Comparaison de la nutrition minérale de *Pinus nigra Nigricans* et de *Picea excelsa* Link en sol très carbonaté, carbonaté et décarbonaté : incidence sur le métabolisme des anions minéraux et organiques

A. CLÉMENT

Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation,
Centre national de Recherches forestières I. N. R. A.,
Champenoux, 54280 Seichamps,

Résumé

Nous nous proposons d'établir une comparaison entre la nutrition minérale de l'Epicéa (*Picea excelsa* Link) et celle du Pin noir (*Pinus nigra Nigricans*) sur sol très calcaire, calcaire et décarbonaté, à l'aide de l'étude des différentes formes anioniques et cationiques présentes dans le tissu foliaire des deux essences, en liaison avec le métabolisme des anions organiques.

Ce mémoire fait référence à la publication suivante :

« Etude de la nutrition minérale de *Picea excelsa* Link sur sols calcaires et sur sol décarbonaté : Incidence sur le métabolisme des anions minéraux et organiques ».

Les résultats que nous avons obtenus montrent notamment :

- Une assimilation de l'ion phosphate fortement dépendante de la présence de calcaire dans le sol pour l'Epicéa.
- Une assimilation de l'ion sulfate influencée par la présence de calcaire chez les deux espèces.
- Une nutrition azotée déficiente en sol calcaire et surtout très calcaire chez l'Epicéa, cette insuffisance azotée semblant surtout liée pour cette espèce à la forme de l'azote minéral disponible dans le sol.
- Une absorption cationique parfaitement régulée chez le Pin noir, beaucoup plus dépendante du sol chez l'Epicéa.
- Des teneurs en acides organiques très révélatrices de cette absorption cationique.

1. — Introduction

Cette étude fait suite à celle réalisée sur *Picea excelsa* Link, dans laquelle nous avons mis en évidence l'influence que pouvait avoir le calcaire sur la nutrition minérale et le métabolisme des anions minéraux et organiques (Clément A., 1974). Nous avons repris pour *Pinus nigra Nigricans* une étude similaire sur les mêmes stations et par les mêmes techniques analytiques. La nutrition minérale et le métabolisme des anions minéraux seront donc étudiés grâce à l'analyse fractionnée des éléments minéraux des tissus foliaires mais aussi par l'analyse globale des anions organiques des tissus. Parmi ces derniers les plus représentatifs seront individuellement identifiés et dosés.

Nous nous proposons d'établir ici une comparaison entre les différentes formes des cations et anions minéraux et des anions organiques présentes dans le tissu foliaire de ces deux espèces lorsqu'elles croissent sur sols très carbonaté, carbonaté et décarbonaté. Nous nous contenterons d'exposer les résultats essentiels sous forme de discussion-conclusion, tout en présentant l'ensemble des valeurs obtenues sur tableaux permettant ainsi au lecteur de préciser notre discussion sur les points susceptibles de l'intéresser.

Rappelons que nos observations ont été réalisées à deux périodes de végétation très distinctes, d'une part en période de croissance printanière (prélèvements de printemps) lorsque l'activité biologique est intense, d'autre part en période d'activité réduite (prélèvements hivernaux). Les prélèvements ont été, pour une même station, effectués simultanément pour les deux espèces.

2. — Techniques expérimentales

2.1. — Choix des stations

Les 3 stations étudiées sont celles décrites dans l'étude précédente portant sur l'Epicéa. Elles possèdent les caractéristiques essentielles suivantes :

- Station très calcaire à 50 p. 100 de CaCO_3
 - peuplée de pins noirs âgés de 34 ans, d'une hauteur moyenne dominante de 12,4 m. La production moyenne par ha et par an depuis l'origine à 50 ans est de 6 m^{-3} ;
 - peuplée d'épicéas de même âge d'une hauteur moyenne dominante de 6,4 m. La production moyenne par ha et par an depuis l'origine à 50 ans est de $1,6 \text{ m}^{-3}$.
- Station calcaire à 15 p. 100 de CaCO_3
 - peuplée de pins noirs âgés de 35 ans d'une hauteur moyenne dominante de 14,5 m. La production moyenne par ha et par an depuis l'origine à 50 ans est de 10 m^{-3} ;
 - peuplée d'épicéas de même âge d'une hauteur moyenne dominante de 11,1 m. La production moyenne par ha et par an depuis l'origine à 50 ans est de 5 m^{-3} .
- Station décarbonatée à pH 5,5
 - peuplée de pins noirs âgés de 35 ans d'une hauteur moyenne dominante de 16,0 m. La production moyenne par ha et par an depuis l'origine à 50 ans est de 14 m^{-3} ;
 - peuplée d'épicéas âgés de 37 ans d'une hauteur moyenne dominante de 22,8 m. La production moyenne par ha et par an depuis l'origine à 50 ans est de 19 m^{-3} .

2.2. — Choix des arbres : Echantillonnage

Nous avons choisi 8 arbres dominants* par station. Les 2 prélèvements foliaires ont été effectués sur les aiguilles de l'année; le premier au printemps (début juin),

* Arbres dominants : ces arbres ont été sélectionnés parmi les 10 plus grands arbres de la station.

en période d'intense activité biologique, le second en hiver (début janvier) en période d'activité biologique réduite.

2.3. — Traitements des échantillons

Les analyses ont été effectuées soit à partir du végétal vert, soit à partir du végétal séché 24 h à 65 °C.

L'analyse des formes azotées minérales et organiques ainsi que celles des acides organiques ont été conduites exclusivement sur le matériau vert. A cette fin, les échantillons prélevés sont « fixés » dès leur prélèvement sur le terrain à l'azote liquide, transportés et conservés dans des glacières portatives garnies de glace carbonique. Les échantillons ainsi congelés sont ensuite conditionnés en vue de l'extraction des différents éléments à 4 °C (Thèse Clément, 1972).

2.4. — Analyses effectuées

Nous avons extrait les composés anioniques et cationiques les plus labiles des tissus végétaux par deux solvants, l'eau et l'acide acétique normal, employés l'un à la suite de l'autre.

L'acide acétique normal permet d'extraire sélectivement certaines formes de Ca insolubles dans l'eau, ainsi que certaines combinaisons azotées également insolubles dans l'eau, tandis qu'il laisse subsister intact l'oxalate de Ca.

La différence, entre les résultats de l'analyse des éléments totaux et des éléments faisant partie des combinaisons extraites par l'eau et l'acide acétique N, représente les éléments engagés dans des combinaisons insolubles minérales et organiques (C_I).

Chaque élément a été déterminé :

— dans sa forme soluble dans l'eau P_{H_2O} , S_{H_2O} , NO_3^- , NH_4^+ , N_{H_2O} , Ca_{H_2O} , K_{H_2O} , Mg_{H_2O} ,

— dans sa forme soluble dans l'acide acétique N après épuisement à l'eau P_A , S_A , N_A , Ca_A , K_A , Mg_A .

Pour le soufre et le phosphore, nous avons calculé la quantité totale insolubilisée dans une aiguille de poids moyen (moyenne du poids de 100 aiguilles) au moment du prélèvement printanier; nous l'avons exprimée en valeur relative en fonction de la quantité insolubilisée au prélèvement hivernal (Indice 100). De même, nous avons exprimé en valeur relative le poids moyen d'une aiguille sèche à 65 °C au stade printanier en prenant toujours l'indice 100 comme poids moyen de l'aiguille en fin de croissance.

Nous avons complété cette étude par l'analyse globale des anions organiques présents sous forme d'acides libres dans les tissus (acidité organique libre *), et par la détermination globale des anions organiques salifiés (acidité organique salifiée). Nous avons également procédé à l'évaluation de l'acidité minérale libre (acides minéraux) et à l'évaluation de l'acidité minérale salifiée.

Pour ce faire, nous avons déterminé après déplacement des cations par une résine cationique et dosage jusqu'à pH = 8 l'acidité totale, c'est-à-dire la somme des anions liés soit à un proton, soit à un cation métallique (acidité libre + acidité

* Représente une acidité potentielle à pH = 8. Sont donc essentiellement concernés les acides organiques libres dont le pk est égal ou inférieur à 8.

salifiée). Nous avons également mesuré l'acidité totale libre (anions liés à un proton) par neutralisation à $\text{pH} = 8$ de la solution d'extraction aqueuse du tissu végétal.

Enfin, à partir du pH des extraits foliaires, des quantités de soufre et de phosphore solubles présentes dans les tissus, nous avons estimé l'acidité minérale totale. Cette acidité est composée de l'acidité minérale libre (acides minéraux, sulfates acides et phosphates acides) et de l'acidité minérale salifiée (sels minéraux, sulfates acides et phosphates acides).

A partir des données précédentes, il nous a été ainsi possible de calculer l'acidité organique libre et salifiée des tissus foliaires.

Nous avons tenu à préciser également la nature des acides organiques et de leurs sels, leur identification a été effectuée par chromatographie sur papier Wattman, en simple et double dimension.

Solvants de migration utilisés :

solvant n° 1 : Ethylméthylcétone/acétone/eau/acide formique,

solvant n° 2 : NH_4OH /alcool éthylique/eau,

solvant n° 3 : n Butanol/acide acétique/eau.

En chromatographie monodimensionnelle, le développement a lieu par voie descendante avec le solvant n° 1.

En chromatographie bidimensionnelle, le développement a lieu par voie descendante en utilisant dans l'ordre les solvants 2 et 3 pour les première et deuxième dimensions.

Les chromatogrammes sont révélés au bleu de bromophénol et au sulfate de cuivre. L'estimation quantitative des taches est obtenue par photodensitométrie d'après les techniques proposées par S. Bruckert (1970).

3. — Discussion — Conclusion

Des résultats exposés dans les tableaux, les points essentiels suivants méritent d'être soulignés.

3.1. — Nutrition et métabolisme du phosphore et du soufre

Nutrition et métabolisme du phosphore (tabl. 1).

Les quantités de phosphore absorbées (P_T) sont en fin de cycle de végétation plus faibles dans les stations carbonatées que dans la station décarbonatée pour les deux espèces. Ceci est en accord avec les faibles teneurs en phosphore assimilable observées sur sol calcaire et très calcaire et met en évidence une similitude de prélèvement des deux espèces en ce qui concerne les possibilités d'extraction du phosphore assimilable du sol.

L'étude des différentes formes de phosphore observées en période d'activité biologique révèle un comportement très différent des 2 espèces en sol calcaire. Chez l'Epicéa, le phosphore tend à s'accumuler dans les aiguilles sous forme soluble, on ne le constate pas chez le Pin noir.

TABLEAU 1

Formes du phosphore présentes dans le tissu foliaire d'Épicéa et de Pin noir sur station très carbonatée (TC), carbonatée (C) et décarbonatée (D). Les résultats sont exprimés en mg de P pour 100 g de végétal sec, chaque résultat correspond à la moyenne de 8 mesures.

Phosphorus combinations in foliar samples of Spruce and of Austrian Pine on very calcareous (TC), calcareous (C) and non calcareous sites (D). The results are expressed in mg of P/100 g of dry matter. Every result is the average of 8 measures.

Formes	Prélèvements printaniers				Prélèvements hivernaux			
	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **
Épicéas								
P _{H₂O}	129,8	105,6	97,9	(TC-C)** (TC-D)**	71,3	59,5	106,7	
P _A	5,8	5,8	8,1	(C-D)** (TC-D)**	4,1	6,0	6,3	(TC-C)** (TC-D)**
P _S	135,6	111,4	106,0	(TC-C)** (TC-D)**	75,4	65,5	113,0	
P _I	88,3	107,0	123,1	(TC-D)**	66,6	88,5	82,5	
P _T	223,9	218,4	229,1		142,0	153,0	195,5	(C-D)* (TC-D)**
P _S /P _I	1,53	1,06	0,86	(TC-D)**	1,13	0,74	1,36	
Pins noirs								
P _{H₂O}	74,6	88,5	96,9	(TC-D)**	59,2	59,6	71,4	
P _A	8,3	6,4	11,3	(C-D)**	13,0	9,9	11,0	
P _S	82,9	94,9	107,2	(TC-D)**	72,2	69,5	82,4	
P _I	96,6	109,0	118,8	(TC-C)** (TC-D)**	51,4	65,8	65,6	(TC-C)** (TC-D)**
P _T	179,5	203,9	227,0	(TC-C)** (C-D)**	123,6	135,3	148,0	(C-D)* (TC-D)**
				(TC-D)**				
P _S /P _I	0,86	0,87	0,91		1,40	1,05	1,25	

Les deux résineux ont un comportement moins opposé pour les teneurs en phosphore insoluble (P_I) qui, pour les deux, sont nettement plus faibles en milieu calcaire qu'en milieu décarbonaté ; la différence est toutefois moins sensible pour le Pin noir.

L'étude du rapport P_S/P_I montre que l'Épicéa éprouve en sol calcaire certaines difficultés à incorporer son phosphore soluble sous forme de molécules organiques complexes (P_S/P_I élevé), alors qu'il n'en est rien pour le Pin noir (P_S/P_I identique en sol très carbonaté et décarbonaté).

Ainsi, les teneurs basses en phosphore insoluble relevées dans le tissu foliaire élaboré sur sol très calcaire ne dépendraient donc que de la faible disponibilité du phosphore assimilable dans ces types de sol pour le Pin noir, alors que pour l'Épicéa, les très basses teneurs observées seraient en plus liées à la transformation physiologique « phosphore soluble-phosphore insoluble ».

Il est par ailleurs intéressant de remarquer qu'en absence de calcaire, là où la croissance des deux résineux est à son optimum, le rapport entre les formes solubles et insolubles est peu variable d'une espèce à l'autre.

Sans que l'on puisse être très affirmatif puisque nous ne disposons que de 2 dates de prélèvement et que le développement des aiguilles est, au stade printanier, plus avancé chez le Pin noir que chez l'Épicéa ; il apparaît cependant que l'accumulation du phosphore sous forme insoluble est plus rapide au printemps chez le premier que chez le second, et même supérieure à la quantité totale accumulée en période

hivernale pour le Pin noir (tabl. 2). Ces observations montrent qu'une partie du phosphore insolubilisé au printemps ne serait pas irréversiblement fixée dans les tissus, et ceci en présence ou non de calcaire. Chez l'Epicéa, par contre, l'accumulation des formes insolubles est plus progressive, mieux proportionnée à la croissance de l'aiguille.

TABLEAU 2

Quantité relative de phosphore insolubilisé par aiguille moyenne au prélèvement printannier, le nombre 100 représente la quantité insolubilisée au prélèvement hivernal (QPR).

Poids sec relatif de l'aiguille au prélèvement printannier, le nombre 100 représente le poids en fin de végétation (PRP).

Relative quantity of insolubilised phosphorus in a middle-sized needle analysed during spring — 100 is the reference value of the insolubilised phosphorus during winter (QPR). Relative dry weight of a middle-sized needle observed during spring — 100 is the reference value of the dry weight during winter (PRP).

Stations très carbonatée (TC) carbonatée (C) décarbonatée (D)				
		TC	C	D
Epicéas	{ QPR	66	67	85
	{ PRP	41,5	55	57
Pins noirs	{ QPR	152	159	129
	{ PRP	81	95	71

Nutrition et métabolisme du soufre (tabl. 3).

Le calcaire interfère sur les teneurs en soufre insoluble (S_I) des tissus foliaires des deux espèces, aussi bien en période d'activité biologique intense qu'en période de repos, ces teneurs étant d'autant plus basses qu'il y a plus de calcaire dans le sol. Il existe donc à ce sujet un parallélisme dans le comportement des deux essences. Les variations de ces teneurs doivent être rapprochées de celles concernant l'azote protéique par le fait que ces deux éléments sont, comme nous le verrons plus loin, intimement liés dans la constitution de la matière végétale ; il est donc normal d'observer un rapport S_{H_2O}/S_I très élevé en sol très calcaire dans la mesure où une assimilation insuffisante de l'azote sur ce type de sol gêne notablement la synthèse de composés organiques soufrés. Les deux espèces se différencient cependant à l'examen de ces différents rapports. Il apparaît ainsi que le calcaire du sol perturbe davantage le métabolisme du soufre chez l'Epicéa que chez le Pin noir. Peut-être s'agit-il d'un problème de pénétration de l'ion SO_4 jusqu'aux sites de réduction. La pénétration de l'anion dans la cellule, déjà lente par elle-même, pourrait être freinée davantage et rendue difficile par la présence d'un cation à pénétration très lente comme le Ca. Le SO_4 s'accumulerait alors dans l'espace libre extra-cellulaire, ce qui fournirait des teneurs élevées en S_{H_2O} .

— Notons aussi que les teneurs en S_{H_2O} révèlent un comportement différent des deux espèces au cours de la croissance estivale. On observe en effet que chez l'Epicéa, les teneurs augmentent du prélèvement printannier au prélèvement hivernal alors que c'est l'inverse pour le Pin noir.

TABLEAU 3

Formes de soufre présentes dans le tissu foliaire d'Epicéa et de Pin noir sur station très carbonatée (TC), carbonatée (C) et décarbonatée (D). Rapport Sorg/Norg. Les résultats sont exprimés en mg de S pour 100 g de végétal sec, chaque résultat correspond à la moyenne de 8 mesures.

S org = S total — S minéral
N org = N total — N minéral

Sulphur combinations in foliar samples of Spruce and Austrian Pine on very calcareous (TC), calcareous (C), and non calcareous sites (D). The results are expressed in mg of S/100 g of dry matter. Every result is the average of 8 measures.

Formes	Prélèvements printaniers				Prélèvements hivernaux			
	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **
Epicéas								
S _{H₂O}	37,4	33,2	20,0	(C-D)** (TC-D)**	42,9	51,6	31,1	(C-D)** (TC-D)*
S _A	traces	traces	traces		traces	traces	traces	
S _I	49,1	71,9	81,1	(TC-C)** (TC-D)**	54,8	76,6	87,2	(TC-C)** (C-D)**
S _{H₂O} /S _I	0,76	0,46	0,25	(TC-C)** (C-D)** (TC-D)**	0,78	0,67	0,36	(C-D)** (TC-D)**
Sorg/Norg	0,047	0,055	0,053		0,070	0,070	0,067	
Pins noirs								
S _{H₂O}	39,8	54,8	41,2	(TC-C)* (C-D)*	32,7	40,1	33,7	
S _A	traces	traces	traces		traces	traces	traces	
S _I	52,7	63,0	79,7	(TC-C)** (C-D)** (TC-D)**	59,5	78,2	83,8	(TC-C)** (C-D)* (TC-D)**
S _{H₂O} /S _I	0,75	0,87	0,52	(TC-C)** (TC-D)**	0,55	0,51	0,41	
Sorg/Norg	0,051	0,052	0,059		0,069	0,071	0,069	

TABLEAU 4

Quantité relative de soufre insolubilisé par aiguille moyenne au prélèvement printanier, le nombre 100 représente la quantité insolubilisée au prélèvement hivernal (QSR).

Poids sec relatif de l'aiguille au prélèvement printanier. Le nombre 100 représente le poids en fin de végétation (PRP).

Relative quantity of insolubilized sulphur in a middle-sized needle analysed during Spring — 100 is the reference value of the insolubilised sulphur during winter (QSR). Relative dry weight of a middle-sized needle observed during Spring — 100 is the reference value of the dry weight during winter (PRP).

Station très carbonatée (TC) carbonatée (C) décarbonatée (D)				
		TC	C	D
Epicéas	QSR	37,5	52	53
	PRP	41,5	55	57
Pins noirs	QSR	72	72	68
	PRP	81	95	71

Nous insisterons également sur l'étroite liaison existant chez les deux essences entre la quantité de soufre insolubilisée par aiguille au stade printanier QPR et le poids de cette aiguille PRP (tabl. 4). Ces observations confirmeraient le fait que la synthèse des composés organiques soufrés est très étroitement liée à l'élaboration du tissu végétal.

Par comparaison, avec la fixation du phosphore dans les tissus, la fixation du soufre sous forme de composés organiques insolubles paraît plus lente et semble plus directement liée à la croissance de l'aiguille donc à la synthèse de matière végétale.

3.2. — Nutrition et métabolisme de l'azote (tabl. 5)

TABLEAU 5

Formes d'azote présentes dans le tissu foliaire d'Epicéa et de Pin noir sur station très carbonatée (TC), carbonatée (C) et décarbonatée (D). Les résultats sont exprimés en mg de N pour 100 g de végétal sec, chaque résultat correspond à la moyenne de 8 mesures.

Nitrogen combinations in foliar samples of Spruce and Austrian Pine on very calcareous (TC), calcareous (C) and non calcareous sites (D). The results are expressed in mg of N/100 g of dry matter. Every result is the average of 8 measures.

Formes	Prélèvements printaniers				Prélèvements hivernaux			
	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **
Epicéas								
NO_3^-	4,7	4,9	4,0		1,8	0,3	0,9	
NH_4^+	3,7	4,7	8,8	(TC-D)** (C-D)**	2,1	2,2	4,3	(C-D)** (TC-D)**
$\text{N}_{\text{H}_2\text{O}}$	81,5	76,2	108,2	(TC-D)** (C-D)**	30,2	31,6	39,7	(C-D)** (TC-D)**
N_A	8,9	22,0	33,1	(TC-C)** (C-D)**	4,8	8,5	12,1	(TC-C)** (C-D)**
N_S	90,4	98,2	141,3	(TC-D)* (C-D)**	35,0	40,1	51,8	(C-D)** (TC-D)**
N_I	955	1 217	1 385	(TC-C)** (C-D)**	750	1 054	1 254	(TC-C)** (C-D)**
$\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$	1,28	1,05	0,47	(C-D)** (TC-D)**	0,87	0,13	0,20	(TC-C)** (TC-D)**
$\text{N}_{\text{H}_2\text{O}}/\text{N}_\text{A}$	9,2	3,5	3,5	(TC-C)** (TC-D)**	6,8	3,7	3,3	(TC-C)** (TC-D)**
$\text{N}_{\text{miné}}/\text{N}_\text{S}$	0,09	0,10	0,09		0,11	0,06	0,10	
$\text{N}_\text{S}/\text{N}_\text{I}$	0,09	0,08	0,10		0,05	0,04	0,04	
Pins noirs								
NO_3^-	4,9	4,5	3,4	(C-D)* (TC-D)**	1,2	0,9	1,3	
NH_4^+	5,2	7,0	9,6	(TC-D)*	1,3	2,0	2,3	(TC-D)**
$\text{N}_{\text{H}_2\text{O}}$	113,1	162,7	192,0	(TC-C)** (TC-D)**	35,7	40,6	48,7	(TC-C)** (C-D)**
N_A	13,2	21,0	20,2	(TC-C)** (TC-D)**	6,1	6,8	10,2	(TC-C)** (TC-D)**
N_S	126,3	183,7	212,2	(TC-C)** (TC-D)**	41,8	47,4	58,9	(TC-C)** (C-D)**
N_I	912	1 028	1 148	(TC-C)** (C-D)**	866	1 045	1 148	(TC-C)** (C-D)**
$\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$	0,95	0,64	0,35	(TC-D)**	0,91	0,44	0,55	(TC-C)** (TC-D)**
$\text{N}_{\text{H}_2\text{O}}/\text{N}_\text{A}$	8,7	7,7	9,5		5,9	6,0	4,9	
$\text{N}_{\text{miné}}/\text{N}_\text{S}$	0,08	0,06	0,06		0,05	0,06	0,06	
$\text{N}_\text{S}/\text{N}_\text{I}$	0,14	0,18	0,19	(TC-D)*	0,05	0,05	0,05	

Similitude entre les deux espèces.— *Azote minéral.*

Les teneurs en azote nitrique (NO_3^-) et ammoniacal (NH_4^+) sont très faibles dans les tissus foliaires des deux espèces comparées aux teneurs en azote soluble (N_S) et surtout insoluble (N_I). Pins noirs et épicéas ont des teneurs en NH_4^+ plus importantes en station décarbonatée qu'en station très carbonatée. On peut noter, à ce sujet, un parallélisme entre ces teneurs et celles observées dans les sols : à un sol calcaire où la disponibilité en NH_4^+ est faible correspond un tissu foliaire pauvre en NH_4^+ ; à un sol décarbonaté où la disponibilité en NH_4^+ est plus importante correspond un tissu foliaire plus riche en NH_4^+ .

— *Azote soluble et insoluble.*

La richesse du sol en calcaire interfère sur les teneurs en azote soluble dans l'eau, soluble dans l'acide acétique après épuisement à l'eau et insoluble chez les deux essences.

Les rapports N minéral/ N_S , N_S/N_I , identiques pour les 3 stations étudiées à l'intérieur de chaque espèce suggère un manque de disponibilité d'azote minéral dans le sol calcaire.

Différence entre les deux espèces.

L'examen des teneurs respectives en azote soluble et insoluble différencie bien les 2 espèces ; sur une même station et surtout en période d'activité biologique, les premières sont plus élevées chez le Pin noir que chez l'Épicéa ; le rapport N_S/N_I apparaît donc pour le Pin noir plus important. On peut penser à priori que ce rapport met en évidence une métabolisation plus difficile des formes solubles en formes insolubles chez le Pin noir. En réalité, la similitude des valeurs observées en sols calcaires et décarbonaté montre que la teneur élevée en N_S est une caractéristique de l'espèce Pin noir.

L'évolution des teneurs en azote insoluble au cours du cycle de végétation différencie également les deux essences. Elles sont plus élevées en période printanière qu'en période hivernale pour l'Épicéa et pour une même station alors qu'elles apparaissent identiques chez le Pin noir.

Discussion.

En regard de ce que nous venons d'exposer, il apparaît que la nutrition azotée et le métabolisme de l'azote chez l'Épicéa sont perturbés par la présence de calcaire dans le sol. Nous observons également que le Pin noir n'y est pas totalement insensible. Sur ce dernier point, nos résultats sont un peu différents de ceux publiés par (Le Tacon 1974). Une étude statistique réalisée par cet auteur portant sur 24 placettes carbonatées et 12 placettes décarbonatées a montré une indifférence totale de l'espèce au calcaire au niveau de la nutrition azotée, le critère d'étude étant l'azote total dans les aiguilles.

Des travaux plus récents (Clément, Garbaye, Le Tacon sous presse) ainsi que (Le Tacon 1976) permettent de proposer une hypothèse explicative à cette divergence. Il est démontré que le comportement calcicole du Pin noir est entièrement lié à la mycorhization de ses racines ; sans mycorhization, il est calcifuge et présente les mêmes désordres métaboliques azotés que l'Épicéa. Ainsi, une mycorhization plus

ou moins efficace des arbres des deux stations choisies pourrait peut-être apporter une explication. Notons également que la station la plus carbonatée contient 50 p. 100 de calcaire ; dans ces conditions, même pour une espèce peu exigeante sur la quantité et la qualité de l'azote minéral disponible dans le sol, comme le Pin noir, la nutrition azotée est rendue difficile et pourrait expliquer nos résultats.

Cependant, si nous examinons la valeur des rapports N_{H_2O}/N_A , $N \text{ minéral}/N_S$ et N_S/N_I , pour les deux périodes de prélèvement chez le Pin, il apparaît que les teneurs relativement faibles en (N_I) observées dans les tissus provenant de la station très calcaire ne sont pas la conséquence d'une mauvaise métabolisation des formes organiques solubles disponibles. On constate même pour la période d'activité biologique une métabolisation plus poussée des formes solubles en formes insolubles (rapport N_S/N_I plus faible que celui observé sur la station décarbonatée). Donc, pour cette essence, il semblerait qu'un des facteurs limitant la synthèse protéique en sol très calcaire soit uniquement la quantité d'azote minéral disponible dans le sol. Cette influence du calcaire est, toute proportion gardée, peu importante en comparaison de celle observée chez l'Epicéa.

A la différence du Pin noir, l'Epicéa, en sol très calcaire et calcaire, est carencé en azote insoluble. Cette carence azotée est mieux révélée encore si on considère l'optimum nutritionnel de cette espèce exigeante, mais également les quantités métabolisées par arbre chaque année. Rappelons que ces arbres âgés de 35 ans ont une hauteur moyenne dominante qui n'excède pas 6,4 m et une teneur foliaire en azote qui se situe à 50 p. 100 de l'optimum généralement adopté.

L'étude des rapports $N \text{ minéral}/N_S$, N_S/N_I , observés pour les deux périodes de prélèvement en milieu calcaire en référence à la station décarbonatée, conduit à penser que la carence azotée est dépendante de la disponibilité en azote minéral du sol comme pour le Pin noir. Toutefois, cela ne semble pas être le seul facteur limitant la synthèse protéique, ainsi le rapport N_{H_2O}/N_A qui est 2 à 3 fois plus élevé en sol très calcaire, met en évidence pour l'Epicéa une certaine difficulté de transformation des formes solubles dans l'eau en formes solubles dans l'acide acétique, c'est-à-dire en forme préprotéique.

Notons que nous avons observé (Clément A., Garbaye J., Le Tacon F., sous presse) un phénomène comparable chez des semis d'Epicéas cultivés sur sable calcaire, soumis à une alimentation uniquement nitrique.

Nous avons également constaté dans le tissu foliaire d'Epicéa provenant des sols calcaire et très calcaire une accumulation anormale d'acides organiques. Celle-ci pourrait être en liaison avec la nutrition nitrique, et corroborer ce que nous venons de dire. Ainsi, d'après une étude faite par Dijkshoorn (1964) les acides organiques apparaîtraient indispensables à la synthèse des formes azotées à partir des nitrates. Ils permettraient, selon l'auteur, d'assurer, à l'intérieur de la chaîne azotée, le passage NH_3 en NH_4^+ par fixation de NH_3 et formation d'un sel de NH_4^+ . Ils pourraient donc prendre le relais des différents enzymes réduisant les nitrates en NH_3 et permettre la formation des composés organiques azotés.

Relation entre les nutriments de l'azote et du soufre (tabl. 3).

Dijkshoorn et Van Wijk (1967) ont montré qu'il existait un rapport S organique/N organique propre à chaque espèce végétale, indépendant du sol sur lequel s'est élaboré le tissu foliaire et directement lié à synthèse protéique. Kelly et Lambert

(1972) ont confirmé ces observations pour *Pinus Radiata*. Nous avons retrouvé des résultats très semblables à ces auteurs pour les deux essences étudiées. Elles possèdent en effet un rapport caractéristique peu variable pour la période d'équilibre physiologique hivernale de valeur semblable ou même identique à celle trouvée par Kelly et Lambert qui est de 0,068. Ainsi, les valeurs de S organique faibles en sol calcaire correspondent à des valeurs de N organique faibles. La difficulté de métabolisation de l'azote sous forme protéique pourrait donc être à l'origine des faibles teneurs en soufre organisé observé en sol très calcaire.

3.3. — Nutrition cationique (tabl. 6)

TABLEAU 6

Cations présents dans le tissu foliaire d'Epicéa et de Pin noir sur station très carbonatée (TC), carbonatée (C) et décarbonatée (D). Les résultats sont exprimés en m.é./100 g de végétal sec, chaque résultat correspond à la moyenne de 8 mesures.

Cations combinations in foliar samples of Spruce and Austrian Pine on very calcareous (TC), calcareous (C) and non calcareous sites (D). The results are expressed in m.é./100 g of dry matter. Every result is the average of 8 measures.

Formes	Prélèvements printaniers				Prélèvements hivernaux				
	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près *	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près**	
Epicéas									
Ca	Ca _{H2O}	1,18	1,01	0,81	(C-D)* (TC-D)**	4,46	3,98	3,49	(C-D)** (TC-D)**
	Ca _A	3,36	4,09	3,46	(TC-C)** (C-D)**	2,46	2,89	3,03	(TC-C)** (TC-D)**
	Ca _S	4,54	5,10	4,27	(TC-C)** (C-D)**	6,92	6,87	5,52	(C-D)** (TC-D)**
	Ca _I	21,5	18,6	16,2	(TC-D)**	41,5	25,1	34,8	(TC-C)** (C-D)** (TC-D)**
	Ca _{ox}	3,05	0,27	3,30		8,87	0,45	1,39	(TC-C)** (TC-D)**
Mg	Mg _{H2O}	6,73	6,21	5,14	(C-D)** (TC-D)**	5,67	5,06	4,77	
	Mg _A	0,32	0,38	0,42	(TC-D)*	1,05	1,18	1,45	(TC-D)*
	Mg _S	7,05	6,59	5,56	(C-D)** (TC-D)**	6,72	6,24	6,22	
	Mg _I	0,07	1,00	1,61	(TC-D)**	0,27	0,36	0,41	
K	K _{H2O}	26,1	27,5	23,7	(C-D)** (TC-D)*	14,1	19,2	19,0	(TC-C)** (TC-D)**
	K _A	0,22	0,43	0,34		0,54	0,75	0,87	(TC-C)* (TC-D)**
	K _I	traces	traces	traces		traces	traces	traces	
Pins noirs									
Ca	Ca _{H2O}	3,94	4,00	3,85		2,76	2,49	2,83	
	Ca _A	2,36	2,53	2,38		2,80	2,81	3,34	(C-D)* (TC-D)*
	Ca _S	6,30	6,53	6,23		5,56	5,30	6,17	
	Ca _I	4,83	2,84	0,76	(TC-C)* (C-D)** (TC-D)**	9,16	9,25	12,4	
	Ca _{ox}	traces	traces	traces		traces	traces	traces	
Mg	Mg _{H2O}	5,09	6,64	5,37		5,36	4,73	6,05	
	Mg _A	0,54	0,61	0,67		1,60	1,89	2,74	(C-D)** (TC-D)**
	Mg _S	5,63	7,25	6,04		6,96	6,62	8,79	(C-D)** (TC-D)*
	Mg _I	1,14	1,02	1,81		0,54	1,43	1,88	(TC-C)** (TC-D)**
K	K _{H2O}	21,4	22,7	20,6	(C-D)** (TC-D)*	14,7	16,2	15,1	
	K _A	0,57	0,49	0,44		0,64	0,81	0,82	
	K _I	traces	traces	traces		traces	traces	traces	

Au cours du vieillissement des tissus, la teneur globale en cations bivalents s'accroît tandis que celle des monovalents décroît chez les deux espèces. Le jeune tissu foliaire a un métabolisme cationique printanier essentiellement potassique et magnésien ; ce n'est que plus tard dans le cycle de végétation qu'il devient calcique.

Le potassium se trouve dans les tissus sous forme de sels minéraux et organiques solubles. Nous n'avons pas relevé d'interférence très importante du calcaire sur les teneurs en K des tissus chez les deux espèces ; notons cependant la tendance à avoir une teneur plus faible en milieu très carbonaté pour l'Epicéa en période de repos biologique.

La majeure partie de magnésium contenu dans les aiguilles jeunes et adultes se trouve sous forme soluble. La proportion est un peu moins importante pour le Pin noir. Les faibles teneurs en Mg_I observées chez l'Epicéa en fin de cycle de végétation sur station très carbonatée peuvent être corrélées aux faibles teneurs en N_I et être de ce fait responsables de la pauvreté chlorophyllienne des tissus, l'aspect chlorosé de certains échantillons pourrait confirmer notre hypothèse.

Notons pour le Pin noir un certain parallélisme avec l'Epicéa en ce qui concerne les teneurs en Mg_I .

La distribution du Ca dans les tissus foliaires renforce la différenciation entre les deux espèces. C'est ainsi que les teneurs en Ca_{H_2O} augmentent lorsque le tissu foliaire vieillit chez l'Epicéa alors que c'est l'inverse pour le Pin noir. On constate par ailleurs un effet calcaire chez l'Epicéa qui n'existe pas chez le Pin noir. On relève aussi des rapports Ca soluble/Ca insoluble beaucoup plus élevés chez le Pin noir que chez l'Epicéa. Même en sol très carbonaté, le Pin noir absorbe peu de Ca, une grande partie de celui-ci restant dans ses tissus à l'état soluble. Inversement chez l'Epicéa l'absorption est énorme, une faible partie demeurant seulement à l'état soluble. Dès le stade printanier, il se trouve déjà beaucoup de Ca_I dans l'aiguille d'Epicéa, la tendance est à peine plus marquée en station très calcaire, puis au cours de la saison de végétation cette teneur en Ca_I progresse plus rapidement en station très calcaire. Chez le Pin noir, le processus semble différent, les teneurs, tout en étant beaucoup plus faibles que pour l'Epicéa, sont supérieures en période printanière sur sol très calcaire à celles du sol décarbonaté ; elles tendent à s'égaliser au cours de la croissance estivale. Ce Ca_I nous est apparu insolubilisé chez l'Epicéa suivant deux modes au moins : d'une part sous forme de sel organique insoluble (oxalate), d'autre part sous forme non extractible par des résines cationiques. Cette dernière forme étant probablement constituée par des combinaisons de types « pectate ». Nous n'avons remarqué chez le Pin noir que cette deuxième forme.

Ainsi, le Pin noir apparaît parfaitement capable de réguler son absorption cationique et plus précisément calcique se protégeant donc en sol calcaire contre une disponibilité en Ca très importante. A l'opposé, l'Epicéa subit cette disponibilité.

3.4. — *Incidence de la nutrition minérale sur la synthèse et la dégradation des anions organiques des tissus*

Les teneurs en acides organiques libres (AOL) observées sont très révélatrices de la nutrition minérale de chaque espèce ; aussi l'étude de celles-ci va-t-elle renforcer encore l'opposition déjà signalée entre l'espèce calcifuge et l'espèce calcicole.

TABLEAU 7

Teneurs moyennes en acides organiques libres (AOL) et en acides organiques salifiés (AOS) observées dans le tissu foliaire d'Épicéa et de Pin noir sur stations très carbonatée (TC), carbonatée (C) et décarbonatée (D). Les résultats sont exprimés en m.é./100 g de végétal sec. Chaque résultat correspond à la moyenne de 8 mesures.

Medium contents of free organic acids (AOL) and organic acids fastened to metals (AOS) in foliar samples tissues of Spruce and Austrian Pine. The results are expressed in m.é./100 g of dry matter. Every result is the average of 8 measures.

Prélèvements printaniers					Prélèvements hivernaux				
Epicéas	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **	TC	C	D	signi. à 5 p. 100 près * signi. à 1 p. 100 près **	
AOL	76,7	75,9	57,3	(C-D)** (TC-D)**	34,8	35,4	25,9	(C-D)** (TC-D)**	
AOS	35,5	35,2	32,8		32,7	28,7	29,5		
Pins noirs									
AOL	35,5	36,7	33,2	(TC-C)* (TC-D)**	18,5	15,1	13,8	(TC-C)* (TC-D)**	
AOS	26,0	25,6	24,7		18,5	18,6	19,7		

TABLEAU 8

Identification des principaux anions organiques dans l'extrait soluble dans l'eau du tissu foliaire d'Épicéa et de Pin noir réalisée sur les prélèvements hivernaux sur stations très carbonatée (TC) et décarbonatée (D). Les résultats sont exprimés en m. é./100 g de végétal sec. Ces anions sont représentés par la somme des anions organiques liés à un proton (acides organiques libres) et des anions organiques salifiés solubles dans l'eau.

Identification of principal organic anions soluble in water of Spruce and Austrian Pine foliar sample during Winter on very calcareous (TC) and non calcareous sites (D). The results are expressed in m.é./100 g of dry matter. These anions are composed of organic anions fastened to H⁺ (free organic acids) and of organic anions fastened to metals soluble in water.

Espèce	Station	Anions totaux solubles H ₂ O	Anions minéraux	Anions organ. totaux solubles ① H ₂ O	Anions aliphatiques et alicycliques						Total ②	Anions organ. indosés 1-2
					A. m	A. s	A. c	A. q	A. sh	A. ox		
Epicéas	TC	64	6	58	4	tr	2	17	24	tr	47	11
	D	62	9	53	4	tr	4	8	27	2	45	8
Pins noirs	TC	41	5	36	4	tr	2	8	23	tr	37	— 1
	D	39	7	32	6	tr	2	6	20	tr	34	— 2

N. B. : A. m correspond à Anion malique

A.s — — succinique

A.c — — citrique

A. q — — quinique

A. sh — — shikimique

A.ox — — oxalique

TABLEAU 9

Identification des principaux anions organiques du tissu foliaire d'Epicéa et de Pin noir réalisée sur les prélèvements hivernaux sur station très carbonatée (TC) et décarbonatée (D). Les résultats sont exprimés en m.é./100 g de végétal sec. Ces anions sont représentés par la somme des anions organiques liés à un proton (acides organiques libres) et des anions organiques salifiés présents dans les tissus.

Identification of principal organic anions of Spruce and Austrian Pine foliar sample during winter on very calcareous (TC) and non calcareous sites (D). The results are expressed in m.é./100 g of dry matter. These anions are composed of organic anions fastened to H⁺ (free organic acids) and of organic anions fastened to metals in the foliar tissues.

Espèce	Station	Anions totaux	Anions minéraux	Anions organ. totaux 1	Anions aliphatiques et alicycliques						Total 2	Anions organ. indosés 1-2
					A. m	A. s	A. c	A. q	A. sh	A. ox		
Epicéas	TC	76	6	70	4	tr	2	19	24	16	65	5
	D	68	9	59	4	tr	4	8	27	9	52	7
Pins noirs	TC	42	5	37	4	tr	2	8	23	tr	37	0
	D	41	7	34	6	tr	2	6	20	tr	34	0

N. B. : A.m correspond à Anion malique

A.s — — succinique
A.c — — citrique
A.q — — quinique
A.sh — — shikimique
A.ox — — oxalique

En présence comme en absence de calcaire, au prélèvement printanier comme au prélèvement hivernal, les teneurs en acides organiques libres et les teneurs en sels organiques des tissus foliaires sont plus basses chez le Pin noir que chez l'Epicéa. Ceci apporte bien la preuve qu'il existe une liaison entre l'absorption cationique et la synthèse des anions organiques (Dijkshoorn 1964).

C'est ainsi que l'absorption cationique et notamment calcique, parfaitement régulée chez le Pin noir, est très certainement une des causes des basses teneurs en acides organiques observées.

La présence de calcaire induit chez l'Epicéa la production d'acides organiques libres et ce, aussi bien en période d'activité biologique intense (printemps) qu'en période d'activité biologique réduite (hiver). Chez le Pin noir par contre, nous n'avons pas relevé de différence hautement significative entre les stations, tout au plus constatons-nous une production un peu plus importante d'acides organiques libres sur le sol très fortement carbonaté, mais ceci uniquement pour la période d'activité réduite.

La composition du sol et la date de prélèvement ne semblent pas influencer les teneurs en acides organiques salifiés (AOS) chez les deux espèces. Cette forme d'acidité apparaîtrait donc comme un critère spécifique de l'espèce peu variable et confirme les observations de Dewit *et al.* (1963) et de Dijkshoorn (1964).

Identification et nature des anions organiques

L'identification des anions organiques aliphatiques et alicycliques essentiels réalisée en période d'inactivité biologique met en évidence une distribution qualitative identique chez les deux essences sauf en ce qui concerne l'anion oxalique. Ce dernier n'est en effet relevé qu'à l'état de traces dans le tissu foliaire de Pin noir, alors qu'il constitue une fraction assez importante des anions organiques salifiés chez l'Epicéa notamment en sol calcaire. Il est vraisemblable de penser que cet anion joue un rôle régulateur de nutrition calcique chez l'Epicéa par le fait qu'il écarte une grande quantité de Ca du milieu cellulaire par insolubilisation rapide sous forme d'oxalate. Chez le Pin noir par contre, la régulation de l'absorption du Ca excellente par nature, n'imposerait pas à l'anion oxalique de jouer son rôle d'agent précipitant.

Les anions organiques dominants chez les deux espèces sont les anions quiniques et shikimiques. Ils représentent entre 60 et 80 p. 100 des anions organiques présents dans le tissu foliaire pour l'Epicéa et le Pin noir quelle que soit la station. Ces pourcentages élevés semblent se justifier par le fait que ces composés chimiquement voisins sont des précurseurs des lignines (Harborne, 1964).

Les autres anions organiques identifiés sont à l'état de traces. Notre identification a été quasi totale chez le Pin noir, nous n'avons pas d'indosés. Il reste par contre entre 10 et 20 p. 100 de non identifiés chez l'Epicéa.

Remarquons également que les anions minéraux des tissus représentent un pourcentage assez faible des anions organiques. Notons aussi que nous n'avons pas observé d'interférence du calcaire sur la répartition des anions organiques chez le Pin noir. Il semble par contre que chez l'Epicéa les fortes teneurs en anions quiniques soient liées à la présence de calcaire.

Conclusion

En résumé, notre discussion fait ressortir un comportement nutritionnel du Pin noir très différent de l'Epicéa en sol calcaire.

Il nous semble important d'insister sur les points suivants :

- L'assimilation des phosphates est fortement dépendante de la présence de calcaire chez l'Epicéa.
- L'assimilation des sulfates est influencée par le calcaire chez les 2 espèces.
- La nutrition azotée est déficiente en sol calcaire et surtout très calcaire chez l'Epicéa, elle est par contre peu affectée chez le Pin noir.

Elle paraît pour l'Epicéa liée à deux causes essentielles :

- une disponibilité insuffisante de l'azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) en sol calcaire.
- une cause physiologique : l'azote nitrique qui prédomine dans les sols calcaires paraît plus difficilement absorbé que l'azote ammoniacal.

Seule la première cause est susceptible d'affecter le Pin noir.

L'absorption cationique est parfaitement régulée chez le Pin noir, elle est très dépendante du calcaire pour l'Epicéa. Les teneurs en acides organiques des tissus foliaires sont très révélatrices de cette absorption cationique.

Reçu pour publication en avril 1977.

Summary

*Comparison of mineral nutrition of Pinus nigra ARN SSP Nigricans
and Picea excelsa Link
on very calcareous, calcareous and non calcareous soils :
Consequence on the inorganic and organic anions metabolism*

This study sets a comparison between mineral nutrition of two resinous trees (*Picea excelsa* Link and *Pinus nigra Nigricans*) on very calcareous, calcareous and non calcareous soils.

This work refers to the following paper :

Mineral nutrition of *Picea excelsa* Link on calcareous and non calcareous soils ; influence on mineral and organic anions metabolism.

The results show more particularly :

— A phosphate ion metabolism strongly dependant of the presence of calcium carbonate in the soil for Spruce.

— A sulfate ion metabolism subdued to calcium carbonate for the two species.

— A deficient nitrogen nutrition of Spruce observed on very calcareous and calcareous soils. This nitrogen deficiency seems linked for this species to the quality of mineral nitrogen available in the soil (NH_4^+ or NO_3^-).

— A very well regulated cationic absorption for Austrian Pine, but more dependant of the soil for Spruce.

— Organic acid contents disclosing this cationic absorption.

Zusammenfassung

*Vergleich der Mineralstoffernährung von Pinus nigra ARN SSP Nigricans
und Picea abies Karst auf kalkhaltigen und entkalkten Böden :
Auswirkungen auf den Metabolismus der anorganischen
und der organischen Anionen*

In der vorliegenden Arbeit wird versucht die Mineralstoffernährung der Fichte (*Picea abies* Karsten) und der Schwarzkiefer (*Pinus nigra* Arn. ssp. *nigricans*) auf sehr kalkreichen, kalkreichen und entkalkten Standorten zu vergleichen. Die Arbeit bezieht sich auf eine frühere Untersuchung :

« Die Mineralstoffernährung der Fichte auf Kalkböden und entkalkten Standorten ; Auswirkungen auf den Metabolismus der anorganischen und der organischen Anionen ».

Die Ergebnisse können wie folgt zusammengefasst werden :

— Der Metabolismus des Phosphations ist bei der Fichte stark an das Vorkommen von CaCO_3 im Boden gebunden.

— Der Metabolismus des Sulfations ist bei beiden Holzarten vom Kalgehalt abhängig.

— Auf kalkreichen und insbesondere auf sehr kalkreichen Standorten zeigt sich bei der Fichte eine unzureichende Stickstoffernährung. Dies scheint vor allem auf die im Boden verfügbare Art des Mineralstickstoffes zurückzuführen zu sein.

— Die Schwarzkiefer zeigt eine gute Regulation der Kationenaufnahme, während diese bei der Fichte stark vom Boden abhängig ist.

— Der Gehalt an organischen Säuren ist für die Kationenabsorption sehr aufschlussreich.

Références bibliographiques

- BARNES R. L., BENGTON G.-W., 1968. Some aspects of nitrogen nutrition and metabolism in relation to fertilizer responses in southern pines. Forest Fertilisation. *Theory and Practice*, Published by the Tennessee Valley Authority.
- BRUCKERT S., 1970. Méthodes d'analyses des acides organiques et des composés phénoliques dans le sol. Centre de Pédologie biologique C.N.R.S. Nancy. Document interne, 15 p.

- CLÉMENT A., 1970. Analyses foliaires. Principes et protocoles analytiques. Document interne.
- CLÉMENT A., 1972. Etude expérimentale de l'échange cationique provenant de sels d'acides organiques solubles et insolubles réalisés sur Amberlite IR 120 H⁺. Application : Extraction et dosage des acides organiques libres et salifiés dans les aiguilles de résineux. Document interne.
- CLÉMENT A., 1972. Etude de l'équilibre acido-basique de l'Épicéa (*Picea excelsa* Link) sur sol très carbonaté, carbonaté et décarbonaté. Thèse de spécialité, Université Nancy.
- CLÉMENT A., 1974. Etude de la nutrition minérale de *Picea excelsa* Link sur sols calcaires et sur sol décarbonaté : incidence de la nutrition sur le métabolisme des anions minéraux et organiques. *Ann. Sci. forest.*, **31** (4), 189-205.
- CLÉMENT A., LE TACON F., 1976. Observation sur l'activité de la nitrate réductase et sur l'aptitude à réduire les nitrites par voie non enzymatique chez les résineux calcicoles et calcifuges. *Ann. Sci. forest.*, 1976, **33** (1), 27-45.
- CLÉMENT A., GARBAYE J., LE TACON F., 1977. Importance des Ectomycorhizes dans la résistance au calcaire du Pin noir. *Pinus Nigra* Ann. ssp. *nigricans* Host (sous presse).
- COIC Y., LESAINT C., LEROUX F., 1961. Comparaison de l'influence de la nutrition nitrique et ammoniacale combinée ou non avec une déficience en acide phosphorique, sur l'absorption et le métabolisme des anions-cations et plus particulièrement des acides organiques chez le maïs. Comparaison du maïs et de la tomate quant à l'effet de la nature de l'alimentation azotée. *Ann. Physiol. vég.*, **3** (3), pp. 141 à 163.
- DEWIT Ct., DIJKSHOORN W., NOGGLE J.-C., 1963. Ionic balance and Growth of plants. Vers *Landbouwk Onderz.*, 69-15, pp. 1 à 70.
- DIJKSHOORN W., VAN WIJK A.-L., 1967. The sulfur requirements of plants as evidence by the sulfur-nitrogen ratio in the organic mater. A review of published data. *Plant and Soil*, **26**, 129-157.
- DUCHAUFOR Ph., BONNEAU M., 1962. Etude expérimentale de l'influence du calcaire sur la nutrition et la croissance d'un résineux acidophile. *Ann. de l'E.N.E.F. et de la Station de Recherches et Expériences*, Tome XIX, Fasc. 3.
- HARBORNE J.-B., 1964. Biochemistry of Phenolics compounds. Academic Press., Berkely Square London W I.
- HELLER R., 1969. *Biologie végétale. Nutrition et métabolisme*, Masson 1969, 578 p.
- HOFFMANN E., FIEDLER J., 1966. Die Stickstoffernahrung junger Koniferen. *Biologische Rundschau*, **4** (3), S. 138-155.
- KELLY J., MARTIA J., LAMBERT, 1972. The relationship between sulphur and nitrogen in the foliage of *Pinus radiata*. *Plant and soil*, **37**, 395-407.
- LE TACON F., 1972. Disponibilité de l'azote nitrique et ammoniacal dans certains sols de l'Est de la France. Influence sur la nutrition et la croissance de l'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link). *Ann. Sci. forest.*, 1972, **30** (2), pp. 183-205.
- LE TACON F., MILLIER C., 1970. La nutrition minérale de l'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link) en sols carbonatés et en sols décarbonatés. *Ann. Sci. forest.*, **27** (1), pp. 63 à 88.
- LE TACON F., 1976. La présence de calcaire dans le sol, influence sur le comportement de l'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link) et du Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra nigricans* Host) (sous presse).
- MUIR J.-W., MORRISON R.-I., BOWNC, J., LOGAN J., 1964. The Mobilisation of ion by aqueous extracts of plants. Composition of the amino acid and organic acid fractions of an aqueous extrat of pine needles. *Journals of Soil Science*, vol. 15, N. 2, pp. 220 à 225.
- TAMM C.-O., 1955. Seasonal variation in the nutrient content of conifer needles. *Medd. fr. skogs-forskinsinstitut*, Band 45, n° 5, p. 3-25.
- VAN TUIL H. D. V. 1965. Thesis Wageningen. Organic salts in plants in relation to nutrition and growth, 83 p.
- WEILS G., METZ L.-J., 1963. Variation in nutrient content of loblolly pine needles with season, age, soil and position on the crown Division S. 7. Forest and range soils. *Soil. Sci. Soc. Amer.*, **27**, pp. 90-93.
-