

Distribution de P, K, Ca, Mg, Mn et Zn dans la tige des mélèzes européen et laricin

R Myre, C Camiré

Centre de recherche en biologie forestière, faculté de foresterie et de géomatique, université Laval, Sainte-Foy, Québec, Canada, G1K 7P4

(Reçu le 16 février 1993; accepté le 3 novembre 1993)

Résumé — Plusieurs études dendrochimiques rapportent des gradients de distribution des éléments nutritifs dans la tige des arbres. Des gradients croissants et décroissants et des concentrations constantes caractérisent ces modèles de distribution, qui sont spécifiques à chacun des éléments et fonction de l'espèce étudiée. L'étude, cerne par cerne, des éléments nutritifs dans la tige de mélèzes européen (*Larix decidua* Mill) et laricin [*Larix laricina* (Du Roi) K Koch] âgés de 18 ans a permis d'établir les modèles de distribution de P, K, Ca, Mg, Mn et Zn. Ces distributions sont semblables à celles rapportées pour les autres espèces, tant résineuses que feuillues. La zone externe du xylème présente les plus fortes concentrations en éléments mobiles (P et K) et les plus faibles concentrations en éléments très peu mobiles ou à mobilité intermédiaire (Ca, Mg et Mn). La zone interne du xylème présente des concentrations inverses à celles de la zone externe. Les concentrations de Zn sont similaires dans les 2 zones. L'écorce présente les concentrations les plus élevées pour tous les éléments. Les modifications dans les gradients de distribution du genre *Larix*, suite à des traitements sylvicoles ou à des perturbations environnementales, pourraient être comparées à l'aide des modèles obtenus dans cette étude.

mélèze / éléments nutritifs / gradients de distribution / tige

Summary — Distribution of P, K, Ca, Mg, Mn and Zn in the stem of European larch and tamarack. In tree stems gradients of nutrient distribution have been reported in many dendrochemistry studies. Most of the patterns of distribution are specific to the element and to the species and have been characterized by both increasing and decreasing gradients and by constant concentrations. A ring-by-ring study of nutrients in the stem of 18-yr-old European larch (*Larix decidua* Mill) and tamarack [*Larix laricina* (Du Roi) K Koch] enabled the establishment of distribution patterns for P, K, Ca, Mg, Mn and Zn. These distribution patterns were similar to those reported for other species, and the highest concentrations of all nutrients were observed in the bark. In the xylem, the concentrations of mobile nutrients (P and K) were highest and the concentrations of immobile nutrients or nutrients of intermediate mobility (Ca, Mg and Mn) were lowest in the external zone of the xylem while an opposite trend was found in the internal zone. Zinc concentrations were similar in both zones. Modification of the distribution patterns of nutrients in larch following silvicultural treatments or environmental perturbations might be assessed by using the nutrient distribution patterns obtained in this study as a basis of comparison.

larch / nutrients / distribution gradients / stem

INTRODUCTION

De l'aubier vers le bois de cœur l'ensemble des gradients de concentration des éléments minéraux observés dans la tige de l'arbre peuvent être regroupés selon 3 modèles : i) des gradients décroissants avec des valeurs maximales dans la partie externe du xylème (P et K) ; ii) des gradients croissants avec des valeurs maximales dans la partie interne du xylème (Ca) ; et iii) des concentrations constantes dans toutes les parties du xylème (Zn, Al et Cu). Lors de la formation du bois de cœur, certains éléments nutritifs seront redistribués dans les parties biologiquement actives du xylème tandis que d'autres s'accumuleront dans les parties internes de la tige. La quantité d'éléments redistribués et stockés varie en fonction des éléments impliqués, de l'espèce et de la station. La retranslocation des éléments serait moins importante dans les forêts tempérées que dans les forêts subtropicales (Hillis, 1987) et le gradient de concentration des cations dans la tige serait généralement plus important chez les gymnospermes que chez les angiospermes (Basham et Cowling, 1975). Cette redistribution des éléments pourrait fournir un avantage au niveau de la compétition et de la survie chez certaines espèces (Wardell et Hart, 1973).

La variation systématique de plusieurs éléments entre la partie externe et la partie interne du xylème a permis notamment : i) d'établir les limites entre la zone d'aubier et la zone de bois de cœur (Wright et Will, 1958 ; Wazny et Wazny, 1964 ; Galligan *et al*, 1965 ; Beadle et White, 1968 ; Hart, 1968 ; Turton et Keay, 1970 ; Fossum *et al*, 1972 ; Wardell et Hart, 1973 ; Clément et Janin, 1976 ; Kardell et Larsson, 1978 ; Giuffre et Litman, 1969 ; Lambert, 1981 ; Ranger, 1981 ; Nagj *et al*, 1987 ; Lövestam *et al*, 1990 ; Queirolo *et al*, 1990) ; ii) d'établir des corrélations entre les contaminations environnementales et la concentra-

tion des métaux lourds dans le xylème (Ault *et al*, 1970 ; Ward *et al*, 1974 ; Baes et Ragsdale, 1981 ; Robitaille, 1981 ; Arp et Manasc, 1988 ; Lukaszewski *et al*, 1988 ; Bondietti *et al*, 1989) ; iii) de servir de méthode d'appoint pour la prospection géobotanique (Cannon, 1971 ; Berry, 1985 ; Dunn, 1985) ; et iv) d'évaluer la contamination des eaux souterraines (Vroblesky et Yanosky, 1990).

À l'exception de quelques études, l'évaluation de la minéralomasse et des gradients de distribution des éléments s'appuie sur des échantillonnages qui se limitent généralement au prélèvement d'une barette ou d'un disque à une hauteur variant entre 1,2 et 1,6 m dans la tige. L'interprétation de ces résultats doit tenir compte non seulement du fait que l'évaluation de la minéralomasse est grandement influencée par le nombre d'échantillons (Comerford et Leaf, 1982) et la hauteur du prélèvement dans la tige (Clément et Janin, 1976), mais aussi que les concentrations en éléments varient selon l'âge chronologique et physiologique des tissus (Berry, 1985). Par exemple, la distribution de l'isotope ^{40}K est plutôt un reflet de processus physiologiques qu'un effet de temps (Brownridge, 1984).

Les différences de teinte et divers colorants ont permis de distinguer chez le mélèze une zone de cœur et une zone de bois d'aubier, laquelle est formée de 5 à 19 accroissements annuels (Hirai, 1951, 1952 ; Schober, 1953 ; Isebrands et Hunt, 1975 ; Yang *et al*, 1985). Bien que les études d'Ebermayer (1876) et de Maliondo *et al* (1990) aient déjà évalué les contenus en éléments nutritifs de la tige de mélèze, à l'aide d'échantillons composites ponctuels, aucune analyse dendrochimique n'a défini les modèles de répartition des éléments dans les accroissements annuels. La présente étude a donc pour objectif d'établir les gradients de distribution de P, K, Ca, Mg, Mn et Zn dans les différents accroissements annuels de la tige pour 2 espèces du genre *Larix*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les plantations

Deux plantations, l'une de mélèze européen et l'autre de mélèze laricin, âgées de 18 ans ont été sélectionnées à moins de 300 m de distance dans le sud-est du Québec, Canada (45°19' N, 71°06' O). À une altitude de 500 m, cette région reçoit annuellement 1 200 mm de précipitation. Les plantations ont été réalisées mécaniquement en juin 1973 sur d'anciennes terres cultivées, à une distance entre les plants variant de 2 et 3 m. Depuis la plantation, aucun traitement sylvicole n'a été appliqué. Dans chacune des plantations, une parcelle de 0,2 ha comprenant entre 70 et 85 arbres, a été délimitée. Un échantillonnage foliaire réalisé en 1990 (données non publiées) a montré que les concentrations des éléments des 2 plantations étaient similaires aux valeurs moyennes de mélèzes croissant sur des stations comparables.

La plantation de mélèze européen est située sur un podzol humo-ferrique orthique développé sur un épandage fluvio-glaciaire à texture sablo-limoneuse dans le solum et de gravier sableux dans l'horizon IIC. Le drainage est rapide et la topographie est sub-horizontale. La plantation de mélèze laricin est située sur un brunisol dystrique éluviié développé sur un till à texture limoneuse, moyennement à bien drainé (tableau I).

Échantillonnage et analyses chimiques

Dans chacune des plantations, 4 arbres représentatifs du diamètre moyen ont été retenus afin d'évaluer la distribution des éléments nutritifs dans la tige. Les arbres échantillonnés dans la plantation de mélèze européen avaient un diamètre moyen de 15,9 cm, une hauteur moyenne de 10,4 m et un volume de 8,4 dm³, tandis que ceux de la plantation de mélèze laricin avaient des valeurs respectives de 15,0 cm, 9,9 m et 7,9 dm³.

Environ 2 sem après la chute complète des aiguilles, soit entre le 15 et 18 novembre 1989, les tiges ont été abattues à l'aide d'une scie à chaîne. Afin d'évaluer la hauteur de l'échantillon, le diamètre à hauteur de poitrine (1,4 m) et le zéro ont été établis, ce dernier point se situant au point de contact entre le sol et le fût. Des disques de 3

à 4 cm d'épaisseur ont été prélevés à tous les 20 cm le long de la tige et placés immédiatement dans des sacs de plastique pré-identifiés. Un disque supplémentaire a été prélevé à une hauteur de 10 cm. Les disques ont été congelés la journée même de la récolte et par la suite découpés en forme de croix (fig 1).

L'écorce totale (toutes les parties extérieures au dernier accroissement annuel) a été séparée du bois à l'aide d'une lame chirurgicale tandis que les différents accroissements du bois ont été séparés à l'aide d'un ciseau à bois. Les 4 échantillons prélevés sur chacun des axes ont été poelés pour former l'échantillon représentatif de l'accroissement annuel ou de l'écorce. Tous les échantillons ont été conservés séparément pour chacun des disques. Ces échantillons ont ensuite été séchés à 70°C pendant 36 h et broyés à l'aide d'un broyeur Wiley, équipé de lames et d'un tamis de 2 mm en acier inoxydable. Chaque pousse annuelle est donc représentée par un ou plusieurs disques qui comprennent le même nombre d'accroissements annuels. Par exemple, si la croissance en hauteur est de 70 cm durant une année donnée, tous les accroissements annuels comprendront 3 échantillons prélevés à partir de 3 disques différents représentant la même pousse annuelle. Les déterminations chimiques ont été effectuées sur un échantillon composite formé à partir de ces échantillons. Les hauteurs moyennes de prélèvement des pousses annuelles sont présentées au tableau II.

Un gramme de matériel a été calciné dans un four à moufle (500°C, 5 h) et les cendres récupérées avec 10 mL HCl 2 M. La solution a été conservée dans des fioles de plastique jusqu'au dosage du P, K, Ca, Mg, Mn et Zn par spectrophotométrie d'émission atomique à plasma (Perkin Elmer Plasma Model 40). Chaque résultat est une moyenne de 2 lectures. Deux critères ont

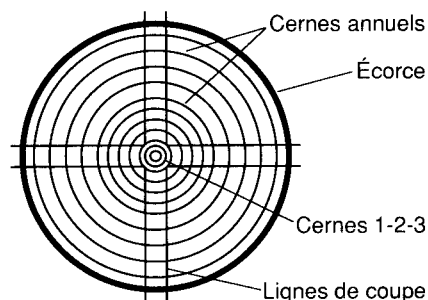


Fig 1. Diagramme des coupes d'un disque.

Tableau I. Propriétés physico-chimiques des différents horizons du podzol humo-ferrique orthique sous la plantation de mélèze européen et du brunisol dystrique éluvié sous la plantation du mélèze laricin.

Espèce	Horizon	Profondeur (cm)	pH		Sable	Limon	Argile	N (total) (%)	C (org) (%)	P (Bray II) (mg kg ⁻¹)	K	Ca	Mg	Mn	H = Al	CEC _E
			H ₂ O	CaCl ₂												
Mélèze européen	LF	2-0	4,5	4,2	-	-	-	1,32	33,4	-	3,18	48,2	10,3	4,07	11,3	74,2
	Ap	0-8	4,3	3,9	64	23	13	0,67	8,56	9,20	0,39	6,09	1,05	0,52	6,54	14,5
	Bf	8-21	4,6	4,3	75	14	11	0,15	3,64	6,90	0,02	0,38	0,03	0,01	3,20	3,77
	BC	21-32	5,1	4,6	77	13	10	0,07	1,26	15,0	0,01	0,20	0,01	0,00	1,68	2,05
	IIC	32+	5,1	4,7	89	4	7	0,03	0,46	24,2	0,01	0,09	0,01	0,01	1,07	1,90
Mélèze laricin	LF	2-0	4,1	3,9	-	-	-	1,86	39,6	-	3,54	49,9	9,86	3,11	16,0	80,9
	Ap	0-9	3,9	3,6	43	35	16	1,93	1,30	1,93	0,33	7,08	1,23	0,42	9,38	18,6
	Bm	9-15	4,8	4,3	46	31	24	0,23	4,45	6,30	0,02	1,12	0,06	0,00	4,25	5,59
	BC	15-23	5,0	4,5	47	42	22	0,13	2,76	6,20	0,02	0,51	0,03	0,00	2,81	3,49
	C	23+	5,0	4,6	36	35	19	0,07	1,35	13,2	0,03	0,41	0,02	0,00	1,89	2,31

La nomenclature est celle de la Commission canadienne de pédologie (Anonyme, 1987). Le pH a été déterminé à l'eau et au CaCl₂ 10 mM avec un rapport sol:solution de 1:10 pour les horizons LF et 1:2 pour les horizons minéraux. La texture a été déterminée par la méthode Bouyoucos. Le carbone organique a été déterminé par oxydation au dichromate de potassium. Les cations échangeables ont été extraits avec NH₄NO₃ 1 M (Siuanes *et al.*, 1984). L'acidité a été déterminée par titrage sur les extraits et les autres cations ont été dosés par ICP. La CEC effective (CEC_E) représente la somme de l'acidité et des autres cations.

Tableau II. Hauteurs moyennes (cm) des prélèvements des pousses annuelles (4 arbres par espèces).

Pousses annuelles	Européen	Laricin
1	0	0
2	27	36
3	50	80
4	82	132
5	127	200
6	182	282
7	235	360
8	305	422
9	390	497
10	482	550
11	570	600
12	645	667
13	725	740
14	797	797
15	852	847
16	912	902
17-18	998	962

été retenus pour le contrôle de la qualité : un coefficient de variation inférieur à 10% pour les échantillons et à 5% pour les standards, évalués à tous les 10 échantillons.

Les résultats sont rapportés aux figures 2 à 13 où l'ordonnée représente la pousse annuelle et l'abscisse les accroissements annuels ; ce triangle, représentant la tige, est composé de 152 données (points d'échantillonnage). Les accroissements annuels 1 à 3 et les pousses annuelles 17 et 18 sont formés d'une seule donnée vu l'insuffisance de matériel disponible pour l'analyse individuelle des échantillons. Les pousses annuelles 16, 17 et 18 incluent l'écorce.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

De l'aubier vers le bois de cœur, on observe 3 types de distribution des éléments nutritifs ; décroissant, croissant et constant. La première distribution, de type décroissant, comprend P et K (figs 2 à 5). Cette répartition s'accompagne d'une baisse importante des teneurs dans le douzième accroissement annuel à la base de la tige (pousses

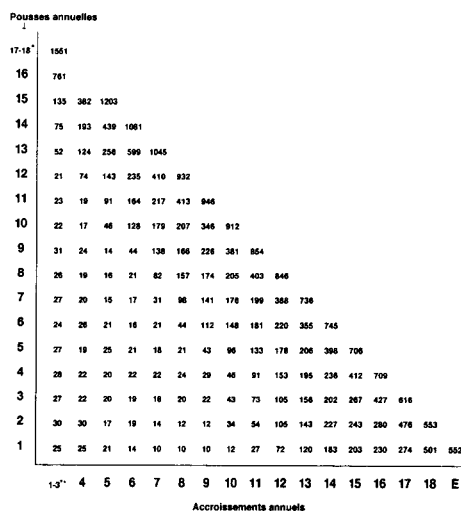


Fig 2. Gradient de distribution du phosphore (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze européen ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

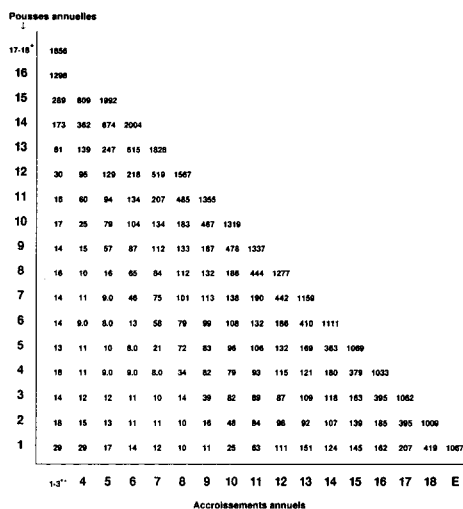


Fig 3. Gradient de distribution du phosphore (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze laricin ($n = 4$). 17-18* Les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123*** Les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

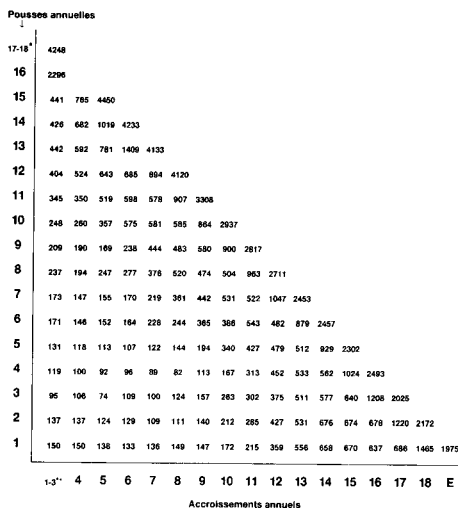


Fig 4. Gradient de distribution du potassium (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze européen ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon; 123*** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

annuelles 1). Ce gradient est similaire à celui proposé par Merrill et Cowling (1966) pour différentes espèces feuillues et résineuses : des teneurs maximales pour l'accroissement annuel courant, une élution graduelle (5 ou 6 accroissements annuels) et une stabilisation des concentrations pour les autres accroissements. L'accroissement annuel courant et l'écorce contiennent les concentrations les plus élevées du gradient. Des teneurs élevées dans l'accroissement annuel courant ont aussi été rapportées chez *Quercus robur* (Queirolo et al, 1990) et *Robinia pseudoacacia* (Hampp et Höll, 1974). Le gradient de distribution décroissant de P et de K pour les mélèzes européen et laricin est comparable à celui qui a été observé chez d'autres espèces dont les proportions sont plus importantes dans le bois d'aubier comparativement à celles du bois de cœur (tableau III). Les valeurs minimales du gradient de P chez le mélèze se comparent à celles obtenues chez les

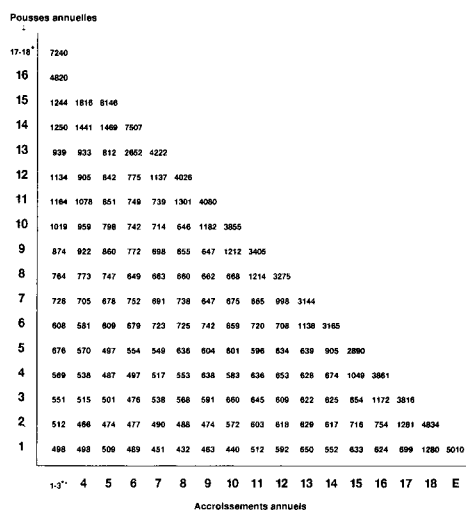


Fig 5. Gradient de distribution du potassium (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze laricin ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon; 123*** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

espèces des forêts subtropicales, ce qui ne confirme pas l'hypothèse de Hillis (1987) d'une retranslocation plus importante chez ces espèces comparativement à celles des forêts tempérées.

Certains éléments mobiles ou à mobilité variable sont retransloqués durant la sénescence d'un accroissement annuel. En termes d'économie des éléments (*Nutrient Use Efficiency*), ce mécanisme peut représenter une part importante du cycle interne des éléments nutritifs ou cycle biochimique. Baker et Attiwill (1985) estiment que chez *Eucalyptus* sp 15% du P utilisé provient des réserves internes de la tige. Dans notre étude, par exemple pour la 5^e pousse annuelle, les concentrations en P chutent de plus de 50% entre les accroissements annuels 10 et 9 chez le mélèze européen et entre les accroissements annuels 8 et 7 chez le mélèze laricin. Cette différence importante entre les teneurs en P a déjà

été utilisée pour délimiter les zones du bois d'aubier et de cœur chez *Picea rubens* (Bondiotti *et al*, 1990). On a d'ailleurs proposé P comme marqueur des parties biologiquement actives de l'arbre (Janin et Clément, 1972 ; Ranger, 1981 ; Maurer *et al*, 1986) ou des zones du xylème à haute activité métabolique (McClenahan *et al*, 1989).

La deuxième distribution, de type croissant, comprend Ca, Mg et Mn (figs 6 à 11). Elle correspond à des teneurs minimales relativement constantes dans les accroissements annuels dans lesquels les concentrations en P et K sont maximales et des teneurs croissantes dans les accroissements annuels où les concentrations en P et K sont minimales. Cette opposition dans les dynamiques entre P et ces cations chez le mélèze est similaire à celle rapportée chez *Populus trichocarpa* par Clément et Janin (1976). L'accroissement annuel courant et les accroissements annuels les plus internes du xylème contiennent les teneurs les plus

élevées en Ca, Mg et Mn. Cette zone interne inclut un nombre très limité de cellules vivantes et posséderait les teneurs en eau les plus basses (Hillis, 1987).

Le calcium est l'élément le plus représentatif de la distribution de type croissant. Selon Ferguson et Bollard (1976), le mouvement du Ca dans le xylème procède par échange plutôt que par diffusion (*mass flow*) et ne serait pas aussi libre que celui des autres éléments en raison des propriétés uniques d'adsorption de l'ion. Des facteurs autres que l'adsorption et la diffusion semblent aussi influencer le mouvement du Ca (Mengel et Kirkby, 1987). La translocation du Ca, ou le gradient croissant vers les zones internes de la tige, implique une augmentation des sites d'échange ou un gradient croissant de la capacité d'échange. Le xylème possède plusieurs des propriétés d'une colonne d'échange (Biddulph *et al*, 1961) et, à ce titre, l'arbre peut être considéré comme une colonne d'échange renouvelable (Bondiotti *et al*, 1989). Il y aurait

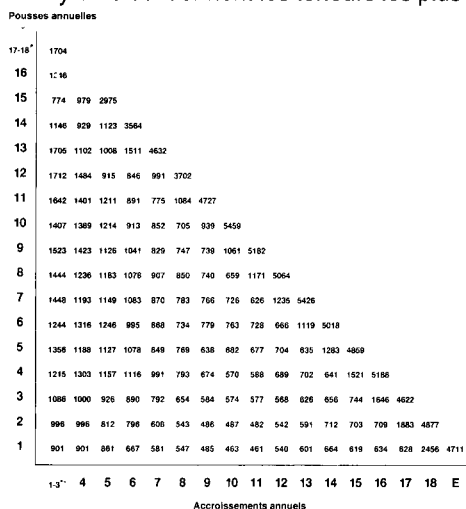


Fig 6. Gradient de distribution du calcium (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze européen ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123*** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

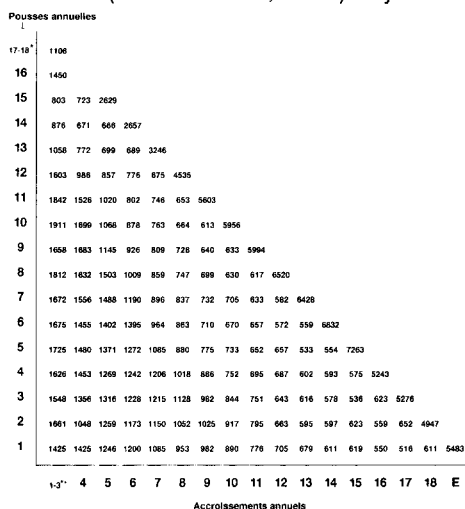


Fig 7. Gradient de distribution du calcium (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze laricin ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges formés d'un seul échantillon ; 123*** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

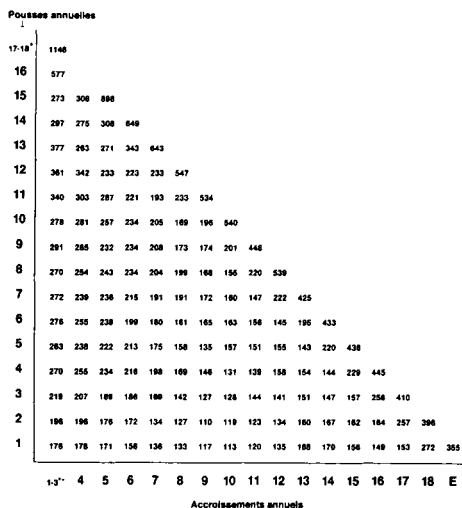


Fig 8. Gradient de distribution du magnésium (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze européen ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon; 123*** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

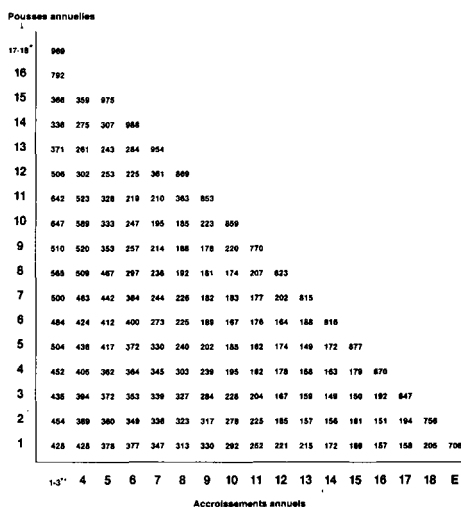


Fig 9. Gradient de distribution du magnésium (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze laricin ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123*** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

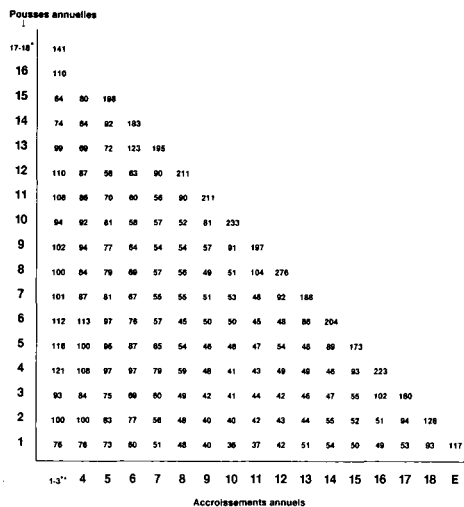


Fig 10. Gradient de distribution du manganèse (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze européen ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

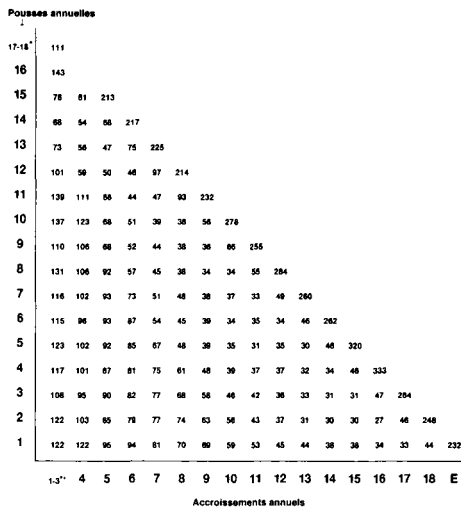


Fig 11. Gradient de distribution du manganèse (mg kg^{-1}) dans la tige du mélèze laricin ($n = 4$). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

donc une translocation de certains éléments vers les parties internes du xylème ou une accumulation lors de la transformation des matériaux, comme la dégradation de l'arabinogalactane, un polysaccharide typique du bois de cœur du mélèze. Les mécanismes responsables de cette accumulation graduelle dans les parties internes de la tige ne sont pas tous clairement établis et semblent discutables (Poliquin, communication personnelle).

La troisième distribution, de type constant, correspond à des teneurs relativement comparables dans tous les accroissements annuels, avec des teneurs maximales dans le cerne central (figs 12 et 13). Cependant la distribution de Zn chez le *Larix* se compare difficilement à celle rapportée pour d'autres espèces (tableau III). Le zinc semble s'accumuler dans le bois de cœur des feuillus tropicaux et décidus, tandis que les proportions de Zn dans l'aubier des conifères et des *Eucalyptus* sont plus élevées.

La distribution d'Al et Cu serait comprise dans ce type (données non présentées).

En plus de ces 3 types de distribution, le phosphore des 2 espèces et K, et Mg du mélèze européen, possèdent non seulement un gradient horizontal de distribution mais aussi un gradient de distribution vertical. Les basses concentrations au niveau du sol (pousse annuelle 1) croissent graduellement avec la hauteur pour atteindre des valeurs maximales dans les parties les plus hautes de la tige (pousses annuelles 14 à 18). Ces résultats sont similaires à ceux obtenus par Ranger (1981) chez *Pinus nigra* âgé de 18 ans et par Helmisaari et Siltala (1989) chez *Pinus sylvestris* âgé de 100 ans. Pour les 2 espèces de mélèze, les gradients horizontal et vertical de P délimitent bien une zone interne et une zone externe dans la tige. Toutefois, comparativement au mélèze laricin, le mélèze européen maintient une zone externe qui comprend un nombre plus restreint

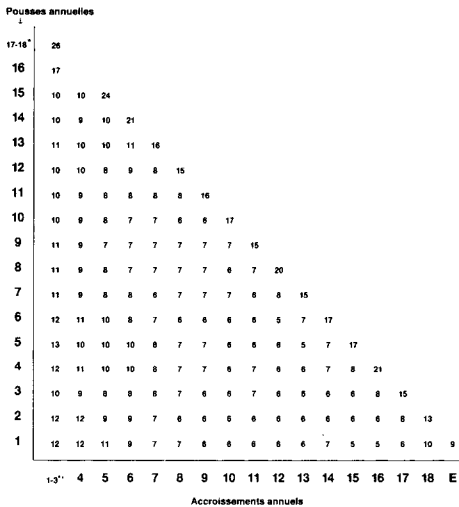


Fig 12. Gradient de distribution du zinc (mg kg⁻¹) dans la tige du mélèze européen (n = 4). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

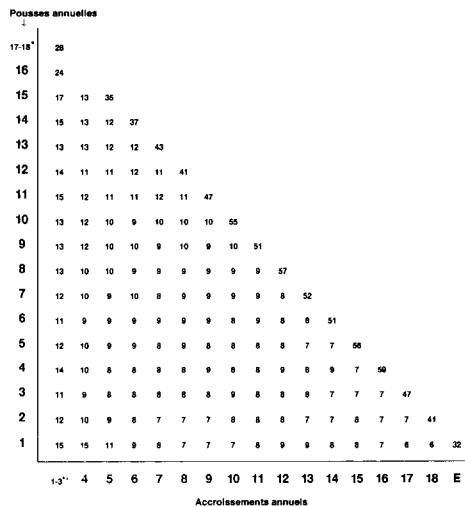


Fig 13. Gradient de distribution du zinc (mg kg⁻¹) dans la tige du mélèze laricin (n = 4). 17-18* les deux derniers âges sont formés d'un seul échantillon ; 123** les trois premiers accroissements sont formés d'un seul échantillon.

Tableau III. Proportion (%) des cas répertoriés où les teneurs en éléments sont plus élevées dans l'aubier que dans le bois de cœur.

	N	P	K	Ca	Mg	Mn	Zn	Références ^a
Eucalyptus	95 (21) ^b	99 (141)	99 (137)	81 (140)	85 (139)	92 (128)	70 (120)	1,2,3,11,12,15,16
Feuillus tropicaux et subtropicaux	75 (24)	83 (41)	70 (30)	34 (41)	42 (38)	65 (17)	29 (17)	3,8,11,12
Feuillus décidus	100 (5)	100 (7)	56 (9)	33 (9)	60 (10)	56 (9)	29 (7)	4,5,7,9,10,13,14
Conifères	56 (9)	100 (6)	100 (7)	56 (8)	60 (5)	80 (5)	66 (3)	6,7,13,14,16

^a 1 : Attiwill, 1980 ; 2 : Baker et Attiwill, 1985 ; 3 : Beadle et White, 1968 ; 4 : Berish et Ragsdale, 1985 ; 5 : Clément et Janin, 1976 ; 6 : Fossum *et al.*, 1972 ; 7 : Frelich *et al.*, 1989 ; 8 : Grubb et Edwards, 1982 ; 9 : Hart, 1968 ; 10 : Janin et Clément, 1972 ; 11 : Lambert, 1981 ; 12 : Lambert *et al.*, 1983 ; 13 : Merrill et Cowling, 1966 ; 14 : Tout *et al.*, 1977 ; 15 : Turner et Lambert, 1983 ; 16 : Wright et Will, 1958.

^b Nombre d'observation.

d'accroissements annuels caractérisés par des concentrations élevées en P et K. Le maintien d'une biomasse foliaire plus abondante et d'une croissance plus importante chez le mélèze européen pourrait être soutenu par une redistribution plus rapide de ces éléments dans les parties fonctionnelles de l'arbre. Bien que les 2 espèces croissent sur des sols différents, les concentrations en éléments des 2 espèces sont généralement relativement similaires, à l'exception de Mg et surtout K dont les valeurs sont supérieures chez le mélèze laricin. Pour les 2 espèces, les concentrations de l'écorce sont toujours plus élevées que les concentrations des accroissements annuels.

Clément et Janin (1976) ont défini chez *Populus trichocarpa* une zone charnière (transition) entre le bois d'aubier et le bois de cœur qui serait le site d'un flux ionique opposé entre P et les cations Ca, K, Mg, Mn et Zn. Chez le mélèze on observe aussi un changement rapide dans le gradient de distribution qui s'effectue à l'intérieur d'un seul accroissement annuel. Ce changement se produit entre les accroissements annuels 9 et 8 chez le mélèze européen et entre les accroissements annuels 8 et 7 chez le mélèze laricin. Cette zone pourrait donc correspondre à la zone de transition entre la zone externe et la zone interne du xylème lorsqu'elle serait définie par les changements dans les gradients de distribution des éléments nutritifs. Toutefois cette délimitation est subjective puisque d'autres fluctuations, tant horizontales que verticales, sont observées dans les gradients de distribution des éléments. De plus, selon le ou les éléments choisis, cette zone pourrait comporter un nombre plus important d'accroissements annuels. Par exemple, chez *Cedrus atlantica* et *Ulmus x hollandica*, la concentration en K diminue rapidement dans la zone externe, se stabilise pendant une quinzaine d'accroissements et finalement augmente dans la zone interne où elle se stabilise de nouveau (Tout *et al*, 1977).

CONCLUSION

L'analyse des accroissements annuels dans la tige des mélèzes européen et laricin a permis d'établir les modèles de distribution des éléments P, K, Ca, Mg, Mn et Zn spécifiques à chacune des espèces. Les résultats indiquent clairement qu'une évaluation à l'aide d'une seule barrette, par exemple à 1,1 m de hauteur, ne peut suffire à dresser un modèle représentatif de la distribution des éléments dans la tige du mélèze. Tenant compte de l'âge des plantations, d'autres études seraient nécessaires afin d'évaluer l'influence de l'âge sur le nombre d'accroissements annuels compris dans chacune des zones du xylème lors des différents stades de développement d'un peuplement. L'évaluation de la distribution des différents éléments devrait aussi être comparée à celle d'arbres croissant sur d'autres stations, dans des conditions environnementales très différentes, afin de connaître l'importance de ces facteurs sur les modèles de distribution des éléments et, ainsi, valider la normalité des distributions obtenues dans cette étude. Des travaux ultérieurs devraient permettre de mieux analyser la partie apicale et les premiers accroissements annuels. Il est en effet possible que le premier accroissement annuel, qui forme la zone centrale, affiche des concentrations plus élevées que les 2^e et 3^e accroissements annuels. La connaissance des modèles de distribution des éléments nutritifs dans la tige du genre *Larix* permettra d'évaluer avec plus d'exactitude les effets d'un traitement sylvicole, d'une perturbation de la station ou d'établir des corrélations avec les contaminations environnementales.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M Brazeau pour ses commentaires sur le manuscrit, S Boisclair, A Brousseau, N Mercier, R Mercier et N Ramsay pour leur col-

laboration lors des travaux en laboratoire et au terrain.

RÉFÉRENCES

- Anonyme (1987) Le système canadien de classification des sols. Publ 1646, Agric Canada, Ottawa, 2^e ed
- Attiwill PM (1980) Nutrient cycling in a *Eucalyptus obliqua* (L'Hérit) forest. IV. Nutrient uptake and nutrient return. *Aust J Bot* 28, 199-222
- Arp PA, Manasc J (1988) Red spruce stands downwind from a coal-burning power generator: Tree-ring analysis. *Can J For Res* 18, 251-264
- Ault WU, Senechal RG, Erlebach WE (1970) Isotopic composition as a natural tracer of lead in the environment. *Environ Sci Tech* 4, 305-313
- Baes CF III, Ragsdale HL (1981) Age-specific lead distribution in xylem rings of three tree genera in Atlanta, Georgia. *Environ Pollut Ser B* 2, 21-35
- Baker TG, Attiwill PM (1985) Above-ground nutrient distribution and cycling in *Pinus radiata* D Don and *Eucalyptus obliqua* L'Hérit forests in Southeastern Australia. *For Ecol Manage* 13, 41-52
- Basham HG, Cowling EB (1975) Distribution of essential elements in forest trees and their role in wood deterioration. *Mater Organ* 3, 155-165
- Beadle NCW, White GJ (1968) The mineral content of the trunks of some Australian woody plants. *Ecol Soc Aust Proc (Canberra)* 3, 55-60
- Berish CW, Ragsdale HL (1985) Chronological sequence of element concentrations in wood of *Carya* spp in the southern Appalachian Mountains. *Can J For Res* 15, 477-483
- Berry WL (1985) Plants factors influencing the use of plant analysis as a tool for biogeochemical prospecting. In: *Mineral Exploration: Biological Systems and Organic Matter* (D Carlisle, WL Berry, IR Kaplan, JR Watterson, éds). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 14-32
- Biddulph O, Nakayama FS, Cory R (1961) Transpiration stream and ascension of calcium. *Plant Physiol* 38, 610-614
- Bondietti EA, Baes CF III, McLaughlin SB (1989) Radial trends in cation ratios in tree rings as indicators of the impact of atmospheric deposition on forests. *Can J For Res* 19, 586-594
- Bondietti EA, Momoshima N, Shortle WC, Smith KT (1990) A historical perspective on divalent cation trends in red spruce stemwood and the hypothetical relationship to acidic deposition. *Can J For Res* 20, 1850-1858
- Brownridge JD (1984) The radial distribution of ¹³⁷CS and ⁴⁰K in tree stems. *J Plant Nutr* 7, 887-896
- Cannon HL (1971) The use of plant indicators in ground water surveys, geologic mapping, and mineral prospecting. *Taxon* 20, 227-256
- Clément A, Janin G (1976) Étude comparée de la répartition des principaux cations et du phosphore dans une tige de peuplier «Fritzi-Pauley». *Plant Soil* 45, 543-554
- Comerford NB, Leaf AL (1982) Forest tree nutrient content. Part II. Sampling for stem nutrient content. *For Sci* 3, 481-487
- Dunn CE (1985) Application of biogeochemical methods to mineral exploration in the boreal forests of central Canada. In: *Mineral Exploration: Biological Systems and Organic Matter* (D Carlisle, WL Berry, IR Kaplan, JR Watterson, éds). Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 134-149
- Ebermayer E (1876) *Die gesamte Lehre der Walstreue mit Rucksicht auf die Chemioche Statistik des Waldbaues*. Springer, Berlin
- Ferguson IB, Bollard EG (1976) The movement of calcium in woody stems. *Ann Bot* 40, 1057-1065
- Fossum T, Hartler N, Libert J (1972) The inorganic content of wood. *Svensk* 75, 305-309
- Frelich LE, Bockheim JG, Leide JE (1989) Historical trends in tree-ring growth and chemistry across an air-quality-gradient in Wisconsin. *Can J For Res* 19, 113-121
- Galligan WL, Stern H, Hohenschuch P (1965) Manganese distribution in wood by neutron activation analysis. *For Prod J* (mai) 185-189
- Giuffre GP, Litman R (1979) Comparison of elemental uptake by pine trees in varied environments. *J Environ Sci Health A* 14, 365-375
- Grubb PJ, Edwards PJ (1982) Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. III. The distribution of mineral elements in the above-ground material. *J Ecol* 70, 623-648

- Hampp R, Höll W (1974) Radial and axial gradients of lead concentration in bark and xylem of hardwoods. *Arc Env ContamToxic* 2, 143-151
- Hart JH (1968) Morphological and chemical differences between sapwood, discolored sapwood, and heartwood in black locust and osage orange. *For Sci* 24, 334-338
- Helmisaari HS, Siltala T (1989) Variation in nutrient concentrations of *Pinus sylvestris* stems. *Scand J For Res* 4, 443-451
- Hillis WE (1987) *Heartwood and Tree Exudates*. Springer-Verlag, Berlin
- Hirai S (1951) Study on the process of heartwood growth in the Japanese larch stem. *Trans 59th Meet Jpn For Soc*, 231-234
- Hirai S (1952) The early stage of the transformation of sapwood of Japanese larch into heartwood. *Res Bull Coll Exp For Hokkaido Univ* 15, 239-253
- Isebrands JG, Hunt CM (1975) Growth and wood properties of rapid-grown Japanese larch. *Wood Fiber* 7, 119-128
- Janin G, Clément A (1972) Mise en évidence de cristaux de carbonate de calcium dans le bois des peupliers. Conséquences sur la répartition des ions minéraux liée à la duraminisation. *Ann Sci For* 29, 67-105
- Kardell L, Larsson J (1978) Lead and cadmium in oak tree rings (*Quercus robur* L.). *Ambio* 7, 117-121
- Lambert MJ (1981) Inorganic constituents in wood and bark of New South Wales forest tree species. *Res Note No 45. For Comm New South Wales*
- Lambert MJ, Turner J, Kelly J (1983) Nutrient relationships of tree species in a New South Wales subtropical rain forest. *Aust For Res* 13, 91-102
- Lövestam G, Johansson EM, Pallon J (1990) Elemental micro patterns in tree rings – a feasibility study using scanning proton microprobe analysis. *Ambio* 19, 87-93
- Lukaszewski Z, Siwecki R, Opydo J, Zembrzusi W (1988) The effect of industrial pollution on zinc, cadmium and copper concentration in the xylem rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and in the soil. *Trees* 2, 1-6
- Maliondo SM, Mahendrapa MK, van Raalte GD (1990) Distribution of biomass and nutrients in some New Brunswick forest stands: Possible implications of whole-tree harvesting. *Inf Rep M-X-170E/F. For Canada, Maritimes Region, Fredericton*
- Maurer W, Hesse W, Brums J (1986) Ionen-chromatographische bestimmung anorganischer anionen und jahringen von fichtenstamm-scheiben. *Fresenius Z Anal Chem* 325, 73-82
- McClenahan JR, Vimmerstedt JP, Scherzer AJ (1989) Elemental concentrations in tree rings by PIXE: Statistical variability, mobility, and effects of altered soil chemistry. *Can J For Res* 19, 880-888
- Mengel K, Kirkby EA (1987) *Principles of Plant Nutrition*. Intern Pot Inst, Berne (4^e éd)
- Merrill W, Cowling EB (1966) Role of nitrogen in wood deterioration: amounts and distribution of nitrogen in tree stems. *Can J Bot* 44, 1555-1580
- Naji M, Injuk J, Valkovic V (1987) Trace element concentration variations in tree rings. *NuclInstrum Met Phys Res B-22*, 465-472
- Queirolo F, Valenta P, Stegen S, Breckle SW (1990) Heavy metal concentrations in oak wood growth rings from the Taunus (Federal Republic of Germany) and the Valdivia (Chile) regions. *Trees* 4, 81-87
- 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, 127-158
- Robitaille G (1981) Heavy-metal accumulation in the annual rings of balsam fir *Abies balsamea* (L) Mill. *Environ Pollut* 2, 193-202
- Schober R (1953) Japanese larch: An investigation of growth, yield and biology. *Schriften Forst Fak Univ Göttingen* 7/8
- Stuanes OA, Ogner G, Open M (1984) Ammonium nitrate as extractant for soil exchange cations, exchangeable acidity and aluminium. *Commun Soil Sci Plant Anal* 15, 773-778
- Tout RE, Gilbroy WB, Spyrou NM (1977) Neutron activation studies of trace elements in tree rings. *J Radioanal Chem* 37, 705-715
- Turner J, Lambert MJ (1983) Nutrient cycling within a 27-year-old *Eucalyptus grandis* plantation in New South Wales. *For Ecol Manage* 6, 155-168
- Turton AG, Keay J (1970) Distribution of bio-mass and major nutrients in a Maritime Pine plantation. *Aust For* 34, 39-48

- Vroblesky DA, Yanosky TM (1990) Use of tree-ring chemistry to document historical ground-water contamination events. *Ground-Water* 28, 677-684
- Ward NI, Brooks RR, Reeves RD (1974) Effect of lead from motor-vehicle exhausts on trees along a major thoroughfare in Palmerston North, New Zealand. *Environ Pollut* 6, 149-158
- Wardell JF, Hart JH (1973) Radial gradients of elements in white oak wood. *Wood Sci* 5, 298-303
- Wazny VH, Wazny J (1964) On the occurrence of trace elements in wood. *Holz als Heft und Werkstoff* 8, 299-304
- Wright TW, Will GM (1958) The nutrient content of Scots and Corsian pines growing on sand dunes. *Forestry* 31, 13-25
- Yang KC, Hazenberg G, Bradfield GE, Maze JR (1985) Vertical variation of sapwood thickness in *Pinus banksiana* Lamb and *Larix laricina* (Du Roi) K Koch. *Can J For Res* 15, 822-828