UNIVERSITÉ DE LORRAINE

AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

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

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

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
Mme	F. FORGEARD Maître de Conférences à l'Université de Rennes I	Examinateur
MM.	M. JAUZEIN Professeur à l'Université de Nancy I	Examinateur
	F. MACIAS Professeur à l'Université de Santiago de Compostela	Rapporteur
	J. RANGER Directeur des Recherches à l'INRA, Nancy	Examinateur

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 osculter 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 Jorgeard et à Messieurs Jacques Berthelin, Bruno Delvaux, Jelipe 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 Cocaud ; 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 Jaret ; Jörg Jichter ; Louisette Gelhaye; José Genon ; Frédéric Gérard ; Gérald Goeltl ; Christian Hossann ; Daniel Humbert ; Isabelle James ; Marie Knipper ; Yves Lefèvre ; Jacqueline Marchand ; Rénato 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 Jarque 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 footbalistiques ; 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).

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

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 pluridiciplinaire 3
      1.4.2. Une étude in situ 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 cultural 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. (accepté à *Geoderma*)

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

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

Article IV - Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J.
EFFECTS OF TREE SPECIES SUBSTITUTION ON VEGETATION, ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND SEED BANK IN TEMPERATE FORESTS. (soumis à *Journal of Applied Ecology*)

Article V - Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., Rapp, M.
RELATIONSHIPS BETWEEN FOREST TREE SPECIES, STAND PRODUCTION AND STAND NUTRIENT AMOUNT. (accepté à *Annals of Forest Sciences*)

S.C.D. - U.H.P.
NANCY 1
SCIENCES
BIBLIOTHÈQUE

Première Partie

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

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 pluviolessivats sous quelques essences
Tableau 2.2 - pH des pluviolessivats 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 décrirons 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 19ième siècle (Cinotti, 1996). Confrontés à un risque croissant de pénurie de bois, certains pays européens ont progressivement tenter 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.

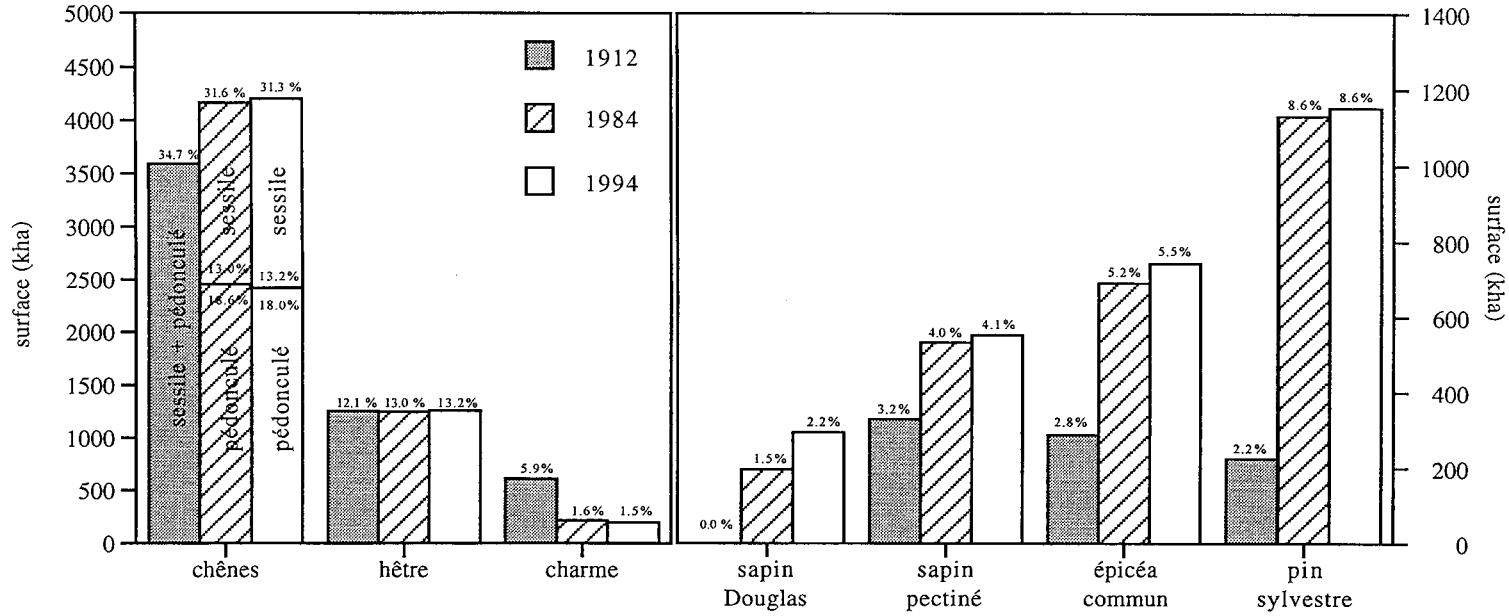
Les changements anthropiques de la composition arborée de la forêt ont probablement commencé bien avant le 19ième siècle. Toutefois, pour la période précédant les premières statistiques forestières (1878, Matthieu et 1912, Daubrée), il est tout juste possible de formuler des hypothèses à partir d'informations très fragmentaires[1] (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[2] (Rousseau, 1990), il apparaît tout de même que, entre cette date et la statistique de Daubrée (1912), la

[1] A partir de textes anciens, d'arbres conservés dans des tourbières, de lieux-dits.
[2] 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.

superficie forestière des essences résineuses soit passée de 24 % à 27 % de la superficie forestière totale[3]. 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[4] : 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[5]. 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

---

[3] Chiffres concernant les forêts soumises au régime forestier en France moins l'Alsace et la Moselle.

[4] 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.

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

la forêt. L'un de ces problèmes cruciaux pour la pérennité des écosystèmes 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 pluridiciplinaire

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[6] 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 entrainent 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).

- 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).

---

[6] 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).

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

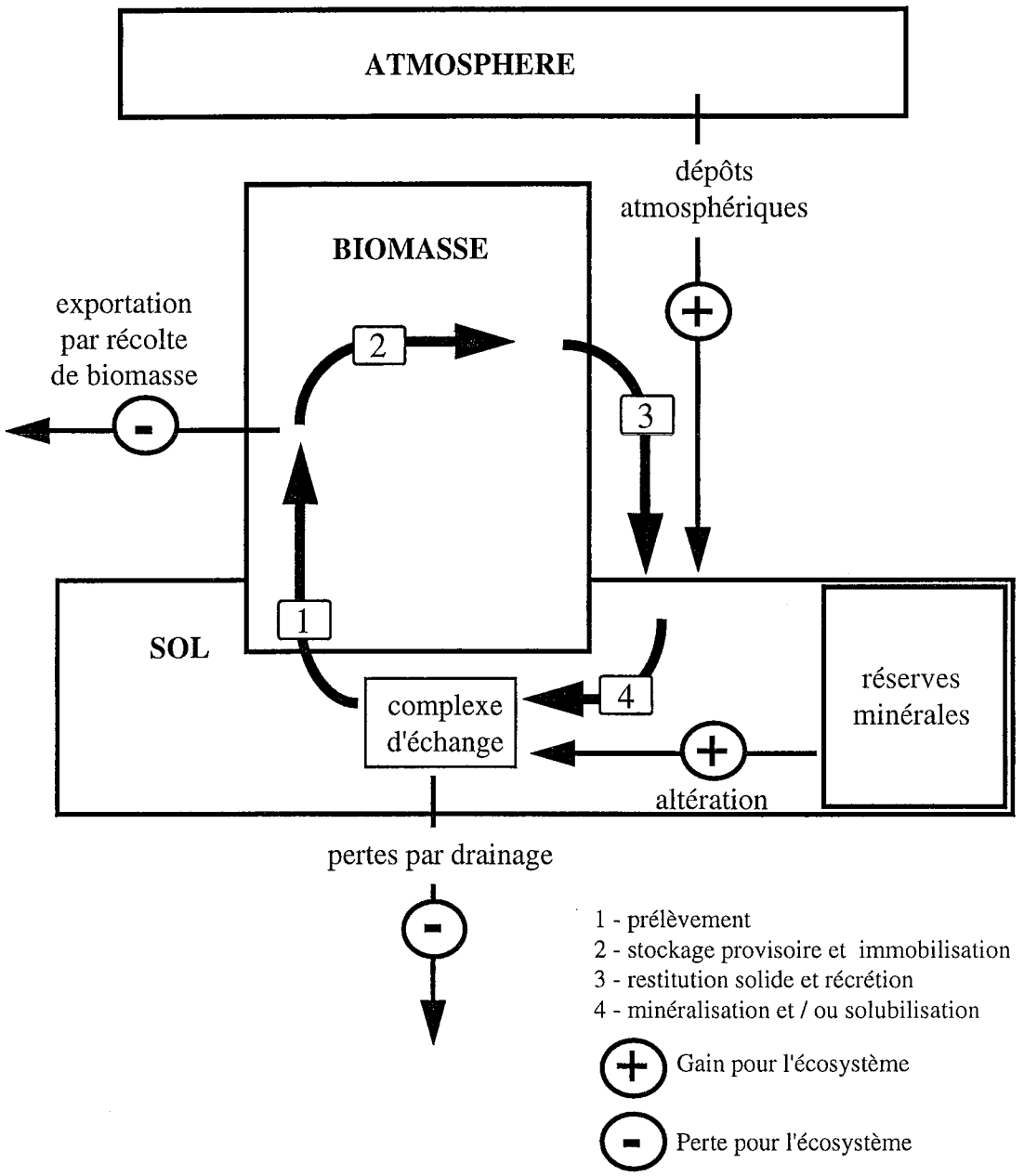
Il est clair que deux sols quelconques, même occupés par la même essence, ont peu de chance d'avoir les mêmes caractéristiques physico-chimiques et biologiques. En effet, les caractéristiques géologiques, topographiques et climatiques de la région définissent une part importante des caractéristiques 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.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

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



2. SYNTHESE 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_X sont produits par le trafic automobile et du SO_2 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[7] 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).

---

[7] 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 pluviolessivats sous quelques essences*
(les valeurs d'une même ligne concernent des peuplements placés dans les mêmes conditions)

Références	concentrations des pluviolessivats en SO_4 (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 *et al.*, 1998a	.	.	+ 271 %	.	.	.	+ 179 %	.
Fichter *et al.*, 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 %	.	.	.
moyenne	**.**	**+ 215 %**	**+ 282 %**	**.**	**+ 60 %**	**+ 59 %**	**+ 117 %**	**+ 149 %**
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 mensiezii*
Hêtre = *Fagus sylvatica*
Chêne s. = *Quercus petraea*
Chêne p. = *Quercus robur*
Bouleau = *Betula pendula*

Tableau 2.2 - *pH des pluviolessivats sous quelques essences*

Références	pH des pluviolessivats							
	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 *et al.*, 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[8] (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)[9]. 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 pluviolessivats sous les essences résineuses sont généralement plus acides que ceux sous les essences feuillues (tableau 2.2)[10]. 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 pluviolessivats.

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.

---

[8] A âge et fertilité de sol équivalents.

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

[10] 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^{-1}.an^{-1}			
Lelong *et al.*, 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
					Bouleau	30	5.1	3.9	9.9	2.1
Bergkvist et Folkeson, 1995	(0 - 50)	Nythem (Suède)	moraine sableuse	podzol haplique	Epicéa	55	22.9	64.1	10.6	9.1
					Hêtre	90	6.6	15.3	3.9	1.9
					Bouleau	40	1.8	6.8	3.0	1.1
Fichter *et al.*, 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_2O	Na_2O	CaO	MgO	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	MnO
						(en % de perte par rapport à l'horizon de référence)							
Sohet *et al.*, 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[11] 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[12].

---

[11] Les podzols sont des sols qui se caractérisent par la présence d'un horizon A_2 quartzeux 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_2, ce qui donne à cet horizon sa couleur claire.

[12] 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.)

classification[#] (selon Kostler *et al.*, 1968)	**types de racines**	**essences** (*)
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
					($kg.ha^{-1}.an^{-1}$)			
Lelong *et al.*, 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 Folkeson, 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 Folkeson, 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 *et al.*, 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 ± erreur standard) : Epicéa (23 ± 1 % ; n = 35), Douglas (20 ± 2 % ; n = 18), Pin (25 ± 2 % ; n = 36), Sapin (11 % ; n = 1), Hêtre (15 ± 1 % ; n = 14), Chênes sessile et pédonculé (20 ± 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[13] (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[14] sur substrat pauvre[15], plus les cours d'eau sont acides et alumineux[16] (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).

---

[13] Texture ; densité ; compacité ; obstacle physique ; hydromorphie ; anoxie (Drexhage, com. pers.).

[14] Ici : *Picea abies*, *Picea sitchensis*, *Pinus sylvestris* et *Pinus contorta*.

[15] Ici : sables, grès quartzeux et granites riches en quartz.

[16] 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 ($t.ha^{-1}.an^{-1}$)							
	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	.	.	.	.	2.7	.	.	.
(inconnu) c	.	.	.	.	.	4.6	.	.
Jaro, 1958 c	.	.	.	.	3.7	.	.	.
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^{-1}.an^{-1})							
	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	.	.	.	.
moyenne	**3.4**	**3.9**	**3.9**	**3.4**	**3.5**	**3.7**	**4.0**	**1.9**
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 g / 100 g	P g / 100 g	K g / 100 g	Ca g / 100 g	Mg g / 100 g	Mn 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 g / 100 g	P g / 100 g	K g / 100 g	Ca g / 100 g	Mg g / 100 g	Mn 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 ($t.ha^{-1}$)							
	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 ardus 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 Folkeson, 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 (Denayer de Smet et Duvigneaud, 1972 ; Cole et Rapp, 1980). La compilation de nombreuses données de la littérature montre que, en moyenne[17], les retombées solides annuelles sont relativement indépendantes de l'essence et se situent entre environ 3.5 et 4.0 $t.ha^{-1}.an^{-1}$ (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[18], 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.*,

---

[17] En climat tempéré à tempéré-froid.

[18] 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 intéraction 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, Gärdenäs (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 Folkeson, 1995	.	29	.	.	25	.	.	8
Bergkvist et Folkeson, 1995	.	37	.	.	27	.	.	14
Bodeux, 1954 a	.	.	25	.	.	19	.	.
Brechtel, 1969 a	34	40	.	.	26	.	.	.
Bultot et al., 1972	.	21	.	.	14	.	.	.
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	.	.	.
Pontailler et al., 1988 a	.	.	.	.	18	28	.	.
Skeffington, 1983	.	.	62	.	.	.	24	26
Ulrich et al., 1998	37	40	36	.	25	28	22	.
moyenne	**36**	**37**	**39**	**41**	**24**	**25**	**24**	**17**
erreur standard	2	3	6	5	2	3	2	4
n	2	13	6	4	19	3	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[19]

La compilation de données de la littérature montre que l'interception des précipitations dépend fortement de l'espèce considérée[20] (tableau 2.10). Sachant que le taux d'interception est indépendant de l'âge du peuplement[21] (Aussenac et Boulangeat, 1980), il est possible de calculer le taux d'interception caractéristique de chaque essence[22]. 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 pluviolessivat / 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 ; Cienciala *et al.*, 1997). Cela tient au fait que de nombreux facteurs autres que spécifiques conditionnent l'intensité de l'ETR[23], 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

---

[19] Voir ONF (1999) pour une revue bibliographique sur les flux hydriques en forêt.

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

[21] Excepté dans les stades les plus juvéniles.

[22] 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).

[23] 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[24] (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[25] 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.

---

[24] Notamment au printemps et en automne lorsque la température n'est pas très basse.
[25] 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[26], 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[27]. 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 du 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 ;

---

[26] Plantation d'essences différentes sur un sol artificiel constitué d'un matériau initialement homogène.

[27] Par rapport à *Quercus rubra*, *Pinus strobus* et *Pinus resinosa* (Challinor, 1968) et à *Fagus sylvatica* (Nilhgard, 1971).

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

Références	densité de vers-de-terre (g / m2)							
	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	pH (eau)							
	(cm)	Sapin	Epicéa	Pin	Douglas	Hêtre	Chêne s.	Chêne p.	Bouleau
Alriksson et Eriksson, 1998	0 - 2	.	4.6	5.0	.	.	.	.	4.8
Bergkvist et Folkeson, 1995	0 - 5	.	3.8	.	.	4.0	.	.	4.3
Bergkvist et Folkeson, 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 $CaCl_2$.

- 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 :

Fagus sylvatica - *Picea abies* : 0.37 ± 0.06 (n = 16)
Betula pendula - *Picea abies* : 0.43 ± 0.12 (n = 3)
Quercus petraea - *Picea abies* : 0.50 ± 0.15 (n = 3)
Quercus robur - *Picea abies* : 0.80 ± 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	.
moyenne	**.**	**4.8**	**4.6**	**4.2**	**5.8**	**5.3**	**4.8**	**5.4**
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 $CaCl_2$.

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

Pinus sylvestris - *Picea abies* : 0.13 ± 0.09 (n = 4)

Quercus robur - *Fagus sylvatica* : 0.13 ± 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 pluviolessivats 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[28]. 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 trois 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.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

[28] Minéralisation (Epicéa : 1.0 ; Hêtre : 0.1) ; Prélèvement (Epicéa : 4.3 ; Hêtre : 1.3) en $kg.ha^{-1}.an^{-1}$.

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

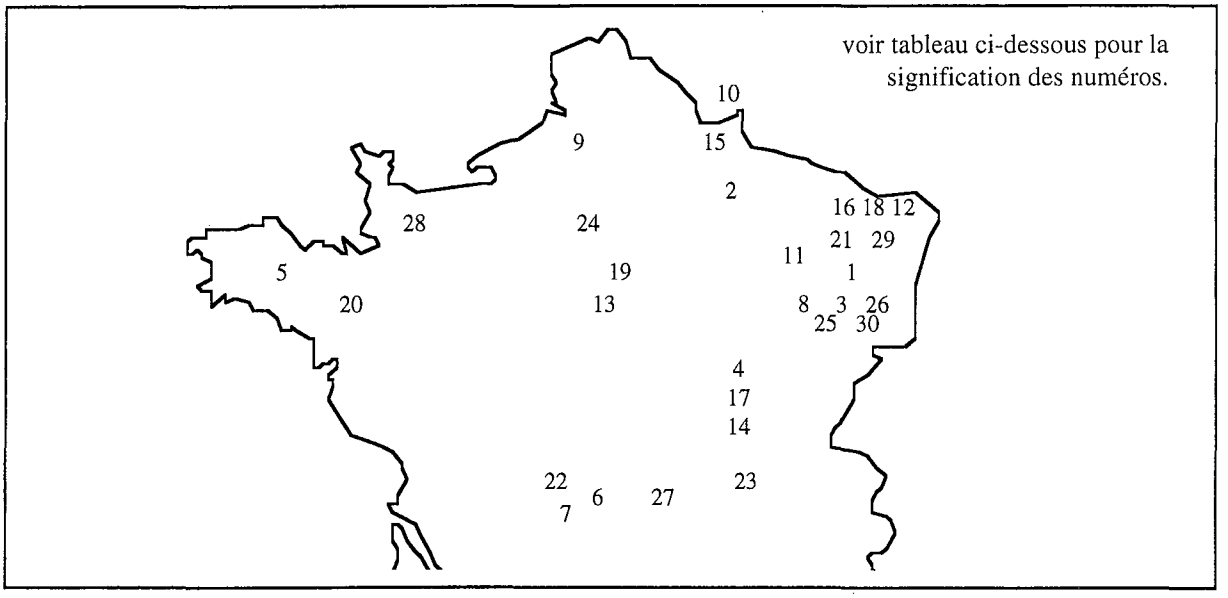


Tableau 3.1 - *Caractéristiques géologiques et climatiques des sites d'étude*

	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	Moutherhouse	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[29] 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[30].

[29] Les sites ont été sélectionnés à la suite d'une enquête auprès de propriétaires publics et privés.
[30] 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	Soulles	*	.	*	.	*	.	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 µm) ; limons fins (2 - 20 µm) ; limons grossiers (20 - 50 µm) ; sables fins (50 - 200 µm) ; sables grossiers (200 - 2000 µm).
- 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[31] (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 $cmol_c.kg^{-1}$). Le taux de saturation est défini comme le rapport (Na + K + Ca + Mg) / 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'Epicéa, 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, Moutherhouse, Remiremont, Rosheim, Sparsbach, Thann.

[31] 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_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	MnO	MgO	CaO	Na_2O	K_2O	TiO_2	P_2O_5
plagioclase	55.02	28.00	0.09	0.02	0.01	10.69	4.95	0.47	0.01	0.26
(> 99.9 %)	0.08	0.06	0.01	0.01	0.00	0.04	0.03	0.04	0.00	0.01
ilmenite	4.96	2.46	42.04	0.51	1.22	0.94	0.52	0.29	44.39	0.03
(< 0.01 %)	2.04	1.20	1.89	0.04	0.08	0.34	0.24	0.27	1.93	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[32] 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)[33] est la suivante : $Si_{2.49}\ Al_{1.49}\ K_{0.02}\ Ca_{0.52}\ Na_{0.45}\ O_8$.

Le minéral a été réduit par broyages successifs à la taille de 100-200 µm. 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[34]. Un gramme de quartz pur (250-400µm) 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'hyphes 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[35]. La surface spécifique du témoin est de 0.11 $m^2.g^{-1}$. Quelques échantillons ont été observés au Microscope Electronique à Balayage[36].

---

[32] feldspath fourni par la Compagnie Générale de Madagascar, Paris.
[33] Camebax de type MBX avec WDXRA.
[34] NYTREL TI polyamide, 10 cm x 5 cm, porosité = 20 µm.
[35] Gemini 2360.
[36] Hitachi S 2500 LB équipé d'un système à dispersion d'énergie Kevex Delta.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES

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 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) 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 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 ($2.5 < pH < 5.8$), 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 $cmol_c.kg^{-1}$. 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 $cmol_c.kg^{-1}$. Elle est d'environ 130 $cmol_c.kg^{-1}$ 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 (K^+ et NH_4^+) ne pouvaient échanger que 75 $cmol_c.kg^{-1}$, alors que les cations hydratés (Na^+ et Ba^{2+}) échangent 105 $cmol_c.kg^{-1}$. L'auteur considère que environ 30 $cmol_c.kg^{-1}$ 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 $cmol_c.kg^{-1}$) et les sites uniquement accessibles aux cations hydratés (30 $cmol_c.kg^{-1}$).

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 $0.97 \geq r \geq 0.83$)[37] :

pour les cations monovalents (Na) : Sr / K = 1.1[38]

pour les cations divalents (Ca ; Mg ; Mn) : Sr / K = 2.0 à 2.9

pour les cations trivalents (Al) : Sr / K = 3.8

[37] r = coefficient de corrélation.

[38] 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[39] 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.

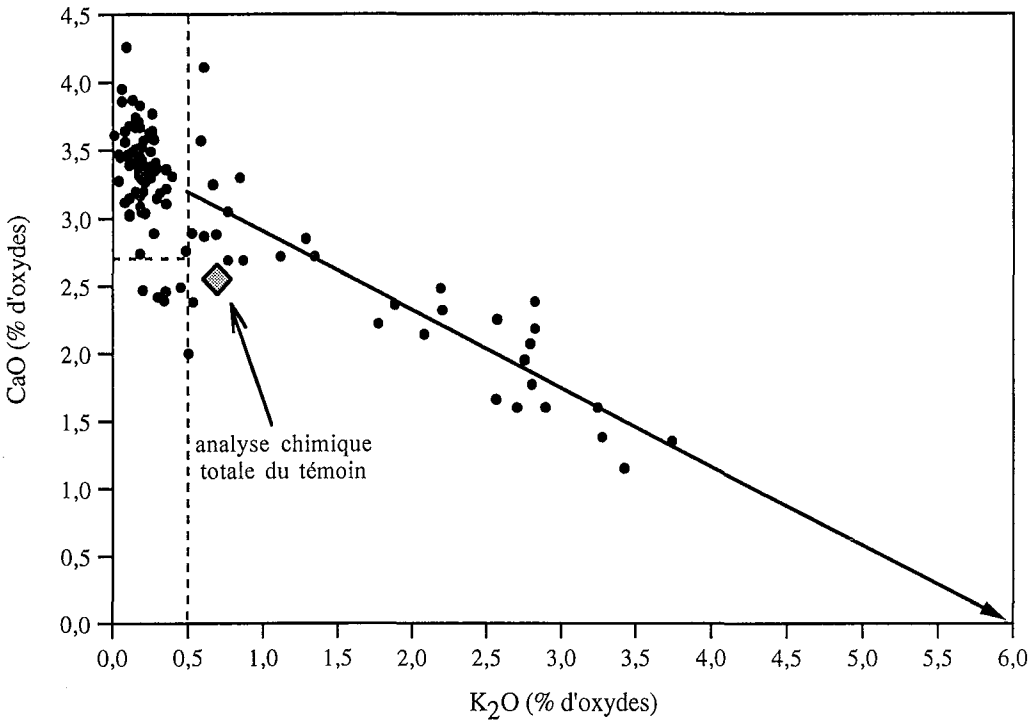
composition minéralogique de VP.

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 $_c$ kg^{-1} au lieu de 110 cmol $_c$ kg^{-1} 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

[39] 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 $CaCl_2$

VP à l'état initial. Les premières analyses concernant VP avaient montré que celle-ci contient des feuillets de chlorites interstratifiés[40] (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_2O). 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_2O (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[41]. 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 trois phases : des feuillets de vermiculites, des feuillets micacés et des feuillets

[40] Présence d'un crochet endothermique à 600°C en ATD.
[41] Dans la seconde population : 8 x [1 - (6 / 10)] = 3,2.

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 structurelle 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 Na^+ (NaCl 1 N à 40°C pendant 5 jours ; voir Bonnaud, 1990b pour plus de détails) et réduit par broyages succesifs à la taille de 200-400 µm. 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.

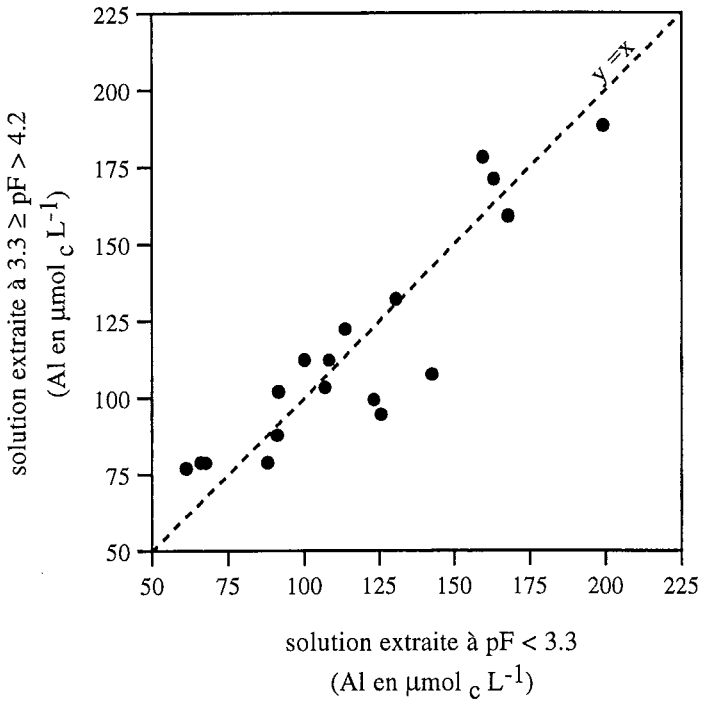
Deux lots de sachets ont été insérés horizontalement dans les sols à partir d'un front de fosse. Les profondeurs d'insertion sont 0 cm, 5 cm, 15 cm et 40 cm. Un lot de sachets a été récupéré après une année d'incubation dans les sols. Un second lot a été récupéré après trois années d'incubation. Les vermiculites et les quartz sont séparés par tri magnétique[42]. Na^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Mn^{2+}, Fe^{2+} et Al^{3+} ont été extraits par $SrCl_2$ pour VP et par KCl pour VSO. K^+ a été extrait par $SrCl_2$ pour VP et par NH_4Cl pour VSO. H^+ a été extrait par 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 (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[43]. 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 $cmol_c.kg^{-1}$). Le taux de saturation est défini comme le rapport (K + Ca + Mg) / CEC.

---

[42] AA electric vibrator, Aylesbury Automation Ltd, UK.
[43] ICP JY38+, Jobin-Yvon.

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



corrélation entre les pF 3.3 et 4.2

élément	r
Ca	0.99
Mn	0.99
S	0.98
NO3	0.97
K	0.96
Na	0.96
NH4	0.94
Fe	0.93
H	0.92
Mg	0.92
Al	0.86
P	0.85
Cl	0.60

n = 19 répartis sur 6 sites

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 pluviolessivats 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 $3.3 \leq pF \leq 4.2$ (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[44]. N-NH_4^+, N-NO_3^-, S-SO_4^{2-} et Cl^- ont été mesurés par colorimétrie[45]. La balance ionique est définie comme : balance ionique = [($\sum$ charges positives - $\sum$ charges négatives) / ($\sum$ charges positives + $\sum$ charges négatives)]. Du fait de l'acidité des sols, la charge de Al a

[44] ICP JY180 Ultrace, Jovin-Yvon.
[45] TRAACS-2000, Bran-Luebbe.

été considérée comme trivalente. Le carbone organique total (noté C) a été mesuré[46]. 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[47].

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[48]. L'âge du peuplement a été estimé par carottage à coeur au pied d'un arbre[49]. 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[50] (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 (Io). Pour chaque mesure sous couvert, on calcule la transmittance comme étant le ratio I / Io.

3.7.2. Etude de la végétation au sol

Dans chaque peuplement de chaque site, une placette carrée de 400 m^2 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 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

---

[46] TOC-5050, Shimadzu.
[47] Haye : station de Nancy ; Remiremont : postes du Val-d'Ajol et de Remiremont.
[48] Relascope de Bitterlisch.
[49] Tarière de Pressler.
[50] TLS-970 : Delta-T devices Ltd.

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 ($H' = -\Sigma(pi)(\ln pi)$ avec pi = abondance de l'espèce / somme des abondances de toutes les espèces[51]) et l'équitabilité ($H'/H'max$; $Hmax = \ln(n)$ 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^2 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[52] 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.
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

[51] Les coefficients d'abondance-dominance (+ à 5) ont été indexés de 1 à 6 pour le calcul des pi.
[52] 100 g de CH_3Br 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
	Douglas	.	3.90
valeurs originales	Epicéa	.	3.82
	Chêne	.	4.13
	S (Douglas - Epicéa)	3.90 - 3.82	+ 0.08
valeurs relatives S	S (Douglas - Chêne)	3.90 - 4.13	- 0.23
(soustraction)	S (Epicéa - Chêne)	3.82 - 4.13	- 0.31
	D (Douglas / Epicéa)	(3.90 / 3.82) -1	+ 0.02
valeurs relatives D	D (Douglas / Chêne)	(3.90 / 4.13) -1	- 0.06
(division)	D (Epicéa / Chêne)	(3.82 / 4.13) -1	- 0.08

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[53] ; corrélation). Le niveau de signification des tests est noté de la façon suivante : [*** : $p \leq 0.001$] ; [** : $p \leq 0.01$] ; [* : $p \leq 0.05$] ; [(*) : $p \leq 0.1$] ; [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[54].

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

---

[53] En mesures répétées pour les séries temporelles.

[54] $f(x) = 1/x$ tend vers $+\infty$ 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 particulièrements 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[55]). 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)

[55] 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 similiaire. 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

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

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_{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[56]. 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'Epicea a des valeurs supérieures à celles des peuplements feuillus de l'ordre de 115 %. A titre

[56] 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 ($0.05 < p \leq 0.1$). 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[57], la capacité des essences à favoriser la complexation de Al jusqu'à 40 cm de profondeur est la suivante :

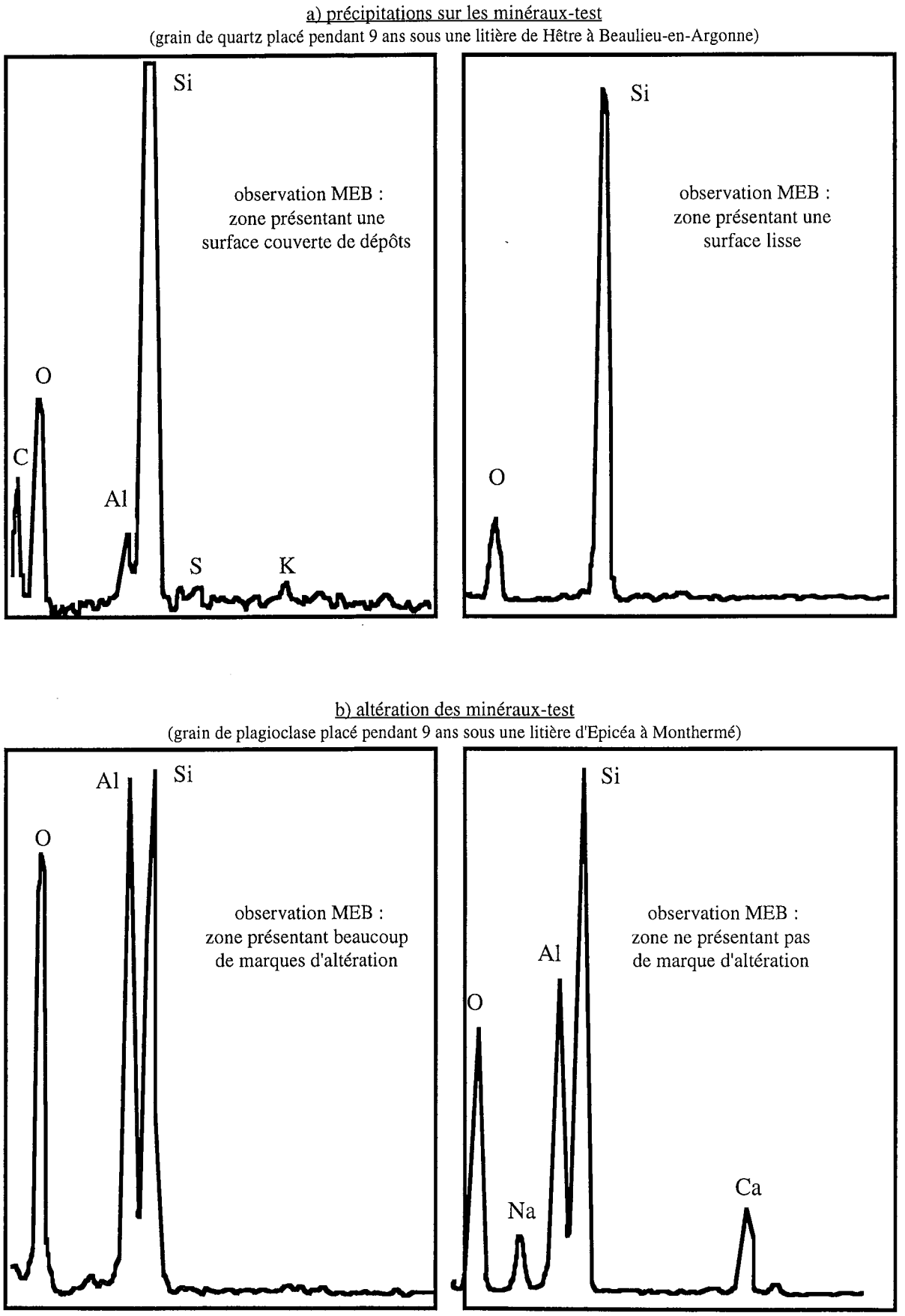
Epicéa > Douglas ≥ Hêtre (tableau 4.2).

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 ($p = 0.12$)

[57] 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*



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[58] (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

[58] 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*

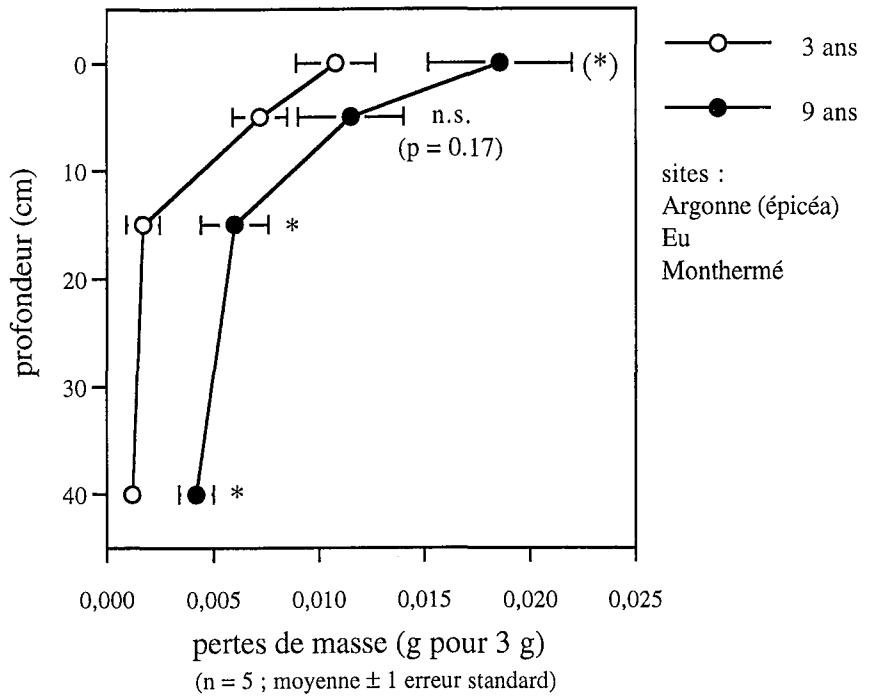


Figure 4.3 - *Effet de la durée d'incubation sur les taux de dissolution des plagioclases-test*

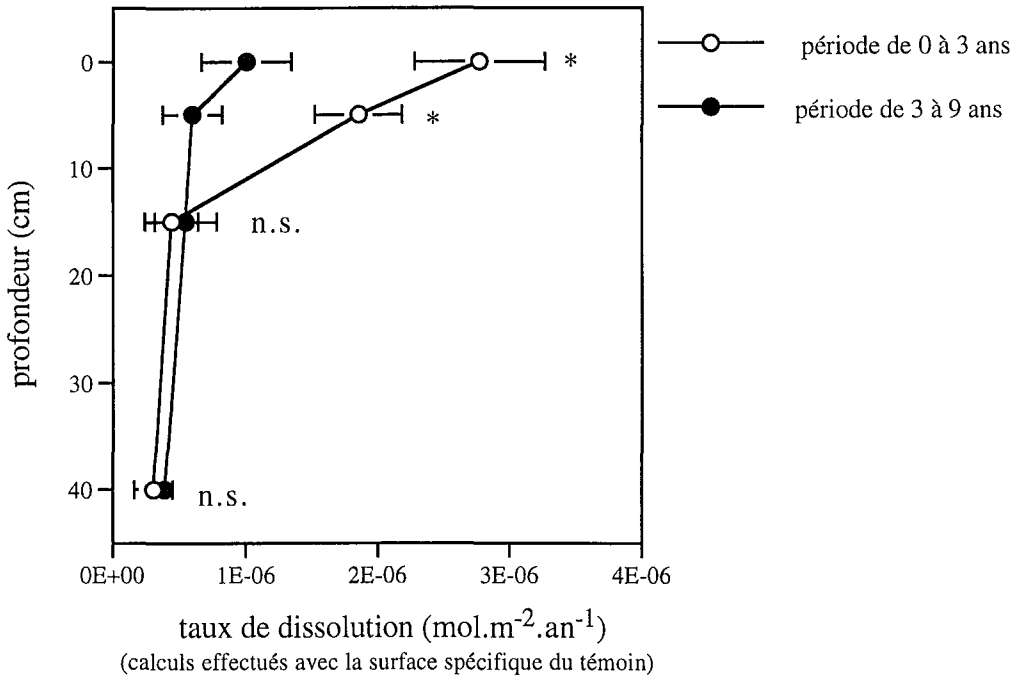


Tableau 4.4 - *Effet des essences sur les plagioclases-test*

site	essence	profondeur (cm)	perte de masse (g pour 3 g)	surface spécifique (m2.g-1)
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	+ 107 %
Couturas	0.039	0.042	- 7 %
Eu	0.115	0.060	+ 92 %
Lamotte-Beuvron	0.082	0.060	+ 37 %
Monthermé	0.155	0.118	+ 31 %

: 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 % ($p \leq 0.05$). 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 %[59] ($p \leq 0.05$), 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).

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

[59] n = 3 ; Beaulieu-en-Argonne, Eu, Monthermé.

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

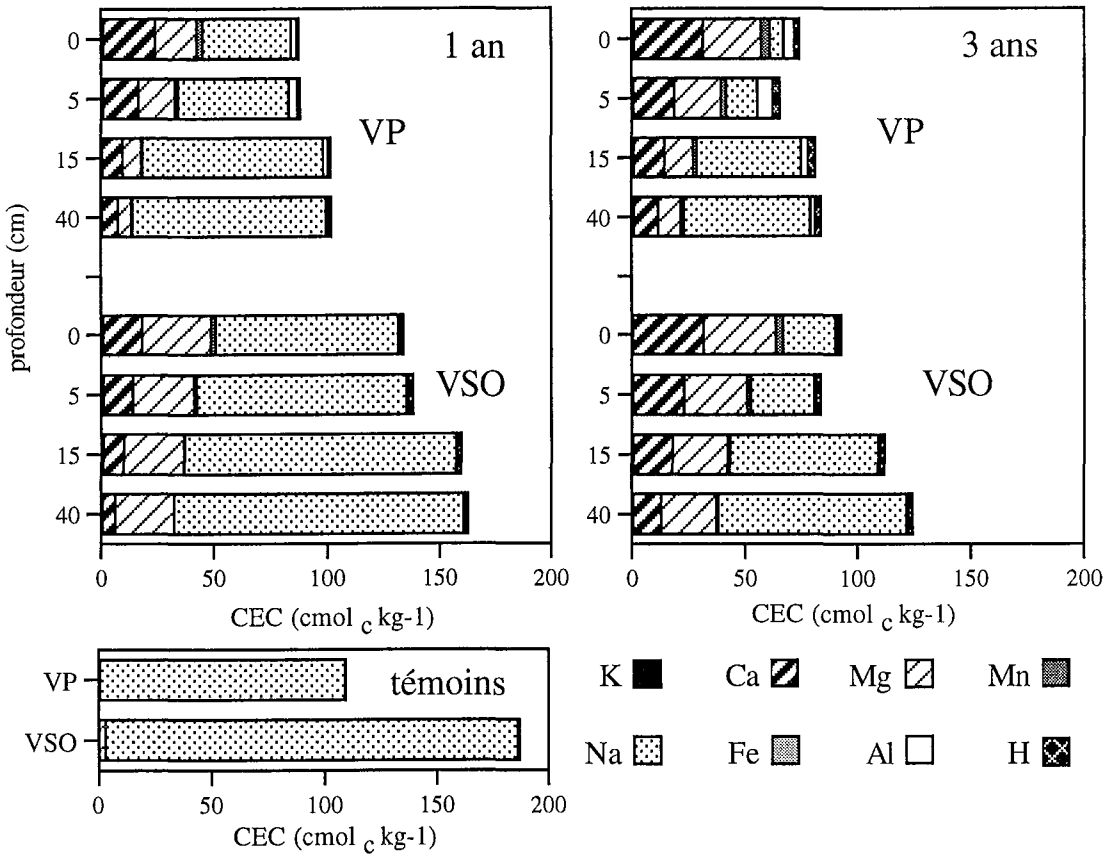
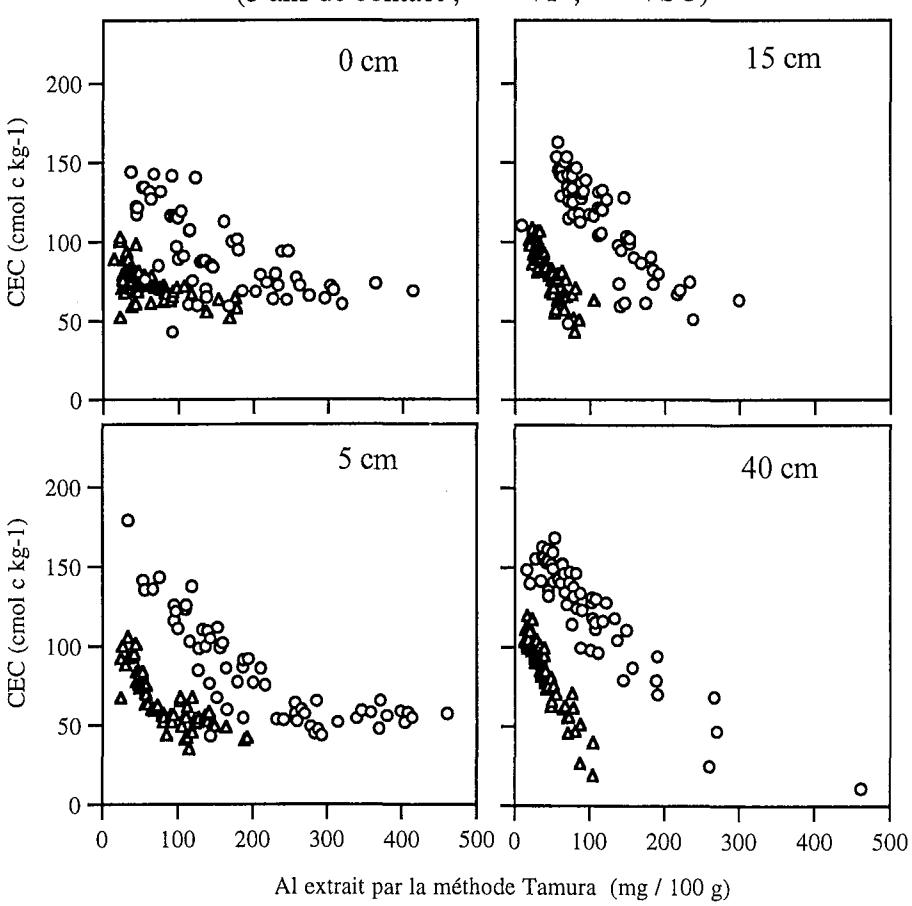


Figure 4.5 - *Relation entre la teneur en Al hydroxylé et la CEC des minéraux-test*
(3 ans de contact ; ▲ = VP ; ○ = VSO)



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[60] ont montré que la teneur en Na de l'extrémité des feuillets était inférieure à celle du milieu des feuillets (respectivement 0.8 ± 0.2 et 2.4 ± 0.5 % d'oxydes ; $n = 12$; $p \leq 0.05$), ce qui suggère que le centre des feuillets n'a pas été profondément modifié par l'incubation *in situ* (valeur du témoin : 5.5 ± 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[61] 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 Na^+, la CEC, le taux de saturation et le pH sont corrélés positivement entre eux.
- les teneurs en Mn^{2+} et en Al_T, 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).

---

[60] Minéral-test = VP ; durée de contact = 3 ans ; profondeur = 0 cm.

[61] 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 $p \leq 0.001$.

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

	Ca^{2+}	Mn^{2+}	Na^{+}	Al_T	CEC	taux de saturation	Mg^{2+}	Fe_{MJ}	acidité d'échange	Al échangeable	H^{+}
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_T, 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^+.
- L'Epicéa, le Pin et surtout le Douglas ont des teneurs en Ca^{2+} supérieures à celles des vermiculites sous le Feuillu.
- Les teneurs en Al_T des vermiculites-test sont supérieures sous l'Epicéa, le Sapin et le Douglas par rapport au Feuillu. Les teneurs en Al_T 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^+ 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^{2+} 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^+ et Mg^{2+} est non significatif pour les deux types de vermiculites-test.
- Les essences résineuses ont des teneurs en Fe^{2+} 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_T extraites sont les plus importantes. Le Sapin a des valeurs de Si_T supérieures au Feuillu (non significatif pour VSO).
- La CEC des vermiculites est plus élévée 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.

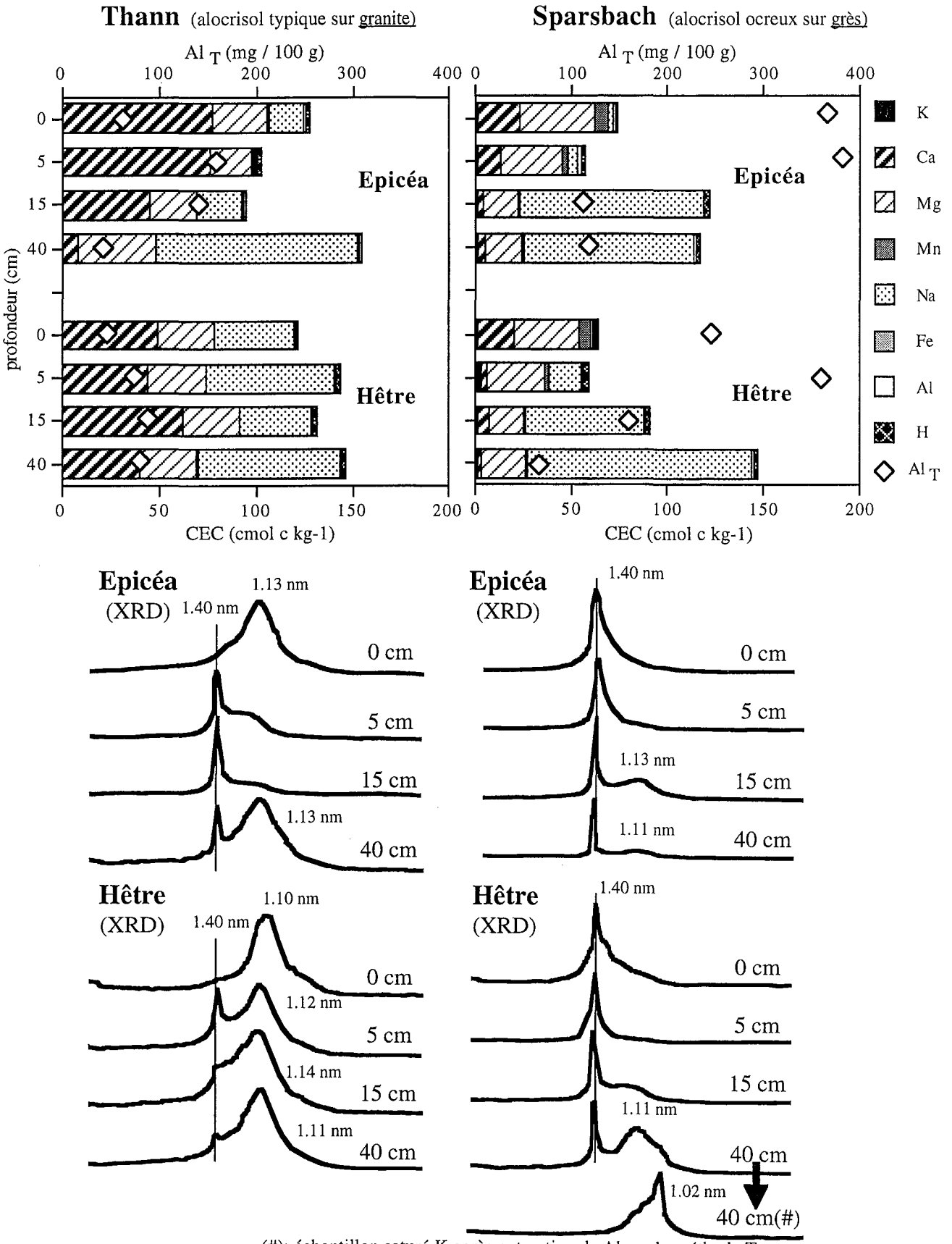
Comparaisons	n	CEC		Al T		Si T		acidité d'échange		taux de saturation		pH (en moles de H)	
		VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO	VP	VSO
Epicéa / Feuillus	16	.	+ 0.21 *	+ 0.52 *	+ 0.40 **	+ 0.58 *	.	+ 1.89 **	+ 0.22 **	- 0.06 *	.	+ 7.87 *	+ 1.89 *
Douglas / Feuillus	9	.	.	+ 0.20 *	+ 0.20 (*)	.	.	+ 1.12 *	+ 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[62]. Pour ces exemples, il ne semble pas y avoir de différence entre les deux essences pour la CEC des vermiculites-test.

[62] 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*

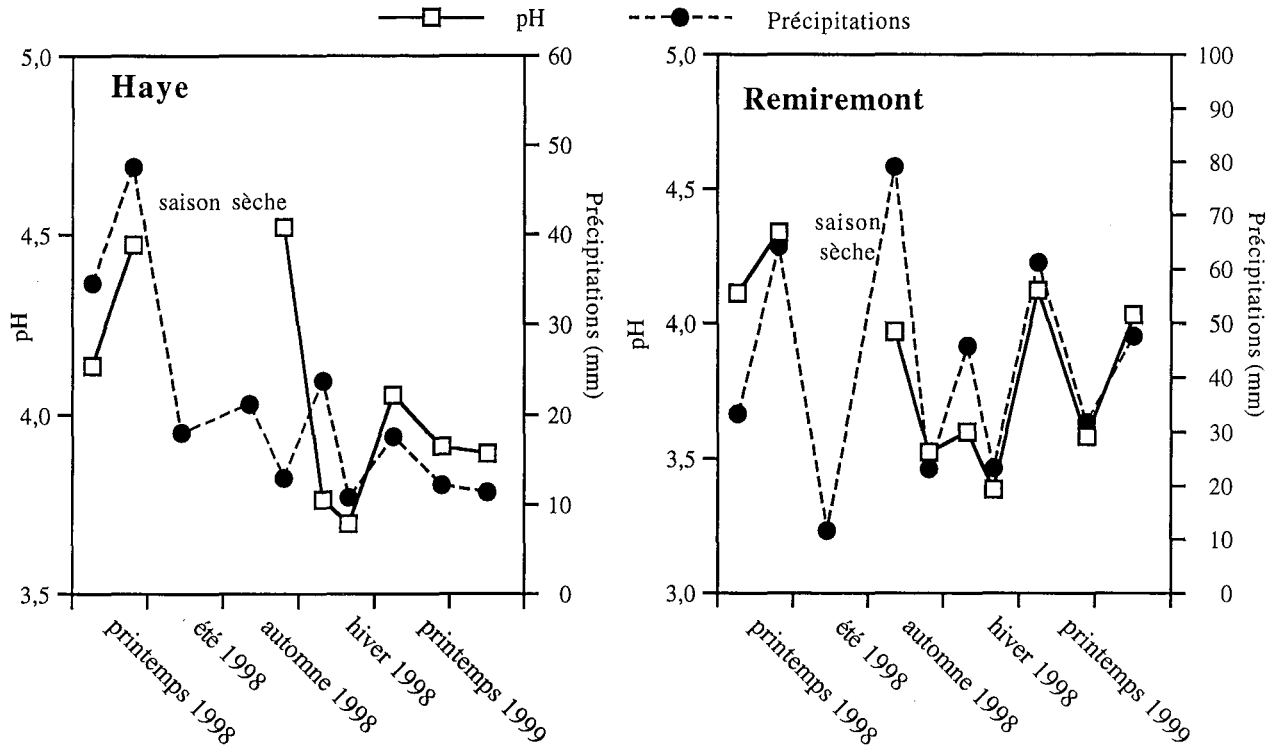
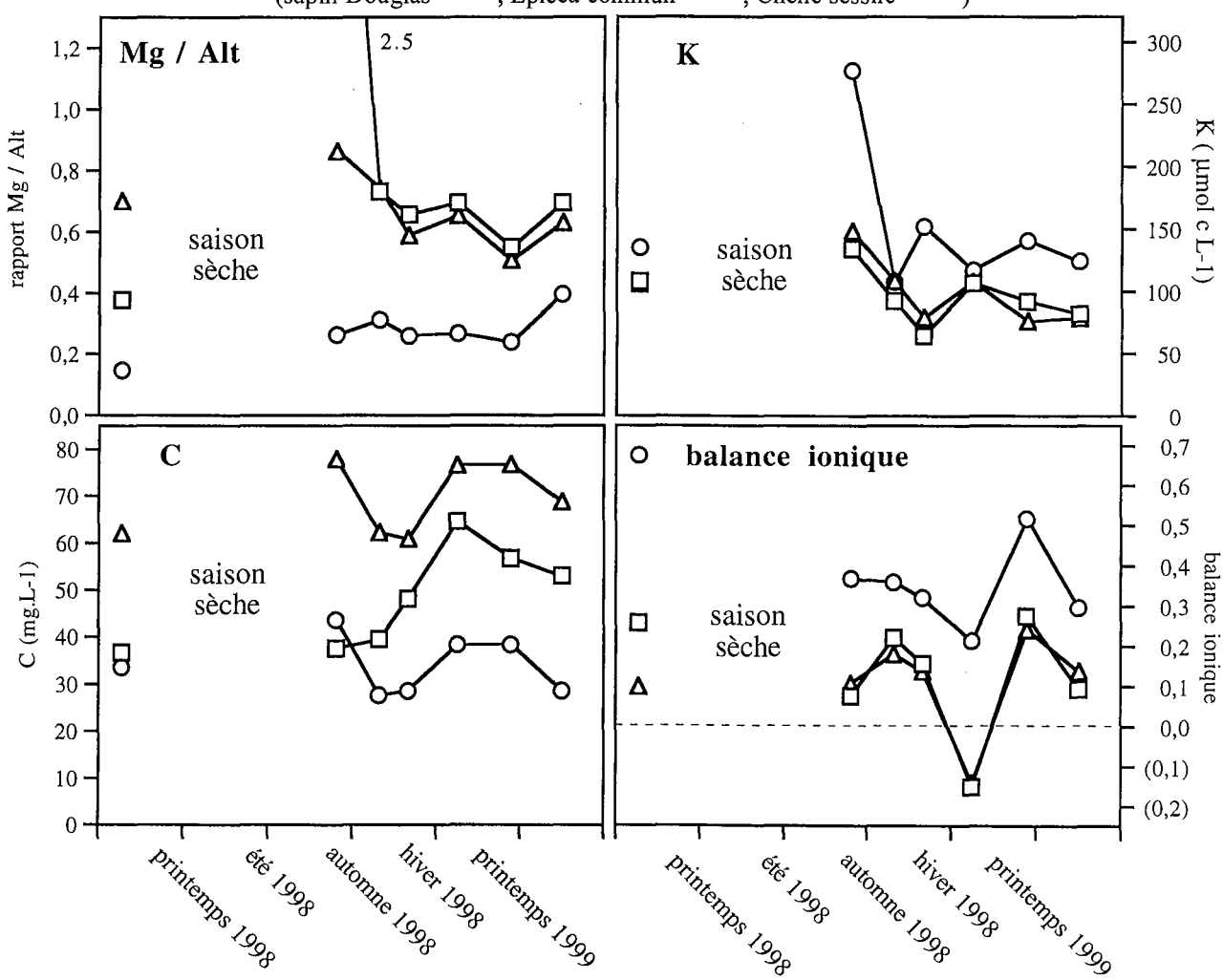


Figure 4.8 - *Effet des essences sur les solutions du sol de Haye*
(sapin Douglas = □ ; Epicéa commun = Δ ; Chêne sessile = O)



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[63] (d'avril 1998 à avril 1999). L'humidité moyenne du sol est significativement supérieure ($p \leq 0.001$) à Remiremont (56.3 ± 2.1 g d'eau pour 100 g de sol sec) par rapport à Haye (33.6 ± 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 ($p \leq 0.001$) qu'à Haye ($p \leq 0.05$).

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 ± 1.0 g d'eau pour 100 g de sol sec) et l'Epicéa (36.0 ± 2.2) que sous le Douglas (29.7 ± 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 SO_4^{2-} et Na^+ des solutions de sol sous Chêne sont inférieures à celles des solutions de sol sous l'Epicéa et le Douglas. La teneur en NO_3^- et le rapport $[NO_3^- / (NO_3^- + NH_4^+)]$ des solutions sous le Chêne sont nettement inférieurs à ceux des peuplements résineux. Il en est de même pour 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 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 K^+, le rapport Mg/Alt, C et la balance ionique (figure 4.8). Il semble que les concentrations en 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.

---

[63] 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
		µmol.L-1	µmol c .L-1													mg.L-1			
sapin Douglas	21	256	30	445	509	3.5	521	97	691	137	60	317	188	216	107	48	3.9	3.2	0.6
		(10)a	(7)ns	(52)b	(151)ab	(1.7)ns	(107)ns	(8)ns	(82)b	(12)ns	(9)ab	(78)b	(61)ab	(37)a	(48)a	(4)ns	(0.2)b	(1.5)b	(0.3)ns
épicéa commun	21	286	61	499	672	4.0	469	100	642	185	116	258	268	276	76	69	3.6	2.3	0.7
		(31)a	(24)ns	(65)b	(135)b	(1.8)ns	(51)ns	(10)ns	(50)b	(23)ns	(12)b	(26)b	(48)b	(20)a	(28)a	(3)ns	(0.1)b	(0.1)ab	(0.0)ns
chêne sessile	21	452	53	199	275	7.6	447	150	424	149	11	125	47	721	599	34	4.4	0.6	0.2
		(72)b	(18)ns	(30)a	(58)a	(2.8)ns	(63)ns	(22)ns	(23)a	(12)ns	(2)a	(11)a	(9)a	(131)b	(126)b	(2)ns	(0.1)a	(0.1)a	(0.0)ns

Les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes à $p \leq 0.05$ (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 $p \leq 0.1$.
- *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 vieillis.

Tableau 4.10 - *Caractéristiques des peuplements*

essences	n	hauteur dominante (m)	âge (an)	surface terrière ($m^2.ha^{-1}$)	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) :

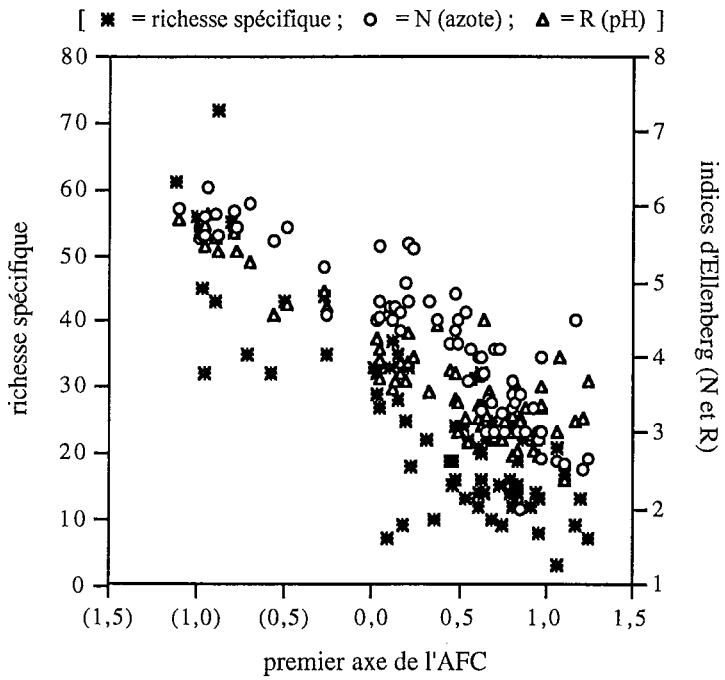
En valeurs relatives, le Pin et le Feuillu ont des strates arbustives significativement plus fournies que le Douglas et l'Epicéa. L'Epicéa a une strate herbacée moins importante que les peuplements feuillus. Par contre, l'Epicéa a un taux de recouvrement de la strate muscinale qui est significativement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



corrélation entre la position des relevés sur les axes et les autres variables ($p \leq 0.001$)

axe	variable	r
1	indice R	- 0.91
1	indice N	- 0.89
1	richesse	- 0.86
1	H' (Shannon)	- 0.79
1	S/T (sol)	- 0.60
1	C/N (sol)	+ 0.59
1	pH (sol)	- 0.54
2	position (Lo)	+ 0.72

S/T = taux de saturation du sol.
position (Lo) = position longitudinale.

- *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[64]. 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)	
Bazzania trilobata	m	*Brachypodium sylvaticum*	v
Calluna vulgaris	v	*Carpinus betulus*	v
Epilobium montanum	v	*Geranium robertianum*	v
Luzula pilosa	v	*Poa nemoralis*	v
Plagiochila asplenoides	m	*Scleropodium purum*	m
Plagiomnium affine	m		
Plagiothecium undulatum	m		
Pleurozium schreberi	m		
Rhytidiadelphus loreus	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

[64] 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)[65], il apparaît des différences significatives ($p \leq 0.1$) 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 ($p \leq 0.05$) 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.

[65] Même remarque que pour les tableaux 4.10 et 4.11.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

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*

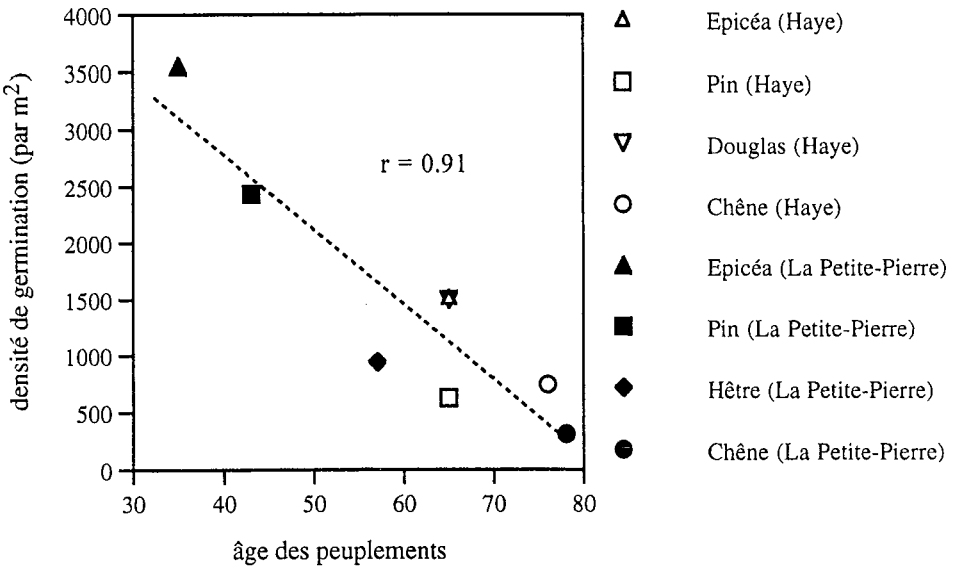


Figure 4.11 - *Analyse Factorielle des Correspondances des stocks de graines*

(○ = Chêne ; △ = Epicéa ; □ = Pin ; ▲ = Douglas ; ● = Hêtre)

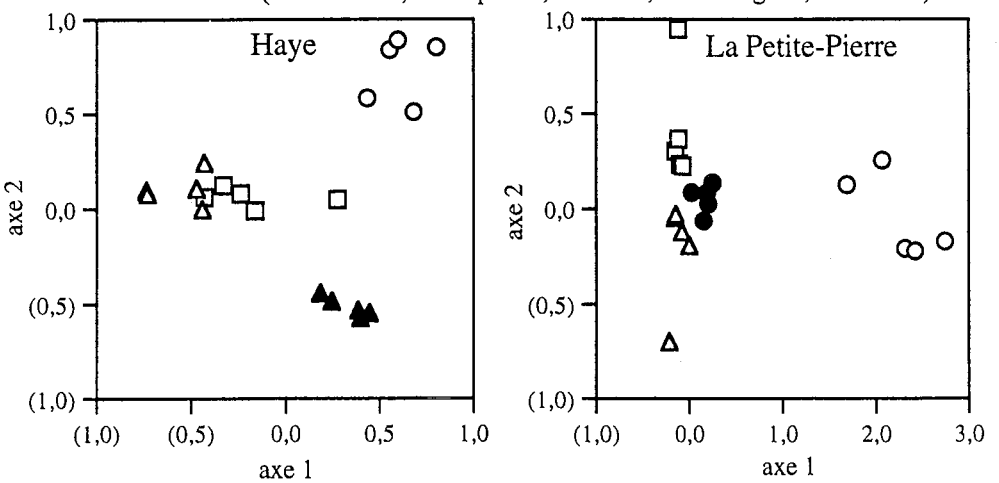


Tableau 4.15 - *Effet des essences sur la répartition de quelques espèces du stock de graines*

espèce	Haye				La Petite Pierre			
	Chêne	Epicéa	Pin	Douglas	Chêne	Epicéa	Pin	Hêtre
Anemone nemorosa	2 (0.4)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
Carpinus betulus	38 (6.8)	0 (0.0)	3 (0.6)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
Chenopodium polyspermum	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	15 (0.6)	1 (0.1)	0 (0.0)
Digitalis purpurea	0 (0.0)	1 (0.1)	2 (0.4)	0 (0.0)	4 (1.7)	0 (0.0)	101 (5.5)	0 (0.0)
Geranium robertianum	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (0.2)	. .	. .	. .	. .
Hypericum humifusum	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	7 (0.3)	1 (0.1)	0 (0.0)
Juncus spp.	64 (11.5)	20 (1.8)	20 (4.2)	224 (20.0)	25 (10.8)	1880 (70.5)	1395 (76.5)	424 (59.8)
Lamiastrum galeobdolon	11 (2.0)	0 (0.0)	10 (2.1)	4 (0.4)	. .	. .	. .	. .
Moehringia trinervia	108 (19.3)	348 (30.6)	111 (23.6)	125 (11.1)	2 (0.9)	141 (5.3)	35 (1.9)	0 (0.0)
Polygonum persicaria	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	3 (0.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
Rumex acetosella	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	83 (3.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
Stachys sylvatica	1 (0.2)	1 (0.1)	1 (0.2)	20 (1.8)	. .	. .	. .	. .
Urtica dioica	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 ($p \leq 0.001$) 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*, *Moehringia 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[66]. 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

[66] 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[67]). 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* :

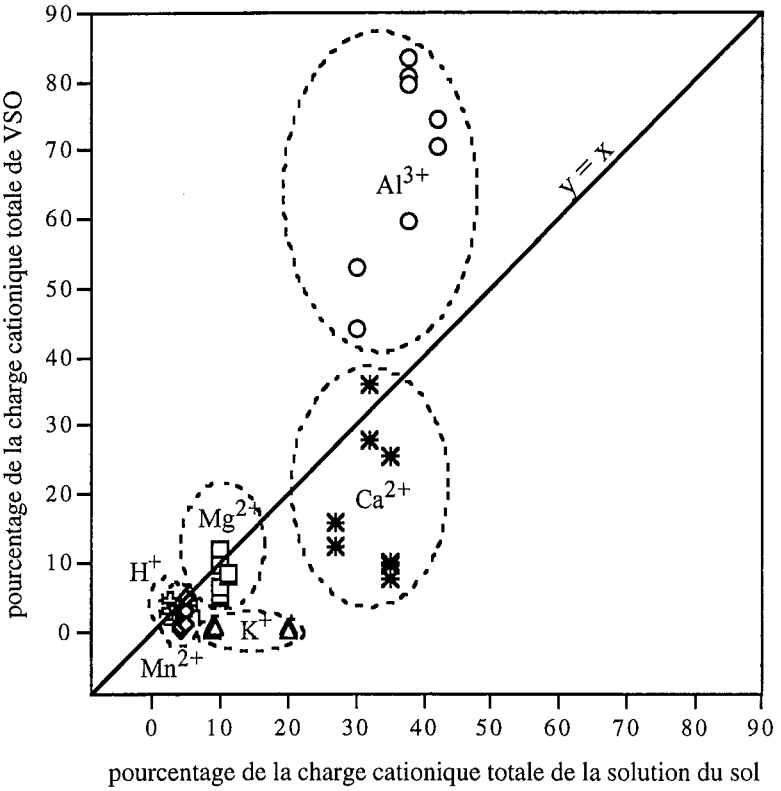
L'utilisation de minéraux-test repose sur l'idée que leur insertion dans les sols permet de mettre en évidence les processus pédologiques actuels. Il est donc important de souligner toutes les différences entre les minéraux-test et les minéraux du sol susceptibles d'affecter nos résultats :

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 placé 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

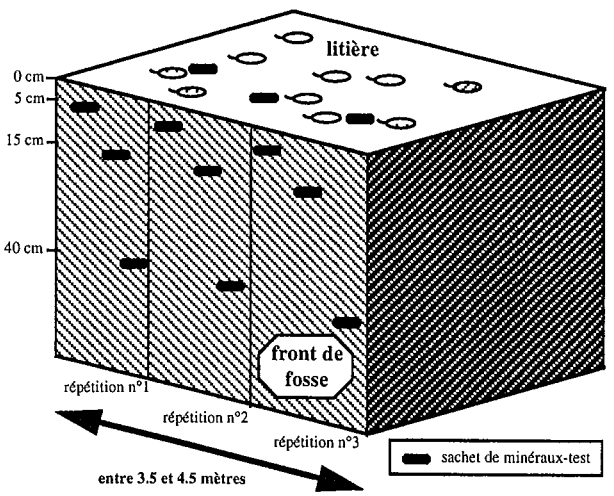
[67] Comparaison Sapin-Feuillu : S(âge) = -11.5 ans ; S(hauteur) = 1.7 m.

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 $Al(OH)^{2+}$ 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[68]. 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

[68] 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[69].

- *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 suffit 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 élevé (*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

[69] 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[70]. 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

---

[70] Recherche des sites auprès des organismes forestiers ; prise de contact avec les propriétaires ; déplacement sur le site ; analyses des sols ; enquête historique succinte ; 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 microflore 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 du 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 pluviolessivats. 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.

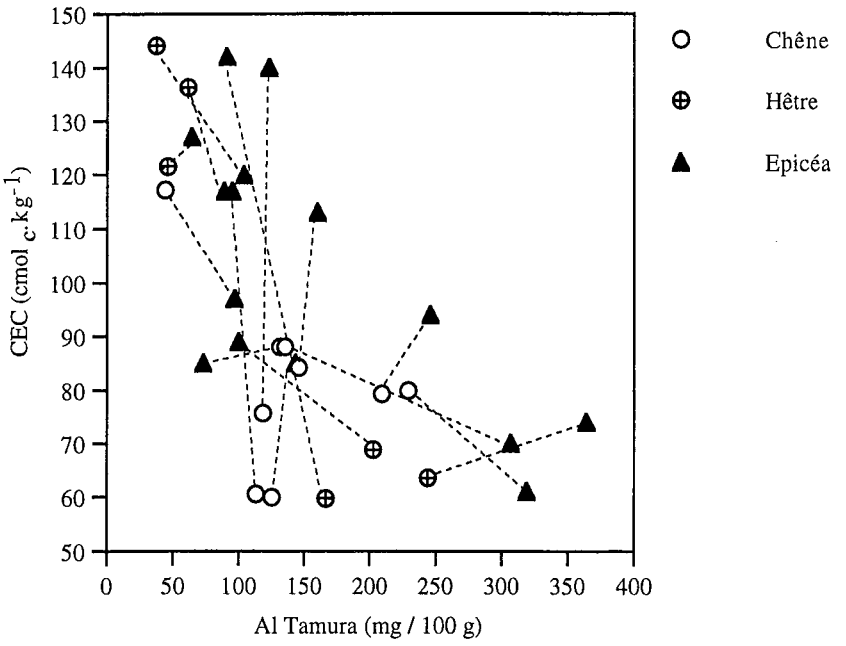
L'effet des essences ne s'exprime que lorsque le pH du sol est supérieur à 4.5. Dans le cas contraire, l'Epicéa et le Pin provoquent une plus forte dissolution des feldspaths que le Hêtre ou les Chênes. Cette différence est le résultat d'une acidification du sol plus prononcée sous les essences résineuses.

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 : 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 (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 diffractogrames 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 échanger leur Na^{+} plus complètement sous ces essences résineuses. Toutefois, aucune différence significative n'a été observée pour cet élément.

5.4.2. 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 proportionellement 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[71], 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.

[71] 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 SO_4^{2-} et 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 SO_2 et NH_3 / 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 : $pH_{(Epicéa)} < pH_{(Douglas)} < pH_{(Chêne)}$. 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 fausse. 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[72] (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[73]. 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

---

[72] 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).

[73] Epicéa (Haye ; Moux), Sapin (Rosheim ; Royat), Douglas (Haye ; Royat ; Thann).

strates herbacée et muscinale sont respectivement de 74 ± 4 et 6 ± 1 % sous le Chêne sessile et de 27 ± 7 et 22 ± 4 % sous l'Epicéa[74]. 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[75] : 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). Or, 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.

---

[74] Moyenne ± 1 erreur standard ; n = 6.

[75] 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						
		valeurs faibles		*valeurs intermédiaires*		*valeurs élevées*		
capacité à capter les dépôts atmosphériques	sols	(Chêne ; Hêtre)	≤	Douglas	≤	Pin	≤	Epicéa ≤ Sapin
	solutions	(Chêne ; Hêtre)		<				(Douglas ; Epicéa)
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	(Chêne ; Hêtre)	≤	Douglas	≤	Pin	≤	Sapin ≤ Epicéa
	vermiculites-test	(Chêne ; Hêtre)	≤	(Pin ; Douglas)	≤			(Epicéa ; Sapin)
altération des minéraux du sol	plagioclases-test	(Chêne ; Hêtre)		<				(Pin ; Epicéa)
	vermiculites-test	(Chêne ; Hêtre)	≤	(Douglas ; Pin)	≤			Sapin < Epicéa
	solutions	Chêne	<	Douglas	<			Epicéa
rapport C/N	sols	(Chêne ; Hêtre)	≤	Douglas	≤	(Sapin ; Pin)		< 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).

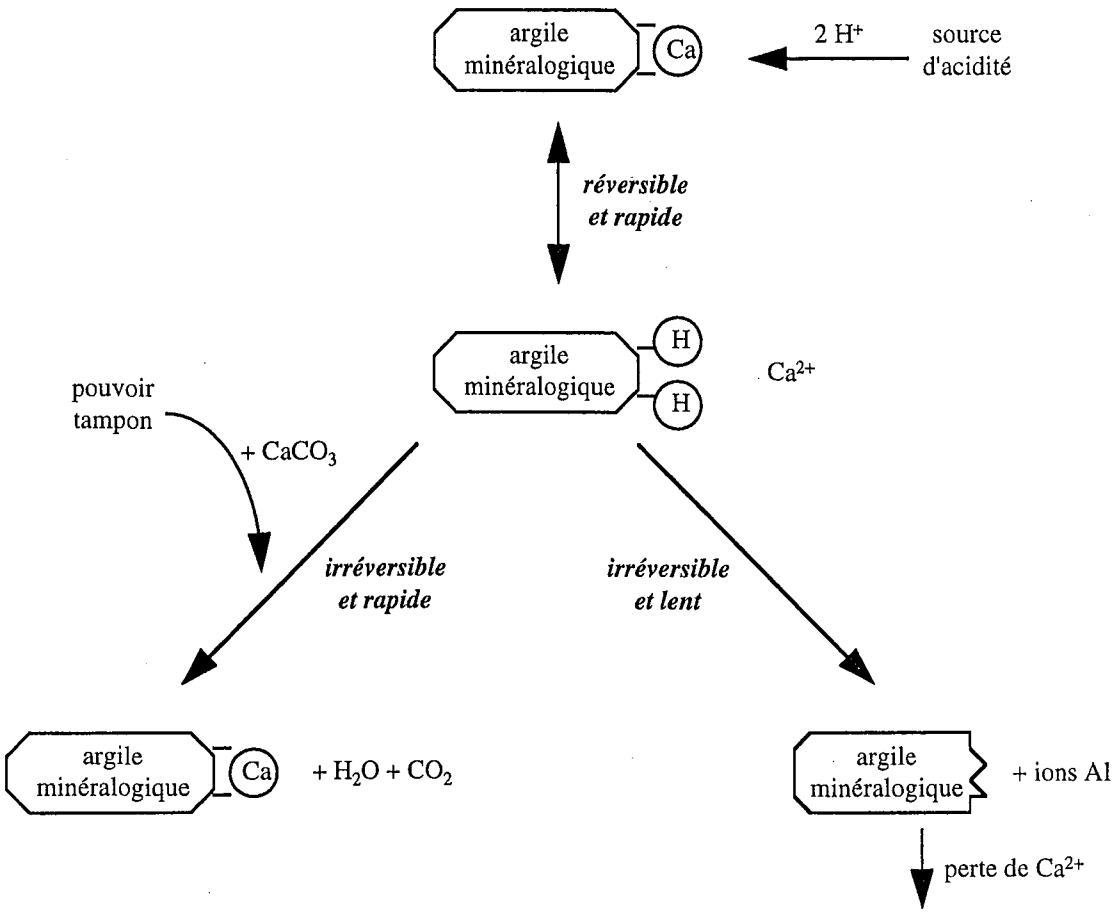
5.8. Recommandations pour le choix d'une essence lors d'opérations de plantation

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[76] (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

[76] *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 influançant 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*

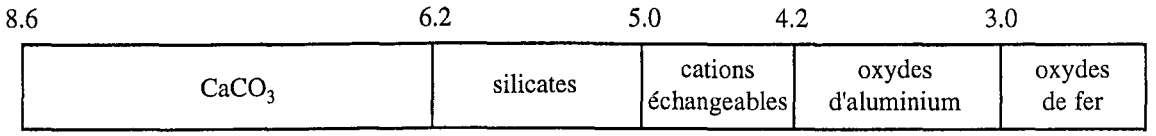
La nature de la roche-mère est un facteur très important de la capacité d'un sol à neutraliser les flux d'acidité (*e.g.* Alexander et Cresser, 1995). Lorsque la composition chimique de la roche-mère est connue[77], il est possible d'utiliser les indices proposés par Moret (1962) pour déterminer si le 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_2) 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

[77] 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)



(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 $cmol_c.kg^{-1}$ 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 $cmol_c.kg^{-1}$ et ayant un taux de saturation supérieur à 70 %. Le volume de sol diagnostic est entre 5 et 10 cm de profondeur[78].

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*

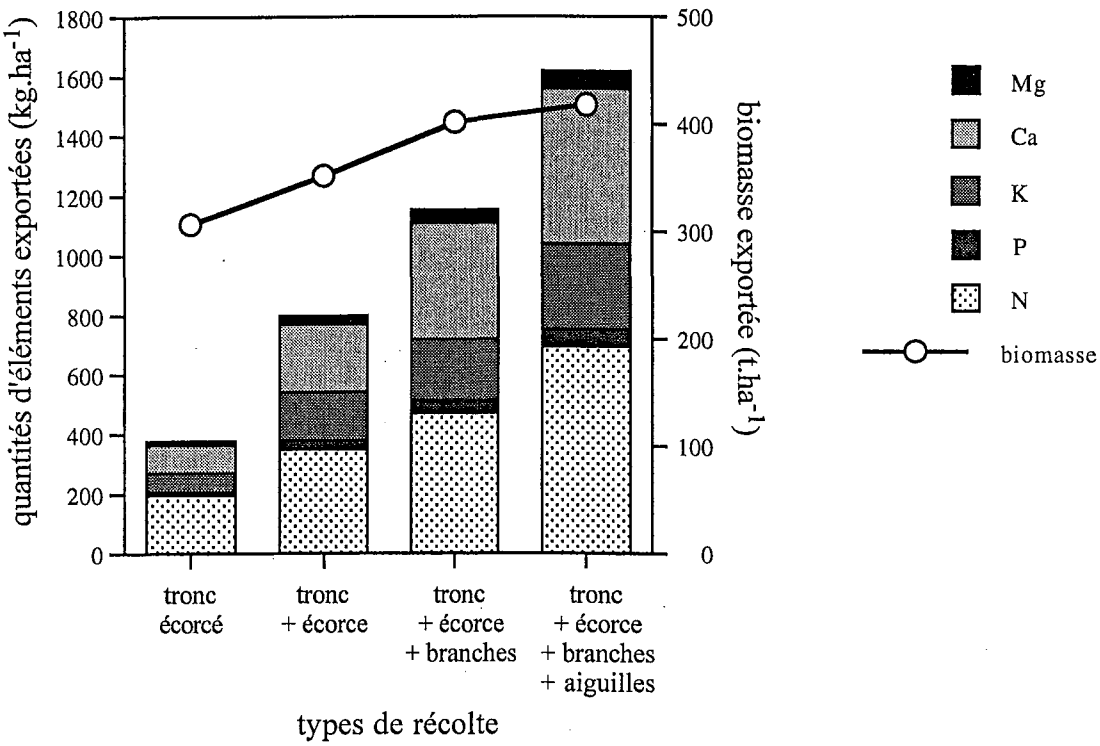
Dans les sols, les réactions de neutralisation se font selon plusieurs systèmes tampons. Ces systèmes tampons interviennent à différents seuils de pH (figure 5.5). Pour la fertilité du sol, il est préférable de ne pas perdre de cations alcalino-terreux au profit des cations de l'acidité (seuil : pH = 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 pH_{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 pH_{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 $t.ha^{-1}$ de litière au sol). La réciproque n'est pas exacte : une accumulation importante de litière n'est pas toujours le

[78] 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 du 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[79] sont intenses et / ou de longue durée et plus ces phénomènes sont accentués (Alexander et Cresser, 1995 ; Schaetzl 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 auxquel 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 perdu 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 entrainent des pertes de cations par lessivage (Dahlgren et Driscoll, 1994 ; Neary et Hornbeck, 1994).

[79] 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 ($cmol_c.kg^{-1}$)	≤ 10	] 10 ; 25]	> 25
	taux de saturation (%)	≤ 20	] 20 ; 70]	> 70
acidité du sol à 5-10 cm	pH_{eau}	≤ 4.2	] 4.2 ; 5.0]	> 5.0
recyclage des nutriments	accumulation de litière ($t.ha^{-1}$)	.	.	< 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 tachera 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 tachera 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 ($cmol_c.kg^{-1}$)	] 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 ($mm.an^{-1}$)	≥ 1300	] 1300 ; 1100]	] 1100 ; 900]	< 900
pollution atmosphérique ($kg.ha^{-1}.an^{-1}$)	($NO_3^- + NH_4^+$)	≥ 14.0	] 14.0 ; 8.5]	] 8.4 ; 2.8]	< 2.8
	SO_4^{2-}	≥ 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	] 1.3 ; 1.6]	] 1.6 ; 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

1er 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).

2ème 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.

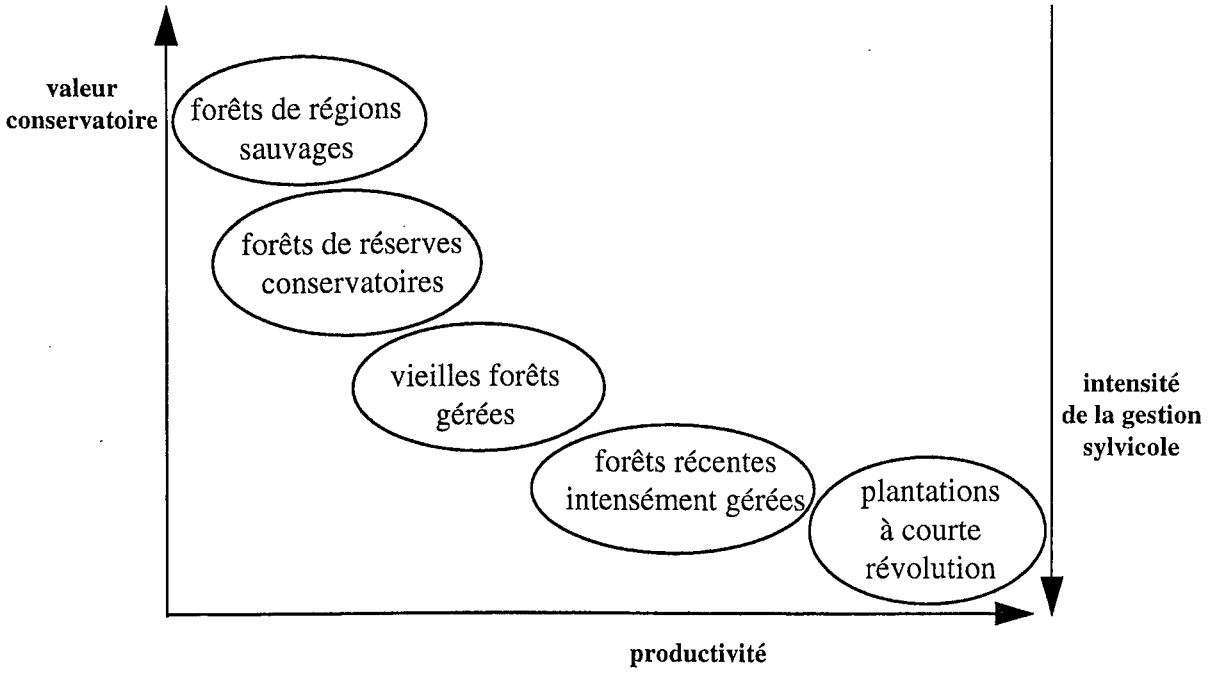
L'aménagiste devra donc apprécier l'importance relative de chaque critère afin d'estimer la résilience du site. En fonction de cette estimation, il sera alors possible de sélectionner l'essence la plus appropriée aux exigences économiques et écologiques (figure 5.7) ainsi qu'aux impératifs biogéochimiques 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 foliage 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 coût 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[80] 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

[80] 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 Japanase 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.

Alewell, 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.* Resarch 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 écophysiologiques chez quelques résineux. Thèse Univ. Nancy I, 234 p.

Ausenac, 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, 2nd 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 experimentale 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., Folkeson, 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 analytishe diagnose*. Bergmann, W. (Ed.), 2nde 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 microorganismas 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.

Bloomfiled, 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 pF 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, Konigstein, Germany.

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A. 1993. Field comparison of transpiration, stomacal 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 pluviolessivats 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 feuillets. 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 availibity 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. *Agrucultural 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 Hamphire, 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'Acadadémie 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 biogèens 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 bavmarten : 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 communites 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: Sposiro 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" provoquee 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 3ième 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 verssant 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 pluviolessivats 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., Ullyett, 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 resilence 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 Caeo 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 micra 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., Klinka, 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'Ecolologie 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, 2nd 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 radiculaire 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 nahorstoffaustrag nähorst-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'Ecolologie et de Biologie du Sol*, 12 : 157-167.

Leyval, C. 1988. Intéractions 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'Acadadémie 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 polluants 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 ans 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 7th 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 Bessenoits (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 biospère 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. Conséquenses 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'Epicéa 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 word-some evidence and applications to silviculture through adaptative management. 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. 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 rirapian 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^+ and Mg^{2+} 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'Ecolologie 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 écosystémes 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., Struressson-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., Borgaard, 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 Tenessee 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 äming ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex. *Meded Statens Skogsförsökanst*, 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: SO2, alkali and earth alkali cations and chloride. in Ulrich, B., Pankrath, J. (Eds.), *Effects of accumulation of air polluants 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 Albaquafl. *Geoderma*, 73 : 83-106.

Vannière, B. 1984. *Tables de production pour les forêts françaises*. ENGREF (Ed.), 2ème 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 weathring-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., Sümegi, 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.

NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHEQUE

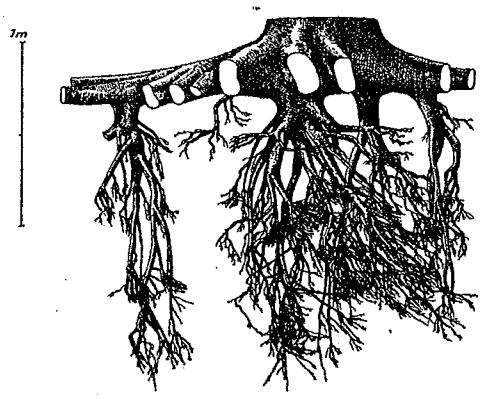
S.C.D. - U.H.P.
NANCY 1
SCIENCES
BIBLIOTHÈQUE

Annexes

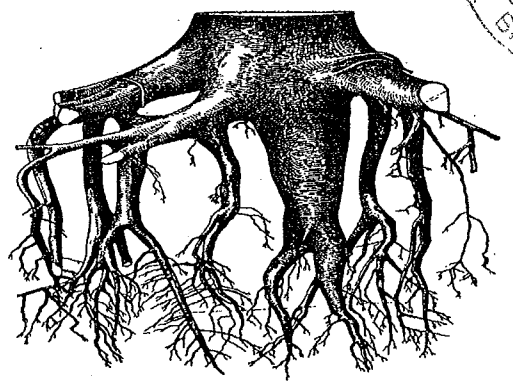
Annexe A - Systèmes racinaires typiques de quelques essences
Annexe B - Influence du couvert forestier non arboré sur le fonctionnement de l'écosystème forestier
Annexe C - Les minéraux-test
Annexe D - Analyses chimiques totales de la Vermiculite de Prayssac
Annexe E - Désorption de Mg lors d'une saturation 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 A - *Systèmes racinaires typiques de quelques essences*

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

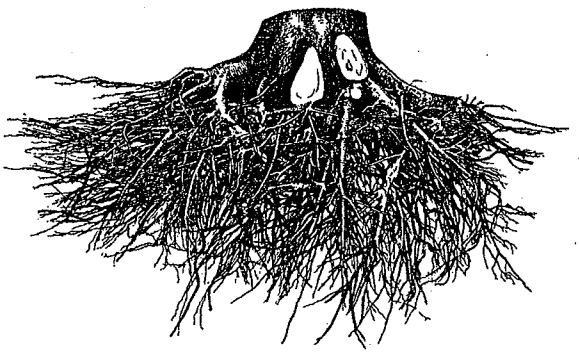


Epicéa commun

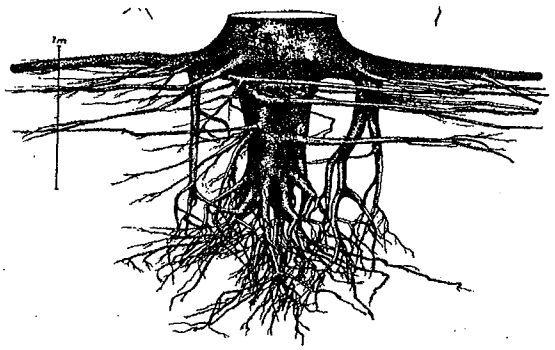


Sapin pectiné

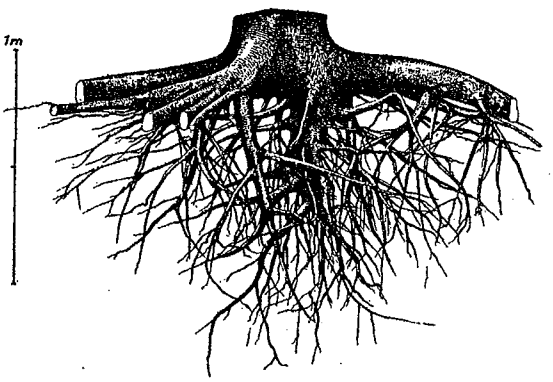
Sapin Douglas



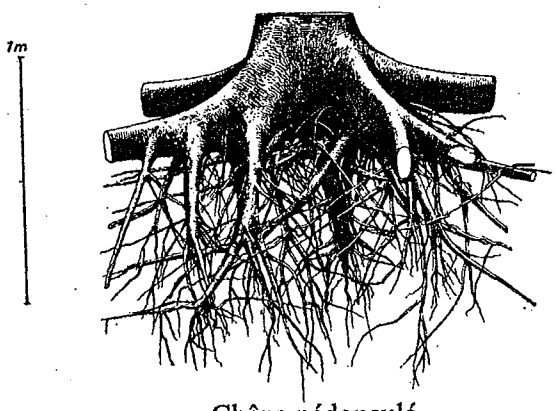
Hêtre d'Europe



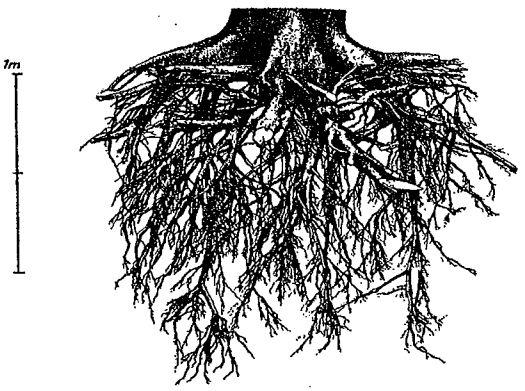
Pin sylvestre



Chêne sessile



Chêne pédonculé



Bouleau verruqueux

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 pluviolessivats 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.*, 1998).

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)

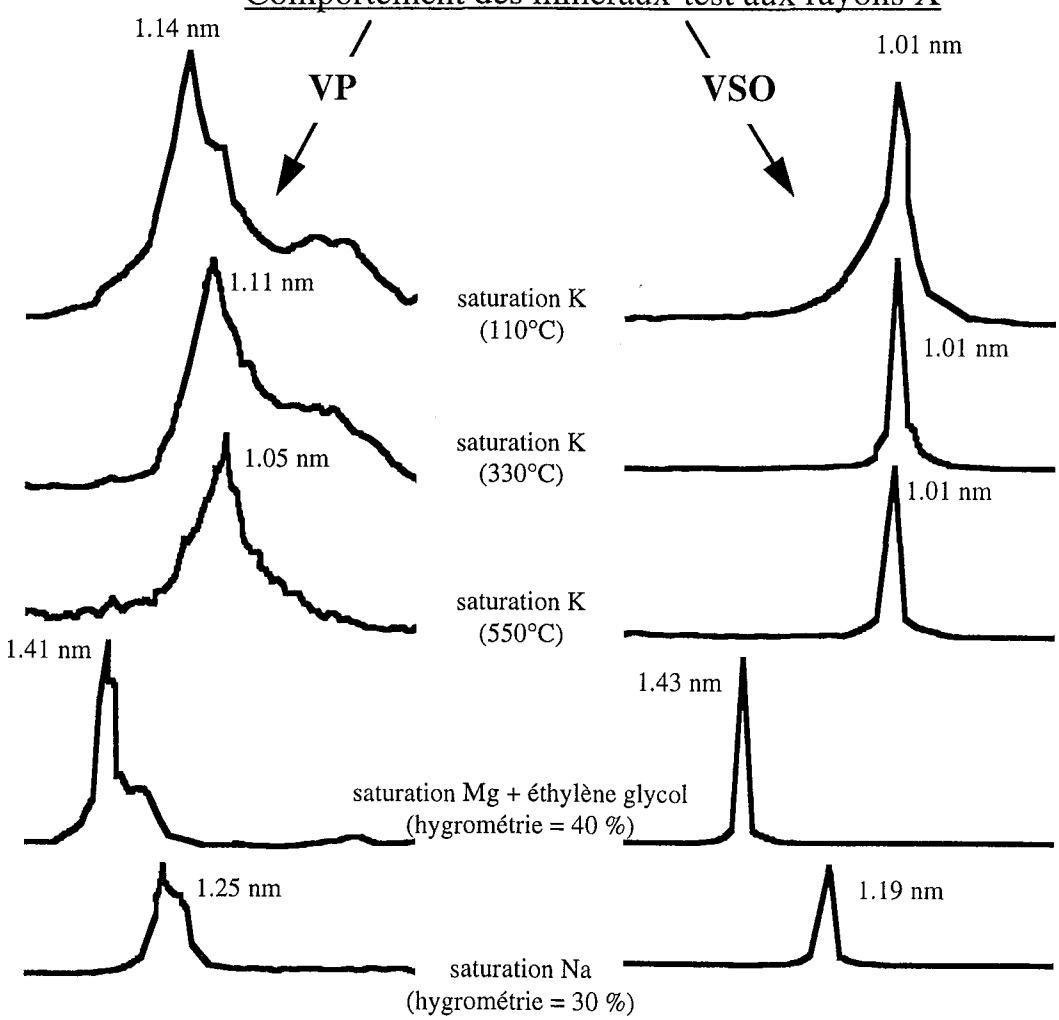
Minéral	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	FeO	MnO	MgO	CaO	Na_2O	K_2O	TiO_2	P_2O_5	BaO	LoI	total
VP	37.56	14.88	8.14	0.62	0.05	21.54	0.00	0.20	0.76	1.70	0.00	8.46	6.49	100.40
VSO	36.07	15.93	4.20	0.28	0.13	22.52	0.16	0.19	0.04	0.73	0.02	15.48	4.82	100.57

LoI : Perte Au Feu

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

Minéral	x	Formule Structurale (calculalée à partir des analyses chimiques totales)	CEC ($cmol_c\ kg^{-1}$)
VP	0.59	$(Si_{2.76}\ Al_{1.24})\ (Mg_{2.36}\ Fe^{2+}_{0.04}\ Fe^{3+}_{0.45}\ Al_{0.05}\ Ti_{0.09})\ O_{10}\ (OH)_2$	110
VSO	0.97	$(Si_{2.71}\ Al_{1.29})\ (Mg_{2.52}\ Fe^{2+}_{0.02}\ Fe^{3+}_{0.24}\ Al_{0.12}\ Ti_{0.04})\ O_{10}\ (OH)_2$	185

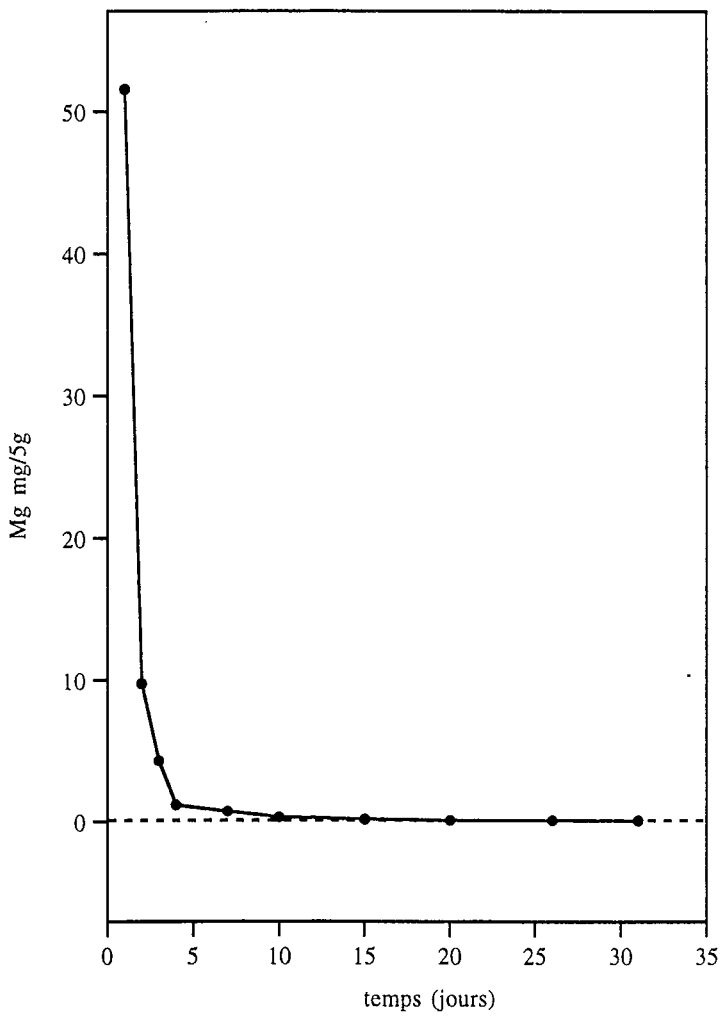
Comportement des minéraux-test aux rayons X



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

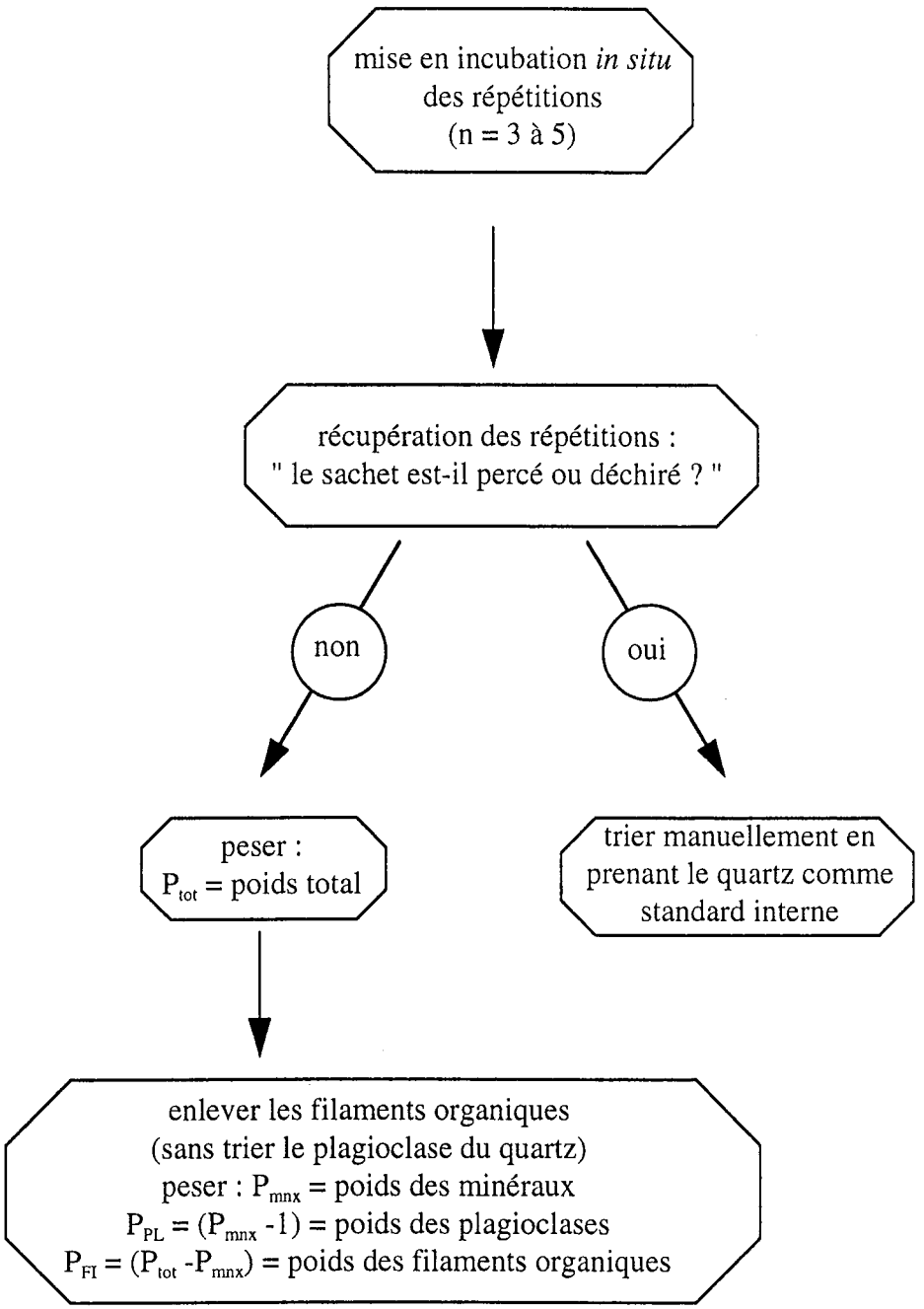
Analyse Chimique Totale ($LiBO_2$ et HNO_3)		VP état initial	V P phase grossière		V P phase fine	
		saturation initiale	saturation Ca	saturation Na	saturation Ca	saturation Na
(en % d'oxydes)	SiO_2	35.02	34.83	36.28	35.04	36.70
	Al_2O_3	**14.28**	**14.35**	**15.02**	**13.54**	**13.92**
	Fe_2O_3	7.52	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_2O	0.10	0.09	2.96	0.08	2.32
	K_2O	**0.91**	**0.92**	**0.97**	**0.66**	**0.68**
	TiO_2	1.28	1.30	1.39	1.14	1.15
	P_2O_5	0.05	0.05	0.06	0.05	0.05
	perte au feu	17.08	17.25	12.90	17.03	14.05
	total	99.91	100.07	99.84	99.85	100.08
ppm	**As**	**0.47**	**0.45**	**0.52**	**0.94**	**1.26**
	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
	Ce	**0.29**	**0.12**	**0.17**	**0.63**	**0.87**
	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
	Dy	**0.12**	**0.07**	**0.05**	**0.29**	**0.36**
	Er	**0.09**	**0.03**	**0.04**	**0.17**	**0.23**
	Eu	0.05	0.03	0.04	0.04	0.08
	Ga	24.5	23.3	28.2	21.5	23.1
	Gd	**0.09**	**0.04**	**0.05**	**0.17**	**0.21**
	Ge	1.16	1.23	1.31	1.07	1.34
	Hf	**1.21**	**0.22**	**0.20**	**1.60**	**1.73**
	Ho	**0.04**	**0.01**	**0.01**	**0.07**	**0.09**
	In	0.11	0.34	0.40	0.32	0.37
	La	**0.14**	**0.08**	**0.08**	**0.19**	**0.27**
	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
	Nd	**0.19**	**0.09**	**0.11**	**0.35**	**0.52**
	Ni	1917	1783	2025	1891	2104
	Pb	**6.71**	**7.74**	**8.26**	**20.10**	**64.80**
	Pr	**0.06**	**0.02**	**0.02**	**0.08**	**0.12**
	Rb	**59.54**	**57.41**	**64.92**	**42.30**	**47.89**
	Sb	0.43	0.60	0.65	0.58	0.60
	Sm	**0.06**	**0.04**	**0.06**	**0.17**	**0.20**
	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
	U	**0.20**	**0.10**	**0.10**	**0.28**	**0.38**
	V	93.7	91.6	103.0	85.7	90.5
	W	0.66	0.52	0.56	0.68	0.74
	Y	**1.04**	**0.37**	**0.32**	**1.87**	**2.52**
	Yb	**0.12**	**0.03**	**0.05**	**0.22**	**0.31**
	Zn	95.1	86.2	96.8	79.6	84.4
	Zr	**47.20**	**10.00**	**8.11**	**60.40**	**64.80**

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



Les annexes F, G, H, I, J, K, L sont sur support informatique

Annexe M - Proposition d'un nouveau protocole de tri des minéraux-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 Radautal	gabbro a olivine	monzonite (Tyrol)	gabbro à hypersthène	diorite (Mt Ascutney)	syénite (Bielle)	syénite alcaline	syénite néphélinique	syénite néphélinique (Ditro)	diorite quartzifère micacée	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_2	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_2O_3	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_2O_3	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
Mg0	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_2O	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_2O	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_2O_5	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_2	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_2O	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																		
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 : $65 \geq Si > 52\ \%$
roche basique : $52 \geq Si \geq 40\ \%$

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

Deuxième Partie

Article I - Augusto, L., Turpault, M.P., Ranger, J.
IMPACT OF FOREST TREE SPECIES ON FELDSPAR WEATHERING RATES.
(accepté à *Geoderma*)

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

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

Article IV - Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J.
EFFECTS OF TREE SPECIES SUBSTITUTION ON VEGETATION, ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND SEED BANK IN TEMPERATE FORESTS.
(soumis à *Journal of Applied Ecology*)

Article V - Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., Rapp, M.
RELATIONSHIPS BETWEEN FOREST TREE SPECIES, STAND PRODUCTION AND STAND NUTRIENT AMOUNT.
(accepté à *Annals of Forest Sciences*)

S.C.D. - U.H.P.
NANCY 1
SCIENCES
BIBLIOTHÈQUE

Article I

IMPACT OF FOREST TREE SPECIES ON
FELDSPAR WEATHERING RATES.

Augusto, L., Turpault, M.P., Ranger, J.

(accepté à *Geoderma*)

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

IMPACT OF FOREST TREE SPECIES ON FELDSPAR WEATHERING RATES.

Abstract

An *in situ* experimental approach was used to test the impact of several forest tree species on weathering of a plagioclase used as a test-mineral. Tree species were Norway spruce, Scots pine, sessil oak, pedunculated oak and European beech. The experiment was carried out by puting a fixed mass of test-mineral into the soil under different tree species stands located in the same conditions. Test-minerals were inserted into soils at various depths (0; 5; 15; 40 cm) and then maintained over two periods (3 and 9 years). At the end of their incubation period, test-minerals were collected, weighed and analysed. Mass losses of test-minerals were highest for bags inserted under litters (0 cm depth). At 0 and 5 cm depth, dissolution rates significantly decreased over the nine years of the experiment. There was a significant positive linear relation between specific surface area of test-minerals and their mass losses. Test-mineral evolution in mass and specific surface area was strongly dependant on environmental conditions, mostly soil pH and soil type. Test-minerals which were inserted into soil layers of low acidity (pH > 4.5) had very low mass losses and specific surface area increments. Coniferous species promoted mass losses more significantly than broadleaved species did. Tree species provoked more or less mass losses through modifications in the acidity of the soil.

Keywords: forest soil; tree species; weathering; dissolution; mineral-bags; feldspar

1. Introduction

Due to historical causes, European forests are largely located on soils unfavorable for agricultural purposes. Discriminating factors in land use are topographical (slope), physical (water supply) and also chemical (pH; soil nutrient content). For instance, about half of French forests are on acidic soils (pH < 5) and one third on more or less desaturated soils (saturation index for exchangeable alkaline-earth cations < 50%). In these sites, it is pertinent to sustainability goals that all aspects of soil fertility be managed with caution: sylvicultural management, even semi-extensive, causes noticeable nutrient drain from the soil pool (Ranger and Turpault, 1999).

Among management actions which can influence fertility, the choice of tree species is quite important as tree species can modify the physical and chemical conditions of soil (Nihlgard, 1969, 1970 and 1971; Skeffington, 1983; Binkley and Valentine, 1991; Canham *et al.*, 1994; Ranger and Nys, 1994), water quality (Probst *et al.*, 1990; Allott *et al.*, 1993) and biological diversity (Ovington, 1955; Ponge *et al.*, 1986; Deharving, 1996). France's forest

Table 1. Sites characteristics

Sites	Localisation	Bedrock	Soil (F.A.O.)	Temperature (°C) annual mean	Rainfall (mm) annual mean	Altitude (m)	Softwood (age after 9 years of incubation)	Hardwood (age after 9 years of incubation)
Argonne	Meuse (NE)	gaize	haplic podzol	7	790	280	*Picea abies (100)*	*Fagus sylvatica (150)*
Couturas	Corrèze (CF)	granitic sand	dystric cambisol	10	1400	650	*Picea abies (47)*	*Fagus sylvatica (102)*
Eu	Normandie (NW)	wind-borne silt	dystric cambisol	10	780	200	*Picea abies (80)*	*Quercus robur (57)*
Lamotte-Beuvron	Sologne (CF)	sand and clay deposit	cambic podzol	10	690	140	*Pinus sylvestris (44)*	*Quercus petraea (cws)*
Monthermé	Ardennes (NE)	sandy silt	dystric cambisol	8	1100	390	*Picea abies (50)*	*Quercus petraea (142)*

CF = center of France; NE = northeastern France; NW = northwestern France. cws = coppice with standards

area consequently increased during postwar period with the afforestation of four million hectares, mainly with coniferous species (Ministère de l'Agriculture, 1996). So, it is legitimate to look for the impact of these species on soil fertility.

The "soil chemical fertility" concept represents both the pool of nutrients available for vegetation and steady reserves which determine mid and long-term fertility. In poor acidic sites, limiting elements for production are often alkaline-earth cations such as Ca, Mg and K. For these elements, soil reserves are mainly composed of the soil minerals (mainly feldspars and phyllosilicates; Allen and Hajek, 1989).

The objective of this study was to evaluate the impact of some forest tree species on the dissolution dynamics of soil minerals, taking into account soil charateristics and duration of contact (White *et al.*, 1996; Hodson *et al.*, 1998). As there is at least one order of magnitude difference between dissolution rates mesured in laboratory and those calculated from field measurements (Velbel, 1990 and 1993; Swoboda-Colberg and Drever, 1993; van der Salm *et al.*, 1996), an *in situ* experimental appoach was used. Moreover, the present surface state of soil minerals is often weathered and integrates a much longer past than the time which has passed since the planting of an exotic species by man. Therefore, the use of soil minerals for the study of tree vegetation impact on soil is difficult. It was therefore decided to insert fresh minerals into soils in order to study current dissolution dynamics. Each soil had various forest tree species. This study was based on observations, mass balance and measurement of specific surface area of test-minerals.

2. Materials and Methods

Five acidic forest sites were selected in the northern half of France (table 1). Each site has one coniferous stand (Norway spruce: *Picea abies* (L.) Karst., or Scots pine: *Pinus sylvestris* L.) and one harwood stand (oak: *Quercus petraea* (Mattus.) Liebl., or *Quercus robur* L., or beech: *Fagus sylvatica* L.). Stands on the same site were very close (highest distance = 100 m) with similar previous land use, bedrock and environmental conditions. Sites used for methodology validation tests (Montsauche) or for complementary observations (Bourganeuf) are not presented in table 1. The main characteristics of soil analysis are presented in table 2.

The *in situ* experimental approach used fresh test-minerals inserted into soils for a long period. The initial material was a plagioclase (labradorite from Norway, supplied by 'Compagnie Générale de Madagascar', Paris) and having a grey color after grinding.

Microprobe analysis (Camebax type MBX with WDXRA) was used to characterize the initial material (table 3). Image processing (tri CDD camera and LEICA QWin software) was carried out on SEM digitized photographs of thin section test-minerals (after *in situ* incubation).

Microprobe analysis was performed on the main phase (plagioclase) and on the minor phase (ilmenite: Fe-Ti oxide) of the initial material. A few traces of chlorite, biotite, pyroxene and apatite were also found. No perthite, or zonation of plagioclases with different chemical

Table 2. Soil analysis and test-minerals results

Site	Tree Species	Soil Analysis																	Test-Minerals Results (in situ)			
																			3 years		9 years	
		Soil Volume (cm)	CL	FSi	CSi	FS	CS	C	N	pH water	K	Na	Ca	Mg	Al	H	CEC	BS %	mass loss (g for 3 g)	S (3 years) (m2.g-1)	mass loss (g for 3 g)	S (9 years) (m2.g-1)
				g / 100 g soil (2-milimeters-sieved)							cmolc / 100 g soil (2-milimeters-sieved)											
Argonne	*Fagus sylvatica*	litter	.	.	.	.	.	33.3	1.50	3.50	.	.	.	.	.	.	.	.	0.025	0.51	#	0.44
		0 - 5	14.2	25.6	26.5	28.7	5.0	5.9	0.25	3.30	0.40	0.22	0.28	0.13	3.30	1.50	5.83	17	0.004	0.47	0.016	0.55
		5 - 15	8.3	18.9	27.2	32.4	13.2	2.1	0.09	3.75	0.19	0.15	0.15	0.07	1.68	0.69	2.93	19	0.000	0.35	0.014	0.32
		15 - 40	14.1	18.7	16.2	25.5	25.6	.	.	3.40	0.40	0.21	0.24	0.09	5.92	0.88	7.74	12	0.000	0.30	0.014	0.17
	Picea abies	litter	.	.	.	.	.	31.9	1.17	4.50	.	.	.	.	.	.	.	.	0.022	0.95	0.062	1.63
		0 - 5	14.0	17.8	24.5	40.4	3.3	5.1	0.17	3.00	0.30	0.39	0.75	0.22	3.40	2.30	7.36	23	0.015	1.07	0.037	0.75
		5 - 15	8.1	13.1	24.8	45.3	8.7	2.3	0.09	3.30	0.15	0.20	0.38	0.12	1.63	1.19	3.67	23	0.004	0.94	0.036	0.75
		15 - 40	20.6	20.2	14.2	32.6	12.4	.	.	3.55	0.46	0.35	0.31	0.19	8.15	0.97	10.43	12	0.000	0.39	0.018	0.21
Couturas	*Fagus sylvatica*	litter	.	.	.	.	.	38.6	1.31	5.55	.	.	.	.	.	.	.	.	£	£	0.010	0.23
		0 - 5	16.2	17.3	8.4	13.1	45,0	10.6	0.50	4.95	0.56	0.06	0.27	0.29	6.63	0.59	8.40	14	£	£	0.013	0.15
		5 - 15	15.5	16.5	9.3	12,0	46.7	5.3	0.35	5.05	0.19	0.10	0.04	0.08	2.90	0.25	3.56	12	£	£	0.009	0.12
		15 - 40	15.5	19.6	9.0	11.7	44.2	1.3	0.08	5.00	0.07	0.03	0.01	0.02	1.94	0.14	2.21	6	£	£	0.010	0.15
	Picea abies	litter	.	.	.	.	.	42.8	1.62	4.50	.	.	.	.	.	.	.	.	£	£	0.002	0.23
		0 - 5	15.6	19.9	6.7	13.6	44.2	7.1	0.42	4.50	0.23	0.05	0.28	0.18	6.70	0.57	8.01	9	£	£	0.019	0.15
		5 - 15	15.4	21.8	6.6	13.2	43.0	5.8	0.32	4.65	0.14	0.05	0.13	0.12	5.20	0.43	6.07	7	£	£	0.009	0.12
		15 - 40	15.3	25.6	6.4	12.1	40.6	0.6	0.05	4.95	0.07	0.04	0.03	0.02	1.62	0.14	1.92	8	£	£	0.009	0.14
Eu	*Quercus robur*	litter	.	.	.	.	.	28.2	1.49	4.40	.	.	.	.	.	.	.	.	0.016	$	0.021	0.38
		0 - 5	19.5	29.4	39.9	10.9	0.3	3.6	0.29	3.90	0.40	0.06	1.07	0.48	6.11	0.95	9.07	22	0.010	$	0.013	0.48
		5 - 15	18.2	30.4	40.1	11.2	0.1	1.1	0.08	4.20	0.13	0.04	0.15	0.13	5.40	0.43	6.28	7	0.000	$	0.017	0.42
		15 - 40	18.2	30.4	40.7	10.6	0.1	0.4	0.04	4.30	0.09	0.03	0.10	0.11	4.35	0.20	4.88	7	0.000	$	0.009	0.33
	Picea abies	litter	.	.	.	.	.	43.6	1.98	4.30	.	.	.	.	.	.	.	.	0.036	$	0.059	1.19
		0 - 5	20.5	32.4	35.2	11.4	0.5	12.0	0.54	3.50	0.43	0.13	0.99	0.44	7.97	2.29	12.25	16	0.028	$	0.022	0.48
		5 - 15	15.8	31.4	41.0	11.5	0.5	2.0	0.10	4.20	0.14	0.24	0.13	0.09	4.52	0.23	5.35	11	0.013	$	0.016	0.21
		15 - 40	15.1	31.8	40.7	11.9	0.5	0.4	0.04	4.30	0.08	0.05	0.19	0.16	7.93	0.20	8.61	6	0.009	$	0.018	0.13
Lamotte-Beuvron	*Quercus petreae*	litter	.	.	.	.	.	24.4	2.02	4.40	.	.	.	.	.	.	.	.	£	£	0.026	0.32
		0 - 5	7.4	6.2	7.4	11.2	67.8	3.6	0.16	4.10	0.20	0.01	0.45	0.23	0.71	0.88	2.48	36	£	£	0.023	0.73
		5 - 15	4.2	6.4	6.5	12.1	70.8	0.9	0.04	4.35	0.08	0.01	0.00	0.03	0.97	0.36	1.45	8	£	£	0.005	0.21
		15 - 40	6.6	7.2	5.7	6.8	73.7	0.5	0.03	4.80	0.10	0.02	0.00	0.02	1.22	0.15	1.51	9	£	£	0.006	0.16
	Pinus sylvestris	litter	.	.	.	.	.	39.4	1.04	3.85	.	.	.	.	.	.	.	.	£	£	0.033	0.74
		0 - 5	2.8	4.1	2.8	11.1	79.2	1.7	0.09	4.05	0.09	0.01	0.15	0.07	0.93	0.98	2.23	14	£	£	0.018	0.38
		5 - 15	2.7	4.0	2.8	10.8	79.7	0.4	0.02	4.30	0.04	0.01	0.00	0.01	0.89	0.29	1.24	5	£	£	0.019	0.16
		15 - 40	5.1	7.0	4.1	15.4	68.4	0.4	0.03	4.60	0.04	0.01	0.00	0.01	0.94	0.14	1.14	5	£	£	0.012	0.19
Monthermé	*Quercus petreae*	litter	.	.	.	.	.	44.8	2.68	4.80	.	.	.	.	.	.	.	.	0.046	$	0.051	1.37
		0 - 5	19.6	41.9	26.2	3.8	8.5	14.7	0.73	3.40	0.47	0.05	1.12	0.52	7.30	3.96	13.42	16	0.024	$	0.048	0.56
		5 - 15	18.5	43.2	26.4	3.6	8.4	5.2	0.31	4.20	0.22	0.03	0.29	0.16	8.71	1.09	10.50	7	0.002	$	0.012	0.34
		15 - 40	16.8	44.8	27.5	3.2	7.6	1.3	0.14	4.40	0.10	0.02	0.05	0.03	3.17	0.00	3.37	6	0.006	$	0.007	0.29
	Picea abies	litter	.	.	.	.	.	36.2	1.65	3.80	.	.	.	.	.	.	.	.	0.042	$	0.084	1.18
		0 - 5	26.4	40.0	23.1	2.9	7.6	23.4	1.04	3.40	0.31	0.35	0.80	0.39	9.07	3.91	14.83	12	0.031	$	0.051	0.68
		5 - 15	16.7	44.5	29.3	3.4	6.3	6.4	0.32	4.10	0.14	0.03	0.13	0.11	7.91	0.97	9.29	4	0.006	$	0.009	0.38
		15 - 40	14.6	44.8	31.4	3.4	5.8	1.2	0.12	4.20	0.08	0.02	0.03	0.02	3.32	0.19	3.66	4	0.003	$	0.011	0.30

CL = clay (< 2 µm); FSi = fine silt (2 - 20 µm) ;CSi = coarse silt; (20 - 50 µm);
FS = fine sand (50 - 200 µm); CS = coarse sand (200 - 2000 µm).

S = specific surface area (m2g-1)
# bags of all repetitions were pierced.

£ only one set of test-minerals was put into these sites.
$ all repetitions were used for prelimirary analysis.

compositions, was found. Image processing (from optical microscopy with reflected light) of initial material (sorted crystals after grinding of the initial material) in thin section quantified the mineralogic composition as follows: more than 99.9 % plagioclase and less than 0.1 % ilmenite. As ilmenite grains were smaller than the elementary analysis volume of the microprobe (< 1 μm^3), data for ilmenites were affected by some plagioclase (table 3). Structural formulae of the plagioclase phase calculated from microprobe analysis (n = 30) was: ($Si_{2.49}$ $Al_{1.49}$ $K_{0.02}$ $Ca_{0.52}$ $Na_{0.45}$ O_8). For the plagioclase phase, variation coefficients of element contents were lower than 3.5 % for major elements (content > 0.5 % of oxide) and between 25 and 90 % for minor elements (0.1 < content ≤ 0.5 % of oxide).

Initial mineral was ground in a jaw crusher. The 100-200 µm fraction was magnetically sorted in order to remove minerals containing some iron (particularly ilmenite), then treated ultrasonically and washed with distillated water. This treatment was repeated three times. An aliquot was kept for total chemical analysis (fusion in $LiBO_2$ and HNO_3 then elements were determined with atomic emission spectrophotometry ICP and ICP-MS; table 3).

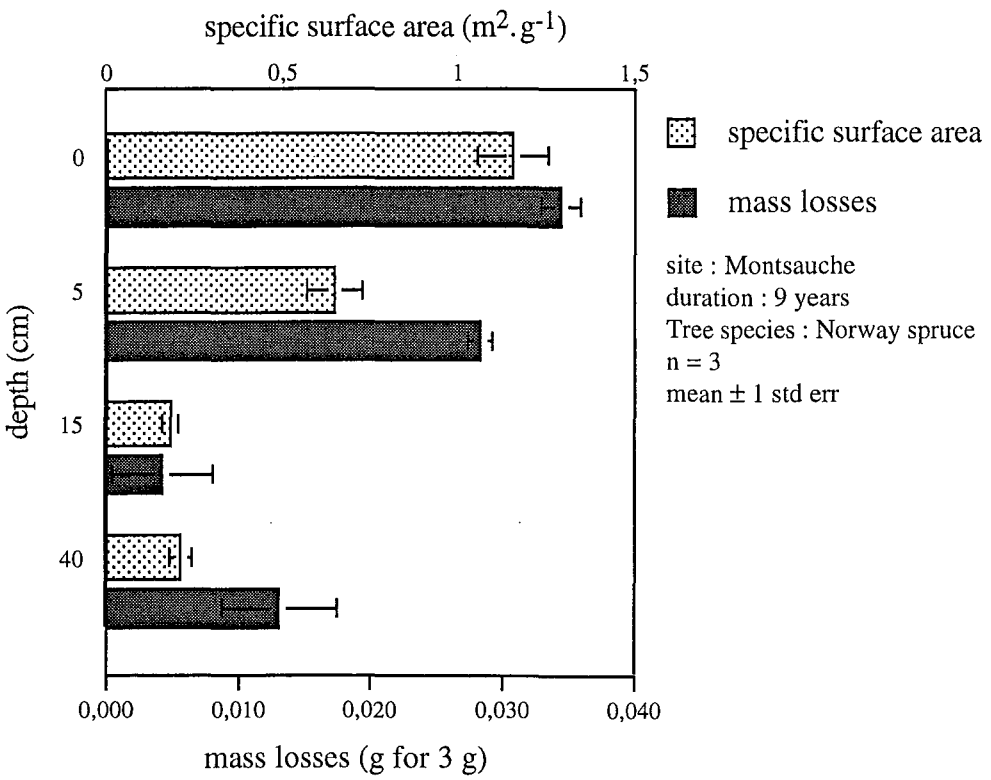
Table 3. Chemical composition of the main phases of the initial material and of control.

Sample	Analysis	n	SiO_2 %	Al_2O_3 %	Fe_2O_3 %	MnO %	MgO %	CaO %	Na_2O %	K_2O %	TiO_2 %	P_2O_5 %
plagioclase (> 99.9 % of initial material)	microprobe	30	55.02	28.00	0.09	0.02	0.01	10.69	4.95	0.47	0.01	0.26
		SE	0.08	0.06	0.01	0.01	0.00	0.04	0.03	0.04	0.00	0.01
ilmenite (< 0.01 % of initial material)	microprobe	10	4.96	2.46	42.04	0.51	1.22	0.94	0.52	0.29	44.39	0.03
		SE	2.04	1.20	1.89	0.04	0.08	0.34	0.24	0.27	1.93	0.01
control	bulk chemical analysis	1	54.51	28.12	0.17	<0.01	<0.01	11.03	5.21	0.44	<0.01	0.14

Test-minerals were placed in porous and non-rotting bags (NYTREL TI polyamide, 10 cm x 5 cm, mean mesh size of 20 µm): 3 ± 0.0002 grams of plagioclase (100-200 µm) and 1 ± 0.0002 gram of pure quartz (250-400µm) were put into each bag.

Under each tree species of each site, a pedological pit was dug perpendicularly to the slope in the centre of the sample plot. Soil layers were removed one by one. The soil was described and horizons were analysed (one pooled sample from five sample points of each horizon) down to 40 cm in depth (litter; 0-5 cm; 5-15 cm; 15-40 cm). As the thickness of the pedological layers did not always correspond to those of the sampling protocol, the data were standardized by mathematical balancing of analyses with respect to soil horizons. Analysis concerned: apparent soil density (cylinder method), particle size distribution (five main phases using the Robinson method), C content (Anne, 1945), N content (Bremmer, 1960), pH (soil : water ratio = 1 : 2.5), cationic saturation (Na^+, K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+} extracted by NH_4^+; H^+ and Al^{3+} extracted by KCl; Rouiller *et al.*, 1980), 'available' phosphorus (extracted by H_2SO_4 N/250 and NaOH N/10; Duchaufour and Bonneau, 1959), free iron and aluminum (Tamm, 1922). Exchangeable cations were determined by atomic emission plasma torch

Fig. 1. Results variability



spectrophotometry (ICP, Jobin-Yvon JY38+). The effective Cationic Exchange Capacity was the sum of all the exchangeable cations.

Bags were inserted horizontally into the soil from the front of the pit at various depths and left for variable periods (one set remained in soils for three years; another set remained in soils for nine years). There were three replicates per set introduced into the pit front. The pit was refilled, taking into account the initial structure of pedological volumes. Some bags were kept for control.

The bags were collected at the end of their 'incubation' period. As quartz is very resistant under temperate climatic conditions (Goldich, 1938; van Lier *et al.*, 1960; Knauss and Wolery, 1988) it was considered as unweatherable during the experiment duration and served as an internal standard: if, after the *in situ* incubation, a bag was pierced and there was less than one gram of quartz, it was assumed that some plagioclase grains were lost and the sample was eliminated from the data files.

Plagioclase and quartz were sorted using their size difference (sieved with a mean mesh size of 200 μm). The long *in situ* exposure allowed some hyphae and small roots to colonize numerous bags. As these organic filaments tended to aggregate the grains independently of their composition, samples were manually sorted under binocular-microscope. The operator sorted out hyphae and roots and verified the purity of each sorted phase. After sorting, the phases were weighed: if the mass of quartz was not between 0.999 and 1.001 gram, the sample was sorted once again. There was a systematic mass loss of about 0.00034 ± 0.00009 gram for each sample manipulation (test carried out over 20 manipulations; data not provided). Thus, a mass correction was made after the final sorting. The correction (+ 0.00034 per manipulation) was added to the final weight of the samples. In most cases, samples were manipulated two times (*i.e.* collection after incubation; sorting). All samples were sorted by a single operator.

An average sample necessitated about ten hours for sorting by an experienced operator. For this reason only one replicate was sorted. Nevertheless, all replicates (n = 3) of a whole soil profile were sorted in order to check the representativeness of one replicate compared to the two others. Results indicated that some variability occurred but that it was low compared to the magnitude of the process observed (fig. 1). Consequently, the hypothesis of good representativeness of replicates was assumed.

Some samples were observed by SEM (Hitachi S 2500 LB equiped with a Kevex Delta energy-dispersive system). Two samples (Monthermé; 9 years; litter; spruce and oak) and a control were previously included in a resin and polished in order to be observed in thin section under optical microscope. Images were analysed using digital processing data software (Qwin-LEICA).

Specific surface area of test-minerals was measured using the BET method (device: Gemini 2360). For this purpose, 2 grams of each sample were outgassed by vacuum (at 200°C) for 12 hours before measurement. Calibration of the device was made with standard materials

Table 4. Calculation of relative values, an example:
mass losses of test-minerals after nine years (site of Eu).

depth of incubation (cm)	mass losses under Norway spruce (g for 3 g)	mass losses under pedunculated oak (g for 3 g)	formulae	relative value
0	0.059	0.021	0.059 - 0.021	+ 0.038
5	0.022	0.013	0.022 - 0.013	+ 0.009
15	0.016	0.017	0.016 - 0.017	- 0.001
40	0.018	0.009	0.018 - 0.009	+ 0.009

(Wilson *et al.*, 1989): CRM-169 (0.10 ± 0.01 $m^2.g^{-1}$); CRM-170 (1.05 ± 0.05 $m^2.g^{-1}$); CRM-173 (8.23 ± 0.21 $m^2.g^{-1}$). After calibration, the standard CRM-169 was systematically included in all series of measurements in order to validate the results. Repeatability of measurements was tested using various materials for five days (variation coefficients < 5 %). The plagioclase control (100-200 μm) had a specific surface area of 0.11 ± 0.01 $m^2.g^{-1}$ (n = 5).

Relative values were used to test the tree species effect (Bonferroni t-test) without integrating the site effect (see table 4 for an example).

3. Results

3.1. Observations

3.1.1. macroscopic observations

Most test-minerals were colored after their stay in the soil. Colors varied from brown to ochre. Coloration intensity decreased with soil depth and was often nil at 40 cm depth. It also varied with site (*e.g.* samples from Couturas and Lamotte-Beuvron were less colored than samples from others sites). Coloration of samples incubated for three years was less marked than coloration of the "nine years" samples. Numerous samples inserted into soil under broadleaved stands were more colored than those under coniferous stands of the same site.

Most of the samples were more or less colonized by fungi hyphae. Bags were sometimes also colonized by thin roots. These organic filaments tended to aggregate the minerals without discrimination of their composition. Colonization was highest between 0 and 15 cm depth (e.g. beech of Argonne: respectively 0.001; 0.002; 0.009; 0.000 g of organic filaments at 0 cm; 5 cm; 15 cm; 40 cm depth). The highest mass of organic filaments in a bag was 0.012 gram (Lamotte-Beuvron; Scots pine; litter). As the total number of samples was quite low, it was not possible to see the effects of soil type or tree species on the mass of organic filaments which had colonized the bags.

During the *in situ* incubation, some aggregates were cemented by organic compounds.

3.1.2. microscopic observations

SEM observations showed that surfaces of test-minerals controls (plagioclase and quartz) were quite smooth and without any typical feature of weathering (fig. 2a).

After the *in situ* incubation, quartz grains had the same surface state as the controls: no trace of dissolution was observed on quartz grains. Numerous organic filaments adhered to plagioclase and quartz surfaces (fig. 2b). A photograph showed that filaments produced exudates. Bacterial colonies could be observed near them (fig. 2c).

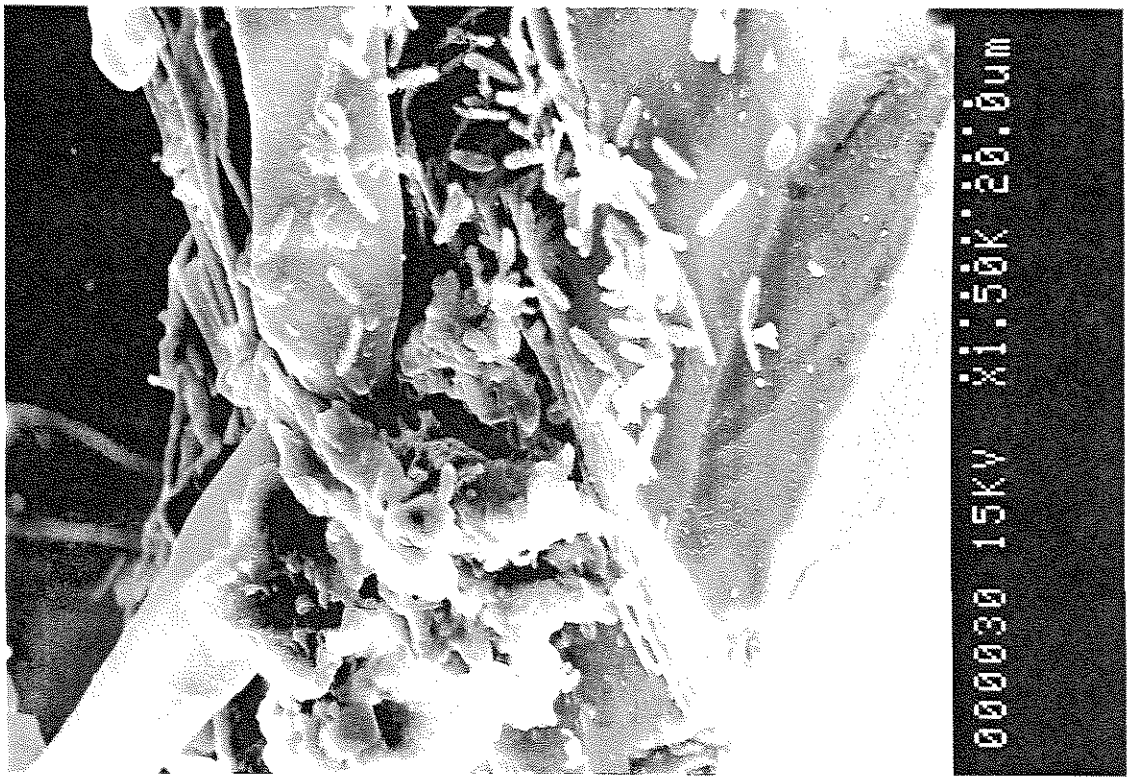
fig. 2. SEM observations of test-minerals surfaces after nine years of incubation in soils.

a - Control

b - Test-mineral surface covered by hyphae (test-mineral under pine litter in Bourganeuf).

fig. 2. SEM observations of test-minerals surfaces after nine years of incubation in soils.

c - Organic matter and bacteria colonies near a hyphae (test-mineral under beech litter in Argonne).



d - Organic matter deposition (quartz grain under beech litter in Argonne).

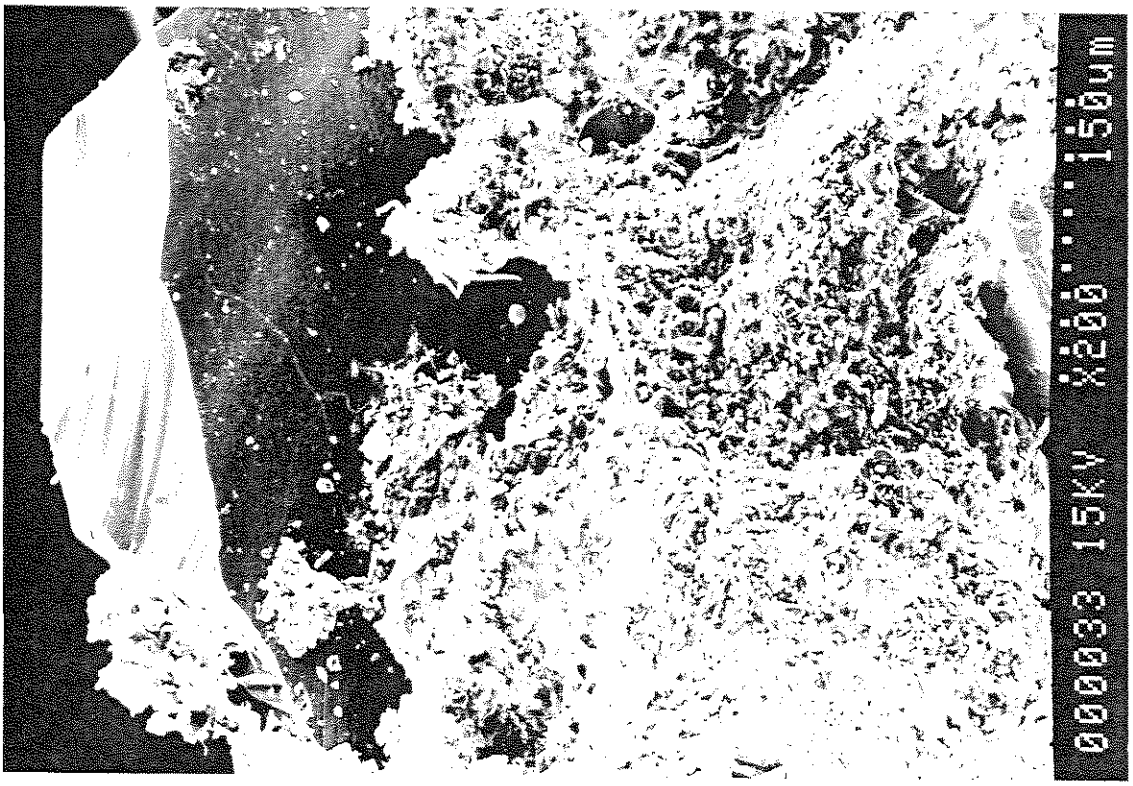


fig. 2. SEM observations of test-minerals surfaces after nine years of incubation in soils.

e - Pores (test-mineral under spruce litter in Monthermé).

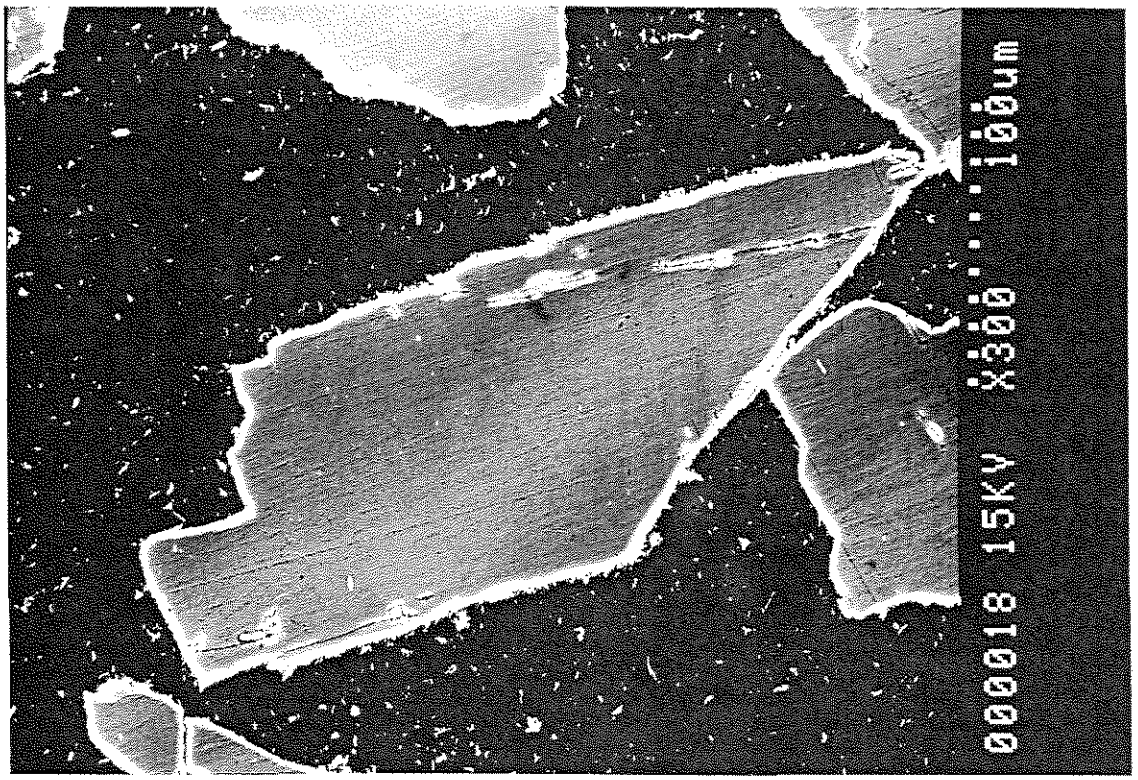
Microscopic observations showed some precipitates on test-minerals surfaces:
i) organic matter (fig. 2d: in the upper part: surface of a quartz grain; in the lower part: precipitate rich in carbon on the quartz grain). SEM observations (with an energy-dispersive system) confirmed that cements of isolated aggregates were organic.
ii) iron oxides.

The manual sorting of samples revealed some minerals of soil origin:
iii) soil silicates (phyllosilicates and tectosilicates).
iv) globular shape mounds of silica.

The presence of these phases in bags represented a source of error for the mass balances. However, the weight of all these phases was very low compared to sample weight (< 0.0005 g in the sample with the highest content of soil minerals). The weight of the secondary phases was included in the weight of the feldspar phase. Precipitates were not present in samples at 40 cm depth. As microscopic observations were not systematically carried out, no general conclusion could be drawn about soil type or tree species impacts.
SEM observations showed that plagioclase surfaces were weathered during the in situ incubation. The surface weathering decreased with soil depth. The low number of observations and the ubiquity of weathering figures made it impossible to distinguish the tree species effect on this phenomenon. At times, features in embayments, slots and pores could be observed (fig. 2e). These features were never observed on controls.
Digital pictures of plagioclase thin sections observed by SEM (fig. 3a; 3b; 3c) were computed to estimate the surface state evolution of test-minerals. Calculation of lengths ratios (external perimeter of a cross section of a grain : total perimeter of the same picture) was used as a surface state index. The total perimeter of a grain was the sum of its external perimeter and of the perimeters of the defects inside the grain. Grains with no defects had a ratio of one, whereas grains with a lot of defects had a ratio tending to zero. According to this calculation, there was a significant difference ($n = 15$; $p < 0.001$) between control (0.90 ± 0.02; mean $\pm$ 1 standard error) on one hand, and samples emplaced below litter (Monthermé) for nine years on the other hand. There was no difference between samples under spruce litter (0.42 ± 0.04) and samples under oak litter (0.42 ± 0.05).
Semi-quantitative analysis (energy-dispersive system) showed that the most weathered areas of test-minerals had different compositions from unweathered areas and controls, mainly due to a decrease in the relative content of Ca and Na. Numerous analyses showed that the composition of apparently weathered areas did not differ from that of the control. It should be also noted that some bad surface states could, during analysis with an energy-dispersive system, lead to underestimations of some elements such as Ca, Na and K.

fig. 3. Cross sections of some test-minerals.

a - Control.



b - Test-mineral under oak litter.

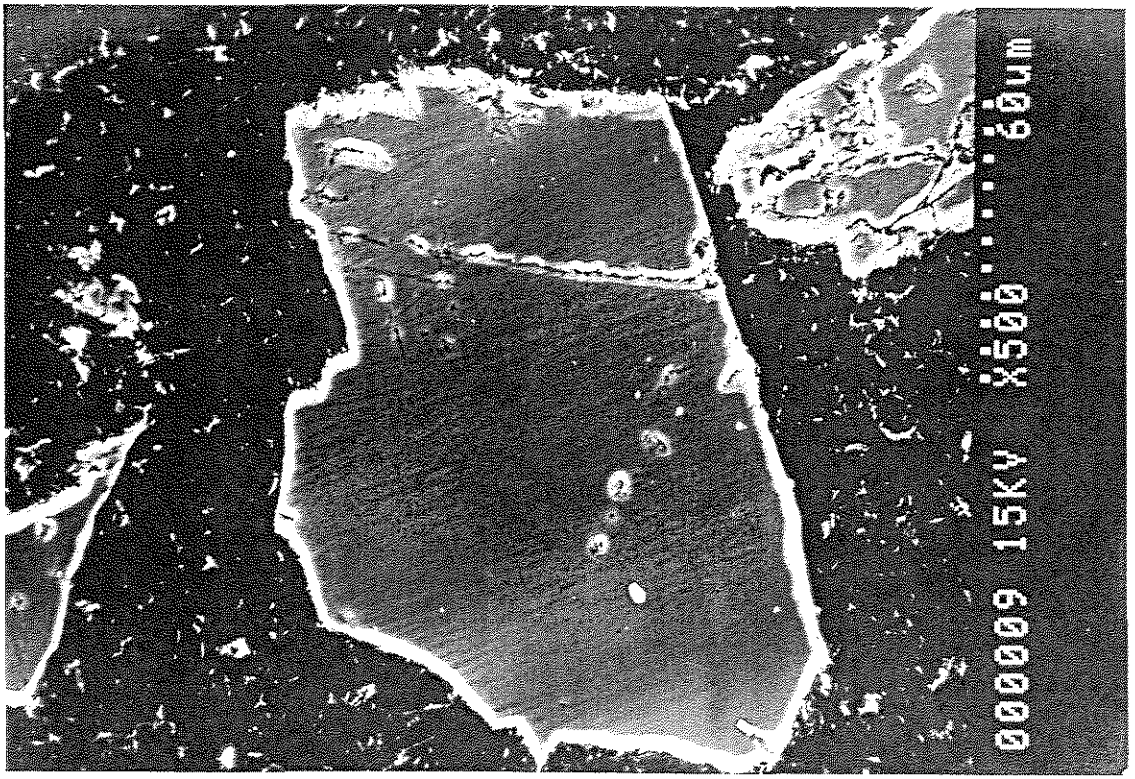
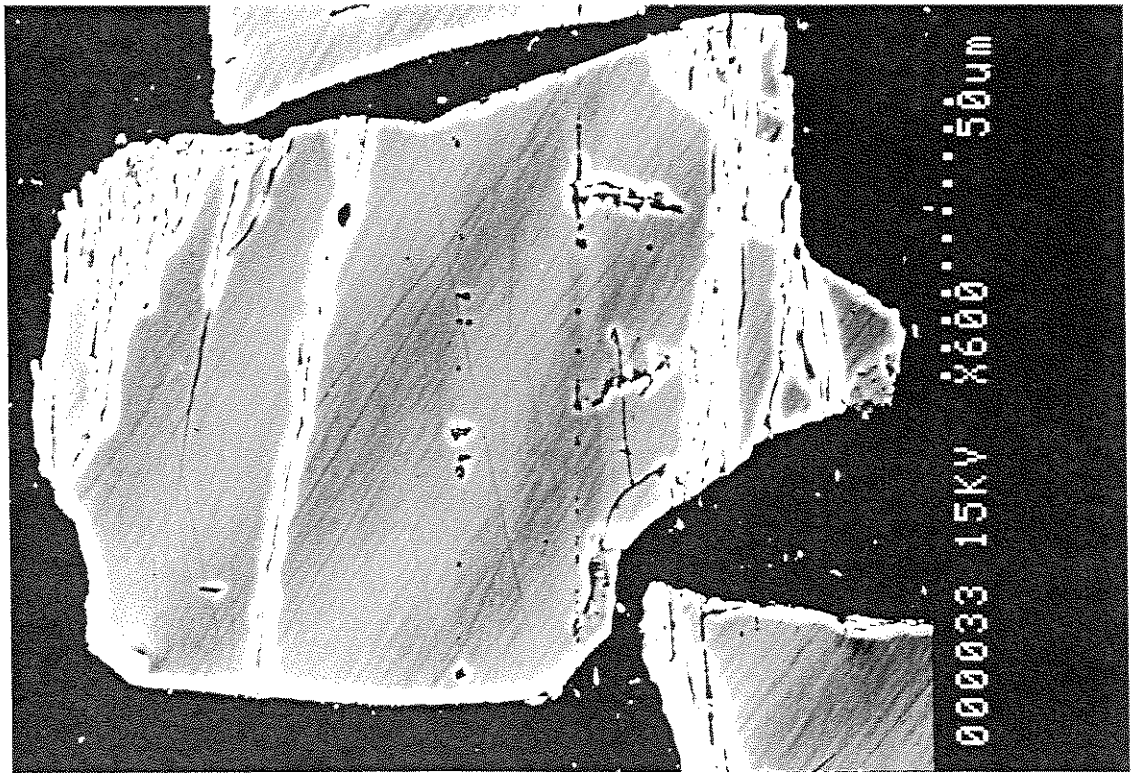


fig. 3. Cross sections of some test-minerals.

c - Test-mineral under spruce litter.



S.C.D. - U.H.P.
NANCY 1
SCIENCES
BIBLIOTHÈQUE

Fig. 4. Mass losses: comparison between the two lengths of incubation

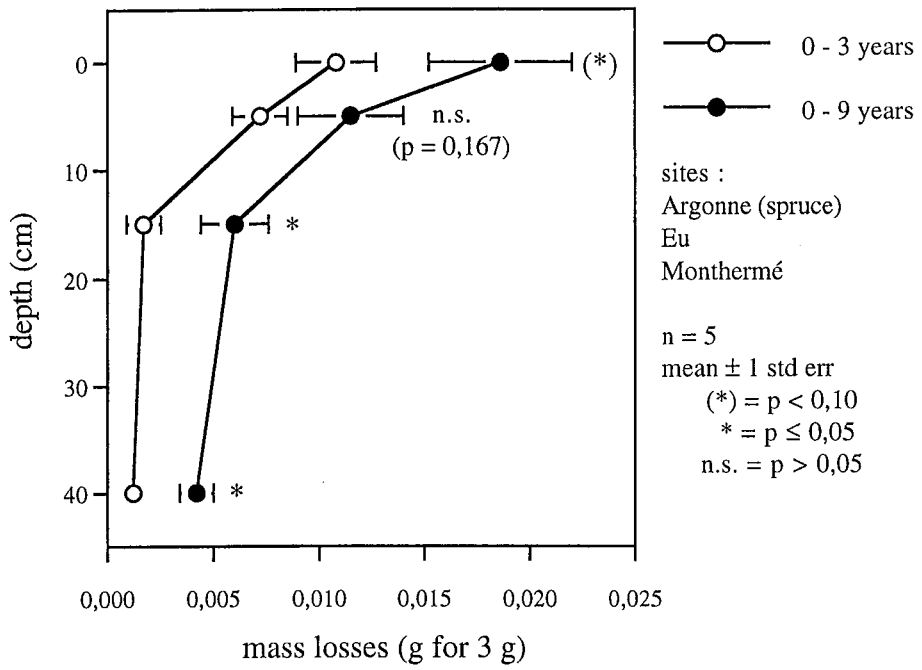
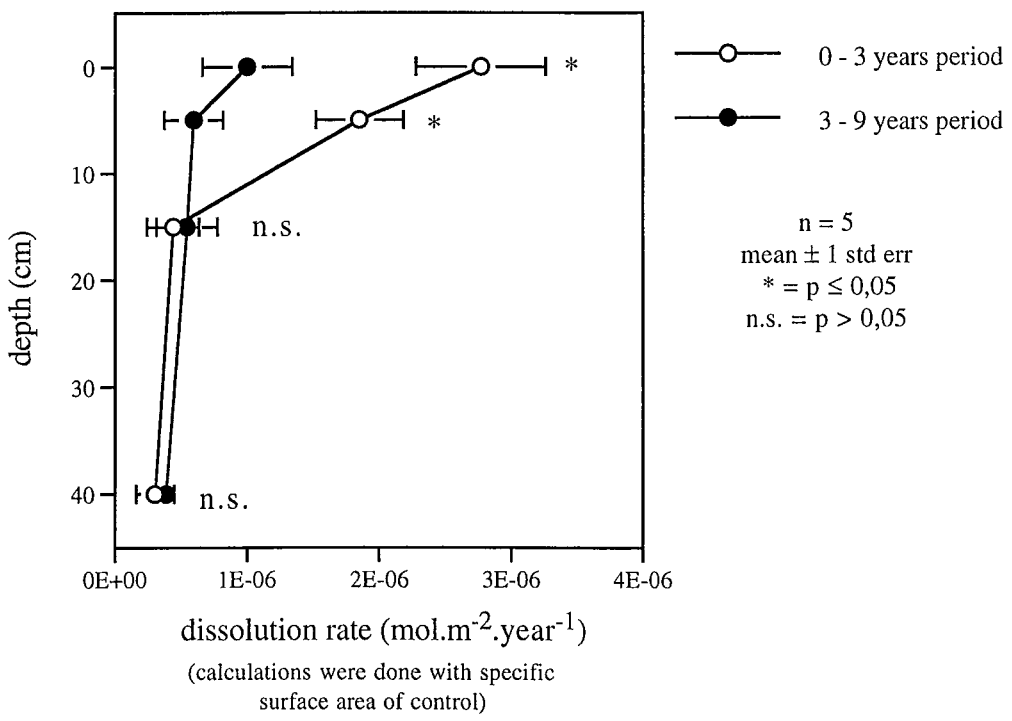


Fig. 5. Dissolution rates: comparison between the "0-3 years" and "3-9 years" periods



3.2. Mass balance (table 2)

3.2.1. effect of depth

The effect of test-mineral insertion depth on mass losses was particularly clear. The nearer to the top of the soil the bags, the higher the mass losses. After nine years, mass losses were significantly higher ($p < 0.001$) at 0 cm than at 15 and 40 cm depths. Mass losses at 5 cm depth were intermediate. This gradient was not so clear for samples of Argonne (haplic podzol).

3.2.2. site effect

Results strongly differed according to site. Mass losses of samples at the four depths and for the two tree species were summed up ($n = 8$). Sites were as follows: Monthermé (0.274 g) and Argonne (more than 0.198 g; one missing value) > Eu (0.175 g) and Lamotte-Beuvron (0.142 g) > Couturas (0.082 g). Test-minerals from Couturas had most of its mass losses near zero. There was a positive linear relation between the amount of protons titrated in soil extractions and mass losses of test-minerals ($n = 30$; $r = 0.87$; $p < 0.001$). Of courses, the amount of protons of a soil horizon was stongly linked to its pH ($p < 0.001$).

3.2.3. time effect

The duration of *in situ* incubation had an effect on the mass losses of test-minerals (fig. 4). Samples left in the soil for nine years had significantly lower final mass than those left for only three years ($n = 20$; $p = 0.011$).

Figure 5 shows dissolution rates of samples for the 0-3 year period and the 3-9 years period. Calculation of the dissolution rate of the 3-9 year period was made assuming the following: mass losses (3-9 years) = (mass losses after nine years) - (mass losses after three years). This calculation gave a negative result (-0.003) for only one case. There, the mass losses of the (3-9 years) period was considered to be zero. For test-minerals inserted in the top of the soils, dissolution rates of the 0-3 year period were significantly higher than those of the 3-9 years period.

3.2.4. tree species effect

Tree species notably influenced the amounts of test-minerals lost during the time of contact with the soils (table 2). To show this effect without integrating the soil type effect required using relative values: coniferous species appeared to induce significantly larger mass losses by dissolution ($p \leq 0.01$) than hardwoods did under similar conditions. The t-test was also significant ($p \leq 0.05$) when Norway spruce was compared to hardwoods. It seemed to be the same case for Scots pine compared to oak. Figure 6 gives an example of the effect of vegetation type on mass losses of test-minerals. The shape of the curves of mass losses for the other sites was similar to those of the figure (except for Couturas).

Fig. 6. The effect of tree species on the mass losses of test-minerals

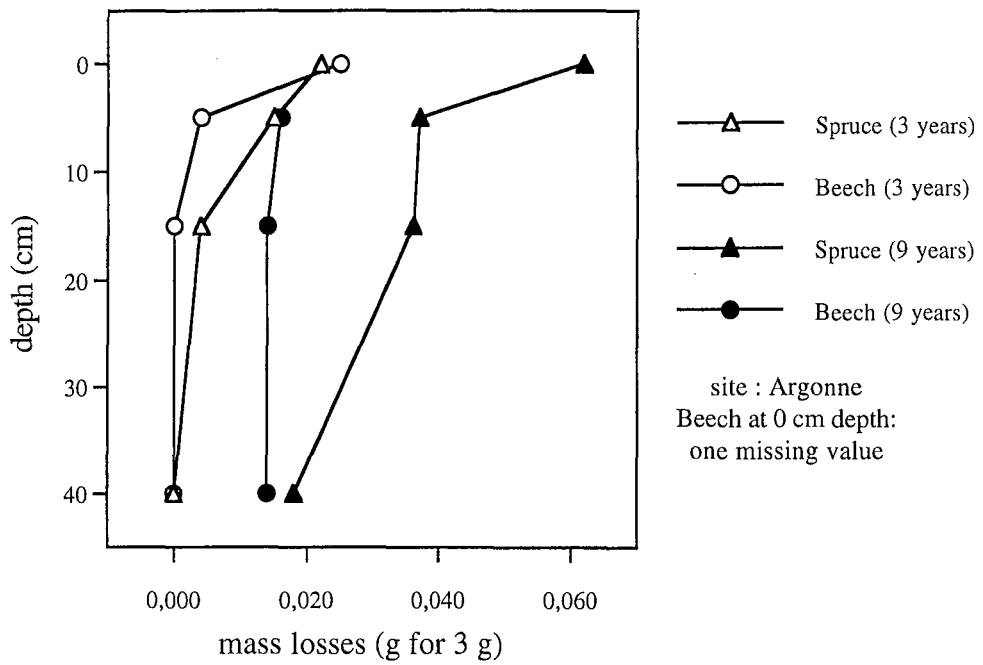
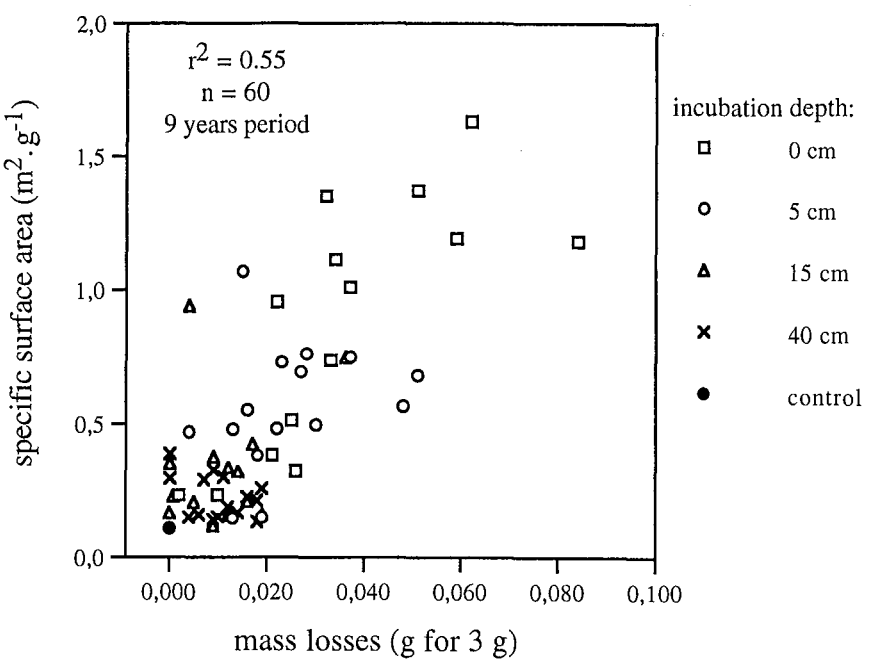


Fig. 7. Relation between mass losses and specific surface areas of test-minerals



3.3. Specific surface area measurements (table 2)

For the whole set of test-minerals of the nine-year period, specific surface area increased in the same way as mass losses (fig. 7). This positive correlation was globally significant but mainly due to test-minerals inserted at 0 and 5 cm depths. Test-minerals at 15 and 40 cm depths were not very different from those of the control, even after nine years.

The mean value (n = 8) of specific surface area of samples of Argonne was 0.62 m^2g^{-1} after three years and 0.60 m^2g^{-1} after nine years. Considering variability between replicates, there was no difference between the two periods.

Increases in specific surface area varied with the site. Thus, as for mass losses, specific surface area of Couturas test-minerals were no different from the control.

Tree species effect varied with the site. In Argonne, Norway spruce promoted large increases in specific surface area compared to beech for the two periods. It was the same case for samples under litters at Eu. In other cases, there were no difference between tree species.

4. Discussion

Dissolution rates of feldspars in laboratory are dependant upon several factors (see White and Brantley, 1995 for a review of the literature):

i) pH.

Dissolution rate increases in acidic and alcaline conditions. Rates are lowest for pH between 4.5 and 8 (Drever, 1994).

ii) temperature.

Dissolution rate increases when temperature rises.

iii) seepage conditions.

The more the solution is renewed, the more feldspars are dissolved.

iv) solution ionic strength.

Dissolution rate decreases as concentrations of cations in solution such as K, Na or Ca increase.

v) presence of ligands.

The presence of ligands promotes dissolution of feldspars. Aliphatic acids promote dissolution more than aromatic acids (Manley and Evans, 1986).

vi) specific surface area.

Dissolution rate increases with the area of contact between the mineral and the solution.

vii) mineral surface state.

Dissolution rate decreases with time. This is due to progressive disappearance of high energy sites, and defects, which are easily dissolved.

The use of test-minerals inserted *in situ* was efficient to bring to light some of these factors defined under laboratory conditions and which influence the dissolution rate of feldspars. Thus, soil pH strongly conditionned mass losses of test-minerals. The Couturas site behaved

differently from other sites as the samples from this site were no-different from the control in terms of mass and specific surface area. Couturas also has the highest soil pH. Ranger *et al.* (1990) had already observed such a behavior on this site with another type of test-mineral. It is interesting to note that the Couturas soil pH was higher than 4.5, which is the lowest pH value for limited dissolution (Drever, 1994), while the other sites had pH lower than 4.5.
Among other sites, there was no significant difference for soil pH. Amounts of rainfall could explain the difference between Monthermé (high dissolution; big amount of rainfall) and the other sites with acidic conditions (moderate amount of rainfall). The geographic area around Monthermé is also characterized by amounts of acidic atmospheric depositions which are significantly higher than at the other sites (Ulrich and Lanier, 1994).

It appeared clearly that the largest changes in test-minerals occurred in the upper part of the soil. This phenomenon has already been observed for soil minerals (see Allen and Hajek, 1989). It is noticeable that the depth gradient was strongly marked for test-minerals. Thus, from 15 cm in depth, samples were not very different from the control, taking most parameters into account: color; colonization of bags by microflora; weathering of minerals surfaces; mass losses; increases in specific surface area. This situation is linked to the proximity of sources of acidity and humidity in the ecosystem (throughfall; atmospheric deposits; mineralization of organic matter; nitrification; biologic secretions). The depth gradient was not so clearly expressed in the haplic podzol of Argonne, possibly due to a lower buffering capacity in this kind of soil.

The experimental approach of this study did not provide information about the effects of temperature, soil solution ionic strength, and ligands. However, it is probable that temperature was not an important factor in this study as the climate was quite similar at all of the experimental sites. Identifying the effect of the other two factors on *in situ* dissolution of test-minerals would necessitate a close monitoring of soil solutions to be of interest.

Dissolution rates of test-minerals inserted in the upper part of soils (0 and 5 cm depths) decreased during the experiment whereas there was no difference between the two periods at 15 and 40 cm depths. This situation could be linked to insufficient weathering conditions on these soil layers to identify the time effect on dissolution rate at 15 and 40 cm in depth. It is probable that three years was too short a period to allow the number of high energy sites (initially present on the test-minerals surface) to significantly decrease at these depths. Therefore, dissolution rates of the 3-9 years period were no different from those of the 0-3 years period at 15 and 40 cm in depth because the mean state of surface of test-minerals had not sufficiently changed from the beginning to the end of the *in situ* incubation.
The decrease in dissolution rates at 0 and 5 cm depths was due to a progressive decrease in the number of surface sites easily weathered. It is also possible that a thin layer impoverished

in a few elements appeared at the minerals surface and tended to slow dissolution. Thus, Hellmann *et al.* (1990) showed that the first stages of a plagioclase dissolution under hydrothermal conditions were incongruent in a layer up to 90 nm thick. Taking account of the analysis volume of a energy-dispersive system (about 1 μm^3), it was difficult to clearly show this phenomenon in this experiment. However, the most weathered areas of test-minerals showed that there were some preferential losses of Ca and Na. Mass losses by dissolution of test-minerals matched increases in specific surface area quite well. This seems to be confirmed by image data processing and SEM observations of fractures, slots, embayment, and pores.

Specific surface area did not increase in the period of time between year three and year nine. It is possible that test-minerals surface area reaches a limit value determined by environmental conditions quickly (*i.e.* in less than three years) and that this specific surface area then stays at this value although dissolution continues to occur. The positive relation between mass losses and specific surface area would then not be direct, but would be the result of their mutual correlation to another factor (*i.e.* the aggressivity of field conditions to minerals). Environmental conditions would, therefore, be the factors determining both the mid-term specific surface area and the amount of dissolved minerals.

Dissolution rates of this study (between 6.0 10^{-8} and 2.4 10^{-6} $mol.m^{-2}.yr^{-1}$) were quite similar to those found by Nugent *et al.* (1998) with an albite inserted into the B horizon of a spodosol (pH = 5.1) under pine during three years. It is noticeable that dissolution rates of our study were lower than rates calculated from laboratory experiments (pH = 5; T = 25°C) for albite: between 1.4 10^{-5} and 1.1 10^{-4} $mol.m^{-2}.yr^{-1}$ (Busenberg and Clemency, 1976; Helgeson *et al.*, 1984; Chou and Wollast, 1985; Knauss and Wolery, 1986) and for anorthite: between 4.2 10^{-5} and 1.4 10^{-4} $mol.m^{-2}.yr^{-1}$ (Busenberg and Clemency, 1976; Helgeson *et al.*, 1984; Amrhein and Suarez, 1988). The temperature difference between laboratory and field were not sufficient to explain this disparity. The difference in dissolution rates was probably due to some water flow heterogeneities in the field (Velbel, 1990) and to a decrease in the mineral surface reactivity during the *in situ* experiment. Nugent *et al.* (1998) suggest that the difference could be due to the formation of a thin natural coating of aluminosilicate which may inhibit the field dissolution rate. It was also possible that rates of dissolution rates in bags were lower than real *in situ* dissolution rates as water flow and water contact could be lower in the nylon bags.

Tree species was an important factor for test-minerals weathering dynamics. The dissolution was higher under conifers (Norway spruce and Scots pine) than under hardwoods (oaks and beech). Raulund-Rasmussen *et al.* (1998) have shown by laboratory experiments that soil solutions of Norway spruce dissolved more natural feldspars than beech and oak. The acidifying and weathering impact of these species have been demonstrated for phyllosilicates in laboratory (Leyval, 1988) and *in situ* (Sadio, 1982; Ranger *et al.*, 1990; Augusto *et al.*,

1998). The difference in tree species effects was due to more acidic characteristics of soils under Norway spruce and Scots pine compared to hardwoods (Ovington and Madgwick, 1957; Bonneau *et al.*, 1979; Dupraz *et al.*, 1986; Nys *et al.*, 1987). This difference was often linked to the foliage and litter acidity of these conifers (Ovington, 1953; Raulund-Rasmussen and Vejre, 1995; Priha and Smolander, 1997) as well as to the higher capacity of conifers to intercept atmospheric depositions which are potentially acid (Hornung *et al.*, 1990) and to produce more organic acidity. Although fungal microflora which had colonized test-minerals did not seem to be quantitatively affected by tree species, its composition is affected (Bauzon *et al.*, 1969; Tyler, 1992). The fact that not all fungal species have the same capacity to alter minerals (Paris *et al.*, 1995) suggests that the tree species effect on mass losses of test-minerals also occurs indirectly *via* microfloral composition. Jongmans *et al.* (1997) underline the role of hyphae on weathering of soil minerals.

The present study showed *in situ* that tree species is an important factor which should be considered in evaluating the durability of soil mineral stocks. The more acid, non-buffered and poor easily weathered minerals the soil, the more marked the tree species impact. As mass losses were highest under litters, it is probable that the quality of litterfall, stemflow and throughfall directly provokes part of these mass losses.

The experimental approach has the advantage of providing informations on *in situ*-dissolution dynamics of soil minerals from fresh minerals. However, a long enough time of contact is required to allow significant results to be measured. The apparition of new solid phases on surface samples, probably due to precipitations or leaching from higher horizons, led to slightly underestimate test-mineral mass losses and perhaps to overestimate test-mineral specific surface area. Nevertheless, the underestimations of mass losses were quantitatively negligible when organic matter present in the filament form was removed from the samples.

5. Conclusion

In forest soils, *in situ* dissolution dynamics of test-minerals is determined mainly by the physical and chemical characteristics of the site, especially that of soil acidity. The influence of tree species is important. Conifers used in this study promoted test-mineral dissolution more significantly that did hardwoods under the same conditions, probably through an initial enhancement of the ecosystem acidity.

Therefore, one can say that the soil and climate characteristics of a site determine the mean weathering dynamics of test-minerals, while factors linked to vegetation only enhance the effects more or less.

References

Allen, B.L., Hajek, B.F., 1989. Mineral occurence in soil environments. In: Dixon, J.B., Weeb, S.B. (Eds), Minerals in soil environments. SSSA Book series n°1, second edition, Madison, Wisconsin, USA. pp. 199-278.

Allott, N., Brennan, M., Mills, P., Eacrett, A., 1993. Stream chemistry and forest cover in ten small western Irish catchments. In: Ecological effects of forestation. Watkins, C. (Ed). Redwood Press (UK), Melksham. pp. 165-177.

Amrhein, C., Suarez, D.L., 1988. The use of a surface complexation model to describe the kinetics of ligand-promoted dissolution of anorthite. Geochim. Cosmochim. Acta, 52, 2785-2793.

Anne, P., 1945. Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. Ann. Agron., 2, 161-172.

Augusto, L., Bonnaud, P., Ranger, J., 1998. Impact of tree species on forest soil acidification. For. Ecol. Manag., 105, 67-78.

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. Oecol. Plant., IV, 99-122.

Binkley, D., Valentine, D., 1991. Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine and Norway spruce in a replicated experiment. For. Ecol. Manag. 40, 13-25.

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. Rev. For. Fr; XXXI (3), 198-207.

Bremner, J.M., 1960. Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. Journal of Agricultural Science, Cambridge. 55, 11-33.

Busenberg, E., Clemency, C.V., 1976. The dissolution kinetics of feldspars at 25°C and 1 atm. CO2 partial pressure. Geochim. Cosmochim. Acta, 40, 41-49.

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. Can. J. For. Res., 24, 337-349.

Chou, L., Wollast, R., 1985. Steady-state kinetics and dissolution mechanism of albite. Amer. J. Sci., 285, 963-993.

Deharving, L., 1996. Soil Collembola diversity, endemism, and reforestation: A case study in the Pyrenées (France). Conservation Biology, 10 (1), 74-84.

Drever, J.I., 1994., The effect of land plants on weathering rates of silicate minerals. Geochim. Cosmochim. Acta, 58 (10), 2325-2332.

Duchaufour, P., Bonneau, M., 1959. Une nouvelle méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. Bull. Assoc. Fr. Etude. Sol., 4, 193-198.

Dupraz, C., Lelong, F., Bonneau, M., 1986. Effets des boisements résineux purs sur l'évolution de la fertilité du sol : premiers résultats obtenus sur bassins versants expérimentaux du Mont Lozère (Lozère, France). Ann. Sci. For., 42 (2), 147-164.

Goldich, S.S., 1938. A study in rock weathering. Journ. Geol., 46, 17-23.

Helgeson, H.C., Murphy, W., Aagaard, P., 1984. Thermodynamic and kinetic constraints on reaction rates among minerals and aqueous solutions: II. Rate constants, effective surface area and hydrolysis of feldspars. Geochim. Cosmochim. Acta, 48, 2405-2432.

Hellmann, R., Eggleston, C.M., Hochella, M.F.Jr., Crerar, D.A., 1990. The formation of leached layers on albite surfaces during dissolution under hydrothermal conditions. Geochim. Cosmochim. Acta, 54, 1267-1281.

Hodson, M.E., Langan, S.J., Kennedy, F.M., Bain, D.C., 1998. Variation in soil surface area in a chronosequence of soils from Glen Feshie, Scotland and its implications for mineral weathering rate calculations. Geoderma, 85, 1-18.

Hornung, M., Reynolds, B., Stevens, P.A., Hugues, S., 1990. Water quality changes from input to stream. J. Soil Sci., 41, 223-240.

Jongmans, A.G., van Breemen, N., Lundström, U., van Hees, P.A.W, Finlay, R.D., Srinivasan, M., Unestam, T., Giesler, R., Melkerud, P.A., Olsson, M., 1997. Rock-eating fungi. Nature, 389, 682-683.

Knauss, K.G., Wolery, T.J., 1986. Dependence of albite dissolution kinetics on pH and time at 25°C and 70°C. Geochim. Cosmochim. Acta, 50, 2481-2497.

Knauss, K.G., Wolery, T.J., 1988. The dissolution kinetics of quartz as a function of pH and time at 70°C. Geochim. Cosmochim. Acta, 52, 43-53.

Leyval, C., 1988. Intéractions 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.

Manley, E.P., Evans, L.J., 1986. Dissolution of feldspars by low-molecular-weight aliphatic and aromatic acids. Soil Sci., 141(2), 106-112.

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.

Nihlgard, B., 1969. The microclimate in a beech and a spruce forest - a comparative study from Kongalund, Scania, Sweden. Bot. Notiser, 5 (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. 22, 302-314.

Nugent, M.A., Brantley, S.L., Pantano, C.G., Maurice, P.A. 1998. The influence of natural mineral coatings on feldspar weathering. Nature, 395 : 588-591.

Nys, C., Bullock, P., Nys, A., 1987. Micromorphological and physical properties of a soil under three different species of trees. Soil Micromorphology: 459-464. Proceeding of the VIIth international working meeting on soil micromorphology (Paris july 1985).

Ovington, J.D., 1953. Studies of the development of woodland conditions under different trees. Part I - Soil pH. J. Ecol., 41, 13-34.

Ovington, J.D., Madgwick, H.A.I., 1957. Afforestation and soil reaction. J. Soil Sci., 8(1), 141-149.

Ovington, J.D., 1955. Studies of the development of woodland conditions under different trees. Part III - The ground flora. Ecology. 43, 1-21.

Paris, F., Bonnaud, P., Ranger, J., Lapeyrie, F., 1995. *In vitro* weathering of phlogopite by ectomycorrhizal fungi. I - Effect of K^+ and Mg^{2+} deficiency on phyllosilicate evolution. Plant Soil, 177, 191-201.

Ponge, J.F., Vannier, G., Arpin, P., David, J.F., 1986. Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. Intérêt sylvicole. Rev. For. Fr., XXXVIII (6), 509-516.

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. Biol. 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. C.R. Acad. Sci. Paris, t311, série II, 405-411.

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. Ann. Sci. For., 47, 529-550.

Ranger, J., Nys, C., 1994. The effect of spruce (*Picea abies* Karst.) on soil development: an analytic and experimental approach. Eur. J. Soil Sci. B (45), 193-204.

Ranger, J., Turpault, M.P., 1999. Input-output nutrient budgets as a diagnostic-tool for the sustainability of forest management. For. Ecol. Manag., 122 : 139-154.

Raulund-Rasmussen, K., Vejre, H., 1995. Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. Plant 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. Eur. J. Soil Sci. 49, 397-406.

Rouiller, J., Guillet, B., Bruckert, S., 1980. Cations acides échangeables et acidités de surface. Approche analytique et incidence pédogénétique. Bull. Assoc. Fr. Etude Sol, 2, 161-175.

Sadio, S., 1982. Altération expérimentale de phyllosilicates-tests sous végétations forestières acidifiantes. Thèse Univ. Nancy I, 96 p.

Skeffington, R.A., 1983. Soil properties under three species of tree in southern England in relation to acid deposition in throughfall. In: Effect of accumulation of air pollutants in forest ecosystems. pp. 219-231.

Swoboda-Colberg, N.G., Drever, J.I., 1993. Mineral dissolution rates in plot-scale field and laboratory experiments. Chemical Geology. 105, 51-69.

Tamm, O., 1922. Um best äming ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex. Meded Stat. Skogsfors., 19, 385-404.

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. For. Ecol. Manag., 47, 269-284.

Ulrich, E., Lanier, M., 1994. Dépôts atmosphériques et concentrations des solutions du sol (sous-réseau CATAENAT). Rapport scientifique sur l'année 1993. Rapport Office National des Forêts, programme RENECOFOR. 118 p.

van Lier, J.A., de Bruyn, P.L., Overbeck, J.Th., 1960 The solubility of quartz. J. Phys. Chem. 64, 1675-1682.

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 Albaquafl. Geoderma 73, 83-106.

Velbel, M.A., 1990. Influence of temperature and mineral surface characteristics on feldspar weathring rates in natural and artificial systems: a first approximation. Water Resour. Res. 26 (2), 3049-3053.

Velbel, M.A., 1993. Constancy of silicate-mineral weathring-rate ratios between natural and experimental weathering: implications for hydrologic control of differences in absolute rates. Chemical Geology, 105, 89-99.

White, A.F., Brantley, S.L. (Eds)., 1995. Chemical weathering rates of silicate minerals. Revews in mineralogy volume 31, Minaralogical Society of America, Washington D.C., USA, 583 pp.

White, A.F., Blum, A.E., Schulz, M.S., Bullen, T.D., Harden, J.W., Peterson, M.L., 1996. Chemical weathering rates of a soil chronosequence on granitic alluvium: I - Quantification of mineralogical and surface area changes and calculation of primary silicate reaction rates. Geochim. Cosmochim. Acta. 60, 2533-2550.

Wilson, R., Havard, D.C., Gould, D., 1989. The certification of the nitrogen BET specific surface areas of six materials in the range 0.1 to 8 m^2g^{-1}. Commission of the European Communities, Community Bureau of Reference. Rapport EUR-12025. 63 pp.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

Article II

IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL MINERALS.
An experimental approach: test-vermiculites.

Augusto, L., Ranger, J., Turpault, M.P., Bonnaud, P.

(soumis à *European Journal of Soil Science*)

Impact of tree species on soil minerals.
An experimental approach: test-vermiculites.

Summary

The objective was to study the acidification and the weathering of fresh minerals by several tree species. Test-minerals were inserted into twenty acidic soils where there were few tree species stands in the same conditions. The test-minerals were two types of vermiculites: a high-charge vermiculite and a low-charge vermiculite. Test-minerals were maintained in soils over one and three years.

When test-minerals were inserted near the topsoil or into soils with low buffering capacity, they were more acidified and weathered than when the positioning was different. Test-minerals changed to hydroxylated interlayered vermiculites. The formation of hydroxides in the interlayer space decreased the cationic exchange capacity of test-minerals. The high-charge test-mineral had a higher affinity for aluminum than the low-charge test-mineral. The tree species effect on test-minerals was significant but low compared to factors such as soil type, depth of insertion or duration of incubation. The acidification and weathering of test-minerals among tree species was: (Norway spruce = Silver fir) > (Scots pine = Douglas fir) > (Oak = European beech).

Introduction

Over the past few last decades, it appears that human activities indirectly have led to modifications in the saturation index of earth-alkaline cations of acidic soils of the temperate forests. Studies carried out in southern Sweden (Hallbäcken & Tamm, 1986; Falkengren-Grerup & Eriksson, 1990), in Finland (Ahokas, 1997), in Scotland (Billett *et al.*, 1990), in France (Poszwa *et al.*, 1998) and in northern America (Drohan & Sharpe, 1997) show that soil pH and saturation index has significantly decreased since the middle of the 20th century. An aluminisation of the top soil has also been observed. Several studies indicate that the formation of hydroxylated Al inside vermiculites of acidic soils is one of the major processes controlling aluminium in those soils (Olson, 1988; Bain *et al.*, 1990). Now, it seems that the dominant tree species of a stand influences both soil acidification (Hallbäcken & Tamm, 1986) and vermiculite hydroxylation (Ranger *et al.*, 1990). The objective of the present study was to determine the acidifying and weathering effect of several dominant tree species of European forests on soil minerals.

Table 1 Sites characteristics.

Site	Bedrock (generic terms)	Soil (F.A.O.)	pH (water)	Saturation Index (%)	CEC	Altitude (m)	Temperature (°C)	Rainfall (mm)	Oak	Beech	Spruce	Fir	Douglas	Pine
Bishoffsheim (NE)	sandstone	dystric cambisol	4.1	28	4.7	500	9	950	.	abc	abc	abc	.	.
Coat-an-Noz (NW)	silt	haplic luvisol	3.9	20	7.7	160	11	950	.	abc	abc	abc	abc	.
La Courtine (CF)	granite	dystric cambisol	4.4	11	16.0	820	7.5	1250	abc	.	abc	ab	abc	abc
Gedinne (BEL)	silt	dystric cambisol	3.9	6	10.2	420	8	1100	abc	.	abc	.	abc	.
Haye (NE)	silt	haplic luvisol	4.5	46	8.9	370	9.5	760	abc	.	abc	.	abc	.
Hochkopf (NE)	sandstone	cambic podzol	3.6	22	3.7	370	9	800	abc	.	abc	.		abc
Lucenay-l'Evêque (CF)	rhyolite	dystric cambisol	4.3	12	7.9	540	9	1000	abc	.	.	.	abc	abc
Mourtherhouse (NE)	sandstone	cambic podzol	4.1	17	3.3	345	9	820	abc	.	abc	.	abc	.
Moux (CF)	granite	dystric cambisol	4.4	36	12.2	560	9	1000	abc	.	abc	.	bc	.
Oberbronn (NE)	sandstone	dystric cambisol	3.7	15	6.1	410	9.5	870	abc	.	.	abc	.	abc
Paimpont (NW)	silt	dystric cambisol	3.7	18	7.2	250	11	870	abc	.	.	.	.	abc
La Petite-Pierre (NE)	sandstone	haplic luvisol	3.6	35	9.3	380	9	790	abc	abc	abc	.	.	abc
Peyrat-le-Château (CF)	granite	dystric cambisol	4.4	9	10.1	450	8.5	1400	abc	.	abc	.	.	.
col du Pilon (CF)	silt	dystric cambisol	3.9	9	12.8	700	8	1100	abc	.	abc	.	abc	.
Rambouillet (NW)	sand	haplic podzol	3.9	47	4.7	150	10	630	ab	.	.	.	.	ab
Remiremont (NE)	silt	dystric cambisol	4.1	7	8.9	610	8	1470	.	abc	abc	.	abc	abc
Rosheim (NE)	granite	dystric cambisol	4.5	40	8.9	650	9	1000	.	abc	abc	abc	.	.
Soulles (NW)	silt	gleyic luvisol	3.8	13	6.9	150	11	1100	ab	.	abc	.	abc	.
Sparsbach (NE)	sandstone	dystric cambisol	3.9	21	3.4	270	9	780	.	abc	abc	abc	.	abc
Thann (NE)	granite	dystric cambisol	4.5	67	10.2	650	8.5	1000	.	abc	abc	abc	abc	.

BEL = Belgium
CF = center of France.
NE = northeastern France.
NW = northwestern France.

pH and Saturation Index: mean at 5 cm depth
CEC (cmol c/kg): mean at 5 cm depth
Temperature and Rainfall: annual means

a = Vermiculite of Prayssac (1 year): 63 stands
b = Vermiculite of Prayssac (3 years): 64 stands
c = Vermiculite of Santa Olalla (1 and 3 years): 61 stands

Twenty acidic forest soils were studied. Each site had a few stands in the same conditions but made up of different tree species. As soil minerals are often in place for centuries, they are already highly weathered and their surfaces integrate a duration of contact with soil solutions which is much longer than the duration of exposure to current tree species stands,making the use of soil minerals to study tree species effects on mineral weathering quite difficult. Therefore, the present work used an *in situ* experimental approch: the test-minerals method. This method makes use of fresh minerals which are inserted into soils and then maintained over a long period. The insertion of fresh minerals into soils was initiated by Sadio (1982) and used by Ranger *et al.* (1990) and Nugent *et al.* (1998) in temperate forest soils, by Righi *et al.* (1990) and Jamet *et al.* (1996) in tropical soils and by Monterroso-Martinez (1996) in soils of mines. This method is also usable for the study of seasonal soil processes (Augusto *et al.*, 1998). The present work used two types of vermiculites as test-minerals inserted into soils for one year and three years under different tree species.

Materials and methods

Seven tree species were studied: Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), Silver fir (*Abies alba* Miller), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), European beech (*Fagus sylvatica* L.), Sessile oak (*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.) and Pedunculate oak (*Quercus robur* L.). As there were very few Pedunculate oak stands (sites of Peyrat and Soulles), the two oak species were grouped (Table 1). Stands were in twenty non hydromorphic acidic sites of the French temperate area. Stands of the same site were adjacent or separated by a distance of up to 100 meters from each other. They had the same site conditions and previous land use. The main site characteristics are presented in Table 1.

The test-minerals used were two types of trioctahedral phyllosilicates: a low-charge vermiculite (vermiculite of Prayssac, France: **VP**) described by Monchoux (1961) and André (1972) and a high-charge vermiculite (vermiculite of Santa Olalla, Spain: **VSO**) described by Calle-Vian (1977). Previous works have defined two main forms of modification of vermiculites in acidic conditions ($2.5 < pH < 5.8$): **i)** in low acidic conditions ($pH > 4.6$ according to Rich, 1968; $pH > 4.3$ according to Bain *et al.*, 1990) or in the presence of acids of weak chelating capacity (Robert *et al.*, 1979), aluminium saturates the Cationic Exchange Capacity (CEC) and hydroxylated aluminium appears in the interlayer space (Hydroxy Interlayered Vermiculite: HIV) which reduces the CEC and prevents sheets from collapsing to 1.0 nm after K-saturation (typical peak at 1.4 nm in X-Ray Diffraction). **ii)** in high acidic conditions ($pH \leq 4.6$ according to Rich, 1968; $pH \leq 4.3$ according to Bain *et al.*, 1990) or in the presence of acids of strong chelating capacity (Robert *et al.*, 1979), hydroxylation does not occur. CEC does not decrease and

vermiculites behave normally in XRD (1.0 nm after K-saturation). In the first case, interlayer hydroxides can be extracted by specific methods (*e.g.* Tamura, 1957) which once more allows collapse to 1.0 nm after K-saturation. In the present work, two types of test-minerals were used in order to study the role of sheet charge on vermiculite behaviour in acidic conditions, and particularly the affinity of vermiculites to aluminum adsorption.

The previous *in situ* studies which used these test-minerals showed that VSO perfectly followed the hydroxylation model (Ranger *et al.*, 1991), but VP did not (Augusto *et al.*, 1998). For VP, classical pretreatments did not allow to significantly modify the wide peak at 1.15 nm (after K-saturation) which was typical of this mineral (appendix 1). Microprobe analysis (Camebax type MBX with WDXRA) showed that between 25 and 30 % of VP sheet stacks contained some micaceous sheets. Monchoux (1961) suggested that VP also contained some chlorite sheets whereas André (1972) showed that 25 % of VP exchange sites were not accessible to non-hydrated cations such as K^+ and NH_4^+. Bonnaud (1990) observed that, in contrast to what happens in Sr-saturation, K-saturation leads only to partial extraction of divalent and trivalent adsorbed cations. The more the valence cation, the less the cation exchange by K^+. Finally, the initial material of VP (naturally Mg-saturated) had a CEC of 50 cmol $_c$ kg^{-1}. The final CEC of VP was 110 cmol $_c$ kg^{-1} after 100 hours of Na-saturation at 40°C. A high release of Mg occured during this saturation (data not presented). This saturation suggests the presence of a magnesic interlayer structure which is pseudo-stable and which partially occupies the CEC. All these properties suggest that VP is an irregular mixed layer clay mineral, mainly composed of vermiculite and secondarly of micaceous and chloritic minerals. VP composition complicates the interpretation of XRD patterns considerably after the incubation of this mineral under uncontrolled conditions. For this reason, XRD patterns of VP are not presented. The results of the laboratory study of VP will be presented in a subsequent work.

Test-minerals were Na-saturated (NaCl 1 N at 40°C for 5 days), an element which is absent from vermiculite structure and usually absent from acidic soils. The two types of vermiculites were placed independently in non-rotting bags (NYTREL TI polyamide; 10 cm x 5 cm; mean mesh size of 20 µm). Three grams of Na-saturated test-mineral (gently ground and sieved under distilled water to 200-400 µm) and one gram of pure quartz (250-400µm) were introduced in each bag. Quartz was used to favour soil solution leaching through the bag, eliminating the stratification of phyllosilicates parallel to d*001*.

Under each tree species at each site, a pedological pit was dug perpendicularly to the slope in the centre of the sample plot. Horizons were removed one by one. The pit was described and the horizons were sampled (one bulk sample regrouping five individual

samples per horizon) down to 40 cm in depth (litter and humus; 0-5 cm; 5-15 cm; 15-40 cm). Analyses were: apparent soil density (cylinder method), particle size distribution (International method), C content (Anne, 1945), N content (Bremmer, 1960), pH_{water} (soil:water ratio = 1:2.5), cationic saturation and effective CEC (Rouiller *et al.*, 1980), 'available' phosphorus (Duchaufour & Bonneau, 1959), free iron and aluminium (Tamm, 1922).

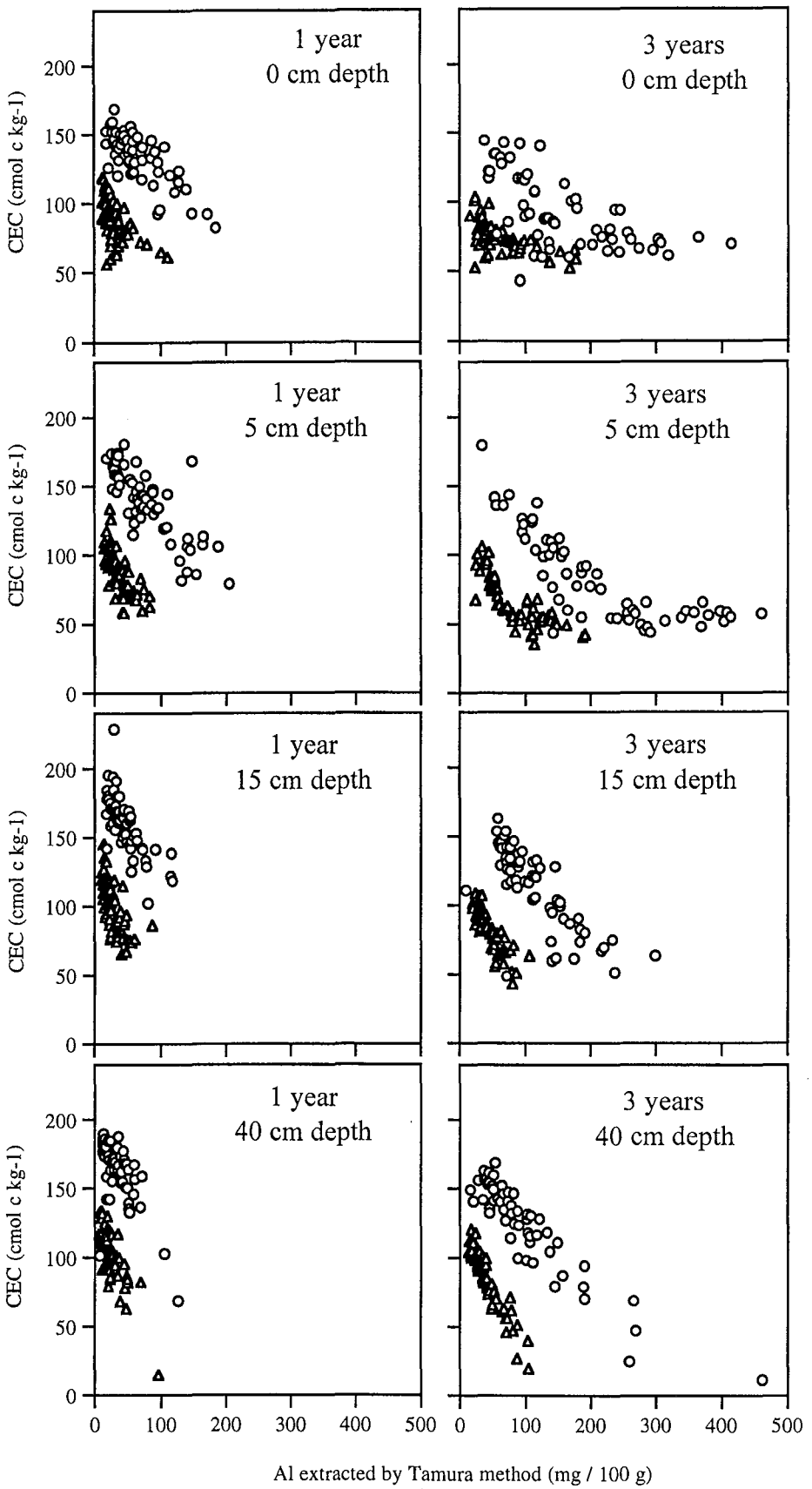
Test-minerals bags were horizontally inserted into soils from the pit front. Bags were inserted at four depths (0 cm *i.e.* under litter and humus; 5 cm; 15 cm; 40 cm) and then maintained over two periods (one set remained in soils for one year; a second set remained in soils for three years). The two sets were inserted at the same time. There were two repeats. Bags were kept for control. The pit was then refilled, taking into account the initial structure of pedological volumes.

Bags were collected at the end of their 'incubation' period. Vermiculites and quartz were magnetically separated. Each vermiculite sample was divided for the various analyses. Sodium, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Mn^{2+}, Fe^{2+} and Al^{3+} were extracted by SrCl2 for VP and by KCl for VSO (250 mg of test-mineral in 2 x 7.5 cm^3 of 1 N extractant). Potassium was extracted by SrCl2 for VP and by NH4Cl for VSO, and H^+ was extracted by KCl for VP and VSO (following the same protocol). The efficiency of the various extractions were tested in laboratory (Bonnaud, 1990). Protons and exchangeable Al were titrated. Cationic aluminium and other exchangeable cations were quantified by atomic emission plasma torch spectrophotometry (ICP, Jobin-Yvon JY38+). Amounts of aluminium and iron hydroxides (noted Al_T and Fe_{MJ}) were measured by specific extractions (Al: Tamura, 1957; Fe: Mehra & Jackson, 1960). Amounts of Si extracted during these treatments were noted Si_T and Si_{MJ}. The pH_{water} was measured (mineral:water ratio = 1:2.5). Total organic carbon was dosed by ignition for a few samples (TOC-5050, Shimadzu).

Only one repeat was analysed. A test of representativity was performed on forty pairs of repeats of the '3 years' VSO set. Except for H^+, it showed there was no significant difference at the 10 % probability level between the two repeats.

The exchangeable acidity was defined as the sum of H^+ and exchangeable Al (cmol $_c$ kg^{-1}). The effective CEC was the sum of all the exchangeable cations (cmol $_c$ kg^{-1}). The saturation index of earth-alkaline cations was calculated as the (K + Ca + Mg):CEC ratio. The concept of 'acidification' was used in the present study for a decrease in the saturation index and/or the pH of test-minerals. The concept of 'weathering' was used for practically non-reversing patterns of test-mineral change in soil conditions. Here, weathering concerned the formation of hydroxylated interlayered vermiculite (Barnhisel & Bertsch, 1989) or the destabilisation of the vermiculite structure. Data were treated with SAS (1990). Significance of statistic tests were noted as follow: *** = p = 0,001; ** = p = 0,010; * = p = 0,050; (*) = p = 0,100; n.s. = p > 0,100. In order to show the

Figure 1 The relationship between hydroxylated Al extracted from test-minerals and CEC of test-minerals (▲ = VP; ○ = VSO)



tree species effects which could be occulted by the variability of sites characteristics (Augusto *et al.*, 1998), relative values were calculated for each pair of tree species stands of a site (see Table 2. for an example). A positive relative value shows that the first tree species of the pair had a higher value than the second tree species. A 'hardwood' category was for each site created by taking the values of the oak stand or, when it was absent, of the beech stand. Results observed in the coniferous stands were systematically compared to this hardwood reference. The comparison among Silver fir and hardwood mainly concerned the European beech (Table 1). The comparison between Scots pine and hardwood mainly concerned the oaks (Table 1).

Table 2 Calculation of relative values, an example:
exchangeable acidity of VSO after three years under litters (site of Pilon).

Values	Comparison	Formulae	Final Values
original values	Douglas fir	.	3.29
	Norway spruce	.	3.22
	Sessil oak	.	1.48
relative values (division)	D(fir/spruce)	(3.29 / 3.22) -1	+ 0.02
	D(fir/oak)	(3.29 / 1.48) -1	+ 1.22
	D(spruce/oak)	(3.22 / 1.48) -1	+ 1.18

Results

Main evolution of test-minerals

The CEC of test-minerals decreased more or less during their incubation in soils (Figure 1). Sodium content decreased in favour of all other cations (Figure 2). The majority of the exchangeable cations were Na^+, Ca^{2+} and Mg^{2+}. Moderate amounts of exchangeable H^+, Mn^{2+} and Al were measured. Low amounts of exchangeable K^+ and almost Fe^{2+} were measured. On an average, H^+, K^+ and Fe^{2+} amounts represented less than 1 $cmol_c.kg^{-1}$. These results were valid for all test-minerals whatever the duration of incubation, the depth of incubation, the soil type, the vermiculite type or the tree species.

A correlation matrice was calculated with the entire dataset. It shows that two groups of variables were opposed to each other (Table 3): on the one hand, the exchangeable acidity, Al_T and, to a lesser extent, Mn^{2+} content were positively correlated to each other. On the other hand, Na^+ content, CEC, the saturation index and test-mineral pH were correlated to each other but opposed to the variables of the first group. The exchangeable acidity of test-minerals was negatively correlated to soil pH (VP: r = - 0.48***; VSO: r = - 0.36***). Test-mineral Mn^{2+} content was correlated to soil C content (VP: r = + 0.26***; VSO: r = + 0.25***). Test-mineral Ca^{2+} content was correlated to soil Ca^{2+} content (VP: r = + 0.75***; VSO: r = + 0.72***). Test-mineral

Figure 2 Cationic saturation of the test-minerals after one year and three years

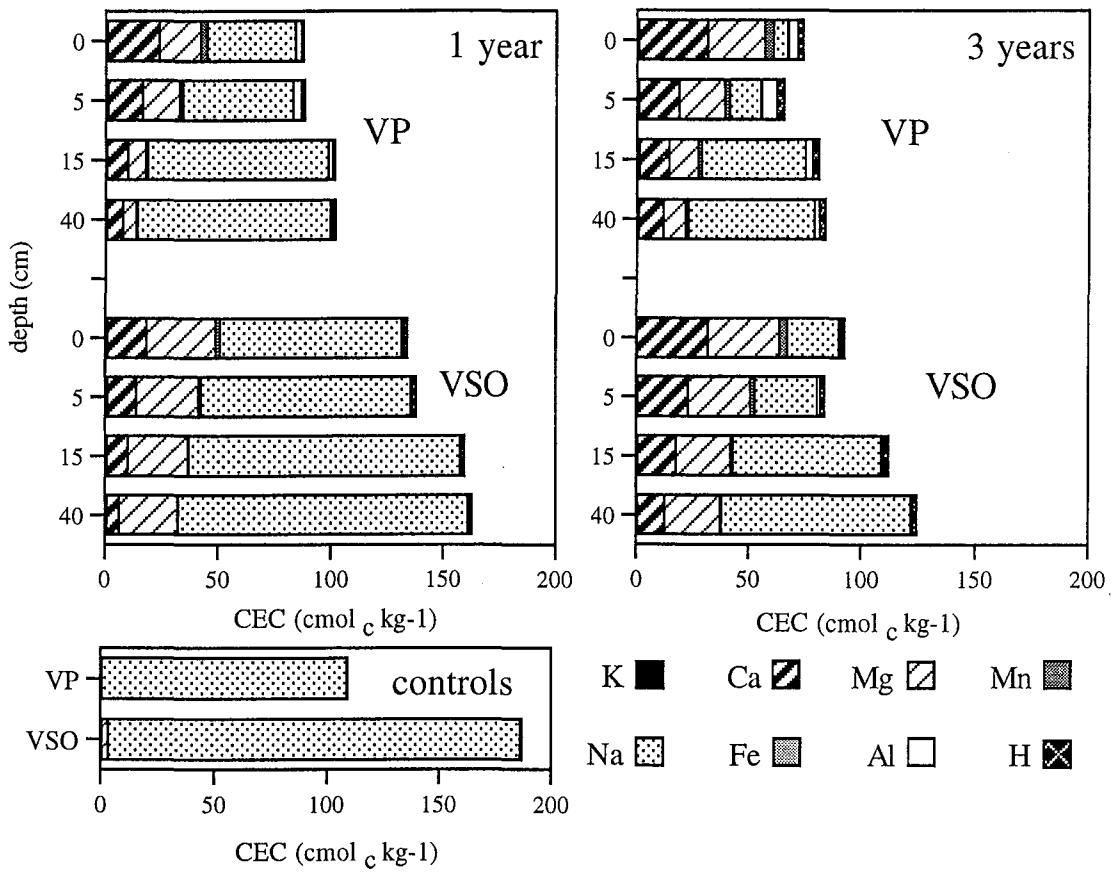


Table 3 Some significant correlation analyses for test-minerals

VP	Na	CEC	saturation index	hydroxylated Al	exchangeable acidity	exchangeable Mn
pH of contact	+ 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 ***
saturation index	.	.	.	- 0.82 ***	- 0.83 ***	- 0.53 ***
hydroxylated Al	.	.	.	.	+ 0.86 ***	+ 0.16 ***
exchangeable acidity	.	.	.	.	.	+ 0.19 ***

VSO	Na	CEC	saturation index	hydroxylated Al	exchangeable acidity	exchangeable Mn
pH of contact	+ 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 ***
saturation index	.	.	.	- 0.65 ***	- 0.50 ***	- 0.72 ***
hydroxylated Al	.	.	.	.	+ 0.53 ***	+ 0.32 ***
exchangeable acidity	.	.	.	.	.	+ 0.19 ***

correlation analysis were performed on the entire data set: 1 and 3 years; 0, 5, 15 and 40 cm depth. $p \leq 0.001$: ***

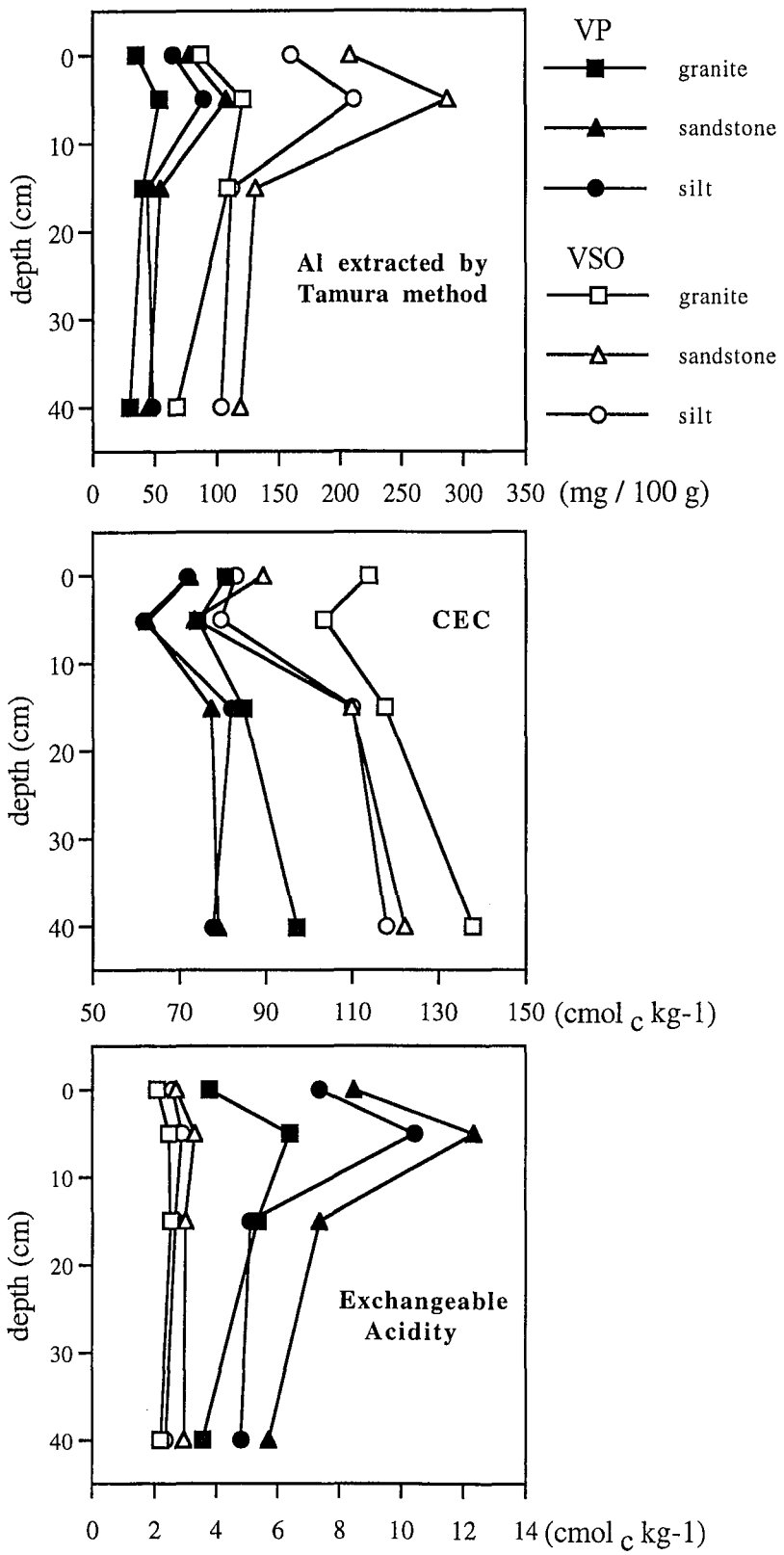
Mg^{2+} content was correlated to soil Mg^{2+} content (VP: r = + 0.35***; VSO: r = + 0.52***). Plotting the relations with a low correlation coefficient (- 0.50 = r = + 0.50) showed that they were relevant, even if not well defined (figures not presented).
The CEC of test-minerals was negatively correlated to Al_T content, whatever the duration or the depth of incubation (Figure 1). The correlation coefficient increased with depth. The relation between CEC and Al_T was a simple linear function except for samples at 0 cm and 5 cm in depth of the three year set. In the last case, the relation seemed to be composed of two linear functions. At 0 cm in depth, the five VSO samples with more than 300 mg / 100 g of Al_T were under soil humus with significantly higher (p = 0.05) C content (39.3 ± 1.6 g / 100 g) and C/N ratio (23.6 ± 0.7) than the C content (32.6 ± 3.3 g / 100 g) and C/N ratio (27.6 ± 1.3) of five randomly chosen samples with less than 200 mg / 100 g of Al_T. After their *in situ* incubation, there was no difference in C content between samples with less than 200 mg / 100 g of Al_T and samples with more than 300 mg / 100 g of Al_T (0.12 ± 0.5 and 0.12 ± 0.2 g / 100 g). Four of the five samples with more than 300 mg / 100 g of Al_T were inserted into soils with podzolic tendencies.

Effect of the incubation duration on test-minerals (Figure 2)
Variance analysis showed a significant (p = 0.05) difference for the two types of vermiculites among the '1 year' set and the '3 years' set. Values increased between one and three years for: Fe_{MJ}; Al_T; Si_T; exchangeable acidity; H^+; Ca^{2+}; Mg^{2+}; Mn^{2+}; Al^{3+}. Values decreased between one and three years for: pH; the saturation index; CEC; Na^+. There were no significant differences between the two periods for K^+ and Fe^{2+}.

Effect of the incubation depth on test-minerals
For test-minerals of the same type and of the same duration of incubation, there were significant differences (p = 0.05) among samples of different depths of incubation. Such was not the case for Fe_{MJ}, H^+ and exchangeable Fe^{2+}.
There was a decreasing gradient with depth of Ca^{2+}, Mg^{2+} and Mn^{2+} contents of test-minerals (Figure 2). This decrease was less expressed for K^+ content. Test-minerals Al_T and Al^{3+} contents on the one hand, and the saturation index and CEC losses on the other hand also presented a decrease with depth. Nevertheless, the highest values of these variables were not encountered at 0 cm in depth but at 5 cm in depth (Figure 3).

Effect of the bedrock type on test-minerals
Three main bedrocks were here considered: granite, silt and sandstone. The site on rhyolite was grouped with sites on granite. The site on sand was grouped with sites on sandstone. Exchangeable acidity, Al_T and Mn^{2+} contents of test-minerals inserted into soils on granite were lower (p = 0.05) than those of samples inserted into soils on

Figure 3 Influence of bedrock on test-minerals inserted into soils for three years



sandstone (Figure 3). Samples inserted into soils on silt were intermediate. For instance, for the twelve '3 years' VSO samples with more than 350 mg/100g of Al_T, ten were inserted into soils on sandstone, two were inserted into soils on silt and no one were in soils on granite. Values for pH, the saturation index, CEC and Ca^{2+} and Mg^{2+} contents followed the opposed order: granite ≥ silt ≥ sandstone. The differences were mainly significant for test-minerals inserted in the first fifteen centimetres of soil.

Effect of the vermiculite type on test-minerals

Values of all the variables (except Fe^{2+} and K^+) of VP were significantly correlated ($p = 0.001$) to the same variables of VSO. Correlation coefficients were as follows: + 0.85 (Ca^{2+}); + 0.84 (Mn^{2+}); + 0.76 (Na^+); + 0.76 (Al_T); + 0.67 (CEC); + 0.67(pH); + 0.55 (saturation index); + 0.47 (Mg^{2+}); + 0.47 (Fe_{MJ}); + 0.46 (exchangeable acidity); + 0.41 (Al^{3+}); + 0.21 (H^+).

For VP, Mg^{2+} content was positively correlated to exchangeable acidity (r = + 0.52***) and to Al_T content (r = + 0.54***). For VSO, on the contrary, Mg^{2+} content was negatively correlated to exchangeable acidity (r = - 0.26***) and not correlated to Al_T content.

The differences in VSO exchangeable acidity according to the bedrocks were significant but much less expressed than the differences of VP exchangeable acidity (Figure 3).

CEC losses were higher for VSO than for VP at 0 cm*** and at 5 cm*** depth. Values of samples at 15 cm in depth showed a similar tendency(*). For VP, the percentages of CEC losses compared to controls were 26.3 %; 30.0 %; 17.0 % and 15.8 % at 0, 5, 15 and 40 cm in depth, respectively. For VSO, the percentages of CEC losses compared to controls were 39.3 %; 40.8 %; 27.3 % and 23.1% at 0, 5, 15 and 40 cm in depth, respectively.

Effect of tree species on test-minerals (Table 4)

The tree species effect on test-minerals was low in absolute values. The use of relative values made it possible to isolate the tree species effect from the other factors. On the average, the tree species was more significant after three years of *in situ* incubation than after one year. For instance, the comparison of Mn^{2+} content between Silver fir and hardwood was as follows (all depths combined):

VP (1 year):	D(Silver fir / hardwood) = + 4.20*
VP (3 years):	D(Silver fir / hardwood) = + 5.37**
VSO (1 year):	D(Silver fir / hardwood) = + 2.55*
VSO (3 years):	D(Silver fir / hardwood) = + 3.33***

Table 4 The effect of tree species on test-minerals (VP; 3 years; 0 to 40 cm depth)

Comparisons	n	Exchangeable Cations							CEC	Al extracted by Tamura method	Si extracted by Tamura method	exchangeable acidity	saturation index	pH of contact expressed as moles of H+
		K	Ca	Mg	Mn	Fe	Al	H						
spruce / hardwood	16	.	+ 1.08 *	+ 0.16 (*)	+ 2.65 **	+ 0.50 **	+ 1.30 ***	+ 0.41 *	.	+ 0.40 **	+ 0.58 *	+ 1.89 **	- 0.06 *	+ 7.87 *
douglas / hardwood	9	.	+ 1.56 (*)	.	+ 1.61 **	+ 0.50 (*)	+ 0.68 *	+ 0.41 (*)	.	+ 0.20 *	.	+ 1.12 *	- 0.03 (*)	+ 2.32 *
fir / hardwood	6	- 0.77 *	.	.	+ 5.37 **	.	+ 1.77 **	+ 0.20 *	- 0.24 (*)	+ 0.73 ***	+ 0.32 (*)	+ 2.42 **	- 0.07 **	+ 4.14 **
pine / hardwood	8	.	+ 1.24 ***	.	+ 0.68 *	+ 0.31 *	+ 0.36 *	+ 0.37 *	.	.		+ 0.22 (*)	.	+ 1.80 (*)
spruce / oak	10	.	+ 1.12 (*)	.	+ 3.24 *	+ 0.50 **	+ 1.32 **	+ 0.53 **	.	+ 0.45 *	+ 0.24 *	+ 1.87 *	- 0.04 (*)	.
spruce / beech	7	.	.	.	+ 2.94 ***	+ 0.53 (*)	+ 1.38 **	.	.	+ 0.56 **	.	+ 2.02 *	- 0.09 *	+ 14.55 *
spruce / douglas	10	.	- 0.50 ***	+ 0.23 ***	- 0.23 (*)	+ 0.12 (*)	.	+ 0.16 (*)	.	.	+ 0.35 *	+ 0.16 (*)	- 0.06 (*)	- 0.55 *
spruce / fir	6	.	+ 0.86 (*)	.	.	.	.	.	.	.	+ 0.50 **	.	.	+ 5.57 (*)
spruce / pine	5	+ 0.42 (*)	.	+ 0.31 (*)	.	.	.	- 0.26 **	.	.	+ 0.36 **	.	.	.
douglas / oak	8	.	+ 1.37 *	.	+ 3.02 *	.	+ 0.77 **	.	.	+ 0.25 *	.	+ 1.28 (*)	.	+ 2.77 *
douglas / beech	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
douglas / fir	3	.	+ 2.60 **	.	.	.	.	- 0.22 *	.	.	.	- 0.27 *	+ 0.11 (*)	.

Otherwise, differences among tree species were more often significant for VP than for VSO. For instance, the comparison of Al^{3+} content between Norway spruce and hardwood was as follows (all depths combined):

VP (3 years): D(Norway spruce / oak) = + 1.32**

VSO (3 years): D(Norway spruce / oak) = n.s.

and

VP (3 years): D(Norway spruce / European beech) = + 1.38**

VSO (3 years): D(Norway spruce / European beech) = + 0.20*

Only the main significant differences among tree species for VP after three years of incubation are presented (Table 4). The tree species effect on Na^+ content was extremely variable according to the site and depth of incubation of test-minerals. No significant result on this element is presented in Table 4. The tree species effect on test-minerals was more often significant in the topsoil (0 and 5 cm in depth; data not presented) than in deeper horizons (15 and 40 cm in depth).

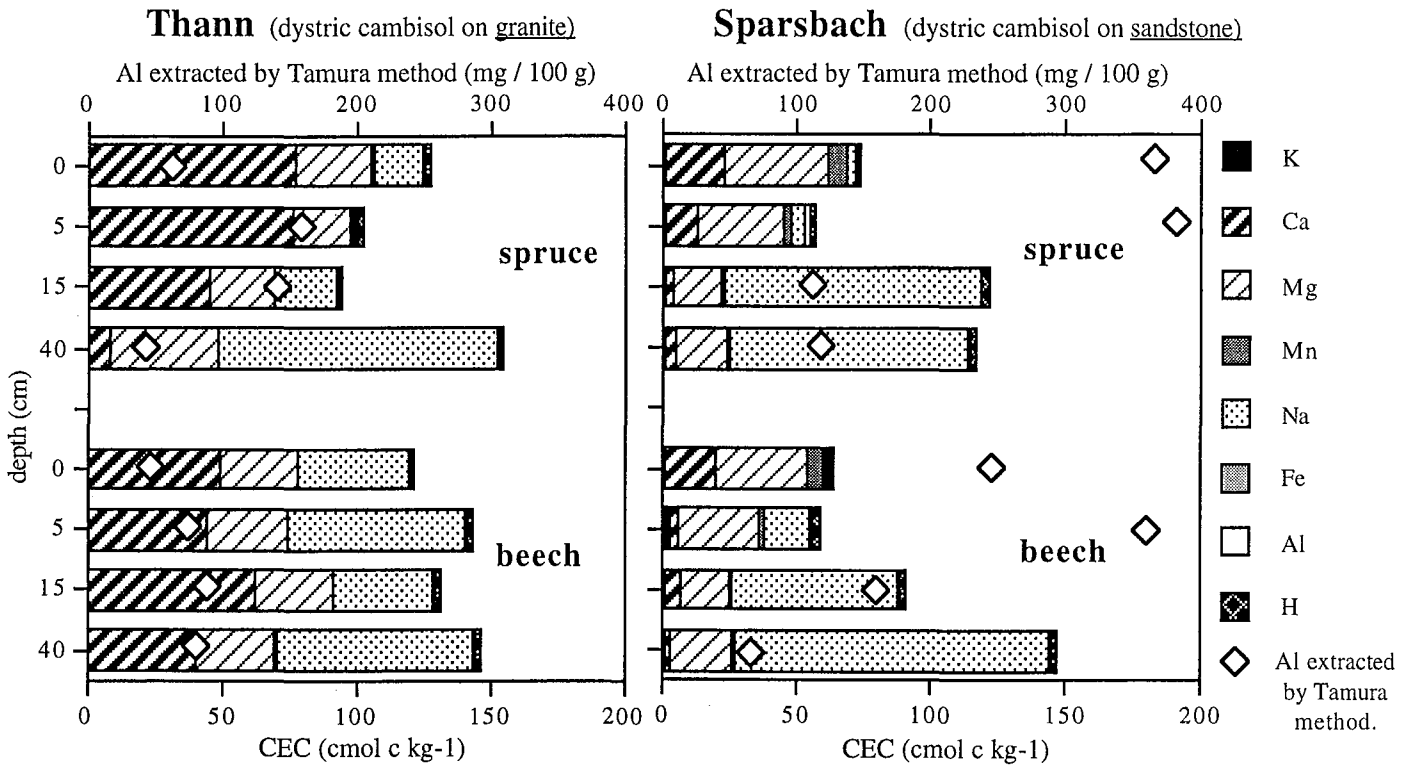
Test-minerals under hardwood had lower Mn^{2+}, Al^{3+} and H^+ contents than coniferous tree species. Moreover, Ca^{2+} and Fe^{2+} contents were lower under hardwood than under Norway spruce, Douglas fir and Scots pine. Test-minerals under coniferous tree species had higher exchangeable acidity and a lower saturation index than samples under hardwood. It was essentially the case for Norway spruce and Silver fir. Comparisons between Norway spruce on the one hand and oak or European beech on the other, were similar to those between Norway spruce and hardwoods.

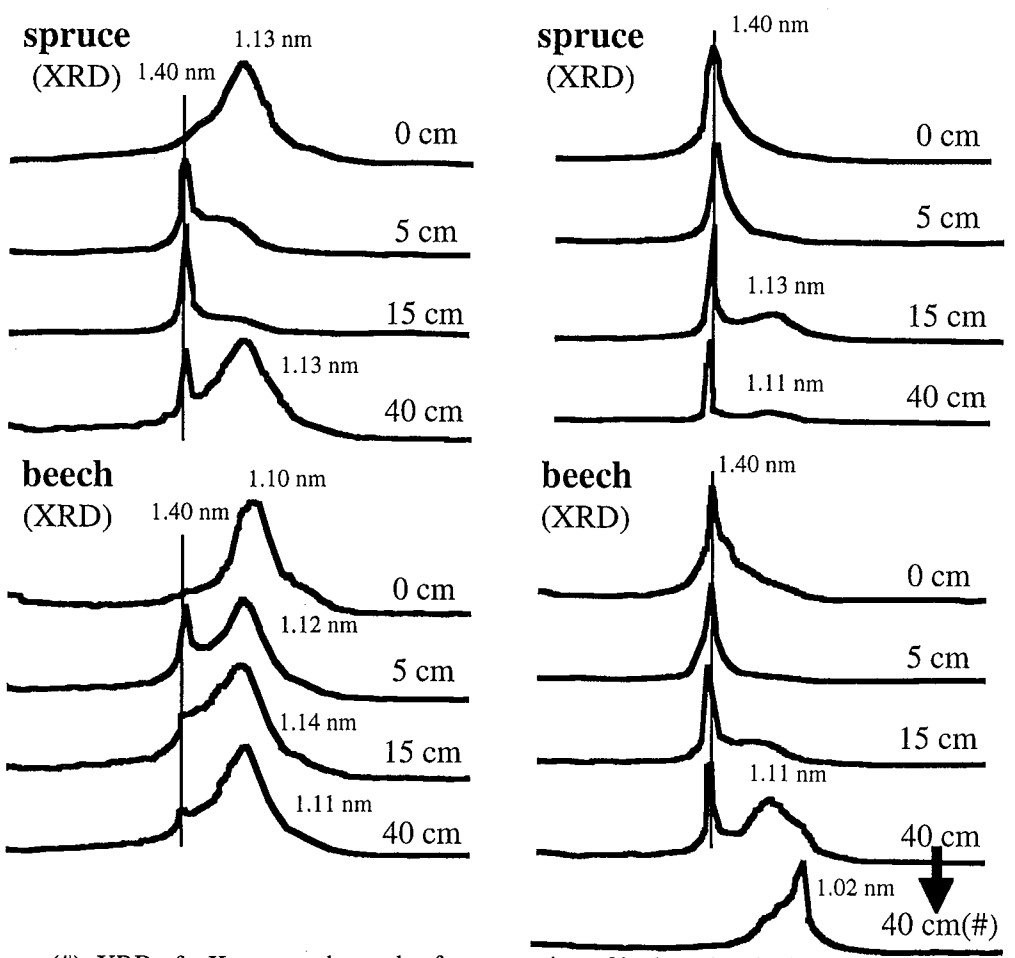
There were not enough stands to compare all the coniferous tree species to each other. However, it appears that test-minerals under Douglas fir had lower exchangeable acidity and a higher saturation index than under Norway spruce or Silver fir. Scots pine was intermediate.

Test-minerals under Douglas fir, Norway spruce and, essentially, under Silver fir as well had higher Al_T content than under hardwoods. For instance, more than half (n = 7) of the twelve '3 years' VSO samples with more than 350 mg/100g of Al_T were inserted under Norway spruce or Silver fir, whereas these two tree species represented only one third of all stands. Only test-minerals under Silver fir seemed to show a significantly higher CEC decrease compared to hardwoods. Test-minerals under Norway spruce lost more silicium by the Tamura extraction (Si_T) than those under hardwoods and all other coniferous tree species.

The tree species effect varied according to the site. Figure 4 presents an example of this variation: At Thann, test-minerals (VSO) under Norway spruce lost more Na^+ and CEC than those under European beech. Thus, down to 15 cm in depth, almost all Na^+ was exchanged in favour of Ca^{2+}, Mg^{2+} and Al_T. The XRD patterns of K-saturated samples under Norway spruce at Thann clearly showed more intense 1.4 nm peaks than samples

Figure 4 Effect of tree species and bedrock on test-minerals (VSO-3years).
(XRD done on K-saturated test-minerals; air moisture = 50 %)





(#): XRD of a K-saturated sample after extraction of hydroxylated Al by Tamura method

under European beech. At Sparsbach, differences between samples under these tree species were not marked. However, it seemed that Na^+ was more exchanged under Norway spruce than under European beech. The XRD patterns of K-saturated samples at Sparsbach were not very different under the two tree species, except at 40 cm in depth. The sites of the present study were not numerous enough to show an interaction of the bedrock effect and the tree species effect on results. The specific extraction of hydroxylated Al (Al_T) allowed all VSO samples to collapse to 1.0 nm after K-saturation.

Discussion

All vermiculite samples which had incubated in soils were modified compared to controls. The more or less intense decrease in the Na content and the increase in other elements were linked to the low presence of Na in acidic soil solutions. The saturation index of earth-alkaline cations was still very high, even after three years of incubation. Exchangeable acidity represented a low level of cmol $_c$.kg^{-1}. Almost all Al^{3+}, which occupied vermiculite interlayer space, hydroxylated quite quickly. This phenomenon was due to the types of soil of the present study which were propitious to it (Ranger *et al.*, 1990). The presence of hydroxylated aluminium in the interlayer space was shown in XRD as it prevented vermiculite sheets from collapsing after K-saturation (peak at 1.4 nm in stead of 1.0 nm). The hydroxylation of Al in interlayer position led to a decrease in the CEC of test-minerals (Douglas, 1989; Ranger *et al.*, 1992; Augusto *et al.*, 1998) because these hydroxides are not exchangeable and block exchange sites of vermiculites (Barnhisel & Bertsch, 1989). The decrease in CEC caused by interlayer hydroxide formation is a major process of non-podzolic acidic soils (Feldman *et al.*, 1991; Aoudjit *et al.*, 1996). This relationship has been described in laboratory as a linear function (Barnhisel & Bertsch, 1989). On an average, such was also the case after an *in situ* incubation. Nevertheless, the 'CEC = f(Al_T)' relation was not a simple linear function when test-minerals were incubated for a few years under humus of soils with podzolic tendencies. A hypothesis which could explain this result is that some complexing acids produced in litters prevented complete hydroxylation of test-minerals (Robert *et al.*, 1979). Next, part of the complexed aluminium could have precipitated onto the test-minerals but not onto their exchange sites.

The acidification and weathering of test-minerals were more intense after three years of incubation than after one year. After three years, test-minerals were not in equilibrium with soil chemistry. Indeed, there was still noticeable Na^+ amounts in test-minerals, whereas it is not a common acidic soil element. Moreover, although the test-mineral saturation index was correlated to the soil saturation index, the former was much higher than the latter. It is probable that test-minerals would first fix aluminium as hydroxides

until CEC reached a low limit, and then (at least more than three years later) aluminium would become the main exchangeable cation of test-minerals.

The high positive correlations between soil chemistry and test-minerals show that the test-minerals tended towards an equilibrium with the soil chemistry. So, the *in situ* experimental method made it possible to study the actual soil conditions, such as acidity or element contents. It also made it possible to study the actual soil evolution over a few years.

The high correlation between results for VP and VSO showed that these two types of test-minerals react the same way to environmental conditions. However, there were two differences in their behaviour: **i)** In contrast to VSO, VP had Mg^{2+} content which was positively correlated to exchangeable acidity and hydroxylated aluminium content. It seems that weathering conditions promoted the presence of Mg^{2+} in the interlayer space of VP, which would confirm the hypothesis indicating the presence of a pseudo-brucitic layer in a few sheets of VP. The treatment of VP before it is introduced into bags did not remove all of the magnesium layer, which finished weathering in the most acidic soil horizons. This hypothesis was tested in laboratory by saturating (NaCl 1 N), the initial material of VP for a longer period than during the test-minerals preparation (34 days instead of 5 days; 40°C). The final CEC of VP was then 120 instead of 110 $cmol_c.kg^{-1}$ and Mg^{2+} was the main cation released in the solution (data not presented). **ii)** Although an equal amount of Al_T decreased the CEC of VP more than the CEC of VSO (more negative slope in the $CEC=f(Al_T)$ relation for VP than for VSO), VSO had higher percentages of CEC losses than VP. This difference was still significant when the hypothesis of a pseudo-brucitic layer in VP was taken into account. Otherwise, the amount of VSO exchangeable acidity was much less variable to bedrock than that of VP. These two results suggest that VSO has a higher affinity for Al than VP. This difference could be due to the higher sheet charge of VSO compared to VP (appendix 1). The higher sheet charge of VSO could notably enhance the adsorption of the most charged cation (here Al^{3+}) compared to other cations of soil solutions. Another hypothesis could be a weaker structure of VSO, which would allow Al losses from the test-mineral itself.

The bedrock type was one of the major factors influencing test-mineral acidification and weathering. This result was significant after only six months of *in situ* incubation (Augusto *et al.*, 1998). Here, the acidification and weathering of test-minerals were as follow: sandstone > silt > granite, corresponding to an inversed gradient of weatherable mineral content of bedrocks. The richer the bedrock in the weatherable minerals, the higher the buffering capacity of the soil. It should be said that this bedrock gradient could not be directly extrapolated to other regions than those of the present work. Indeed, the compositions of sandstones, silts and granites could not be considered as

representative of the composition of all bedrocks of the same types in other geographical areas.

The modification intensity of test-minerals decreased with depth. The soil solutions in contact with test-minerals were all the more acidic and their ionic strength increased all the more as their proximity to the sources of acidity and of nutrients (atmospheric depositions; litters; fine roots; biological activity) increased. It should be noticed that fine root density was highest in the few centimetres of the topsoil (Persson, 1983). In contrast to other variables, the contents of exchangeable Al and hydroxylated Al of test-minerals did not decrease from litters ('0 cm in depth') to 5 cm in depth (figure 3) because litters contain less Al than soil horizons. The fact that Al content of test-minerals under litters was notable suggests that part of the exchangeable and hydroxylated Al of test-minerals originated from the mineral structure itself. However, Al content of litters are not negligible (Markewitz & Richter, 1998) and it was not possible to determine what percentages of exchangeable and hydroxylated aluminium of the test-minerals originated in soil solutions and / or the structure of the test-minerals. The tree species effect on test-minerals was significant but lower than that of other factors, such as the bedrock type (Raulund-Rasmussen & Vejre, 1995), the duration of incubation or the depth of insertion. The higher affinity of VSO to Al was perhaps the cause of the lower significance of the tree species effect on VSO compared to VP. Thus, VSO would more selectively exchange the cations of the soil solutions which would hide the differences of soil solutions among tree species. Finally, as the test-minerals were not completely balanced to the soil chemistry, even after three years, the present study concerned the tree species effect on fresh minerals and not on already weathered soil minerals. That is to say, all hypotheses about the effect of tree species on the dynamic of soil minerals weathering should be verified. Nevertheless, it appeared that the acidification of test-minerals (pH; contents of H^+, Mn^{2+} and Al^{3+}) under hardwoods was lower than under coniferous tree species. There were not sufficient oak and European beech stands in the same sites to compare them to each other. However, the differences between Norway spruce and these two hardwood species were similar enough to assume that oak had the same impact on test-minerals as European beech. Nordén observed some differences between Pedunculate oak and European beech for soil pH and organic matter content (1994a), litter composition and nutrients fluxes (1994b), and the efficiency to fix atmospheric deposition (1991). These differences, particularly for soil pH, were lower than those between hardwoods and conifers, such as Norway spruce (Raulund-Rasmussen & Vejre, 1995). Moreover, Ovington (1953) showed that soil pH under Sessile oak (the species of almost all oak stands of the present study) was more similar to European beech soil pH than to Pedunculate oak soil pH. For coniferous tree species, it appears that Silver fir and Norway spruce had the

highest acidifying effect. The tree species acidifying effect was then: (Norway spruce; Silver fir) > (Scots pine; Douglas fir) > (oak; European beech).

The ability of coniferous tree species to acidify soils has been underlined by other workers (Ovington & Madgwick, 1957; Nihlgard, 1971; Bergkvist, 1987; Ranger & Nys, 1994; Raulund-Rasmussen & Vejre, 1995). This ability should be linked to the higher efficiency of coniferous tree species to fix atmospheric depositions (Brown & Iles, 1991; Balsberg-Påhlsson & Bergkvist, 1995), to their more acidic litter (Nykvist, 1963; Priha & Smolander, 1997) and to the composition of their litter (Ovington, 1954; Bauzon *et al.*, 1969; Nihlgard, 1971; Gloaguen & Touffet, 1982).

The amounts of Si and Al extracted with the Tamura method were here considered as weathering indicators because they were due to a decrease in the stability of the mineral structure or to quite non-reversible soil processes. For these two variables (Si_T and Al_T), it was the Silver fir and the Norway spruce that promoted the most marked weathering of test-minerals. Bonneau *et al.* (1979), Herbauts & de Buyl (1981) and Dupraz *et al.* (1986) have shown that few coniferous tree species enhanced soil mineral weathering better than hardwoods. The increase in weathering under Norway spruce and Silver fir was due to their acidic soil solutions (Brown & Iles, 1991; Ranger & Nys, 1994) and to their more concentrated solutions in dissolved organic matter (Raulund-Rasmussen *et al.*, 1998). The present *in situ* experiment seems to be of too short a duration to show a clear tree species effect on CEC losses of test-minerals. However, it should be noticed that the CEC estimation of test-minerals was less precise than that of cation contents. Indeed, CEC was calculated by summing up all the exchangeable cation contents, that is to say, summing up the incertainties of measurements.

The tree species effect was highest in the ten centimetres of the topsoil (Binkley & Valentine, 1991; Tice *et al.,* 1996). It was through the amount and the composition of atmospheric depositions, litter and root exudates that tree species influenced minerals weathering.

Conclusion

The *in situ* experimental approach made it possible to study the actual dynamics of soil acidification and weathering. On the average, it was the geographic and the geologic conditions which determined the nature and the intensity of test-mineral modifications. Test-minerals exchanged their initial exchangeable cation with the soil solution cations. Aluminium was mainly hydroxylated in the interlayer space of vermiculite, causing a decrease in the cationic exchange capacity. Tree species had a low impact on test-minerals, but an impact which was significant. Tree species played a role by modifying the soil acidity. The tree species efficiency to acidify and weather test-minerals was as follows: (Norway spruce; Silver fir) > (Scots pine; Douglas fir) > (oak; European beech).

References

Ahokas, H. 1997. Acidification of forest top soils in 60 years to the southwest of Helsinki. *Forest Ecology and Management*, **94**, 187-193.

André, L. 1972. *Contribution à l'étude des mécanismes d'échange de cations dans les vermiculites trioctaédriques*. PhD thesis University of Toulouse (France).

Anne, P. 1945. Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Annales Agronomiques*, **2**, 161-172.

Aoudjit, H., Elsass, F., Righi, D. & Robert, M. 1996. Mica weathering in a acidic soils by analytical electron microscopy. *Clay Minerals*, **31**, 319-332.

Augusto, L., Bonnaud, P. & Ranger, J. 1998. Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management*, **105**, 67-78.

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.

Balsberg-Påhlsson, 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.

Barnhisel, R.I. & Bertsch, P.M. 1989. Chlorites and Hydroxy-Interlayered Vermiculite and Smectite. In: *Minerals in Soil Environments*, Book Series 1, 2nd edn (eds J.B. Dixon & S.B. Weed), pp. 729-788. Soil Science Society of America, Madison, WI.

Bonnaud, P. 1990. *Etude du fonctionnement et de l'évolution des sols par la méthode des minéraux-test : synthèse des méthodes utilisées*. Doc. int. INRA.

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*, **IV**, 99-122.

Bergkvist, B. 1987. Soil solution chemistry and metal budgets of spruce forest ecosystems in south. Sweden. *Water Air Soil Pollution*, **33**, 131-154.

Billett, M.F., Parker-Jervis, F., Fitzpatrick, E.A. & Cresser, M.S. 1990. Forest soil chemical changes between 1949/1950 and 1987. *Journal of Soil Science*, **41**, 133-145.

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.

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.

Bremmer, J.M. 1960. Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *Journal of Agricultural Science*, **55**, 11-33.

Brown, A.H.F. & Iles, M.A. 1991. Water chemistry profiles under four tree species at Gisburn, NW England. *Forestry*, **64**, 169-187.

Calle Vian de la, C. 1977. *Structure des vermiculites. Facteurs conditionnant les mouvements des feuillets*. PhD thesis University of Paris VI (France).

Douglas, L.A., 1989. Vermiculites. In: *Minerals in Soil Environments*, Book Series 1, 2nd edn (eds J.B. Dixon & S.B. Weed), pp. 635-674. Soil Science Society of America, Madison, WI.

Drohan, J.R. & Sharpe, W. 1997. Long-term changes in forest soil acidity in Pennsylvania, USA. *Water Air Soil Pollution*, **95**, 199-211.

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.

Dupraz, C., Lelong, F. & Bonneau, M. 1986. Effets des boisements résineux purs sur l'évolution de la fertilité du sol : premiers résultats obtenus sur bassins versants expérimentaux du Mont Lozère (Lozère, France). *Annales des Sciences Forestières*, **42**, 147-164.

Falkengrep-Grerup, U. & Eriksson, H. 1990. Changes in soil, vegetation and forest yield between 1947 and 1988 in beech and oak sites of southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, **38**, 37-53.

Feldman, S.B., Zelazny, L.W. & Baker, J.C. 1991. High elevation forest soils of the southern Appalachians: II- Geomorphology, pedogenesis, and clay mineralogy. *Soil Science Society of America Journal*, **55**, 1782-1791.

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.

Hallbäcken, L. & Tamm, C.O. 1986. Changes in soil acidity from 1927 to 1982-1984 in a forest area of south-west sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **1**, 219-232.

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*, **59**, 33-49.

Jamet, R., Gulliet, B., Robert, M., Ranger, J. & Veneau, G. 1996. Study of current dynamics of soils from a podzol-oxisol sequence in Tahiti (French Polynesia) using the test-mineral technique. *Geoderma*, **73**, 107-124.

Markewitz, D. & Richter, D. 1998. The Bio in aluminum and silicon geochemistry. *Biogeochemistry*, **42**, 235-252.

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 7th Conf., Pergamon Press N.Y., pp. 317-327.

Monchoux, P. 1961. *Etudes minéralogiques dans le massif de la Bessenoits (Aveyron)*. PhD thesis University of Toulouse (France).

Monterroso Martinez, M. 1996. *Utilizacion de los procesos de alteracion y cambio ionico existentes en suelos de mina*. Licence Biol. University of Santiago de Compostela (Spain).

Nihlgard, B. 1971. Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, south Sweden. *Oikos*, **22**, 302-314.

Nordén, U. 1991. Acid deposition and throughfall fluxes of elements as related to tree species in deciduous forests of South Sweden. *Water Air Soil Pollution*, **60**, 209-230.

Nordén, U. 1994(a). 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.

Nordén, U. 1994(b). Leaf litterfall concentrations and fluxes of elements in deciduous tree species. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **9**, 9-16.

Nugent, M.A., Brantley, S.L., Pantano, C.G. & Maurice, P.A. 1998. The influence of natural mineral coatings on feldspar weathering. *Nature*, **395**, 588-591.

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.

Olson, C.G. 1988. Clay-mineral contribution to the weathering mechanisms in two contrasting watersheds. *Journal of Soil Science*, **39**, 457-467.

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. & Madgwick, H.A.I. 1957. Afforestation and soil reaction. *Journal of Soil Science*, **8**, 141-149.

Persson, H.A. 1983. The distribution and productivity of fine roots in boreal forests. *Plant and Soil*, **71**, 87-101.

Poszwa, A., Dambrine, E., Pollier, B. & Fichter, J. 1998. Mise en évidence directe de l'acidification d'un sol forestier à Aubure (bassin versant du Strengbach, Haut-Rhin). *Ecologie*, **29**, 407-410.

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 and Fertilisation of Soils*, **24**, 45-51.

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., Robert, M., Bonnaud, P. & Nys, C. 1990. Les minéraux-test, une approche expérimentale in situ de l'altération biologique et du fonctionnement des écosystémes 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.

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.

Rich, C.I., 1968. Hydroxy interlayers in expansible layer silicates. *Clays and Clay Minerals*, **16**, 15-30.

Righi, D., Bravard, S., Chauvel, A., Ranger, J. & Robert, M. 1990. In situ study of soil processes in an oxisol-spodosol sequence of amazonia (Brazil). *Soil Science*, **150**, 438-446.

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.

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.

Sadio, S. 1982. *Altération expérimentale de phyllosilicates-tests sous végétations forestières acidifiantes*. PhD thesis University of Nancy I (France).

SAS institute Inc. 1990. SAS/STAT user's guide. Version 6, third edition, Cary, North Carolina USA: SAS institute Inc.

Tamm, C.O. 1922. Um best äming ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex. *Meded Statens Skogsförsökanst*, **19**, 385-404.

Tamura, T. 1957. Identification of the 14 Å clay mineral component. *American Mineralogist*, **42**, 107-110.

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.

Appendix 1 Test-Minerals

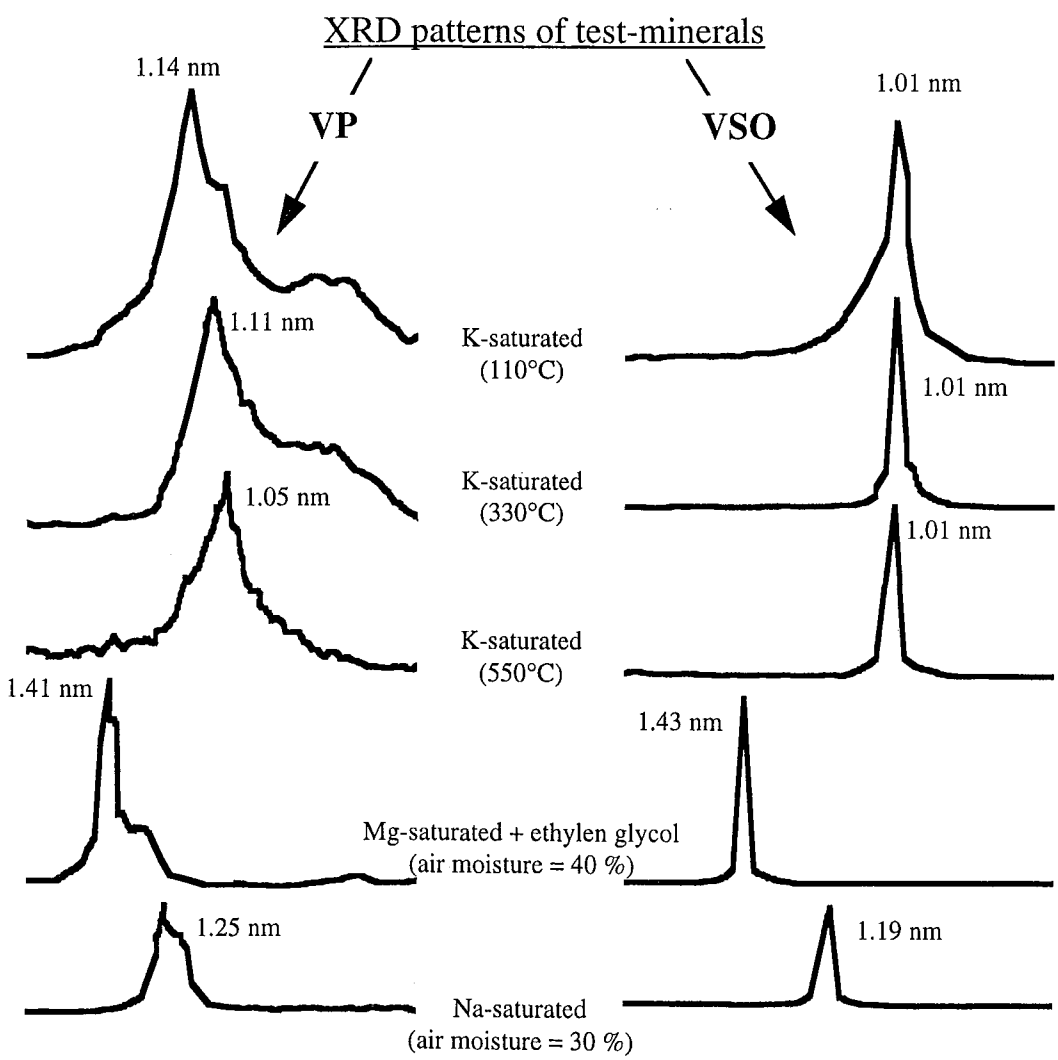
Bulk chemical analysis of controls of Ba-saturated test-minerals (% of oxides)

Mineral	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	FeO	MnO	MgO	CaO	Na_2O	K_2O	TiO_2	P_2O_5	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: Loss on Ignition

Sheet charge, structural formulae and CEC of test-minerals

Mineral	x	Structural Formulae (calculated from bulk chemical analysis)	CEC ($cmol_c\ kg^{-1}$)
VP	0.59	$(Si_{2.76}\ Al_{1.24})\ (Mg_{2.36}\ Fe^{2+}_{0.04}\ Fe^{3+}_{0.45}\ Al_{0.05}\ Ti_{0.09})\ O_{10}\ (OH)_2$	110
VSO	0.97	$(Si_{2.71}\ Al_{1.29})\ (Mg_{2.52}\ Fe^{2+}_{0.02}\ Fe^{3+}_{0.24}\ Al_{0.12}\ Ti_{0.04})\ O_{10}\ (OH)_2$	185



S.C.D. U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

Article III

IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL SOLUTIONS
IN ACIDIC CONDITIONS.

Augusto, L., Ranger, J.

(soumis à *Annals of Forest Sciences*)

NANCY I SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

IMPACT OF TREE SPECIES ON SOIL SOLUTIONS IN ACIDIC CONDITIONS.

Abstract

Capillary solutions of two acidic forest topsoils were sampled for one year. On each of the two soils, there were three stands (Norway spruce; Douglas fir; Hardwood). Capillary solutions were extracted using the centrifugation method.

Soil moisture under Hardwood stands was higher than under coniferous stands. Soil solutions under the coniferous tree species were more acidic and more concentrated in SO_4^{-2}-S and Na^+ than under Hardwoods, showing that coniferous tree species fix atmospheric depositions better than hardwood tree species do. Soil solutions under harwood stands were more concentrated in K^+, Alt, Si and Fe^{3+} than those under coniferous stands. On the least desaturated site, soil solutions under the hardwood stand were less concentrated in NO_3^--N and C than under the coniferous stands.

The amount of rainfall significantly influenced results by diluting soil solutions. When the amount of rainfall was high, there were little difference between tree species.

forest soil / tree species / soil solution / centifugation / acidity.

Résumé

Les solutions capillaires des horizons superficiels de deux sols forestiers acides ont été échantillonnées pendant une année. Sur chaque sol, trois peuplements étaient présents (Epicéa commun ; Sapin Douglas ; Feuillu). Les solutions capillaires ont été extraites des sols par centrifugation.

L'humidité des sols sous feuillu est supérieure à celle sous résineux. Les solutions de sol sous résineux sont plus acides et plus concentrées en S-SO_4^{-2} et en Na^+, ce qui témoigne d'une plus grande capacité de ces essences à capter les dépôts atmosphériques. Les solutions sous feuillus sont plus concentrées en K^+, Alt, Si et Fe^{3+} que celles sous les résineux. Sur le site le moins désaturé, les solutions sous feuillus sont moins concentrées en N-NO_3^- et C que celles sous les résineux.

La quantité de précipitations influence notablement les résultats en diluant les solutions de sol. Lorsque la pluviosité est très importante, les différences entre essences sont peu marquées.

sol forestier / essence forestière / solution du sol / centifugation / acidité.

Table I. Tree species stands characteristics

site	localisation	bedrock (generic terms)	soil (F.A.O.)	altitude (m)	rainfall (mm per year) (annual mean)	temperature (°C) (annual mean)	tree species	age (year)	height (m)	basal area (m2.ha-1)	tree cover (%)	shrubs cover (%)	herbs cover (%)	mosses cover (%)
Haye	tableland of Lorraine (northeastern France)	silt on decarbonatation materials from limestone	haplic luvisol	370	760	9.5	Douglas fir	65	33.6	20	65	10	100	10
							Norway spruce	65	28.3	28	65	10	100	75
							Sessile oak	76*	23.3	30	95	15	100	10
Remiremont	Vosges mountains (northeastern France)	silt on sandstone	dystric cambisol	610	1470	8.0	Douglas fir	35	23.9	46	95	0	1	1
							Norway spruce	35	21.2	34	75	0	4	40
							European beech	190	27.7	21	85	20	50	1

(*) = age of standards

1. Introduction

For more than a century, tree species substitution has been quite a common phenomenom in western Europe. Now, the choice of the tree species planted plays an important role in the functioning of soils [7], particularly near topsoil. In France, two thirds of forests are composed of hardwood stands [34]. After the second world war, large areas were planted with coniferous tree species [34]: first mainly with Norway spruce (*Picea abies* Karsten.), then with Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). It is within this scope that the present work studied the impact of Norway spruce, Douglas fir, European beech and Sessile oak on soil solutions.

Soil solutions fill an important place in the functioning of biogeochemical cycles of forest ecosystems as they are the main interface between vegetation, microflora, minerals and organic matters of soil [32]. The composition of soil solutions is the result of processes of production (weathering and mineralisation), of deposition (atmospheric deposition; anthropic fertilization and liming) and of consumption (by plants and by microorganisms). It is because of their central role that the study of soil solutions gives information on the nutrients available for the vegetation [10] or on the current level of soil acidification [30]. Except for hygroscopic solutions, Titus & Mahendrappa [48] distinguish two types of soil solutions: gravitational solutions and capillary solutions. The first draw existing products down to lower soil depths, whereas the second give an account of the balance between the solid, the liquid and the living phases of soil [37]. There are many methods of extracting solutions from soils (see [48] for a review), which have an incidence on solution composition. For instance, solutions of zero tension lysimeters are usually less concentrated (except for Al, Si and C) and their pH is lower than solutions extracted by centrifugation [25, 50]. The centrifugation method have the following advantages: it does not necessitate any permanent *in situ* devices and it extracts capillary solutions, facilitating the study the intern functioning of soils [25].

The objective of this work was to determine the effects of tree species on the characteristics of soil capillary solutions. For this purpose, capillary solutions have been studied with the centrifugation method for one year.

2. Material and methods

A survey of soil solutions was performed in two acidic forest sites (table 1): Haye and Remiremont. Both are forest gardens established on a forest soil. In each forest garden, two coniferous stands and one hardwood stand were selected:

- Haye : Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.); Douglas fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco); Sessile oak (*Quercus petraea* (Mattus.) Liebl.).
- Remiremont : Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.); Douglas fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco); European beech (*Fagus sylvatica* L.).

Table II. Topsoil horizon characteristics

site	tree species	top soil (cm)	soil density	CL	FSi	CSi	FS	CS	C	N	C/N	P	pH	H	Na	K	Ca	Mg	Al	CEC
				---------- g / 100 g soil (fine earth: < 2mm) ----------								g / kg	water	----- cmolc / 100 g soil (fine earth: < 2mm) -----						
Haye	Douglas fir	0 - 10	1.2	19.7	26.6	18.4	34.2	1.1	2.3	0.14	16.4	0.00	4.6	0.16	0.02	0.26	0.65	0.11	3.40	4.6
	Norway spruce	0 - 10	1.1	23.4	30.9	19.5	25.5	0.7	3.9	0.23	17.0	0.00	4.3	0.16	0.07	0.23	0.87	0.13	4.70	6.1
	Sessile oak	0 - 10	1.0	25.9	25.9	19.5	27.5	1.2	2.9	0.21	13.8	0.00	5.4	0.06	0.03	0.36	7.50	0.85	0.59	9.4
Remiremont	Douglas fir	0 - 6	0.5	22.1	21.4	10.3	18.4	27.8	5.8	0.32	18.1	0.00	4.1	0.26	0.04	0.27	0.08	0.17	8.50	9.3
	Norway spruce	0 - 5	0.6	22.5	23.9	11.2	16.6	25.8	8.6	0.39	22.1	0.00	4.3	0.10	0.03	0.23	0.11	0.14	6.90	7.5
	European beech	0 - 7	0.5	26.4	21.8	11.4	15.0	25.4	13.7	0.71	19.3	0.00	4.1	0.21	0.03	0.33	0.11	0.24	11.00	12.0

CL = clay (< 2 µm); FSi = fine silt (2 - 20 µm); CSi = coarse silt (20 - 50 µm); FS = fine sand (50 - 200 µm); CS = coarse sand (200 - 2000 µm).

The hardwood stand represented the forest state before the forest garden installation. The main characteristics of the soils are presented in table II.

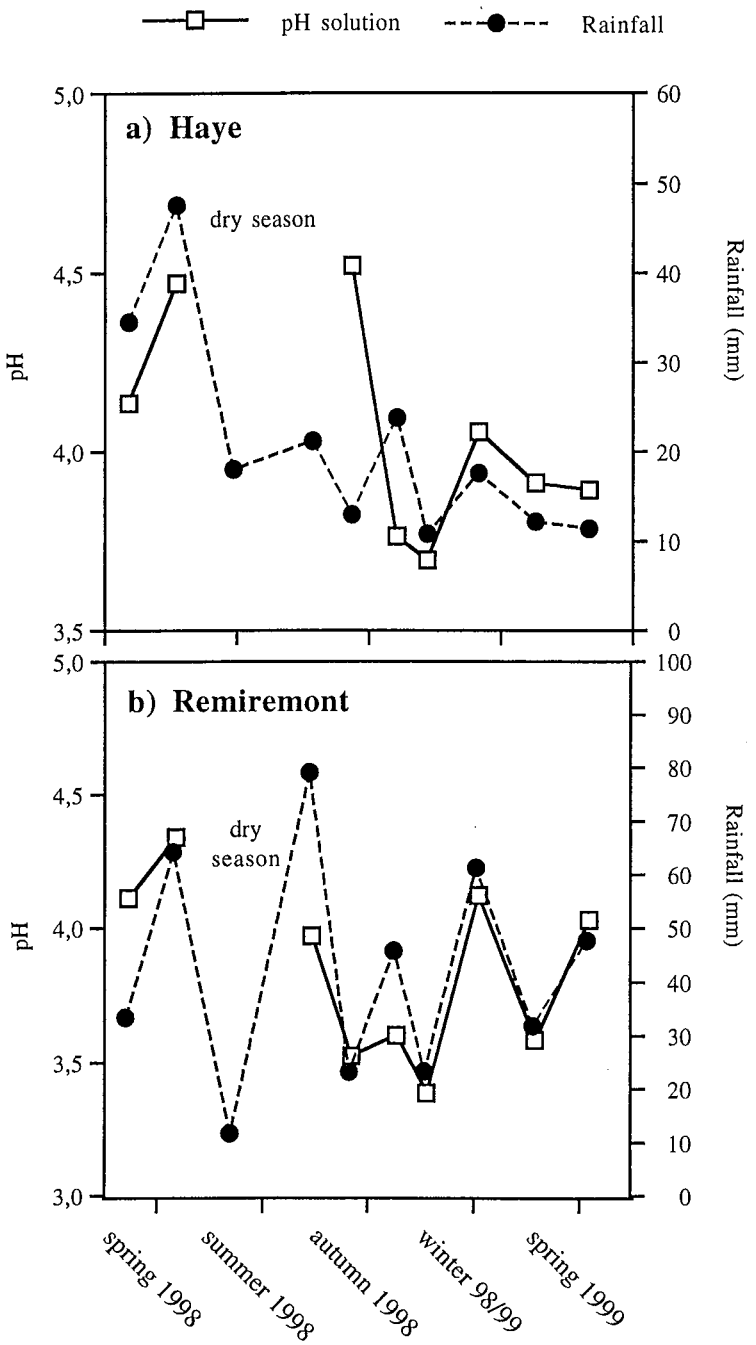
Soils were described from a pedological pit. A bulk sample of five soil samples was analysed for each horizon. Horizons were analysed down to 40 cm in depth. The variables were: apparent soil density (cylinder method), particle size distribution (Robinson method), C content [2], N content [12], pH (soil:water ratio = 1.25), cationic saturation and Cationic Exchange Capacity [42], 'available' phosphorus [19], free iron and aluminium [46]. Daily meteorologic data (rainfall, minimum temperature and maximum temperature) were provided by meteorologic stations (METEO-FRANCE) near the sites.

Ten samplings were performed during the soil solutions study which was one year long (from April, 1998 to April, 1999). For each date, nine soil samples were taken in each stand. The nine points were distributed across the entire stand area so as to take into account the high spatial variability of forest soil chemical characteristics [13]. Each point was located under a tree canopy so as to take into account the impact of throughfall [8]. The distance from the point to the nearest trunk was quite constant (from 1.0 to 1.5 m) because this parameter modifies the impact of throughfall [15] and stemflow [21, 29, 40]. Litter was removed and an inoxidizable steel tube (L = 15 cm ; Ø = 8 cm) was vertically driven in. The soil was immediately put in a plastic bag. The hole was filled and its location was marked to avoid its being sampled at a later date. The locations of the samplings were always selected by the same operator. The nine samples were randomly grouped into three bulk samples. At each date, the sampling was performed in a single day and the samples were put in a shaded room at 4°C. Samples were analysed during the four days following the sampling.

Samples were sieved to 4 mm. Soil water content (in % of dry weight) was measured (drying at 105°C for 48 hours). Soil solutions were extracted by centrifugation of the samples in cylinders with an internal wall [25]: the internal wall is only permeable to water, preventing the soil sample from reaching the bottom of the cylinder (where were collected the soil solutions) during centrifugation. The duration of centrifugation and speed were calculated so as to extract soil solutions up to around pF = 4.2. Preliminary tests have shown that, in such soils, the compositions of solutions extracted up to pF = 3.3 are identical ($p \leq 0.001$) with those of solutions extracted between pF = 3.3 and pF = 4.2 (data not presented).

Solutions were filtered (0.45 µm) and homogenized for analysis. pH was measured. Alt (Alt = total Al), Fe^{3+}, Mn^{2+}, Si, S, Na^{+}, K^{+}, Mg^{2+}, Ca^{2+} and PO_4^{2-}-P were measured by atomic emission plasma troch spectrophotometry (ICP JY180 Ultrace, Jovin-Yvon). NH_4^{+}-N, NO_3^{-}-N, SO_4^{-2}-S and Cl^{-} were dosed by colorimetry (TRAACS-2000, Bran-Luebbe). Ionic balance of solutions was defined as follows: ionic balance = [(Σ positive charges - Σ negatives charges) / (Σ positive charges + Σ negative charges)]. As soils

Figure 1. The relationship between soil solution pH and the amount of rainfall over the eight days before sampling



were acidic, Al was considered to be trivalent. Total organic carbon of solutions (DOC, noted here C) was measured (TOC-5050, Shimadzu). Comparative tests between SO_4^{-2}-S dosed by colotimetry and S measured by spectrophotometry showed that all S in solutions was SO_4^{-2}-S. Therefore, S was measured solely by spectrophotometry and considered to be SO_4^{-2}-S.

The dataset was stastistically treated with SAS [43]. Variance analysis were performed in 'repeated measurements' so as to take into account that data of a temporal series were not independent.

3. Results

Meteorological data of the studied year (from Avril, 1998 to Avril, 1999) showed that it was a a bit warmer and wetter year than the mean year (mean of 30 years).

3.1. differences between sites

Rainfall was much lower at Haye (813 mm) than at Remiremont (1748 mm). Daily temperature differences (minimum temperature and maximum temperature) between sites were very low. The annual mean differences were less than 1°C. The annual mean temperature was 10.5°C at Haye and 10.0°C at Remiremont. The pH solution was positively correlated to the amount of rainfall over the eight days before sampling (figure 1). This relationship between pH and rainfall was more clearly expressed at Remiremont ($p < 0.001$) than at Haye ($p < 0.05$). The most concentrated solutions were collected in autumn.

At Haye, Ca^{2+} and Alt were the dominant cations, whereas Cl^-, SO_4^{-2}-S and NO_3^--N were the dominant anions. At Remiremont, H^+, Alt and Na^+ were the dominant cations, whereas Cl^- and SO_4^{-2}-S were the dominant anions.

Soil water content at Haye (33.6 ± 1.1 g of water for 100 g of dry soil; n = 90) was significantly lower ($p < 0.001$) than at Remiremont (56.3 ± 2.1; n = 90). There was almost no extractable water at Haye at three dates (from June to September, 1998) and at Remiremont at one date (July, 1998).

Soil solutions were more concentrated at Haye than at Remiremont (table IIIa). In mean, solution concentrations at Haye were at least twice those at Remiremont (except for NH_4^+-N). This difference was particularly high for Ca^{2+}, Mn^{2+} and NO_3^--N. There was no significant difference between sites for solution pH. The [NO_3^--N / (NO_3^--N+ NH_4^+-N)] ratio was significantly higher ($p < 0.001$) at Haye (0.89 ± 0.02) than at Remiremont (0.35 ± 0.03).

Table III. Annual mean soil solution composition: effects of a) site and b) tree species
(standard errors are in brackets)

Table IIIa: site effect

site	tree species	n	Si	NH4-N	NO3-N	SO4-S	PO4-P	Cl-	K+	Ca2+	Mg2+	Mn2+	Na+	H+	Alt	Fe3+	C	pH	Ca/Alt	Mg/Alt
			µmol.L-1	----------	----------	----------	----------	----------	----------	µmol c .L-1	----------	----------	----------	----------	----------	----------	mg.L-1		*	*
Haye	.	63	332	48	381	486	5.1	479	116	585	157	62	234	167	404	261	51	4.0	1.4	0.4
			(32)b	(10)ns	(40)b	(76)b	(1.3)b	(43)b	(10)b	(41)b	(10)b	(11)b	(32)b	(32)ns	(67)b	(69)b	(4)b	(0.1)ns	(0.6)b	(0.1)ns
Remiremont	.	81	116	41	23	155	1.4	232	45	57	49	4.6	113	182	159	49	34	3.9	0.4	0.3
			(7)a	(6)ns	(3)a	(16)a	(0.4)a	(11)a	(5)a	(3)a	(3)a	(0.4)a	(7)a	(25)ns	(16)a	(14)a	(1)a	(0.1)ns	(0.0)a	(0.0)ns

Table IIIb: tree species effect

site	tree species	n	Si	NH4-N	NO3-N	SO4-S	PO4-P	Cl-	K+	Ca2+	Mg2+	Mn2+	Na+	H+	Alt	Fe3+	C	pH	Ca/Alt	Mg/Alt
			µmol.L-1	----------	----------	----------	----------	----------	----------	µmol c .L-1	----------	----------	----------	----------	----------	----------	mg.L-1		*	*
Haye	Douglas fir	21	256	30	445	509	3.5	521	97	691	137	60	317	188	216	107	48	3.9	3.2	0.6
			(10)a	(7)ns	(52)b	(151)ab	(1.7)ns	(107)ns	(8)ns	(82)b	(12)ns	(9)ab	(78)b	(61)ab	(37)a	(48)a	(4)ns	(0.2)b	(1.5)b	(0.3)ns
Haye	Norway spruce	21	286	61	499	672	4.0	469	100	642	185	116	258	268	276	76	69	3.6	2.3	0.7
			(31)a	(24)ns	(65)b	(135)b	(1.8)ns	(51)ns	(10)ns	(50)b	(23)ns	(12)b	(26)b	(48)b	(20)a	(28)a	(3)ns	(0.1)b	(0.1)ab	(0.0)ns
Haye	Hardwood	21	452	53	199	275	7.6	447	150	424	149	11	125	47	721	599	34	4.4	0.6	0.2
	(Sessile oak)		(72)b	(18)ns	(30)a	(58)a	(2.8)ns	(63)ns	(22)ns	(23)a	(12)ns	(2)a	(11)a	(9)a	(131)b	(126)b	(2)ns	(0.1)a	(0.1)a	(0.0)ns
Remiremont	Douglas fir	27	103	32	26	146	1.2	221	27	67	47	5.7	117	168	110	21	29	3.9	0.6	0.4
			(10)ns	(6)ns	(4)ab	(22)ns	(0.6)ns	(19)ns	(3)ns	(7)ns	(5)ns	(0.6)ns	(12)ns	(43)ns	(4)a	(2)ns	(1)ns	(0.1)ns	(0.1)b	(0.0)ns
Remiremont	Norway spruce	27	99	45	11	166	1.4	243	36	51	42	3.6	122	197	133	25	35	3.8	0.4	0.3
			(6)ns	(16)ns	(2)a	(35)ns	(0.7)ns	(20)ns	(4)ns	(4)ns	(4)ns	(0.5)ns	(12)ns	(49)ns	(12)a	(4)ns	(2)ns	(0.1)ns	(0.0)ab	(0.0)ns
Remiremont	Hardwood	27	145	47	31	153	1.7	231	71	53	59	4.4	101	183	235	101	37	3.8	0.2	0.3
	(European beech)		(3)ns	(9)ns	(8)b	(25)ns	(0.9)ns	(16)ns	(9)ns	(5)ns	(7)ns	(0.7)ns	(10)ns	(40)ns	(36)b	(37)ns	(2)ns	(0.1)ns	(0.0)a	(0.1)ns

3.2. differences among tree species

Haye:

During soil sample sieving, it was noted that there were quite numerous earthworms in Sessile oak soil whereas none were present in Douglas fir and Norway spruce soils. Some ant-hills were observed in the Norway spruce stand.

Soil moister was significantly higher ($p < 0.05$) under Sessile oak (35.1 ± 1.0 g of water for 100 g of dry soil) and under Norway spruce (36.0 ± 2.2) than under Douglas fir (29.7 ± 1.3). The pH of soil solutions under hardwood stand was at least 0.5 unit higher than under coniferous stands (table 3b). Solution concentrations of SO_4^{-2}-S and Na^+ were lower under hardwoods than under Norway spruce and Douglas fir (table IIIb). NO_3^--N concentrations and [NO_3^--N / (NO_3^--N + $NH4^+$-N)] ratios were lower under hardwood stand than under coniferous stands. Such was also the case for Ca^{2+} concentrations and Ca/Alt ratios. Si, Fe^{3+} and Alt concentrations were higher under hardwood stand than under coniferous stands. Mn^{2+} concentrations of solutions were higher under Norway spruce than under hardwoods.

There was no statistically significant differences among tree species for the other variables. However, there were some tendencies for K^+ (figure 2a) as well as for Mg/Alt, C and ionic balance (figure 2b). It seems that K^+ concentrations were higher under hardwoods than under coniferous species. Such was also the case of the ionic balance. On the contrary, solutions under hardwoods had lower values of C concentration and of Mg/Alt ratio than under coniferous species. Ranked according to C concentration, tree species were as follows: Norway spruce > Douglas fir > Sessile oak.

Remiremont:

Soil samples from the European beech stand contained a little more arthropoda than samples from coniferous stands. Soil moister was significantly higher ($p < 0.05$) under European beech than under Norway spruce and Douglas fir (respectively: 66.9 ± 3.6 g of water for 100 g of dry soil, 52.3 ± 2.2 and 49.6 ± 1.9). The tree species effect on the composition of soil solutions was not nearly so clearly expressed at Remiremont as at Haye (table IIIb). There were significant differences ($p < 0.05$) only for NO_3^--N, Alt and Ca/Alt ratio. Compared to coniferous species, hardwood had higher values for N-NO_3^--N and Alt, and lower values for the Ca/Alt ratio. Although results were not statistically significant for the other variables, it seems that there were some differences for K^+, Ca^{2+} and Mg^{2+} (figure 2a) as well as for Mg/Alt ratio, Si and ionic balance (figure 2b). Hardwood had higher values than coniferous species for K^+, Mg^{2+}, Si and ionic balance. Douglas fir had the highest concentrations of Ca^{2+} and seems to have a higher Mg/Alt ratio than Norway spruce.

Figure 2a. The effect of tree species on soil solution
(Douglas fir = □ ;Norway spruce = Δ ;Hardwood = O)

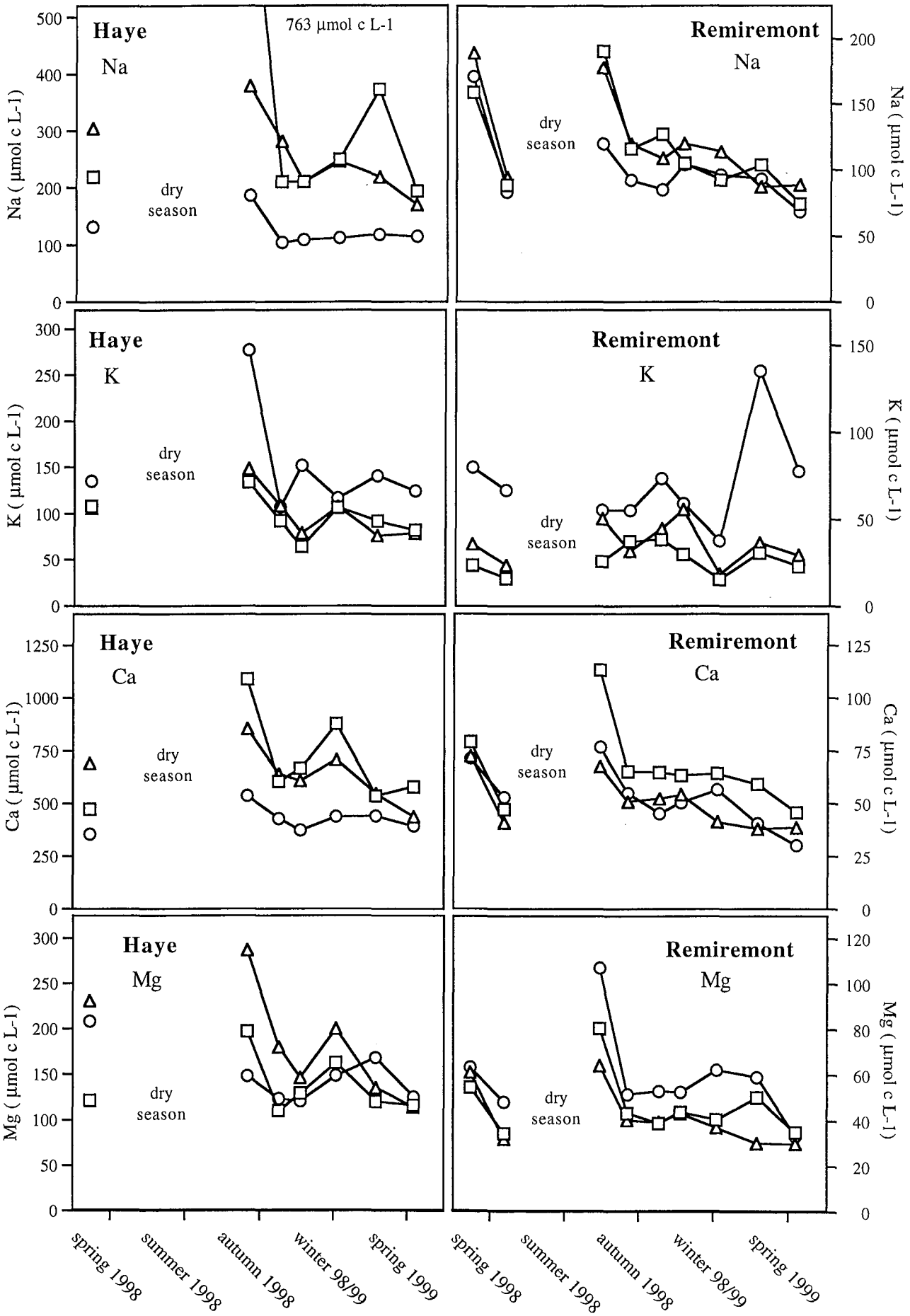
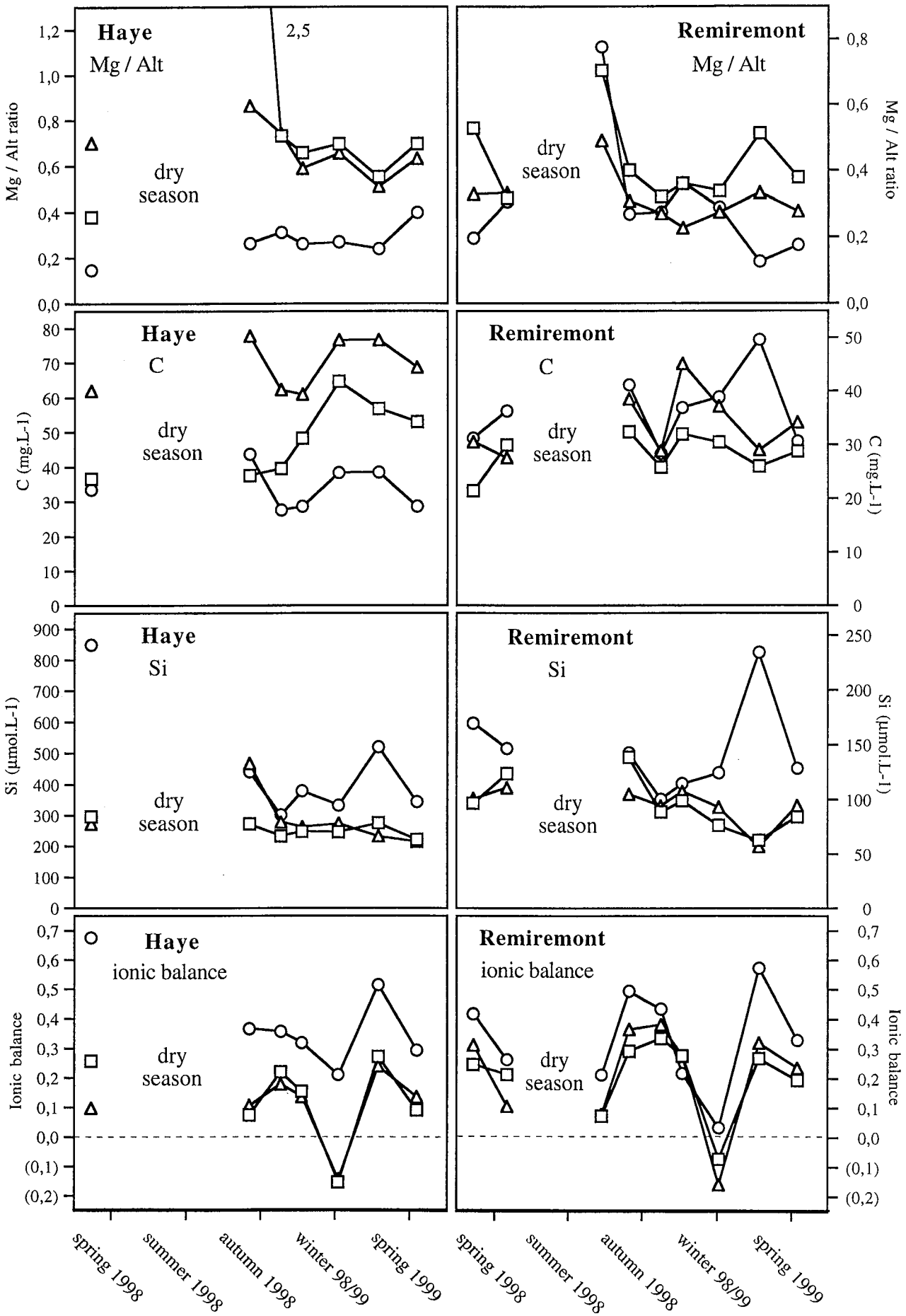


Figure 2b. The effect of tree species on soil solution
(Douglas fir = □ ;Norway spruce = Δ ;Hardwood = O)



4. Discussion

The pH of capillary solutions extracted from topsoils was statistically linked to the amount of rainfall. The more the rainfalls, the higher the soil solution pH. The measurements made in the 'national network for the long-term monitoring of forest ecosystems' (RENECOFOR) showed that rainfall pH in the area of the present study was between 5.0 to 5.5 [49]. This pH is higher than those of soils (table II). When the amount of rainfall was high, soil solutions were less acidic as they contain a lot of solution with quite high pH [20]. The effect of rainfall on soil solution pH was more clearly expressed at Remiremont than at Haye because rainfall at Remiremont were more than twice as heavy as at Haye.

Only one year of monitoring was available. Therefore, it is difficult to show a seasonal trend on the results. However, it seemed that the summer dessication tend to concentrate the soil solutions.

Soil moisture at Remiremont was higher than at Haye because of the higher quantity of rainfall and of the more homogeneous soil particle size distribution (table II). Soil solutions at Haye were more concentrated than those of Remiremont. Although rainfall had low concentrations [49], the difference in concentrations can not be explained solely by the difference of rainfall amounts, especially as concerns Ca^{2+}, Fe^{3+}, Mn^{2+} and N. For these elements, it is probable that the Haye bedrock (silt on decarbonatation materials from limestone) produced more calcium and easily weathereable minerals than the Remiremont bedrock (silt on sandstone).

Soils moisture was higher under hardwoods than under coniferous species: hardwoods ≥ Norway spruce ≥ Douglas fir. Nihlgard [35] and Benecke and Mayer [4] have already shown that soils are drier under Norway spruce than under European beech. This behaviour was due to the higher ability of coniferous tree species to intercept rainfall [3, 24].

In contrast to Haye, Remiremont showed few differences in soil solution composition among tree species. Now, it has been established that tree species modify the composition of soil solutions (*e.g.* [1, 14]). The result of the Remiremont site can be explained by two phenomena: **i)** the very high amount of rainfall at Remiremont diluted soil solutions extensively and hid the tree species effect. **ii)** as the soil was more desaturated than at Haye (saturation index for exchangeable earth-alkaline cations at 5 cm depth: Remiremont = 7 %; Haye = 46 %), the buffering capacity of Haye was more sensitive and thus influenced by the impact of tree species on the environment.

At Haye, soil solutions under Norway spruce and Douglas fir were more concentrated in SO_4^{2-} and Na^+ than those under hardwoods. It has been established that the origin of these elements in acidic soils was almost atmospheric [26]. It suggested that Norway spruce and Douglas fir intercepted the atmospheric deposition more than Sessile oak do. Brown & Iles [14], Ranger & Nys [38] and Berkvist & Folkesson [5] have, in fact,

measured the extend to which coniferous species (*Picea abies*; *Pinus sylvatica*) intercept atmospheric deposition more than hardwood species do (*Quercus petraea*; *Fagus sylvatica*; *Betula pendula*). It is probable that the high soil solution concentrations in NO_3^--N et Ca^{2+} under coniferous species were partly due to high atmospheric deposition. Thus, on an acidic soil of northeastern France, Ranger & Nys [38] have measured that the Norway spruce stand intercepted 155 % more N than the Sessile oak stand, 50 % more S, 10 % more Ca but 15 % less K. It should be noted that the age of the hardwood stand at Remiremont could have contributed to hiding this result (table I). Indeed, Hugues *et al.* [27] have shown with several *Picea sitchensis* chronosequences that atmospheric deposition increases with stand age. Furthermore, the introduction of exotic tree species, such as Norway spruce and Douglas fir, could have led to a mineralisation of old organic matter in soil and, then, to higher nitrification flux [28].

The pH of soil solutions at Haye were tree species dependent. There were at least 0.5 unit difference between the solutions of harwoods and those of coniferous tree species. The effect of tree species on solution pH was as follows: Sessile oak > Douglas fir ≥ Norway spruce. This result is due to the higher ability of coniferous tree species to intercept atmospheric deposition, which is potentially acidic. Soil solutions were more acidified under coniferous species than under hardwoods also because of the low pH of coniferous species needles [36]. The acidity of the coniferous stands at Haye prevented the burrowing fauna, such as earthworms, from colonizing the soil [16]. The root exudates could have influenced the results as they are tree species dependent [45].

For both sites, soil solutions were more concentrated in K^+ under hardwoods than under coniferous species. This difference in behaviour for K^+ between hardwoods and coniferous species has been mentioned in a composition study on artificial soil [47]. The K contents of Sessile oak and European beech leaves are 50 % higher than those of Norway spruce and Douglas fir needles [6, 9]. Therefore, processes like litter mineralisation and foliage recretion could have promoted a higher concentration of this element under hardwood species than under coniferous species.

The high concentrations of Mn^{2+} in Norway spruce soil solutions compared to hardwood solutions were due to soil solution pH. Indeed, this element is soluble in acidic solution [20].

At Haye, the tree species effect on the C content of soil solution was the inverse of its effect on pH: Norway spruce ≥ Douglas fir ≥ Sessile oak. Raulund-Rasmussen *et al.* [39] have also shown that the C content of soil solution was: Norway spruce > European beech = Pedunculated oak. As previously stated, this could be the result of an enhanced mineralisation of old soil organic matter which increases the soil acidification under coniferous tree species. It should be underlined that C content of solutions is correlated to its ability to alter minerals [39].

Table IV. The effect of tree species on aluminum speciation in soil solution.

References	Localisation	Soil depth (cm)	Tree species	pH	Ca	Mg	Al total (Alt)	Al inorganic (Ali)	Ali / Alt	Ca / Alt	Mg / Alt	Ca / Ali	Mg / Ali
					---------- µmol.L-1 ----------								
[22, 23]	Sor catchment (Spain)	0 - 10	*Pinus sylvestris*	4.4	50	41	41	33	0.8	1.2	1.0	1.5	1.2
			Pinus sylvestris	4.5	45	78	65	58	0.9	0.7	1.2	0.8	1.3
			Quercus robur	4.4	60	70	75	37	0.5	0.8	0.9	1.6	1.9
			Quercus robur	4.4	135	144	153	76	0.5	0.9	0.9	1.8	1.9
[17]	Schneeberg (Germany)	0 - 5	*Picea abies*	3.3	98	25	62	41	0.7	1.6	0.4	2.4	0.6
			Fagus sylvatica	3.6	125	33	70	24	0.3	1.8	0.5	5.2	1.4
[17]	Silverbach (Germany)	0 - 5	*Picea abies*	3.4	267	66	163	96	0.6	1.6	0.4	2.8	0.7
			Fagus sylvatica	3.7	181	45	128	90	0.7	1.4	0.4	2.0	0.5

At Haye, as at Remiremont, soil solutions under hardwoods were less balanced (positive balance) than under coniferous species. For the present study, Al was considered as Al^{3+} because solutions were acidic. Solutions pH could explain the results of Haye as Al speciation is pH dependent [41]. Indeed, Driscoll [18] has shown that, in solutions with organic matter, Al^{3+} represented 100 % of Alt at pH = 3.6 (pH of soil solutions under Norway spruce), 90 % of Alt at pH = 3.9 (Douglas fir), but only 50 % at pH = 4.4 (Sessile oak). Moreover, for soil solutions at pH = 4.4, Fernandez-Sanjurjo *et al.* [23] have shown that only 20 % of Alt was in the Al^{3+} chemical form. Therefore some Al in hardwood soil solutions could not be trivalent. This has led to an overestimation of the total positive charge of solutions under hardwoods. Nevertheless, soil solutions under the hardwood stand at Remiremont were also unbalanced, though no less acidic than those under the coniferous stands. This situation suggested that hardwood stands did not the same Al speciation as coniferous stands. Thus, according to litterature data (table IV), it seems that the (inorganic Al *i.e.* almost Al^{3+}) / (Alt) ratio is often lower under hardwood stands than under coniferous stands (except at Silverbach, [17]). If such was the case at Remiremont, it would explain the imbalance of the European beech solutions. It is possible that the phenomena which have led to modification of the Al speciation under the hardwood stands have also enhanced the solubilization of Alt, Fe and Si (table IIIb). These processes are probaly dependent on biological cycles, as Si and Al fluxes in forest ecosystems are partly controlled by tree litter [31]. For the present study, Ca/Alt and Mg/Alt ratios of hardwood solutions were lower than those of coniferous species solutions. Such was also the case of Skeffington [44]. But Brown and Iles [14] and Koch and Matzner [29] have shown the opposite results. Ca/Alt and Mg/Alt ratios are often used as indicator values of the potential toxicity of Al for vegetation on very desaturated soils [33]. However, only few forms of Al are toxic (mainly Al^{3+}). Therefore, Ca/Alt and Mg/Alt ratios are not efficient indicator values of potential Al toxicity [10] because they do not take into account the Al speciation [11]. It should be observed that the tree species gradient for Ca/Al and Mg/Al ratios is reversed when only inorganic Al (*i.e.* almost Al^{3+}) is considered, instead of total Al (table IV). Thus, Alt is not a efficient index of Al toxicity and, therefore, it is difficult to discuss the ecological meaning of the ratios of the present study.

5. Conclusion

The pH and the composition of capillary solutions of topsoils were highly dependent on the amount of rainfall. The bedrock characteristics were also an important factor controlling the chemistry of capillary solutions.

The tree species effect on topsoil solutions was low when the amount of rainfall was high. Exotic coniferous tree species intercepted rainfall and atmospheric deposition

more readly than did native hardwoods. This situation led to a decrease in soil water content and to an acidification under coniferous stands. It is also probable that the introduction of coniferous tree species has modified the biogeochemical cycles of some elements, such as K, N or Al, in the ecosystems, suggesting different nutrition modes according to tree species. Complementary works are required to determine the tree species effect on the long term fertility of acidic soils. These works should concern the study of gravitational solutions so as to measure the impact of tree species on the amounts of elements lost by drainage.

References

[1] Adamson, J.K., Hornung, M., Kennedy, V.H., Norris, D.A., Paterson, I.S., Stevens, P.A., Soil solution chemistry and throughfall under adjacent stands of Japanase Larch and Sitka Spruce at three contrasting locations in Britain, Forestry 66 (1993) 51-68.

[2] Anne, P., Sur le dosage rapide du carbone organique des sols, Ann. Agron. 2 (1945) 161-172.

[3] Aussenac, G., 1975, Couverts forestiers et facteurs du climat : Leurs interactions, conséquences écophysiologiques chez quelques résineux, Thèse Univ. Nancy I, 234 p.

[4] Benecke, P., Mayer, R., 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, 1971, pp. 153-163.

[5] Bergkvist, B., Folkeson, L., The influence of tree species on acid deposition, proton budgets and element fluxes in south Swedish forest ecosystems, Ecol. Bull. 44 (1995) 90-99.

[6] Bergmann, W., Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Entstehung, visuelle und analytishe diagnose, Bergmann W. (Ed.), 2nd edition, Gustav Fisher Verlag, Stuttgard, 1988.

[7] Binkley, D., The influence of tree species on forest soils: Processes and Patterns, in: Mead D.J. and Cornforth I.S. (Eds.), Proceedings of the trees and soil workshop. 1994, Agronomy Society of New Zealand Special Publication #10., Lincoln Univ. Press, Canterbury (N.Z.), 1995, pp. 1-33.

[8] Boettcher, S.E., Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky, Ecology 71 (1990) 1365-1372.

[9] Bonneau, M.., Le diagnostic foliaire, Rev. For. Fr. XL (n° spécial) (1988) 19-26.

[10] Boudot, J.P., Becquer, T., Merlet, D., Rouiller, J., Ranger, J., Dambrine, E., Mohamed, D.A., Potential role of aluminium toxicity in nutrient deficiencis as related to forest decline: An assessment of soil solution data from the Vosges mountains, in: Landmann G. and Bonneau M. (Eds.), Forest decline and atmospheric deposition effects in the french mountains, Springer-Verlag, Berlin, 1994, pp. 270-285.

[11] Boudot, J.P., Becquer, T., Merlet, D., Rouiller, J., Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France), Ann. Sci. For. 51 (1994) 27-51.

[12] Bremmer, J.M., Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method, J. Agri. Sci. 55 (1960) 11-33.

[13] Bringmark, E., Spatial variation in soil pH of beech forests in relation to buffering properties and soil depths, Oikos 54 (1989) 165-177.

[14] Brown, A.H.F., Iles, M.A., Water chemistry profiles under four tree species at Gisburn, NW England, Forestry 64 (1991) 169-187.

[15] Carleton, T.J., Kavanagh, T., Influence of stand age and spatial location on throughfall chemistry beneath black spruce, Can. J. For. Res. 20 (1990) 1917-1925.

[16] Càrcamo, H.A., Parkinson, D., Bargshoon, D., Distribution of earthworms along a sharp acidification gradient, Pedobiologia 42 (1998) 88-95.

[17] Davis, M.R., Chemical composition of soil solutions extracted from New Zealand beech forests and West German beech and spruce forests, Plant Soil 126 (1990) 237-246.

[18] Driscoll, C.T., The chemistry of aluminum in surface waters, in: Sposiro G. (Ed.), The environmental chemistry of aluminum, CRC press, Boca Raton, FL, USA, 1989, pp. 241-277.

[19] Duchaufour, P., Bonneau, M., Une nouvelle méthode de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers, Bull. Assoc. Fr. Etude. Sol. 4 (1959) 193-198.

[20] Duchaufour, P., Pédologie : 1. Pédogénèse et classification. Masson (Ed.), Paris, 1977.

[21] Falkengren-Grerup, U., Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern sweden, J. Appl. Ecol. 26 (1989) 341-352.

[22] Fernandez-Sanjurjo, M.J., Alvarez, E., Fernandez Vega, V., Garcia-Rodeja, E., Chemistry of soil solutions under different kinds of vegetation in the vicinity of a thermal power station, Environ. Pollut. 101 (1998) 131-142.

[23] Fernandez-Sanjurjo, M.J., Alvarez, E., Garcia-Rodeja, E., Speciation and solubility control of aluminium in soils developed from slates of the river Sor watershed (Galicia, NW Spain), Water Air Soil Pollut. 103 (1998) 35-53.

[24] Forgeard, F., Gloaguen, J.C., Touffet, J., Interception des précipitations et apports au sol d'éléments minéraux par les eaux de pluie et les pluviolessivats dans une hêtraie atlantique et dans quelques peuplements résineux de Bretagne, Ann. Sci. For. 37 (1980) 53-71.

[25] Giesler, R., Chemistry of soil solution extracted by centrifugation - Methodology and field applications, Ph. Thesis Univ. Umeå, Sweden, 1996.

[26] Hornung, M., Reynolds, B., Stevens, P.A., Hugues, S., Water quality changes from input to stream, in: Edwards R.W. (Ed.), Acid waters in Wales, Kluwer Academic Plublishers, Dordrecht (NL), 1990, pp. 223-240.

[27] Hugues, S., Norris, D.A., Stevens, P.A., Reynolds, B., Williams, T.G., Effects of forest age on surface drainage water and soil solution aluminium chemistry in stagnopodzols in Wales, Water Air Soil Pollut. 77 (1994) 115-139.

[28] Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Ranger, J., Production and root uptake of mineral nitrogen in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Beaujolais Mounts, For. Ecol. Manage. (1999) *in press*.

[29] Koch, A.S., Matzner, E., Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus silvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis, Plant Soil 151 (1993) 227-237.

[30] Lundstrom, U.S., Nyberg, L., Danielsson, L., van Hees, P.A.W., Anderson, M., Forest soil acidification: monitoring on the regional scale, Varmland, Sweden, Ambio 27 (1998) 551-556.

[31] Markewitz, D., Richter, D., The *bio* in aluminum and silicon geochemistry, Biochem. 42 (1998) 235-252.

[32] Marschner, H., Root-induced changes in the availability of micronutrients in the rhizosphere. in: Waisel Y., Eshel A. and Kafkafi U. (Eds.), Plants roots, the hidden half, Dekker inc., 1991, pp. 508-527.

[33] Matzner, E., Blanck, K., Hartmann, G., Stock, R., Needle chlorosis pattern in relation to soil chemical properties in two Norway spruce (*Picea abies*, Karts.) forests of the german Harz mountains, in: Bucher J.B. and Bucher-Wallin I. (Eds.), Air pollution and forest decline, 1989, pp. 195-199.

[34] Ministère de l'Agriculture de la Pêche et de l'Alimentation., La forêt et les industries du bois, Collection GraphAgri-Forêt-Bois, Edition bilingue Français-Anglais, Ministère de l'Agriculture (Ed.), 1996.

[35] Nihlgard, B., The microclimate in a beech and a spruce forest - a comparative study from Kongalund, Scania, Sweden, Bot. Notiser 122 (1969) 333-352.

[36] Nykvist, N., Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter, Studia Forestalia Suecica 3 (1963) 1-31.

[37] Ranger, J., Discours, D., Mohamed-Ahamed, D., Moares, C., Dambrine, E., Merlet, D., Rouiller, J., Comparaison des eaux liées et des eaux libres des sols de 3 peuplements d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) des Vosges. Application à l'étude du fonctionnement actuel des sols et conséquences pour l'état sanitaire des peuplements, Ann. Sci. For. 50 (1993) 425-444.

[38] Ranger, J., Nys, C., The effect of spruce (*Picea abies* Karst.) on soil development: an analytic and experimental approach, Eur. J. Soil Sci. 45 (1994) 193-204.

[39] Raulund-Rasmussen, K., Borggaard, O.K., Hansen, H.C.B., Olsson, M., Effect of natural organic soil solutes on weathering rates of soil minerals, Eur. J. Soil Sci. 49 (1998) 397-406.

[40] Riha, S.J., Senesac, G., Pallant, E., Effects of forest vegetation on spatial variability of surface mineral soil pH, soluble aluminum and carbon, Water Air Soil Pollut. 31 (1986) 929-940.

[41] Ritchie, G.S.P., Soluble alumium in acidic soils: principles and practicalities, Plant Soil 171 (1995) 17-27.

[42] Rouiller, J. Guillet, B. Bruckert, S., Cations acides échangeables et acidités de surface. Approche analytique et incidence pédogénétique, Bull. Assoc. Fr. Etude Sol 2 (1980) 161-175.

[43] SAS institute Inc., SAS/STAT user's guide, Version 6, third edition, North Carolina, USA: SAS institute, 1990.

[44] Skeffington, R.A., Soil properties under three species of tree in southern England in relation to acid deposition in throughfall, in: Ulrich B. and Pankrath J. (Eds.), Effect of accumulation of air pollutants in forest ecosystems, Reidel publishing Company, 1983, pp. 219-231.

[45] Smith, W.H. Character and significance of forest tree root exudates, Ecology 57 (1976) 324-331.

[46] Tamm, O., Um best äming ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex, Meded Stat. Skogsfors. 19 (1922) 385-404.

[47] Tice, K.R., Graham, R.C., Wood, H.B., Transformations of 2:1 phyllosilicates in 41-year-old soils under oak and pine, Geoderma 70 (1996) 49-62.

[48] Titus, B.D., Mahendrappa, M.K., Lysimeter system designs used in soils research: a review, Information report N-X-301, Natural Resources of Canada, Canadian Forest Service, 1996.

[49] Ulrich, E., Lanier, M., Combes, D., Dépôts atmosphériques, concentrations dans les brouillards et dans les solutions du sol (sous-réseau CATAENAT), Rapport scientifique sur les années 1993 à 1996, Office National des Forêts (Ed.), 1998.

[50] Zabowski, D., Ugolini, F.C., Lysimeter and centrifuge soil solutions: seasonal differences between methods, Soil Sci. Soc. Am. J. 54 (1990) 1130-1135.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

Article IV

EFFECTS OF TREE SPECIES SUBSTITUTION ON VEGETATION, ENVIRONMENTAL CONDITIONS AND SEED BANK IN TEMPERATE FORESTS.

Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J.

(soumis à *Journal of Applied Ecology*)

Effects of tree species substitution on vegetation, environmental conditions and seed bank in temperate forests.

Summary

1. The objective of this study was to compare the impact of six tree species on vegetation and soil.

2. 80 stands growing side by side and of different dominant species were selected in 26 locations. Ground vegetation and soil were sampled in each stand. The tree species were: Norway spruce, Scots pine, Douglas fir, Silver fir, European beech and oak. In addition, seed bank was studied in 8 stands.

3. Geographic and geologic characteristics of sites influenced the vegetation and the soil chemistry more than the tree species did.

4. Forest management influenced the ground flora more than the tree species did.

5. Vegetation richness and equitability differed little with tree species. The ground flora under Norway spruce contained more mosses than under other trees species except Silver fir. The ground flora under Norway spruce was more typical of oligotrophic and acidic conditions than under European beech. The Silver fir displayed intermediate conditions. The ground flora under Scots pine had the highest light requirement whereas the ground flora under Douglas fir had the highest nitrogen requirement.

6. Composition of ground flora and seed bank of stands were quite different (only 14 % to 25 % of common species). Seed bank composition was mainly influenced by sites and sylvicultural practices. Seedling densities decreased with stand age. To a lesser extend, tree species modified seed banks. Norway spruce modified the seed bank compared to oak more than Scots pine did.

7. Soils under coniferous species, especially under Norway spruce, were more acidic and aluminous than soils under hardwoods. The effect of tree species on soils was maximum in the topsoil (0 - 10 cm).

Keywords: acidic soil, biodiversity, ground flora, plantation.

1. Introduction

The development of human societies has often caused an over explotation of forests and a decrease in their area. In Europe, the mimimum of forest cover occured during the 19th century with the increase of industrial activities (see Cinotti, 1996 for the case of France). Threatened by wood shortage, some countries tried to increase their wood production by planting unforested areas and also by transforming some native forests to

plantations. In most cases, these plantations were composed of exotic productive tree species. Then, the occurence of native tree species decreased, in absolute and relative values, from this period to nowadays. This phenomenom was very pronounced in several countries of western Europe. Thus, in Scotland, less than 10 % of forest cover are composed of semi-natural woodland (Roberts *et al.*, 1992) and next to 50 % are occupied by the exotic *Picea sitchensis* (Locke, 1987). Exotic tree species have an undeniable economic interest for wood production. That is why the area covered by these species reached a high level in countries like France (Ministère de l'Agriculture, 1996) and is still increasing. So as to ensure sustainable management, it is necessary to know the effects of these tree species substitutions. Some studies have already been carried out on the tree species impact on litter (*e.g.* Nykvist, 1963), atmospheric deposition (*e.g.* Bergkvist & Folkeson, 1995), soil solutions (*e.g.* Fernandez-Sanjurjo, Fernandez-Vega & Garcia-Rodeja, 1998), surface waters (*e.g.* Allott *et al.*, 1993) and soil (*e.g.* Nihlgard, 1971). Netherthless, few studies have been carried out on the tree species impact on the composition of understory vegetation. The works which have studied this question have produced some notable results but which are not easely extrapolated as they concerned very few sites (*e.g.* Knapp, 1958), mixed species stands (Crozier & Boerner, 1984), young stands (Ovington, 1955) or a vegetation specific to a region. It is important to study this effect because understory vegetation plays a role, when it is significantly present, on the functioning of forest ecosystems. Understory can contain a notable part of the forest biomass nutrients content (*e.g.* Perala & Alban, 1982), throughout in the younger stages of stands (Switzer, Nelson & Smith, 1968). It may also influence the nutrients fluxes in the ecosystem during throughfalls (Hornung *et al.*, 1990), mineralisation (Lemée, 1975), nitrification (*e.g.* Wedraogo, Belgy & Berthelin, 1993) and after clear-cuts (Dahlgren & Driscoll, 1994). Moreover, vegetation can influence microflora (Leyval & Berthelin, 1983) and enhance the weathering of soil minerals (*e.g.* Hinsinger *et al.*, 1993). Finally, understory is part of the biodiversity of stands. It is also notable that understory is an obstacle to planting operation as it is a competitor of trees for light, water and nutrients (Warren, Monaco & Skroch, 1987) and can promote a decrease in tree growth (Frochot, Picard & Dreyphus, 1986; Warren *et al.*, 1987).

On the contrary, forest management of some regions foresees the substitution of exotic tree species stands by native tree species (Alexander & Cresser, 1995). It is, therefore, legitimate to examine the capacity of planted stands to regenerate an understory vegetation identical to the initial stage. Within this tendancy, seed banks play a major role.

The objective of this study was to use stands growing side by side but of different dominant tree species so as to:

- compare actual understory vegetation under different tree species.

Table 1 Sites characteristics.

Site		T	R	Altitude	Soil	Bedrock	pH	CEC	Oak	Beech	Spruce	Fir	Douglas	Pine
		(°C)	(mm)	(m)	(F.A.O.)	(generic terms)	#	*	----------	----------	(age)	----------	----------	
Aubure	NE	5.5	1500	1000	dystric cambisol	granite	3.7	9.6		110	90	90		
Bisshoffsheim	NE	9	950	500	dystric cambisol	sandstone	4.0	4.7		80	70 (§)	90		
Breuil	CF	9	1000	550	dystric cambisol	granite	4.3	13.3	20	20	20		20	
Coat-an-Noz	NW	11	950	160	haplic luvisol	silt	4.0	7.6		119	34	32	35	
La Courtine	CF	7.5	1250	820	dystric cambisol	granite	4.5	14.2	90 (§)		48	47	45 (§)	41
Couturas	CF	10	1400	650	dystric cambisol	granite	4.7	8.2		110	55			
Epinal	NE	9	1000	390	dystric cambisol	sandstone	4.7	6.5		48	35		35	
Eu	NW	10	780	200	dystric cambisol	silt	4.7	6.5	65 (r.)	95	60 (§)		60 (§)	
Haye	**NE**	**9.5**	**760**	**370**	**haplic luvisol**	**silt**	**4.8**	**6.7**	**76**		**65**		**65**	**65**
Hochkopf	NE	9	800	370	cambic podzol	sandstone	3.6	3.7	78		75			75
Lucenay	CF	9	1000	540	dystric cambisol	rhyolithe	4.3	6.9	66				41	
Monthermé	NE	8	1100	390	dystric cambisol	silt	3.4	14.1	140		58			
Mouterhouse	NE	9	820	345	cambic podzol	sandstone	4.2	3.3	120		114		46	
Moux	CF	9	1000	560	dystric cambisol	granite	4.5	10.4	83		64		65 (§)	
Oberbronn	NE	9.5	870	410	dystric cambisol	sandstone	3.9	4.1	91			87		85
Orléans	CF	10	600	130	haplic luvisol	sand	4.4	11.3	45					47
Paimpont	NW	11	870	250	dystric cambisol	silt	3.7	7.4	47					33
Peyrat	CF	8.5	1400	450	dystric cambisol	granite	4.4	8.7	65 (r.) (§)		35			
Pilon	CF	8	1100	700	dystric cambisol	silt	3.9	11.8	143		46		46	
La Petite-Pierre	**NE**	**9**	**790**	**380**	**haplic luvisol**	**sandstone**	**3.7**	**8.1**	**78**	**57**	**35**			**43**
Rambouillet	NW	10	630	150	haplic podzol	sand	3.9	4.7	92					44
Remiremont	NE	8	1470	610	dystric cambisol	silt	4.1	9.2		190	35		35	35
Rosheim	NE	9	1000	650	dystric cambisol	granite	4.5	8.0		70	65	110		
Royat	CF	8.5	890	750	dystric cambisol	granite	4.6	10.3				48	64	62
Soulles	NW	11	1100	150	gleyic luvisol	silt	3.8	7.0	57 (r.) (§)		34		38	
Thann	NE	8.5	1000	850	dystric cambisol	granite	4.6	8.7		76	70 (§)	68	58	

bold: seed banks were studied.
NW = northwestern France.
CF = center of France.
NE = northeastern France.

T = temperature (annual mean)
R = rainfall (annual mean)
# = mean soil pH at 0-5 cm depth
* = mean soil CEC at 0-5 cm depth (cmol c.kg-1)

Oak = Quercus petraea (Matt.) Liebl.
or (r.) Quercus robur L.
Beech = Fagus sylvatica L.
Spruce = Picea abies Karsten.

Fir = Abies alba Miller
Douglas = Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco
Pine = Pinus sylvestris L.
(§) = only soil analysis

- compare the composition of seed banks under different tree species.
- determine the differences of environmental conditions which could explain the possible changes of vegetation.

In order to keep some homogeneity between the set of sites, only one main type of soil was studied, non-hydromorphic acidic soil. This study made use of vegetation surveys, germination experiments, dendrometric measures, light transmittance estimations, and soil chemical analysis.

2. Material and methods

2.1. Material

80 stands growing side by side and of different dominant species were selected in 26 acidic forests (soil pH < 5). The sites were located in the northern half of France (Table 1). The tree species studied were: oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), European beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* Karsten.), Silver fir (*Abies alba* Miller), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Douglas fir is a northwestern american tree species. The other tree species are European species, but some of them (Norway spruce and Scots pine) have spread widely over their natural area through the action of forest managers. Soil conditions, previous land use and ecological conditions of different stands of the same site were identical. In most cases, stands of the same site were side by side, or their distance never exceded 100 meters. All stands were even-aged except six hardwoods stands (Haye and Monthermé: coppice with standards; Coat-an-Noz, Moux, Paimpont and Soulles: coppice with standards actually in conversion to high forest).

The two species of oak were considered here as a single species as there were few Pedunculate oak stands (*Quercus robur*).

2.2. Methods

2.2.1. actual understory

In the centre of each stand of each site, a sample plot with a surface area of 400 m^2 was bounded in a homogenous area. A few stands, due to heterogeneities caused by recent sylvicultural activities, were not used in the vegetation surveys. However, these stands were used for soil analysis purposes (see 2.2.3.). For each sample plot, the vegetation surveys were made during two seasons: spring (22th March, 1998 to 10th April, 1998) and summer (21th June, 1998 to 9th July, 1998). The naming of vascular species follows the *Flora Europaea* (Tutin *et al.*, 1966-80). The cover of each vegetation layer (trees; shrubs; herbs; mosses) was estimated. An abundance-dominance coefficent using the Braun-Blanquet scale ('+' to '5') was assigned to each species of each vegetation layer (Braun-Blanquet, 1983). Species absent from the sample plot but which were close to it

were indexed separatly. The same was true for species present in small heterogeneous areas (*e.g.* a microdepression) of the sample plot. Species which could not be identified in the field were brought to the laboratory for complete identification. Vegetation surveys were done by the same pair of observers working together.

Shannon index ($H' = -\Sigma(pi)(\ln pi)$) and equitability ($H'/H'max$; $Hmax = \ln(n)$ with n: number of species) were calculated. Ellenberg's indicator values (Ellenberg *et al.*, 1992) were used to indirectly characterize environmental conditions. They concern light (L), temperature (T), continentality (K), moisture (F), pH (R) and nitrogen availability (N). These indicator values vary from 1 to 9 (or 12 for F). The value '1' corresponds to the lowest values of the studied factor whereas the value '9' (or '12' for F) correspond to the highest values.

2.2.2. seed banks

8 stands located on two sites of different acidity and fertility were studied. They were the site of Haye (slightly acidic brown soil on silt: Sessile oak forest partly occupied by plantations of Norway spruce, Scots pine and Douglas fir) and the site of La Petite-Pierre (acidic brown soil on sandstone: forest dominated by Sessile oak and partly occupied by plantations of Norway spruce and Scots pine; the origin of the European beech stand was not determined). Ancient land registry showed that these sites were occupied by forest since at least 1760 for La Petite-Pierre and 1812 for Haye.

Soils were sampled in February, 1997. In each stand, five squares of 1 m^2 were randomly selected. Litter was removed and soil was collected down to 5 cm. Soil samples were pulled and sieved to 4 cm. Between sampling of two stands, tools, sieve and boots were washed to limit seed contamination between stands.

Soil samples were put to germinate in containers (L = 50 cm; W = 30 cm; H = 25 cm) disposed in a nursery and under an entirely closed shade house. Measures of light showed that radiation transmittance was 26 ± 2 % (n = 12).

The soil sample of each stand was distributed into five containers (that is say, forty containers in all). Controls for exposition in the shade house (five containers) were made from sterilised soil (100 g of CH_3Br for ten days). Five more containers were filled with soil of the oak stand of Haye so as to test the impact of the mode of seedlings counting on results (see hereinafter). Containers were divided into five blocks. Each block had ten containers: four 'La Petite-Pierre'; four 'Haye'; one sterilised control; one test of counting mode.

The containers were kept continuously moist by automatic watering. Before the soil were put in, the bottom of the containers were pierced and a gravel layer was installed in order to prevent the soil from being water-saturated.

The study set was installed in March, 1997. Eight seedling surveys were done from March to September. Frequency of surveys varied with the dynamics of seedling

emergence. In order to limit the differences of lighting and watering exposures, containers were moved within each block every two weeks.
Emerging seedlings were identified, counted and then removed or replanted for later identification. Seedlings were removed to promote the emergence of other seedlings. To study the impact of this remove on results, seedlings of the containers used to test the counting mode were not removed but had their fertile organs cut. The two modes of counting ('with removal' and 'without removal') had similar results for species richness and vegetation composition. However, some species were present in only one treatment. These species were: *Asplenium adiantum-nigrum*, *Epilobium montanum*, *Euphorbia cyparissias*, *Hypericum hirsutum*, *Hypericum pulchrum*, *Veronica officinalis* ('with removal' counting mode) and *Ajuga reptans*, *Atrichum undulatum*, *Clematis vitalba*, *Hypericum humifusum*, *Oxalis acetosella*, *Sambucus nigra*, *Senecio fuchsii*, *Urtica dioica* ('without removal' counting mode). The means for Ellenberg's moisture indicator value of these species ($F = 4.3 \pm 0.3$, $n = 6$ for 'with removal' counting mode; $F = 5.6 \pm 0.3$, $n = 8$ for 'without removal' counting mode) showed that the mode of counting of the experiment (*i.e.* 'with removal') tended to inhibit ($p < 0.01$) the hygrophilic species of the seed bank. This inhibition was probaly due to the presence of a dense herb layer in the containers of the 'without removal' counting mode which prevented samples from drying out due to evaporation.
The seedling density was calculated for the surface area of exposure of the containers (*i.e.* 0.15 m^2 per container).

2.2.3. environmental conditions

Soils were described from a pedological pit. A bulk sample of five soil samples was analysed for each horizon. Horizons were analysed down to 40 cm depth. The variables were: apparent soil density (cylinder method), particle size distribution (International method), C content (Anne, 1945), N content (Bremner, 1960), pH (soil:water ratio = 1.25), cationic saturation and Cationic Exchange Capacity (Rouiller, Guillet & Bruckert, 1980), 'available' phosphorus (Duchaufour & Bonneau, 1959), free iron and aluminium (Tamm, 1922). Litter was described and the thickness of its layers (OL, OF and OH) were measured.
The height of the three highest trees was measured with a Blume-Leiss dendrometer. Basal surface area was measured with a Bitterlisch's relascope. Stand's age was estimated by coring a tree near the soil with an increment borer. Sanitary state of stands (indications of declining) and silvicultural management (even-aged stands; coppice with standards; recent thinnings) were listed from field observations.

In each stands, mean radiation transmittance of the canopy was estimated in the global solar irradiance (0.3 - 3.0 nm) with two tube solarimeters (TLS-970: Delta-T devices

Table 2 Calculation of relative values, an example: soil pH at 5 cm depth (site of le Col du Pilon).

Values	Comparison	Formulae	Final Values
	Douglas fir	.	3.90
original values	Norway spruce	.	3.82
	Sessil oak	.	4.13
	S(douglas-spruce)	3.90 - 3.82	+ 0.08
relative values	S(douglas-oak)	3.90 - 4.13	- 0.23
(substraction)	S(spruce-oak)	3.82 - 4.13	- 0.31
	D(douglas/spruce)	(3.90 / 3.82) -1	+ 0.02
relative values	D(douglas/oak)	(3.90 / 4.13) -1	- 0.06
(division)	D(spruce/oak)	(3.82 / 4.13) -1	- 0.08

Ltd., Cambridge, U.K.). One device measured the irradiance (I) in the stand (12 measures divided into two parallel transects of 15 m long) while the second device measured the irradiance in the nearest open area (Io) synchronically. For each measurement, the radiation transmittance was calculated as the I / Io ratio.

2.2.4. data analysis

Ellenberg's indicator values (1992) were used to characterize the ecologic optimum of encountered species. Data were treated with SAS (1990). Significance of statistic tests were noted as follow: *** = $p \leq 0.001$; ** = $p \leq 0.01$; * = $p \leq 0.05$; (*) = $p \leq 0.1$; n.s. = $p > 0.1$. As all tree species were not present on all sites, the 'site x tree species' table was not completed. Moreover, the distribution of tree species in the sites was not hazardous (*e.g.* Scots pine frequency was low in the less acidic sites). Thus, it was not possible to directly compare tree species means without introducing a substantial error linked to sites differences. Therefore, relative values were calculated for each pair of tree species stands present in the same site. A positive relative value shows that the first tree species have higher values than the second tree species (see Table 2 for an example). This calculation makes it possible to compare two tree species both located in the same sites without taking the sites's characteristics into account. The 'division' relative values were prefered to 'substraction' relative values when differences between tree species increased with the site mean value. The 'division' relative values do not match discontinuous variables (pourcentage of cover, litter thickness and Ellenberg's indicator values) or relatives variables (axis scores for correspondence analysis).

Due to the experimental set, some tree species comparisons did not have enough stands to be studied. Such was the case of the comparisons (oak; Silver fir) and (European beech; Scots pine). The comparisons (Douglas fir; Silver fir), (Douglas fir; Scots Pine) and (Silver fir; Scots pine) were studied only for soil analysis. A 'harwood' category was created by taking the values of the oak stand or, when none was present, of the beech stand in each site. Results observed in the coniferous stands were systematically compared to this hardwood reference.

Table 3 Mean tree species effects on vegetation and soil (as relative values).

Categories	Variables	Tree Species Effect	Relative Values
cover of vegetation layers (%)	trees	S(oak-pine)	+ 12.1 *
		S(fir-pine)	+ 13.3 *
	shrubs	S(hardwood-douglas)	+ 27.6 **
		S(hardwood-spruce)	+ 29.2 **
		S(pine-douglas)	+ 60.3 **
		S(pine-spruce)	+ 39.0 (*)
	herbs (summer period)	S(oak-douglas)	+ 44.7 *
		S(hardwood-spruce)	+ 20.6 (*)
	mosses	S(hardwood-spruce)	- 34.3 **
		S(douglas-spruce)	- 29.6 *
		S(pine-spruce)	- 52.8 (*)
biodiversity	richness	D(beech/fir)	- 0.13 **
	shannon indices	D(beech/fir)	- 0.04 **
		D(douglas/beech)	+ 0.15 *
	equitability	D(douglas/hardwood)	+ 0.19 *
		D(douglas/spruce)	+ 0.07 *
		D(spruce/pine)	+ 0.02 *
CA of understory	first axis scores	S(spruce-fir)	+ 0.16 *
		S(fir-beech)	+ 0.14 *
		S(spruce-beech)	+ 0.34 **
stands charactheristics	age (years)	D(hardwood/douglas)	+ 0.72 ***
		D(hardwood/spruce)	+ 0.55 ***
		D(hardwood/pine)	+ 0.40 *
	height (m)	D(hardwood/douglas)	- 0.27 *
		D(hardwood/spruce)	- 0.12 *
		D(douglas/spruce)	+ 0.20 ***
light (I/Io)	radiation transmittance	D(douglas/beech)	- 0.48 *
litter	litter depth (cm)	S(pine-hardwood)	+ 1.95 *
		S(pine-spruce)	+ 1.92 (*)
		S(spruce-hardwood)	+ 1.85 **
		S(spruce-fir)	+ 2.90 *
		S(spruce-douglas)	+ 1.88 (*)
soil	C / N ratio	D(spruce/hardwood)	+ 0.22 ***
		D(spruce/pine)	+ 0.12 *
		D(spruce/douglas)	+ 0.13 **
		D(pine/hardwood)	+ 0.19 *
		D(spruce/fir)	+ 0.07 *
		D(douglas/hardwood)	+ 0.08 (*)
		D(fir/hardwood)	+ 0.21 (*)

Categories	Variables	Tree Species Effect	Relative Values
soil	pH	D(spruce/hardwood)	- 0.07 **
		D(pine/hardwood)	- 0.05 *
		D(pine/fir)	+ 0.04 *
	Al (cmol c kg-1)	D(spruce/hardwood)	+ 0.84 (*)
		D(spruce/pine)	- 0.36 (*)
		D(pine/hardwood)	+ 0.34 (*)
		D(fir/hardwood)	+ 0.71 (*)
	saturation index (%)	D(spruce/hardwood)	- 0.25 *
		D(spruce/douglas)	- 0.48 *
	Ca (cmol c kg-1)	D(douglas/spruce)	+ 2.13 *
	Mg (cmol c kg-1)	D(oak/pine)	+ 0.72 *
	K (cmol c kg-1)	D(douglas/spruce)	+ 0.19 *
		D(douglas/oak)	- 0.31 *
	Na (cmol c kg-1)	D(spruce/hardwood)	+ 1.15 *
		D(fir/hardwood)	+ 1.58 **
		D(fir/pine)	+ 1.02 *
		D(fir/douglas)	+ 0.90 *
	Al (oxides) (mg kg-1)	D(spruce/hardwood)	+ 0.26 (*)
		D(fir/hardwood)	+ 0.31 (*)
		D(pine/hardwood)	+ 0.21 (*)
Ellenberg's indicator values	light (L)	S(pine-oak)	+ 0.39 **
		S(pine-spruce)	+ 0.27 **
	temperature (T)	S(spruce-douglas)	- 0.43 *
		S(spruce-hardwood)	- 0.23 *
		S(spruce-fir)	- 0.22 *
		S(spruce-pine)	- 0.17 (*)
		S(beech-fir)	+ 0.31 *
	continentality (K)	S(spruce-douglas)	+ 0.30 *
		S(spruce-hardwood)	+ 0.28 *
		S(pine-oak)	+ 0.23 *
	moisture (F)	S(pine-oak)	+ 0.14 *
	pH (R)	S(spruce-douglas)	- 0.26 *
		S(spruce-beech)	- 0.38 (*)
		S(fir-beech)	- 0.35 *
	nitrogen (N)	S(douglas-beech)	+ 0.27 *
		S(fir-beech)	- 0.26 **

(only significant comparisons ($p \leq 0.1$) are listed)

3. Results

3.1. Ground Vegetation

3.1.1. Cover of vegetation layers

The cover of trees was higher for oak and Silver fir stands than for Scots pine stands (Table 3). The cover of shrubs was higher under hardwoods and Scots pine canopies than under Douglas fir and Norway spruce canopies. The cover of herbs in summer was higher under oak than under Douglas fir. The cover of mosses was higher under Norway spruce than under hardwoods, Douglas fir and Scots pine.

3.1.2. Species richness and diversity

For the entire dataset, there were few significant differences between tree species for species richness (Table 3). Only unthinned stands of Norway spruce, Silver fir and Douglas fir had very low species richness (richness ≤ 5). For stands thinned a few years before the present study, species richness was significantly higher ($p < 0.05$) under Norway spruce, Silver fir and Douglas fir than under hardwoods. In this case, there were several non-typical forest species under coniferous canopies.

There were few significant differences between tree species for Shannon's index (Table 3). Equitability under Douglas fir was higher than under hardwoods and Norway spruce. Equitability under Norway spruce was higher than under Scots pine. There were not sufficient (Douglas fir; Scots pine) pairs to confirm the following gradient for equitability: Douglas fir > Norway spruce > Scots pine.

A correspondence analysis of the entire dataset was performed. The cumulated principal inertia of the five first axis was 27 %. Variance analysis showed that the effect of the 'site' factor was highly significant ($p \leq 0.001$) on these axis. First axis scores were correlated to Ellenberg's indicator values for pH ($r = -0.91$***) and nitrogen availability ($r = -0.89$***), species richness ($r = -0.86$***), Shannon's index ($r = -0.79$***), saturation index of soils for exchangeable earth-alkaline cations ($r = -0.60$***), C/N ratio ($r = +0.59$***) and soil pH ($r = -0.54$***). These results clearly showed that the main factors of ground vegetation variation were acidity and richness of the sites. Second axis scores were correlated to longitudinal localisation of stands ($r = +0.72$***). There were significant differences between tree species for relative values of the first axis scores (Table 3): Norway spruce > Silver fir > European beech, showing an increasingly rich and nitrogen requiring vegetation. Species richness was mostly correlated to Ellenberg's indicator values for pH ($r = +0.79$***) and nitrogen availability ($r = +0.70$***).

As vegetation composition varies according to regions, it was not possible to isolate some species which were specific to a tree species for the entire dataset. These species could only be isolated for a group of sites which were in the same area. The table 4 presents some typical species of Norway spruce, or hardwoods, in northeastern France.

Table 4 Impact of tree species on the composition of understory vegetation (northeastern France).
(empirical observations)

species more frequent under Norway spruce		species more frequent under hardwoods	
Bazzania trilobata	m	*Brachypodium sylvaticum*	v
Calluna vulgaris	v	*Carpinus betulus*	v
Epilobium montanum	v	*Geranium robertianum*	v
Luzula pilosa	v	*Poa nemoralis*	v
Plagiochila asplenoides	m	*Scleropodium purum*	m
Plagiomnium affine	m		
Plagiothecium undulatum	m		
Pleurozium schreberi	m		
Rhytidiadelphus loreus	m		

m = moss; v = vascular plant

Due to unsufficient number of sites, no statistical test was used. Species present here were chosed according to field observations. It appeared that mosses were more frequent under Norway spruce than under hardwoods. Another example for the same region, was the higher frequency of *Deschampsia flexuosa* and *Galium saxatile* under Silver fir compared to European beech.

Taking into account the species which were absent of the sample plot but closed to it and / or species present in small heterogeneous areas of the sample plot did not significantly modify results for ground vegetation.

3.2. Seed banks

3.2.1. Species richness and diversity

The number of seedlings in the controls were much lower than in other containers (Table 5). Species of controls (*e.g. Salix caprea*) had higher L indicator values than species of unsterilised samples ($p < 0.05$; $n = 5$). Species present in the controls were considered to have colonized containers after soil sampling. Thus, these species were removed from the dataset.

The species richness of seed banks varied with stands, but was always lower at La Petite-Pierre (from 12 to 23) than at Haye (from 25 to 29). Between 14 and 25 % of species were present in both the understory and the seed bank. This pourcentage was higher at Haye than at La Petite-Pierre. For six of the eight stands, species only found in the seed bank represented less than 25 % of the total richness whereas species only found in the understory represented more than 50 %. It was noticeable that the Norway spruce stand of La Petite-Pierre was both the shadiest of the eight stands (radiation transmittance = 4.2 %) and the stand having the highest pourcentage of species found only in the seed bank (68 %).

Seedling density varied a lot with stands. In both sites, Norway spruce had the highest seedling densities, wheras Sessile oak had the lowest. Scots pine seemed to be intermediate. There was a very low even abundance among the seed bank species: the sum of seedlings of the four most abundant species represented between 47 and 91 % of total (Table 5). The four predominant species were, at Haye: *Moerhingia trinervia* (21 %), *Scrophularia nodosa* (15 %), *Rubus fruticosus* (12 %), *Juncus spp.* (10 %); at La Petite-Pierre : *Juncus spp.* (69 %), *Carex sylvatica* (10 %), *Rubus idaeus* (5 %), *Moerhingia trinervia* (3 %). Differences among tree species (Table 5) for Shannon's index were: (Sessile oak = Douglas fir = Scots pine) > (Norway spruce) for Haye and (Sessile oak = European beech = Norway spruce = Scots pine) for La Petite-Pierre. Differences among tree species for equitability were: (Sessile oak = Scots pine) > (Douglas fir) > (Norway spruce) for Haye and (Sessile oak) > (European beech = Norway spruce = Scots pine) for La Petite-Pierre.

Table 5 Impact of tree species on seed banks.

Site	Tree Species	Total Richness	H'	H'/H'max	number of species only found in the understory	number of species both found in the understory and the seed bank	number of species only found in the seed bank	seedling density by square meter (n = 5)	part of the four most frequent species in the seed bank	part of Juncus spp. in the seed bank
Haye	sessil oak	65	2.44 b	0.84 c	37 (57 %)	15 (23 %)	13 (20 %)	745 ± 84 a	47.7 %	11.5 %
	Norway spruce	62	1.91 a	0.71 a	37 (60 %)	14 (22 %)	11 (18 %)	1517 ± 45 b	61.4 %	1.8 %
	Scots pine	76	2.32 b	0.81 c	47 (62 %)	19 (25 %)	10 (13 %)	628 ± 34 a	52.1 %	4.3 %
	Douglas fir	61	2.34 b	0.76 b	33 (54 %)	15 (25 %)	13 (21 %)	1496 ± 96 b	61.2 %	20.0 %
La Petite Pierre	sessil oak	21	1.23 a	0.70 b	09 (43 %)	03 (14 %)	09 (43 %)	309 ± 58 a	63.0 %	10.8 %
	Norway spruce	28	1.04 a	0.42 a	05 (18 %)	04 (14 %)	19 (68 %)	3553 ± 411 b	90.5 %	70.5 %
	Scots pine	46	0.92 a	0.41 a	29 (63 %)	07 (15 %)	10 (22 %)	2431 ± 398 b	88.3 %	76.5 %
	European beech	40	1.12 a	0.51 a	23 (57 %)	08 (20 %)	09 (23 %)	945 ± 133 a	84.2 %	59.8 %

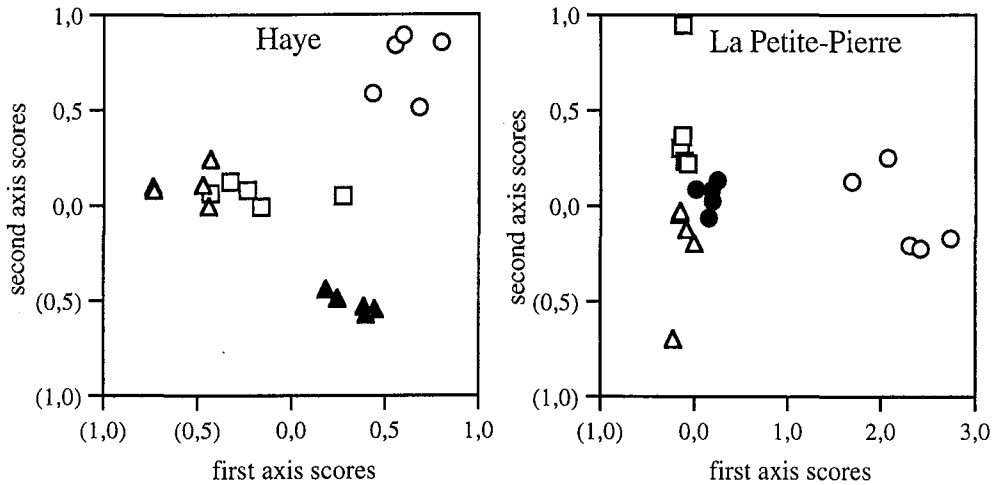
total richness = number of species considering both understory and seed bank.
(%) = pourcentage of total richness.
seedling density of sterilised control = 56 ± 11 (mean ± std error).
values followed by different letters differ at the 5% probability level (Bonferroni t-test).

Table 6 Relation between tree species and the composition of seed banks.

Species	Haye				La Petite Pierre			
	Oak	Spruce	Pine	Douglas	Oak	Spruce	Pine	Beech
Anemone nemorosa	2 (0.4)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
Carex sylvatica	10 (1.8)	5 (0.4)	25 (5.3)	13 (1.2)	118 (50.9)	211 (7.9)	133 (7.3)	121 (17.1)
Carpinus betulus	38 (6.8)	0 (0.0)	3 (0.6)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
Chenopodium polyspermum	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	15 (0.6)	1 (0.1)	0 (0.0)
Digitalis purpurea	0 (0.0)	1 (0.1)	2 (0.4)	0 (0.0)	4 (1.7)	0 (0.0)	101 (5.5)	0 (0.0)
Galium sylvaticum	0 (0.0)	0 (0.0)	5 (1.1)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
Geranium robertianum	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (0.2)	. .	. .	. .	. .
Hypericum humifusum	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	7 (0.3)	1 (0.1)	0 (0.0)
Juncus spp.	64 (11.5)	20 (1.8)	20 (4.2)	224 (20.0)	25 (10.8)	1880 (70.5)	1395 (76.5)	424 (59.8)
Lamiastrum galeobdolon	11 (2.0)	0 (0.0)	10 (2.1)	4 (0.4)	. .	. .	. .	. .
Luzula luzuloides	6 (1.1)	34 (3.0)	10 (2.1)	20 (1.8)	38 (16.4)	18 (0.7)	9 (0.5)	6 (0.8)
Luzula pilosa	0 (0.0)	0 (0.0)	5 (1.1)	7 (0.6)	2 (0.9)	7 (0.3)	2 (0.1)	1 (0.1)
Melica uniflora	7 (1.3)	3 (0.3)	0 (0.0)	0 (0.0)	. .	. .	. .	. .
Milium effusum	15 (2.7)	7 (0.6)	5 (1.1)	1 (0.1)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (0.1)
Moehringia trinervia	108 (19.3)	348 (30.6)	111 (23.6)	125 (11.1)	2 (0.9)	141 (5.3)	35 (1.9)	0 (0.0)
Oxalis acetosella	0 (0.0)	2 (0.2)	0 (0.0)	4 (0.4)	. .	. .	. .	. .
Polygonum persicaria	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	3 (0.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
Rubus fruticosus	22 (3.9)	213 (18.7)	77 (16.3)	78 (7.0)	0 (0.0)	8 (0.3)	41 (2.2)	3 (0.4)
Rubus idaeus	16 (2.9)	60 (5.3)	16 (3.4)	59 (5.3)	0 (0.0)	204 (7.7)	44 (2.4)	34 (4.8)
Rumex acetosella	. .	. .	. .	. .	0 (0.0)	83 (3.1)	0 (0.0)	0 (0.0)
Sambucus nigra	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (0.4)	0 (0.0)	1 (0.4)	2 (0.1)	1 (0.1)	6 (0.8)
Scrophularia nodosa	70 (12.5)	118 (10.4)	40 (8.5)	250 (22.3)	. .	. .	. .	. .
Stachys sylvatica	1 (0.2)	1 (0.1)	1 (0.2)	20 (1.8)	. .	. .	. .	. .
Urtica dioica	0 (0.0)	1 (0.1)	1 (0.2)	22 (2.0)	3 (1.3)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)

Results expressed as total number of seedlings and pourcentage of total seedlings of the stand (in brackets).

Figure 1 Correspondence Analysis of seed banks at Haye and La Petite-Pierre.
(○ = sessil oak; △ = Norway spruce; □ = Scots pine; ▲ = Douglas fir; ● =European beech)



3.2.2. Composition

A correspondence analysis (Fig. 1) and the variance analysis showed a significant effect of tree species on the composition of seed banks of Haye ($p < 0.001$) and of La Petite-Pierre ($p < 0.001$). The main variations of composition due to tree species presented in the Table 6:

- Haye: *Luzula luzuloides*, *Moehringia trinervia* and *Rubus fruticosus* were much more frequent under Norway spruce than under under Sessile oak (Douglas fir and Scots pine were intermediate). Douglas fir and Sessile oak also had some clear differences: Typical species of Douglas fir were *Geranium robertianum*, *Oxalis acetosella*, *Luzula pilosa*, *Stachys sylvatica* and *Urtica dioica* whereas typical species of Sessile oak were *Carpinus betulus*, *Milium effusum*, *Melica uniflora* and *Anemone nemorosa*. *Digitalis purpurea*, *Galium sylvaticum* and *Sambucus nigra* were more frequent in the samples of Scots pine. 60 %, 66 % and 78 % of species found in the ground vegetation of native oak stand were also present in the understory, or the seed bank, of Norway spruce, Douglas fir and Scots pine.
- La Petite-Pierre: Scots pine and especially Norway spruce differed from Sessile oak by the presence of species such as *Chenopodium polyspermum*, *Hypericum humifusum*, *Rumex acetosella* or *Polygonum persicaria*. On the contrary, *Urtica dioica* was only present in the Sessile oak. None of these species were present in the European beech. The abundance of *Juncus spp.* and *Rubus idaeus* had the same tree species order, that is to say (Norway spruce = Scots pine) > (European beech = Sessile oak). 33 %, 67 % and 75 % of species found in the ground vegetation of native oak stand were also present in the understory, or the seed bank, of Norway spruce, European beech and Scots pine.

No significant difference existed between stands for Ellenberg's indicator values of species of the seed banks.

3.3. Environmental conditions

3.3.1. Analysis and measures (Table 3)

The 'tree species' factor had less significant effects on soils (data not presented) in deep horizons (> 10 cm) than in the top soil (≤ 10 cm). However, some variables were tree species dependant down to 40 cm depth. Between 30 and 40 cm depth, soils under Norway spruce had more exchangeable Al than under hardwood and Silver fir. At the same depth, soils under Norway spruce and Scots pine had more H^+ than under hardwood. It also appeared that soil pH was lower under Norway spruce and Douglas fir than under hardwood.

Results for the top soil volume are presented below:

There was no difference among tree species for the following soil variables: density; particle size distribution; Cationic Exchange Capacity; free iron content; P content. Slope of stands were not different among tree species of the same site.

The hardwoods in this study were older than Douglas fir, Norway spruce and Scots pine, and smaller than Douglas fir and Norway spruce.

Except for European beech and Douglas fir, there was no radiation transmittance difference among tree species. Norway spruce and Scots pine litters were thicker than hardwood litter. C/N ratio discriminated all the tree species of this study: Scots pine and Norway spruce had higher C/N ratio than hardwood, whereas Silver fir and Douglas fir were intermediate.

Soil pH was significantly lower under Scots pine and Norway spruce than under hardwoods (means: - 0.18 ± 0.08 and - 0.31 ± 0.09 pH unit). The saturation index of soils for exchangeable earth-alkaline cations were higher under hardwood and Douglas fir than under Norway spruce. Norway spruce and especially Silver fir had the highest soil Na content. The variable which was best correlated with soil Na content was the longitudinal localisation of stands (r = - 0.57***). Results about exchangeable Al and free Al seemed to show that these contents were higher under Norway spruce, Silver fir and Scots pine than under hardwood ($p \leq 0.1$).

3.3.2. Ellenberg's indicator values (Table 3)

Ground vegetation under Scots pine had higher indicator values for light, moisture and continentality than under Sessile oak. Norway spruce stands had the lowest indicator values for temperature. Norway spruce stands had higher indicator values for continentality than hardwoods and Douglas fir stands. European beech stands had higher indicator values for pH, nitrogen and temperature than Silver fir stands.

3.4. Relation between vegetation and direct measures

Mean radiation transmittance was negatively correlated to canopy cover (r = - 0.57***) and basal surface area (r = - 0.36**). These two variables were not significantly correlated. Covers of field layer vegetation (spring and summer) were positively correlated to mean radiation transmittance of stands (r = + 0.26* and + 0.32**). Covers of herbs or mosses were negatively correlated to canopy cover (r = - 0.29* et - 0.24*). Species richness was not significantly correlated to mean radiation transmitance. Cover of herbs in spring was negatively correlated to litter thickness (OL + OF + OH): r = - 0.40***. Species richness was also negatively correlated to litter thickness (r = - 0.44***).

4. Discussion

In the absence of difference among tree species as far as variables such as slope, soil particle size distribution or most characteristics of deep soil horizons are concerned, it can be expected that the stands of a site were in the same conditions before planting. The tree species effect was significant mostly in the upper 10 cm of soil (Binkley & Valentine, 1991 ; Augusto, Bonnaud & Ranger, 1998). The tree species of the present study had similar height and age except for harwoods which were usually older and smaller than most coniferous tree species. This could introduce an error when comparing the tree species effects. However, it is noticeable that hardwoods have longer cutting cycles and lower biomass increments than coniferous tree species.

The sites characterictics were the most significant factors for results variation. Indeed, as sites were located in various areas and on various bedrocks, it was the geographics and geologic characteristics which most directly explained soil and vegetation results. Differences among sites were much higher than among tree species.

Regarding thetree species effect on soil, a hierarchy appeared: Scots pine and Norway spruce had thicker litters with higher C/N ratio than oak and European beech (Duchaufour, 1954). These results were probably linked to each other as the mineralisation rate of litters is influenced by their characteristics such as hardness, form shape, lignin/N ratio or leaf longevity which are tree species dependant (Gower & Son, 1992). Moreover, topsoil pH and saturation index for exchangeable earth-alkaline cations were lower under Scots pine and Norway spruce than under hardwood. Litters and soils under firs were intermediate. Soil Na content was mostly linked to the distance from the Atlantic ocean to the sites, as shown by the correlation between this variable and longitudinal localisation of stands. It is probable that Na content was proportional to the ability of tree species to intercept atmospheric depositions. As soils under Silver fir and Norway spruce had higher Na content than soils under hardwood, it suggested that these tree species enhanced more atmospheric deposition than hardwood. Otherwise, this result was directly measured (Brown & Iles, 1991; Balsberg-Påhlsson & Bergkvist, 1995). Norway spruce promoted soil aluminisation compared to hardwood. It seemed that it was also the case of Scots pine and Silver fir. In depth, the tree species effect was mostly a more or less marked acidification of soils.

The only significant difference of radiation transmittance among tree species showed that Douglas fir had lower values than European beech. However, this difference was probably partly due to sylvicultural management. Indeed, no recently thinned Douglas fir stands were on sites with European beech stand. So, it was logical to measure a lower radiation transmittance under Douglas fir stands compared to European beech. However it is established that, in similar conditions, radiation transmittance is tree species dependant (Bolstad & Gower, 1990). But, it has also been established that, for a tree species, radiation transmittance is dependant of stand density (Smith, 1993; Cutini,

1996). Cutini (1996) showed that thinning could multiply the radiation transmittance by two in the global solar irradiance (0.3 - 3.0 nm) and by five in the PAR (0.4 - 0.7 nm). It therefore seemed that, in a forest managed for timber production, the silvicultural management could more influence the light quantity reaching to the soil than tree species could. Otherwise, as the present study used semi-quantitative and ponctual measurements of the global solar irradiance, it was probably too simple a method to show the light modifications caused by tree species.

Silvicultural management, *via* thinning intensity, influenced canopy cover and then cover of ground vegetation. Tree species also influenced covers of shrubs, herbs and mosses (see also Klinka *et al.*, 1996). It was obviously the case of Norway spruce, compared to hardwood, which promoted cover of mosses and reduced cover of herbs. Hill & Jones (1978), Mikola (1985) and Saetre *et al.* (1997) already noted this behaviour of Norway spruce. The importance of the moss layer under Norway spruce suggested that the microclimate under this canopy was cooler and moister. Nihlgard (1969) showed that the atmosphere under Norway spruce was cooler and moister than under European beech. He also remarked that the spruce micloclimate seemed to enhance the moss *Lophocolea heterophylla.* Relating to the higher cover of shrubs under hardwoods, it should be noticed that this difference was, at least partially, due to the coppice with standards which were typical of hardwood stands of the present study. Canopy cover of Scots pine was less dense than others and enhanced covers of all understory layers.

The sites characteristics, and therefore the soils characteristics, were the factors which best explained the ground flora composition (Kirby, 1988). More precisely, the 'soil richness' (in the present study: acidity; nitrogen availability; C/N ratio) was the factor which best explained the vegetation composition. Some tree species were discriminated by this gradient: ground vegetation under Norway spruce was typical of more acidic and oligotrophic conditions than ground vegetation under European beech. Silver fir was intermediate. The tree species effect on species richness and vegetation diversity was not well expressed. Studies carried out on numerous sites concluded that the tree species effect on vegetation was low (Whitney & Foster, 1988 ; Hong, Klinka & Sivak, 1997). On the contrary, Kirby (1988), Amezaga & Onaindia (1997) and Fahy & Gormally (1998) concluded that planting coniferous tree species reduced species richness compared to native hardwoods. The authors explained these differences as a result of the thicker litter and the shadier conditions more often encountered under coniferous stands. Indeed, it is established that some herbs are sensitive to thick litters (Sydes & Grime, 1981a et 1981b ; Holderegger, 1996). Moreover, dense stands reduce ground vegetation cover, especially spring species (Ovington, 1955 ; Pigott, 1990). However, silvicultural management greatly modifies ground vegetation, even under the same tree species (Kirby, 1988 ; Tyler, 1989 ; Hannerz & Hånell, 1997). Tree species

with dense canopy (*e.g.* Norway spruce, Silver fir and Douglas fir) do not reduce spring vegetation if they were thinned (Hill & Jones, 1978). Ovington (1955) observed that, on the same site, species richness under a dense Norway spruce stand was less than half of a more open Norway spruce stand of the same age. It is therefore possible that the variety of sylvicultural management of the present study somewhat hid the tree species effect on vegetation richness and diversity. Nethertheless, there were some differences in ground vegetation composition among tree species. The clearest difference was the opposition between mosses under Norway spruce and vascular plants under hardwoods. As former land use is an important factor of actual forest dynamic in northeastern France (Koerner *et al.*, 1997), this factor was taken into account in the present study. However, no species which are typical of old forests (Hermy, 1994) was significantly more frequent under a tree species.

Statistical analysis results of Ellenberg's indicator values was not consistent with radiation transmittance. Indeed, if there was no significant difference of radiation transmittance among tree species, it appeared that understory of Scots pine had the highest L indicator value. On the contrary, results for Ellenberg's indicator values were consistent with soil analysis. They showed that understories of Norway spruce and Silver fir were typical of more acidic conditions than those of other tree species. The results for K and T indicator values suggest that Norway spruce microclimate was colder and with marked seasons. Nevertheless, these results have to be moderated because cover of mosses was much higher under Norway spruce and the K, F and T indicator values of mosses should not be compared to the indicator values of vascular species (Ellenberg *et al.*, 1992). The Douglas fir understory was more nitrogen demanding, which is relating to the efficiency of this tree species at promoting the production of mineral nitrogen in the soil (Jussy, Colin-Belgrand & Ranger, 1999).

It therefore appears that tree species notably modified the soil chemistry. It concerned the acidity level and the dynamic of biogeochemical cycles. These modifications were related to the ability of tree species to fix atmospheric deposition, to the characteristics of their tissues and perhaps to the microclimate and light encountered under their canopy. The modification of these environmental conditions leads to a modification of the ground vegetation. However, the vegetation modifications were low when shade tree species such as Norway spruce, Silver fir and Douglas fir were heavily thinned (Hill & Jones, 1978).

The study of seed banks clearly showed that they were quite different from ground flora (Thompson & Grime, 1979; Amezaga & Onaindia, 1997; Holmes & Cowling, 1997). The site of La Petite-Pierre was characterised by a decreasing abundance of species of open conditions (*Chenopodium polyspermum*; *Hypericum humifusum*; *Juncus spp.*; *Rumex acetosella*; *Polygonum persicaria*) in the stands of Norway spruce, Scots pine, European beech and Sessile oak. These stands were 35, 43, 57 and 78 years of

age, which suggests that the species colonized the soil during planting operations and, then, their abundance in the seed bank decreased as they were not renewed. Hill & Stevens (1981) came to the same conclusion after studying three chronosequences. Under these conditions, seed banks were dominated by species, such as *Juncus spp.*, which have persistant seeds (Hill & Stevens, 1981). In the site of Haye, where stands were older, the seed bank of Sessile oak was more similar to seed banks of conifers. However, some typical forest species present in the seed bank of Sessile oak were absent from the soil of conifers. In the present work, seed banks were studied to determine if the ground flora of native hardwood stand could be restored from the seed bank. The site of Haye showed that it was partially possible 70 years after planting (between 60 and 78 % of species). Vanesse (1976) was also able to partially recreat the ground flora of an oak stand with the seed bank of a soil where native oaks were previously replaced by two coniferous tree species. Forest management which foresees the substitution of exotic tree species stands by native tree species would not expect to entirely restore the native vegetation (Moles & Drake, 1999). Species with short-life seeds should already have populations near the stand to recolonize the soil. The tree species effect on seed bank composition was notable but low. Particurlarly, it apperared that there were more nitrogen demanding species under Douglas fir and there were more typical forest species under Sessile oak which represented the forest stage before planting.

5. Conclusion

The choice of a tree species during forest management has economical, biogeochemical and ecological consequences on the long term. In term of soil acidity and fertility, the unfavourable effect of tree species was: (European beech; oaks) < (Douglas fir; Silver fir) < (Scots pine; Norway spruce). These modifications, and the microclimate of stands, lead to notable modifications in ground vegetation and the seed bank. Some of these modifications are non-reversible on the middle term.

However, differences among sites were generally much higher than those observed among the tree species of the same site. Moreover, the tree species effect on the ground vegetation and the seed bank can also be hidden by sylvicultural management.

References

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. *Ecological effects of forestation* (ed C. Watkins), pp. 165-177. Redwood Press (UK), Melksham.

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.

Anne, P. (1945) Sur le dosage rapide du carbone organique des sols. *Annales Agronomiques*, **2**, 161-172.

Augusto, L., Bonnaud, P. & Ranger, J. (1998) Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management*, **105**, 67-78.

Balsberg-Påhlsson, 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.

Bergkvist, B. & Folkeson, 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.

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.

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.

Braun-Blanquet, J. (1983) Plant sociology: the study of plant communities. (eds G.D. Fuller & H.S. Conard). Koeltz scientific books, Konigstein, Germany.

Bremner, J.M. (1960) Determination of nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *Journal of Agricultural Science*, **55**, 11-33.

Brown, A.H.F. & Iles, M.A. (1991) Water chemistry profiles under four tree species at Gisburn, NW England. *Forestry*, **64**, 2, 169-187.

Cinotti, B. (1996) Evolution des surfaces boisées en France : Proposition de reconstruction depuis le début du XIXe siècle. *Revue Forestière Française*, **XLVIII**, 6, 547-562.

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 estimates 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 Hamphire, USA. *Plant and Soil*, **158**, 239-262.

Duchaufour, P. (1954) Modifications apportées au sol par le reboisement à l'aide d'espèces étrangères à la station (exemples pris en climat atlantiques). *Revue Forestière Française*, **VI**, 2, 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.

Ellenberg, H. & Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, **18**, 1-258.

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.

Fernandez-Sanjurjo, M.J., Fernandez Vega, V. & Garcia-Rodeja, E. (1997) Atmospheric deposition and ionic concentration in soils under pine and deciduous forests in the river Sor catchment (Galicia, NW Spain). *The Science of Total Environment*, **204**, 125-134.

Frochot, H., Picard, J.F. & Dreyphus, P.H. (1986) La végétation herbacée, obstacle aux plantations. *Revue Forestière Française*, **XXXVIII**, 3, 271-279.

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.

Hannerz, M. & Hånell, B. (1997) Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management*, **90**, 29-49.

Hermy, M. (1994) Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. *Biodiversity, Temperate Ecosystems, and Global Change.* (ed Springer-Verlag), pp. 123-144. NATO-ASI series, I 20, Berlin.

Hill, M.O. & Jones, E.W. (1978) Vegetation changes resulting from afforestation of rough grazings in Caeo forest, south Wales. *Journal of Ecology*, **66**, 433-456.

Hill, M.O. & Stevens, P.A. (1981) The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. *Journal of Ecology*, **69**, 693-709.

Hinsinger, P., Elsass, F., Jaillard, B. & Robert, M. (1993) Root-induced irreversible transformation of a trioctahedral micra in the rhizosphere of rape. *Journal of Soil Science*, **XXV**, 44, 535-545.

Holderegger, R. (1996) Effects of litter removal on the germination of Anemone nemorosa L. *Flora*, **191**, 175-178.

Holmes, P.M. & Cowling, R.M. (1997) Diversity, composition and guild structure relationships between soil-stored seed banks and mature vegetation in alien plant-invaded South African fymbos shrublands. *Plant Ecology*, **133**, 107-122.

Hong, Q., Klinka, 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. *Journal of Soil Science*, **41**, 223-240.

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).

Kirby, K.J. (1988) Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry*, **61**, 4, 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**, 3, 193-200.

Knapp, R. (1958) The influence of different tree species on the plants growing beneath them (in german). *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, **71**, 9, 411-421.

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.

Lemée, 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**, 1, 157-167.

Leyval, C. & Berthelin, J. (1983) Effets rhizosphériques de plantes indicatrices de grands types de pédogénèse sur quelques groupes bactériens modifiant l'état des minéraux. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, **20**, 2, 191-206.

Locke, G.M.L. (1987) Census of woodland Trees 1979-82. *Forestry Commission Bulletin*, **63**, HMSO, London.

Mikola, P. (1985) The effect of tree-species on the biological properties of forest soil. National Swedish Environmental Protection Board, Report number 3017.

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.

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.

Nihlgard, B. (1969) The microclimate in a beech and a spruce forest - a comparative study from Kongalund, Scania, Sweden. *Botanica Notiser*, **5**, 122, 333-352.

Nihlgard, B. (1971) Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, south Sweden. *Oikos*, **22**, 302-314.

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.

Ovington, J.D. (1955) Studies of the development of woodland conditions under different trees. III - The ground flora. *Ecology*, **43**, 1-21.

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.

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.

Roberts, A.J., Russel, C., Walker, G.W. & Kirby, K.J. (1992) Regional variation in the origin, extend and composition of Scottish woodland. *Botanical Journal of Scotland*, **46**, 167-189.

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.

Saetre, P., Sturesson-Saetre, L., Brandtberg, P.O., Lundkvist, H. & Bergtsson, J. (1997) Groud vegetation composition and heterogeneity in pure Norway spruce and mixed Norway spruce-birch stands. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 2034-2042.

SAS institute Inc. (1990) SAS/STAT user's guide. Version 6, third edition, Cary, North Carolina USA: SAS institute Inc.

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.

Switzer, G.L., Nelson, L.E. & Smith, W.H. (1968) The mineral cycling in forest stands. *Forest Fertilization, theory and practice* (ed Tenessee Valley Authority), pp. 1-9.

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 äming ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex. *Meded Statens Skogsförsökanst*, **19**, 385-404.

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.

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 University Press, Cambridge, 5 vol.

Tyler, G. (1989) Interacting effects of soil acidity and canopy cover on the species composition of field-layer vegetation in oak/hornbeam forests. *Forest Ecology and Management*, **28**, 101-114.

Vanesse, R. (1976) Un exemple d'analyse du stock grainier dans un sol forestier. Vème Coll. Int. *sur la Biologie et l'Ecologie des mauvaises herbes*, Dijon, 141-147.

Warren, S.L., Skroch, W.A., Perry, K.B. & Monaco, T.J. (1987) Vegetation management: Its influence on survival and early growth of Fraser fir and Norway spruce. *Journal of the American Society for Horticutural Science*, **112**, 6, 955-962.

Warren, S.L., Monaco, T.J. & Skroch, K.B. (1987) Effect of vegetation management on soil nutrients and nutrient content of herbaceous vegetation. *Journal of the American Society for Horticutural Science*, **112**, 6, 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. *Biology and Fertilization of Soils*, **15**, 28-34.

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.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

Article V

RELATIONSHIPS BETWEEN FOREST TREE SPECIES, STAND PRODUCTION AND STAND NUTRIENT AMOUNT.

Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., Rapp, M.

(accepté à *Annals of Forest Sciences*)

U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount.

Summary

Data from the literature concerning stand aerial biomass, stand nutrient amount (i.e. N, P, K, Ca and Mg) of four major forest tree species of the temperate area were compiled in order to propose simple general relationships to quantify nutrient depletion associated with biomass harvesting. The objectives was to identify the tree species effect on nutrient loss through biomass removal. Mean weighted nutrient concentrations of aerial biomass decreased rapidly until the maximum current annual increment of stands was reached ('adult stands'); the concentration then became more or less constant. For adult stands, linear relations existed between aerial biomass and their nutrient amount.

Using total aerial biomass (TAB) or stem biomass including bark (SBB) as references against the corresponding nutrient amount showed: i) that correlation coefficients were higher in the latter case, ii) that nutrient amount per unit of biomass was lower for SBB than for TAB, and iii) that these relations were species-dependent.

For a same SBB, species were ranked as follows: mean concentration of N and K, European beech > Douglas fir = Norway spruce = Scots pine; Ca, European beech = Norway spruce ≥ Scots pine ≥ Douglas fir; Mg, European beech ≥ Scots pine ≥ Norway spruce ≥ Douglas fir. For P, no significant difference was found for the tested species.

The relationships between biomass and nutrient amount can be easily used by foresters to quantify the nutrient amount exported from a site during both thinning and harvesting operations, as well as the nutrients which remain in the logging residues left on the site and which will slowly yield available elements to the new plantation or the naturally regenerated stand.

biomass / nutrient amount / nutrient content tables / sustainable management / forest tree species.

Résumé

Des données de la littérature concernant les biomasses aériennes et les contenus en N, P, K, Ca, Mg de quatre essences (sapin Douglas, épicéa commun, pin sylvestre, hêtre) ont été compilées. Les concentrations moyennes des parties aériennes en éléments majeurs diminuent avec l'âge jusqu'au stade adulte où elles se stabilisent. Pour les peuplements adultes, il existe des relations linéaires entre la biomasse aérienne et la teneur en éléments de celle-ci. Les coefficients de corrélation sont globalement plus élevés lorsque le seul tronc est considéré. Les tissus du tronc sont moins concentrés en éléments que ceux du houppier. Les relations linéaires entre les biomasses et les minéralomasses sont spécifiques à chacune des quatre essences. Pour une même biomasse de tronc, les essences se différentient selon les quantités d'éléments contenues dans ce compartiment. N et K : hêtre > sapin Douglas, épicéa commun, pin sylvestre. Ca : hêtre, épicéa commun > sapin Douglas, pin sylvestre. Mg : hêtre, pin sylvestre > sapin Douglas, épicéa commun. Pour P, il n'existe pas de différence significative entre les espèces. Les relations entre biomasse et contenu minéral peuvent être directement utilisées par les aménagistes pour chiffrer les exportations par les récoltes et les restitutions par les rémanents d'exploitation.

biomasse / minéralomasse / tarif / gestion durable / essence forestière.

1. Introduction

History of land use shows that the more fertile soils were used for agricultural purposes. Then, lands abandoned by agriculture during the successive depressions were always the poorest, leaving to forests the marginal lands, *i.e.* those which were chemically poor, hydromorphic, stony, sloped, *etc.*[26, 30]. Among these different components of soil fertility, chemical fertility, *i.e.* nutrient availability in the short and long terms, often represents a limiting factor for forest production.

Five major nutrient fluxes have to be taken into account to quantify the variation in soil fertility of an ecosystem. Among these fluxes, three cannot be regulated by forest managers, *i.e.* soil mineral weathering, atmospheric deposition and deep drainage losses. As nutrient return to the site by fertilization is not common in forestry where extensive management dominates, it is obvious how important both intensity and methods of thinning and harvesting are to soil fertility maintenance. Nutrient depletion associated with forest biomass harvesting

Table I. Studies about biomass and nutrient contents (number of stands)

references		Douglas	Spruce	Pine	Beech
Alriksson and Eriksson	[3]	.	1	1	.
Belkacem et al.	[4]	.	4	.	.
Bigger and Cole	[5]	2 ~~Ca Mg~~	.	.	.
Binkley	[6]	3	.	.	.
Bringmark	[8]	.	.	1	.
Cole et al.	[9]	1 ~~Mg~~	.	.	.
Cole and Rapp	[10]	1	3	.	2
Duvigneaud et al.	[11]	.	1	.	1
Duvigneaud and Denayer	[12]	1	.	.	.
Erikson and Rosén	[13]	.	1	.	.
Feger et al.	[15]	.	1	.	.
Fornes et al.	[16]	.	2	.	.
Heilman	[20]	2 ~~Ca Mg~~	.	.	.
Helmisaari	[22]	.	.	3	.
Holmen	[23]	.	.	1	.
Kazimirov and Morozova	[24]	.	17	.	.
Kimmins et al.	[25]	12	.	.	.
Krapfenbauer and Buchleitner	[27]	.	3	.	.
Kreutzer	[28]	.	2	2	2
Kubin	[29]	.	1	.	.
Le Goaster et al.	[32]	.	3	.	.
Malkonen	[33]	.	1 ~~P Mg~~	1 N	.
Malkonen	[34]	.	.	3 ~~Mg~~	.
Marchenko and Karlov	[35]	.	1	.	.
Meiwes	[36]	.	.	.	1 ~~Y~~
Mitchell et al.	[37]	12	.	.	.
Nihlgard	[38]	.	1	.	1
Nihlgard and Lindgren	[39]	.	.	.	2
Nykvist	[41]	.	1 ~~Y~~	.	.
Nys et al.	[42]	.	1	.	.
Oren et al.	[44]	.	1	.	.
Ovington	[46]	.	.	2	.
Ovington and Madgwick	[47]	.	.	1	.
Ovington	[48]	3	3	1	1
Ponette (in preparation)	[.]	5	.	.	.
Ranger et al.	[50]	.	1	.	.
Ranger et al.	[51]	3	.	.	.
Rodin and Bazilevich	[54]	.	6 N	.	1 N
Rosén	[55]	.	3 ~~Y~~	.	.
Tamm	[61]	.	3 ~~Mg~~	2 ~~Mg~~	.
Tamm	[62]	.	1 ~~Y~~	.	.
Tamm and Carbonnier	[63]	.	2	.	.
Turner	[64]	1 ~~Ca Mg~~	.	.	.
Turner and Singer	[65]	1	.	.	.
Ulrich et al.	[66]	.	.	.	1 ~~Mg~~
Ulrich et al.	[67]	.	.	.	2
Weaver	[69]	.	1 ~~N~~	.	.
Webber	[70]	1	.	.	.
Wright and Will	[72]	.	.	3	.

~~Y~~ = age not indicated; N = only N analysed; ~~N~~, ~~P~~, ~~Ca~~ or ~~Mg~~ = N, P, Ca or Mg not analysed.

potentially leads to ecosystem impoverishment [43]. Therefore, accurate quantification of exported elements is of uppermost importance. Stem biomass is relatively easy to calculate from stand inventories and yield tables which are most often expressed in volumes [49]. Taking into account the tree crown is not common for current silviculture [45], but will become very important for ecosystem nutrient management purposes. Quantification of nutrients exported from the site during harvesting operations is more difficult, because methodologies necessitate specific, heavy logistics which cannot be applied systematically [*e.g.* 51]. For this reason it is useful to propose a method capable of estimating the nutrient exportation, but which does not require these type of methodologies which are inappropriate to management purposes.

The objective of this work was to compile data on usual forest stand inventories and yield table applications from the literature in order to identify simple general relations which would directly quantify the nutrients exported during harvesting. If such relations exist, they would be very useful for managers in evaluating i) the nutrients associated to harvested biomass, ii) the nutrients left in the logging residues and which will be restituted to the new stand and iii) the amount of nutrients to be restituted by fertilization in order to preserve the potential of the site and sustain future production.

2. Materials and Methods

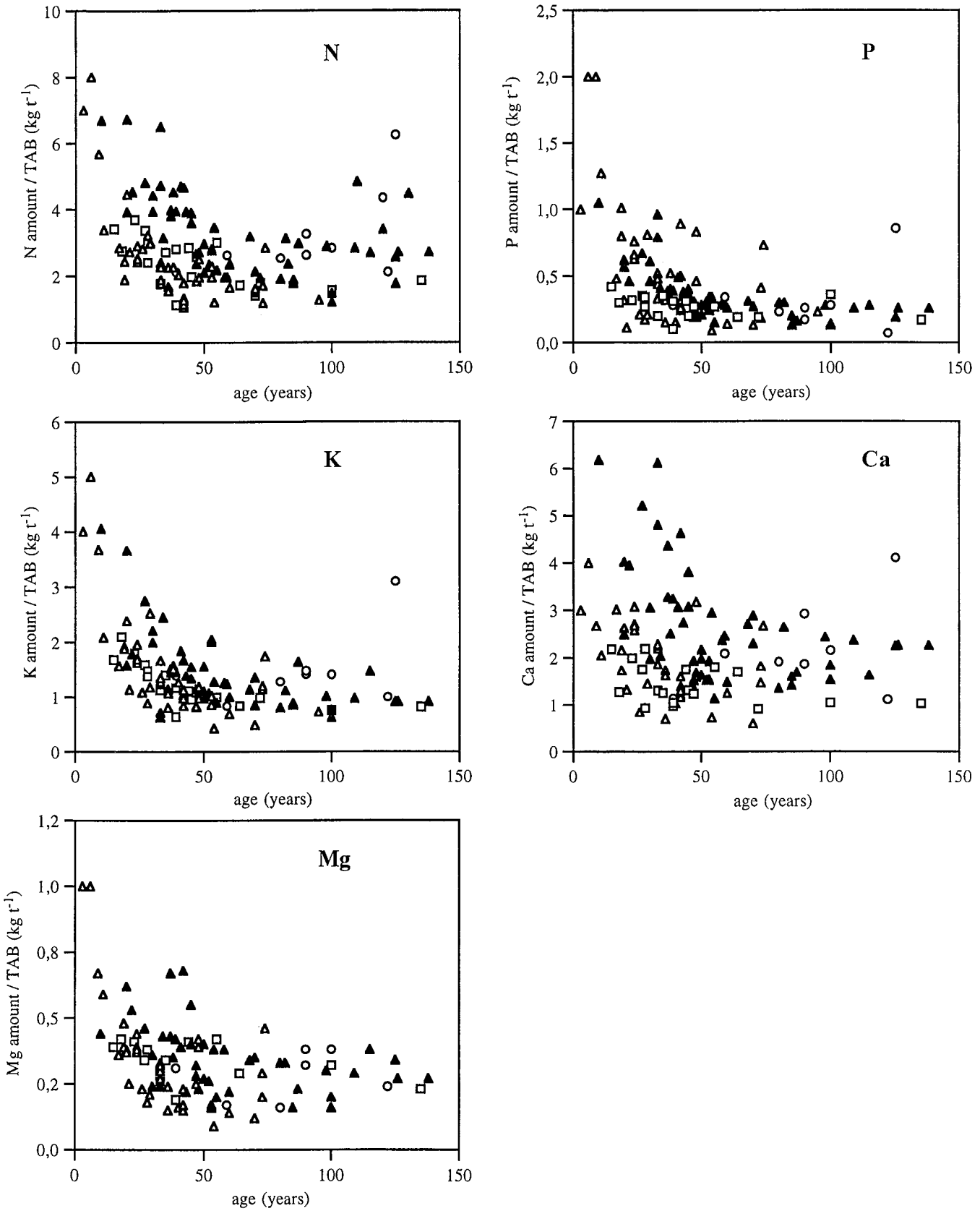
This paper is based on numerous studies of biomass and nutrient inventories in stands of following species: Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco); Norway spruce (*Picea abies* Karsten); Scots pine (*Pinus sylvestris* L.); European Beech (*Fagus sylvatica* L.).

No selective criterion was retained about site localization, in order to obtain conclusions applicable to a large geographical area. Only stands presenting exceptional characteristics were eliminated, *e.g.* very old stands [1], declining stands [44], unevenaged stands, multispecies stands, or coppice with standards stands. Main variables retained were stand age, total aerial biomass (TAB), stem biomass with bark (SBB) and the nutrient amount of TAB and SBB compartments. Table I. presents the references of the literature used in the present work. Some studies did not give all the variables selected: some of them only presented TAB or SBB, some did not consider all the nutrients (Mg was mostly

Figure 1 - Evolution of Nutrient concentration with stand age

(Spruce = ▲ ; Douglas = △ ; Pine = □ ; Beech = ○)

(TAB = Total Aerial Biomass)



absent). Data found were 48 for Douglas fir, 65 for Norway spruce, 21 for Scots pine and 14 for European beech (Table I.).

The mostly used methodology for quantifying stand biomass consisted in a destructive sampling of at least ten trees, stratified by diameter classes. From these samples, predictive and unbiased mathematical relations were established between an easy to measure dendrometrical parameter (*e.g.* circumference at breast height; height) and biomass or nutrient amount of the sampled tree. This is the so-called regression technique for forest-tree biomass quantification [56]. A limited amount of data concerned unpublished information (Ponette *et al.*, in preparation). In this case the methodology used is described in Ranger *et al.* [51].

Analysed nutrient amounts were nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca) and magnesium (Mg). N was determined by variants of the Kjeldahl method. For the other nutrients, analysis were performed on ash residue obtained by dry combustion or after wet acid digestion followed by various methods of identification. The most recent studies used ICP spectrophotometry for all nutrients. Older studies usually used colorimetry for P, flame photometry for K and atomic absorption spectrophotometry for Ca and Mg.

Stands were considered as adults stands when their age was higher than the approximate age of maximum current increment. The age of maximum current increment was determined according to yield tables for volume production for France presented by Vannière [68]: Douglas fir (30 years); Scots pine (40 years); Norway spruce (50 years); European beech (80 years). Statistical analyses were made using SAS (SAS Inst., USA).

3. Results

Figure 1 showed that mean nutrient concentrations (i.e. nutrient amount : biomass ratio) strongly decreased after the young stages and then stabilized. This evolution has been observed for the four species of the present study. The results showed that the mean nutrient concentration was fairly constant for adults stands (Douglas fir > 30 years; Scots pine > 40 years; Norway spruce > 50 years; European beech > 80 years). This result suggested that for a given tree species soil fertility had only marginal influence on this parameter. Data from works which compared stands of the same age with different conditions of soil fertility seem to confirm the hypothesis that soil fertility do not greatly influence the mean

Table II. Nutrient concentration in three tree species according to soil fertility

tree species	reference	fertility	age	TAB	N	P	K	Ca	Mg	N/TAB	P/TAB	K/TAB	Ca/TAB	Mg/TAB
			year	t ha-1	kg ha-1	kg ha-1	kg ha-1	kg ha-1	kg ha-1	kg t-1	kg t-1	kg t-1	kg t-1	kg t-1
Picea abies	[48]	poor	47	140	331	37	161	212	39	2.4	0.26	1.2	1.5	0.3
Picea abies	[48]	rich	47	263	705	82	226	507	85	2.7	0.31	0.9	1.9	0.3
Platanus occidentalis	[71]	poor	3	9.2	52	10	21	46	17	5.7	1.09	2.3	5.0	1.9
Platanus occidentalis	[71]	rich	3	13.7	90	21	53	53	24	6.6	1.53	3.9	3.9	1.8
Pseudotsuga menziesii	[5]	poor	53	164.8	325	55.8	141	.	.	2.0	0.17	2.5	.	.
Pseudotsuga menziesii	[5]	rich	53	318.1	728	95	326	.	.	2.3	0.13	3.4	.	.

TAB = Total Aerial Biomass

nutrient concentration (table II.). However, a certain variability was observed and the constancy of the concentration is not absolute.

Linear correlation coefficients were calculated between nutrient amount and TAB or SBB for the four species and the five nutrient elements (table III.). In order to obtain linear relationships, calculations were made only on stands older than the age limit fixed above. The majority of regressions were significant ($p < 0.05$), including species for which the number of stands was low (figure 2). SBB regressions had always lower p-values than TAB. Correlations between biomass and nutrient amount for European beech were the least significant. Slopes of the regression lines 'Stand nutrient amount' = a x (TAB) were significantly higher ($p < 0.01$) than 'Stand nutrient amount' = a' x (SBB).

In the case of Douglas fir, for which the data set was the most complete (17 stands), stem biomass with bark (SBB) represented 81 ± 1 % of the total tree biomass (TAB) whereas their corresponding nutrient amount were only between 39 ± 3 % for Mg and 50 ± 3 % for K. This result is an effect of the higher nutrient concentration in the crown than in the stem.

Considering the relative constancy of the biomass : nutrient amount ratio, variance analysis was used to compare the tree species effect on individual nutrient amount for TAB and SBB (table IV.). Results showed that differences between species were more significant for nutrient : SBB ratios than for nutrient : TAB ones. Differences concerning P : biomass ratios were not significant. Concerning the nutrient : SBB ratio, European beech presented values greater than those of the three coniferous species for N and K. European beech and Norway spruce presented a Ca : SBB ratio greater than that of Douglas fir. For the Mg : SBB ratio, the tree species order was as follows: European beech ≥ Scots pine ≥ Norway spruce ≥ Douglas fir.

4. Discussion

The mean chemical composition of a cross section of stem depends on the proportion of its different components. In the juvenile stages of tree development, the proportion of nutrient rich parts (e.g. bark, sapwood and, to a lesser extent, pith [52, 53]), is important. Thereafter, most stem biomass is made up of heartwood, which has a low nutrient concentration. The mean concentration of major nutrients rapidly decreases with increasing stem age until the adult stage is reached (heartwood biomass : stem biomass ratio tends towards 1) [19, 31]. At

Figure 2 - Relation between stem biomass with bark (SBB) and nutrient content in *Picea abies* (Norway spruce)

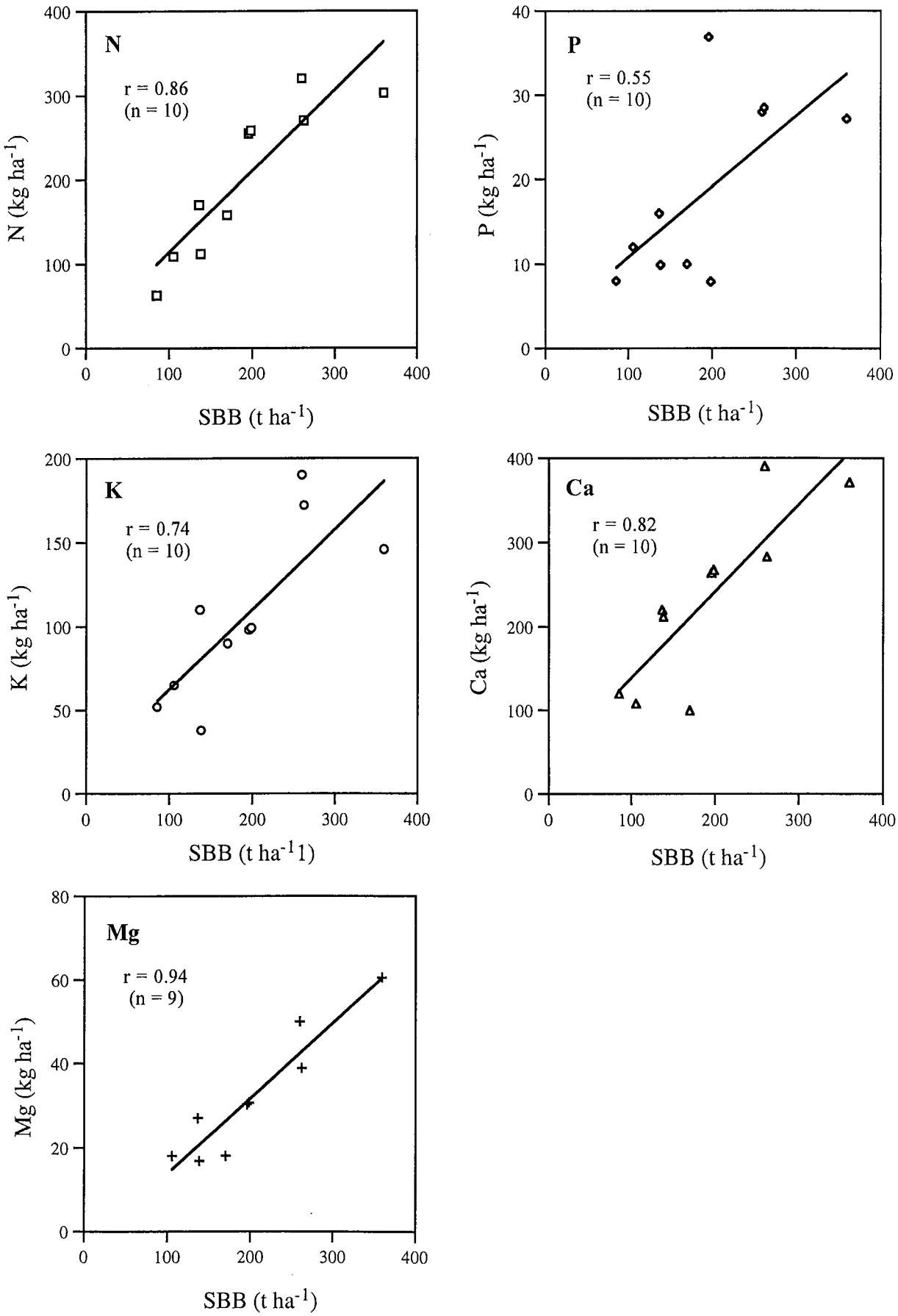


Table III. Relations between biomass and nutrient amount

Table IIIa. Douglas fir

NUTRIENT (kg ha-1)	Total Aerial Biomass (TAB) (t ha-1)					Stem Biomass including Bark (SBB) (t ha-1)				
	a	b	r	p	n	a	b	r	p	n
N	1.456	+ 46.0	0.90	< 0.001	26	1.237	- 35.4	0.87	< 0.001	20
P	0.135	+ 34.5	0.40	0.07	26	0.175	- 4.9	0.67	< 0.01	20
K	0.680	+ 63.0	0.74	< 0.001	26	0.615	+ 3.8	0.79	< 0.001	20
Ca	0.952	+ 96.1	0.71	< 0.001	22	0.983	- 34.6	0.76	< 0.001	18
Mg	0.168	+ 10.2	0.65	< 0.01	21	0.138	- 4.2	0.76	< 0.001	17

Table IIIb. Norway spruce

NUTRIENT (kg ha-1)	Total Aerial Biomass (TAB) (t ha-1)					Stem Biomass including Bark (SBB) (t ha-1)				
	a	b	r	p	n	a	b	r	p	n
N	2.341	+ 28.9	0.60	< 0.01	34	0.802	+ 61.2	0.86	< 0.01	10
P	0.197	+ 7.4	0.76	< 0.001	28	0.073	+ 5.4	0.55	0.15	10
K	0.718	+ 93.0	0.60	< 0.01	29	0.400	+ 37.0	0.74	< 0.05	10
Ca	1.386	+ 118.4	0.76	< 0.001	29	1.080	+ 22.6	0.82	< 0.05	10
Mg	0.293	- 5.1	0.79	< 0.001	25	0.174	- 2.4	0.94	< 0.001	9

Table IIIc. Scots pine

NUTRIENT (kg ha-1)	Total Aerial Biomass (TAB) (t ha-1)					Stem Biomass including Bark (SBB) (t ha-1)				
	a	b	r	p	n	a	b	r	p	n
N	2.521	- 32.5	0.83	0.08	9	1.249	- 17.9	0.93	< 0.01	8
P	0.293	- 2.8	0.87	0.06	8	0.138	- 2.3	0.89	< 0.05	8
K	0.890	- 0.2	0.96	< 0.05	8	0.826	- 18.5	0.92	< 0.01	8
Ca	1.743	- 24.9	0.90	< 0.05	8	1.560	- 23.8	0.94	< 0.01	8
Mg	0.408	- 6.7	0.93	< 0.05	5	0.258	- 2.7	0.98	< 0.001	6

Table IIId. European beech

NUTRIENT (kg ha-1)	Total Aerial Biomass (TAB) (t ha-1)					Stem Biomass including Bark (SBB) (t ha-1)				
	a	b	r	p	n	a	b	r	p	n
N	3.225	- 133.5	0.88	< 0.05	9	1.936	- 95.3	0.98	< 0.001	9
P	.	.	0.45	0.45	8	0.204	- 16.3	0.74	< 0.05	9
K	1.507	- 47.3	0.89	< 0.05	8	0.904	+ 22.0	0.94	< 0.001	9
Ca	.	.	0.68	0.21	8	1.470	- 34.0	0.82	< 0.05	9
Mg	0.477	- 42.9	0.89	< 0.05	7	0.260	- 3.3	0.93	< 0.001	8

a and b from the equation: (nutrient amount) = (a x biomass) + b

Table IV. Tree Species nutrient concentration

TREE SPECIES	NUTRIENT CONCENTRATION (kg t-1)					
	N / TAB			N / SBB		
	$p < 0.001$			$p < 0.05$		
	mean	std err		mean	std err	
Douglas fir	1.80	0.10	a	1.09	0.09	a
Norway spruce	2.59	0.16	a b	1.08	0.07	a
Scots pine	2.09	0.19	a	1.01	0.08	a
European beech	3.43	0.48	b	1.39	0.08	b
	P / TAB			P / SBB		
	$p < 0.05$			$p = 0.10$		
	mean	std err		mean	std err	
Douglas fir	0.36	0.04	n.s.	0.16	0.02	n.s.
Norway spruce	0.24	0.02	n.s.	0.10	0.01	n.s.
Scots pine	0.25	0.02	n.s.	0.11	0.01	n.s.
European beech	0.31	0.10	n.s.	0.12	0.02	n.s.
	K / TAB			K / SBB		
	$p < 0.01$			$p < 0.001$		
	mean	std err		mean	std err	
Douglas fir	1.06	0.07	a	0.67	0.05	a
Norway spruce	1.20	0.09	a b	0.59	0.05	a
Scots pine	0.95	0.04	a	0.56	0.07	a
European beech	1.61	0.26	b	0.97	0.06	b
	Ca / TAB			Ca / SBB		
	$p < 0.01$			$p < 0.05$		
	mean	std err		mean	std err	
Douglas fir	1.59	0.14	a	0.84	0.12	a
Norway spruce	2.04	0.15	a b	1.22	0.10	b
Scots pine	1.35	0.13	a	1.17	0.13	a b
European beech	2.35	0.46	b	1.24	0.13	b
	Mg / TAB			Mg / SBB		
	$p = 0.15$			$p < 0.001$		
	mean	std err		mean	std err	
Douglas fir	0.24	0.02	n.s.	0.12	0.01	a
Norway spruce	0.27	0.02	n.s.	0.16	0.01	a b
Scots pine	0.33	0.04	n.s.	0.22	0.02	b c
European beech	0.30	0.03	n.s.	0.24	0.02	c

Species followed by different letters differ significantly.

TAB = Total Aerial Biomass; SBB = Stem Biomass with Bark

the adult stage, the mean concentration depends mainly on general wood chemistry. In fertilization trials, Heilman and Gessel [21] and Nilsson and Wiklund [40] showed that fertilization induced modifications in nutrient concentrations which were high for needles, moderated for bark and branches, but nil for heartwood. Alban [2] also observed that nutrient concentrations for heartwood were fairly constant for a given species. Their results indicate that environmental conditions, and especially conditions affecting nutrition, influence the various tree components differently. The secondary wood (xylema), which constitutes the major part of the stemwood of an adult tree, has a low mean level of physiological activity because only a few rings near the cambium contain significant amounts of living cells [59]. Heartwood represents a tissue whose nutrient composition is stabilized and residual, resulting from opposite processes (nutrient absorption and nutrient retranslocation from aged to young tissues [52]). This situation could explain the relative independence of heartwood composition from environmental conditions. Given that this wood represents the largest part of the stem biomass of an adult tree, the relative independency of wood chemistry from site conditions applied to the whole stem becomes coherent. The age limit when mean nutrient concentration becomes more or less constant depends on the tree species and corresponds quite well to the approximate age of maximum current increment. At this age, biomass increment seems to occur with no significant changes to mean nutrient composition: the relative weight of components with high nutrient concentrations becomes progressively smaller and heartwood tissues are no longer physiologically active.

For an adult stand of a given species, a linear relation exists between aerial biomass and its corresponding nutrient amount. This relation indicates that the nutrient amount were far more correlated to biomass production than to soil fertility. Nevertheless, the fact that relationships concerning TAB and nutrients were less significant than those concerning SBB and its nutrient amount indicates that the high nutrient amount of tree crowns is not only species-dependent. The nutrients of tree crown components are also strongly internally (translocation) and externally (litterfall) recycled. These processes of recycling strongly participate in the global efficiency of perennial vegetation to produce rather large amounts of biomass on soil with limited nutrient reserves. The physiological activity of the tree crown makes it sensitive to environmental constraints (climate, soil fertility). As such leaves (or needles) are used for diagnosing tree nutritional status [7].

Another important factor affecting the nutrient amount = f(TAB) relation is the stand structure, which is dependent on both tree age and silviculture. The denser the stand, the stronger the light extinction in the canopy and the smaller the living part of the tree crown. Considering the large difference in chemical composition between the stem and the crown, the variation of the crown biomass : tree biomass ratio can lead to a change in the mean TAB concentration in comparison of stands of the same biomass. This kind of variability may decrease the statistical significance of the relationships between TAB and its nutrient amount. The different methodologies used in the literature are another source of variability, but it is impossible to quantifify the specific weight of this parameter.

Nevertheless, relationships between biomass and nutrient amount were often statistically significant. The relations which were not significant concerned P or the part of the table where the quantity of data was very limited. Even in these cases, four of the relations tend to be linear (table III.). All but one of the relations between SBB and nutrients were significant.

For a given species, the nutrient content : TAB ratio was systematically higher than the nutrient amount : SBB ratio because nutrient concentrations were higher in the tree crown than in stemwood. This situation has been described numerous times in the literature [14, 28, 58, 73].

Tree species was a parameter which directly influenced the amount of nutrients exported during stem harvesting [2]. Globally, European beech has higher nutrient concentrations than Douglas fir, Norway spruce and Scots pine. This was the case for N and K in our study. For Ca and Mg, however, the situation of beech compared to other species was not as clear as the case described above for N and K. The species effect on P was not significant enough to be discussed. It is necessary to specify that the higher nutrient concentrations of beech do not indicate greater soil impoverishment linked to beech harvesting. Indeed, nutrient amounts exported from a site depend not only on nutrient concentrations of biomass, but also on biomass production, harvest frequency and intensity of biomass removal. For a same fertility class, Douglas fir or Norway spruce have far higher biomass production levels than European beech or Scots pine [68]. The rotation length of European beech is longer than those of coniferous species, due to its lower rate of increment. If a rotation length index is used in weighting nutrient removal, species effect can be completely altered.

As soil fertility can decrease with nutrient deep drainage and biomass removals, it is obvious how important both intensity and methods of thinning and harvesting are to soil fertility maintenance. The correct estimate of biomass and nutrient removal must take into account several parameters such as: i) species which composed the stand throughout its development. ii) forest management (rotation length [27, 60], intensity and selectivity of biomass removal [14, 28, 52, 58, 73], method of stand harvesting and regeneration). iii) site fertility, as it influences both production and nutrient removal and because it indicates the potential impact of nutrient depletion.

Any forest management aiming at preserving site capacity for production of ecosystems must consider these parameters. Forest managers can easily estimate major nutrient (i.e. N, P, K, Ca, Mg) exportation associated with thinning and harvesting operations for the four species studied herein. Stand inventory and yield tables are used classically to quantify standing volume. To transform stand volume into biomass one must dispose of mean wood density, data must be known: general values of specific wood infradensity for air dried wood are: 0.51 to 0.58 for Douglas fir, 0.43 to 0.47 for Norway spruce, 0.51 to 0.55 for Scots pine, 0.70 to 0.79 for European beech [57]. The data collected herein gives valid information for Douglas fir because the number of cases which have been studied is sufficient and the geographical dispersion of sites allows extrapolation. More information is needed for Norway-spruce, Scots pine or European beech before extrapolation.

Trying to quantify the nutrients exported by thinning and harvesting operations of forest stands from simple dendrometrical information is not new (see [53] for a short review); e.g., it has already been proposed by Freedman et al. [18] and by Rochon et al. [53]. Nevertheless, the models proposed by these authors were established only on small geographical areas (central Nova Scotia [18]; Duparquet Lake forest, Québec, Canada [53]). The general relations proposed in this study, which refer to a geographically dispersed data set, are proposed to be applied to sites under non-extreme conditions, located in temperate to cold temperate areas.

5. Conclusion

Forest tree species and silvicultural approaches can noticeably influence the soil bioelement status. In order to give a tool for sustainable management of forest stands, a compilation of existing data was made to find simple and applicable

general relationships between biomass harvesting intensity and nutrient depletion of forest sites.

Examples presented in this study show that reliable relationships between harvested biomass and nutrient drain can be proposed for four important forest species: Douglas fir, Norway spruce, Scots pine and European beech. The validity of the relations depends mainly on the number of case-studies found in the literature. For Norway spruce, Scots pine or European beech, more measurements are necessary to increase the reliability of models.

The objective for the mid-term is to simulate stand development and nutrient incorporation in stand compartments. Such a goal necessitate to associate i) stand development models, giving the dynamics of wood volume increment and tree-crown development during forest rotation, ii) wood quality models giving the dynamics of distribution of wood density in the forest stands and iii) nutrient models, giving the dynamics of nutrient incorporation in the stand components during the forest rotation. This kind of model would be useful both for ecosystem function and for management purposes. Such models will serve as a basis for a realistic sustainable management of forest ecosystems based on ecologically sound management models.

References

[1] Abee A. and Lavender D., Nutrient cycling in throughfall and litterfall in 450-year-old Douglas fir stands, in Proc. Research on coniferous ecosystem - A symposium, Bellingham, Wash Mar. 23-24, (1972) 133-143.

[2] Alban D.H., Species influence on nutrients in vegetation and soils, in Proc. Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. College of Environmental Science and Forestry, SUNY, Syracuse, N.Y., USA, (1979) 152-171.

[3] Alriksson A. and Eriksson H.M., Variations in mineral nutrient and C distribution in the soil and vegetation compartments of five temperate tree species in NE Sweden, For. Ecol. Manage. 108 (1998) 261-273.

[4] Belkacem S., Nys C., Didier S., Effet d'un amendement calcaire et d'une fertilisation azotée sur l'immobilisation des éléments minéraux d'un peuplement adulte d'Epicéa (*Picea abies* L. Karst), Ann. Sci. For. 49 (1992) 235-252.

[5] Bigger C.M. and Cole D.W., Effects of harvesting intensity on nutrient losses and future productivity in high and low productivity red alder and Douglas fir stands. in Ballard, R. ; Gessel, S. (éds.), IUFRO Symposium on forest site and continuous Productivity, USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PNW-163 (1983) 167-178.

[6] Binkley D., Ecosystem production in Douglas fir plantations: interaction of red alder and site fertility, Forest Ecol. Manage. 5 (1983) 215-227.

[7] Bonneau M., Le diagnostic foliaire, Rev. For. Fr., numéro spécial XL (1988) 19-26.

[8] Bringmark L., Nutrient cycle in tree stands-Nordic symposium, Sylva Fennica 11(3) (1977) 201-257.

[9] Cole D.W., Gessel S.P., Dice S.F., Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium in a second-growth Douglas fir ecosystem, in Primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems, Assoc. Advan. Sci., 13th Ann. Meeting, Orono, Me. (1967) 193-197.

[10] Cole D.W. and Rapp M., Elemental cycling in forest ecosystems. A synthesis of the IBP synthesis, in Reichle, D.E. (éd.), Dynamic properties of forest ecosystems, Cambridge Univ. Press (1980) 341-409.

[11] Duvigneaud P., Paulet E., Kestemont P., Tanghe M., Denaeyer-de Smet S., Schnock G., Timperman J., Productivité comparée d'une hêtraie (*Fagetum*) et d'une pessière (*Piceetum*), établies sur une même roche-mère, à Mirwart (Ardenne luxembourgeoise), Bull. Soc. r. Bot. Belg. 105 (1972) 183-195.

[12] Duvigneaud, P. and Denayer, S., Net productivity and mineral cycling in the main forest types and tree plantations in Belgium, in Agren, G.I. (éd), State and change of forest ecosystems - Indicators in current research, Swed. Univ. Agric. Sci. Dept Ecology & Environmental Research, Report n°13 (1984) 357-375.

[13] Eriksson H.M. and Rosén K., Nutrient distribution in a swedish tree species experiment, Plant Soil 164 (1994) 51-59.

[14] Fahey T.J, Hill M.O., Stevens P.A., Hornung M., Rowland P., Nutrient accumulation in vegetation following conventional and whole-tree harvest of Sitka spruce plantations in North Wales, Forestry 64(3) (1991) 271-288.

[15] Feger K.H., Raspe S., Schmid N., Zöttl H.W., Verteilung der elemtvorrâte in einem schlechtwüchsigen 100 Jährigen fichtenbestand auf buntsandstein, Forstw. Cbl. 110 (1991) 248-262.

[16] Fornes R.H., Berglund J.V., Leaf A.L., A comparison of the growth and nutrition of *Picea abies* (L) Karst and *Pinus resinosa* Ait. On a K-deficient site subjected to K fertilization, Plant Soil 33 (1970) 345-360.

[17] Freedman B., Intensive forest harvest: A review of nutrient budget considerations, ENFOR Information Report M-X-121, Maritimes Forest Research Centre, Canadian Forest Service, Fredericton, New Brunswick, Canada, 1981.

[18] Freedman B., Duinker P.N., Barclay H., Morash R., Pracer U., Forest biomass and nutrient studies in central Nova Scotia, ENFOR information Report M-X-134, Maritimes Forest Research Centre, Canadian Forestry Service, Fredericton, New Brunswick, Canada, 1982.

[19] Hansen E.A. and Baker J.B., Biomass and nutrient removal in short rotation intensively cultured plantations, in Proc. Impact of intensive harvesting on forest nutrient cycling. College of Environmental Science and Forestry, SUNY, Syracuse, N.Y., USA, (1979) 130-151.

[20] Heilman P.E., Effects of nitrogen fertilization on the growth and nitrogen nutrition of low-site Douglas fir stands, Ph.D thesis, Univ. of Washington, Seattle, 1961.

[21] Heilman P.E. and Geissel S.P., The effect of nitrogen fertilization on the concentration and weight of Nitrogen, Phosphorus, and Potassium in Douglas fir trees, Soil Sci. Soc. Am. Proc. 27 (1963) 102-105.

[22] Helmisaari, H.S., Nutrient cycling in *Pinus sylvestris* stands in eastern Finland, Plant Soil 168-169 (1995) 327-336.

[23] Holmen H., Forest ecological studies on drained peat land in the province of Uppsala, Sweden. Parts I-III, Stud. For. Suec., Nr. 16, Skogshogskolan, Stockholm, 1964.

[24] Kazimirov N.I. and Morozova R.N., Biological cycling of organic matter in spruce forests of Karelia. Nauka, Leningrad Branch. Acad. Sci., 1973.

[25] Kimmins J.P., Feller M.C., Tsze K.M., Organic matter and macronutrient accumulation in an age sequence of Douglas fir stands on good and poor sites on Vancouver island, B.C. ENFOR project number P, 1982.

[26] Koerner W., Impacts des anciennes utilisations agricoles sur la fertilité du milieu forestier actuel, Ph.D thesis, Univ. Paris VII, 1999.

[27] Krapfenbauer A. and Buchleitner E., Halzernte, Biomassen und Nahorstoffaustrag Nähorstoffbilanz eines fichtenbestandes, Centralblatt für das gesante Forstwesen 98(4) (1981) 193-222.

[28] Kreutzer G., Effect on growth in the next rotation of the harvesting of a larger part of the forest biomass, Symposium IUFRO, FAO/CEC/DIT, On the harvesting of a layer part of the forest biomass, Hyuinkää, Finlande (1976) 78-91.

[29] Kubin E., Organic matter and nutrients in a spruce forest and the effect of clear cutting upon nutrient status, Acta Universitatis Ouluensis Series A Scientiae rerum naturalum N° 159 Biologica N° 23, Ph.D thesis, Univ. Oulu, Finland, 1984.

[30] Künstle E., Das Höhenwachstum von Fichte, Tanne und Kiefer in Mischbeständen des östlichen Schwarzwaldes, Allgemeine Forst-und Jagdzeitung 133 (1962) 67-79 and 89-101.

[31] Laclau J.P., Dynamique d'incorporation des éléments minéraux majeurs (N, P, K, Ca, Mg) dans une futaie d'Eucalyptus au Congo, DEA-INPG, 1997.

[32] Le Goaster S., Dambrine E., Ranger J., Mineral supply of healthy and declining trees of a young spruce stand, Water Air Soil Pollut. 54 (1990) 269-280.

[33] Malkonen E., Effect of complete tree utilization on the nutrient reserves of forest soils, in IUFRO biomass Studies, Univ. of Maine, Orono, 1973.

[34] Malkonen E., Annual primary production and nutrient cycle in some Scots pine stands, Metsantutkimuslaitoksen Julkaisuja, Helsinki 84(5), 1974.

[35] Marchenko A.I. and Karlov Y.M., Mineral exchange in spruce forests of the northern taiga and the forest-tundra of the Arkhangel'sk province, Pochvovedenie, 7 (1962).

[36] Meiwes K.J. (cited in Khanna P.K. and Ulrich B., Ecochemistry of temperate deciduous forests, in Röhring, E. et Ulrich, B. (éds), Ecosystems of the world 7. Temperate deciduous forests, Elsevier, Amsterdam - London - New York - Tokyo, 1991).

[37] Mitchell A.K., Barclay H.J., Brix H., Pollard D.F.W., Benton R., deJong R., Biomass and nutrient element dynamics in Douglas fir. effects of thinning and nitrogen fertilization over 18 years, Can. J. For. Res. 26 (1996) 376-388.

[38] Nihlgard B., Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted forest in south Sweden, Oikos 23 (1972) 69-81.

[39] Nihlgard B. and Lindgren L., Plant biomass, primary production, and bioelements of three mature beech forests in south Sweden, Oikos 28 (1977) 95-104.

[40] Nilsson, L-O. and Wiklund, K., Nutrient balance and P, K, Ca, Mg, S and B accumulation in a Norway spruce stand following ammonium sulphate application, fertigation, irrigation, drought and N-free-fertilisation, Plant Soil 168-169 (1995) 437-446.

[41] Nykvist N., The effect of clearfelling on the distribution of biomass and nutrients, in Systems analysis in northern coniferous forests, IBP Wrokshop, Bull. Ecol. Res. Comm. H.

[42] Nys C., Ranger D., Ranger J., Etude comparative de deux écosystèmes forestiers feuillus et résineux des Ardennes primaires françaises. III : Minéralomasse et cycle biologique, Ann. Sci. for. 40(1) (1983) 41-66.

[43] Olsson B.A., Bengtsson J., Lundkvist H., Effects of different forest harvest intensities on the pools of exchangeable cations in coniferous forest soils, For. Ecol. Manage. 84 (1996) 135-147.

[44] Oren R., Schulze E.D., Werk K.S., Meyer J., Schneider B.U., Heilmeier H., Performance of two *Picea abies* (L.) Karst. stands at different stages of decline, Oecologia 75 (1988) 25-37.

[45] Ottorini J.M., Growth and development of individual Douglas fir in stands for applications to simulation in silviculture, Ann. Sci. For. 48 (1991) 651-666.

[46] Ovington J.D., The circulation of minerals in plantations of *Pinus sylvestris* L., Ann. Bot. 23 (1959) 229-239. (cited in Freedman, 1981).

[47] Ovington J.D. and Madgwick H.A.I., Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots pine, Forest Sci. 5 (1959) 344-355.

[48] Ovington J.D., Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept, Adv. Ecol. Res. 1 (1962) 103-192.

[49] Pardé J. and Bouchon J., Dendrométrie (2ième édition). E.N.G.R.E.F. (éd), Nancy, 1988.

[50] Ranger J., Cuirin G., Bouchon J., Colin-Belgrand M., Gelhaye D., Mohamed Ahamed D., Biomasse et minéralomasse d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst.) de forte production dans les Vosges (France), Ann. Sci. For. 49 (1992) 651-668.

[51] Ranger J., Marques R., Colin-Belgrand M., Flammang N., Gelhaye D., The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach, For. Ecol. Manage. 72 (1995) 167-183.

[52] Ranger J., Marques R., Colin-Belgrand M., Nutrient dynamics during the development of a Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand, Acta oecol. 18(2) (1997) 73-90.

[53] Rochon P., Paré D., Messier C., Development of an improved model estimating the nutrient content of the bole for four boreal tree species, Can. J. For. Res. 28 (1998) 37-43.

[54] Rodin L.E. and Bazilevich N.I., Production and mineral cycling in terrestrial vegetation, Oliver and Boyd (éds), Edinburgh and London, 1967.

[55] Rosén K., Supply, loss and distribution of nutrients in three coniferous forests watersheds in central Sweden, Ph.D thesis, Univ. Uppsala, Sweden, 1982.

[56] Satoo T. and Madgwick H.A.I., Forest Biomass, Nijhoff M. and Junk W. (éds), The Hague, Netherlands, 1982.

[57] Sell J. and Kropf F., Propriétés et caractéristiques des essences de bois, Lignum, Union suisse en faveur du bois (éd), Le Mont, Suisse, 1990.

[58] Son Y., Gower S.T., Nitrogen and phosphorus distribution for five plantation species in southwestern Wisconsin, For. Ecol. Manage. 53 (1992) 175-193.

[59] Stockfors J., Respiratory losses in Norway spruce, The effect of growth and nutrition, Ph.D thesis, Univ. Uppsala, Sweden, 1997.

[60] Switzer G.L., Nelson L.E., Smith W.H., 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, (1973) 355-381.

[61] Tamm C.O., Site damage by thinning due to removal of organic matter and plant nutrients, in Thinning and mechanization, IUFRO Meeting, Royal College of Forestry, Stockholm, Sweden, 1969.

[62] Tamm C.O., Experiments to analyse the behaviour of young spruce forests at different nutrient levels, Paper at first Int. Cong. Ecology, The Hague, 1974.

[63] Tamm C.O. and Carbonnier C., Vaxtnaringer som skoglig produktionshfaktor. Skogs. och Lantbruksakademiens sammantrade tidskrift, 100 (1961) 95-124. (cited in Ovington, 1962).

[64] Turner J., Nutrient cycling in a Douglas fir ecosystem with respect to age and nutrient status, Unpublished PhD Thesis, Univ. Washington, Seattle, 1975. (cited in Freedman, 1981).

[65] Turner J. and Singer M.J., Nutrient distribution and cycling in a sub-alpine coniferous forest ecosystem, J. App. Ecol. 13 (1976) 295-301.

[66] Ulrich B., Mayer R., Heller H. (éds), Data analysis and synthesis of forest ecosystems, Gott. Bodenkundl. Ber. 30, 1974.

[67] Ulrich B., Mayer R., Matzner E., Ökosystemforschung - Ergebnisse des Sollingprojektes, Ellenberg H., Mayer R., Schauermann J. (éds.), Ulmer, Stuttgart, (1986) 375-415.

[68] Vannière B., Tables de production pour les forêts françaises (2ième édition), E.N.G.R.E.F. (éd), Nancy, 1984.

[69] Weaver G.T., The quantity and distribution of four nutrient elements in high elevation forest ecosystems, balsam mountains, North Carolina, in Howell F.G., Gentry J.B., Smith M.H. (éds.), Mineral cycling in southeastern ecosystems (1975) 715-728.

[70] Webber B.D., Biomass and nutrient distribution patterns in a young *Pseudotsuga menziesii* ecosystem, Can. J. For. Res. 7 (1977) 326-334.

[71] Wood B.W., Wittwer R.F., Carpenter S.B., Nutrient element accumulation and distribution in an intensively culture American sycomore plantation, Plant Soil 48 (1977) 417-433.

[72] Wright T.W. and Will G.M., The nutrient content of Scots and Corsican Pines growing on sand dunes, Forestry 31 (1958) 13-25.

[73] Yanai R.D., The effect of whole-tree harvest on phosphorus cycling in the northern hardwood forest, For. Ecol. Manage. 104 (1998) 281-295.

U.H.P.

université HENRI POINCARÉ NANCY 1

Monsieur **AUGUSTO Laurent**

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARE, NANCY-I

en SCIENCES DE LA TERRE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 31 janvier 2000 n° 342

Le Président de l'Université

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ, NANCY
LE PRÉSIDENT

Cl. BURLET

3C-F9

UNIVERSITÉ HENRI POINCARÉ · NANCY 1
24-30, rue Lionnois B.P. 3069 54013 Nancy cedex - Tél. 83 85 48 00 - Fax 83 85 48 48

Adresse électronique : ———————— @presn1.u-nancy.fr

ABSTRACT

The objective of this work was to measure the tree species impact on vegetation and on acidification and weathering of non hydromorphic acidic soils. The tree species were Spruce (*Picea abies* Karsten.), Fir (*Abies alba* Miller), Pine (*Pinus sylvestris* L.), Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), Beech (*Fagus sylvatica* L.) and Oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.). 93 stands on 30 sites were *in situ* studied. Each site displayed few stands of different tree species but in the same field conditions. Several approaches were used: i) soils were analysed. ii) some bags containing a fixed mass of plagioclase were put into the soil and then maintained over few years. iii) some bags containing a fixed mass of exchange cations vermiculites were put into the soil and then maintained over few years. iv) capillary solutions of topsoil were sampled for one year. v) the composition and the abundance of understory vegetation of all stands were surveied. The ecological meaning of each species encountered was used to assess site conditions. Soil seed bank was characterized.

The results were as follows : i) litters were thickest, acidiest and with the highest C/N ratio under Spruce and Pine. These tree species had acidified more the soils than the other tree species. Fir and Spruce seemed to enhance atmospheric deposition compared to Beech and Oak. ii) coniferous species promoted the dissolution of test-plagioclases compared to hardwoods. iii) Spruce and Fir had the most weathered and acidified test-vermiculites, whereas Oak and Beech had the least modified test-vermiculites. iv) soils were drier under Spruce and Douglas than under Oak and Beech. The solutions acidity was higher under Spruce compared to Oak. Douglas was intermediate. Douglas and Spruce seemed to enhance atmospheric deposition compared to Oak. v) understory under Spruce and Fir was more typical of acidic conditions than under Beech. Douglas was intermediate. The ground flora under Douglas had the highest nitrogen requirement. Spruce seemed to have cooler microclimate than the other tree species. There were few typical forest species in the seed bank of plantation stands.

The ability of tree species to acidify their environment, weather the soil minerals and to increase the C/N ratio was globally as follows: Spruce ≥ (Pine ; Fir) ≥ Douglas ≥ (Oak ; Beech). However, differences among tree species were lower than those among sites.

Norway spruce; Silver fir; Scots pine; Douglas fir; European beech, Sessil oak; Pedunculated oak; tree species; acidification ; forest soil; feldspar ; vermiculite ; capillary solution; vegetation; seed.

S.C.D. - U.H.P. NANCY 1 SCIENCES BIBLIOTHÈQUE

RESUME

Le but de ce travail était de mesurer en milieu tempéré l'impact acidifiant et altérant de quelques essences sur des sols acides non hydromorphes et sur leur végétation associée. Les essences étudiées sont l'Epicéa (*Picea abies* Karsten.), le Sapin (*Abies alba* Miller), le Pin (*Pinus sylvestris* L.), le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et le Chêne (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. et *Quercus robur* L.). 93 peuplements répartis sur 30 sites ont été étudiés *in situ*. Chaque site a plusieurs peuplements dans les mêmes conditions. Les peuplements d'un même site sont d'essences différentes. Plusieurs approches ont été menées parallèlement : i) les sols ont été analysés. ii) des sachets contenant une masse fixe de plagioclase ont été enfouis dans les sols et laissés en incubation pendant plusieurs années. iii) des sachets contenant des vermiculites échangeuses de cations ont été enfouis dans les sols et laissés sur place pendant plusieurs années. iv) les solutions capillaires superficielles ont été régulièrement récoltées pendant une année dans deux sites. v) la composition et l'abondance de la végétation de toutes les strates de chaque peuplement ont été répertoriées et mises en relation avec les exigences écologiques de chaque espèce. Les stocks de graines dans le sol ont été caractérisés.

Les résultats sont les suivants : i) les litières sont les plus épaisses, acides et avec un rapport C/N élevé sous l'Epicéa et le Pin. Ce sont ces essences qui acidifient le plus les sols. Il semble que le Sapin et l'Epicéa captent plus les dépôts atmosphériques que le Hêtre et le Chêne. ii) les essences résineuses provoquent une plus forte dissolution des plagioclases-test que les essences feuillues. iii) l'Epicéa et le Sapin sont les essences qui acidifient et altèrent le plus les vermiculites-test, alors que le Chêne et le Hêtre sont celles qui les modifient le moins. iv) les sols sont plus secs sous l'Epicéa et le Douglas que sous le Chêne et le Hêtre. L'acidité des solutions est supérieure sous l'Epicéa par rapport au Chêne. Le Douglas est en position intermédiaire. Le Douglas et l'Epicéa captent plus les dépôts atmosphériques que le Chêne. v) la végétation sous l'Epicéa et le Sapin est plus caractéristique de conditions acides que celle sous le hêtre. Le Douglas est en position intermédiaire. Le Douglas se caractérise par une végétation plus nitrophile que les autres essences. L'Epicéa semble présenter un microclimat plus froid que celui des autres essences. Il y a peu d'espèces typiquement forestières dans les stocks de graines sous les peuplements issus de plantation.

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). Cependant, l'impact des essences sur les sols dépend fortement de la fertilité et du pouvoir tampon initiaux de ceux-ci.

épicéa commun ; sapin pectiné ; pin sylvestre ; sapin Douglas ; hêtre d'Europe ; chênes ; essence ; acidification ; sol forestier ; feldspath ; vermiculite ; solution capillaire ; végétation ; graine.