

Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux des Ardennes primaires françaises

III. - Minéralomasse et cycle biologique

C. NYS, Dominique RANGER, J. RANGER

avec la collaboration technique de P. BONNAUD, D. GELHAYE, Jitka LHOMME,
Louisette MASAR et Dominique VAIRELLES

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

Résumé

L'étude porte sur la comparaison des minéralomasses et du cycle des bioéléments dans deux écosystèmes : un taillis-sous-futaie appauvri (réserves de 150 ans, taillis de 30 ans) et une pessière d'une cinquantaine d'années.

Les principaux résultats concernent :

La méthodologie

Une certaine rationalisation de l'échantillonnage peut être envisagée à partir des résultats des comparaisons (entre compartiments et entre espèces) et des relations avec les paramètres morphologiques qui permettent d'expliquer une partie de la variabilité observée sur les concentrations.

Les évaluations régionales

sous forme de tarifs de minéralomasse compartimentée reliant pour chaque compartiment la masse de bioéléments à la circonférence à 1,30 m de l'arbre.

Ces tarifs sont utilisés pour les évaluations à l'hectare. Pour des peuplements semblables, dans le même contexte écologique, il est possible de connaître avec suffisamment de précision l'exportation de bioéléments liée à l'exploitation de tout ou partie de la biomasse.

Le fonctionnement des écosystèmes

Les principaux flux annuels entre la végétation et le sol sont mesurés. Le prélèvement des peuplements est évalué par la formule simplifiée :

$$\text{Prélèvement} = \text{immobilisation} + \text{retour}$$

Les deux peuplements ont des immobilisations annuelles faibles avec des rendements biologiques (Matière produite/Eléments consommés) très différents.

L'extrapolation des données brutes a une durée plus significative (150 ans c'est-à-dire une révolution de futaie, 3 de taillis d'une part et 2 d'épicéas d'autre part) est effectuée. Les productions et immobilisations, ainsi que le problème de maintien de la fertilité des sols sont discutés. Au total, il ressort que si les immobilisations peuvent être compensées, au moins partiellement, par les apports atmosphériques et l'altération, il convient de ne pas trop solliciter les sols pauvres pour l'exploitation des petits compartiments très consommateurs en bioéléments.

Les enquêtes régionales (LE TACON *et al.*, 1970 ; LEVY, 1978 ; DECOURT & NYS, 1976) pour les principales essences forestières françaises ont permis l'établissement des normes qualitatives d'assimilation des éléments minéraux.

Elles permettent maintenant de replacer, par rapport à la moyenne régionale, un peuplement nouveau après une simple analyse foliaire. Dans le contexte actuel des besoins en énergie nouvelle, il est envisagé d'exploiter plus intensément les peuplements forestiers (en particulier les taillis).

Cette intensification des récoltes posera des problèmes théoriques et économiques de fertilisation, que seule l'évaluation de la masse des éléments minéraux, *fixés ou immobilisés* dans la biomasse, ou minéralomasse, permettra de résoudre. En effet, l'immobilisation est un terme important de la circulation des éléments minéraux entre le sol et la plante, c'est-à-dire du cycle biologique, et elle caractérise la productivité de l'écosystème, dont le fonctionnement peut s'écrire sous la forme simplifiée :

$$\text{Prélèvement réel dans le sol} = \text{Immobilisation} + \text{retour net des parties aériennes} \quad (1)$$

formule valable pour un peuplement adulte en équilibre, en considérant comme négligeable l'accroissement de la masse feuilles + racelles, qui, en toute rigueur, s'ajoute à l'immobilisation proprement dite dans la masse ligneuse. De même, le retour net fait abstraction du terme minéralisation des racines mortes (litière racinaire) égale au prélèvement nécessaire à l'élaboration de la masse des racelles, et on aura alors : retour net = chute de litière + pluviollessivats — apports atmosphériques.

Nous appliquerons ces principes à l'étude comparée des minéralomasses et du cycle biologique de deux peuplements forestiers des Ardennes (forêt domaniale de Château-Regnault) dont une première étude vient de paraître (RANGER, 1981) : un taillis-sous-futaie (réserves de 150 ans, taillis de 30 ans) et une pessière de 48 ans (classe de productivité : IV), toutes deux situées sur un même sol brun acide, développé dans une formation limoneuse d'altération des schistes révinien.

1. Principes d'évaluation de la biomasse et de la minéralomasse bases de l'échantillonnage

L'application de la relation précédente (1) du fonctionnement de l'écosystème impose la mesure de l'immobilisation courante correspondant à l'accroissement courant de la biomasse et celle de la restitution par les retombées biologiques.

1.1. Mesure des retombées biologiques

Les retombées de litières sont évaluées par des pièges à litières disposés en ligne sous le peuplement (5 fois 0,1365 m²). De même, le pluviollessivage est recueilli dans des impluviums élémentaires sous peuplements, disposés en ligne (5 fois 0,1365 m²) et au hasard (5 fois 0,0113 m²), tandis que les apports par les eaux météoriques sont mesurés par trois pluviomètres situés hors peuplement. Ces dispositifs sont relevés mensuellement depuis trois ans. Le ruissellement des troncs n'a pu être mesuré mais évalué à partir des données bibliographiques.

1.2. Principes d'évaluation de l'accroissement courant en biomasse et minéralomasse

Pour l'évaluation de la biomasse, puis de la minéralomasse, on aura recours à la notion de compartiments et à l'usage de tarifs propres à chaque compartiment.

1.21. *Les tarifs de biomasse* compartimentée sont considérés comme applicables pendant au moins un court laps de temps pendant lequel on mesure l'accroissement correspondant.

Pour le taillis, on prélève dans la placette de biomasse moyenne, 25 rondelles pour les espèces principales (bouleau et sorbier), dont on lit les chiffres d'accroissement, qu'on appliquera ensuite aussi aux espèces secondaires.

Pour la futaie, l'évaluation est basée sur les chiffres de production courante en biomasse ligneuse totale de DUVIGNEAUD *et al.* (1972) sur station analogue, pondérés à notre inventaire.

Pour la pessière, la production courante a été évaluée à partir de carottes de sondage à 1,30 m sur 30 épicéas de la placette expérimentale.

1.22. Echantillonnage des compartiments

Nous avons réalisé, à l'occasion de ce travail, une étude de base de la variabilité des distributions des éléments dans les différents compartiments, fondée sur un protocole d'échantillonnage suffisamment serré pour approcher au mieux la composition minérale par compartiment.

L'acquisition des données de base sur la distribution des bioéléments justifie l'échantillonnage réalisé pour cette étude, et permettra de proposer une procédure simplifiée et efficiente pour les travaux ultérieurs.

Le taillis : quatre séries d'échantillons ont été effectuées : une pour les arbres morts (indépendamment de l'essence) et trois pour les arbres vivants (une pour les bouleaux, une pour les sorbiers qui sont les deux essences principales, et une pour les essences d'accompagnement, principalement le chêne, appelées « divers »). Dans chaque série, l'échantillonnage est de type stratifié par classe de surface terrière et proportionnel aux fréquences des classes (soit 14 sorbiers, 24 bouleaux, 7 divers et 29 arbres morts). On a distingué les compartiments suivants :

— *Le tronc* : un échantillon de bois et un échantillon d'écorce ont été préparés à partir de rondelles prélevées chaque mètre sur le tronc en respectant la répartition verticale et horizontale des biomasses dans les troncs. Pour ce faire, un secteur de rondelle d'angle constant au centre est découpé sur chaque rondelle d'épaisseur constante.

— *Les branches* : trois ou quatre branches vivantes ont été analysées par arbre, en séparant feuilles et rameaux, et une branche morte par arbre.

La futaie : une seule réserve (de chêne) a pu être débitée. Nous l'avons échantillonnée selon le protocole de ATTWIL (1962) (cité par RIEDACKER, 1969) en séparant les mêmes compartiments que pour le taillis.

La pessière : le principe reste le même que pour les feuillus. 23 épicéas ont été débités. Une différence cependant pour les branches : celles-ci ont été, en effet, regroupées.

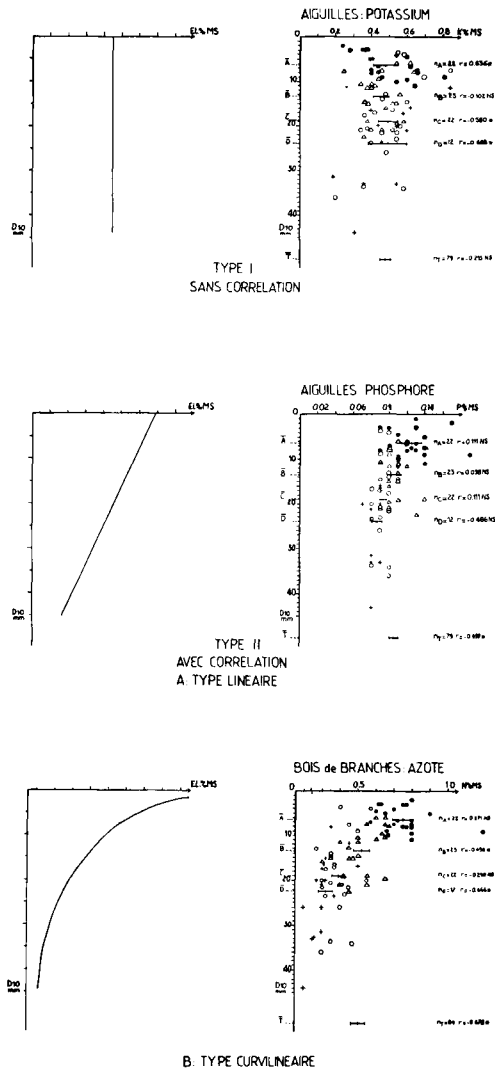


FIG. 1

*Distribution des bioéléments dans la couronne des épicéas :
 — à gauche : distribution théorique ; — à droite : exemple.*

*Bioelement distribution in the spruce crown :
 — left : theoretical distribution ; — right : example.*

●, Δ, ○, +

\bar{A} , \bar{B} , \bar{C} , \bar{D} , \bar{T}

NA, NB, NC, ND, NT

r

*

NS

— — —

Respectivement individu des niveaux A, B, C, D.

Diamètre moyen des branches des niveaux A, B, C, D et total.

Nombre d'individus des niveaux A, B, C, D et total.

Coefficient de corrélation.

Coefficient de corrélation significatif au seuil de 5 p. 100.

Coefficient de corrélation non significatif au seuil de 5 p. 100.

Intervalle de confiance de la moyenne des individus.

pées en strates (4 niveaux pour les branches vivantes, 2 niveaux pour les branches mortes). C'est une méthode déjà utilisée par MORRISSON (1972). Une branche a été analysée par niveau.

1.23. Recherche des lois de distribution des bioéléments dans les compartiments et évaluation des minéralomasses

Le but de l'analyse par compartiment est d'isoler des organes de composition homogène et dont on recherche les paramètres éventuels de variation. Selon les cas, en effet, il existe ou non une liaison entre concentration minérale dans un échantillon et le ou les paramètres qui ont servi à l'identifier.

Exemple des compartiments aiguilles et branches de l'épicéa : les profils de distribution verticale des bioéléments dans la couronne ne dépendent pas de l'arbre, en général (plus de 85 p. 100 des cas), mais principalement de la position dans l'arbre. L'étude des liaisons entre concentrations minérales et le paramètre dendrométrique D_{10} ou le niveau de stratification dans la couronne, montre (fig. 1) plusieurs cas possibles qui guideront l'échantillonnage : absence de corrélation, corrélation linéaire ou curvilinéaire.

En l'absence de corrélation, la concentration du compartiment (par ex. K des aiguilles) est assimilée à la moyenne des concentrations. S'il y a corrélation linéaire, l'échantillonnage du bois des branches, par exemple, peut se faire en fonction du paramètre D_{10} , indépendamment de la hauteur relative de la couronne : c'est le cas du calcium du bois, mais également de P, Ca, Mg, des aiguilles, qui ne justifie donc pas de distinguer des niveaux de stratification qu'il faut prendre par contre en considération dans le cas de corrélation curvilinéaire (cas de N des aiguilles et de NPK des rameaux).

Il faut noter que dans l'étude du compartiment « aiguilles », nous n'avons pas séparé les aiguilles de différents âges, et avons pu ainsi masquer l'effet du paramètre hauteur relative, évoqué par plusieurs auteurs (WELLS & METZ, 1963).

Les profils ainsi obtenus, par le procédé de stratification, sont complexes, mais ils permettent plus aisément que les profils moyens (VAN DEN DRIESSCHE, 1974) de saisir les lois de répartition des éléments et de rationaliser l'échantillonnage.

Ainsi par l'interprétation des résultats de l'échantillonnage, on aboutit ou non à l'établissement de relations entre concentrations minérales et paramètres dimensionnels et de situation, qui permettent d'évaluer correctement la concentration des compartiments totaux des arbres échantillonnés.

Le passage au peuplement se fait en plusieurs étapes :

- 1 : calcul des minéralomasses des compartiments des arbres échantillons ;
- 2 : établissement de tarifs de minéralomasses compartimentées (liaison minéralomasse d'un compartiment = f C130) ;
- 3 : calcul à partir des tarifs, de la minéralomasse compartimentée des termes médians de chaque classe de surface terrière de l'inventaire et pondération de la fréquence, soit

$$M = \sum_{i=0}^n \left(\begin{array}{l} \text{masse minérale par élément} \\ \text{et par compartiment de l'arbre} \\ \text{médian de la classe } i \end{array} \times \text{fréquence classe } i \right)$$

Composition moyenne de différents compartiments par espèce du taillis et de la futaie.

		Taillis*			
		N	P	K	Ca
Feuilles	— Bouleau n = 56	1,24 ^a (0,10) (1) (2) (3)	0,20 ^a (0,03)	1,01 ^a (0,19)	0,54 ^a (0,09)
	— Sorbier n = 50	0,98 ^b (0,09)	0,15 ^b (0,02)	1,50 ^b (0,21)	0,63 ^b (0,11)
	— Divers n = 8	1,53 ^c (0,09)	0,29 ^c (0,02)	1,24 ^c (0,20)	0,38 ^c (0,05)
Bois + écorce des branches vivantes	— Bouleau n = 56	0,64 ^a (0,13)	0,06 ^a (0,01)	0,22 ^a (0,05)	0,32 ^a (0,07)
	— Sorbier n = 50	0,38 ^b (0,09)	0,03 ^b (0,01)	0,17 ^b (0,04)	0,33 ^a (0,07)
	— Divers n = 8	0,94 ^c (0,16)	0,07 ^a (0,02)	0,27 ^a (0,08)	0,25 ^b (0,03)
Branches mortes (toutes essences confondues)		0,02 (0,04)	0,001 (0,002)	0,002 (0,004)	0,01 (0,02)
Tronc écorce	— Bouleau n = 25	0,46 ^a (0,07)	0,04 ^a (0,01)	0,17 ^a (0,03)	0,45 ^a (0,07)
	— Sorbier n = 13	0,49 ^b (0,03)	0,04 ^b (0,003)	0,28 ^b (0,04)	0,89 ^b (0,13)
	— Divers n = 7	0,70 ^c (0,08)	0,03 ^a (0,05)	0,21 ^a (0,06)	0,68 ^c (0,05)
Tronc bois	— Bouleau n = 25	0,08 ^a (0,02)	0,01 ^a (ξ)	0,03 ^a (0,01)	0,07 ^a (0,02)
	— Sorbier n = 13	0,07 ^b (0,01)	0,01 ^a (ξ)	0,05 ^b (0,02)	0,09 ^b (0,03)
	— Divers n = 7	0,15 ^c (0,02)	0,01 ^a (ξ)	0,06 ^b (0,03)	0,11 ^b (0,04)
Arbres morts :	n = 7	0,20 (0,02)	0,009 (0,002)	0,02 (0,01)	0,09 (0,02)

* Dans chaque colonne figure :

- (1) la valeur moyenne (p. 100 de MS) ;
- (2) l'exposant (a, b, c...) qui indique si les valeurs du même compartiment pour chacune des espèces sont significativement différentes au seuil de 5 p. 100 (au moins un exposant différent) ou semblables (au moins un exposant commun) ;
- (3) intervalle de confiance (à 5 p. 100).

** Dans chaque colonne figure le résultat moyen d'analyses (p. 100 de MS).

Mean mineral content of the different compartments for different species
of coppice and high forest.

		Futaie**					
Mg	Mn	N	P	K	Ca	Mg	Mn
0,14 ^a (0,02)	0,24 ^a (0,05)						
0,21 ^b (0,03)	0,22 ^b (0,04)						
0,12 ^c (0,01)	0,17 ^c (0,03)	2,54	0,25	1,11	0,28	0,11	0,14
0,04 ^a (0,01)	0,06 ^a (0,01)						
0,05 ^b (0,01)	0,09 ^b (0,02)						
0,03 ^a (0,01)	0,09 ^b (0,01)	0,46	0,03	0,17	0,20	0,02	0,04
0,01 (0,02)	0,002 (0,005)	0,29	0,01	0,03	0,18	0,01	0,03
0,03 ^a (0,01)	0,09 ^a (0,02)						
0,07 ^b (0,01)	0,18 ^b (0,03)						
0,06 ^b (0,01)	0,19 ^b (0,03)	0,50	0,03	0,17	1,34	0,03	0,10
0,01 ^a (0,002)	0,02 ^a (0,002)						
0,02 ^b (0,003)	0,02 ^a (0,004)						
0,01 ^a (0,005)	0,02 ^a (0,004)	0,13	0,005	0,10	0,04	0,004	0,01
0,02 (0,02)	0,02 (0,005)						

* In each column :

— (1) mean (p. 100 of DM);

— (2) exponent (a, b, c...) shows whether the data for the same each species compartment are statistically different at 5 p. 100 level (one different exponent at least) or similar (one identical exponent at least);

— (3) confidence interval of the mean (5 p. 100).

** In each column : mean data (p. 100 of DM).

La minéralomasse globale du peuplement est la somme pour un même élément de tous les compartiments.

Il est à noter que cette extrapolation à l'hectare, de placettes expérimentales, sans clairière ni chemin de vidange, aboutit en fait, comme pour la biomasse (PARDE 1980) à une évaluation par excès de la minéralomasse.

1.24. Méthodes analytiques

Les échantillons végétaux sont séchés à l'étuve à 65 °C, broyés et homogénéisés. L'azote, après minéralisation de type Kjeldahl modifié (acide sulfurique + catalyseur K_2SO_4 , Se) est déterminé par colorimétrie au bleu d'indophénol sur un autoanalyseur Technicon. La minéralisation en milieu perchlorique, eau oxygénée, permet la détermination de Ca, Mg et Mn par spectrométrie d'absorption atomique, du K par émission atomique et du P par colorimétrie du complexe phosphovanadomolybdique sur autoanalyseur Technicon.

Dans les eaux, préalablement filtrées (filtres Whatman GF/A), les éléments Ca, Mg, Mn sont dosés directement ainsi que l'azote minéral; le phosphore est analysé après concentration et minéralisation par colorimétrie du complexe phosphosulfomolybdique.

2. Distribution des bioéléments et calcul de la minéralomasse

2.1. Variabilité des concentrations élémentaires. Tarifs de minéralomasse

2.11. *Le taillis-sous-futaie* a donné lieu à une étude complète menée sur les différents compartiments, permettant de mettre en évidence les paramètres dimensionnels spécifiques significatifs de la minéralomasse (base des tarifs établis ensuite conformément au modèle allométrique corrigé: cf. RANGER *et al.*, 1981).

Le tableau 1 montre les variations de composition moyenne (N, P, K, Ca, Mg, Mn) des différents compartiments (feuilles, bois de branches, tronc-écorce et bois) par espèce du taillis et pour la futaie.

Les concentrations foliaires sont 1,5 à 10 fois supérieures à celles de la partie ligneuse; l'écorce des troncs est de 3 à 10 fois plus riche que le bois. Les différences interspécifiques sont souvent significatives. La variabilité des concentrations d'un compartiment à l'intérieur d'une espèce est importante, mais difficile à expliquer; les relations avec les paramètres dimensionnels (D10 ou C130) ne sont pas toujours significatives.

Le tableau 2 propose quelques exemples de tarifs de minéralomasse ayant une bonne valeur prévisionnelle (coefficient de corrélation significatif et résidu faible). En fait, nous disposons de tous les tarifs compartimentés.

Les minéralomasses ont été calculées pour les onze placettes, en valeur absolue (tabl. 3) et relative (tabl. 4). Les variabilités sont du même ordre de grandeur que celles des biomasses.

2.12. *La pessière* : les concentrations élémentaires des aiguilles sont 1 à 4 fois plus élevées que celles des rameaux ; les teneurs des écorces des troncs sont de 6 à 10 fois plus élevées que celles du bois correspondant dont les teneurs en bioéléments sont toujours très faibles.

Les relations avec les paramètres dimensionnels ont été évoquées pour les branches (§ 1.23). Pour les écorces des troncs, il existe une relation significative négative entre concentration en P, Ca et Mn et C130 de l'arbre. MADGWICK (1964) et VAN DEN DRIESSCHE (1974) ont déjà observé que les arbres dont la croissance est la plus faible ont les concentrations les plus élevées.

Le tableau 6 donne les principaux tarifs de minéralomasse utilisés pour évaluer aux tableaux 7 et 8 les minéralomasses compartimentées absolues et relatives de la pessière.

3. Étude du cycle biologique simplifié dans les deux écosystèmes

La similitude des sols de nos stations, donc de leurs potentialités, est un facteur favorable à la comparaison des deux systèmes. Les âges et les traitements différents le sont par contre beaucoup moins. La comparaison portera d'abord sur l'accroissement courant et le prélèvement correspondant, puis sur une extrapolation à la durée d'une révolution de futaie (150 ans).

Les productions et accroissements des deux peuplements sont très différents (seul le peuplement définitif est pris en compte). Si l'on se rapporte brutalement à la biomasse ligneuse (en matière sèche) l'épicéa produit 70 p. 100 de plus que le taillis-sous-futaie. Ramenées à une biomasse unitaire on constate que les immobilisations sont généralement plus élevées chez les feuillus que chez les résineux (respectivement pour N, P, K, Ca, Mg, Mn + 65 p. 100, + 110 p. 100, + 72 p. 100, + 10 p. 100, — 25 p. 100, — 32 p. 100). La même comparaison entre taillis et futaie du taillis-sous-futaie montre que le taillis n'est pas plus exigeant que la futaie pour les éléments majeurs. En fait, ces taillis âgés à essences frugales (sorbier et bouleau dominant) exportent peu ; il n'en serait certainement pas de même avec des essences à croissance plus rapide exploitées à courte rotation.

Les retours totaux (litière + pluviollessivage) sont du même ordre de grandeur pour les 2 peuplements si l'on met à part le cas de l'azote qui semble suivre une dynamique particulière dans le taillis-sous-futaie puisqu'il y a absorption dans la couronne pendant la période de feuillaison (valeur négative du pluviollessivage net). Ce résultat n'est pas isolé. MILLER *et al.* (1976), KATAGIRI et TSUTSUMI (1978) ont fait la même observation. Le stock d'éléments immobilisés dans les litières est important. Il est au moins deux fois plus élevé pour N et P sous la pessière, traduisant une vitesse de minéralisation beaucoup plus faible que sous les feuillus.

Le prélèvement courant actuel est sensiblement le même (sauf pour N) pour une production différente. Le rendement biologique de l'épicéa est donc nettement supérieur à celui du taillis-sous-futaie. Les produits obtenus sont toutefois très différents. Le taillis du taillis-sous-futaie arrivant en fin de révolution est peu productif, et le prélèvement correspondant est donc beaucoup plus faible que celui d'un taillis vigoureux.

TABLEAU 2

Quelques tarifs de minéralomasse du taillis de taillis-sous-futaie.

Bouleau (n = 25)						Sorbière	
	A	B	σ	r		A	
Tronc total	N	- 3,953	2,158	0,076	0,915	Tronc total	- 3,173
	P	- 5,435	2,568	0,069	0,990		- 4,533
	K	- 4,539	2,231	0,078	0,985		- 3,963
	Ca	- 4,534	2,588	0,073	0,988		- 3,113
	Mg	- 5,172	2,258	0,080	0,985		- 4,452
	Mn	- 4,855	2,269	0,069	0,989		- 3,709
Arbre total sans feuille (partie aérienne)	N	- 4,233	2,390	0,095	0,981	Arbre total sans feuille (partie aérienne)	- 3,461
	P	- 5,576	2,528	0,100	0,981		- 4,688
	K	- 5,098	2,567	0,087	0,986		- 4,100
	Ca	- 4,638	2,500	0,074	0,989		- 3,347
	Mg	5,277	2,572	0,082	0,985		- 4,515
	Mn	- 5,164	2,451	0,079	0,987		- 3,992
Arbre total (partie aérienne)	N	- 4,053	2,358	0,090	0,982	Arbre total (partie aérienne)	- 3,498
	P	- 5,199	2,433	0,110	0,976		- 4,652
	K	- 4,731	2,491	0,092	0,984		- 3,927
	Ca	- 4,368	2,416	0,071	0,989		- 3,406
	Mg	- 4,707	2,209	0,071	0,987		- 4,522
	Mn	- 4,975	2,417	0,084	0,985		- 3,974

A et B : coefficient de régression $\log_{10} [Xg] = A + B \log_{10} (C_{130})$ mm.n : nombre d'individus n = 25, $\alpha = 0,05$, r = 0,400 ;n = 14, $\alpha = 0,05$, r = 0,514 ;n = 7, $\alpha = 0,05$, r = 0,707. σ : écart type résiduel.

r : coefficient de corrélation.

Some bioelements content tables for coppice of the coppice with standards.

= 14)			Divers (n = 7)				
B	σ	r		A	B	σ	r
1,804	0,077	0,977	Tronc total	— 3,604	2,052	0,100	0,972
1,993	0,079	0,980		— 4,487	1,999	0,134	0,949
2,081	0,132	0,951		— 4,388	2,120	0,176	0,925
1,873	0,066	0,984		— 4,135	2,367	0,114	0,973
2,069	0,099	0,971		— 5,659	2,487	0,136	0,965
1,841	0,085	0,973		— 5,233	2,649	0,216	0,927
2,051	0,062	0,988	Arbre total sans feuille (partie aérienne)	— 3,679	2,121	0,081	0,982
2,155	0,067	0,987		— 4,405	2,000	0,110	0,965
2,231	0,097	0,976		— 4,100	2,046	0,168	0,926
2,050	0,057	0,990		— 3,885	2,329	0,077	0,987
2,175	0,060	0,990		— 5,620	2,560	0,164	0,953
2,052	0,070	0,985		— 4,697	2,468	0,182	0,939
2,104	0,066	0,987	Arbre total (partie aérienne)	— 3,765	2,176	0,073	0,987
2,191	0,064	0,989		— 4,998	2,344	0,122	0,968
2,234	0,089	0,980		— 4,168	2,097	0,159	0,936
2,101	0,073	0,985		— 3,899	2,360	0,069	0,990
2,227	0,065	0,989		— 4,958	2,315	0,089	0,982
2,071	0,072	0,985		— 4,391	2,368	0,169	0,943

A and B : *Regression coefficients of the equations.*

n : *Number of trees.*

σ : *Residual standard deviation.*

r : *Correlation coefficient.*

TABLEAU 3
Biomasse et minéralomasse du taillis-sous-futaie.
Biomass and bioelements content of the coppice with standards.

Résultats en kg/ha	Arbres vivants										Morts : arbre total	Total
	Tronc			Branches mortes	Branches vivantes		Arbre total sans feuille	Arbre total	Morts : arbre total	Total		
	Bois	Ecorce	Total		Feuilles	Bois de branches						
Matière sèche	Taillis ..	26 737	5 925	30 550*	744	1 286	6 567	37 871	39 157	3 086	42 245 (1)	
	Futaie ..	1 095	142	1 237	19	53	272	1 513	1 566		1 566 (2)	
	Total ..	41 193	1 590	42 585	2 224	2 678	44 875	89 982	92 360		92 660 (1)	
Azote (N)	Taillis ..	19,0	18,4	38,4*	0,5	14,3	34,1	72,2	86,5	6,9	93,4 (3)	
	Futaie ..	0,7	1,0	1,7		0,7	1,6	2,8	3,5		3,5 (4)	
	Total ..	67 930	5 313	73 413	2 968	3 964	51 442	127 853	131 817	3 086	134 903 (1)	
Phosphore (P)	Taillis ..	1 965	152	2 137	69	53	1 222	3 413	3 466		3 466 (2)	
	Futaie ..	870	30	900	50	0	950	8 900	1 900		1 900 (2)	
	Total ..	19,0	18,4	38,4*	0,5	14,3	34,1	72,2	86,5	6,9	93,4 (3)	
Azote (N)	Taillis ..	53,6	6,9	60,5	6,4	68,0	206,4	275,8	341,8		341,8 (3)	
	Futaie ..	1,1	0,2	1,3	0,1	0,7	4,4	5,8	5,8		5,8 (4)	
	Total ..	72,6	25,3	98,9	6,7	82,3	240,5	346,0	428,3	6,9	435,2 (3)	
Phosphore (P)	Taillis ..	1,8	1,2	3,0	0,1	0,7	6,0	8,6	9,3		9,3 (4)	
	Futaie ..	2,6	1,5	4,0*	8	2,4	3,2	6,8	9,2	0,3	9,5 (3)	
	Total ..	0,1	0,1	0,2	8	0,1	0,2	0,3	0,4		0,4 (4)	
Phosphore (P)	Taillis ..	1,2	0,4	1,6	0,2	6,2	13,5	15,3	21,5		21,5 (3)	
	Futaie ..	8	8	8	8	0,3	0,3	0,3	0,3		0,3 (4)	
	Total ..	3,8	1,9	5,6	0,2	8,6	16,7	22,1	30,7	0,3	31,0 (3)	
		0,1	0,1	0,2	8	0,1	0,5	0,6	0,7		0,7 (4)	

Potassium (K)	Taillis ..	9,7 0,4	8,0 0,3	18,0* 0,7	⊗	14,2 0,6	13,9 0,8	30,9 1,2	45,1 1,8	0,8	45,9 (3) 1,8 (4)
	Futaie ..	41,2 0,9	2,4 0,1	43,6 1,0	0,7 ⊗	29,7	76,3 1,6	120,6 2,6	150,3 2,6		150,3 (3) 2,6 (4)
	Total ..	50,9 1,3	10,4 0,4	61,6 1,7	0,7 ⊗	43,9 0,6	90,2 2,4	151,5 3,8	195,4 4,4	0,8	196,2 (3) 4,4 (4)
Calcium (Ca)	Taillis ..	19,1 0,8	23,6 0,8	43,4* 1,6	0,1	6,5 0,4	20,1 0,9	64,5 2,3	71,0 2,7	3,5	74,5 (3) 2,7 (4)
	Futaie ..	14,4 0,3	18,6 0,4	33,0 0,7	4,0 0,1	7,5	89,7 1,9	126,7 2,7	134,2 2,7		134,2 (3) 2,7 (4)
	Total ..	33,5 1,1	42,2 1,2	76,4 2,3	4,1 0,1	14,0 0,4	109,8 2,8	191,2 5,0	205,2 5,4	3,5	208,7 (3) 5,4 (4)
Magnésium (Mg)	Taillis ..	3,2 0,1	1,7 0,1	4,9* 0,2	0,1	1,9 0,1	2,4 0,1	8,1 0,3	10,0 0,4	0,4	10,4 (3) 0,4 (4)
	Futaie ..	1,7 ⊗	0,4 ⊗	2,1 ⊗	0,2 ⊗	2,9	9,0 0,2	11,3 0,2	14,2 0,2		14,2 (3) 0,2 (4)
	Total ..	4,9 0,1	2,1 0,1	7,0 0,2	0,3 ⊗	4,8 0,1	11,4 0,3	19,4 0,5	24,2 0,6	0,4	24,6 (3) 0,6 (4)
Manganèse (Mn)	Taillis ..	4,9 0,2	4,9 0,1	10,0* 0,3	⊗	2,7 0,1	4,6 0,2	14,5 0,6	17,2 0,7	0,9	18,1 (3) 0,7 (4)
	Futaie ..	2,9 0,1	1,4 ⊗	4,3 0,1	0,7 ⊗	3,7	17,9 0,4	22,9 0,5	26,6 0,5		26,6 (3) 0,5 (4)
	Total ..	7,8 0,3	6,3 0,1	14,3 0,4	0,7 ⊗	6,4 0,1	22,5 0,6	37,4 1,1	43,8 1,2	0,9	44,7 (3) 1,2 (4)

(1) Biomasse (kg/ha).

(2) Accroissement courant annuel en matière sèche (kg/ha/an).

(3) Minéralomasse (kg/ha).

(4) Accroissement courant annuel de la minéralomasse (kg/ha/an).

* Résultat issu d'un tarif.

(1) Biomasse (kg/ha).

(2) Current annual increment of DM (kg/ha/year).

(3) Bioelements content (kg/ha).

(4) Current annual increment of bioelements content (kg/ha/year).

* Data from equation.

TABLEAU 4

*Distribution relative des biomasse et minéralomasse dans le taillis-sous-futaie.
Relative distribution for biomass and bioelements content of the coppice with standards.*

	MS	N	P	K	Ca	Mg	Mn	
Arbre total (partie aérienne)	100	100	100	100	100	100	100	
Feuilles	(1)	3,3	16,5	25,3	30,9	9,2	20,2	15,7
	(2)	2,9	19,9	28,8	19,8	5,6	20,4	13,9
Bois de branches (vivantes + mortes)	(1)	18,7	39,8	32,6	30,5	29,2	26,8	26,9
	(2)	51,0	62,2	63,7	51,2	69,8	64,8	69,9
Bois de tronc	(1)	68,3	22,0	26,3	21,1	27,6	34,0	29,1
	(2)	44,6	15,7	5,6	27,4	10,7	12,0	10,9
Tronc total	(1)	78,0	43,3	42,1	38,5	61,6	53,1	57,6
	(2)	46,1	17,7	7,4	29,0	24,6	14,8	16,2

(1) Taillis - *Coppice*
(2) Futaie - *Standards*.

Il est d'autre part nécessaire de ne pas juger le rendement biologique du taillis à partir des seules données mesurables : matière sèche et bioéléments, mais aussi en tenant compte du facteur difficilement mesurable qu'est l'âge des souches. Les apports externes sont importants (région industrielle) et couvrent les besoins actuels des peuplements (ULRICH, 1973 ; BUNN & WILL, 1973).

3.1. Extrapolation à la durée d'une révolution de futaie feuillue

Par extrapolation nous avons évalué l'immobilisation comparée dans les deux peuplements, pendant une unité de temps biologiquement significative. Des durées de rotation de 150 ans pour la futaie, de 30 ans pour le taillis et de 75 ans pour la pessière ont été retenues.

Nous posons les hypothèses de travail suivantes :

- les arbres de futaie résultent d'un balivage dès la première rotation de taillis ;
- le taillis n'exporte que les produits de la coupe définitive ;

TABLEAU 5

Composition moyenne des différents compartiments de la pessière (résultats exprimés en p. 100 de matière sèche).
Mean mineral content of the different compartments for spruce (data in p. 100 of dry matter).

Niveaux	Position relative moy. (%)	Nombre d'échantillons	N	P	K	Ca	Mg	Mn
<i>Aiguilles</i>								
Niveau A ..	95	22	1,23 ^a (0,14) (1) (2) (5)	0,13 ^a (0,02)	0,48 ^a (0,14)	0,55 ^a (0,14)	0,09 ^a (0,03)	0,21 ^a (0,08)
Niveau B ..	82	23	1,26 ^a (0,08)	0,11 ^b (0,01)	0,45 ^a (0,10)	0,44 ^{ad} (0,12)	0,07 ^b (0,03)	0,28 ^b (0,10)
Niveau C ..	66	22	1,24 ^a (0,09)	0,09 ^c (0,01)	0,49 ^a (0,13)	0,55 ^c (0,18)	0,08 ^{ab} (0,03)	0,32 ^b (0,11)
Niveau D ..	50	12	1,27 ^a (0,12)	0,09 ^c (0,01)	0,49 ^a (0,17)	0,54 ^{ce} (0,15)	0,08 ^{ab} (0,02)	0,38 ^b (0,20)
Tous niveaux		79	1,25 ^a (0,10)	0,11 ^b (0,02)	0,48 ^a (0,13)	0,46 ^{de} (0,16)	0,08 ^{ab} (0,03)	0,29 ^b (0,13)
<i>Bois de branches vivantes</i>								
Niveau A ..	95	22	0,74 ^a (0,13)	0,10 ^a (0,02)	0,41 ^a (0,09)	0,27 ^a (0,05)	0,07 ^a (0,02)	0,08 ^a (0,02)
Niveau B ..	82	23	0,52 ^b (0,11)	0,07 ^b (0,02)	0,24 ^b (0,08)	0,25 ^{ab} (0,05)	0,05 ^b (0,01)	0,08 ^a (0,03)
Niveau C ..	66	22	0,59 ^c (0,08)	0,04 ^c (0,01)	0,16 ^c (0,04)	0,25 ^{ab} (0,05)	0,05 ^{cd} (0,01)	0,08 ^a (0,03)
Niveau D ..	50	17	0,32 ^d (0,08)	0,03 ^d (0,01)	0,12 ^d (0,06)	0,05 ^b (0,06)	0,03 ^d (0,01)	0,06 ^b (0,02)
Tous niveaux		84	0,50 ^b (0,19)	0,06 ^b (0,03)	0,24 ^b (0,13)	0,25 ^{ab} (0,05)	0,04 ^c (0,02)	0,08 ^a (0,03)
<i>Branches mortes</i>								
Moyenne des 2 niveaux ..	25	46	0,50 (0,10)	0,01 (0,005)	0,02 (0,005)	0,11 (0,04)	0,01 (0,003)	0,01 (0,01)
<i>Tronc</i>								
Ecorce		25	0,50 (0,05)	0,01 (0,002)	0,23 (0,05)	0,71 (0,17)	0,07 (0,02)	0,18 (0,07)
Bois		23	0,08 (0,03)	0,005 (0,002)	0,04 (0,02)	0,07 (0,02)	0,01 (0,002)	0,03 (0,01)

(1) Moyenne - Mean.

(2) Exposant, une lettre commune indique que les différences ne sont pas significatives au seuil de 5 p. 100 (test t comparaison de moyenne) - Exponent : one identical letter shows that differences are not significant at 5 p. 100 level (t-test from mean comparison).

(3) Intervalle de confiance (5 p. 100) - Confidence interval of the mean (5 p. 100).

TABLEAU 6

Tarifs de minéralomasse de la pessière.

		A	B	σ	r		A
Aiguilles n = 23	N	— 4,169	2,311	0,146	0,923	Branches vivantes Bois + écorce n = 23	— 5,506
	P	— 4,984	2,213	0,122	0,940		— 6,758
	K	— 4,540	2,285	0,200	0,866		— 6,668
	Ca ...	— 4,778	2,378	0,182	0,892		— 6,149
	Mg ...	— 4,410	1,955	0,175	0,861		— 7,636
	Mn ...	— 4,990	2,371	0,215	0,858		— 7,297
Tronc écorce n = 23	N	— 4,739	2,291	0,090	0,968	Tronc bois n = 23	— 4,887
	P	— 7,137	2,528	—	0,926		—
	K	— 5,057	2,278	0,135	0,931		— 7,640
	Ca ...	— 5,182	1,777	0,099	0,959		— 4,628
	Mg ...	— 5,163	2,123	0,119	0,938		— 6,235
	Mn ...	— 3,945	1,836	0,167	0,858		— 5,551
Arbre vivant total n = 23	N	— 5,698	2,261	0,107	0,955	Arbre mort total n = 10	— 4,632
	P	— 5,462	2,465	0,145	0,937		— 10,040
	K	— 5,229	2,662	0,181	0,913		— 6,537
	Ca ...	— 5,881	2,234	0,102	0,958		— 6,561
	Mg ...	— 5,010	2,349	0,119	0,948		— 3,198
	Mn ...	— 4,750	2,417	0,161	0,915		— 9,963

A et B : Coefficients de régression, $\log_{10} [Xg] = A + B \log_{10} (C_{120})$ mm. σ : Ecart type résiduel.

r : Coefficient de corrélation.

n : Nombre d'individus, n = 23, $\alpha = 0,05$, r = 0,400 ;n = 10, $\alpha = 0,05$, r = 0,602.

Bioelements content tables for the spruce stand.

B	σ	r		A	B	σ	r
2,648	0,150	0,937	Branches mortes Bois + écorce n = 23	— 0,305	0,593	0,154	0,504
2,758	0,153	0,939		— 2,028	0,740	0,220	0,454
2,933	0,188	0,921		— 2,619	0,982	0,209	0,580
2,800	0,141	0,949		— 1,752	0,958	0,214	0,561
3,034	0,188	0,926		— 3,512	1,161	0,193	0,675
3,024	0,185	0,928		— 3,580	0,914	1,648	0,313
2,398	0,124	0,946	Tronc total n = 23	— 4,525	2,353	0,101	0,962
				— 7,137	2,528	—	0,926
3,280	0,191	0,933		— 6,380	2,906	0,167	0,935
2,294	0,091	0,967		— 3,593	2,033	0,082	0,966
2,395	0,087	0,976		— 5,561	2,425	0,091	0,971
2,492	0,136	0,941		— 4,668	2,250	0,141	0,924
2,435	0,178	0,967					
4,002	—	0,789					
2,777	0,067	0,937					
3,107	0,041	0,980					
1,428	0,067	0,448					
4,270	0,134	0,966					

A and B : Regression coefficients of equations.

σ : Residual standard deviation.

r : Correlation coefficient.

n : Number of trees.

TABLEAU 7

Biomasse et minéralomasse de la pessière.
Biomass and bioelements content data for the spruce stand.

	Arbres vivants										Arbres morts Arbre total (B)	Total parcelle (A) + (B)
	Bois de tronc	Ecorce de tronc	Total tronc	Branches mortes	Branches vivantes		Arbre total sans feuilles	Arbre total* (A)				
					Aiguilles	Bois de branches						
Matière sèche	114 956 (1) 4 120 (2)	11 325 599	125 980 4 504	10 616 1 54	18 979 635	24 593 1 202	161 189 5 855	181 755 6 594			5 252	186 985
Azote (N)	79,0 (1) 2,8 (2)	55,2 1,8	155,2 4,6	29,5 0,2	236,9 7,8	96,6 3,9	263,0 8,7	501,8 16,0			6,4	508,2
Phosphore (P)	3,4 (1) 0,1 (2)	1,0 0,04	4,4 0,14	1,5 0,002	19,1 0,6	11,4 0,7	16,7 0,8	35,0 1,3			1,1	36,1
Potassium (K)	43,8 (1) 2,4 (2)	24,7 0,8	69,3 3,2	1,7 0,03	87,1 2,8	42,9 2,0	110,2 5,2	202,5 8,2			0,6	203,1
Calcium (Ca)	72,7 (1) 2,4 (2)	73,0 1,7	146,2 4,0	11,0 0,1	91,1 3,1	58,7 2,6	216,3 6,8	310,0 9,8			3,6	313,6
Magnésium (Mg) . . .	12,6 (1) 0,5 (2)	7,1 0,2	19,8 0,7	0,7 0,01	13,9 0,4	8,9 0,4	29,5 1,1	43,3 1,5			0,5	43,8
Manganèse (Mn) . . .	31,6 (1) 1,2 (2)	18,7 0,4	50,6 1,6	0 0	54,2 1,8	18,2 0,9	69,6 2,5	124,0 4,4			1,1	125,1

* Résultats issus du tarif.

Résultats en kg de MS ou d'éléments/ha.

(1) Minéralomasse (ou biomasse).

(2) Accroissement annuel de la minéralomasse (ou de la biomasse).

* Data from equation.

Data in kg of DM or kg of bioelements per ha.

(1) Mineral content (or biomass).

(2) Current annual increment of bioelement content (or of biomass).

TABLEAU 8

*Distribution relative des biomasse et minéralomasse dans la pessière.
Relative data for biomass and bioelements content of the spruce stand.*

	MS	N	P	K	Ca	Mg	Mn
Arbre total (partie aérienne)	100	100	100	100	100	100	100
Feuilles	10	48	52	44	30	32	44
Bois de branches vivantes + mortes	20	25	35	22	23	22	15
Bois de tronc	64	16	9	22	24	29	26
Tronc total	70	27	12	34	47	46	41

- la pessière n'a pas été éclaircie jusqu'à 45 ans (sa biomasse à 75 ans est évaluée en considérant que le tronc double sa biomasse et que les branches ont un accroissement de 10 p. 100 de leur masse entre 45 et 75 ans) ;

- l'immobilisation dans les parties ligneuses est constante pour les 5 rotations du taillis et les 2 rotations d'épicéas.

Les résultats de ce calcul sont consignés dans le tableau 10.

La production de la pessière est double de celle du taillis-sous-futaie, pour des prélèvements en éléments minéraux voisins, sauf pour les ions alcalino-terreux et le manganèse, dont l'exportation par la pessière est au moins égale à deux fois celle observée pour le taillis-sous-futaie. Le rapport MS produite/éléments consommés est généralement favorable à l'épicéa (sauf pour Mn).

Si les chiffres d'immobilisation totale (sans les feuilles) sont mis en parallèle avec les quantités d'éléments assimilables présents dans le sol (bilan sur 1 m), on constate que l'ordre de grandeur est le même pour K, Ca, Mg et Mn (une étude précise des réserves nécessiterait la prise en compte de l'état initial du sol au début de la révolution, ce qui ne peut être réalisé). Cette constatation conduit à deux remarques :

- 1) les peuplements vont moduler leur production en fonction des générations ;
- 2) la définition du compartiment « éléments assimilables » doit être remise en cause.

TABLEAU 9

Quelques données du cycle biologique dans les deux peuplements.

	Feuillus Taillis sous futaie					
	MS	N	P	K	Ca	Mg
Immobilisation courante annuelle	3 413	8,6	0,6	3,8	5,0	0,5
Accroissement courant annuel de la minéralomasse foliaire	53	0,7	0,1	0,6	0,4	0,1
Retours :						
— Pluvioléssivage (1)						
Lessivage des cimes		13,1	0,7	38,5	18,3	4,3
Ruissellement des troncs		(0,7)		(1,9)	(0,9)	(0,2)
— Apports externes (2) ..		29,1	0,4	2,9	6,1	1,4
— Pluvioléssivage net (1-2)		- 15,4	0,4	37,5	13,2	3,0
— Chute de litière (3)	4 724	61,0	3,1	9,1	21,7	3,1
Retours totaux nets (1-2) + 3		45,6	3,5	46,6	34,9	6,1
*Prélèvement courant annuel Immob. + retours nets		54,2	4,1	50,4	39,9	6,6
Strate herbacée totale	670	12,5	0,9	9,2	1,7	0,7
Stock des litières	17 300	234	20	53	66	13
Sol minéral :						
— Eléments échangeables ou assimilables		—	510	270	370	80
— Eléments mobilisables ..		—	—	1 390	—	970
— Eléments totaux		13 400	4 650	228 880	11 930	30 290

* Dans le cas des résineux (feuilles persistantes), on doit ajouter Δf = Accroissement courant de la minéralomasse foliaire.

Some biological cycle data for each stand.

Mn	Résineux Plantation équiennne d'épicea						
	MS	N	P	K	Ca	Mg	Mn
1,1	5 855	8,7	0,8	5,2	6,8	1,1	2,5
0,1	655	7,8	0,6	2,8	3,1	0,4	1,8
6,6 (0,3) 0 6,9 13,7	4 675	44,2 (2,2) 29,1 17,3 57,5	1,0 (0,1) 0,4 0,7 4,0	23,8 (2,4) 2,9 23,3 8,9	21,0 (2,1) 6,1 17,0 14,7	4,1 (0,4) 1,4 3,1 1,9	5,8 (0,6) 0 6,4 6,7
20,6		74,8	4,7	32,2	31,7	5,0	13,1
21,7		91,3	6,1	40,2	41,6	6,5	17,4
1,0	0	0	0	0	0	0	0
25	37 300	663	40	56	90	16	23
110 3 300 4 500		— — 15 900	540 5 390	340 1 290 250 040	420 15 430	110 970 27 830	120 3 140 4 030

TABLEAU 10

Extrapolation à 150 ans des données de biomasse et minéralomasse des deux peuplements (biomasse en tonne de matière sèche · ha⁻¹; éléments en kg · ha⁻¹).

Extrapolation at 150 years of biomass production and bioelements incorporation for each stand (biomass in metric ton of dry matter · ha⁻¹; bioelements in kg · ha⁻¹).

	MS	N	P	K	Ca	Mg	Mn
Futaie							
1 tronc total	43	61	2	44	33	2	4
2 biomasse ligneuse totale	90	274	15	121	127	11	23
Taillis							
1' tronc total	153	192	20	90	217	25	50
2' biomasse ligneuse totale	189	395	35	160	325	40	75
TSF							
1 + 1'	196	255	22	134	250	27	54
2 + 2'	279	669	50	281	452	51	98
Pessière							
3 tronc total	516	554	41	284	600	82	208
3' biomasse ligneuse totale	558	838	44	386	760	104	250
Pessière $\frac{3}{1 + 1'}$	5,4	2,2	0,2	2,1	2,4	3,0	3,9
Pessière $\frac{3'}{2 + 2'}$	2	1,3	0,6	1,4	1,7	2,0	2,6
El. immob. TSF			0,10	1,04	1,22	0,46	0,82
Stock assimilé. pessière ..			0,05	1,13	1,81	1,30	2,27

On n'a pas, dans ce cas précis, de preuves absolues qu'une deuxième ou troisième génération d'épicéa aurait la même croissance, de même que les rotations du taillis seraient équivalentes; cependant il est peu probable qu'une perte importante de production ait lieu à moyen terme. Le compartiment « éléments échangeables » est transitoire et susceptible de se recharger par altération comme l'ont montré BONNEAU *et al.* (1977) et NYS (1981). Quand on raisonne en terme de bilan pondéral des réserves du sol disponibles pour les végétaux, il semble logique de s'adresser à un compartiment moins transitoire du type « éléments mobilisables » bien que non disponibles immédiatement

mais susceptibles de le devenir assez rapidement. Ce compartiment est largement pourvu dans ce sol. Plusieurs études ont d'ailleurs montré la possibilité de plants forestiers à croître sur des sols « scalpés », sans réserves assimilables, jugées évidemment par les méthodes classiques d'analyse (WILNE & YVER, 1962). Il n'empêche que ces bilans globaux font ressortir la relative fragilité de tels écosystèmes dans la mesure où, même si l'on ne s'adresse pas à la totalité des réserves réellement utilisables par les végétaux quand on parle d'éléments échangeables (ou assimilables), il s'agit des éléments qui sont le plus facilement mis à la disposition des plantes. L'exportation massive de la biomasse (surtout des petits compartiments, même sans prendre en compte les feuilles) ne pourra se faire longtemps sans restitution (fertilisation). On constate que l'exportation de ces petits compartiments est très consommatrice de bioéléments pour des produits qui n'ont pas actuellement une grande valeur économique. La dynamique et l'intensité des restitutions des éléments par altération n'est pas prise en compte. La mesure des flux entre complexe d'altération et éléments échangeables est capitale, mais nécessite la connaissance préalable des processus d'altération qui permettront d'évaluer les variations du compartiment « éléments échangeables ».

4. Conclusions

Cette étude comparative de deux écosystèmes par l'approche globale apporte quelques résultats dans trois domaines :

1 - la distribution qualitative des bioéléments et son implication sur l'échantillonnage ;

2 - la distribution quantitative compartimentée des bioéléments dans les deux types de peuplements et des flux entre compartiments (immobilisation - restitution - prélèvements) ;

3 - influence d'une éventuelle substitution d'essence sur le système.

La complexité du système feuillu (taillis-sous-futaie) par rapport au système résineux (pessière épicéenne) conduit à une multiplication des interventions pour un échantillonnage objectif, qui doit tenir compte des niveaux suivants :

— des strates quand elles existent (strate herbacée, taillis, futaie) ;

— des espèces (les différences entre les espèces sont toujours significatives au moins pour un élément) ;

— des compartiments (pris généralement dans l'acceptation « organe », mais pouvant nécessiter des sous-divisiones comme cette étude pour les branches des épicéas où la position relative dans la couronne ne doit pas être négligée) ;

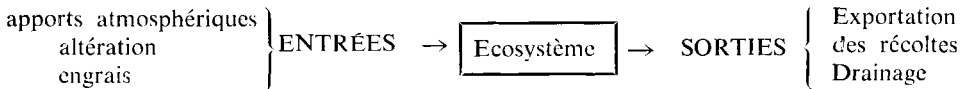
— des distributions des arbres dans les différentes classes.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il est nécessaire de renouveler de telles opérations qui permettront *a posteriori* d'optimiser l'échantillonnage. Pour évaluer les minéralomasses, il nous paraît préférable d'utiliser les lois de distribution des biomasses pour constituer des échantillons homologues, plutôt que de se servir de la notion « d'arbre moyen », qui ne correspond pas à la complexité des distributions des éléments minéraux dans les peuplements.

Les principaux résultats de cette étude sont :

- l'établissement de tarifs de minéralomasse ;
- l'évaluation à l'hectare apportant des données sur les immobilisations, donc sur les exportations en fonction du mode d'exploitation.

L'étude du cycle biologique simplifié confirme la frugalité des peuplements forestiers : l'immobilisation courante dans la biomasse ligneuse est presque compensée par les apports atmosphériques (au moins pour la région industrialisée et la période étudiée) et elle est faible par rapport à la restitution. L'extrapolation à la durée d'une révolution de futaie (150 ans) est sans doute plus significative. Pendant cette période, la production de la pessière est le double de celle du taillis-sous-futaie avec un rendement biologique très supérieur pour les éléments N, P, K et Ca. Les produits élaborés sont aussi très différents (l'essentiel de l'accroissement ligneux de la pessière se porte sur le bois de tronc). Les immobilisations des deux peuplements sont du même ordre que les stocks des éléments dits assimilables du sol (K, Ca, Mg, Mn). Selon l'intensité de la récolte, l'exportation peut être équivalente à l'immobilisation. Du point de vue bilan, l'écosystème peut être représenté schématiquement comme une boîte noire avec des entrées et des sorties.



Lorsque les sorties excèdent les entrées le système se déséquilibre. Il en résulte une baisse de production.

L'extrapolation à la durée d'une révolution de 150 ans de culture extensive conduit à la conclusion apparemment exagérée d'un épuisement du compartiment des éléments assimilables. Il convient, avant de se prononcer définitivement, d'approfondir la signification du rapport Immobilisation/Réserves assimilables. Les plantes puisent dans ce compartiment des réserves assimilables, renouvelées par l'altération, qui compense au moins en partie l'effet du prélèvement. Il est donc primordial de connaître le flux.

Réserves inaltérées \rightarrow Complexe d'altération \rightarrow Eléments assimilables

C'est seulement quand on aura progressé dans ce domaine que l'on pourra interpréter le rapport

$$\frac{\text{Immobilisation totale}}{\text{Eléments assimilables}}$$

et juger objectivement de l'impact de la récolte de la biomasse totale sur l'évolution de la fertilité du sol. D'ores et déjà il ressort que le rapport le plus significatif est le suivant :

$$\frac{\text{Immobilisation courante}}{\text{Eléments assimilables}}$$

Pour ces deux peuplements, les valeurs les plus fortes sont obtenues pour le potassium et le calcium, ainsi que pour le manganèse dans le cas de la pessière, indiquant un risque potentiel de déséquilibre. En contrepartie, les écosystèmes étudiés se révèlent performants vis-à-vis de l'utilisation des bioéléments et adaptés aux conditions de sols

pauvres généralement réservés à la forêt. Sur les sols les plus pauvres, l'exportation des petits compartiments (branches) gros consommateurs de bioéléments est à déconseiller, sauf si le bilan économique permet leurs restitutions (engrais). C'est la position défendue à l'étranger (MÄLKÖNEN, 1976 ; CAREY, 1980).

L'étude comparée du cycle biologique montre que la substitution d'essences feuillus résineux modifie sensiblement l'équilibre initial de la forêt feuillue, en agissant à la fois sur le cycle de la matière organique (GUILLAUD, 1979 ; RANGER *et al.*, 1981 a et b) et l'évolution du sol (NYS, 1981), ainsi que sur le cycle hydrologique (RICHERT, 1978 ; NYS *et al.*, 1979) et le cycle biologique proprement dit.

Reçu pour publication le 13 avril 1982.

Summary

Comparative study of two forests ecosystems in french primary Ardennes.

III. Bioelements content and biological cycle.

This paper gives the results of the comparative study of two forest ecosystems (a coppice with standards — 30 years old coppice and 150 years old standards, and a 50 years old spruce stand) from the bioelements content and biological cycle point of view.

The main results concern :

Methodology

Some rationalization of the sampling can be obtained. The variability of bioelements concentrations can be partially explained by the comparison (between compartments and species) and by the relationships with morphological parameters.

Local estimation

- compartmented bioelements content tables are built ;
- data for the two stands are given. The data give, with sufficient accuracy, the bioelements drain caused by various harvesting methods (for the same type of stands in the same regions).

Dynamics of the ecosystems

Main annual flows between vegetation and soil are measured. Annual uptake (bioelements accumulation in the woody parts of the forest + soil return (litterfall + throughfall and stemflow) can be calculated). Annual bioelements accumulation is very similar in the two stands with a very different efficiency (Biomass/Bioelement content). Gross data were not directly comparable so we calculated bioelements accumulation during a more significant period : 150 years (one rotation for standards, five rotations for coppice and two rotations for spruce). Biomass production, mineral content and the evolution of soil fertility are discussed.

The results show that even of total bioelements accumulation can be partially replaced by precipitation input and weathering, the high extra-drain caused by slash utilization seems to be undesirable practice at least in poor soils.

Références bibliographiques

- ATTIWILL, 1962. Estimations branch dry weight and leaf area from measurements of branch girth in Eucalyptus. *Forest Science*, **8** (2), 132-141.
- BONNEAU et collaborateurs, 1977. Modification de fertilité des sols sous boisements artificiels de résineux purs. *Compte rendu de fin d'étude de contrat D.G.R.S.T.*, tirage interne C.N.R.F., Sols forestiers. Distribution limitée.
- BUNN E.H., WILL G.M., 1973. Influence des opérations d'aménagement sur le cycle des éléments fertilisants. *Colloque international sur l'utilisation des engrais en forêt*, publ. F.A.O./I.U.F.R.O., 35-56.

- CAREY M.L., 1980. Whole tree harvesting in Sitka spruce : possibilities and implications. *Irish forestry*, **37** (1), 48-63.
- DECOURT N., NYS C., 1976. Nutrition, croissance et production de l'épicéa et du douglas dans le Limousin, *R.F.F.*, **XXVIII** (3), 193-200.
- DUVIGNEAUD P., PAULET E., KESTEMONT P., TANGHE M., DENAEYER DE SMET S., SCHNOCK G., TIMPERMAN J., 1972. Productivité comparée d'une hêtraie (*Fagetum*) et d'une pessière (*Picetum*) établies sur même roche-mère à Mirwart (Ardennes luxembourgeoises). *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **105**, 183-195.
- GUILLAUD J., 1979. Etude comparée du cycle biogéochimique de l'azote dans deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux des Ardennes primaires. *Mémoire 3^e année E.N.I.T.E.F.*, 78 p. + annexes.
- KATAGIRI Sh., TSUTSUMI T., 1978. The relationships between site condition and circulation of nutrient in forest ecosystem (V). The difference in nutrient circulation between stand in upper part of slope and lower part of slope. *J. Jap. For. Soc.*, **60**, 195-202.
- LE TACON F., OSWALD H., TOMASSONE R., 1970. La nutrition minérale de l'épicéa en Haute-Ardèche. Liaison avec la production. *Ann. Sci. for.*, **27** (4), 357-381.
- LEVY G., 1978. Nutrition et production de l'épicéa commun adulte sur sols hydromorphes en Lorraine : liaison avec les caractéristiques stationnelles. *Ann. Sci. for.*, **35** (1), 33-53.
- MADGWICK H.A.I., 1964. Variation in the chemical composition of red pine leaves : a comparison of well-grown and poorly grown trees. *Forestry*, **37** (1), 87-94.
- MALKONEN E., 1976. The effect of fuller biomass harvesting on soil fertility. Symposium on the harvesting of a larger part of the forest biomass. 1, T. 1, *Hyyin Kaa* (Finlande) *I.U.F.R.O./F.A.O./C.E.E./O.I.T.*
- MILLER H.G., COOPER S.M., MILLER J.D., 1976. Effect of nitrogen supply on nutrients in litter fall and crown leaching in a stand of Corsican Pine. *J. appl. Ecol.*, **13**, 233-248.
- MORRISON I.K., 1972. Distribution of elements in aerial components of several Natural Jack Pine stands in Northern Ontario. *Can. J. for. Res.*, **3**, 170-179.
- NYS C., 1981. Modifications des caractéristiques physico-chimiques d'un sol brun acide des Ardennes primaires par la monoculture d'épicéa commun. *Ann. Sci. for.*, **38** (2), 237-258.
- NYS C., PATERNOSTER M., VEDY J.C., 1979. Transfert et redistribution des éléments en solution par les eaux de gravité de deux écosystèmes feuillu et résineux sur schistes du Révinien. *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés. Colloque*, Nancy, 24-28 sept. 1979, publ. C.N.R.S.
- PARDE J., 1980. Problèmes de biomasses forestières énergétiques. Communication au Colloque international « Agriculture et Energie », C.E.N.E.C.A., Paris, 27, 28, 29 février 1980.
- RANGER J., 1981. Etude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de pin laricio de Corse dont l'un a été fertilisé à la plantation. *Ann. Sci. for.*, **38** (1), 127-158.
- RANGER J., NYS C., RANGER Dominique, 1981 a. Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillu et résineux des Ardennes primaires françaises. I. - Biomasse aérienne du taillis-sous-futaie. *Ann. Sci. for.*, **38** (2), 259-282.
- RANGER J., NYS C., RANGER Dominique, 1981 b. II. - Biomasse aérienne d'une plantation équienne d'épicéa. *Ann. Sci. for.*, **38** (3), 377-388.
- RICHERT D., 1978. Etude de l'influence des résineux sur l'acidité des sols et des eaux. *Mémoire 3^e année E.N.I.T.E.F.*, publ. C.N.R.F.
- ULRICH B., 1973. Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. *Colloque international sur l'utilisation des engrais en forêt*, publ. *F.A.O./I.U.F.R.O.*, 23-34.
- VAN DEN DRIESSCHE R., 1974. Prediction of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *The Botanical Review*, **40** (3), 347-388.
- WELLS C.G., METZ L.S., 1963. Variation in nutrient content of Loblolly pine needles with season, age, soil and position on the crown. *Soil Sci. Am. Proc.*, **27**, 90-93.
- WILDE S.A., IYER J.G., 1962. Growth of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) on scalped soils. *Ecology*, **63** (4), 771-774.