

Influence d'une substitution d'espèce sur le fonctionnement biogéochimique de l'écosystème forêt

L'exemple du cycle du soufre

C. NYS, J. RANGER

avec la collaboration technique de Louissette GELHAYE et D. GELHAYE

INRA, Station de Recherches sur le Sol, la Microbiologie et la Nutrition des Arbres forestiers,
Centre de Recherches de Nancy, Champenoux, F 54280 Seichamps

Summary

The consequence of the substitution of tree species on the biogeochemical mechanism of a forest ecosystem : the sulphur cycle

The substitution of oak by spruce brings about changes in site factors, which determine nutrient element absorption. After 50 years a coniferous stand modifies the biogeochemical cycle. The element sulphur is often neglected, although it is important in nutrition ; the N/S equilibrium is involved in proteosynthesis. Sulphur is present in the external input to the ecosystem. The differential filter effect of conifers greatly modifies the S input in the ecosystem and as a consequence, the soil function, by acidification.

A comparative study of the biogeochemical cycle is being carried out in the Ardennes (N.E. of France) in a traditional deciduous forest (oak) and in a coniferous stand (*Picea abies*). The spruce was planted 50 years ago after the clearfelling of a part of the deciduous forest. The soil is an acid brown earth (« sol brun acide »).

Biomass and mineral content have been determined in the two stands, as well as the soil reserve. The concentration of elements and the flux have been evaluated using lysimeter techniques (plates without tension) in the different parts of the ecosystems (fig. 1). The flux of water in the soil was evaluated by calculating the drainage, using the TURC equation for evapotranspiration. The dry deposit of sulphur was evaluated by the Miller method (1984).

The results are as follows : the mean annual concentration curves in the different parts of the ecosystems (fig. 3) show an increase in the S concentration from the wet input (precipitation above the canopy) to the (B) level in the soil. Seasonal curves show that maximum concentrations occur in winter.

The species effect is clear. Under spruce, concentrations are twice the values under oak, with the greatest difference in the throughfall.

Input of sulphur to the ecosystems by wet only deposit is high, about $32.2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ which is characteristic of a polluted area ; 45 % of this input occurs in winter. The value of dry deposit input in the deciduous ecosystem is about $6.1 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$. The filter effect of the Norway spruce canopy is very high : $23.5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ of dry deposit S has been evaluated for this coniferous ecosystem.

Figure 4 summarizes the current immobilization in the wood and the flux of S in the two ecosystems. Output by immobilization in the biomass is low, about $5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$, and it is similar in the two systems ; the fluxes by litterfall are similar too. The flux of soluble S in gravitational water shows large differences between the two ecosystems. The soil in the deciduous ecosystem is losing S sulphur, probably from the pyrite in the bedrock. Conversely, under the coniferous ecosystem, there appears to be a relative accumulation of S in the soil.

The soil reserve of soluble sulphur (S) has increased by about $10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$ since the spruce plantation. The difference in flux between the two ecosystems seems to be the consequence of dry deposit in the coniferous stand. The mechanism of adsorption under spruce and desorption (and/or weathering) under deciduous trees could be related to the chemical properties of the Al complex in this range of soil pH.

Key words : Sulphur, forest ecosystem, biogeochemical cycle, oak, spruce, dry deposit.

Résumé

Malgré une certaine incertitude (environ 15 p. 100 sur la biomasse et probablement autant sur tout le bilan) la méthode quantitative globale par un modèle à compartiments et flux permet de qualifier et quantifier les modifications d'écosystème forestier soumis à une substitution d'essence.

Les différences de fonctionnement entre feuillus et résineux portent sur :

— le cycle interne du soufre : les besoins propres sont très différents puisque l'on a une absorption identique pour des productions très différentes ;

— le cycle externe : les différences sont incontestablement liées à la différence d'effet filtre des deux peuplements. La structure de l'épicéa, la densité du peuplement résineux, sa dominance par rapport aux feuillus (et bien entendu son caractère sempervirent) et la situation propre des Ardennes font que les entrées de soufre dans l'écosystème enrésiné sont nettement supérieures à celles des feuillus (+ 17,4 kg de S par hectare et par an).

Le bilan entrée-sortie à - 30 cm de profondeur n'est pas différent pour les 2 écosystèmes. La différence à - 60 cm est induite par la présence de pyrite dans le substratum, qui se dissout préférentiellement dans l'écosystème feuillu en liaison avec un drainage latéral hivernal plus élevé sous les feuillus et faible sous les épicéas du fait de la forte interception par le peuplement.

L'accumulation dans le sol sous les résineux est nette et peut être mise en relation avec les modifications physicochimiques induites par la substitution d'essence. Les mécanismes précis ne peuvent toutefois être identifiés sans expérimentation appropriée.

Pour les éléments apportés par dépôt sec (dont le soufre), ces résultats montrent l'importance qu'il y a à séparer les composantes du pluiolessivage de façon à ne pas biaiser l'évaluation du prélèvement.

Mots clés : Soufre, écosystème forestier, cycle biogéochimique, chêne, épicéa commun, dépôt sec.

1. Introduction

Le forestier s'est depuis longtemps préoccupé de l'aptitude des sols à la production de bois, sans que la pérennité de ce caractère semble susceptible d'être remise en cause.

Cet état d'esprit a beaucoup évolué comme en témoigne la littérature internationale, en liaison en particulier avec l'intensification de la sylviculture (LEAF, 1979 ; TURVEY, 1981 ; BALLARD *et al.*, 1983).

La substitution d'espèces performantes, en général résineuses, aux espèces indigènes est une pratique fréquente. Ces substitutions bien que ne remettant pas en cause la pérennité de la production de l'écosystème dans la grande majorité des cas, n'en provoquent pas moins une modification profonde de son fonctionnement (NOIRFALISE & VANESSE, 1975 ; NYS & RANGER, 1985).

Les éléments nutritifs majeurs ont été prioritairement étudiés dans les bilans nutritifs d'écosystèmes (SWITZER *et al.*, 1968 ; LIKENS *et al.*, 1977) sans qu'ils soient d'ailleurs obligatoirement les meilleurs indicateurs du fonctionnement de l'écosystème.

A cet égard, le soufre est un élément intéressant car il intervient de façon importante à la fois dans la nutrition — l'équilibre N/S règle la protéosynthèse (KELLY & LAMBERT, 1972 ; CLEMENT & GESSEL, 1985) — et dans l'évolution du fonctionnement de l'écosystème forestier. C'est un élément largement présent dans les apports exogènes (d'origine anthropogène). La différentielle d'effet filtre des couverts forestiers en fonction des espèces est une composante du cycle biogéochimique intéressant à la fois l'évaluation du prélèvement (par le biais de l'évaluation de la récréation) et le fonctionnement du sol (apport de quantité variable de soufre dont le rôle dans l'acidification des sols est bien connu).

Nous présentons dans cet article les données concernant le cycle du soufre dans deux écosystèmes situés en conditions comparables feuillu (taillis-sous-futaie) et résineux (pessière) des Ardennes primaires.

2. Matériels et méthodes

2.1. Les stations

Les deux stations sont situées en forêt de Château-Regnault dans les Ardennes françaises. L'altitude est de 390 m avec une pente faible de 4 à 6 pour cent. La pluviométrie moyenne annuelle est de 1 100 mm et la température moyenne annuelle est de 8 °C.

La roche mère est le schiste revinien, contenant de la pyrite (notice carte FUMAY) recouvert d'un dépôt limoneux d'origine locale. Le sol sous le peuplement feuillu est un sol brun acide, l'humus est de type mull. Les caractéristiques chimiques sont rassemblées dans le tableau 1. Sous le peuplement résineux, le sol est un sol brun ocreux, l'humus est de type moder (Nys, 1981).

Le peuplement de feuillus est un taillis sous futaie. 90 p. 100 des arbres de la futaie (76 tiges ha⁻¹) sont des chênes (*Quercus sessiliflora* Salisb.), les 10 p. 100 restants sont des hêtres (*Fagus sylvatica* L.). Le taillis (6 150 tiges ha⁻¹) était âgé de 28 ans (en 1978). Les espèces dominantes sont le sorbier (*Sorbus aucuparia* L.), le bouleau (*Betula verrucosa* E.) ; chêne, coudrier (*Corylus avellana* L.) et bourdaine (*Rhamnus frangula* L.) sont également présents.

Le peuplement résineux est une plantation équienne d'épicéa commun (*Picea abies* (L.) Karst) âgée de 50 ans (en 1978). Il a été installé après une coupe à blanc sur une partie de la parcelle feuillue, décrite ci-dessus.

2.2. Estimation des immobilisations et des flux

Le modèle à compartiments et flux que nous utilisons dans l'approche globale quantitative est schématisé dans la figure 1. Ce modèle (ULRICH, 1973) permet une estimation des flux qui ne peuvent faire l'objet de mesures directes.

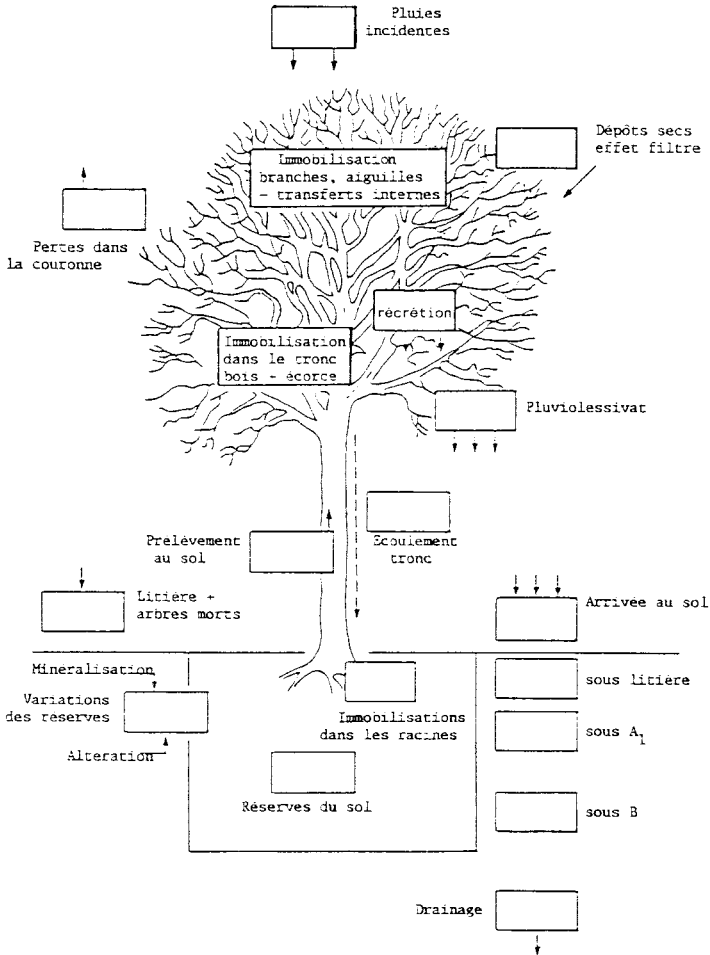


FIG. 1

Schéma de définition des compartiments pour les immobilisations et les flux d'éléments dans un écosystème.

Diagram defining the various components of immobilisation and flux of elements in an ecosystem.

2.21. Réserves et flux mesurés

• Les réserves

— Les immobilisations dans la biomasse

L'estimation des quantités d'éléments immobilisés dans la biomasse aérienne a été réalisée dans les deux peuplements. Les résultats ont été publiés par Nys *et al.* (1983). La variabilité liée à la technique d'échantillonnage a été discutée dans l'article de MILLIER *et al.* (1986). L'intervalle de confiance des 15 mesures individuelles est inférieur à 15 p. 100 de la moyenne.

— *La réserve du sol*

C'est la somme de la réserve pondérale de chaque horizon évaluée à partir de sa masse et de sa concentration en soufre. Elle a été établie pour le soufre total et pour le soufre sulfate.

● *Les flux mesurés*

— *Accroissement annuel dans la biomasse*

L'accroissement annuel de la biomasse a été déterminé à partir du modèle de tarif suivant :

$$\text{Log (biomasse)} = a + b \text{ Log (circonférence)}$$

établi sur les échantillons prélevés pendant l'année n et appliqué aux inventaires des circonférences des peuplements pour les années n et $n + 1$.

— *Les restitutions par les litières*

Les chutes de litière, feuilles et branches, ont été collectées dans des bacs (280×545 mm) situés sous la cime des peuplements. L'accroissement du stock dû à la mort d'arbres ou partie d'arbre a été évalué par tarif suivant le modèle de la régression linéaire.

— *Les apports externes et le lessivage des cimes*

● *Précipitations incidentes*

Les précipitations incidentes ont été mesurées dans 3 pluviomètres de type météorologie nationale dans des sites de plaines ouvertes situés dans un rayon de 3 km autour du dispositif expérimental. Les hauteurs des précipitations sont relevées quotidiennement et les eaux prélevées mensuellement.

● *Pluiolessivats et écoulement le long du tronc*

Cinq pluviomètres rectangulaires (280×545 mm) placés systématiquement à 5 m de distance les uns des autres servent à la collecte des pluiolessivats. L'écoulement le long des troncs n'a pas été recueilli du fait de son faible pourcentage de participation dans le bilan (SCHNOCK, 1969 ; AUSSENAC, 1975). Il a été évalué selon AUSSENAC (1975).

2.3. Flux estimés indirectement

2.31. Flux dans le sol

● *Composition des eaux de gravité*

Dans chacun des deux peuplements, 4 systèmes de plaques lysimétriques, sans tension, ont été utilisés pour collecter l'eau de gravité dans le sol à 4 niveaux : litière, horizon A_1 ($- 10$ cm), horizon (B) ($- 30$ cm) et horizon (B)C ($- 60$ cm). Un composant neutre, le polyéthylène, a servi à la fabrication des lysimètres. Les dimensions sont

de 300 × 400 mm. Les plaques sont introduites sous les horizons du sol en perturbant au minimum sa structure. C'est un système qui respecte les paramètres du cycle biologique et en particulier l'équilibre chimique des solutions du sol. Les analyses du soufre n'ont été effectuées que 3 années sur une période de prélèvements de 6 ans.

- *Evaluation du drainage*

- *Composante verticale du drainage*

Dans une expérimentation précédente Nys *et al.* (1979) ont utilisé des systèmes de lysimètres fermés, tubes monolithiques, pour lesquels l'eau écoulée équivalait à l'eau mesurée. Ce système a été abandonné du fait de l'exclusion du prélèvement par les racines des arbres. Compte tenu d'une part de la difficulté à évaluer le drainage à partir des seules plaques lysimétriques dont on ne connaît pas individuellement le volume de sol drainé et d'autre part, ne disposant pas d'exutoire au bassin versant, nous avons dû estimer le drainage (D) à partir des relevés climatologiques sachant que :

$$D = P - I - \text{ETR} - \Delta W$$

(I = interception ; P = précipitation incidente ; ETR = évapotranspiration ; ΔW = variation des stocks d'eau du sol)

Les variables P et I sont mesurées ; le terme ETR a été calculé selon la méthode de TURC (1961).

$$\text{ETP} = (\text{Iga} (0,18 + 0,62 \text{ h/H}) + 50) (K t/t + 15)$$

Iga = radiation solaire à la limite de l'atmosphère

h = ensoleillement moyen journalier

H = durée du jour

t = température moyenne

K = 0,013 × nombre de jours

La valeur de ETP a été calculée par décade puis corrigée selon AUSSENAC (1975) pour obtenir l'évapotranspiration réelle du peuplement soit :

$$\text{ETR} = K_a \times \text{ETP}$$

- *Réserves en eau du sol*

Les réserves en eau du sol ont été calculées selon l'équation suivante :

$$W = (\text{CR} - \text{HF}) d.P.$$

CR = humidité p. 100 à pF 2,5

HF = humidité p. 100 à pF 4,2

d = densité apparente des horizons du sol

P = épaisseur des horizons

Le résultat est la moyenne de 4 profils hydriques analysés dans chacun des peuplements.

- *Composante latérale du drainage*

En hiver, en période de saturation, il y a circulation latérale d'eau à la base du profil au contact de l'horizon C d'altération des schistes. L'évapotranspiration étant

alors négligeable, l'excès d'eau récolté par rapport au drainage vertical est assimilé au drainage latéral soit :

$$D \text{ lat} = D(B)C - D(B)$$

$D(B)C$ est égal au drainage profond sous l'horizon (B)C et $D(B)$ celui du drainage sous l'horizon (B) non affecté par la circulation latérale. Le calcul du drainage a été effectué par décade.

2.32. Le calcul du prélèvement par les arbres

Le modèle à compartiments et flux permet le calcul de ce paramètre important du cycle biologique par ailleurs totalement inaccessible par la mesure directe au niveau d'un peuplement forestier (COLE & RAPP, 1981 ; RANGER & BONNEAU, 1984).

$$\text{Prélèvement} = \text{Immobilisation} + \text{retour litière} + \text{récréation} \quad (1)$$

Dans l'équation (1), les termes immobilisation et retour par les litières sont mesurables. La récréation au niveau des cimes est une quantité incluse dans les pluviollessivats.

$$\text{Pluviollessivat} = \text{Pluie incidente} + \text{récréation}^{(*)} + \text{dépôt sec}^{(**)} - \text{absorption} \quad (2)$$

d'après (TUKEY H.B. Jr, 1966)

Dans ce milieu non déficient en sulfate, il ne semble pas que le terme absorption foliaire soit important ; nous le négligerons. Dans leur travail de synthèse LOVETT & LINDBERG (1984), ont fait le point sur les méthodes d'évaluation de la récréation et du dépôt sec ; trois théories principales se dégagent :

— La théorie de LOVETT & LINDBERG (1984) qui utilise les surfaces inertes pour l'évaluation des dépôts secs, puis une modélisation mathématique permettant de séparer récréation et dépôt sec.

— La théorie de MILLER (1984) qui prône l'utilisation d'un modèle de régression linéaire pour évaluer non pas les dépôts secs mais la récréation. Il est posé comme hypothèse que la récréation est constante pendant la période de végétation. Son évaluation correspond à la valeur de l'intersection de la droite de régression (ordonnée à l'origine) avec l'axe des pluviollessivats ; régression entre la quantité de soufre, par semaine, dans les eaux des pluies incidentes et celle des eaux des pluviollessivats.

— La théorie de MAYER & ULRICH (1978) qui considère que l'effet filtre des peuplements est responsable de l'enrichissement en soufre des pluviollessivats hors période de végétation et que l'effet filtre est le même pendant la période de végétation.

Compte tenu des relevés dont nous disposons l'approche des composantes du pluviollessivage ne peut être réalisée dans ce travail que par le calcul de MILLER.

2.4. Les méthodes analytiques

2.41. Analyse des sols

Le soufre sous forme de sulfate est extrait par le KCl 1 M ; le soufre total est mis en solution par une minéralisation en milieu perchlorique. Le dosage est effectué par la méthode turbidimétrique (CLEMENT, 1977).

(*) Ce terme inclut les sécrétions actives éventuelles, le lessivage passif.

(**) Ce terme prend en compte l'activité de la phyllosphère.

2.42. *Analyse des végétaux*

Le soufre total est dosé par la méthode turbidimétrique effectuée sur un aliquote de la minéralisation perchlorique à chaud des échantillons.

2.43. *Le soufre des eaux de drainage*

Les échantillons d'eau de gravité ont été prélevés mensuellement. Après filtration sur filtre whatman GF/A, l'analyse chimique des principaux éléments majeurs a été effectuée. Le soufre soluble a été déterminé par turbidimétrie après concentration (X4) et minéralisation $\text{HC10}_4 - \text{H}_2\text{O}_2$.

3. Résultats

3.1. *Le soufre dans les sols*

Les résultats d'analyse de caractérisation globale des sols sont regroupés dans le tableau 1. Les modifications induites par la pessière ont été décrites par Nys (1981). Elles portent essentiellement sur la transformation de la matière organique et l'acidification des horizons de surface.

En ce qui concerne le soufre, on constate un enrichissement net de l'ensemble du profil du sol sous les résineux, en fonction des horizons, l'enrichissement varie d'un facteur 2 à 3. Le bilan quantitatif montre une différence de 480 kg de soufre (S) entre feuillus et résineux.

3.2. *Les flux de soufre dans l'écosystème*

3.21. *Etude qualitative*

- *Les profils moyens de concentration*

L'allure générale des profils moyens annuels reportés sur la figure 2 (gauche) est caractérisée par une augmentation constante de la concentration des solutions depuis l'apport externe (Pi) jusqu'à la base du profil. On note toutefois une convexité assez nette du profil sous résineux qui présente de plus un niveau de concentration beaucoup plus élevé que sous les feuillus ($10 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ sous résineux contre $5 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ sous feuillus). La concentration moyenne de $2,1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$ des pluies incidentes les situe à un niveau élevé (EVERS, 1986). Les profils moyens saisonniers (fig. 2 droite) confirment l'information issue des profils moyens annuels : les concentrations plus élevées, observées sous les résineux, sont issues de concentrations supérieures pour chacune des saisons. Le classement saisonnier Hiver > Printemps > Automne > Été est identique pour la partie supérieure des 2 écosystèmes (jusqu'à la base de l'horizon A₁). Les divergences apparaissent dès l'horizon (B) et sont très importantes dans l'horizon B/C puisque l'on y observe une inversion de concentration extrême entre les saisons. Il existe une liaison globale négative entre concentration et volume d'eau mesuré à chaque niveau des deux écosystèmes ; cette relation qui se vérifie pour les profils moyens annuels et saisonniers

TABLEAU I
Analyse de caractérisation des sols sous les peuplements feuillus et résineux.
Soil characteristics under hardwood and coniferous stands.

Horizon profondeur cm	da	S %	Granulométrie L %	Arg %	MO %	C/N	pH H ₂ O	Ca	K	Mg meq/100 g	AcE H ⁺ + Al ³⁺	C.E.C.	Fe libres %	Al meq/ 100 g
A ₁	0-10	Feu. 0,8	68,1	12,3	9,7	14,3	3,9	0,64	0,19	0,26	7,8	9,1	2,6	0,057
		Rés. 0,7	70,6	9,9	18,2	17,2	3,8	2,28	0,30	0,55	11,8	15,1	2,3	0,103
A ₁ (B)	10-20	Feu. 1,0	71,0	11,6	3,1	9,6	4,5	0,18	0,08	0,05	5,2	5,6	2,7	0,018
		Rés. 1,0	13,8	76,7	8,6	3,0	11,0	4,2	0,16	0,08	5,5	5,9	2,7	0,060
(B)	20-55	Feu. 1,1	72,6	10,7	1,4	7,5	4,6	0,14	0,06	0,03	2,6	2,9	2,6	0,016
		Rés. 1,1	76,5	9,0	1,4	8,9	4,4	0,20	0,06	0,11	2,8	3,2	3,0	0,044
(B/C)	55-100	Feu. 1,5	71,7	12,1	0,4	—	4,8	0,14	0,04	0,03	—	—	2,8	0,016
		Rés. 1,4	69,9	12,6	0,4	—	4,8	0,11	0,06	0,07	—	—	3,0	0,036

da : Densité apparente.

C.E.C. : Capacité d'échange cationique.

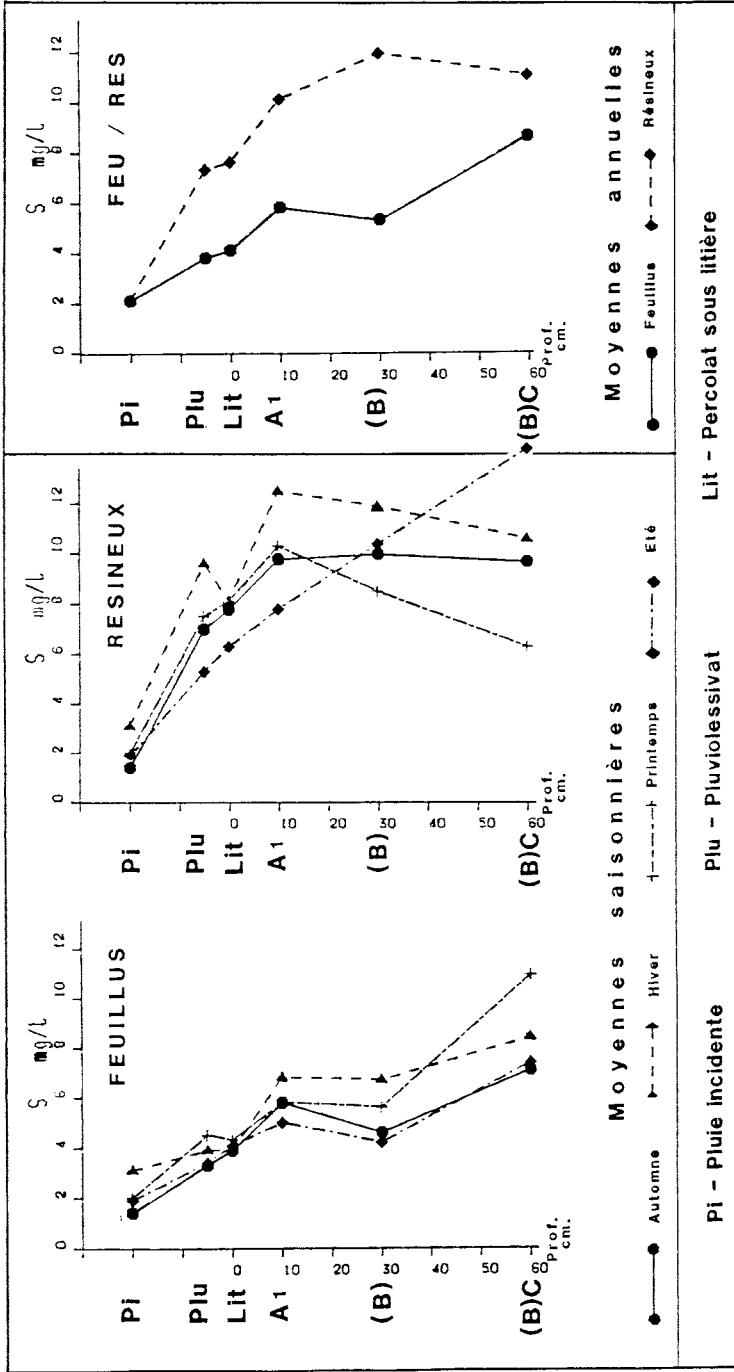


Fig. 2

Profils moyens annuels et saisonniers des concentrations en soufre pour les deux peuplements feuillus et résineux.
 Profiles of the mean annual and seasonal sulphur concentrations for hardwood and coniferous stands.

correspond à une simple réaction de dilution-concentration. Le facteur de dilution n'est cependant pas constant, ni avec les saisons, ni avec les écosystèmes.

• *La variation annuelle*

Cette variation est importante comme le montre la figure 3. Les variations dans les apports externes se répercutent dans tout l'écosystème, encore que le niveau où la variation entre saisons est la plus marquée, semble être celui des pluviolessivats. La différence de concentration en soufre (résineux > feuillus) à tous les niveaux de l'écosystème reste constante quelque soit la fluctuation pendant les années de mesure (tabl. 2) ; seul le niveau B/C échappe partiellement à cette loi.

L'étude statistique des données montre que la variation due aux saisons est supérieure à celle due aux années. L'écart entre les saisons est dépendant du niveau dans l'écosystème (30 p. 100 pour la pluie incidente) et de l'espèce (12 p. 100 pour les pluviolessivats sous feuillus contre 21 p. 100 sous les épicéas).

3.22. *Etude quantitative : flux de soufre*

Les apports annuels moyens par les pluies incidentes de 32,2 kg de S ha⁻¹ · an⁻¹ (tabl. 3) sont caractéristiques d'une zone « polluée » si on se réfère à EVERS (1985) qui montre que, en zone SW de la R.F.A., les apports sont inférieurs à 10 kg de S ha⁻¹ · an⁻¹. Les chiffres observés dans les Ardennes sont proches de ceux obtenus par HEINRICHS & MAYER (1977) sur le site de SOLLING (40 kg de S ha⁻¹ · an⁻¹).

TABEAU 2

Variation annuelle des concentrations en soufre (S mg · l⁻¹) à différents niveaux des écosystèmes feuillus et résineux.

Annual variation of sulphur concentration (S mg · l⁻¹) at different levels in the ecosystems.

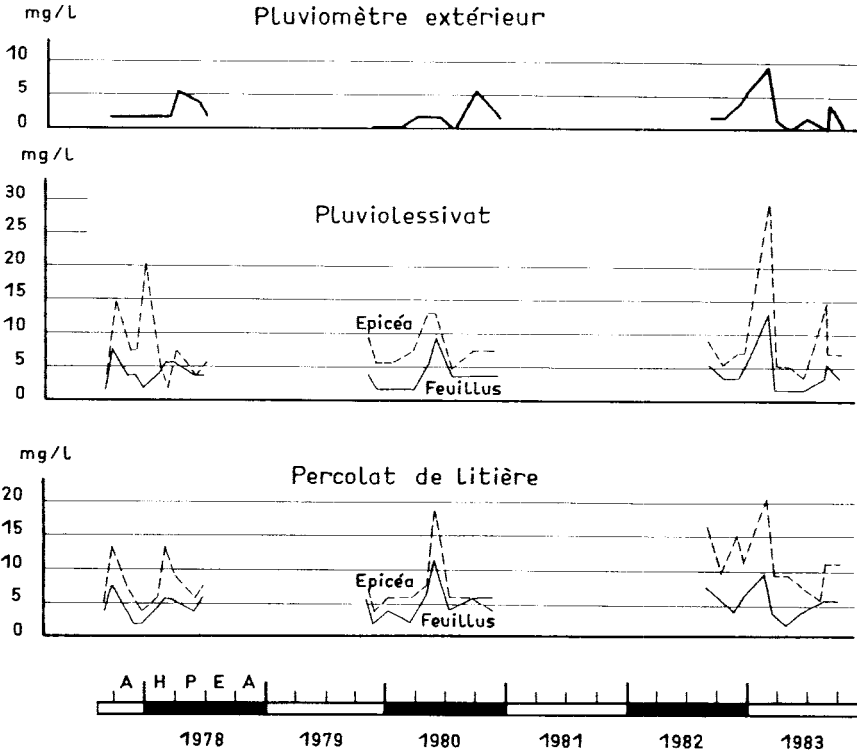
	1978	1980	1983	Moy.
Pluie incidente	2,5	1,3	2,6	2,1
Forêt de feuillus				
Pluviolessivat	3,2	3,9	4,2	3,8
Lit	3,3	4,2	4,7	4,1
A ₁	7,0	5,5	5,0	5,8
(B)	6,2	5,0	4,7	5,3
(B)C	9,2	7,8	8,7	8,6
Forêt de résineux				
Pluviolessivat	6,6	7,3	8,1	7,3
Lit	5,8	6,3	10,6	7,6
A ₁	11,7	9,6	9,0	10,1
(B)	16,0	9,6	10,2	11,9
(B)C	15,6	9,8	7,6	11,0

TABLEAU 3

Variations saisonnières moyennes des flux de soufre ($S \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) à différents niveaux des écosystèmes feuillus et résineux.

Seasonal variations of sulphur flux ($S \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) at different levels in the ecosystems.

	Automne	Hiver	Printemps	Eté	Année
Pluie incidente	5,2	14,3	6,8	5,9	32,2
Forêt de feuillus					
Pluiolessivat	10,8	17,9	10,0	8,4	47,1
Lit	12,6	20,7	8,5	8,9	50,7
A ₁	22,4	23,3	14,0	10,6	70,3
(B)	15,0	22,5	10,7	5,2	53,4
(B)C	18,7	27,5	14,0	3,8	64,0
Forêt de résineux					
Pluiolessivat	17,9	32,4	11,3	9,2	70,8
Lit	20,5	31,0	13,9	10,3	75,7
A ₁	27,6	31,5	14,1	11,4	84,6
(B)	21,9	29,2	13,8	7,5	72,4
(B)C	17,2	25,7	3,1	5,1	51,1



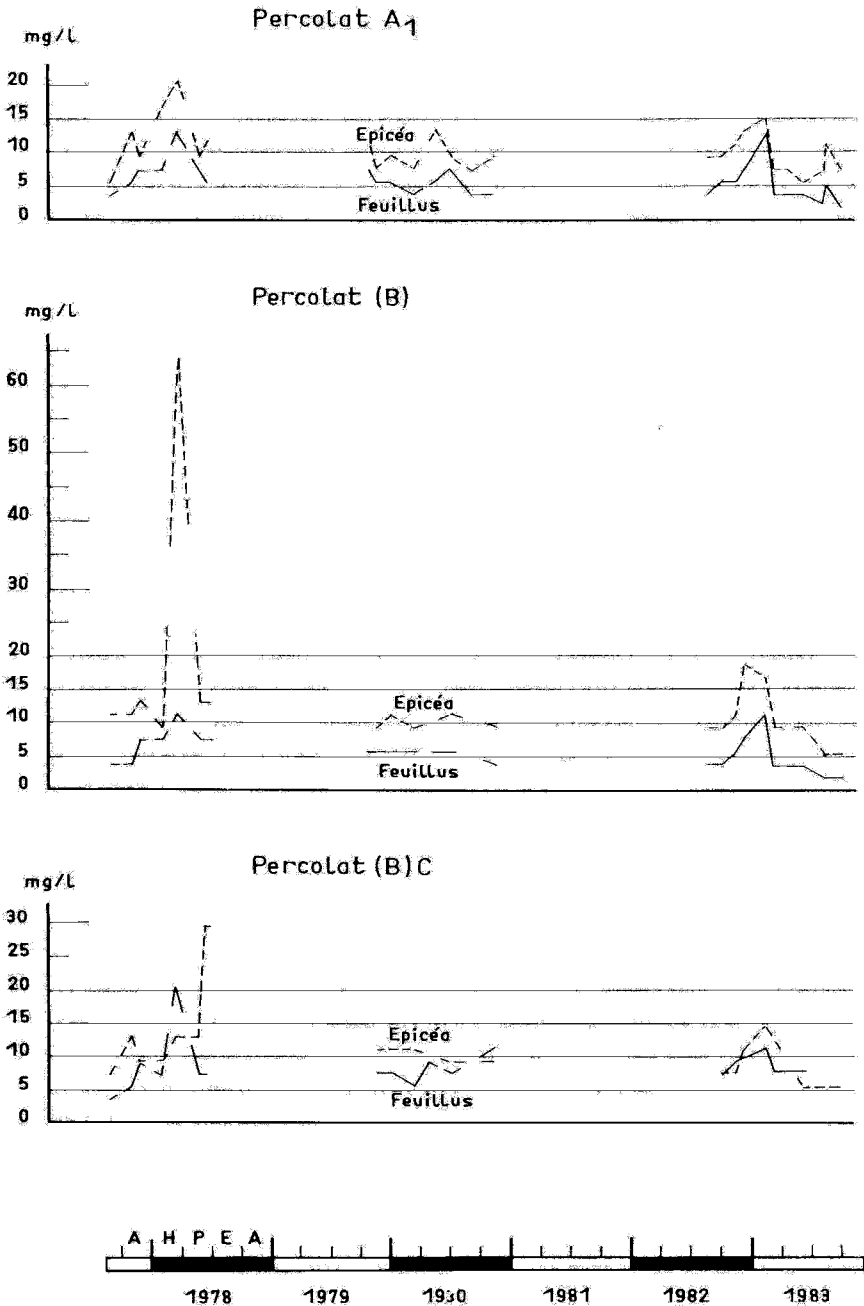


FIG. 3

Evolution saisonnière des concentrations en soufre aux différents niveaux de prélèvement dans les deux peuplements feuillus et résineux.

Seasonal variation of sulphur concentrations at different sampling levels in the hardwood and coniferous stands.

45 p. 100 des apports externes ont lieu en hiver, les autres saisons montrant une équirépartition. Les profils moyens de distribution verticale établis annuellement ou par saison sont parallèles dans les deux écosystèmes si on excepte le niveau B/C. Les transferts dans les résineux sont nettement supérieurs à ceux de l'écosystème feuillu. Comme pour les concentrations, c'est le pluiolessivat qui est à l'origine des différences entre les 2 systèmes, plus précisément, c'est en hiver et en automne qu'ont lieu les différences les plus importantes du bilan global. Les pluiolessivats feuillus et résineux du printemps et de l'été sont semblables comme l'est la dynamique de tout l'écosystème pendant ces saisons.

C'est donc pendant l'automne et l'hiver que l'effet filtre du peuplement résineux recueille une quantité élevée de dépôts secs (particules, aérosols, gaz) qui sont lavés par les pluies. Leur origine serait donc essentiellement continentale en liaison avec les vents secs dominant à cette saison. (On ne peut toutefois connaître la participation des brouillards qui ont une origine beaucoup moins bien déterminée).

3.3. Evaluation de la récréation et du dépôt sec

La régression de la quantité de soufre entre les pluies incidentes et les pluiolessivats, a été établie hebdomadairement (sur les données quantitatives) à partir des résultats des flux de la période de végétation ($n = 24$ points) lorsque la récréation est supposée différente de zéro.

Les coefficients des droites de régression sont :

	Pente	Ordonnées à l'origine	Coefficient de corrélation	Seuil de signification
Feuillus	0,70	0,46	0,502	5 p. 100
Résineux	1,034	0,63	0,537	5 p. 100

La période de végétation dans cette zone des Ardennes est d'environ 26 semaines. La récréation peut être évaluée à :

- Feuillus : $0,46 \times 26 = 12,0 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$;
- Résineux : $0,63 \times 26 = 16,4 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$.

Le dépôt sec est calculé par l'équation (2) soit :

- Feuillus : dépôt sec = $6,1 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$;
- Résineux : dépôt sec = $23,5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$.

Dans l'étude d'une forêt de chênes, dans une zone plus polluée que celle des Ardennes, LOVETT & LINDBERG (1984) ont évalué (par la technique des dépôts sur plaque inerte), le dépôt sec à 30 p. 100 des apports (secs + humides) durant la saison de végétation et à 11 p. 100 pendant la saison de repos.

L'évaluation, en conservant ces proportions, serait pour les Ardennes de $5,8 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ dans les feuillus. Ce résultat est égal à celui évalué par la technique de MILLER. La différence d'effet filtre des peuplements feuillus et résineux s'élèverait à $17,4 \text{ kg de S ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, ce qui est très important.

3.4. Les cycles biogéochimiques du soufre dans les écosystèmes

La figure 4 schématise les stocks et les flux de soufre dans les deux écosystèmes étudiés.

3.4.1. Cycle interne à l'écosystème

Il montre les différences de fonctionnement entre les deux espèces feuillues et résineuses. Par rapport aux feuillus :

- les immobilisations annuelles ($5,2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ de S) sont supérieures de 10 p. 100 pour l'épicéa commun ;
- les retours solides par les litières sont moins importants de 21 p. 100 ;
- les retours par récrétion sont plus élevés de 36,6 p. 100 ;

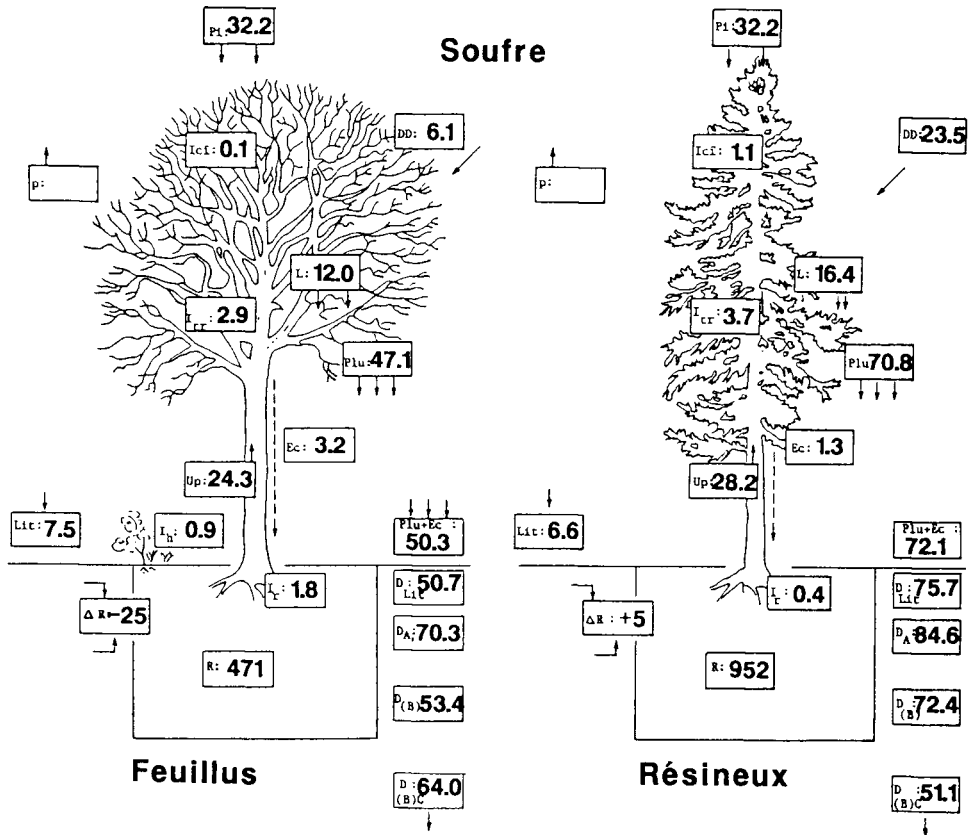


FIG. 4

Immobilisation dans la biomasse et flux de l'élément soufre dans les deux écosystèmes feuillus et résineux.

Immobilisation in the biomass and element flux of sulphur in the hardwood and coniferous stands.

— le prélèvement évalué par l'équation.

PRÉLÈVEMENT = IMMOBILISATION + RESTITUTION (litière et lessivage) (3)
est égal à $24,3 \text{ kg de S ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ sous les feuillus et à $28,2 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ sous les résineux. Il est donc supérieur de 16 p. 100 pour les épicéas qui ont cependant une production de 60 p. 100 supérieure à celle des feuillus (6,5 tonnes de matière sèche ligneuse totale pour les résineux contre 4,1 tonnes pour les feuillus). L'efficacité de l'épicéa pour cet élément est supérieure à celle des feuillus comme c'est le cas pour de nombreux éléments majeurs (Nys *et al.*, 1983).

● *Le bilan de l'écosystème entier*

Le bilan quantitatif, traduisant le changement éventuel d'équilibre de l'écosystème lié à l'introduction d'épicéa commun, est calculé par la comparaison des entrées et des sorties du système.

— *Les entrées*

Les apports par la pluie incidente sous forme de solution sont les mêmes pour les deux écosystèmes. Par contre, les apports sous forme de dépôts secs, selon notre évaluation, sont fondamentalement différents.

Sous feuillus, les dépôts secs sont faibles (15,9 p. 100 des apports totaux) tandis qu'ils sont élevés (42,2 p. 100 sous les épicéas), ceci caractérisant l'effet filtre de cette espèce. On a donc des apports totaux de $38,3 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ sous feuillus contre $55,7 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ sous résineux.

— *Les sorties*

Les sorties de l'écosystème pour le soufre se font essentiellement sous forme dissoute dans les eaux de drainage.

Compte tenu de la différence de drainage profond des sols des deux peuplements (drainage feuillus > drainage résineux), qui fait intervenir une composante latérale sous les feuillus, il est nécessaire d'établir le bilan de l'écosystème à deux niveaux.

— Sous l'horizon B vers - 30 - 40 cm de profondeur là où les deux systèmes sont totalement comparables.

Sous les feuillus, le système s'appauvrit de 15,1 kg de soufre (S) par hectare et par an et sous les résineux de 16,7 kg de soufre (S) par hectare et par an.

— A la base du sol (sous l'horizon B/C) le bilan établi dans les mêmes conditions montre que l'écosystème feuillu s'appauvrit de 25,7 kg de S par hectare et par an alors que l'écosystème résineux s'enrichit de 4,6 kg de soufre par hectare et par an.

4. Discussion

L'analyse d'écosystèmes forestiers par un modèle à compartiments et à flux permet de qualifier et de quantifier les modifications de fonctionnement liées à la substitution d'espèces.

Au niveau des flux, les dynamiques de fonctionnement des deux systèmes, pour l'élément soufre, sont parallèles. Le bilan à - 30 cm montre des pertes sensiblement équivalentes de 15 kg par hectare et par an. La variation réside dans la valeur absolue des flux provoquée par la différence d'effet filtre des deux peuplements. Cette différence est d'environ 20 kg de soufre par hectare et par an en faveur de l'épicéa jusqu'à la base de l'horizon (B). Elle est consécutive aux dépôts secs importants d'automne et surtout d'hiver. La migration est en moyenne immédiate et sans rémanence ; en effet les flux des deux écosystèmes redeviennent très comparables pendant les périodes où le dépôt sec n'existe pas.

Pour les éléments fortement apportés par les dépôts secs tels que l'azote et le soufre, il est impératif de pouvoir mesurer précisément ces apports de façon à les inclure dans le modèle utilisé afin de calculer correctement le prélèvement réel par la végétation. Celui-ci ne doit prendre en compte, dans les restitutions sous forme soluble, que la fraction entrant dans le cycle biologique.

Le bilan établi sur le sol entier est plus complexe dans la mesure où une partie des flux du drainage profond sous le peuplement feuillu n'est pas dû au fonctionnement de l'écosystème strictement défini (sol + plante) mais à un phénomène parasite. En effet en période de saturation, hiver et début de printemps essentiellement, il y a dans ces stations une circulation latérale d'eau évaluée à une hauteur d'eau de 660 mm sous les feuillus et de 150 mm sous les épicéas. Cette eau circule au contact de la zone des schistes ardoisiers altérés riches en pyrite.

C'est d'ailleurs ce phénomène qui est à l'origine de la remontée de concentration en soufre des eaux gravitaires profondes du peuplement feuillu (fig. 2, droite) : la concavité du profil « feuillu » s'oppose à la convexité du profil résineux. L'amorce d'une baisse de concentration au niveau des eaux gravitaires de l'horizon B des feuillus, parallèle à ce que l'on observe sous résineux, fait penser qu'en l'absence du paramètre parasite (présence de pyrite dans la roche-mère) la dynamique en B/C sous les feuillus serait la même que sous les résineux. Il n'est donc pas nécessaire de faire appel à des changements d'équilibres chimiques entraînant la libération sous les feuillus du soufre préalablement fixé sous forme de composé instables de type Alumino-hydroxy-sulfate (ULRICH, 1984).

Au total, compte tenu de leur précision, les bilans entrées-sorties montrent que l'on est dans une phase d'équilibre voire de bilan légèrement positif dans les deux écosystèmes vis-à-vis de l'élément soufre.

L'examen complémentaire du comportement des deux sols (enrésiné ou non) montre que l'enrichissement du sol sous épicéas est net avec des teneurs en soufre facilement extractible de 2 à 3 fois plus élevées que sous les feuillus. Les analyses du soufre total effectuées sur des échantillons prélevés en 1975 puis en 1985 dans le même site, confirment l'augmentation relative sous les épicéas soit 475 kg de S · ha⁻¹. Ce chiffre est équivalent aux 480 kg · ha⁻¹ de soufre extractible par KCl et correspond à des apports extérieurs. Cette accumulation relative a lieu essentiellement dans l'horizon (B)C. Elle correspond à 4,5 kg de S · ha⁻¹ · an⁻¹ pour cette période de mesure 1975-1985.

Deux phénomènes peuvent concourir à ce résultat :

— le flux plus important du soufre (vraisemblablement sous forme de sulfate) produit une saturation des sites anioniques existants et/ou se trouve sous forme faiblement adsorbée sur les colloïdes minéraux du sol ;

— la différence de pédogénèse : la cryptopodzolisation chimique est plus accentuée sous les résineux que sous les feuillus (NYS, 1981). En effet, l'augmentation de l'aluminium échangeable, de l'aluminium et du fer libres (amorphe ou cryptocristallin) couplée à une baisse du pH représente des conditions physicochimiques favorables à la fixation de soufre sulfate (qui, en retour, n'est pas sans effet sur la pédogénèse) (CHAO *et al.*, 1965 ; HAWARD & REISENAUER, 1966 ; GEBHARDT & COLEMAN, 1974).

JOHNSON *et al.* (1966), dans une expérience de laboratoire avec des sols prélevés sous des peuplements feuillus et résineux, démontrent que la rétention des sulfates est due à la présence d'une quantité plus importante de fer et aluminium amorphes que d'hydroxydes de ces éléments sous les résineux.

WAEVER *et al.* également par voie expérimentale, montrent que l'addition de $S - SO_4$ dans un sol riche en Al^{3+} échangeable produit la formation de $Al(OH)SO_4$ (déjà démontrée par KHANNA & BESSE, 1971, & PRENDEL, 1983). L'effet du cycle dessiccation-humectation est prépondérant par l'intermédiaire de la concentration du sel et donc par la précipitation de l'hydroxysulfate d'aluminium.

Sans pouvoir définir clairement les mécanismes d'adsorption des sulfates dans le sol du peuplement d'épicéas des Ardennes en dehors d'une expérimentation propre, on note que la fixation supplémentaire de soufre sous cette espèce est compatible avec les données physicochimiques disponibles. Les résultats obtenus sont d'ailleurs conformes à ceux de MIEWES & KHANNA (1981) qui, sur le plateau de SOLLING (R.F.A.), ont trouvé une accumulation de 630 kg de S dans une pessière de 85 ans dans une zone certes plus polluée que dans les Ardennes (apports atmosphériques supérieurs de 30 p. 100).

Reçu le 18 novembre 1987.

Accepté le 22 février 1988.

Références bibliographiques

- AUSSENAC G., 1968. Interception des précipitations par le couvert forestier. *Ann. Sci. Forest.*, **25** (3), 135-156.
- AUSSENAC G., 1975. *Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysologiques chez quelques résineux*. Thèse Université de Nancy I.
- BALLARD R., GESSEL P., 1983. (Techn. Eds) I.U.F.R.O. Symposium on forest sites and continuous productivity. Gen. Techn. Rep PNW 163 Portland OR. US Dept of Agricul. ; Forest Service Pacific northwest forest and range exp. Station.
- CLEMENT A., 1977. Point sur les analyses foliaires. Doc INRA-C.N.R.F., dist. limitée.
- CLEMENT A., GESSEL S.P., 1985. NSP status and protein synthesis in the foliage of Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) and Austrian black pine (*Pinus nigra* Arnold var. *nigra*). *Plant and Soil*, **85**, 345-359.
- COLE D.W., RAPP M., 1981. Elemental cycling in forest ecosystems in : *Dynamic properties of forest ecosystems*, 341-409 De Reichle Ed.
- CHAO T., HAWARD M. & FANG S., 1965. Exchange reaction between hydroxyl and sulphate ions in soils. *Soil Sci.*, **99**, 104-108.
- EVERS F.H., 1985. Ergebnisse niederschlagsanalytischer Untersuchungen in südwestdeutschen Nadelwaldbeständen PEF 1. Statuskolloq. V. 5. (7-3-85) KFK Karlsruhe, Bericht S., 200-213.
- GEDHARDT H., COLEMAN N.T., 1974. Anions adsorption by allophonic tropical soil. II. Sulphate adsorption. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, vol. **38**, 259-262.

- HARWARD M., REISENAUER H., 1966. Reactions and movement of inorganic sulphur. *Soil Sci.*, **101**, 326-335.
- HEINRICHS H., MAYER R., 1977. Distribution and cycling of major and trace elements in two central european forest ecosystems. *J. Environ. Qual.*, vol. 6, n° 4, 402-407.
- JOHNSON D.W., COLE D.W., MIEGROET H., HORNG F.W., 1986. Factors affecting anion movement and retention in four forest soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, vol. 50, 776-783.
- KELLY J., LAMBERT M.S., 1972. The relationship between sulphur and nitrogen in the foliage of *Pinus radiata*. *Plant and Soil*, **37**, 395-407.
- KHANNA P.K., BESSE F., 1978. The behaviour of sulphate on salt input in podzolic brown earth. *Soil. Sci.*, **125**, 16-22.
- LAKHANI K.H., MILLER H.G., 1980. Assessing the contribution of crown leaching to the element content of rainwater beneath trees. Effects of acid precipitation on terrestrial ecosystems Ed. Hutchinson and Havas, 161-172, PPC-New York.
- LEAF A., 1979. Ed. Proceeding of I.U.F.R.O. meeting « impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. School of Forestry. Syracuse NY, 1 vol., 421 p.
- LIKENS G.E., BORMANN F.H., PIERCE R.S., EATON J.S., JOHNSON M.B., 1977. *Biogeochemistry of a forested ecosystems*. Springer Verlag NY.
- LOVETT G.M., LINDBERG S.E., 1984. Dry deposition and canopy exchange in a mixed oak forest as determined by analysis of throughfall. *Journal of Applied Ecology*, **21**, 1013-1027.
- MAYER R., ULRICH B., 1974. Conclusions on the filtering action of forests from ecosystems analysis. *Oecol. Plant.*, V **9** (2), 157-168.
- MAYER R., ULRICH B., 1978. Input of atmospheric sulphur by dry and wet deposition to two central european forest ecosystems. *Atmospheric Environ.* **12**, 375-377.
- MEIWES K.J., HEINRICHS H., KHANNA P.K., 1980. Schwefel in Waldböden Nordwest Deutschlands und seine Vegetationsabhängige Akkumulation. *Plant and Soil*, **54**, 173-183.
- MEIWES K.J., KHANNA P.K., 1981. Distribution and cycling of sulphur in the vegetation of two forest ecosystems in an acid rain environment. *Plant and Soil*, **60**, 369-375.
- MILLER H.G., 1984. Deposition plant soil interactions Phil. Trans. Roy. Soc., Lond. B **305**, 339-352.
- MILLIER C., NYS C., RANGER J., 1986. L'échantillonnage dans l'étude de la minéralomasse forestière : l'exemple des taillis ardennais. *Ann. Sci. For.*, **43** (2), 165-178.
- NOIRFALISE A., VANESSE R., 1975. Conséquences de la monoculture des conifères pour la conservation des sols et pour le bilan hydrologique. Ass. Espaces verts, Bruxelles, 1975.
- NYS C., 1981. Modification des caractéristiques physico-chimiques d'un sol brun acide des Ardennes primaires par la monoculture d'Epicéa. *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 feuillus et résineux sur schistes reviniens, In : *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés*, Nancy, 24-28 sept. 1979, C.N.R.S. n° 303.
- NYS C., RANGER D., RANGER J., 1983. Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux des Ardennes primaires françaises III. Minéralomasse et cycle biologique. *Ann. Sci. For.*, **40** (1), 41-66.
- PRENZEL J., 1983. A mechanism for storage and retrieval of acid in acid soils. In Ulrich B., et Pankrath J. (Eds). *Effect of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. D. Reidel Publishing Company (NL).
- RANGER J., BONNEAU M., 1984. Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. Le cycle biologique en forêt. R.F.F., XXXVI, **2**, 93-111.
- SCHNOCK G., 1969. Le bilan de l'eau dans l'écosystème forêt. Application à une chênaie mélangée de Haute Belgique. In : *Productivité des écosystèmes forestiers*. Actes Coll. Bruxelles.
- TURC L., 1961. Evolution des besoins en eau d'irrigation, évapotranspiration potentielle. *Ann. Agron.*, **12** (1), 13-49.
- TUCKEY H.B. Jr, 1966. Leaching of metabolites from above ground plant parts. *Atompraxis* n° 6, 213-218.

- TURVEY N.D., 1981. Ed. I.U.F.R.O. Symposium Australian forest nutrition workshop Productivity in perpetuity, 10-14 août 1981, Camberra (Australie), 1 vol., 366 p.
- ULRICH B., 1973. Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. In : *Colloque international sur les engrais en forêt*. Congrès I.U.F.R.O., Paris.
- ULRICH B., 1984. Effects of air pollution in forest ecosystems and water. The principles demonstrated at a case study in Central Europe. *Atmospheric Environment*, vol. **18** (3), 621-628.
- SWITZER G.L., NELSON L.E., SMITH W.H., 1968. *The mineral cycle in forest fertilization theory and practice*. Tennessee Valley Authority Ed., 1-10.
- WAEVER G.T., KHANNA P.K. and BEESE F., 1985. Retention and transport of sulphate in a slightly acid forest soil. *Sci. Soc. Am J.*, vol. 49, 746-750.