

Article original

Biomasse et minéralomasse d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) de forte production dans les Vosges (France)

J Ranger, G Cuirin, J Bouchon, M Colin,
D Gelhaye, D Mohamed Ahamed

avec la collaboration technique de L Gelhaye et B Pollier

INRA, CRF Nancy, station de recherches sur le sol, la microbiologie
et la nutrition des arbres forestiers, Champenoux, 54280 Seichamps, France

(Reçu le 29 juin 1992; accepté le 4 septembre 1992)

Résumé — Les résultats présentés concernent l'évaluation de la biomasse et de la minéralomasse d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) de première génération, de forte production et présentant un très bon état sanitaire. Les objectifs de ce travail étaient :

– de fournir les données concernant l'immobilisation et le prélèvement d'éléments nutritifs de cette pessière adulte de forte productivité, en vue de l'établissement du bilan entrées-sorties, sur une base saisonnière, annuelle et pluriannuelle, et

– d'apporter des résultats à l'étude plus générale du fonctionnement des pessières sur sol acide dans le domaine des relations production – immobilisation – prélèvement d'éléments nutritifs. Ces résultats sont indispensables à la modélisation du fonctionnement de ces écosystèmes.

Une méthodologie classique par échantillonnage destructif de 15 arbres répartis sur tout le spectre des classes de circonférence à 1,30 m a été utilisée. Des tarifs de biomasse et de contenu en éléments nutritifs ont été construits pour chacun des compartiments du peuplement, puis appliqués à l'inventaire. Les résultats montrent que ce peuplement a une biomasse sur pied très importante de 360 t de matière sèche pour le seul tronc (soit 900 m³), et une biomasse totale ligneuse de 470 t (incluant les racines). Son prélèvement courant est de 70,2; 4,9; 23,6; 24,1 et 4,4 kg·ha⁻¹·an⁻¹ respectivement pour N, P, K Ca et Mg. La comparaison des immobilisations et des stocks d'éléments disponibles montre que la pérennité d'un tel écosystème, aux réserves disponibles limitées pour la végétation, réside dans le flux d'éléments issus de l'altération des réserves. La question importante du rôle de l'histoire de l'occupation du sol précédant la plantation d'épicéa, dans la croissance de cette première génération forestière est posée.

épicéa commun (*Picea abies* Karst) / biomasse / minéralomasse / litière / prélèvement

Summary — Biomass and nutrient content of a highly productive spruce plantation (*Picea abies* Karst) in the Vosges (France). The results presented in this report concern the biomass and

mineral content of a first rotation plantation of Norway spruce (*Picea abies* Karst). The stand is situated in the western part of the Vosges mountains in the communal forest of Gemaingoutte. The brown soil, derived from a granito-gneissic bedrock, is acidic and relatively poor in "basic cations". No indicators of forest decline were observed on this highly productive stand. The aims of this study were to:

- collect data on immobilisation and uptake of nutrients in this highly productive spruce stand, which could be used in calculating input–output assessments on a seasonal, annual and pluriannual basis;
- provide results for a more general study on the manner in which a spruce ecosystem functions according to site characteristics, which would be of use in modelling the spruce ecosystem.

A classical destructive sampling procedure was used: 15 trees were felled, biomass, and mineral content tables were established for the main tree components; these tables were used to evaluate the stand contents.

The biomass of the stand was very high: 360 t for the stems, ie a volume of 900 m³; 470 t for the total stand including the root systems (cf table IV).

The current uptake of the trees for N, P, K, Ca and Mg was 70.2, 4.9, 23.6, 24.1 and 4.4 kg respectively per ha per annum.

The comparison between the actual available soil reserves and the immobilisation of nutrients within trees showed that these reserves were not sufficient to indefinitely sustain growth and that consequently soil fertility is a dynamic process linked to ecosystem input, ie atmospheric input and weathering (cf table VI). The fine earth of the soil constitutes a fairly large reservoir of nutrients. The question is raised regarding land use prior to planting the stand and the effect of this use on soil quality and therefore on growth of this first generation plantation.

Norway spruce (*Picea abies* Karst) / biomass / nutrient content / litter / nutrient uptake

INTRODUCTION

L'étude du fonctionnement des écosystèmes forestiers nécessite la description et la quantification des compartiments sol et végétation, ainsi que celles des flux entre ces compartiments (Ranger et Bonneau, 1984).

De très nombreux travaux, initiés dans le monde entier par le programme biologique international (PBI) puis par le programme *Man and Biosphère* (MAB), ont apporté des données sur les différents écosystèmes mondiaux (Cole et Rapp, 1981). Malgré cela, la grande diversité des situations, des climats, des sols, des espèces et des traitements sylvicoles, font que notre connaissance des systèmes naturels est insuffisante pour identifier le rôle précis de ces différents paramètres sur leur fonctionnement, afin de déterminer, en particulier, leur stabilité et la pérennité de la production primaire.

La modélisation est une voie privilégiée pour avancer dans ce domaine, mais les études de cas concrets restent indispensables pour «nourrir» et valider ces modèles.

Les résultats présentés ici appartiennent à une étude de la pessière vosgienne dont l'objectif général est de déterminer le rôle du facteur édaphique dans le dépérissement forestier. Ils concernent plus particulièrement une plantation d'épicéa bien venante et de forte production.

Les objectifs de ce travail sont :

- de fournir les données concernant l'immobilisation et le prélèvement d'éléments nutritifs dans une pessière adulte de forte productivité, en vue de l'établissement du bilan entrées-sorties, sur une base saisonnière, annuelle et pluri-annuelle;
- d'apporter des résultats à l'étude plus générale du fonctionnement des pessières sur sol acide dans le domaine des relations production – immobilisation – prélèvement d'éléments nutritifs.

Nous présenterons ici les résultats de production de biomasse, d'immobilisation et de prélèvement minéral de la pessière de Gemaingoutte (Vosges).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Localisation du site et description du peuplement

Le peuplement est situé en forêt communale de Gemaingoutte à une dizaine de km à l'est de Saint-Die (88).

Les conditions écologiques sont les suivantes :

- altitude : 650 m;
- climat : collinéen supérieur à montagnard inférieur caractérisé par une pluviométrie moyenne annuelle de l'ordre de 1 200 mm et une température moyenne annuelle de 8,5 °C;
- le substrat géologique est constitué par les granito-gneiss de la Croix-aux-Mines décrits par Hameurt (1967). Ce sont des séries de richesse intermédiaire, en particulier en Ca (0,4%) et Mg (0,25%), entre le granite pauvre du Brézouard ou du Valtin et celui plus riche des crêtes;
- le sol est de type brun acide. Il est très caillouteux mais aisément pénétrable par les racines de l'épicéa (1,20–1,50 m de profondeur d'enracinement observée sur des chablis de vent). Son pH est acide (3,5 en surface et 4,6 en profondeur), le C/N de la matière organique est assez élevé, le taux de saturation par les cations «basiques» est faible (10% en surface et moins de 5% en zone moyenne et profonde) (tableau I).

Les caractéristiques du peuplement sont les suivantes :

- le peuplement d'épicéa commun (*Picea abies* Karst), de 85 ans environ, est de première génération, issu de plantation sur une friche pâturée.

C'est un peuplement bien venant qui n'a jamais manifesté de signe de dépérissement qu'il s'agisse de jaunissement ou de pertes d'aiguilles. C'est d'ailleurs pour cette raison qu'il a été retenu comme témoin «peuplement sain» dans le réseau d'études écosystémiques menées dans les Vosges.

La densité actuelle de tiges est élevée (entre 450 et 500 tiges/ha⁻¹), la hauteur dominante est

proche de 40 m, la surface terrière est de 59 m².ha⁻¹, le volume sur pied est de l'ordre de 900 m³.ha⁻¹, ce qui est considérable et témoigne d'éclaircies relativement faibles si on se réfère à la table de production de Decourt (1973).

La méthode d'évaluation de la biomasse et de la minéralomasse du peuplement

Le schéma général pour ces déterminations est le suivant :

- inventaire sur 0,2 ha autour de la zone d'expérimentation,
 - choix de l'échantillon : 15 arbres retenus qui couvrent tout le spectre des dimensions des arbres,
 - compartimentation et stratégie d'échantillonnage en fonction de l'objectif,
 - mesures et prélèvements d'échantillons effectués sur les 15 arbres :
- Les mesures sur le terrain ont porté pour les troncs sur les paramètres classiques :
- circonférence à la souche (C_{souche}), circonférence à 1,30 m (C_{130}), et circonférence tous les 3 m et à mi-hauteur,
 - longueur totale, à la première branche vivante et à la découpe 7 cm,
 - âge de tous les verticilles par rapport à la cime, et accroissement en longueur des 10 dernières années,
 - diamètre à 10 cm de l'insertion (D_{10}) de toutes les branches de la cime.

L'échantillonnage a porté :

- pour le tronc, sur une rondelle prélevée au niveau de la souche, à 1,30 m et tous les 5 m,
- pour les branches, sur 3 d'entre elles par arbre en couvrant au niveau du peuplement tout le spectre des diamètres et des positions dans la couronne. L'objectif est d'avoir à la fin la plus petite et la plus grosse branche et un échantillon global d'environ 35 branches.

Sur chacune de ces branches les aiguilles et le rameau correspondant ont été séparés en 2 classes correspondant à la croissance de la dernière année et au reste :

- pour les racines : 3 systèmes radiculaires, correspondant à des tiges petite, moyenne et grosse, ont été extraits sur des chablis de vent.

Tableau I. Caractéristiques physico-chimiques et chimiques du sol.

Horizon	Profondeur	pH eau	pH KCl	Granulométrie p100MS			C p 1000	N p 1000	C/N
				A	L	S			
A1	0-5 cm	3,5	2,7	21	27,1	51,9	90,0	5,1	17,7
(B)1	5-15 cm	4,1	3,2	17,8	26,1	56,1	24,4	1,8	13,6
(B)1	15-25 cm	4,4	3,6	16,9	26,5	56,6	15,6	1,2	13,5
(B)2	25-35 cm	4,6	3,8	16,8	27,4	55,8	10,7	0,8	13,9
(B)2	35-50 cm	4,6	3,8	16,9	28,7	54,4	8,2	0,6	14,1
(B)/C	50-65 cm	4,6	3,8	16,3	28,9	54,8	6,0	0,4	15,8
(B)/C	65-80 cm	4,6	3,8	15,1	29,8	55,1	5,6	0,3	16,5
C	> 80 cm	4,6	3,8	14,3	28,4	57,3	6,2	0,4	16,3

pH, C, N, éléments échangeables = moyenne de 10 profils analysés séparément, granulométrie, éléments libres Duchaufour-Bonneau (1959); ³ méthode Tamm (1922); ⁴ méthode Mehra et Jackson (1960).

La moitié du système racinaire a été isolée puis séparée en classes de diamètre ($d < 1$ cm; 1 cm $< d < 3$ cm; $d > 3$ cm) et pesée.

Au laboratoire, tous les échantillons prélevés ont été immédiatement pesés frais et mis à l'étuve à 65 °C pour déterminer leur taux d'humidité. Sur les rondelles de tronc, l'écorce et le bois ont été séparés. Les échantillons secs sont broyés et conditionnés pour l'analyse chimique.

L'infradensité du bois et de l'écorce de tronc a été mesurée par une méthode simple reposant sur le principe de la poussée d'Archimède appliquée aux rondelles saturées en eau, avec ou sans écorce; on mesure le volume (par le déplacement d'eau) et le poids sec des échantillons, d'où la densité de l'écorce et du bois (infradensité = masse séchée à 65 °C/volume frais).

— établissement des tarifs reliant un paramètre dendrométrique simple à une variable obtenue par l'échantillonnage destructif, pour chaque compartiment identifié; l'objectif est d'établir des tarifs fiables et non biaisés.

Ils sont établis en cascade pour ce qui concerne le houppier, d'abord en reliant la matière sèche ou le contenu minéral d'une branche au diamètre et/ou à l'âge de cette branche, en appliquant ce tarif à l'inventaire des branches sur les arbres échantillon, créant ainsi de nouvelles variables que l'on reliera à la circonférence à 1,30 m (C_{130}) de l'arbre, puis en les ap-

pliquant à l'inventaire de la parcelle pour le passage au peuplement.

Les étapes de la construction des tarifs sont classiques; le choix des modèles mathématiques sur les critères de fiabilité (résidus les plus faibles possibles, globalement et localement), et de non biais (résidus centrés sur 0, sans relation avec la variable) est déterminant.

— application de ces tarifs à l'inventaire pour le passage au peuplement.

L'accroissement en biomasse et minéralomasse du peuplement

Cette mesure est destinée à évaluer le flux d'éléments prélevés par le peuplement végétal.

Accroissement du houppier

L'incorporation annuelle de matière sèche dans le houppier peut être déterminée par 2 méthodes :

- l'application des tarifs compartimentés du houppier, en fonction de la circonférence C_{130} , à 2 inventaires successifs;
- l'évaluation directe de l'accroissement des branches sachant que la pousse de l'année en

Éléments échangeables (1)					Éléments libres		
Ca ²⁺ meq/100 g	Mg ²⁺ meq/100 g	Acidité Meq/100 g	CEC Meq/100 g	Saturation p 100	P205 (2) Al p 100	Tamm (3) p 100	Fe MJ (4) p100
1,04	0,57	11,1	13,5	14,9	0,08	0,23	1,83
0,44	0,27	8,3	9,4	9,6	0,09	0,25	1,94
0,37	0,20	5,8	6,6	10,9	0,14	0,33	1,88
0,30	0,14	4,6	5,2	12,2	0,14	0,29	2,10
0,25	0,13	4,1	4,8	12,5	0,16	0,38	2,26
0,33	0,17	3,9	4,7	15,6	0,18	0,33	2,28
0,32	0,19	4,1	4,8	15,1	0,15	0,33	2,38
0,31	0,17	4,2	4,9	15,1	0,17	0,32	2,90

analysés sur le profil moyen issu des 10 profils, ¹ méthode Rouiller *et al* in Souchier et Bonneau (1979); ² méthode

cours a été séparée (pour le bois comme pour les aiguilles), et que l'on peut considérer que l'accroissement d'une branche, en dehors de la pousse de l'année, est égal à la masse de la branche que divise son âge, ce qui donne :

Accroissement total de la branche = rameau 1989 + (biomasse < 89 / âge du verticille)

Cet accroissement ne se traduit par obligatoirement par une augmentation de masse du houppier, dans la mesure où la mortalité intervient, et que, selon toute vraisemblance, le houppier moyen d'un peuplement adulte est pratiquement à l'état stationnaire, à la variabilité annuelle près. On aurait un équilibre entre l'accroissement des branches vivantes et la mortalité des branches. Ceci n'est pas strictement spéculatif mais se réfère à des données bibliographiques qui montrent la dynamique des houppiers au cours du développement des peuplements (Switzer *et al*, 1968). Les tarifs statiques que nous avons développés ne sauraient rendre compte de cette dynamique.

La mesure de la biomasse des branches retournant annuellement au sol en tant que litière, pourrait être considérée comme une mesure de la mortalité. Compte tenu du délai entre la mor-

talité d'une branche et son retour au sol après élagage naturel, cette mesure n'est pas suffisamment fiable pour permettre de conclure quant à la stabilité du houppier.

Le contenu minéral de l'accroissement d'une branche est plus complexe à déterminer (il est égal à la somme du contenu des rameaux de l'année et celui du cerne de l'année sur les rameaux plus anciens); il dépend en fait de l'objectif fixé :

– s'il s'agit d'évaluer le contenu minéral du compartiment en question, on dispose de l'analyse des rameaux de l'année, mais il faut avoir une analyse particulière pour le cerne de l'année en cours (1989) (bois et écorce) sur les rameaux plus anciens, ce qui n'est pas le cas. On est donc amené à faire des approximations, soit en considérant que l'accroissement de l'année en cours (1989) de la partie du rameau, ne comprenant pas la pousse de l'année, a la même composition chimique que celle de la pousse de l'année, soit en utilisant les branches jeunes à partir desquelles on peut évaluer une composition approximative de ce compartiment;

– s'il s'agit de déterminer le prélèvement du peuplement (au sol) on doit se servir d'une concen-

* Remarque : la concentration stabilisée correspond à la concentration d'un tissu qui n'est plus actif physiologiquement, les fonctions sources (transferts vers les organes en croissance) ou puits (mises en réserve) ne sont plus actives.

tration stabilisée * qui traduit le fait que les éléments qui servent au développement des plantes pérennes ont une origine mixte, le sol et la plante elle-même, via les translocations internes (Switzer et Nelson, 1972). On utilisera pour chaque verticille la concentration de la partie âgée du rameau du même verticille; il ne semble en effet pas réaliste d'utiliser une concentration commune stabilisée de bois de branche, car le houppier d'un peuplement adulte conserve sa structure, et les transferts internes ne sauraient atteindre la même amplitude à tous les niveaux.

Nous comparerons les résultats des différentes méthodes de calcul.

Accroissement du tronc

– le bois de tronc : une analyse de tige (mesure des 5 derniers cerneaux à chaque niveau de prélèvement de rondelles, et mesure de l'âge du tronc à la souche) a été réalisée. La lecture porte de plus sur au moins 2 rayons opposés de façon à intégrer l'excentricité de la moëlle. On considère que la moyenne annuelle calculée à partir de la mesure sur les 5 dernières années représente l'accroissement courant du peuplement. Cet accroissement est ensuite utilisé pour calculer l'accroissement en volume du tronc par la formule de Smallian (Pardé et Bouchon, 1988), utilisée également pour le calcul du volume total du tronc. On passe à la biomasse en utilisant la densité du bois.

Cet accroissement en biomasse est ensuite mis en relation avec la circonférence (C_{130}) de l'arbre. On obtient cependant une relation complexe puisque 2 groupes d'individus se distinguent : ceux dont l'accroissement est croissant avec la circonférence (C_{130}) et ceux dont l'accroissement n'augmente plus avec la circonférence (C_{130}). On a affaire à des comportements sociaux spécifiques de groupes d'individus dont les spectres des dimensions se recoupent; il ne s'agit pas strictement des relations classiques dominants/dominés, mais plutôt ici de concurrence dans la strate dominante (Dhôte, 1990). On doit donc appliquer 2 modèles différents pour évaluer l'accroissement du peuplement. Le problème fut de déterminer à quel inventaire appliquer ces 2 tarifs : on ne pouvait le résoudre qu'en considérant que la proportion des 2 groupes dans le peuplement était la même que dans l'échantillon (43,3% de «dominés» et 56,7% de «dominants»). Un programme informatique per-

met le tri des individus avec la double contrainte de respecter ces proportions et de couvrir dans chaque cas, un spectre particulier déterminé graphiquement à partir de la relation accroissement- C_{130} de l'arbre («dominant», sur tout le spectre des circonférences (C_{130}), «dominés», sur un domaine de C_{130} couvrant du plus petit arbre à une circonférence (C_{130}) maximale de 1 900 mm). La sommation pour les arbres de l'inventaire est ensuite rapportée à l'hectare :

– l'écorce de tronc : on se heurte au problème de l'âge de l'écorce que nous n'avons pas estimé. L'écorce se desquame, et l'accroissement de ce compartiment peut être estimé par la masse de l'écorce divisée par l'âge. On va donc évaluer cet accroissement annuel en appliquant le tarif écorce à 2 inventaires successifs (1989 et 1990). Le problème revient à évaluer l'inventaire 1990 à partir de l'inventaire 1989; une mesure directe étant trop aléatoire, on pratique de la manière suivante :

- on établit la relation entre la circonférence sous écorce et la circonférence sur écorce (dans les 2 sens car on fera en fait un aller et retour par cette formule); le tarif est parfaitement linéaire qu'il soit établi sur l'ensemble des rondelles ou sur les seules rondelles à 1,30 m,
- à partir de cette formule on établit pour 1989 l'inventaire du peuplement en C_{130} sous écorce,
- les mesures d'accroissement permettent de calculer la circonférence à 1,30 m en 1990. Le tarif C_{130} sous écorce = $f(C_{130}$ sur écorce) permet de retrouver la circonférence sur écorce du peuplement en 1990.

On doit cependant repasser par un tarif en accroissement de circonférence (C_{130}) qui permettra de calculer l'accroissement de tous les individus inventoriés. C'est un tarif qui, comme celui qui décrit l'accroissement en biomasse, est «bimodal» et doit être appliqué à 2 populations que l'on détermine comme dans le cas de l'accroissement en biomasse;

- l'application du tarif biomasse écorce à ces 2 inventaires permet d'en déduire l'accroissement courant annuel pour ce compartiment par simple différence.

L'évaluation du prélèvement d'un peuplement forestier

Ce paramètre ne peut être mesuré directement. Le calcul du prélèvement est effectué à partir

d'un modèle conceptuel de fonctionnement de l'écosystème décrit par Ulrich (1973) puis Ranger et Bonneau (1984), qui permet d'obtenir la formule suivante : Prélèvement = Immobilisation + restitutions.

Cette formulation très simple exprime le fait que pour chaque compartiment le prélèvement au sol n'est lié qu'aux seuls éléments fixés définitivement dans la biomasse, sans tenir compte de la vitesse de retour à l'état assimilable (nulle pour les éléments exportés, très rapide pour les aiguilles si l'humus a un *turnover* rapide).

L'immobilisation est déterminée à partir de l'accroissement de chacun des compartiments de biomasse, auquel on attribue une composition stabilisée quant aux translocations internes d'éléments :

- l'immobilisation dans le tronc est égale à l'accroissement en biomasse que multiplie la concentration stabilisée (bois de cœur en théorie mais en pratique analyse moyenne du compartiment),
- l'immobilisation des écorces de tronc est égale à l'accroissement de matière sèche de l'écorce que multiplie la concentration stabilisée de l'écorce (en pratique, on se sert de l'analyse moyenne du compartiment total),
- l'immobilisation dans les branches est égale à la production de matière sèche que multiplie une concentration stabilisée définie au paragraphe : *L'accroissement en biomasse et minéralomasse du peuplement*. Nous avons fait l'hypothèse que selon toute vraisemblance, l'immobilisation dans le houppier était nulle pour un peuplement adulte, compte tenu de la mortalité. Ceci ne signifie pas que les besoins en éléments minéraux le soient, mais, comme dans le cas des feuilles, et compte tenu des hypothèses formulées, ils seront comptabilisés dans les restitutions. Cette formulation traduit une réalité de fonctionnement des peuplements adultes, pour lesquels, pour toute quantité d'éléments incorporée dans le houppier, une quantité égale est rapidement restituée au sol par la chute des branches (seul le délai lié à l'élagage naturel et la minéralisation des débris végétaux devraient être pris en compte). Autrement dit, pour le bois de branche, on estime que l'immobilisation est nulle et que la restitution est égale à l'accroissement annuel de minéralomasse stabilisée des branches vivantes. L'évaluation du prélèvement n'est pas modifiée pour autant.

Les restitutions concernent les chutes de litières (aiguilles et bois de branches) et la partie récréation des pluvioléssivats. Le prélèvement

doit également prendre en compte une éventuelle absorption directe au niveau des cimes (cas de $\text{NH}_4^+\text{-N}$ en particulier). Nous l'avons évaluée en considérant que $\text{NH}_4^+\text{-N}$ était apporté par les dépôts secs et humides dans les mêmes proportions que $\text{NO}_3^-\text{-N}$.

Méthodes analytiques

Tous les échantillons de branches ont été analysés; pour les troncs, on établit un échantillon moyen pondéré pour l'ensemble du tronc (en séparant écorce et bois) : au total 200 échantillons analysés.

Après réduction des échantillons à l'état pulvérulent, leur analyse chimique a été réalisée, pour P, K, Ca, Mg, Mn, Al, S par une attaque eau oxygénée-acide perchlorique et dosage par spectrophotométrie d'émission atomique ICP (appareil Jobin et Yvon JY38⁺), pour l'azote total, par une minéralisation de type Kjeldahl et dosage colorimétrique.

Les analyses de sols sont celles classiquement utilisées en pédologie et décrites dans Bonneau et Souchier (1979).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Distribution des éléments minéraux; aspect qualitatif

Le résultat le plus important est celui de l'analyse foliaire, qui peut être interprétée en référence aux normes existantes, bien que les prélèvements s'écartent du standard établi par Bonneau (1988). La composition correspond pratiquement à l'optimum édaphique, en particulier pour les teneurs en Ca et Mg, seul K présente une légère déficience. Ce bon niveau nutritionnel explique en grande partie l'état sanitaire et la classe de productivité de ce peuplement.

La comparaison entre les différents compartiments montre des résultats très classiques (tableau II) :

Tableau II. Concentrations moyennes en éléments minéraux du peuplement (données exprimées en % de MS à 65 °C).

Compartiment	N		P		K		Ca		Mg		S		Mn		Al	
	moy	σ	moy	σ	moy	σ	moy	σ	moy	σ	moy	σ	moy	σ	moy	σ
<i>Branches</i>																
Aiguilles 89	1,53	0,15	0,21E	0,029	0,40	0,11	0,28	0,05	0,128	0,027	0,105	0,023	0,102	0,032	0,011	0,003
Reste Aiguilles	1,30	0,13	0,173	0,047	0,33	0,07	0,51	0,12	0,103	0,026	0,102	0,010	0,139	0,045	0,020	0,004
Bois 89	1,34	0,14	0,239	0,039	0,54	0,11	0,28	0,03	0,109	0,012	0,102	0,017	0,062	0,020	0,008	0,003
Reste bois	0,89	0,63	0,114	0,039	0,27	0,09	0,34	0,06	0,083	0,025	0,074	0,026	0,057	0,016	0,011	0,005
<i>Tronc</i>																
Bois tronc	0,06	0,01	0,005	0,001	0,04	0,03	0,06	0,01	0,013	0,003	0,007	0,001	0,013	0,004	0,001	0,001
Écroce tronc	0,48	0,07	0,058	0,009	0,22	0,05	0,91	0,29	0,098	0,015	0,046	0,007	0,098	0,043	0,013	0,010
<i>Racines</i>																
racines < 1 cm	0,60		0,112		0,14		0,29		0,130		0,040		0,023		nd	
racines 1 < ϕ < 3 cm	0,23		0,035		0,10		0,26		0,050		0,010		0,018		nd	
racines < 3 cm	0,12		0,014		0,15		0,19		0,030		0,010		0,011		nd	

moy = moyenne arithmétique des 36 branches, ou des 15 troncs analysés individuellement; σ = écart type des mesures; nd = non déterminé.

– les concentrations des différents organes sont fonction de l'activité physiologique, aiguilles > écorces > bois,

– les concentrations sont les plus élevées pour les tissus les plus actifs, en N, P, K et Mg et S et les moins élevées en Ca, Al voire Mn. Cette observation traduit le résultat des mécanismes de redistribution interne d'éléments en fonction de l'activité physiologique de l'organe. Les transferts positifs des organes âgés vers les organes en activité ont lieu pour N, P K Mg et S, alors qu'il sont négatifs pour Ca, Al voire Mn.

Les liaisons statistiques entre la concentration des organes et la croissance ne sont jamais très fortes :

– en ce qui concerne le houppier, nous avons étudié l'effet du diamètre de la branche, de sa position dans la couronne (c'est-à-dire de son âge), et de la taille de l'arbre support sur la composition des aiguilles (jeunes et âgées) et des pousses (jeunes ou âgées). Les résultats montrent que l'effet de la dimension de l'arbre support est pratiquement inexistant. L'effet de la dimension de la branche est plus important; quand il existe, il se traduit par des corrélations négatives qui montrent que les petites branches, qui sont aussi les plus jeunes, ont des concentrations en éléments nutritifs plus élevées que les grosses (exemple du P), le plus souvent on n'observe pas de corrélation significative (fig 1). L'analyse de variance confirme cette observation. Ceci est particulièrement net pour le bois âgé, mettant en évidence le rôle des transferts d'éléments sur la composition de ce tissu qui accumule par ailleurs la matière ligneuse pendant 50 ans au maximum dans cet exemple (âge du dernier verticille vivant).

– en ce qui concerne le tronc, seul l'effet de la taille de l'arbre peut être étudié. La matrice de corrélation entre les variables concentration et la variable C_{130} présente très peu de valeurs significatives. C'est ce-

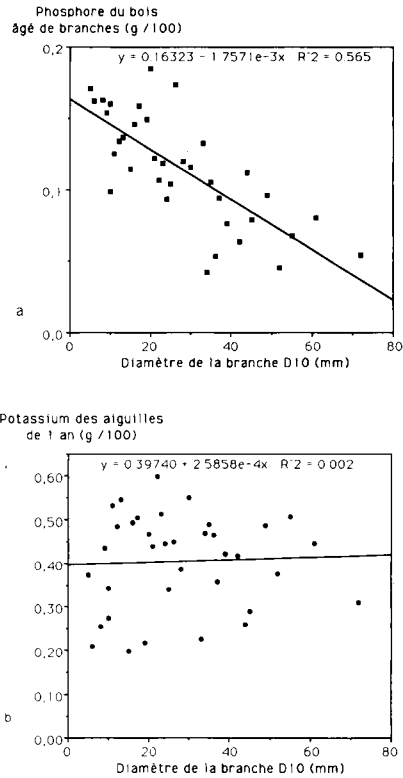


Fig 1. Relation entre le diamètre d'une branche et la concentration en phosphore du bois âgé (liaison significative), ou avec le K des aiguilles de l'année (liaison non significative).

pendant le cas du Mn du bois et de l'écorce et à un moindre degré de N de ces 2 compartiments.

Ces résultats sont conformes à ce que l'on observe le plus souvent. Ils peuvent s'expliquer, en partie, par le fait que l'on n'a pas affaire à des variables contemporaines : c'est très nettement le cas entre les variables houppier et la dimension du tronc, mais c'est également le cas pour l'analyse globale du tronc présentée ici.

On ne pourra donc pas établir de tarifs prévisionnels reliant de façon fiable la concentration et la dimension des différents compartiments étudiés. Il existe alors 2 possibilités de passage à la minéralomasse : utiliser une concentration moyenne ou utiliser les concentrations mesurées. C'est cette dernière solution que nous avons adoptée dans la mesure où elle permet de ne pas perdre d'information liée à la variabilité, même si l'on n'a pas les moyens d'en identifier totalement l'origine.

Distribution de la matière sèche et des éléments minéraux; aspect quantitatif

Les tarifs

Nous avons regroupé dans le tableau III les caractéristiques des modèles retenus : une transformation logarithmique de variable a été nécessaire pour les tarifs inter-

médiaires «houppier», alors que des modèles directs ont pu être utilisés au niveau arbre.

Distribution dans le houppier

Les tarifs «houppier» ont été appliqués à l'inventaire des branches par verticille, pour chacun des arbres échantillon.

La figure 2 illustre la distribution des biomasses et d'un élément nutritif majeur, l'azote, dans les aiguilles et le bois d'un houppier théorique de l'arbre moyen du peuplement.

Ces distributions ont toujours la même allure : augmentation de la matière sèche et des éléments de l'apex jusqu'aux 2/3 inférieurs du houppier vivant (35^e verticille), puis décroissance rapide jusqu'à la dernière branche vivante (53^e verticille). L'augmentation de biomasse et de minéralomasse avec l'âge de la branche se trouve contrariée vers le 35^e verticille par

Tableau III. Caractéristiques générales des tarifs utilisés.

<i>Variable à expliquer</i>	<i>Compartiment</i>	<i>Var explicative</i>	<i>Modèle</i>	<i>Explication (%)</i>
<i>Branches</i>				
Biomasse	Aiguilles 89 et < 89 Bois 89 et < 89	D10 + âge	Log x Log	85-98
Minéralomasse	id	id	id	75-98
<i>Arbre : houppier</i>				
Biomasse	Aiguilles 89 et < 89 Bois 89 et < 89	$C_{130} + C_{130}^2$	parabolique	89-90
Minéralomasse	id	C_{130}^2	parabolique	86-90
<i>Arbre : tronc</i>				
Biomasse	écorce bois	C_{130} C_{130}^2	exponentiel parabolique	91 96
Minéralomasse	écorce bois	C_{130} C_{130}, C_{130}^2	exponentiel parabolique	50-87 86-94

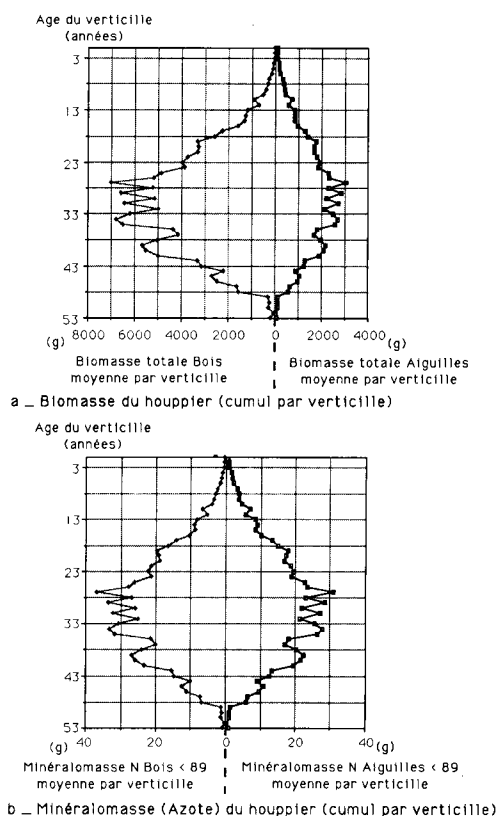


Fig 2. Distribution quantitative de la matière sèche et des éléments nutritifs dans le houppier : l'exemple de la matière sèche dans les aiguilles et le bois de l'arbre moyen (fig 2a) et celui de l'azote dans les aiguilles et le bois âgé (fig 2b) (données en g).

la diminution du flux radiatif qui limite la photosynthèse et la production qui s'annulent, par définition, au niveau du premier verticille mort.

La sommation de tous les verticilles pour chacun des sous-compartiments du houppier donne de nouvelles variables qui font l'objet de la construction de nouveaux tarifs, dont la circonférence à 1,30 m

(C_{130}) est la seule variable explicative. Les résultats calculés au niveau du peuplement sont regroupés avec ceux des troncs et racines dans le tableau IV.

Distribution dans les troncs

Compte tenu de la dimension des arbres, aucune pesée directe n'a pu être réalisée; la masse des troncs est le résultat des mesures de volume et de densité du bois et de l'écorce.

Ces résultats apportent en soi des données intéressant la modélisation de la distribution de la matière sèche. Nous prendrons 2 exemples, celui de la distribution relative des écorces par rapport au bois, puis celui de la densité des bois et écorce.

Le taux d'écorce diminue quand le diamètre du tronc augmente, ce qui résulte de 2 phénomènes (fig 3) :

- d'une part de l'augmentation du taux d'écorce avec la hauteur de prélèvement de l'échantillon de tronc (fig 3a), (de 3,5% à 5 m à 13% à 40 m; exprimé en pourcentages du diamètre du billon).

- d'autre part de la diminution linéaire du taux moyen d'écorce de la tige avec la circonférence (C_{130}) de l'arbre (fig 3b). Ce taux varie pratiquement du simple au double entre le plus petit et le plus gros arbre du peuplement (de 6 à 3%).

Le taux pondéral d'écorce du tronc pour le peuplement est de 4,75%, et le taux volumique de 7,6%.

L'infradensité du bois et de l'écorce présente une variabilité non négligeable qu'il n'est pas facile de relier aux paramètres dendrométriques simples des arbres (fig 4).

En ce qui concerne le bois (fig 4a), la relation infradensité du bois - circonférence du billon montre globalement une certaine tendance à la diminution de l'infradensité avec la dimension du billon, avec une variabilité de l'ordre de 15% autour de la valeur

Tableau IV. Biomasse et minéralomasse compartimentées du peuplement (données en kg.ha⁻¹. an⁻¹).

<i>Compartiment</i>	<i>Biomasse</i>	<i>N</i>	<i>P</i>	<i>K</i>	<i>Ca</i>	<i>Mg</i>	<i>S</i>	<i>Mn</i>	<i>Al</i>
<i>Branches</i>									
aiguilles 89	3 104,2	51,2	6,7	16,8	9,5	3,7	3,3	4,0	0,4
reste aiguilles	17 717,4	200,0	28,9	67,7	54,8	17,4	17,3	23,3	
total aiguilles	20 821,6	251,1	35,7	84,4	64,3	21,1	20,6	27,3	3,4
bois 89	952,6	43,6	2,6	6,9	3,2	1,2	1,0	1,0	0,1
reste bois	46 924,6	230,9	62,7	117,3	174,2	62,9	22,8	28,3	3,2
total bois	47 877,2	274,5	65,3	124,1	177,5	64,1	23,8	29,3	3,3
<i>Tronc</i>									
bois	343 069,0	223,8	17,9	111,0	229,4	44,8	24,7	47,2	1,9
écorce	16 337,7	78,9	9,3	34,8	141,5	15,7	7,5	15,7	1,4
total tronc	359 406,7	302,8	27,2	145,8	370,9	60,5	32,2	62,9	3,3
<i>Souches et racines</i>									
souche (bois + écorce)	11 200,0	11,4	1,2	5,4	15,3	2,3	1,2	2,4	0,1
racines < 1 cm	6 580	39,5	7,4	9,2	19,1	8,6	2,6	1,5	
racines 1 < \varnothing < 3 cm	8 178	18,8	2,9	8,2	21,3	4,1	0,8	1,5	
racines > 3 cm	35 626	42,8	5	54,9	67,7	10,7	3,6	3,9	
racines totales	50 384	101,1	15,3	72,3	108,1	23,4	7	6,9	nd
total ligneux	468 867,9	689,8	109,1	347,6	671,7	150,2	64,2	101,5	6,7
total épigé	428 105,5	828,4	128,3	354,3	612,6	145,7	76,6	119,5	10,1
total	489 689,5	940,9	144,8	432,0	736,0	171,4	84,8	128,8	10,2

moyenne des classes définies arbitrairement. La comparaison des moyennes des classes n'est pas significative. La valeur de 0,4 peut être retenue pour l'infradensité caractéristique du bois de ce peuplement.

En ce qui concerne l'écorce, la relation infradensité-circonférence du billon ne révèle aucune tendance significative. La variabilité observée est plus forte que pour le bois (de l'ordre de 40% autour de la moyenne) pour les 4 classes de circonférences arbitrairement définies (fig 4b). La valeur moyenne de 0,25 a été retenue comme caractéristique de l'infradensité de l'écorce du peuplement. L'erreur de mesure est manifestement plus importante

pour l'écorce que pour le bois en raison peut-être de la relative fragilité des échantillons d'écorce.

Ces différents résultats associés au cubage par billon des arbres permettent l'évaluation des biomasses des arbres et du peuplement par l'intermédiaire de tarifs.

Les résultats de biomasse et de minéralomasse du peuplement sont présentés au tableau IV. La biomasse sur pied de ce peuplement est très importante, avec 428 t de MS épigée à l'ha; cette biomasse est de plus concentrée dans le tronc (75% de la biomasse totale, et 83% de la biomasse épigée), qui représente 900 m³ de matière sèche sur pied. On remarque que la quan-

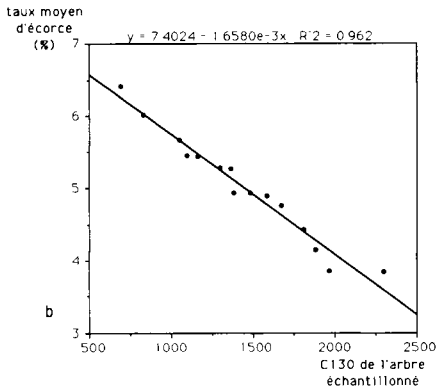
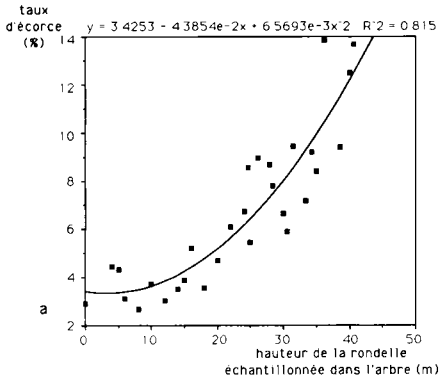


Fig 3. Distribution de l'écorce de tronc en fonction de la position dans les arbres (fig 3a) et du diamètre du tronc (fig 3b).

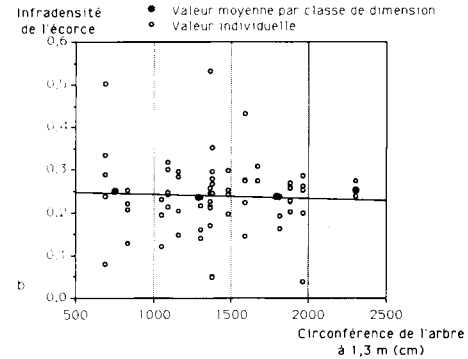
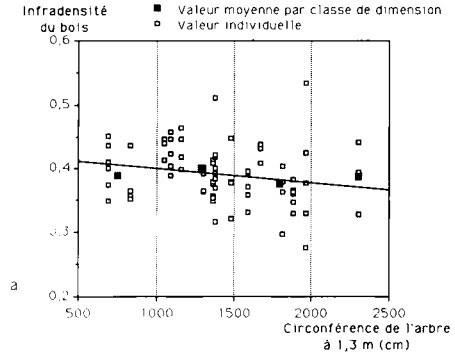


Fig 4. Relation entre la circonférence du tronc et l'infradensité du bois (fig 4a) et de l'écorce de tronc (fig 4b).

tité des branches est sensiblement équivalente à celle des racines lignifiées; l'image d'un système racinaire avec ses fines racines, de masse équivalente à un houppier feuillé est assez réaliste.

On peut, de plus, chiffrer approximativement la quantité d'éléments exportés lors des éclaircies en considérant que la biomasse récoltée concerne les troncs non écorcés dont la composition moyenne est la même que celle mesurée sur les troncs actuels. Nous avons utilisé

les données de L'ONF pour la parcelle en question. On obtient une exportation de 200 m³, qui ne correspond qu'à la moitié de ce que l'on obtient par les tables de production de Decourt (1973) pour l'épicéa dans le Nord-Est. Ce peuplement a toujours été maintenu relativement dense.

En minéralomasse, le tronc total ne représente que 33% de la masse de N, 19% de la masse de P et 34% de celle de K; la seule écorce représente 3,3% de la bio-

masse et 20% du Ca de la minéralomasse du peuplement. Les branches (feuillées) représentent 14% de la biomasse totale mais 57% de N, 72% de P et 45% de K.

Le prélèvement au sol d'éléments nutritifs (tableau V)

La production actuelle de ce peuplement est moyenne et de l'ordre de $15 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ de bois de tige, auxquels il faut ajouter l'accroissement des écorces (inférieure à $1 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$). L'analyse de tige révèle cependant de faibles accroissements en diamètre; la valeur de 15 m^3 annuels est liée à la forte densité de tiges; le taux d'accroissement de la biomasse sur pied n'est que de 1,7%.

Les chutes de litières d'aiguilles (2,3 t en moyenne) sont assez nettement inférieures en biomasse à la production an-

nuelle d'aiguilles (3,1 t). Plusieurs raisons peuvent être invoquées :

- la variabilité annuelle entre les années de production et celles de chute d'aiguilles (les résultats sont identiques pour les 2 années de mesure de litières)
- une certaine perte de poids entre les feuilles fraîches et la litière, bien qu'aucun facteur précis de conversion ne peut être identifié.

L'estimation du bois de branches retournant annuellement au sol est de $1,7 \text{ t ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, ce qui est assez nettement inférieur à l'accroissement des branches. Nous avons discuté ce problème aux paragraphes *Méthodes d'évaluation de la biomasse et de la minéralomasse du peuplement* et *L'accroissement en biomasse et minéralomasse du peuplement*. La mesure d'accroissement des branches du houppier donnera une meilleure évaluation du prélèvement de ce compartiment que la collecte au sol.

Tableau V. Immobilisation, restitution et prélèvement courants annuels du peuplement (données en $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

	MS	N	P	K	Ca	Mg	Mn	S	Fe	Al
Immobilisation courante ¹										
bois de tronc	6 063	3,6	0,3	2,4	3,6	0,8	0,8	0,4	0,06	0,06
écorce de tronc	170	0,8	0,1	0,4	1,6	0,2	0,2	0,1	0,02	0,02
bois de branches ²	2 820	26,0	2,1	3,8	8,9	1,1	1,75	2,5	0,93	1,3
Restitution courante										
litière bois ³	1 700	17,2	1,5	2,7	6,4	0,9	2,0	1,5	0,6	0,9
litière aiguilles	2 300	26,1	2,4	4,2	8,8	1,4	3,6	2	0,7	1,2
récréation		0	0	12,8	1,2	0,9	1,7	0	0	0
absorption directe ⁴		13,7								
total prélèvement ⁵		70,2	4,9	23,6	24,1	4,4	8,1	5,0	1,7	2,6

¹ Immobilisation courante = accroissement actuel x concentration stabilisée. ² immobilisation dans les bois de branches = MS Accroissement houppier branches x (c) du bois de la litière. ³ Bois de branche effectivement mesuré dans les bacs à litière. ⁴ Absorption directe par le feuillage, d'ammonium d'origine atmosphérique. ⁵ Prélèvement = immobilisation / bois de branche + litière aiguille + récréation + absorption directe.

Ce peuplement d'épicéa prélève annuellement, à ce stade de développement, 70,2 kg de N, 4,9 kg de P, 23,6 kg de K, 24,1 kg de Ca, 4,4 kg de Mg et 8,1 kg de Mn.

Cole (1986) dans sa compilation des données du PBI, obtient des valeurs moyennes de 39 kg de N, 5 kg de P, 25 kg de K, 35 kg de Ca et 6 kg de Mg pour les peuplements de conifères. Les divergences les plus fortes se situent au niveau de N et de Ca.

Il est intéressant de comparer les résultats de la pessière de Gemaingoutte à ceux obtenus dans d'autres peuplements vosgiens : à Aubure dans une pessière de 85 ans de relative bonne venue mais présentant des signes de dépérissement (Le Goaster *et al*, 1991), et au Col du Bonhomme dans une pessière de 75 ans, mal venante et fortement dépérisante (tableau VII). Les résultats montrent que pour ces 3 sites, on a une relation peu nette entre productivité, état sanitaire et incorporation d'éléments minéraux, jugée soit par le prélèvement soit par l'immobilisation. Le peuplement de Gemaingoutte le plus productif prélève et immobilise le plus d'éléments minéraux, mais le peuplement du Col du Bonhomme prélève et immobilise plus que celui d'Aubure pourtant plus productif. Cette observation est souvent faite pour les peuplements carencés.

Le calcul d'un facteur d'efficacité des éléments minéraux pour la production de biomasse (simple rapport biomasse produite/prélèvement ou immobilisation), montre que :

- si on considère le prélèvement : l'efficacité est liée positivement à la productivité pour N, P, K et Ca. Pour Mg la hiérarchie est moins nette avec la meilleure efficacité pour le peuplement d'Aubure, et peu de différence entre les peuplements extrêmes du col du bonhomme et de Gemaingoutte;
- si on considère l'immobilisation : on n'observe pas de relation entre productivité

et efficacité. Le peuplement de Gemaingoutte se révèle avoir une efficacité voisine de celui du Col du Bonhomme pourtant très mal venant, le peuplement d'Aubure se révèle être le plus efficace.

Un calcul élémentaire permet de chiffrer la participation des transferts issus des aiguilles à l'alimentation du peuplement. On dispose à la fois de la production annuelle d'aiguilles et de leur minéralomasse, ainsi que des litières d'aiguilles, dont on a considéré que la biomasse équivalente était de 90% de celle des aiguilles vertes et la composition, celle observée pour les litières d'aiguilles. La récréation d'éléments (lessivage d'éléments par échange d'ions avec les éléments en solution dans la pluie) contribue également à l'appauvrissement des jeunes aiguilles et doit être prise en compte dans le calcul; nous avons considéré que la récréation provenait pour un tiers des jeunes aiguilles. On obtient en valeur absolue 19,4; 3,8; 8,7; et 2 kg.ha⁻¹. an⁻¹ respectivement pour N, P K et Mg transférés des aiguilles jeunes vers les organes de stockage, et qui seront réutilisés pour la croissance future. Ces quantités représentent 38, 57, 46 et 54%, respectivement pour N, P, K et Mg, de la minéralomasse des aiguilles de l'année. Le Ca au contraire tend à s'accumuler dans les aiguilles sénescents et se trouve donc recyclé de façon plus importante par voie biologique que par voie biochimique dans le vocabulaire de Switzer *et al* (1968). Ce résultat est conforme à ce qui a pu être observé par ailleurs pour l'épicéa (Dambrine *et al*, 1991) et sur d'autres essences forestières (Bringmark, 1977; Ranger, 1981).

Relation entre minéralomasse et stock du sol (tableau VI)

Les cas les plus démonstratifs sont ceux du Ca et du Mg voire du K de la minéralomasse (sur pied + exportée en éclaircie), puisqu'ils représentent respectivement

Tableau VI. Comparaison du prélèvement et des réserves du sol (données en kg.ha⁻¹.an⁻¹).

	N	P	K	Ca	Mg
Prélèvement courant annuel du peuplement	70,2	4,9	23,6	24,1	4,4
Immobilisation moyenne annuelle (éclaircies comprises)	8,8	1,3	4,5	8,6	1,7
Immobilisation totale (éclaircies comprises)	748	112	385	732	146
Litière (éléments totaux)	918	86	218	210	16
Sol minéral (90 cm)*	6 297	433	400	480	160
Total éléments disponibles	7 215	519	618	690	176
Réserve d'éléments totaux de la terre fine	7 215	9 900	225 000	11 300	46 200
Réserve d'éléments totaux des cailloux	0	4 800	197 000	7 800	22 500
(Immobilisation totale/réserves disponibles) x 100	10,4	21,6	62,2	106,0	83,0
(Prélèvements/réserves disponibles) x 100	1,0	0,9	3,8	3,5	2,5

* (N total, P assimilable et cations échangeables).

Tableau VII. Comparaison de l'efficacité des éléments minéraux de quelques pessières vosgiennes.

Site	Age (années)	Accroissement courant annuel (m ³)		N	P	K	Ca	Mg
Gemaingoutte	85	13	Prélèvement ¹	70,2	4,9	23,6	24,1	4,4
			efficacité ²	0,19	2,65	0,55	0,54	2,95
Aubure	85	8	Prélèvement ¹	40,0	3,5	15,0	18,0	1,5
			efficacité ²	0,20	2,29	0,53	0,44	5,33
Le Bonhomme	70	5	Prélèvement ¹	53,0	4,1	28,8	15,0	2,1
			efficacité ²	0,09	1,22	0,17	0,33	2,38
Gemaingoutte	85	13	Immobilisation ¹	8,8	1,3	4,5	8,6	1,7
			efficacité ²	1,48	10,00	2,89	1,51	7,65
Aubure	85	8	Immobilisation ¹	4,0	0,2	2,0	4,5	0,5
			efficacité ²	2,00	34,78	4,00	1,78	16,00
Le Bonhomme	70	5	Immobilisation ¹	5,0	0,6	3,3	3,3	0,7
			efficacité ²	1,00	8,33	1,52	1,52	7,14

¹ Données en kg .ha⁻¹.an⁻¹. ² Rapport entre prélèvement ou immobilisation et accroissement.

106, 83 et 62% du Ca, Mg et K disponible du sol. Le phosphore de la minéralomasse ne représente quant à lui que 22% du P sol.

Si on tient compte de l'importance du stock d'éléments de la litière, provenant entièrement d'un recyclage biologique, il est clair que pour les cations majeurs (K,

Ca et Mg), la fertilité actuelle de l'écosystème, est strictement inféodée à un processus dynamique : d'une part la minéralisation des litières, mais surtout, d'autre part le flux d'altération à partir, ici, des éléments inaltérés de la terre fine.

La masse de cailloux représente de plus dans ce sol un réservoir important d'éléments nutritifs, approximativement égal à celui de la terre fine.

Sans mesure indépendante de ce flux, on ne peut établir la pérennité du système.

La quantité d'éléments disponibles dans le sol est 105 fois supérieure au prélèvement pour P, 25 fois supérieure au prélèvement pour K, Ca et 40 fois pour Mg. Ranger et Bonneau (1984), estimaient que ces chiffres étaient suffisants pour assurer un bon développement d'une plantation; c'est sans doute partiellement le cas pour le peuplement étudié, bien que l'analyse foliaire tende à indiquer une certaine limitation dans la disponibilité du K.

CONCLUSION

Le peuplement d'épicéa de première génération étudié montre sur un sol acide et aux réserves disponibles peu élevées, une production importante de $10,5 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ en moyenne si on ne considère que le peuplement sur pied, mais de près de $13 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ en moyenne si on prend en compte les éclaircies. L'état sanitaire de ce peuplement est parfait et son alimentation minérale est suboptimale; le prélèvement ne semble pas limité par les réserves disponibles actuelles.

L'étude complète du cycle biogéochimique des éléments, étudié depuis 3 ans dans cet écosystème, nous permettra d'effectuer un bilan entrée-sortie, et de vérifier les relations fourniture/demande en éléments nutritifs. Ces données seront présentées dans un prochain article. La crois-

sance du peuplement tend à démontrer que le flux d'altération est suffisant pour compenser les pertes totales de cet écosystème où les apports externes sont limités. On conçoit aisément, dans les écosystèmes traités extensivement, l'importance d'une mesure indépendante de ce flux d'altération qui détermine la résilience du système (Colman et Dethier, 1986; Zabowski, 1990).

Un point important du fonctionnement de cet écosystème réside dans le fait que l'on est en première génération forestière et qu'une partie de la fertilité du sol peut provenir des pratiques culturales antérieures. C'est un problème qui devrait faire l'objet de recherches spécifiques. L'observation directe ne pourra se faire que sur une deuxième génération, où l'on pourra vérifier si l'équilibre observé actuellement est, ou non, durable.

Cette étude confirme les grands principes de distribution qualitative et quantitative des éléments minéraux dans les peuplements forestiers. L'immobilisation est faible par rapport au prélèvement. Compte tenu de l'état de maturité du peuplement, l'immobilisation courante est faible par rapport à l'immobilisation moyenne, essentiellement en raison du fait que le houppier et le système racinaire sont considérés comme étant stables.

Le corollaire le plus évident de la distribution quantitative de minéralomasse entre les différents compartiments, est l'effet du taux de récolte de la biomasse produite sur l'exportation d'éléments nutritifs, et par là même, sur le maintien de la fertilité des sols et de leur potentiel de production, en particulier en sol pauvre (Kreutzer, 1976; Leaf, 1979).

La compilation en cours de réalisation, des données recueillies sur plusieurs peuplements d'épicéa en France et à l'étranger devrait permettre de tirer quelques grandes lois sur les exigences quantitatives de cette essence.

REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement la municipalité de la commune de Gemaingoutte qui nous a autorisés, sans aucune réticence, à nous installer dans sa forêt, ainsi que l'Office national des forêts, responsable de la gestion, pour sa collaboration.

RÉFÉRENCES

- Bonneau M (1988) *Le diagnostic foliaire*. RFF XL. N° spécial, 19-28
- Bonneau M, Souchier B (eds) (1979) *Pédologie II; Constituants et propriétés du sol*. Masson, 459 p
- Bringmark L (1977) A bioelement budget of an old Scots pine forest in central Sweden. In: *Nutrient cycle in tree stands*. Nordic symposium. *Silva Fenn*, 11 (3), 201-209
- Cole DW (1986) Nutrient cycling in world forests. In: *Forest site and productivity* (SP Gessel, ed) *For Sci*, 103-116
- Cole DW, Rapp M (1986) Elemental cycling in forest ecosystems. In: *Dynamic properties of forest ecosystems* (De Reichle, ed) 341-409
- Colman SM, Dethier DP (eds) (1986) Rates of chemical weathering of rocks and minerals. *Acad Press Inc*, 603 p
- Dambrine E, Le Goaster S, Ranger J (1991) Prélèvement racinaire et transferts internes d'éléments minéraux dans un peuplement d'épicéa commun : influence de l'âge du peuplement. *Acta Oecol* 12 (6), 791-808
- Decourt N (1973) Tables de production pour les forêts françaises. ENGREF, 1 (6) Vol, 49 p
- Dhôte JF (1990) Modèles de la dynamique des peuplements forestiers : articulation entre les niveaux de l'arbre et du peuplement. Application à la sylviculture des hêtraies. Thèse Univ C Bernard Lyon I. 1 Vol 256 p
- Duchaufour P, Bonneau M (1959) Une méthode nouvelle de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bull AFES* 4, 193-198
- Hameurt J (1967) Les terrains cristallins et cristallophylliens du versant occidental des vosges moyennes. *Mém Serv Carte Géol Als Lorr* 26, 402 p
- Kreutzer K (1976) Effect on growth in the next rotation of the harvesting of a larger part of the forest Biomass Symposium IUFRO. Hyvinkää (Finland) Vol 1 t 1, 78-91
- Leaf A Ed (1979) Proceedings of the symposium: "Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling". State University of NY. College of Environmental Sciences and Forestry. Syracuse NY 1 Vol 421 p
- Le Goaster S, Dambrine E, Ranger J (1991) Biomasses et minéralomasses de 3 peuplements d'épicéa commun âgés de 10, 30 et 85 ans. *Acta Oecol* 12 (6), 771-789
- Mehra OP, Jackson ML (1960) Iron oxyde removal from soils and clays by a dithionite-citrate system with sodium bicarbonate. *Clays and Clay minerals*, 7th Conf, Pergamon Press NY, 317-327
- Pardé J, Bouchon J (1988) *Dendrométrie*. 2^e Ed. ENGREF Nancy, 1 Vol 328 p
- Ranger J (1981) Étude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de *Pin laricio* de Corse dont l'un a été fertilisé à la plantation. *Ann Sci For* 38 (1), 127-158
- Ranger J, Bonneau M (1984) Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. Le cycle biologique en forêt. RFF, XXXVI 2, 93-111
- Switzer GL, Nelson LE (1972) Nutrient accumulation and cycling in Loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations ecosystems: the first twenty years. *Soil Sci Proc Vol* 36, 143-147
- Switzer GL, Nelson LE, Smith WH (1968) The mineral cycling in forest stands. In: *Forest Fertilisation*. Tennessee Valley Authority, 1-9
- Tamm CO (1922) Um best ämning ow de organiska Komponenterna i markens gelcomplex. *Medd Statens Skogsförsökanst* 19, 385-404
- Ulrich B (1973) Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. CR Congrès Paris 1973 IUFRO-FAO, 23-24
- Zabowski D (1990) Role of mineral weathering in long-term site productivity. In: *Impacts of intensive harvesting on forest site productivity*. New Zealand Forest Research Institute Bull n° 159, 55-71