

Dynamique des éléments minéraux dans la sève xylémique d'épicéas de 30 ans

E Dambrine ¹, N Carisey ¹, B Pollier ¹, S Girard ¹,
A Granier ², P Lu ², P Biron ³

¹ INRA-CRF, laboratoire des sols forestiers;

² INRA-CRF, laboratoire d'écophysiologie, 54280 Champenoux;

³ CEREG-ULP, 3 rue de l'Argonne, 67000 Strasbourg, France

(Reçu le 20 mars 1992; accepté le 11 mai 1992)

Résumé — Le flux hydrique circulant dans les troncs d'un perchis d'épicéa des Vosges a été directement mesuré par des sondes de fluxmètre radial au cours d'une saison de végétation. Parallèlement, les sèves xylémiques de branches et de troncs ont été extraites sur des échantillons prélevés à intervalle régulier, respectivement par pression sur les parties feuillées et par déplacement par une colonne d'eau. Ces sèves ont été analysées par ICP pour les principaux éléments minéraux (Ca, K, P, Mg, Si, Mn). Les flux d'éléments minéraux calculés par produit des flux hydriques par les concentrations ont été comparés au prélèvement en éléments minéraux, préalablement évalué par une étude classique de minéralomasse. La variation saisonnière des concentrations dans la sève de la base du tronc diffère suivant les éléments. Les teneurs en Ca, Mg, K et P sont maximales lors du débourrement (K) ou en début de croissance des pousses puis se stabilisent durant l'été pour augmenter en fin de saison. Outre un pic lors de l'allongement des pousses, Si semble s'élever parallèlement à la progression de la sécheresse édaphique estivale. La variation saisonnière des concentrations de la sève de branche est moins marquée, mais similaire à celle observée pour les troncs. Les teneurs en éléments minéraux de la sève du haut du tronc et du houppier sont toujours très supérieures à celles de la base du tronc. Les flux de Ca et Mg dans la sève de la base du tronc sont d'importance comparable à ceux du prélèvement brut du peuplement estimé à partir de l'étude des biomasses. Ceux de P et K lui sont très supérieurs à la base du tronc. Ces résultats sont interprétés comme traduisant l'existence d'un pool mobile d'éléments minéraux dans l'arbre, particulièrement important dans les parties métaboliquement très actives comme le houppier et les racines.

élément minéral / sève xylémique / épicéa

Summary — Mineral element dynamics in the xylem sap of 30-year old spruce. Xylem sap fluxes and mineral contents in branches and boles of a 30-yr-old spruce stand were monitored during the 1990 growing period. On average, four trees were felled fortnightly. Three portions of the bottom of each felled trunk and four branches per tree from the third and fourth whorl were sampled before sunrise. Sap extractions were carried out immediately after felling. Bole xylem sap was displaced by the pressure of a 1-metre high column of water applied to the end of each portion sampled, whereas twig sap was extracted by applying slight air pressure (+1 MPa over potential) in a Schollander bomb. Xylem sap rise was recorded continuously in four trees with a heating probe device (fig 2).

Sap water fluxes were multiplied by sap mineral contents in order to calculate the flux of mineral elements rising annually in the xylem tissues. This flux was compared to the mineral content and annual uptake of the stand, previously evaluated by a biomass and mineral content inventory (Le Goaster et al, 1991; Dambrine et al, 1991). Sap element content was found to have a systematically higher concentration in the crown compared to the bottom of the trunk (fig 3). Seasonal variations in the mineral concentrations of bole xylem sap depend on the element: Ca, Mg, K and P peak during or after bud break, then decrease and remain low and steady during summer with a final increase at the end of the growing period. Si seems to increase with drought (fig 4). Seasonal variations of branch xylem sap contents show a less pronounced pattern (fig 6). Concentrations of Ca, P and K peak at the beginning of shoot or needle growth, after the peak of bole sap concentrations. Mg content does not change greatly whereas Si increases in parallel with the drought. The ratio between branch and bole sap concentrations (fig 6) is highest for Ca and Mg, which are available to the trees in very limited amounts. Annual fluxes of Ca and Mg in bole xylem sap were found to be lower than (Ca) or of the same order of magnitude (Mg) as the gross uptake of the stand, assessed by a biomass and mineral content inventory (table IV). This discrepancy between the Ca flux in sap and gross Ca uptake could be partly due to uncertainties in gross uptake evaluation. Conversely, fluxes of K and P in bole xylem sap are far higher than the gross uptake. Fluxes of all elements in branch xylem sap are higher (Ca, Si) or far higher (Mg, P, K) than the gross uptake. For P and K, fluxes are of the same order of magnitude as the total content of the stands crown (table V). These results strongly suggest the existence of a mobile pool of mineral elements, cycling continuously in the tree, and particularly in the crown. This is in agreement with previous investigations showing that root and branch sap concentrations were higher than those from the bole (table VI).

mineral element / xylem sap / branch / bole / spruce

INTRODUCTION : PRÉLÈVEMENT, TRANSFERT ET CIRCULATION DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX DANS L'ARBRE

Les peuplements forestiers nécessitent pour la croissance de leurs organes annuels, pluriannuels et pérennes des éléments minéraux. Ceux-ci leur sont fournis par 2 processus : le prélèvement brut et les transferts internes.

Le prélèvement brut définit le flux d'éléments minéraux entrant dans l'arbre. Il s'effectue pour l'essentiel dans le sol et par l'intermédiaire des racines. Les mécanismes d'absorption varient en fonction des espèces et des éléments minéraux. Selon Marchner (1986), l'absorption serait chez l'épicéa principalement passive pour le Ca, active pour N, P et K et mixte pour Mg.

Les transferts internes représentent la masse d'éléments qui, après leur utilisation

lors de la croissance d'un organe, ou leur stockage momentané dans un organe, sont réutilisés lors d'une phase de croissance ultérieure. La baisse des teneurs en certains éléments minéraux des organes ligneux ou foliaires lors de leur vieillissement illustre clairement ce phénomène.

Les mécanismes physiologiques s'apparentent à la mobilisation des réserves carbonées stockées dans les organes déjà élaborés vers les organes en croissance. Ils ont surtout été étudiés au niveau des feuilles, et essentiellement pour N et le P (Dickson, 1989). Pour les autres éléments, seule une approche de la dynamique d'accumulation ou de transfert a pu être envisagée (Fife et Nambiar, 1984; Dieberg et al, 1986); les processus physiologiques restent méconnus.

La quantification précise du prélèvement brut annuel n'est pas simple. En effet la teneur en éléments minéraux des organes annuels, ligneux ou non, intègre

l'effet des mécanismes de prélèvement et de transfert. On l'évalue classiquement de la façon suivante :

$$p = i + r$$

p = prélèvement; i = immobilisation; r = restitutions;

avec $i = I_a \times C_{Sj}$

I_a = production ligneuse courante annuelle; C_{Sj} = concentration stabilisée pour l'élément nutritif j .

La concentration stabilisée est celle des parties âgées de l'organe considéré. Pour le tronc, il s'agit de la concentration du cœur, laquelle est peu différente chez les arbres adultes de la concentration moyenne de l'arbre.

$$r = r_l + r_f$$

r_l = litière; r_f = récréation par le feuillage.

Cette mesure du prélèvement annuel est précise pour des peuplements fermés dont la biomasse de houppier évolue peu, et dans la mesure où elle intègre un certain nombre d'années de données. Cependant, ce calcul ne fournit alors qu'une valeur moyenne du prélèvement, la valeur pour une année donnée pouvant différer sensiblement. Pour améliorer la précision des mesures annuelles, Ranger (1981) a évalué le prélèvement brut annuel à destination du houppier de résineux en effectuant le produit de la biomasse foliaire produite par la concentration stabilisée des aiguilles âgées.

L'évaluation dynamique, sur une base saisonnière par exemple, des transferts internes sur l'ensemble de l'arbre n'a que très rarement été tentée (Osonubi *et al*, 1988). À l'échelle annuelle cette valeur se déduit en soustrayant à la minéralomasse des organes produits au cours de l'année, la valeur du prélèvement. Cette méthode est relativement lourde et fournit avant tout

un ordre de grandeur. Les résultats montrent que les transferts notés «transferts annuels» contribuent pour une part souvent importante et parfois dominante à l'alimentation minérale des organes en croissance (Ranger *et al*, 1990).

Quelle que soit leur origine, les éléments circulent dans l'arbre par 2 grandes voies correspondant à des tissus différenciés :

– le xylème : à l'exception des cellules parenchymateuses vivantes (rayons ligneux) qui ont un rôle de réserves d'amidon, de protéines et d'acides gras, le xylème est constitué de cellules mortes.

Dans ce tissu, circule la sève brute, solution aqueuse très diluée (0,1–2 g/l) de sels minéraux et de composés organiques. La sève xylémique circule verticalement des racines aux parties aériennes sous l'influence de deux phénomènes : la poussée radiculaire, active avant le débouement (Huguet, 1973) et la transpiration. Un transit horizontal s'effectue des vaisseaux ou trachéides vers les parenchymes foliaires;

– le phloème : les éléments constitutifs du phloème sont des tubes criblés, formés de cellules vivantes allongées, placées bout à bout. Dans ce tissu circule la sève élaborée ou sève phloémique, solution très concentrée (de l'ordre de 15–20% de matière sèche), et riche en composés organiques (sucres, acides aminés, régulateurs de croissance, vitamines) (Kramer et Kozlowski, 1979). Les concentrations en éléments minéraux dans le phloème sont très largement supérieures à celles dans le xylème, surtout en potassium (Pate et Sharkey, 1975). Le calcium est réputé peu mobile dans le phloème (Marschner, 1986). La migration de la sève élaborée repose sur l'existence de «pompes métaboliques» assurant le transport actif des différentes substances (Heller, 1989). Les feuilles, sites de production de photosynthétats, exportent ces produits, *via* la sève phloémique, vers les organes de stockage (ra-

cines, écorce). Il s'agit alors d'un flux descendant, traduisant par exemple, les phénomènes de transferts au moment de la sénescence des feuilles. Mais les feuilles en croissance peuvent aussi être importatrices de substances, *via* le phloème (Zimmermann et Brown, 1971).

Des transports à courte distance de composés minéraux et organiques s'effectuent non seulement du xylème vers le phloème, et vice versa, mais également depuis des tissus de stockage (rayons ligneux, parenchyme xylémique, phloémique) vers l'un ou l'autre des tissus conducteurs (Dickson *et al*, 1985).

Bien que relativement ancienne (Dixon et Atkins, 1915; Benett *et al*, 1927; Hauman, 1934; Denayer de Smet, 1967), l'étude de la composition des sèves a été peu développée, peut être en raison des difficultés de prélèvement. Cependant, assez récemment, divers auteurs (Clément, 1977; Moreno et Garcia-Martinez, 1983; Glavac *et al*, 1990) ont utilisé ces méthodes pour comprendre la circulation interne des éléments minéraux dans l'arbre.

La présente étude porte sur la comparaison entre les résultats de 2 méthodes indépendantes de mesure du prélèvement et des transferts internes appliquées à un même peuplement. L'une classique basée sur l'analyse détaillée de la minéralo-masse des différents organes du peuple-

ment (Le Goaster *et al*, 1991; Dambrine *et al*, 1991) et l'autre, nouvelle, reposant sur la mesure des flux d'éléments minéraux circulant dans la sève xylémique des arbres. L'étude a pour objet un peuplement dépérissant des Vosges, dont les conditions d'alimentation minérale ont été largement étudiées par ailleurs (Le Goaster *et al*, 1990; Dambrine *et al*, 1992). L'objectif consistait à évaluer dans quelle mesure l'analyse de sève permettait de visualiser le prélèvement au sol et d'interpréter la carence minérale dont souffrent ces arbres.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Description du dispositif

Le peuplement étudié se situe dans la partie supérieure du bassin versant l'Aubure (Probst *et al*, 1990), à 1 050 m d'altitude. Il s'agit d'une plantation d'épicéas de 30 ans environ, de densité 2 200 tiges/ha et de 12,6 m de hauteur moyenne, n'ayant jamais subi d'éclaircie. Le sol est un sol brun-ocreux, très désaturé en Mg et Ca en dessous de 20 cm de profondeur (tableau I). Ce peuplement présente de très faibles teneurs foliaires en Mg et Ca qui caractérisent les peuplements d'épicéa dépérissants sur sol pauvre (tableau II). Une notation effectuée à partir du sol à l'automne 1988 indiquait 20% d'arbres «jaunes», c'est-à-dire présentant des aiguilles jaunes, sur l'ensemble du peuplement (Le Goaster, 1989). À l'automne 1989, 64 arbres ont été notés précisément à partir d'échafaudages. Ils se répartissent de la manière suivante :

Tableau I. Caractères physico-chimiques du sol du peuplement étudié.

Horizon	Épaisseur (cm)	Terre fine (%)	Matière organique (%)	pH eau	Éléments échangeables (meq/100 g)			S/T (%)	P205 (%)
					Ca	Mg	K		
A1	8	61	7,20	3,7	2,37	0,76	1,12	29	0,02
Bs	45	49	2,10	4,5	0,89	0,15	0,29	11	0,21
B/C	30	49	1,40	4,7	0,51	0,15	0,25	12	0,24

Tableau II. Teneurs foliaires d'arbres «jaunes» et «verts» du peuplement à l'automne 1988.

	N (%)	Teneurs foliaires en éléments minéraux				Mn
		P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	
Arbres sains «verts»	1,29	0,148	0,58	0,23	0,06	0,08
Arbres dépérissants «jaunes»	1,19	0,134	0,5	0,13	0,03	0,07
Référence : seuil de carence	1,2	0,11	0,35	0,1	0,06	0,002

- classe 1 : feuillage vert, 8%;
- classe 2 : feuillage jaunâtre en dessous du 7^e verticille, 47%;
- classe 3 : feuillage jaune entre 4^e et 7^e verticille, 36%;
- classe 4 : feuillage jaune au dessus du 4^e verticille, 9%.

Malgré la différence de mode de notation, ceci suggère une accentuation du phénomène. En effet, si l'on considère les classes 3 et 4 comme une seule catégorie «arbres jaunes», on obtient près de 40% d'arbres dépérissants.

Enfin, pour les besoins des extractions de sève, 69 arbres, choisis au hasard, ont été abattus au cours de l'été 1990 et notés au sol. Ils se répartissent pour 62% dans les classes 3 et 4 et pour 38% dans les classes 1 et 2.

L'évolution de ces notations plaide en faveur d'une réelle accentuation du phénomène depuis 1988 et non d'une mauvaise appréciation.

Évaluation des prélèvements et transferts annuels par l'étude des biomasse et minéralomasse

Les méthodes et résultats détaillés de cette étude sont présentés dans le Goaster *et al* (1991) et Dambrine *et al* (1991). Pour ce travail, 5 arbres «jaunes» (classes 3 et 4) et 5 arbres verts (classe 1) ont été abattus, et découpés en séparant, pour les aiguilles, les branches et le tronc, la pousse de l'année (1988) et celle de l'année précédente (1987) du restant. Prélèvements et transferts ont été évalués pour chaque

catégorie – sain (vert) et dépérissant («jaune») – d'arbre. Les calculs à l'hectare ont été faits sur la base des notations de 1988. Les années 1989 et surtout 1990 ayant été particulièrement sèches, une révision des biomasses et minéralomasses produites au cours de cette dernière année était nécessaire. Pour cela, nous avons ré-échantillonné et analysé les aiguilles de 60 branches et ainsi pu vérifier que la relation entre le diamètre des branches à 10 cm de l'insertion et le poids d'aiguilles de l'année était resté identique. Parallèlement, des carottages effectués dans 20 arbres nous ont permis de constater que les largeurs de cerne 1988 et 1990 étaient proches. Enfin, les retombées de litière pendant la période 1988-1991 ont été pesées et analysées.

Mesure du flux de sève et des potentiels de base

Afin d'évaluer la transpiration, des sondes chaudes de fluxmètre radial (Granier, 1985) ont été introduites dans les troncs de 4 arbres et les mesures instantanées ont été enregistrées en continu du 15 mai (j 143) au 10 octobre (j 285) par une centrale d'acquisition de données Campbell 21X. Les potentiels de base ont été mesurés hebdomadairement avant le lever du jour sur 3 de ces arbres. Pour limiter les conséquences d'une longue sécheresse climatique au cours de l'été, des arrosages totalisant environ 60 mm et utilisant l'eau du ruisseau voisin, acidifiée de façon à amener le pH à une valeur proche de celle des pluviollessivats (pH = 4), ont été effectués au cours du mois d'août.

Récolte de la sève xylémique

Prélèvements

Afin d'étudier la variabilité des teneurs en éléments minéraux dans la sève prélevée à différents niveaux de l'arbre, 4 arbres sensiblement de même diamètre ont été abattus le 18 juillet et leur tronc découpés en 10 tronçons (40–50 cm de long) correspondant aux pousses de 1986, 1984, 1982, 1980, jusqu'à 1964 (4^e verticille, 6^e jusqu'au 22^e). Parallèlement, 4 branches des 3^e et 4^e verticilles ont été prélevées sur 3 de ces 4 arbres.

Pour suivre la dynamique saisonnière des teneurs en éléments minéraux de la sève xylémique, 4 arbres choisis au hasard, dont le niveau de défoliation et de jaunissement est noté, ont été abattus à l'aube (4–6 h AM). Cette heure de prélèvement a été choisie de façon à extraire la sève de branches sans appliquer de pressions élevées. Ce choix est par ailleurs sans influence sur les teneurs de la sève de branche chez *Picea abies*, les variations journalières de concentrations étant très faibles (Osonubi *et al*, 1988; Dambrine et Granier, 1989).

Sur chaque arbre, 3 tronçons d'environ 50 cm de longueur, correspondant en général à 3 verticilles successifs, ont été débités dans le tiers inférieur du tronc (entre les 16^e et 24^e verticilles, selon le diamètre de l'arbre). Le premier mètre de tronc au-dessus du sol a été systématiquement évité en raison de blessures fréquentes occasionnées par les chevreuils. De plus, 2 branches des 4^e et 3^e verticilles ont été récoltées. Les prélèvements ont débuté le 23 mai 1990, juste avant le débourrement, et se sont répétés toutes les 1-2 semaines, jusqu'en octobre. Rameaux et troncs ont été stockés dans des sacs plastiques à l'obscurité.

Extraction

L'extraction est effectuée sur place, immédiatement après le prélèvement. La sève de rameaux est extraite à l'aide d'une chambre à pression de Scholander *et al* (1965), modifiée pour accueillir des rameaux allongés. Le rameau feuillé est introduit dans la chambre à pression, son extrémité, dénudée de l'écorce et du phloème, en sort par un orifice étanche prévu dans le bouchon à cet effet. Une pression

de 10 bars supérieure au potentiel du rameau, est appliquée. Cette pression permet de recueillir une quantité suffisante de sève (1–3 ml par rameau) et d'éviter les risques de dilution (Osonubi *et al*, 1988; Girard, 1989). La méthode par déplacement à l'aide d'une colonne d'eau (Denaeyer de Smet, 1967; Clément, 1977) est utilisée pour l'extraction de la sève de tronc. Les tronçons sont écorcés sur une largeur de 10–15 cm à chaque extrémité, permettant d'appliquer la pression uniquement sur le xylème. Une des extrémités, redécoupée sous l'eau afin d'éliminer les zones de scellées, est introduite dans un tuyau souple relié à une colonne d'eau déminéralisée d'1 m de haut. Des colliers de serrage assurent l'étanchéité. L'autre extrémité est soigneusement lissée à l'aide d'un scalpel. La sève s'écoule rapidement, de l'ordre de 20–100 ml/min. Les 50 premiers ml ne sont pas recueillis pour éviter une pollution due aux cellules blessées. Environ 100 ml de sève sont recueillis par tronçon. L'addition d'eosine, à l'eau de déplacement permet de visualiser les pollutions éventuelles. Les échantillons sont congelés immédiatement après extraction.

Analyse de la sève

La sève extraite de tronc est filtrée sous vide sur des filtres en nitrate de cellulose de porosité 0,45 µm de diamètre. En raison des faibles quantités de sève de branche prélevées, celle-ci est filtrée à l'aide d'un filtre, de porosité 2 µm placé à l'extrémité de l'embout plastique d'une pipette automatique. Des dilutions par 10 sont effectuées pour le dosage de tous les éléments de la sève de branche et par 5 pour P, Si, Ca et K dans la sève de tronc; Ca, Mg, K, P, Al, Mn et Si sont dosés par un spectromètre d'émission ICP (Jobin Yvon 38+).

Calcul du flux d'éléments minéraux dans la sève

À la différence des mesures de transpiration, nous ne disposons pas de valeurs de concentrations journalières de la sève xylémique. Le flux d'éléments minéraux a été calculé en sommant sur la période de mesure, les produits des concentrations en éléments minéraux des sèves

de tronc et de branche de chaque prélèvement par la transpiration cumulée pour la période centrée autour de chaque date de prélèvement. Afin d'évaluer le flux annuel, nous avons estimé la transpiration (TR) de début de printemps et de fin d'automne à partir des valeurs de l'ETP, calculée en utilisant les données climatiques enregistrées sur le site, et du rapport TR/ETP mesuré pendant la période la plus proche. Les flux d'éléments minéraux dans la sève ont été évalués pour ces périodes en effectuant le produit de la transpiration correspondante par la teneur moyenne annuelle de la sève.

Traitement des données

Des analyses de variances, à un facteur, testant l'effet de la date de prélèvement sont effectuées pour l'étude de la dynamique saisonnière. Le test de la ppds (plus petite différence significative) est adopté pour les comparaisons de moyennes 2 à 2. Les barres d'erreur présentées sur les graphiques représentent l'intervalle de confiance au risque de 5%.

RÉSULTATS

Évolution du potentiel hydrique et de la transpiration

La figure 1 présente l'évolution des potentiels de base au cours de l'été et du début de l'automne. Le potentiel a chuté jusqu'à une valeur de $-0,55$ MPa au cours de la sécheresse persistante de juillet 1988. Cette chute a été interrompue par des arrosages artificiels au cours du mois d'août, puis par des pluies en début d'automne.

La figure 2 montre les quantités cumulée d'eau transpirée au cours de la saison estivale par le peuplement. La transpiration se réduit au cours du mois de juillet, suivant le dessèchement progressif du sol, ce qui traduit une régulation sto-

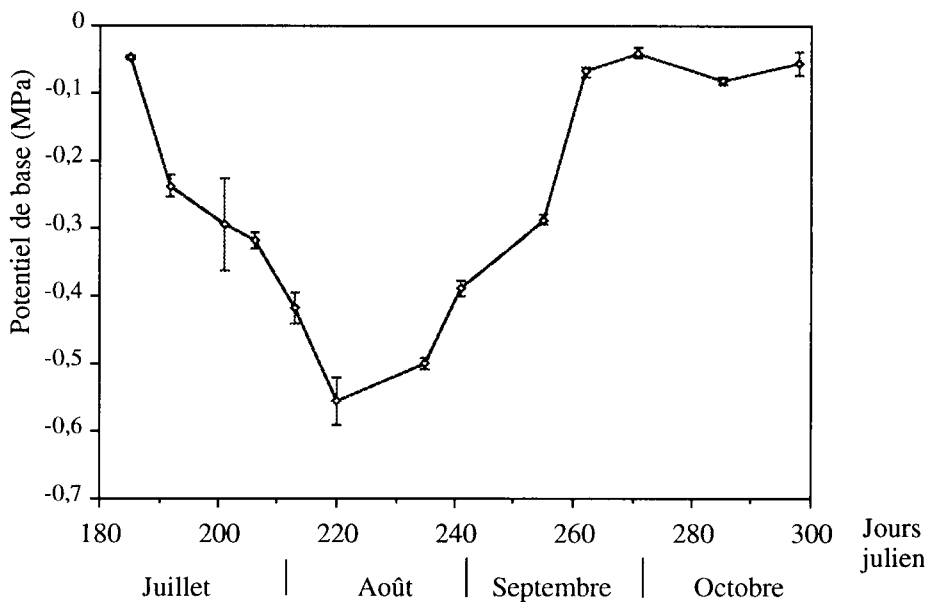


Fig 1. Évolution des potentiels de base (MPa) mesurés au cours de la saison de végétation 1990.

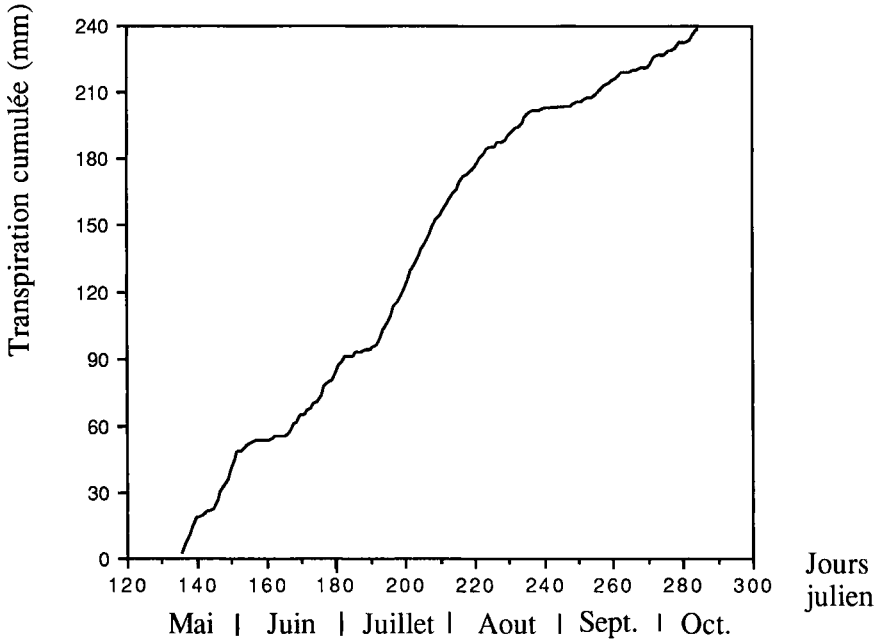


Fig 2. Transpiration cumulée (mm), mesurée par le flux de sève, dans un peuplement d'épicéa de 30 ans au cours de la saison de végétation 1990.

matique précoce. Les arrosages ont permis de maintenir une certaine transpiration. Cependant, ces arrosages n'ont que partiellement permis de reconstituer le stock d'eau consommé en juillet. De sorte que la valeur totale annuelle de la transpiration est relativement faible (298 mm). La comparaison de la pluviosité de cette année 1990 à Aubure avec celle des 25 années antérieures mesurée à Orbey (station météorologiquement comparable à celle d'Aubure), montre qu'il s'agit d'une année exceptionnellement sèche. Elle combine en effet à la fois une sécheresse printanière comme celle de 1976 et une sécheresse estivale identique à celle de 1983.

Variabilité des teneurs en éléments minéraux dans la sève extraite à différents niveaux de l'arbre

Sève de tronc

La figure 3 présente les courbes d'évolution des teneurs de Ca, Mn, P, K et Si dans la sève prélevée le long du tronc. Pour tous les éléments étudiés excepté Si, les courbes d'évolution des teneurs le long du tronc sont identiques et caractéristiques. Les concentrations en éléments minéraux décroissent du sommet de l'arbre (verticille 4) à la base du houppier (verticilles 12-14) où elles se stabilisent jusqu'à la base du fût. Cette stabilité des concen-

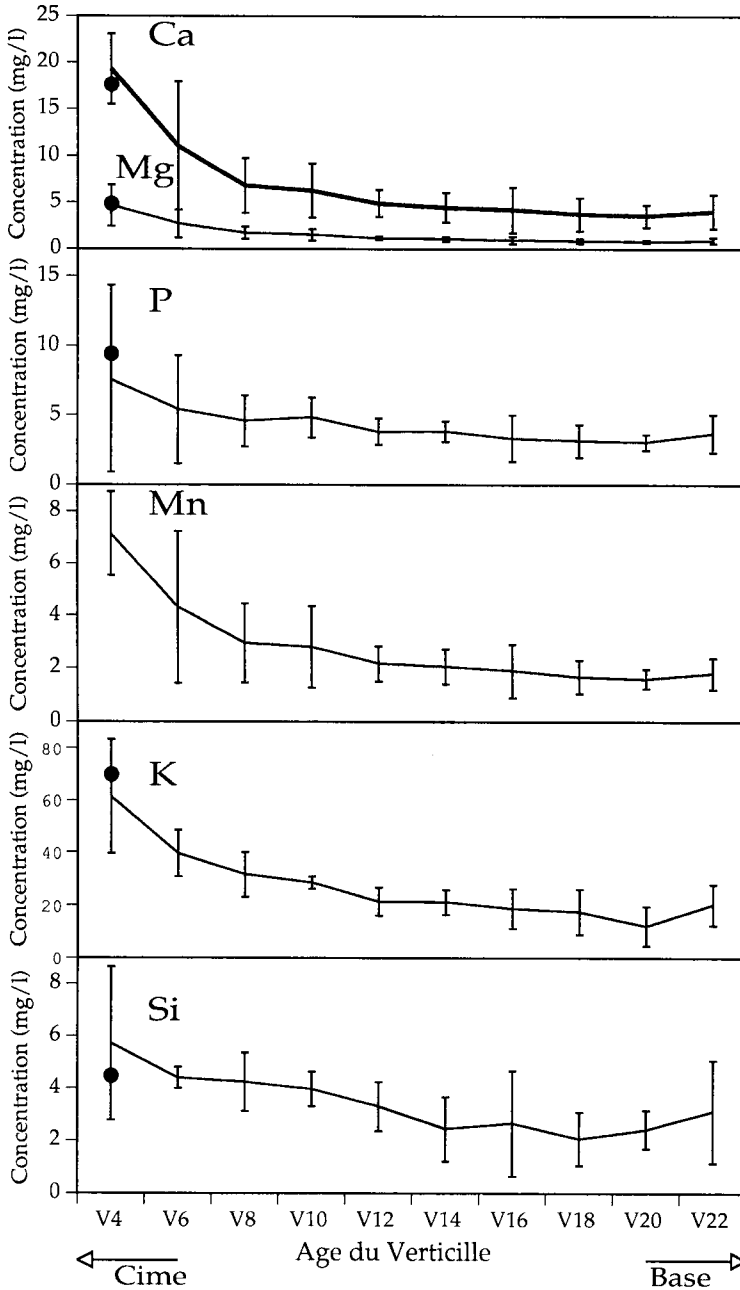


Fig 3. Teneurs en Ca, Mn, Mg, P, K et Si (mg/l) de la sève de tronc en fonction de la hauteur par rapport au sol représenté par l'âge du verticille. Les teneurs de la sève de branches des 3^e et 4^e verticilles sont représentées par un point noir.

trations de la sève à la base du tronc s'est maintenue tout au long de la saison de végétation hormis lors de l'allongement des pousses. La comparaison des teneurs en éléments minéraux des 3 tronçons prélevés à la base du fût de chaque arbre n'a jamais montré de différence significative excepté lors de cette période où un gradient positif de teneurs pour Ca, Mn et Si est apparu (tableau III). Par ailleurs, la variabilité interarbre dans cette portion a toujours été faible excepté durant cette période (fig 4). Dans le tiers supérieur du houppier, la variabilité interarbre est au contraire importante et les teneurs sont 3–4 fois plus élevées que les teneurs de la base du tronc.

Cette étude confirme les résultats de Girard (1989) et de Glavac *et al* (1990). La stabilité des teneurs pour tous les éléments minéraux dans la sève de la base du fût suggère que les échanges avec les tissus vivants sont d'importance modérée et homogènes. Elle justifie l'échantillonnage et les calculs de flux effectués.

Sève de branche

Une première analyse de variance montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les sèves (toutes branches confondues) des 3 arbres échantillonnés pour les

éléments étudiés (P, Mg, Ca, K). L'analyse de variance ne montre pas non plus de différence significative entre les sèves des différents verticilles.

Les concentrations de la sève de branche sont élevées et très semblables à celles de la sève de tronc à la hauteur à laquelle ont été prélevées les branches (fig 3). Ceci confirme la continuité de flux entre ces organes et l'absence d'artéfact lié aux différentes méthodes d'extraction utilisées.

Dynamique saisonnière des teneurs en éléments minéraux de la sève xylémique

Évolution des teneurs dans la sève de tronc

P, Ca, Mn, Mg (fig 4) présentent des dynamiques saisonnières semblables : les concentrations relativement élevées en début de saison s'élèvent brutalement lors de l'allongement des pousses pour s'abaisser pendant la phase de croissance des aiguilles où elles se stabilisent à un niveau généralement inférieur à celui du début de saison (la différence est significative sauf pour Mg). Les teneurs demeurent alors quasiment stables (pas de différence significative entre les teneurs) pendant toute

Tableau III. Comparaison entre les teneurs (mg/l) en éléments minéraux de la sève des 3 tronçons successifs de la base du tronc (entre les verticilles 18 à 22) prélevés le 12 juin lors de l'allongement des pousses. Les différences significatives sont notées par des *.

	Ca	Teneurs en éléments minéraux (mg/l)				Si
		Mg	P	Mn	K	
Tronçon supérieur	11,85*	2,6	10,5	4,8	30,5	7,8
Tronçon médian	9,99*	2,5	10,1	4,4	36,4	7,3
Tronçon inférieur	7,92*	1,93*	9,2	3,28*	33,7	5,22*

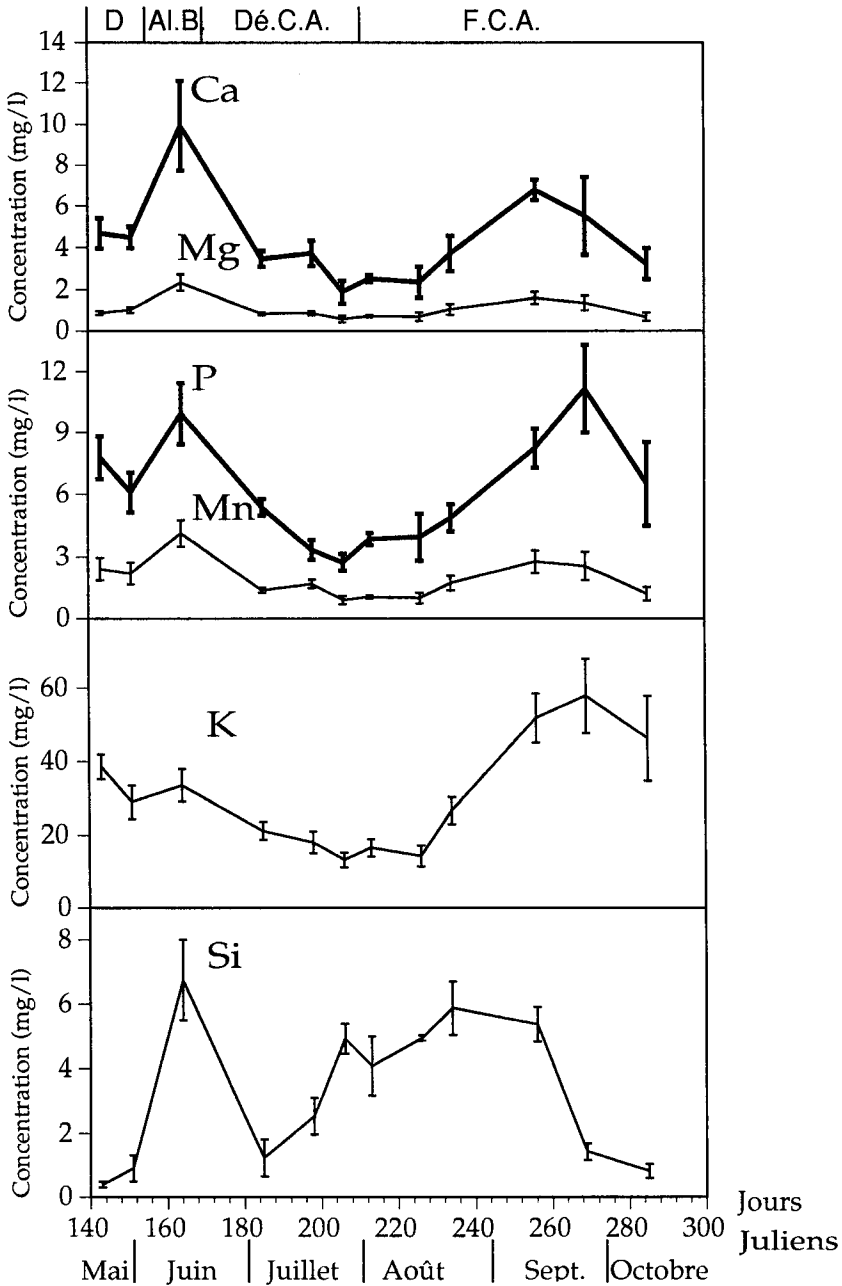


Fig 4. Évolution saisonnière des teneurs en Ca, Mg, P, K, Mn, Si, et Al de la sève de tronc (mg/l). D : débournement; Al.B : allongement des bourgeons; DCA : début de croissance des aiguilles; FCA : fin de croissance des aiguilles.

cette période, puis se relèvent en fin de saison. Cette poussée des concentrations lors de l'allongement des bourgeons pourrait traduire, soit le transfert de réserves accumulées dans les racines à destination des organes en croissance, soit une activité d'absorption racinaire accrue. Le gradient de concentration observé dans le tronc à cette même période suggère qu'une mobilisation des réserves affecte parallèlement le tronc.

Les teneurs les plus élevées en K sont enregistrées au début de la saison, c'est-à-dire au début du débourrement. Les concentrations baissent ensuite régulièrement pendant les phases d'allongement des pousses et de croissance des aiguilles, puis augmentent (fig 4).

A la différence des autres éléments, les teneurs en Si sont faibles en début de saison de végétation, et augmentent régulièrement (fig 4). La stabilisation des concentrations se réalise au stade phénologique correspond à la fin de la croissance des aiguilles, fin juillet. Les teneurs baissent brutalement à la fin août, lors de la réhumidification du sol.

Évolution des teneurs dans les branches (fig 5)

K, Ca et P, dont les teneurs sont élevées en début de saison, décroissent irrégulièrement au cours de la saison. Ce pic de concentration lors de la croissance des pousses a déjà été noté par Moreno *et al* (1983), Stark et Spitzner (1985), Stark *et al* (1985) et Osonubi *et al* (1988). Leurs études montrent que tous les éléments minéraux suivent ce schéma d'évolution.

Les teneurs en Mg sont globalement stables, avec une variabilité importante, sans que se distingue de tendance.

Celles en Si, minimales en début de saison, s'élèvent au cours de l'allongement des pousses pour se stabiliser en juillet et

août. Elles décroissent en automne parallèlement aux teneurs en Si de la sève de tronc. Cette évolution peut être rapprochée des observations de Bartoli et Souchier (1978), qui décrivent une augmentation continue des teneurs foliaires en Si au cours de la saison de végétation.

Comparaison entre les teneurs des sèves de tronc et de branche

Les concentrations de la sève dans les branches sont systématiquement plus élevées que celles de la sève de tronc. Les rapports de concentration branche/tronc évoluent considérablement au cours de la saison (fig 6) avec des valeurs minimales lors de l'allongement des bourgeons et en fin de croissance des aiguilles, lorsque s'effectue l'accroissement du tronc. Les éléments pour lesquels ces rapports sont les plus élevés sont le Mg et le Ca, dont on sait les faibles teneurs dans les tissus foliaires. Le rapport le plus bas s'observe pour Si pendant.

Comparaison entre les flux d'éléments minéraux transportés dans la sève xylémique durant la saison de végétation et le prélèvement estimé par l'étude des minéralomasses

Le tableau IV présente les flux d'éléments minéraux véhiculés dans la sève de branche et de tronc pendant la saison de végétation. Les prélèvements bruts 1988 d'éléments minéraux à destination des troncs et des houppiers ainsi que la valeur des transferts annuels estimée, pour la même année, par l'étude des biomasses et minéralomasse, sont présentées. Parallèlement, une valeur estimation du prélèvement brut d'éléments minéraux pour 1990 est présentée, calculée en ajoutant à la valeur de l'immobilisation 1988, la valeur

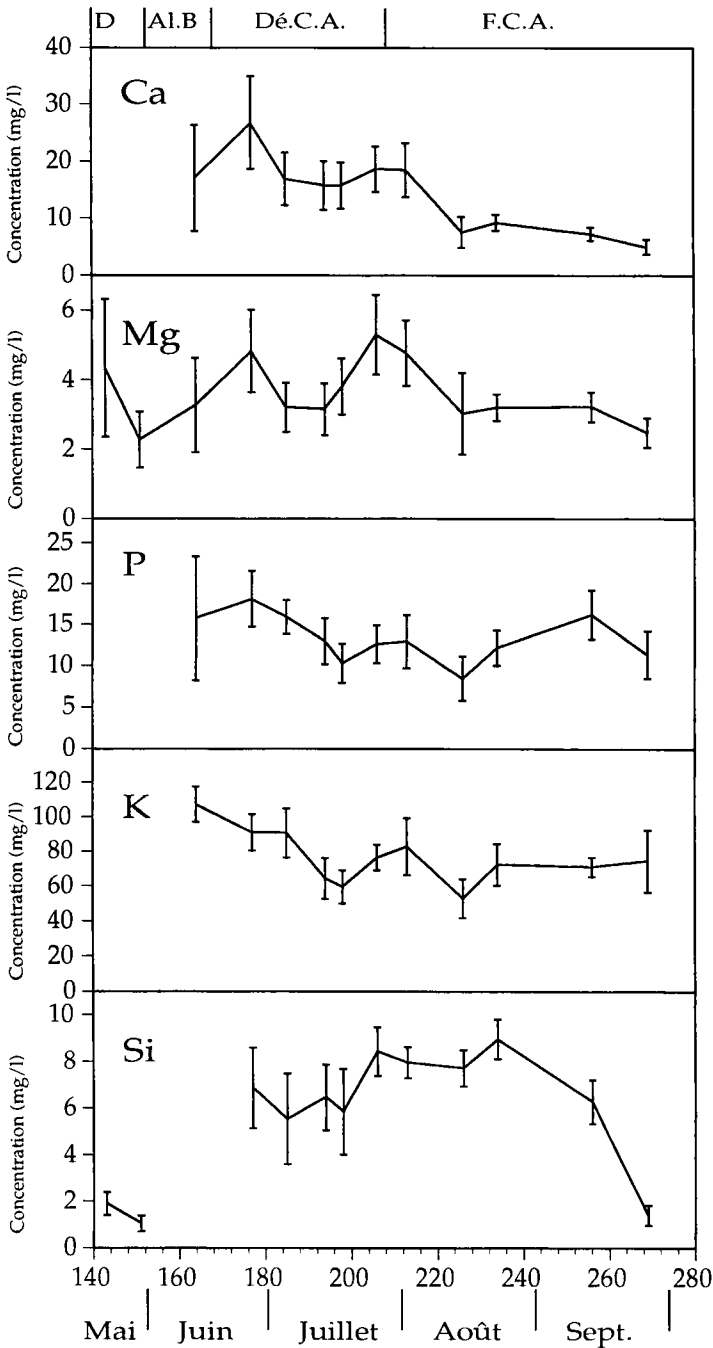


Fig 5. Évolution saisonnière des concentrations de la sève des branches des 3^e et 4^e verticilles(mg/l).

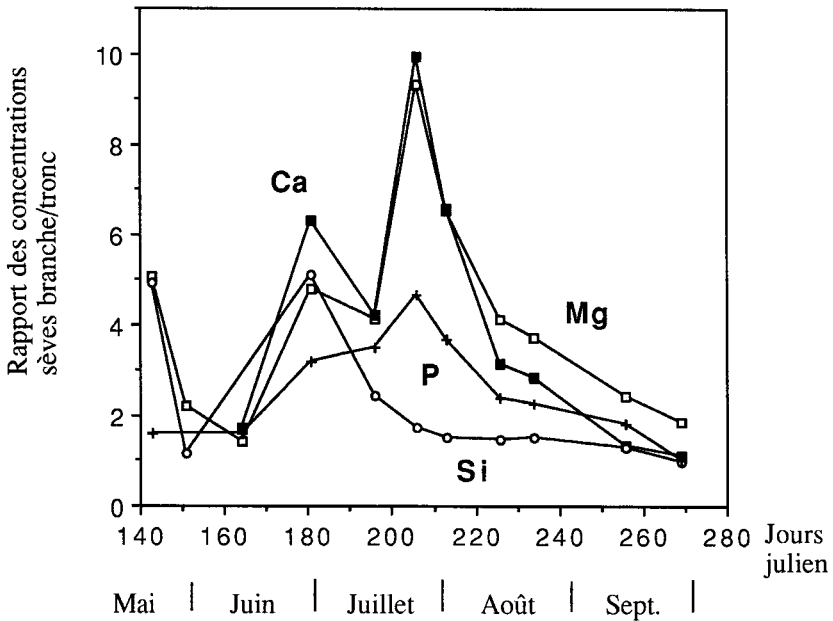


Fig 6. Évolution saisonnière des rapports de concentrations de la sève de branche par rapport à celle de tronc.

moyenne annuelle des retombées de lièzière additionnée de la récréation. La différence entre ces 2 valeurs de prélèvement exprime l'évolution de l'état de jaunissement et de défoliation du peuplement entre 1988 et 1990 ainsi que l'incertitude de la mesure.

À l'échelle d'une saison de végétation, les flux d'éléments minéraux véhiculés dans la sève de branche sont en moyenne élevés mais d'importance très variable : le flux de K (226 kg) et de P (39 kg) dans la sève sont proches de la quantité totale de ces éléments dans le houppier (tableau V) respectivement 206 et 55 kg. Ils dépassent très nettement la somme des prélèvements bruts + transferts internes estimés en 1988. Inversement, les flux de Ca et Mg sont faibles comparés aux masses de

ces éléments dans le houppier et se rapprochent du prélèvement brut 1988.

Ces flux dans les branches sont en moyenne 3 fois plus élevés que ceux mesurés dans le tronc. Cette différence pourrait résulter d'un artéfact si les teneurs des sèves des branches prélevées n'étaient pas représentatives de l'ensemble du houppier. Cependant, le tiers supérieur du houppier est celui par lequel s'effectue la majeure partie de la transpiration, et d'autre part, Girard (1989) n'a pas mis en évidence de variation importante des teneurs de la sève de branche d'épicéa en fonction de la hauteur dans le houppier. Ceci suggère donc l'existence d'un pool mobile d'éléments minéraux circulant dans la sève des branches et de la partie supérieure des troncs.

Tableau IV. Comparaison entre les flux d'éléments minéraux ($\text{kg}^{-1}.\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) véhiculés par la sève brute de tronc et de branche en 1990, les estimations des prélèvements et transferts internes pour 1988, la minéralomasse annuellement restituée au sol par la litière et les pluviollessivats pendant la période 1988-1990 et une estimation du prélèvement brut 1990.

	<i>Biomasse</i> ($\text{kg}.\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$)	<i>Flux d'éléments minéraux</i> ($\text{kg}.\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$)			
		<i>Ca</i>	<i>Mg</i>	<i>P</i>	<i>K</i>
Flux annuel (1990) dans la sève de tronc		12	2,8	17,2	82,1
Flux annuel (1990) dans la sève des branches		42,7	10,9	39,4	226,5
Prélèvement brut 1988 tronc	7 910	10,7	1,3	0,6	7,5
Prélèvement brut 1988 houppier	5 940	23	2,3	7,4	27,7
Transferts internes 1988			0,5	1,8	3,4
Prélèvement brut 1988 tronc + houppier	13 850	24,2	2,7	7,6	31,1
Retours annuels (88-91) litière et pluviollessivat	2 571	10	1,5	3,3	25
Prélèvement brut 1990 immobilisation + retours	10 481	20,7	2,8	3,9	32,5

Tableau V. Biomasse et minéralomasse du peuplement en 1988 ($\text{kg}^{-1}.\text{ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$).

	<i>Biomasse</i> (t/ha)	<i>Minéralomasse</i> (kg/ha)			
		<i>Ca</i>	<i>Mg</i>	<i>P</i>	<i>K</i>
Tronc : écorce + bois	93,6	112,4	14,9	12,6	91,2
Houppier : branches + aiguilles	55	180,3	20,7	55,4	206,4

La comparaison du flux d'éléments véhiculé dans la sève de tronc en 1990 avec le prélèvement brut estimé à partir des mesures de minéralomasse pour 1988 montre qu'ils sont du même ordre de grandeur,

avec cependant des différences sensibles (tableau IV).

Les quantités de K et P véhiculées annuellement par la sève de tronc sont du même ordre de grandeur que la minéralo-

masse totale de P et K contenue dans les troncs du peuplement. Elles sont très sensiblement supérieures au prélèvement brut 1988. Même en ajoutant à ce dernier la valeur des transferts internes, il demeure une différence très significative.

Le flux de Ca dans la sève est nettement inférieur au prélèvement brut 1988. Il se rapproche mais demeure néanmoins supérieur au prélèvement 1990. Ce flux est proche du flux de Ca restitué annuellement au sol par l'intermédiaire de la litière et les pluiolessivats.

Le flux de Mg dans la sève est proche du prélèvement brut 1988, et dépasse sensiblement la valeur des restitutions annuelles au sol.

Cette différence de comportement entre ce groupe (Ca et Mg) et le précédent (P et K) recoupe celle entre des éléments connus pour être intensément redistribués dans la plante par la sève élaborée, et d'autres dont les fonctions métaboliques sont plus modestes.

DISCUSSION

La présente étude, confirmée par les résultats de Glavac *et al* (1989) sur hêtre et Girard (1989) sur épicéa montre un gradient croissant de concentration dans la sève de tronc de la base du houppier à l'extrémité supérieure du tronc. Les teneurs sont les plus élevées dans le houppier. Cependant, d'après Glavac *et al* (1989), ce gradient, faible en hiver serait le plus marqué au début de la saison de végétation et s'inverserait durant l'été. Nous n'avons pas observé cette inversion estivale de gradient. La comparaison des teneurs en éléments minéraux des 3 tronçons successifs prélevés à la base de chaque arbre n'a par ailleurs pas permis de mettre en évidence de gradient dans cette portion excepté lors de l'allongement

des pousses. D'autre part, les teneurs de la sève de branche et de tronc prélevées à même hauteur dans le houppier sont semblables. Enfin, tout au long de saison de végétation, les teneurs dans les branches se sont maintenues bien supérieures à celles de la base des troncs. Deux hypothèses complémentaires peuvent être proposées pour expliquer ces phénomènes :

- la transpiration, plus intense au sommet de l'arbre, entraîne une concentration de la sève par perte d'eau;

- une régulation permanente des teneurs de la sève associée à des mécanismes physiologiques de redistribution d'autant plus intenses que l'on se situe près des extrémités, dans des organes riches en éléments minéraux, dont les besoins métaboliques sont élevés.

La première hypothèse décrit sans doute le mécanisme de fond par lequel de grandes quantités d'éléments minéraux s'accumulent par évaporation d'eau aux extrémités des branches. La croissance n'étant pas continue et constante, on conçoit qu'à certaines périodes, les éléments minéraux ne soient pas incorporés au rythme de leur arrivée, dans les organes en croissance. C'est en particulier ce que suggère le faible rapport des teneurs dans les branches par rapport au tronc lors de la croissance des pousses, quand la demande est très élevée. Cependant ce mécanisme seul ne peut rendre compte de l'élévation des teneurs dans la partie supérieure des troncs. De plus, il n'explique pas les observations de Girard (1989) qui, en comparant les teneurs de la sève extraites par déplacement sur les différents organes d'un peuplement d'épicéa de la plaine lorraine, montrait que les teneurs des sèves de racines sont proches de celles du houppier et nettement supérieures à celles de la base des troncs (tableau VI). Ainsi la transpiration pourrait ne jouer qu'un rôle secondaire dans la régula-

Tableau VI. Répartition des concentrations moyennes en éléments minéraux (mg/l) dans la sève xylémique extraites par déplacement au cours du mois de juillet, de différents organes (branches, troncs et racines) de 5 épicéas de 17 ans développé sur un sol brun lessivé de la plaine Lorraine (d'après Girard, 1989). Les écarts types sont indiqués entre parenthèses.

Organes	Teneurs en éléments minéraux (mg/l)			
	Ca	Mg	P	K
Branches des verticilles 2 à 6	23,5 (10)	4,2 (1,2)	8,4 (5,3)	114 (57)
Tronc à hauteur des verticilles 2 à 6	18,1 (8,7)	3,1 (1,5)	3,8 (2,3)	95 (53)
Branches des verticilles 7 à 10	28,9 (13,6)	5,3 (1,8)	6,6 (3,6)	87,4 (20)
Tronc à hauteur des verticilles 7 à 10	12,8 (5,1)	2,6 (1,9)	2,7 (2,0)	51,3 (19)
Racines de diamètre > 1 cm	15 (6,5)	3 (1,5)	3,3 (2)	45 (23)
Racines de diamètre < 1 cm	39,7 (19,7)	6,3 (2,9)	7,3 (5,4)	106 (46)

tion des teneurs de la sève, le rôle principal étant tenu par des mécanismes physiologiques internes.

Au cours de la saison, les concentrations minérales de la sève de tronc varient. Elles sont en général élevées en début de saison de végétation, puis diminuent et restent globalement stables durant l'été. Elles augmentent ensuite à l'automne. Cette évolution se confirme pour les éléments étudiés (Ca, P, Mn, Mg, K), excepté pour Si qui suit une dynamique inverse.

Les variations des teneurs, augmentation ou diminution selon les éléments, s'observent en général lors de passages d'un stade phénologique à un autre, ce qui peut s'interpréter comme une réponse des différents organes de l'arbre à une demande plus ou moins intense pour telle ou telle phase de la croissance des aiguilles et du cerne. Ainsi l'évolution saisonnière

des concentrations dans le tronc présente un pic pour tous les éléments lors de l'allongement des pousses. C'est aussi au cours de cette période que la variabilité intertronçons des arbres est la plus élevée. Glavac *et al* (1990), chez le hêtre, montre qu'à cette période, outre ce pic de concentration, s'observe un fort gradient dès la base du tronc, et l'interprète en terme de mobilisation des réserves du tronc. Un tel gradient est apparu dès la base du tronc dans les échantillons que nous avons prélevés au cours de cette période. Outre cette mobilisation des réserves du tronc, les teneurs particulièrement élevées dès la base du tronc suggèrent une mobilisation des réserves de la souche et du système racinaire.

L'existence d'un tel mécanisme a par ailleurs été démontrée par divers auteurs (Huguet, 1973). Comme chez le hêtre, le K

suit une dynamique différence avec des teneurs élevées dès avant le débourrement.

Le palier de faibles concentrations durant la phase de pousse des aiguilles, ainsi que l'absence de gradient dans la partie du tronc située sous le houppier montre que cette mobilisation printanière est de courte durée. La croissance en diamètre des troncs, qui s'amorce au cours de cette période pourrait être à l'origine de ces faibles teneurs.

Le comportement de Si, dont les teneurs augmentent fortement au cours du mois de juillet et du début août, parallèlement au développement de la sécheresse puis s'abaissent fortement à la fin août, lorsque les pluies ont reconstitué la réserve en eau du sol, pourrait refléter l'état de concentration relative des solutions de sol. On remarque que cette évolution se retrouve identiquement dans les branches et le tronc. Le faible rapport de concentration entre branche et tronc suggère que cet élément est peu redistribué dans l'arbre comparativement aux autres. Ainsi, mis à part lors de l'allongement des bourgeons, les fluctuations de teneurs en Si pourraient refléter la disponibilité de cet élément pour les racines.

La remontée des concentrations au cours de l'automne, particulièrement nette pour le K, suggère une mise en réserve de ces éléments dans le houppier, peut être pour la formation des bourgeons.

L'évolution saisonnière des concentrations dans le houppier présente des fluctuations irrégulières. On peut penser qu'elles résultent de variations complexes de l'activité métabolique. Les rapports particulièrement élevés entre les teneurs en Ca et Mg dans la sève de branche par rapport à celle de tronc suggère que l'arbre, dont l'alimentation pour ces éléments est très limitée, utilise intensément le réservoir d'élément présent dans le houppier.

La comparaison des flux d'éléments minéraux dans la sève de tronc, aux prélèvements brut et transferts estimés à partir de l'étude des minéralomasses confirme l'importance des circulations internes d'éléments minéraux et permet de séparer les éléments minéraux en 2 groupes distincts.

Les flux estimés par ces 2 méthodes sont proches pour Ca et Mg, le flux de Ca demeurant cependant inférieur au prélèvement brut. La différence entre les flux de Ca mesurés dans la sève et la valeur du prélèvement est en partie attribuable à des imprécisions et en particulier à une surestimation du prélèvement. C'est en effet ce que suggère la différence entre la biomasse de houppier produite annuellement, évaluée par Le Goaster (1989), et la chute moyenne annuelle de litière (tableau IV). Par ailleurs, le prélèvement 1990 est probablement inférieur au prélèvement 1988 en raison de nombreux chablis ayant affecté le peuplement en 1989, à la suite d'abondantes chutes de neige. Enfin, le jaunissement net subi par le peuplement durant cette période exprime sans doute une réduction du prélèvement. Il est aussi possible que des transports d'éléments minéraux se soient produits au cours de périodes où nous ne les avons pas mesurés, comme en fin d'automne ou au début du printemps. Une variation des concentrations de la sève de tronc au cours de la journée, ce que nous n'avons pas testé, pourrait être une source d'erreur possible.

Malgré ces imprécisions, ces similitudes suggèrent que le flux annuel de Ca et Mg dans la sève xylémique de la base du tronc illustre pour l'essentiel le prélèvement brut. Les transferts de ces éléments de la partie aérienne vers le système racinaire seraient donc de faible importance. Ceci s'accorde avec les très faibles teneurs de la sève phloémique en Ca, décrites dans la littérature. Si l'on utilise Ca comme un index du prélèvement, Mg s'en distingue cependant par des transferts par-

tie aérienne/partie souterraine, légèrement plus élevées. À l'échelle saisonnière, l'élévation de concentration lors de la croissance des pousses suggère cependant que les flux dans la sève de tronc ne traduisent pas directement le prélèvement mais illustrent plutôt un équilibre complexe entre mobilisation des réserves et prélèvement.

Les flux de K et P dans la sève de tronc dépassent très largement le prélèvement brut. Il faut donc imaginer, pour ces 2 éléments, une importante circulation entre partie aérienne et partie souterraine et/ou à l'intérieur du tronc. Le potassium est reconnu comme élément très mobile dans la plante (Mengel et Kirkby, 1978), où il assure de nombreuses fonctions physiologiques (activation de différents systèmes enzymatiques, régulateur des transports de photosynthétats...). Les passages entre le xylème et le phloème sont directs, ce qui se traduit par un rapport concentration de la sève phloémique sur concentration de la sève xylémique très élevé (Pate *et al*, 1975). Cet élément, le plus abondant cation présent dans la sève xylémique, diminue le potentiel osmotique et favorise l'absorption et la rétention d'eau dans les tissus.

Le phosphore étant à la base du métabolisme énergétique, il est plausible qu'il soit intensément recyclé dès le niveau du tronc. On sait en effet que le phosphore inorganique circule essentiellement dans la sève xylémique (Marschner, 1986). Cette circulation intense de P s'accorde avec les très forts transferts internes de P dans le tronc, calculés par Le Goaster (1989). Celui-ci montre en effet que l'accroissement annuel de biomasse ligneuse du tronc d'épicéas adultes se fait à P constant, c'est-à-dire intégralement par transfert de P des cerne âgés vers le cerne en croissance. Un tel parallélisme ne s'observe pas pour K dont le transfert interne ne participe que pour une part modeste (30%) à l'élaboration du cerne annuel.

Quel que soit l'élément concerné, les flux élevés dans la sève de houppier par rapport au tronc suggèrent l'existence d'une fraction importante d'éléments minéraux dont la circulation dans le houppier est liée à des mécanismes physiologiques de transferts et remobilisation.

Il est possible de comparer la taille de 2 flux d'éléments minéraux, l'un, noté transferts internes annuels, traduisant les redistributions à l'échelle annuelle, d'une partie des éléments contenus dans un organe de l'année n vers les organes de l'année $n + 1$, et l'autre déduit de la différence entre le flux d'éléments minéraux dans la sève et le prélèvement brut annuel, et exprimant la mobilisation momentanée d'éléments minéraux à partir de compartiments particuliers dont le taux de renouvellement serait rapide au cours de la saison de végétation. La comparaison de ces 2 flux montre que ce dernier est beaucoup plus important. Il apparaît ainsi clairement que les transferts internes, estimés d'après la variation annuelle relative des concentrations de différentes classes d'âge d'organes sont minimes par rapport à la quantité d'éléments minéraux redistribuée en permanence à l'intérieur de l'arbre.

Ces données confirment et étendent les résultats de travaux antérieurs menés sur l'azote (Titus, 1989), à d'autres éléments minéraux.

L'analyse comparée du flux d'éléments minéraux dans la sève de tronc et de rameaux apparaît donc comme un moyen privilégié d'appréhender la circulation interne des éléments dans la plante. Il est remarquable que malgré la relative imprécision de mesures, les valeurs de prélèvement obtenues par la mesure du flux de Ca et Mg dans la sève de tronc et par l'analyse de la minéralomasse soient proches. Ceci plaide pour une utilisation du flux de sève xylémique comme indica-

teur de l'influence de divers stress sur le fonctionnement minéral de l'arbre.

CONCLUSION

L'étude de la dynamique saisonnière des teneurs en éléments minéraux dans la sève xylémique de l'épicéa aboutit à des conclusions de plusieurs ordres sur les modalités et l'importance relative de la circulation des différents éléments minéraux dans l'arbre : le flux ascendant dans la sève de tronc est proche du prélèvement au sol à destination des parties aériennes pour Ca et Mg. Ce flux est supérieur en ce qui concerne P et K, ce qui suggère une redistribution notable de ces éléments des parties aériennes, par la voie phloémique, vers les racines.

Les variations des teneurs au cours de la saison, répondent à des besoins physiologiques particuliers de l'arbre, et peuvent être mis en relation avec la succession des divers stades phénologiques. Des transferts importants d'éléments minéraux des racines et du tronc vers le houppier s'effectuent ainsi pendant la période de croissance des pousses feuillées. Ces phénomènes mériteraient d'être approfondis, car ils déterminent vraisemblablement la croissance des pousses.

En raison de ces redistributions, l'analyse de sève ne peut être simplement et directement utilisée pour évaluer la disponibilité des éléments minéraux pour les racines. Il semble cependant que pour certains éléments comme le silicium, une évolution des concentrations de la sève puisse illustrer une variation des concentrations dans le sol.

Les différences de teneurs observées entre la sève de branche et celle de tronc ont mis en évidence l'existence d'une fraction d'éléments minéraux en circulation intense dans le houppier. Les très fortes

concentrations mesurées dans la sève à ce niveau ne peuvent s'interpréter que comme la résultante d'échanges très intenses entre les organes de stockage (cellules de l'écorce, aiguilles âgées), le phloème et le xylème. Il semble que des éléments tels que le calcium, pourtant considéré comme peu mobile, participent largement à ces échanges. L'importance relative de cette «fraction d'éléments métaboliquement actifs» est sans doute à relier aux besoins physiologiques instantanés de l'arbre.

Un bilan minéral complet à l'échelle de l'arbre nécessiterait désormais le suivi des teneurs en éléments minéraux dans la sève phloémique et les organes de stockage.

RÉFÉRENCES

- Bartoli F, Souchier B (1978) Cycle et rôle du silicium d'origine végétale dans les écosystèmes forestiers tempérés. *Ann Sci For* 35, 187-202
- Benett JP, Andessen FG, Milad Y (1927) Methods of obtaining tracheal sap from woody plants. *New Phytol* 26, 316-323
- Clément A (1977) Comparaison de la nutrition minérale de *Pinus nigra Nigricans* et de *Picea excelsa* Link en sol très carbonaté, carbonaté, et décarbonaté : incidence sur le métabolisme des anions minéraux et organiques. *Ann Sci For* 34, 293-309
- Dambrine E, Granier A (1989) Effet de la sécheresse édaphique sur les flux d'éléments minéraux dans la sève brute d'*Abies bommulleriana* en conditions naturelles. Résultats et conclusions méthodologiques. Journées de travail Deforpa vol 1, INRA, Nancy
- Dambrine E, Le Goaster S, Ranger J (1991) Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II. Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Oecol* 12, 791-808
- Dambrine E, Ranger J, Pollier B, Bonneau M, Granier A, Lu P, Probst A, Viville D, Biron P,

- Garbaye J, Devevre O (1992) Influence of various stresses on the Ca and Mg nutrition of a spruce stand developed on acid soil. In: *Proc First Eur Symp Terrestrial Ecosyst* (P Mathy, ed) Florence 20-24 mai 1991 (sous presse)
- Denaeyer de Smet S (1967) Contribution à l'étude chimique de la sève du bois de *Corylus avellana* L. *Bull Soc R Belg* 100, 353-372
- Dickson ER (1989) Carbon and nitrogen allocation in trees. *Ann Sci For* 46, 631-647
- Dickson ER, Vogelmann, Larson PR (1985) Glutamine transfer from xylem to phloem and translocation to developing leaves of *Populus deltoides*. *Plant Physiol* 77, 412-417
- Dieberg FE, Straub PA, Hendry CD (1986) Leaf of twig transfer conserves nitrogen and phosphorus in nutrient poor and enriched cypress swamps. *For Sci* 32, 900-913
- Dixon HH, Atkins WRG (1915) Osmotic pressures in plants. VI. On the constituents and concentration of the sap in the conducting tracts and the circulation of carbohydrates in the plants. *Sci Proc R Dublin Soc* 14, 374-392
- Fife DN, Nambiar EKS (1984) Movement of nutrients in radiata pine needles in relation to the growth of shoots. *Ann Bot* 54, 303-314
- Girard S (1989) Analyse minérale de la sève xylémique de *Picea abies* obtenue par une nouvelle méthode d'extraction. Mémoire de maîtrise de biophysologie appliquée aux productions végétales. INRA, Nancy, 30 p
- Glavac V, Koenies H, Jochheim H, Ebben U (1989) Mineralstoffe im xylemsaft der Buche und ihre jahreszeitlichen Konzentrationsveränderungen entlang der Stammhöhe. *Angew Bot* 63, 471-486
- Glavac V, Koenies H, Ebben U (1990) Seasonal variations in linal concentrations in the trunk xylem sap of beech in a 42-year old beech forest stand. *New Phytol* 116, 47-54
- Graniér A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For* 42, 193-200
- Hauman L (1934) Recherches sur l'ascension de la sève. *Mém Acad R Belg, Bruxelles*, 2e ser, 12, 3-81
- Heller R (1989) *Physiologie Végétale*. 1. Nutrition. Masson, Paris, 2^e Ed
- Huguet JG (1973) Étude des facteurs modifiant la composition de la sève du printemps des arbres fruitiers. *Ann Agron* 24, 477-501
- Kramer JP, Kozlowski (1979) *Physiology of Woody Plants*. Acad Press Limited, London
- Le Goaster S (1989) Influence de la croissance d'un peuplement sur le prélèvement en éléments minéraux; relations avec le dépérissement. Mémoire ENITEF INRA Nancy ed
- Le Goaster S, Dambrine E, Ranger J (1990) Mineral supply of healthy and declining trees of a young spruce stand. *WASP* 54, 269-280
- Le Goaster S, Dambrine E, Ranger J (1991) Croissance et nutrition d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. I. Évolution de la biomasse et dynamique d'incorporation d'éléments minéraux. *Acta Oecol* 12, 771-789
- Marschner H (1986) Mineral nutrition of higher plants. Acad Press Limited, San Diego
- Mengel K, Kirkby EA (1978) *Principles of plant nutrition*. Int Potash Inst, Worblaufen-Bern
- Moreno J, Garcia-Martinez JL (1983) Seasonal variation of nitrogenous compounds in the xylem sap of *Citrus*. *Physiol Plant* 59, 669-675
- Osonubi O, Oren R, Werk KS, Schulze ED, Heilmeyer H (1988) Performance of two *Picea abies* (L) stands at different stages of decline. VI. Xylem sap concentrations of magnesium, calcium, potassium and nitrogen. *Oecologia* 77, 1-6
- Pate JS, Sharkey PJ (1975) Xylem to phloem transfer of solutes in fruiting shoots of Legume, studied by a phloem bleeding technique. *Planta* 27, 11-26
- Probst A, Dambrine E, Viville D, Fritz B (1990) Influence of acid atmospheric inputs on surface water chemistry and mineral fluxes in a declining spruce stand within a small granitic catchment (vosges massif, France). *J Hydrol* 2.116, 101-124
- Ranger J (1981) Étude de la minéralomasse et du cycle biologique de 2 peuplements de pin laricio de Corse. *Ann Sci For* 38, 127-158
- Ranger J, Felix C, Bouchon J, Nys C, Ravart M (1990) Dynamique d'incorporation du carbone et des éléments nutritifs dans un taillis simple de châtaigner. *Ann Sci For* 47, 413-433

- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346
- Stark N, Spitzner C (1985) Xylem sap analysis for determining the nutrient status and growth of *Pinus ponderosa*. *Can J For Res* 15, 783-790
- Stark N, Spitzner C, Essig D (1985) Xylem sap analysis for determining nutritional status of trees *Pseudotsuga menziesii*. *Can J For Res* 15, 429-437
- Titus JS (1989) Nitrogen recycling in the apple (*Malus domestica* Borkh). *Ann Sci For* 46, 654-659
- Zimmermann MH, Brown CL (1971) *Trees structure and function*. Springer Verlag New York