

Le cycle biogéochimique des éléments majeurs dans les écosystèmes forestiers

Importance dans le fonctionnement des sols

J. Ranger (1), Micheline Colin-Belgrand et C. Nys

Collaboration technique : P. Bonnaud, D. et Louissette Gelhaye

1. auteur correspondant.
INRA Centre de Nancy, Équipe "Cycles biogéochimiques", 54280 Champenoux.

Communication faite à la réunion de l'AFES, Section Massif Central, le 8 Novembre 1994.

RÉSUMÉ

L'économie des éléments nutritifs dans l'écosystème forestier extensif est très spécifique et consiste en une succession de mécanismes qui tendent à rendre optimale l'utilisation du pool d'éléments disponibles : c'est le "cycle biogéochimique" des éléments nutritifs. Le fonctionnement minéral de l'écosystème forestier est caractérisé par deux types de relations, d'une part les relations sol-plante et d'autre part les relations plante-sol. Les premières relatent les effets de la fertilité du sol sur la nutrition et par conséquent sur la production tandis que les secondes concernent les effets de la végétation sur le fonctionnement du sol.

Les relations plante-sol seront seules prises en compte, étant donné l'intérêt qu'elles présentent pour le fonctionnement pédogénétique lui-même. En effet, par la quantité et la qualité des débris végétaux apportés annuellement au sol (litière aérienne ou souterraine) ainsi que par la composition des pluviollessivats, les végétaux conditionnent pour partie la fertilité du sol.

Deux exemples servent de support à cette présentation :

- la quantification des flux du cycle biologique dans une chronoséquence de peuplements de Châtaignier permettant de mettre en évidence, pour les différents éléments, les mécanismes dominants à cette échelle et d'en déduire les aspects agronomiques et pédologiques ;
- la comparaison de l'effet de différentes essences sur le cycle biogéochimique et les conséquences pour les sols étudiés par les approches analytiques et expérimentales.

Mots clés

Cycle biogéochimique - forêt - végétation - pédogénèse.

SUMMARY

THE BIOGEOCHEMICAL CYCLE OF MAJOR NUTRIENTS IN FOREST ECOSYSTEMS. IMPACT ON SOIL PROCESSES

Nutrient economy in extensively managed forest ecosystems is very specific. It consists of a succession of mechanisms which tend to optimize the use of the nutrient pool available in the soil : this function is known as the biogeochemical cycle of nutrients. Two kinds of relationships characterized the mineral processes in the ecosystem : the soil-plant and the plant-soil relationships. The first relates the effects of soil fertility on forest nutrition and production, and the second relates the effects of vegetation on soil processes.

In this paper, we focus our discussion on the plant-soil relationships and the impact they have on the soil behaviour itself. The vegetation participates in the evolution of soil fertility, due to the input of carbon and nutrients into the soil from both aerial and underground components of trees, and from its throughfall.

Two examples were used :

1 - The quantification of biological cycle fluxes in a chronosequence of Chestnut stands which allows us to characterize the most important mechanisms for the different nutrients at the ecosystem level, and to discuss both the agronomical and pedological aspects.

The data show that the annual requirements of forest stands are higher than was previously thought, but that the internal transfers of nutrients within the trees and the returns to the soil, particularly from litterfall, result in a very limited removal of nutrients from the soil nutrient pool (table 2). Different behaviours were described for the elements studied (figure 3).

The forest ecosystem is a dynamic system in which the large nutrient requirements of the vegetation are met by a very efficient strategy. This strategy enables high biomass production in conditions of limited soil nutrient availability. The frugality of forest stands judged on the basis of nutrient immobilization is a reality but it implies an efficient biological cycle and ecologically relevant managements.

2 - The comparison of the effect of forest species on the biogeochemical cycle of nutrients and on the soil dynamics, using both analytical and experimental approaches.

The results showed that the two techniques described are complementary. The balance-sheet technique indicates that the biogeochemical cycle of nutrients is modified especially for N, S and Al. Large changes were observed in the internal fluxes between the ecosystem components, but the modification of the input-output balance due to the introduction of Spruce into a previous broadleaved forest is large only for S (table 4).

The *in situ* experimental approach using the insertion of mineral-bags in the soils improve the understanding of the current soil mechanisms. The acidifying effect of Spruce is demonstrated clearly (figures 4 and 5).

These results demonstrated the effect of vegetation on the soil processes.

Key-words

Forest - biogeochemical cycle - vegetation - pedogenesis.

RESUMEN

EL CICLO BIOGEOQUÍMICO DE LOS MACROELEMENTOS EN LOS ECOSISTEMAS FORESTALES. IMPORTANCIA EN EL FUNCIONAMIENTO DE LOS SUELOS

La economía de los elementos nutritivos en el ecosistema forestal es muy específica y consiste en una sucesión de mecanismos que conducen a optimizar la utilización del conjunto de elementos disponibles : es el "ciclo biogeoquímico" de los elementos nutritivos. El funcionamiento mineral del ecosistema forestal se caracteriza por dos tipos de relaciones ; por una parte, las relaciones suelo-planta y, de otra, las relaciones planta-suelo. Las primeras relacionan los efectos de la fertilidad del suelo con la nutrición y, en consecuencia, con la producción, mientras que las segundas se refieren a los efectos de la vegetación sobre el funcionamiento del suelo.

Únicamente se tienen en cuenta aquí las relaciones planta-suelo, dado el interés que presentan para la pedogénesis. En efecto, tanto por la cantidad y la calidad de los restos vegetales aportados anualmente al suelo (hojarasca superficial o subterránea) como por la composición del pluviolavado, los vegetales condicionan parcialmente la fertilidad del suelo.

Dos ejemplos pueden ilustrar esta presentación :

- la cuantificación de los flujos del ciclo biogeoquímico en una cronosecuencia de poblaciones de castaño (*Castanea stativa* Mill.), permitiendo poner en evidencia los mecanismos dominantes a esta escala para los diferentes elementos y deducir los aspectos agronomicos y edáficos,

- la comparación del efecto de diferentes especies en el ciclo biogeoquímico y las consecuencias para los suelos estudiados con métodos analíticos y experimentales.

Palabras claves

Ciclo biogeoquímico - bosque - vegetación - pedogénesis.

La forêt française est très généralement installée sur des sols pauvres qui n'ont jamais intéressé l'agriculture ou qui ont été reboisés suite aux déprises agricoles successives, car de plus mauvaise fertilité. Les essences utilisées sont des essences locales ou des essences exotiques, mais en général n'ayant pas réellement subi d'amélioration génétique ; leur longévité est importante. Les récoltes ne concernent en général que le tronc (bois et écorce ; l'écorçage en forêt ayant pratiquement disparu) ; l'ensemble du houppier n'est plus ou n'a jamais été exploité et appartient aux rémanents qui se décomposent à la surface du sol après les coupes. Il existe cependant des cas où les exploitations ont concerné l'ensemble de la biomasse produite. De plus les litières ont, dans le passé, été parfois utilisées pour les animaux (soutrage), puis pour amender les terres agricoles, constituant un transfert de fertilité des sols forestiers vers les terres agricoles.

L'intensification de la sylviculture consiste le plus souvent à introduire des essences plus performantes que les essences locales, à raccourcir les révolutions et parfois à récolter un taux de plus en plus élevé de la biomasse produite (Leaf, 1979). Les apports de fertilisants sont, quant à eux, très peu utilisés en forêt, sauf dans quelques cas particuliers comme la pinède landaise, les peupleraies et quelques plantations de conifères, notamment dans le Massif Central (Bonneau, 1995).

L'économie des éléments nutritifs dans l'écosystème forestier extensif est très spécifique et consiste en une succession de mécanismes qui tendent à rendre optimale l'utilisation du pool d'éléments disponibles. L'ensemble de ces mécanismes est désigné sous le terme de "cycle biologique" des éléments nutritifs (Jorgensen *et al.*, 1975). Ce fonctionnement conduit généralement à considérer que les essences forestières sont frugales si on en juge par les seules immobilisations dans les troncs.

Le fonctionnement minéral de l'écosystème forestier est caractérisé par deux types de relations, d'une part les relations sol- plante et d'autre part les relations plante-sol.

Les premières relatent les effets de la fertilité du sol sur la nutrition et par conséquent sur la production, tandis que les secondes concernent les effets de la végétation sur le fonctionnement du sol. En effet, par la quantité et la qualité des débris végétaux apportés annuellement au sol (litière aérienne ou souterraine) ainsi que par la composition des pluviolossivats, les végétaux conditionnent pour partie la fertilité du sol. Ceci est très schématique car ces deux types de relations sont en interaction complexe (Ulrich et Pankrath, 1982).

Dans cette présentation nous nous intéresserons plus particulièrement aux relations plante-sol compte tenu de l'intérêt qu'elles présentent pour le fonctionnement pédogénétique lui-même.

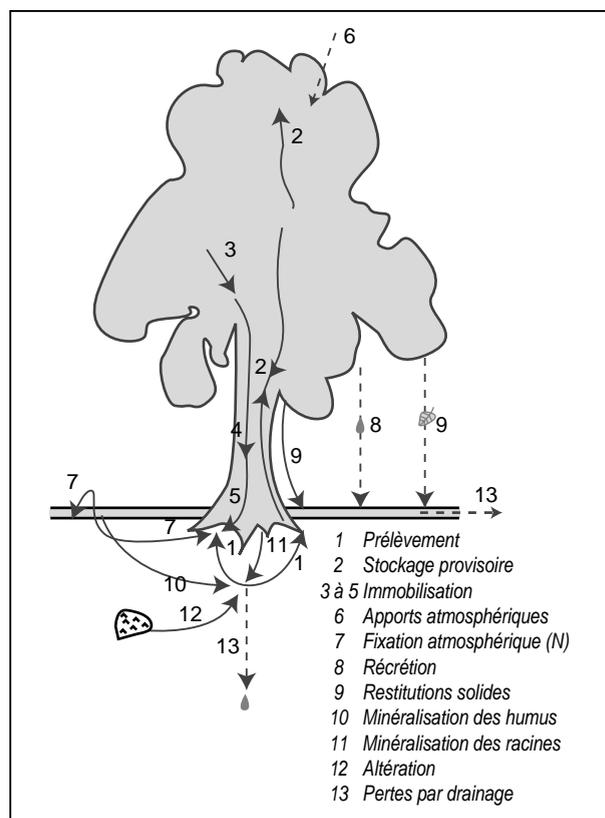
MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE DU CYCLE BIOGÉOCHIMIQUE

Définition

Le cycle biogéochimique représente la circulation permanente des éléments minéraux entre les compartiments de l'écosystème, les végétaux et les horizons du sol prospectés par les racines. Les éléments prélevés au sol, servent à l'élaboration de la biomasse annuelle et pérenne ; une partie de ces éléments est fixée définitivement (immobilisation), une autre est restituée au sol (litière et récrétion) ; une part importante des besoins des peuplements provient du transfert direct par voie interne des organes âgés vers les organes en croissance. Ce cycle possède des connections avec l'extérieur : ce sont les apports atmosphériques et les éléments produits par l'altération des minéraux, mais également les pertes par drainage en dehors de la zone racinaire, l'érosion et les pertes gazeuses (pertes de N par dénitrification ; pertes de CO₂). La figure 1 illustre cette définition élaborée à partir de travaux de Ulrich (1973) et Duvigneaud (1985).

Figure 1 - Représentation du cycle biogéochimique en forêt.

Figure 1 - Schematic representation of the biogeochemical cycle in forest stands.



On distingue avec Switzer et Nelson (1972), le cycle biologique qui ne concerne que la circulation interne à l'écosystème du cycle biogéochimique qui considère l'ouverture de ce cycle sur l'extérieur par les apports externes (atmosphériques) et les pertes par le drainage à la base de la zone d'enracinement. Le cycle biochimique caractérise la circulation interne des éléments dans la plante elle-même (translocations internes).

Méthodes d'étude

Les stocks d'éléments des compartiments de l'écosystème doivent être évalués le plus précisément possible en tenant compte de la forte variabilité des sols et de la végétation. Les sols sont étudiés classiquement pour les éléments totaux, libres et échangeables suivant les méthodes décrites dans Bonneau et Souchier (1979). La végétation est étudiée suivant un protocole mis au point par Ranger (1981) et précisé dans de nombreuses études (Bouchon *et al.*, 1983 ; Ranger *et al.*, 1994).

Les flux d'éléments en phase solide et en solution doivent être mesurés depuis les apports externes, puis au niveau des transferts sous couvert et enfin à celui des transferts dans les sols ; ces derniers sont étudiés par lysimétrie.

Un modèle à compartiment et à flux a été élaboré permettant de calculer l'évolution du contenu de chaque compartiment (figure 2) pour des périodes choisies (Ulrich, 1973 ; Ranger et Bonneau, 1984).

Les mesures des flux permettent d'établir des bilans entrées-sorties des écosystèmes sur des pas de temps allant de la saison à l'année voire à la révolution forestière totale, en utilisant les chronoséquences de peuplements.

ILLUSTRATION DU RÔLE DES VÉGÉTAUX DANS LE FONCTIONNEMENT BIOLOGIQUE DE L'ÉCOSYSTÈME ET DES SOLS

Deux exemples serviront de support à cette présentation :

- la quantification des flux du cycle biologique dans une chronoséquence de peuplements de Châtaignier permettant de mettre en évidence, pour les différents éléments, les mécanismes dominants à cette échelle et d'en déduire les aspects agronomiques et pédologiques ;
- la comparaison de l'effet de différentes essences sur le cycle biogéochimique et les conséquences pour les sols.

Cet aspect du fonctionnement des sols n'a que rarement été pris en compte par les pédologues.

Quantification des flux d'éléments du cycle biologique dans un taillis de châtaignier

Rappel des conditions générales de cette étude

L'étude a été réalisée à Maisonnay près de Melle (79). Le

climat est de type atlantique (pluviométrie moyenne annuelle 950 mm et température moyenne annuelle 11,5 °C).

Les sols sont du type "Brunisol mésosaturé" (AFES, 1992) développés sur le sidérolithique constitué localement d'un mélange d'argiles de décalcification du Dogger et de produits détritiques continentaux (Steinberg, 1967). Leur pHeau est compris entre 4,5 et 5 et leur taux de saturation mesuré au pH du sol, varie entre 50 et 80 % en fonction des horizons. Ils sont bien pourvus en éléments nutritifs. Les réserves du sol en éléments nutritifs assimilables sont importantes (tableau 1) et relativement homogènes entre les divers peuplements.

Les peuplements sont répartis sur une dizaine d'hectares. Il s'agit d'une chronoséquence de cinq peuplements de Châtaignier (*Castanea sativa Miller*) traités en taillis simples pratiquement monospécifiques et âgés respectivement de 2, 5, 9, 15 et 19 ans. Ces taillis ayant subi la même sylviculture sont d'ensouchement ancien ; la rotation est environ de 20 ans. Leur production moyenne annuelle est élevée avec 17 m³. ha⁻¹. an⁻¹, à la découpe 4 cm à 15 ans, et 14,5 m³. ha⁻¹. an⁻¹ à 19 ans, ce qui les situe dans la classe 1 (de Champs, 1972). Le nombre de tiges vivantes est respectivement de 35 350, 20 666, 7 550, 6 550 et 5 500 tiges par hectare dans les peuplements de 2, 5, 9, 15 et 19 ans et la surface terrière correspondante est de 6, 16, 22, 33 et 32 m² par hectare.

Les méthodes d'étude et les résultats ont été décrits dans plusieurs articles auxquels on se référera pour plus de détails (Ranger *et al.*, 1990 ; Colin-Belgrand *et al.*, 1994 ; Ranger et Colin-Belgrand, 1995).

Les principaux flux du cycle biologique identifiés dans cette étude sont les suivants :

- l'incorporation totale dans la biomasse (ligneuse et feuilles) : définie comme la quantité totale d'éléments nutritifs présente dans la biomasse totale produite au cours de l'année considérée quand les concentrations des différents compartiments ne varient plus dans l'année,
- le prélèvement au sol des peuplements : défini comme la somme des éléments immobilisés (fixés définitivement dans les parties ligneuses) et des éléments restitués au sol sous forme solide (litière totale) ou en solution (partie des pluviolessivats correspondant aux éléments solubilisés par les pluies = récréation),
- les transferts totaux issus de chaque compartiment âgé et alimentant les organes en croissance : définis comme la différence entre la quantité d'éléments nécessaires à l'élaboration de la biomasse annuelle d'un compartiment et la quantité d'éléments définitivement fixée dans la masse ligneuse correspondante ou transférée dans la litière ; dans le cas des feuilles, cette différence est stockée dans les bourgeons et les rameaux et mobilisée au début de la prochaine période végétative (Ranger, 1981 ; Dambrine *et al.*, 1991 ; Helmisaari, 1992),

Figure 2 - Modèle conceptuel à compartiments et à flux du fonctionnement des écosystèmes forestiers.

Figure 2 - Conceptual model.

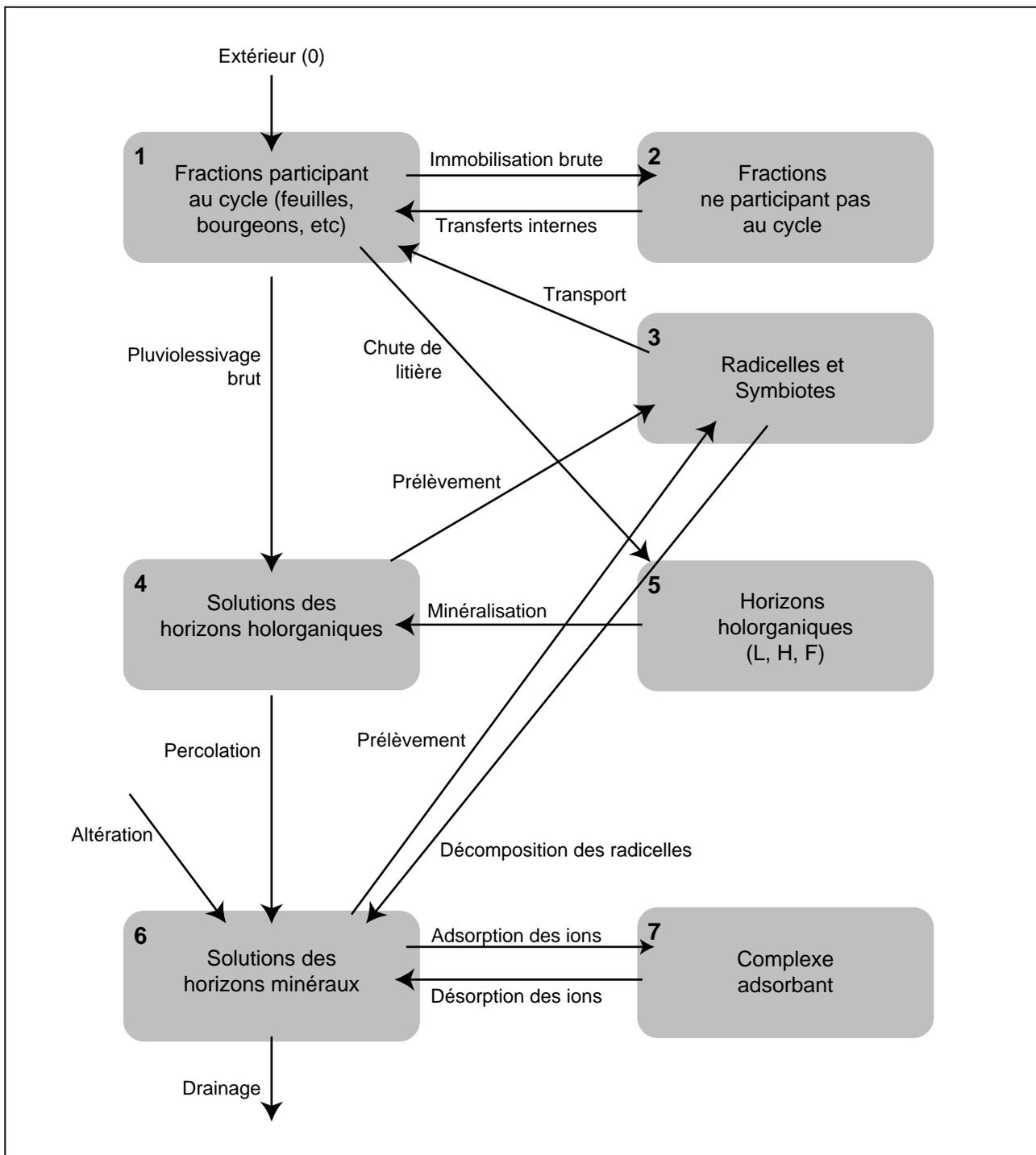


Tableau 1 - Réserves des sols de Melle (kg par ha).**Table 1** - Soil reserves at Melle (kg per ha).

	N	P	K	Ca	Mg
Litière	172 (132-209)	11 (8-14)	23 (15-33)	96 (74-123)	26 (19-29)
Sol minéral	6155 (4 234-7 380)	317 (258-311)	628 (443-773)	3 518 (2 809-4 720)	1241 (809-1 742)

x = moyenne,

(y = valeur minimum - z = valeur maximum)

litière : moyenne de litière accumulée au sol pour les peuplements de 5, 9, 15 et 19 ans

(on considère que la litière du peuplement de 2 ans a été totalement minéralisée lors de la régénération).

sol minéral : moyenne des réserves totales pour N organique, échangeables pour Ca, K et Mg et assimilables pour P (méthode Duchaufour-Bonneau, 1959).

- les restitutions au sol par les litières, la nécromasse et la récréation :

- les retombées de litière : évaluées à partir de pièges disposés sur le sol et relevés régulièrement ;

- la nécromasse : pour les arbres morts encore sur pied, évaluée à partir d'un échantillonnage de 20 tiges mortes permettant d'établir des tarifs qui sont ensuite appliqués à l'inventaire des arbres morts. La nécromasse disparue est évaluée à partir des inventaires des peuplements consécutifs qui permettent d'évaluer les tiges mortes et disparues ;

- la récréation : évaluée à partir de la mesure des pluviollessivats. (0, 100, 100, 20 et 50 % des éléments des pluviollessivats nets (différence entre les pluviollessivats bruts et la pluie incidente) respectivement pour N, P, K, Ca et Mg en accord avec Dambrine et Prevosto, 1988) ;

- l'immobilisation annuelle dans la biomasse produite : définie comme la quantité d'éléments fixés définitivement dans la biomasse quand les translocations internes sont effectuées. Il s'agit donc pour une année donnée et un stade de développement fixé, de la production de biomasse ligneuse affectée d'une concentration stabilisée (concentration du bois de cœur).

Résultats et discussions

Les éléments nutritifs et la production

Le calcul cumulé permet de quantifier les flux d'éléments mis en circulation aux principaux stades de développement du peuplement pour la production de biomasse exploitable, et d'en préciser l'origine, soit prélevés au sol soit transférés dans la plante elle-même (tableau 2).

Si l'on prend l'exemple du peuplement de 19 ans, qui représente le stade le plus probable d'exploitation, pour produire les 120 t de matière ligneuse sur pied (dont une centaine est

approximativement utilisable), l'immobilisation d'éléments nutritifs est limitée : 177 kg de N, 14 de P, 88 de K, 223 de Ca et 37 de Mg. L'ordre de grandeur de l'incorporation totale d'éléments est 10 fois supérieur à celui de l'immobilisation (sauf pour Ca pour lequel elle n'est que 4 fois plus élevée). Pour N, P et K, le prélèvement au sol est du même ordre de grandeur que les translocations internes, ce n'est pas le cas pour Ca pour lequel le bilan de recyclage interne dans la plante est au total très faiblement positif et peut être considéré comme nul ; Mg occupe une position intermédiaire.

Les variations relatives des flux cumulés au cours du développement du peuplement peuvent se résumer ainsi :

1- la participation relative du prélèvement à l'incorporation augmente régulièrement jusqu'à 9 ans puis se stabilise,

2- celle des transferts et celle du prélèvement dans l'incorporation sont sensiblement stables,

3- l'immobilisation représente une part de plus en plus faible de l'incorporation au cours du temps, de sorte que le prélèvement ou les transferts cumulés voient leur valeur relative à l'immobilisation croître fortement avec le temps, en particulier pour N, P et K (Ca non transféré a un comportement différent).

L'allocation du prélèvement change au cours du temps : en vieillissant ces taillis prélèvent des éléments pour alimenter la croissance des organes annuels ce qui semble correspondre de plus en plus à une simple stratégie de survie et non de production.

Le rôle de la végétation dans le fonctionnement des sols

Les flux cumulés permettent de mettre en évidence le rôle de la végétation dans le fonctionnement des sols. En effet, la végétation apporte régulièrement au sol une quantité importante de matière organique par la nécromasse produite (litière aérienne et souterraine et mortalité des arbres dans ce système de taillis) et le prélèvement de la végétation tend à s'opposer à la différenciation verticale en rapportant à la surfa-

Tableau 2 - Principaux flux du cycle biologique dans une chronoséquence de peuplements de Châtaignier à Melle (79) : données cumulées pour les différents âges (données exprimées en kg par ha).

Table 2 - Main fluxes of the biological cycle of nutrients in a chronosequence of Chestnut coppice stands in Melle (79) : cumulated data for the different ages of stands (data in kg per ha).

Peuplement	Flux	N	P	K	Ca	Mg
I 2 ans	Incorporation totale	198	1	77	105	32
	Prélèvement	93	8	41	54	20
	Immobilisation	35	3	17	48	7
	Transferts totaux	78	5	33	- 26	7
	Litière	58	3	14	6	13
	Nécromasse ligneuse	0	0	0	0	0
	Récrétion	0	2	10	0	0
II 5 ans	Incorporation totale	599	48	301	297	103
	Prélèvement	330	28	118	259	66
	Immobilisation	87	7	43	120	18
	Transferts totaux	234	18	150	- 29	26
	Litière	243	15	51	139	48
	Nécromasse ligneuse	7	3	3	9	2
	Récrétion	0	7	24	0	0
III 9 ans	Incorporation totale	1 093	88	533	504	175
	Prélèvement	669	49	247	481	141
	Immobilisation	124	10	62	171	28
	Transferts totaux	439	41	263	31	33
	Litière	545	33	121	309	107
	Nécromasse ligneuse	61	23	24	43	14
	Récrétion	0	7	64	1	6
IV 15 ans	Incorporation totale	1 853	166	1 026	771	279
	Prélèvement	1 119	86	429	830	231
	Immobilisation	186	14	92	256	39
	Transferts totaux	804	87	560	13	71
	Litière	933	63	208	573	183
	Nécromasse ligneuse	139	51	57	143	32
	Récrétion	0	8	129	1	9
V 19 ans	Incorporation totale	2 242	212	1 323	900	328
	Prélèvement	1 366	104	529	1 018	281
	Immobilisation	177	14	88	243	37
	Transferts totaux	1 024	119	768	10	91
	Litière	1 180	81	276	761	232
	Nécromasse ligneuse	216	79	90	242	50
	Récrétion	0	8	161	2	10

ce du sol une quantité importante d'éléments chimiques prélevés pour partie dans les horizons profonds ;

- la matière organique provenant des restitutions de nécromasse *sl.* détermine les propriétés spécifiques des horizons holo-organiques et héli-organiques, décrites depuis longtemps (Henin *et al.*, 1960 ; Duchaufour, 1965). Dans ce peuplement non éclairci artificiellement, 86 t de litière aérienne de feuilles et de petits débris végétaux divers (branches de petit diamètre, inflorescences, fruits) et 80 t de nécromasse d'arbres morts retournent au sol pendant la révolution forestière. Il est intéressant de mettre en parallèle ce recyclage de 166 t de matière organique, correspondant approximativement à 83 t de carbone, avec les 120 t de matière sèche, soit environ 60 t de carbone, immobilisés dans le peuplement de 19 ans.

Cette matière organique constitue une source importante d'éléments nutritifs, et c'est en particulier la source majoritaire de l'azote dans cette association végétale ne comprenant pas de fixateurs symbiotiques. Le stock d'azote correspond donc majoritairement à un héritage, pour lequel l'entretien du capital existant est primordial. Au total, les restitutions solides (aériennes) représentent 1395 kg de N, 160 kg de P, 366 kg de K, 1 003 kg de Ca et 282 kg de Mg pour l'ensemble de la rotation à 19 ans !

Il est intéressant de comparer ces quantités aux réserves disponibles du sol ; elles représentent 20 % pour N, 50 % pour P, 50 % pour K, 30 % pour Ca et 25 % pour Mg. Ce sont environ 1 400 kg d'azote qui sont recyclés par la nécromasse aérienne totale (litière et arbres morts) et vraisemblablement une quantité voisine liée à la mortalité des fines racines, pour une immobilisation de 180 kg dans la biomasse ligneuse aérienne du peuplement de 19 ans ;

- les ions prélevés dans tout le profil pédologique sont restitués à la surface du sol par la minéralisation des retombées épigées.

Ce sont 1 000 kg de Ca et 280 kg de Mg qui sont ainsi recyclés pour une production ne nécessitant pas plus de 225 et 37 kg de ces éléments à 19 ans. L'équivalent d'un tiers des réserves de Ca et d'un quart de Mg assimilables du sol sont recyclés par voie biologique en 19 ans, c'est-à-dire que le prélèvement des arbres conduit à un recyclage moyen annuel de 1,7 % de Ca et 1,3 % de Mg échangeables ; on peut penser que ce taux serait plus élevé si le sol était plus pauvre en calcium.

En ce qui concerne K, le schéma se complique par une récréation très intense de 160 kg cumulés sur 19 ans, ce qui représente environ le double de l'immobilisation. Le recyclage biologique total mesuré sur la rotation (litières, nécromasse et récréation), issu du prélèvement de K dans le sol, représente pratiquement 90 % des réserves actuellement disponibles du sol du peuplement de 19 ans, c'est-à-dire que 4 % des réserves assimilables de cet élément sont recyclées annuelle-

ment. Rien ne s'oppose à ce que la partie récréée soit recyclée plusieurs fois par an, ce qui pourrait favoriser la disponibilité, pour les végétaux, de ce cation très fortement fixé à la phase solide. Le bilan de K est toujours difficile à établir, précisément à cause de ce mécanisme de récréation.

P présente l'immobilisation la plus faible de tous les éléments nutritifs, son cycle interne est très actif et le recyclage biologique représente pour le peuplement de 19 ans plus de 50 % des réserves disponibles actuelles. Le cycle de P est très conservatif, d'autant que le drainage profond (non mesuré ici) est toujours très faible (Switzer et Nelson, 1972 ; Bormann et Likens, 1979 ; Ranger et Nys, 1986 et 1994)

La *figure 3* illustre les caractéristiques du cycle biogéochimique de quelques éléments majeurs. Ces résultats montrent l'indépendance certaine que les peuplements forestiers acquièrent au cours du temps vis-à-vis des réserves en N, P et K du sol, alors que cette dépendance est constante pour Ca. Le prélèvement au sol ne devient jamais nul, même si l'immobilisation du peuplement peut l'être en terme de bilan de l'écosystème ; des arbres individuels prélèvent. Une conséquence directe de ces observations concernera l'efficacité potentielle des fertilisants apportés à un stade particulier de la révolution forestière (Miller, 1981).

Une évaluation simple du temps moyen de résidence de la matière organique et des éléments nutritifs associés à des litières épigées peut être faite par la méthode de Jenny *et al.*, (1949). Les résultats pour le peuplement de 19 ans montrent qu'il est de 5,6 ans pour la matière organique, 8,2 ans pour N, 6 ans pour P, 4,6 ans pour K et de 6,6 ans pour Ca et Mg.

Ce ne sont que 11 % de N, 7 % de P, 6 % de K, 10 % de Ca et 8 % de Mg restitués au sol pendant la rotation complète, qui subsistent au sol dans le peuplement de 19 ans ; la différence est recyclée tout au cours de la rotation dans cet humus de type mull où le turnover de la matière organique est rapide.

La minéralisation très importante pendant la récolte du peuplement représente une perte d'éléments nutritifs à considérer dans le bilan (aucune donnée n'est disponible ici).

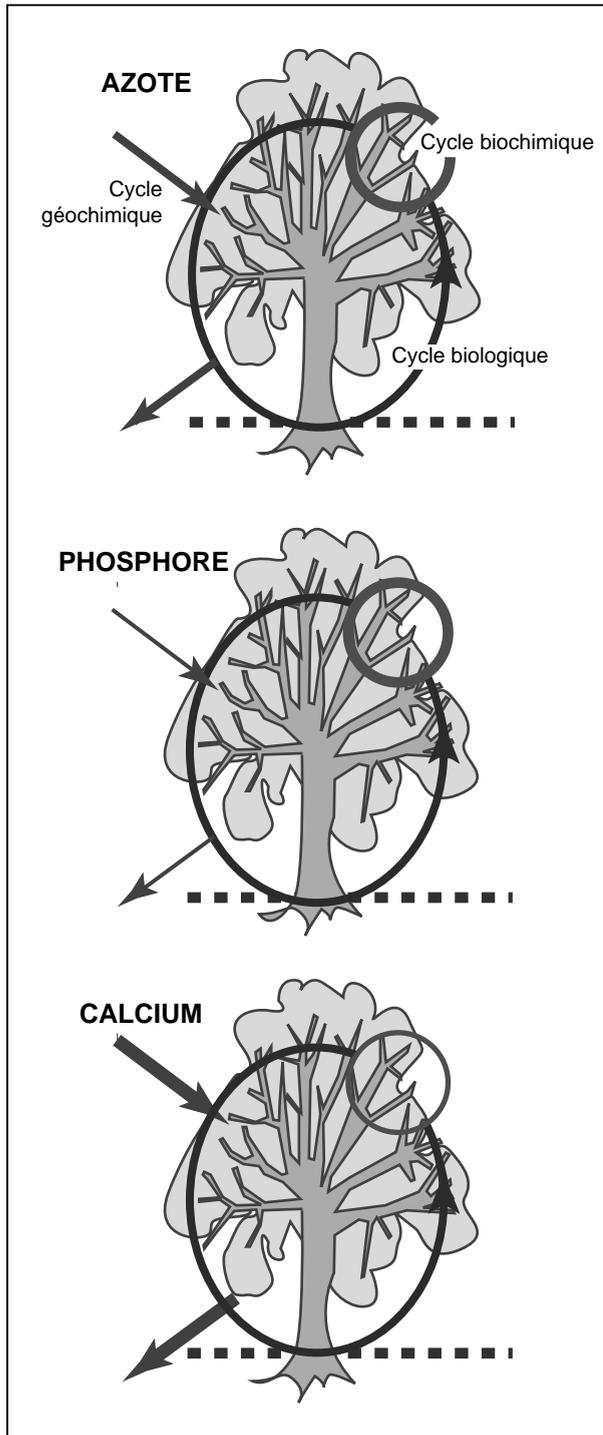
Effets des essences sur les sols

Pour des raisons diverses d'ordre biologique, biochimique, et physique, le choix d'une essence peut avoir des conséquences non négligeables sur le fonctionnement du sol. Les paramètres variant en fonction des essences sont les suivants :

- les besoins propres des essences en éléments nutritifs pour élaborer leur biomasse,
- les caractéristiques biophysiques (dureté, dégradabilité) et biochimiques (molécules organiques) des litières,
- les associations biologiques spécifiques (microflore et microfaune),
- le microclimat induit en fonction du caractère sempervi-

Figure 3 - Représentation schématique des cycles biologique, biochimique et géochimique de N, P et Ca dans un taillis de Châtaignier de 19 ans.

Figure 3 - Schematic representation of the biological, biochemical and geochemical cycles for N, P and Ca in a 19 year-old Chestnut coppice stand.



rent ou non, de la densité du couvert forestier, de l'ETR incluant l'interception,

- de l'effet filtre des couverts liés également aux caractéristiques de la masse foliaire.

Rappel des méthodes

Elles relèvent de la même stratégie que précédemment, avec une mesure des stocks des compartiments sol et végétation et des flux entre ces compartiments, pour ce qui concerne l'approche analytique de terrain.

Une approche expérimentale *in situ* a également été utilisée avec comme objectif la détermination du fonctionnement biogéochimique actuel du sol déduite de l'évolution de minéraux purs introduits dans les sols et laissés en contact pendant des durées variables.

La contrainte majeure de ces études, quelle que soit l'approche utilisée, réside dans le choix des sites étudiés. La méthode des "couples d'essences" est utilisée où, par définition, aucun autre paramètre que l'essence ne doit différer entre les peuplements d'un même site (Nys, 1987).

Résultats et discussion

Les résultats porteront successivement sur une enquête, sur un bilan entrées-sorties dans un exemple particulier et sur une approche expérimentale *in situ*.

Les enquêtes de terrain

Elles montrent que l'effet des essences est toujours plus faible que l'effet type de sol, mais qu'il est souvent significatif si toutes les conditions de rigueur d'observation sont réalisées. Le *tableau 3* présente les différences entre essences tous sites confondus.

L'approche analytique

La méthode d'observation du fonctionnement d'écosystèmes ne différant que par l'essence, donne des résultats quantitatifs très intéressants. Elle est cependant très lourde à gérer puisqu'un suivi d'écosystème doit être réalisé en continu pendant plusieurs années. L'exemple concerne le site des Ardennes dont les résultats ont été publiés par Nys *et al.*, 1983 ; Nys et Ranger, 1985 ; Nys, 1987 ; Bonneau *et al.*, 1991 ; Ranger et Nys, 1994.

La comparaison concerne un peuplement de feuillus traité en taillis-sous-futaie (mélange d'essences à dominance de Chêne sessile, Hêtre, Sorbier, Coudrier et Bouleau) et une plantation de résineux qui la jouxte (Epicéa commun). Les résultats concernant les flux représentent six années de mesure.

Le *tableau 4* synthétise les résultats et permet de mettre en évidence les paramètres qui différencient le fonctionnement de l'écosystème en fonction de l'essence introduite.

- le prélèvement d'éléments nutritifs ne différencie pas fondamentalement les essences en valeur absolue, mais devient très discriminant si l'on prend en compte la matière sèche pro-

Tableau 3 - Effet des essences sur les sols dans 20 sites d'installation des minéraux-test.**Table 3** - Species effect on soil physico-chemical characteristics evaluated from an experiment using mineral-bags installed in 20 sites.

Essences	K ech	Ca ech	Mg ech	Na ech	Al ech	H ech	CEC	Fe libre	Al libre	pH
	p = 0,40	p = 0,25	p = 0,33	p = 0,04	p = 0,35	p = 0,37	p = 0,54	p = 0,02	p = 0,013	p = 0,068
Chêne	b	b	ab	ab	a	ab	a	ac	bd	c
Hêtre	ab	b	a	b	a	ab	a	a	a	abc
Epicéa commun	ab	a	ab	a	a	ab	a	ac	ab	a
Epicéa de Sitka	ab	ab	ab	ab	ab	ab	a	b	abd	abc
Douglas	ab	ab	ab	b	ab	ab	a	c	bd	bc
Sapin	ab	ab	ab	b	a	ab	a	ac	ab	bc
Pin sylvestre	ab	a	b	ab	b	a	a	a	ab	ab
Mélèze	a	a	ab	b	ab	b	a	c	cd	abc

p = probabilité du test F dans l'analyse de variance.

(les lettres identiques indiquent que les essences ne sont pas statistiquement différentes (p = 0,05)).

Tableau 4 - Les paramètres du cycle biogéochimique dans les deux peuplements des Ardennes.**Table 4** - The parameters of the biogeochemical cycle for the two stands.

	FEUILLUS							EPICEA						
	Matière Sèche	N	P	K	Ca	Mg	S	Matière Sèche	N	P	K	Ca	Mg	S
STOCKS (kg par ha)														
Aiguilles	3 960	82,3	8,6	43,9	14	4,8	6,3	18 980	236,9	19,1	87,1	91,1	13,9	32
Bois	127 850	346	22,1	152	191	19,4	176	161 200	263	16,7	110	216	29,5	113
Réserves disponibles		13 400	505	265	370	95	471		15 900	540	340	420	130	952
FLUX (kg par ha et par an)														
Immobilisation	3 410	8,6	0,6	3,8	5,0	0,5	4,7	5 855	8,7	0,8	5,2	6,8	1,1	4,1
Apports humides		28,1	0,3	3,1	9,4	1,7	32,2		28,1	0,3	3,1	9,4	1,7	32,2
Pluiolessivats		20,3	1,0	37,8	21	4,7	47,1		51,7	1	27,7	23,4	4,8	70,8
Récrétion		0	0,7	31,2	2,3	1,5	0		0	0,7	22,1	2,8	1,5	0
Apports atmos. totaux		20,3	0,3	6,6	18,7	3,2	47,1		51,7	0,3	5,6	20,6	3,3	70,8
Litière	5 116	65,5	3,4	9,0	24,8	3,4	7,5	4 701	54,3	3,5	7,2	14,2	1,7	6,6
Prélèvement au sol		74,1	4,7	44	32,1	5,4	12,2		70,8	5,6	37,3	26,9	4,7	10,7
Drainage profond		13,6	0,1	3,6	11,8	3,6	64		40,4	0,1	6,9	14	2,7	51
Altération			?	8,5	1,5	0,8	?				8,5	1,5	0,8	?
BILAN ENTRÉES-SORTIES		-1,9	-0,4	7,7	3,4	-0,1	-21,6		2,6	-0,6	2	1,3	0,3	15,7

Bilan = apports atmosphériques + altération - immobilisation - drainage = apports atmosphériques + altération + litière + récrétion - prélèvement - drainage

duite qui est 1,7 fois plus élevée pour l'Épicéa commun que pour les feuillus. Ce résultat signifie que l'efficacité de l'Épicéa dans l'utilisation des éléments pour produire de la biomasse est beaucoup plus forte que celle des feuillus. Compte tenu que le prélèvement de cations est un facteur d'acidification des sols, les feuillus par leurs besoins plus élevés que les résineux en éléments nutritifs (Cole et Rapp, 1981) conduisent à une plus forte acidification par unité de matière sèche produite ; cependant, la plus forte production totale des résineux conduit à une plus forte acidification liée au prélèvement d'éléments au sol sous ces derniers. Une réaction inverse apparaîtra généralement lors de la minéralisation des litières (puits de protons) qui est plus lente sous les résineux si on traite à part la nitrification qui génère des protons (Reuss et Johnson, 1986).

En terme de bilan de protons, le prélèvement correspond à 1 à 2 kg équivalent protons en fonction de la production ;

- l'immobilisation par les peuplements est nettement moins forte que le prélèvement, et sa participation au bilan de protons est plus limitée. En terme de bilan, la différence prélèvement-immobilisation correspond aux restitutions qui consomment des protons lors de la minéralisation. On doit cependant, compte tenu du délai entre ces deux phénomènes, tenir compte des phases d'acidification et d'alcalinisation même si elles se compensent en bilan ;

- les apports au sol sur un même site varient très fortement avec l'essence. En effet, les essences compte tenu de leur indice foliaire, de leur caractère sempervirent ou non, de la forme de leur houppier, constituent des filtres plus ou moins efficaces pour la basse atmosphère. Dans ce site des Ardennes situé sous le vent des pollutions de l'agriculture intensive et sous celui des pollutions industrielles, les peuplements collectent des quantités importantes de composés azotés et soufrés. Les différences entre peuplements sont très importantes pour N (20 kg sous les feuillus et 52 sous les Épicéas) et pour S (47 kg sous les feuillus et 71 sous les Épicéas), et encore substantielles pour les cations incluant H ;

- les restitutions varient avec l'essence. Les feuillus plus exigeants produisent des litières plus riches en N, Ca et Mg et vont ainsi avoir tendance à produire des humus plus doux que les résineux dont les aiguilles sont plus dures que celles des feuillus ; la réaction d'alcalinisation lors de la minéralisation sera plus importante sous les feuillus que sous les résineux ;

- le drainage à la base du sol qui dépend à la fois du bilan de l'eau et de la composition chimique des solutions est très différent dans les deux écosystèmes, en particulier à cause de la dynamique de l'azote, puisque 14 kg de nitrates sont perdus annuellement sous les feuillus contre 40 sous les Épicéas. Le nitrate va servir de vecteur pour la migration des cations. Les plus sensibles seront les cations "basiques" Mg puis Ca, mais leur faible niveau dans ce sol acide conduit à des pertes d'aluminium qui sature très largement le complexe d'échange du sol. Compte

tenu de la nocivité de Al et NO₃ pour l'environnement, l'effet des essences est à prendre en compte dans les aménagements. Ceci sera d'autant plus vrai que l'alimentation des aquifères correspondra à des ruissellements hypodermiques ;

- le bilan entrées-sorties effectué pour les deux peuplements n'est pas fondamentalement différent sauf pour S et Al (non présenté). En effet S s'accumule sous les Épicéas mais se déstocke sous les feuillus.

L'approche expérimentale in situ

Compte tenu de la lourdeur technique des études de cycle biogéochimique, une méthode "plus légère" a été mise au point de façon à avoir une vue plus générale de cet "effet essence".

La méthode consiste à insérer dans les sols des minéraux réactifs (micas trioctaédriques) et à les retirer après des temps de contact plus ou moins longs (Ranger *et al.*, 1986 ; Hatton *et al.*, 1987 ; Ranger *et al.*, 1990 ; Ranger *et al.*, 1991 a et b ; Ranger *et al.*, 1992).

Cette méthode permet en référence aux travaux théoriques de Robert *et al.*, (1979), réalisés sur les mêmes minéraux, d'identifier les mécanismes de fonctionnement des sols et de mettre en évidence le rôle des essences dans ce fonctionnement.

L'évolution des minéraux (ici de la vermiculite) est déterminée par les analyses classiques : analyse totale, CEC et garniture ionique, extractions différentielles de Fe, Si et Al avec contrôle par diffraction des rayons X.

Les sites sont les mêmes que ceux qui ont été utilisés pour les enquêtes de terrain, à savoir des sites où différentes essences ont été introduites sur un même type de sol. Nous ne présenterons ici que les résultats concernant deux sites pour lesquels des essences communes sur deux sols très différents peuvent être comparées. Il s'agit du site i) des Ardennes (forêt de Château-Regnault) où les feuillus sont comparés à l'épicéa sur un Alocrisol développé sur altérite de schistes reviniens et ii) de l'Argonne (forêt de Beaulieu) où les feuillus (hêtre et chêne) sont comparés à l'épicéa sur un Podzosol meuble développé sur altérite de gaize.

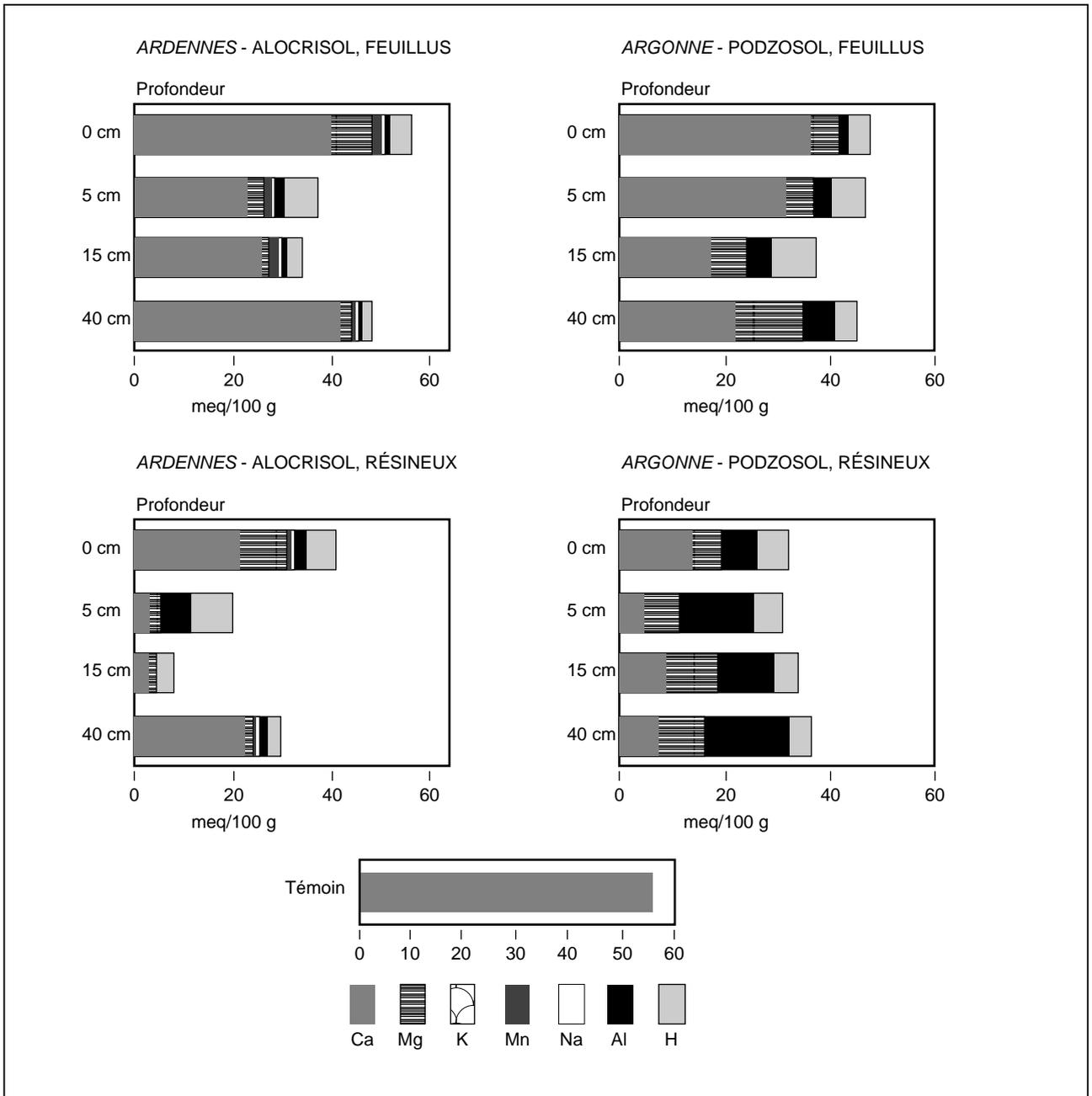
Les principaux résultats sont les suivants (Ranger *et al.*, 1990) :

- 1- Évolution de la CEC et de la garniture ionique de la vermiculite après trois ans dans les sols.

La CEC et la garniture ionique évoluent fortement après contact dans les sols et discriminent fortement les types de sols et les essences (*figure 4*). Globalement dans l'Alocrisol la CEC a tendance à diminuer beaucoup plus fortement que dans le Podzosol meuble avec une variabilité plus forte dans le premier type. La garniture ionique a fortement évolué avec, en particulier, une forte augmentation de Mg dans le Podzosol meuble.

L'effet essence se traduit très nettement dans les deux types de sols avec une baisse plus importante de la CEC sous

Figure 4 - Effet du type de sol et de l'essence sur la CEC et la garniture ionique de la vermiculite après 3 ans de contact dans les sols.
Figure 4 - Effects of soil type and plant on CEC and exchangeable elements of vermiculite after a 3 years contact in the soils.



épicéa que sous les feuillus, liée à la perte de sites échangeables bloqués par un cation ayant perdu son caractère échangeable. Les cations alcalins et alcalino-terreux échangeables diminuent notablement et réciproquement Al échangeable est toujours plus élevé sous les épicéas que sous les feuillus.

2- La spéciation de l'aluminium en phase solide a été réalisée par les méthodes de MacKeague *et al.*, 1971 ; Tamm, 1922 ; Mehra et Jackson, 1960 et Tamura, 1957. Les résultats sont présentés dans la *figure 5*.

Al discrimine fortement l'effet horizon et sol et est, selon toute vraisemblance, le cation responsable du blocage de la CEC dans les horizons organo-minéraux et minéraux. Le rapport Al tricitrate/Al_{KCl} montre que le degré de polymérisation de Al est nettement plus élevé dans l'Alacrisol que dans le Podzosol. Ceci est confirmé par le test CBD (Citrates-Bicarbonate-Dithionite), peu spécifique pour l'extraction de Al, mais qui déstabilise pratiquement tout Al interfoliaire du Podzosol, alors qu'il est peu efficace dans le cas de l'Alacrisol. Le test minéralogique par diffraction X après le traitement au tricitrate montre que sous épicéa la tendance est à la fois à une augmentation de Al déstabilisé par tous les traitements, mais également à une stabilité plus élevée des polymères interfoliaires que dans le cas des feuillus (données non présentées).

Cette approche expérimentale *in situ* permet de caractériser le fonctionnement actuel des sols et l'effet des essences en référence aux travaux de Robert *et al.* (1979).

Le mécanisme d'acidolyse traduit par la désaturation (baisse de S/CEC), la fixation et la polymérisation d'Al interfoliaire (baisse de la CEC), caractérise l'évolution du minéral-test introduit dans l'Alacrisol. Une véritable vermiculite Hydroxy-Al se forme après seulement trois ans de contact dans les sols.

Le mécanisme d'acido-complexolyse se traduisant par un maintien relatif de la valeur de la CEC, par une désaturation souvent plus faible que dans le cas précédent, en particulier dans les horizons supérieurs du sol où ce mécanisme s'exprime le plus, et par une polymérisation beaucoup plus limitée de l'Al interfoliaire, caractérise l'évolution des minéraux ayant séjourné dans le Podzosol.

La fixation d'Al sous les épicéas et sa polymérisation caractérisent le mécanisme d'acidification que cette essence impose au sol, et ceci quel que soit le type de sol sur lequel il est introduit. L'évolution est cependant fonction du type de sol dans lequel l'essence a été introduite. Les observations réalisées dans les Ardennes permettent de penser que les apports atmosphériques et la modification du cycle de N sous les épicéas conduisent à une augmentation de l'acidité minérale du milieu responsable de l'acidolyse observée.

CONCLUSION

La quantification des principaux flux permet de schématiser le fonctionnement du cycle biologique dans les peuplements forestiers, indépendamment de leur âge (en excluant seulement les très jeunes peuplements) :

- l'incorporation annuelle d'éléments est importante,
- le prélèvement au sol est beaucoup plus limité,
- les transferts internes d'éléments des parties âgées vers les organes en croissance est souvent du même ordre de grandeur que celui du prélèvement au sol pour NPK,
- les restitutions par les litières et la mortalité diminuent très nettement les pertes absolues du sol ; le recyclage par la minéralisation des litières est capital car, en plus de l'équilibre du bilan, il autorise réellement la reconstitution du pool assimilable,
- l'immobilisation représente la seule perte définitive du sol (en dehors des pertes par drainage non prises en compte ici mais qui sont en grande partie compensées par les apports atmosphériques).

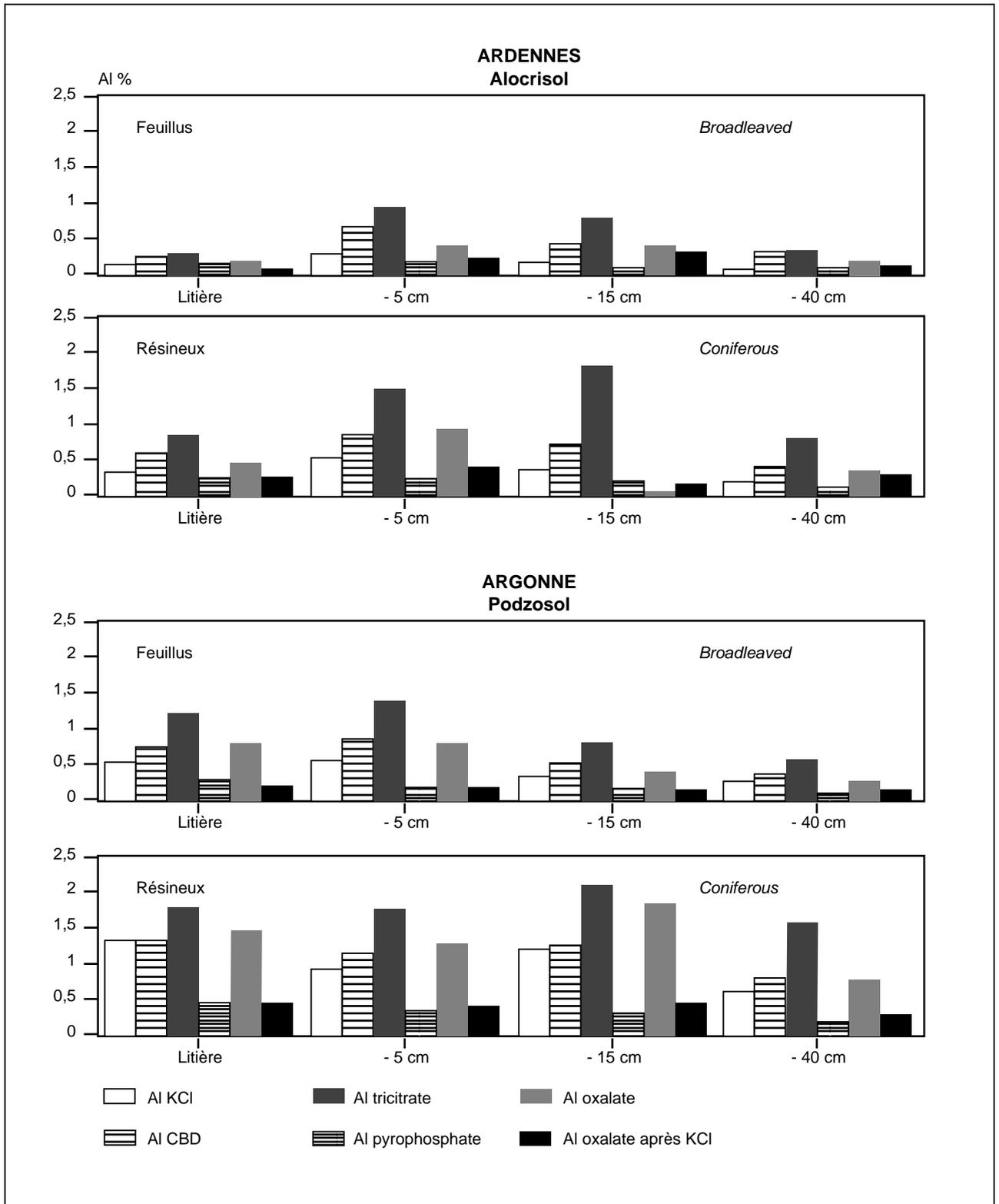
On est bien face à un système très performant qui pour satisfaire des besoins non négligeables des végétaux, "met en œuvre" une stratégie très efficace autorisant une production élevée sur des sols dont la fertilité minérale actuelle est le plus souvent limitée. La frugalité des peuplements forestiers jugée par la seule immobilisation est une réalité, mais elle sous-entend un fonctionnement efficace du cycle biologique qui optimise l'utilisation des éléments nutritifs du sol.

Au plan pédologique, les végétaux ont un rôle considérable dans le fonctionnement du sol même si leur rôle est très généralement moins important que ceux de la roche mère et des conditions du milieu. Ils s'opposent de manière efficace à l'érosion mécanique et chimique par les restitutions importantes de carbone et de cations basiques à la surface du sol (remontées biologiques). Une différentielle importante est liée au type d'essence, principalement attribuable à la capture des apports externes, aux besoins propres et à la qualité des humus. De plus, les modifications produites par les substitutions d'essences conduisent souvent à une minéralisation importante des matières organiques qui ne sont pas à l'équilibre avec la végétation actuelle. Cette minéralisation supplémentaire des matières organiques consomme des protons pour ce qui concerne la minéralisation des cations mais en libère si les nitrates produits ne sont pas consommés. L'effet "sel" conduit alors à un échange H⁺-cations de la CEC et à un appauvrissement du sol en cations alcalins et alcalino-terreux. Ce flux peut durer très longtemps après l'introduction de l'essence ; Mohammed et Ranger, (1994) l'observent encore 85 ans après une plantation d'épicéa sur prairie.

Cela implique que toute décision d'aménagement doit être raisonnée en fonction des contraintes environnementales concernant la ressource non renouvelable qu'est le sol et la

Figure 5 - Spéciation de l'aluminium sur le minéral-test après 3 ans de contact dans les sols.

Figure 5 - Aluminum speciation of the test-mineral after a 3 years contact in the soils.



ressource au caractère plus renouvelable que sont les eaux superficielles. Ces observations quantitatives permettent d'améliorer les modèles de gestion des sols forestiers.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Concepcion Moares-Dominguez pour la traduction espagnole du résumé.

BIBLIOGRAPHIE

- AFES 1992 - Référentiel pédologique. INRA Ed. 222p.
- Bonneau M., 1995 - La fertilisation des forêts dans les climats tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. ENGREF Ed. (sous presse).
- Bonneau M. et Souchier B., 1979 - Pédologie. 2 Constituants et propriétés du sol. Masson Ed. Paris.459p.
- Bonneau M., Dambrine E., Nys C. et Ranger J., 1991 - Apports acides et cycles des cations dans des pessières du Nord-Est. *Sci. du Sol*, 29, 2 : 125-145.
- Bormann F.H. et Likens G.E., 1979 - Patterns and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag Ed. 253p.
- Bouchon J., Nys C. et Ranger J., 1985 - Cubage, biomasse et minéralomasse. Comparaison de trois taillis simples des Ardennes primaires. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 6, 20, 1 : 53-72.
- de Champs J., 1972 - La production des taillis de Châtaignier. *Ann. AFOCEL* : 221-277.
- Cole D.W. et Rapp M., 1981 - Elemental cycling in forest ecosystems. Dans D.E. REICHLÉ Ed. Cambridge University Press, 341-409.
- Colin-Belgrand M., Ranger J., Bouchon J. et d'Argouges S., 1994 - Transferts internes d'éléments nutritifs dans le bois de Châtaignier (*Castanea sativa Miller*) : approche dynamique sur une chronoséquence de peuplements. I : Distribution des éléments minéraux. *Acta Oecologica* 14, 5 : 653-680.
- Dambrine E. et Prevosto B., 1988 - Flux des éléments minéraux dans un écosystème forestier d'altitude soumis à la pollution atmosphérique : relation avec le dépérissement. Rapport Sci Prog DEFORPA CEE Dg XII, Ministère de la Recherche et Ministère de l'Environnement.20p.
- Dambrine E., Le Goaster S. et Ranger J., 1991 - Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II : Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 12, 6 : 791-808.
- Duchaufour Ph., 1965 - Traité de pédologie. Masson Ed. 481p.
- Duvigneaud P., 1985 - le cycle biologique dans l'écosystème forêt ; ENGREF Ed. Nancy 1 vol 150p.
- Hatton A., Ranger J., Robert M., Nys C. et Bonnaud P., 1987 - Weathering of a mica introduced into four acidic forest soils. *J. of Soil Science*, 38 : 179-190.
- Helmisaari H.S., 1992 - Nutrient retranslocation in three *Pinus sylvestris* stands. *For. Ecol. and Manag.* 51 : 347-367.
- Henin S., Feodoroff A., Gras R. et Monnier G. 1960 - Le profil cultural. Principes de physique du sol. Société d'Édition des Ingénieurs Agricoles. Paris.320p.
- Jenny H., Gessel S.P. et Bingham F.T., 1949 - Comparative studies of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci*, 2 : 419-432.
- Jorgensen J.R., Wells C.G. et Metz L.J., 1975 - The nutrient cycle : key to continuous forest production. *Journal of forestry*. 73 : 400-403.
- Mc Keague J.A., Bridon J.E. et Miles N.M., 1971 - Differentiation of formes of extractable Iron and Aluminium in soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc. Vol.* 35, p. 33-38.
- Leaf A. (Ed), 1979 - Proceedings, Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. August 13-16 ; Syracuse NY ; State University of New York, College of Environmental Science and Forestry : 49-61.
- Mehra O.P. et Jackson M.L. 1960 - Iron oxyde removal from soils and clays by a dithionite-citrate system with sodium bicarbonate. *Clays and Clay minerals* 7 th Conf. pp. 317-327, Pergamon Press N.Y.
- Miller H.G., 1981 - Nutrient cycle in forest plantations, their changes with age and the consequences for fertilizer practice. In : Proc. Austr. For. Nutr. Worokshop : "Productivity in perpetuity".187-200.
- Mohammed A. D. et Ranger J., 1994 - The biogeochemical cycle in a healthy and highly productive Norway spruce (*Picea abies*) ecosystem in the Vosges (France). *Can. J. of For. Res.* 24 : 839-849.
- Nys C., 1987 - Fonctionnement du sol et d'un écosystème forestier : étude des modifications dues à la substitution d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies Karst.*) à une forêt feuillue mélangée des Ardennes. Thèse d'Etat Nancy I. : 207 p.
- Nys C. et Ranger J., 1985 - Influence de l'espèce sur le fonctionnement de l'écosystème forestier : le cas de la substitution d'une essence résineuse à une essence feuillue. *Science du Sol*, 4 : 203-216.
- Nys C., Ranger D. et Ranger J., 1983 - Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux des Ardennes primaires françaises. III : Minéralomasse et cycle biologique. *Ann. Sci. For.*, 40, 1 : 41-66.
- Ranger J., 1981 - Etude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de Pin laricio de Corse dont l'un a été fertilisé à la plantation. *Ann. Sci. For.*, 38, 1 : 127-158.
- Ranger J. et Bonneau M., 1984 - Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. Le cycle biologique en forêt. *Rev. For. Fr.*, XXXVI, 2 : 93-112.
- Ranger J. et Nys C., 1986 - Etude des éléments minéraux dans un taillis des Ardennes (Nord de la France) : bilan pour une rotation complète. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 7, 21, 3 : 287-305.
- Ranger J. et Nys C., 1994 - The effect of spruce (*Picea abies Karst.*) on soil development : an analytical and experimental approach. *European Journal of Soil Science* 45 : 193-204.
- Ranger J. et Colin-Belgrand M., 1995 - Biomineral dynamics of a forest ecosystem : quantifying rotations of chestnut tree (*Castanea sativa Mill.*) coppice stand. (*For. Ecol. Manag.*, sous presse).
- Ranger J., Nys C. et Robert M., 1992 - Intérêt de l'implantation de minéraux-test dans les sols pour caractériser le fonctionnement actuel des sols. *Science du Sol*, 30, 4 : 193-214.
- Ranger J., Robert M., Berthelin J. et Nys C., 1986 - Utilisation de la méthode des minéraux test pour la connaissance du fonctionnement des sols forestiers. *Science du sol*, 2 : 183-199.
- Ranger J., Robert M., Bonnaud P. et Nys C., 1990 - Les minéraux-tests : une approche expérimentale *in situ* de l'altération biologique et du fonctionnement des écosystèmes forestiers. Effet des types de sols et des essences feuillues et résineuses. *Ann. Sci. For.*, 47 : 529-550.
- Ranger J., Robert M., Nys C. et Blet-Charaudeau C., 1991b - An *in situ* experimental study of forest soils functioning using the mineral bag technique. In : Developments in Geochemistry 6. Diversity of Environmental Biogeochemistry." J. Berthelin Ed. Elsevier : 520-536.
- Ranger J., Felix C., Bouchon J., Nys C. et Ravart M., 1990 - Dynamique d'incorporation du carbone et des éléments nutritifs dans un taillis simple de châtaignier. (*Castanea sativa Miller.*). *Ann. Sci. For.*, 47 : 413-433.
- Ranger J., Dambrine E., Robert M., Righi D. et Felix C., 1991a - Study of current soil-forming processes using bags of vermiculite and resins placed

- within soil horizons. *Geoderma*, 48 : 335-350.
- Ranger J., Marques R., Colin-Belgrand M., Flammang N. et Gelhaye D., 1994 - The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management* (sous presse).
- Ranger J., Cuirin G., Bouchon J., Colin-Belgrand M., Gelhaye D. et Mohammed A. D., 1992 - Biomasse et minéralomasse d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst.) de forte production dans les Vosges (France). *Ann. Sci. For.*, 49 : 651-668.
- Reuss J. O et Johnson D.W., 1986 - Acid deposition and the acidification of soils and waters. *Ecological studies*. Vol 59, 119p.
- Robert M., Razzaghe-Karimi M., Vicente MA. et Veneau G., 1979 - Rôle des facteurs biochimiques dans l'altération des minéraux silicatés. *Sci. Sol.* 2, 3 : 153-174.
- Steinberg M. 1967 - Contribution à l'étude des formations continentales du Poitou (sidérolithique des auteurs). Thèse Univ. Orsay. 350p.
- Switzer G.L. et Nelson L.E., 1972 - Nutrient accumulation and cycling in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations ecosystems : the first twenty years. *Soil Sci. Am ; Proc.*, 36. 143-147.
- Tamm O., 1922 - Um best ämning ow de oorganiska Komponenterna i markens gelcomplex. *Medd. Statens Skogsförsökanst* 19 : 385-404.
- Tamura T., 1957 - Identification of the 14 Å clay mineral component. *Am. Mineralogist* Vol 42 : 107-110.
- Ulrich B., 1973 - Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. C.R. Congrès PARIS 1973 IUFRO. FAO. p. 23-34.
- Ulrich B. et Pankrath J., (eds) 1983 - Effects of accumulation of air-pollutants in forest ecosystems. *Proceedings of a workshop held at Göttingen.*