E., 1966. Dual pattern of ion absorption by plant cells and by plants. *Nature*, **212**, 1324-1327.
- FUJIMOTO C. K., SHERMAN G. D., 1948. Behaviour of manganese in soils. *Soil Sci.*, **66**, 131-146.
- GOUNY P., MAZOYER R., 1951. Influence du carbonate de calcium sur la nutrition minérale de *Lupinus albus* L. *C.R. Acad. Sci.*, **233**, 1482.
- HELLER R. *Nutrition et métabolisme*, 578 p., Masson et C^{ie}, Paris.
- HOMES M.-V., VAN SCHOOR G.-H., 1969. *La nutrition minérale des végétaux*, Masson et C^{ie}, Paris.
- JONES L. H. P., 1957. The effect of liming a neutral soil on the uptake of manganese by plants. *Plant and soil*, **8**, 301-324.
- JONES L. H. P., 1957. The effect of liming a neutral soil on the cycle of manganese. *Plant and Soil*, **8**, 315-327.
- JUSTE C., POUGET R., BRUZAU F., 1967. Influence du pH et de l'anion bicarbonique sur l'absorption du fer par des racines de vigne. *C.R. Acad. Sci.*, **264**, 24, 2781-4.
- KOCK P. C. de, 1955. Iron nutrition of plants at high pH. *Soil Sci.*, **79**, 3, 167-175.
- MAAS E. V., MOORE D. P., MASON B. J., 1968. Manganese absorption by excised Barley roots. *Plant Physiol.*, **43**, 527-530.
- HORTON I. F., RUSSELL J. S., MOORE A. W., 1967. Multivariate covariance and canonical analysis: a method for selecting the most effective discriminators in a multivariate situation. VI. — *International biometric conference handbook*, 1117-1132.
- MEHTA B. V., PATEL N. K., 1969. Effect of different iron potassium phosphate and calcium manganese relationships on the growth and chemical of aromatic strain of bidi tobacco. *Plant and Soil*, **30**, 1.
- MISHRA S. G., MISHRA P. C., 1969. Availability of Mn as affected by carbonate addition. *Plant and Soil*, **2**, 30.
- PAGE E. R., 1962. Studies in soil and plant manganese. The relationship of soil pH to manganese availability. *Plant and Soil*, **16**, 2, 247-257.
- PLEVEN J. Mme, 1968. Sur les conditions d'extraction du calcium échangeable. *Bull. A.F.E.S.*, **2**.
- RAMZAN M., 1968. Indices of availability of soil calcium to plants. *Plant and Soil*, **29**, 1.
- RAO G., 1952. Advanced statistical methods in biometrical research, Wiley, New-York.
- RICH C. I., 1956. Manganese content of peanut leaves as related to soil factors. *Soil Sci.*, **82**, 5, 353-363.
- SALSAC L., 1966. Absorption du calcium dans les racines de Lupin jaune et de Féverolle. *C.R. Acad. Sci.*, **262**, 2462-2465.
- SANCHEZ, KAMPRATA, 1959. Effects of liming and organic matter on the availability of native and applied manganese. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, **23**, 302-304.
- SAUVAIRE Y., 1967. Action du calcium sur la teneur en N total et en nitrates de la *Paretaria officinalis*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **264**, 296-299.
- SEAL H., 1964. *Multivariate statistical analysis for biologists*. Methuen, Londres.
- SUTCLIFFE D. Sc., 1962. *Mineral salts absorption in plants*. Pergamon press, Oxford, London, New-York, Paris.
- VALLEE G., 1967. Etude du rôle du manganèse dans la régénération de la sapinière vosgienne. *Ann. Sci. forest.*, **24**, 4, 559-275.
- VAN DEN DRIESCHE R., 1965. La recherche des constellations de groupes à partir des distances généralisées. D² de Mahalanbis. *Biométrie-Praximétrie*, **6** (1), pp. 36-47.