

# Interprétation et modélisation de la distribution des éléments nutritifs dans les différents compartiments de la biomasse d'un jeune peuplement de pin maritime

B Lemoine<sup>1</sup>, J Ranger<sup>2\*</sup>, J Gelpe<sup>1</sup>

<sup>1</sup> INRA, CNRF Bordeaux, laboratoire de sylviculture et écologie, Pierroton, 335610 Cestas ;

<sup>2</sup> INRA, CNRF Nancy, Station de recherches sur les sols, la microbiologie et la nutrition des arbres forestiers, Champenoux, 54280 Seichamps, France

(Reçu le 1<sup>er</sup> mars 1989 ; accepté le 21 août 1989)

**Résumé** – Le travail présenté ici fait suite à un article publié dans cette revue (Lemoine *et al.*, 1988) et décrivant la variabilité des éléments nutritifs majeurs (N, P, K, Ca et Mg) dans un jeune peuplement de Pin maritime. Cette variabilité se manifeste à 2 niveaux : à l'intérieur de l'arbre (profils) et entre les arbres en relation avec leur croissance respective comportant 2 stades. Elle est modélisée mathématiquement sur la base d'une interprétation fonctionnelle. 1) Distribution des éléments nutritifs dans l'arbre : 2 types de paramètres contrôlent cette distribution. Pour les aiguilles un paramètre environnemental, pour les compartiments pérennes d'âge déterminé la proximité des aiguilles où des racines. Pour le tronc la concentration C en un élément peut être décrite mathématiquement par la somme de 2 fonctions C1 et C2 représentant respectivement un gradient partant des racines et un autre des aiguilles. 2) Relation entre éléments nutritifs et croissance : les corrélations entre un élément nutritif et la croissance de l'arbre sont différentes selon que l'on se réfère à son accroissement initial où final. a) La concentration actuelle pour un élément dans les aiguilles est bien corrélée avec la croissance initiale. Il semble alors que le statut minéral d'un arbre soit défini dans le premier stade de sa croissance. b) Les concentrations actuelles dans le tronc sont principalement corrélées avec la croissance actuelle. Les corrélations obtenues permettent une interprétation théorique tenant compte du fonctionnement physiologique global de l'arbre, en particulier du rôle des flux de sèves brute et élaborée sur la distribution des éléments minéraux dans l'arbre.

Cette théorie devra être vérifiée sur d'autres échantillons, l'un plus jeune, l'autre plus âgé, de façon à pouvoir l'étendre à toute la vie du peuplement de Pin maritime.

***Pinus pinaster* Ait / élément nutritif / biomasse / croissance / modélisation**

\* Correspondance et tirés à part

**Summary – Distribution of nutrients in the various components of young stands of maritime pine : functional interpretation of results.** *This paper follows a previous one published in this journal which described the variation of the nutrient distribution in a young stand of maritime pine (Lemoine et al, 1988). This variability exists at 2 levels: within the tree (between components) and between trees (in connection with individual growth). 1. The distribution of nutrients within the tree seems to be related to the 2 types of parameters depending on the component: – for needles, an environmental parameter (linked to the microclimate in the crown); – for the perennial component, a parameter (physiological?) linked to the proximity of the needles or of the rooting system. For the trunk, each major element of the nutrient content can be described by the sum of 2 exponential functions which represent respectively a gradient from the root and a gradient from the needles. 2. Growth and nutrient relationships: the correlations between nutrient concentration and growth are often different, depending on whether one refers to the initial or to the present increment of the trees. a. The present nutrient concentration in the needles is well correlated to the initial growth. It seems that the nutrient status of pines is defined in the early stage of their development. b. The present nutrient concentrations in the trunk are mainly correlated to the present growth. The correlations allow us to make a theoretical interpretation where the global physiological function of the tree is recognized and especially the role of xylem and phloem saps in the nutrient distribution.*

*The theory must be validated on a series of maritime pine stands of different ages in the same ecological environment.*

**Pinus pinaster Ait / nutrient / biomass / growth / modeling**

## INTRODUCTION

Des études ont été entreprises dans la pinède des Landes de Gascogne pour caractériser les principaux paramètres du cycle biogéochimique de cet écosystème.

L'objectif est de déterminer les limites écologiques de cette forêt face aux sollicitations multiples exercées par la sylviculture intensive. Il s'agit d'une recherche permettant d'identifier les principaux paramètres du fonctionnement de l'écosystème et pouvant conduire à une modélisation similaire à celle réalisée par Binkley (1986).

Les premiers résultats (Lemoine *et al*, 1983, 1986, 1988) concernent la croissance, la production de biomasse et les distributions qualitative et quantitative des éléments nutritifs d'un jeune peuplement de Pin maritime du faciès lande humide.

La présente contribution porte essentiellement sur l'interprétation biologique et la modélisation des distri-

butions qualitatives des éléments nutritifs dans l'arbre et le peuplement. La distribution des éléments dans les différents compartiments de la biomasse et sa liaison avec la croissance, en prenant en compte les effets individuels, sont utilisés dans cette démarche.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les caractéristiques matérielles et méthodologiques (station et peuplement, échantillonnage, analyses chimiques et méthodes statistiques) ont été développées précédemment (Lemoine *et al*, 1988).

L'étude entreprise en 1979 porte sur un jeune peuplement artificiel de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) installé en 1963 et qui a subi un traitement sylvicole classiquement utilisé dans la pratique landaise.

Les caractéristiques dendrométriques du peuplement sont les suivantes : âge = 16 ans ; hauteur dominante = 13,30 m ; densité = 817 tiges ha<sup>-1</sup> ; circonférence moyenne à 1,30 m = 59,7 cm.

Sa biomasse totale est de 90 tonnes ha<sup>-1</sup>. Elle se répartit entre les divers compar-

timents de la façon suivante (en pourcentage) : aiguilles = 8,9 ; branches vivantes = 16,7 ; branches mortes = 4,2 ; bois tronc = 47,4 ; écorce tronc = 8,1 ; racines = 14,7.

Le climat général est de type atlantique. Le sol est un podzol humide hydromorphe présentant un horizon B spodique induré. Les réserves en éléments nutritifs sont très faibles, même en tenant compte des apports par fertilisation : 140 unités de phosphore ( $P_2O_3$ ) en 1963 et 90 unités en 1974. L'apport indirect de chaux n'est pas négligeable ( $400 \text{ kg. ha}^{-1}$ ). La production de biomasse épigée du sous-bois est de 0,3 t/ha/an dans ce site. La composition floristique comprend principalement la Molinie (*Molinia coerulea* Moench.), la Brande (*Erica scoparia* L.), les Ajoncs (*Ulex nanus* Sm, *Ulex europeus* L.) et la Bourdaine (*Rhamnus frangula* L.).

L'échantillonnage concernant les biomasses, stratifié en fonction de la circonférence à 1,30 m, a porté sur 20 arbres ; quant à celui concernant les minéralomasses, il a porté sur 11 de ces 20 arbres.

Les compartiments suivants ont été sélectionnés afin d'être analysés au laboratoire :

- bois et écorce (écorce plus liber) du tronc à raison d'une rondelle par mètre linéaire ;
- aiguilles et branches (bois plus écorce, plus liber) à raison d'un échantillon par pousse annuelle (125 branches, soit une par verticille et par arbre, ont été ainsi analysées).

On appliquera indifféremment les noms de compartiment à l'arbre ou au peuplement.

L'analyse statistique utilise essentiellement la régression multiple. Dans cette analyse, on détermine 2 types de paramètres : les coefficients de régression obtenus directement par le calcul et les paramètres de la régression obtenus par itération de façon à maximiser les coefficients de détermination de la régression.

## RÉSULTATS

### **Distribution des bioéléments**

La distribution qualitative des éléments biogènes majeurs (NPKCaMg) dans les

différents compartiments des arbres et du peuplement a été étudiée précédemment (Lemoine *et al*, 1988). Les résultats peuvent se résumer de la façon suivante :

### **Le tronc**

Qu'il s'agisse de l'écorce ou du bois, les concentrations diminuent du haut vers le bas jusqu'à une hauteur de 2 m au-dessus du sol, puis réaugmentent sensiblement jusqu'en bas du tronc sauf pour le calcium dans le bois.

Les profils de ces 2 compartiments diffèrent très nettement quant aux valeurs absolues des concentrations et quant à leur forme.

L'écorce est toujours plus riche que le bois. Pour ce dernier, les concentrations minimales intéressent une grande partie du tronc alors que pour l'écorce, elles sont localisées dans sa partie inférieure. De plus, pour celle-ci, la courbe représentative du profil présente un point d'inflexion vers le milieu de la cime (comme on peut le vérifier sur la figure 3).

Ces profils de distribution sont semblables à ceux obtenus par Malkönen (1974) pour le Pin sylvestre en Finlande.

### **La couronne**

La distribution des concentrations est liée à 3 paramètres principaux :

- le compartiment : il y a une variation du simple au double des concentrations entre les rameaux (bois plus écorce) et les aiguilles ;
- l'âge de la branche qui varie dans le cas présent de 1 à 7 ans. Les effets

\* Quand on parle d'écorce, il s'agit en fait d'écorce + liber.

de ce paramètre sont les suivants : pour les bourgeons, la liaison concentration-âge est positive, les bourgeons des branches basses contenant plus de N, P et K que ceux des branches hautes ; pour les aiguilles, elle est négative pour N et P et légèrement positive pour K ; pour les rameaux, elle est nulle ou négative pour N, P et K de la pousse de 1 an et toujours positive pour les pousses plus âgées ;

– l'âge du compartiment : dans tous les cas, la liaison est négative, c'est-à-dire que les aiguilles ou les rameaux d'une branche contiennent de moins en moins d'éléments au fur et à mesure qu'ils sont plus vieux.

Cette distribution est conforme quant à ses variations relatives entre organes à ce qui est décrit dans la littérature (Van Den Driessche, 1974).

### **Relation entre bioéléments et croissance**

La croissance d'un arbre et sa biomasse peuvent être caractérisées par 2 paramètres mis en évidence par l'analyse de données (ACP), l'un relatif à un stade initial et l'autre, à un stade final des accroissements (Lemoine *et al*, 1986).

Ces stades sont représentés par 2 accroissements en section (surfaces de cernes) dans le bas du tronc : l'accroissement à 7 ans ou  $Ig_7$  et l'accroissement à 16 ans ou  $Ig_{16}$ .

La distribution des éléments biogènes se caractérise par une variabilité interarbres complexe. En effet, 2 facteurs de variation relativement indépendants se manifestent au niveau de la couronne et au niveau du tronc : selon que l'on se réfère à l'un ou à l'autre, le classement des arbres, en fonction de leurs concentrations, diffère. On a constaté par une analyse biométrique globale que cer-

taines de ces variations sont corrélées avec la dynamique de croissance individuelle (Lemoine *et al*, 1988).

### **Corrélations entre éléments nutritifs et croissance finale (fig 1a)**

On s'intéresse non seulement aux corrélations significatives ( $t > 0,6$  au seuil de 5 % dans ce cas) mais également à celles qui ne le sont pas car leurs variations relatives permettent de formuler des hypothèses, tout comme on le fait dans l'analyse en composantes principales quand elle est possible.

Les corrélations entre l'accroissement en section à 16 ans dans le bas du tronc ( $Ig_{16}$  exprimant la surface du cerne) et une concentration d'un élément nutritif à une hauteur donnée sont de types différents selon le compartiment auquel on s'adresse :

– le bois du tronc : la corrélation est fortement positive dans le bas, elle décroît progressivement et finit par s'annuler dans le haut ;

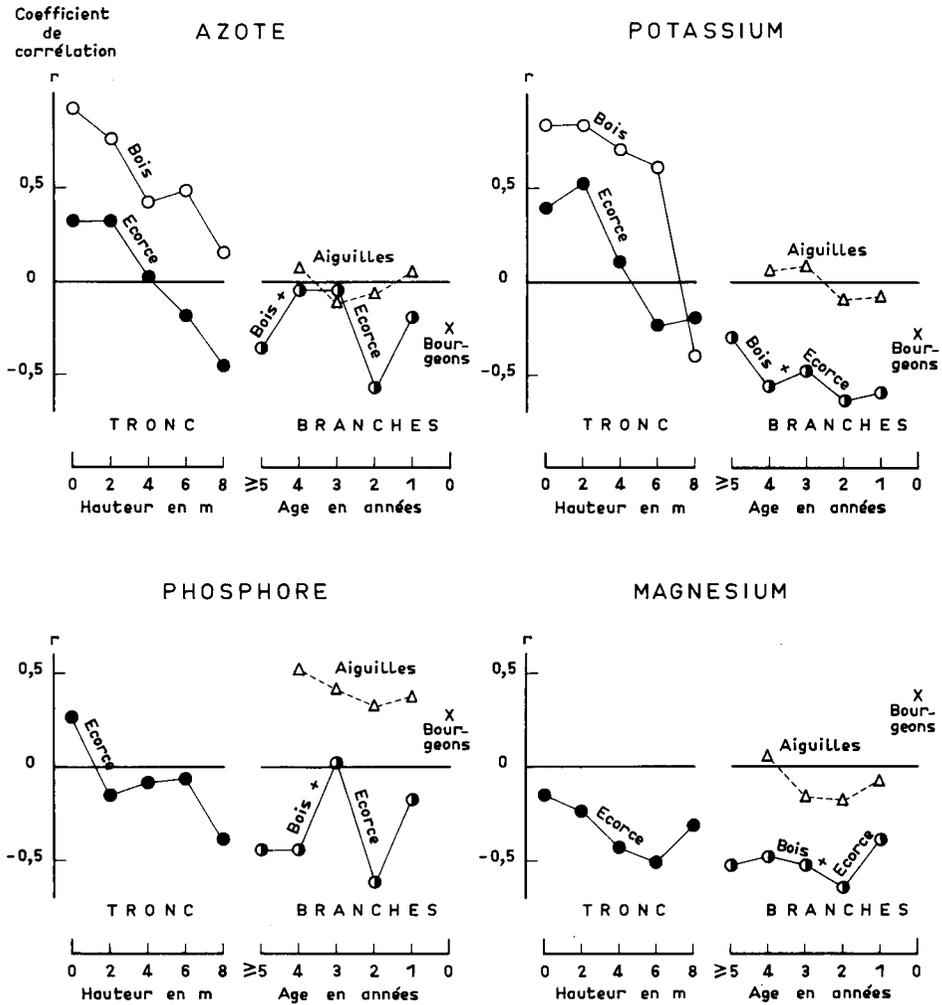
– les aiguilles : la corrélation est nulle ou non significative ;

– les branches : l'ensemble bois-écorce a fait l'objet d'une seule analyse globale ; la corrélation est non significative ou significativement négative, ce qui est le cas avec chaque élément pour la partie de branche âgée de 2 ans ;

– l'écorce du tronc : la corrélation n'est jamais significative mais on remarquera qu'elle passe de valeurs positives en bas à des valeurs négatives en haut du tronc, elles suivent alors une variation parallèle à celle de la corrélation ayant trait au bois.

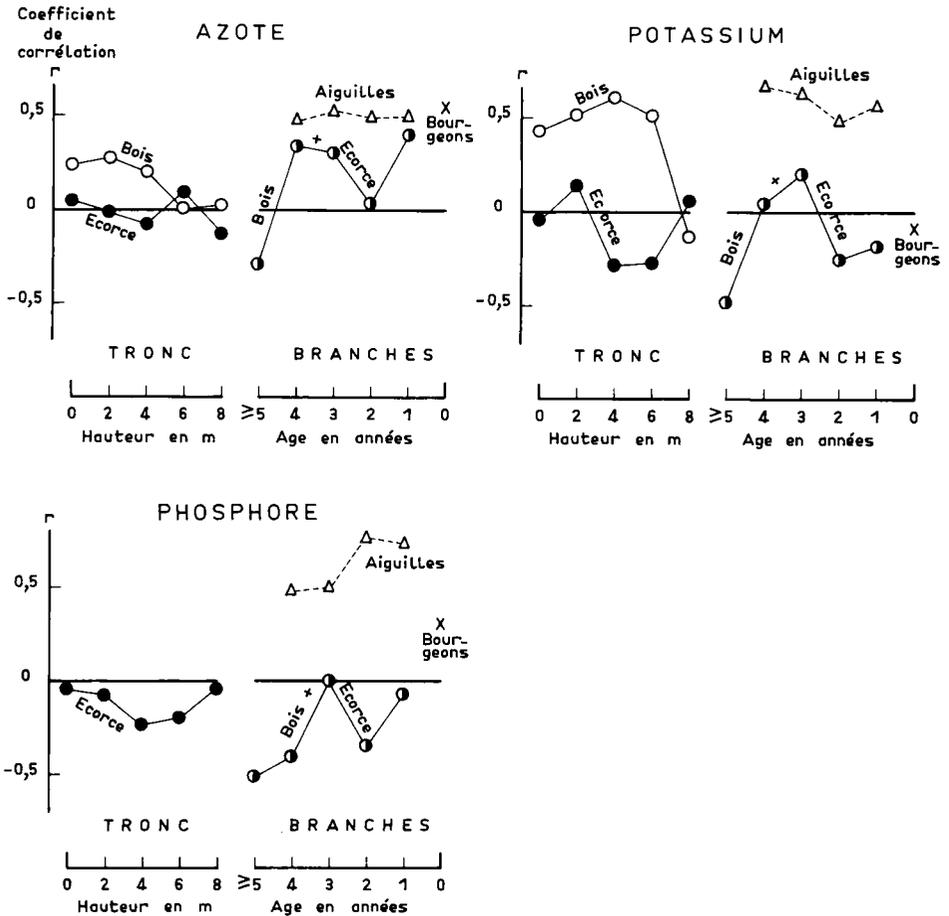
Si nous considérons les branches à nouveau, on remarque que les valeurs de corrélation obtenues sont le plus souvent intermédiaires entre celles ayant trait au bois et à l'écorce dans

a



**Fig 1.** Relation des bioéléments avec la croissance. Corrélations entre les concentrations en N, P et K des divers compartiments et les accroissements en section dans le bas du tronc. **a.** Corrélations avec l'accroissement du stade final Ig16. **b.** Corrélations avec l'accroissement du stade initial Ig7 (seuil de signification 1%  $r = 0,735$  ; 5%  $r = 0,602$  ; 10%  $r = 0,521$ ).

b



le haut du tronc. On peut émettre l'hypothèse que des analyses minérales individualisées auraient donné une corrélation nulle pour le bois des branches et négative pour leur écorce.

### Corrélations entre éléments nutritifs et croissance initiale (fig 1b)

Les corrélations entre l'accroissement en section à 7 ans dans le bas du tronc (surface du cerne) Ig7 et les différentes

concentrations finales font l'objet de la figure 1b. Par rapport à ce que nous avons vu ci-dessus (corrélations avec Ig16), on soulignera que :

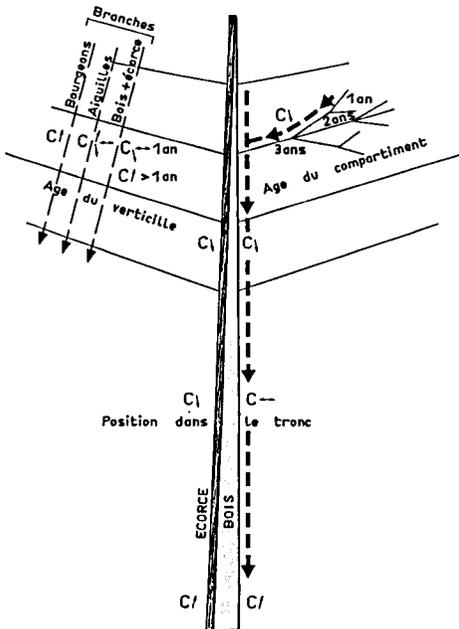
- la plupart des corrélations «deviennent» non significatives au seuil de 5 % : cela est particulièrement net pour celle de l'azote dans le bois du tronc puisqu'elle passe de 0,92 à 0,23 ;
- les corrélations ayant trait aux aiguilles de nulles «deviennent» positives : cela est particulièrement net pour le phosphore dans les aiguilles de

1 et de 2 ans, qui constituent l'essentiel de la masse foliaire.

## DISCUSSION ET INTERPRÉTATION

La représentation des distributions moyennes des éléments nutritifs dans un Pin maritime de 16 ans est schématisée par la figure 2.

On constate 2 types de variation :



**Fig 2.** Représentation schématique des distributions des éléments nutritifs dans un Pin maritime de 16 ans. ↓ évolution des concentrations des branches selon l'âge du verticille ; ↓ évolution des concentrations depuis tout apex de branche jusqu'à la base du tronc ; c↑ concentrations croissantes du haut vers le bas ; c↓ concentrations décroissantes du haut vers le bas ; c→ concentrations constantes du haut vers le bas.

– une évolution des concentrations propre aux branches, quand on change de verticille. Cette évolution varie avec le compartiment (bourgeon, aiguille, rameau) et avec l'élément nutritif considéré. Par exemple pour les bourgeons,

quel que soit l'élément (NPKCa ou Mg), la concentration augmente avec l'âge de la branche support ;

– une évolution continue des concentrations depuis tout apex de branche jusqu'à la base du tronc pour les compartiments écorce et bois. Quand on considère le système branche-tronc, on constate que la concentration en tout élément diminue quand l'âge du rameau augmente sur une branche d'âge donné, et que cette concentration diminue encore au niveau du tronc (même si des fluctuations peuvent exister localement).

Le premier type est contrôlé par un paramètre environnemental (distribution de la lumière dans le couvert) agissant sur la croissance des organes. Son action se traduit par des phénomènes de dilution (par exemple, pour les bourgeons et les rameaux de plus de 1 an) ou de concentration (par exemple, N et P pour les aiguilles de 1 an).

Le second type est essentiellement contrôlé d'une part par l'âge du compartiment, d'autre part par la proximité d'organes particuliers – feuilles et racines. Le contrôle environnemental doit avoir un poids moindre que celui exercé par le second facteur, car il change l'intensité des phénomènes mais non leur nature. Une interprétation fonctionnelle peut donc être faite indépendamment de ce contrôle.

L'étude des profils de distribution des éléments nutritifs dans l'arbre est limitée au tronc car les rameaux ont fait l'objet d'une analyse chimique globale (bois plus écorce, plus liber). Nous considérons les profils concernant les éléments N, P et K (fig 3) pour chaque compartiment, comme étant la résultante de 2 gradients de sens opposés. Ces gradients sont identifiés de la façon suivante (fig 3d) : pour le bois, gradient d'origine inférieure = GIB, d'o-

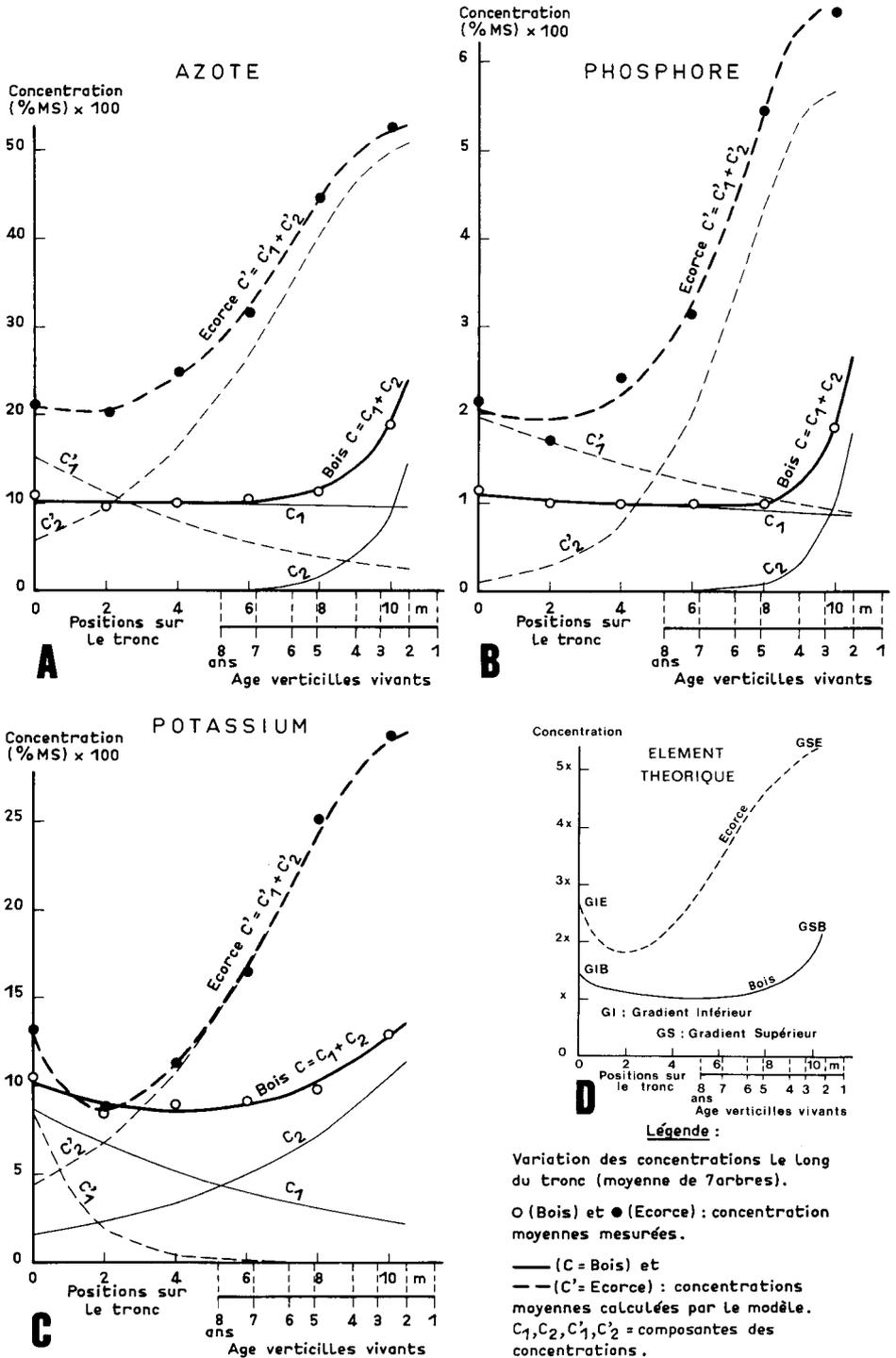


Fig 3. Profils de distribution des éléments nutritifs dans le tronc.

rigine supérieure = GSB ; pour l'écorce gradient d'origine inférieure = GIE, d'origine supérieure = GSE. Trois hypothèses biologiques sont nécessaires pour interpréter ces phénomènes et les représenter par un modèle :

- les gradients GIB et GSE seraient les reflets des flux de sève : 1) tout élément qui monte dans la sève brute est prélevé à tous les niveaux, celle-ci s'appauvrit au fur et à mesure qu'elle s'éloigne des racines (GIB), 2) à l'inverse, tout élément de la sève du phloème diminue au fur et à mesure que celle-ci s'éloigne des aiguilles (GSE) ;

- les gradients GSB et GIE sont plus difficiles à interpréter. Ils s'exercent en sens inverse des dynamiques précédentes et se traduisent par une accumulation à l'extrémité du compartiment considéré ;

- les transferts entre écorce et bois seraient faibles ou globalement équilibrés, à ce niveau d'investigation. Si ces transferts existent, la différence de forme des 2 profils incite à penser qu'ils s'exercent principalement aux extrémités (origines des 2 flux de sève).

Sur le plan méthodologique, on remarquera que les analyses chimiques effectuées sont globales ; les concen-

trations obtenues sont la résultante des mesures relatives à des tissus plus ou moins différents (cernes d'âges variés dans le bas du tronc, écorce et liber non individualisés). Toutefois, les analyses faites sur un peuplement analogue (18 ans) montrent que les concentrations globales pondérées ayant trait à une rondelle sont représentatives de sa partie fonctionnelle (tableau I). De plus, les travaux de Clément et Janin (1976) sur *Populus tricarpa* montrent que les profils verticaux de distribution ont la même forme, quel que soit l'âge du cerne. Dans le cas de peuplements jeunes, on constate que l'analyse globale pondérée de la rondelle donne une valeur représentative de la concentration des tissus fonctionnels.

### **Modélisation des profils**

Les courbes de distribution des concentrations de la figure 3 peuvent être considérées comme la somme C de 2 fonctions C1 et C2 de la position dans l'arbre s'exprimant :

- l'une C1 par rapport au niveau h au-dessus du sol (gradients GIB et GIE) ;

**Tableau I.** Concentrations dans le bois du bas du tronc pour les éléments majeurs. Comparaison de l'analyse chimique globale avec les analyses faites pour 4 groupes de cernes d'âges différents (concentration en pourcentage de MS).

Éléments	Analyses individualisées				Analyse globale pondérée
	Cernes internes	Cernes internes médians	Cernes externes médians	Cernes externes	Rondelle
N	0,07	0,08	0,08	0,12	0,1
P	0,002	0,004	0,005	0,008	0,005
K	0,02	0,04	0,04	0,05	0,04

– l'autre C2 par rapport à la distance H-h au sommet de l'arbre (gradients GSB et GSE), H étant la hauteur totale de l'arbre.

Une diminution de concentration, assimilable à un appauvrissement, est une fonction continue de cette concentration elle-même, d'où pour C1 et C2 :

$$\frac{dC1}{dh} = -a_1 \cdot C1 \text{ et } \frac{dC2}{d(H-h)} = -a_2 \cdot C2$$

et le modèle devient alors :

$$\hat{C} = C1 + C2 = b_1 \cdot e^{-a_1 \cdot h} + b_2 \cdot e^{-a_2 \cdot (H-h)} \quad (1)$$

gradients à origine = inférieure + supérieure.

Cette formulation est utilisée pour le bois. En revanche, pour l'écorce, il convient de la compléter car la courbe présente un point d'inflexion vers le milieu de la cime. On fait alors l'hypothèse que la masse foliaire joue un rôle effectif sur la forme de la partie supérieure de la courbe. On suppose que chaque niveau du tronc est alimenté par une quantité différente de masse foliaire, soit, en utilisant le profil moyen de celle-ci (Lemoine *et al*, 1986) :

- le niveau 10 m par 11% de la masse foliaire ;
- le niveau 8 m par 52% ;
- le niveau 6 m par 84% ;
- le niveau 4, 2 et 0 m par 100%.

On appelle  $\rho$  cette masse foliaire cumulée relative depuis le sommet de l'arbre. On formule son effet sur chacun des niveaux par un sous-modèle d'allométrie. On arrive au modèle d'équation suivant, pour l'écorce :

$$\hat{C}' = C'1 + C'2 = b'_1 \cdot e^{-a'_1 \cdot h} + b'_2 \cdot \rho^\beta \cdot e^{-a'_2 \cdot (H-h)} \quad (1')$$

où  $\beta$  représente la disproportionnalité entre la masse foliaire cumulée et son effet, pour l'élément nutritif considéré.

On obtient les valeurs des paramètres des équations (1) et (1') par itération visant à maximiser le coefficient de corrélation entre la valeur réelle C ou C' et la valeur calculée  $\hat{C}$  ou  $\hat{C}'$ . Les résultats font l'objet du tableau II et donnent lieu aux courbes de la figure 3.

Les résultats appellent les commentaires suivants.

Les ajustements sont globalement satisfaisants : l'adéquation des courbes  $\hat{C}$  et  $\hat{C}'$  aux courbes expérimentales.

**Tableau II.** Variations des concentrations des éléments minéraux le long du tronc. Paramètres des équations :

$$\text{Bois : } \hat{C} = b_1 e^{-a_1 h} + b_2 e^{-a_2 (H-h)} \quad (1)$$

$$\text{Écorce : } \hat{C}' = b'_1 e^{-a'_1 h} + b'_2 \rho^\beta e^{-a'_2 (H-h)} \quad (1')$$

Corrélations entre les valeurs de C mesurées et calculées par le modèle (1) ou (1').

	Paramètres des équations 1 et 1'					Corrélations (val. calculée val. mesurée)
	$b_1, b'_1$	$a_1, a'_1$	$b_2, b'_2$	$a_2, a'_2$	$\beta$	
Bois						
N	10,3	0,008	50,0	0,84		0,9943
P	1,10	0,023	11,05	1,21		0,9955
K	8,80	0,127	15,17	0,175		0,9692
Écorce						
N	15,33	0,170	129,6	0,26	0,20	0,9996
P	1,962	0,075	48,19	0,52	0,50	0,9969
K	8,86	0,78	67,54	0,23	0,17	0,9999

tales est généralement bonne. Les valeurs des 10 coefficients de corrélation sont significatives, même en admettant que l'on ne dispose que de 2 degrés de liberté pour le bois (on détermine 4 paramètres, 2 par itération,  $a_1$  et  $a_2$ , 2 autres par voie de régression,  $b_1$  et  $b_2$ ), et d'un seul pour l'écorce (on détermine en plus le paramètre  $\beta$ ).

Les courbes calculées obtenues pour le bois ne donnent toutefois pas entièrement satisfaction. On constate que la différence de concentration entre les niveaux 0 et 2 m, très significative pour N et K, est très sous-estimée par le calcul : 2% au lieu de 11 pour N, 12% au lieu de 19 pour K (en valeurs relatives). Corollairement, l'intensité du gradient d'origine inférieure (paramètre  $a_1$ ), quantifiée par la composante C1, apparaît très faible et vraisemblablement sous-estimée pour N et P. On observera également que dans le bas de l'arbre, on a  $C = C_1$  car  $C_2$  y est pratiquement nulle, sauf dans le cas du potassium. Il se peut que le mode de calcul par voie de régression non pondérée donne des meilleures estimations pour les niveaux élevés, où l'on trouve les fortes concentrations, que pour les niveaux inférieurs toujours plus faiblement concentrés.

Ce modèle permet donc de décrire des mécanismes impliqués dans la distribution des éléments nutritifs dans les 2 compartiments :

– compartiment à sève brute : le gradient inférieur a pour origine les racines, c'est un pôle d'alimentation, le gradient supérieur les aiguilles, ce serait, sous une dénomination approximative, un pôle de saturation. Notons que la distance à ce pôle, soit H-h, peut représenter tout aussi bien le chemin partant des aiguilles des branches inférieures que celui partant des ai-

guilles de la pousse terminale et de celles des branches supérieures ;

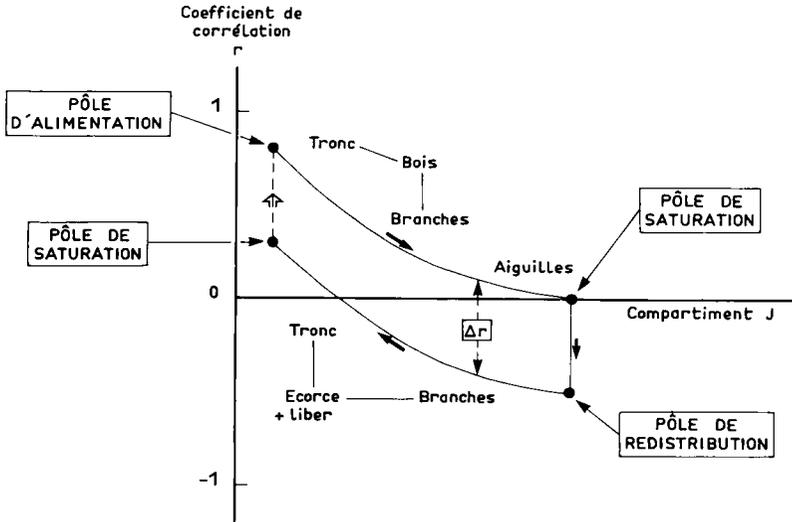
– compartiment à sève élaborée : le gradient supérieur a pour origine les aiguilles, c'est un pôle de redistribution ; le gradient inférieur a pour origine les racines : ce serait un pôle de saturation.

Cette notion de pôles a une certaine réalité décelée par ailleurs : Miller (1978) signale que, après une fertilisation, l'augmentation de concentration de l'élément apporté est plus forte que dans les racines latérales et les aiguilles du pin Laricio de Corse (*Pinus nigra* Arn. ssp *laricio*-Poiret) que dans ses autres tissus.

### **Apport de la relation croissance-élément dans l'étude des mécanismes**

La prise en compte du phénomène de croissance et de la variabilité individuelle est destinée à préciser les mécanismes précédemment décrits.

Sur le plan tout à fait général, on résumera les considérations de Buis (1974). Il existe 2 notions essentielles, inhérentes à tout phénomène biologique : sa complexité et son unité. On cherchera à le définir en termes d'ensemble multivariate. Passant de ces principes généraux à la méthodologie, on notera avec Buis (1974) que l'analyse factorielle permet d'extraire d'un tableau de corrélations entre variables biologiques un nombre réduit de facteurs. La position des variables dans l'espace factoriel donne une image d'un fonctionnement d'être vivant qu'il est nécessaire de traduire en termes biologiques. L'analyse de la croissance du Pin maritime (Lemoine *et al*, 1986) permet ainsi d'identifier 2 stades. En combinant ceux-ci avec les concentrations des éléments minéraux majeurs



**Fig 4.** Relation d'un bioélément avec la croissance. Cycle des corrélations : schéma théorique d'organisation des corrélations entre les concentrations d'un élément et l'accroissement final  $\lg 16$  ; flèches : «circuit» des sèves brute et élaborée.

dans les divers compartiments et sous-compartiments, on dispose d'un ensemble multivariate assez important. Il n'est malheureusement pas possible ici de mener à terme la méthodologie de l'analyse factorielle car le nombre d'individus est inférieur au nombre de variables. On cherche malgré tout à identifier la structure de la matrice de corrélations.

On essaie de structurer les résultats de la figure 1a ayant trait aux corrélations entre les accroissements individuels finaux  $\lg 16$  et les concentrations des divers compartiments.

On remarque tout d'abord que les valeurs de corrélations obtenues pour les branches sont le plus souvent intermédiaires entre celles ayant trait au bois et à l'écorce dans le haut du tronc. On peut supposer que des analyses minérales individualisées auraient donné une corrélation nulle pour le bois des branches et négative pour leur écorce. On construit alors le schéma

de la figure 4 qui met en évidence une structure simple, cycle des corrélations, que l'on rapproche du circuit des sèves brute et élaborée, et que nous allons commenter.

Pour le bois, la corrélation estimée étant en réalité celle qui existe entre l'accroissement final  $\lg 16$  et la concentration résultante C (bois), on doit interpréter ses fortes valeurs à la base du tronc comme l'effet de la composante C1 d'alimentation qui constitue à ce niveau la majeure partie de C ; en revanche dans le haut du tronc, cette corrélation diminue fortement car la résultante C devient essentiellement le reflet de la composante C2.

Les fortes corrélations obtenues pour le bois à la base du tronc ont trait aux éléments N et K ; nous n'avons pas pu vérifier qu'il en eût été de même pour P (sensibilité analytique insuffisante).

Les phénomènes d'alimentation mis en jeu ne sont donc pas le fait d'un

seul élément nutritif en particulier. Une analyse factorielle (ACP) mettrait vraisemblablement en évidence l'existence d'un facteur commun à tous les éléments nutritifs. Reste à faire une hypothèse concernant ce facteur qui agit sur les modalités de l'alimentation minérale des arbres : nous pensons, sans pouvoir le démontrer, qu'il pourrait concerner soit la capacité d'exploration du système racinaire, soit le potentiel de développement des fines racines.

Pour l'écorce, on observe que la corrélation  $r_2$  se déduit de celle estimée pour le bois  $r_1$  de la façon suivante :  $r_2 - r_1 \approx -0,50$ , quel que soit le niveau considéré. Cela va de pair avec l'existence de corrélations négatives entre la croissance et les concentrations dans le haut de l'arbre. Il se peut qu'à ce niveau un phénomène de dilution se produise mais nous n'avons pas pu mener plus loin l'interprétation.

Considérons les corrélations entre la croissance initiale  $I_{g7}$  et les concentrations globales des compartiments (fig 1b) : les seules corrélations significatives concernent les aiguilles et apportent une information nouvelle. Le cas du phosphore est particulièrement intéressant à considérer puisque c'est un élément apporté par fertilisation à l'installation du peuplement : la corrélation passe de 0,35 pour l'accroissement final  $I_{g16}$  à 0,75 pour l'accroissement initial  $I_{g7}$ .

Ces résultats indiquent que les individus dont la croissance initiale a été forte sont ceux qui sont actuellement bien pourvus en P. Tout se passe comme si le statut nutritionnel d'un arbre était déterminé par sa croissance initiale, donc par son prélèvement à ce stade, en relative indépendance avec sa croissance actuelle.

Cette interprétation peut être rapprochée des observations de Viro (1967)

sur Pin sylvestre ; il estime que 85% des éléments minéraux des aiguilles sénescents peuvent être repris par des tissus vivants. Nous pouvons penser alors que les jeunes aiguilles s'alimentent sur cette fraction. Malgré sa dynamique propre de renouvellement, la masse foliaire serait une zone où les éléments minéraux s'accumulent durant toute la vie de l'arbre. Le phénomène observé ci-dessus (corrélations entre l'accroissement initial et le phosphore actuel dans les aiguilles) incite à penser que la fraction la plus importante du stock observé s'est constituée pendant le premier stade de la vie de l'arbre. Il serait intéressant d'observer le phénomène à un âge plus avancé, c'est-à-dire d'estimer la corrélation entre  $I_{g7}$  et le phosphore dans les aiguilles à 40 ans par exemple.

Il convient de compléter cette étude de corrélation entre la concentration et l'accroissement par une étude de régression afin de préciser le type de relation qui existe entre ces 2 variables. On a choisi l'exemple de la relation entre la concentration en azote dans le bois du tronc et la croissance actuelle  $I_{g16}$ , car l'évolution de la corrélation du bas vers le haut constitue un cas extrême : elle est très forte en bas et nulle en haut. On considère la régression au niveau  $h$  :

$$\hat{C}_{N,h} = b_h \cdot I_{g16} + a_h \quad (2)$$

Du bas vers le haut du tronc, les coefficients  $a_h$  et  $b_h$  varient comme il est indiqué dans le tableau III.

On voit ainsi que  $a_h$  augmente avec  $h$  alors que  $b_h$  diminue. Utilisant le modèle d'équation (1), on obtient dans le cas présent :

$$\hat{C}_{N,h} = 0,00105 \cdot e^{-0,16h} \cdot I_{g16} + 0,133 \cdot e^{-0,049(H-h)} = C_1 + C_2 \quad (3)$$

le terme  $b_h$ .  $I_{g16}$  est alors l'expression du gradient d'origine inférieure spécifi-

**Tableau III.** Relation croissance-élément. Régression expliquant une concentration par l'accroissement final (exemple de l'azote).

$$C_{N,h} = b_h \cdot \lg 16 + a_h \quad (2)$$

Variation de  $b_h$  et  $a_h$  en fonction de la hauteur  $h$  dans le tronc.

$h(m)$	0	2	4	6	8
$a_h \cdot 100$	7,98	7,49	9,02	9,81	11,32
$b_h \cdot 100$	0,109	0,084	0,044	0,041	0,032

que à chaque croissance individuelle, et le terme  $a_h$  l'expression du gradient d'origine supérieure commun à tous les arbres.

## CONCLUSION

Cette tentative d'interprétation fonctionnelle des résultats portant sur la distribution des éléments nutritifs majeurs d'un jeune peuplement de Pin maritime permet d'aboutir aux conclusions suivantes :

1. La répartition des éléments nutritifs dans l'arbre et le peuplement a été décrite : les 2 composantes réglant cette répartition ont été identifiées et modélisées, la composante intra-arbre (profils) et interarbres (variations individuelles).

La première permet de faire des hypothèses sur les mécanismes physiologiques impliqués dans la distribution des éléments nutritifs dans la plante, la seconde précise le rôle de la croissance individuelle dans la modulation éventuelle du phénomène général précédemment décrit.

2. Cette approche a permis, dans le cas d'un peuplement jeune, d'accéder à quelques paramètres globaux du fonctionnement nutritionnel à l'échelle de la plante adulte entière pour un pas de temps intégrant les fluctuations saisonnières et annuelles.

3. L'identification et la description de cette structure ont nécessité une somme considérable de données analytiques. Malgré cela, il reste encore à prendre en compte la composante dynamique de cette structure. Il faudrait donc différencier au cours de la croissance les paramètres de la structure qui sont invariants de ceux qui ne le sont pas. Cela permettrait d'établir un modèle définitif qu'il resterait à valider dans les différentes conditions stationnelles et sylvicoles.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions L. Gelhaye<sup>2</sup>, D. Ranger<sup>2</sup>, M. Adrian<sup>2</sup>, J.P. Boireau<sup>1</sup>, D. Bouchard<sup>2</sup>, M. Guedon<sup>1</sup>, B. Lafon<sup>2</sup>, Y. Lefèvre<sup>1</sup>, G. Lefrou<sup>1</sup>, P. Rossetto<sup>1</sup> et A. Sartolou<sup>1</sup> pour leur collaboration technique et M.E. Henrion<sup>1</sup> pour la réalisation des figures.

## RÉFÉRENCES

- Binkley D (1986) The value of simplicity and complexity in nutrient cycling models. A comparison of Fornuts and Forcyte in predicting consequences of intensive forest harvesting on long-term productivity. *In* : *Proceedings from IEA/FE Project CPC-10 Workshop SADRAAS (Sweden)*. May 24-31, 1986. GI Agren Ed
- Buis R (1974) L'analyse factorielle : ses principes, sa place dans la biologie quantitative de la croissance et du développement. *Physiol Veg* 12, 467-487

- Clément A, Janin G (1976) Étude comparée de la répartition des principaux cations et du phosphore dans une tige de peuplier «Fritzi Pauley». *Plant Soil* 45, 543-554
- Lemoine B, Gelpe J, Ranger J, Nys C (1983) Biomasses et minéralomasses du Pin maritime. Étude d'un peuplement de 16 ans. In : *Annales Congrès IUFRO : Mesures des biomasses et accroissements forestiers*. Orléans, 3-7 octobre 1983. INRA
- Lemoine B, Gelpe J, Ranger J, Nys C (1986) Biomasse et croissance du Pin maritime. Étude de la variabilité dans un peuplement de 16 ans. *Ann Sci For* 43, 67-84
- Lemoine B, Gelpe J, Ranger J (1988) Distributions qualitatives et quantitatives des éléments nutritifs dans un jeune peuplement de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) *Ann Sci For* 45, 95-116
- Malkönen E (1974) Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pines stands. *Commun Inst For Fenn* 84, 87
- Miller HG (1978) The nutrient budgets of even-aged forests. In : *The Ecology of Even-Aged Forest Plantations*. Meeting of IUFRO, Edinburgh, sept 1978, 221-256
- Van Den Driessche R (1974) Predicting of mineral nutrient status of trees by foliar analysis. *Bot Rev* 40, 347-394
- Viro JP (1967) Forest manuring on mineral soils. *Medd Nor Skogforsöksves* 23, 113-136