



**HAL**  
open science

# Etude de l'impact de quelques essences forestières sur le fonctionnement biogéochimique et la végétation de sols acides

Laurent Augusto

► **To cite this version:**

Laurent Augusto. Etude de l'impact de quelques essences forestières sur le fonctionnement biogéochimique et la végétation de sols acides. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Henri Poincaré (Nancy 1), 1999. Français. NNT: . tel-02842299

**HAL Id: tel-02842299**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02842299>**

Submitted on 7 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



**U.F.R. Sciences et Techniques  
de la Matière et des Procédés  
Formation doctorale Sciences de la Terre  
54 506 Vandoeuvre-les-Nancy**



**INRA, Centre de Nancy  
Unité Ecosystèmes Forestiers  
Equipe Cycles Biogéochimiques  
54 280 Champenoux**

## **Thèse**

présentée à

**l'Université Henri Poincaré, Nancy-I**

pour l'obtention du grade de

Docteur en Sciences de la Terre

par

Laurent AUGUSTO

**Etude de l'impact de quelques essences forestières  
sur le fonctionnement biogéochimique et la  
végétation de sols acides.**

Soutenue publiquement le 21 Décembre 1999 devant la Commission d'Examen :

MM.	J. BERTHELIN Directeur des Recherches au CNRS-CPB, Nancy	Président
	B. DELVAUX Professeur à l'Université Catholique de Louvain-la-Neuve	Rapporteur
M <sup>me</sup>	F. FORGEARD Maître de Conférences à l'Université de Rennes I	Examineur
MM.	M. JAUZEIN Professeur à l'Université de Nancy I	Examineur
	F. MACIAS Professeur à l'Université de Santiago de Compostela	Rapporteur
	J. RANGER Directeur des Recherches à l'INRA, Nancy	Examineur

*à mes parents*

## **petite note personnelle**

Ami lecteur, si tu viens ici pour vérifier que ton nom figure bien dans ce chapitre, saches que celui-ci n'est pas très long : ta recherche trouvera donc rapidement la réponse à ta légitime inquiétude. Je présente par avance mes excuses aux oubliés. Ceux qui me connaissent pardonneront mon étourderie quasi légendaire.

Je souhaite tout d'abord remercier les membres du jury. C'est là un geste tout naturel puisqu'ils ont du osculer cet indigeste pavé. Or, lire une thèse c'est parfois aussi passionnant que de parcourir un annuaire téléphonique serbocroate de A à Z. Je tiens donc à exprimer ma reconnaissance à Madame Françoise Forgeard et à Messieurs Jacques Berthelin, Bruno Delvaux, Felipe Macias, Michel Jauzein et Jacques Ranger. Ce dernier m'a hébergé chez lui pour échafauder un projet de thèse alors que je n'étais qu'un pauvre bidasse. Il a toujours été attentif à la progression de mon travail. Optimisme, pragmatisme et disponibilité ne sont pas ses moindres qualités. Merci Jacques.

Je remercie aussi chaleureusement mes autres codirecteurs, Jean-Luc Dupouey et Marie-Pierre Turpault. Ils ont su se montrer enthousiastes pour ce projet pluridisciplinaire. Je les remercie pour la rigueur avec laquelle ils m'ont conseillé dans les domaines de l'écologie végétale et de la minéralogie.

Merci aux techniciens qui m'ont le plus aidé : Pascal Bonnaud a fourni un travail considérable dans le conditionnement et l'analyse des vermiculites-test. Sans lui, cette étude aurait été bien plus modeste et je lui dois une fière chandelle. Merci aussi à Patrick Behr. Les six semaines de terrain passées en sa compagnie resteront un excellent souvenir malgré la pluie incessante, la voiture embourbée, les risques de foudroyage, les dobermans errants, les cassoulets en boite à répétition... Merci enfin à Dominique Gelhaye et Pascal Bonnaud qui ont fait progresser ma thèse de 350 mètres (de tranchées !!).

Merci à tous ceux qui, à un moment ou un autre, m'ont prodigué des conseils scientifiques, fourni une aide matérielle et technique, ou tout simplement humaine :

Daniel Bouchard ; Nathalie Bréda ; Mr Charnet ; Sylvie Cocard ; André Clément ; Corinne Dasen ; Michael Drexhage ; Erwin Dreyer ; Mr Frochot et ses collaborateurs ; Cyril Galley ; François Gérémia ; André Granier ; Pierre Gelhaye et Edith Guilley ; Gilberte Guinot ; François Lebourgeois ; Jean-Philippe Lemaire et l'équipe de la pépinière ; Gérard Lévy ; Francis Martin ; Mr Meyer ; Gilles Nourisson ; Danièle Perrin ; Patrick Pignot ; Jean-François Picard ; Michel Pitsch ; Michel Ravart ; Roger Schipfer ; Marie-Béatrice Triboulot.

Merci aux occupants plus ou moins permanents du deuxième étage pour leur aide :

Odile d'Argouges ; Vincent Badeau ; Nadège Barroy ; Séverine Bienaimé ; Marise Bitsch ; Maurice Bonneau ; Claude Bréchet ; Micheline Colin-Belgrand ; Jean-Marc Dussault ; Ahlame Ezzaïm ; Christophe Faret ; Jörg Fichter ; Louissette Gelhaye; José Genon ; Frédéric Gérard ; Gérald Goeltl ; Christian Hossann ; Daniel Humbert ; Isabelle James ; Marie Knipper ; Yves Lefèvre ; Jacqueline Marchand ; Renato Marques ; Quentin Ponette ; Séverine Richard ; Nathalie Schvester ; Natacha Teissier ; Pierre-André Wagner. Et plus particulièrement : Nicole Catania qui a prêté une oreille attentive à mes problèmes administratifs ; Marie-Lise Clausse et son fils Gauthier pour leur gentillesse ; l'étonnant et survitaminé Etienne Dambrine ; Serge Didier pour son aide technique et sa constante bonne humeur ; Aurélie Dupaquis qui m'a supporté avec sourire durant son stage ; Dominique Gelhaye qui a toujours été disponible pour fournir une aide ou du matériel (même si j'attends toujours le tamis de 4 mm !) ; Paulette Guilliem, toujours affectueuse avec les "gamins" ; Pierre Montpied pour le temps qu'il a consacré à m'expliquer les subtilités des statistiques ; Claude Nys, à la valeur humaine si appréciable ; Benoit Pollier toujours très compétent et disponible ; Christelle Utérano qui a partagé avec moi le décryptage d'anciennes expériences enfouies au fond d'une armoire blindée depuis quelques hivers.

Merci à vous qui avez contribué à faire de ces trois années une période forte en émotions :

Sébastien Allié, musicien irlandophile ; Mark Bakker et Magali Geay, grands spécialistes de la convivialité ; Cécile Barbaroux pour son abnégation à nous organiser des sorties en groupe ; Saïd Belkacem, toujours stoïque malgré l'animation qui régnait dans le bureau des stagiaires ; les espiègles Cécile Camy et Mélinda Gatineau ; Laetitia Farque qui aura été l'un des passagers les moins effrayés par ma conduite en moto ; Jean-Hugues Jussy qui a fortement contribué à l'entretien moral et physique du thésard que je suis par de nombreux repas et discussions footballistiques ; Waltraud Koerner pour son bon coeur et ses talents de cuisinière souabe ; Stéphanie Lebaube et Alex pour leur sollicitude ; Sandrine Miot pour ses nombreuses opérations de décompression après le boulôt ; Concha Moares pour ses cours de galicien-portugais ; "Titanne" ("petite Anne" Poszwa) aussi gentille que souvent en retard (elle est toujours en retard) ; Bernd Zeller et son "eXXellant" tempérament.

Je remercie aussi les propriétaires forestiers privés, le service de microanalyse de l'université de Nancy-I, les services administratifs de l'INRA, le CRPG, le CPB, l'ONF, les CRPF, l'ENGREF, et autres sigles cabalistiques... Enfin, signalons avec insistance les organismes qui m'ont permis de manger, de me loger et de me vêtir : le Ministère de l'Enseignement et de la Recherche et le Rectorat de Nancy-Metz qui ont financé ce travail de thèse.

Merci à celle pour qui j'ai plus que de l'affection et qui partage mon existence depuis quelques temps maintenant.

## **Avant-propos**

Ce document est constitué de deux grandes parties :

- La première partie se présente sous la forme d'un rapport en français. Il expose une synthèse bibliographique et les principaux résultats de la présente étude concernant l'effet des essences sur le milieu, ainsi que les points qui n'ont pas fait l'objet d'une publication.
- La seconde partie est composée des articles écrits en anglais à partir de ces travaux. Ils sont acceptés ou soumis à des revues scientifiques à comité de lecture.

La première partie et chacun des articles de la seconde partie peuvent se lire indépendamment. Ceci veut dire qu'il y a un nombre conséquent de redites entre les deux corps principaux du document.

Les tableaux les plus volumineux sont accessibles sur un support informatique. Pour obtenir ce support, veuillez contacter le laboratoire des Cycles Biogéochimiques (INRA-Nancy).

## TABLE DES MATIERES

### Première Partie

1. INTRODUCTION GENERALE .....	1
1.1. Evolution de la composition arborée de la forêt française .....	1
1.2. Conséquences des modifications de la composition arborée de la forêt .....	2
1.3. Objectifs de cette étude .....	3
1.4. Approche générale de cette étude.....	3
1.4.1. Une étude pluridisciplinaire.....	3
1.4.2. Une étude <i>in situ</i> .....	5
1.4.3. Des essences placées dans des conditions comparables.....	5
1.4.4. Une étude portant sur de nombreux sites .....	5
2. SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE.....	6
2.1. Rappels sur les flux d'éléments dans les écosystèmes forestiers.....	6
2.2. Impact des essences sur les flux d'éléments entrant et sortant de l'écosystème.....	7
2.2.1. Apports atmosphériques .....	7
2.2.2. Altération des minéraux du sol.....	8
2.2.3. Exportation par la récolte de la biomasse.....	9
2.2.4. Pertes par drainage .....	10
2.2.5. Bilan des flux.....	11
2.3. Impact des essences sur les flux internes d'éléments de l'écosystème.....	11
2.3.1. Prélèvements et retombées solides .....	11
2.3.2. Accumulation de matière organique et d'éléments.....	11
2.3.2.1 les litières.....	11
2.3.2.2 les sols.....	12
2.3.2.3 la nitrification.....	12
2.4. Impact des essences sur le régime hydrique et le microclimat forestier.....	13
2.4.1. Régime hydrique .....	13
2.4.2. Lumière arrivant au sol.....	14
2.4.3. Température et humidité de l'air.....	14
2.5. Impact des essences sur la structuration des sols .....	15
2.6. Impact des essences sur la biocénose forestière.....	15
2.6.1. Microflore du sol.....	15
2.6.2. Végétation et champignons macroscopiques .....	15
2.6.3. Faune .....	16
2.7. Impact des essences sur l'acidité des sols.....	17
3. MATERIEL ET METHODE.....	19
3.1. Essences forestières étudiées.....	19
3.2. Dispositif d'étude.....	19
3.3. Analyses de sol.....	20
3.4. Expérience quantitative sur l'altération d'un plagioclase-test.....	21
3.4.1. Principe de la méthode .....	21
3.4.2. Plagioclase-test.....	21

3.5. Expérience qualitative sur l'évolution de vermiculites-test.....	22
3.5.1. Principe de la méthode.....	22
3.5.2. Vermiculites-test.....	22
3.5.3. Caractérisation de la Vermiculite de Prayssac.....	23
3.5.4. Conditionnement et analyses des vermiculites-test.....	26
3.6. Etude des solutions capillaires des sols.....	27
3.7. Etude des caractéristiques dendrologiques, du microclimat lumineux et de la végétation accompagnatrice des peuplements.....	28
3.7.1. Caractéristiques dendrologiques et microclimat lumineux des peuplements.....	28
3.7.2. Etude de la végétation au sol.....	28
3.7.3. Etude du stock de graines du sol.....	29
3.8. Traitement des données.....	30
4. PRINCIPAUX RESULTATS.....	31
4.1. Sols.....	31
4.1.1. Epaisseur, rapport C/N et pH des litières.....	31
4.1.2. Rapport C/N et pH des horizons superficiels des sols.....	32
4.1.3. Teneurs en éléments échangeables et libres du sol.....	32
4.1.4. Remarque sur les phénomènes de complexation.....	33
4.2. Expérience quantitative d'altération du plagioclase-test.....	34
4.2.1. Observations et analyses semiquantitatives au MEB.....	34
4.2.2. Facteurs de variation des pertes de masse des plagioclases.....	34
4.2.3. Effets des essences sur les pertes de masse.....	35
4.2.4. Effets des essences sur les surfaces spécifiques.....	35
4.3. Expérience qualitative d'évolution des vermiculites-test.....	36
4.3.1. Facteurs de variation des résultats des vermiculites-test.....	36
4.3.2. Relations entre les variables.....	36
4.3.3. Effet du type de vermiculites et des essences sur les résultats.....	37
4.4. Solutions capillaires du sol.....	39
4.4.1. Impact des quantités de précipitations.....	39
4.4.2. Impact des essences.....	39
4.5. Végétation.....	40
4.5.1. Caractéristiques des peuplements.....	40
4.5.2. Impact des essences sur la végétation.....	40
4.5.3. Impact des essences sur le stock de graines.....	42
5. DISCUSSION.....	44
5.1. Analyse critique de l'approche utilisée.....	44
5.1.1. Limites des comparaisons entre essences.....	44
5.1.2. La méthode des minéraux-test.....	46
5.1.3. Dispositif d'étude de la végétation non arborée.....	48
5.1.4. Passé culturel des sols.....	49
5.1.5. Traitement statistique des données.....	49
5.2. Effet des essences sur les sols.....	51
5.3. Effet des essences sur la dissolution des plagioclases-test.....	53



5.4. Effet des essences sur l'évolution des vermiculites-test.....	53
5.4.1. Comparaison des deux vermiculites-test.....	53
5.4.2. Acidification des vermiculites.....	54
5.4.2. Hydroxylation et altération des vermiculites-test.....	54
5.5. Effet des essences sur les solutions du sol .....	56
5.5.1. Influence du flux des précipitations sur l'impact des essences .....	56
5.5.2. Effet des essences sur les solutions du sol .....	56
5.6. Effet des essences sur la végétation .....	58
5.6.1. Végétation au sol.....	58
5.6.2. Stocks de graines.....	60
5.7. Complémentarité des approches.....	61
5.8. Recommandations pour le choix d'une essence lors d'opérations de plantation.....	62
5.8.1. Critères primordiaux.....	63
5.8.2. Autres critères.....	65
5.8.3. Résilience d'un système et choix d'une essence .....	66
5.8.4. Mesures visant à soutenir le niveau de production.....	67
 6. CONCLUSIONS GENERALES .....	 69
6.1. Analyse critique de la méthodologie.....	70
6.2. Principales conclusions .....	70
6.3. Perspectives.....	70
 7. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	 72

## Deuxième Partie

**Article I** - Augusto, L., Turpault, M.P., Ranger, J.  
IMPACT OF FOREST TREE SPECIES ON FELDSPAR WEATHERING RATES.  
*Geoderma*, 96 : 215-237.

**Article II** - Augusto, L., Ranger, J., Turpault, M.P., Bonnaud, P.  
IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL MINERALS. An experimental approach: test-  
vermiculites. *European Journal of Soil Science* (sous presse)

**Article III** - Augusto, L., Ranger, J.  
IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL SOLUTIONS IN ACIDIC CONDITIONS.  
*Annals of Forest Sciences* (sous presse)

**Article IV** - Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J.  
EFFECTS OF TREE SPECIES SUBSTITUTION ON VEGETATION AND  
ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN TEMPERATE FORESTS. (soumis à *Annals of  
Forest Sciences*)

**Article V** - Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., Rapp, M.  
RELATIONSHIPS BETWEEN FOREST TREE SPECIES, STAND PRODUCTION  
AND STAND NUTRIENT AMOUNT. *Annals of Forest Sciences*, 57 : 313-324.

## **Première Partie**

## Liste des figures

- Figure 1.1 - Evolution des surfaces de quelques essences au sein de la forêt française
- Figure 2.1 - Les principaux flux d'éléments dans les écosystèmes forestiers
- Figure 3.1 - Localisation géographique des sites d'étude
- Figure 3.2 - Analyses de la Vermiculite de Prayssac à la microsonde
- Figure 3.3 - Comparaison de la composition des solutions de sol extraites à différents pF
- Figure 4.1 - Mise en évidence de précipitations et de zones altérées sur les minéraux-test
- Figure 4.2 - Effet de la durée d'incubation sur les pertes de masse des plagioclases-test
- Figure 4.3 - Effet de la durée d'incubation sur les taux de dissolution des plagioclases-test
- Figure 4.4 - Evolution moyenne des vermiculites-test
- Figure 4.5 - Relation entre la teneur en Al hydroxylé et la CEC des minéraux-test
- Figure 4.6 - Effets de l'essence et de la roche-mère sur les vermiculites-test
- Figure 4.7 - Relation entre le pH des solutions de sol et les quantités de précipitations des huit jours précédant le prélèvement
- Figure 4.8 - Effet des essences sur les solutions du sol de Haye
- Figure 4.9 - Analyse Factorielle des Correspondances de la végétation
- Figure 4.10 - Relation entre l'âge des peuplements et la densité de germination
- Figure 4.11 - Analyse Factorielle des Correspondances des stocks de graines
- Figure 5.1 - Relation entre la composition de la Vermiculite de Santa Olalla et la composition des solutions du sol
- Figure 5.2 - Intégration de la variabilité spatiale par le protocole de mise en place des minéraux-test
- Figure 5.3 - Effet des litières sur VSO après trois années d'incubation
- Figure 5.4 - Rôle de la CEC dans la neutralisation des flux de protons
- Figure 5.5 - Les systèmes tampons du sol en fonction du pH
- Figure 5.6 - Impact du type de récolte de biomasse sur les exportations d'éléments
- Figure 5.7 - La valeur de production et de conservation de divers types de forêts

## Liste des tableaux

- Tableau 2.1 - Concentration en sulfates des pluviollessivats sous quelques essences
- Tableau 2.2 - pH des pluviollessivats sous quelques essences
- Tableau 2.3 - Impact de l'essence forestière sur l'intensité de l'altération dans les sols
- Tableau 2.4 - Morphologie du système racinaire en fonction de l'essence
- Tableau 2.5 - Impact de l'essence sur les pertes d'éléments par drainage
- Tableau 2.6 - Quantités de retombées annuelles en fonction de l'essence
- Tableau 2.7 - Composition foliaire de quelques essences
- Tableau 2.8 - Quantité de litière au sol sous quelques essences
- Tableau 2.9 - Rapport C/N de litière au sol sous quelques essences
- Tableau 2.10 - Interception des précipitations par quelques essences
- Tableau 2.11 - Densité de vers de terre sous quelques essences
- Tableau 2.12 - pH du sol sous quelques essences
- Tableau 2.13 - pH du feuillage de quelques essences
- Tableau 3.1 - Caractéristiques géologiques et climatiques des sites d'étude
- Tableau 3.2 - Dispositif de l'étude
- Tableau 3.3 - Composition chimiques des phases du matériau feldspathique initial
- Tableau 3.4 - Exemple de calcul des valeurs relatives
- Tableau 4.1 - Effet des essences sur les litières et les sols
- Tableau 4.2 - Effet des essences sur la complexation de Al
- Tableau 4.3 - Effet du site sur la dissolution des plagioclases-test
- Tableau 4.4 - Effet des essences sur les plagioclases-test
- Tableau 4.5 - Effet des essences sur le taux de perte de masse des plagioclases-test
- Tableau 4.6 - Coefficients de corrélation entre quelques variables des vermiculites-test
- Tableau 4.7 - Coefficients de corrélation entre VP et VSO
- Tableau 4.8 - Effet du type de vermiculite et des essences sur les résultats des vermiculites-test
- Tableau 4.9 - Effet des essences sur la composition des solutions du sol de Haye
- Tableau 4.10 - Caractéristiques des peuplements
- Tableau 4.11 - Indices de biodiversité sous différentes essences
- Tableau 4.12 - Espèces caractéristiques de pessières ou de peuplements feuillus
- Tableau 4.13 - Indices d'Ellenberg moyens sous différentes essences
- Tableau 4.14 - Effet des essences sur le stock de graines
- Tableau 4.15 - Effet des essences sur la répartition de quelques espèces du stock de graines
- Tableau 5.1 - Synthèse de l'impact des essences
- Tableau 5.2 - Index d'aide à la détermination de la résilience d'un sol forestier
- Tableau 5.3 - Caractérisation de la résilience d'un site intermédiaire

## 1. INTRODUCTION GENERALE

Depuis plus d'un siècle, les plantations d'essences résineuses destinées à boiser des terres en friches ou à transformer des forêts feuillues peu productives ont constitué un phénomène d'importance en Europe. En France, la prise de conscience écologiste des années 1970 a conduit une partie de la population à dénoncer l'expansion de certaines essences résineuses, et notamment l'épicéa commun. Il était reproché à ces essences d'acidifier le milieu et de réduire la fertilité des sols. Dans ce contexte, il est apparu nécessaire d'étudier les effets des principales essences des forêts françaises sur les sols (Bonneau *et al.*, 1979). Après avoir exposé l'historique de ce phénomène, nous décrivons les approches utilisées lors de la présente étude.

### 1.1. Evolution de la composition arborée de la forêt française

Par le passé, l'action de l'homme a souvent été néfaste pour la forêt. Ainsi, si la forêt française occupait approximativement 40 Mha après la dernière glaciation (il y a environ 12000 ans ; de Monza, 1991), sa superficie n'était plus que de 8.5 Mha au milieu du 19<sup>ième</sup> siècle (Cinotti, 1996). Confrontés à un risque croissant de pénurie de bois, certains pays européens ont progressivement tenté d'inverser ce processus, notamment en rationalisant la gestion des écosystèmes forestiers et en incitant à la plantation des terres abandonnées par l'agriculture. Cette politique volontariste, conjuguée aux effets de la déprise agricole et de la substitution du bois par les énergies fossiles, a permis de faire remonter la superficie forestière (14.5 Mha en France en 1990 ; Cinotti, 1996). Toutefois, la mise en place de règles sylvicoles n'a pas été le seul moyen envisagé pour augmenter la production de bois. Ainsi, depuis plus d'un siècle, les gestionnaires de la forêt ont cherché à introduire des essences exotiques, ou à promouvoir certaines essences natives, plus productives et croissant plus rapidement. Ces essences ont été le plus souvent des espèces résineuses telles que le sapin Douglas, l'épicéa commun ou le pin sylvestre.

Les changements anthropiques de la composition arborée de la forêt ont probablement commencé bien avant le 19<sup>ième</sup> siècle. Toutefois, pour la période précédant les premières statistiques forestières (1878, Matthieu et 1912, Daubrée), il est tout juste possible de formuler des hypothèses à partir d'informations très fragmentaires<sup>1</sup> (Maury, 1867) ou en tenant compte de l'action indirecte des nécessités de l'économie de l'époque (Ningre et Doussot, 1993). A partir de 1878, il devient plus aisé de quantifier l'impact de la politique de reboisement sur la composition de la forêt française.

Bien que la statistique forestière de 1878 soit sujette à caution<sup>2</sup> (Rousseau, 1990), il apparaît tout de même que, entre cette date et la statistique de Daubrée (1912), la superficie forestière

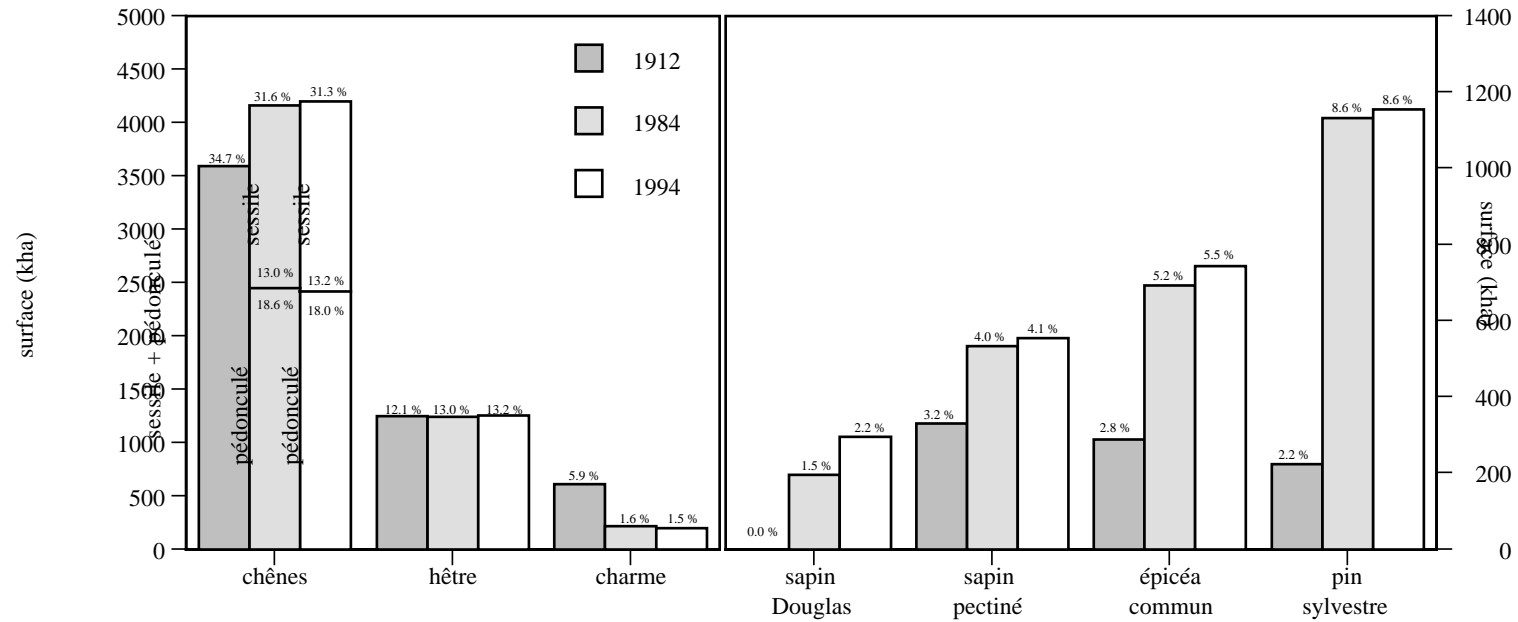
---

<sup>1</sup> A partir de textes anciens, d'arbres conservés dans des tourbières, de lieux-dits.

<sup>2</sup> Seule une partie de la forêt française a été parcourue en 1878.

**Figure 1.1 - Evolution des surfaces de quelques essences au sein de la forêt française**

(les pourcentages représentent la part de l'essence par rapport à la surface forestière totale à la date considérée)



chêne pédonculé : *Quercus robur*(L.)  
 chêne sessile : *Quercus petraea*(Matt.) Liebl.  
 hêtre : *Fagus sylvatica* (L.)  
 charme : *Carpinus betulus* (L.)

sapin Douglas : *Pseudotsuga menziesii* ((Mirb.) Franco)  
 sapin pectiné : *Abies alba* (Miller)  
 épicéa commun : *Picea abies* (Karsten.)  
 pin sylvestre : *Pinus sylvestris* (L.)

sources 1912 : Heitz (1901 et 1903) pour l'Alsace et la Moselle ; Daubrée (1912) pour le reste de la France métropolitaine.  
 sources 1984 et 1994 : I.F.N.

des essences résineuses soit passée de 24 % à 27 % de la superficie forestière totale<sup>3</sup>. Entre 1912 et 1984 des essences telles que l'épicéa commun ou le pin sylvestre sont abondamment plantées (figure 1.1), y compris dans des régions extérieures à leur aire naturelle de répartition. Certaines essences exotiques ont par ailleurs été fortement implantées pour leur productivité et leur vitesse de croissance exceptionnelles (*e.g.* le sapin Douglas). L'augmentation de la superficie des peuplements de conifères, notamment après 1950 sous l'impulsion du Fonds Forestier National, s'est faite au détriment de certaines essences feuillues telle que le charme, alors que des essences comme le chêne ou le hêtre ne subissent qu'une diminution relative. Ce phénomène continue de nos jours comme les statistiques de la période 1984-1994 le montrent (figure 1.1). Ainsi 25 % de la surface plantée en 1993 l'a été en épicéa commun ou en sapin Douglas (Ministère de l'Agriculture, 1996).

En moins d'un siècle la composition arborée de la forêt française a donc significativement changé<sup>4</sup> : l'importance de l'épicéa commun a plus que doublé et l'essence exotique qu'est le sapin Douglas constitue à présent plus de 2 % du total. Notons tout de même que la forêt française reste encore constituée en majorité par des peuplements feuillus (63 % selon l'Inventaire Forestier National) et que la situation est loin d'être aussi accentuée que dans certains pays d'Europe occidentale comme l'Écosse où près de 50 % de la surface boisée est occupée par une essence allochtone (épicéa de Sitka ; Locke, 1987).

## **1.2. Conséquences des modifications de la composition arborée de la forêt**

L'extension de la surface occupée par des essences résineuses, par ailleurs souvent en peuplements monospécifiques, a conduit le milieu scientifique à s'interroger sur l'impact de ce que certains mouvements non gouvernementaux ont appelé "l'enrésinement de la France" sur le milieu naturel<sup>5</sup>. Un nombre conséquent d'études ont été menées sur le sujet sans toutefois répondre à toutes les interrogations. De plus, de nombreux aspects du problème restent sujets à controverses (*e.g.* l'effet des essences résineuses sur la podzolisation) car les premières études comparaient souvent des essences situées sur des sols très différents ce qui a conduit à des conclusions erronées quant au sens écologique des résultats constatés (Morris et Miller, 1994 ; Binkley 1995). Dans le cadre des résolutions prises en faveur du "développement durable" de nos sociétés par la communauté internationale (Conférences d'Helsinki, 1972 et 1993, de Strasbourg, 1990, de Rio de Janeiro, 1992), il est légitime de chercher à répondre aux problèmes écologiques, économiques et paysagers soulevés par la modification de composition de la forêt. L'un de ces problèmes cruciaux pour la pérennité des écosystèmes

---

<sup>3</sup> Chiffres concernant les forêts soumises au régime forestier en France moins l'Alsace et la Moselle.

<sup>4</sup> Ponce *et al.* (1998) ont déterminé qu'au moins 11 placettes sur 102 du réseau RENECOFOR avaient fait l'objet de changements volontaires d'essences.

<sup>5</sup> Voir Moriniaux (1992 et 1996) pour une synthèse concernant les réactions suscitées par le changement de composition de la forêt française.

forestiers tempérés est de savoir si l'introduction de nouvelles essences peut mettre en péril la fertilité, *i.e.* la capacité des sols à produire de la biomasse.

### **1.3. Objectifs de cette étude**

Pour des raisons évidentes, les surfaces agricoles européennes ont historiquement occupé en priorité les sites les plus productifs et accessibles. Du même coup, les forêts ont été reléguées sur les terres les plus "pauvres" (Künstle, 1962 ; Koerner, 1999). Ainsi, 62 % des forêts françaises se trouvent sur des sols acides (pH < 5.5) et 38 % sur sols désaturés (taux de saturation en cations échangeables non acides < 50 % ; Badeau *et al.*, 1999).

C'est pourquoi les objectifs de ce travail sont :

- i) étudier l'effet des essences les plus répandues en Europe sur l'acidité et la disponibilité en éléments nutritifs majeurs des sols acides.
- ii) identifier les mécanismes qui sont à l'origine de l'effet des essences.
- iii) proposer quelques recommandations pour limiter les éventuels effets néfastes de certaines essences sur la qualité des sols.

### **1.4. Approche générale de cette étude**

#### **1.4.1. Une étude pluridisciplinaire**

Plusieurs méthodes ont été utilisées ici pour tenter de mettre en évidence l'effet des essences forestières sur la fertilité des sols. Les conclusions générales de cette étude seront basées sur la complémentarité des différentes approches. Ces approches sont les suivantes :

*- large collecte de l'information scientifique sur l'effet des essences.*

Le recueil des données de la littérature a fait l'objet d'une recherche approfondie. Le résultat de cette recherche a été présenté sous la forme d'un chapitre indépendant (voir le chapitre 2).

*- étude de la composition chimique des sols.*

L'influence des essences sur les sols a été étudiée par l'analyse de la composition chimique des profils pédologiques (voir aussi l'article V).



- *expérimentation quantitative in situ sur l'altération d'un feldspath de type plagioclase.*

Les minéraux du sol, en s'altérant, fournissent des éléments nutritifs à l'écosystème. Les minéraux contenant des éléments nutritifs constituent donc une réserve de fertilité pour les sols. Une expérience de longue durée a eu pour objet de quantifier la capacité des essences à altérer ce type de minéraux (voir aussi l'article I).

- *expérimentation qualitative sur l'évolution des vermiculites.*

Parmi les éléments nutritifs majeurs, une grande partie est absorbée par la végétation sous la forme de cations échangeables (*e.g.*  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$ ). La capacité d'un sol à échanger les cations (CEC = Capacité d'Echange Cationique) est donc un paramètre important de sa fertilité. La CEC d'un sol étant en partie originaire des phyllosilicates<sup>6</sup> du sol, une expérience de moyenne durée a cherché à mettre en évidence la capacité des essences à acidifier des phyllosilicates et à en modifier leur CEC (voir aussi l'article II).

- *étude des solutions capillaires de sols.*

Les relations entre les plantes et le sol, telles que l'absorption ou la restitution d'éléments nutritifs se font, pour une grande part, au niveau des solutions aqueuses contenues dans le sol, appelées "solutions du sol". Alors que les solutions gravitaires entraînent des composés ou des éléments vers les horizons profonds, les solutions capillaires constituent l'interface principale entre la végétation et le sol. Les solutions capillaires ont été prélevées et analysées durant une année afin d'étudier l'impact du type d'essence sur leur composition (voir aussi l'article III).

- *étude de la végétation accompagnatrice des essences.*

Pour qu'une espèce végétale soit présente sur une station, il faut que cette dernière réponde aux exigences autoécologiques de l'espèce (*e.g.* le pH, la disponibilité en azote, la luminosité). De manière réciproque, la présence d'une espèce sur un site fournit des indications quant aux conditions environnementales de ce site (Ellenberg *et al.*, 1992). La végétation herbacée sous différentes essences a donc été étudiée afin de déterminer l'impact de ces essences sur les conditions environnementales. Par ailleurs, la composition des stocks de graines des sols a été étudiée. Cette étude visait à évaluer la capacité des sols à reproduire une végétation typique d'une forêt feuillue en cas de retransformation du peuplement résineux en un peuplement feuillu (voir aussi l'article IV).

---

<sup>6</sup> Les vermiculites sont des phyllosilicates, c'est-à-dire des silicates en forme de feuillets. Notons que la CEC est également en bonne partie originaire de la matière organique du sol (*e.g.* Turpault *et al.*, 1996).

- *étude des exportations de fertilité liées aux récoltes de bois.*

En récoltant le bois des peuplements, le gestionnaire exporte une partie des éléments nutritifs, et donc de la fertilité, des écosystèmes forestiers. Une compilation de données de la littérature a eu pour objectif d'étudier les quantités d'éléments exportés en fonction de l'essence constituant le peuplement (voir l'article V).

#### 1.4.2. Une étude *in situ*

Les expériences au laboratoire permettent une bonne compréhension des phénomènes observés car elles se font en conditions contrôlées. Elles sont donc indispensables aux recherches sur les milieux naturels en tant que bases théoriques. Cependant, il est encore impossible de recréer au laboratoire des milieux aussi complexes que les écosystèmes forestiers. Il en résulte parfois une forte discordance de résultats entre les expériences en conditions contrôlées et les études *in situ* (e.g. Velbel, 1993). Afin d'étudier l'effet réel de chaque essence sur le milieu, ce travail a été effectué *in situ*.

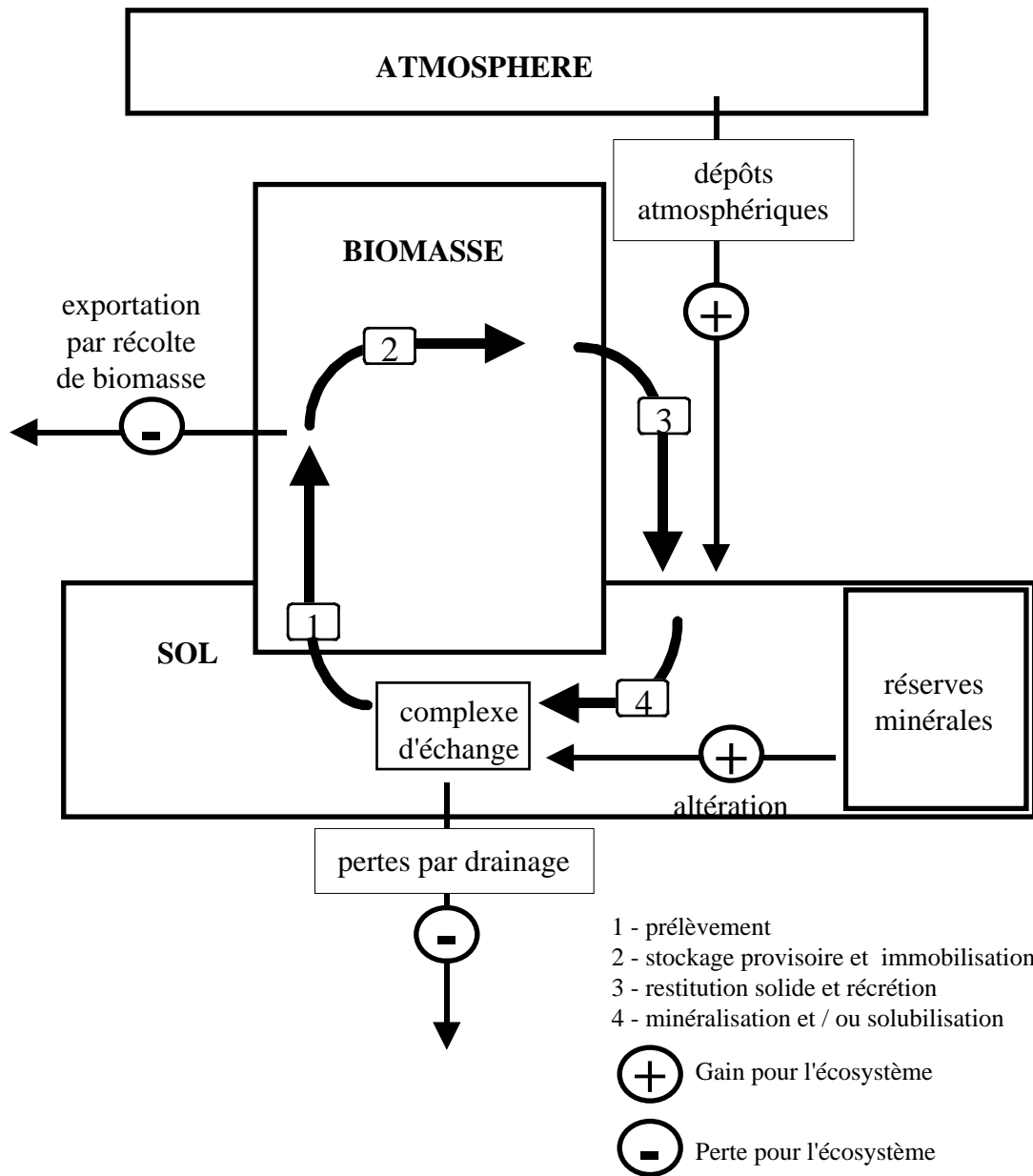
#### 1.4.3. Des essences placées dans des conditions comparables

Il est clair que deux sols quelconques, même occupés par la même essence, ont peu de chance d'avoir les mêmes caractéristiques physico-chimiques et biologiques. En effet, les caractéristiques géologiques, topographiques et climatiques de la région définissent une part importante des caractéristiques du sol (Dokuchaev, 1879 In Joffe, 1949). Aussi, il est difficile de comparer l'effet des essences sur les sols si les peuplements étudiés ne sont pas sur le même sol. C'est pourquoi les sites sélectionnés pour cette étude ont tous pour caractéristique d'avoir, sur le même sol, plusieurs peuplements d'essence différente.

#### 1.4.4. Une étude portant sur de nombreux sites

L'une des difficultés de la recherche forestière est que le nombre de sites étudiés est souvent rendu limité par des contraintes matérielles et techniques. Il est alors difficile d'extrapoler les résultats à d'autres secteurs géographiques. Ici, des méthodes expérimentales "légères" ont été choisies afin d'étudier un nombre conséquent de sites. Pour conserver tout de même une certaine homogénéité entre les sites, seuls les sites acides et non hydromorphes ont été sélectionnés.

**Figure 2.1** - Les principaux flux d'éléments dans les écosystèmes forestiers



## 2. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

### 2.1. Rappels sur les flux d'éléments dans les écosystèmes forestiers

La figure 2.1. schématise de façon succincte les principaux flux d'éléments au sein de l'écosystème forestier. Le concept de "cycle biogéochimique" des éléments nutritifs est lié au fait que ces éléments (*e.g.* K, Ca, Mg, Mn, N, P) sont dans un circuit entre le sol et l'arbre : l'élément est d'abord prélevé dans la solution du sol [1] et distribué dans tout l'arbre [2]. Puis, par des restitutions essentiellement solides [3], l'élément retourne dans le sol [4]. Toutefois, les écosystèmes forestiers ne fonctionnent pas totalement en circuit fermé. Quatre principaux flux d'entrée ou de sortie peuvent modifier la quantité d'élément de l'écosystème (*i.e.* l'ensemble "sol + biomasse" ; Duvigneaud, 1974 ; Bormann et Likens, 1979 ; Ranger et Turpault, 1999) :

**i)** les dépôts atmosphériques apportent à l'écosystème des quantités non négligeables d'éléments. Pour les sols oligotrophes, ces apports peuvent même être primordiaux au maintien du niveau de productivité de l'écosystème. Les apports atmosphériques peuvent être sous forme de dépôts humides (pluies et neiges), de dépôts occultes (brouillards et aérosols) ou de dépôts secs (particules et gaz). Leur origine peut être naturelle ou anthropique (*e.g.* des NO<sub>x</sub> sont produits par le trafic automobile et du SO<sub>2</sub> est produit par la combustion d'énergies fossiles). Dans ce dernier cas, les dépôts atmosphériques sont potentiellement acides car l'azote et le soufre arrivent souvent au sol sous la forme d'acides nitrique et sulfurique.

**ii)** l'altération des minéraux du sol permet la mise à disposition d'éléments qui étaient jusque là inaccessibles aux organismes de l'écosystème. La quantité de minéraux contenant des éléments nutritifs d'un sol dépend des caractéristiques du matériau parental du sol ("roche-mère") et constitue une ressource limitée non renouvelable (Ezzaïm, 1997 ; Fichter, 1997).

**iii)** lorsque des précipitations efficaces atteignent l'écosystème, la migration des eaux gravitaires<sup>7</sup> dans le sol draine en profondeur une partie des éléments solubles ou en suspension du sol. Ce flux de drainage peut aller vers des nappes ou des eaux de surface.

**iv)** dans les forêts exploitées par l'homme, une partie de la biomasse est périodiquement prélevée à l'écosystème. La biomasse contenant des éléments nutritifs, il s'agit d'une perte pour le système (Le Goaster *et al.*, 1991) qui participe à l'acidification du sol (Reuss et Johnson, 1986 ; Glatzel, 1991).

---

<sup>7</sup> Les eaux gravitaires sont les solutions qui s'écoulent vers la profondeur sous l'effet de la gravité. Les eaux capillaires sont les solutions qui se trouvent retenues dans des petits pores du sol par des forces de capillarité.

**Tableau 2.1 - Concentration en sulfates des pluviollessivats sous quelques essences**  
(les valeurs d'une même ligne concernent des peuplements placés dans les mêmes conditions)

Références	concentrations des pluviollessivats en SO <sub>4</sub> (en % par rapport à la concentration de la pluie)							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Balsberg-Påhlsson et Bergkvist, 1995	.	+ 114 %	.	.	+ 21 %	.	.	.
Bergvist et Folkesson, 1995	.	+ 110 %	.	.	+ 32 %	.	.	.
Bergvist et Folkesson, 1995	.	+ 203 %	.	.	+ 22 %	.	.	.
Brown et Iles, 1991	.	+ 362 %	+ 241 %	.	.	+ 59 %	.	.
Fernandez-Sanjurjo <i>et al.</i> , 1998a	.	.	+ 271 %	.	.	.	+ 179 %	.
Fichter <i>et al.</i> , 1998	.	+ 110 %	.	.	+ 7 %	.	.	.
Mayer et Ulrich, 1977	.	+ 208 %	.	.	+ 80 %	.	.	.
Miller et al., 1991	.	+ 58 %	+ 46 %	.	.	.	.	.
Nihlgard, 1970	.	+ 469 %	.	.	+ 79 %	.	.	.
Nordén, 1991	.	.	.	.	+ 64 %	.	+ 72 %	.
Nordén, 1991	.	.	.	.	+ 79 %	.	+ 110 %	.
Nordén, 1991	.	.	.	.	+ 71 %	.	+ 67 %	.
Ranger et Nys, 1994	.	+ 247 %	.	.	+ 81 %	.	.	.
Skeffington, 1983	.	.	+ 568 %	.	.	.	+ 157 %	+ 149 %
Ulrich, 1983	.	+ 271 %	.	.	+120 %	.	.	.
<b>moyenne</b>	.	<b>+ 215 %</b>	<b>+ 282 %</b>	.	<b>+ 60 %</b>	<b>+ 59 %</b>	<b>+ 117 %</b>	<b>+ 149 %</b>
erreur standard	.	40	108	.	10	.	25	.
n	0	10	4	0	11	1	4	1

Sapin = *Abies alba*  
Epicéa = *Picea abies*  
Pin = *Pinus sylvestris*  
Douglas = *Pseudotsuga menziesii*  
Hêtre = *Fagus sylvatica*  
Chêne s. = *Quercus petraea*  
Chêne p. = *Quercus robur*  
Bouleau = *Betula pendula*

**Tableau 2.2 - pH des pluviollessivats sous quelques essences**

Références	pH des pluviollessivats							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Balsberg-Påhlsson et Bergkvist, 1995	.	4.6	.	.	5.0	.	.	.
Brown et Iles, 1991	.	4.0	4.0	.	.	4.5	.	.
Bruckert <i>et al.</i> , 1971	.	.	4.5	.	6.2	.	.	.
Dambrine (com. pers.)	.	4.2	.	.	4.7	.	.	.
Nihlgard, 1970	.	4.5	.	.	5.7	.	.	.
Nys, 1987	.	4.4	.	.	.	3.9	.	.

Dans ce travail, le terme de "fertilité actuelle" sera réservé à la quantité d'éléments en circulation dans l'écosystème (*i.e.* éléments biodisponibles + éléments de la biomasse + éléments de la matière organique mobilisable du sol). Le terme de "réserves de fertilité" représente la quantité d'éléments non accessibles à très court terme (*i.e.* éléments des minéraux + éléments de la matière organique stable du sol). Dans un "écosystème à l'équilibre", la somme des flux de sortie est égale à la somme des flux d'entrée. Lorsque les pertes sont supérieures aux apports, l'écosystème est en déficit et la fertilité totale (*i.e.* fertilité actuelle + réserves de fertilité) diminue. La pérennité de l'écosystème n'est alors pas assurée si les réserves actuelles de fertilité représentent une faible part de la fertilité totale.

## **2.2. Impact des essences sur les flux d'éléments entrant et sortant de l'écosystème**

### **2.2.1. Apports atmosphériques**

Les caractères favorisant la capacité d'un arbre à capter les dépôts par "effet filtre" sont : la taille, l'indice foliaire (LAI = Leaf Area Index), la durée de feuillaison, la géométrie du houppier, la morphologie des feuilles ou des aiguilles et la position du peuplement par rapport à la lisière ou au relief. Les essences résineuses sont généralement plus grandes que les essences feuillues<sup>8</sup> (Vannière, 1984), ont un indice foliaire plus élevé (Bréda, 1999) et sont sempervirentes (sauf le mélèze). Il est donc logique de constater que les essences résineuses captent plus les éléments tel que le soufre (tableau 2.1)<sup>9</sup>. Les dépôts de sulfates atmosphériques sous l'Epicéa et le Pin sont 3 à 4 fois plus élevés que hors-couvert. Pour le Hêtre et les Chênes, les dépôts ne sont que de 1.5 à 2 fois plus élevés. Les pluviollessivats sous les essences résineuses sont généralement plus acides que ceux sous les essences feuillues (tableau 2.2)<sup>10</sup>. Toutefois, les phénomènes d'échanges d'ions ou de transformation au niveau du feuillage ne permettent pas d'établir une relation directe entre la quantité de dépôts atmosphériques et l'acidité des pluviollessivats.

Notons, que l'âge du peuplement est important dans la mesure où les variables telles que la hauteur ou l'indice foliaire du peuplement en dépendent. Ainsi, Hugues *et al.* (1994) et Marquès (1996) ont mis en évidence sur plusieurs chronoséquences que les dépôts atmosphériques augmentaient avec l'âge du peuplement.

---

<sup>8</sup> A âge et fertilité de sol équivalents.

<sup>9</sup> Pour des raisons de lisibilité, les essences citées ont été nommées de façon succincte (e.g. Epicéa = épicéa commun).

<sup>10</sup> Dietrich et Scheidegger (1996) observent que les lichens présents sur les écorces de résineux sont plus acidophiles que ceux sur les feuillus. Ceci laisse supposer que les écoulements de tronc sont plus acides pour la première catégorie.

**Tableau 2.3 - Impact de l'essence forestière sur l'intensité de l'altération dans les sols**

**tableau 2.3.a - méthode des bilans entrées-sorties**

Référence	Profondeur (cm)	Localisation	Roche-mère	Sol	Essences	Âge (ans)	K	Na	Ca	Mg
							kg.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup>			
Lelong <i>et al.</i> , 1990	bassin versant	Mont Lozère (France)	granite	podzol cambique	Epicéa	.	6.5	5.1	11.2	5.5
					Hêtre	.	3.6	3.8	2.7	2.4
					pelouse	.	2.8	4.3	7.3	2.7
Bergkvist et Folkeson, 1995	(0 - 50)	Munkarp (Suède)	moraine sableuse	podzol haplique	Epicéa	48	18.3	17.3	13.5	7.0
					Hêtre	100	7.5	13.2	2.4	2.2
Bergkvist et Folkeson, 1995	(0 - 50)	Nythem (Suède)	moraine sableuse	podzol haplique	Bouleau	30	5.1	3.9	9.9	2.1
					Epicéa	55	22.9	64.1	10.6	9.1
Fichter <i>et al.</i> , 1998 (#)	(0 - 120)	Vosges (France)	granite	cambisol distrique	Hêtre	90	6.6	15.3	3.9	1.9
					Bouleau	40	1.8	6.8	3.0	1.1
Fichter <i>et al.</i> , 1998 (#)	(0 - 120)	Vosges (France)	granite	cambisol distrique	Epicéa	85	8.7	0.5	5.1	0.9
					Hêtre	140	3.7	1.4	1.6	0.4

# les sols des deux peuplements étaient initialement légèrement différents.

**tableau 2.3.b - méthode des bilans isoquartz**

Référence	Profondeur (cm)	Localisation	Roche-Mère	Sol	Essences	K <sub>2</sub> O	Na <sub>2</sub> O	CaO	MgO	SiO <sub>2</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	MnO
						(en % de perte par rapport à l'horizon de référence)							
Sohet <i>et al.</i> , 1988	(0 - 20)	Ardennes (Belgique)	grès et schistes	cambisol dystrique	Epicéa	- 27.5	- 25.8	+ 6.8	- 60.3	- 8.2	- 24.0	- 35.9	- 37.5
					Hêtre	- 16.4	- 5.1	+ 14.6	- 35.6	- 5.6	- 16.8	- 26.0	- 6.1
Nys, 1981	(0 - 85)	Ardennes (France)	limons	cambisol dystrique	Epicéa	- 39.0	- 9.7	+ 26.3	- 31.9	.	- 34.0	- 17.8	+ 92.6
					Chêne s. (+ autres feuillus)	- 39.5	- 9.5	+ 108.7	- 20.0	.	- 34.6	- 27.5	+ 117.5

### 2.2.2. Altération des minéraux du sol

Peu d'études comparent l'effet des essences sur le flux d'altération. Il faut dire que le flux d'altération est difficile à mesurer *in situ* (Kolka *et al.*, 1996). Les méthodes les plus utilisées sont indirectes et s'appuient sur des hypothèses :

i) La méthode des bilans entrées-sorties sert à calculer l'altération en faisant les deux hypothèses suivantes :

- altération = (exportation de biomasse + drainage) - apports atmosphériques.
- l'écosystème est à l'équilibre.

ii) La méthode des bilans isoéléments calcule l'altération en considérant que les horizons profonds du sol n'ont pas été altérés et en prenant un élément ou un minéral comme invariant au sein des horizons altérés. Cette méthode, transposée de la géologie à la pédologie, nécessite de connaître la variation de volume occupé par le sol consécutive à l'altération, ce qui est obtenu par approximation (Brethes et Nys, 1975).

Il semble que l'épicéa favorise l'altération des minéraux du sol par rapport au hêtre (tableaux 2.3a et 2.3b). L'ordre de grandeur de la différence est variable selon l'auteur et l'élément considéré : entre 0 et 5 fois plus sous l'essence résineuse par rapport au feuillu, mais plus généralement 2 à 3 fois plus.

#### Quelques remarques sur la podzolisation :

L'étude de l'effet des essences sur la podzolisation<sup>11</sup> a été une source de nombreuses controverses. La question reste d'actualité même si quelques données de la littérature indiquent que la complexation de Al et Fe par des acides organiques est favorisée sous des essences comme l'épicéa commun, l'épicéa de Sitka et le mélèze d'Europe par rapport à des essences comme le hêtre d'Europe, le bouleau, le sapin Douglas et les chênes pédonculé et sessile (Sokolov, 1969 ; Grieve, 1978 ; Herbauts et de Buyl, 1981 ; Nielsen *et al.*, 1999 ; voir Crampton, 1982 pour une étude portant sur des essences américaines). Quoi qu'il en soit, la nature de la végétation, si elle peut accentuer la podzolisation, ne peut la provoquer à elle seule<sup>12</sup>.

---

<sup>11</sup> Les podzols sont des sols qui se caractérisent par la présence d'un horizon A<sub>2</sub> quartzueux et blanchi. Le phénomène de podzolisation est le résultat de la complexation de Al et Fe par des acides organiques suivie d'une migration vers l'horizon B où ces éléments vont précipiter. Seul le quartz est assez résistant pour subsister dans l'horizon A<sub>2</sub>, ce qui donne à cet horizon sa couleur claire.

<sup>12</sup> La podzolisation apparaît généralement sous climat froid avec de fortes précipitations sur des substrats pauvres en minéraux ferreux (*e.g.* Pedro, 1986 ; Dambrine *et al.*, 1989 ; Duchaufour, 1991).



**Tableau 2.4 - Morphologie du système racinaire en fonction de l'essence**  
(Drexhage, M., Danjon, F., Colin, F., com. pers.)

<b>classification<sup>#</sup></b> (selon Kostler <i>et al.</i> , 1968)	<b>types de racines</b>	<b>essences</b> (*)
système racinaire pivotant	pivot central ; racines horizontales	Sapin Pin
système racinaire traçant	racines horizontales ; pivots secondaires	Epicéa Frêne Tremble
système racinaire en coeur	racines horizontales, obliques et verticales	Douglas Mélèze Bouleau Tilleul Charme
système racinaire mixte en coeur-traçant	mixte	Hêtre Erable
système racinaire mixte traçant-en coeur	mixte	Chêne

(\*) toutes les essences ont un système racinaire pivotant durant leur stade juvénile.

(#) en conditions de sol non contraignantes.

### 2.2.3. Exportation par la récolte de la biomasse

D'une manière générale, la littérature indique que la quantité d'éléments minéraux contenue dans les tissus aériens est plus élevée pour les essences feuillues que pour les essences résineuses (Denayer de Smet et Duvigeaud, 1972 ; Kreutzer, 1976 ; Cole et Rapp, 1980 ; Perala et Alban, 1982 ; Wilson et Grigal, 1995). Il existe des différences entre les espèces d'un même groupe. Par exemple, les concentrations en éléments des tissus aériens du Sapin sont supérieures à celles de l'Epicéa (Eriksson et Rosén, 1994).

Concernant l'impact des essences, il est important de souligner qu'elles ne conditionnent pas à elles seules la quantité d'éléments perdus par l'écosystème lors des exportations. En effet, c'est avant tout le type et la fréquence des exportations qui établissent le niveau d'exportation :

i) âge du peuplement lors de la récolte : plus les peuplements sont jeunes et plus leurs tissus sont, en moyenne, concentrés en éléments. Ainsi, le raccourcissement du temps de révolution conduit à une forte augmentation de la quantité d'éléments exportés (Switzer *et al.*, 1973 ; Krappenbauer et Butchleiner, 1981 ; Ranger *et al.*, 1995).

ii) sélectivité de la récolte : Les branches et le feuillage sont beaucoup plus concentrés que le tronc. C'est pourquoi l'exportation de l'arbre entier provoque une perte d'éléments (Kreutzer, 1976 ; Fahey *et al.*, 1991 ; Gower et Son, 1992 ; Yanai, 1998) et une acidification du sol (Olsson *et al.*, 1996) qui sont très supérieures à celles liées à l'exportation du tronc seul. De même, l'exportation du tronc sans son écorce diminue encore les pertes (Kreutzer, 1976 ; Ranger *et al.*, 1997).

Ainsi, il n'est pas possible d'établir une hiérarchie des essences par rapport à leur impact sur les pertes d'éléments de l'écosystème lors des exportations de biomasse. A biomasse égale, les essences feuillues contiennent plus d'éléments que les essences résineuses, mais ces dernières produisent plus de biomasse (Vannière, 1984) et leurs temps de révolution est plus court. Seule une étude au cas par cas est à même de déterminer l'effet d'une exportation de biomasse sur la fertilité de l'écosystème.

Par contre, les arbres produisent naturellement de l'acidité sous la forme de protons lors des prélèvements d'éléments nécessaire à leur croissance. En effet, les arbres prélèvent plus de cations que d'anions (Gijsman, 1990) et des protons sont excrétés ce qui permet à l'équilibre ionique d'être maintenu. Des essences comme l'Epicéa produisant plus de biomasse que des essences comme le Hêtre, elles acidifient plus le milieu (Matzner et Ulrich, 1983).

**Tableau 2.5 - Impact de l'essence sur les pertes d'éléments par drainage**

Référence	Profondeur de drainage	Essences	K	Na	Ca	Mg	N	S
(kg.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )								
Lelong <i>et al.</i> , 1990	exutoire	Epicéa	3.8	15.5	17.0	6.6	0.7	15.5
		Hêtre	2.7	13.4	9.3	3.6	0.2	10.9
		pelouse	4.1	15.8	17.1	4.6	0.9	12.3
Bergkvist et Folkesson, 1995	50 cm	Epicéa	5.4	48.4	11.0	6.6	12.0	41.1
		Hêtre	2.0	36.5	2.6	2.8	1.2	24.0
		Bouleau	2.1	21.2	10.3	2.8	8.9	18.3
Bergkvist et Folkesson, 1995	50 cm	Epicéa	5.6	102.0	9.1	9.8	10.1	63.2
		Hêtre	4.4	33.4	3.7	3.4	2.7	19.1
		Bouleau	2.1	30.6	5.7	2.9	3.4	16.7
Fichter <i>et al.</i> , 1998	120 cm	Epicéa	11.0	8.8	11.5	2.3	22.4	19.4
		Hêtre	3.1	7.1	2.4	0.8	2.4	13.5
Matzner, 1988 (Solling, Allemagne)	50 cm	Epicéa	3.8	.	14.1	5.8	15.0	.
		Hêtre	3.4	.	9.4	3.1	5.0	.
Nys, 1987 (Ardennes, France)	60 cm	Epicéa	6.9	8.4	14.0	2.7	40.3	51.1
		Chêne s.	3.6	14.3	11.8	3.6	13.6	64.0

### Quelques remarques sur le système racinaire :

Si la littérature fournit de nombreuses informations sur la biomasse aérienne de l'arbre, ceci est moins vrai pour le système racinaire. Il apparaît tout de même que le ratio (biomasse racinaire / biomasse totale) varie peu par rapport aux espèces étudiées ici et se situe aux alentours de 20 %. Les moyennes de ce ratio calculées à partir des synthèses de Santantonio *et al.* (1977), de Cannell (1982) et de Vogt *et al.* (1996) sont les suivantes (moyenne  $\pm$  erreur standard) : Epicéa ( $23 \pm 1$  % ; n = 35), Douglas ( $20 \pm 2$  % ; n = 18), Pin ( $25 \pm 2$  % ; n = 36), Sapin (11 % ; n = 1), Hêtre ( $15 \pm 1$  % ; n = 14), Chênes sessile et pédonculé ( $20 \pm 1$  % ; n = 11).

Kostler *et al.* (1968) présentent une revue des morphologies du système racinaire pour de nombreuses essences et notamment celles de notre étude (annexe A). La morphologie du système racinaire est fixée par un déterminisme génétique (tableau 2.4), mais est susceptible de varier selon les caractéristiques physiques du sol<sup>13</sup> (Drexhage et Gruber, 1998).

En ce qui concerne la profondeur de prélèvement de l'eau et des éléments nutritifs, il est généralement admis, sans que cela ait été démontré d'un point de vue général, que les profondeurs de prélèvement sont variables avec les essences.

#### 2.2.4. Pertes par drainage

Le tableau 2.5 montre que les peuplements d'Epicéa perdent plus d'éléments par drainage que les peuplements de Hêtre (Bergkvist, 1987). Comme pour les autres flux, la différence entre les quantités d'éléments drainées sous les deux essences varie beaucoup en fonction du site et de l'élément (jusqu'à un facteur 10). En moyenne, l'Epicéa perd 2 à 4 fois plus d'éléments par drainage que le Hêtre.

### Quelques remarques sur les eaux de surface :

Les eaux de drainage des sols aboutissent généralement dans le réseau des eaux de surface. Il apparaît que, plus le bassin-versant est couvert par des forêts d'essences résineuses<sup>14</sup> sur substrat pauvre<sup>15</sup>, plus les cours d'eau sont acides et alumineux<sup>16</sup> (Allot *et al.*, 1993 ; Hornung et Reynolds, 1995 ; Party *et al.*, 1995 ; Thomas *et al.*, 1999) ce qui peut provoquer la disparition des populations de salmonidés (Probst *et al.*, 1990).

---

<sup>13</sup> Texture ; densité ; compacité ; obstacle physique ; hydromorphie ; anoxie (Drexhage, com. pers.).

<sup>14</sup> Ici : *Picea abies*, *Picea sitchensis*, *Pinus sylvestris* et *Pinus contorta*.

<sup>15</sup> Ici : sables, grès quartzeux et granites riches en quartz.

<sup>16</sup> L'impact acidifiant des couverts forestiers résineux sur l'acidité des cours d'eau dépend sensiblement du type de transfert au sein du bassin versant (*i.e.* infiltration dans la roche-mère ou transfert latéral).

**Tableau 2.6 - Quantités de retombées annuelles en fonction de l'essence**

(données pour des peuplements adultes et non récemment éclaircis de la zone tempérée)

Références	retombées (t.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Abee, 1973 c	.	.	.	5.7	.	.	.	.
Alvera, 1973 b	.	.	2.1	.	.	.	.	.
Anderson, 1970 c	.	.	.	.	5.7	.	5.3	.
Anderson, 1973 c	.	.	.	.	4.7	.	.	.
Auclair et Métayer, 1980 b	.	.	.	.	.	.	2.2	.
Aussenac, 1969 a	.	2.0	4.8	.	.	.	.	.
Aussenac et al., 1972	.	2.9	6.0	.	3.7	.	.	.
Bayens, 1954 a	.	2.9	3.1	.	3.3	.	.	.
Bray et Gorham, 1964 a	.	3.4	2.9	.	3.3	.	3.9	.
Bindiu, 1981 b	3.4	.	.	.	.	.	.	.
Binkley et Valentine, 1991	.	7.5	.	.	.	.	.	.
Bonnevie-Svendsen et Gjems, 1956 c	.	2.0	.	.	2.5	.	.	.
Bonnevie-Svendsen et Gjems, 1956 c	.	.	.	.	3.0	.	.	.
Bonnevie-Svendsen et Gjems, 1956 c	.	3.2	.	.	3.2	.	.	.
Burger, 1947 b	.	.	.	.	.	.	5.3	.
Carlisle et al., 1966 c	.	.	.	.	.	3.9	.	.
Chandler, 1943 c	.	3.9	.	.	.	.	.	.
Chapman, 1986 e	.	7.8	9.4	.	.	.	.	.
Dambrine (com. pers.)	.	2.4	.	.	3.0	.	.	.
Dancklemann, 1887 c	.	3.8	3.2	.	4.6	.	.	.
Dietrich, 1963 a	.	3.3	.	.	.	.	.	.
Dimock, 1958 c	.	.	.	1.8	.	.	.	.
Droste, 1970 b	.	6.3	.	.	.	.	.	.
Duvigneaud et al., 1971 b	.	.	.	.	.	3.1	3.5	.
Duvigneaud et al., 1972 b	.	2.5	.	.	3.0	.	.	.
Duvigneaud et Kestemont, 1977 b	.	.	.	2.6	.	.	.	.
Ebermayer, 1887 c	.	.	3.0	.	3.9	.	.	.
Ebermayer, 1887 c	.	2.9	3.6	.	4.2	.	.	.
Ebermayer, 1887 c	.	.	4.0	.	.	.	.	.
Ebermayer, 1887 c	.	.	3.8	.	.	.	.	.
Ebermayer, 1887 c	.	.	3.6	.	.	.	.	.
Ehwald, 1957 c	.	6.2	3.2	.	3.5	.	.	.
Ehwald, 1957 c	.	6.9	6.9	.	3.5	.	.	.
Ehwald, 1957 c	.	3.8	.	.	2.5	.	.	.
Ehwald, 1957 c	.	4.5	.	.	.	.	.	.
Ehwald, 1957 c	.	3.7	.	.	.	.	.	.
Ehwald, 1957 c	.	4.9	.	.	.	.	.	.
Ellenberg, 1981 b	.	2.9	.	.	3.2	.	.	.
Ellenberg, 1981 b	.	3.4	.	.	3.3	.	.	.
Ellenberg, 1981 b	.	3.1	.	.	3.0	.	.	.
Fujimori et al., 1976 b	.	.	.	2.8	.	.	.	.
Garelkov, 1973 b	.	.	.	.	3.8	.	.	.
Garelkov, 1973 b	.	.	.	.	2.9	.	.	.
Garelkov, 1973 b	.	.	.	.	4.7	.	.	.
Gholz, 1981 b	.	.	.	3.0	.	.	.	.
Gower et Son, 1992	.	5.5	.	.	.	.	.	.
Grier et Logan, 1977 b	.	.	.	4.3	.	.	.	.
Grier et Logan, 1977 b	.	.	.	5.0	.	.	.	.
Grier et Logan, 1977 b	.	.	.	3.8	.	.	.	.
Grier et Logan, 1977 b	.	.	.	4.4	.	.	.	.
Grier et Logan, 1977 b	.	.	.	4.2	.	.	.	.
Grier et Logan, 1977 b	.	.	.	4.3	.	.	.	.
Holm et Jensen, 1981 b (inconnu) c	.	.	.	.	2.7	.	.	.
Jaro, 1958 c	.	.	.	.	3.7	4.6	.	.
Kazimirov et Morozova, 1981 b	.	2.8	.	.	.	.	.	.
Kendrick, 1959 c	.	.	3.6	.	.	.	.	.
Kestemont, 1971 b	.	.	.	.	.	.	3.6	.
Kestemont, 1975 b	.	.	.	.	.	.	.	2.8
Keyes et Grier, 1981 b	.	.	.	2.0	.	.	.	.
Keyes et Grier, 1981 b	.	.	.	3.2	.	.	.	.
Krutzsch, 1896 c	.	4.5	.	.	.	.	.	.
Krutzsch, 1896 c	.	3.2	.	.	.	.	.	.
Krutzsch, 1896 c	.	2.0	.	.	.	.	.	.
Krutzsch, 1896 c	.	4.5	.	.	.	.	.	.
Lebret, 1997	.	.	.	.	3.1	.	.	.
Lemée, 1978 b	.	.	.	.	3.8	.	.	.
Malkonen, 1977 d	.	.	.	.	.	.	.	1.9
Manil et al., 1963 a	.	.	.	.	4.3	.	.	.

**Tableau 2.6 (suite)**

Références	retombées (t.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Marques, 1996	.	.	.	2.6	.	.	.	.
Masson, 1970 c	.	.	.	.	5.8	.	.	.
Medwecka-Kornas et al., 1981 b	.	.	.	.	2.9	2.0	.	.
Mohamed-Ahmed, 1992	.	4.8	.	.	.	.	.	.
Mohamed-Ahmed, 1992	.	3.1	.	.	.	.	.	.
Möller et al., 1954 b	.	.	.	.	2.6	.	.	.
Möller et al., 1954 b	.	.	.	.	2.9	.	.	.
Möller et al., 1954 b	.	.	.	.	2.6	.	.	.
Mork, 1942 c	.	3.1	.	.	.	.	.	.
Mun et al., 1977 c	.	.	.	.	.	.	3.8	.
Nihlgard, 1971	.	3.3	.	.	3.6	.	.	.
Nihlgard et Lindgren, 1977 b	.	.	.	.	4.1	.	.	.
Nihlgard et Lindgren, 1977 b	.	.	.	.	2.7	.	.	.
Nilsson, 1978 c	.	.	.	.	4.4	.	.	.
Nys, 1987	.	4.7	.	.	.	5.1	.	.
Ovington et Madgwick, 1959 b	.	.	.	.	.	.	.	2.2
Ovington et Madgwick, 1959 b	.	.	.	.	.	.	.	2.0
Ovington et Madgwick, 1959 b	.	.	.	.	.	.	.	1.7
Ovington et Madgwick, 1959 b	.	.	.	.	.	.	.	1.5
Ovington et Madgwick, 1959 b	.	.	.	.	.	.	.	1.3
Ovington, 1961 b	.	.	3.3	.	.	.	.	.
Parmentier et Renacle, 1981	.	3.6	.	.	3.5	.	.	.
Petrusewicz, 1967 b	.	.	.	.	2.9	.	.	.
Reukema, 1964 c	.	.	.	2.1	.	.	.	.
Rickard, 1975 c	.	.	.	3.4	.	.	.	.
Rodin et Basilevich, 1967	.	.	.	.	.	3.2	3.7	3.6
Rodin et Basilevich, 1967	.	.	.	.	.	.	4.0	.
Rodin et Basilevich, 1967	.	.	.	.	.	.	4.4	.
Rodin et Basilevich, 1967	.	.	.	.	.	.	4.7	.
Satoo, 1971 b	.	3.4	.	.	.	.	.	.
Satoo, 1971 b	.	4.5	.	.	.	.	.	.
Satoo, 1971 b	.	4.7	.	.	.	.	.	.
Satoo, 1971 b	.	2.2	.	.	.	.	.	.
Satoo, 1971 b	.	4.5	.	.	.	.	.	.
Toutain et Duchaufour, 1970 a	.	.	.	.	4.0	.	.	.
Turner, 1975 c	.	.	.	2.9	.	.	.	.
Turner, 1975 c	.	.	.	4.8	.	.	.	.
Turner, 1981 b	.	.	.	2.4	.	.	.	.
Turner, 1981 b	.	.	.	2.3	.	.	.	.
Ulrich et al., 1974 c	.	3.4	.	.	3.0	.	.	.
Viro, 1955 c	.	2.8	1.8	.	.	.	.	1.3
Viro, 1955 c	.	.	2.3	.	.	.	.	.
Viro, 1955 c	.	2.2	2.7	.	.	.	.	0.9
Vitousek et al., 1982 c	.	.	.	3.8	.	.	.	.
Vitousek et al., 1982 c	.	.	.	3.3	.	.	.	.
Whittaker et Niering, 1975 b	.	.	.	3.6	.	.	.	.
<b>moyenne</b>	<b>3.4</b>	<b>3.9</b>	<b>3.9</b>	<b>3.4</b>	<b>3.5</b>	<b>3.7</b>	<b>4.0</b>	<b>1.9</b>
erreur standard	.	0.2	0.4	0.2	0.1	0.5	0.3	0.3
n	1	44	19	23	39	6	11	10

Les données d'une même ligne ne correspondent pas forcément aux peuplements d'un même site.

a = In Noirfalise et Vanesse, 1975

b = In Cannell, 1982

c = In Kimmins et al., 1985

d = In Alexander et Cresser, 1995

e = In Binkley, 1995

**Tableau 2.7 - Composition foliaire de quelques essences**

(En valeurs moyennes pour des individus non carencés ; min - max)

(d'après Bonneau, 1988)

Essence	N	P	K	Ca	Mg	Mn
	g / 100 g	g / 100 g	g / 100 g	g / 100 g	g / 100 g	ppm
Sapin	1.50 - 1.90	0.19 - 0.25	0.60 - 0.80	0.30 - 0.50	0.10 - 0.14	> 50
Epicéa	1.50 - 1.90	0.19 - 0.25	0.60 - 0.80	0.30 - 0.50	0.10 - 0.14	> 50
Pin	1.50 - 1.90	0.19 - 0.25	0.60 - 0.80	0.30 - 0.50	0.10 - 0.14	> 50
Douglas	1.50 - 1.90	0.15 - 0.20	0.60 - 0.80	0.30 - 0.50	0.10 - 0.14	> 50
Hêtre	2.00 - 2.50	0.15 - 0.20	0.80 - 1.30	0.50 - 0.80	0.20	> 100
Chêne s.	2.00 - 2.50	0.15 - 0.20	0.80 - 1.30	0.50 - 0.80	0.20	> 100
Chêne p.	2.00 - 2.50	0.15 - 0.20	0.80 - 1.30	0.50 - 0.80	0.20	> 100

(d'après Bergmann, 1988)

Essence	N	P	K	Ca	Mg	Mn
	g / 100 g	g / 100 g	g / 100 g	g / 100 g	g / 100 g	ppm
Sapin	1.30 - 1.80	0.13 - 0.35	0.50 - 1.10	0.40 - 1.20	0.15 - 0.40	50 - 500
Epicéa	1.35 - 1.70	0.13 - 0.25	0.50 - 1.20	0.35 - 0.80	0.10 - 0.25	50 - 500
Pin	1.40 - 1.70	0.14 - 0.30	0.40 - 0.80	0.25 - 0.60	0.10 - 0.20	50 - 500
Douglas	1.10 - 1.70	0.12 - 0.30	0.60 - 1.10	0.20 - 0.60	0.10 - 0.25	50 - 500
Hêtre	1.90 - 2.50	0.15 - 0.30	1.00 - 1.50	0.30 - 1.50	0.15 - 0.30	35 - 100
Chêne s.	2.00 - 3.00	0.15 - 0.30	1.00 - 1.50	0.30 - 1.50	0.15 - 0.30	35 - 100
Chêne p.	2.00 - 3.00	0.15 - 0.30	1.00 - 1.50	0.30 - 1.50	0.15 - 0.30	35 - 100
Bouleau	2.50 - 4.00	0.15 - 0.30	1.00 - 1.50	0.30 - 1.50	0.15 - 0.30	30 - 100

**Tableau 2.8 - Quantité de litière au sol sous quelques essences**

Références	litière au sol (t.ha <sup>-1</sup> )							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Alriksson et Eriksson, 1998	.	17.0	19.0	.	.	.	.	11.0
Chapman, 1986 a	.	25.7	45.1	.	.	36.7	.	.
Nihlgard, 1971	.	18.5	.	.	5.2	.	.	.
Nys, 1987	.	37.3	.	.	.	17.3	.	.
Nys et al., 1987	.	54.2	.	57.0	26.8	.	14.0	.
Ovington, 1954	.	17.4	.	10.9	.	6.0	.	.
Ovington, 1954	.	25.5	12.7	8.3	10.7	5.0	3.7	.
Ulrich et al., 1971	.	49.0	.	.	29.7	.	.	.

a = In Binkley, 1995

### 2.2.5. Bilan des flux

Les bilans de fertilité des écosystèmes sont particulièrement ardu à établir (Ranger et Turpault, 1999). Ceci est surtout lié à la difficulté de mesurer chaque flux de manière précise et indépendante. Les travaux dans ce domaine sont donc particulièrement peu nombreux. Il semble tout de même que les peuplements feuillus ont des bilans proches de l'équilibre alors que les peuplements d'Epicéa placés dans les mêmes conditions sont nettement déficitaires (Nys, 1987 ; Berkvist et Folkesson, 1995 ; Fichter *et al.*, 1998).

## 2.3. **Impact des essences sur les flux internes d'éléments de l'écosystème**

### 2.3.1. Prélèvements et retombées solides

Les peuplements d'essences feuillues absorbent une quantité annuelle d'éléments supérieure ou égale à celle absorbée par les essences résineuses, sauf pour S (Denaeyer de Smet et Duvigneaud, 1972 ; Cole et Rapp, 1980). La compilation de nombreuses données de la littérature montre que, en moyenne<sup>17</sup>, les retombées solides annuelles sont relativement indépendantes de l'essence et se situent entre environ 3.5 et 4.0 t.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup> (tableau 2.6). Il est en effet connu que cette variable est essentiellement contrôlée par un gradient latitudinal, *i.e.* climatique (Rodin et Basilevich, 1967 ; Vogt *et al.*, 1986). A l'inverse, la composition des feuillages est dépendante du type de sol et de l'essence (tableau 2.7). Pour la plupart des éléments (N, K, Ca, Mg), les essences feuillues sont plus concentrées que les essences résineuses. Pour Mn et P, aucune différence nette n'apparaît. Denaeyer de Smet et Duvigneaud (1972) mesurent d'ailleurs une restitution au sol d'éléments par la litière supérieure sous le Hêtre par rapport à l'Epicéa. Aussi, bien que la composition du feuillage se modifie avant sa chute au sol (Bonneau, 1988), il reste raisonnable de supposer que les quantités d'éléments restituées au sol sont supérieures pour les essences feuillues.

### 2.3.2. Accumulation de matière organique et d'éléments

#### 2.3.2.1 les litières

Bien que les quantités de retombées solides annuelles soient relativement indépendantes de l'essence, leur accumulation à la surface du sol est très variable en fonction du type de végétation (tableau 2.8) et du type de sol (Belkacem *et al.*, 1998). Sur un même site<sup>18</sup>, l'accumulation de litière est, en général, 2 fois plus importante sous les essences résineuses que sous les essences feuillues. En effet, la rapidité à laquelle une litière est dégradée dépend de ses caractéristiques histochimiques telles que la dureté et la forme des retombés, les teneurs en composés facilement labiles, le rapport lignine/N ou la durée de vie du feuillage qui sont eux-mêmes dépendants de l'essence (Bauzon *et al.*,

---

<sup>17</sup> En climat tempéré à tempéré-froid.

<sup>18</sup> La vitesse de décomposition d'une litière est fortement dépendante du climat et du sol (Meentemeyer et Berg, 1986).



**Tableau 2.9** - *Rapport C/N de litière au sol sous quelques essences*

Références	rapport C/N des litières							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Alriksson et Eriksson, 1998	.	26.7	29.2	.	.	.	.	30.7
Bauzon et al., 1969	23.8	.	.	.	21.2	.	.	.
Bauzon et al., 1969	.	.	27.0	.	21.1	.	.	.
Bauzon et al., 1969	.	20.7	.	.	18.0	.	.	.
Bauzon et al., 1969	.	18.4	.	.	.	15.4	.	.
Gloaguen et Touffet, 1982	.	36.2	32.8	25.0	28.0	.	.	.
Nihlgard, 1971	.	19.5	.	.	14.2	.	.	.
Nys, 1987	.	21.6	.	.	.	18.5	.	.
Nys et al., 1987	.	22.0	.	14.5	14.1	.	12.8	.
Ovington, 1954	.	44.5	.	48.4	.	19.3	.	.
Ovington, 1954	.	40.9	.	.	22.2	22.2	19.3	.
Ulrich et al., 1971	.	24.3	.	.	17.7	.	.	.

1969 ; Beck *et al.*, 1969 ; Aber et Melillo, 1982 ; Berg, 1986 ; Harmon *et al.*, 1990 ; Gower et Son, 1992). En faisant l'approximation que le rapport C/N d'une litière est proportionnel au rapport lignine/N, il apparaît que la différence de dégradabilité entre les essences est au moins en partie due à la composition de leur litière (tableau 2.9). Par ailleurs, Nykvist (1963) a remarqué que les extraits de litières de feuillus étaient plus riches en composés facilement labiles que ceux des litières de résineux. Blaschke (1979) mesure pour sa part que les extraits de litières contiennent plus ou moins de composés phénoliques (Pin >> Epicéa > Douglas) sans pour autant pouvoir déterminer l'impact écologique de cette différence. Notons que la différence de nature et de dégradabilité des litières entre les essences feuillues et résineuses est du même ordre de grandeur pour les espèces nord-américaines (France *et al.*, 1989 ; Graham et Wood, 1991 ; Finzi *et al.*, 1998).

Des expériences d'incubation *in situ* de cellulose (Mikola, 1985 ; Nys et Howson, 1985) ont montré que les conditions sous l'Epicéa étaient plus défavorables à la dégradation que celles rencontrées sous des essences feuillues. L'essence est donc un facteur primordial de la vitesse de décomposition des litières (Muys, 1995), mais qui est en forte interaction avec le milieu (Bauzon *et al.*, 1969 ; Beck *et al.*, 1969 ; Toutain, 1974 et 1981 ; Meentemeyer et Berg, 1986).

#### 2.3.2.2 les sols

En compilant des données bibliographiques, Gårdenäs (1998) a observé que la teneur des sols en matière organique dépendait de l'essence : Epicéa > (Pin ; Hêtre) > (Douglas ; Bouleau ; Chênes). Sur deux sites ayant des peuplements d'essences différentes, Raulund-Rasmussen et Vejre (1995) arrivent à une hiérarchie voisine en ce qui concerne l'accumulation d'éléments nutritifs (Ca, Mg et K) ou fortement liés à la matière organique (C et N) : (Epicéa ; Douglas ; Hêtre) > Chêne pédonculé.

#### 2.3.2.3 la nitrification

Des études *in situ* montrent que le taux et le flux de nitrification dans les sols sont dépendants de l'essence forestière (Gower et Son, 1992 ; Son et Lee, 1997). En conditions contrôlées, l'inhibition de la nitrification par des extraits aqueux de feuillage suit l'ordre suivant (Howard et Howard, 1991) : Epicéa > (Douglas ; Chêne sessile) > (Pin ; Hêtre). Pour Wedraogo *et al.* (1993), l'effet des essences sur l'inhibition de la nitrification *in situ* est la suivante : Epicéa > (Sapin ; Hêtre). Jussy (1998) mesure *in situ* une plus grande nitrification sous une hêtraie par rapport à une pessière mais conclut surtout au rôle prépondérant de facteurs autres que spécifique tels que le climat et l'histoire de l'occupation des sols (Jussy *et al.*, 1999). Il semble donc que, pour des conditions similaires, la nitrification sous l'Epicéa soit moindre que sous d'autres

**Tableau 2.10** - *Interception des précipitations par quelques essences*

Références	Interception des précipitations (%)							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Ahmad-Shah et Rieley, 1989	.	.	32	.	.	.	.	20
Aussenac, 1975	.	34	31	33	17	.	.	.
Aussenac et Boulangeat, 1980	.	.	.	45	23	.	.	.
Bergkvist et Folkesson, 1995	.	29	.	.	25	.	.	8
Bergkvist et Folkesson, 1995	.	37	.	.	27	.	.	14
Bodeux, 1954 a	.	.	25	.	.	19	.	.
Brechtel, 1969 a	34	40	.	.	26	.	.	.
Bultot et al., 1972	.	21	.	.	14	.	.	.
Chapman, 1986	.	40	44	.	.	17	.	.
Eidmann, 1959 a	.	26	.	.	8	.	.	.
Forgeard et al., 1980	.	59	51	51	33	.	.	.
Heinrichs et Mayer, 1977	.	28	.	.	19	.	.	.
Horton, 1919 b	.	59	.	.	22	.	.	.
Mitscherlich et Moll, 1970 a	.	.	.	33	24	.	.	.
Nihlgard, 1970	.	34	.	.	20	.	.	.
Noirfalise, 1959 a	.	38	.	.	23	.	.	.
Nordén, 1991	.	.	.	.	34	.	20	.
Nordén, 1991	.	.	.	.	34	.	23	.
Nordén, 1991	.	.	.	.	34	.	32	.
Petit et Kalombo, 1984	.	34	.	.	33	.	.	.
Pontailier et al., 1988 a	.	.	.	.	18	28	.	.
Skeffington, 1983	.	.	62	.	.	.	24	26
Ulrich et al., 1998	37	40	36	.	25	28	22	.
<b>moyenne</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>40</b>	<b>41</b>	<b>24</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>17</b>
erreur standard	2	3	5	5	2	3	2	4
n	2	14	7	4	19	4	5	4

a = In Noirfalise et Vanesse, 1975

b = In Forgeard et al., 1980

essences, mais que le facteur "essence" joue un rôle secondaire sur le contrôle de la nitrification.

## **2.4. Impact des essences sur le régime hydrique et le microclimat forestier**

### 2.4.1. Régime hydrique<sup>19</sup>

La compilation de données de la littérature montre que l'interception des précipitations dépend fortement de l'espèce considérée<sup>20</sup> (tableau 2.10). Sachant que le taux d'interception est indépendant de l'âge du peuplement<sup>21</sup> (Aussenac et Boulangeat, 1980), il est possible de calculer le taux d'interception caractéristique de chaque essence<sup>22</sup>. Il apparaît alors que les essences résineuses interceptent plus les précipitations que les essences feuillues, même à surface terrière égale (Forgeard *et al.*, 1980). En moyenne, les Chênes et le Hêtre interceptent environ 25 % des précipitations, alors que le Sapin, l'Epicéa, le Pin et le Douglas en interceptent entre 35 et 45 %. Nordén (1991) observe une plus grande interception du Hêtre par rapport au Chêne pédonculé.

En ce qui concerne la répartition des précipitations arrivant au sol, le rapport pluvioloessivat / écoulement de tronc varie avec l'essence. Aussenac (1975) définit deux groupes : les essences à faible écoulement de tronc (Sapin ; Pin ; Epicéa ; Chênes sessile et pédonculé) et les essences à fort écoulement de tronc (Hêtre ; Douglas).

Les travaux étudiant l'effet des essences sur l'évapotranspiration réelle (ETR) des peuplements forestiers d'un même site sont peu nombreux (Aussenac, 1975 ; Aussenac et Boulangeat, 1980 ; Cienicala *et al.*, 1997). Cela tient au fait que de nombreux facteurs autres que spécifiques conditionnent l'intensité de l'ETR<sup>23</sup>, ce qui rend difficile toute comparaison. Le facteur le plus important conditionnant l'ETR est l'indice foliaire (Jarvis et McNaughton, 1985 ; Bréda *et al.*, 1993 ; Granier *et al.*, 1999). Les essences résineuses ayant un indice foliaire généralement supérieur à celui des essences feuillues (Bréda, 1999), il est possible que l'ETR suive le même ordre. A indice foliaire égal et à ressources en eau non limitantes, il n'apparaît pas de différence notable d'ETR entre les feuillus et les résineux (Granier *et al.*, 1999).

Par contre, les essences sont plus ou moins tolérantes au stress hydrique : certaines essences, comme l'Epicéa ou le Douglas, continuent à consommer de l'eau lors des phases de stress hydrique léger alors que d'autres, comme le Pin ou des espèces

---

<sup>19</sup> Voir ONF (1999) pour une revue bibliographique sur les flux hydriques en forêt.

<sup>20</sup> Le taux d'interception dépend également de la quantité, du régime des précipitations (Aussenac, 1975) et de la densité du peuplement.

<sup>21</sup> Excepté dans les stades les plus juvéniles.

<sup>22</sup> Il faut par ailleurs accepter l'hypothèse que l'ensemble des études de la littérature a été fait sur des peuplements gérés de façon relativement similaire puisque le taux d'interception dépend de l'indice foliaire (Bréda, 1994).

<sup>23</sup> L'indice foliaire, le niveau de stress hydrique et le développement du système racinaire, le statut social, le niveau de couplage avec l'atmosphère, *etc.* (Jarvis et McNaughton, 1985).

feuillues arrêtent leur consommation plus rapidement (Granier, com. pers.). Ceci laisse supposer quelques différences d'ETR. De même, par leur caractère caduque, les essences feuillues voient leur indice foliaire diminuer une partie de l'année et ont donc une ETR inférieure aux peuplements résineux<sup>24</sup> (Granier *et al.*, 1999).

La plus grande interception des précipitations des résineux, et peut-être leur ETR annuelle plus élevée, peuvent expliquer pourquoi Nihlgard (1969) ainsi que Benecke et Mayer (1971) ont mesuré des teneurs en eau des horizons superficiels de sol inférieures sous l'Epicéa par rapport au Hêtre.

#### 2.4.2. Lumière arrivant au sol

La dépendance de la transmittance lumineuse<sup>25</sup> vis-à-vis de l'essence a été constatée par divers écologues de manière empirique (*e.g.* Crozier et Boerner, 1984 ; Pigott, 1990) ou mesurée (Canham *et al.*, 1994). En effet, la transmittance lumineuse est négativement corrélée au taux de couverture de la canopée et à l'indice foliaire (Bolstad et Gower, 1990 ; Canham *et al.*, 1994), variables qui sont elles-mêmes dépendantes de l'essence (taux de recouvrement de la canopée : Canham *et al.*, 1994 ; Klinka *et al.*, 1996. Indice foliaire : Bolstad et Gower, 1990 ; Bréda, 1999). Pour les espèces nord-américaines, les essences résineuses interceptent plus la lumière que les essences feuillues (Bolstad et Gower, 1990 ; Canham *et al.*, 1994). Pour sa part, Nihlgard (1969) a mesuré une transmittance lumineuse inférieure sous l'Epicéa par rapport au Hêtre.

Cependant, le mode de gestion sylvicole et notamment l'intensité des plantations et des éclaircies modifient considérablement la transmittance lumineuse (Smith, 1993 ; Cutini, 1996).

#### 2.4.3. Température et humidité de l'air

Il semble que, du fait de la moindre transmittance lumineuse de son houppier, l'Epicéa conduise à une température de l'air légèrement inférieure à d'autres essences. Ainsi, il a été mesuré des températures sous Epicéa inférieures à celles de peuplements de Hêtre (Nihlgard, 1969) ou de Pin (Aussenac, 1975). Pasak (1960) fait état d'une diminution des amplitudes thermiques sous l'Epicéa par rapport à un peuplement mixte de Chênes et de Pin. A l'inverse, Vanseren (1975) n'observe pas de différence de température significative entre une pessière et une hêtraie.

Nihlgard (1969) a mesuré une hygrométrie dans un peuplement d'Epicéa supérieure à celle d'un peuplement de Hêtre.

---

<sup>24</sup> Notamment au printemps et en automne lorsque la température n'est pas très basse.

<sup>25</sup> Rapport de l'intensité lumineuse sous et hors couvert forestier.

## 2.5. Impact des essences sur la structuration des sols

Le couvert forestier a une influence sur l'état de structuration du sol (Read et Walker, 1950). Dans une expérience de formation de sol<sup>26</sup>, Graham *et al.* (1995) ont mesuré que la structuration du sol et la stabilité de celle-ci était inférieure sous une pinède (*Pinus coulteri*) par rapport à une chênaie (*Quercus dumosa*).

Grieve (1978) estime que la stabilité du sol en fonction de l'essence est la suivante : (Chêne et Hêtre mélangés) > Mélèze d'Europe > Epicéa. Pour leur part, Nys *et al.* (1987) classent les essences ainsi : Chêne pédonculé > Hêtre Epicéa. Challinor (1968) et Nihlgard (1971) ont mesuré une diminution de la vitesse d'infiltration de l'eau dans les sols sous Epicéa<sup>27</sup>. Ceci est probablement lié à une diminution de la porosité du sol (Nys *et al.*, 1987).

Chrétien *et al.* (1997) ont observé que la structuration du sol sous le Douglas diminue avec l'âge du peuplement mais sans pouvoir déterminer si ce résultat était dû à l'âge ou aux traitements sylvicoles utilisant des engins mécaniques lourds.

## 2.6. Impact des essences sur la biocénose forestière

### 2.6.1. Microflore du sol

La microflore joue un rôle variable selon les cas considérés. Par exemple, elle peut réduire l'altération des silicates en dégradant des substances organiques altérantes (Lundström et Ohman, 1990) ou accentuer celle-ci par l'émission d'acides organiques (Boyle et Voigt, 1973 ; Berthelin, 1976 et 1977 ; Leyval, 1988). Il a été montré que la plupart des essences forestières émettent des substances plus ou moins inhibitrices pour la microflore du sol (Bauzon *et al.*, 1969 ; Noirfalise et Vanesse, 1975 ; Bonneau, 1983). La microflore des sols est donc fortement dépendante de l'essence dominante (Bauzon *et al.*, 1969).

Les mycorhizes participent également de façon significative à l'altération des minéraux par émission d'acides organiques et de molécules complexantes (Leyval, 1988 ; Paris *et al.*, 1995). Tyler (1992) a mis en évidence que la présence d'un nombre important de champignons mycorhiziens était subordonnée aux essences rencontrées sur le site.

### 2.6.2. Végétation et champignons macroscopiques

La végétation sous-jacente à la strate arborescente joue un rôle non négligeable, et parfois important, dans le fonctionnement de l'écosystème forestier (pour une courte revue bibliographique, voir annexe B).

Dans ce domaine, il est connu que la composition et l'abondance de la végétation au sol varient avec l'essence forestière (Ovington, 1955 ; Knapp, 1958 ; Kirby, 1988 ;

---

<sup>26</sup> Plantation d'essences différentes sur un sol artificiel constitué d'un matériau initialement homogène.

<sup>27</sup> Par rapport à *Quercus rubra*, *Pinus strobus* et *Pinus resinosa* (Challinor, 1968) et à *Fagus sylvatica* (Nihlgard, 1971).

**Tableau 2.11** - *Densité de vers de terre sous quelques essences*

Références	densité de vers-de-terre (g / m <sup>2</sup> )							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Brown, 1992 b	.	0.03	0.50	.	.	.	.	.
Ronde, 1954 a	1.31	0.00	0.01	0.01	1.06	.	.	.
Ronde, 1959 a	.	0.01	0.01	.	1.70	3.42	.	.

a = In Noirfalise et Vanesse, 1975

b = In Binkley, 1995

Brillouet, 1990 ; Klinka *et al.*, 1996 ; Dzwonko et Loster, 1997). L'effet de l'essence sur la végétation se fait par la quantité de lumière transmise (Ovington, 1955 ; Pabst et Spies, 1998), le microclimat, la qualité et la quantité de litière (Sydes et Grime, 1981a et 1981b ; Anderson, 1982 ; Pigott, 1990 ; Holderegger, 1996), et par un effet allélopathique (Drapier, 1983). L'effet des essences résineuses réputées être à canopée dense (*e.g.* l'Epicéa, le Sapin ou le Douglas) sur la richesse spécifique de la végétation ne fait pas l'objet d'un consensus (Peterken et Game, 1984 ; Kirby, 1988 ; Amezaga et Onaindia, 1997 ; Hong *et al.*, 1997 ; Fahy et Gormally, 1998). Il semble tout de même que le caractère sempervirent de ces essences soit néfaste aux espèces vernales puisque celles-ci se développent au début du printemps alors que les essences caduques n'ont pas encore terminé la mise en place de leur feuillage (Pigott, 1990 ; Amezaga et Onaindia, 1997). Pour Hill (1987), la végétation sous les peuplements d'essences résineuses à canopée dense est similaire à celle sous des peuplements d'essences feuillues à condition que les premiers soient notablement éclaircis. Par ailleurs, il apparaît que, par rapport aux essences feuillues, l'Epicéa favorise le développement de la strate muscinale aux dépens de la strate herbacée (Hill et Jones, 1978 ; Mikola, 1985 ; Saetre *et al.*, 1997).

Des facteurs comme la sylviculture (Brunet *et al.*, 1996), les perturbations anthropiques (Peterken et Game, 1984), l'intensité des dépôts atmosphériques (Falkengren-Grerup, 1995) ou l'âge de la forêt (Whitney et Foster, 1988) peuvent avoir un impact sur la végétation qui est plus intense que celui de l'essence.

### 2.6.3. Faune

D'une manière générale, c'est surtout la variété des modes de gestion sylvicole qui, en fournissant des habitats variés à la biocénose, permet le maintien d'une faune diversifiée (*e.g.* Cannel, 1999). La nature de l'essence dominante de la strate arborée influence aussi la composition de la biocénose animale en modifiant les conditions du milieu.

#### - pédofaune :

Les essences modifient la biocénose du sol et notamment les microfaunes broyeuse et fouisseuse (Noirfalise et Vanesse, 1975 ; Bonneau, 1983 ; Ponge *et al.*, 1986 ; Deharveng, 1996). Des essences comme le Pin et surtout l'Epicéa sont très défavorables aux populations de vers de terre (tableau 2.11). Saetre (1998) observe également ce phénomène lors d'une comparaison entre l'Epicéa et le Bouleau verruqueux. Bonneau (1983) et Graham et Wood (1991) mettent en relation le manque de structure de sols sous les essences résineuses par rapport aux essences feuillues, à la disparition des vers de terre.



**Tableau 2.12 - pH du sol sous quelques essences**

Références	horizon (cm)	pH <sub>(eau)</sub>							
		Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Alriksson et Eriksson, 1998	0 - 2	.	4.6	5.0	.	.	.	.	4.8
Bergkvist et Folkesson, 1995	0 - 5	.	3.8	.	.	4.0	.	.	4.3
Bergkvist et Folkesson, 1995	0 - 5	.	3.9	.	.	4.1	.	.	4.5
Bergkvist, 1987	0 - 5	.	3.9	.	.	4.0	.	.	.
Bergkvist, 1987	0 - 5	.	4.0	.	.	4.6	.	.	.
Davis, 1990	0 - 10	.	3.7	.	.	4.2	.	.	.
Davis, 1990	0 - 10	.	3.9	.	.	4.3	.	.	.
Duchaufour et Bonneau, 1961	0 - 5	.	.	.	5.4	.	5.6	.	.
Herbauts et de Buyl, 1981	0 - 5	.	3.2	.	.	3.6	.	.	.
Jussy, 1998	0 - 5	.	3.5	.	.	3.7	.	.	.
Koch et Matzner, 1993	0 - 10	.	3.3	.	.	3.4	.	.	.
Nihlgard, 1971	0 - 10	.	3.8	.	.	4.0	.	.	.
Nordén, 1994b	0 - 5	.	.	.	.	4.2	.	4.3	.
Nordén, 1994b	0 - 5	.	.	.	.	4.2	.	4.4	.
Nordén, 1994b	0 - 5	.	.	.	.	5.2	.	5.3	.
Ovington, 1953	0 - 5	.	4.0	4.1	.	4.7	4.8	5.3	.
Ovington, 1953	0 - 5	.	3.9	.	.	.	4.3	.	.
Ovington, 1953	0 - 5	.	.	.	.	4.3	4.4	.	.
Ovington et Madgwick, 1957	.	.	4.6	4.6	.	.	.	.	.
Ovington et Madgwick, 1957	.	.	.	.	4.9	.	5.0	.	.
Ovington et Madgwick, 1957	.	.	7.3	7.3	.	7.6	7.6	.	.
Ranger et al., 1992	0 - 5	.	4.0	.	.	4.0	.	.	.
Ranger et Nys, 1994	0 - 10	.	3.9	.	.	4.3	.	.	.
Raulund-Rasmussen et Vejre, 1995	0 - 5	.	4.3	.	4.1	5.1	.	5.2	.
Raulund-Rasmussen et Vejre, 1995	0 - 5	.	3.4	.	3.5	3.9	.	3.6	.
Skeffington, 1983	0 - 10	.	.	2.7	.	.	.	2.8	2.8

Raulund-Rasmussen et Vejre (1995) et Skeffington (1983) : pH CaCl<sub>2</sub>.

- avifaune :

La composition de la strate arborée est un facteur influençant fortement les caractéristiques de l'avifaune (Peck, 1989). Pour Baguette *et al.* (1994) et Donald *et al.* (1998), l'introduction d'une essence résineuse (*e.g.* l'Epicéa) dans une forêt feuillue modifie la composition mais pas la richesse ou la diversité de l'avifaune. Gjerde et Saetersdal (1997) observent également des différences de composition entre des pessières et des pinèdes, mais aussi un effet négatif des épicéas sur la richesse. Muller (1997) arrivent à des conclusions similaires d'après l'étude de peuplements de Hêtre ou de Chêne sessile par rapport à des peuplements d'Epicéa ou de Sapin. Les auteurs notent un effet bénéfique sur la richesse des mélanges feuillus-résineux (Gjerde et Saetersdal, 1997 ; Muller, 1997 ; Donald *et al.*, 1998). Dans ce cas, la composition des peuplements mélangés est intermédiaire entre les feuillus et les résineux.

- autres communautés animales :

La littérature fournit peu de données concernant l'effet de l'essence sur les autres populations de la faune forestière. Notons tout de même les travaux de Pastor *et al.* (1997) sur les grands herbivores ainsi que ceux de Hammond et Miller (1998) et de Migge *et al.* (1998) sur les arthropodes.

## 2.7. Impact des essences sur l'acidité des sols

Compte-tenu de la variabilité du pH des sols, seule une étude portant sur l'effet des essences sur le pH d'un même site permet d'apporter des éléments de réponse. Comme nous l'avons vu précédemment, l'acidification des sols par les arbres est un phénomène naturel car les arbres absorbent plus de cations que d'anions ce qui entraîne une libération de protons dans le milieu (Gijsman, 1990 ; Johnson *et al.*, 1991). L'effet est variable selon les essences et est en interaction avec le milieu (*e.g.* pouvoir tampon du sol, intensité des flux d'eau, dépôts atmosphériques ; Reuss et Johnson, 1986). Le tableau 2.12 montre que le pH des horizons superficiels des sols est plus bas sous les essences résineuses que sous les essences feuillues. L'écart de pH entre l'Epicéa d'une part et le Hêtre, le Chêne sessile, le Chêne pédonculé et le Bouleau verruqueux d'autre part est d'environ 0.4 unité pH en faveur des essences feuillues :

<i>Fagus sylvatica</i> - <i>Picea abies</i> :	$0.37 \pm 0.06$ (n = 16)
<i>Betula pendula</i> - <i>Picea abies</i> :	$0.43 \pm 0.12$ (n = 3)
<i>Quercus petraea</i> - <i>Picea abies</i> :	$0.50 \pm 0.15$ (n = 3)
<i>Quercus robur</i> - <i>Picea abies</i> :	$0.80 \pm 0.32$ (n = 3)

Les données concernant le Pin et le Douglas sont peu nombreuses, mais elles semblent tout de même confirmer cet écart de pH en faveur des essences feuillues. Les comparaisons entre essences résineuses (ou entre essences feuillues) sont rendues hasardeuses par le faible nombre d'études adéquates.

**Tableau 2.13 - pH du feuillage de quelques essences**

Références	pH des feuilles et des aiguilles							
	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Alriksson et Eriksson, 1998	.	4.6	5.0	.	.	.	.	4.8
Beck et al., 1969	.	4.2	4.6	4.2	.	.	.	.
Mikola, 1954 a	.	.	4.5	.	.	.	5.0	.
Nykvist, 1963	.	4.5	4.6	.	5.6	.	5.0	.
Ovington, 1953	.	.	.	.	5.9	5.4	.	.
Ovington, 1953	.	5.7	.	.	.	5.1	.	.
Pontynen, 1954 a	.	4.6	4.7	.	.	.	.	.
Priha et Smolander, 1997	.	5.0	4.8	.	.	.	.	5.9
Stalfelt, 1972 a	.	.	4.0	.	.	.	4.4	.
<b>moyenne</b>	.	<b>4.8</b>	<b>4.6</b>	<b>4.2</b>	<b>5.8</b>	<b>5.3</b>	<b>4.8</b>	<b>5.4</b>
erreur standard	.	0.2	0.1	.	0.2	0.2	0.2	0.6
n	0	6	7	1	2	2	3	2

a = In Alexander et Cresser, 1995.

Priha et Smolander, 1997 : pH CaCl<sub>2</sub>.

Toutefois, il est notable que les différences de pH ne sont ici pas significatives :

*Pinus sylvestris* - *Picea abies* :  $0.13 \pm 0.09$  (n = 4)

*Quercus robur* - *Fagus sylvatica* :  $0.13 \pm 0.12$  (n = 6)

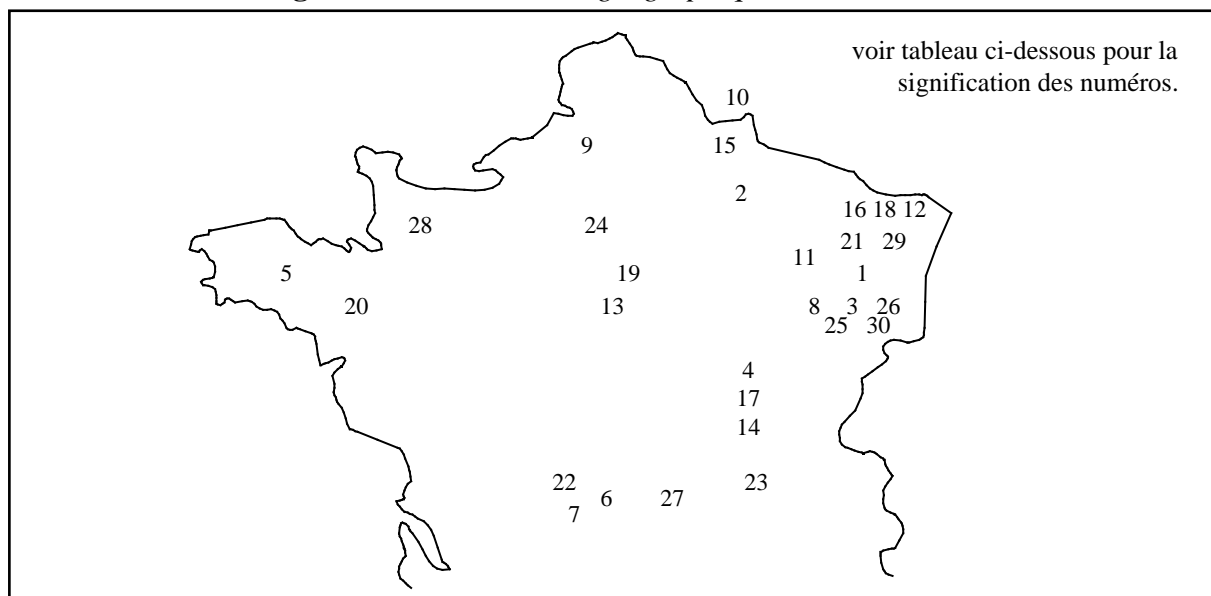
L'origine de l'acidification sous l'Epicéa est probablement multiple. Il a été vu précédemment que les essences résineuses captent plus les dépôts atmosphériques (potentiellement acides) que les essences feuillues (tableau 2.1) et qu'il en résultait une acidité plus importante des pluvolessivats sous le premier groupe d'espèces (tableau 2.2). Par ailleurs, les pH du feuillage des essences résineuses sont plus faibles que ceux des essences feuillues (tableau 2.13). Matzner et Ulrich (1983) ont d'ailleurs montré que les flux de protons internes à l'écosystème liés à la minéralisation de la matière organique et aux prélèvements de cations étaient nettement supérieurs dans un peuplement d'Epicéa que dans un peuplement de Hêtre<sup>28</sup>. De même, Strobel *et al.* (1999) ont mesuré des teneurs en acides de faible poids moléculaire (dans les solutions du sol à 0-20 cm de profondeur) 2 à 3 fois supérieures sous l'Epicéa par rapport au Chêne et au Hêtre.

Il est possible que les conditions rhizosphériques soient plus acides pour les essences résineuses que pour les essences feuillues. En conditions contrôlées, c'est ce qui a été montré avec de jeunes individus de Pin et de Hêtre (Leyval, 1988). Enfin, s'il est connu que la composition des exsudats racinaires dépend de l'essence (Smith, 1976), aucune donnée concernant les essences étudiées ici n'a pu être trouvée.

---

<sup>28</sup> Minéralisation (Epicéa : 1.0 ; Hêtre : 0.1) ; Prélèvement (Epicéa : 4.3 ; Hêtre : 1.3) en kg.ha<sup>-1</sup>.an<sup>-1</sup>.

**Figure 3.1 - Localisation géographique des sites d'étude**



**Tableau 3.1 - Caractéristiques géologiques et climatiques des sites d'étude**

site d'étude	localisation géographique	matériau parental	type de sol (référentiel pédologique)	altitude (m)	température annuelle (°C)	précipitations annuelles (mm)
1 Aubure	Vosges du Sud	granite	alocrisol ocreux	1000	5.5	1500
2 Beaulieu-en-Argonne	Bassin Parisien	gaize	podzosol meuble	280	7.0	790
3 Bishoffsheim	Vosges du Sud	grès	alocrisol typique	500	9.0	950
4 Breuil	Morvan	granite	alocrisol typique	550	9.0	1000
5 Coat-an-Noz	Bretagne	limon	néoluvisol dystrique	160	11.0	950
6 La Courtine	Massif Central	granite	alocrisol typique	820	7.5	1250
7 Couturas	Massif Central	granite	alocrisol typique	650	10.0	1400
8 Epinal	Plaine des Vosges	grès	alocrisol typique	390	9.0	1000
9 Eu	Haute-Normandie	limon	alocrisol typique	200	10.0	780
10 Gedinne	Ardennes Belges	limon	alocrisol typique	420	8.0	1100
11 Haye	Plateau Lorrain	limon	néoluvisol dystrique	370	9.5	760
12 Hochkopf	Vosges du Nord	grès	alocrisol ocreux podzolisé	370	9.0	800
13 Lamotte-Beuvron	Bassin Parisien	sable	alocrisol ocreux podzolisé	140	10.0	690
14 Lucenay l'Evêque	Morvan	rhyolithe	alocrisol typique	540	9.0	1000
15 Monthermé	Ardennes Françaises	limon	alocrisol typique	390	8.0	1100
16 Mouterhouse	Vosges du Nord	grès	alocrisol ocreux podzolisé	345	9.0	820
17 Moux	Morvan	granite	alocrisol typique	560	9.0	1000
18 Oberbronn	Vosges du Nord	grès	alocrisol ocreux	410	9.5	870
19 Orléans	Bassin Parisien	sable	néoluvisol dystrique	130	10.0	600
20 Paimpont	Bretagne	limon	alocrisol ocreux	250	11.0	870
21 La Petite-Pierre	Vosges du Nord	grès	néoluvisol dystrique	380	9.0	790
22 Peyrat-le-Château	Massif Central	granite	alocrisol typique	450	8.5	1400
23 col du Pilon	Massif Central	limon	alocrisol typique	700	8.0	1100
24 Rambouillet	Bassin Parisien	sable	podzosol meuble	150	10.0	630
25 Remiremont	Vosges du Sud	limon	alocrisol typique	610	8.0	1470
26 Rosheim	Vosges du Sud	granite	brunisol dystrique	650	9.0	1000
27 Royat	Massif Central	granite	alocrisol typique	750	8.5	890
28 Soulles	Basse-Normandie	limon	néoluvisol redoxique	150	11.0	1100
29 Sparsbach	Vosges du Nord	grès	alocrisol ocreux	270	9.0	780
30 Thann	Vosges du Sud	granite	alocrisol typique	650	8.5	1000

### 3. MATERIEL ET METHODE

#### 3.1. Essences forestières étudiées

L'ensemble du dispositif est constitué de 93 peuplements. Sept essences ont été étudiées. La superficie occupée par ces espèces représente 61 % de celle de la forêt française métropolitaine. Les essences sont les suivantes :

- Sapin (*Abies alba* Miller) : 9 peuplements.
- Epicéa (*Picea abies* Karsten.) : 24 peuplements.
- Pin (*Pinus sylvestris* L.) : 13 peuplements.
- Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) : 15 peuplements.
- Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) : 13 peuplements.
- Chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) : 16 peuplements.
- Chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) : 3 peuplements.

Etant donné le faible nombre de peuplements de Chêne pédonculé, les deux espèces de Chênes ont parfois été regroupées lors du traitement des données sous le terme de "Chêne".

#### 3.2. Dispositif d'étude

Les 93 peuplements du dispositif sont répartis sur 30 sites<sup>29</sup> de la partie nord de la France (figure 3.1 et tableau 3.1). Les sites sont tous sur des sols acides (pH < 5.0) non hydromorphes. L'altitude est le plus souvent inférieure à 750 mètres (ce qui est le cas de 80 % des forêts françaises ; source : I.F.N.). Chaque site contient au moins deux peuplements dont l'essence est différente de celle des autres peuplements. Pour chaque type d'étude, le nombre de sites concernés est variable (tableau 3.2) :

- étude de la composition chimique des sols : 30 sites.
- expérience quantitative sur l'altération d'un plagioclase-test : 5 sites.
- expérience qualitative sur l'évolution de deux vermiculites-test : 20 sites.
- étude des solutions capillaires des horizons superficiels des sols : 2 sites.
- étude de la végétation accompagnatrice des essences : 26 sites.
- étude des stocks de graines du sol : 2 sites.
- étude des exportations de fertilité liées aux récoltes de bois : étude bibliographique<sup>30</sup>.

---

<sup>29</sup> Les sites ont été sélectionnés à la suite d'une enquête auprès de propriétaires publics et privés.

<sup>30</sup> Les résultats de cette étude ne sont présentés que sous la forme d'un article (V).

Tableau 3.2 - Dispositif de l'étude

Sites d'étude		Approches utilisées					Peuplements présents						
n°	nom du site	étude du sol	expérience : altération d'un plagioclase	expérience : évolution de vermiculites	étude des solutions du sol	étude de la végétation herbacée	étude des stocks de graines	Chêne sessile (s.) ou pédonculé (p.)	Hêtre d'Europe	Epicéa commun	Sapin pectiné	Douglas	Pin sylvestre
1	Aubure	*	.	.	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	Sapin	.	.
2	Beaulieu-en-Argonne	*	*	.	.	.	.	.	Hêtre	Epicéa	.	.	.
3	Bishoffsheim	*	.	*	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	Sapin	.	.
4	Breuil	*	.	.	.	*	.	Chêne s.	Hêtre	Epicéa	.	Douglas	.
5	Coat-an-Noz	*	.	*	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	Sapin	Douglas	.
6	La Courtine	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	Sapin	Douglas	Pin
7	Couturas	*	*	.	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	.	.	.
8	Epinal	*	.	.	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	.	Douglas	.
9	Eu	*	*	.	.	*	.	Chêne p.	Hêtre	Epicéa	.	Douglas	.
10	Gedinne	*	.	*	.	.	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	Douglas	.
11	Haye	*	.	*	*	*	*	Chêne s.	.	Epicéa	.	Douglas	Pin
12	Hochkopf	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	.	Pin
13	Lamotte-Beuvron	*	*	.	.	.	.	Chêne s.	.	.	.	.	Pin
14	Lucenay l'Evêque	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	.	.	Douglas	Pin
15	Monthermé	*	*	.	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	.	.
16	Moutherhouse	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	Douglas	.
17	Moux	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	Douglas	.
18	Oberbronn	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	.	Sapin	.	Pin
19	Orléans	*	.	.	.	*	.	Chêne s.	.	.	.	.	Pin
20	Paimpont	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	.	Pin
21	La Petite-Pierre	*	.	*	.	*	*	Chêne s.	Hêtre	Epicéa	.	.	Pin
22	Peyrat-le-Château	*	.	*	.	*	.	Chêne p.	.	Epicéa	.	.	.
23	col du Pilon	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	Epicéa	.	Douglas	.
24	Rambouillet	*	.	*	.	*	.	Chêne s.	.	.	.	.	Pin
25	Remiremont	*	.	*	*	*	.	.	Hêtre	Epicéa	.	Douglas	Pin
26	Rosheim	*	.	*	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	Sapin	.	.
27	Royat	*	.	.	.	*	.	.	.	.	Sapin	Douglas	Pin
28	Soules	*	.	*	.	*	.	Chêne p.	.	Epicéa	.	Douglas	.
29	Sparsbach	*	.	*	.	.	.	.	Hêtre	Epicéa	Sapin	.	Pin
30	Thann	*	.	*	.	*	.	.	Hêtre	Epicéa	Sapin	Douglas	.

### 3.3. Analyses de sol

Une fosse pédologique a été creusée au centre de chaque peuplement. Les sols ont été décrits et référencés à partir du front de la fosse. La densité apparente de chaque horizon a été estimée par la méthode du cylindre. Un échantillon moyen de cinq sous-échantillons a été prélevé dans chaque horizon. Les sols ont été échantillonnés jusqu'à 40 cm de profondeur. Les échantillons ont été tamisés à 2 mm avant les analyses.

Les variables mesurées ont été les suivantes :

- granulométrie en cinq phases (méthode Robinson) : argiles ( $< 2 \mu\text{m}$ ) ; limons fins (2 - 20  $\mu\text{m}$ ) ; limons grossiers (20 - 50  $\mu\text{m}$ ) ; sables fins (50 - 200  $\mu\text{m}$ ) ; sables grossiers (200 - 2000  $\mu\text{m}$ ).
- teneur en carbone (Anne, 1945).
- teneur en azote (Bremner, 1960).
- pH du sol (rapport sol / eau = 1.25).
- quantités d'éléments échangeables (Rouiller *et al.*, 1980).
- teneur en phosphore "rapidement disponible" (Duchaufour et Bonneau, 1959).
- teneurs en fer et en aluminium libres<sup>31</sup> (Tamm, 1922).

La litière sous chaque peuplement a été décrite et les épaisseurs des couches OL, OF et OH ont été mesurées.

La CEC a été estimée en sommant tous les cations échangeables (K, Na, H, Ca, Mg, Mn, Al en  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ ). Le taux de saturation est défini comme le rapport  $(\text{Na} + \text{K} + \text{Ca} + \text{Mg}) / \text{CEC}$ .

Remarque : Des résultats déjà publiés ont été repris lors du présent travail. Il s'agit d'études employant *in situ* des résines échangeuses d'ions de type CHELEX. Ces résines ont permis une quantification de la complexation de l'aluminium par la matière organique sous l'Épicéa, le Douglas et le Hêtre (voir Bonnaud, 1990a ; Augusto, 1995 ; Augusto *et al.*, 1998 pour plus de détails). Ces données ont été retravaillées en utilisant des valeurs relatives (voir 3.8). Les sites étudiés sont les suivants : Coat-an-Noz, Mouterhouse, Remiremont, Rosheim, Sparsbach, Thann.

---

<sup>31</sup> Formes non échangeables et non cristallisées. Il s'agit le plus souvent d'oxydes ou de formes amorphes.



**Tableau 3.3** - *Composition chimique des phases du matériau feldspathique initial*

phases du matériau initial	SiO <sub>2</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	MnO	MgO	CaO	Na <sub>2</sub> O	K <sub>2</sub> O	TiO <sub>2</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>
plagioclase (> 99.9 %)	55.02 0.08	28.00 0.06	0.09 0.01	0.02 0.01	0.01 0.00	10.69 0.04	4.95 0.03	0.47 0.04	0.01 0.00	0.26 0.01
ilménite (< 0.01 %)	4.96 2.04	2.46 1.20	42.04 1.89	0.51 0.04	1.22 0.08	0.94 0.34	0.52 0.24	0.29 0.27	44.39 1.93	0.03 0.01

Les valeurs sont les moyennes et les erreurs standards en % d'oxydes (plagioclase : n = 30 ; ilménite : n = 10).

### 3.4. Expérience quantitative sur l'altération d'un plagioclase-test

#### 3.4.1. Principe de la méthode

La méthode consiste à insérer une masse connue d'un minéral altérable dans les sols. Après plusieurs années de contact dans le sol, l'échantillon est retiré. La perte de masse consécutive à l'incubation dans le sol se déduit par soustraction de la masse finale à la masse initiale.

#### 3.4.2. Plagioclase-test

Le minéral-test est un feldspath<sup>32</sup> composé à plus de 99.9 % de plagioclase non zoné et de moins de 0.1 % d'impuretés (notamment des ilménites). La formule structurale de la phase plagioclase calculée à partir des analyses à la microsonde (tableau 3.3)<sup>33</sup> est la suivante :  $\text{Si}_{2.49} \text{Al}_{1.49} \text{K}_{0.02} \text{Ca}_{0.52} \text{Na}_{0.45} \text{O}_8$ .

Le minéral a été réduit par broyages successifs à la taille de 100-200  $\mu\text{m}$ . Cette fraction a été ensuite passée au trieur magnétique, traitée aux ultrasons et lavée à l'eau distillée. Trois grammes de minéral-test ont été placés dans des sachets poreux et imputrescibles<sup>34</sup>. Un gramme de quartz pur (250-400 $\mu\text{m}$ ) a été également placé dans chaque sachet. Les détails du protocole de préparation du plagioclase-test sont présentés par Bonnaud (1990b).

Deux lots de sachets ont été insérés horizontalement dans les sols à partir d'un front de fosse. Les profondeurs d'insertion sont les suivantes : 0 cm (sous la litière) ; 5 cm ; 15 cm ; 40 cm. La fosse a été ensuite rebouchée en respectant la stratification initiale des horizons. Un lot de sachets a été récupéré après trois années d'incubation dans les sols. Ce lot a fait l'objet d'une étude préliminaire (Blet-Charaudeau, 1984). Un second lot a été récupéré après neuf années d'incubation. Des sachets peuvent être détériorés lors de l'expérience. Dans ce cas, le quartz sert d'étalon de référence. En effet, étant donné le caractère quasi inaltérable du quartz sous nos latitudes (Goldich, 1938 ; Knauss and Wolery, 1986), l'échantillon ne sera pris en compte que si la masse finale de quartz est égale à sa masse initiale (*i.e.* 1 g). Les grains de plagioclase et de quartz ont été séparés par un tri granulométrique. Toutefois, la présence d'hyphe mycéliens, de racines et d'agrégats de grains ont rendu nécessaire un tri manuel sous loupe binoculaire.

La surface spécifique des minéraux-test a été mesurée selon la méthode BET<sup>35</sup>. La surface spécifique du témoin est de 0.11  $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ . Quelques échantillons ont été observés au Microscope Electronique à Balayage<sup>36</sup>.

---

<sup>32</sup> feldspath fourni par la Compagnie Générale de Madagascar, Paris.

<sup>33</sup> Camebax de type MBX avec WDXRA.

<sup>34</sup> NYTREL TI polyamide, 10 cm x 5 cm, porosité = 20  $\mu\text{m}$ .

<sup>35</sup> Gemini 2360.

<sup>36</sup> Hitachi S 2500 LB équipé d'un système à dispersion d'énergie Kevex Delta.

### 3.5. Expérience qualitative sur l'évolution de vermiculites-test

#### 3.5.1. Principe de la méthode

La méthode consiste à insérer des minéraux échangeurs de cations dans les sols. Le minéral-test a été préalablement saturé avec un cation peu présent dans les sols (ici  $\text{Na}^+$  vis-à-vis des sols acides). Après plusieurs années de contact avec le sol et les solutions du sol, l'échantillon est retiré. La nature de la garniture cationique fournit alors des renseignements sur la dynamique des sols :

- i)  $\text{Na}^+$  est considéré comme n'ayant pas été échangé durant l'incubation *in situ* car il est relativement peu présent dans les sols acides. Il s'agit donc d'une partie de la garniture cationique des vermiculites-test qui n'a pas évolué durant l'incubation.
- ii) les autres cations proviennent de l'échange de  $\text{Na}^+$  avec le sol.

#### 3.5.2. Vermiculites-test

Deux types de minéraux-test ont été utilisés. Il s'agit de phyllosilicates du type vermiculites trioctaédriques (la charge de feuillet a été calculée à partir de l'analyse chimique totale d'échantillons témoins ; annexe C) :

Vermiculite de Prayssac (VP) = vermiculite de basse charge de feuillet ( $x = 0.59$ ).

Vermiculite de Santa Olalla (VSO) = vermiculite de haute charge de feuillet ( $x = 0.97$ ).

Les principales caractéristiques des vermiculites-test (analyses chimiques ; diffractogrammes en rayons X = XRD) sont présentées dans l'annexe C. La vermiculite de Prayssac a été décrite par Monchoux (1961) et André (1972). La vermiculite de Santa Olalla a été décrite par Calle-Vian (1977).

En conditions acides ( $2.5 < \text{pH} < 5.8$ ), les vermiculites peuvent évoluer de deux façons :

- i) en conditions peu acides (Rich, 1968 ; Bain *et al.*, 1990) et / ou non complexantes (Huang et Keller, 1971 ; Razzaghe, 1976 ; Robert *et al.*, 1979), l'aluminium occupe majoritairement l'espace interfoliaire des minéraux, où se trouvent la plupart des sites d'échange cationique, et y forme des hydroxydes. Ces hydroxydes diminuent la capacité d'échange cationique des minéraux (CEC) et empêchent les feuillets de se refermer à 1.0 nm après une saturation par le cation K. Le pic obtenu par XRD est alors à 1.4 nm. C'est l'acidolyse.
- ii) en conditions très acides (Rich, 1968 ; Bain *et al.*, 1990) et / ou complexantes (Razzaghe, 1976 ; Robert *et al.*, 1979 ; Maes *et al.*, 1999), l'hydroxylation de l'aluminium ne s'effectue pas et le minéral conserve ses caractéristiques initiales (pic à 1.0 nm après une saturation par K). C'est l'acidocomplexolyse.

L'utilisation de vermiculites de charge de feuillet différente a pour objectif de tester *in situ* l'hypothèse que la charge de feuillet est susceptible de modifier le comportement des vermiculites-test par rapport au modèle de l'acidolyse / acidocomplexolyse.

Les tests au laboratoire et les études antérieures (Ranger, données non publiées ; Ranger *et al.*, 1991 ; Augusto *et al.*, 1998) ont montré que VSO et VP répondent bien selon ce modèle pour ce qui concerne l'évolution de la CEC. Par contre VP a un comportement en diffraction des rayons X qui ne permet pas une interprétation selon le modèle ci-dessus. C'est pourquoi VP a fait l'objet de tests complémentaires.

### 3.5.3. Caractérisation de la Vermiculite de Prayssac

Le minéral désigné sous le terme de "vermiculite de Prayssac" présente de nombreuses anomalies de comportement par rapport aux vermiculites classiques. En effet, une saturation K ne permet pas de refermer le minéral à 1.0 nm (annexe C) et le rendement d'extraction de la garniture cationique varie en fonction du cation extractant.

#### *comportement d'échange cationique de VP.*

La CEC à l'état initial des vermiculites naturelles est faible. Une saturation Na à 50°C permet alors de faire remonter la CEC. Un tel traitement fait passer la CEC de VP d'environ 40 à 110  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ . Cette saturation s'accompagne d'une libération de Mg dans la solution. Le rendement de la saturation de VP à l'état initial dépend fortement de la nature du cation saturant. Ainsi, après plusieurs saturations successives au K, la CEC n'est que de 70 à 80  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ . Elle est d'environ 130  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$  lorsque Sr est employé selon le même protocole. Sur VP à l'état initial, André (1972) a mis en évidence que les cations non hydratés ( $\text{K}^+$  et  $\text{NH}_4^+$ ) ne pouvaient échanger que 75  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ , alors que les cations hydratés ( $\text{Na}^+$  et  $\text{Ba}^{2+}$ ) échangent 105  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ . L'auteur considère que environ 30  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$  de Mg (Mg sature VP à l'état naturel) ne sont pas déplaçables par des cations non hydratés. André propose de distinguer deux types de sites d'échanges : les sites accessibles à tous les cations (75  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ ) et les sites uniquement accessibles aux cations hydratés (30  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ ).

Des tests de saturation au laboratoire sur des échantillons ayant déjà été conditionnés (voir 3.5.4) puis ayant incubé dans les sols (Ranger, com. pers.) ont montré que la différence de rendement entre Sr et K dépendait de la valence du cation qui sature VP et qu'elle était proportionnelle (relations de type  $y = ax$ , avec  $0.97 < r < 0.83$ )<sup>37</sup> :

pour les cations monovalents (Na) :  $\text{Sr} / \text{K} = 1.1$ <sup>38</sup>

pour les cations divalents (Ca ; Mg ; Mn) :  $\text{Sr} / \text{K} = 2.0 \text{ à } 2.9$

pour les cations trivalents (Al) :  $\text{Sr} / \text{K} = 3.8$

---

<sup>37</sup> r = coefficient de corrélation.

<sup>38</sup> Rapport des quantités extraites par Sr par les quantités extraites par K.

### *comportement de VP aux rayons X.*

Bien que VP soit une vermiculite en raison de son pic à 1.41 nm après une saturation par Mg et l'éthylène-glycol, elle ne se comporte pas en tant que tel après une saturation K (annexe C).

Les résultats des nombreux essais réalisés dans les équipes INRA de Nancy et Versailles sont les suivants :

- saturation Ca : de 1.42 à 1.46 nm.
- saturation Na : de 1.25 à 1.28 nm.
- saturation initiale (en majorité Mg) : de 1.41 à 1.43 nm.
- saturation K (après une saturation Ca) : de 1.23 à 1.23 nm.
- saturation K (après une saturation Na) : de 1.10 à 1.13 nm.

La saturation K ne permet pas la fermeture de VP à 1.00 nm, même sous vide et à 110°C (1.08 nm). Seul un chauffage à très haute température permet la fermeture des feuillets (1.05 nm à 550°C et 1.00 nm à 660°C).

Une saturation lente et de très longue durée<sup>39</sup> a été effectuée sur trois témoins de VP (saturé Na ; saturé Sr ; à la fois traité par la méthode Mehra-Jackson et la méthode Tamura) afin de tester l'hypothèse suivante : l'utilisation d'une solution concentrée de cation saturant (KCl 1 N) pourrait provoquer une fermeture rapide des bords des feuillets ce qui empêcherait tout échange avec les cations situés au centre des empilements de feuillets. Les XRD de ces témoins ne montrent pas de différence avec les traitements classiques puisque les pics sont respectivement à 1.12, 1.13 et 1.11 nm (110°C). La non fermeture de VP à 1.0 nm après saturation KCl n'est donc pas due à une fermeture rapide des bords des feuillets.

### *composition minéralogique de VP.*

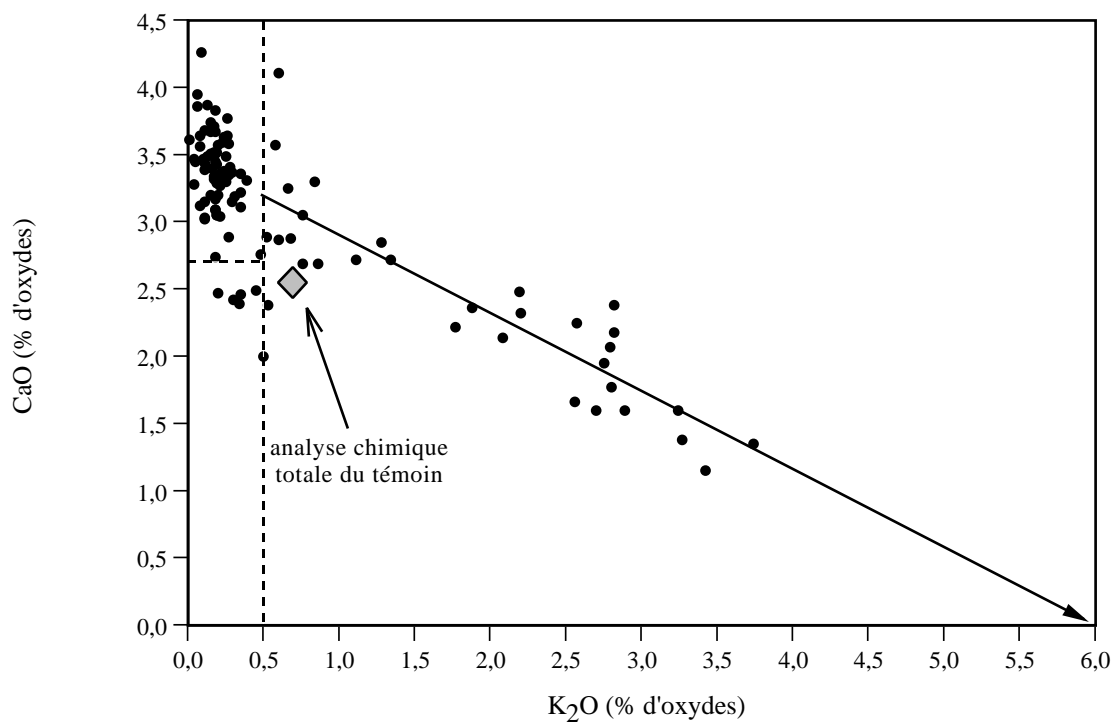
Des tests de saturation ont été effectués sur VP (à 50°C pendant 10 jours et sous agitation). A la fin de ces saturations, une phase minérale fine et minoritaire est apparue en plus de la phase grossière initiale. L'analyse chimique totale de ces phases a montré qu'elles présentaient des différences de composition, notamment en terres rares (annexe D). Ceci montre que VP n'est pas un composé minéralogiquement homogène.

Une saturation de VP à l'état initial a été menée sur une durée de 34 jours (50°C avec NaCl 1 N sans agitation). Celle-ci a montré que, si l'essentiel de la garniture cationique avait été échangé après seulement 3 jours (annexe E), l'échange n'a pas été total. Ainsi, il a été calculé que la CEC finale de cet échantillon était d'environ 120 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup> au lieu de 110 cmol<sub>c</sub> kg<sup>-1</sup> pour un échantillon conditionné normalement (voir 3.5.4). Ceci laisse supposer qu'il existe une couche interfoliaire pseudostable de Mg au sein de VP. André (1972) avait déjà mis en évidence le caractère fragile du Mg non échangeable de

---

<sup>39</sup> Mise sous percolation de 27 litres de solution KCl 0.01 N sur une période de 6 mois.

**Figure 3.2 - Analyses de la Vermiculite de Prayssac à la microsonde\***



\* : VP saturée CaCl<sub>2</sub>

VP à l'état initial. Les premières analyses concernant VP avaient montré que celle-ci contient des feuillets de chlorites interstratifiés<sup>40</sup> (Monchoux, 1961).

La présence d'une quantité non négligeable de K dans ce minéral laisse supposer que VP contient également des feuillets micacés (annexe D). Une série d'analyses à la microsonde a été effectuée sur 105 empilements isolés de VP saturée Ca. Les résultats montrent que trois populations se distinguent (figure 3.2) :

- 62 % des empilements n'ont pas de K (< 0.5 %) et ont une CEC relativement importante comme le montre la teneur en Ca (> 3%). C'est la plus homogène des trois populations.

- 28 % des empilements contiennent plus ou moins de K (0.5 %). Il est notable que la teneur en K forme un *continuum*.

- 10 % des empilements ne contiennent pas de K, mais leur CEC est probablement plus faible que la première population.

L'hypothèse retenue ici est que la première population est constituée de feuillets de vermiculites, la seconde d'empilements de feuillets de vermiculites et de feuillets micacés en proportion variable, et la troisième d'empilements de feuillets de vermiculites et de feuillets de chlorites également en proportion variable. Les proportions de ces trois types de feuillets sont difficiles à définir car les pôles purs ne sont pas connus. Néanmoins, la teneur en K de VP étant de 0.7 à 0.9 % d'oxydes, il est raisonnable d'estimer que 7 à 9 % des feuillets sont micacés (en admettant qu'un mica contient 10 % de K<sub>2</sub>O). L'extrapolation de la droite de la figure 3.2 n'aboutit pas à un pôle pur de feuillets micacés car elle rejoint l'axe des abscisses à environ 6 % de K<sub>2</sub>O (au lieu de 10 % pour un mica). Ce constat suggère que environ 3 % des feuillets sont des chlorites situés dans des empilements vermiculite-mica-chlorite<sup>41</sup>. La seconde population serait alors constituée de la façon suivante : 3 % de feuillets chloriteux, 7 à 9 % de feuillets micacés et 16 à 18 % de feuillets de vermiculites (en % du total).

Selon le même raisonnement appliqué à la troisième population, la quantité de feuillets chloriteux semble très faible (< 10 % et probablement 7 %). Compte tenu des 3 % de feuillets chloriteux de la seconde population, nous estimons la proportion de ces feuillets au sein de VP entre 5 et 10 %.

Au total, l'estimation est la suivante : 7 à 9 % de feuillets micacés ; 5 à 10 % de feuillets chloriteux ; plus de 80 % de feuillets de vermiculites. Il convient de souligner que cette estimation reste très imprécise, notamment pour la proportion de feuillets chloriteux.

Au vu de l'ensemble de ces caractéristiques, il apparaît que la Vermiculite de Prayssac est probablement un interstratifié relativement complexe. Il est composé d'au moins

---

<sup>40</sup> Présence d'un crochet endothermique à 600°C en ATD.

<sup>41</sup> Dans la seconde population :  $8 \times [1 - (6 / 10)] = 3,2$ .

trois phases : des feuillets de vermiculites, des feuillets micacés et des feuillets chloriteux. Il est impossible de déterminer si le composé magnésien pseudostable qui occupe une partie des sites d'échanges est une composante de la structure des feuillets. Notons que la présence partielle d'une couche brucitique dans des interstratifiés vermiculite-mica-chlorite est relativement courante (Deer *et al.*, 1992). Il n'est pas possible de déterminer si la présence de deux types de sites d'échanges est le résultat de l'existence de plusieurs types de feuillets et / ou d'une hétérogénéité structurale des feuillets de vermiculite. L'incapacité de VP à se refermer à 1.0 nm après une saturation K serait alors due au fait qu'une partie des sites d'échanges sont inaccessibles à ce cation.

#### 3.5.4. Conditionnement et analyses des vermiculites-test

Les vermiculites-test ont été saturés  $\text{Na}^+$  ( $\text{NaCl}$  1 N à  $40^\circ\text{C}$  pendant 5 jours ; voir Bonnaud, 1990b pour plus de détails) et réduit par broyages succesifs à la taille de 200-400  $\mu\text{m}$ . Trois grammes de chaque vermiculite ont été placés indépendamment dans des sachets poreux. Dans chaque sachet, un gramme de quartz a également été introduit. Le quartz a été utilisé de manière à favoriser la percolation des solutions de sol en empêchant les vermiculites de s'empiler.

Deux lots de sachets ont été insérés horizontalement dans les sols à partir d'un front de fosse. Les profondeurs d'insertion sont 0 cm, 5 cm, 15 cm et 40 cm. Un lot de sachets a été récupéré après une année d'incubation dans les sols. Un second lot a été récupéré après trois années d'incubation. Les vermiculites et les quartz sont séparés par tri magnétique<sup>42</sup>.  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$  et  $\text{Al}^{3+}$  ont été extraits par  $\text{SrCl}_2$  pour VP et par  $\text{KCl}$  pour VSO.  $\text{K}^+$  a été extrait par  $\text{SrCl}_2$  pour VP et par  $\text{NH}_4\text{Cl}$  pour VSO.  $\text{H}^+$  a été extrait par  $\text{KCl}$  pour VP et VSO. Al sous forme d'hydroxydes (noté AlT) a été extrait par un traitement au Na-tricitrate (Tamura, 1957). Fe sous forme d'hydroxydes (noté FeMJ) a été extrait par un traitement au dithionite-citrate-bicarbonate (Mehra et Jackson, 1960). Les quantités de Si extraites par ces méthodes sont notés SiT and SiMJ. L'acidité d'échange ( $\text{H}^+$  et Al échangeable) a été titrée par une base forte. Al échangeable et les autres cations ont été quantifiés par spectrophotométrie d'émission atomique<sup>43</sup>. Le pH a été mesuré (ratio minéral / eau = 1 / 2.5).

La CEC effective a été estimée en sommant tous les cations échangeables dosés (en  $\text{cmol}_c.\text{kg}^{-1}$ ). Le taux de saturation est défini comme le rapport  $(\text{K} + \text{Ca} + \text{Mg}) / \text{CEC}$ .

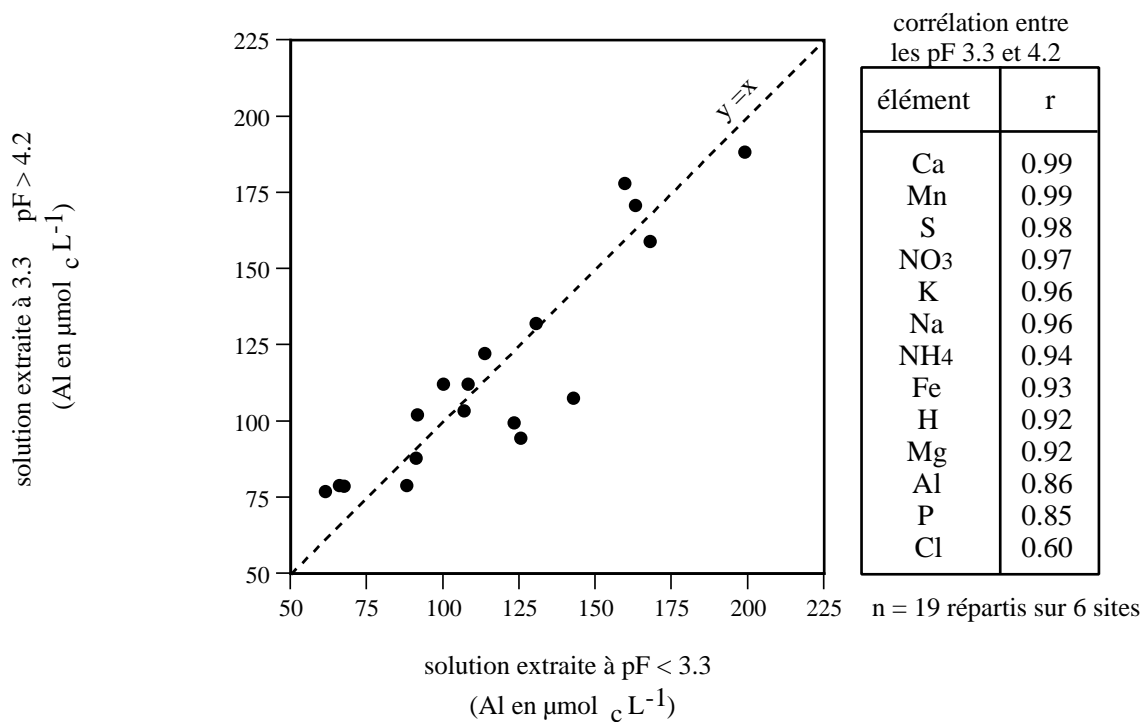
---

<sup>42</sup> AA electric vibrator, Aylesbury Automation Ltd, UK.

<sup>43</sup> ICP JY38+, Jobin-Yvon.



**Figure 3.3** - Comparaison de la composition des solutions de sol extraites à différents pF



### 3.6. Etude des solutions capillaires des sols

Les solutions du sol ont été étudiées sur deux sites où les sols présentent une acidité contrastée : Haye (acidité faible) et Remiremont (acidité relativement forte). Trois essences ont été sélectionnées sur chaque site : un peuplement d'Epicéa ; un peuplement de Douglas ; un peuplement feuillu (Haye : Chêne sessile ; Remiremont : Hêtre).

Pour l'étude des solutions du sol, dix prélèvements ont été effectués sur une année (d'avril 1998 à avril 1999). A chaque date, neuf échantillons de sol ont été prélevés dans chaque peuplement. Les neuf points ont été répartis dans l'ensemble de la parcelle pour tenir compte de la variabilité spatiale des caractéristiques chimiques des sols forestiers (Bringmark, 1989). Chaque point a été positionné sous le houppier d'un arbre, à environ 1.0 - 1.5 m du tronc, afin de tenir compte de l'impact des pluviollessivats et des écoulements de troncs (Zinke, 1962 ; Falkengren-Grerup, 1989 ; Boettcher, 1990 ; Carleton et Kavanagh, 1990). Chaque point est localisé de manière à éviter toute perturbation du sol liée à la macrofaune. La litière est retirée et un tube en acier inoxydable (L = 15 cm ; Ø = 8 cm) est enfoncé verticalement dans le sol par percussion. Le tube est ensuite retiré, la terre s'y trouvant est placée dans un sac plastique, le trou est bouché et l'emplacement du prélèvement est repéré pour éviter de prélever au même endroit à une date ultérieure. La sélection des points a toujours été faite par le même opérateur. Les neuf échantillons sont aléatoirement regroupés en trois groupes de trois prélèvements. Pour chaque date de prélèvement, la récolte des échantillons est faite en une seule journée et ceux-ci sont placés à l'obscurité et à 4°C dès le retour au laboratoire. Les échantillons sont traités et analysés dans les quatre jours suivant le prélèvement.

Les échantillons sont tamisés à 4 mm. L'humidité pondérale est mesurée (séchage à 105°C pendant 48 h). Les solutions du sol sont extraites par centrifugation des échantillons dans des pots à double-fond : une paroi perméable permet de retenir la fraction solide de l'échantillon centrifugé alors que la solution est recueillie dans le fond du pot (voir *e.g.* Giesler, 1996 pour une description complète de la méthode). Le temps de centrifugation et la vitesse de centrifugation sont calculés pour que l'eau extraite corresponde environ à un pF de 4.2. Des tests ont montré que, pour les sols de cette étude, il n'y avait pas de différence de composition entre les solutions extraites à pF = 3.3 et celles extraites à 3.3 <math>pF < 4.2</math> (figure 3.3). La solution est filtrée (0.45 µm) et homogénéisée pour l'analyse. Le pH est mesuré. Alt (Alt = Al total), Fe, Mn, Si, S, Na, K, Mg, Ca et P ont été mesurés en spectrophotométrie d'émission atomique<sup>44</sup>. N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, S-SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> et Cl<sup>-</sup> ont été mesurés par colorimétrie<sup>45</sup>. La balance ionique est définie comme : balance ionique = [( charges positives - charges négatives) / (

---

<sup>44</sup> ICP JY180 Ultrtrace, Jovin-Yvon.

<sup>45</sup> TRAACS-2000, Bran-Luebbe.

charges positives + charges négatives)]. Du fait de l'acidité des sols, la charge de Al a été considérée comme trivalente. Le carbone organique total (noté C) a été mesuré<sup>46</sup>. Des tests comparatifs du dosage de S en colorimétrie et en spectrophotométrie ont montré que la totalité du soufre contenu dans les solutions était sous forme de sulfates. Suite à ces tests, le soufre n'a été dosé qu'en spectrophotométrie et est considéré sous forme sulfate.

Les données météorologiques quotidiennes (précipitations, températures minimales et maximales) ont été fournies par des stations de mesure de METEO-FRANCE proches des sites d'étude<sup>47</sup>.

### **3.7. Etude des caractéristiques dendrologiques, du microclimat lumineux et de la végétation accompagnatrice des peuplements**

#### 3.7.1. Caractéristiques dendrologiques et microclimat lumineux des peuplements

La hauteur des trois plus grands arbres a été mesurée à l'aide d'un dendromètre Blume-Leiss. La surface terrière a été mesurée<sup>48</sup>. L'âge du peuplement a été estimé par carottage à coeur au pied d'un arbre<sup>49</sup>. Le traitement sylvicole (futaie ; taillis-sous-futaie ; éclaircies récentes) a été noté à partir des observations faites sur le terrain.

Dans chaque placette, une estimation de la transmittance lumineuse moyenne de la canopée a été effectuée avec deux pyranomètres longitudinaux<sup>50</sup> (dans le rayonnement global : 0.3 - 3.0 nm). Un appareil prenait des mesures d'intensité lumineuse (I) dans la placette (12 mesures réparties en deux transects parallèles de 15 m) alors que le second appareil mesurait de façon synchrone l'intensité lumineuse dans une zone découverte proche (I<sub>o</sub>). Pour chaque mesure sous couvert, on calcule la transmittance comme étant le ratio I / I<sub>o</sub>.

#### 3.7.2. Etude de la végétation au sol

Dans chaque peuplement de chaque site, une placette carrée de 400 m<sup>2</sup> a été bornée dans une zone homogène au centre du peuplement. Pour un petit nombre de placettes, la présence de fortes hétérogénéités, liées à une activité sylvicole récente, a conduit à ne pas effectuer le relevé de végétation. Sur chaque placette, la végétation a été relevée à deux stades phénologiques différents : la période printanière (22-03-98 au 10-04-98) et la période estivale (21-06-98 au 09-07-98). La nomenclature des espèces suit *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1966-80). Le recouvrement a été séparément estimé pour les strates arborescente, arbustive, herbacée et muscinale. Chaque espèce de chaque strate a

---

<sup>46</sup> TOC-5050, Shimadzu.

<sup>47</sup> Haye : station de Nancy ; Remiremont : postes du Val-d'Ajol et de Remiremont.

<sup>48</sup> Relascope de Bitterlisch.

<sup>49</sup> Tarière de Pressler.

<sup>50</sup> TLS-970 : Delta-T devices Ltd.

été affectée d'un coefficient d'abondance-dominance de "+" à "5" (Braun-Blanquet, 1983). Les individus pour lesquels il subsistait un doute quant à leur détermination ont été prélevés pour identification au laboratoire. Tous les relevés floristiques ont été effectués par la même paire d'opérateurs agissant ensemble.

L'indice de Shannon ( $H' = - \sum (p_i) \ln p_i$ ) avec  $p_i$  = abondance de l'espèce / somme des abondances de toutes les espèces<sup>51</sup>) et l'équitabilité ( $H'/H'_{max}$ ;  $H_{max} = \ln(n)$  avec  $n$  = nombre d'espèces) ont été calculés pour chaque relevé. Des valeurs indicatrices (Ellenberg *et al.*, 1992) ont été utilisées pour une caractérisation indirecte du milieu. Chaque espèce a des valeurs indicatrices représentant son optimum écologique. Les indices concernent la luminosité (L), la température (T), la continentalité (K), l'humidité (F), le pH (R) et la richesse en azote (N) du milieu. Ces coefficients varient entre 1 et 9 (sauf pour F : de 1 à 12). La valeur 1 correspond aux valeurs les plus faibles du facteur concerné alors que la valeur 9 correspond aux valeurs les plus élevées. Pour chaque relevé, une moyenne des indices des espèces présentes a été calculée.

### 3.7.3. Etude du stock de graines du sol

Les stocks de graines ont été étudiés sur deux sites présentant une acidité contrastée. Il s'agit des sites de Haye (sol brun peu acide sur limon : forêt de Chêne sessile en partie occupée par des plantations d'Epicéa, de Pin et de Douglas) et de La Petite-Pierre (sol brun acide sur grès : forêt à dominance de Chêne sessile en partie occupée par des plantations d'Epicéa et de Pin ; l'origine du peuplement de Hêtre n'a pas été déterminée). Les sites n'ont pas été sérieusement perturbés par l'agriculture car la consultation des anciens cadastres et plans de finage ne révèle aucune occupation autre que forestière depuis au moins 1760 pour La Petite-Pierre et depuis 1812 pour Haye.

Le prélèvement d'échantillons de sol a été effectué en février 1997. Dans chaque peuplement, cinq carrés de 1 m<sup>2</sup> ont été choisis au hasard. La litière a été retirée et les cinq premiers centimètres ont été mélangés et tamisés sur place à 4 cm.

Ces échantillons de terre ont été déposés dans des bacs plastiques drainant (L = 50 cm ; l = 30 cm ; H = 25 cm) placés en pépinière sous une ombrière fermée de tous côtés.

La terre de chaque peuplement a été répartie en cinq bacs (soit quarante bacs). Des témoins d'exposition en pépinière (cinq bacs supplémentaires) ont été réalisés à partir d'un mélange de sol stérilisé<sup>52</sup> afin de détecter d'éventuelles pollutions des bacs par des apports de graines lors de l'expérience. Les bacs ont été répartis en cinq blocs. Chaque bloc contient : quatre bacs "La Petite-Pierre" ; quatre bacs "Haye" ; un bac témoin stérilisé. L'arrosage a été fait de façon à maintenir les bacs à la capacité au champ.

---

<sup>51</sup> Les coefficients d'abondance-dominance (+ à 5) ont été indexés de 1 à 6 pour le calcul des  $p_i$ .

<sup>52</sup> 100 g de CH<sub>3</sub>Br pendant dix jours.

**Tableau 3.4** - *Exemple de calcul des valeurs relatives*

(pH du sol à 5 cm de profondeur ; site du Col du Pilon)

Valeurs	Comparaison	Formule	Valeurs Finales
valeurs originales	Douglas	.	3.90
	Epicéa	.	3.82
	Chêne	.	4.13
valeurs relatives S (soustraction)	S (Douglas - Epicéa)	$3.90 - 3.82$	+ 0.08
	S (Douglas - Chêne)	$3.90 - 4.13$	- 0.23
	S (Epicéa - Chêne)	$3.82 - 4.13$	- 0.31
valeurs relatives D (division)	D (Douglas / Epicéa)	$(3.90 / 3.82) - 1$	+ 0.02
	D (Douglas / Chêne)	$(3.90 / 4.13) - 1$	- 0.06
	D (Epicéa / Chêne)	$(3.82 / 4.13) - 1$	- 0.08

Après installation du dispositif (mars 1997), les relevés des plantules ont été faits huit fois entre mars et septembre, à intervalle variable selon la densité de germination. Une fois identifiées et comptées, les plantules ont été arrachées afin de favoriser la germination des semences qui pourraient encore se trouver sous ces plantules. Cette méthode a pour inconvénient de défavoriser la germination des espèces les plus hygrophiles (données non présentées).

### 3.8. Traitement des données

Les données ont été traitées statistiquement avec le système SAS (1990). Les méthodes employées suivent le modèle linéaire simple (analyses factorielles ; analyses de la variance<sup>53</sup> ; corrélation). Le niveau de signification des tests est noté de la façon suivante : [\*\*\* : p 0.001] ; [\*\* : p 0.01] ; [\* : p 0.05] ; [(\*) : p 0.1] ; [n.s. : p > 0.1].

Etant donné que toutes les essences ne se trouvent pas sur tous les sites, il n'est pas possible de calculer directement des moyennes par essence. En effet, il y a alors un risque que les différences calculées entre essences soient en fait le résultat des différences entre les sites. C'est pourquoi des valeurs relatives ont été calculées pour chaque paire d'essences présente sur un même site (voir tableau 3.4 pour un exemple). Les valeurs relatives calculées par division ont été préférées à celles calculées par soustraction lorsque les différences entre essences augmentaient avec la valeur moyenne du site. Les valeurs relatives calculées par division n'ont pas été employées pour les variables discontinues ou les variables pouvant avoir des valeurs négatives. Les différences non significatives entre deux essences calculées par division ne sont pas présentées en raison de leur coefficient de variation élevé<sup>54</sup>.

Pour chaque site, une catégorie "Feuille" a été créée en prenant les valeurs du peuplement de Chêne ou, lorsqu'il était absent, du peuplement de Hêtre.

---

<sup>53</sup> En mesures répétées pour les séries temporelles.

<sup>54</sup>  $f(x) = 1/x$  tend vers + quand  $x$  tend vers 0.

**Tableau 4.1** - Effet des essences sur les litières et les sols (0 - 10 cm)

**Litières**

Comparaisons	n	épaisseur (cm) [S]	rapport C/N [S]	pH (eau) [S]
Epicéa / Feuillus	16	+ 1.9 **	+ 2.8 ns	- 0.38 ***
Douglas / Feuillus	10	- 0.3 ns	- 2.5 ns	- 0.05 ns
Sapin / Feuillus	5	+ 0.6 ns	- 1.9 ns	- 0.18 ns
Pin / Feuillus	7	+ 2.0 *	+16.3 **	- 0.26 *
Epicéa / Chêne	8	+ 1.0 ns	+ 2.3 ns	- 0.25 (*)
Epicéa / Hêtre	11	+ 2.2 *	+ 6.6 *	- 0.51 ***
Epicéa / Douglas	11	+ 1.9 (*)	+ 4.4 **	- 0.18 *
Epicéa / Sapin	6	+ 2.9 *	+ 8.3 **	- 0.24 *
Epicéa / Pin	5	- 1.9 (*)	- 11.0 *	- 0.03 ns
Douglas / Chêne	6	+ 0.2 ns	- 5.5 ns	+ 0.22 (*)
Douglas / Hêtre	5	- 0.2 ns	+ 3.4 ns	- 0.32 (*)
Douglas / Sapin	4	- 0.7 ns	+ 2.4 ns	+ 0.07 ns

**Sols**

Comparaisons	n	rapport C/N [S]	pH (eau) [S]	Na ech ----- [D]	Ca ech (cmol c.kg-1) [D]	Al ech ----- [D]	taux de saturation [D]	Al (Tamm) (g . kg-1) [D]
Epicéa / Feuillus	16	+ 3.6 ***	- 0.31 **	+ 1.2 *	.	+ 0.8 (*)	- 0.3 *	+ 0.3 (*)
Douglas / Feuillus	10	+ 1.1 ns	- 0.14 ns	.	.	.	.	.
Sapin / Feuillus	5	+ 3.9 (*)	- 0.22 ns	+ 1.6 **	.	+ 0.7 (*)	.	+ 0.7 (*)
Pin / Feuillus	7	+ 3.8 **	- 0.18 *	.	.	+ 0.3 (*)	.	+ 0.3 (*)
Epicéa / Chêne	8	+ 4.8 **	- 0.25 (*)	+ 2.1 *	.	.	.	+ 0.3 (*)
Epicéa / Hêtre	11	+ 3.0 *	- 0.29 *	.	.	.	.	+ 0.3 (*)
Epicéa / Douglas	11	+ 2.6 **	- 0.06 ns	.	- 0.7 *	.	- 0.5 *	.
Epicéa / Sapin	6	+ 1.5 **	- 0.20 ns	.	.	.	.	.
Epicéa / Pin	5	+ 2.6 *	+ 0.08 ns	.	.	- 0.4 (*)	.	- 0.2 (*)
Douglas / Chêne	6	+ 1.9 *	- 0.34 (*)	.	.	.	.	.
Douglas / Hêtre	5	+ 1.3 ns	+ 0.03 ns	.	.	.	.	.
Douglas / Sapin	4	+ 0.5 ns	- 0.09 ns	- 0.5 *	.	.	.	.

D = mesure relative de division.

S = mesure relative de soustraction.

ech = cation échangeable.

## 4. PRINCIPAUX RESULTATS

Certains tableaux de résultats sont particulièrement volumineux. C'est pourquoi la plupart des données brutes sont présentées en annexes (support informatique) :

- Sols : annexe F.
- Vermiculite de Prayssac : annexe G.
- Vermiculite de Santa Olalla: annexe H.
- Solutions du Sol : annexe I.
- Végétation : annexe J.
- Stock de Graines : annexe K.
- Caractéristiques des peuplements : annexe L.

### 4.1. Sols

Le principal facteur influençant les résultats est la nature du matériau parental (Augusto *et al.*, 1998). En ce qui concerne l'effet des essences, il n'y a aucune différence significative pour les variables suivantes : granulométrie, densité, Capacité d'Echange Cationique, teneur en P, teneur en Al libre.

Il y a peu de différences entre essences qui sont significatives pour les horizons profonds (entre 30 et 40 cm de profondeur). L'effet des essences en profondeur se caractérise par une acidification plus ou moins marquée. Ainsi, entre 30 et 40 cm de profondeur, les sols sous Epicéa ont en moyenne 50 % de Al échangeable et 17 % de H échangeable de plus que sous le Feuillu. En conséquence, le  $pH_{eau}$  du sol sous Epicéa est en moyenne de 0.15 unité inférieure au  $pH_{eau}$  du sol sous les feuillus. Dans une moindre mesure, le Pin et le Douglas acidifient légèrement plus les sols en profondeur que les peuplements feuillus.

#### 4.1.1. Epaisseur, rapport C/N et pH des litières

- *épaisseur des litières*

L'Epicéa et le Pin ont des litières (OL + OF + OH) plus épaisses de 2 cm, environ et en moyenne, que les autres essences placées dans les mêmes conditions (tableau 4.1<sup>55</sup>). La litière du Pin semble plus épaisse que celle de l'Epicéa. Il n'existe pas de différence significative entre les autres essences.

Pin > Epicéa > (Sapin ; Chêne ; Douglas ; Hêtre)

---

<sup>55</sup> Les valeurs relatives de division non significatives n'ont pas été présentées pour des raisons exposées dans le paragraphe 3.8)



- *rapport C/N et pH*

Le rapport C/N et le pH des litières classent les essences de façon similaire. L'Epicéa et le Pin ont les litières les plus défavorables à la décomposition, surtout en comparaison avec le Hêtre. Le Chêne, le Sapin et le Douglas sont en position intermédiaire avec une tendance pour le Chêne à avoir une litière légèrement plus acide que les deux autres litières.

C/N : Pin > Epicéa (Chêne ; Sapin ; Douglas) Hêtre

pH : (Epicéa ; Pin) < Chêne (Sapin ; Douglas) Hêtre

4.1.2. Rapport C/N et pH des horizons superficiels des sols

- *rapport C/N*

Les dix premiers centimètres du sol discriminent toutes les essences testées. A part le Douglas, les essences résineuses ont un rapport C/N supérieur en moyenne de 3 à 4 unités par rapport aux peuplements feuillus. C'est l'Epicéa qui a les rapports les plus élevés. L'ordre des essences selon cette variable peut être présenté de la façon suivante :

Epicéa > (Pin ; Sapin) Douglas (Chêne ; Hêtre).

- *pH*

Le  $pH_{\text{eau}}$  de l'horizon superficiel du sol permet également de discriminer l'effet des essences : L'Epicéa et le Pin ont des pH inférieurs à ceux des peuplements feuillus (respectivement 0.31 et 0.18 unité de différence). Le Sapin et le Douglas ont des pH intermédiaires à ceux des Feuillus et de l'Epicéa. L'ordre des essences pour le pH est donc le suivant :

(Epicéa ; Pin) (Sapin ; Douglas) (Chêne ; Hêtre).

Il n'y a que deux sites comportant à la fois une chênaie et une hêtraie. Il n'est donc pas possible de comparer directement ces deux essences. Toutefois, le nombre de couples (Chêne ; Epicéa) et (Hêtre ; Epicéa) est suffisant pour les comparer indirectement à une même essence<sup>56</sup>. Il apparaît alors que les différences entre le Chêne et l'Epicéa d'une part, et celles entre le Hêtre et l'Epicéa d'autre part, sont très similaires.

4.1.3. Teneurs en éléments échangeables et libres du sol

Les éléments pour lesquels il existe des différences notables entre les essences sont Na, et Al (tableau 4.1) :

Les teneurs en Na sous le Sapin sont supérieures d'environ 160 %, 100 % et 90 % à celles des sols sous le Feuillu, le Pin (donnée non présentée) et le Douglas. L'Epicéa a des valeurs supérieures à celles des peuplements feuillus de l'ordre de 115 %. A titre

---

<sup>56</sup> Pour cela, il faut admettre que les deux essences feuillues sont présentes dans les mêmes types de sol. Cela pour que l'interaction entre l'épicéa commun et le type de sol, si elle existe, ne fausse pas les comparaisons indirectes.

indicatif, notons que le Pin semble avoir des teneurs en Na supérieures au Feuillu ( $p = 0.18$ ) mais que ce n'est pas le cas du Douglas. Il est remarquable que la variable la mieux corrélée à la teneur du sol en Na est la position longitudinale du peuplement ( $r = -0.57^{***}$ ) : plus le peuplement est situé à l'ouest, et plus la teneur du sol en Na est élevée.

Les différences entre les essences pour les teneurs en Al sont peu marquées ( $0.05 < p < 0.1$ ). Toutefois, elles sont similaires pour les formes échangeables et libres de cet élément : les sols sous le Sapin, l'Epicéa et le Pin ont des teneurs en Al supérieures à celles des sols sous le Feuillu. L'effet de cette aluminisation ne se répercute sur le taux de saturation du complexe d'échange que pour l'Epicéa qui enregistre une perte d'environ 30 % par rapport au Feuillu.

Le stock de carbone de l'horizon supérieur du sol (de 0-5 à 0-10 cm selon les sites) présente les différences suivantes : Epicéa > Douglas > Chêne.

#### 4.1.4. Remarque sur les phénomènes de complexation

Des résines échangeuses d'ions de type CHELEX avaient été utilisées afin d'étudier *in situ* la complexation de l'aluminium par la matière organique sous différentes essences (voir Augusto, 1995 et Augusto *et al.*, 1998 pour plus de détails). Ces données ont été retravaillées en utilisant des valeurs relatives. Il apparaît alors que, en hiver<sup>57</sup>, la capacité des essences à favoriser la complexation de Al jusqu'à 40 cm de profondeur est la suivante :

Epicéa > Douglas Hêtre (tableau 4.2).

**Tableau 4.2 - Effet de l'essence sur la complexation de Al**

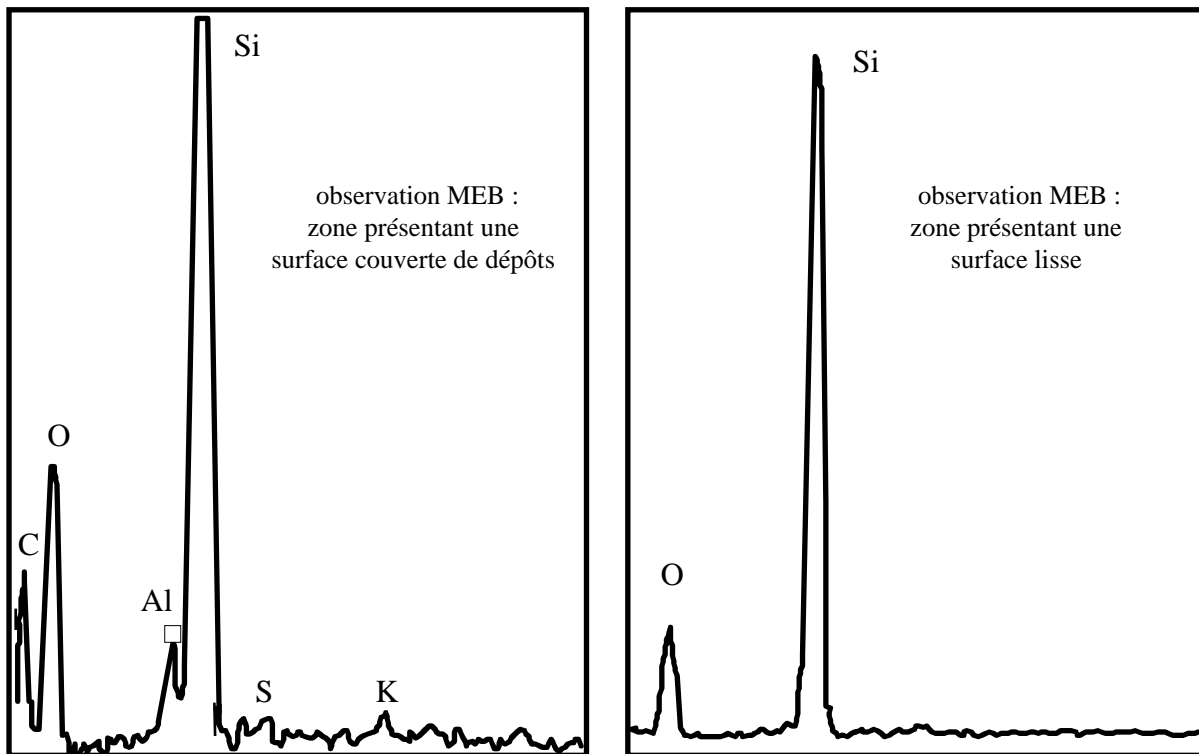
comparaison		n	Al complexé (0 à 40 cm) [D]
Epicéa	/ Hêtre	5	+ 2.80 **
Epicéa	/ Douglas	4	+ 0.95 **
Douglas	/ Hêtre	3	+ 1.55 ns ( $p = 0.12$ )

<sup>57</sup> Les neuf dixièmes des quantités annuelles d'Al complexé le sont durant les six mois de la saison d'arrêt de la végétation (Augusto, 1995).

**Figure 4.1** - Mise en évidence de précipitations et de zones altérées sur les minéraux-test

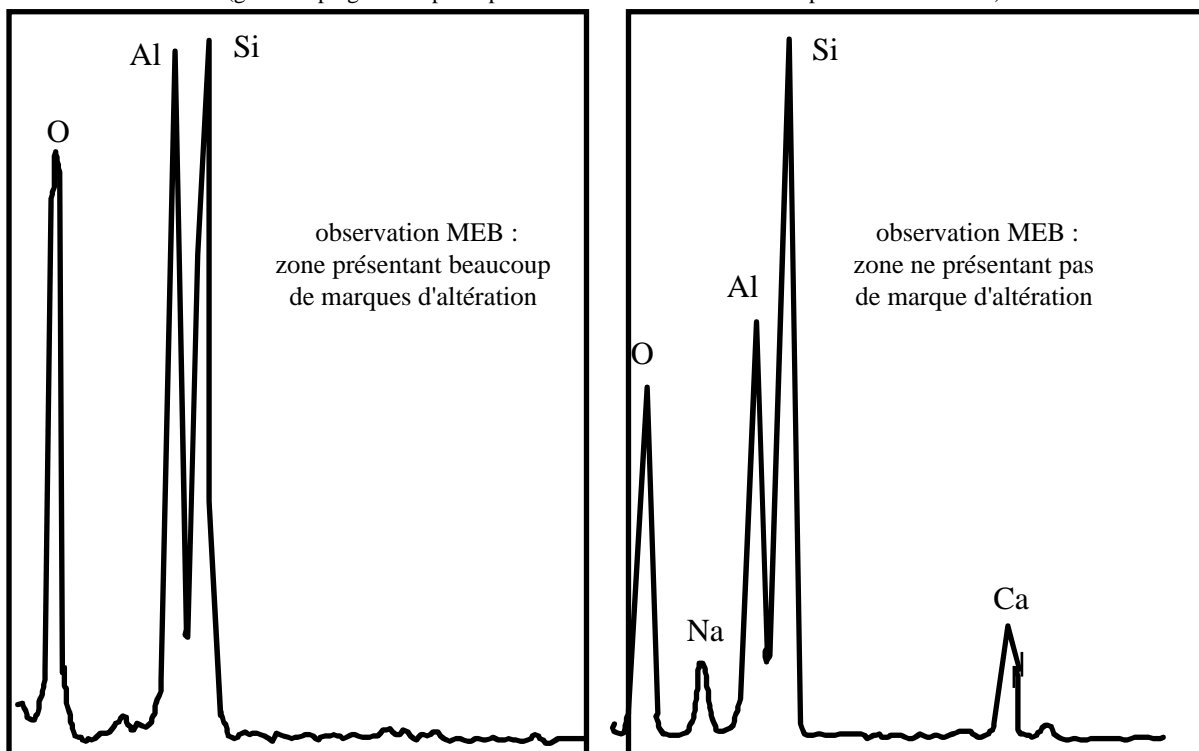
**a) précipitations sur les minéraux-test**

(grain de quartz placé pendant 9 ans sous une litière de Hêtre à Beaulieu-en-Argonne)



**b) altération des minéraux-test**

(grain de plagioclase placé pendant 9 ans sous une litière d'Epicéa à Monthermé)



## 4.2. Expérience quantitative d'altération du plagioclase-test

### 4.2.1. Observations et analyses semiquantitatives au MEB

L'observation des minéraux-test ayant incubé *in situ* montre que plusieurs phases secondaires sont apparues. Il s'agit notamment de précipitations de matière organique et de lessivage de minéraux du sol (figure 4.1.a) ainsi que de filaments mycéliens, d'oxydes de fer et de silice amorphe.

Les analyses en dispersion d'énergie (MEB) des zones de plagioclase apparaissant les plus altérées à l'observation peuvent présenter des pertes préférentielles en Ca et Na (figure 4.1.b). Toutefois, ce n'est pas toujours le cas et certaines zones de surface ayant une apparence altérée ont une composition proche des plagioclases témoins.

### 4.2.2. Facteurs de variation des pertes de masse des plagioclases

La perte de masse des minéraux-test a varié en fonction de plusieurs facteurs :

- *profondeur d'incubation* :

Les pertes sont d'autant plus fortes que les minéraux-test sont près de la surface du sol. Elles deviennent très faibles dès 15 cm de profondeur (figure 4.2).

- *durée de contact* :

Les pertes de masse des minéraux-test sont significativement plus importantes après 9 années de contact qu'après 3 années de contact (figure 4.2). Ceci est vrai à toutes les profondeurs d'incubation. Le taux de dissolution des échantillons proches de la litière a diminué au cours de l'expérience<sup>58</sup> (figure 4.3).

- *site* :

Les pertes de masse sont très variables en fonction du sol dans lequel les minéraux-test ont été insérés. Pour une même essence, les pertes de masse sont fortement dépendantes du pH du sol (tableau 4.3).

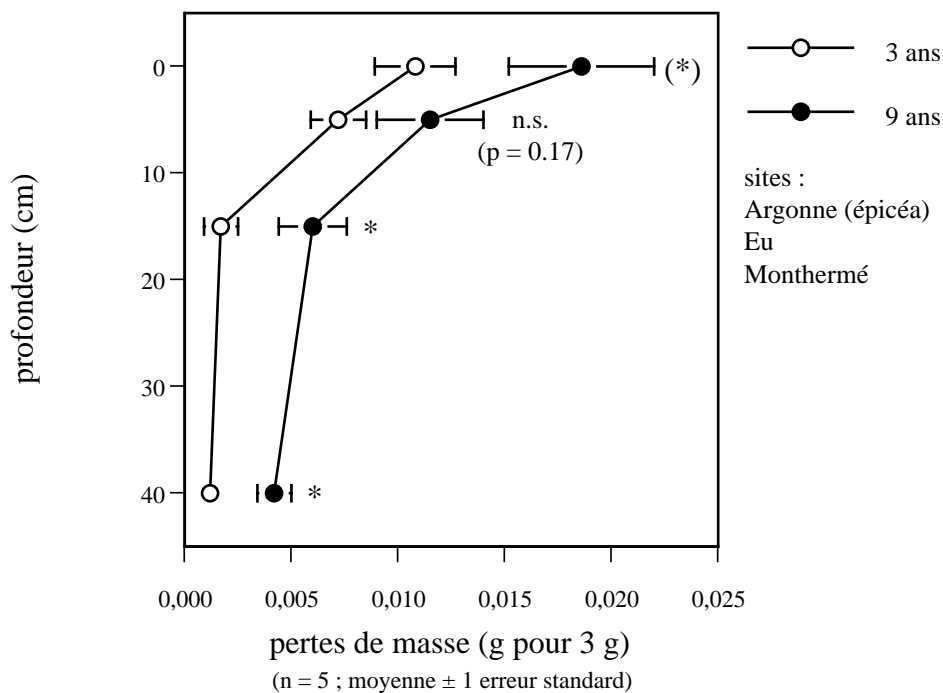
**Tableau 4.3 - Effet du site sur la dissolution des plagioclases-test**

site	essence	pertes cumulées de 0 à 40 cm. (g pour 3 g)	pH à 5 cm de profondeur	précipitations annuelles (mm)
Monthermé	Epicéa	0.155	3.4	1100
Beaulieu-en-Argonne	Epicéa	0.153	3.0	790
Eu	Epicéa	0.115	3.5	780
Lamotte-Beuvron	Pin	0.082	4.1	690
Couturas	Epicéa	0.039	4.5	1400

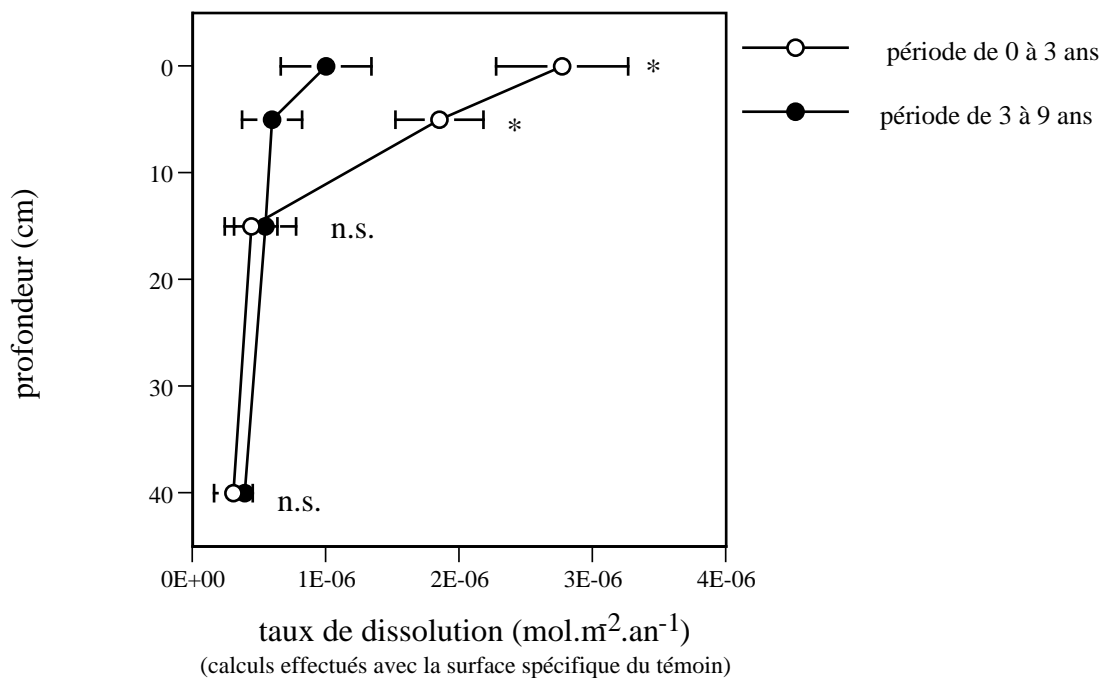
Dans les sols dont le pH est de 3.0 à 3.5, les pertes sont deux à trois fois supérieures à celles du sol de pH 4.5. Les fortes précipitations à Couturas ne sont pas en mesure de

<sup>58</sup> Le taux de dissolution de la période ' 3 - 9 ans ' a été calculé à partir de l'hypothèse que les pertes de masse de cette période sont égales aux pertes après 9 années moins les pertes après 3 années.

**Figure 4.2** - Effet de la durée d'incubation sur les pertes de masse des plagioclases-test



**Figure 4.3** - Effet de la durée d'incubation sur les taux de dissolution des plagioclases-test



**Tableau 4.4** - *Effet des essences sur les plagioclases-test*

site	essence	profondeur (cm)	perte de masse (g pour 3 g)	surface spécifique (m <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> )
Beaulieu-en-Argonne	Epicéa	0	0.062	1.63
		5	0.037	0.75
		15	0.036	0.75
		40	0.018	0.21
	Hêtre	0	donnée manquante	0.44
		5	0.016	0.55
		15	0.014	0.32
		40	0.014	0.17
Couturas	Epicéa	0	0.002	0.23
		5	0.019	0.15
		15	0.009	0.12
		40	0.009	0.14
	Hêtre	0	0.010	0.23
		5	0.013	0.15
		15	0.009	0.12
		40	0.010	0.15
Eu	Epicéa	0	0.059	1.19
		5	0.022	0.48
		15	0.016	0.21
		40	0.018	0.13
	Chêne (C. pédonculé)	0	0.021	0.38
		5	0.013	0.48
		15	0.017	0.42
		40	0.009	0.33
Lamotte-Beuvron	Pin	0	0.033	0.74
		5	0.018	0.38
		15	0.019	0.16
		40	0.012	0.19
	Chêne (C. sessile)	0	0.026	0.32
		5	0.023	0.73
		15	0.005	0.21
		40	0.006	0.16
Monthermé	Epicéa	0	0.084	1.18
		5	0.051	0.68
		15	0.009	0.38
		40	0.011	0.30
	Chêne (C. sessile)	0	0.051	1.37
		5	0.048	0.56
		15	0.012	0.34
		40	0.007	0.29

**Tableau 4.5** - *Effet des essences sur le taux de perte de masse des plagioclases-test*

site	somme des pertes sous le peuplement résineux (g)	somme des pertes sous le peuplement feuillu (g)	rapport " résineux " / " feuillu "
Beaulieu-en-Argonne #	0.091	0.044	+ 106.8 %
Couturas	0.039	0.042	- 7.1 %
Eu	0.115	0.060	+ 91.7 %
Lamotte-Beuvron	0.082	0.060	+ 36.7 %
Monthermé	0.155	0.118	+ 31.4 %

# : sauf pour la profondeur 0 cm.

compenser l'effet de la différence de pH. Il est à noter que les quantités de dépôts atmosphériques (par exemple en sulfates) sont notablement plus faibles dans les secteurs de Lamotte-Beuvron et de Couturas que dans le secteur de Monthermé (Ulrich *et al.*, 1998).

#### 4.2.3. Effets des essences sur les pertes de masse

Les pertes de masse et la surface spécifique des minéraux-test qui ont incubé pendant 9 années sont présentées dans le tableau 4.4. Il apparaît que les pertes de masse des plagioclases-test sont plus importantes sous les essences résineuses que sous les essences feuillues (tableau 4.5). La différence est en moyenne de + 52 % ( $p < 0.05$ ). Les différences entre les essences sont nulles sur le site où les pertes sont faibles (Couturas). L'Epicéa augmente les pertes par rapport au Feuillu d'environ de 75 %<sup>59</sup> ( $p < 0.05$ ), mais la variabilité de ce résultat est très élevée (coefficient de variation = 0.52). Le Pin de Lamotte-Beuvron conduit à une augmentation des pertes de masse des plagioclases-test de 37 % par rapport au Feuillu.

#### 4.2.4. Effets des essences sur les surfaces spécifiques

Il n'existe pas de différence significative de surface spécifique des plagioclases-test entre les essences. Par contre, il apparaît de manière ponctuelle des différences entre les échantillons sous les peuplements d'Epicéa et ceux des peuplements feuillus (tableau 4.4) :

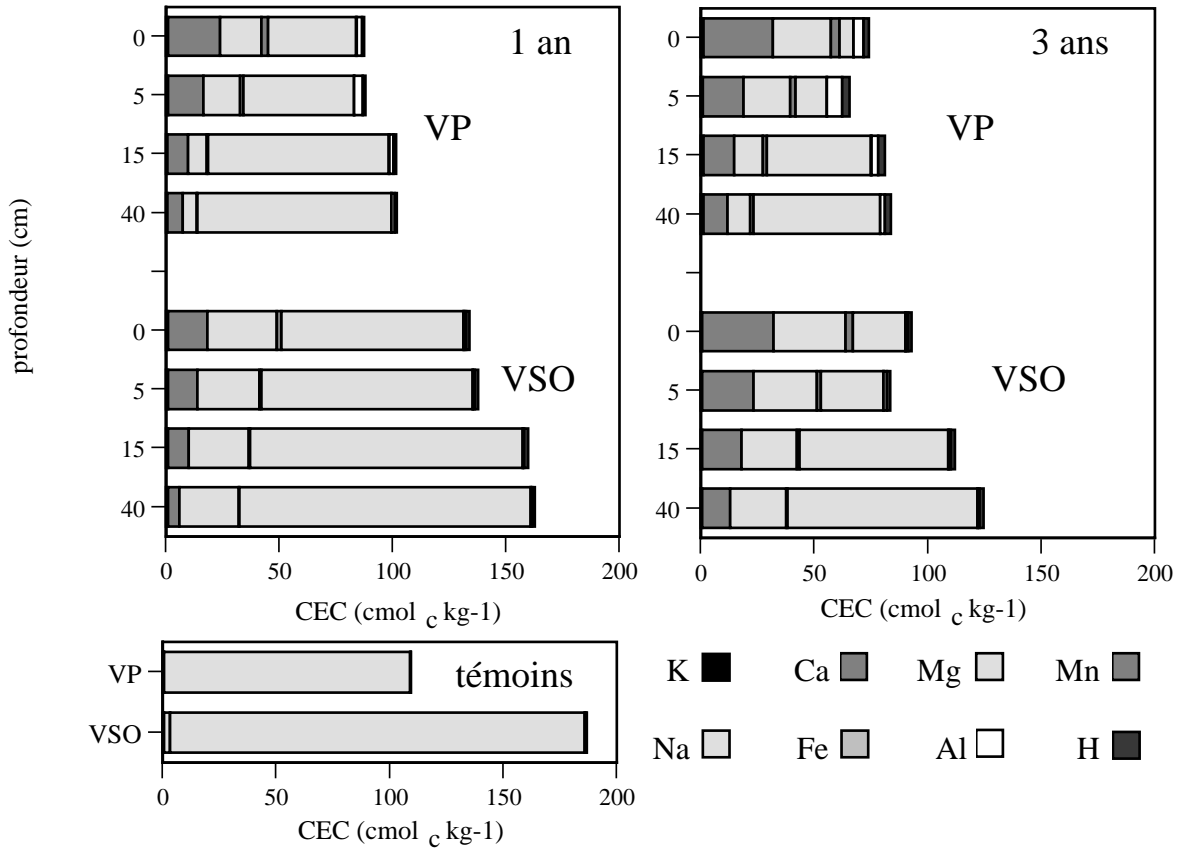
- à Beaulieu-en-Argonne : Epicéa > Hêtre (de 0 à 15 cm de profondeur).
- à Eu : Epicéa > Chêne (à 0 cm de profondeur).

---

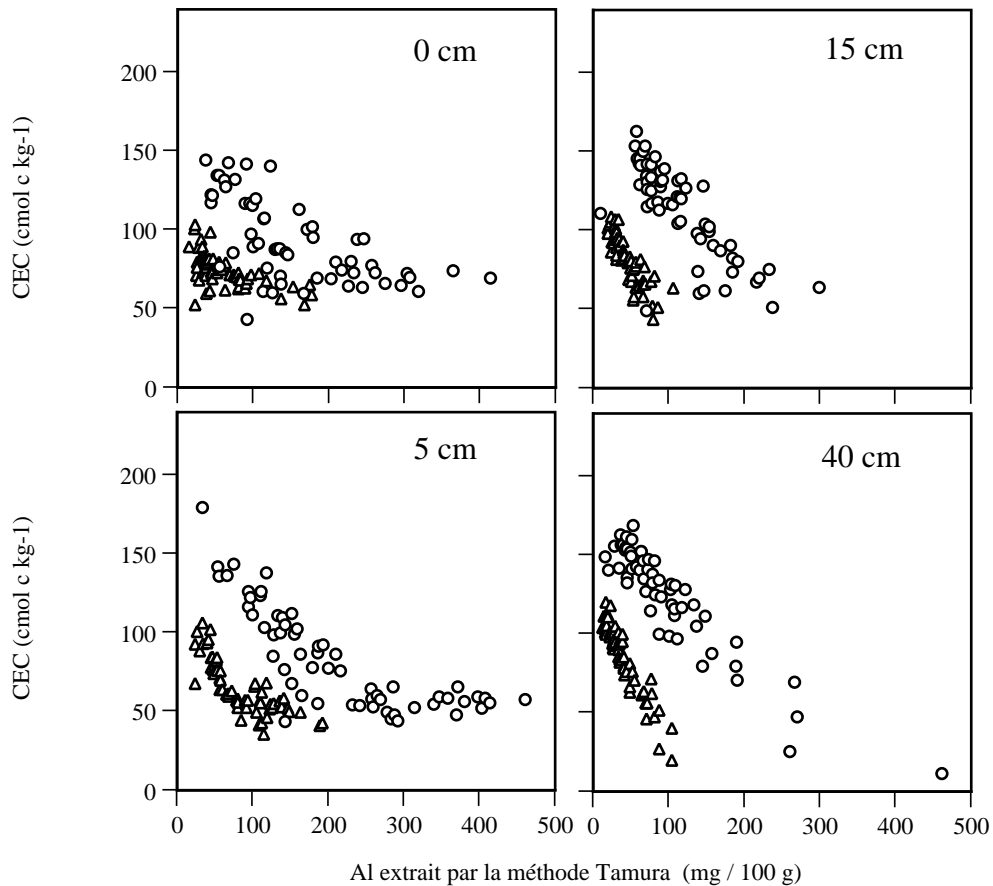
<sup>59</sup> n = 3 ; Beaulieu-en-Argonne, Eu, Monthermé.



**Figure 4.4 - Evolution moyenne des vermiculites-test**  
(évolution moyenne sur l'ensemble des sites étudiés)



**Figure 4.5 - Relation entre la teneur en Al hydroxylé et la CEC des minéraux-test**  
(3 ans de contact ;  $\Delta$  = VP ;  $\circ$  = VSO)



### 4.3. Expérience qualitative d'évolution des vermiculites-test

#### 4.3.1. Facteurs de variation des résultats des vermiculites-test

La garniture cationique moyenne des vermiculites-test après 1 et 3 ans de contact est présentée par la figure 4.4. Plusieurs facteurs contrôlent clairement l'évolution des vermiculites :

- *profondeur d'incubation* :

L'évolution des vermiculites-test est d'autant plus marquée que les échantillons sont proches de la surface du sol. Même après 3 ans, 50 % en moyenne de la CEC initiale des vermiculites sont restés saturés par le cation initial (Na) à 40 cm de profondeur. Il est important de souligner qu'il subsiste une quantité notable de Na dans presque tous les échantillons, y compris ceux qui ont incubé 3 ans sous une litière (0 cm de profondeur). Ainsi, des analyses ponctuelles à la microsonde<sup>60</sup> ont montré que la teneur en Na de l'extrémité des feuillets était inférieure à celle du milieu des feuillets (respectivement  $0.8 \pm 0.2$  et  $2.4 \pm 0.5$  % d'oxydes ;  $n = 12$  ;  $p = 0.05$ ), ce qui suggère que le centre des feuillets n'a pas été profondément modifié par l'incubation *in situ* (valeur du témoin :  $5.5 \pm 0.2$  % d'oxydes ;  $n = 6$ ).

- *durée de contact* :

La désaturation des vermiculites en Na est plus importante pour les échantillons qui ont incubé 3 ans *in situ* par rapport à ceux qui n'ont incubé que 1 an. De même, les pertes de CEC sont plus importantes après 3 ans de contact dans les sols.

- *site* :

Les vermiculites-test évoluent à des intensités différentes selon les sites. La variable liée au site qui explique le mieux cette variation est le type de matériau parental. Pour l'acidité d'échange et ALT, l'effet de la roche-mère<sup>61</sup> est le suivant : grès > limon > granite. Pour la CEC, l'ordre est inversé.

#### 4.3.2. Relations entre les variables

Deux groupes de variables s'individualisent :

- la teneur en  $\text{Na}^+$ , la CEC, le taux de saturation et le pH sont corrélés positivement entre eux.

- les teneurs en  $\text{Mn}^{2+}$  et en ALT, ainsi que l'acidité d'échange sont corrélées positivement entre elles.

Les variables du premier groupe sont négativement corrélées à celles du second groupe (tableau 4.6 et figure 4.5).

---

<sup>60</sup> Minéral-test = VP ; durée de contact = 3 ans ; profondeur = 0 cm.

<sup>61</sup> La rhyolithe a été regroupée avec les granites, le sable a été regroupé avec les grès.

**Tableau 4.6 - Coefficients de corrélation entre quelques variables des vermiculites-test**

VP	Na	CEC	taux de saturation	Al T	acidité d'échange	Mn
pH	+ 0.84	+ 0.71	+ 0.73	- 0.73	- 0.64	- 0.41
Na	.	+ 0.78	+ 0.62	- 0.61	- 0.54	- 0.38
CEC	.	.	+ 0.75	- 0.76	- 0.65	- 0.28
taux de saturation	.	.	.	- 0.82	- 0.83	- 0.53
Al T	.	.	.	.	+ 0.86	+ 0.16
acidité d'échange	.	.	.	.	.	+ 0.19

VSO	Na	CEC	taux de saturation	Al T	acidité d'échange	Mn
pH	+ 0.81	+ 0.77	+ 0.66	- 0.70	- 0.41	- 0.47
Na	.	+ 0.89	+ 0.59	- 0.70	- 0.32	- 0.42
CEC	.	.	+ 0.67	- 0.84	- 0.49	- 0.38
taux de saturation	.	.	.	- 0.65	- 0.50	- 0.72
Al T	.	.	.	.	+ 0.53	+ 0.32
acidité d'échange	.	.	.	.	.	+ 0.19

corrélations effectuées sur le lot complet de données : 1 et 3 ans ; 0, 5, 15 et 40 cm de profondeur.  
toutes les corrélations sont significatives à  $p < 0.001$ .

**Tableau 4.7 - Coefficients de corrélation entre VP et VSO**

	Ca <sup>2+</sup>	Mn <sup>2+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sub>T</sub>	CEC	taux de saturation	Mg <sup>2+</sup>	Fe <sub>MJ</sub>	acidité d'échange	Al échangeable	H <sup>+</sup>
r	+ 0.85	+ 0.84	+ 0.76	+ 0.76	+ 0.67	+ 0.55	+ 0.47	+ 0.47	+ 0.46	+ 0.41	+ 0.21

r = coefficient de corrélation entre VP et VSO pour la variable considérée.

#### 4.3.3. Effet du type de vermiculites et des essences sur les résultats

Les valeurs de toutes les variables de VP (sauf Fe et K) sont significativement corrélées à celles de ces mêmes variables de VSO (tableau 4.7).

Les différences significatives entre essences sont beaucoup plus nombreuses pour VP (n = 79) que pour VSO (n = 53). L'effet des essences est concordant pour VP et VSO pour Ca, Mn, Na, Al<sub>T</sub>, pH, l'acidité d'échange et H (tableau 4.8) :

- Il n'y a pas d'effet significatif de l'essence sur la teneur en Na<sup>+</sup>.
- L'Epicéa, le Pin et surtout le Douglas ont des teneurs en Ca<sup>2+</sup> supérieures à celles des vermiculites sous le Feuillu.
- Les teneurs en Al<sub>T</sub> des vermiculites-test sont supérieures sous l'Epicéa, le Sapin et le Douglas par rapport au Feuillu. Les teneurs en Al<sub>T</sub> sous le Pin sont inférieures à celles sous Feuillu.
- Les vermiculites qui ont incubé sous les essences résineuses sont plus acides comme le montrent les valeurs des pH convertis en moles de protons, de H<sup>+</sup> échangeables et d'acidité d'échange. Les échantillons sous le Sapin sont légèrement moins acides que ceux sous l'Epicéa.
- Les quatre essences résineuses ont des teneurs en Mn<sup>2+</sup> supérieures à celles des vermiculites sous les peuplements feuillus.

Pour les autres variables, au moins l'une des deux vermiculites ne présente que peu de différences entre essences :

- L'effet des essences sur les valeurs de K<sup>+</sup> et Mg<sup>2+</sup> est non significatif pour les deux types de vermiculites-test.
- Les essences résineuses ont des teneurs en Fe<sup>2+</sup> et Al échangeable supérieures à celles des peuplements feuillus (non significatif pour VSO).
- Le taux de saturation des vermiculites sous l'Epicéa, le Sapin et le Douglas (dans un ordre d'intensité décroissant) est inférieure à celui des échantillons sous le Feuillu. Les valeurs du Pin sont très légèrement supérieures à celles du Feuillu (non significatif pour VSO).
- L'Epicéa est l'essence pour laquelle les quantités de Si<sub>T</sub> extraites sont les plus importantes. Le Sapin a des valeurs de Si<sub>T</sub> supérieures au Feuillu (non significatif pour VSO).
- La CEC des vermiculites est plus élevée sous l'Epicéa et surtout sous le Pin que sous les peuplements de Feuillu. Le Sapin présente le résultat inverse. Ces différences s'expriment sous la litière pour l'Epicéa, à 40 cm de profondeur pour le Sapin, et sur tout le profil pour le Pin (non significatif pour VP).

**Tableau 4.8** - Effets du type de vermiculite et des essences sur les résultats des vermiculites-test

(3 ans ; 0 à 40 cm de profondeur ; valeurs relatives de division)

**Eléments échangeables.**

Comparaisons	n	K		Ca		Mg		Mn		Fe		Al		H	
		VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO
Epicéa / Feuillus	16	.	.	+ 1.08 *	.	+ 0.16 (*)	.	+ 2.65 **	+ 3.98 ***	+ 0.50 **	.	+ 1.30 ***	.	+ 0.41 *	+ 0.41 **
Douglas / Feuillus	9	.	.	+ 1.56 (*)	+ 1.05 *	.	- 0.11 **	+ 1.61 **	+ 2.62 **	+ 0.50 (*)	.	+ 0.68 *	.	+ 0.41 (*)	+ 0.50 *
Sapin / Feuillus	6	- 0.77 *	.	.	.	.	.	+ 5.37 **	+ 3.33 ***	.	.	+ 1.77 **	.	+ 0.20 *	+ 0.29 (*)
Pin / Feuillus	8	.	.	+ 1.24 ***	.	.	.	+ 0.68 *	.	+ 0.31 *	.	+ 0.36 *	.	+ 0.37 *	.
Epicéa / Chêne	10	.	.	+ 1.12 (*)	.	.	- 0.09 **	+ 3.24 *	+ 2.99 *	+ 0.50 **	.	+ 1.32 **	.	+ 0.53 **	+ 0.57 ***
Epicéa / Hêtre	7	.	.	.	+ 0.96 *	.	.	+ 2.94 ***	+ 3.43 ***	+ 0.53 (*)	+ 0.18 (*)	+ 1.38 **	+ 0.20 *	.	+ 0.24 (*)
Epicéa / Douglas	10	.	.	- 0.50 ***	- 0.45 *	+ 0.23 ***	.	- 0.23 (*)	.	+ 0.12 (*)	.	.	.	+ 0.16 (*)	.
Epicéa / Sapin	6	.	.	+ 0.86 (*)	.	.	.	.	+ 0.85 *	.	.	.	.	.	.
Epicéa / Pin	5	+ 0.42 (*)	+ 0.14 *	.	.	+ 0.31 (*)	.	.	.	.	.	.	.	- 0.26 **	+ 0.37 *
Douglas / Chêne	8	.	- 0.15 *	+ 1.37 *	+ 0.73 *	.	- 0.11 **	+ 3.02 *	+ 2.89 **	.	- 0.16 (*)	+ 0.77 **	.	.	+ 0.59 *
Douglas / Hêtre	3	.	.	.	.	.	.	.	+ 2.56 (*)	.	.	.	.	.	.
Douglas / Sapin	3	.	.	+ 2.60 **	.	.	.	.	.	.	.	.	.	- 0.22 *	.

**Autres variables.**

Comparaisons	n	CEC		Al T		Si T		acidité d'échange		taux de saturation		pH (en moles de H)	
		VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO
Epicéa / Feuillus	16	.	+ 0.21 *	+ 0.52 *	+ 0.40 **	+ 0.58 *	.	+ 1.89 **	+ 0.22 **	- 0.06 *	.	+ 7.87 *	+ 1.89 *
Douglas / Feuillus	9	.	.	+ 0.20 *	+ 0.20 (*)	.	.	+ 1.12 *	+ 0.21 *	- 0.03 (*)	.	+ 2.32 *	+ 1.76 (*)
Sapin / Feuillus	6	- 0.24 (*)	.	+ 0.73 ***	.	+ 0.32 (*)	.	+ 2.42 **	.	- 0.07 **	.	+ 4.14 **	.
Pin / Feuillus	8	.	+ 0.25 ***	.	- 0.18 (*)	.	.	+ 0.22 (*)	.	.	+ 0.01 *	+ 1.80 (*)	.
Epicéa / Chêne	10	.	+ 0.26 *	+ 0.45 *	.	+ 0.24 *	.	+ 1.87 *	+ 0.27 **	- 0.04 (*)	+ 0.02 (*)	.	.
Epicéa / Hêtre	7	.	.	+ 0.56 **	+ 0.76 **	.	+ 0.21 **	+ 2.02 *	+ 0.16 **	- 0.09 *	.	+ 14.55 *	+ 4.07 **
Epicéa / Douglas	10	.	- 0.20 (*)	.	.	+ 0.35 *	.	+ 0.16 (*)	.	- 0.06 (*)	.	- 0.55 *	.
Epicéa / Sapin	6	.	.	.	+ 0.33 (*)	+ 0.50 **	+ 0.24 **	.	.	.	.	+ 5.57 (*)	+ 3.12 *
Epicéa / Pin	5	.	+ 0.17 (*)	.	.	+ 0.36 **	.	.	.	.	.	.	.
Douglas / Chêne	8	.	.	+ 0.25 *	+ 0.34 *	.	.	+ 1.28 (*)	+ 0.26 *	.	.	+ 2.77 *	+ 2.42 (*)
Douglas / Hêtre	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Douglas / Sapin	3	.	.	.	- 0.32 *	.	.	- 0.27 *	.	+ 0.11 (*)	.	.	.

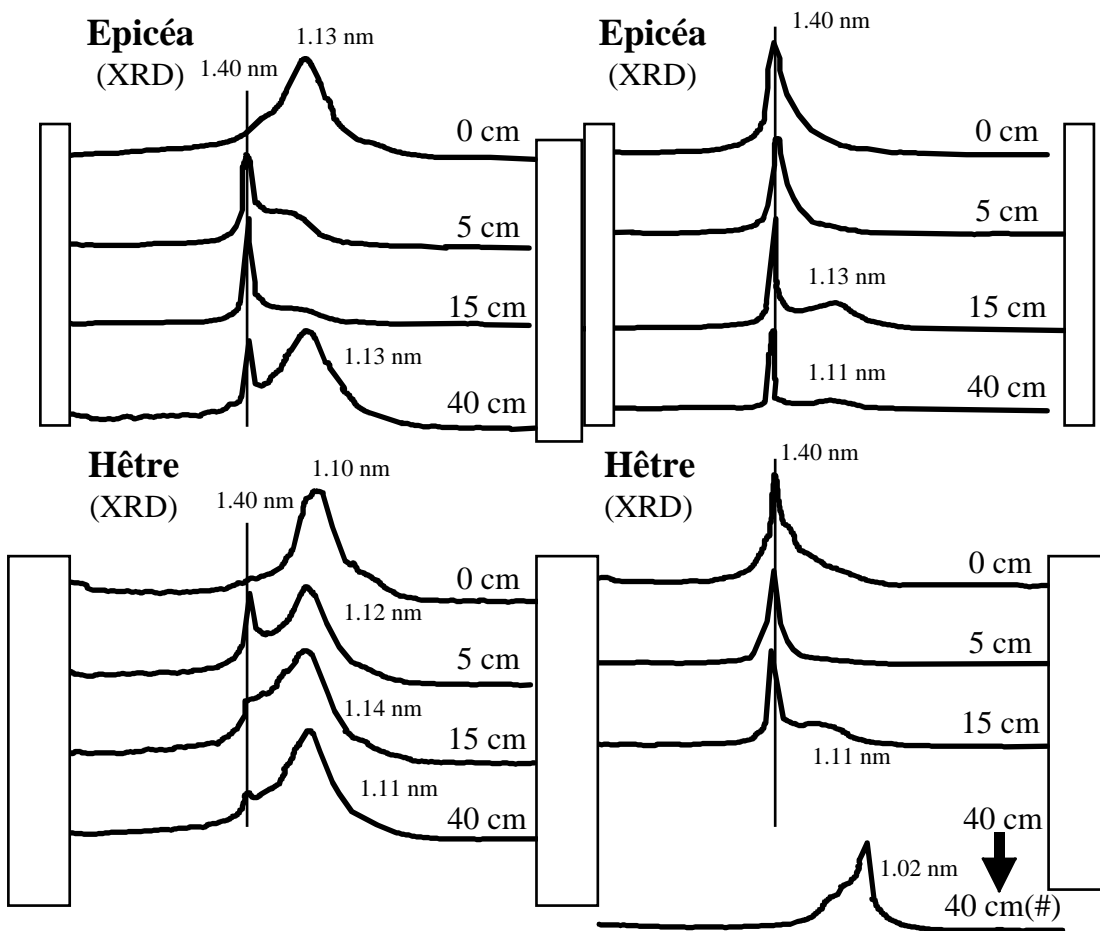
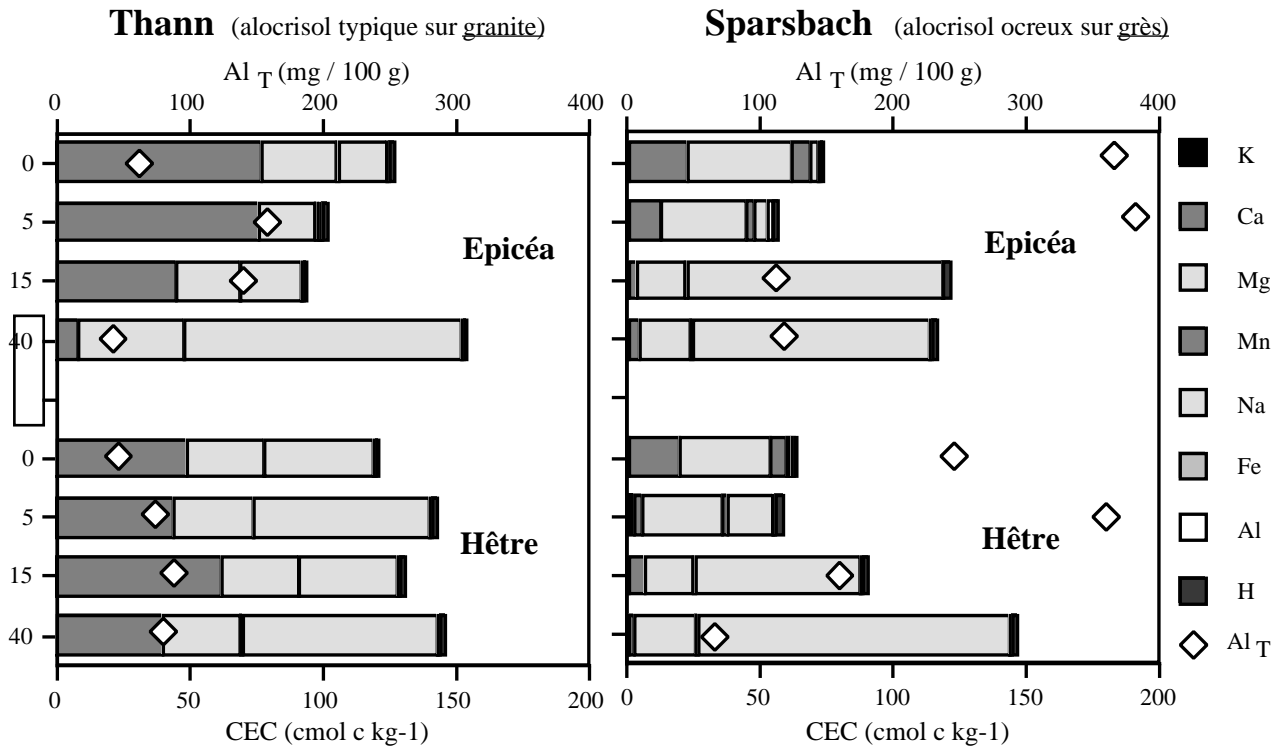
Pour les mêmes raisons que pour les analyses de sol, il n'est pas possible de comparer directement le Hêtre au Chêne. Il semble tout de même que ces deux essences ont un effet similaire sur les vermiculites-test dans la mesure où les différences entre le Chêne et l'Epicéa d'une part, et celles entre le Hêtre et l'Epicéa d'autre part, sont similaires.

L'effet des essences n'apparaît pas pour tous les sites. Par exemple, la plus forte hydroxylation de Al en position interfoliaire ( $Al_T$ ) sous l'Epicéa par rapport au Hêtre est significative à Thann mais l'est peu à Sparsbach (figure 4.6). La différence entre ces deux essences pour l'intensité du pic à 1.4 nm des diffractogrammes aux rayons X est également beaucoup plus marquée à Thann qu'à Sparsbach<sup>62</sup>. Pour ces exemples, il ne semble pas y avoir de différence entre les deux essences pour la CEC des vermiculites-test.

---

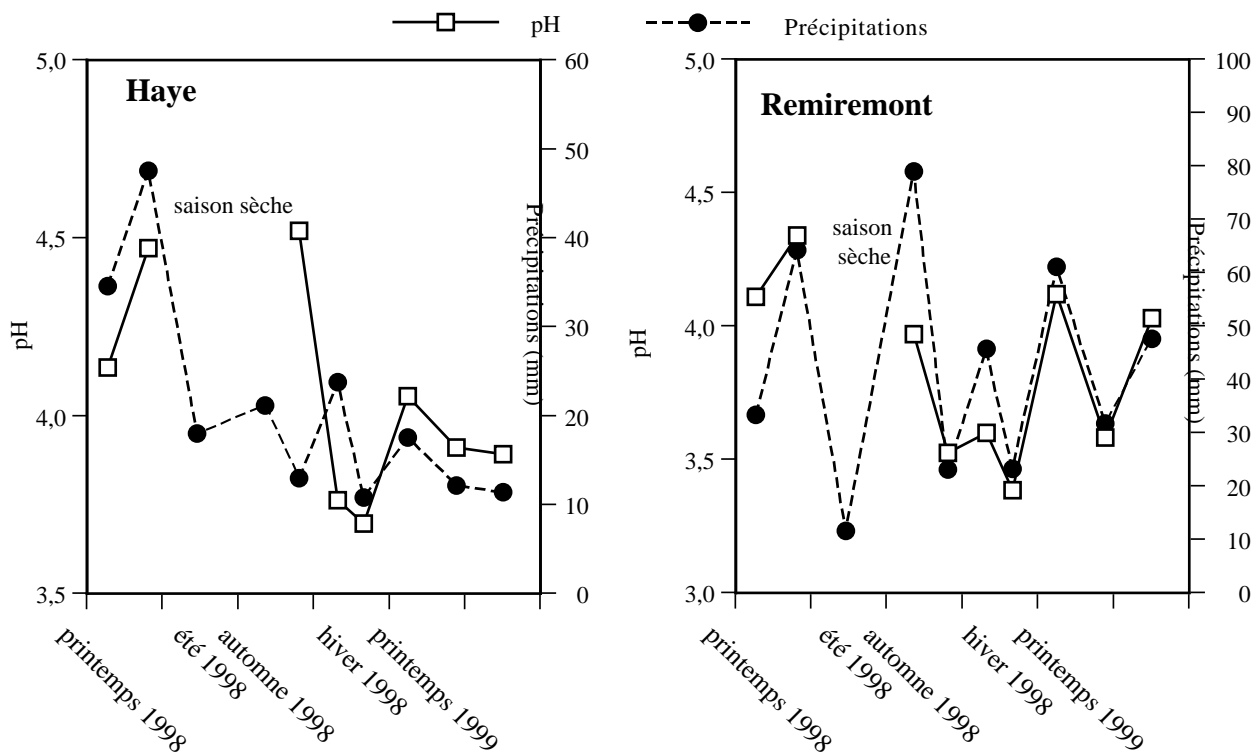
<sup>62</sup> Rappel : 1.4 nm est un pic caractéristique du phénomène d'hydroxylation en position interfoliaire.

**Figure 4.6** -Effets de l'essence et de la roche mère sur les vermiculites-test (VSO-3 ans)  
(échantillons saturés K ; hygrométrie = 50 %)

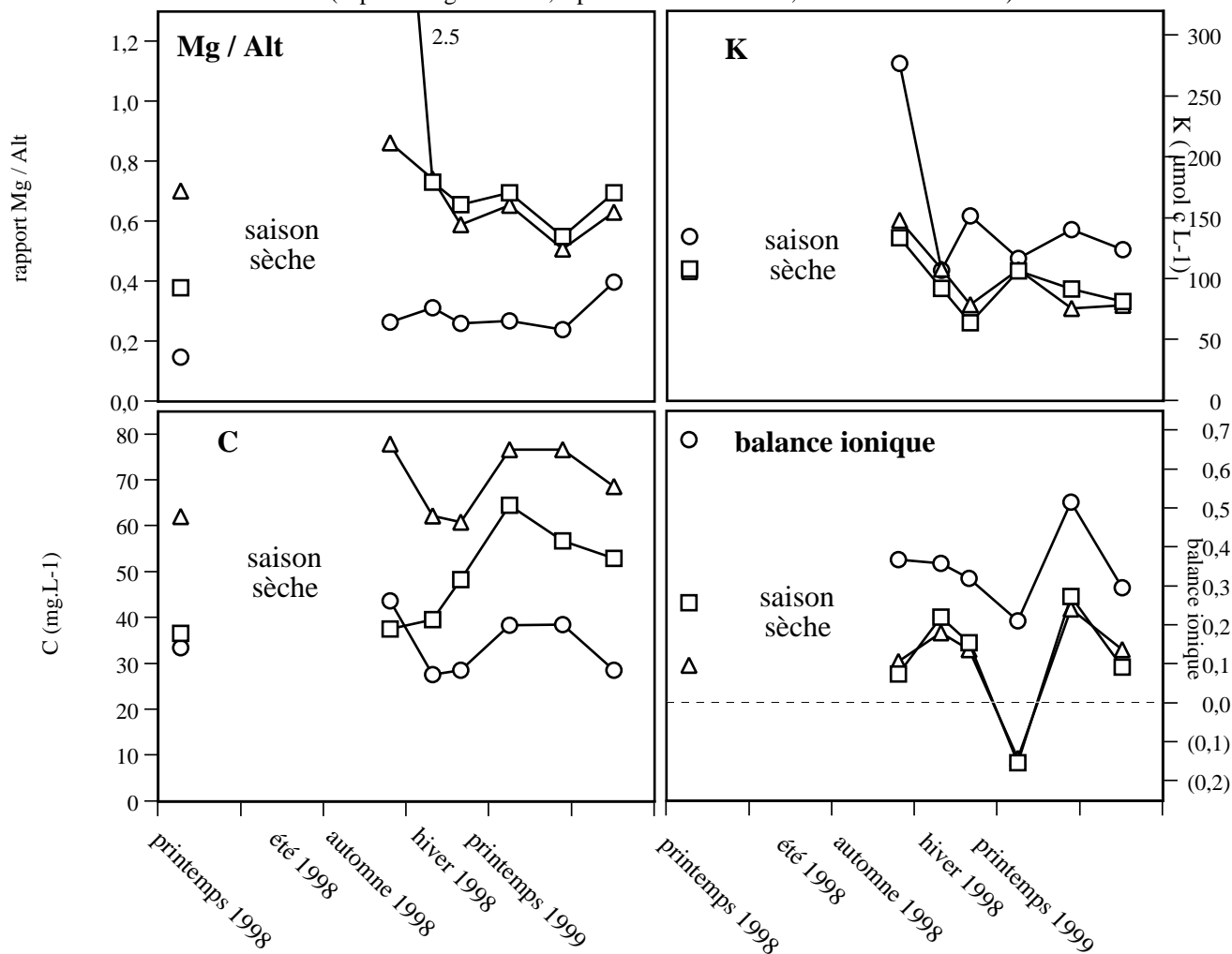


(#): échantillon saturé K après extraction de Al par la méthode Tamura.

**Figure 4.7 - Relation entre le pH des solutions de sol et les quantités de précipitations des huit jours précédant le prélèvement**



**Figure 4.8 - Effet des essences sur les solutions du sol de Haye**  
(sapin Douglas = □ ; Epicéa commun = Δ ; Chêne sessile = ○ )





#### 4.4. Solutions capillaires du sol

##### 4.4.1. Impact des quantités de précipitations

Les données de METEO-FRANCE indiquent que les précipitations ont été beaucoup plus importantes à Remiremont (1748 mm) qu'à Haye (813 mm) durant la période d'observation<sup>63</sup> (d'avril 1998 à avril 1999). L'humidité moyenne du sol est significativement supérieure ( $p < 0.001$ ) à Remiremont ( $56.3 \pm 2.1$  g d'eau pour 100 g de sol sec) par rapport à Haye ( $33.6 \pm 1.1$ ). La quantité d'eau extraite a été presque nulle à trois dates à Haye (de juin à septembre 1998) et à une date à Remiremont (juillet 1998). Le pH des solutions du sol superficiel est positivement corrélé à la quantité de précipitations des huit jours précédant le prélèvement (figure 4.7). Cette relation est plus marquée à Remiremont ( $p < 0.001$ ) qu'à Haye ( $p < 0.05$ ).

##### 4.4.2. Impact des essences

L'impact des essences sur les variables du site de Remiremont est globalement peu marqué. C'est pourquoi, les résultats présentés ici concernent principalement le site de Haye. Le cas de Remiremont sera abordé durant la discussion des résultats.

Lors du tamisage des échantillons de sol, il a été observé que des vers de terre étaient fréquemment présents dans le sol sous Chêne sessile alors qu'ils étaient absents des échantillons de sol sous Epicéa et Douglas. Un nombre notable de fourmilières a été recensé sous l'Epicéa.

Les échantillons de sol sont significativement ( $p < 0.05$ ) plus humides sous le Chêne ( $35.1 \pm 1.0$  g d'eau pour 100 g de sol sec) et l'Epicéa ( $36.0 \pm 2.2$ ) que sous le Douglas ( $29.7 \pm 1.3$ ). Le pH des solutions du sol sous le Chêne est supérieur d'au moins 0.5 unité à celui sous les peuplements résineux (tableau 4.9). Les teneurs en  $\text{SO}_4^{2-}$  et  $\text{Na}^+$  des solutions de sol sous Chêne sont inférieures à celles des solutions de sol sous l'Epicéa et le Douglas. La teneur en  $\text{NO}_3^-$  et le rapport  $[\text{NO}_3^- / (\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+)]$  des solutions sous le Chêne sont nettement inférieurs à ceux des peuplements résineux. Il en est de même pour  $\text{Ca}^{2+}$  et le ratio Ca/Alt. Les teneurs en Si, Fe et Al sont plus élevées sous le peuplement feuillu que sous les peuplements résineux. Les teneurs en  $\text{Mn}^{2+}$  des solutions sous l'Epicéa sont supérieures à celles des solutions sous le Chêne. Pour les autres variables, il n'y a pas de différence entre essences qui soit statistiquement significative. Toutefois, des tendances apparaissent pour  $\text{K}^+$ , le rapport Mg/Alt, C et la balance ionique (figure 4.8). Il semble que les concentrations en  $\text{K}^+$  sont les plus élevées sous le peuplement feuillu. Il en est de même pour la balance ionique. A l'inverse, les solutions de sol sous Chêne ont des valeurs de C et de rapport Mg/Alt inférieures à celles sous résineux. La hiérarchie des essences pour la teneur en C est : Epicéa > Douglas > Chêne.

---

<sup>63</sup> Les différences de température ont été négligeables.

**Tableau 4.9** - Effets des essences sur la composition des solutions du sol de Haye

(composition moyenne annuelle ; les erreurs standards sont entre parenthèses)

essences	n	Si	NH4	NO3	S-SO4	P-PO4	Cl	K	Ca	Mg	Mn	Na	H	Alt	Fe	C	pH	Ca/Alt	Mg/Alt
		$\mu\text{mol.L}^{-1}$	----- $\mu\text{mol c. L}^{-1}$ -----										mg.L <sup>-1</sup>						
sapin Douglas	21	256 (10)a	30 (7)ns	445 (52)b	509 (151)ab	3.5 (1.7)ns	521 (107)ns	97 (8)ns	691 (82)b	137 (12)ns	60 (9)ab	317 (78)b	188 (61)ab	216 (37)a	107 (48)a	48 (4)ns	3.9 (0.2)b	3.2 (1.5)b	0.6 (0.3)ns
épicéa commun	21	286 (31)a	61 (24)ns	499 (65)b	672 (135)b	4.0 (1.8)ns	469 (51)ns	100 (10)ns	642 (50)b	185 (23)ns	116 (12)b	258 (26)b	268 (48)b	276 (20)a	76 (28)a	69 (3)ns	3.6 (0.1)b	2.3 (0.1)ab	0.7 (0.0)ns
chêne sessile	21	452 (72)b	53 (18)ns	199 (30)a	275 (58)a	7.6 (2.8)ns	447 (63)ns	150 (22)ns	424 (23)a	149 (12)ns	11 (2)a	125 (11)a	47 (9)a	721 (131)b	599 (126)b	34 (2)ns	4.4 (0.1)a	0.6 (0.1)a	0.2 (0.0)ns

Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes à  $p = 0.05$  (ns = pas de différence significative).

## 4.5. Végétation

### 4.5.1. Caractéristiques des peuplements

Les valeurs moyennes de l'âge, de la hauteur, de la surface terrière ainsi que de la transmittance lumineuse sont présentées dans le tableau 4.10. Il convient de souligner qu'il s'agit de moyennes qui ont été calculées sur l'ensemble des sites étudiés. L'interaction entre les sites et les essences varie pour chaque essence car celles-ci ne sont pas présentes sur tous les sites. Les moyennes calculées directement à partir des mesures n'ont donc qu'une valeur indicatrice (voir 3.8).

En valeurs relatives, les différences entre essences sont les suivantes :

- *hauteur dominante* : Douglas > (Epicéa ; Pin) > Chêne.
- *âge* : Feuillu > (Douglas ; Epicéa ; Pin)
- *surface terrière* : Sapin (Epicéa ; Hêtre) avec  $p < 0.1$ .
- *transmittance lumineuse* : Hêtre > Douglas.

Le taux de recouvrement moyen de la strate arborée varie de 77 à 92 % selon les essences. Seul le Pin se distingue significativement des autres essences par la faible densité de son couvert.

Tous les peuplements de résineux, ainsi que la majorité des peuplements feuillus, sont traités en futaie régulière. Six peuplements feuillus, dont cinq chênaies, sont des taillis-sous-futaie plus ou moins vieilliss.

**Tableau 4.10** - *Caractéristiques des peuplements*

essences	n	hauteur dominante (m)	âge (an)	surface terrière (m <sup>2</sup> .ha <sup>-1</sup> )	transmittance lumineuse (%)	strate arborée (%)	strate arbustive (%)	strate herbacée (%)	strate muscinale (%)
Epicéa	17	26.3 (5.2)	53 (24)	34.1 (8.4)	11 (8)	83 (8)	6 (12)	24 (36)	40 (38)
Pin	10	22.7 (3.7)	53 (18)	34.0 (12.2)	16 (10)	77 (10)	40 (33)	64 (65)	25 (30)
Douglas	11	30.6 (7.5)	44 (14)	40.5 (9.6)	9 (8)	83 (13)	4 (9)	38 (45)	7 (9)
Sapin	8	27.4 (3.8)	72 (27)	36.4 (7.2)	10 (7)	86 (4)	4 (7)	47 (39)	20 (23)
Chêne	16	22.6 (5.2)	79 (33)	29.6 (13.6)	11 (6)	88 (9)	37 (26)	49 (37)	4 (4)
Hêtre	11	25.5 (7.8)	89 (45)	29.0 (4.9)	10 (6)	92 (4)	21 (24)	33 (28)	1 (0)

Les valeurs sont les moyennes et les écarts-types.

### 4.5.2. Impact des essences sur la végétation

- *taux de recouvrement des strates végétales* (tableau 4.10) :

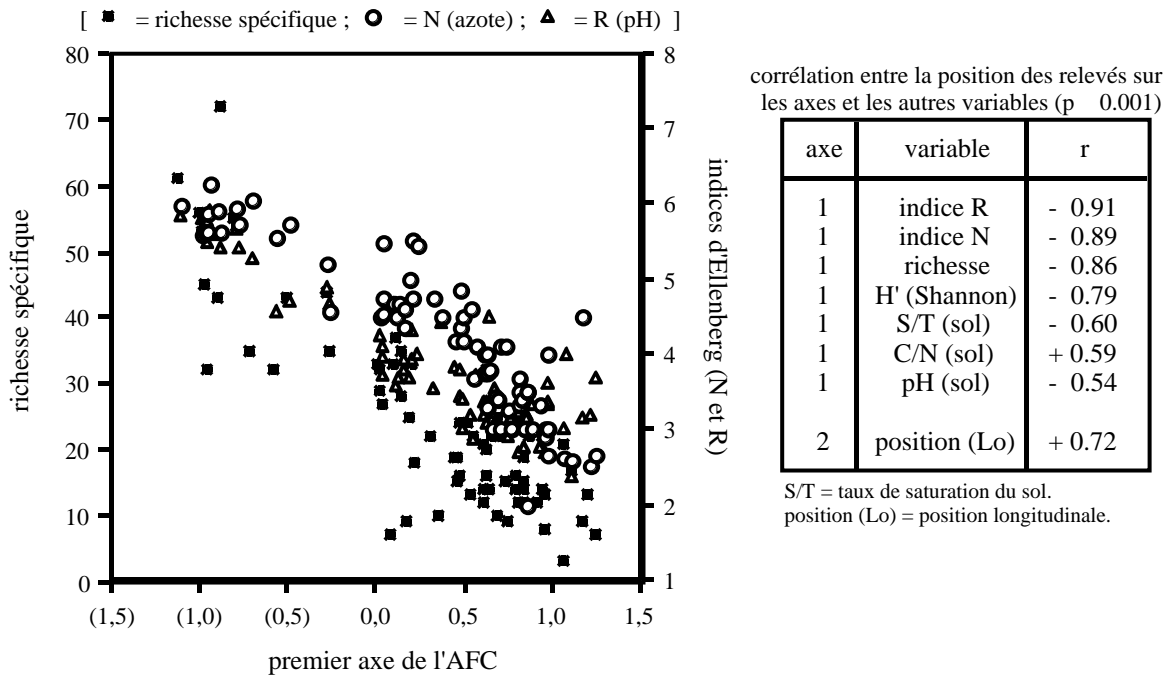
En valeurs relatives, le Pin et le Feuillu ont des strates arbustives significativement plus fournies que le Douglas et l'Epicéa. L'Epicéa a une strate herbacée moins importante que les peuplements feuillus. Par contre, l'Epicéa a un taux de recouvrement de la strate muscinale qui est significativement supérieur à ceux des autres essences (sauf le Sapin).

**Tableau 4.11 - Indices de biodiversité sous différentes essences**

essences	n	richesse spécifique (RS)	indice de Shannon (H')	indice d'équitabilité (H' / H'max)
Epicéa	17	21.2 (12.5)	2.76 (0.55)	0.72 (0.11)
Pin	10	26.5 (18.4)	2.91 (0.67)	0.63 (0.15)
Douglas	11	28.5 (19.3)	3.11 (0.73)	0.82 (0.07)
Sapin	8	32.8 (15.3)	3.27 (0.48)	0.75 (0.05)
Chêne	16	22.0 (12.5)	2.81 (0.55)	0.65 (0.20)
Hêtre	11	23.3 (10.1)	2.92 (0.48)	0.67 (0.09)

Les valeurs sont les moyennes et les écarts-types.

**Figure 4.9 - Analyse Factorielle des Correspondances de la végétation**



- *richesse et diversité spécifique* :

Les valeurs moyennes de richesse spécifique, d'indices de Shannon et d'équitabilité sont présentées dans le tableau 4.11. Pour les mêmes raisons que le tableau 4.10, il est à noter que ces valeurs ne sont pas directement comparables. En valeurs relatives, il n'y a que peu de différences entre essences :

Le Sapin a une végétation plus riche et diversifiée que le Hêtre. De même, le Douglas a une végétation plus diversifiée que le Hêtre. En ce qui concerne l'indice d'équitabilité, il apparait les différences suivantes :

Douglas > (Epicéa ; Feuillu)

et Epicéa > Pin.

Le nombre de couples (Douglas ; Pin) n'est pas suffisant pour tester leurs différences et ainsi confirmer le gradient d'équitabilité suivant :

Douglas > Epicéa > Pin.

- *composition de la végétation au sol* :

En raison de l'étendue géographique du dispositif, le nombre de sites par région n'est pas suffisant pour pouvoir tester statistiquement les différences de fréquence des espèces herbacées sous différentes essences<sup>64</sup>. Toutefois, des observations empiriques ont permis d'identifier un certain nombre d'espèces typiques, dans le nord-est de la France, des peuplements de Feuillu ou des peuplements d'Epicéa (tableau 4.12). Il est notable que 2/3 des espèces typiques des pessières sont des mousses, alors que seulement 1/5 des espèces de Feuillu font partie de ce groupe végétal.

**Tableau 4.12** - *Espèces caractéristiques de pessières ou de peuplements feuillus*

(listes empiriques basées sur les fréquences de présence des espèces; nord-est de la France)

espèces de pessières (Epicéa)		espèces de feuillus (Chêne ou Hêtre)	
<i>Bazzania trilobata</i>	m	<i>Brachypodium sylvaticum</i>	v
<i>Calluna vulgaris</i>	v	<i>Carpinus betulus</i>	v
<i>Epilobium montanum</i>	v	<i>Geranium robertianum</i>	v
<i>Luzula pilosa</i>	v	<i>Poa nemoralis</i>	v
<i>Plagiochila asplenoides</i>	m	<i>Scleropodium purum</i>	m
<i>Plagiomnium affine</i>	m		
<i>Plagiothecium undulatum</i>	m		
<i>Pleurozium schreberi</i>	m		
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	m		

m = mousse ; v = plante vasculaire

- *signification écologique des différences de végétation* :

Une Analyse Factorielle des Correspondances a été effectuée sur l'ensemble des données de la végétation. Le premier axe est très significativement corrélé à plusieurs

<sup>64</sup> La composition de la végétation varie d'une région à une autre indépendamment de l'essence.

**Tableau 4.13** - *Indices d'Ellenberg moyens sous différentes essences*

essences	n	luminosité (L)	température (T)	continentalité (K)	humidité (F)	pH (R)	disponibilité en azote (N)
Epicéa	17	4.98 (0.41)	4.20 (0.50)	3.87 (0.33)	5.06 (0.28)	3.54 (0.75)	3.97 (1.14)
Pin	10	5.32 (0.58)	4.60 (0.39)	3.62 (0.32)	5.16 (0.22)	3.55 (0.87)	3.58 (1.00)
Douglas	11	5.10 (0.46)	4.80 (0.67)	3.48 (0.33)	5.14 (0.30)	4.13 (1.11)	4.75 (0.92)
Sapin	8	4.66 (0.45)	4.51 (0.60)	3.59 (0.37)	5.21 (0.32)	4.22 (1.21)	4.65 (1.06)
Chêne	16	5.04 (0.58)	4.75 (0.37)	3.41 (0.29)	5.17 (0.26)	3.62 (0.86)	3.88 (1.01)
Hêtre	11	4.57 (0.41)	4.76 (0.38)	3.42 (0.35)	5.30 (0.33)	3.99 (1.11)	4.49 (1.11)

Les valeurs sont les moyennes et les écart-types.

variables alors que le second est surtout lié à la position en longitude des peuplements (figure 4.9). Le premier axe est interprété comme un gradient d'acidité et de disponibilité en azote. Vers les valeurs négatives de l'axe, la végétation est de plus en plus riche, diversifiée et sur un sol favorable (pH relativement élevé et C/N bas).

Il y a des différences significatives pour la position relative des essences sur cet axe : Epicéa > Sapin > Hêtre. Ceci montre que la végétation sous l'Epicéa est plus typique de conditions acides et oligotrophes que le Hêtre, et que le Sapin est en position intermédiaire.

En ce qui concerne les indices d'Ellenberg (tableau 4.13)<sup>65</sup>, il apparaît des différences significatives ( $p < 0.1$ ) en mesures relatives :

L (lumière) : le Pin a une végétation plus héliophile que le Chêne et l'Epicéa.

T (température) : l'Epicéa a un indice de température plus bas que toutes les autres essences. Le Sapin est par ailleurs intermédiaire entre l'Epicéa et le Hêtre.

K (continentalité) : l'Epicéa a une végétation de type plus continental que le Feuillu et le Douglas. Le Pin a un indice supérieur à celui du Chêne.

F (humidité) : il n'y a qu'une seule différence significative : Pin > Chêne.

R (pH) : l'Epicéa et le Sapin ont une végétation plus acidiphile que le Hêtre. La végétation de l'Epicéa est également plus acidiphile que celle du Douglas.

N (disponibilité en azote) : la végétation sous le Douglas est la plus nitrophile : Douglas > Hêtre > Sapin.

#### 4.5.3. Impact des essences sur le stock de graines

Les bacs témoins se caractérisent par un indice moyen de luminosité supérieur ( $p < 0.05$ ) à celui des autres bacs. De plus, la plupart des espèces des bacs témoins sont réputées être des espèces colonisatrices d'espaces ouverts (*e.g. Sonchus, Taraxacum, Salix*). C'est pourquoi les espèces présentes dans les témoins ont été considérées comme ne faisant pas partie des banques de graines et ont été retirées des tableaux de données.

La richesse spécifique des stocks de graines est variable selon le peuplement et le site (tableau 4.14). La composition de la banque de graines est peu semblable à la végétation au sol car elles ont au maximum 25 % d'espèces en commun. Le peuplement d'Epicéa de La Petite-Pierre est à la fois celui qui a la plus forte proportion d'espèces uniquement présentes dans la banque de graines et celui dont la transmittance lumineuse est la plus faible (4.2 %).

La densité de germination est très significativement négativement corrélée à l'âge du peuplement (figure 4.10). Cette relation n'est pas directement extrapolable à d'autres peuplements car elle dépend fortement de l'intensité et du type de gestion sylvicole.

---

<sup>65</sup> Même remarque que pour les tableaux 4.10 et 4.11.

**Tableau 4.14** - Effet des essences sur le stock de graines

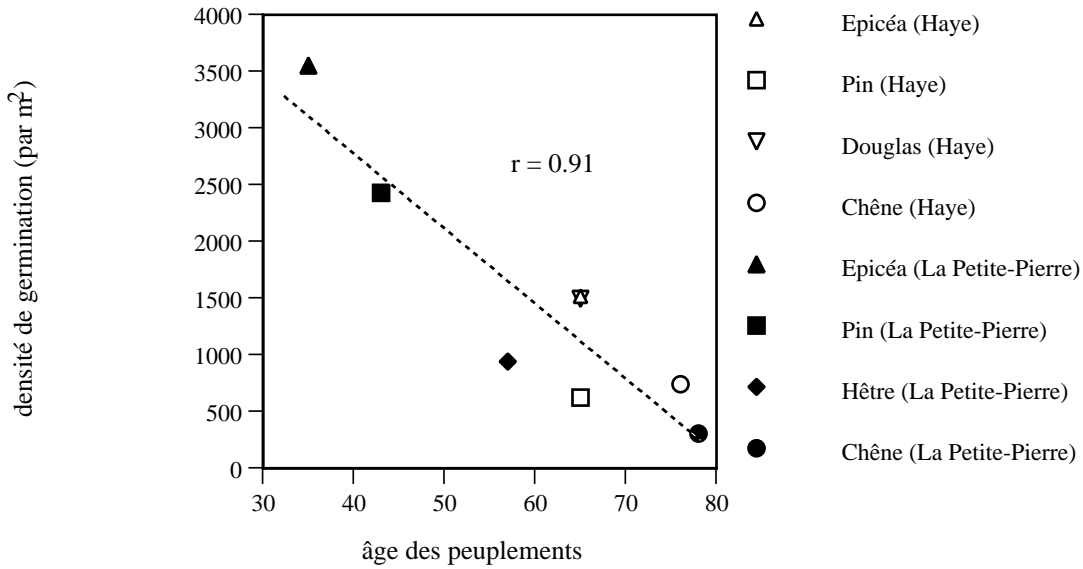
site	essence	richesse totale	indice de Shannon H' (graines)	équitabilité H'/H'max (graines)	nombre d'espèces uniquement dans la végétation	nombre d'espèces à la fois dans la végétation et la banque de graines	nombre d'espèces uniquement dans la banque de graines	densité de germination (par m2) (n = 5)	part des quatre espèces les plus fréquentes dans la banque de graines	part de Juncus spp. dans la banque de graines
Haye	Chêne s.	65	2.44 b	0.84 c	37 (57 %)	15 (23 %)	13 (20 %)	745 ± 84 a	48%	12%
	Epicéa	62	1.91 a	0.71 a	37 (60 %)	14 (22 %)	11 (18 %)	1517 ± 45 b	61%	2%
	Pin	76	2.32 b	0.81 c	47 (62 %)	19 (25 %)	10 (13 %)	628 ± 34 a	52%	4%
	Douglas	61	2.34 b	0.76 b	33 (54 %)	15 (25 %)	13 (21 %)	1496 ± 96 b	61%	20%
La Petite Pierre	Chêne s.	21	1.23 a	0.70 b	09 (43 %)	03 (14 %)	09 (43 %)	309 ± 58 a	63%	11%
	Epicéa	28	1.04 a	0.42 a	05 (18 %)	04 (14 %)	19 (68 %)	3553 ± 411 b	91%	71%
	Pin	46	0.92 a	0.41 a	29 (63 %)	07 (15 %)	10 (22 %)	2431 ± 398 b	88%	77%
	Hêtre	40	1.12 a	0.51 a	23 (57 %)	08 (20 %)	09 (23 %)	945 ± 133 a	84%	60%

richesse totale = nombre d'espèces en tenant compte de la végétation et de la banque de graines.  
 les valeurs suivies d'une lettre différente sont significativement différentes à au seuil de 5 %.

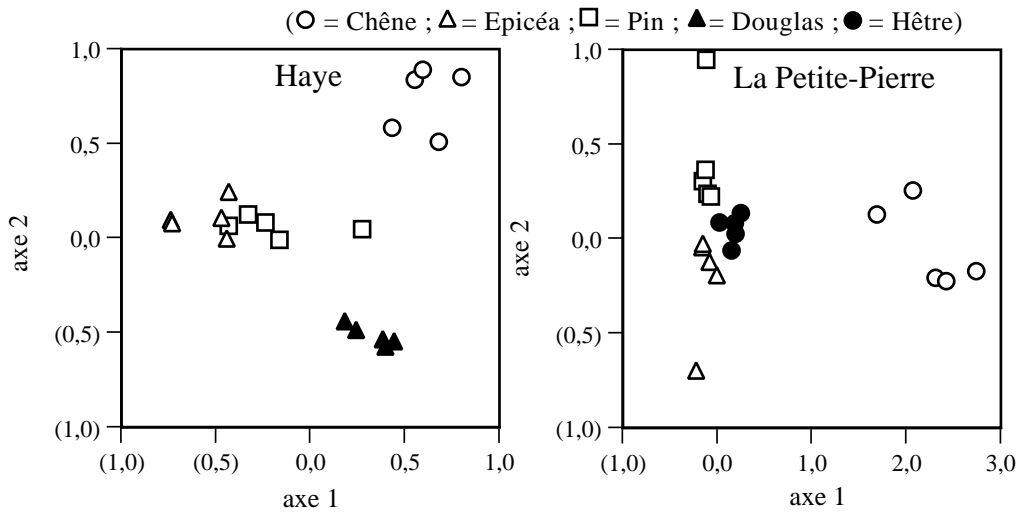
densité de germination des témoins = 56 ± 11 (moyenne ± erreur standard).  
 (%) = pourcentage de la richesse totale.



**Figure 4.10** - Relation entre l'âge des peuplements et la densité de germination



**Figure 4.11** - Analyse Factorielle des Correspondances des stocks de graines



**Tableau 4.15** - Effet des essences sur la répartition de quelques espèces du stock de graines

espèce	Haye				La Petite Pierre			
	Chêne	Epicéa	Pin	Douglas	Chêne	Epicéa	Pin	Hêtre
<i>Anemone nemorosa</i>	2 (0.4)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
<i>Carpinus betulus</i>	38 (6.8)	0 (0.0)	3 (0.6)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
<i>Chenopodium polyspermum</i>	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	15 (0.6)	1 (0.1)	0 (0.0)
<i>Digitalis purpurea</i>	0 (0.0)	1 (0.1)	2 (0.4)	0 (0.0)	4 (1.7)	0 (0.0)	101 (5.5)	0 (0.0)
<i>Geranium robertianum</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (0.2)	. .	. .	. .	. .
<i>Hypericum humifusum</i>	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	7 (0.3)	1 (0.1)	0 (0.0)
<i>Juncus spp.</i>	64 (11.5)	20 (1.8)	20 (4.2)	224 (20.0)	25 (10.8)	1880 (70.5)	1395 (76.5)	424 (59.8)
<i>Lamium galeobdolon</i>	11 (2.0)	0 (0.0)	10 (2.1)	4 (0.4)	. .	. .	. .	. .
<i>Moehringia trinervia</i>	108 (19.3)	348 (30.6)	111 (23.6)	125 (11.1)	2 (0.9)	141 (5.3)	35 (1.9)	0 (0.0)
<i>Polygonum persicaria</i>	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	3 (0.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
<i>Rumex acetosella</i>	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	83 (3.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
<i>Stachys sylvatica</i>	1 (0.2)	1 (0.1)	1 (0.2)	20 (1.8)	. .	. .	. .	. .
<i>Urtica dioica</i>	0 (0.0)	1 (0.1)	1 (0.2)	22 (2.0)	3 (1.3)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)

Les résultats sont exprimés en nombre total de germinations et en pourcentage par rapport au nombre total de germinations du peuplement (entre parenthèses).

Les indices de Shannon ne présentent pas de différences entre les essences à La Petite-Pierre. A Haye, l'ordre est le suivant (tableau 4.14) : (Chêne = Pin = Douglas) > Epicéa. L'équitabilité varie selon le site et l'essence. A Haye comme à La Petite-Pierre, le stock de graines du Chêne présente le moins d'espèces mais la plus forte équitabilité :

à Haye : (Chêne sessile = Pin) > Douglas > Epicéa.

à La Petite-Pierre : Chêne sessile > (Pin = Epicéa = Hêtre).

La composition des stocks de graines est particulièrement déséquilibrée au sein d'un peuplement. En effet, entre 47 et 91 % des germinations ne sont constituées que par quatre espèces. Celles-ci sont :

à Haye : *Moerhingia trinervia* (21 %) ; *Scrophularia nodosa* (15 %) ; *Rubus fruticosus* (12 %) ; *Juncus spp.* (10 %).

à La Petite-Pierre : *Juncus spp.* (69 %) ; *Carex sylvatica* (10 %) ; *Rubus idaeus* (5 %) ; *Moerhingia trinervia* (3 %).

L'analyse factorielle des correspondances des données sur les stocks de graines (figure 4.11) et une analyse de la variance ( $p < 0.001$ ) montrent que leur composition est fortement dépendante de l'essence qui compose la strate arborée. Les principales variations liées aux essences sont présentées dans le tableau 4.15.

- Haye: *Luzula luzuloides*, *Moerhingia trinervia* et *Rubus fruticosus* sont beaucoup plus fréquentes sous l'Epicéa que sous le Chêne sessile. Le Douglas et le Pin sont en position intermédiaire. Le Douglas et le Chêne sessile ont aussi des différences marquées : les espèces du Douglas sont *Geranium robertianum*, *Oxalis acetosella*, *Luzula pilosa*, *Stachys sylvatica* et *Urtica dioica* alors que celles du Chêne sessile sont *Carpinus betulus*, *Milium effusum*, *Melica uniflora* et *Anemone nemorosa*. *Digitalis purpurea*, *Galium sylvaticum* et *Sambucus nigra* sont plus fréquentes dans les échantillons de Pin. Parmi les espèces présentes dans la végétation au sol de la chênaie, 60 % d'entre elles sont également présentes dans la végétation ou le stock de graines de l'Epicéa. Pour le Douglas, la proportion est de 66 % alors qu'elle est de 78 % pour le Pin.

- La Petite-Pierre: le Pin et particulièrement l'Epicéa diffèrent du Chêne sessile par la présence d'espèces de milieux ouverts telles que *Chenopodium polyspermum*, *Hypericum humifusum*, *Rumex acetosella* ou *Polygonum persicaria*. L'abondance de *Juncus spp.* et *Rubus idaeus* ont le même ordre d'essences :

(Epicéa = Pin) > (Hêtre = Chêne sessile).

33 %, 67 % et 75 % des espèces de la végétation au sol de la chênaie sont présents dans la végétation, ou le stock de graines, de l'Epicéa, du Hêtre et du Pin.

## 5. DISCUSSION

### 5.1. Analyse critique de l'approche utilisée

#### 5.1.1. Limites des comparaisons entre essences.

Pour étudier *in situ* l'effet de plusieurs essences sur le milieu, il est nécessaire que la seule différence entre les peuplements soit justement l'essence dominant la strate arborée. Les critères primordiaux permettant une bonne comparaison sont alors : l'homogénéité du sol et de son matériau parental, la proximité des peuplements les uns par rapport aux autres, l'exposition et la pente (Binkley, 1995). De plus, il est souhaitable que des critères tels que le passé cultural des parcelles (Koerner, 1999), ainsi que les conditions d'implantation et la gestion (Bonneau et Ranger, 1984), et l'âge (Hugues *et al.*, 1994) soient identiques pour tous les peuplements. Il est clair que l'existence de sites ayant toutes ces caractéristiques n'est pas liée au hasard mais relève de la volonté du gestionnaire d'aborder la présente problématique. En France, le nombre de ces essais est limité et ils sont pour la plupart exempts de peuplements feuillus. En effet, les arboretums forestiers qui ont été mis en place il y a plusieurs décennies avaient pour but de sélectionner de nouvelles essences parmi les plus productives, et donc parmi des essences résineuses. Le seul cas de parfaite comparaison entre essences feuillues et résineuses qui nous est connu est le site de Breuil (Morvan) et encore n'est-il âgé que d'une vingtaine d'années. Le site de Breuil a d'ailleurs été mis en place dans le but explicite de comparer des essences (Bonneau, 1983).

Le dispositif expérimental de notre étude a été conçu de manière à remplir le maximum de conditions nécessaires à une comparaison valide. Si pour tous les sites les critères primordiaux ont été respectés, cela n'a été que rarement le cas pour les critères plus secondaires. Aussi est-il important de s'interroger sur les conséquences de ces biais potentiels sur nos résultats.

#### *- Dualité entre les essences natives et les essences introduites :*

Dans de nombreux sites de notre étude, le peuplement feuillu constitue un état relictuel. C'est-à-dire que les peuplements de résineux ont remplacé l'essence feuillue sur une partie de la forêt. Il est alors raisonnable de faire l'hypothèse que l'équilibre sol-végétation a été modifié dans les parcelles où une substitution par une essence résineuse a eu lieu. Ainsi, les phénomènes observés sous le peuplement introduit peuvent être en partie l'expression d'une dynamique vers un nouvel équilibre (Binkley, 1995), notamment en ce qui concerne les processus touchant à la matière organique du sol. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est difficile de dire si les peuplements étudiés se trouvent dans ce cas de figure ou si ils ont atteint leur état d'équilibre avec le sol. Il convient donc de garder à l'esprit que les effets des essences relatés précédemment sont susceptibles d'évoluer dans le temps. Quoi qu'il en soit, l'introduction de nouvelles

essences datant de plusieurs décennies, les différences observées couvrent une période suffisamment longue pour qu'elles constituent, d'un point de vue cumulatif, un impact important sur le milieu qui mérite d'être étudié.

D'autre part, les peuplements résineux étudiés sont pour une bonne part le résultat de plantations artificielles (surtout pour le Douglas, l'Epicéa et le Pin), ce qui n'est pas le cas général des peuplements feuillus. Il peut donc y avoir eu initialement des perturbations physiques du sol sous les peuplements résineux. Cette étude intervient au minimum trente ans après la plantation des peuplements<sup>66</sup>. Il est donc raisonnable de penser que la différence d'origine des peuplements n'influence pas significativement le fonctionnement actuel des sols. Par contre, elle peut être encore notable sur la flore. En effet, la coupe rase ayant précédé la plantation des essences résineuses a permis l'invasion de nombreuses espèces rudérales dont certaines ont, pour les peuplements les plus jeunes, pu subsister jusqu'à présent (Peterken et Game, 1984). Ceci ne remet toutefois pas en cause le principe d'une étude de la végétation dans la mesure où la survivance de la plupart des espèces non forestières suite à l'établissement d'un couvert arboré reste relativement limitée dans le temps (Hill et Jones, 1978 ; Peterken et Game, 1984).

- *Différence de gestion sylvicole :*

Les neuf dixièmes des peuplements qui ont fait l'objet de cette étude sont des futaies. Les seuls taillis-sous-futaie de notre dispositif se trouvent être des peuplements feuillus, et notamment des chênaies. L'effet de la gestion sylvicole sur les conditions de sol et la végétation est marqué mais reste modéré (Becker, 1979 ; Bonneau et Ranger, 1984). De plus, le nombre de peuplements présentant des taillis reste minoritaire, y compris au sein des feuillus, et sont pour la plupart en cours de conversion vers la futaie. Nous pouvons donc admettre que la gestion sylvicole n'a pas d'effet significatif sur nos résultats à l'exception peut être de la végétation pour laquelle il faudra tenir compte de ce facteur.

- *Différences dendrologiques :*

Il a été constaté que les peuplements feuillus étaient globalement plus petits et plus âgés que leurs homologues d'essence résineuse. Ceci pourrait constituer un biais notamment vis-à-vis des dépôts atmosphériques et, dans une moindre mesure de la végétation.

En effet, Hugues *et al.* (1994) ont montré que la capacité d'un peuplement à capter les dépôts atmosphériques était positivement liée à son âge (*i.e.* à sa taille et à son indice foliaire). Compte tenu des différences dendrologiques évoquées ci-dessus, les résultats imputés aux dépôts atmosphériques ne seraient alors pas valides. Il semble tout de

---

<sup>66</sup> A Breuil, les peuplements n'ont qu'une vingtaine d'années mais tous sont issus de plantations.

même que la comparaison entre le Sapin et le Feuillu infirme cette hypothèse. En effet, la catégorie "Feuillu" qui a été comparée au Sapin est essentiellement constituée de Hêtre (tableau 3.2) qui est de taille et d'âge similaires au Sapin (tableau 4.10 et mesures relatives<sup>67</sup>). Or, il existe des différences significatives entre le Sapin et le Feuillu pour la teneur du sol en Na échangeable. Par ailleurs, la teneur en Na du sol est ici très liée à la distance à l'océan Atlantique (corrélation négative entre la teneur en Na et la position en longitude du peuplement ; voir aussi les résultats de Ulrich *et al.*, 1998), c'est-à-dire que cet élément provient en grande partie des dépôts atmosphériques. Ceci indique que, à taille équivalente, l'effet de l'essence est significatif sur cette variable. De plus, les différences de taille de notre population sont représentatives du fait que les essences résineuses croissent plus vite que les essences feuillues (Vannière, 1984). Aussi il a été considéré que le biais dendrologique, s'il n'est pas nul, reste d'intensité limité par rapport aux phénomènes observés.

En ce qui concerne l'effet de l'âge sur la végétation, le biais potentiel serait que la jeunesse relative des peuplements d'essence résineuse empêche une recolonisation complète du milieu par les espèces typiquement forestières. Toutefois, pour les mêmes raisons que celles invoquées précédemment pour l'effet des opérations de plantation, il semble que l'effet reste limité dans cette étude (sauf pour les stocks de graines). Il est d'ailleurs à noter que cette différence d'âge est représentative de la forêt française (Cluzeau *et al.*, 1998).

### 5.1.2. La méthode des minéraux-test

- *Représentativité des minéraux-test :*

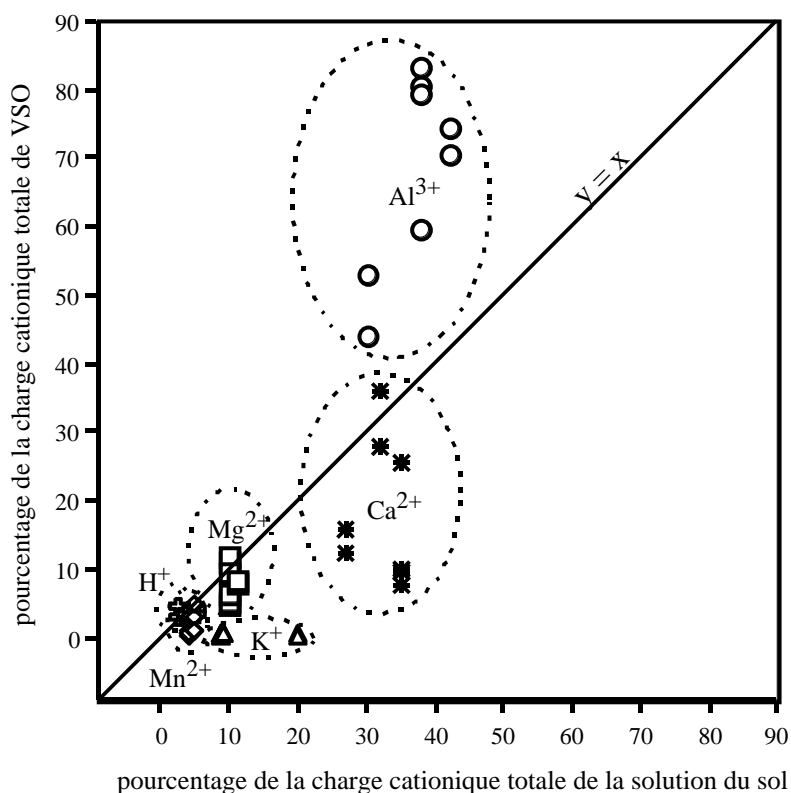
L'utilisation de minéraux-test repose sur l'idée que leur insertion dans les sols permet de mettre en évidence les processus pédologiques actuels. Il est donc important de souligner toutes les différences entre les minéraux-test et les minéraux du sol susceptibles d'affecter nos résultats :

- i) la mise en place des minéraux-test nécessite le creusement d'une fosse. Bien que l'insertion des échantillons se fasse à partir du front de fosse face à la pente (lorsqu'elle existe), il en résulte des perturbations du sol pouvant influencer les flux d'eau, les processus d'aération et les migrations de la pédofaune.
- ii) afin de pouvoir les récupérer, les minéraux-test ont été placés dans des sachets, certes perméables, mais fermés. Le maillage de ces sachets permet le passage d'hyphes mycéliens et des racines les plus fines comme l'a montré l'expérience avec le plagioclase. Cependant, ce n'est pas le cas de la faune et des racines de taille plus conséquente. De même, il est possible que la paroi synthétique des sachets ait des

---

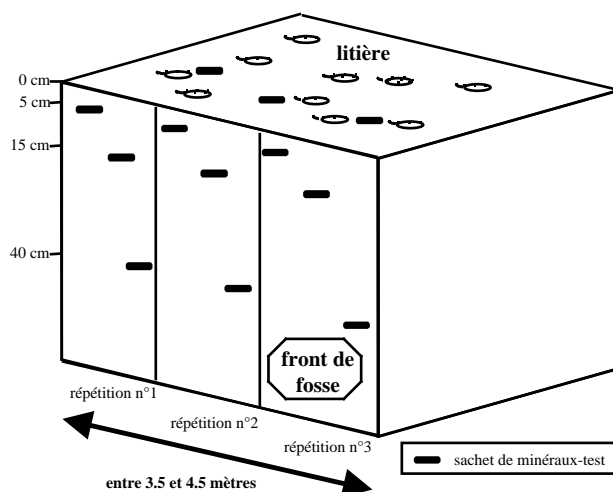
<sup>67</sup> Comparaison Sapin-Feuillu : S(âge) = -11.5 ans ; S(hauteur) = 1.7 m.

**Figure 5.1** - Relation entre la composition de la Vermiculite de Santa Olalla (VSO) et la composition des solutions du sol



*Peuplement* : Douglas (monts du Beaujolais, France).  
*Solutions du sol* : collectées par des plaques lysimétriques sans tension (moyennes annuelles ; Marques, 1996).  
*Minéraux-test* : VSO insérés dans les sols à différentes profondeurs pendant une année (Turpault, com. pers.).  
 Les pertes de CEC de VSO ont été considérées comme dues à l'hydroxylation de  $\text{Al}(\text{OH})^{2+}$  en position interfoliaire.

**Figure 5.2** - Intégration de la variabilité spatiale par le protocole de mise en place des minéraux-test



propriétés capillaires qui modifient le flux d'eau percolant dans les minéraux-test<sup>68</sup>. Aussi, les minéraux-test ne se trouvent pas exactement dans les mêmes conditions que les minéraux du sol.

iii) les minéraux-test utilisés sont des minéraux dits "frais", c'est-à-dire qu'ils n'avaient pas encore subi d'altération avant leur insertion dans les sols. Leur représentativité vis-à-vis des minéraux du sol devient alors discutable puisque ces derniers ont, pour une bonne part, déjà été exposés aux processus d'altération. Ceci est d'autant plus vrai que les vermiculites-test n'ont pas entièrement échangé leur Na, même après trois années d'incubation. Elles ne sont donc pas encore à l'équilibre avec le sol.

Sans pour autant contester l'exactitude de ces remarques, d'autres constats suggèrent que les minéraux-test fournissent tout de même une bonne image des processus des sols : i) la durée de l'incubation des minéraux-test varie entre 1 et 9 ans, ce qui laisse à priori suffisamment de temps au sol pour se stabiliser après les perturbations liées à la mise en place de l'expérience. Les perturbations du sol ne devraient pas être une source importante d'erreur. ii) les sachets de minéraux-test placés *in situ* sont en contact permanent avec le sol ce qui les maintient dans un état légèrement humide (sauf sous les litières peu épaisses). iii) il existe de très bonnes corrélations entre la teneur des sols en éléments nutritifs majeurs et les teneurs en ces éléments des vermiculites ou même de résines échangeuses de cations (Augusto, 1995). De même, la comparaison de la garniture cationique de vermiculites-test ayant séjourné dans les sols avec celle des solutions du sol montre que les minéraux-test se comportent globalement en échangeurs sélectifs de cations (figure 5.1). En effet, la vermiculite de Santa Olalla semble adsorber préférentiellement l'aluminium.

- *Remarques concernant certains aspects méthodologiques :*

Plusieurs aspects du protocole des expériences *in situ* peuvent faire l'objet de quelques critiques :

i) l'implantation des minéraux-test dans le sol s'est faite à partir d'une seule fosse. Compte tenu de la variabilité spatiale des sols forestiers (Bringmark, 1989), cela peut sembler insuffisant. En pratique, les sachets sont placés de sorte qu'ils ne soient pas trop près les uns des autres et qu'ils ne soient jamais au-dessus d'autres sachets. Il en résulte que la longueur du front de fosse nécessaire est de plusieurs mètres (figure 5.2). Aussi, la variabilité spatiale est en partie intégrée dans le protocole.

ii) le tri des échantillons de plagioclase-quartz s'est avéré particulièrement fastidieux et difficile. Il nécessite énormément de temps, même à un opérateur expérimenté, limitant du même coup le nombre de répétitions (ici : 1). Pour la mise en évidence des effets

---

<sup>68</sup> A l'état sec, la paroi fait obstacle aux flux d'eau de faible intensité jusqu'à humectation du textile (observations empiriques réalisées au laboratoire).



étudiés, il aurait été préférable de disposer d'au moins trois répétitions. Dans ce but, un autre protocole de tri est proposé (annexe M).

Dans le cas des vermiculites-test, le même problème se pose quant au nombre de répétitions disponibles *in fine*. Comme il est difficile de réduire le temps de manipulation au laboratoire nécessaire à l'acquisition des données, il aurait été ici préférable de réduire le nombre de modalités étudiées de manière à disposer de plusieurs répétitions, tout en cherchant à obtenir des tableaux "essences x sites" complets<sup>69</sup>.

- *Limites de la méthode :*

Deux contraintes importantes tendent à réduire le champ d'application de la méthode des minéraux en conditions expérimentales *in situ*. La première est le corollaire de l'intérêt à travailler *in situ* : si cette méthode permet de fournir des informations sur les processus actuels du milieu, elle rend difficile toute explication phénoménologique tant le nombre de variables non contrôlées est élevé. La seconde est d'ordre pratique : il faut attendre un temps qui est très long puisqu'il se compte en années. Rappelons qu'un délai de trois années n'a pas suffi aux vermiculites pour se mettre parfaitement à l'équilibre avec le sol, et que les plagioclases n'ont été que peu altérés durant cette même période. A titre indicatif, les plagioclases-test de la période "9 ans" ainsi que des travaux non publiés sur la vermiculite de Santa Olalla montrent que le délai nécessaire à l'obtention de résultats particulièrement nets avec les minéraux-test est comprise entre 3 et 9 années. Ce délai peut être beaucoup plus court lorsqu'il s'agit de mettre en évidence des phénomènes dont l'intensité est élevée (*e.g.* l'acidification des sols de mine ; Monterroso et Macias, 1998). La méthode des minéraux-test reste ici tout de même intéressante car l'utilisation d'un minéral réactif de référence permet de comparer des conditions de milieu contrastées.

### 5.1.3. Dispositif d'étude de la végétation non arborée.

Lors de l'exploitation des données concernant l'effet des essences sur la végétation au sol, il est clairement apparu que le nombre de cas pour chaque couple d'essences était souvent trop limité. Si certaines variables ont peu affecté les résultats obtenus à partir des indices d'Ellenberg, ce n'est pas le cas pour l'impact des essences sur la biodiversité, la composition floristique et la luminosité sous couvert. Par exemple, le degré d'intervention sylvicole n'était pas constant sur l'ensemble du dispositif ce qui a considérablement modifié les niveaux de richesse spécifique et de luminosité sous couvert. De même, l'aire d'étude portant sur la moitié de la France, les cortèges

---

<sup>69</sup> Par exemple : (Hêtre + Epicéa + Douglas) = 5 sites. (Hêtre + Epicéa + Sapin) = 6 sites. (Chêne sessile + Epicéa + Pin) = 6 sites.

floristiques évoluent avec la localisation géographique compliquant notablement l'interprétation des données.

C'est pourquoi il aurait été préférable de procéder de manière différente. Deux alternatives sont possibles :

i) A charge de travail égale, il aurait été opportun de réduire l'étude à seulement trois ou quatre essences et sur une aire d'étude ne comportant qu'un nombre limité de zones de végétation (*e.g.* l'étude de l'Epicéa, le Douglas, le Hêtre et le Chêne dans le quart nord-est de la France). Ces limitations permettent de rechercher un nombre conséquent de sites supplémentaires afin d'obtenir des résultats plus significatifs quant à l'effet des essences. Le corollaire de ce choix est que, en limitant l'étude à un travail régional, l'extrapolation des conclusions à d'autres secteurs géographiques devient discutable.

ii) La solution la plus satisfaisante consisterait à multiplier le nombre de sites étudiés tout en conservant les caractéristiques du dispositif expérimental actuel. Cependant, cette démarche a des limitations matérielles. En effet, il s'agit tout d'abord de trouver d'autres sites convenant à cette étude, ce qui peut constituer une étude en soit<sup>70</sup>. Il était donc difficile de développer cette solution dans le cadre du présent travail.

#### 5.1.4. Passé cultural des sols

Des études récentes ont montré que l'occupation ancienne d'une parcelle à des fins agricoles pouvait avoir une influence "positive" significative sur le fonctionnement actuel du sol (Koerner *et al.*, 1997). Ce résultat a été notamment mis en évidence dans le nord-est de la France pour l'Epicéa (anciennes terres agricoles) et le Sapin (vieilles forêts). Le dispositif expérimental de notre étude a pris en compte ce paramètre, mais il subsiste une incertitude pour deux sites occupés par ces essences (Bisshoffsheim et Rosheim). Les résultats des sites pour lesquels le passé est parfaitement connu et identique pour ces deux essences (arboretums de Coat-an-Noz, La Courtine, Remiremont) sont similaires aux sites potentiellement affectés par l'histoire de l'occupation des sols. L'effet acidifiant observé chez le Sapin n'est donc pas le résultat d'une afforestation très ancienne mais bien des caractéristiques spécifiques de cette essence.

#### 5.1.5. Traitement statistique des données

Comme il a été montré précédemment, l'effet des essences sur les résultats est souvent occulté par un ou plusieurs autres facteurs. Le plus souvent ces facteurs sont le site et plus précisément le type de sol et / ou les caractéristiques géographiques. Pour contourner cette difficulté, l'idéal aurait été d'avoir un dispositif complet pour calculer

---

<sup>70</sup> Recherche des sites auprès des organismes forestiers ; prise de contact avec les propriétaires ; déplacement sur le site ; analyses des sols ; enquête historique succincte ; obtention des autorisations auprès des propriétaires.

directement l'effet des essences sans prendre le risque que les résultats soient biaisés (*i.e.* un dispositif où toutes les essences auraient été présentes sur tous les sites). Malheureusement ces sites n'existent pas. Dans la pratique, il a été nécessaire de faire appel à des calculs de valeurs relatives pour "gommer" l'effet site. Ces valeurs relatives ont effectivement permis la mise en évidence de l'impact des essences sur les variables. Toutefois, il est important de souligner les limites de cette méthode, notamment quant à leur interprétation quantitative :

- i) les valeurs relatives calculées par soustraction fournissent une bonne appréciation quantitative de l'effet des essences mais elles interagissent avec l'effet-site car les différences entre essences augmentent souvent avec la valeur moyenne du site.
- ii) les valeurs relatives calculées par division n'ont pas cet inconvénient vis-à-vis de l'interaction, mais leur appréciation quantitative est parfois sujette à caution. C'est surtout le cas lorsque la variable étudiée tend vers zéro car le résultat en valeur relative de division peut alors être irréaliste et fausser une moyenne.

*L'approche employée lors de cette étude comporte certaines imperfections d'ordres théoriques et méthodologiques. La comparaison de peuplements d'essences différentes est rendue ardue par l'inadéquation entre la rareté des sites exploitables et la nécessité de multiplier les observations. L'impact des biais potentiels répertoriés reste néanmoins limité dans la plupart des cas. Les résultats de la présente étude sont donc globalement représentatifs de l'effet des essences sur le milieu.*

## 5.2. Effet des essences sur les sols

Il n'y a pas d'effet significatif des essences sur certaines variables telles que la pente, la texture du sol ou la plupart des caractéristiques des horizons profonds. Ceci tend à valider rétrospectivement l'hypothèse que les essences d'un même site sont situées dans des conditions de station initialement très similaires.

L'effet des essences en profondeur (*i.e.* entre 30 et 40 cm) est limité à une acidification plus ou moins intense selon l'essence considérée.

Conformément aux données de la littérature, l'acidité, le rapport C/N et l'accumulation de la litière sont plus élevés sous l'Epicéa et le Pin (Duchaufour, 1954 ; Ovington, 1954 ; Nihlgard, 1971 ; Ulrich *et al.*, 1971 ; Gloaguen et Touffet, 1982). Le dernier de ces résultats est lié aux premiers car ce sont l'acidité et le rapport C/N des litières qui affectent leur dégradabilité et donc leur accumulation au sol (en fait il s'agit du rapport lignine / N ; Gower et Son, 1992). La plantation d'une essence en dehors de son aire de répartition peut accentuer l'accumulation au sol car la microflore et la microfaune adaptées à ce type de litière peuvent être dans ce cas absentes des sols (Ponge, 1999).

L'impact des essences est surtout significatif dans les dix premiers centimètres du sol (Ovington, 1953 ; Nihlgard, 1971 ; Binkley et Valentine, 1991 ; Nordén, 1994a). Ceci est dû à la proximité de ce volume de sol avec de nombreux facteurs dépendants de l'essence tels que la composition de la litière et des pluviollessivats. Le pH de l'horizon superficiel du sol varie significativement en fonction de l'essence. L'effet acidifiant des essences est le suivant : (Epicéa ; Pin) (Sapin ; Douglas) (Chêne ; Hêtre). D'un point de vue quantitatif, l'Epicéa et le Pin ont un pH de sol inférieur de 0.3 et 0.2 unité par rapport au Feuillu. Il est intéressant de noter que cette moyenne est très proche de celle calculée à partir de la littérature (0.4 unité pH ; voir paragraphe 2.4) ou celle de Binkley et Giardina (1998 ; entre 0.2 et 0.3 unité pH). La comparaison entre le Chêne et le Hêtre n'est pas directement possible en raison du manque de sites où ces deux essences sont présentes. Toutefois, la comparaison de ces deux essences à l'Epicéa montre que les sols ne présentent que peu de différences de pH. Ovington (1953) ainsi que Raulund-Rasmussen et Vejre (1995) rapportent également ce résultat. De même, les travaux de Nordén (1994b) montrent que les différences entre le Hêtre et le Chêne pédonculé sont faibles en comparaison avec d'autres feuillus tels que l'Erable ou le Tilleul. La plus grande acidité du sol sous les essences résineuses est le résultat de leur capacité à capter les dépôts atmosphériques potentiellement acides (*e.g.* Brown et Iles, 1991), de l'acidité de leur litière (*e.g.* Nykvist, 1963), de leur bilan de cations et d'anions prélevés (Matzner et Ulrich, 1983) et probablement de leur capacité à produire de l'acidité organique. La baisse de pH du sol sous les essences résineuses s'accompagne d'une aluminisation (sauf pour le Douglas) et, pour l'Epicéa, d'une diminution du taux de saturation des sols. En

effet, la baisse de pH favorise la solubilisation d'aluminium (Driscoll, 1989) qui s'échange aux dépens de cations non acides. Enfin, le rapport C/N du sol est directement influencé par les rapports C/N des litières. Pour le C/N du sol, l'effet des essences est le suivant : Epicéa > Pin Sapin Douglas (Chêne ; Hêtre).

Les essences résineuses comme le Douglas et surtout l'Epicéa ont des litières qui favorisent la complexation de l'aluminium et du fer par des acides organiques : Epicéa > Douglas Hêtre. Il a été montré que l'intensité de la solubilisation du fer par des acides organiques contenus dans des extraits de litière est dépendante de l'essence, mais évolue aussi en fonction du temps : les extraits de litière de Chêne sont initialement beaucoup plus actifs que ceux d'Epicéa ou de Pin, mais cette différence disparaît après seulement quelques mois de décomposition (Lossaint, 1959 ; Bruckert, 1970). De plus, les litières d'essences comme l'Epicéa ou le Pin se décomposant plus lentement que celles des Feuillus (Lossaint, 1953), leur impact global de solubilisation est plus élevée que celui des essences feuillues (Bruckert, 1970). Les résultats de la présente étude sont donc en accord avec les données de la littérature.

Sous Sapin et Epicéa, les sols ont des teneurs en Na supérieures à celles sous Feuillu. Or, comme il a été mentionné précédemment, cette teneur est directement liée à la capacité des essences à intercepter les dépôts atmosphériques car Na est presque uniquement d'origine marine (Ulrich *et al.*, 1998). Il semble donc que la hiérarchie des essences dans ce domaine soit : Sapin Epicéa Pin Douglas (Chêne ; Hêtre). Ce constat obtenu indirectement rejoint les résultats obtenus par mesures directes (Brown et Iles, 1991 ; Nordén, 1991 ; Bergvist et Folkesson, 1995).

*L'effet des essences s'exprime surtout dans les horizons supérieurs du sol. Des essences telles que l'Epicéa et le Pin provoquent une accumulation de litière et une acidification des premiers centimètres du sol supérieurs à celles provoquées par le Hêtre ou le Chêne. Le Sapin et le Douglas ont un comportement intermédiaire.*

### 5.3. Effet des essences sur la dissolution des plagioclases-test

Les caractéristiques du site conditionnent fortement l'effet des essences. Lorsque le pH du sol est supérieur à un seuil voisin de 4.5 (Drever, 1994), la dissolution est minimale et les différences entre les essences ne sont pas perceptibles par la présente approche.

L'expérimentation *in situ* a permis de mettre en évidence des différences de pertes de masse selon l'essence qui composait la strate arborée. Les essences testées s'ordonnent de la façon suivante : (Epicéa ; Pin) > (Chêne ; Hêtre). Le principal facteur qui a quantitativement influencé les pertes de minéraux-test par dissolution est le pH du sol. Or, nous avons vu que, par rapport aux essences feuillues, le pH des sols était inférieur sous Epicéa (voir tableau 2.12) ou sous Pin (Ovington, 1953 ; Ovington et Madgewick, 1957). Il est alors logique de constater des différences de dissolution allant dans le même ordre.

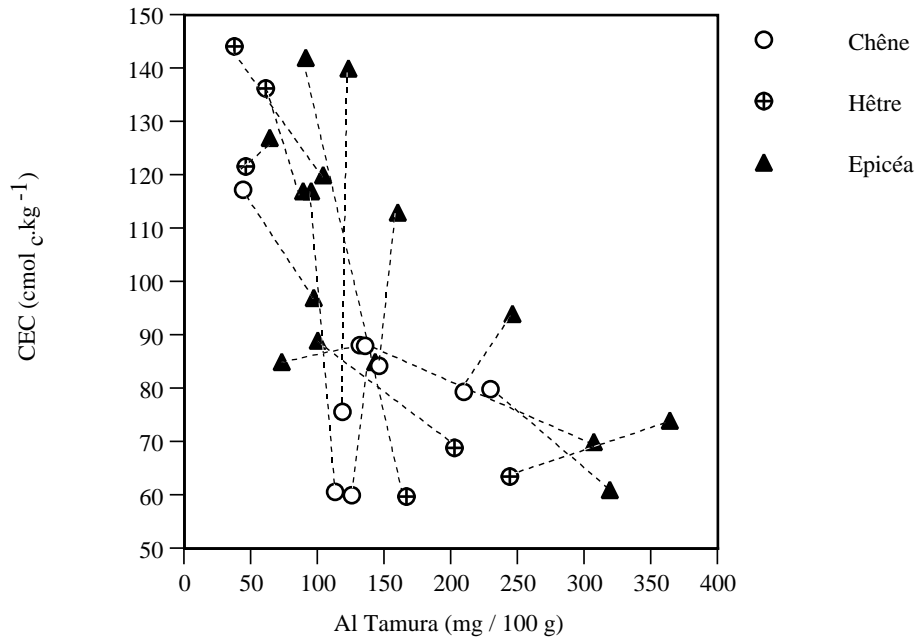
*L'effet des essences ne s'exprime que lorsque le pH du sol est supérieur à 4.5. Dans le cas contraire, l'Epicéa et le Pin provoquent une plus forte dissolution des feldspaths que le Hêtre ou les Chênes. Cette différence est le résultat d'une acidification du sol plus prononcée sous les essences résineuses.*

### 5.4. Effet des essences sur l'évolution des vermiculites-test

#### 5.4.1. Comparaison des deux vermiculites-test

La Vermiculite de Prayssac (VP) et la Vermiculite de Santa Olalla (VSO) ont évolué globalement de la même façon :  $\text{Na}^+$  a été échangé au profit d'autres cations échangeables. Parmi ceux-ci, Al et H ont acidifié les minéraux. Une partie importante de Al s'est hydroxylée en position interfoliaire entraînant une baisse de la CEC par blocage des sites d'échanges (Barnhisel et Bertsch, 1989). Cette évolution a été d'autant plus intense que les minéraux-test étaient placés dans des sols sur matériau parental pauvre en minéraux altérables : grès limons granites. L'effet des essences sur les vermiculites-test n'est pas identique pour les deux types de vermiculites. En effet, le nombre de différences significatives entre essences est très inférieur pour VSO par rapport à VP, surtout en ce qui concerne Al échangeable (tableau 4.8). Comme l'échange des cations est favorisé lorsque leur valence est élevée (Duchaufour, 1991), il est possible que la forte charge de feuillet de VSO conduise cette vermiculite à échanger de façon sélective Al sous sa forme trivalente ( $\text{Al}^{3+}$ ). Cette hypothèse semble être confirmée par la figure 5.1. Une autre hypothèse serait que l'aluminium structural de VSO soit plus fragile et qu'il soit rapidement libéré en conditions altérantes. Cette affinité de VSO pour l'aluminium masquerait du même coup une partie de l'effet-essence. Il est tout de même remarquable que, lorsqu'il existe, l'effet des essences sur VSO est similaire à celui sur VP. La différence de comportement des vermiculites-test

**Figure 5.3** - Effet des litières sur VSO après trois années d'incubation



pour l'aluminium est susceptible de modifier leur réponse vis-à-vis du modèle de l'acidolyse/acidocomplexolyse (Robert *et al.*, 1979). Toutefois, l'absence de diffractogrammes de rayons X pleinement exploitables pour VP ne permet pas de conclure sur ce point.

#### 5.4.2. Acidification des vermiculites

Comme le montrent les différences entre essences pour le pH, l'acidité d'échange et le taux de saturation des vermiculites, l'effet acidifiant des essences est le suivant :

(Epicéa ; Sapin) Douglas Pin Chêne Hêtre.

La teneur en  $Mn^{2+}$  suit le même ordre car la solubilité de cet élément augmente en conditions acides (Duchaufour, 1991). Le fait que les vermiculites-test sous l'Epicéa et le Douglas aient plus de  $Ca^{2+}$  tout en ayant un taux de saturation inférieur au Feuillu laisse supposer que les vermiculites-test ont échangé leur  $Na^+$  plus complètement sous ces essences résineuses. Toutefois, aucune différence significative n'a été observée pour cet élément.

#### 5.4.3. Hydroxylation et altération des vermiculites-test

Excepté l'Epicéa, les essences s'ordonnent de façon inverse pour la CEC et la teneur en Al hydroxylé des vermiculites-test :

Sapin Douglas (Chêne ; Hêtre) > Pin (ordre de  $Al_T$  croissant et de CEC décroissante).

L'effet de l'Epicéa par rapport au Feuillu est plus complexe, car il provoque à la fois plus d'hydroxylation et moins de pertes de CEC. Le dépouillement précis des données montre que ces différences ne sont significatives que sous les litières. Ceci explique l'apparente contradiction des résultats puisqu'il s'agit de la seule profondeur d'insertion où la relation  $CEC=f(Al_T)$  n'est pas linéaire (figure 4.5). La figure 5.3 montre que les comportements respectifs de l'Epicéa et du Feuillu varient avec le site. Il y a donc une interaction entre le site et l'essence. Pour une moitié des sites, la relation linéaire négative entre  $Al_T$  et CEC est respectée : les échantillons sous l'Epicéa ont une teneur en  $Al_T$  plus forte et une CEC proportionnellement plus faible que ceux sous le Feuillu. Pour les autres sites, les échantillons sous le Feuillu ont une teneur en  $Al_T$  équivalente à ceux sous l'Epicéa, mais la CEC des premiers est nettement plus faible. Compte tenu de la profondeur d'incubation (0 cm *i.e.* sous les litières), il est probable que la matière organique joue un rôle important dans ce phénomène. Une explication serait que de la matière organique, ou des hydroxydes d'aluminium, ont précipité sur les minéraux-test et en augmentent la CEC ou la teneur en  $Al_T$  apparentes. Cependant, il n'a pas été possible de mettre en évidence de tels résultats par des investigations portant sur les dosages de C ou de Al libre (données non présentées).

La complexation de Al par des acides organiques est réputée être relativement importante sous le Pin (Bloomfield, 1953). Cette propriété pourrait être à l'origine du



maintien de la CEC à des valeurs élevées et de  $Al_T$  à des valeurs basses. Dans ce cas, le maintien de la CEC et d'un taux de saturation élevé ne doit pas être perçu comme un indice de maintien de la fertilité mais comme le résultat d'une réaction d'acido-complexolyse forte. Nos connaissances actuelles ne nous permettent pas de trancher définitivement. Toutefois, les caractéristiques des litières de Pin (acidité et C/N élevés) suggèrent qu'il s'agirait plutôt d'un phénomène de complexolyse.

L'hypothèse que l'altération conduise à une déstabilisation des minéraux-test nous a amené à prendre  $Si_T$  comme indicateur quantitatif de ce phénomène. Bien que le dosage de  $Si_T$  soit relativement peu précis<sup>71</sup>, l'effet des essences sur cette variable est plus clair que pour l'hydroxylation :

Epicéa > Sapin (Pin ; Douglas) (Chêne ; Hêtre).

Ce résultat est probablement en partie lié à l'acidité constatée sous les essences résineuses. Il est possible que l'altération près de la surface se fasse également par des acides organiques complexants. En effet la complexation de Al suit un gradient lié aux essences similaire : Epicéa > Douglas Hêtre.

Il est important de souligner l'importance relative des impacts des essences et des sites sur les vermiculites-test. En effet, l'impact des essences est de moindre intensité que celui des sites (figures 4.6 et 5.3). De plus, les différences entre essences ne sont pas visibles sur tous les sites et les effets présentés ici sont d'ordre général. Aucune variable, ou groupe de variables, n'a pu être mis en relation avec la présence ou l'absence d'effet des essences.

*L'effet des essences ne s'exprime pas dans tous les sites. D'une manière générale, l'Epicéa et le Sapin sont les essences qui acidifient et altèrent le plus les vermiculites-test. A l'inverse, le Chêne et le Hêtre se montrent les moins agressifs. Le Douglas a un comportement intermédiaire. Le Pin acidifie notablement les minéraux mais ne provoque qu'une faible perte de CEC consécutive à l'hydroxylation d'aluminium en position interfoliaire. Ces résultats suggèrent que l'Epicéa, le Sapin et le Pin peuvent acidifier et altérer les minéraux du sol.*

---

<sup>71</sup> Problèmes de détection multiéléments en milieu très salin.

## 5.5. Effet des essences sur les solutions du sol

### 5.5.1. Influence du flux des précipitations sur l'impact des essences

La composition des solutions du sol dépend de nombreux facteurs. Ceux-ci peuvent être liés aux caractéristiques de la station (Bonne et al., 1982), mais aussi à la composition de la végétation arborée (Brown et Iles, 1991 ; Adamson *et al.*, 1993). Contrairement au site de Haye, l'effet des essences à Remiremont n'est pas souvent statistiquement significatif. Les principales différences entre ces deux sites sont le climat et le type de sol. Ces deux variables peuvent expliquer la différence de comportement de ces deux sites vis-à-vis des mêmes essences. i) la quantité de précipitations précédant les prélèvements influence de façon importante les caractéristiques de la solution. Les précipitations étant nettement plus abondantes à Remiremont, elles ont fortement dilué les solutions du sol. L'effet des essences s'est donc trouvé lui-même dilué au point de ne plus être significatif. ii) le sol de Remiremont est plus désaturé que celui de Haye et est donc moins susceptible de varier que ce dernier (7 % de cations alcalino-terreux à 5 cm de profondeur à Remiremont ; 46 % à Haye).

L'effet des essences n'est cependant pas nul à Remiremont. Lorsque cet effet est apparent, les résultats observés montrent souvent les mêmes tendances que ceux de Haye.

### 5.5.2. Effet des essences sur les solutions du sol

Les sols sous l'Epicéa et surtout sous le Douglas sont plus secs que sous le Feuillu. Ce résultat était déjà connu pour l'Epicéa (*e.g.* Benecke et Mayer, 1971) mais peu cité pour le Douglas. Cette différence est probablement essentiellement due aux taux d'interception des précipitations plus élevés des essences résineuses (*e.g.* Aussenac, 1975) et / ou à une transpiration plus intense.

Les teneurs plus élevées en  $\text{SO}_4^{2-}$  et  $\text{Na}^+$  des solutions sous les essences résineuses suggèrent que ces essences captent plus les dépôts atmosphériques que le Feuillu. En effet, ces éléments sont habituellement apportés au sol en majorité par voie atmosphérique (Hornung *et al.*, 1990). Là encore, ce comportement était connu pour l'Epicéa (*e.g.* Nihlgard, 1970) mais peu pour le Douglas. Il est probable que les dépôts atmosphériques de S et de N jouent le plus grand rôle dans la diminution du pH sous l'Epicéa et le Douglas à Haye. La proximité de ce site avec un grand centre urbain a conduit à une arrivée massive de  $\text{SO}_2$  et  $\text{NH}_3$  /  $\text{NO}_x$  (Ranger et Nys, 1994) potentiellement acidifiantes (Reuss et Johnson, 1986). C'est vraisemblablement pour cette raison que les solutions capillaires sont ici deux à trois fois plus concentrées en ces éléments sous l'Epicéa et le Douglas que sous le Chêne et que leur pH suit l'ordre opposé :  $\text{pH}(\text{Epicéa}) < \text{pH}(\text{Douglas}) < \text{pH}(\text{Chêne})$ . Il est probable que les forts dépôts atmosphériques qui ont lieu dans les peuplements d'Epicéa et de Douglas provoquent des pertes importantes d'éléments par drainage profond comme cela a déjà été rapporté

par la littérature (voir tableau 2.5). L'acidité sous les essences résineuses est probablement à l'origine de l'absence de vers de terre dans ces peuplements (Càrcamo *et al.*, 1998) et permet une meilleure solubilisation de  $Mn^{2+}$  (Duchaufour, 1991).

La teneur en C des solutions varie notablement en fonction de l'essence : Epicéa Douglas > Chêne. Raulund-Rasmussen *et al.* (1998) observent un gradient similaire : Epicéa > (Chêne pédonculé ; Hêtre). Notons que, pour Raulund-Rasmussen *et al.* (1998), cette teneur exprime directement la capacité d'une solution à altérer des minéraux du sol. Selon ce critère, l'effet altérant des essences serait ici Epicéa Douglas > Chêne, ce qui serait d'ailleurs renforcé par l'effet du pH.

Les solutions du sol sous le Feuillu sont les plus riches en aluminium et celles dont la balance cationique est la plus déséquilibrée. Ces deux résultats conjugués laissent à penser que l'hypothèse de travail selon laquelle Al est entièrement sous forme  $Al^{3+}$  est fautive. La différence d'acidité ne suffit pas à expliquer ce résultat car ce fait est également vérifié sur le site de Remiremont où le pH des solutions ne varie pas avec l'essence. La principale critique qui soit formulable à l'encontre du protocole d'analyse de la présente étude est donc de ne pas avoir déterminé la spéciation de Al en solution. Cependant, les données de la littérature (Davis, 1990 ; Fernandez-Sanjurjo *et al.*, 1998a ; Fernandez-Sanjurjo *et al.*, 1998b) semblent montrer que la spéciation de Al dans les solutions de sol dépend de l'essence et notamment que la proportion d' $Al^{3+}$  (par rapport à Alt) est supérieure sous les essences résineuses par rapport aux essences feuillues. De même, ces travaux indiquent que les rapports Ca/Alt et Mg/Alt discriminent les essences différemment des rapports  $Ca/Al^{3+}$  et  $Mg/Al^{3+}$ . Dans ce cas, il devient quasiment impossible de commenter les implications écologiques des rapports estimés par notre étude. De plus, il semble que ce type de rapport n'apporte que peu d'informations sur les implications écologiques de la chimie des sols (Falkengren-Grerup *et al.*, 1995). Le contrôle de la spéciation de Al par les essences pourrait se faire par les cycles biologiques puisque les flux d'éléments comme Al et Si sont fortement affectés par ceux-ci (Markewitz et Richter, 1998).

*L'effet des essences s'exprime peu sur l'un des sites. L'humidité du sol dépend de l'essence (Feuillu ≥ Epicéa ≥ Douglas). Les essences résineuses captent plus les dépôts atmosphériques ce qui enrichit les solutions du sol en sulfates, en nitrates et en sodium. La capacité de ces essences à capter les dépôts atmosphériques est à l'origine de l'acidification des solutions capillaires : Epicéa ≥ Douglas ≥ Chêne. La concentration en C des solutions suit le même gradient. La spéciation de l'aluminium sous le Feuillu d'une part, et les essences résineuses d'autre part, sont probablement différentes.*

## 5.6. Effet des essences sur la végétation

### 5.6.1. Végétation au sol

La végétation au sol est quantitativement et qualitativement très variable d'un site à un autre. Ainsi, sous une même essence, la richesse spécifique et les taux de recouvrement des strates non arborées peuvent présenter des valeurs très différentes. Deux facteurs de variation entrent en ligne de compte : la richesse du sol et la gestion sylvicole.

i) la végétation au sol évolue avec la richesse du sol. Ici, la biodiversité et la richesse spécifique augmentent avec la fertilité du site (*i.e.* teneur en N et pH élevés ; rapport C/N bas). Hawkes *et al.* (1997) ont également montré qu'il y avait une forte corrélation entre les indices d'Ellenberg moyens pour l'azote et l'acidité avec le premier axe d'une analyse en composantes principales visant à expliquer les répartitions de végétation.

ii) la gestion sylvicole, et notamment l'intensité des éclaircies, n'a pas été identique sur tous les sites. Il en a résulté des disparités du régime lumineux des peuplements, y compris au sein d'une même essence. Cette forte variabilité s'est répercutée sur les mesures d'intensité lumineuse et sur les caractéristiques de la végétation au sol. Il apparaît alors que le nombre de cas étudiés par essence est trop faible pour aboutir à une discrimination claire des essences pour ces variables. Ainsi, il n'y a pas de différence nette de richesse spécifique ou de biodiversité entre les essences. De même, si la nature du couvert arboré influence le régime lumineux (Canham *et al.*, 1994), cet effet ne peut s'exprimer que si l'intensité de la gestion sylvicole (*i.e.* l'intensité des éclaircies) est faible (Hill, 1987), ce qui n'est pas le cas de la présente étude. Il a tout de même été constaté de façon empirique que la richesse spécifique sous des essences dites "sombres" (Epicéa, Sapin et Douglas ; Hill, 1979) est plus faible que sous le Feuillu ou le Pin lorsque les peuplements sont peu éclaircis<sup>72</sup> (Fahy et Gormally, 1998). A l'inverse, les plantations de résineux ont une végétation plus riche que le Feuillu lorsque des trouées existent, avec toutefois un cortège floristique comportant un nombre conséquent d'espèces non forestières<sup>73</sup>. Halpern (1988) ainsi que Brunet *et al.* (1996) ont également observé que la richesse spécifique de la végétation forestière augmente avec l'intensité de la gestion sylvicole mais que cette augmentation se fait au profit d'espèces rudérales.

Malgré la variabilité des résultats, quelques effets des essences sur la végétation au sol ressortent nettement. L'un des résultats les plus marquants est que, par rapport aux Feuillus, l'Epicéa favorise notablement la strate muscinale aux dépens de la strate herbacée (Hill et Jones, 1978 ; Mikola, 1985 ; Saetre *et al.*, 1997). De même, les moyennes des données de Dulière *et al.* (1999) pour les taux de recouvrement des

---

<sup>72</sup> Epicéa (Bisshoffsheim ; Breuil ; Coat-an-Noz ; Monthermé ; La Petite-Pierre), Sapin (Coat-an-Noz ; La Courtine), Douglas (Breuil ; Coat-an-Noz ; La Courtine ; Lucenay l'Evêque ; Mouterhouse ; Remiremont).

<sup>73</sup> Epicéa (Haye ; Moux), Sapin (Rosheim ; Royat), Douglas (Haye ; Royat ; Thann).

strates herbacée et muscinale sont respectivement de  $74 \pm 4$  et  $6 \pm 1$  % sous le Chêne sessile et de  $27 \pm 7$  et  $22 \pm 4$  % sous l'Epicéa<sup>74</sup>. Il est alors logique de constater que les espèces typiques des peuplements d'Epicéa sont plus souvent des mousses que les espèces typiques des peuplements de Feuillu. De même, nous pouvons constater que les proportions de mousses observées par Dobremez *et al.* (1997) parmi les espèces typiques des essences sont les suivantes<sup>75</sup> : Epicéa (0.66) ; Sapin (0.54) ; Douglas (0.50) ; Pin (0.44) ; Chêne sessile (0.40) ; Chêne pédonculé (0.29) ; Hêtre (0.29). Nihlgard (1969) suggère que c'est le microclimat plus humide et froid des pessières qui favorise les mousses. Saetre *et al.* (1997) ont quant à eux observé que le pH et le taux de saturation du sol augmentaient avec la proportion de feuillus mais sans pouvoir déterminer si cette différence d'acidité était la cause du fort taux de recouvrement de la strate muscinale sous l'Epicéa. Il est notable qu'un amendement de dolomite peut à la fois réduire l'acidité d'un sol et le taux de recouvrement des mousses (de 22 à 8 % ; à partir de Dulière *et al.*, 1999). Il semble donc que la présence élevée de mousses sous l'Epicéa soit le signe d'un microclimat plus humide et froid et / ou d'une plus forte acidité du sol.

En ce qui concerne la signification écologique des différences de végétation, plusieurs points sont remarquables. La position relative des essences sur le premier axe de l'analyse factorielle des correspondances montre que la végétation est plus caractéristique de conditions acides et oligotrophes sous l'Epicéa que sous le Hêtre : Epicéa > Sapin > Hêtre. De même, les indices d'Ellenberg montrent que l'acidité et le manque d'azote disponible sont organisés selon le gradient suivant :

acidité : (Epicéa ; Sapin) Douglas Hêtre  
 oligotrophie : Sapin > Hêtre > Douglas

Les gradients observés correspondent globalement à ce qui put être observé à partir de mesures de pH du sol (*e.g.* Raulund-Rasmussen et Vejre, 1995 : (Epicéa ; Douglas) > Hêtre) ou des études récentes sur les flux de nitrification (Jussy, 1998).

Comme il a été mentionné plus haut, le régime de lumière est fortement influencé par la gestion sylvicole. Toutefois, le Pin a une canopée moins dense ce qui permet le développement de toutes les strates sous-jacentes au profit d'espèces en moyenne plus héliophiles que sous les autres essences (Hill, 1979).

L'interprétation des indices K, F et T est ici sujette à caution car les valeurs de ces indices pour les espèces herbacées ne doivent pas être compilées avec celles des espèces muscinales (Ellenberg *et al.*, 1992). L'Epicéa favorisant fortement la strate muscinale, nos résultats statistiques ont pu être biaisés. Il semble ici que la végétation sous l'Epicéa est caractéristique de conditions plus froides et continentales que les autres essences.

<sup>74</sup> Moyenne  $\pm$  1 erreur standard ; n = 6.

<sup>75</sup> Rapport (nombre d'espèces muscinales / nombre d'espèces muscinales, herbacées ou arbustives).

température : Epicéa < Sapin (Pin ; Douglas ; Chêne ; Hêtre)

continentalité : Epicéa Pin Sapin (Douglas ; Chêne ; Hêtre)

Ces différences de végétation seraient probablement dues au microclimat plus froid régnant sous l'Epicéa (Nihlgard, 1969).

#### 5.6.2. Stocks de graines

La densité de germination diminue de façon linéaire avec l'âge du peuplement. Ceci, conjugué à la présence d'espèces de milieux ouverts dans les peuplements les plus jeunes, suggère que les coupes à blanc précédant les opérations de plantation ont permis à des espèces rudérales de coloniser le sol. Les conditions forestières ne permettant pas à ces espèces de se renouveler, leur abondance dans le stock de graines a ensuite progressivement diminué (Hill et Stevens, 1981). Après plusieurs décennies, le stock de graines est dominé par les espèces ayant les semences les plus persistantes (Hill et Stevens, 1981). Ce processus est probablement à l'origine du faible taux d'espèces en commun entre les stocks de graines et la végétation forestière actuelle (Thompson et Grime, 1979 ; Amezaga et Onaindia, 1997).

Les différences de stock de graines entre les essences sont notables mais moins intenses que celles entre les sites. Dans le site de Haye, où tous les peuplements sont d'âge similaire, le Douglas se distingue des autres essences par un cortège d'espèces plus nitrophiles, alors que le Chêne a plus d'espèces typiquement forestières. Il est important de souligner que, 65 ans après la plantation d'essences exotiques à la station, seulement 60 à 80 % des espèces de la végétation au sol de la chênaie sont présentes dans la végétation ou le stock de graines des peuplements résineux. Les plans d'aménagement visant à réinstaller une essence feuillue native sur un sol où elle avait été remplacée par une essence résineuse ne doivent donc pas espérer restaurer complètement la végétation initiale. Moles et Drake (1999) aboutissent à la même conclusion après l'étude du stock de graines d'une plantation de pin en forêt feuillue. Les espèces forestières ayant des graines peu persistantes ou des stratégies de propagation lente devront avoir des populations proches des peuplements pour pouvoir recoloniser le sol (Matlack, 1994).

*La gestion sylvicole, en imposant le régime lumineux, a un impact élevé sur la richesse spécifique, la biodiversité et le stock de graines de la végétation. Cet impact est plus fort que celui des essences. Le Sapin et surtout l'Epicéa ont une végétation au sol caractéristique de conditions plus acides, oligotrophes et froides que les autres essences. Ces dernières présentent peu de différence entre elles sauf pour la lumière et l'azote où respectivement le Pin et le Douglas ont les plus forts indices. Il n'est pas possible de recréer complètement la végétation d'un peuplement feuillu natif à partir du stock de graines d'une plantation résineuse.*

**Tableau 5.1** - Synthèse de l'impact des essences

variables	études	classement des essences par rapport aux variables				
		<i>valeurs faibles</i>	<i>valeurs intermédiaires</i>		<i>valeurs élevées</i>	
capacité à capter les dépôts atmosphériques	sols solutions	(Chêne ; Hêtre) (Chêne ; Hêtre)	Douglas <	Pin	Epicéa (Douglas ; Epicéa)	Sapin
pH	sols	(Epicéa ; Pin)	(Sapin ; Douglas)	(Chêne ; Hêtre)		
	vermiculites-test	(Epicéa ; Douglas)	(Sapin ; Pin)	Chêne	Hêtre	
	solutions	Epicéa	< Douglas	<	Chêne	
	végétation	(Epicéa ; Sapin)	Douglas	Hêtre		
aluminisation et baisse du taux de saturation du sol	sols vermiculites-test	(Chêne ; Hêtre) (Chêne ; Hêtre)	Douglas (Pin ; Douglas)	Pin	Sapin (Epicéa ; Sapin)	Epicéa
altération des minéraux du sol	plagioclases-test	(Chêne ; Hêtre)	<		(Pin ; Epicéa)	
	vermiculites-test	(Chêne ; Hêtre)	(Douglas ; Pin)	Sapin	< Epicéa	Epicéa
	solutions	Chêne	< Douglas	<	Epicéa	
rapport C/N	sols	(Chêne ; Hêtre)	Douglas	(Sapin ; Pin)	< Epicéa	Epicéa
	solutions	Chêne	< Douglas	<	Epicéa	

## 5.7. Complémentarité des approches

Le tableau 5.1 présente une synthèse de l'effet des essences sur diverses variables. Les différentes approches utilisées lors de cette étude aboutissent à des résultats relativement identiques. Il apparaît que la capacité des essences à acidifier le milieu, à altérer les minéraux du sol et à augmenter le rapport C/N suit globalement le gradient suivant :

Epicéa (Pin ; Sapin) Douglas (Chêne ; Hêtre).

Ce résultat synthétique est globalement similaire aux données de la littérature. Par exemple, Nys (1987) relate les effets négatifs des essences sur les indices physico-chimiques de fertilité des sols de la façon suivante :

Epicéa >>> Mélèze > (Hêtre ; Douglas) >> Chêne (site en Normandie),

Epicéa >> Douglas > Hêtre (site dans le Morvan).

Pour leur part, Ranger *et al.* (1990) proposent l'effet-essence suivant :

(Epicéa ; Pin ; Mélèze) Douglas > (Chêne ; Hêtre).

Sadio (1982) avait conclu que l'effet altérant des essences sur les minéraux était : Epicéa > Sapin Hêtre. Notons que, pour la présente étude, la litière du Sapin est nettement plus favorable que celle du Pin en terme de pH et de C/N. Les sols sous Sapin ayant les teneurs en Na les plus élevés, il apparaît que cette essence est la plus apte à capter les dépôts atmosphériques. Ceci expliquerait que l'acidification des sols sous le Sapin soit relativement forte malgré la bonne dégradabilité de sa litière. Dans un contexte de dépôts atmosphériques peu élevés, le Sapin devrait donc avoir un impact acidifiant proche du Douglas et des essences feuillues.

Par ailleurs, des indices suggèrent que le taux de saturation des sols sous le Pin reste relativement élevé en raison d'une forte acidocomplexolyse telle qu'elle est définie par Robert *et al.* (1979). Il serait donc souhaitable de vérifier ce point par des études complémentaires.

En ce qui concerne le Mélèze (*Larix decidua* Miller), la littérature et des résultats de la présente étude (données non présentées) indiquent que cette essence a un effet acidifiant et altérant proche de l'Epicéa et du Pin.

L'effet des essences n'est pas significatif sur tous les sites. A de nombreuses reprises, des facteurs tels que le type de roche-mère, le climat ou la sylviculture ont masqué l'effet potentiel des essences. Les conclusions exposées ici représentent l'impact général observé et statistiquement validé des essences étudiées. Il arrive d'ailleurs que, ponctuellement, les résultats d'un site présentent un effet inverse à l'effet moyen.

Concernant l'interaction potentielle entre la fertilité de la station et l'effet des essences, il nous est difficile de proposer un schéma explicatif. En effet, si la différence entre l'Epicéa et le Hêtre est la plus nette sur le site le moins fertile pour l'expérimentation



avec les plagioclases-test, aucune généralisation de ce type n'est possible pour les études du sol, des vermiculites-test ou de la végétation.

Enfin, il convient de signaler deux points discordants entre les différentes approches :

i) bien que l'Epicéa et le Douglas produisent plus d'acides organiques complexants l'aluminium et le fer que le Hêtre, ils provoquent une plus importante hydroxylation de cet élément en position interfoliaire. Ces deux processus étant opposés dans le modèle de Robert *et al.* (1979), cela constitue un paradoxe. Toutefois, les vermiculites-test n'étant pas à l'équilibre avec les sols, il est possible que ceci soit le résultat d'une évolution plus rapide des vermiculites-test sous les essences résineuses. Seule une expérience portant sur une dizaine d'années pourrait alors déterminer lequel de ces deux processus antagonistes est favorisé par l'Epicéa.

ii) les sols sont plus humides sous le Chêne et le Hêtre que sous l'Epicéa et le Douglas. Cependant, aucune différence significative de l'indice d'humidité (F) de la végétation n'existe pour ces essences. Dans ce cas, la variabilité des résultats de la végétation a pu masquer cet effet. Une autre possibilité est que les indices F ne sont pas assez précis pour discriminer des différences d'humidité de l'ordre de quelques unités (g d'eau pour 100 g de sol sec).

### **5.8. Recommandations pour le choix d'une essence lors d'opérations de plantation**

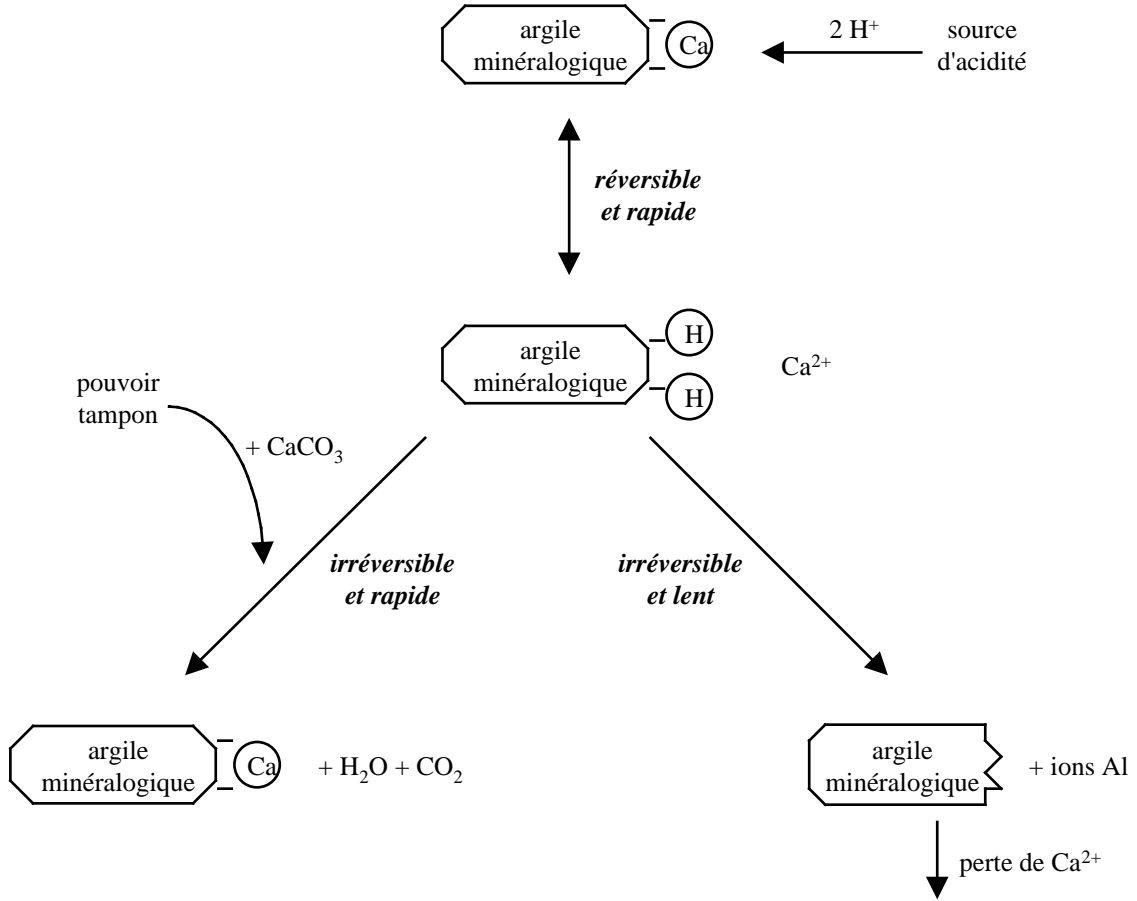
Avant d'envisager la possibilité de planter telle ou telle essence, le gestionnaire devra tenir compte de l'intérêt patrimonial du site (Rameau et Olivier, 1991). Ainsi, il est préférable de ne pas intervenir sur un écosystème ou un groupe d'écosystèmes ayant une forte qualité biologique (*e.g.* espèces rares ou typiques) ou une forte valeur biologique (*e.g.* protection contre l'érosion). Les recommandations qui suivent ne concernent pas les sites ayant un intérêt patrimonial notable. Lorsque le site ne présente pas un intérêt patrimonial particulier, il est important d'estimer quel niveau de productivité peut être soutenu par l'écosystème sans compromettre la pérennité de ses multiples fonctions<sup>76</sup> (Kimmins, 1974 ; Toman et Ahston, 1995).

L'une des méthodes les plus satisfaisantes pour étudier l'effet d'une pratique sylvicole sur la fertilité d'un site consiste à établir un bilan quantitatif des flux d'éléments (Ranger et Turpault, 1999). Cependant, il s'agit d'une approche nécessitant une logistique lourde et qui ne peut être utilisée que ponctuellement. La solution à ce problème passe alors par une estimation des risques employant des indicateurs facilement accessibles pour

---

<sup>76</sup> *e.g.* qualité des eaux, élément du paysage, biotope de la biocénose, productions annexes, etc...

**Figure 5.4** - Rôle de la CEC dans la neutralisation des flux de protons  
(d'après Ulrich, 1984)



l'aménagiste. Les critères le plus souvent utilisés sont le type de roche-mère, le type de sol et l'occupation des sols (*e.g.* Hall *et al.*, 1995).

Ici, il est possible de se baser sur les travaux de Bonneau et Ranger (1999) lorsque la composition du sol est connue. Dans le cas contraire, nous proposons d'employer un index d'aide à la décision utilisant des critères facilement accessibles :

Les critères primordiaux influençant le choix d'une essence lors d'opérations de plantations ont été sélectionnés afin de tenir compte des réserves de fertilité et de la capacité du site à tamponner les flux d'acidité (Bonneau *et al.* 1979 ; Reuss et Johnson, 1986 ; Gobran et Bosatta, 1988). Par ailleurs, l'effet des essences sur la fertilité des sols étant en interaction avec de nombreux facteurs (Binkley et Giardina, 1998), d'autres critères ont été sélectionnés afin d'affiner l'aide à la décision.

### 5.8.1. Critères primordiaux

#### - *géologie et minéralogie*

La nature de la roche-mère est un facteur très important de la capacité d'un sol à neutraliser les flux d'acidité (*e.g.* Alexander et Cresser, 1995). Lorsque la composition chimique de la roche-mère est connue<sup>77</sup>, il est possible d'utiliser les indices proposés par Moret (1962) pour déterminer si le site est potentiellement "stable", "sensible" ou "intermédiaire" (voir annexe N pour quelques exemples). Dans le cas où la composition chimique n'est pas connue, l'utilisation d'une carte géologique peut fournir quelques informations (voir *e.g.* Aubouin *et al.*, 1981 pour une description des principales roches). D'une manière générale, la présence significative de carbonates (*e.g.* Reuss et Johnson, 1986 ; Gobran et Bosatta, 1988 ; Duchaufour, 1991) ou de minéraux ferromagnésiens (*e.g.* Bonneau *et al.*, 1979) dans la roche-mère est un gage d'une forte résilience du système. A l'inverse, l'abondance de quartz (SiO<sub>2</sub>) dans la roche-mère est susceptible de conférer au système une faible résilience (*e.g.* Alexander et Cresser, 1995 ; Hornung et Reynolds, 1995). Notons que la structure de la roche est une variable importante. Par exemple, les roches vitreuses sont plus altérables que les autres roches.

#### - *CEC et taux de saturation*

La CEC est un critère important car c'est un système tampon qui retarde les réactions d'altération ce qui confère au sol une plus forte capacité à neutraliser l'acidité (Ulrich, 1984 ; Reuss et Johnson, 1986 ; Alexander et Cresser, 1995 ; voir figure 5.4). Par ailleurs, c'est le taux de saturation en cations alcalino-terreux de la CEC qui détermine si le système neutralise facilement les flux d'acidité arrivant *via* les solutions du sol

---

<sup>77</sup> Attention : les blocs du sol ne peuvent pas être considérés comme parfaitement représentatifs de la véritable composition chimique de la roche-mère. En effet, ce sont les parties les plus résistantes de la roche qui subsistent dans les sols. De plus, il est important de tenir compte de phénomènes tels que le colluvionnement, le métamorphisme, l'hydrothermalisme ou la formation d'une pellicule d'altération sur la roche (Ezzaim, 1997).

**Figure 5.5** - *Les systèmes tampons minéraux du sol en fonction du pH*  
(d'après Ulrich, 1984 ; Reuss et Johnson, 1986)

8.6	6.2	5.0	4.2	3.0
CaCO <sub>3</sub>	silicates	cations échangeables	oxydes d'aluminium	oxydes de fer

(Reuss et Johnson, 1986). En se basant sur nos résultats (Augusto *et al.*, 1998), sur les observations de Duchaufour (1991) et sur les caractéristiques des sols forestiers français (Badeau *et al.*, 1999), nous avons défini les sites "pauvres" comme ayant une CEC inférieure à  $10 \text{ cmol}_c.\text{kg}^{-1}$  et ayant un taux de saturation inférieur à 20 %. A l'inverse, les sites "riches" ont été définis comme ayant une CEC supérieure à  $25 \text{ cmol}_c.\text{kg}^{-1}$  et ayant un taux de saturation supérieur à 70 %. Le volume de sol diagnostic est entre 5 et 10 cm de profondeur<sup>78</sup>.

Si ces données ne sont pas disponibles, on pourra essayer d'en estimer grossièrement l'importance à partir des teneurs du sol en particules fines (< 2 mm) et en matière organique pour la CEC (Turpault *et al.*, 1996), et à partir du pH pour le taux de saturation (Duchaufour, 1991).

Notons que le pouvoir tampon d'un sol dépend aussi de sa profondeur : plus le sol est profond et plus sa capacité à neutraliser l'acidité peut être importante. Les sols superficiels doivent faire l'objet d'une gestion particulière, surtout pour les sites en pente.

#### - *pH du sol*

Dans les sols, les réactions de neutralisation se font selon plusieurs systèmes tampons. Ces systèmes tampons interviennent à différents seuils de pH (figure 5.5). Pour la fertilité du sol, il est préférable de ne pas perdre de cations alcalino-terreux au profit des cations de l'acidité (seuil : pH = 5.0 ; figure 5.5). D'autre part, la dissolution des minéraux silicatés devient significative à partir d'un seuil de pH qui se situe entre 4.5 et 4.8 selon les auteurs (Robert *et al.*, 1979 ; Drever, 1994 ; Oelkers *et al.*, 1994). Enfin, en présence phyllosilicates expansibles, la formation d'argiles hydroxylées susceptibles de tamponner les flux d'aluminium, se ferait peu en dessous de  $\text{pH}_{\text{eau}} = 4.3$  (Bain *et al.*, 1990). Les essences pouvant diminuer le pH de 0.5 unité, il semble raisonnable de définir les sites "riches" comme ayant un pH superficiel (5 - 10 cm) de plus de 5.0. A l'inverse, les sites "pauvres" sont définis comme ayant un système tampon basé sur les oxydes d'aluminium et de fer, c'est-à-dire ayant un pH inférieur à 4.2. Les sites ayant un  $\text{pH}_{\text{eau}}$  entre ces deux valeurs sont définis comme "intermédiaires".

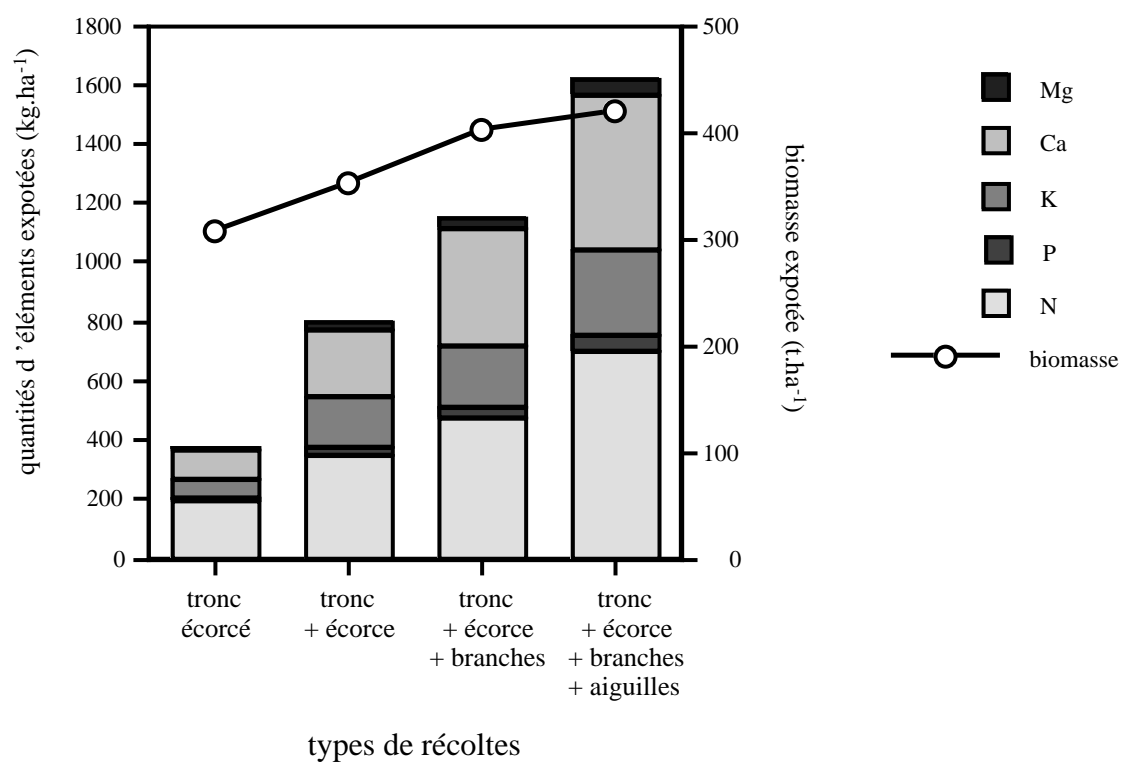
#### - *dégradabilité de la litière au sol*

La bonne dégradation d'une litière au sol peut être un indice de cycles biogéochimiques non perturbés. Un écosystème forestier, pour être considéré ici comme "riche", doit avoir une litière qui se dégrade dans l'année (*i.e.* moins de  $5 \text{ t}.\text{ha}^{-1}$  de litière au sol). La réciproque n'est pas exacte : une accumulation importante de litière n'est pas toujours le

---

<sup>78</sup> Le volume entre 0 et 5 cm de profondeur a été exclu en raison de la difficulté à repérer la limite entre l'humus et le sol dans certains sols.

**Figure 5.6** - Impact du type de récolte de biomasse sur les exportations d'éléments  
(cas d'un peuplement de Douglas de 60 ans ; d'après Marques, 1996)



signe d'un site pauvre. Par exemple, un peuplement très dense peut présenter une litière très épaisse sans que cela soit dû à la pauvreté du sol.

### 5.8.2. Autres critères

#### - *précipitations*

D'une manière générale, la saison hivernale conduit à une plus forte acidification et altération des sols (Dambrine *et al.*, 1989 ; Boudot *et al.*, 1994). Ainsi, plus les précipitations hivernales<sup>79</sup> sont intenses et / ou de longue durée et plus ces phénomènes sont accentués (Alexander et Cresser, 1995 ; Schatzl et Isard, 1996 ; van der Salm *et al.*, 1996). Enfin, toutes les situations pouvant localement modifier le climat (altitude ; orientation du versant) sont à prendre en compte (Dambrine, 1985).

#### - *pollution atmosphérique*

Les phénomènes de dépôts atmosphériques soufrés ont globalement diminué d'intensité depuis quelques années (voir Alewell *et al.*, 1997 pour une revue de la littérature) mais ils constituent encore une source importante d'acidité pour les écosystèmes (Ulrich *et al.*, 1998). Les seuils utilisés sont dérivés des valeurs proposées par Hettelingh *et al.* (1991) et repris par Ulrich *et al.* (1998) dans le cadre de la cartographie des charges critiques acides.

#### - *sylviculture*

La façon dont est géré un peuplement forestier peut avoir des répercussions importantes à court et à moyen termes sur la fertilité du sol (*e.g.* Anderson, 1987). Ainsi, l'âge auquel les arbres sont récoltés est un facteur pouvant grandement modifier la quantité d'éléments exportés avec la biomasse : plus les arbres sont coupés jeunes et plus ils sont concentrés en éléments nutritifs (Switzer *et al.*, 1973 ; Kimmins, 1974 ; Krapfenbauer et Buchleitner, 1981 ; Laclau, 1997 ; Ranger *et al.*, 1997). De même, la sélectivité de la coupe modifie profondément la quantité d'éléments perdus pour l'écosystème : les pertes sont minimales lorsque le tronc sans écorce est exporté (Ranger *et al.*, 1995), et elles augmentent si l'écorce, le houppier, le feuillage, les débris de coupes et les racines sont également récoltés (Kreutzer, 1976 ; Fahey *et al.*, 1991 ; Marques, 1996 ; Olsson *et al.*, 1996 ; Yanai, 1998 ; voir figure 5.6 pour un exemple). Enfin, les coupes à blanc entraînent des pertes de cations par lessivage (Dahlgren et Driscoll, 1994 ; Neary et Hornbeck, 1994).

---

<sup>79</sup> Sous forme de pluie ou de neige.

**Tableau 5.2** - *Index d'aide à la détermination de la résilience d'un sol forestier*

critère	variable	type de sol		
		pauvre	intermédiaire	riche
composition de la roche-mère (teneurs en % d'oxydes)	Si	> 65	[ 65 ; 52 [	52
	(Si + Al) / (Fe + Mg)	10	[ 10 ; 5 [	5
	(Na + Ca + Fe + Mg)	15	] 15 ; 25 ]	> 25
CEC et saturation du sol à 5-10 cm	CEC (cmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup> )	10	] 10 ; 25 ]	> 25
	taux de saturation (%)	20	] 20 ; 70 ]	> 70
acidité du sol à 5-10 cm	pH <sub>eau</sub>	4.2	] 4.2 ; 5.0 ]	> 5.0
recyclage des nutriments	accumulation de litière (t.ha <sup>-1</sup> )	.	.	< 5.0



- *histoire de l'occupation des sols*

Les effets d'une occupation ancienne sur la fertilité d'un sol peuvent être sensibles sur plus d'un siècle (Glatzel, 1991 ; Muys, 1995 ; Koerner, 1999). Aussi, il est utile de tenir compte de ce facteur si l'on veut estimer la résilience d'un système. Dans la mesure du possible, on tâchera de distinguer les sites anciennement utilisés pour des pratiques conduisant à des exportations de fertilité (*e.g.* coupes intensives pour fabriquer du charbon de bois : Mikan et Abrams, 1995 ; pâturage avec exportation des fumiers : Koerner, 1999) des sites ayant reçus des intrants (*e.g.* anciens champs : Koerner, 1999). Notons que la fertilité apparente de ces derniers sites n'est que relictuelle. Elle ne peut donc être qu'une ressource en éléments nutritifs utilisable sur le court terme.

5.8.3. Résilience d'un système et choix d'une essence

Avant de chercher à estimer la résilience d'un sol en vue de la plantation d'une certaine essence, il convient bien entendu de tenir compte des besoins écologiques de celle-ci (voir Rameau *et al.*, 1989 pour un descriptif global des caractéristiques autoécologiques des essences ; voir ONF, 1999 pour les contraintes hydriques supportées par chaque essence). Ensuite, la procédure d'estimation se fait en deux étapes. Dans un premier temps, on tâchera de définir si le site considéré est "riche", "pauvre" ou "intermédiaire" (tableau 5.2) :

- *sol riche*

Dans le cas d'un sol riche, le pouvoir tampon du système est suffisant pour neutraliser un surplus d'acidité lié à des activités de sylviculture relativement intensives. C'est pourquoi toutes les essences étudiées ici pourront être plantées sur ce type de site, y compris l'Epicéa ou le Pin qui sont les plus néfastes pour la fertilité.

- *sol pauvre*

Les sites pauvres ont un pouvoir tampon très faible. Il convient donc d'éviter de planter les essences provoquant une forte acidification du milieu. La plantation d'essences résineuses, si elle conduit généralement à une production généralement plus élevée que celle des feuillus (Vannière, 1984), peut provoquer ici à une perte importante de fertilité à moyen terme, ainsi qu'à une acidification du milieu. En conséquence, la conduite à tenir dépend d'abord des objectifs de production de bois. Rappelons que ces recommandations pour le choix de l'essence ne concernent pas les sites présentant un intérêt patrimonial ou social notable.

**Tableau 5.3 - Caractérisation de la résilience d'un site intermédiaire**

critère	variable	impact de la variable sur la résilience			
		- -	-	+	++
composition de la roche-mère (teneurs en % d'oxydes)	Si	[ 65 ; 61 [	[ 61 ; 58 [	[ 58 ; 55 [	[ 55 ; 52 [
	(Si + Al) / (Fe + Mg)	[ 10 ; 9 [	[ 9 ; 7.5 [	[ 7.5 ; 6 [	[ 6 ; 5 [
	(Na + Ca + Fe + Mg)	] 15 ; 18 ]	] 18 ; 20 ]	] 20 ; 22 ]	] 22 ; 25 ]
CEC et saturation du sol à 5-10 cm	CEC (cmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup> )	] 10 ; 14 ]	] 14 ; 18 ]	] 18 ; 22 ]	] 22 ; 25 ]
	taux de saturation (%)	] 20 ; 35 ]	] 35 ; 45 ]	] 45 ; 55 ]	] 55 ; 70 ]
acidité du sol à 5-10 cm	pH	] 4.2 ; 4.4 ]	] 4.4 ; 4.6 ]	] 4.6 ; 4.8 ]	] 4.8 ; 5.0 ]
climat	précipitations (mm.an <sup>-1</sup> )	1300	] 1300 ; 1100 ]	] 1100 ; 900 ]	< 900
pollution atmosphérique (kg.ha <sup>-1</sup> .an <sup>-1</sup> )	(NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	14.0	] 14.0 ; 8.5 ]	] 8.4 ; 2.8 ]	< 2.8
	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	16.0	] 16.0 ; 9.5 ]	] 9.5 ; 3.2 ]	< 3.2
sylviculture envisagée	type de régénération	coupe à blanc	.	.	naturelle
	âge de récolte (*)	1 âam	] 1.0 ; 1.5 ]	] 1.5 ; 2.0 ]	> 2 âam
	type de récolte (#)	arbre entier	tc + éc + br	tc + éc	tc
histoire du sol	type d'activité	.	appauvrissante	fertilisante	.

(\*) âam = âge d'accroissement maximum

(#) tc = tronc  
éc = écorce  
br = branches

1<sup>er</sup> cas : les objectifs de production sont faibles.

Les plantations d'essences résineuses telles que l'Epicéa ou le Pin sont à éviter. Il est préférable de privilégier les essences présentes à l'état naturel ou les plantations d'essences feuillues telles que le Hêtre ou le Chêne.

De plus, la gestion sylvicole devra être adaptée de manière à éviter toute perte de fertilité (voir paragraphe 5.8.4).

2<sup>ème</sup> cas : les objectifs de production sont relativement élevés.

L'aménagiste peut décider de planter malgré tout des essences productives et croissant rapidement. Ce type d'aménagement peut provoquer des pertes de fertilité néfastes pour la pérennité de l'écosystème et de la production. C'est pourquoi il est nécessaire d'appliquer une gestion sylvicole adaptée et de prévoir des mesures compensatoires (voir paragraphe 5.8.4). Il est possible d'atténuer les effets des essences les plus néfastes en les mélangeant lors de la plantation avec des essences peu acidifiantes et altérantes (voir paragraphe 5.8.4).

#### - *sol intermédiaire*

Le choix d'une essence pour les sites intermédiaires se fait en prenant en compte l'ensemble des critères exposés ci-dessus (tableau 5.3). Ici, il n'est pas possible d'établir un système de notations de chaque critère permettant une évaluation chiffrée de la situation. En effet, chaque facteur n'a pas la même importance et la pondération de ceux-ci peut varier géographiquement. Notons que l'influence du passé cultural sur la fertilité est souvent relativement faible compte-tenu que les zones fortement fertilisées ou appauvries représentent des surfaces limitées.

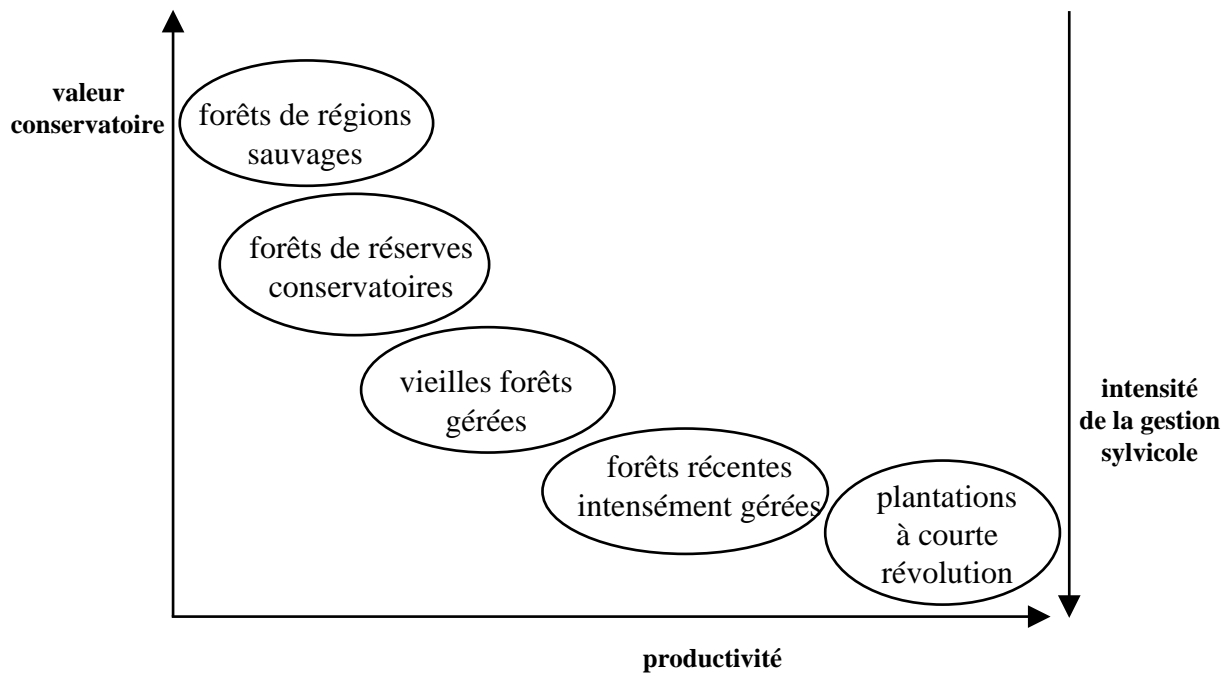
L'aménagiste devra donc apprécier l'importance relative de chaque critère afin d'estimer la résilience du site. En fonction de cette estimation, il sera alors possible de sélectionner l'essence la plus appropriée aux exigences économiques et écologiques (figure 5.7) ainsi qu'aux impératifs biogéochimiques de la situation.

#### 5.8.4. Mesures visant à soutenir le niveau de production

##### - *amendements*

L'apport de cations nutritifs sous différentes formes est particulièrement bénéfique sur les sites sensibles (Bonneau, 1995 ; Bonneau et Nys, 1997). Les amendements calciques provoquent une remontée du pH, de la CEC, du taux de saturation et de la biodiversité floristique alors qu'ils diminuent l'épaisseur des couches OL, OF et OH ainsi que le jaunissement et les pertes de feuillage des peuplements carencés (Nys, 1991 ; Picard *et al.*, 1993 ; Bonneau, 1995 ; Bakker, 1998 ; Nys, 1998). De plus, une expérience *in situ* indique que les amendements calciques diminuent la formation des hydroxydes d'aluminium responsables des pertes de CEC des vermiculites (Turpault, com. pers.).

**Figure 5.7** - *La valeur de production et de conservation de divers types de forêts*  
(adapté de Nambiar, 1996)



Les fertilisations uniquement azotées sont à éviter dans les sites pauvres car elles peuvent être à l'origine d'une aggravation des dépérissements sans pour autant favoriser la production de bois (Nys, 1991 et 1998). D'une manière générale, les traitements dits complets (NPKCa) ont des effets plus marqués que les traitements uniquement calcique (Nys, 1998) qui peuvent se faire sentir jusqu'à plus de vingt ans après l'application (Bakker, 1998 ; Picard *et al.*, 1999). Notons que tous les apports massifs d'éléments au sol sont à doser avec précaution car ils sont susceptibles de provoquer des déficiences secondaires en certains éléments comme le magnésium (Nys, 1998).

Les amendements, surtout de type NPKCa, favorisent de façon significative les croissances radiale et en hauteur des peuplements (Nys, 1998 ; Picard *et al.*, 1999). Ces effets permettent une production en volume de bois plus élevée (Nys, 1998) et un gain financier qui est supérieur aux coûts des opérations d'amendements (Bary-Lenger, 1997).

#### - *sylviculture adaptée*

Toute une série de mesures sont disponibles afin de limiter les pertes potentielles de fertilité d'un sol forestier : i) lors de la mise en place de jeunes plants, il est préférable d'éviter les coupes à blanc car elles occasionnent des pertes importantes d'éléments par drainage durant plusieurs années (*e.g.* Dahlgren et Driscoll, 1994). ii) il est également conseillé de récolter les arbres à un âge assez avancé afin de limiter les exportations d'éléments nutritifs contenus dans la biomasse (*e.g.* Ranger *et al.*, 1997). iii) la récolte de tissus riches en éléments tels que l'écorce, les branches, les racines, les rémanents et surtout le feuillage est préjudiciable au maintien de la fertilité du site (*e.g.* Fahey *et al.*, 1991). iv) l'incinération des rémanents est une opération qui conduit à un taux de perte élevé des éléments nutritifs vers l'atmosphère. A la place, il est souhaitable de répartir les rémanents sur toute la parcelle et de les laisser se décomposer *in situ*.

#### - *peuplements mélangés*

Il est possible d'atténuer l'effet acidifiant d'une essence en la mélangeant<sup>80</sup> avec une essence moins défavorable (Bonneau *et al.*, 1979). L'impact acidifiant et altérant de la litière mixte serait alors intermédiaire. De plus, les litières de peuplements ont une dégradabilité intermédiaire à celle des litières monospécifiques (Kaneko et Salamanca, 1999). La faune fouisseuse est alors composée des espèces inféodées aux deux types de litières (Bonneau, 1983 ; Ponge *et al.*, 1986 ; Migge *et al.*, 1998 ; Kaneko et Salamanca, 1999) ce qui explique que sa richesse spécifique soit supérieure à celle des faunes des peuplements purs. Bonneau (1983) remarque que les litières mélangées favorisent l'activité de la microflore tellurique. D'une manière plus globale, le mélange permet la multiplication des niches écologiques ce qui confère à ces peuplements une richesse

---

<sup>80</sup> Les peuplements peuvent être mélangés pied à pied ou par placeaux.

biologique supérieure au peuplement monospécifique (Gjerde et Saetersdal, 1997 ; Cannell, 1999).

L'effet du mélange sur la disponibilité dans le sol des éléments nutritifs varie selon la nature des essences mélangées (Chapman *et al.*, 1988). Pour ces auteurs, c'est également le cas de la croissance des arbres. Ainsi, Chapman *et al.* (1988) mesurent un effet bénéfique du Pin sur les autres essences mais un effet négatif de l'Epicéa sur le Chêne. Pour sa part, Kelty (1992) estime que la productivité d'une essence en peuplement mixte est supérieure ou égale à celle d'un peuplement pur. Notons que la gestion sylvicole est plus ardue pour les peuplements mélangés que pour les peuplements purs (Oliver, 1992).

## 6. CONCLUSIONS GENERALES

### 6.1. Analyse critique de la méthodologie

L'emploi d'une approche pluridisciplinaire avait pour objectif de confronter les résultats de différentes études portant sur le même sujet. A cet égard, la convergence des résultats laisse espérer une assez bonne validité des conclusions finales portant sur l'effet des essences. De plus, le travail ayant été effectué *in situ*, sur des peuplements d'essences différentes mais en situation analogue, la représentativité des résultats vis-à-vis de la réalité n'est pas globalement remise en cause. Il convient tout de même de rappeler que des biais potentiels existent et qu'il doivent être pris en compte.

### 6.2. Principales conclusions

La capacité des essences à acidifier les sols et à altérer les minéraux classent les essences selon le gradient suivant : Epicéa (Pin ; Sapin) Douglas (Chêne ; Hêtre). Les essences résineuses se sont avérées être plus efficaces que les essences feuillues à produire de l'acidité *via* leur litière, et à capter celle arrivant par les dépôts atmosphériques. Parmi les essences résineuses, les plus néfastes sont le Pin et surtout l'Epicéa. L'influence du Sapin reste à préciser car, si sa litière est peu acide et se dégrade assez bien, il semble que cette essence capte beaucoup les dépôts atmosphériques.

L'effet des essences sur le sol est donc important. Selon certaines études c'est même une variable pouvant orienter la pédogenèse (Graham et Wood, 1991 ; Ulery *et al.*, 1995 ; Quideau *et al.*, 1996 ; Tice *et al.*, 1996 ; Willis *et al.*, 1997). Toutefois, l'effet des essences est fortement dépendante des caractéristiques du site. Ainsi, la richesse de la roche-mère, le climat et le microclimat, de même que le type de gestion sylvicole peuvent modifier et même masquer l'impact des essences : les caractéristiques géologiques et géographiques déterminent les conditions générales de fertilité du sol, alors que l'essence et la gestion sylvicole en modifient le niveau.

### 6.3. Perspectives

Concernant l'effet des essences étudiées, des points restent à préciser. C'est notamment le cas de l'origine de l'acidité du sol constatée sous le Sapin ou la capacité du Pin à produire des acides organiques complexants. Ces points mériteraient d'être approfondis. La présente étude a porté sur l'essentiel des essences majoritaires de la forêt française. Cependant, d'autres essences sont également fortement représentées en Europe. Il s'agit, entre autres, de l'épicéa de Sitka (Grande Bretagne), du pin maritime (façade atlantique) et des essences méditerranéennes. De même, des essences allochtones sont fortement implantées en Europe. Citons l'eucalyptus (Portugal), le pin noir ou le chêne rouge (France). Des études existent déjà sur quelques-unes de ces essences, mais il serait

souhaitable de mener quelques travaux visant à en comparer l'impact sur la fertilité des sites les plus sensibles.

Par ailleurs, les peuplements mélangés peuvent constituer une alternative intéressante aux plantations monospécifiques. Il est donc nécessaire d'en étudier les contraintes sylvicoles et de quantifier les conséquences de cette pratique sur la productivité en bois, la fertilité du sol et la biocénose de l'écosystème.

Enfin, un index d'aide à la décision pour le choix d'une essence lors d'une opération de plantation a été proposé. Son utilisation reste partiellement qualitative pour ce qui concerne les sols de fertilité intermédiaire. Il serait donc utile de réunir les données d'autres études afin de chercher à établir un modèle sur lequel le forestier pourrait se baser pour établir des plans de gestion maintenant la pérenité des écosystèmes.



## 7. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aber, J.D., Melillo, J.M. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany*, 60 : 2263-2269.
- Adamson, J.K., Hornung, M., Kennedy, V.H., Norris, D.A., Paterson, I.S., Stevens, P.A. 1993. Soil solution chemistry and throughfall under adjacent stands of Japanese Larch and Sitka Spruce at three contrasting locations in Britain. *Forestry*, 66 : 51-68.
- Ahmad-Shah, A., Rieley, J.O. 1989. Influence of tree canopies on the quantity of water and amount of chemical elements reaching the peat surface of a basin mire in the Midlands of England. *Journal of Ecology*, 77 : 357-370.
- Alewel, C., Bredemeir, M., Matzner, E., Blanck, K. 1997. Soil solution response to experimentally reduced acid deposition in a forest ecosystem. *Journal of Environmental Quality*, 26 : 658-665.
- Alexander, C.E., Cresser, M.S. 1995. An assessment of the possible impact of expansion of native woodland cover on the chemistry of Scottish freshwaters. *Forest Ecology and Management*, 73 : 1-27.
- Allott, N., Brennan, M., Mills, P., Eacrett, A. 1993. Stream chemistry and forest cover in ten small western Irish catchments. In Watkins, C. (Ed.), *Ecological effects of forestation*. Redwood Press, Melksham, UK, pp. 165-177.
- Alriksson, A., Eriksson, H.M. 1998. Variations in mineral nutrient and C distribution in the soil and vegetation compartments of five temperate tree species in NE Sweden. *Forest Ecology and Management*, 108 : 261-273.
- Amezaga, I., Onaindia, M. 1997. The effect of evergreen and deciduous coniferous plantations on the field layer and seed bank of native woodlands. *Ecography*, 20 : 308-318.
- Anderson, M. 1982. *The effects of tree species on vegetation and nutrient supply in lowland Britain*. Research Information Note issued by the Forestry Commission Research and Development Division.
- Anderson, M. 1987. The effects of forest plantations on some lowland soils. I - A second sampling of nutrient stocks. *Forestry*, 60 : 69-85.
- André, L. 1972. Contribution à l'étude des mécanismes d'échange de cations dans les vermiculites trioctaédriques. Thèse Univ. P. Sabatier, Toulouse, 181 p.
- Anne, P. 1945. Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Annales Agronomiques*, 2, 161-172.
- Aubouin, J., Brousse, R., Lehman, J.P. 1981. *Précis de géologie. 1 - Pétrologie*. Bordas (Ed.), Paris, 717 p.
- Augusto, L. 1995. Influence des essences forestières sur l'acidification des sols - une approche qualitative : les minéraux-test. DEA Univ. Nancy I, 37 p (+ annexes).
- Augusto, L., Bonnaud, P., Ranger, J. 1998. Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management*, 105 : 67-78.
- Aussenac, G., Bonneau, M., Le Tacon, F. 1972. Restitution des éléments minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière et des précipitations dans quatre peuplements forestiers de l'est de la France. *Oecologia Plantarum*, 7 : 1-21.
- Aussenac, G. 1975. Couverts forestiers et facteurs du climat : Leurs interactions, conséquences écophysologiques chez quelques résineux. Thèse Univ. Nancy I, 234 p.
- Aussenac, G., Boulangeat, C. 1980. Interception des précipitations et évaporation réelle dans des peuplements de feuillus (*Fagus sylvatica* L.) et de résineux (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco). *Annales des Sciences Forestières*, 37 : 91-107.

- Badeau, V., Dambrine, E., Walter, Ch. 1999. Propriétés des sols forestiers français : résultats du premier inventaire systématique. *Etude et Gestion des Sols*, (sous presse).
- Baguette, M., de Ceuninck, B., Muller, Y. 1994. Effect of spruce afforestation on bird community dynamics in a native broad-leave forest area. *Acta Oecologica*, 15 : 275-288.
- Bain, D.C., Mellor, A., Wilson, M.J. 1990. Nature and origin of an aluminous vermiculitic weathering product in acid soils from upland catchments in Scotland. *Clay Minerals*, 25 : 467-475.
- Bakker, M. 1998. Effets des amendements calciques sur les racines fines de chêne (*Quercus petraea* et *robur*) : conséquences des changements dans la rhizosphère. Thèse Univ. Nancy I, 287 p.
- Balsberg-Pahlsson, A.M., Bergkvist, B. 1995. Acid deposition and soil acidification at a southwest facing edge of Norway spruce and European beech in south Sweden. *Ecological Bulletins*, 44 : 43-53.
- Barker, W.W., Banfield, J.F. 1998. Zones of chemical and physical interaction of interfaces between microbial communities and minerals: A model. *Geomicrobiology*, 15 : 223-244.
- Barnhisel, R.I., Bertsch, P.M. 1989. Chlorites and Hydroxy-Interlayered Vermiculite and Smectite. In Dixon, J.B., Weed, S.B. (Eds.), *Minerals in Soil Environments*. Book Series 1, 2<sup>nd</sup> Edition, Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 729-788.
- Bary-Lenger, A. 1997. Les amendements calcaro-magnésiens : un gain financier est possible. *La Forêt Privée*, 243 : 47-60.
- Bauzon, D., van der Driessche, R., Dommergues, Y. 1969. L'effet litière. I - Influence *in situ* des litières forestières sur quelques caractéristiques biologiques des sols. *Oecologia Plantarum*, 4 : 99-122.
- Beck, G., Dommergues, Y., van der Driessche, R. 1969. L'effet litière. II - Etude expérimentale du pouvoir inhibiteur des composés hydrosolubles des feuilles et des litières forestières vis-à-vis de la microflore tellurique. *Oecologia Plantarum*, 4 : 237-266.
- Becker, M. 1979. Influence du traitement sylvicole sur la flore forestière : cas de la futaie et du taillis-sous-futaie. *Vegetatio*, 40 : 155-161.
- Belkacem, S., Nys, C., Dupouey, J.L. 1998. Evaluation des stocks de carbone dans les sols forestiers. Doc. INRA, 68 p.
- Benecke, P., Mayer, R. 1971. Aspects of soil water behavior as related to beech and spruce stands. Some results of the water balance investigations. In Ellenberg, H. (Ed.), *Integrated experimental ecology - Methods and results of ecosystem research in the german Solling project*. Ecological Vol. 2., Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, pp. 153-163.
- Berg, B. 1986. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils - a mini review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1 : 359-369.
- Bergkvist, B. 1987. Leaching of metals from forest soils as influenced by tree species and management. *Forest Ecology and Management*, 22 : 29-56.
- Bergkvist, B., Folkesson, L. 1995. The influence of tree species on acid deposition, proton budgets and element fluxes in south Swedish forest ecosystems. *Ecological Bulletins*, 44 : 90-99.
- Bergmann, W. 1988. *Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Entstehung, visuelle und analytische diagnose*. Bergmann, W. (Ed.), 2<sup>de</sup> édition, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 762 p.
- Berner, R.A. 1992. Weathering, plants, and the long-term carbon cycle. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 56 : 3225-3231.
- Berthelin, J. 1976. Etude expérimentale de mécanismes d'altération des minéraux par des microorganismes hétérotrophes. Thèse Univ. Nancy I, 198 p.
- Berthelin, J. 1977. Quelques aspects des mécanismes de transformation des minéraux des sols par les micro-organismes hétérotrophes. *Science du Sol*, 1 : 13-23.

- Binkley, D., Valentine, D. 1991. Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine and Norway spruce in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management*, 40 : 13-25.
- Binkley, D. 1995. The influence of tree species on forest soils: Processes and Patterns. In Mead, D.J., Cornforth, I.S. (Ed.), *Proceedings of the trees and soil workshop*. 1994. Agronomy Society of New Zealand Special Publication #10, Lincoln Univ. Press, Canterbury, NZ, pp. 1-33.
- Binkley, D., Giardina, C. 1998. Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry*, 42 : 89-106.
- Black, T.A., Kelliher, F.M. 1989. Processes controlling understorey evapotranspiration. *Phil. Trans. Royal Society of London*, B(324) : 207-231.
- Blaschke, H. 1979. Leaching of water-soluble organic substances from coniferous needle litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 11 : 581-584.
- Blet-Charaudeau, C. 1984. Caractérisation de la pédogenèse de quelques milieux forestiers par l'étude *in situ* de l'altération de minéraux-test. DEA Univ. Nancy I, 125 p.
- Bloomfield, C. 1953. A study of podzolization. Part I - The mobilization of iron and aluminium by Scots Pine needles. *Journal of Soil Science*, 4 : 5-16.
- Boettcher, S.E. 1990. Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology*, 71 : 1365-1372.
- Bolstad, P.V., Gower, S.T. 1990. Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *Tree Physiology*, 7 : 115-124.
- Bonnaud, P. 1990a. Expérience de piégeage des cations libres dans la solution du sol par les échangeurs d'ions. Point sur les méthodes utilisées. Doc. interne INRA, 56 p.
- Bonnaud, P. 1990b. Etude du fonctionnement et de l'évolution des sols par la méthode des minéraux-test : synthèse des méthodes utilisées. Doc. interne INRA, 21 p.
- Bonne, M., Andreux, F., Vedy, J.C., Souchier, B. 1982. Etude hydro-chimique saisonnière dans trois sols acides : Composition des eaux gravitaires et des solutions extraites à pH 4,4. *Science du Sol*, 4 : 275-292.
- Bonneau, M., Brethes, A., Lelong, F., Lévy, G., Nys, C., Souchier, B. 1979. Effets de boisements résineux purs sur l'évolution de la fertilité du sol. *Revue Forestière Française*, XXXI : 198-207.
- Bonneau, M. (coordinateur). 1983. Rapport final P.I.R.E.N. *Conséquences de la monoculture des résineux et alternatives possibles*. Rapport C.N.R.S., 67 p.
- Bonneau, M., Ranger, J. 1984. Effect of an oak forest on a silty acid soil - Changes in humus form and exchangeable cations. In Agren, G.I. (Ed.), *State and change of forest ecosystems - Indicators in current research*. Proceedings of the ESF workshop, March, 1983, Uppsala, Sweden, pp. 254-249.
- Bonneau, M. 1988. Le diagnostic foliaire. *Revue Forestière Française*, XL(numéro spécial) : 19-26.
- Bonneau, M. 1995. *Fertilisation des forêts dans les pays tempérés*. ENGREF (Ed.), Nancy, 367 p.
- Bonneau, M., Nys, C. 1997. Effets des amendements calci-magnésiques en forêt. *Compte-rendu de l'Académie d'Agriculture de France*, 83 : 161-169.
- Bonneau, M., Ranger, J. 1999. Evolution de la fertilité chimique des sols forestiers. Recommandations pour une gestion durable. *La Forêt Privée*, 247 : 51-64.
- Bormann, F.H., Likens, G.E. 1979. *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag (Ed.), Berlin, 253 p.

- Boudot, J.P., Becquer, T., Merlet, D., Rouiller, J. 1994. Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). *Annales des Sciences Forestières*, 51 : 27-51.
- Boyle, J.R., Voigt, G.K. 1973. Biological weathering of silicate minerals. Implications for tree nutrition and soil genesis. *Plant and Soil*, 38 : 191-201.
- Braun-Blanquet, J. 1983. *Plant sociology: the study of plant communities*. Fuller, G.D., Conard, H.S. (Eds.). Koeltz scientific books, Königstein, Germany.
- Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A. 1993. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Annales des Sciences Forestières*, 50 : 571-582.
- Bréda, N. 1994. Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Lieb) et pédonculé (*Quercus robur* L.) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse Univ. Nancy I, 50 p.
- Bréda, N. 1999. L'indice foliaire des couverts forestiers : mesure, variabilité et rôle fonctionnel. *Revue Forestière Française*, LI : 135-150.
- Bremner, J.M. 1960. Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *Journal of Agricultural Science*, 55 : 11-33.
- Brethes, A., Nys, C. 1975. Effets des résineux sur la fertilité des sols. Difficultés des recherches et premiers résultats. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Sol*, 1 : 3-18.
- Brillouet, J.M. 1990. *100 champignons faciles à voir*. Nathan (Ed.), Paris, France, 142 p.
- Bringmark, E. 1989. Spatial variation in soil pH of beech forests in relation to buffering properties and soil depths. *Oikos*, 54 : 165-177.
- Brown, A.H.F., Iles, M.A. 1991. Water chemistry profiles under four tree species at Gisburn, NW England. *Forestry*, 64 : 169-187.
- Bruckert, S. 1970. Influence des composés organiques solubles sur la pédogenèse en milieu acide. I - Etudes de terrain. *Annales d'Agronomie*, 21 : 725-757.
- Bruckert, S., Toutain, F., Tchicaya, T., Jacquin, F. 1971. Influence des pluviollessivats de hêtre et de pin sylvestre sur les processus d'humification. *Oecologia Plantarum*, 6 : 329-339.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G. 1996. Herb layer of south swedish beech and oak forests-effects of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management*, 88 : 259-272.
- Bultot, F., Dupriez, G.L., Bodeux, A. 1972. Interception de la pluie par la végétation forestière , estimation de l'interception journalière à l'aide d'un modèle mathématique. *Journal of Hydrology*, 17 : 193-223.
- Calle Vian de la, C. 1977. Structure des vermiculites. Facteurs conditionnant les mouvements des feuillettes. Thèse Univ. Paris VI.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W., Burbank, D.H. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24 : 337-349.
- Cannell, M.G.R. 1982. *World forest biomass and primary production data*. Academic press, London, 382 p.
- Cannell, M.G.R. 1999. Environmental impacts of forest monocultures: water use, acidification, wildlife conservation, and carbon storage. *New Forests*, 17 : 239-262.

- Càrcamo, H.A., Parkinson, D., Bargshoon, D. 1998. Distribution of earthworms along a sharp acidification gradient. *Pedobiologia*, 42 : 88-95.
- Carleton, T.J., Kavanagh, T. 1990. Influence of stand age and spatial location on throughfall chemistry beneath black spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 : 1917-1925.
- Challinor, D. 1968. Alteration of surface soil characteristics by four tree species. *Ecology*, 49 : 286-290.
- Chapin, F.S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. In *Response of plants to multiple stresses*. Academic Press Inc., San Diego, pp. 66-88.
- Chapman, K., Whitaker, J.B., Heal, O.W. 1988. Metabolic and faunal activity in litters of tree mixtures compared with pure stands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 24 : 33-40.
- Chrétien, J., Ranger, J., Villette, S. 1997. Modification au cours de la révolution forestière des caractères physiques de sols sous plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*, Franco). *Etude et Gestion des Sols*, 4 : 127-140.
- Cienciala, E., Kucera, J., Lindroth, A., Cermak, J., Grelle, A., Halldin, S. 1997. Canopy transpiration from a boreal forest in Sweden during a dry year. *Agricultural and Forest Meteorology*, 86 : 157-167.
- Cinotti, B. 1996. Evolution des surfaces boisées en France : Proposition de reconstruction depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, XLVIII : 547-562.
- Cluzeau C., Ulrich, E., Lanier, M., Garnier, F. 1998. *Interprétation des mesures dendrométriques de 1991 à 1995 des 102 peuplements du réseau*. ONF (Ed.), 309 p.
- Cochran, M.F., Berner, R.A. 1992. The quantitative role of plants in weathering. In Kharaka, Maest (Eds.), *Water-Rock interaction*. Balkema, Rotterdam, pp. 473-476.
- Cole, D.W., Rapp, M. 1980. Elemental cycling in forest ecosystems. In Reichle, D.E. (Ed.), *Dynamic properties of forest ecosystems*. Cambridge Univ. Press, pp. 341-409.
- Crampton, C.B. 1982. Podzolization of soils under individual tree canopies in southwestern British Columbia, Canada. *Geoderma*, 28 : 57-61.
- Crozier, C.R., Boerner, R.E.J. 1984. Correlations of understory herb distribution patterns with microhabitats under different tree species in a mixed mesophytic forest. *Oecologia*, 62 : 337-343.
- Cutini, A. 1996. The influence of drought and thinning on leaf area index estimated from canopy transmittance method. *Annales des Sciences Forestières*, 53 : 595-603.
- Dahlgren, R.A., Driscoll, C.T. 1994. The effects of whole-tree clear-cutting on soil processes at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, USA. *Plant and Soil*, 158 : 239-262.
- Dambrine, E. 1985. Contribution à l'étude de la répartition et du fonctionnement des sols de haute montagne. Massifs des Aiguilles Rouges et du Mont Blanc. Thèse Univ. Paris VII, 284 p.
- Dambrine, E., Robert, M., Ranger, J. 1989. La podzolisation à l'étage subalpin : un processus typiquement hivernal. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, 308, série II : 1797-1802.
- Daubrée, L. 1912. *Statistique et Atlas des Forêts de France*. Ministère de l'Agriculture. Direction Générale des Eaux et Forêts. Imprimerie Nationale, Paris, deux tomes.
- Davis, M.R. 1990. Chemical composition of soil solutions extracted from New Zealand beech forests and West German beech and spruce forests. *Plant and Soil*, 126 : 237-246.
- Deer, W.A., Howie, R.A., Zussman, J. 1992. *An introduction to the Rock-Forming Minerals*. 2nd edition. Longman Group (Ed.), Harlow, UK, 696 p.

- Deharveng, L. 1996. Soil Collembola diversity, Endemism, and reforestation: A case study in the Pyrenées (France). *Conservation Biology*, 10 : 74-84.
- de Monza, J.P. 1991. *L'atlas des forêts de France*. de Monza, J.P. (Ed.), Ligulé, Poitiers, France, 240 p.
- Denayer-de Smet, S., Duvigneaud, P. 1972. Comparaison du cycle des polyéléments biogènes dans une hêtraie et une pessière établies sur même roche-mère, à Mirwart. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, 105 : 197-205.
- Dietrich, M., Scheidegger, C. 1996. Diversität und zeigerwerte von epiphytischen flechten der häufigsten barmarten : Ein methodischer Ansatz zur Beurteilung von Umweltveränderungen im Wald und im Freiland. *Botanica Helvetica*, 106 : 85-102.
- Dobremez, J.F., Camaret, S., Bourjot, L., Erwin, U., Brêthes, A., Coquillard, P., Dumé, G., Dupouey, J.L., Forgeard, F., Gauberville, C., Gueugnot, J., Picard, J.F., Savoie, J.M., Schmitt, A., Timbal, J., Touffet, J., Trémolières, M. 1997. *Inventaire et interprétation de la composition floristique de 101 peuplements du réseau (Campagne 1994/95)*. ONF (Ed.), 513 p.
- Donald, P.F., Fuller, R.J., Evans, A.D., Gough, S.J. 1998. Effects of forest management and grazing on breeding bird communities in plantations of broadleaved and coniferous trees in western England. *Biological Conservation*, 85 : 183-197.
- Drapier, J. 1983. Les difficultés de régénération des sapinières vosgiennes. Importance de l'humus et rôle de l'allélopathie. Thèse Univ. Nancy I, 109 p.
- Drever, J.I. 1994. The effect of land plants on weathering rates of silicate minerals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58 : 2325-2332.
- Drexhage, M., Gruber, F. 1998. Architecture of skeletal root system of 40-year-old *Picea abies* on strongly acidified soils in the Harz mountains (Germany). *Canadian Journal of Forest Research*, 28 : 13-22.
- Driscoll, C.T. 1989. The chemistry of aluminum in surface waters. in: Sposito G. (Ed.), *The environmental chemistry of aluminum*. CRC press, Boca Raton, FL, USA, pp. 241-277.
- Duchaufour, Ph. 1954. Modifications apportées au sol par le reboisement à l'aide d'espèces étrangères à la station. (Exemples pris en climat atlantique). *Revue Forestière Française*, VI : 73-84.
- Duchaufour, P., Bonneau, M. 1959. Une nouvelle méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Sol*, 4, 193-198.
- Duchaufour, P., Bonneau, M. 1961. Evolution d'un sol de forêt feuillue "Terra fusca" provoquée par une plantation de Douglas "*Pseudotsuga menziesii*" d'une trentaine d'années. *Revue Forestière Française*, XIII, 793-799.
- Duchaufour, P. 1991. *Pédologie-sol, végétation, environnement*. Abrégés 3<sup>ième</sup> Edition, 287 p.
- Dulière, J.F., Carnol, M., Dalem, S., Remacle, J., Malaisse, F. 1999. Impact of dolomite lime on the ground vegetation and on potential net N transformations in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Lieb.) stands in the Belgian Ardenne. *Annals of Forest Science*, 56 : 361-370.
- Duvigneaud, P. 1974. *La synthèse écologique*. Doin (Ed.), Paris, 296 p.
- Dzwonko, Z., Loster, S. 1997. Effect of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition on secondary communities in Southern Poland. *Journal of Applied Ecology*, 34 : 861-870.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18 : 1-258.

- Emmett, B.A., Anderson, J.M., Hornung, M. 1991. Nitrogen sinks following two intensities of harvesting in a Sitka spruce forest (N. Wales) and the effect on the establishment of the next crop. *Forest Ecology and Management*, 41 : 81-93.
- Eriksson, H.M., Rosén, K. 1994. Nutrient distribution in a swedish tree species experiment. *Plant and Soil*, 164 : 51-59.
- Ezzaïm, A. 1997. Intérêt de la mesure du flux d'éléments issu de l'altération des minéraux des sols dans le calcul des bilans minéraux d'un écosystème forestier. Le cas des plantations de Douglas dans le Beaujolais (France). Thèse Univ. Nancy I, 387 p.
- Fahey, T.J., Hill, M.O., Stevens, P.A., Hornung, M., Rowland, P. 1991. Nutrient accumulation in vegetation following conventional and whole-tree harvest of Sitka spruce plantations in North Wales. *Forestry*, 64 : 271-288.
- Fahy, O., Gormally, M. 1998. A comparison of plant and carabid beetle communities in an irish oak woodland with a nearby conifer plantation and clearfelled site. *Forest Ecology and Management*, 110 : 263-273.
- Falkengren-Grerup, U. 1989. Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern sweden. *Journal of Applied Ecology*, 26 : 341-352.
- Falkengren-Grerup, U. 1995. Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins*, 44 : 215-226.
- Falkengren-Grerup, U., Brunet, J., Quist, M.E., Tyler, G. 1995. Is the Ca/Al ratio superior to pH, Ca or Al concentrations of soils in accounting for the distribution of plants in deciduous forest ? *Plant and Soil*, 177 : 21-31.
- Fernandez-Sanjurjo, M.J., Alvarez, E., Fernandez-Vega, V., Garcia-Rodeja, E. 1998a. Chemistry of soil solutions under different kinds of vegetation in the vicinity of a thermal power station. *Environmental Pollution*, 101 : 131-142.
- Fernandez-Sanjurjo, M.J., Alvarez, E., Garcia-Rodeja, E. 1998b. Speciation and solubility control of aluminium in soils developed from slates of the river Sor watershed (Galicia, NW Spain). *Water Air and Soil Pollution*, 103 : 35-53.
- Fichter, J. 1997. Minéralogie quantitative et flux d'éléments minéraux libéré par altération des minéraux des sols dans deux écosystèmes sur granite (bassin versant du Strengbach, Vosges). Thèse Univ. Nancy I, p. 273.
- Fichter, J., Dambrine, E., Turpault, M.P., Ranger, J. 1998. Base cation supply in spruce and beech ecosystems of the Strengbach catchment (Vosges mountains, N-E France). *Water Air and Soil Pollution*, 105 : 125-148.
- Finzi, A.C., van Breemen, N., Canham, C.D. 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications*, 8 : 440-446.
- Forgeard, F., Gloaguen, J.C., Touffet, J. 1980. Interception des précipitations et apports au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluiolessivats dans une hêtraie atlantique et dans quelques peuplements résineux de Bretagne. *Annales des Sciences Forestières*, 37 : 53-71.
- France, E.A., Binkley, D., Valentine, D. 1989. Soil chemistry changes after 27 years under four tree species in southern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 19 : 1648-1650.
- Frochot, H., Picard, J.F., Dreyphus, P.H. 1986. La végétation herbacée, obstacle aux plantations. *Revue Forestière Française*, XXXVIII : 271-279.
- Gärdenäs, A.I. 1998. Soil organic matter in european forest floors in relation to stand characteristics and environmental factors. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 13 : 274-283.
- Giesler, R. 1996. Chemistry of soil solution extracted by centrifugation - Methodology and field applications. Thèse Univ. Umeå, 115 p.

- Gijsman, A.J. 1990. Nitrogen nutrition of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) on strongly acid sandy soil. I - Growth, nutrient uptake and ionic balance. *Plant and Soil*, 126 : 53-61.
- Gjerde, I., Saetersdal, M. 1997. Effects on avian diversity of introducing spruce *Picea spp.* plantations in the native pine *Pinus sylvestris* forests of western Norway. *Biological Conservation*, 79 : 241-250.
- Glatzel, G. 1991. Internal proton generation in forest ecosystems as influenced by historic land-use and moder forestry. *Fertilizer Research*, 27 : 1-8.
- Gloaguen, J.C., Touffet, J. 1982. Evolution du rapport C/N dans les feuilles et au cours de la décomposition des litières sous climat atlantique. Le hêtre et quelques conifères. *Annales des Sciences Forestières*, 39 : 219-230.
- Gobran, G.R., Bosatta, E. 1988. Cation depletion rate as a measure of soil sensivity to acidic deposition: theory. *Ecological Modelling*, 40 : 25-36.
- Goldich, S.S. 1938. A study in rock weathering. *Journal of Geology*, 46 : 17-23.
- Gower, S.T., Son, Y. 1992. Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations. *Soil Science Society of America Journal*, 56 : 1959-1966.
- Graham, R.C., Wood, H.B. 1991. Morphologic development and clay redistribution in lysimeter soils under Chaparral and Pine. *Soil Science Society of America Journal*, 55 : 1638-1646.
- Graham, R.C., Ervin, J.O., Wood, H.B. 1995. Agregate stability under oak and pine after four decades of soil development. *Soil Science Society of America Journal*, 59 : 1740-1744.
- Granier, A., Bobay, V., Gash, J.H.C., Gelpe, J., Saugier, B., Shuttleworth, W.J. 1990. Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les Landes forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51 : 309-319.
- Granier, A., Bréda, N., Biron, P., Villette, S. 1999. A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116 : 269-283.
- Grieve, I.C. 1978. Some effects of the plantation of conifers on a freely drained lowland soil, Forest of Dean, U.K. *Forestry*, 51 : 21-28.
- Hall, J.R., Wright, S.M., Sparks, T.H., Ulyett, J., Allott, T.E.H., Hornung, M. 1995. Predicting freshwater critical loads from national data on geology, soils and land use. *Water Air and Soil Pollution*, 85 : 2443-2448.
- Halpern, C.B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forests communities. *Ecology*, 69 : 1703-1715.
- Hammond, P.C., Miller, J.C. 1998. Comparison of the biodiversity of Lepidoptera within three forested ecosystems. *Annals of the Entomological Society of America*, 91 : 323-328.
- Harmon, M.E., Baker, G.A., Spycher, G., Greene, S.E. 1990. Leaf-litter decomposition in the *Picea/Tsuga* forests of Olympic National Park, Washington, USA. *Forest Ecology and Management*, 31 : 55-66.
- Hawkes, J.C., Pyatt, D.G., White, I.M.S. 1997. Using Ellenberg indicator values to access soil quality in British forests from ground vegetation: a pilot study. *Journal of Applied Ecology*, 34 : 375-387.
- Heinrichs, H. Mayer, R. 1977. Distribution and cycling of major and trace elements in two central european forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality*, 6 : 402-407.
- Heitz, J. 1901 et 1903. *Das Reichland Elsass-Lothringen*. Heitz, Mündel (Eds.), Strasbourg, deux tomes.
- Herbauts, J, de Buyl, E. 1981. The relation between spruce monoculture and incipient podzolisation in ochreous brown earths of the belgian Ardennes. *Plant and Soil*, 60 : 33-49.



- Hettelingh, J.P., Downing, R.J., de Smet P.A.M. 1991. *Mapping critical loads for Europe*. CCE technical report n°1, RIVM, National Institute of Public Health and Environmental Pollution, Bilthoven, Pays-Bas, 86 p.
- Hill, M.O., Jones, E.W. 1978. Vegetation changes resulting from afforestation of rough grazings in Cao forest, south Wales. *Journal of Ecology*, 66 : 433-456.
- Hill, M.O. 1979. The development of a flora in even-aged plantations. In Ford, E.D., Malcolm, D.C., Atterson, J. (Eds.), *The ecology of even-aged plantations*. Proceedings of the meeting of division I. International Union of Forestry Research Organisations. Edinburgh, pp. 175-192.
- Hill, M.O., Stevens, P.A. 1981. The density of viable seeds in soils of forest plantations in upland Britain. *Journal of Ecology*, 69 : 693-709.
- Hill, M.O. 1987. Opportunities for vegetation management in plantation forest. In Good, J.E.G. (Ed.), *Environmental aspects of plantation forestry in Wales*. Institute of Terrestrial Ecology, UK, pp. 64-69.
- Hinsinger, P., Jaillard, B. 1993. Root-induced release of interlayer potassium and vermiculitization of phlogopite as related to potassium depletion in the rhizosphere of ryegrass. *Journal of Soil Science*, 44, 1993, 525-534.
- Hinsinger, P., Elsass, F., Jaillard, B., Robert, M. 1993. Root-induced irreversible transformation of a trioctahedral mica in the rhizosphere of rape. *Journal of Soil Science*, 44 : 535-545.
- Hinsinger, P., Gilkes, R.J. 1997. Dissolution of phosphate rocks in the rhizosphere of five plant species grown in an acid, P-fixing mineral substrate. *Geoderma*, 75 : 231-249.
- Hobbie, S.E. 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, 7 : 336-339.
- Holderegger, R. 1996. Effects of litter removal on the germination of *Anemone nemorosa* L. *Flora*, 191 : 175-178.
- Hong, Q., Klínka, K., Sivak, B. 1997. Diversity of the understory vascular vegetation in 40 year-old and old-growth forest stands on Vancouver island, British Columbia. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 778-780.
- Hornung, M., Reynolds, B., Stevens, P.A., Hugues, S. 1990. Water quality changes from input to stream. In Edwards, R.W. (Ed.), *Acid waters in Wales*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, N.L., pp. 223-240.
- Hornung, M., Reynolds, B. 1995. The effects of natural and anthropogenic environmental changes on ecosystem processes at the catchment scale. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 : 443-449.
- Howard, P.J.A., Howard, D.M. 1991. Inhibition of nitrification by aqueous extracts of tree leaf litters. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 28 : 255-264.
- Huang, W.H., Keller, W.D. 1971. Dissolution of clay minerals in dilute organic acids at room temperature. *American Mineralogist*, 56 : 1082-1095.
- Hugues, S., Norris, D.A., Stevens, P.A., Reynolds, B., Williams, T.G. 1994. Effects of forest age on surface drainage water and soil solution aluminium chemistry in stagnopodzols in Wales. *Water Air and Soil Pollution*, 77 : 115-139.
- Jandl, R., Koperszki, H., Glatzel, G. 1997. Effect of a dense *Allium ursinum* (L.) ground cover on nutrient dynamics and mesofauna of a *Fagus sylvatica* (L.) woodland. *Plant and Soil*, 189 : 245-255.
- Jarvis, P.G., McNaughton, K.G. 1985. Stomatal control of transpiration. *Advances in Ecological Research*, 15 : 1-49.
- Joffe, J.S. 1949. *Pedology*. Pedology Publications, 2<sup>nd</sup> Edition, News Brunswick, 662 p.

- Johnson, D.W., Cresser, M.S., Nilsson, S.I., Turner, J., Ulrich, B., Binkley, D., Cole, D.W. 1991. Soil changes in forest ecosystems: evidence for and probable causes. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 97B : 81-116.
- Jussy, J.H. 1998. Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement racinaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide. Effets de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols. Thèse Univ. Nancy I, 161 p.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Ranger, J. 1999. Production and root uptake of mineral nitrogen in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Beaujolais Mounts. *Forest Ecology and Management* (in press).
- Kaneko, N., Salamanca, E.F. 1999. Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research*, 14 : 131-138.
- Kelly, E.F., Chadwick, O.A., Helinski, T.E. 1988. The effect of plants on mineral weathering. *Biogeochemistry*, 42 : 21-53.
- Kelty, M.J. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands. In Kelty, M.J., Larson, B.C., Oliver, C.D. (Eds.), *The ecology and silviculture of mixed-species forests*. Forestry Sciences, Vol 40. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 125-140.
- Kimmins, J.P. 1974. Sustained yield, timber mining, and the concept of ecological rotation; a British Columbian view. *Forestry Chronicle*, Feb 1974. pp. 27-31.
- Kimmins, J.P., Binkley, D., Chatarpaul, L., Catanzaro de, J. 1985. Biochemistry of temperate forest ecosystems: Litterature on inventories and dynamics of biomass and nutrients. Information Report PI-X-47 E/F. Government of Canada, Canadian Forestry Service, 227 p.
- Kirby, K.J. 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry*, 61 : 317-338.
- Klinka, K., Chen, H.Y.H., Wang, Q., de Montigny, L. 1996. Forest canopies and their influence on understory vegetation in early-seral stands on West Vancouver island. *Northwest Science*, 70 : 193-200.
- Knapp, R. 1958. The influence of different tree species on the plants growing beneath them. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 71 : 411-421.[en Allemand]
- Knauss, K.G., Wolery, T.J. 1986. Dependence of albite dissolution kinetics on pH and time at 25°C and 70°C. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50 : 2481-2497.
- Koch, A.S., Matzner, E. 1993. Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant and Soil*, 151 : 227-237.
- Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E., Benoit, M. 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, 85 : 351-358.
- Koerner, W. 1999. Impacts des anciennes utilisations agricoles sur la fertilité du milieu forestier actuel. Thèse Univ. Paris VII, 236 p.
- Kolka, R.K., Gringal, D.F., Nater, E.A. 1996. Forest soil mineral weathering rates: use of multiple approaches. *Geoderma*, 73 : 1-21.
- Kostler, J.N., Bruckner, E., Bibelriether, H. 1968. Die wurzeln der Walbaume. Untersuchungen zur morphologie der walbaume in Mitteleuropa. Verlag , Hamburg et Berlin, 284 p.
- Krapfenbauer, A., Buchleitner, E. 1981. Halzernte, biomassen und nahorststoffaustrag nahorst-offbilanz eines fichtenbestandes. *Centralblatt für das gesante Forstwesen*, 98A : 193-222.

- Kreutzer, G. 1976. Effect on growth in the next rotation of the harvesting of a larger part of the forest biomass. In *On the harvesting of a layer part of the forest biomass*. Symposium IUFRO, FAO/CEC/DIT, Hyuinkää, Finlande, pp. 78-91.
- Kubin, E. 1995. The effect of clear-cutting, waste wood collecting and site preparation on the nutrient leaching to groundwater. In Nilsson, L.O., Hüttl, R.F., Jahansson, U.T. (Eds.), *Nutrient uptake cycling in forest ecosystems*. Kluwer Academic Publishers, London, pp. 661-670.
- Künstle, E. 1962. Das Höhenwachstum von Fichte, Tanne und Kiefer in Mischbeständen des östlichen Schwarzwaldes. *Allgemeine Forst-und Jagdzeitung*, 133 : 67-79 et 89-101.
- Laclau, J.P. 1997. Dynamique d'incorporation des éléments minéraux majeurs (N, P, K, Ca, Mg) dans une futaie d'Eucalyptus au Congo. DEA INPG, 25 p.
- Lebret, M. 1997. Diversité floristique et hétérogénéité spatiale en milieu forestier. Exemple de la forêt de Fougères. DEA Univ. Rennes I, 29 p.
- Le Goaster, S., Dambrine, E., Ranger, J. 1991. Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. I - Evolution de la biomasse et dynamique d'incorporation d'éléments minéraux. *Acta Oecologica*, 12 : 771-789.
- Lelong, F., Dupraz, C., Durand, P., Didon-Lescat, J.F. 1990. Effects of vegetation type on the biogeochemistry of small catchments (Mont Lozère, France). *Journal of Hydrology*, 116 : 125-145.
- Lémée, G. 1975. Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. III - Influence du peuplement graminéen sur les caractères et l'activité biologique du mull acide. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 12 : 157-167.
- Leyval, C. 1988. Interactions bactéries-mycorhizes dans la rhizosphère du pin sylvestre et du hêtre : incidences sur l'exsudation racinaire et l'altération des minéraux. Thèse Univ. Nancy I, 263 p.
- Locke, G.M.L. 1987. Census of woodland trees 1979-1982. *Forestry Commission Bulletin*, 63, HMSO, London.
- Lossaint, P. 1953. Influence de la composition des litières forestières sur leur vitesse de décomposition. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, 236 : 522-524.
- Lossaint, P. 1959. Etude expérimentale de la mobilisation de fer des sols sous l'influence des litières forestières. Thèse Doctorale, 143 p.
- Lundström, U., Öhman, L.O. 1990. Dissolution of feldspars in the presence of natural organic solutes. *Journal of Soil Science*, 58 : 359-369.
- Maes, E., Iserentant, A., Herbauts, J., Delvaux, B. 1999. Influence of the nature of clay minerals on the fixation of radiocesium traces in an acid brown earth-podzol weathering sequence. *European Journal of Soil Science*, 50 : 117-125.
- Markewitz, D., Richter, D. 1998. The *bio* in aluminum and silicon geochemistry. *Biogeochemistry*, 42 : 235-252.
- Marquès, R. 1996. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) dans les Monts du Beaujolais (France). Thèse Univ. Nancy I, 240 p.
- Mathieu, A. 1878. *Statistique Forestière*. Ministère de l'Agriculture et du Commerce. Administration des Forêts. Imprimerie Nationale, Paris, 1906, 582 p.
- Matlack, G.R. 1994. Plant species migration in a mixed-history forest landscape in eastern north America. *Ecology*, 75 : 1491-1502.
- Matzner, E., Ulrich, B. 1983. The turnover of protons by mineralization and ion uptake in a beech (*Fagus sylvatica*) and a Norway spruce Ecosystem. in Ulrich, B., Pankrath, J. (Eds.), *Effects of*

- accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. Proceedings of a workshop, Göttingen, 1982, D. Reidel publishing company, London, pp. 93-103.
- Matzner, E. 1988. Der stoffumsatz zweier waldökosysteme im Solling. Thèse Univ. Göttingen, 217 p.
- Maury, A. 1867. *Les forêts de la Gaule et de l'ancienne France*. 473 p.
- Mayer, R., Ulrich, B. 1977. Acidity of precipitation as influenced by the filtering of atmospheric sulphur and nitrogen compounds - its role in the element balance and effect on soil. *Water Air and Soil Pollution*, 7 : 409-416.
- Meentemeyer, V., Berg, B. 1986. Regional variation in rate of mass loss of *Pinus sylvestris* needle litter in swedish pine forests as influenced by climate and litter quality. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1 : 167-180.
- Mehra, O.P., Jackson, M.L. 1960. Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate. Clays and Clay Minerals 7<sup>th</sup> Conf., Pergamon Press N.Y., pp. 317-327.
- Migge, S., Maraun, M., Scheu, S., Schaefer, M. 1998. The oribatid community (*Acarina*) of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Applied Soil Ecology*, 9 : 115-121.
- Mikan, C.J., Abrams, M.D. 1995. Altered forest composition and soil properties of historic charcoal hearths in southeastern Pennsylvania. *Canadian Journal of Forest Research*, 25 : 687-696.
- Mikola, P. 1985. The effect of tree-species on the biological properties of forest soil. National Swedish Environmental Protection Board, Rapport 3017, 26 p.
- Miller, J.D., Anderson, H.A., Cooper, J.M., Ferrier, R.C., Stewart, M. 1991. Evidence for enhanced atmospheric sulphate interception by Sitka spruce from evaluation of some Scottish catchment study data. *The Science of Total Environment*, 103 : 37-46.
- Ministère de l'Agriculture de la pêche et de l'alimentation. 1996. *La forêt et les industries du bois*. Collection GraphAgri-Forêt-Bois, Edition bilingue Français-Anglais, 150 p.
- Mohamed-Ahmed, M.A. 1992. Rôle du facteur édaphique dans le fonctionnement biogéochimique et l'état de santé de deux pessières vosgiennes. Effet d'un amendement calci-magnésien. Thèse Univ. Nancy I, 206 p.
- Moles, A.T., Drake, D.R. 1999. Potential of the seed rain and seed bank to regeneration of native forest under plantation pine in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 37, 83-93.
- Monchoux, P. 1961. Etudes minéralogiques dans le massif de la Bessenois (Aveyron). Thèse Univ. Toulouse, 95 p.
- Monterroso, C., Macias, F. 1998. Evaluation of the test-mineral method for studying minesoil geochemistry. *Soil Science Society of America Journal*, 62 : 1741-1748.
- Moret, L. 1962. *Précis de Géologie*. Masson (Ed.), Paris, 678 p.
- Moriniaux, V. 1992. Les résineux en France. L'attitude des français face aux résineux et à l'enrésinement. D.E.A. Univ. Paris IV, 41 p.
- Moriniaux, V. 1996. Le douglas face aux écologistes. *Forêt-Entreprise*, 107 : 22-26.
- Morris, L.A., Miller, R.E. 1994. Evidence for long-term productivity change as provided by field trials. in Dyck, W.J., Cole, D.W., Comerford, N.B. (Eds.), *Impacts of harvesting on long-term site productivity*, Chapman et Hall, London, pp. 41-80.
- Muller, Y. 1997. Les oiseaux de la réserve de la biosphère des Vosges du Nord. *Ciconia*, 21.

- Muys, B. 1995. The influence of tree species on humus quality and nutrient availability on a regional scale (Flanders, Belgium). *Plant and Soil*, 168-169 : 649-660.
- Nambiar, E.K.S. 1996. Sustained productivity of forests in a continuing challenge to soil science. *Soil Science Society of America Journal*, 60 : 1629-1642.
- Neary, D.G., Hornbeck, J.W. 1994. Impacts of harvesting and associated practices on off-site environmental quality. in Dyck, W.J., Cole, D.W., Comerford, N.B. (Eds.), *Impacts of harvesting on long-term site productivity*, Chapman et Hall, London, pp. 81-118.
- Nielsen, K.E., Ladekarl, U.L., Nornberg, P. 1999. Dynamic soil processes on heathland due to changes in vegetation to oak and Sitka spruce. *Forest Ecology and Management*, 114 : 107-116.
- Nihlgard, B. 1969. The microclimate in a beech and a spruce forest - a comparative study from Kongalund, Scania, Sweden. *Botanica Notiser*, 122 : 333-352.
- Nihlgard, B. 1970. Precipitation, its chemical composition and effect on soil water in a beech and a spruce forest in south Sweden. *Oikos*, 21 : 208-217.
- Nihlgard, B. 1971. Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, south Sweden. *Oikos*, 22 : 302-314.
- Ningre, F., Doussot, R. 1993. La ressource forestière française en chênes rouvre et pédonculé. Analyse et explication historique. *Annales des Sciences Forestières*, 50 : 593-606.
- Noirfalise, A., Vanesse, R. 1975. Conséquences de la monoculture des conifères pour la conservation des sols et pour le bilan hydrologique. A.S.B.L., Association des Espaces Verts (Ed.), 44 p.
- Nordén, U. 1991. Acid deposition and throughfall fluxes of elements as related to tree species in deciduous forests of South Sweden. *Water Air and Soil Pollution*, 60 : 209-230.
- Nordén, U. 1994a. Influence of tree species on acidification and mineral pools in deciduous forest soils of south Sweden. *Water Air and Soil Pollution*, 76 : 363-381.
- Norden, U. 1994b. Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9 : 1-8.
- Nykvist, N. 1963. Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. *Studia Forestalia Suecica*, 3 : 1-31.
- Nys, C. 1981. Modifications des caractéristiques physico-chimiques d'un sol brun acide des Ardennes primaires par la monoculture d'Épicéa commun. *Annales des Sciences Forestières*, 38 : 237-258.
- Nys, C., Howson, G. 1985. The effect of tree species on the decomposition of cotton strips in forest sites in northern France. Cotton strips assay of cellulose decomposition in soil symposium Merlewood Research Station, (U.K. oct 1985).
- Nys, C. 1987. Fonctionnement du sol d'un écosystème forestier. Conséquences des enrésinements. Thèses Univ. Nancy I, 207 p.
- Nys, C., Bullock, P., Nys, A. 1987. Micromorphological and physical properties of a soil under three different species of trees. Proceeding of the VIIth international working meeting on soil micromorphology (Paris july 1985), pp. 459-464.
- Nys, C. 1991. Intérêt des amendements pour la production et la santé de l'épicéa commun en condition de sol acide. *La Forêt Privée*, 201 : 30-38.
- Nys, C. 1998. *Gestion durable de la fertilité de l'écosystème hêtraie acidiphile de basse altitude*. Rapport scientifique GIP ECOFOR, 113 p.
- Oelkers, E.H., Schott, J., Devidal, J.L. 1994. The effect of aluminum, pH, and chemical affinity on the rates of aluminosilicate dissolution reactions. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 58 : 2011-2024.

- Oliver, C.D. 1992. Similarities of stand structures and stand development processes throughout the world - some evidence and applications to silviculture through adaptive management. In Kelly, M.J., Larson, B.C., Oliver, C.D., (Eds.), *The ecology and silviculture of mixed-species forests*, Forestry Sciences, Vol 40. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Boston, London pp. 11-26.
- Olsson, B.A., Bengtsson, J., Lundkvist, H. 1996. Effects of different forest harvest intensities on the pools of exchangeable cations in coniferous forest soils. *Forest Ecology and Management*, 84 : 135-147.
- ONF. 1999. *L'eau et la forêt*. Bulletin technique de l'ONF - n°37, ONF (Ed.), 240 p.
- Ovington J.D. 1953. Studies of the development of woodland conditions under different trees. Part I - Soil pH. *Journal of Ecology*, 41 : 13-34.
- Ovington, J.D. 1954. Studies of the development of woodland conditions under different trees. Part II - The forest floor. *Journal of Ecology*, 42 : 71-80.
- Ovington, J.D. 1955. Studies of the development of woodland conditions under different trees. III - The ground flora. *Ecology*, 43 : 1-21.
- Ovington, J.D., Madgwick, H.A.I. 1957. Afforestation and soil reaction. *Journal of Soil Science*, 8 : 141-149.
- Pabst, R.J., Spies, T.A. 1998. Distribution of herbs and shrubs in relation to landform and canopy cover in riparian forest of coastal Oregon. *Canadian Journal of Botany*, 76 : 298-315.
- Paris, F., Bonnaud, P., Ranger, J., Lapeyrie, F. 1995. *In vitro* weathering of phlogopite by ectomycorrhizal fungi. I - Effect of K<sup>+</sup> and Mg<sup>2+</sup> deficiency on phyllosilicate evolution. *Plant and Soil*, 177 : 191-201.
- Parmentier, G, Remacle, J. 1981. Production de litière et dynamisme de retour au sol des éléments minéraux par l'intermédiaire des feuilles de hêtre et des aiguilles d'épicéa en Haute Ardenne. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 18 : 159-177.
- Party, J.P., Probst, A., Dambrine, E., Thomas, A.L. 1995. Critical loads of acidity to surface waters in the Vosges Massif (North-East of France). *Water Air and Soil Pollution*, 85 : 2407-2412.
- Pasak, V. 1960. Effect of tree species composition on air and soil temperatures in stands. *Sborn. csl. Akad. Zemed. Ved (Lesn.)*, 6 : 603-614 [en tchèque].
- Pastor, J., Cohen, Y. 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 51 : 165-179.
- Pastor, J., Moen, R., Cohen, Y. 1997. Spatial heterogeneities, carrying capacity, and feedbacks in animal-landscape interactions. *Journal of Mammalogy*, 78 : 1040-1052.
- Peck, K.M. 1989. Tree species preferences shown by foraging birds in forest plantations in Northern England. *Biological Conservation*, 48 : 41-57.
- Pedro, G. 1986. Podzols et podzolisation : un problème pédologique fort ancien mais toujours d'actualité. in Righi, D., Chauvel, A. (Eds.), *Podzols et podzolisation*. Comptes rendus de la table ronde internationale, Poitiers, INRA, pp. 1-10.
- Pennock, D.J., van Kessel, C. 1997. Clear-cut forest harvest impacts on soil quality indicators in the mixedwood forest of Saskatchewan, Canada. *Geoderma*, 75 : 13-32.
- Perala, D.A., Alban, D.H. 1982. Biomass, nutrient distribution and litterfall in *Populus*, *Pinus* and *Picea* stands on two different soils in Minnesota. *Plant and Soil*, 64 : 177-192.
- Peterken, G.F., Game, M. 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, 72 : 155-182.

- Petit, F., Kalombo, K. 1984. L'interception des pluies par différents types de couverts forestiers. *Bulletin de la Société de Géographie de Liège*, 21 : 89-96.
- Picard, J.F., Becker, M., Lebourgeois, F. 1993. Modifications de la flore et de l'humus induites par un apport de calcium dans différents écosystèmes forestiers du Nord-Est de la France. In *Forêt et amendements calcaires*. Document INRA, pp. 61-73.
- Picard, J.F., Becker, M., Nys, C., Dupouey, J.L. 1999. Evolution à moyen terme de la croissance radiale de l'épicéa et du hêtre en relation avec la fertilisation/amendement : analyse dendroécologique. *Revue Forestière Française*, LI : 197-218.
- Pigott, C.D. 1990. The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities. *Journal of Applied Ecology*, 27 : 448-459.
- Ponce, R., Ulrich, E., Garnier, F. 1998. Essai de synthèse sur l'histoire des 102 peuplements du réseau. ONF (Ed.), 235 p.
- Ponge, J.F., Vannier, G., Arpin, P., David, J.F. 1986. Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. Intérêt sylvicole. *Revue Forestière Française*, XXXVIII : 509-516.
- Ponge, J.F. 1999. Biodégradation des sols forestiers : causes et remèdes. *La Forêt Privée*, 248 : 55-60.
- Price, A.G., Watters, R.J. 1989. The influence of the overstory, understory and upper soil horizons on the fluxes of some ions in a mixed deciduous forest. *Journal of Hydrology*, 109 : 185-197.
- Priha, O., Smolander, A. 1997. Microbial biomass and activity in soil and litter under *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula*, at originally similar field afforestation sites. *Biology Fertil. Soils*, 24 : 45-51.
- Probst, A., Massabuau, J.C., Probst, J.L., Fritz, B. 1990. Acidification des eaux de surface sous l'influence des précipitations acides : Rôle de la végétation et du substratum, conséquences pour les populations de truites. Le cas des ruisseaux des Vosges. *Compte-rendu de l'Académie des Sciences de Paris*, 311 : 405-411.
- Quideau, S.A., Chadwick, O.A., Graham, R.C., Wood, H.B. 1996. Base cation biogeochemistry and weathering under oak and pine: a controlled long-term experiment. *Biogeochemistry*, 35 : 377-398.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe A., Dupont, P., Keller, R. 1989. *Flore forestière française*, Guide écologique illustré, 1, Plaines et collines. IDF, DERF Minist. Agriculture et Forêt, ENGREF, 1785 p.
- Rameau, J.C., Olivier, L. 1991. La biodiversité forestière et sa préservation. Intérêt patrimonial de la flore, de la végétation et des paysages forestiers. *Revue Forestière Française*, XLIII, n° spécial : 19-27.
- Ranger, J., Robert, M., Bonnaud, P., Nys, C. 1990. Les minéraux-test, une approche expérimentale in situ de l'altération biologique et du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Effets des types de sols et des essences feuillues et résineuses. *Annales des Sciences Forestières*, 47 : 529-550.
- Ranger, J., Dambrine, E., Robert, M., Righi, D., Félix, C. 1991. Study of current soil-forming processes using bags of vermiculite and resins placed within soil horizons. *Geoderma*, 48 : 335-350.
- Ranger, J., Nys, C., Robert, M. 1992. Intérêt de l'implantation de minéraux-test dans les sols, pour caractériser le fonctionnement actuel des sols. *Science du Sol*, 30 : 193-214.
- Ranger, J., Nys, C. 1994. The effect of spruce (*Picea abies* Karst.) on soil development: an analytic and experimental approach. *European Journal of Soil Science*, 45 : 193-204.
- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M., Flammang, N., Gelhaye, D. 1995. The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management*, 72 : 167-183.

- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M. 1997. Nutrient dynamics during the development of a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand. *Acta Oecologica*, 18 : 73-90.
- Ranger, J., Turpault, M.P. 1999. Input-output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management*, 122 : 139-154.
- Raulund-Rasmussen, K., Vejre, H. 1995. Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. *Plant and Soil*, 168-169 : 345-352.
- Raulund-Rasmussen, K., Borggaard, O.K., Hansen, H.C.B., Olsson, M. 1998. Effect of natural organic soil solutes on weathering rates of soil minerals. *European Journal of Soil Science*, 49 : 397-406.
- Razzaghe, M.H. 1976. Contribution à l'étude expérimentale des phénomènes d'altération en milieu organique acide. Application à l'évolution des micas et phyllosilicates 2/1. Thèse Univ. Paris VI, 222 p.
- Read, R.A., Walker, L.C. 1950. Influence of eastern redcedar on soil in Connecticut pine plantations. *Journal of Forestry*, 337-339.
- Reuss, J.O., Johnson, D.W. 1986. *Acid deposition and the acidification of soils and waters*. Springer-Verlag, New York Inc., 119 p.
- Rich, C.I. 1968. Hydroxy interlayers in expansible layer silicates. *Clays Clay Minerals*, 60 : 15-30.
- Robert, M., Razzaghe, M.K., Vicente, M.A., Veneau, G. 1979. Rôle du facteur biochimique dans l'altération des minéraux silicatés. *Science du Sol*, 2 : 153-174.
- Rodin, L.E., Basilevich, N.I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Fogg, Oliver, Boyd (Eds.), Edimburgh.
- Rouiller, J. Guillet, B. Bruckert, S. 1980. Cations acides échangeables et acidités de surface. Approche analytique et incidence pédogénétique. *Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Sol*, 2, 161-175.
- Rousseau, P. 1990. L'évolution des forêts françaises métropolitaines d'après les statistiques forestières. *Revue Forestière Française*, XLII : 56-65.
- Sadio, S. 1982. Altération expérimentale de phyllosilicates-tests sous végétations forestières acidifiantes. Thèse Univ. Nancy I, 96 p.
- Saetre, P., Struresson-Saetre, L., Brandtberg, P.O., Lundkvist, H., Bergtsson, J. 1997. Ground vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce-birch stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 27 : 2034-2042.
- Saetre, P. 1998. Decomposition, microbial community structure, and earthworm effects along a birch-spruce soil gradient. *Ecology*, 79 : 834-846.
- Santantonio, D., Hermann, R.K., Overton, W.S. 1977. Root biomass Studies in forest ecosystems. *Pedobiologia*, 17 : 1-31.
- SAS institute Inc. 1990. SAS/STAT user's guide. Version 6, third edition, Cary, North Carolina USA: SAS institute Inc.
- Schaetzl, R.J., Isard, S.A. 1996. Regional-scale relationships between climate and strength of podzolization in the Great Lakes Region, North America. *Catena*, 28 : 47-69.
- Skeffington, R.A. 1983. Soil properties under three species of tree in southern England in relation to acid deposition in throughfall. in Ulrich, B., Pankrath, J. (Eds.), *Effect of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. Reidel publishing Company, pp. 219-231.
- Smith, W.H. 1976. Character and significance of forest tree root exudates. *Ecology*, 57 : 324-331.



- Smith, N. 1993. Estimating leaf area index and light extinction coefficients in stands of Douglas-fir (*pseudotsuga menziesii*). *Canadian Journal of Forest Research*, 23 : 317-321.
- Sohet, K., Herbauts, J., Gruber, W. 1988. Changes caused by Norway spruce in an ochreous brown earth, assessed by the isoquartz method. *Journal of Soil Science*, 39 : 549-561.
- Sokolov, A.A. 1969. Effect of the roots of Norway spruce, Birch and Aspen on the chemical properties of sod-podzolic soils. *Lesoved. Moskva*, 53-59 [en russe].
- Son, Y., Lee, I.K. 1997. Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and oak in central Korea. *Annales des Sciences Forestières*, 54 : 1-8.
- Strobel, B.W., Bernhoft, I., Borggaard, O.K. 1999. Low-molecular-weight aliphatic acids in soil solutions under different vegetations determined by capillary zone electrophoresis. *Plant and Soil*, 212 : 115-121.
- Switzer, G.L., Nelson, L.E., Smith, W.H. 1968. The mineral cycling in forest stands. in Tennessee Valley Authority (Ed.), *Forest Fertilization, theory and practice*. pp. 1-9.
- Switzer, G.L., Nelson, L.E., Smith, W.H. 1973. Effet des raccourcissements des révolutions et de la récolte de la biomasse sur la fertilité des sols. In *Utilisation des engrais en forêt*, colloque, Paris, pp. 355-381.
- Sydes, C., Grime, J.P. 1981a. Effect of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I - Field investigations. *Journal of Ecology*, 69 : 237-248.
- Sydes, C., Grime, J.P. 1981b. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II - An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 69 : 249-262.
- Tamm, C.O. 1922. Um best ämning ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex. *Meded Statens Skogsförsökansst*, 19, 385-404.
- Tamura, T. 1957. Identification of the 14 Å clay mineral component. *American Mineralogist*, 42, 107-110.
- Thomas, A.L., Dambrine, E., King, D., Party, J.P., Probst, A. 1999. A spatial study of the relationships between streamwater acidity and geology, soils and relief (Vosges, northeastern France). *Journal of Hydrology*, 217 : 35-45.
- Thompson, K., Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67 : 893-921.
- Tice, K.R., Graham, R.C., Wood, H.B. 1996. Transformations of 2:1 phyllosilicates in 41-year-old soils under oak and pine. *Geoderma*, 70 : 49-62.
- Toman, M.A., Ashton, P.M.S. 1995. Sustainable forest ecosystems and management: A review article. *Forest Science*, 42 : 366-377.
- Toutain, F. 1974. Etude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles. Thèse Univ. Nancy I, 114 p.
- Toutain, F. 1981. Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française*, XXXIII, 449-477.
- Turpault, M.P., Bonnaud, P., Fichter, J., Ranger, J., Dambrine, E. 1996. Distribution of cation exchange capacity between organic matter and mineral fractions in acid forest soils (Vosges mountains, France). *European Journal of Soil Science*, 47 : 545-556.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Moore, D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. 1966-1980. *Flora Europaea*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Tyler, G. 1992. Tree species affinity of decomposer and ectomycorrhizal macrofungi in beech (*Fagus sylvatica* L.), oak (*Quercus Robur*, L.) and hornbeam (*Carpinus betulus*, L.) forest. *Forest Ecology and Management*, 47 : 269-284.
- Ulery, A.L., Graham, R.C., Chadwick, O.A., Wood, H.B. 1995. Decade-scale changes of soil carbon, nitrogen and exchangeable cations under Chaparral and Pine. *Geoderma*, 65 : 121-134.
- Ulrich, B., Ahrens, E., Ulrich. 1971. Soil chemical differences between beech and spruce sites. An example of the methods used. in Ellenberg, H. (Ed.), *Ecological studies*. Integrated experimental ecology. Springer Verlag, Berlin, pp. 171-196.
- Ulrich, B. 1983. Interaction of forest canopies with atmospheric constituents: SO<sub>2</sub>, alkali and earth alkali cations and chloride. in Ulrich, B., Pankrath, J. (Eds.), *Effects of accumulation of air pollutants in forest ecosystems*. Proceedings of a workshop, Göttingen, 1982, D. Reidel publishing company, London, pp. 33-46.
- Ulrich, B. 1984. Ion cycle and forest ecosystem stability. in Agren, G.I. (Ed.), *State and change of forest ecosystems - Indicators in current research*. Proceedings of the ESF workshop, March, 1983, Uppsala, Sweden, pp. 254-249.
- Ulrich, E., Lanier, M., Schneider, A. 1998. *Dépôts atmosphériques et concentrations des solutions du sol. Rapport scientifique sur les années 1993 et 1994*. ONF (Ed.), 135 p.
- van Breemen, N. 1995. Nutrient cycling strategies. *Plant and Soil*, 168-169 : 321-326.
- van der Salm, C., Verstraten, J.M., Tiktak, A. 1996. The influence of percolation rate on the weathering rates of silicates in an E horizon of an Umbric Albaquaf. *Geoderma*, 73 : 83-106.
- Vannière, B. 1984. *Tables de production pour les forêts françaises*. ENGREF (Ed.), 2<sup>ème</sup> Edition, Nancy.
- Vanseveren, J.P. 1975. Etude comparative du microclimat dans une hêtraie, une pessière et une prairie. *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique*, 108 : 243-259.
- Velbel, M.A. 1993. Constancy of silicate-mineral weathering-rate ratios between natural and experimental weathering: implications for hydrologic control of differences in absolute rates. *Chemical Geology*, 105 : 89-99.
- Vogt, K.A., Grier, C.C., Vogt, D.J. 1986. Production, turnover and nutrient dynamics of above- and below- ground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15 : 303-377.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmiotto, P.A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H. 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 187 : 159-219.
- Warren, S.L., Skroch, W.A., Perry, K.B., Monaco, T.J. 1987a. Vegetation Management: Its influence on survival and early growth of Fraser Fir and Norway Spruce. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 112 : 955-962.
- Warren, S.L., Monaco, T.J., Skroch, W.A. 1987b. Effect of vegetation management on soil nutrients and Nutrient content of herbaceous vegetation. *Journal of the American Society of Horticultural Science*, 112 : 962-968.
- Wedraogo, F.X., Belgy, G., Berthelin, J. 1993. Seasonal nitrification measurements with different species of forest litter applied to granite-sand-filled lysimeters in the field. *Bio. Fertil. Soils*, 15 : 28-34.
- Whitehead, D., Kelliher, F.M., Lane, P.M., Pollock, D.S. 1994. Seasonal partitioning of evaporation between trees and understorey in a widely spaced *Pinus radiata* stand. *Journal of Applied Ecology*, 31 : 528-542.
- Whitney, G.G., Foster, D.R. 1988. Overstorey composition and age as determinants of the understorey flora of woods of central New England. *Journal of Ecology*, 76 : 867-876.

- Willis, K.J., Braun, M., Sümegei, P., Toth, A. 1997. Does soil change cause vegetation change or vice versa ? A temporal perspective from Hungary. *Ecology*, 78 : 740-750.
- Wilson, D.M, Grigal, D.F. 1995. Effects of pine plantations and adjacent deciduous forests on soil calcium. *Soil Science Society of America Journal*, 59 : 1755-1761.
- Yanai, R.D. 1998. The effect of whole-tree harvest on phosphorus cycling in the northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 104 : 281-295.
- Zinke, P.J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology*, 43 : 130-133.

## **Annexes**

**Annexe A** - Systèmes racinaires typiques de quelques essences (*support informatique*)

**Annexe B** - Influence du couvert forestier non arboré sur le fonctionnement de l'écosystème forestier

**Annexe C** - Les minéraux-test

**Annexe D** - Analyses chimiques totales de la Vermiculite de Prayssac

**Annexe E** - Désorption de Mg lors d'une saturation de la Vermiculite de Prayssac à l'état initial

**Annexe F** - Analyses des sols (*support informatique*)

**Annexe G** - Analyses de la Vermiculite de Prayssac (*support informatique*)

**Annexe H** - Analyses de la Vermiculite de Santa Olalla (*support informatique*)

**Annexe I** - Analyses des solutions de sol (*support informatique*)

**Annexe J** - Relevés de végétation (*support informatique*)

**Annexe K** - Résultats de germination (*support informatique*)

**Annexe L** - Mesures des peuplements (*support informatique*)

**Annexe M** - Proposition d'un nouveau protocole de tri de plagioclases-test

**Annexe N** - Calcul d'indice de richesse de roche-mères

**Annexe B - Influence du couvert non arboré sur  
le fonctionnement de l'écosystème forestier.**  
(courte revue bibliographique)

Les apports atmosphériques et le régime hydrique.

Les pluviollessivats des arbustes (Price et Watters, 1989) ainsi que ceux de la végétation herbacée (Hornung *et al.*, 1990) participent de façon notable aux restitutions au sol en éléments.

Skeffington (1983) a mesuré que l'interception des précipitations par la végétation au sol était secondaire par rapport aux arbres mais quantitativement significative. La végétation accentue l'évapotranspiration de l'écosystème (Black et Kelliher, 1989) dans des proportions qui peuvent se révéler importantes lorsque le peuplement est peu dense (Granier *et al.*, 1990 ; Whitehead *et al.*, 1994).

L'altération des minéraux du sol.

Plusieurs travaux (Berthelin, 1976 ; Sadio, 1982 ; Hinsinger et Jaillard, 1993 ; Hinsinger *et al.*, 1993 ; Hinsinger et Gilkes, 1997 ; Barker et Banfield, 1998) montrent clairement que la végétation au sol est susceptible d'altérer ou de dissoudre les minéraux du sol. Les processus de l'altération par la végétation au sol sont d'ordre physique et chimique (Berner, 1992 ; Cochran et Berner, 1992 ; Drever, 1994 ; Kelly *et al.*, 1988).

Le drainage en profondeur.

Lors de l'exploitation d'un peuplement par une coupe à blanc, il y a un accroissement de la minéralisation qui est à l'origine de pertes d'éléments par lixiviation (Kubin, 1995 ; Pennock et van Kessel, 1997). Lorsque la végétation au sol n'a pas été par ailleurs éliminée, les pertes par drainage sont beaucoup moins importantes car la végétation absorbe les éléments issus de la minéralisation (Emmet *et al.*, 1991 ; Fahey *et al.*, 1991 ; Dahlgren et Driscoll, 1994).

Les flux d'éléments à l'intérieur de l'écosystème forestier.

La présence conséquente d'une strate herbacée tend à influencer les flux de minéralisation, de nitrification (Lémée, 1975 ; Wedraogo *et al.*, 1993). De même, la végétation non arborée modifie le pH et la composition du sol et des solutions de sol (Lémée, 1975 ; Warren *et al.*, 1987b ; Price et Watters, 1989 ; Jandl *et al.*, 1997).

La végétation peut contenir une part notable des quantités d'éléments contenus dans la biomasse forestière totale (Perala et Alban, 1982). Cette part peut être importante dans les stades juvéniles des peuplements (Switzer *et al.*, 1968). Ainsi, la végétation peut s'avérer être un compétiteur des arbres pour l'eau et les éléments nutritifs (Warren *et al.*, 1987b), ce qui peut provoquer une diminution de croissance du peuplement (Frochot *et al.*, 1986 ; Warren *et al.*, 1987a).

Enfin, la végétation peut accentuer la fertilité ou la pauvreté d'un site par des effets de feedbacks (Chapin, 1991 ; Hobbie, 1992 ; van Breemen, 1995 ; Pastor et Cohen, 1997) : c'est-à-dire que les espèces adaptées aux stations difficiles ont tendance à produire une litière riche en métabolites secondaires dont la décomposition difficile rend les conditions encore plus défavorables, notamment *via* l'effet dépresseur sur les herbivores.

### Annexe C - Les Minéraux-test

#### Analyses chimiques totales de témoins saturés au Ba (% d'oxydes)

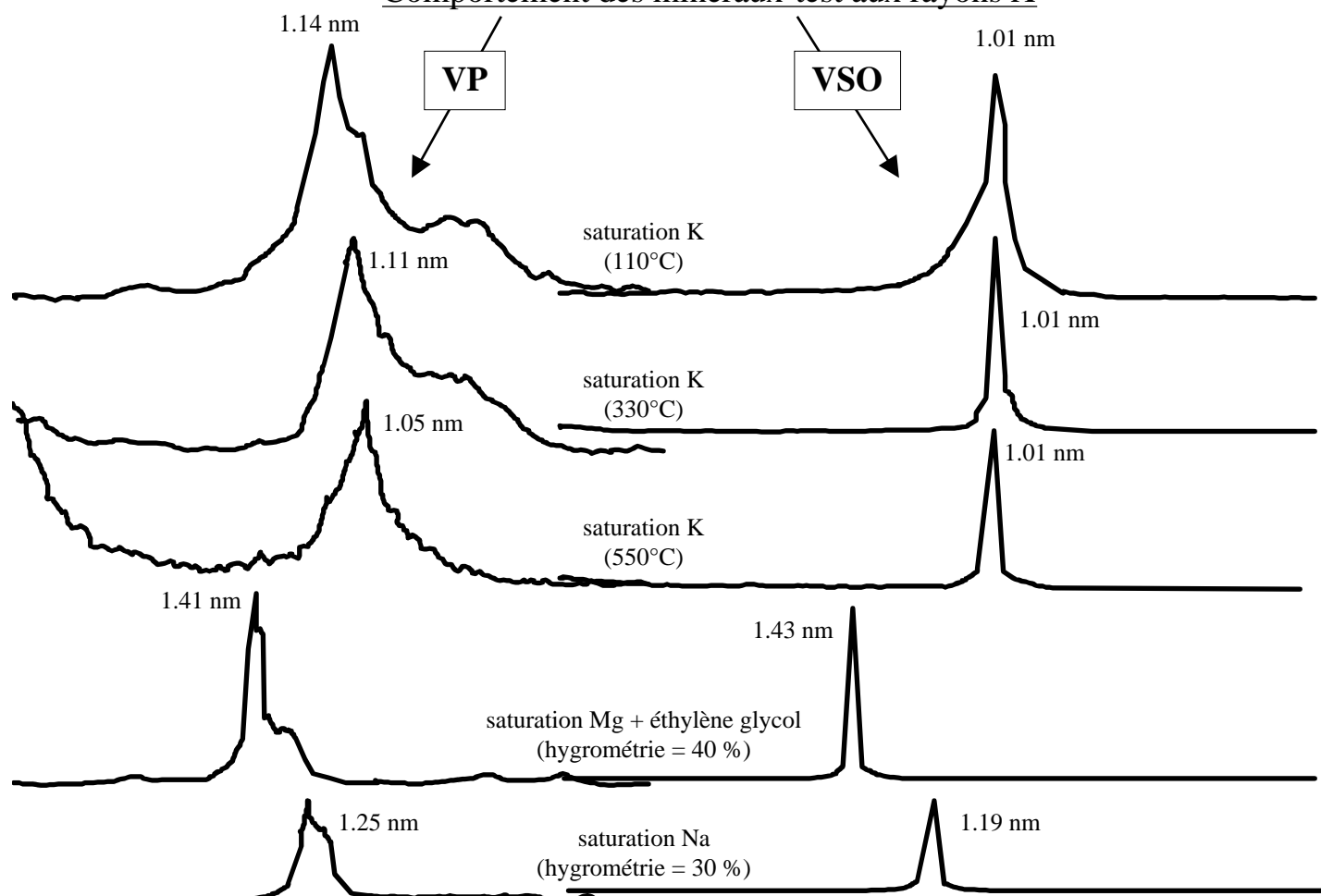
Minéral	SiO <sub>2</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	FeO	MnO	MgO	CaO	Na <sub>2</sub> O	K <sub>2</sub> O	TiO <sub>2</sub>	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	BaO	LoI	total
VP	37.56	14.88	8.14	0.62	0.05	21.54	0.00	0.20	0.76	1.70	0.00	8.46	6.49	100.40
VSO	36.07	15.93	4.20	0.28	0.13	22.52	0.16	0.19	0.04	0.73	0.02	15.48	4.82	100.57

LoI : Perte Au Feu

#### Charge de feuillet, formule structurale et CEC des minéraux-test

Minéral	x	Formule Structurale (calculée à partir des analyses chimiques totales)	CEC (cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup> )
VP	0.59	(Si <sub>2.76</sub> Al <sub>1.24</sub> ) (Mg <sub>2.36</sub> Fe <sup>2+</sup> <sub>0.04</sub> Fe <sup>3+</sup> <sub>0.45</sub> Al <sub>0.05</sub> Ti <sub>0.09</sub> ) O <sub>10</sub> (OH) <sub>2</sub>	110
VSO	0.97	(Si <sub>2.71</sub> Al <sub>1.29</sub> ) (Mg <sub>2.52</sub> Fe <sup>2+</sup> <sub>0.02</sub> Fe <sup>3+</sup> <sub>0.24</sub> Al <sub>0.12</sub> Ti <sub>0.04</sub> ) O <sub>10</sub> (OH) <sub>2</sub>	185

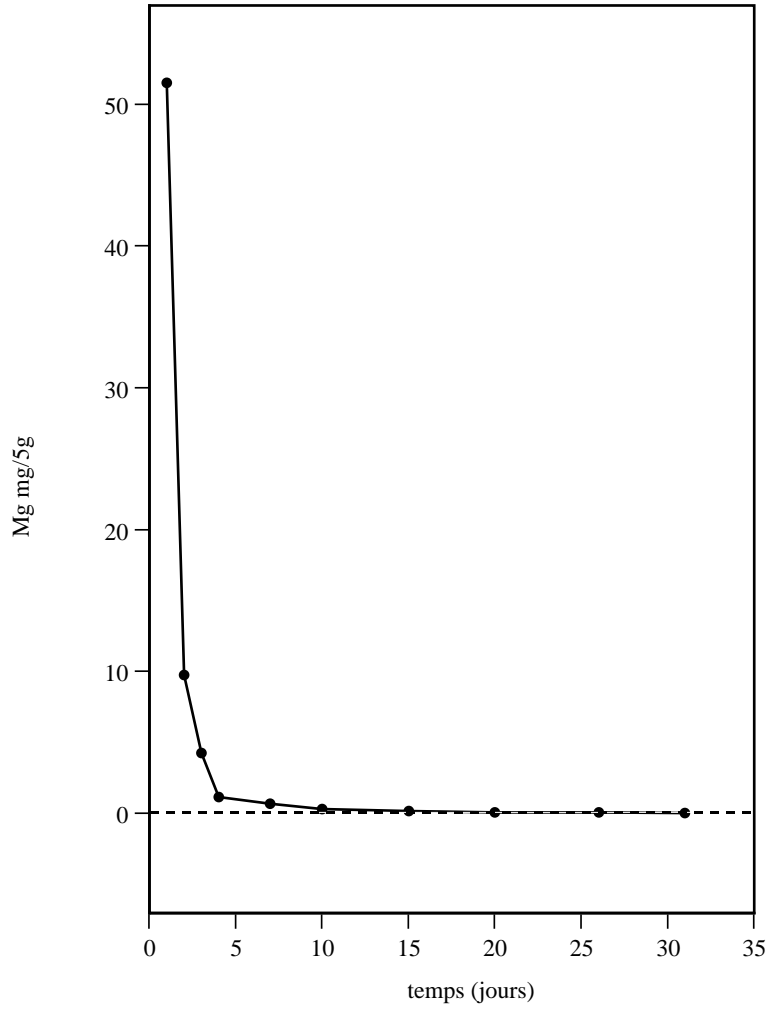
#### Comportement des minéraux-test aux rayons X



**Annexe D - Analyses chimiques totales de la Vermiculite de Prayssac.**

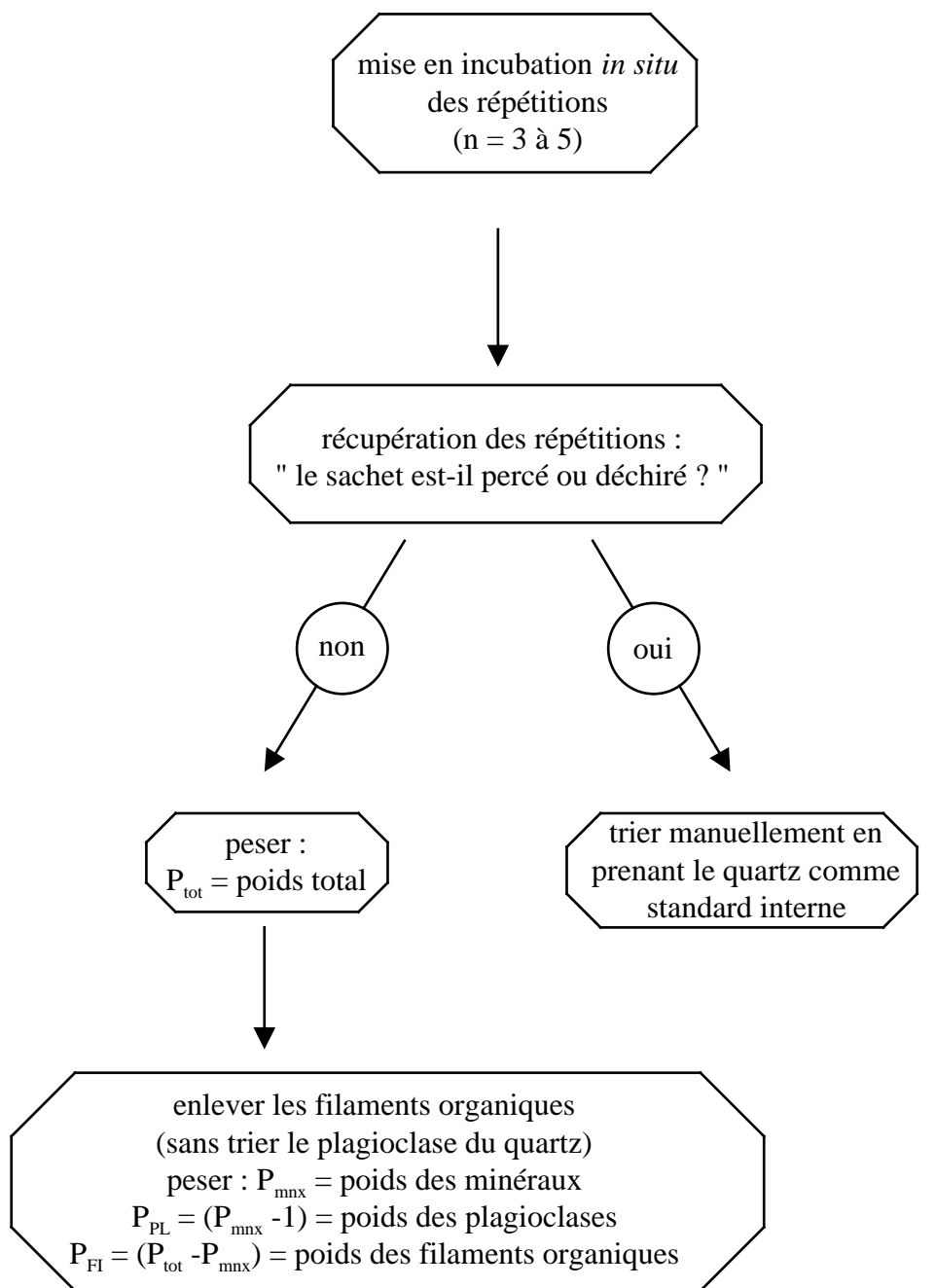
Analyse Chimique Totale (LiBO <sub>2</sub> et HNO <sub>3</sub> )	VP	V P		V P	
	état initial	phase grossière		phase fine	
(en % d'oxydes)	saturation initiale	saturation Ca	saturation Na	saturation Ca	saturation Na
SiO <sub>2</sub>	35.02	34.83	36.28	35.04	36.70
<b>Al<sub>2</sub>O<sub>3</sub></b>	<b>14.28</b>	<b>14.35</b>	<b>15.02</b>	<b>13.54</b>	<b>13.92</b>
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	7.52	7.31	7.73	7.46	7.66
FeO	0.65	0.61	0.62	0.78	0.82
MnO	0.05	0.04	0.04	0.07	0.08
MgO	22.87	20.82	21.73	21.62	22.46
CaO	0.03	2.44	0.08	2.30	0.11
Na <sub>2</sub> O	0.10	0.09	2.96	0.08	2.32
<b>K<sub>2</sub>O</b>	<b>0.91</b>	<b>0.92</b>	<b>0.97</b>	<b>0.66</b>	<b>0.68</b>
TiO <sub>2</sub>	1.28	1.30	1.39	1.14	1.15
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0.05	0.05	0.06	0.05	0.05
perte au feu total	17.08	17.25	12.90	17.03	14.05
	99.91	100.07	99.84	99.85	100.08
	<b>0.47</b>	<b>0.45</b>	<b>0.52</b>	<b>0.94</b>	<b>1.26</b>
Ba	146	118	130	105	128
Be	1.59	1.54	1.94	1.70	1.76
Bi	0.14	0.22	0.28	0.25	0.29
Cd	0.15	0.10	0.11	0.14	0.10
<b>Ce</b>	<b>0.29</b>	<b>0.12</b>	<b>0.17</b>	<b>0.63</b>	<b>0.87</b>
Co	60.8	59.6	69.7	59.0	63.6
Cr	610	603	670	575	627
Cs	5.21	4.82	5.11	4.74	5.97
Cu	6.0	5.4	5.9	6.0	6.1
<b>Dy</b>	<b>0.12</b>	<b>0.07</b>	<b>0.05</b>	<b>0.29</b>	<b>0.36</b>
<b>Er</b>	<b>0.09</b>	<b>0.03</b>	<b>0.04</b>	<b>0.17</b>	<b>0.23</b>
Eu	0.05	0.03	0.04	0.04	0.08
Ga	24.5	23.3	28.2	21.5	23.1
<b>Gd</b>	<b>0.09</b>	<b>0.04</b>	<b>0.05</b>	<b>0.17</b>	<b>0.21</b>
Ge	1.16	1.23	1.31	1.07	1.34
<b>Hf</b>	<b>1.21</b>	<b>0.22</b>	<b>0.20</b>	<b>1.60</b>	<b>1.73</b>
<b>Ho</b>	<b>0.04</b>	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>	<b>0.07</b>	<b>0.09</b>
In	0.11	0.34	0.40	0.32	0.37
<b>La</b>	<b>0.14</b>	<b>0.08</b>	<b>0.08</b>	<b>0.19</b>	<b>0.27</b>
Lu	0.02	0.01	0.01	0.03	0.04
Mo	0.27	0.27	0.37	0.28	0.30
Nb	8.95	8.60	10.15	7.85	8.91
<b>Nd</b>	<b>0.19</b>	<b>0.09</b>	<b>0.11</b>	<b>0.35</b>	<b>0.52</b>
Ni	1917	1783	2025	1891	2104
<b>Pb</b>	<b>6.71</b>	<b>7.74</b>	<b>8.26</b>	<b>20.10</b>	<b>64.80</b>
<b>Pr</b>	<b>0.06</b>	<b>0.02</b>	<b>0.02</b>	<b>0.08</b>	<b>0.12</b>
<b>Rb</b>	<b>59.54</b>	<b>57.41</b>	<b>64.92</b>	<b>42.30</b>	<b>47.89</b>
Sb	0.43	0.60	0.65	0.58	0.60
<b>Sm</b>	<b>0.06</b>	<b>0.04</b>	<b>0.06</b>	<b>0.17</b>	<b>0.20</b>
Sn	5.63	6.57	7.25	6.74	7.94
Sr	4.42	7.45	2.46	6.94	3.52
Ta	1.30	1.26	1.51	1.13	1.32
Tb	0.02	0.01	0.01	0.04	0.05
Th	0.32	0.28	0.35	0.32	0.38
Tm	0.02	0.01	0.00	0.04	0.05
<b>U</b>	<b>0.20</b>	<b>0.10</b>	<b>0.10</b>	<b>0.28</b>	<b>0.38</b>
V	93.7	91.6	103.0	85.7	90.5
W	0.66	0.52	0.56	0.68	0.74
<b>Y</b>	<b>1.04</b>	<b>0.37</b>	<b>0.32</b>	<b>1.87</b>	<b>2.52</b>
<b>Yb</b>	<b>0.12</b>	<b>0.03</b>	<b>0.05</b>	<b>0.22</b>	<b>0.31</b>
Zn	95.1	86.2	96.8	79.6	84.4
<b>Zr</b>	<b>47.20</b>	<b>10.00</b>	<b>8.11</b>	<b>60.40</b>	<b>64.80</b>

**Annexe E** - Désorption de Mg lors d'une saturation  
de la Vermiculite de Prayssac à l'état initial





**Annexe M - Proposition d'un nouveau protocole de tri des plagioclases-test**



Attention : il faut impérativement décortiquer tous les amas de filaments car de très nombreux grains de minéraux-test peuvent s'y trouver sans qu'ils soient visibles sous la loupe binoculaire.

## Annexe N - Calcul d'indice de richesse de roche-mères.

composition de la roche (% d'oxydes)	exemples de quelques roches (Moret, 1962 ; Mohamed-Ahmed, 1992 ; Ezzaim, 1997 ; Fichter, 1997)																		
	péridotite (dunite)	péridotite (lehrzolite)	péridotite (pyroxénolyte)	gabbro du	gabbro a olivine	monzonite (Tyrol)	gabbro à hypersthène (Mt Ascutney)	diorite (USA)	syénite (Bielle)	syénite alcaline Norvège	syénite néphélinique Portugal	syénite néphélinique Roumanie	diorite quartzifère micacée (Ditro)	granite à amphibole (Hohwald)	tuff (Beaujolais)	granite (Flamanville)	granite à mica noir (Mont Haya)	granite du Brezouard	granite du Valtin
	USA	France	Russie	France	USA	Italie	France	USA	Italie	Norvège	Portugal	Roumanie	Italie	France	France	France	France	France	France
SiO <sub>2</sub>	40,1	42,0	40,4	49,1	47,7	52,6	50,9	58,0	59,4	58,9	53,7	56,3	66,9	65,8	66,9	69,8	74,1	73,9	73,1
Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	0,9	3,2	5,7	15,9	19,0	15,0	25,5	17,3	17,9	20,3	21,8	24,1	15,2	18,0	15,1	15,6	13,9	13,6	14,0
Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	1,2	2,8	11,3	5,9	0,9	4,4	2,6	2,2	6,8	3,6	0,8	2,0	0,0	4,2	0,0	3,8	2,0	1,8	1,6
FeO	6,1	4,4	10,3	9,5	8,8	5,6	6,7	3,9	2,0	2,6	2,7	0,0	6,5	0,7	3,3	0,0	0,0	0,0	0,0
MgO	48,6	40,4	14,1	6,6	8,7	3,9	1,3	4,3	1,8	0,8	0,6	0,1	3,7	2,1	1,9	1,2	0,5	0,3	0,4
CaO	0,0	3,3	18,2	10,5	9,0	7,8	10,5	2,2	4,2	3,0	1,9	0,7	2,4	0,0	2,0	0,0	0,0	0,4	0,7
K <sub>2</sub> O	0,0	0,3	0,0	0,3	0,5	4,0	0,7	4,1	6,7	4,5	7,1	6,8	0,9	2,4	4,1	4,7	6,1	5,1	5,1
Na <sub>2</sub> O	0,0	1,2	0,0	2,3	2,5	3,8	1,7	4,3	1,2	5,7	8,6	9,3	3,3	1,8	2,9	4,0	2,8	3,2	3,4
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,3	0,0	0,6	0,6	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,2	0,0
TiO <sub>2</sub>	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	1,1	0,0	1,5	0,3	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,4	0,2	0,2
H <sub>2</sub> O	2,7	1,7	0,0	0,5	1,4	1,2	0,2	1,2	0,4	1,0	2,3	1,6	0,2	1,2	1,2	0,0	0,2	0,6	1,2

indices de richesse

classification selon la richesse

	basique	basique	basique	basique	basique	neutre	basique	neutre	neutre	neutre	neutre	neutre	acide	acide	acide	acide	acide	acide	acide
Si	basique	basique	basique	basique	basique	neutre	basique	neutre	neutre	neutre	neutre	neutre	acide	acide	acide	acide	acide	acide	acide
(Si + Al) / (Fe + Mg)	0,73	0,95	1,30	2,96	3,64	4,83	7,21	7,19	7,28	11,31	18,51	37,94	8,07	11,91	15,71	17,08	35,22	42,68	43,74
(Fe + Mg + Ca + Na)	55,87	52,12	53,85	34,77	29,85	25,63	22,80	16,97	16,02	15,76	14,56	12,09	15,86	8,85	10,16	9,00	5,30	5,65	6,04

roche acide : Si > 65 %

roche neutre : 65 Si > 52 %

roche basique : 52 Si 40 %

## Deuxième Partie

*veuillez contacter le laboratoire INRA pour recevoir les versions .pdf de ces articles*

*(adresse en première page de ce document)*

**Article I** - Augusto, L., Turpault, M.P., Ranger, J.  
IMPACT OF FOREST TREE SPECIES ON FELDSPAR WEATHERING RATES.  
*Geoderma*, 96 : 215-237.

**Article II** - Augusto, L., Ranger, J., Turpault, M.P., Bonnaud, P.  
IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL MINERALS. An experimental approach: test-vermiculites. *European Journal of Soil Science* (sous presse)

**Article III** - Augusto, L., Ranger, J.  
IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL SOLUTIONS IN ACIDIC CONDITIONS.  
*Annals of Forest Sciences* (sous presse)

**Article IV** - Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J.  
EFFECTS OF TREE SPECIES SUBSTITUTION ON VEGETATION AND ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN TEMPERATE FORESTS. (soumis à *Annals of Forest Sciences*)

**Article V** - Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., Rapp, M.  
RELATIONSHIPS BETWEEN FOREST TREE SPECIES, STAND PRODUCTION AND STAND NUTRIENT AMOUNT. *Annals of Forest Sciences*, 57 : 313-324.