

Le Réseau National de suivi à long terme des Ecosystèmes Forestiers français travaille (a travaillé) au niveau européen :



- entre 1992 et 2002 pour le règlement européen « Pollution atmosphérique » (n°3528/86), exécuté par la Direction Générale Agriculture,
- entre 2003 et 2006 pour le règlement « Forest Focus » (n°2152/2003), exécuté par la Direction Générale Environnement,
- à partir de 2009 pour le règlement « LIFE+ » (n°614/2007), exécuté par la Direction Générale Environnement,

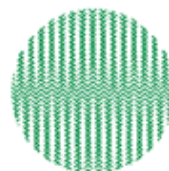
Et



- La Convention de Genève (UN/ECE) sur le transport à longue distance de la pollution atmosphérique, programme international coopératif « Forêt », ICP-Forests (International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests).



Département des sciences du milieu
et de l'aménagement du territoire



INRA

RENECOFOR

FACTEURS EXPLICATIFS DE LA VARIABILITE ET EVOLUTION TEMPORELLE DE LA NUTRITION FOLIAIRE DANS LES RESEAUX DE SUIVI A LONG TERME DES ECOSYSTEMES FORESTIERS DE FRANCE (RENECOFOR), DE BELGIQUE (WALLONIE) ET DU GRAND-DUCHE DE LUXEMBOURG (Période 1993 - 2005)

Auteurs : Mathieu JONARD¹, Erwin ULRICH², Pierre GIOT-WIRGOT¹ et Etienne DAMBRINE³

¹ Unité des Eaux et Forêts (AGRO/MILA/EFOR), Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, Université catholique de Louvain, Bâtiment Mendel, Croix du Sud, 2 - boîte 9 1348 Louvain-la-Neuve Belgique,
Tél : 00 32 10 47 25 48, Fax : 00 32 10 47 36 97, e-mail : mathieu.jonard@uclouvain.be

² Adresse voir ci-dessous, e-mail : erwin.ulrich@onf.fr

³BEF, INRA Centre de Nancy, Route d'Amance, 54280 Champenoux, tél. : 03.83.39.40.71, e-mail : etienne.dambrine@nancy.inra.fr

Etude soutenue financièrement par :

Office National des Forêts et l'Université Catholique de Louvain-la-Neuve (Belgique, Wallonie)

²Office National des Forêts, Direction Technique et Commercial Bois,
Département Recherche, Boulevard de Constance,
77300 Fontainebleau ; Tél. : +33 (0) 1 60 74 92 25, Fax : +33 (0) 1 64 22 49 73,

Septembre 2008

Préambule

La détermination des teneurs foliaires dans les différentes placettes des réseaux français (RENECOFOR), wallon et luxembourgeois a nécessité la participation active de très nombreux acteurs de 1993 à 2005. Nous désirons remercier vivement ces personnes ; il nous est toutefois difficile de les citer toutes ici sans en oublier. Nous remercions particulièrement Marc LANIER et François HERMAN d'avoir mis à notre disposition les données de teneurs foliaires à partir des bases de données qu'ils gèrent quotidiennement. Nos plus vifs remerciements vont également à :

- Sebastiaan LUYSSAERT qui nous a partagé son expérience dans l'analyse des séries chronologiques de teneurs foliaires,
- Frédéric ANDRE, Laurent AUGUSTO, Manuel NICOLAS et Quentin PONETTE avec qui nous avons pu avoir des échanges d'idées enrichissants,
- Marco SAERENS pour les conseils au niveau du traitement statistique.

Nous remercions également vivement les relecteurs critiques de ce document, dont les remarques ont permis de bien l'améliorer :

- Monsieur Maurice Bonneau (Ingénieur Général du GREF, Directeur de recherche honoraire de l'INRA)
- Quention Ponette (Professeur à l'Université Catholique de Louvain-la-Neuve, responsable "Unité des eaux et forêts" (AGRO/MILA/EFOR)
- Luc Croisé (assistant scientifique du réseau RENECOFOR)
- QUI MANQUE, Mathieu ?

SOMMAIRE

Résumé.....	ix
Abstract.....	xi
1. Introduction.....	1
1.1. Historique et objectifs des réseaux de suivi à long terme des écosystèmes forestiers.....	1
1.2. Teneurs foliaires : outil de diagnostic et facteurs de variation	2
1.3. Objectifs de l'étude.....	3
1.4. Plan du document	3
2. Matériel et méthodes	5
2.1. Description des placettes	5
2.2. Détermination des teneurs foliaires	5
2.3. Données supplémentaires	6
2.4. Traitement des données	6
3. Résultats	13
3.1. Analyse en composantes principales	13
3.1.1. Notions de base pour l'interprétation.....	13
3.1.2. Teneurs foliaires	14
3.1.3. Dépôts atmosphériques sous couvert.....	30
3.1.4. Interprétation simplifiée des analyses en composantes principales	34
3.1.5. Relations entre teneurs foliaires et dépôts atmosphériques	34
3.1.6. Variations interannuelles de la pluviosité, de la température de l'air et des retombées de litière ..	35
3.2. Statut nutritionnel des différents groupes de placettes	36
3.3. Modèles linéaires mixtes par groupe de placettes	43
3.3.1. Teneurs foliaires des placettes feuillues	43
3.3.2. Teneurs foliaires des placettes résineuses.....	43
3.4. Composantes de la variabilité des teneurs foliaires.....	46
3.5. Modèles linéaires par placette	47
3.5.1. Teneurs foliaires des placettes feuillues	48
3.5.2. Teneurs foliaires des placettes résineuses.....	48
3.5.3. Dépôts atmosphériques hors et sous couvert	48
4. Discussion	60
4.1. Evolution à moyen terme.....	60
4.1.1. Eléments majeurs	60
4.1.2. Eléments mineurs.....	62
4.2. Variabilité interannuelle	62
5. Conclusions et perspectives	65
6. Bibliographie.....	66

Résumé

Suite à la prise de conscience internationale des problèmes de vitalité des forêts en lien avec la pollution de l'air, un réseau de suivi intensif des écosystèmes forestiers (*Level II*) a été mis en place au début des années 90 à l'échelle de l'Europe. Une décennie et demi plus tard, ce réseau fournit un jeu de données unique permettant d'analyser l'évolution temporelle du statut nutritionnel foliaire d'un grand nombre d'espèces dans des stations très diversifiées du point de vue du type de sol et du climat.

Cette étude consiste en une analyse des séries chronologiques (de 1993 à 2005) de teneurs foliaires des placettes des réseaux français (RENECOFOR), wallon et luxembourgeois. L'objectif est de mettre en évidence les tendances à moyen terme et la variabilité interannuelle, et dans un deuxième temps, d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes responsables de ces variations temporelles.

Le jeu de données disponible pour cette analyse comprend différentes périodes et années d'échantillonnage selon le pays. En ce qui concerne la France, des analyses foliaires ont été effectuées en 1993, 1994, 1995, 1996, 1997, 1999, 2001 et 2005 ; en Wallonie, des analyses du même type ont été faites en 1996, 1997, 1999, 2001, 2003 et 2005 tandis que les deux placettes luxembourgeoises ont été échantillonnées en 1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2001, 2003 et 2005. La méthode d'échantillonnage, la préparation et l'analyse des échantillons sont pratiquement identiques pour les trois réseaux. Pour le traitement statistique, les variables suivantes ont été prises en compte : le poids de 100 feuilles ou 1000 aiguilles, le pourcentage de cendres, les teneurs en éléments majeurs (N, S, P, Ca, Mg, K) et mineurs (Na, Cl, Mn, Fe, Al, Cu, Zn) et les rapports entre éléments (S/N, N/P, N/Ca, N/Mg, N/K, K/Ca, K/Mg, Ca/Mg, Ca/Al). Afin d'expliquer l'évolution temporelle des teneurs foliaires, d'autres variables mesurées dans le cadre des réseaux ont également été utilisées (propriétés chimiques et physiques des sols, dépôts atmosphériques, retombées de litière, données météorologiques). Deux types de traitements statistiques ont été utilisés pour analyser les données : l'analyse en composantes principales (ACP) et les modèles linéaires mixtes. Les ACPs ont permis de mettre en évidence les principaux facteurs explicatifs de la variabilité des teneurs foliaires ainsi que les variations interannuelles. Les modèles linéaires mixtes ont été utilisés pour évaluer la tendance à moyen terme (effet fixe linéaire) tout en prenant en compte la variabilité interannuelle et la variabilité inter-placette (facteurs aléatoires).

Ces analyses ont permis de mettre en évidence une diminution de la teneur foliaire en P généralisée pour les placettes feuillues et marquée également pour les placettes de pin sylvestre et de pin maritime installées sur sols acides. De manière générale, une tendance plutôt à la baisse est observée pour les teneurs en éléments majeurs, excepté en ce qui concerne le K dont la teneur foliaire augmente avec le temps dans les placettes résineuses. Pour ce qui est des éléments mineurs, les tendances sont moins claires, sauf pour le chêne sessile sur sols acides dont les teneurs en Fe, Al, Zn, Mn et Cu diminuent avec le temps. La variabilité interannuelle des teneurs foliaires semble liée aux conditions climatiques, les années plus humides étant associées à des teneurs plus élevées que les années sèches. Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer les résultats observés ; les processus supposés être responsables des tendances à moyen terme et des variations interannuelles ne peuvent néanmoins pas être vérifiés sur base de l'information disponible. Pour ce faire, il nous semble opportun d'entreprendre une démarche de modélisation plus mécaniste.

Abstract

Due to the growing public awareness of possible adverse effects of air pollution on forests, an intensive monitoring program of forest ecosystems (level II) was launched in the early 90^{ties} in most European countries and was coordinated by ICP Forests. Fifteen years later, this monitoring program provides a unique data set allowing analysing the temporal variation of the nutritional status of numerous species growing in much diversified sites (soil, climate).

This study focus on foliar concentration time series (1993 to 2005) of the French (RENECOFOR), Walloon and Luxemburg plots. The aim is to show up the long term trends while taking the interannual variability into account. In a second time, we make hypotheses to explain the observed temporal variations.

The data set available for this study includes different monitoring periods and sampling years according to the country. Concerning France, foliar analyses were made in 1993, 1994, 1995, 1996, 1997, 1999, 2001 and 2005; in Wallonia, similar foliar analyses were achieved in 1996, 1997, 1999, 2001, 2003 and 2005 while the two Luxemburg plots were sampled in 1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2001, 2003 and 2005. The sampling method, the sample treatments and the chemical analyses were comparable in each country. For the statistical analyses, the following variables were taken into account : dry weight of 100 leaves or 1000 needles, macro-nutrient concentrations (N, S, P, Ca, Mg, K), micro-nutrient concentrations (Na, Cl, Mn, Fe, Al, Cu, Zn), and nutrient ratios (S/N, N/P, N/Ca, N/Mg, N/K, K/Ca, K/Mg, Ca/Mg, Ca/Al). In order to explain the temporal variations of the foliar nutrient status, other variables measured on the same plots were also used (chemical and physical soil properties, atmospheric depositions, litterfall, and meteorological data). Two kinds of statistical treatments were used to analyse the data: principal component analysis (PCAs) and linear mixed models. PCAs allow showing up the main factors explaining the foliar concentration variability as well as the interannual variations. Linear mixed model were used to evaluate the temporal trend (linear fixed effect) while taking into account the inter-plot and interannual variability (random factors). On the basis of these statistical analyses, we observe a generalised decrease in P foliar concentration of the broadleaved plots and of the Scots pine and maritime pine plots located on acid soils. Globally, the trend is rather decreasing for the macro-nutrients, except for K whose foliar concentration increases with time in the coniferous plots. Concerning micro-nutrients, trends are less clear; we observe however decreasing concentrations of Fe, Al, Zn, Mn and Cu under common oak located on acid soils. The interannual variability of the foliar concentrations seems to be associated with climate conditions, concentrations being higher during wet years than during dry ones. Various hypotheses could explain these results; however, we need additional information to verify them. We think that a mechanistic modelling approach could be interesting to do so.

1. Introduction

1.1. Historique et objectifs des réseaux de suivi à long terme des écosystèmes forestiers

Suite à la prise de conscience internationale des possibles effets néfastes de la pollution sur les forêts, le pouvoir exécutif de la convention de Genève (UN/ECE) sur le transport à longue distance de la pollution atmosphérique a décidé en 1985 de mettre sur pied un programme international coopératif “forêt” (*ICP forest*) ayant pour mission l’observation et la surveillance des effets de la pollution de l’air sur les forêts. Actuellement, une quarantaine de pays européens ainsi que le Canada et les Etats-Unis participent au programme *ICP forest*. Concrètement, ce programme a pour objectif de faciliter la récolte de données comparables concernant l’évolution de la vitalité des forêts en relation avec les conditions environnementales actuelles (en particulier la pollution de l’air). Dans ce contexte, deux réseaux d’intensité différente ont été mis en place pour le suivi à long terme des écosystèmes forestiers en Europe. Le premier réseau (appelé *Level I*) est principalement dédié au suivi annuel de l’état sanitaire des couronnes ; il a été établi en 1986 sur base d’un maillage de 16 x 16 km couvrant l’ensemble de l’Europe. Le deuxième réseau (appelé *Level II*) est consacré au suivi intensif des forêts dans un nombre plus restreint de placettes. Les quatre principaux objectifs de ce deuxième réseau ont été fixés officiellement en 1990 lors de la première conférence ministérielle de Strasbourg sur la protection des forêts en Europe :

- obtenir des informations approfondies sur l’évolution de certains écosystèmes européens, en prenant en compte la dimension historique de l’évolution et des variations de la vitalité des forêts, les conditions stationnelles et les événements climatiques ;
- chercher à établir des corrélations entre la variation des facteurs environnementaux et la réaction des écosystèmes ;
- déterminer le niveau de charge critique en polluants susceptible de déstabiliser un type donné d’écosystèmes forestiers ;
- permettre de mieux interpréter les résultats issus du premier réseau (*Level I*).

En signant la résolution S1 de la conférence ministérielle de Strasbourg sur la protection des forêts en Europe, la France, la Belgique et le Luxembourg ainsi que d’autres pays européens, se sont engagés à créer, à l’échelle nationale, un réseau de placettes permanentes pour la surveillance intensive des écosystèmes forestiers (*Level II*). La conférence ministérielle de Strasbourg a été suivie de plusieurs règlements communautaires, et en 1993, la conférence d’Helsinki en a confirmé les décisions (dernier règlement en date : règlement n°2152/2003 “Forest Focus”). En France, le Réseau National de suivi à long terme des ÉCOsystèmes FORestiers (RENECOFOR) a été créé en 1992 et est géré depuis lors par l’Office National des Forêts (ONF). En Région Wallonne, la mise en œuvre de ce réseau a été confiée à l’Unité des Eaux et Forêts de l’UCL et a commencé en 1995. Au Luxembourg, le réseau a été installé en 1993 et est géré par l’administration des Eaux et Forêts en collaboration avec l’ONF.

Ces réseaux ont pour but de contribuer à une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes forestiers, notamment dans le cadre des modifications probables du milieu (fertilité des stations, climat, facteurs biotiques). Pour répondre à ces objectifs, des mesures sont réalisées à intervalle régulier et permettent de suivre l’accroissement des arbres, certains stades de leur phénologie, leur état sanitaire, leur état nutritionnel, la production annuelle d’une partie de la nécromasse, les caractéristiques physiques et chimiques des sols, l’inventaire de la végétation, et dans un nombre plus restreint de placettes, d’estimer les dépôts atmosphériques, les concentrations des solutions de sol ainsi que certains paramètres climatiques (ONF, 1996).

1.2. Teneurs foliaires : outil de diagnostic et facteurs de variation

L'utilisation de l'analyse foliaire en tant qu'outil de diagnostic du statut nutritionnel se base sur la relation qui existe entre la composition minérale foliaire et la croissance de la plante. La forme théorique de cette relation est bien connue et comprend trois zones bien distinctes (Marschner, 1995). Dans la première partie de la courbe, la croissance augmente avec la teneur foliaire en un élément donné (zone de déficience) ; ensuite, la courbe passe par un palier pour lequel la croissance ne semble plus affectée par la teneur foliaire (zone optimale) et finalement, la croissance diminue lorsque la teneur foliaire augmente encore (zone de toxicité). La calibration de cette courbe pour une espèce donnée permet de définir quatre niveaux caractéristiques de teneurs foliaires : le seuil de carence qui correspond à l'apparition de symptômes visibles d'insuffisance de nutrition, le niveau critique qui correspond à 90% de la croissance maximale, la teneur optimale et le seuil de toxicité qui correspondent respectivement à la valeur la plus basse et à la valeur la plus haute de la zone de composition optimale (Bonneau, 1995).

Cette relation entre la teneur foliaire et la croissance peut néanmoins varier car la composition foliaire dépend d'une série de facteurs. En effet, les teneurs foliaires diffèrent selon les espèces en fonction de leur métabolisme et de la composition de leurs tissus foliaires (Marschner, 1995 ; Hagen-Thorn *et al.*, 2004). Pour une espèce donnée, la disponibilité des éléments dans le sol ainsi que les besoins de la plante en lien avec sa croissance déterminent sa composition minérale foliaire. Au sein d'un même peuplement monospécifique, les teneurs foliaires peuvent varier en fonction du statut social (Morrison, 1985) et du génotype (Heilman, 1985). Les teneurs foliaires sont également variables en fonction du stade de développement (Cole et Rapp, 1981 ; DeBell et Radwan, 1984), de l'âge des feuilles (résineux) et de la position dans la cime (Luyssaert *et al.*, 2002). Au niveau temporel, les teneurs changent tout au long de la saison de végétation (Leroy, 1968 ; Le Tacon et Toutain, 1973 ; Schueller, 1978) ainsi que d'une année à l'autre en fonction des conditions climatiques (Mader et Thompson, 1969 ; Hippeli et Branse, 1992 ; Schleppei *et al.*, 2000). Le protocole d'échantillonnage élaboré pour l'acquisition des données sur les réseaux français, wallon et luxembourgeois a permis de réduire certaines de ces sources de variation.

A long terme, les teneurs foliaires peuvent évoluer non seulement en fonction de l'âge de l'arbre mais également sous l'effet de changements environnementaux. La pollution atmosphérique est considérée comme l'un des principaux facteurs susceptibles d'affecter la composition foliaire à long terme (Luyssaert *et al.*, 2005). Le développement de l'industrie et l'intensification de l'agriculture ont fortement augmenté les émissions d'oxydes de C, de S et d'N, ce qui s'est traduit respectivement par un accroissement de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère et par une augmentation des dépôts en S et en N. Dans les écosystèmes pauvres en éléments nutritifs telles que le sont généralement les forêts, ceci peut conduire à des déséquilibres nutritionnels. En effet, la croissance est favorisée par la concentration en CO₂ plus élevée dans l'air et par les apports d'N, alors que la disponibilité des autres éléments nutritifs reste limitée ou décroît sous l'effet de l'acidification des sols due aux apports acidifiants d'N et de S.

Pour mettre en évidence ces tendances à long terme, des séries chronologiques couvrant de larges périodes de temps sont nécessaires. Avant la mise en place des réseaux de suivi à long terme des écosystèmes forestiers, ce type de données était très rare et n'a pu être obtenu que ponctuellement en s'intéressant, par exemple, au traitement témoin de dispositifs expérimentaux relatifs à l'éclaircie ou à la fertilisation (Mohren *et al.*, 1986 ; Mellert *et al.*, 2004). A défaut, certaines études se sont basées sur un ré-échantillonnage après un certain laps de temps ce qui comporte néanmoins le désavantage de ne pas pouvoir séparer facilement la tendance à long terme de la variabilité interannuelle (Alfani, 2000 ; Duquesnay *et al.*, 2000). Depuis quelques années, l'évolution temporelle des teneurs foliaires peut être étudiée sur base des données fournies par les réseaux nationaux mis en place dans les années 80 ou au début des années 90 (Flückiger et Braun, 1998 ; Thelin *et al.*, 1998 ; Luyssaert *et al.*, 2004 ; Luyssaert *et al.*, 2005).

De manière générale, l'évolution à long terme des teneurs foliaires est caractérisée par une augmentation des teneurs en N et par une diminution des teneurs en P, Ca, Mg et K (Flückiger et Braun, 1998 ; Thelin *et al.*, 1998 ; Duquesnay *et al.*, 2000 ; Mellert *et al.*, 2004 ; Luyssaert *et al.*, 2004).

1.3. Objectifs de l'étude

Cette étude consiste (i) en une mise en évidence des principaux facteurs expliquant la variabilité des teneurs foliaires et (ii) en une analyse des séries chronologiques (de 1993 à 2005) des teneurs foliaires dans les réseaux français (RENECOFOR), wallon et luxembourgeois de suivi à long-terme des écosystèmes forestiers. L'objectif de l'analyse temporelle est, d'une part, de distinguer les tendances à moyen terme de la variabilité interannuelle et d'autre part, d'émettre des hypothèses quant aux mécanismes responsables de ces variations temporelles.

1.4. Plan du document

Ce document est organisé de manière traditionnelle. Après la présente introduction, une section « matériel et méthodes » décrit succinctement les placettes étudiées, les méthodes de détermination des teneurs foliaires et s'attarde plus longuement sur les aspects relatifs au traitement des données. Ensuite, les résultats sont présentés par type d'analyses ; puis, ils sont synthétisés dans la section discussion où ils sont confrontés à la littérature internationale. Le document se termine par une conclusion qui reprend les principaux apports de cette étude et ouvre des perspectives pour de futures recherches.

2. Matériel et méthodes

2.1. Description des placettes

Cette étude porte sur 113 placettes ; 102 appartiennent au réseau français RENECOFOR, 9 au réseau wallon (Belgique) et 2 au réseau Luxembourgeois. Les placettes françaises sont identifiées sur base de l'espèce codée avec deux ou trois lettres majuscules et du numéro de département. Lorsque plusieurs placettes d'une même espèce sont présentes dans un même département, elles sont distinguées à l'aide d'une lettre minuscule. Pour les placettes wallonnes et luxembourgeoises, le numéro de département a été remplacé par l'initiale en majuscule du pays et les différentes placettes d'une même espèce sont ensuite distinguées à l'aide d'un chiffre. Les placettes incluses dans cette étude sont brièvement décrites (localisation, altitude, pente, exposition, climat, type de sol, espèce, type de forêt) à la Figure 1 et au Tableau 1.

Les réseaux (*Level II*) comprennent trois niveaux de suivi d'intensité différente. Le niveau 1 correspond aux observations de base réalisées dans l'ensemble des placettes et caractérisant l'état sanitaire, le statut nutritionnel, la croissance des arbres et les conditions écologiques. Dans une partie des placettes (30), la mesure des dépôts atmosphériques humides est réalisée en plus des observations du niveau 1 (niveau 2) et dans un sous-ensemble de ces placettes de niveau 2, les solutions du sol sont récoltées pour être analysées (niveau 3).

2.2. Détermination des teneurs foliaires

Dans les trois réseaux, les analyses foliaires ont dans un premier temps été effectuées chaque année (de 1993 à 1997 en France, en 1996 et 1997 en Wallonie et de 1994 à 1999 au Luxembourg) ; par la suite, les analyses ont été réalisées un an sur deux jusqu'en 2005, excepté en 2003 dans le réseau français RENECOFOR. Un protocole d'échantillonnage, de préparation et d'analyse des échantillons a été mis au point pour les besoins du réseau français RENECOFOR et a également été appliqué dans les réseaux wallon et luxembourgeois. Ce protocole est décrit brièvement dans ce document ainsi que les différences méthodologiques entre réseaux ; pour plus de détails, le lecteur est renvoyé au rapport de Croisé *et al.* (1999) lui-même inspiré d'Ulrich *et al.* (1994).

Dans chacune des placettes, 52 arbres appartenant à la classe des dominants et codominants de l'essence principale ont été sélectionnés parmi les arbres "objectif". Ces arbres sont répartis en deux groupes : l'un composé de 36 arbres "observation" situé à l'intérieur de la placette (délimitée par un grillage) et l'autre composé de 16 arbres "échantillon" situé à l'extérieur. Ces arbres font périodiquement l'objet de mesures dendrométriques individuelles et d'une observation de leur état sanitaire. Les 16 arbres "échantillon" servent au prélèvement d'échantillons foliaires. La moitié d'entre eux est effectivement échantillonnée à chaque fois, l'autre moitié servant de réserve. Les placettes feuillues et de mélèze sont échantillonnées entre le 15 juillet et le 31 août ; les placettes résineuses entre le 1^{er} ou le 15 octobre et le 15 décembre ou le 15 janvier selon leur situation géographique et l'altitude. Les feuilles ou aiguilles sont prélevées au fusil de chasse dans le tiers supérieur du houppier. Dans la mesure du possible, les directions de prélèvement sont décalées de 90° d'un arbre à l'autre afin de ne pas privilégier une direction donnée. Une fois au sol, les feuilles et les aiguilles sont placées dans des sacs microporeux. Les rameaux d'épicéa, de sapin et de douglas sont directement mis en sac, les aiguilles étant séparées des branches après un passage à l'étuve. En cas de polycyclisme, seules les feuilles des premières pousses sont prises en compte. Pour le mélèze, les aiguilles sont choisies sur les pousses de l'année précédente seulement. Pour les autres résineux, seules les aiguilles de l'année en cours sont prélevées dans les placettes de niveau 1. Dans les placettes de niveaux 2 et 3, les aiguilles de l'année précédente sont également prélevées et analysées séparément.

Une fois au laboratoire les échantillons destinés aux analyses chimiques sont séchés à l'étuve à 40°C afin d'éviter toute évolution chimique ou toute dégradation due à l'humidité. Ils sont ensuite

pesés puis broyés pour les analyses. Les échantillons moyens par placette sont constitués du mélange d'un poids identique de chacun des huit échantillons individuels. D'autre part, un échantillon de 100 feuilles ou de 400 aiguilles par placette est constitué séparément en prenant le même nombre de feuilles de chacun des huit arbres "échantillon". Ce deuxième échantillon est séché à l'étuve à 80°C pour déterminer le poids sec de 100 feuilles ou de 1000 aiguilles.

Les méthodes de mise en solution et de dosage sont décrites dans le Tableau 2 pour chaque élément et pour les trois réseaux.

2.3. Données supplémentaires

Afin d'expliquer l'évolution temporelle des teneurs foliaires, d'autres variables mesurées dans le cadre des réseaux ont été utilisées :

- les propriétés chimiques des sols dans les 20 premiers centimètres (Ponette *et al.*, 1997) ;
- le stock de carbone dans les couches hologaniques ;
- la texture moyenne d'un profil par placette (Brêthes et Ulrich, 1997) ;
- les indices d'Ellenberg (acidité, humidité, luminosité, richesse en N) ;
- les dépôts atmosphériques annuels hors et sous couvert forestier (Ulrich *et al.*, 1998) ;
- les dépôts d'N (NO_3 et NH_4) hors couvert forestier estimés sur l'ensemble du territoire français (Croisé et al., 2002) ;
- les retombées de litière;
- les précipitations hors couvert et la température de l'air durant la saison de végétation.

2.4. Traitement des données

Deux types d'analyses statistiques ont été effectués pour cette étude (analyse en composantes principales et modèles linéaires). Les analyses en composantes principales ont été réalisées pour mettre en évidence les principaux facteurs explicatifs de la variabilité des teneurs foliaires et pour faire ressortir les variations interannuelles, alors que les modèles linéaires ont été utilisés pour caractériser l'évolution temporelle (à l'aide d'une fonction linéaire) ainsi que la variabilité inter-annuelle et inter-placette (facteurs aléatoires).

Plusieurs analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées sur les jeux de données relatifs aux teneurs foliaires et aux dépôts atmosphériques. Pour les lecteurs peu familiarisés avec les analyses en composantes principales, les notions de base sont expliquées au début de la section résultats.

En ce qui concerne les teneurs foliaires, une première ACP a été effectuée sur base des moyennes par placette afin de mettre en évidence les principaux effets. Sur base de cette analyse en composantes principales, les placettes ont été classées en fonction de l'espèce et du type de sol, qui sont les principaux facteurs de variations. Deux grandes classes de sol ont été considérées : les sols eutrophes qui regroupent tous les sols dont le pH eau est supérieur à 5.5 (rendzines, sols bruns eutrophes et calciques) et les sols acides qui ont un pH eau inférieur à cette valeur (sols bruns mésotrophes, acides et lessivés, podzols et sols lessivés à pseudogley). Il aurait été préférable de faire une classe séparée avec les sols calcaires qui ont une disponibilité en éléments minéraux particulière. Malheureusement, les placettes situées sur sols calcaires sont souvent très peu nombreuses pour une même espèce. Les **groupes** sont identifiés par le même code que les placettes en ce qui concerne l'espèce et pour une même espèce, les sols acides (AC) et eutrophes (EU) sont distingués par un code à deux lettres majuscules. Le classement des placettes par **groupe** est repris au Tableau 1 ; les **groupes** contenant moins de quatre placettes n'ont pas été considérés. La méthode de Tukey (comparaisons multiples) a été utilisée pour comparer entre eux les **groupes** de placettes appartenant à une même **catégorie** (feuillus ou résineux).

Une deuxième ACP a ensuite été réalisée sur les teneurs foliaires moyennes centrées par groupe, c'est-à-dire que la moyenne du **groupe** a été soustraite aux moyennes des placettes appartenant à ce groupe afin de retirer l'effet "espèce" et en partie l'effet "type de sol". Pour chacun des quatre

principaux groupes de placettes (chêne sessile, hêtre, épicéa et pin sylvestre sur sols acides), deux ACPs ont été effectuées respectivement sur les teneurs annuelles en éléments majeurs et mineurs, ces données ayant été centrées (soustraction de la moyenne) et réduites (division par l'écart-type) par placette de manière à retirer l'effet "placette" pour mieux mettre en évidence les variations interannuelles. En plus des variables étant directement impliquées dans la définition des axes factoriels (variables actives), une série d'autres variables dites illustratives ont été introduites dans ces ACPs afin de mieux comprendre la signification écologique des axes.

Pour ce qui est des dépôts atmosphériques sous couvert, deux ACPs différentes ont été réalisées : l'une à partir des dépôts moyens par placette afin de mettre en évidence l'effet du type de climat et l'autre sur base des données annuelles desquelles l'effet de la placette a été retiré pour mettre en évidence l'effet de l'année.

Par ailleurs, des modèles linéaires ont été élaborés afin de mettre en évidence les éventuelles évolutions temporelles des teneurs foliaires. D'une part, pour chacune des **catégories** (feuillus ou résineux) et pour chacun des paramètres étudiés (poids de 100 feuilles ou 1000 aiguilles, taux de cendres, teneurs en éléments majeurs et mineurs, rapports entre éléments), un modèle linéaire a été ajusté aux données afin de prendre en compte l'effet du temps de manière spécifique pour chaque placette :

$$Y = a_i + b_i \cdot Nb_année + e(0, s_j^2)$$

où Y est le paramètre foliaire étudié, Nb_année est le nombre d'année à partir de 1992, et e est le terme d'erreur dont la variance (s_j^2) dépend de la **catégorie**. L'indice i se réfère à la placette et l'indice j à la **catégorie** (feuillus ou résineux). Ce modèle permet d'estimer un intercepte (a_i) et une pente (b_i) pour tous les paramètres foliaires dans chacune des placettes. D'autre part, les tendances temporelles linéaires ont été décrites par **groupe** de placettes sur base de modèles linéaires mixtes prenant également en compte deux facteurs aléatoires décrivant respectivement la variabilité inter-placette et interannuelle :

$$Y = a + b \cdot Nb_année + c(0, s_c^2) + q(0, s_q^2) + e(0, s_e^2)$$

où Y est le paramètre foliaire étudié, Nb_année est le nombre d'année à partir de 1992, ? est l'effet aléatoire "année" dont la variance (s_q^2) traduit la variabilité interannuelle, ? est l'effet aléatoire "placette" dont la variance (s_c^2) traduit la variabilité inter-placette au sein du **groupe** et e est le terme d'erreur dont la variance traduit la variabilité résiduelle (s_e^2). Les modèles ont été ajustés avec la procédure MIXED du logiciel SAS. En ce qui concerne les paramètres foliaires qui ne présentent pas une distribution normale, le logarithme népérien a été utilisé pour l'ajustement des modèles. La signification des tendances temporelles linéaires est évaluée sur base de la P-valeur du test de Student.

Etant donné que l'écart entre les années d'observation n'est pas homogène, le poids des différentes observations dans l'ajustement des modèles n'est pas identique, ce qui pourrait induire un biais. Par exemple, pour les placettes du réseau français RENECOFOR, l'analyse foliaire de 2005 a un poids supérieur aux autres années de mesure car elle intervient quatre ans après la dernière analyse alors que les premières analyses ont été effectuées chaque année (effet de levier). Afin d'évaluer l'impact de cet échantillonnage temporel non balancé, les modèles linéaires par **groupe** ont été ajustés sur deux jeux de données différents : l'un comprenant l'ensemble des années d'observation disponibles et l'autre constitué d'un sous-ensemble d'années équidistantes de quatre ans (1993, 1997, 2001 et 2005).

Les proportions de la variance totale expliquées par la tendance temporelle linéaire et les effets aléatoires "année" et "placette" ont été estimées par soustraction en supposant l'indépendance entre les différents effets :

- % effet linéaire du temps = R^2 du modèle sans aucun effet aléatoire ;
- % effet aléatoire "année" = R^2 du modèle complet - R^2 du modèle sans l'effet aléatoire "année" ;
- % effet aléatoire "placette" = R^2 du modèle complet - R^2 du modèle sans l'effet aléatoire "placette".

Tableau 1 : Caractéristiques des placettes. Les placettes en italique font également l'objet de mesures en ce qui concerne les dépôts atmosphériques.

Table 1: Plot characteristics. Plots where atmospheric depositions are measured are in italic.

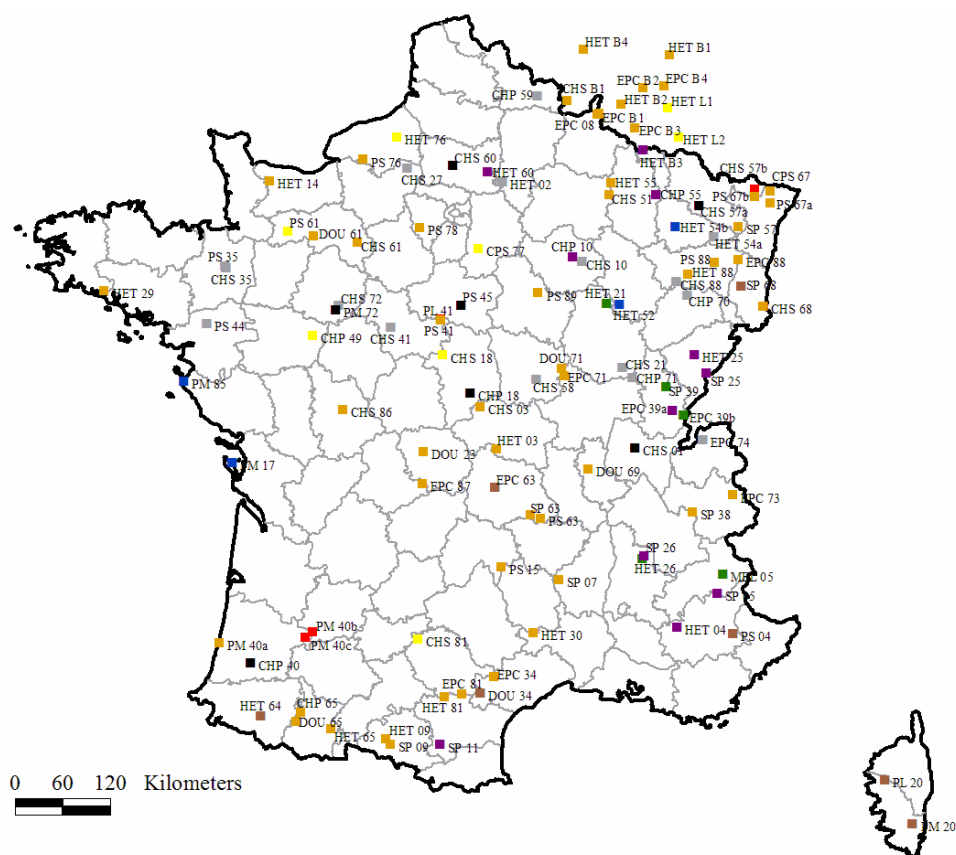
Placette	Groupe	Altitude (m)	Espèce	Climat	Forêt	Pente (%)	Exposition
CHP 10	CHP_AC	115	chêne pédonculé	continental	domaniale de Larivour	0	plat
CHP 18	CHP_AC	175	chêne pédonculé	semi-océanique	domaniale de Verneuil	2	NW
<i>CHP 40</i>	<i>CHP_AC</i>	<i>20</i>	<i>chêne pédonculé</i>	<i>océanique</i>	<i>communale de Gamarde</i>	<i>5</i>	<i>NE</i>
CHP 49	CHP_AC	57	chêne pédonculé	semi-océanique	domaniale de Monnaie	0	SW
CHP 55	CHP_AC	220	chêne pédonculé	continental	domaniale de Haudronville	0	plat
<i>CHP 59</i>	<i>CHP_AC</i>	<i>149</i>	<i>chêne pédonculé</i>	<i>semi-océanique</i>	<i>domaniale de Mormal</i>	<i>3</i>	<i>plat</i>
CHP 65	CHP_AC	370	chêne pédonculé	semi-océanique	communale d'Azereix	12	SE
CHP 70	CHP_AC	240	chêne pédonculé	continental	communale d'Anjeux	0	plat
CHP 71	CHP_AC	190	chêne pédonculé	continental	domaniale de Pourlans	0	plat
CHS 01	CHS_AC	260	chêne sessile	continental	domaniale de Seillon	3	plat
CHS 03	CHS_AC	260	chêne sessile	continental	domaniale de Tronçais	0	plat
CHS 10	CHS_AC	160	chêne sessile	continental	domaniale du Temple	0	plat
CHS 18	CHS_AC	176	chêne sessile	semi-océanique	domaniale de Vierzon	1	plat
CHS 21	CHS_AC	220	chêne sessile	continental	domaniale de Citeaux	0	plat
CHS 27	CHS_AC	175	chêne sessile	semi-océanique	domaniale de Lyons	0	plat
<i>CHS 35</i>	<i>CHS_AC</i>	<i>80</i>	<i>chêne sessile</i>	<i>océanique</i>	<i>domaniale de Rennes</i>	<i>0</i>	<i>plat</i>
<i>CHS 41</i>	<i>CHS_AC</i>	<i>127</i>	<i>chêne sessile</i>	<i>semi-océanique</i>	<i>domaniale de Blois</i>	<i>0</i>	<i>plat</i>
CHS 51	CHS_AC	180	chêne sessile	continental	domaniale de Chatrices	2	S
CHS 57a	CHS_AC	315	chêne sessile	continental	domaniale d'Amelécourt	4	NE
CHS 57b	CHS_AC	320	chêne sessile	continental	domaniale de Mouterhouse	15	NW
CHS 58	CHS_AC	270	chêne sessile	continental	domaniale de Vincence	7	SW
CHS 60	CHS_AC	55	chêne sessile	semi-océanique	domaniale de Hez-Froidmontagnard	1	plat
CHS 61	CHS_AC	220	chêne sessile	semi-océanique	domaniale de Réno Valdieu	5	SE
CHS 68	CHS_AC	256	chêne sessile	continental	domaniale de la Hardt	0	plat
CHS 72	CHS_AC	170	chêne sessile	semi-océanique	domaniale de Bercé	0	plat
CHS 81	CHS_AC	300	chêne sessile	méditerranéen	domaniale de Grésigne	18	SE
CHS 86	CHS_AC	116	chêne sessile	continental	domaniale de Moulière	4	NW
CHS 88	CHS_AC	330	chêne sessile	continental	domaniale de Darney	0	plat
<i>CHS B1</i>	<i>CHS_AC</i>	<i>257</i>	<i>chêne sessile</i>	<i>continental</i>	<i>domaniale de Chimay</i>		<i>plat</i>
CPS 67	CHS_AC	350	chêne sess. et péd.	continental	domaniale de Nonnenhardt	10	S
<i>CPS 77</i>	<i>CHS_AC</i>	<i>80</i>	<i>chêne sess. et péd.</i>	<i>semi-océanique</i>	<i>domaniale de Fontainebleau</i>	<i>0</i>	<i>plat</i>
HET 02	HET_AC	145	hêtre	semi-océanique	domaniale de Retz	0	plat
HET 03	HET_AC	590	hêtre	continental	domaniale des Colettes	15	N
HET 04	HET_EU	1300	hêtre	montagnard	domaniale du Jabron	50	N
HET 09	HET_AC	1250	hêtre	montagnard	domaniale de Soulan	32	SW
HET 14	HET_AC	90	hêtre	océanique	domaniale de Cerisy	4	plat
HET 21	HET_EU	400	hêtre	continental	domaniale de Lugny	3	NE
HET 25	HET_EU	570	hêtre	continental	domaniale de la Verrière du Grosbois	2	W
HET 26	HET_EU	1320	hêtre	montagnard	domaniale de Lente	12	W
HET 29	HET_AC	50	hêtre	océanique	domaniale de Carnoët	0	plat
<i>HET 30</i>	<i>HET_AC</i>	<i>1400</i>	<i>hêtre</i>	<i>montagnard</i>	<i>domaniale de l'Aigoual</i>	<i>25</i>	<i>SW</i>
HET 52	HET_EU	440	hêtre	continental	domaniale d'Auberive	0	plat
HET 54a	HET_AC	325	hêtre	continental	domaniale des Hauts Bois	5	E
<i>HET 54b</i>	<i>HET_EU</i>	<i>390</i>	<i>hêtre</i>	<i>continental</i>	<i>domaniale de Haye</i>	<i>2</i>	<i>plat</i>
HET 55	HET_AC	250	hêtre	continental	domaniale de Lachalade	0	plat
HET 60	HET_EU	138	hêtre	semi-océanique	domaniale de Compiègne	0	plat
<i>HET 64</i>	<i>HET_AC</i>	<i>400</i>	<i>hêtre</i>	<i>océanique</i>	<i>communale d'Ance</i>	<i>44</i>	<i>NW</i>
HET 65	HET_AC	850	hêtre	montagnard	communale de Bize	25	NW
HET 76	HET_AC	210	hêtre	océanique	domaniale d'Eawy	0	plat
HET 81	HET_AC	700	hêtre	méditerranéen	domaniale de la montagnardagne Noire	0	plat
HET 88	HET_AC	400	hêtre	continental	domaniale du Ban d'Harol	3	W
HET B1	HET_AC	440	hêtre	continental	domaniale de Millescheid		N
HET B2	HET_AC	415	hêtre	continental	communale de Tellin		plat
<i>HET B3</i>	<i>HET_EU</i>	<i>370</i>	<i>hêtre</i>	<i>continental</i>	<i>communale de Ruette</i>		<i>NE</i>
<i>HET B4</i>	<i>HET_AC</i>	<i>120</i>	<i>hêtre</i>	<i>semi-océanique</i>	<i>bois de Lauzelle</i>		<i>plat</i>
HET L1	HET_AC	450	hêtre	continental	domaniale de Hosingen	35	NW
<i>HET L2</i>	<i>HET_AC</i>	<i>385</i>	<i>hêtre</i>	<i>continental</i>	<i>domaniale de Gruenewald</i>	<i>3</i>	<i>plat</i>

Tableau 1 : suite 1
Table 1: continued - 1

Placette	Groupe	Altitude (m)	Espèce	Climat	Forêt	Pente (%)	Exposition
DOU 23	DOU_AC	610	douglas	semi-océanique	sectionale du Maupuy	7	W
DOU 34	DOU_AC	700	douglas	méditerranéen	domaniale des Avant-montagnards	15	S
DOU 61	DOU_AC	375	douglas	semi-océanique	domaniale d'Ecouvès	4	E
DOU 65	DOU_AC	420	douglas	semi-océanique	communale de Lourdes	32	NE
DOU 69	DOU_AC	520	douglas	continental	départementale de Brou	50	W
DOU 71	DOU_AC	650	douglas	continental	domaniale d'Anost	10	SW
EPC 08	EPC_AC	480	épicéa	continental	domaniale de la Croix-Scaille	1	plat
EPC 34	EPC_AC	1020	épicéa	montagnard	domaniale d'Espinouse	10	plat
EPC 39a	EPC_EU	970	épicéa	montagnard	communale de Chaux du Dombief	10	SE
EPC 39b	EPC_EU	1210	épicéa	montagnard	communale des Rousses	8	W
EPC 63	EPC_AC	950	épicéa	montagnard	sectionale de Manson	0	plat
EPC 71	EPC_AC	600	épicéa	continental	domaniale de Glenne	20	SE
EPC 73	EPC_AC	1700	épicéa	montagnard	communale de Bourg-Saint-Maurice	40	NW
EPC 74	EPC_EU	1200	épicéa	montagnard	domaniale de Voiron	20	W
EPC 81	EPC_AC	820	épicéa	montagnard	domaniale de Nore	24	N
EPC 87	EPC_AC	650	épicéa	semi-océanique	sectionale de montagnardeil	25	W
EPC 88	EPC_AC	660	épicéa	montagnard	sectionale de Laveline	20	SW
EPC B1	EPC_AC	460	épicéa	continental	communale de Willerzie		N
EPC B2	EPC_AC	565	épicéa	continental	communale de Samrée		plat
EPC B3	EPC_AC	425	épicéa	continental	domaniale de Légglise		NE
EPC B4	EPC_AC	510	épicéa	continental	domaniale de Beho		SE
MEL 05		1850	mélèze	montagnard	communale de Champcella	20	NE
PL 20		1100	pin laricio	montagnard	domaniale d'Aitone	40	NW
PL 41		140	pin laricio	semi-océanique	domaniale de Lamotte-Beuvron	0	plat
PM 17		15	pin maritime	océanique	domaniale des Saumonards	0	plat
PM 20	PM_AC	850	pin maritime	montagnard	domaniale de Zonza	10	NW
PM 40a	PM_AC	27	pin maritime	océanique	domaniale de Vielle Saint Girons	7	SW
PM 40b	PM_AC	110	pin maritime	océanique	communale d'Arx	5	plat
PM 40c	PM_AC	150	pin maritime	océanique	communale de Losse	0	plat
PM 72	PM_AC	153	pin maritime	semi-océanique	domaniale de Bercé	0	plat
PM 85		5	pin maritime	océanique	domaniale des Pays de montagnards	0	plat
PS 04	PS_AC	1670	pin sylvestre	montagnard	communale du Fugeret	20	S
PS 15	PS_AC	1000	pin sylvestre	montagnard	sectionale de Paulhac	5	plat
PS 35	PS_AC	80	pin sylvestre	océanique	domaniale de Rennes	0	plat
PS 41	PS_AC	140	pin sylvestre	semi-océanique	domaniale de Lamotte Beuvron	0	plat
PS 44	PS_AC	38	pin sylvestre	océanique	domaniale du Gavre	0	plat
PS 45	PS_AC	145	pin sylvestre	semi-océanique	domaniale d'Orléans	0	plat
PS 61	PS_AC	260	pin sylvestre	semi-océanique	domaniale d'Andaines	4	plat
PS 63	PS_AC	750	pin sylvestre	continental	du Syndicat Mixte de Gestion Forestière d'Arlanc	25	NW
PS 67a	PS_AC	175	pin sylvestre	continental	indivise de Haguenau	0	plat
PS 67b	PS_AC	290	pin sylvestre	continental	domaniale d'Ingwiller	5	plat
PS 76	PS_AC	70	pin sylvestre	océanique	domaniale de Brotonne	0	plat
PS 78	PS_AC	170	pin sylvestre	semi-océanique	domaniale de Rambouillet	3	plat
PS 88	PS_AC	500	pin sylvestre	continental	communale de Bruyères	2	E
PS 89	PS_AC	120	pin sylvestre	continental	domaniale de Pontigny	0	plat

Tableau 1 : suite 2 et fin
Table 1: continued - 2

Placette	Groupe	Altitude (m)	Espèce	Climat	Forêt	Pente (%)	Exposition
SP 05	SP_EU	1360	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Boscodon	30	NE
SP 07	SP_AC	1300	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Lavillatte	20	W
SP 09	SP_AC	1100	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Massat	66	NW
SP 11	SP_EU	950	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Callong-Mirailles	40	N
SP 25	SP_EU	1000	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Ban	10	NW
SP 26	SP_EU	1150	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Lente	7	W
SP 38	SP_AC	1100	sapin pectiné	montagnard	domaniale de Saint-Hugon	35	E
SP 39	SP_EU	560	sapin pectiné	continental	communale d'Arbois	7	SE
SP 57	SP_AC	400	sapin pectiné	continental	domaniale d'Abreschviller	20	NW
SP 63	SP_AC	1040	sapin pectiné	montagnard	domaniale du Livradois	25	SW
SP 68	SP_AC	680	sapin pectiné	continental	domaniale de Guebville	45	NW



Groupes de sols

- Rendzines et sols humo-calciques
- Rendzines brunifiées et sols peu évolués d'apport sur substrat carbonaté
- Sols bruns eutrophes et sols bruns calciques
- Sols bruns mésotrophes, sols bruns humifères et sols bruns andiques
- Sols bruns acides, sols ocre-podzoliques et micro-podzols
- Sols podzoliques et podzols
- Sols bruns lessivés ou sols lessivés
- Sols lessivés à pseudogley, sols bruns lessivés à pseudogley, pseudogleys. Discontinuité texturale d'origine secondaire.
- Sols lessivés à pseudogley, sols bruns lessivés à pseudogley, pseudogleys. Discontinuité texturale d'origine primaire.

Figure 1 : Localisation des placettes et représentation sur base du type de sol.

Figure 1: Plot location, soil types are distinguished on the basis of the colour.

Tableau 2 : Méthodes de mise en solution et de dosage pour la détermination des teneurs foliaires dans les différents réseaux et évolution au cours du temps (VH : voie humide, VS : voie sèche).

Table 2: *Analytical methods used in the three countries and changes with time (VH: wet digestion, VS: dry digestion).*

	Méthode de mise en solution		Méthode de dosage	
	France et Luxembourg	Wallonie	France et Luxembourg	Wallonie
N	méthode Kjeldahl : minéralisation H ₂ SO ₄	de 1996 à 2004 : méthode Kjeldahl, ensuite analyseur CN	méthode Kjeldahl : distillation et titration	de 1996 à 2004 : méthode Kjeldahl, ensuite analyseur CN
P	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
S	VH HClO ₄ /HNO ₃	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	de 1997 à 2004 : colorimétrie, ensuite ICP
Ca	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Mg	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
K	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Na	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Cl	Extraction à l'eau	Pas dosé	HPLC	Pas dosé
Mn	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Fe	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Al	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Cu	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP
Zn	de 1993 à 1995 : VS reprise HF, de 1996 à 2001 : VH HNO ₃ /H ₂ O ₂ /HF, 2005 : VS reprise HF	VH HNO ₃ /HClO ₄	ICP	ICP

3. Résultats

3.1. Analyse en composantes principales

3.1.1. Notions de base pour l'interprétation

Ce paragraphe a pour objet d'aider les lecteurs peu familiarisés avec l'analyse factorielle à interpréter les résultats des analyses en composantes principales (ACP) réalisées dans le cadre de cette étude. L'objectif de ces analyses est de mettre en évidence les principaux facteurs qui expliquent la variabilité des teneurs foliaires dans l'ensemble des placettes. Les teneurs en éléments majeurs et mineurs peuvent être considérées comme 13 variables qui engendrent un espace à 13 dimensions. Au sein de cet espace, les teneurs foliaires mesurées permettent de positionner des points qui correspondent aux différentes placettes et aux différentes années de mesure. Toutefois, ce système est trop complexe pour être visualisé et interprété étant donné son nombre de dimensions. Une solution possible serait d'étudier les variables séparément, ce qui aurait le désavantage de ne pas prendre en compte les corrélations entre variables et pourrait conduire à des interprétations erronées. Il existe néanmoins une méthode mathématique, dénommée analyse en composantes principales (ACP), qui permet de réduire un système complexe en un système à deux dimensions tout en conservant la structure du jeu de données.

L'ACP permet de déterminer successivement les axes qui expliquent le mieux la dispersion des points ; ces axes sont des combinaisons linéaires des variables d'origine et sont déterminés de manière à être orthogonaux entre eux, c'est-à-dire indépendants. Pour analyser les résultats d'une ACP, deux types de représentations sont utilisés conjointement : (i) la projection des observations (points) dans un plan engendré par deux axes factoriels (généralement les premiers qui expliquent le plus la variabilité) et (ii) la projection des variables dans le plan factoriel correspondant. Les deux types de graphiques sont complémentaires et facilitent l'interprétation l'un de l'autre. La projection des observations dans le plan factoriel permet de voir comment les observations se regroupent tandis que la projection des variables permet d'examiner les corrélations entre variables et de comprendre comment les variables participent à la définition des différents axes factoriels. Dans le plan factoriel, les variables sont représentées par des vecteurs dont l'origine est commune pour tous et qui sont situés au sein d'un cercle de rayon unitaire. Lorsque la norme du vecteur est proche de un (proche du cercle), cela signifie que la variable est bien représentée dans le plan factoriel car le vecteur a également une norme égale à un dans l'espace multidimensionnel ; un petit vecteur correspond à une variable localisée selon d'autres axes et ne doit donc pas être pris en compte. Lorsque les variables sont bien représentées dans le plan factoriel, leur proximité peut être interprétée en termes de corrélation. À partir du graphique des variables, il est possible d'évaluer la corrélation entre une variable et un axe factoriel ; celle-ci correspond à la projection de cette variable sur cet axe. De cette façon, on détermine quelles sont les variables qui contribuent le plus à la définition des axes. Deux types de variables doivent être distingués : les variables actives qui participent à la définition des axes et les variables illustratives qui servent uniquement à mieux comprendre les différents axes.

Pour chaque ACP, les résultats ont été interprétés de la manière suivante. Premièrement, le type de données ayant servi à l'analyse est présenté. Ensuite, les premiers axes factoriels sont décrits par le pourcentage de variabilité qu'ils expliquent et par les variables qui leur sont les plus corrélées (coefficient de corrélation). Deuxièmement, on s'intéresse à la manière dont les observations sont regroupées en fonction des facteurs d'intérêt (variable illustrative) ainsi qu'à la disposition des niveaux des facteurs dans le plan factoriel. L'analyse des résultats de l'ACP permet *in fine* de comprendre comment s'organise la variabilité d'un jeu de données (corrélations entre variables actives) et quels sont les facteurs qui expliquent cette variabilité (variables illustratives). Cette approche peut paraître ardue pour les lecteurs n'ayant pas une formation spécifique dans ce domaine de la statistique. Nous proposons aux personnes qui éprouvent des difficultés dans l'analyse des résultats des ACPs de passer directement au point 3.1.4. où ces résultats sont présentés sans faire appel aux aspects statistiques.

3.1.2. Teneurs foliaires

Dans un premier temps, les résultats des ACPs mettant en évidence les principaux facteurs explicatifs de la variabilité des teneurs foliaires sont présentés. Ensuite, les ACPs faisant ressortir l'effet de l'année sont analysés séparément pour les éléments majeurs et mineurs ainsi que pour les quatre principaux groupes de placettes (Chêne sessile, Hêtre, Epicéa et Pin sylvestre sur sols acides).

Effet de l'espèce

La première ACP a été réalisée sur base des teneurs foliaires moyennes des différentes placettes. L'axe factoriel 1 explique 41 % de la variabilité totale et est négativement corrélé aux teneurs en N (-0.93), S (-0.90), Cu (-0.89), Fe (-0.82) et K (-0.77) ; cet axe correspond également à un léger gradient de texture allant des sols argileux aux sols sableux (Figure 2a). L'axe factoriel 2 explique 13 % de la variabilité et est négativement corrélé aux teneurs en Na (-0.84) et Cl (-0.70) ; cet axe est également corrélé avec la coordonnée X en Lambert étendu (Figure 2a), ce qui pourrait traduire l'effet de la distance par rapport à l'océan. Dans le plan engendré par les axes factoriels 1 et 2, les observations sont groupées par espèce (Figure 2b). L'axe 1 permet une séparation nette entre feuillus et résineux ; les espèces feuillues ont globalement des feuilles plus riches en N, S, Cu, Fe et K alors que les aiguilles de résineux sont plus riches en Al et Zn. Au sein des feuillus, l'axe 1 permet de distinguer le chêne pédonculé du chêne sessile alors que les placettes de hêtre sont discriminées sur base des deux axes. Au sein des résineux, l'axe 1 permet d'isoler les placettes de douglas, ceux d'épicéa et de sapin pectiné et les pinèdes tandis que l'axe 2 sépare les placettes de pin sylvestre de ceux de pin maritime dont les aiguilles sont plus riches en Na et Cl, probablement étant donné que les placettes de cette espèce sont en moyenne plus proches de l'océan.

Effet du type de sol

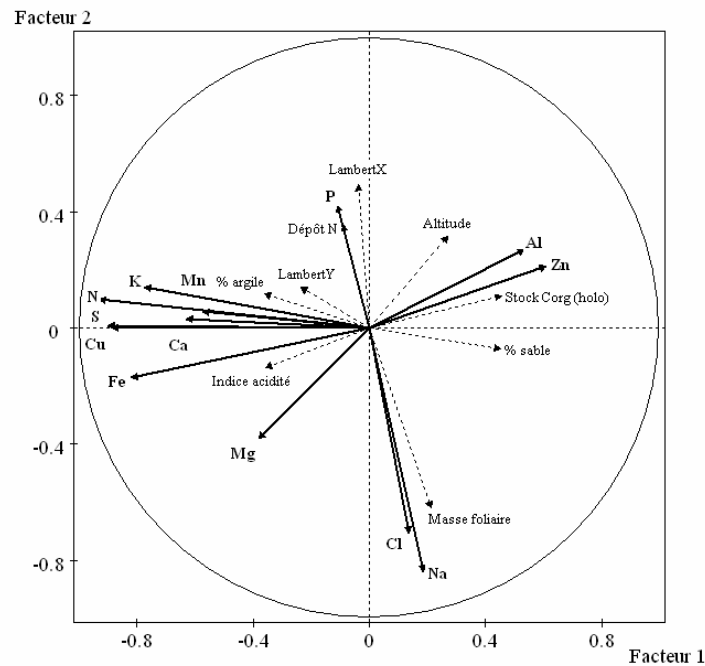
Les axes factoriels 3 et 4 de la même ACP expliquent chacun 10 % de la variabilité et ont permis de mettre en évidence l'effet du type de sol (Figure 3). Dans le plan engendré par ces deux axes (Figure 3b), on observe un gradient de richesse du sol permettant de distinguer les sols plus eutrophes des sols plus acides. Ce gradient est défini, d'une part, par les teneurs foliaires en Ca et Mg qui sont corrélées au pH eau du sol, à son taux de saturation en bases et à son pourcentage en argile et d'autre part, par la teneur foliaire en Mn qui leur est inversement corrélée (Figure 3a).

Effet du type de climat

Les observations projetées dans le plan factoriel engendré par les axes 3 et 4 peuvent aussi être représentées en fonction du type de climat (Figure 4b). Néanmoins sur base de ce facteur, la discrimination est assez faible ; les placettes sous climat océanique se distinguent légèrement de celles situées dans un climat montagnard. Afin de mieux mettre en évidence l'effet du type de climat, une nouvelle ACP a été réalisée sur base du même jeu de données duquel l'effet "**groupe**" a été retiré par une soustraction de la moyenne du **groupe** (Figure 5). Ceci permet d'enlever l'effet de l'espèce et une partie de l'effet du type de sol car les placettes ont été groupées en fonction de ces deux critères (voir Matériel et méthodes, point 2.4.). L'axe factoriel 1 de cette nouvelle ACP explique 19 % de la variabilité et est corrélé positivement à la teneur en Mg (0.80) et négativement à la teneur en Mn (-0.74) ; il est également légèrement négativement corrélé à la coordonnée Y en Lambert étendu (-0.51) (Figure 5a). L'axe factoriel 2 explique 16 % de la variabilité et est négativement corrélé aux teneurs en Na (-0.77) et en Cl (-0.83) et positivement corrélé à la coordonnée X en Lambert étendu (0.42) (Figure 5a). Sur l'axe 1, le centre de gravité du nuage de point relatif au climat continental est décalé vers la gauche par rapport à celui du climat montagnard, le climat semi-océanique étant dans une position intermédiaire. Les placettes sous

climat océanique se distinguent des autres sur base du deuxième axe, ce qui correspond à des teneurs foliaires plus élevées en Na et Cl probablement liées à la proximité de l'océan.

(a)



(b)

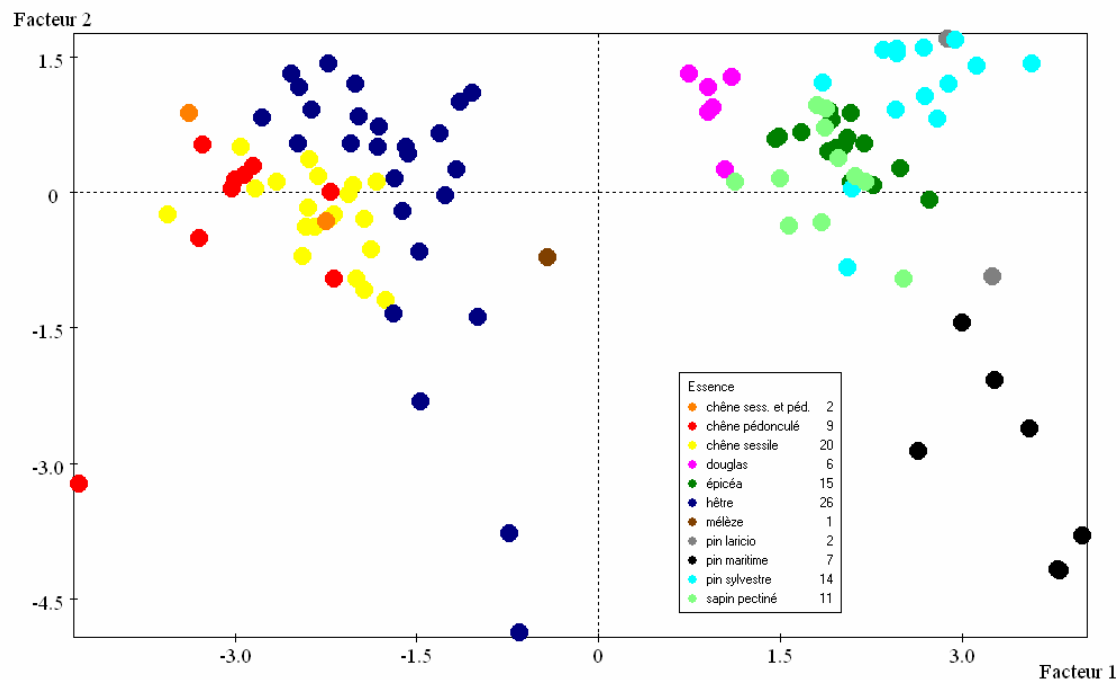
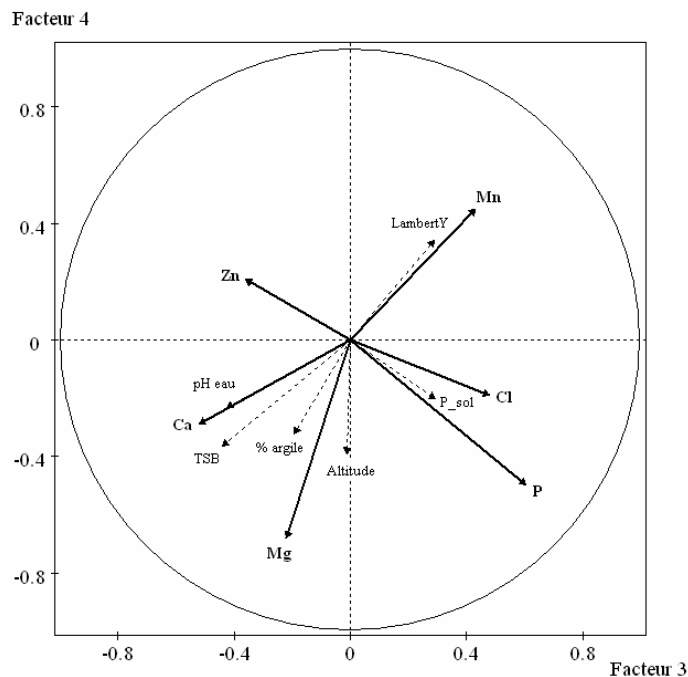


Figure 2 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (41 %) et 2 (13 %) de l'ACP globale réalisée sur base des teneurs foliaires moyennes (feuilles et aiguilles de l'année) en éléments majeurs et mineurs : mise en évidence de l'effet "espèce". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 2: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 41 %, axis 2: 13 %). The PCA was carried out on mean macro- and micro-nutrient concentrations of current leaves and needles in order to show up the species effect. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

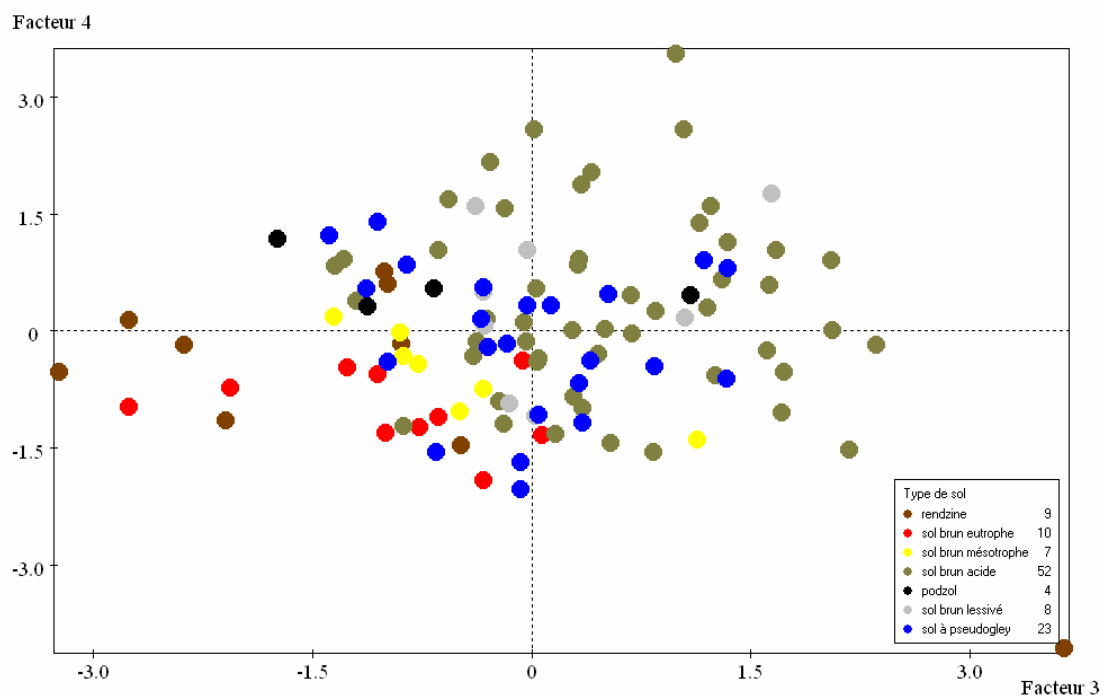
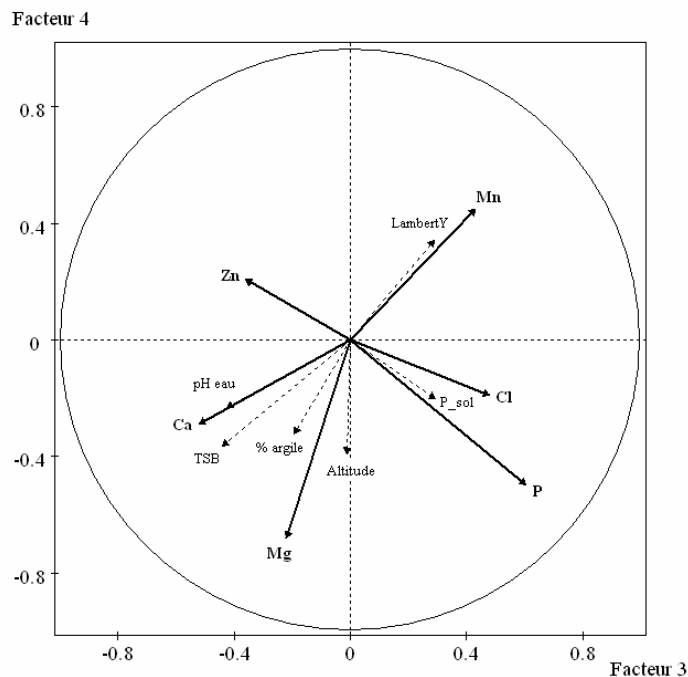


Figure 3 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 3 (10 %) et 4 (10 %) de l'ACP globale réalisée sur base des teneurs foliaires moyennes (feuilles et aiguilles de l'année) en éléments majeurs et mineurs : mise en évidence de l'effet "type de sol". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 3: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the third and fourth axes (axis 3: 10 %, axis 4: 10 %). The PCA was carried out on mean macro- and micro-nutrient concentrations of current leaves and needles in order to show up the effect of the soil type. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

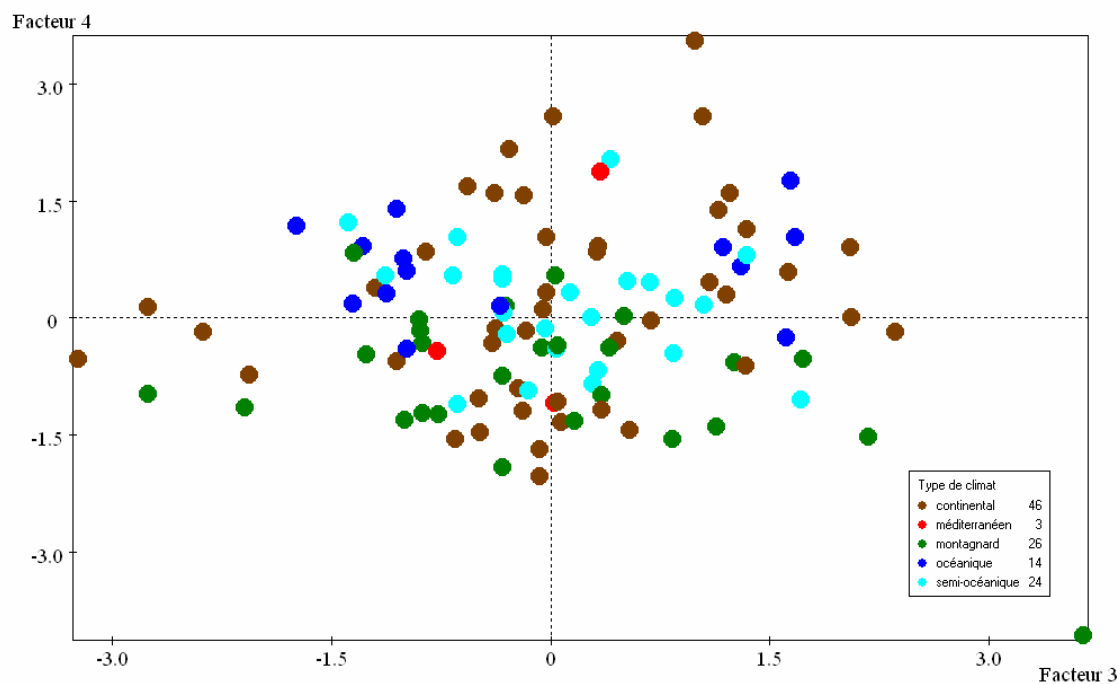
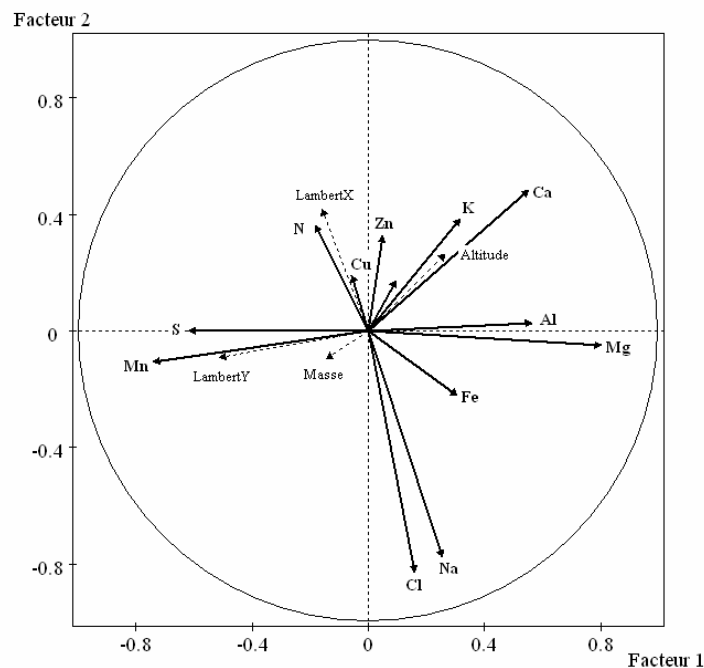


Figure 4 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 3 (10 %) et 4 (10 %) de l'ACP globale réalisée sur base des teneurs foliaires moyennes (feuilles et aiguilles de l'année) en éléments majeurs et mineurs : mise en évidence de l'effet "type de climat". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 4: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the third and fourth axes (axis 3: 10 %, axis 4: 10 %). The PCA was carried out on mean macro- and micro-nutrient concentrations of current leaves and needles in order to show up the effect of the climate. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

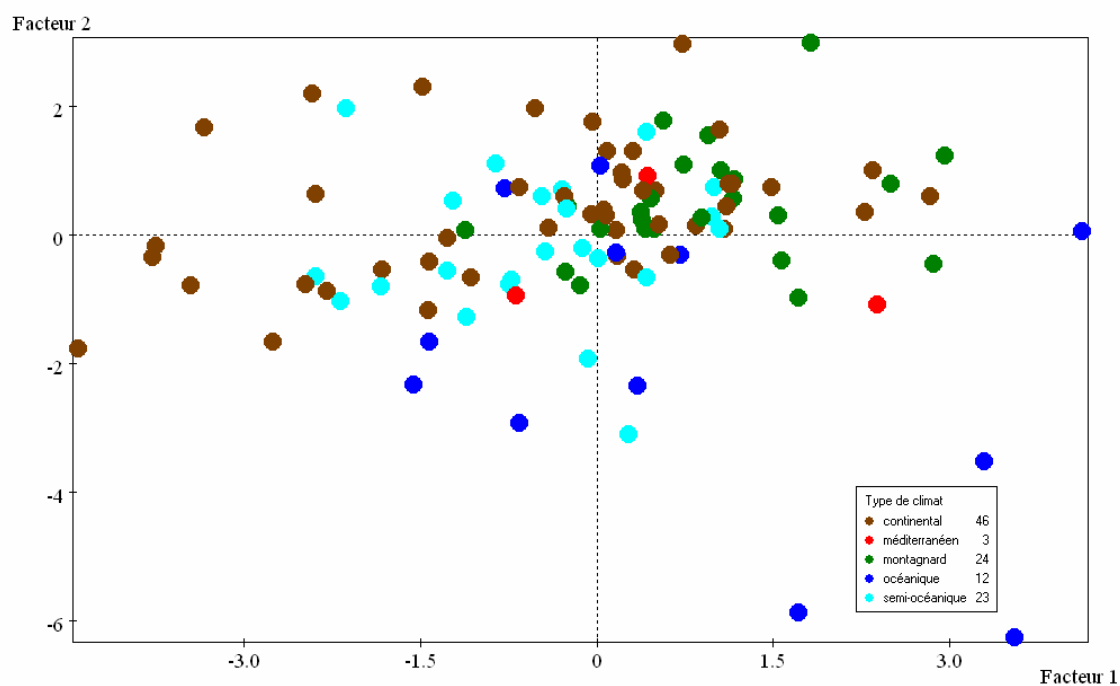


Figure 5 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (19 %) et 2 (16 %) de l'ACP globale réalisée sur base des teneurs foliaires moyennes (feuilles et aiguilles de l'année) en éléments majeurs et mineurs. L'effet "groupe" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "type de climat". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 5: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 19 %, axis 2: 16 %). The PCA was carried out on mean macro- and micro-nutrient concentrations from which the mean of the plot group has been subtracted in order to better show up the climate effect. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

Effet de l'année

Afin de mettre en évidence l'effet de l'année de mesure, les données annuelles de chaque placette ont été centrées (soustraction de la moyenne) et réduites (division par l'écart-type) de manière à retirer l'effet de la placette. A partir de ce jeu de données modifié, des ACPs ont été effectuées séparément pour les teneurs foliaires en éléments majeurs et mineurs, et pour les quatre principaux groupes de placettes.

Eléments majeurs

Chêne sessile sur sols acides

L'axe 1 explique 43 % de la variabilité et est corrélé négativement avec les teneurs en P (-0.90), K (-0.76) et Mg (-0.73) tandis que l'axe 2 explique 21 % de la variabilité et est négativement corrélé avec les teneurs en N (-0.68) et S (-0.54) (Figure 6a). Le nuage de points représentant les différentes placettes de chêne sessile sur sols acides se déplace de gauche à droite sur l'axe 1 au cours du temps, ce qui correspond à une diminution progressive des teneurs en P, K et Mg (Figure 6b). Par ailleurs, certaines fluctuations apparaissent également au niveau de l'axe 2. Les années 1995 et 1999 étant situées plus bas que les autres années, ce qui traduit des teneurs en N et S plus élevées (Figure 6b).

Hêtre sur sols acides

L'axe 1 explique 35 % de la variabilité et est corrélé positivement avec les teneurs en N (0.76) et P (0.72) et négativement avec la masse foliaire de 100 feuilles (-0.49) ; l'axe 2 explique 21 % de la variabilité et est corrélé négativement avec la teneur en S (-0.72) (Figure 7a). D'année en année, le nuage de points représentant le hêtre sur sols acides semble se déplacer de droite à gauche sur l'axe 1, ce qui signifie une baisse des teneurs en N et en P associée à une augmentation de la masse foliaire (Figure 7b). D'autre part, d'importantes variations interannuelles se produisent le long de l'axe 2 ; les années 1993, 1994, 1995, 2001, 2003 et 2005 se situent en haut du graphique alors que les années 1996, 1997, 1998 et 1999 sont en bas et correspondent à des teneurs en S plus élevées (Figure 7b).

Epicéa sur sols acides

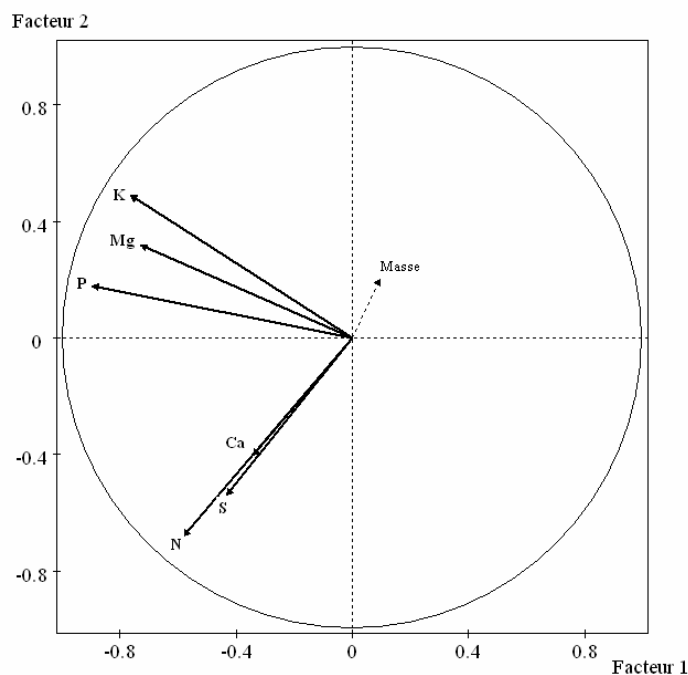
L'axe 1 explique 31 % de la variabilité et est positivement corrélé avec les teneurs en P (0.76), N (0.66) et S (0.61) (Figure 8a). L'axe 2 explique 26 % de la variabilité ; il est négativement corrélé avec la teneur en K (-0.81) et positivement corrélé avec les teneurs en Mg (0.59) et Ca (0.49) (Figure 8a). Au cours du temps, des fluctuations se produisent dans le plan factoriel sans pour autant qu'il y ait d'évolution temporelle dans l'une ou l'autre direction (Figure 8b). L'année 1998 se trouve en haut à gauche du graphique ce qui correspond à des teneurs foliaires peu élevées en N, P et K. Les années 1993, 1997, 1999 et 2001 sont plutôt en haut à droite et sont associées à des teneurs plus fortes en Ca et Mg et une plus faible teneur en K. Les années 1995, 1996, 2003 et 2005 sont en bas à gauche ce qui correspond à une forte teneur en K et de faibles teneurs en Ca et Mg ; l'année 1994 en bas à droite est également associée à une forte teneur en K et des teneurs plus élevées en N et P.

Pin sylvestre sur sols acides

L'axe 1 explique une proportion importante de la variabilité (58 %) et est négativement corrélé avec l'ensemble des teneurs en éléments majeurs (P : -0.91, N : -0.76, Ca : -0.75, Mg : -0.75, K : -0.68, S : -0.68 ; Figure 9a). Par contre, l'axe 2 explique une proportion nettement plus restreinte de la

variabilité et est peu corrélé avec les teneurs en éléments majeurs (K : -0.55, N : -0.39, S : 0.41, Mg : 0.40 ; Figure 9a). Comme pour l'épicéa sur sols acides, des variations interannuelles se produisent au sein du plan factoriel sans que cela ne se traduise par une tendance marquée dans l'une ou l'autre direction (Figure 9b). L'année 1999 est en haut à gauche ce qui correspond à des teneurs élevées en S, Ca et Mg. Les années 1997 et 1998 sont en haut au centre. Les années 1996 et 2005 sont au milieu à droite et sont globalement associées à de faibles teneurs en éléments majeurs. L'année 1995 est en bas au centre. Les années 1993 et 1994 sont en bas à gauche ce qui correspond à de plus fortes teneurs en N, P et K. L'année 2001 est au milieu à gauche et est globalement associée à de fortes teneurs en éléments majeurs.

(a)



(b)

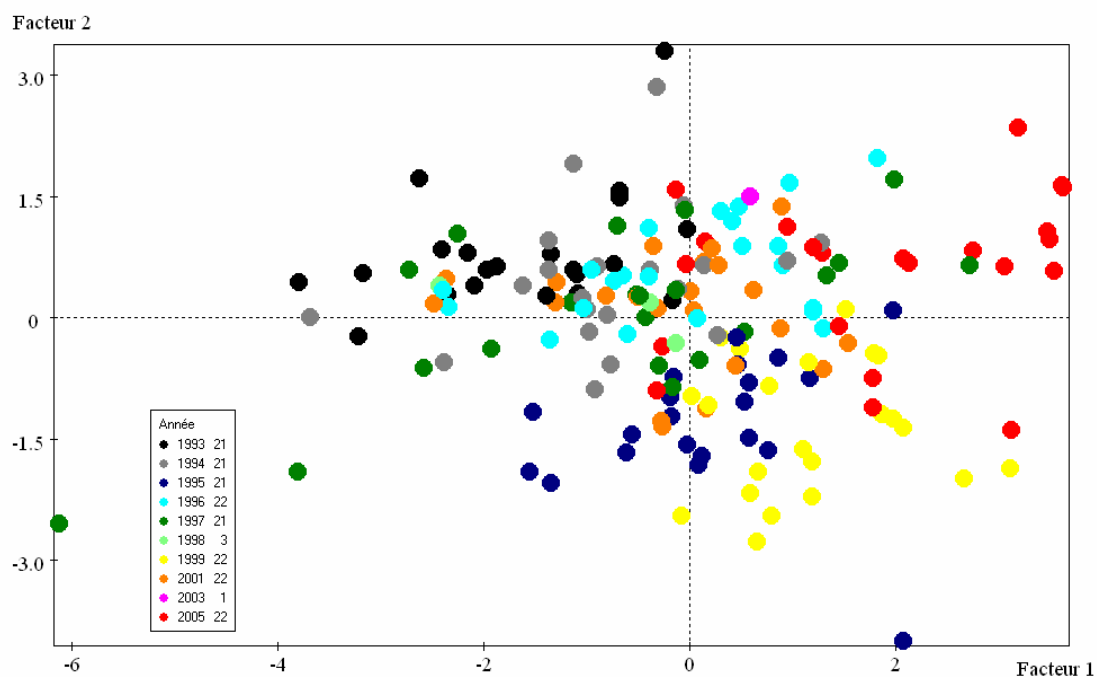
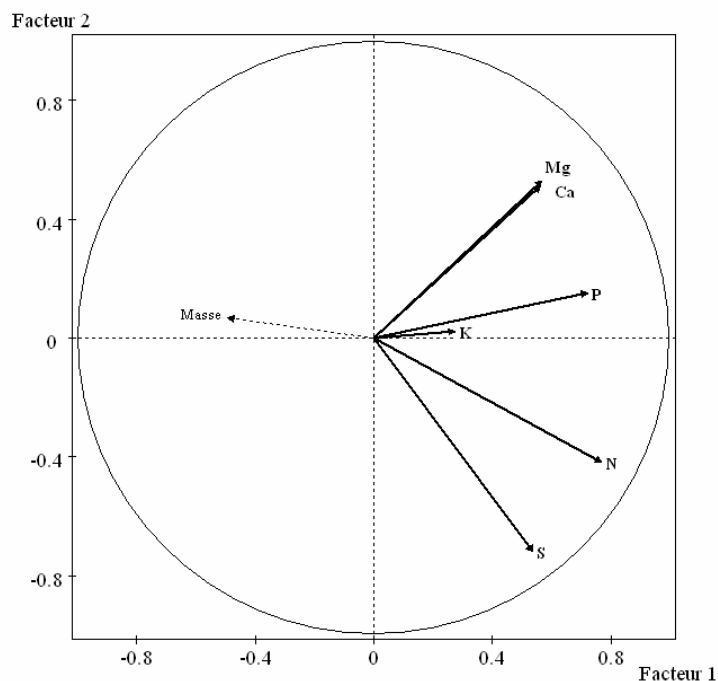


Figure 6 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (43 %) et 2 (21 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs foliaires en éléments majeurs du chêne sessile sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 6: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 43 %, axis 2: 21 %). The PCA was carried out on macro-nutrient foliar concentrations of common oak located on acid soils; the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

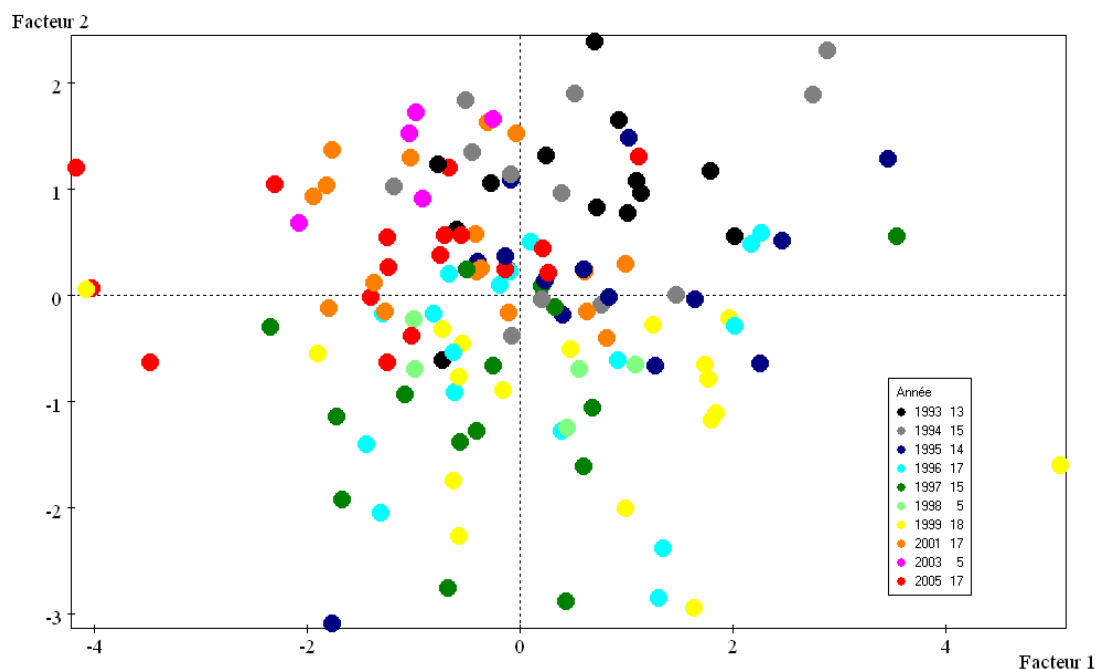
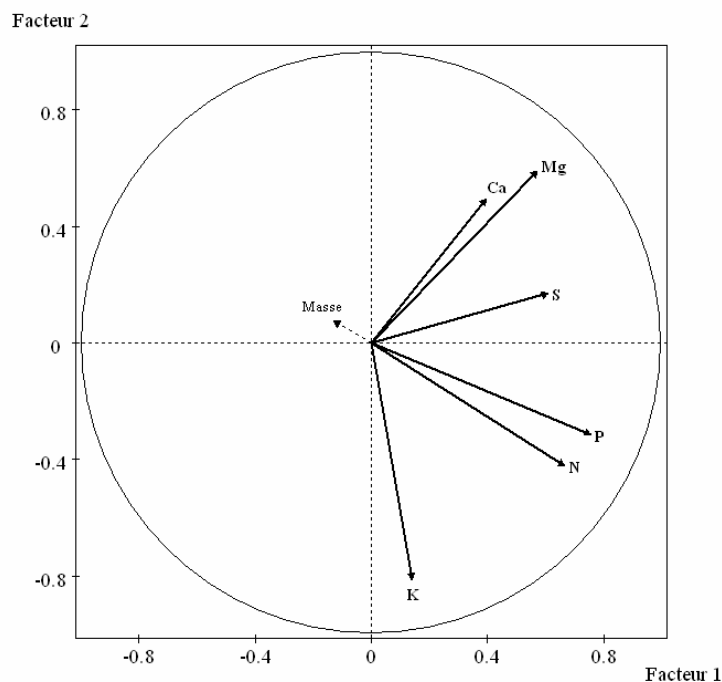


Figure 7 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (35 %) et 2 (21 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs foliaires en éléments majeurs du hêtre sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 7: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 35 %, axis 2: 21 %). The PCA was carried out on macro-nutrient foliar concentrations of European beech located on acid soils; the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

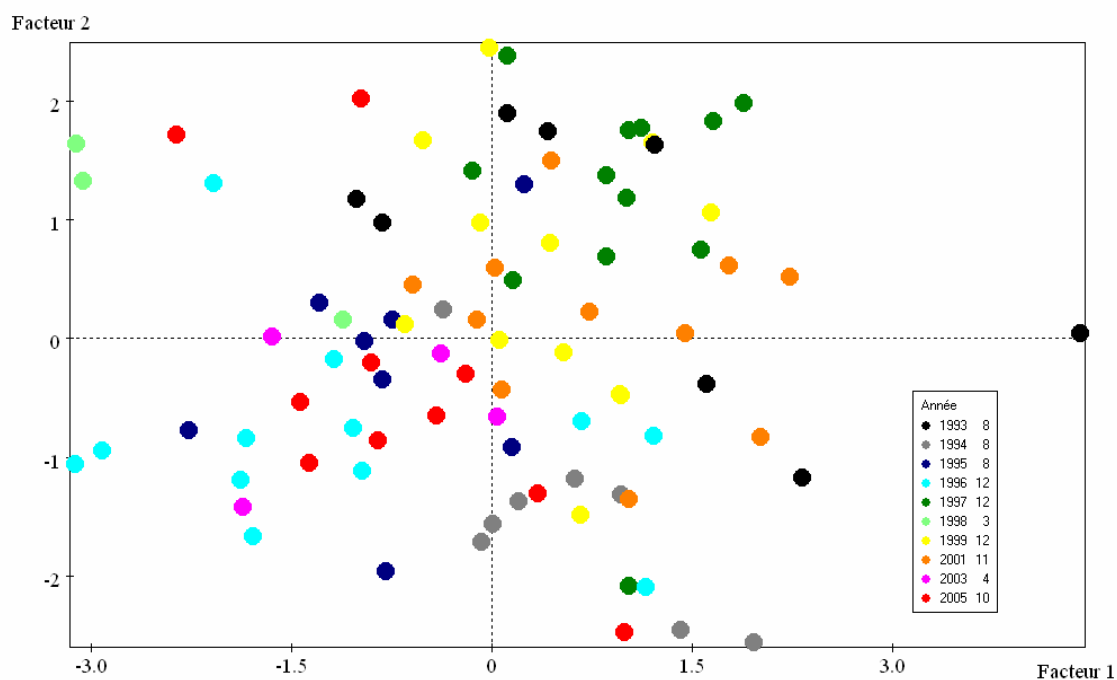
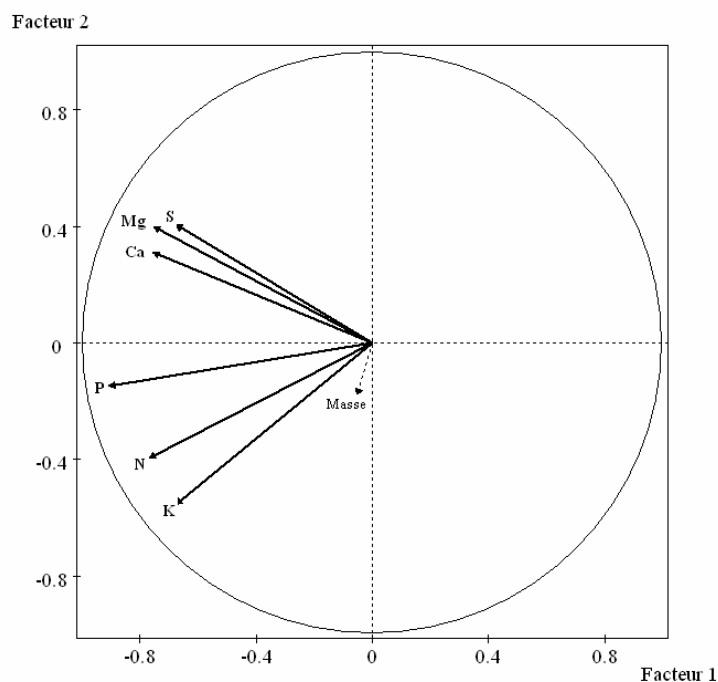


Figure 8 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (31 %) et 2 (26 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs en éléments majeurs des aiguilles de l'année d'épicéa sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 8: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 31 %, axis 2: 26 %). The PCA was carried out on macro-nutrient foliar concentrations of spruce located on acid soils (current needles); the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

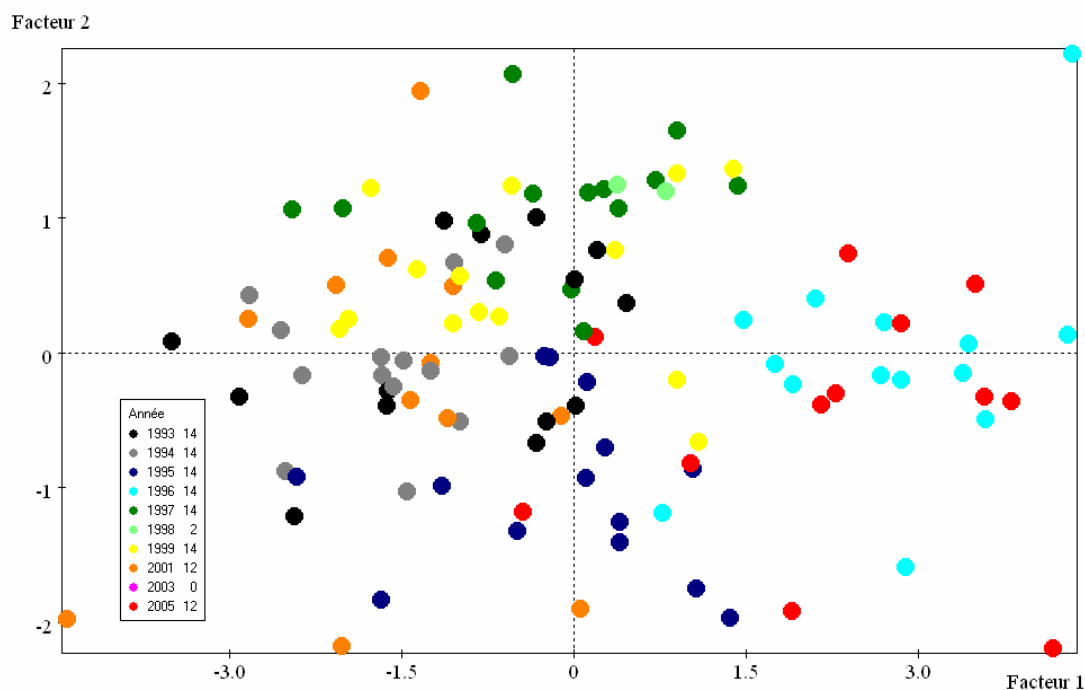


Figure 9 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (58 %) et 2 (15 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs en éléments majeurs des aiguilles de l'année de pin sylvestre sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 9: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 58 %, axis 2: 15 %). The PCA was carried out on macro-nutrient foliar concentrations of Scots pine located on acid soils (current needles); the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

Eléments mineurs

Chêne sessile sur sols acides

L'axe 1 explique 40 % de la variabilité et est négativement corrélé aux teneurs en Zn (-0.83), Fe (-0.77), Al (-0.76), Mn (-0.71) et Cu (-0.61) tandis que l'axe 2 explique 20 % de la variabilité et est négativement corrélé aux teneurs en Na (-0.75) et Cl (-0.77) (Figure 10a). Au cours du temps, le nuage de points se déplace de gauche à droite le long de l'axe 1, ce qui traduit une diminution des teneurs Zn, Mn, Cu, Al et Fe (Figure 10b). En ce qui concerne l'axe 2, une distinction très nette apparaît entre l'année 1996 (en haut) et les années 1998 et 1999 (en bas), ces dernières correspondant à des teneurs plus élevées en Na et Cl (Figure 10b).

Hêtre sur sols acides

La structure du jeu de données relatif au hêtre sur sols acides est semblable à celle du chêne sessile sur sols acides. L'axe 1 explique 38 % de la variabilité et est positivement corrélé aux teneurs en Fe (0.90), Al (0.81), Zn (0.67), Mn (0.65) et Cu (0.52) tandis que l'axe 2 explique 21 % de la variabilité et est négativement corrélé aux teneurs en Na (-0.82) et Cl (-0.80) (Figure 11a). De 1993 à 1997, le nuage de points s'est déplacé le long de l'axe 1 de l'extrémité droite à l'extrémité gauche pour revenir ensuite à une position intermédiaire les années suivantes (1998, 1999, 2001, 2003 et 2005, Figure 11b). Comme pour le chêne sessile sur sols acides, l'axe 2 permet de faire une distinction claire entre l'année 1996 (en haut) et les années 1998 et 1999 (en bas, teneurs plus fortes en Na et Cl, Figure 11b).

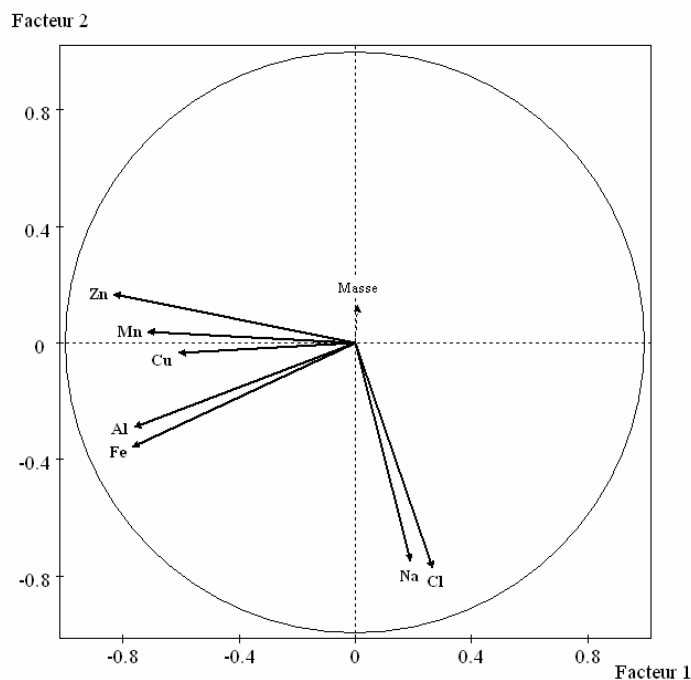
Epicéa sur sols acides

La structure du jeu de données relatif à l'épicéa sur sols acides est semblable à celle des deux **groupes** de placettes précédents, si ce n'est que la teneur en Cu est à présent plus corrélée à l'axe 2 qu'à l'axe 1. L'axe 1 explique 29 % de la variabilité et est positivement corrélé aux teneurs en Al (0.79), Fe (0.78), Mn (0.67) et Zn (0.54) tandis que l'axe 2 explique 23 % de la variabilité et est positivement corrélé aux teneurs en Na (0.80), Cu (0.62) et Cl (0.46) (Figure 12a). Au cours du temps, plusieurs allers et retours ont eu lieu le long de l'axe 1 sans donner lieu à une évolution dans une direction précise. Les années 1995, 1996 et 2005 sont à gauche du graphique et correspondent à de plus faibles teneurs en Al, Fe, Mn et Zn tandis que les années 1993 et 2001 sont à droite et sont associées à de plus fortes teneurs en ces éléments. Une légère progression de bas en haut se marque le long de l'axe 2, ce qui se traduit par une augmentation des teneurs en Na, Cu et Cl.

Pin sylvestre sur sols acides

La structure du jeu de données concernant le pin sylvestre sur sols acides est assez différente de celle des **groupes** précédents. Néanmoins, cette structure est bien décrite par le plan factoriel engendré par les axes 1 et 2 qui expliquent respectivement 46 % et 21 % de la variabilité. Au sein de ce plan factoriel, le nuage de points se déplace d'année en année sans prendre une direction précise. La répartition des années au sein du graphique est la suivante (Figure 13b) : 1994 et 1997 dans la partie supérieure gauche (teneurs plus élevées en Al, Zn, Mn et Cl), 1995 dans la partie supérieure droite (teneurs plus faibles en Fe, Cu et Na), 2001 dans la partie inférieure gauche (teneurs plus élevées en Fe, Cu et Na), 1996 et 2005 dans la partie inférieure droite (teneurs plus faibles en Al, Zn, Mn et Cl).

(a)



(b)

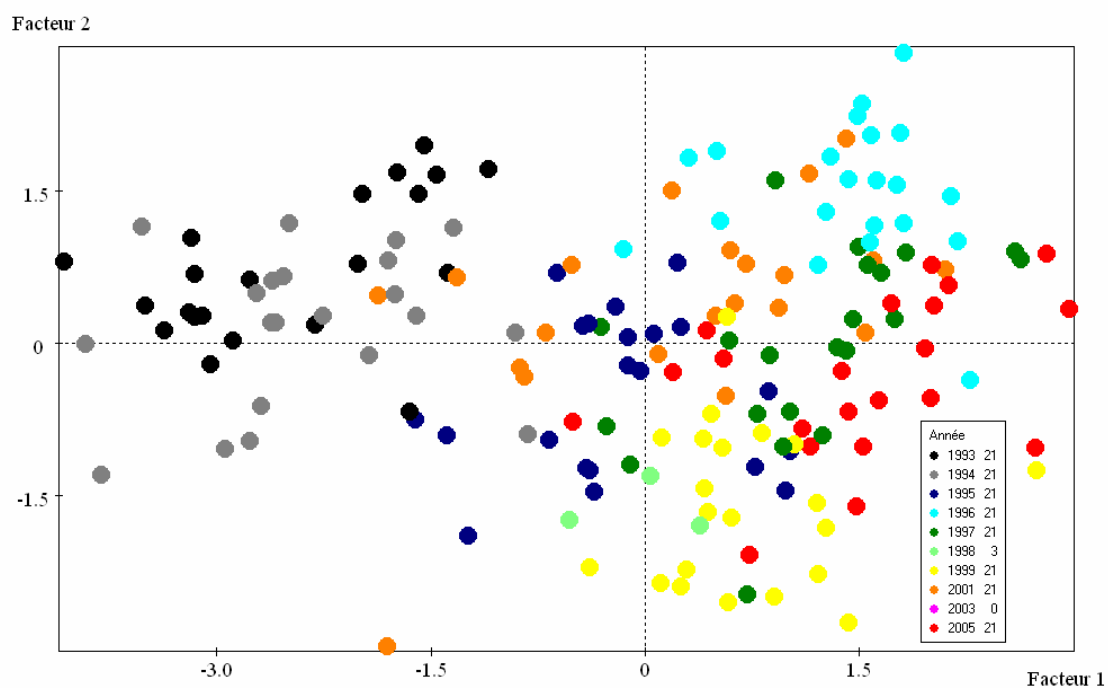
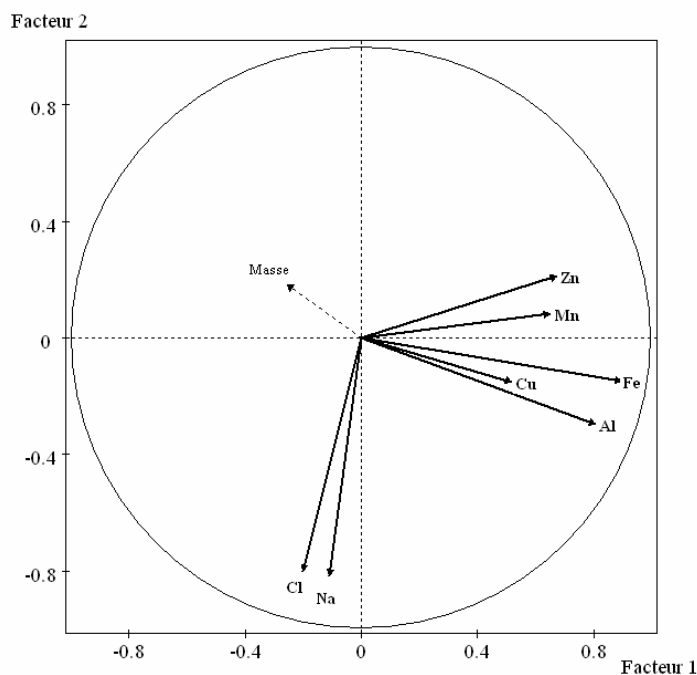


Figure 10 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (40 %) et 2 (20 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs foliaires en éléments mineurs du chêne sessile sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 10: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 40 %, axis 2: 20 %). The PCA was carried out on micro-nutrient foliar concentrations of common oak located on acid soils; the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

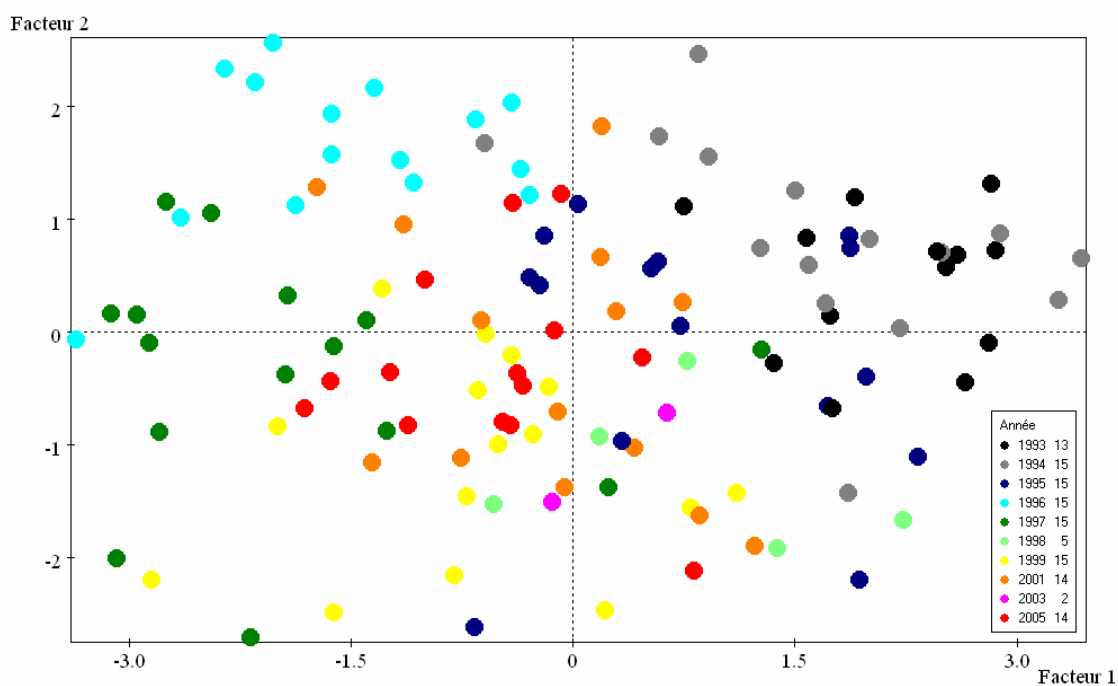
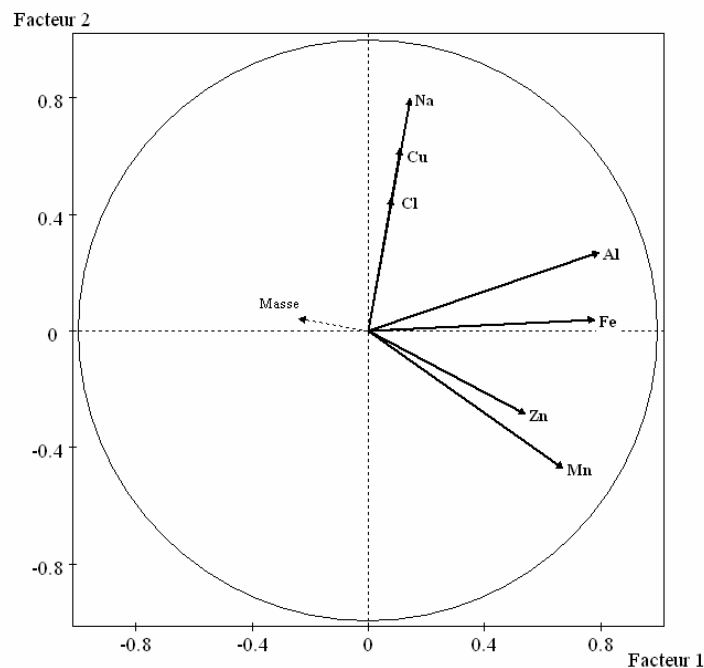


Figure 11 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (38 %) et 2 (21 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs foliaires en éléments mineurs du hêtre sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 11: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 38 %, axis 2: 21 %). The PCA was carried out on micro-nutrient foliar concentrations of European beech located on acid soils; the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

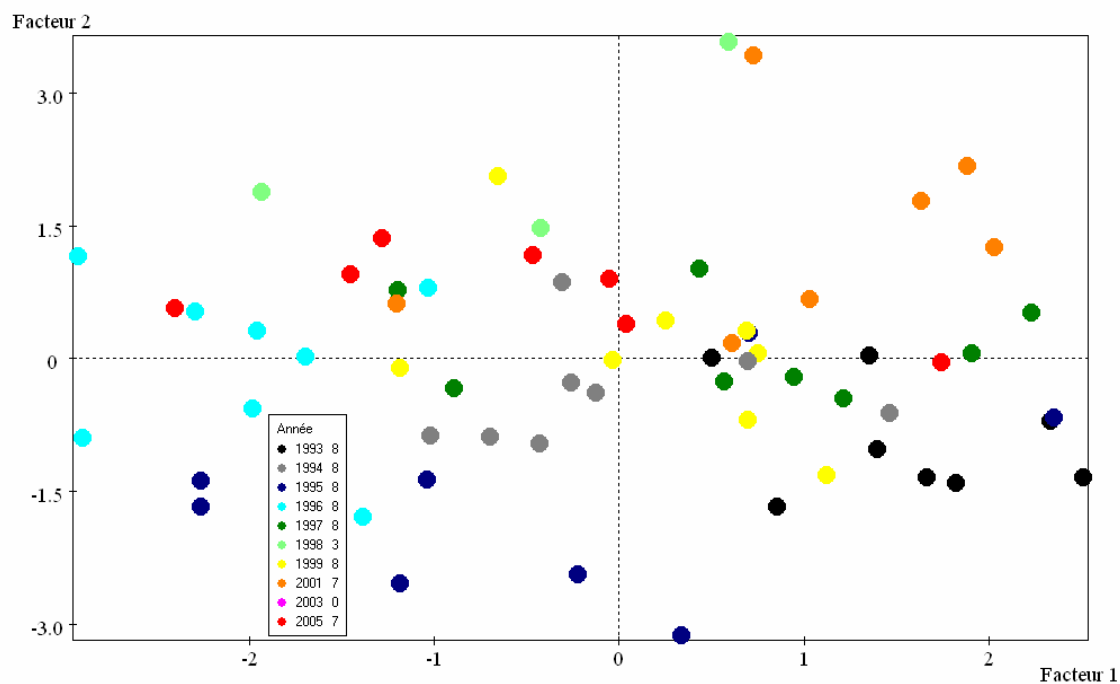
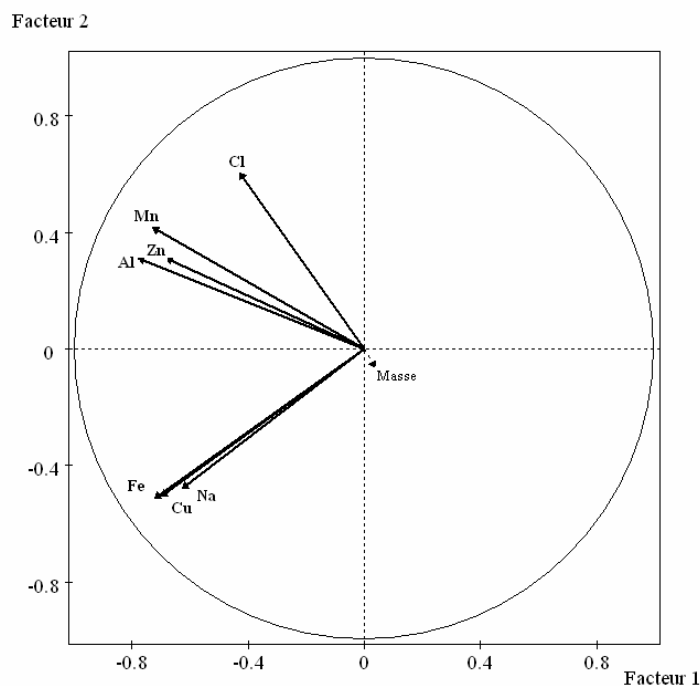


Figure 12 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (29 %) et 2 (23 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs en éléments mineurs des aiguilles de l'année d'épicéa sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 12: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 29 %, axis 2: 23 %). The PCA was carried out on micro-nutrient foliar concentrations of spruce located on acid soils (current needles); the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

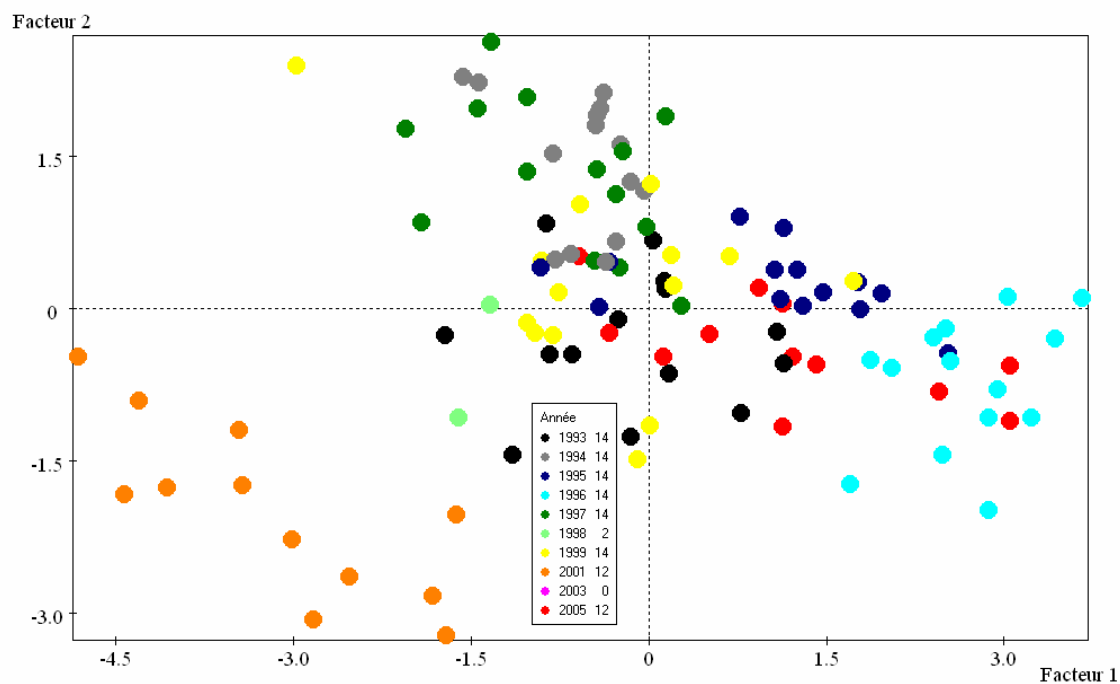


Figure 13 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (46 %) et 2 (21 %) de l'ACP réalisée sur base des teneurs en éléments mineurs des aiguilles de l'année de pin sylvestre sur sols acides. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les teneurs foliaires (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 13: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 46 %, axis 2: 21 %). The PCA was carried out on micro-nutrient foliar concentrations of Scots pine located on acid soils (current needles); the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

3.1.3. Dépôts atmosphériques sous couvert

Les dépôts atmosphériques sous couvert ont été mesurés dans 30 des 113 placettes des réseaux français, wallons et luxembourgeois. Ces données sont analysées succinctement dans ce document afin de pouvoir mettre en parallèle l'évolution temporelle des teneurs foliaires avec celle des dépôts atmosphériques.

Effet du type de climat

L'axe 1 explique 40 % de la variabilité et est positivement corrélé avec les retombées sous couvert de l'ensemble des éléments, plus particulièrement avec les retombées en S-SO₄ (0.94) et en proton (0.86) (Figure 14a). Cette forte corrélation des dépôts pour les différents éléments signifie que, lorsque les dépôts sont élevés (ou faibles), ils le sont en général pour l'ensemble des éléments. L'axe 2 explique 20 % de la variabilité et est positivement corrélé avec N-NO₃ (0.65) et négativement corrélé avec Mg (-0.69), Cl (-0.62) et Na (-0.58) (Figure 14a) ; cet axe permet de différencier les climats océanique et semi-océanique (en bas, dépôts de Mg, Na et Cl plus importants) des climats montagnard et continental (en haut, dépôts de nitrate plus élevés ; Figure 14b).

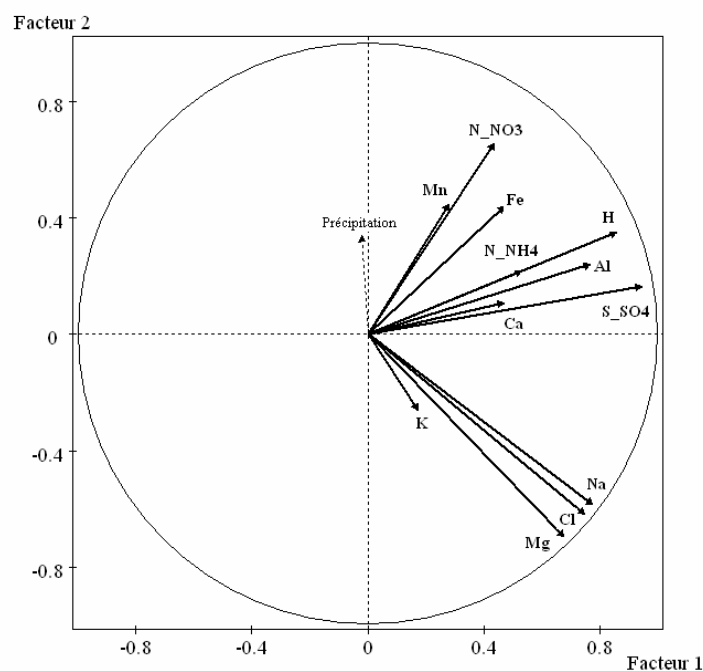
Effet de l'année

Dans le plan engendré par les axes factoriels 1 et 2 qui expliquent respectivement 33 % et 15 % de la variabilité, on observe une évolution temporelle partant du coin supérieur gauche vers le coin inférieur droit, ce qui correspond à une diminution des dépôts en S et en proton et à une augmentation des dépôts en Fe (Figure 15).

L'axe 3 explique 14 % de la variabilité et est négativement corrélé aux dépôts en N (N-NO₃ : -0.82 et N-NH₄ : -0.55) tandis que l'axe 4 explique 9 % de la variabilité et est fortement corrélé aux dépôts en Al (0.87) (Figure 16a). La répartition spatiale des différentes années est la suivante :

- 1993 dans la partie supérieure gauche (dépôts d'azote et Al plus importants),
- 1997 dans la partie supérieure droite (dépôts plus importants d'Al et plus faibles dépôts d'azote),
- 1998 et 2002 au milieu à droite (plus faibles dépôts d'azote),
- 2001 et 2004 dans la partie inférieure droite (plus faibles dépôts d'azote et Al),
- 1995 dans la partie inférieure au centre (plus faibles dépôts d'Al),
- 1996 et 2003 dans la partie inférieure gauche (dépôts d'azote plus importants et plus faibles dépôts d'Al),
- 2005 au milieu à gauche (dépôts plus importants d'azote).

(a)



(b)

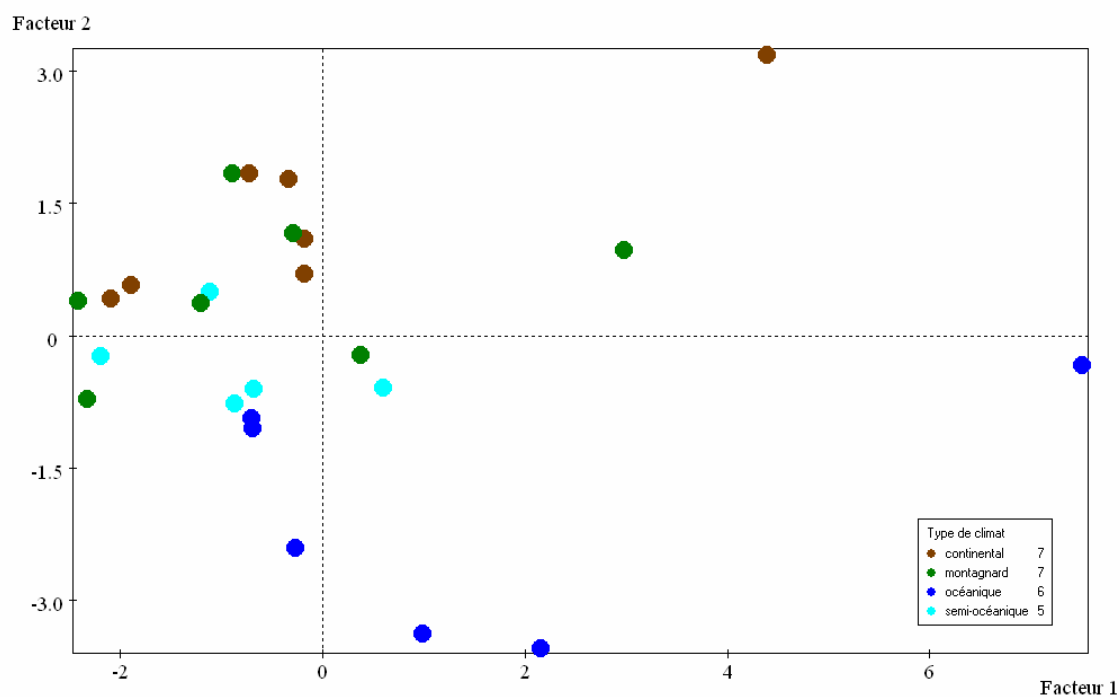
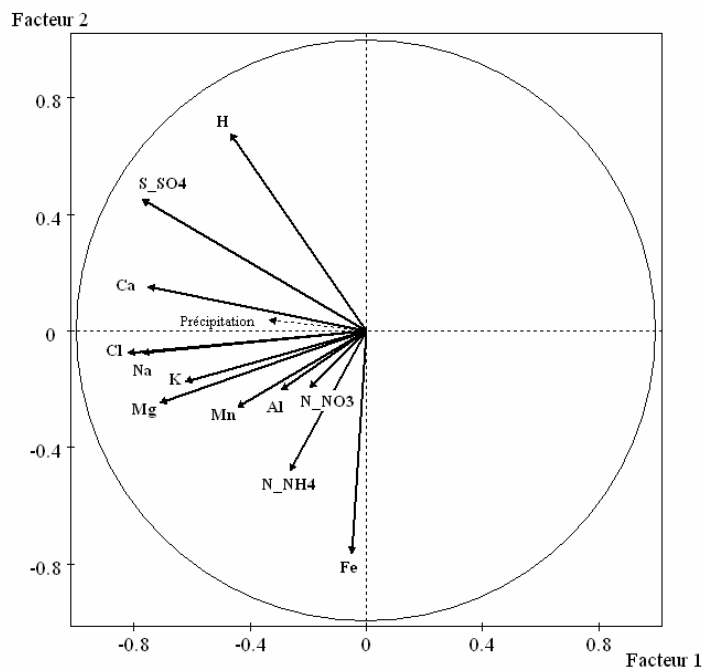


Figure 14 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (40 %) et 2 (20 %) de l'ACP réalisée sur base des dépôts sous couvert : mise en évidence de l'effet "type de climat". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les dépôts (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 14: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 40 %, axis 2: 20 %). The PCA was carried out on mean throughfall depositions of macro- and micro-nutrients in order to show up the climate effect. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

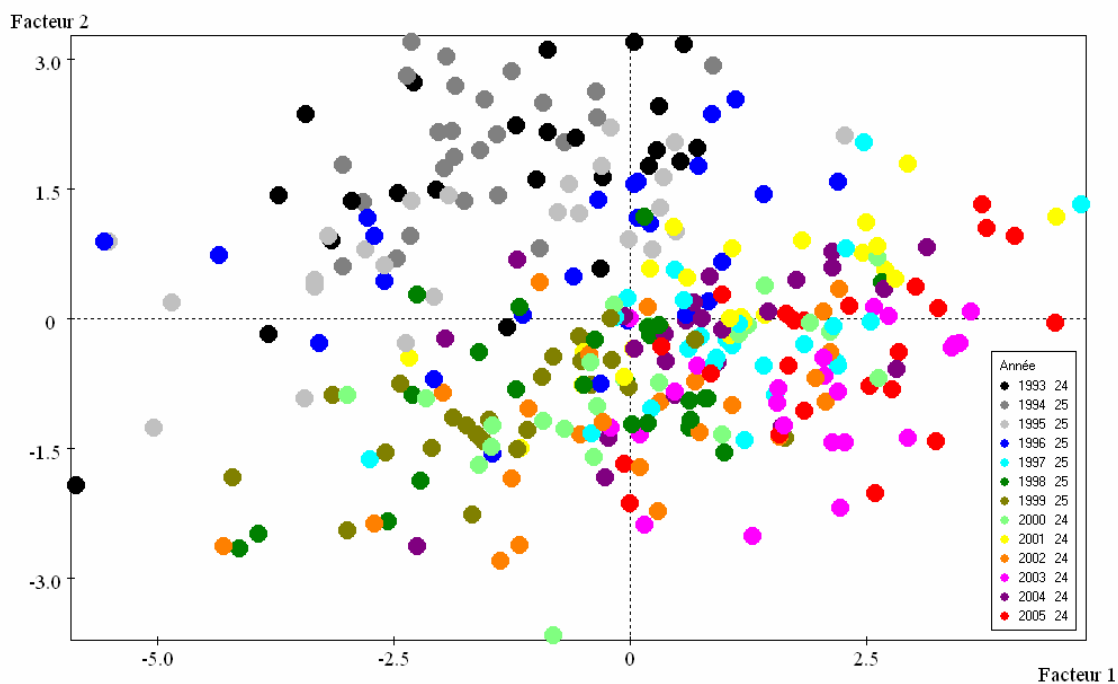
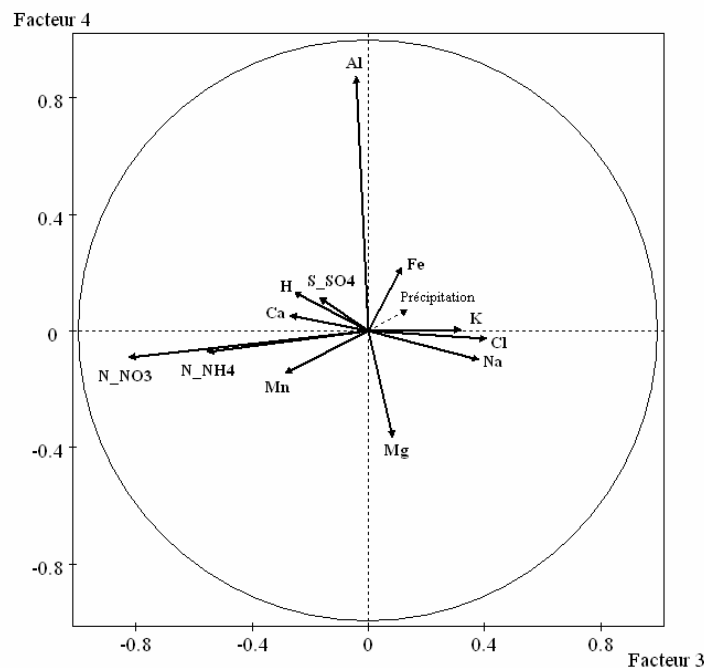


Figure 15 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 1 (33 %) et 2 (15 %) de l'ACP réalisée sur base des dépôts sous couvert. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les dépôts (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 15: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 1: 33 %, axis 2: 15 %). The PCA was carried out on mean throughfall depositions of macro- and micro-nutrients; the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

(a)



(b)

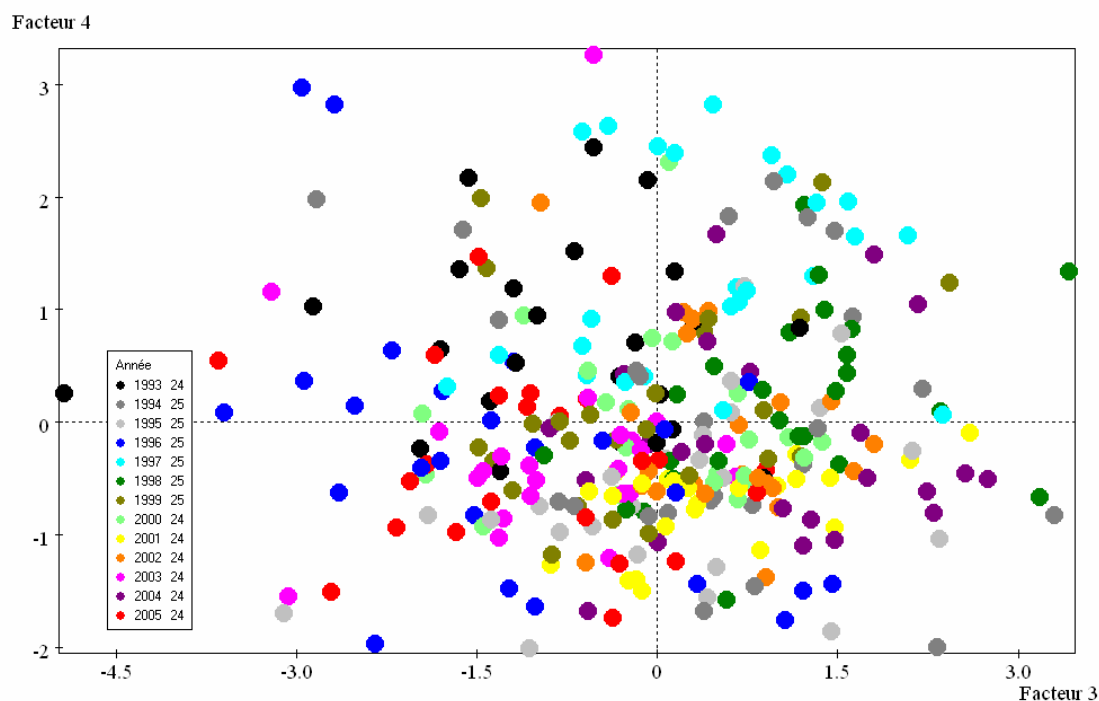


Figure 16 : Représentation des variables (a) et des observations (b) dans le plan engendré par les axes factoriels 3 (14 %) et 4 (9 %) de l'ACP réalisée sur base des dépôts sous couvert. L'effet "placette" a été retiré afin de mettre en évidence l'effet "année". Les symboles des éléments sont en gras (flèche pleine) en ce qui concerne les dépôts (variables actives) et sont en écriture normale (flèche pointillée) pour ce qui est des variables illustratives.

Figure 16: Variable (a) and observation (b) representations in the factorial plane created by the two first axes (axis 3: 14 %, axis 4: 9 %). The PCA was carried out on mean throughfall depositions of macro- and micro-nutrients; the plot effect has been subtracted from these data in order to better show up the interannual variations. Active variables are in bold while illustrative ones are in normal with dashed lines.

3.1.4. Interprétation simplifiée des analyses en composantes principales

L'analyse en composantes principales réalisée sur les teneurs foliaires moyennes des différentes placettes met en évidence que l'espèce est le principal facteur de variation, chaque espèce étant caractérisée par un profil nutritionnel propre. Les espèces feuillues ont globalement des teneurs foliaires plus élevées en N, S, Cu, Fe et K alors que les aiguilles de résineux sont plus riches en Al et Zn. Au sein d'une catégorie (feuillus ou résineux), les espèces se différencient les unes des autres également sur base des teneurs foliaires en N, S, Cu, Fe et K. Par rapport à l'espèce, le sol est un facteur de variation secondaire ; toutefois, l'ACP montre que les teneurs foliaires en Ca et Mg sont plus élevées dans les sols eutrophes que dans les sols acides et que ces teneurs sont influencées par le pH, le taux de saturation en bases et le pourcentage d'argile du sol. Le type de climat ne semble pas avoir un effet très clair. On observe néanmoins que les placettes sous climat océanique se distinguent des autres sur base de teneurs en Na et Cl plus élevées, probablement liées à leur proximité de l'océan.

Afin de mettre en évidence l'effet de l'année de mesure, des ACPs ont été effectuées sur base des teneurs foliaires annuelles pour les quatre principaux **groupes** de placettes. Au préalable, les données annuelles de chaque placette ont été centrées (soustraction de la moyenne) et réduites (division par l'écart-type) de manière à retirer l'effet de la placette. De manière générale pour les quatre groupes de placettes, l'ACP permet de mettre en évidence un effet de l'année ; toutefois, cet effet se traduit dans la plupart des cas par des variations interannuelles qui ne donnent pas lieu à une tendance temporelle. Cependant, en ce qui concerne le chêne sessile sur sols acides, une diminution progressive des teneurs foliaires en P, K et Mg ainsi qu'en Zn, Mn, Cu, Al et Fe est observée avec le temps. Pour le hêtre sur sols acides, on observe une diminution des teneurs foliaires en N et P associée à une augmentation de la masse foliaire.

Pour ce qui est des dépôts atmosphériques sous couvert, deux ACPs différentes ont également été effectuées : l'une à partir des dépôts moyens par placette afin de mettre en évidence l'effet du type de climat et l'autre sur base des données annuelles desquelles l'effet de la placette a été retiré pour mettre en évidence l'effet de l'année. L'ACP sur les dépôts moyens montre que les dépôts en éléments sont assez fortement corrélés entre eux, ce qui signifie que, lorsque les dépôts sont élevés (ou faibles), ils le sont en général pour l'ensemble des éléments. On remarque également que les placettes sous climats océanique et semi-océanique se différencient de celles sous climat montagnard et continental par des dépôts plus élevés en Mg, Na et Cl. A partir des données annuelles, l'ACP met en évidence un effet temporel qui se traduit, entre autres, par une diminution des dépôts en S et en proton et par une augmentation des dépôts en Fe.

3.1.5. Relations entre teneurs foliaires et dépôts atmosphériques

L'impact des dépôts atmosphériques sur les teneurs foliaires est illustré par deux relations bivariées (Figure 17). D'une part, on observe une diminution linéaire de la teneur en Mg des feuilles et des aiguilles de l'année ($P < 0.0001$) avec l'augmentation des dépôts hors couvert d'azote ($\text{N-NO}_3 + \text{N-NH}_4$). D'autre part, l'effet des dépôts hors couvert en Na peut être évalué indirectement par le biais de la coordonnée X en Lambert étendu qui traduit globalement la distance à l'océan, principale source de Na. On remarque une diminution exponentielle de la teneur foliaire en Na avec la coordonnée X en Lambert étendu ($P < 0.0001$).

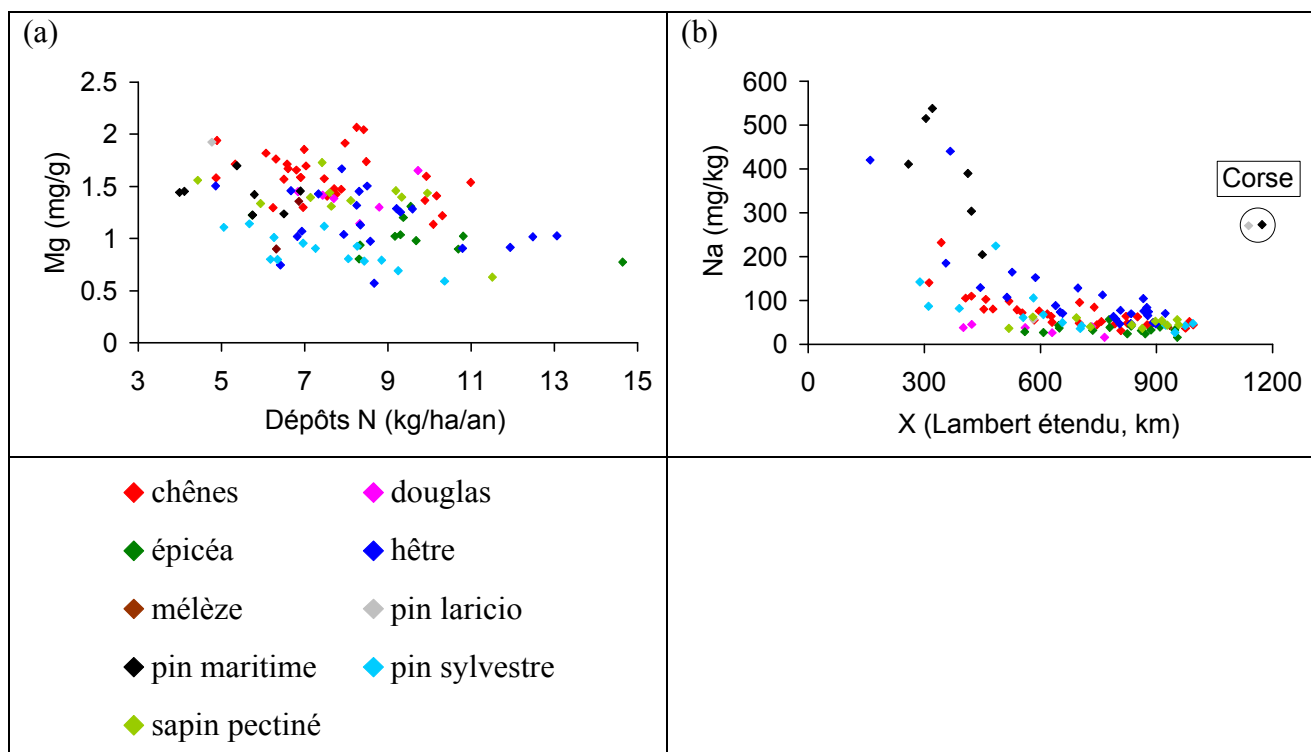


Figure 17: Relations entre les dépôts hors couvert en N total ($N\text{-NO}_3 + N\text{-NH}_4$) et la teneur foliaire en Mg (a) et entre la coordonnée X et la teneur foliaire en Na (b) pour les différentes espèces.

Figure 17: Relationships between total N bulk deposition ($N\text{-NO}_3 + N\text{-NH}_4$) and Mg foliar concentration (a) and between the X coordinate and Na foliar concentration (b) for the various species.

3.1.6. Variations interannuelles de la pluviosité, de la température de l'air et des retombées de litière

La Figure 18a présente l'évolution temporelle (de 1993 à 2005) de la pluviosité et de la température moyenne de l'air durant la saison de végétation (25 mars au 5 octobre) pour les principaux types de climat rencontrés en France (voir Tableau 1) ; ceci dans le but de pouvoir mieux interpréter les variations interannuelles des teneurs foliaires. Dans la même optique, l'évolution temporelle (de 1995 à 2005) des retombées annuelles de litière est présentée à la Figure 18b pour le chêne sessile, le hêtre, l'épicéa, le pin sylvestre et le sapin pectiné.

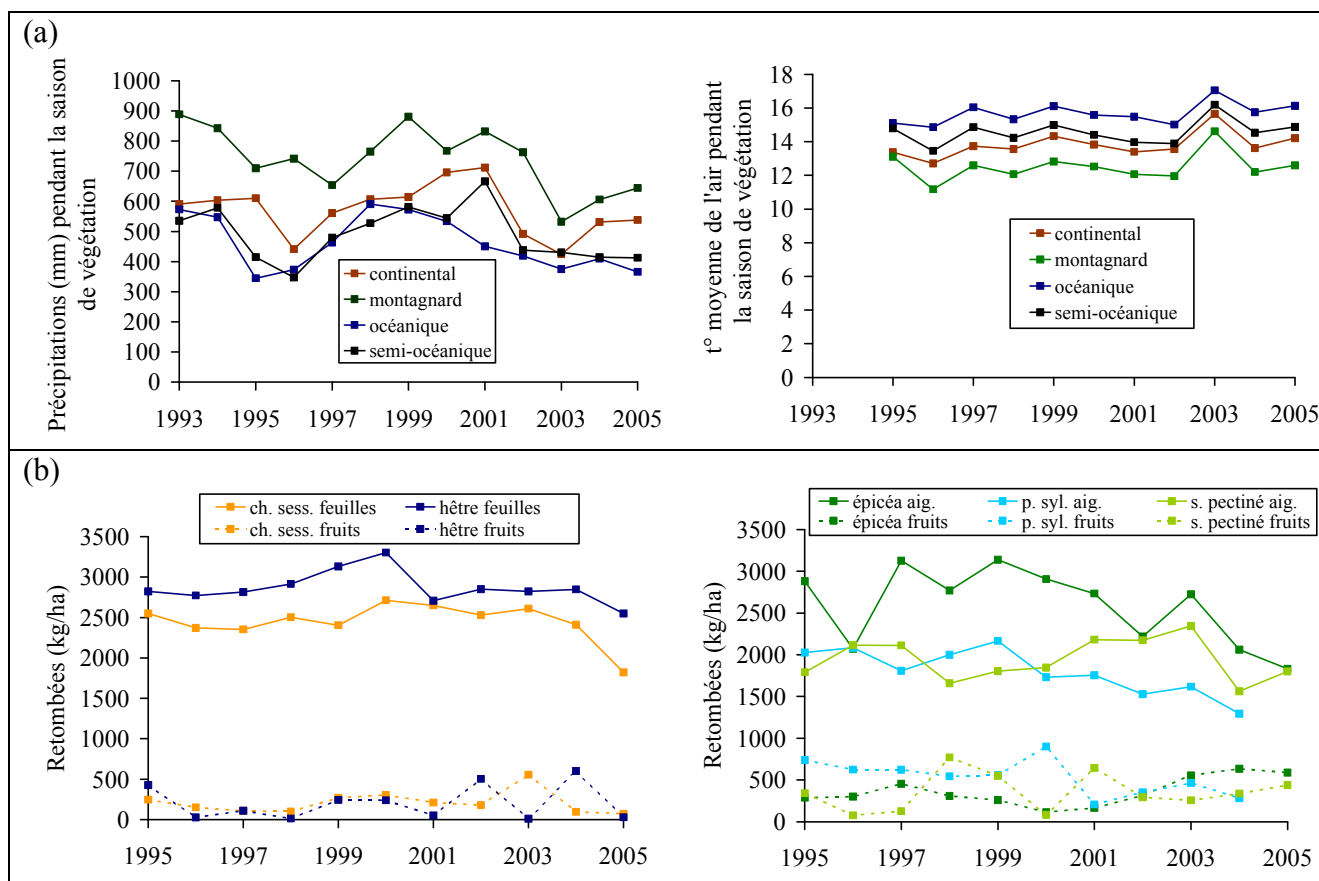


Figure 18 : Variations interannuelles de la pluviosité et de la température moyenne de l'air durant la saison de végétation (25 mars au 5 octobre) pour les différents types de climat ainsi que des retombées annuelles de litière (feuilles et fruits) pour différentes espèces.

Figure 18: *Interannual variations of precipitation and mean air temperature during the growing season (25 March to 5 October) and interannual variations of litterfall (leaf and fruit) for various species.*

3.2. Statut nutritionnel des différents groupes de placettes

Les teneurs foliaires des différents **groupes** ont été comparées au sein d'une même **catégorie** (feuillus ou résineux) et ont également été confrontées aux seuils indicatifs proposés par Croisé *et al.* (1999) d'après Bonneau (1995) et van den Burg (1985, 1990).

Les feuillus ont en général des teneurs foliaires plus élevées en N, S, Ca, K, Mn, Fe et Cu et une teneur en Al moins élevée que les résineux (feuilles et aiguilles de l'année), les teneurs en P, Mg, Na, Cl, et Zn étant semblables pour les deux **catégories**.

En ce qui concerne les espèces feuillues, la teneur en :

- N est 10 à 20 % supérieure à l'optimum,
- P est entre le seuil critique et l'optimum,
- Mg est supérieure ou égale à l'optimum, excepté pour les placettes de hêtre sur sols acides où elle est proche du seuil de carence,
- K est supérieure à l'optimum pour les chênes pédonculé et sessile et proche du seuil critique pour le hêtre sur les deux types de sol (Tableau 3).

Le rapport N/P nettement supérieur à 15 pour l'ensemble des **groupes** feuillus indique une déficience de la nutrition en P par rapport à celle en N (Bonneau, 1995). Un autre déséquilibre nutritionnel apparaît au niveau du rapport N/Mg qui est supérieur à 17.5 pour les placettes de hêtre sur les deux types de sol (Bonneau, 1995).

Pour un même type de sol (acide), les différences entre chênes (pédunculé et sessile) et hêtre se marquent aux niveaux des teneurs en Mg et K qui sont plus élevées chez les chênes et des teneurs en Na et Zn qui sont supérieures chez le hêtre (Tableau 6). Pour ce qui est du hêtre, les teneurs en Ca et Mg sont nettement supérieures sur sols eutrophes par comparaison aux sols acides ; les teneurs en Na, Cl, Mn et Fe sont quant à elles inférieures (Tableau 6).

En ce qui concerne les résineux, la teneur en N des aiguilles de l'année est à l'optimum pour le douglas, l'épicéa et le pin sylvestre sur sols acides, entre le seuil critique et l'optimum pour le pin maritime et au niveau du seuil critique pour l'épicéa sur sols eutrophes et le sapin pectiné sur les deux types de sol (Tableau 3). La teneur foliaire en S des **groupes** résineux est en général au niveau du seuil critique, excepté pour l'épicéa sur sols eutrophes où elle est au niveau du seuil de carence et pour le pin maritime sur sols acides où elle est entre le seuil critique et l'optimum (Tableau 3). La teneur en P est entre le seuil critique et l'optimum pour l'épicéa sur sols acides et pour le sapin pectiné sur les deux types de sol ; elle est entre le seuil de carence et le seuil critique pour le douglas, le pin maritime et le pin sylvestre sur sols acides et pour l'épicéa sur sols eutrophes (Tableau 3). Sur base des teneurs foliaires, on ne diagnostique aucune déficience en Ca et K pour les différents **groupes** résineux (Tableau 3). Par contre, la teneur en Mg est au niveau du seuil critique pour l'épicéa sur sols eutrophes et en-dessous de celui-ci en ce qui concerne les sols acides (Tableau 3). Pour ce qui est des éléments mineurs, l'épicéa présente des teneurs foliaires en Cu et Zn au niveau du seuil critique sur sols acides ainsi que sur sols eutrophes en ce qui concerne le Cu uniquement (Tableau 4). L'analyse des rapports entre éléments (Tableau 5) met en évidence une déficience de la nutrition en Mg par rapport à celle en N chez l'épicéa et le pin sylvestre sur sols acides ($N/Mg > 17.5$; Bonneau, 1995).

Le douglas sur sols acides se différencie des autres **groupes** par des teneurs plus élevées en S, K, Fe (excepté du pin sylvestre sur sols acides) et Al (exceptés du pin sylvestre et du sapin pectiné sur sols acides) et par une teneur plus faible en Cl (Tableau 6). L'épicéa sur sols acides a une teneur en P plus élevée que les autres **groupes** et des teneurs en Al, Cu (exceptés du pin maritime sur sols acides et de l'épicéa sur sols eutrophes) et Zn plus faibles ; la teneur en Al des aiguilles d'épicéa est encore plus faible sur sols eutrophes (Tableau 6). Le pin sylvestre sur sols acides se différencie des autres **groupes** sur base d'une teneur plus élevée en Zn (excepté de l'épicéa sur sols eutrophes) (Tableau 6). Le pin maritime sur sols acides se distingue des autres **groupes** par de fortes teneurs en Na et Mn (exceptés de l'épicéa et du sapin pectiné sur sols eutrophes) et par de faibles teneurs en N (exceptés du sapin pectiné sur les deux types de sol et de l'épicéa sur sols eutrophes), P et Cu (excepté de l'épicéa sur les deux types de sol) (Tableau 6). De manière générale, les résineux sur sols eutrophes présentent des teneurs en Ca et Mg plus élevées qui sont associées à des teneurs en Al et Mn plus faibles (Tableau 6).

Tableau 3 : Masse foliaire (100 feuilles ou 1000 aiguilles) et teneurs foliaires moyennes des éléments majeurs (écart-type entre parenthèses) pour les différents groupes de placettes. Les chiffres en gras correspondent à des valeurs situées sous le niveau “critique” (seuils indicatifs proposés par Croisé *et al.* (1999) pour les aiguilles de l’année en cours).

Table 3: Mean dry weight (100 leaves or 1000 needles) and macro-nutrient foliar concentrations (standard deviation between parentheses) of the various plot groups. Values in bold are under the critical threshold (Croisé *et al.* 1999).

Groupe	Age aig.	n	Masse Foliaire (g)	N (mg/g)	S (mg/g)	P (mg/g)	Ca (mg/g)	Mg (mg/g)	K (mg/g)
Chêne pédonculé Sols acides		9	21.8 (3.1)	25.8 (1.5)	1.60 (0.06)	1.36 (0.22)	7.5 (1.1)	1.7 (0.20)	9.4 (1.3)
Chêne sessile Sols acides		22	30.1 (2.5)	24.5 (1.9)	1.47 (0.15)	1.27 (0.19)	6.6 (1.1)	1.6 (0.27)	8.5 (1.0)
Hêtre Sols acides		18	13.3 (1.7)	25.5 (2.0)	1.60 (0.15)	1.21 (0.19)	6.2 (1.9)	1.0 (0.25)	7.5 (1.5)
Hêtre Sols eutrophes		8	13.4 (2.6)	25.2 (1.9)	1.57 (0.15)	1.20 (0.20)	12.9 (2.0)	1.4 (0.18)	7.4 (1.1)
Douglas Sols acides	0	6	4.1 (0.5)	17.2 (1.5)	1.24 (0.05)	1.25 (0.09)	3.7 (1.1)	1.4 (0.17)	7.6 (0.7)
Douglas Sols acides	1	1	5.6	17.9	1.23	1.21	3.80	1.6	6.6
Epicéa Sols acides	0	12	4.7 (0.5)	15.1 (1.4)	0.97 (0.15)	1.53 (0.18)	2.4 (1.1)	0.90 (0.23)	5.8 (1.2)
Epicéa Sols acides	1	7	5.0 (0.4)	14.9 (1.1)	1.05 (0.17)	1.21 (0.11)	2.7 (1.8)	0.7 (0.29)	4.6 (0.8)
Epicéa Sols eutrophes	0	3	4.5 (0.3)	13.2 (0.6)	0.82 (0.03)	1.22 (0.10)	6.5 (1.2)	1.0 (0.06)	5.8 (1.0)
Epicéa Sols eutrophes	1	1	4.8	13.0	0.84	1.01	9.1	0.9	5.1
Pin maritime Sols acides	0	5	139.5 (20.3)	10.5 (2.2)	0.90 (0.06)	0.76 (0.13)	2.6 (0.4)	1.4 (0.19)	4.9 (0.9)
Pin maritime Sols acides	1	2	168 (14.1)	10.6 (1.0)	0.88 (0.04)	0.55 (0.08)	4.0 (0.9)	1.2 (0.13)	4.0 (0.7)
Pin sylvestre Sols acides	0	14	15.2 (3.2)	16.3 (2.3)	1.02 (0.13)	1.32 (0.16)	2.5 (0.5)	0.9 (0.17)	6.1 (0.6)
Pin sylvestre Sols acides	1	3	18.8 (5.1)	17.9 (3.0)	1.27 (0.10)	1.25 (0.13)	3.9 (0.4)	0.7 (0.29)	5.7 (0.5)
Sapin pectiné Sols acides	0	6	4.9 (0.8)	13.1 (0.9)	0.97 (0.05)	1.28 (0.25)	5.5 (0.8)	1.3 (0.37)	5.8 (0.7)
Sapin pectiné Sols acides	1	3	5.4 (0.4)	13.9 (0.5)	1.12 (0.05)	1.16 (0.16)	8.7 (0.9)	0.9 (0.50)	5.0 (0.8)
Sapin pectiné Sols eutrophes	0	5	5.2 (0.7)	13.2 (0.5)	1.01 (0.05)	1.25 (0.11)	8.5 (1.1)	1.4 (0.10)	6.0 (1.1)
Sapin pectiné Sols eutrophes	1	3	5.8 (0.8)	13.0 (0.6)	1.11 (0.06)	1.11 (0.06)	12.6 (1.0)	1.4 (0.16)	6.0 (0.3)

Tableau 4 : Teneurs foliaires moyennes des éléments mineurs (écart-type entre parenthèses) pour les différents groupes de placettes. Les chiffres en gras correspondent à des valeurs situées sous le niveau “critique” (seuils indicatifs proposés par Croisé *et al.* 1999).

Table 4: Mean micro-nutrient foliar concentrations (standard deviation between parentheses) of the various plot groups. Values in bold are under the critical threshold (Croisé *et al.* 1999).

Groupe	Age	n	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn
	aig.		(mg/kg)	(mg/kg)	(mg/kg)	(mg/kg)	(mg/kg)	(mg/kg)	(mg/kg)
Chêne pédonculé		9	92	444	1297	133	83	8.5	17
Sols acides			(58)	(130)	(526)	(57)	(31)	(2.1)	(1.4)
Chêne sessile		22	65	452	2339	98	75	8	16
Sols acides			(26)	(88)	(761)	(18)	(17)	(1.5)	(1.5)
Hêtre		18	139	452	1976	106	100	7.5	24
Sols acides			(113)	(331)	(792)	(18)	(38)	(1.2)	(5.5)
Hêtre		8	64	302	362	78	66	8.2	26
Sols eutrophes			(16)	(340)	(223)	(5)	(13)	(1.3)	(3.2)
Douglas	0	6	34	320	1031	58	292	4.2	22
Sols acides			(11)	(60)	(400)	(6)	(37)	(0.3)	(4.0)
Douglas	1	1	22	391	985	71	298	4.0	19
Sols acides									
Epicéa	0	12	34	525	785	45	95	2.9	20
Sols acides			(10)	(57)	(365)	(10)	(34)	(0.4)	(6.3)
Epicéa	1	7	48	453	1037	62	147	2.9	14
Sols acides			(9)	(57)	(683)	(19)	(45)	(0.4)	(4.8)
Epicéa	0	3	32	550	325	36	39	3.3	32
Sols eutrophes			(8)	(53)	(105)	(9)	(17)	(0.5)	(7.0)
Epicéa	1	1	55	518	631	49	67	2.5	24
Sols eutrophes									
Pin maritime	0	5	337	531	218	40	154	3.1	28
Sols acides			(120)	(151)	(163)	(12)	(44)	(0.5)	(4.9)
Pin maritime	1	2	340	348	287	46	170	2.5	24
Sols acides			(242)	(76)	(335)	(3)	(51)	(0.03)	(4.4)
Pin sylvestre	0	14	76	412	627	50	250	4.2	40
Sols acides			(53)	(147)	(315)	(6)	(71)	(1.3)	(6.0)
Pin sylvestre	1	3	472	597	1256	87	333	4	46
Sols acides			(329)	(251)	(864)	(8)	(27)	(0.6)	(8.7)
Sapin pectiné	0	6	49	509	1344	39	223	3.6	29
Sols acides			(10)	(72)	(1067)	(4)	(26)	(0.3)	(2.4)
Sapin pectiné	1	3	58	464	2711	53	320	3.7	29
Sols acides			(13)	(177)	(2232)	(5)	(47)	(0.4)	(3.3)
Sapin pectiné	0	5	48	494	293	41	130	3.9	27
Sols eutrophes			(10)	(132)	(89)	(5)	(23)	(0.1)	(1.3)
Sapin pectiné	1	3	57	415	421	53	156	4.4	25
Sols eutrophes			(13)	(64)	(146)	(15)	(24)	(1.6)	(2.7)

Tableau 5 : Rapports moyens entre éléments (écart-type entre parenthèses) pour les différents groupes de placettes.

Table 5: Mean nutrient ratios (standard deviation between parentheses) of the various plot groups.

Groupe	Age	n	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
	aig.										
Chêne pédonculé Sols acides		9	0.062 (0.0023)	19.6 (3.8)	3.6 (0.6)	16.0 (2.2)	2.8 (0.5)	1.3 (0.2)	5.8 (1.0)	4.6 (0.8)	112.5 (40.7)
Chêne sessile Sols acides		22	0.060 (0.0062)	19.7 (3.0)	3.9 (0.7)	16.4 (3.5)	3.0 (0.5)	1.3 (0.3)	5.7 (1.4)	4.4 (0.8)	100.8 (30.9)
Hêtre Sols acides		18	0.064 (0.0097)	21.7 (3.8)	4.6 (1.3)	28.6 (8.1)	3.5 (0.6)	1.4 (0.5)	8.5 (3.1)	6.5 (1.6)	76.5 (29.5)
Hêtre Sols eutrophes		8	0.063 (0.0083)	21.7 (3.7)	2.0 (0.3)	18.6 (2.7)	3.5 (0.6)	0.6 (0.1)	5.6 (1.3)	9.4 (1.8)	219.1 (42.6)
Douglas Sols acides	0	6	0.072 (0.0048)	13.9 (1.8)	5.2 (1.6)	12.7 (1.9)	2.3 (0.3)	2.2 (0.5)	5.5 (0.7)	2.7 (0.9)	13.1 (4.9)
Douglas Sols acides	1	1	0.069	14.8	4.8	11.6	2.7	1.8	4.3	2.4	13
Épicéa Sols acides	0	12	0.065 (0.0080)	10.0 (1.4)	7.8 (3.6)	17.7 (6.0)	2.8 (0.7)	2.9 (1.1)	6.6 (2.0)	2.5 (0.7)	28.9 (14.7)
Épicéa Sols acides	1	7	0.072 (0.0100)	12.5 (1.8)	7.2 (3.1)	27.3 (12.1)	3.4 (0.5)	2.2 (0.9)	8.3 (3.6)	4.1 (1.4)	20.6 (15)
Épicéa Sols eutrophes	0	3	0.062 (0.0004)	10.9 (0.6)	2.2 (0.5)	14.1 (1.6)	2.3 (0.3)	1.0 (0.3)	6.2 (1.5)	6.8 (1.0)	333.5 (184.3)
Épicéa Sols eutrophes	1	1	0.065	12.9	1.4	15.1	2.6	0.6	5.9	10.6	153.7
Pin maritime Sols acides	0	5	0.092 (0.0196)	14.1 (3.7)	4.2 (1.1)	7.7 (2.1)	2.3 (0.6)	2.0 (0.6)	3.5 (0.3)	1.9 (0.5)	19.9 (6.4)
Pin maritime Sols acides	1	2	0.084 (0.0049)	19.8 (4.9)	3.0 (0.8)	8.8 (1.6)	2.7 (0.2)	1.2 (0.4)	3.3 (0.9)	3.2 (0.3)	24.4 (3.3)
Pin sylvestre Sols acides	0	14	0.063 (0.0055)	12.6 (2.4)	6.8 (1.8)	19.1 (4.7)	2.7 (0.4)	2.6 (0.6)	7.2 (1.3)	2.9 (0.6)	11 (2.9)
Pin sylvestre Sols acides	1	3	0.073 (0.0145)	14.7 (4.0)	4.7 (1.1)	28.5 (7.1)	3.1 (0.4)	1.5 (0.2)	9.3 (2.7)	6.5 (2.5)	11.9 (0.3)
Sapin pectiné Sols acides	0	6	0.074 (0.0035)	10.5 (1.5)	2.5 (0.4)	11.3 (5.4)	2.3 (0.3)	1.1 (0.2)	5.0 (2.2)	4.6 (1.7)	25.6 (4.1)
Sapin pectiné Sols acides	1	3	0.081 (0.0064)	12.2 (1.4)	1.7 (0.2)	21.4 (16.6)	2.9 (0.5)	0.6 (0.1)	7.1 (4.4)	12.4 (8.4)	27.4 (2.6)
Sapin pectiné Sols eutrophes	0	5	0.077 (0.0059)	10.7 (1.1)	1.6 (0.2)	9.5 (0.8)	2.3 (0.5)	0.7 (0.2)	4.3 (0.6)	6.1 (1.0)	72.1 (15.3)
Sapin pectiné Sols eutrophes	1	3	0.087 (0.0082)	11.8 (1.2)	1.1 (0.1)	9.5 (1.5)	2.2 (0.2)	0.5 (0.02)	4.3 (0.3)	9.2 (1.6)	91.4 (16.9)

Tableau 6 : Comparaisons multiples (Tukey) entre les différents groupes de placettes feuillues et résineuses en ce qui concerne les teneurs et les rapports entre teneurs des feuilles et des aiguilles de l'année. La signification de la différence (groupe1 - groupe2) est donnée par la Pvalue qui est en gras lorsqu'elle est inférieur à 0.05.

Table 6: Multiple comparisons (Tukey) of the various groups of broadleaved and coniferous plots concerning nutrient concentrations and ratios in current leaves or needles. The significance of the differences (group1 – group2) is given by the Pvalue, which is in bold when < 0.05.

Groupe1	Groupe2	Masse	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K	Na	Cl	Mn
CHP AC	CHS AC	<0.0001	0.6454	0.2527	0.0745	0.6526	0.4421	0.6910	0.2534	0.7230	0.9867	0.0019
CHP AC	HET AC	<0.0001	0.9994	0.9038	0.9912	0.2276	0.0776	<0.0001	0.0021	0.0674	0.7876	0.1264
CHP AC	HET EU	<0.0001	0.0195	0.9883	0.6437	0.2273	<0.0001	0.2063	0.0100	0.9791	0.0004	<0.0001
CHS AC	HET AC	<0.0001	0.6076	0.4542	0.0049	0.7351	0.5779	<0.0001	0.0656	0.0002	0.4107	0.2188
CHS AC	HET EU	<0.0001	0.0840	0.5470	0.8071	0.6401	<0.0001	0.5653	0.1701	0.9594	<0.0001	<0.0001
HET AC	HET EU	0.8538	0.0115	0.9940	0.3823	0.9722	<0.0001	0.0007	0.9943	0.0384	0.0015	<0.0001
DOU AC	EPC AC	1.0000	0.2869	0.1419	0.0001	0.0073	0.0106	0.0007	0.0022	0.9917	0.0007	0.9116
DOU AC	EPC EU	1.0000	0.9999	0.0151	<0.0001	1.0000	0.0343	0.0436	0.0837	0.9999	0.0069	0.0584
DOU AC	PM AC	<0.0001	0.0009	<0.0001	<0.0001	0.0001	0.4084	1.0000	0.0001	<0.0001	0.0106	<0.0001
DOU AC	PS AC	0.0071	0.0001	0.8824	0.0010	0.9722	0.1038	0.0001	0.0216	0.0057	0.0900	0.2822
DOU AC	SP AC	1.0000	0.9727	0.0009	0.0006	0.9999	0.0893	0.9984	0.0152	0.4148	0.0021	1.0000
DOU AC	SP EU	0.9999	0.0291	0.0021	0.0078	1.0000	<0.0001	1.0000	0.0449	0.7086	0.0183	0.0059
EPC AC	EPC EU	1.0000	0.7668	0.5224	0.2629	0.0332	<0.0001	1.0000	1.0000	1.0000	0.9999	0.2108
EPC AC	PM AC	<0.0001	0.1299	<0.0001	0.7729	<0.0001	0.9121	0.0011	0.4400	<0.0001	0.9993	<0.0001
EPC AC	PS AC	0.0009	0.0734	0.5369	0.9107	0.0090	0.8779	0.9926	0.9178	0.0051	0.1883	0.8179
EPC AC	SP AC	1.0000	0.8404	0.1651	1.0000	0.0220	<0.0001	0.0045	1.0000	0.6622	1.0000	0.8628
EPC AC	SP EU	1.0000	<0.0001	0.2448	0.9950	0.0122	<0.0001	0.0009	0.9997	0.9212	0.9939	0.0260
EPC EU	PM AC	<0.0001	0.0211	0.2220	0.9546	0.0024	0.0003	0.0419	0.7123	<0.0001	0.9939	0.4813
EPC EU	PS AC	0.0928	0.0140	0.0607	0.0550	0.9536	<0.0001	0.9984	0.9973	0.1457	0.3733	0.6689
EPC EU	SP AC	1.0000	0.9997	1.0000	0.4072	0.9977	0.9676	0.1170	1.0000	0.8379	0.9998	0.0469
EPC EU	SP EU	1.0000	0.0536	1.0000	0.1819	1.0000	0.7587	0.0389	1.0000	0.9574	0.9802	0.9999
PM AC	PS AC	<0.0001	0.9994	<0.0001	0.2474	<0.0001	1.0000	0.0001	0.0835	<0.0001	0.6625	0.0005
PM AC	SP AC	<0.0001	0.0107	0.1074	0.8942	<0.0001	0.0004	0.9953	0.5264	<0.0001	0.9998	<0.0001
PM AC	SP EU	<0.0001	<0.0001	0.1260	0.5831	0.0001	<0.0001	1.0000	0.4269	<0.0001	1.0000	0.5065
PS AC	SP AC	0.0147	0.0032	0.0032	0.9454	0.9990	<0.0001	0.0006	0.9859	0.7457	0.3205	0.2239
PS AC	SP EU	0.0361	<0.0001	0.0079	1.0000	0.9729	<0.0001	0.0001	0.9994	0.5340	0.7998	0.2274
SP AC	SP EU	1.0000	0.0028	1.0000	0.9948	0.9998	0.0880	0.9936	1.0000	0.9998	0.9974	0.0043

Tableau 6 : suite
Table 6: continued

Groupe1	Groupe2	Fe	Al	Cu	Zn	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
CHP AC	CHS AC	0.0070	0.9544	0.9407	0.7205	0.9081	0.9996	0.8597	0.9966	0.9224	0.9882	0.9927	0.9056	0.9660
CHP AC	HET AC	0.0547	0.6768	0.4682	<0.0001	0.8553	0.5048	0.0764	<0.0001	0.0149	0.9993	0.0092	0.0013	0.0952
CHP AC	HET EU	0.0001	0.7220	0.9956	<0.0001	0.9024	0.3667	0.0053	0.5317	0.0417	<0.0001	0.9133	<0.0001	0.0009
CHS AC	HET AC	0.8018	0.1644	0.6499	<0.0001	0.2505	0.3455	0.1373	<0.0001	0.0108	0.9406	0.0001	<0.0001	0.0758
CHS AC	HET EU	0.0594	0.8783	0.8593	<0.0001	0.9977	0.2815	0.0001	0.5160	0.0574	<0.0001	0.9562	<0.0001	<0.0001
HET AC	HET EU	0.0130	0.1302	0.3870	0.2033	0.4386	0.9361	<0.0001	0.0007	0.9944	<0.0001	0.0023	0.0003	<0.0001
DOU AC	EPC AC	0.0031	<0.0001	<0.0001	0.9022	0.4282	0.0039	0.1398	0.2920	0.4957	0.8425	0.9069	0.9993	0.0011
DOU AC	EPC EU	0.0002	<0.0001	0.0064	0.0914	0.5132	0.3366	0.3597	0.9956	1.0000	0.0018	0.9936	<0.0001	<0.0001
DOU AC	PM AC	0.0004	0.0006	0.0001	0.3888	0.0025	1.0000	0.9847	0.0170	1.0000	0.9836	0.0249	0.2960	0.4761
DOU AC	PS AC	0.2655	0.6795	0.6453	<0.0001	0.1921	0.8028	0.6468	0.0424	0.7208	0.9479	0.2803	0.9602	0.9551
DOU AC	SP AC	0.0004	0.4682	0.2337	0.1515	0.9996	0.0583	0.2737	0.8699	1.0000	0.0022	0.8197	0.0112	0.0089
DOU AC	SP EU	0.0020	<0.0001	0.7802	0.5289	0.9621	0.1127	0.0758	0.5413	1.0000	<0.0001	0.4573	<0.0001	<0.0001
EPC AC	EPC EU	0.2671	<0.0001	0.9006	0.0041	0.9988	0.9886	0.0014	0.9371	0.7796	<0.0001	1.0000	<0.0001	<0.0001
EPC AC	PM AC	0.7097	0.0075	0.9995	0.0197	<0.0001	0.0046	0.0240	<0.0001	0.4159	0.3457	0.0002	0.3553	0.4345
EPC AC	PS AC	0.2426	<0.0001	<0.0001	<0.0001	0.9982	0.0235	0.8502	0.9374	0.9988	0.9996	0.8242	0.5821	<0.0001
EPC AC	SP AC	0.7987	<0.0001	0.0021	0.0025	0.1941	0.9983	0.0001	0.0101	0.4498	<0.0001	0.1160	0.0005	1.0000
EPC AC	SP EU	0.9544	0.1630	0.0002	0.0387	0.0682	0.9939	<0.0001	0.0024	0.5412	<0.0001	0.0288	<0.0001	<0.0001
EPC EU	PM AC	0.9709	<0.0001	0.9899	0.9447	0.0001	0.3015	0.8007	0.0167	1.0000	0.0179	0.0205	<0.0001	<0.0001
EPC EU	PS AC	0.0077	<0.0001	0.0605	0.6011	1.0000	0.8319	0.0122	0.6033	0.9090	<0.0001	0.9517	<0.0001	<0.0001
EPC EU	SP AC	0.9219	<0.0001	0.4815	0.9912	0.3170	0.9999	1.0000	0.6541	1.0000	0.9782	0.5683	0.1282	<0.0001
EPC EU	SP EU	0.8418	<0.0001	0.1697	0.8841	0.1531	1.0000	0.9998	0.3621	1.0000	0.8616	0.2820	0.9943	0.0002
PM AC	PS AC	0.0246	0.0057	0.0005	0.0150	<0.0001	0.7462	0.1948	<0.0001	0.6261	0.5026	<0.0001	0.0172	0.0423
PM AC	SP AC	1.0000	0.0985	0.0465	0.9996	0.0078	0.0551	0.8048	0.2610	1.0000	0.0365	0.3898	<0.0001	0.6585
PM AC	SP EU	0.9990	0.9410	0.0079	1.0000	0.0503	0.1032	0.4094	0.6753	1.0000	<0.0001	0.8250	<0.0001	<0.0001
PS AC	SP AC	0.0269	0.9928	0.9087	0.0305	0.0678	0.3231	0.0014	0.0006	0.6747	<0.0001	0.0059	0.0245	<0.0001
PS AC	SP EU	0.1017	0.0001	1.0000	0.0071	0.0211	0.5052	0.0002	0.0001	0.7519	<0.0001	0.0012	<0.0001	<0.0001
SP AC	SP EU	0.9999	0.0058	0.9805	0.9952	0.9976	1.0000	0.9896	0.9955	1.0000	0.1766	0.9942	0.2498	0.0001

3.3. Modèles linéaires mixtes par groupe de placettes

Dans un premier temps, les modèles par **groupe** de placettes sont analysés systématiquement. De manière générale, les tendances significatives sont retenues lorsqu'elles se marquent aussi bien pour la série d'analyses prenant en compte toutes les années disponibles (Tableau 7) que pour celles ne prenant en compte qu'une année sur quatre (Tableau 8). En ce qui concerne les résineux, les aiguilles âgées d'un an n'ont été analysées que pour un nombre restreint de placettes ; par conséquent, les tendances observées pour ce type d'aiguilles ne sont considérées que lorsqu'elles permettent de confirmer les tendances observées pour les aiguilles de l'année.

3.3.1. *Teneurs foliaires des placettes feuillues*

En ce qui concerne les feuillus, il y a une diminution généralisée de la teneur foliaire en P au cours du temps et des diminutions au niveau des teneurs foliaires en N, Ca, Mg et K qui ne se marquent néanmoins pas de manière systématique pour tous les **groupes** et pour les deux séries d'analyses. La teneur foliaire en N diminue pour le chêne sessile sur sols acides et la teneur foliaire en Ca diminue pour le chêne pédonculé et le hêtre sur sols eutrophes. Pour ce qui est des éléments mineurs, on observe une augmentation de la teneur foliaire en Cl pour les deux types de chênes et une diminution de la teneur foliaire en Mn, Cu et Zn pour le chêne sessile sur sols acides. Les rapports entre éléments ne semblent pas évoluer au cours du temps en ce qui concerne les feuillus.

3.3.2. *Teneurs foliaires des placettes résineuses*

En ce qui concerne les résineux, une diminution de la teneur en N dans les aiguilles de l'année est observée au cours du temps pour le douglas sur sols acides et pour l'épicéa et le sapin pectiné sur sols eutrophes. Aucune tendance temporelle ne se marque pour ce qui est de la teneur foliaire en S. De 1993 à 2005, la teneur en P dans les aiguilles de l'année a très significativement diminué dans les placettes de pins maritimes installées sur sols acides. Une diminution de la teneur en Ca dans les aiguilles de l'année est observée chez l'épicéa sur les deux types de sols. Par contre, la teneur en K augmente dans les aiguilles de l'année du douglas et du sapin pectiné sur sols acides ainsi que dans les aiguilles d'un an des épicéas sur sols acides ; cette augmentation de la teneur foliaire en K est accompagnée d'une diminution du rapport N/K pour ces trois espèces et d'une augmentation du rapport K/Ca chez l'épicéa. Parallèlement, le rapport N/Mg diminue dans les aiguilles de l'année du douglas sur sols acides ainsi que dans celles de l'épicéa sur sols eutrophes. Une augmentation de la teneur foliaire en Cu est également observée pour les deux types d'aiguilles d'épicéa sur sols acides.

Tableau 7 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) des paramètres foliaires pour les différents groupes de placettes. Toutes les années disponibles ont été prises en compte pour cette analyse. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Table 7: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the foliar concentrations for the various groups of plots. All available years were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Groupe	Age aig.	n	Masse foliaire	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
Chêne pédonculé Sols acides	9			--			-	-	(-)			+														
Chêne sessile Sols acides	22			--	-		--					+	-			(-)	-	(+)								
Hêtre Sols acides	18	+		(-)	(-)		----		-			++														
Hêtre Sols eutrophes	8			-			-	-				(+)														
Douglas Sols acides	0	6			-					(+)										--	----					
Epicéa Sols acides	0	12		-	(-)			(-)								+				(-)						(-)
Epicéa Sols acides	1	7	(+)						(+)	(+)				++	+	+				(-)	--	+				-
Epicéa Sols eutrophes	0	3	+	(-)	-			(-)			+		--						(-)	(-)	-	(+)				
Pin maritime Sols acides	0	5					---	(+)																		
Pin sylvestre Sols acides	0	14		-			(-)																			
Pin sylvestre Sols acides	1	3					-																			++
Sapin pectiné Sols acides	0	6			(-)		-			++						(+)				-	-					
Sapin pectiné Sols acides	1	3			-		(-)															---				
Sapin pectiné Sols eutrophes	0	5			--											+						-				
Sapin pectiné Sols eutrophes	1	3									+															

Tableau 8 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) des paramètres foliaires dans les différents groupes de placettes. Seules les années 1993, 1997, 2001 et 2005 ont été prises en compte pour cette analyse de manière à obtenir une répartition équilibrée des années d'échantillonnage. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Table 8: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the foliar concentrations for the various groups of plots. Only the years 1993, 1997, 2001 and 2005 were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Groupe	Age aig.	n	Masse foliaire	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
Chêne pédonculé Sols acides		9	(+)	-			----	-				+					-									
Chêne sessile Sols acides		22		(-)	(-)		--	-	(-)	-		+	(-)			-	-		+				+			
Hêtre Sols acides		18	(+)				---																			
Hêtre Sols eutrophes		8		-			--	-																		-
Douglas Sols acides	0	6			---		(-)			(+)			-			(+)			(-)		-	---	(+)			(-)
Epicéa Sols acides	0	12		---				-		++			-			+						---	++	++		(-)
Epicéa Sols acides	1	7					--			+						(+)			(+)			-	(+)			(-)
Epicéa Sols eutrophes	0	3		--	(-)			--			++	(+)	--	-		+			-		(-)	-	++		--	
Pin maritime Sols acides	0	5				(-)	---	(+)									(-)									(+)
Pin sylvestre Sols acides	0	14		--					-																	
Pin sylvestre Sols acides	1	3				-	(-)								(-)			-								++
Sapin pectiné Sols acides	0	6								++	(+)											-				
Sapin pectiné Sols acides	1	3			(-)		(-)				(+)											(-)				
Sapin pectiné Sols eutrophes	0	5			(-)																					
Sapin pectiné Sols eutrophes	1	3							-		(+)										(+)					(+)

3.4. Composantes de la variabilité des teneurs foliaires

Pour les quatre principaux **groupes** de placettes (chêne sessile, hêtre, épicéa et pin sylvestre sur sols acides), la variabilité expliquée par les modèles linéaires mixtes a été décomposée en trois parties ; une composante est liée à la tendance temporelle linéaire et les deux autres sont associées aux effets aléatoires “année” et “placette” qui décrivent respectivement la variabilité interannuelle et la variabilité inter-placette (Tableau 9).

Chêne sessile sur sols acides

La tendance temporelle linéaire explique 13, 17 et 29 % de la variabilité totale des teneurs foliaires en P, Cl et Zn, respectivement ; la proportion expliquée en moyenne pour l'ensemble des éléments est de 8 %. Globalement, la variabilité inter-placette (39 %) est plus importante que la variabilité interannuelle (16 %). Néanmoins, la variabilité interannuelle de la masse de 100 feuilles et des teneurs en Na et Zn est plus grande que la variabilité inter-placette correspondante ; pour certains éléments (Cl, Al et Cu), les deux types de variabilité sont du même ordre de grandeur.

Hêtre sur sols acides

La tendance temporelle linéaire explique 14, 12 et 10 % de la variabilité totale de la masse de 100 feuilles et des teneurs foliaires en N et Cl, respectivement ; la proportion expliquée en moyenne pour l'ensemble des éléments est de 5 %. Globalement, la variabilité inter-placette (51 %) est plus importante que la variabilité interannuelle (12 %).

Epicéa sur sols acides

La tendance temporelle linéaire explique 12, 12 et 11 % de la variabilité totale des teneurs foliaires en Ca, Fe et Cu, respectivement ; la proportion expliquée en moyenne pour l'ensemble des éléments est de 4 %. Globalement, la variabilité inter-placette (48 %) est plus importante que la variabilité interannuelle (14 %). Néanmoins, la variabilité interannuelle des teneurs en Na et Cl est plus grande que la variabilité inter-placette correspondante ; pour certains éléments (S, Fe et Cu), les deux types de variabilité sont du même ordre de grandeur.

Pin sylvestre sur sols acides

La tendance temporelle linéaire explique 10 et 15 % de la variabilité totale des teneurs foliaires en P et Cu, respectivement ; la proportion expliquée en moyenne pour l'ensemble des éléments est de 4 %. Globalement, la variabilité inter-placette (51 %) est plus importante que la variabilité interannuelle (20 %). Néanmoins, la variabilité interannuelle des teneurs en Fe et Cu est plus grande que la variabilité inter-placette correspondante ; pour Zn, les deux types de variabilité sont du même ordre de grandeur.

Tableau 9 : Fractionnement de la variance totale en différentes parties (%) expliquées par la tendance temporelle linéaire et par les effets aléatoires “année” et “placette” traduisant respectivement la variabilité interannuelle et inter-placette. Ces proportions sont données pour les différents paramètres foliaires et pour les quatre principaux groupes de placettes (modèles prenant en compte toutes les années).

Table 9: *Variance partitioning in different contributions (%): linear temporal trend, inter-plot and interannual variability. These proportions are given for the various foliar parameters and for the four main groups of plots (model fitting with all available years).*

	Masse foliaire	N	S	P	Ca	Mg	K	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn
Chêne sessile - sols acides														
tendance temporelle linéaire	4	7	1	13	8	4	8	1	17	8	6	6	5	29
var. inter-placette	5	51	51	70	58	75	41	15	18	64	41	34	7	16
var. interannuelle	15	6	19	5	1	6	24	55	17	3	18	27	7	25
Hêtre - sols acides														
tendance temporelle linéaire	14	12	2	7	2	5	6	1	10	1	3	6	1	1
var. inter-placette	32	19	49	58	77	64	79	57	61	71	29	53	16	52
var. interannuelle	3	5	27	<1	3	<1	4	15	6	1	43	27	10	21
Epicéa - sols acides														
tendance temporelle linéaire	2	2	2	3	12	2	2	5	2	1	12	1	11	5
var. inter-placette	33	77	32	63	75	88	72	6	<1	93	24	61	5	51
var. interannuelle	11	<1	32	3	8	9	7	35	43	8	27	10	4	<1
Pin sylvestre - sols acides														
tendance temporelle linéaire	1	5	3	10	2	1	1	6	1	1	4	1	15	1
var. inter-placette	68	82	50	60	47	75	51	30	57	80	4	60	4	40
var. interannuelle	6	4	32	16	24	6	19	19	16	<1	55	10	32	35

3.5. Modèles linéaires par placette

Dans un deuxième temps, les modèles par placette (Tableaux 10, 11 et 12) sont également rapidement passés en revue afin de confirmer les tendances observées au niveau des **groupes** et de détecter certaines nouvelles tendances qui pourraient ne pas avoir été mises en évidence étant donné la classification adoptée pour le regroupement des placettes. Les modèles placette par placette ont été ajustés sur base de l'ensemble des années disponibles et sont donc plus directement comparables aux modèles par **groupe** pour lesquels l'ensemble des années disponibles ont également été prises en compte. La comparaison des deux types d'approches révèle néanmoins certaines différences qui peuvent provenir du fait que l'ensemble des placettes du même **groupe** est pris en compte dans l'analyse par **groupe** alors qu'au niveau de l'analyse par placette, seules les placettes présentant des tendances significatives sont mises en évidence. Au sein d'un **groupe**, l'analyse par placette peut, par exemple, mettre en évidence un certain nombre de tendances négatives à la limite de la signification, ce qui donne l'impression d'une tendance globale à la baisse. Toutefois, il se peut que l'analyse par **groupe** ne confirme pas cette tendance qui, au sein du **groupe**, peut être contrebalancée par une série de tendances positives non significatives n'apparaissant pas au niveau de l'analyse par placette. Par ailleurs, il se peut qu'un grand nombre de tendances individuelles négatives et non significatives donne lieu à une tendance globale significative au niveau du **groupe**.

3.5.1. Teneurs foliaires des placettes feuillues

En ce qui concerne les feuillus, l'analyse par placette concorde relativement bien avec l'analyse par **groupe**. Néanmoins, elle apporte un complément d'information intéressant dans certains cas. L'analyse par placette montre notamment que la teneur foliaire en S diminue pour certaines placettes situées dans les régions où les dépôts en S-SO₄ sont les plus élevés (CHS B1, HET 29, HET 30, HET B1, HET B2, HET B3, HET B4). Elle renforce les indications d'une diminution des teneurs foliaires en Ca et K pour le chêne sessile sur sols acides, d'une augmentation de la teneur foliaire en Cl également pour le hêtre sur les deux types de sol et d'une augmentation du rapport N/P pour le chêne sessile sur sols acides.

3.5.2. Teneurs foliaires des placettes résineuses

En ce qui concerne les résineux, l'analyse par placette correspond également assez bien à l'analyse par **groupe**. Comme pour les feuillus, on observe une diminution de la teneur foliaire en S dans certaines placettes situées dans les zones où les apports atmosphériques en S-SO₄ sont les plus élevés (DOU 34, EPC B4, PS 76). L'analyse par placette renforce les indications d'une diminution de la teneur en P des deux types d'aiguilles du pin sylvestre sur sols acides, d'une augmentation de la teneur en Na du sapin pectiné pour les deux types d'aiguilles sur sols acides et pour les aiguilles d'un an sur sols eutrophes, et d'une diminution du rapport N/Mg des deux types d'aiguilles d'épicéa sur sols acides. L'analyse par placette permet aussi de déceler une évolution temporelle assez particulière des teneurs foliaires dans les placettes d'épicéa situées en Wallonie sur sols acides. Ceux-ci montrent en effet une augmentation généralisée des teneurs en Fe dans les aiguilles de l'année et celles de l'année précédente, une augmentation des teneurs en Al dans les aiguilles d'un an et une augmentation des teneurs en Zn dans les deux types d'aiguilles pour trois placettes sur quatre. De plus, le rapport N/Ca augmente tandis que le rapport Ca/Al diminue dans les deux types d'aiguilles pour environ trois placettes sur quatre.

3.5.3. Dépôts atmosphériques hors et sous couvert

Durant la période 1993-2005, les dépôts en S et en proton, hors et sous couvert forestier, ont subi une diminution quasiment généralisée dans l'ensemble des placettes où ils ont été analysés (Tableaux 13 et 14). En ce qui concerne les dépôts hors couvert forestier, les tendances significatives qui apparaissent pour les autres éléments (N, Ca, Mg, K, Na Cl) traduisent également majoritairement une diminution (Tableau 13). Pour ce qui est des dépôts sous couvert forestier, les évolutions temporelles significatives sont aussi globalement à la baisse; néanmoins, les tendances significatives concernant le Fe sont généralement positives et sont variables pour le Mn et l'Al (Tableau 14).

Tableau 10 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) de la masse foliaire et des teneurs en éléments majeurs pour les différentes placettes. Toutes les années disponibles ont été prises en compte pour cette analyse. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Table 10: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the leaf or needle mass and of the macro-nutrient foliar concentrations for the various plots. All available years were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Placette	Groupe	Sol	Climat	Masse foliaire	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K
CHP 10	CHP	eutrophe	continental		-			-	-	--	(-)
CHP 18	CHP	pseudogley	semi-océanique								
CHP 40	CHP	pseudogley	océanique		-	-		-			
CHP 49	CHP	lessivé	semi-océanique		--			-	(-)	-	
CHP 55	CHP	eutrophe	continental	++++	-				-		
CHP 59	CHP	pseudogley	semi-océanique					(-)			
CHP 65	CHP	acide	semi-océanique								
CHP 70	CHP	pseudogley	continental	++++						(-)	
CHP 71	CHP	pseudogley	continental		(-)			(-)		-	
CHS 01	CHS_AC	pseudogley	continental	+							
CHS 03	CHS_AC	acide	continental	+		--		(-)			(-)
CHS 10	CHS_AC	pseudogley	continental		(-)			-			-
CHS 18	CHS_AC	lessivé	semi-océanique		--			-	-		-
CHS 21	CHS_AC	pseudogley	continental		-				(-)	-	
CHS 27	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique					-			
CHS 35	CHS_AC	pseudogley	océanique					--			
CHS 41	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique		(-)			(-)			(-)
CHS 51	CHS_AC	acide	continental		--	-		---			--
CHS 57a	CHS_AC	pseudogley	continental		-			---		-	-
CHS 57b	CHS_AC	podzol	continental	+					-		
CHS 58	CHS_AC	pseudogley	continental		--	-		----	(-)		-
CHS 60	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique	+							
CHS 61	CHS_AC	acide	semi-océanique		--			(-)	---	(-)	
CHS 68	CHS_AC	acide	continental	-	-			----	(-)		(-)
CHS 72	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique		(-)			-	-		(-)
CHS 81	CHS_AC	lessivé	méditerranéen	+++	(-)				(-)		
CHS 86	CHS_AC	acide	continental		--			---	(-)	-	
CHS 88	CHS_AC	pseudogley	continental		---	(+)			(-)		
CHS B1	CHS_AC	acide	continental	-		(-)	(-)	(-)			
CPS 67	CHS_AC	acide	continental	++	-			-	-		
CPS 77	CHS_AC	lessivé	semi-océanique		----			--	-	(-)	----
HET 02	HET_AC	pseudogley	semi-océanique						+		
HET 03	HET_AC	acide	continental		(-)	-		---		---	
HET 09	HET_AC	acide	montagnard					-			
HET 14	HET_AC	acide	océanique								
HET 29	HET_AC	acide	océanique		-	-	-	(-)			
HET 30	HET_AC	acide	montagnard		---	--	(-)	----	--		
HET 54a	HET_AC	pseudogley	continental		---			--	--		(-)
HET 55	HET_AC	acide	continental		(-)						
HET 64	HET_AC	mésotrophe	océanique					(-)		---	
HET 65	HET_AC	acide	montagnard			(-)		---			
HET 76	HET_AC	lessivé	océanique		-				-		
HET 81	HET_AC	acide	méditerranéen								
HET 88	HET_AC	acide	continental		-				(-)		
HET B1	HET_AC	acide	continental				--		(+)		
HET B2	HET_AC	acide	continental				----				
HET B4	HET_AC	acide	semi-océanique				(-)				
HET L1	HET_AC	lessivé	continental								
HET L2	HET_AC	lessivé	continental			(-)				-	

Tableau 10 : suite 1
Table 10: continued - 1

Placette	Groupe	Sol	Climat	Masse foliaire	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K
HET 04	HET_EU	eutrophe	montagnard				(-)				
HET 21	HET_EU	rendzine	continental		(-)						
HET 25	HET_EU	eutrophe	continental							(-)	
HET 26	HET_EU	rendzine	montagnard		----	--	-	----	----		
HET 52	HET_EU	rendzine	continental				+				
HET 54b	HET_EU	rendzine	continental		-		+				
HET 60	HET_EU	eutrophe	semi-océanique								
HET B3	HET_EU	eutrophe	continental				--		(+)		

Tableau 10 : suite 2 pour conifères
Table 10: continued - 2 for conifers

Placette	Groupe	Age	Sol	Climat	Masse foliaire	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K
DOU 23	DOU_AC	0	acide	semi-océanique			---		(-)			
DOU 34	DOU_AC	0	mésotrophe	Méditerranéen				(-)		(-)		+
DOU 61	DOU_AC	0	acide	semi-océanique								+
DOU 65	DOU_AC	0	acide	semi-océanique								+
DOU 69	DOU_AC	0	acide	continental			(-)			-		
DOU 71	DOU_AC	0	acide	continental			--			+	+	
DOU 71	DOU_AC	1	acide	continental			--		(-)			
EPC 08	EPC_AC	0	acide	continental			-			(-)		
EPC 08	EPC_AC	1	acide	continental								
EPC 34	EPC_AC	0	acide	montagnard								
EPC 63	EPC_AC	0	mésotrophe	montagnard								
EPC 63	EPC_AC	1	mésotrophe	montagnard								(+)
EPC 71	EPC_AC	0	acide	continental								
EPC 73	EPC_AC	0	acide	montagnard						-		
EPC 81	EPC_AC	0	acide	montagnard						-		
EPC 87	EPC_AC	0	acide	semi-océanique			(-)					
EPC 87	EPC_AC	1	acide	semi-océanique			-					
EPC 88	EPC_AC	0	acide	montagnard			-				(+)	--
EPC B1	EPC_AC	0	acide	continental								
EPC B1	EPC_AC	1	acide	continental			(+)					+++
EPC B2	EPC_AC	0	acide	continental								
EPC B2	EPC_AC	1	acide	continental				-				+
EPC B3	EPC_AC	0	acide	continental			+					
EPC B3	EPC_AC	1	acide	continental			+					
EPC B4	EPC_AC	0	acide	continental								
EPC B4	EPC_AC	1	acide	continental						(-)		
EPC 39a	EPC_EU	0	eutrophe	montagnard								
EPC 39b	EPC_EU	0	rendzine	montagnard								
EPC 74	EPC_EU	0	pseudogley	montagnard			(-)			(-)		
EPC 74	EPC_EU	1	pseudogley	montagnard			(-)					
MEL 05		0	rendzine	montagnard					-		--	(+)
PL 20		0	mésotrophe	montagnard			(-)		--			
PL 20		1	mésotrophe	montagnard								
PL 41		0	podzol	semi-océanique	(+)							
PM 20	PM_AC	0	mésotrophe	montagnard	--		(-)		(-)			
PM 40a	PM_AC	0	acide	océanique	++++							
PM 40b	PM_AC	0	podzol	océanique	++		++		(-)	++		
PM 40c	PM_AC	0	podzol	océanique	++++					++		
PM 40c	PM_AC	1	podzol	océanique								
PM 72	PM_AC	0	pseudogley	semi-océanique								
PM 72	PM_AC	1	pseudogley	semi-océanique	--							
PM 17		0	rendzine	océanique	++++							(+)
PM 17		1	rendzine	océanique	++							
PM 85		0	rendzine	océanique							--	
PM 85		1	rendzine	océanique	-							

Tableau 10 : suite 3 pour les conifères
Table 10: continued - 3 for conifers

Placette	Groupe	Age	Sol	Climat	Masse foliaire	Cendres	N	S	P	Ca	Mg	K
PS 04	PS_AC	0	mésotrophe	montagnard			(-)					(+)
PS 15	PS_AC	0	acide	montagnard								
PS 35	PS_AC	0	pseudogley	océanique					(-)			
PS 41	PS_AC	0	acide	semi-océanique								
PS 44	PS_AC	0	pseudogley	océanique		-			--			
PS 44	PS_AC	1	pseudogley	océanique		++			(-)			(+)
PS 45	PS_AC	0	pseudogley	semi-océanique								
PS 61	PS_AC	0	lessivé	semi-océanique								
PS 63	PS_AC	0	acide	continental					-			
PS 67a	PS_AC	0	acide	continental								
PS 67a	PS_AC	1	acide	continental				(+)				
PS 67b	PS_AC	0	acide	continental								
PS 76	PS_AC	0	acide	océanique			(-)	-	----			(-)
PS 76	PS_AC	1	acide	océanique			(-)	--	----	(+)		
PS 78	PS_AC	0	acide	semi-océanique					(-)			
PS 88	PS_AC	0	acide	continental					(-)	-		(-)
PS 89	PS_AC	0	acide	continental			-		(-)			
SP 07	SP_AC	0	acide	montagnard							(+)	
SP 09	SP_AC	0	acide	montagnard							(+)	
SP 38	SP_AC	0	acide	montagnard			(-)		----	(+)	+	+
SP 38	SP_AC	1	acide	montagnard		+	(-)		----		++	
SP 57	SP_AC	0	acide	continental								
SP 57	SP_AC	1	acide	continental					-			
SP 63	SP_AC	0	acide	montagnard								
SP 68	SP_AC	0	mésotrophe	continental								++
SP 68	SP_AC	1	mésotrophe	continental							-	(+)
SP 05	SP_EU	0	eutrophe	montagnard					++			++
SP 05	SP_EU	1	eutrophe	montagnard								
SP 11	SP_EU	0	eutrophe	montagnard								
SP 11	SP_EU	1	eutrophe	montagnard		++				+		
SP 25	SP_EU	0	eutrophe	montagnard		++++						
SP 25	SP_EU	1	eutrophe	montagnard								
SP 26	SP_EU	0	eutrophe	montagnard								
SP 39	SP_EU	0	rendzine	continental								

Tableau 11 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) des teneurs en éléments mineurs pour les différentes placettes. Toutes les années disponibles ont été prises en compte pour cette analyse. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Table 11: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the micro-nutrient foliar concentrations for the various plots. All available years were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Placette	Groupe	Sol	Climat	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn
CHP 10	CHP	eutrophe	continental	-	(+)					-
CHP 18	CHP	pseudogley	semi-océanique				-			(-)
CHP 40	CHP	pseudogley	océanique						--	
CHP 49	CHP	lessivé	semi-océanique			-				-
CHP 55	CHP	eutrophe	continental							
CHP 59	CHP	pseudogley	semi-océanique						(-)	
CHP 65	CHP	acide	semi-océanique		++					
CHP 70	CHP	pseudogley	continental							
CHP 71	CHP	pseudogley	continental							
CHS 01	CHS_AC	pseudogley	continental		+	--				
CHS 03	CHS_AC	acide	continental		+	(-)				--
CHS 10	CHS_AC	pseudogley	continental							-
CHS 18	CHS_AC	lessivé	semi-océanique							-
CHS 21	CHS_AC	pseudogley	continental			--				
CHS 27	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique			--				
CHS 35	CHS_AC	pseudogley	océanique							
CHS 41	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique							-
CHS 51	CHS_AC	acide	continental		(+)	-				----
CHS 57a	CHS_AC	pseudogley	continental				(-)			--
CHS 57b	CHS_AC	podzol	continental			-				--
CHS 58	CHS_AC	pseudogley	continental				(-)			----
CHS 60	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique		(+)				(-)	--
CHS 61	CHS_AC	acide	semi-océanique			-				----
CHS 68	CHS_AC	acide	continental		(+)			(-)		--
CHS 72	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique		(+)					----
CHS 81	CHS_AC	lessivé	méditerranéen							
CHS 86	CHS_AC	acide	continental			-				--
CHS 88	CHS_AC	pseudogley	continental		+					(-)
CHS B1	CHS_AC	acide	continental							(+)
CPS 67	CHS_AC	acide	continental			--			-	-
CPS 77	CHS_AC	lessivé	semi-océanique			-	-	-		----
HET 02	HET_AC	pseudogley	semi-océanique						++	
HET 03	HET_AC	acide	continental			+++	--		-	--
HET 09	HET_AC	acide	montagnard		+					
HET 14	HET_AC	acide	océanique							
HET 29	HET_AC	acide	océanique							
HET 30	HET_AC	acide	montagnard							
HET 54a	HET_AC	pseudogley	continental	(+)	++		(-)			----
HET 55	HET_AC	acide	continental		+					
HET 64	HET_AC	mésotrophe	océanique				--	-		
HET 65	HET_AC	acide	montagnard				-			
HET 76	HET_AC	lessivé	océanique				(-)	-		
HET 81	HET_AC	acide	méditerranéen							
HET 88	HET_AC	acide	continental		++		-			
HET B1	HET_AC	acide	continental			+	+++			++
HET B2	HET_AC	acide	continental				+			(+)
HET B4	HET_AC	acide	semi-océanique							
HET L1	HET_AC	lessivé	continental		(+)					
HET L2	HET_AC	lessivé	continental		++					
HET 04	HET_EU	eutrophe	montagnard		+++					
HET 21	HET_EU	rendzine	continental		++					
HET 25	HET_EU	eutrophe	continental							
HET 26	HET_EU	rendzine	montagnard		++++					(-)
HET 52	HET_EU	rendzine	continental							-
HET 54b	HET_EU	rendzine	continental							-
HET 60	HET_EU	eutrophe	semi-océanique		+				(-)	++
HET B3	HET_EU	eutrophe	continental							+

Tableau 11 : suite 1
Table 11: continued - 1

Placette	Groupe	Age	Sol	Climat	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn
DOU 23	DOU_AC	0	acide	semi-océanique		+		(+)			
DOU 34	DOU_AC	0	mésotrophe	Méditerranéen	++	++					
DOU 61	DOU_AC	0	acide	semi-océanique		+	(-)				
DOU 65	DOU_AC	0	acide	semi-océanique		++					
DOU 69	DOU_AC	0	acide	continental		(+)					
DOU 71	DOU_AC	0	acide	continental							
DOU 71	DOU_AC	1	acide	continental							
EPC 08	EPC_AC	0	acide	continental							(-)
EPC 08	EPC_AC	1	acide	continental	(+)						
EPC 34	EPC_AC	0	acide	montagnard							
EPC 63	EPC_AC	0	mésotrophe	montagnard							
EPC 63	EPC_AC	1	mésotrophe	montagnard							
EPC 71	EPC_AC	0	acide	continental							
EPC 73	EPC_AC	0	acide	montagnard							
EPC 81	EPC_AC	0	acide	montagnard							-
EPC 87	EPC_AC	0	acide	semi-océanique							
EPC 87	EPC_AC	1	acide	semi-océanique				+			(-)
EPC 88	EPC_AC	0	acide	montagnard							---
EPC B1	EPC_AC	0	acide	continental				++			++++
EPC B1	EPC_AC	1	acide	continental				++++	+		+++
EPC B2	EPC_AC	0	acide	continental	(-)			++			++
EPC B2	EPC_AC	1	acide	continental			+	++	+		++
EPC B3	EPC_AC	0	acide	continental				++			+++
EPC B3	EPC_AC	1	acide	continental				+++	(+)		++
EPC B4	EPC_AC	0	acide	continental				++			
EPC B4	EPC_AC	1	acide	continental				++++	(+)		
EPC 39a	EPC_EU	0	eutrophe	montagnard	+						
EPC 39b	EPC_EU	0	rendzine	montagnard	(+)						
EPC 74	EPC_EU	0	pseudogley	montagnard			--			+	
EPC 74	EPC_EU	1	pseudogley	montagnard			--				
MEL 05		0	rendzine	montagnard					(-)		
PL 20		0	mésotrophe	montagnard	+			(+)		(+)	
PL 20		1	mésotrophe	montagnard			(-)				
PL 41		0	podzol	semi-océanique							
PM 20	PM_AC	0	mésotrophe	montagnard							-
PM 40a	PM_AC	0	acide	océanique							
PM 40b	PM_AC	0	podzol	océanique		(-)		+			
PM 40c	PM_AC	0	podzol	océanique		--	++	(+)			
PM 40c	PM_AC	1	podzol	océanique							
PM 72	PM_AC	0	pseudogley	semi-océanique							
PM 72	PM_AC	1	pseudogley	semi-océanique							
PM 17		0	rendzine	océanique				(+)	+		
PM 17		1	rendzine	océanique				(+)		(+)	
PM 85		0	rendzine	océanique							
PM 85		1	rendzine	océanique		-	(+)			+	

Tableau 11 : suite 2 et fin
Table 11: continued - 2

Placette	Groupe	Age	Sol	Climat	Na	Cl	Mn	Fe	Al	Cu	Zn
PS 04	PS_AC	0	mésotrophe	montagnard							
PS 15	PS_AC	0	acide	montagnard				(+)			
PS 35	PS_AC	0	pseudogley	océanique							
PS 41	PS_AC	0	acide	semi-océanique	(+)						
PS 44	PS_AC	0	pseudogley	océanique							
PS 44	PS_AC	1	pseudogley	océanique							
PS 45	PS_AC	0	pseudogley	semi-océanique						+	
PS 61	PS_AC	0	lessivé	semi-océanique							
PS 63	PS_AC	0	acide	continental	(+)						
PS 67a	PS_AC	0	acide	continental							
PS 67a	PS_AC	1	acide	continental							
PS 67b	PS_AC	0	acide	continental	+						
PS 76	PS_AC	0	acide	océanique						+	
PS 76	PS_AC	1	acide	océanique							+
PS 78	PS_AC	0	acide	semi-océanique						+++	
PS 88	PS_AC	0	acide	continental	+		+++				
PS 89	PS_AC	0	acide	continental							
SP 07	SP_AC	0	acide	montagnard	+						
SP 09	SP_AC	0	acide	montagnard							
SP 38	SP_AC	0	acide	montagnard	(+)						
SP 38	SP_AC	1	acide	montagnard	+						
SP 57	SP_AC	0	acide	continental	(+)		-				
SP 57	SP_AC	1	acide	continental			-				
SP 63	SP_AC	0	acide	montagnard							
SP 68	SP_AC	0	mésotrophe	continental	(+)					(+)	
SP 68	SP_AC	1	mésotrophe	continental	+	++					
SP 05	SP_EU	0	eutrophe	montagnard	+		+		+++	++	
SP 05	SP_EU	1	eutrophe	montagnard	++		+		++++		
SP 11	SP_EU	0	eutrophe	montagnard				+		(+)	
SP 11	SP_EU	1	eutrophe	montagnard	++			+			
SP 25	SP_EU	0	eutrophe	montagnard						(+)	
SP 25	SP_EU	1	eutrophe	montagnard	++						
SP 26	SP_EU	0	eutrophe	montagnard							
SP 39	SP_EU	0	rendzine	continental							

Tableau 12 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) des rapports entre éléments pour les différentes placettes. Toutes les années disponibles ont été prises en compte pour cette analyse. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Table 12: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the nutrient ratios for the various plots. All available years were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Placette	Groupe	Sol	Climat	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
CHP 10	CHP	eutrophe	continental		+	(+)						
CHP 18	CHP	pseudogley	semi-océanique									
CHP 40	CHP	pseudogley	océanique									
CHP 49	CHP	lessivé	semi-océanique									
CHP 55	CHP	eutrophe	continental								(-)	
CHP 59	CHP	pseudogley	semi-océanique									
CHP 65	CHP	acide	semi-océanique									
CHP 70	CHP	pseudogley	continental									
CHP 71	CHP	pseudogley	continental									
CHS 01	CHS_AC	pseudogley	continental									
CHS 03	CHS_AC	acide	continental	(+)		(-)						
CHS 10	CHS_AC	pseudogley	continental									
CHS 18	CHS_AC	lessivé	semi-océanique		(+)					(-)	(-)	
CHS 21	CHS_AC	pseudogley	continental									
CHS 27	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique	(+)								
CHS 35	CHS_AC	pseudogley	océanique		+							
CHS 41	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique	(+)								
CHS 51	CHS_AC	acide	continental	+	++							
CHS 57a	CHS_AC	pseudogley	continental		(+)							
CHS 57b	CHS_AC	podzol	continental			(+)			+		-	
CHS 58	CHS_AC	pseudogley	continental									
CHS 60	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique									
CHS 61	CHS_AC	acide	semi-océanique	+		+			+		(-)	
CHS 68	CHS_AC	acide	continental		++			+				
CHS 72	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique		+							
CHS 81	CHS_AC	lessivé	méditerranéen	(+)							-	
CHS 86	CHS_AC	acide	continental		+							
CHS 88	CHS_AC	pseudogley	continental		(+)	+						
CHS B1	CHS_AC	acide	continental									
CPS 67	CHS_AC	acide	continental	(+)	(+)	+					(-)	
CPS 77	CHS_AC	lessivé	semi-océanique		++++	(+)	(+)	++++		-		(+)
HET 02	HET_AC	pseudogley	semi-océanique			(-)			-			++
HET 03	HET_AC	acide	continental		++	(-)	++++			+++	++++	
HET 09	HET_AC	acide	montagnard									
HET 14	HET_AC	acide	océanique									
HET 29	HET_AC	acide	océanique									
HET 30	HET_AC	acide	montagnard		++						-	
HET 54a	HET_AC	pseudogley	continental			(+)					(-)	
HET 55	HET_AC	acide	continental									
HET 64	HET_AC	mésotrophe	océanique				+			++	+++	++
HET 65	HET_AC	acide	montagnard									
HET 76	HET_AC	lessivé	océanique			(+)						
HET 81	HET_AC	acide	méditerranéen									
HET 88	HET_AC	acide	continental			+						
HET B1	HET_AC	acide	continental	-		--	(-)					
HET B2	HET_AC	acide	continental	----								
HET B4	HET_AC	acide	semi-océanique				-			-	--	
HET L1	HET_AC	lessivé	continental									
HET L2	HET_AC	lessivé	continental				+			++	+++	
HET 04	HET_EU	eutrophe	montagnard								(-)	
HET 21	HET_EU	rendzine	continental							(-)	(-)	
HET 25	HET_EU	eutrophe	continental					(-)		+		
HET 26	HET_EU	rendzine	montagnard								-	
HET 52	HET_EU	rendzine	continental									
HET 54b	HET_EU	rendzine	continental	+								
HET 60	HET_EU	eutrophe	semi-océanique					(-)				
HET B3	HET_EU	eutrophe	continental	(-)					-	-		

Tableau 12 : suite 1
Table 12: continued - 1

Placette	Groupe	Age	Sol	Climat	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
DOU 23	DOU_AC	0	acide	semi-océanique				--				-	
DOU 34	DOU_AC	0	mésotrophe	Méditerranéen		(-)				+		-	
DOU 61	DOU_AC	0	acide	semi-océanique					-				
DOU 65	DOU_AC	0	acide	semi-océanique									
DOU 69	DOU_AC	0	acide	continental						(+)		-	(-)
DOU 71	DOU_AC	0	acide	continental			---	--		-			
DOU 71	DOU_AC	1	acide	continental			--	-					
EPC 08	EPC_AC	0	acide	continental				-				--	
EPC 08	EPC_AC	1	acide	continental				-				-	
EPC 34	EPC_AC	0	acide	montagnard									
EPC 63	EPC_AC	0	mésotrophe	montagnard									
EPC 63	EPC_AC	1	mésotrophe	montagnard				(-)	----				
EPC 71	EPC_AC	0	acide	continental									
EPC 73	EPC_AC	0	acide	montagnard						+		--	
EPC 81	EPC_AC	0	acide	montagnard			++			++		-	
EPC 87	EPC_AC	0	acide	semi-océanique				(-)				(-)	
EPC 87	EPC_AC	1	acide	semi-océanique				-				(-)	(-)
EPC 88	EPC_AC	0	acide	montagnard				--			--	-	
EPC B1	EPC_AC	0	acide	continental			(+)						
EPC B1	EPC_AC	1	acide	continental			++++		---	++	++		--
EPC B2	EPC_AC	0	acide	continental					(-)	(+)			
EPC B2	EPC_AC	1	acide	continental					-				(-)
EPC B3	EPC_AC	0	acide	continental			(+)						(-)
EPC B3	EPC_AC	1	acide	continental									
EPC B4	EPC_AC	0	acide	continental			+					-	-
EPC B4	EPC_AC	1	acide	continental			++	-	-	(+)		--	--
EPC 39a	EPC_EU	0	eutrophe	montagnard								(-)	
EPC 39b	EPC_EU	0	rendzine	montagnard									
EPC 74	EPC_EU	0	pseudogley	montagnard				-	(-)	(+)		--	-
EPC 74	EPC_EU	1	pseudogley	montagnard				--	-				
MEL 05		0	rendzine	montagnard					(-)		+		
PL 20		0	mésotrophe	montagnard									
PL 20		1	mésotrophe	montagnard									
PL 41		0	podzol	semi-océanique						(+)			
PM 20	PM_AC	0	mésotrophe	montagnard					(-)				
PM 40a	PM_AC	0	acide	océanique	(+)			-					
PM 40b	PM_AC	0	podzol	océanique		++++			++++	---	-	+	
PM 40c	PM_AC	0	podzol	océanique	(+)		-	(-)		-		++	
PM 40c	PM_AC	1	podzol	océanique					(+)				
PM 72	PM_AC	0	pseudogley	semi-océanique									
PM 72	PM_AC	1	pseudogley	semi-océanique									
PM 17		0	rendzine	océanique					-	+	+		-
PM 17		1	rendzine	océanique		(-)			----	+	++		-
PM 85		0	rendzine	océanique									-
PM 85		1	rendzine	océanique									

Tableau 12 : suite 2 et fin
Table 12: continued - 2

Placette	Groupe	Age	Sol	Climat	S/N	N/P	N/Ca	N/Mg	N/K	K/Ca	K/Mg	Ca/Mg	Ca/Al
PS 04	PS_AC	0	mésotrophe	montagnard					-				
PS 15	PS_AC	0	acide	montagnard									
PS 35	PS_AC	0	pseudogley	océanique									
PS 41	PS_AC	0	acide	semi-océanique									
PS 44	PS_AC	0	pseudogley	océanique					(-)				
PS 44	PS_AC	1	pseudogley	océanique		++++		+			(+)		
PS 45	PS_AC	0	pseudogley	semi-océanique			(+)					(-)	
PS 61	PS_AC	0	lessivé	semi-océanique									
PS 63	PS_AC	0	acide	continental									
PS 67a	PS_AC	0	acide	continental									
PS 67a	PS_AC	1	acide	continental									
PS 67b	PS_AC	0	acide	continental									
PS 76	PS_AC	0	acide	océanique			(-)						
PS 76	PS_AC	1	acide	océanique			-	-		(-)	(-)		+
PS 78	PS_AC	0	acide	semi-océanique									
PS 88	PS_AC	0	acide	continental			(+)					(-)	(-)
PS 89	PS_AC	0	acide	continental									
SP 07	SP_AC	0	acide	montagnard				-					
SP 09	SP_AC	0	acide	montagnard				(-)				-	
SP 38	SP_AC	0	acide	montagnard				---	--				
SP 38	SP_AC	1	acide	montagnard		(+)		---	-		(-)		
SP 57	SP_AC	0	acide	continental				--				-	
SP 57	SP_AC	1	acide	continental				(-)					
SP 63	SP_AC	0	acide	montagnard									
SP 68	SP_AC	0	mésotrophe	continental					(-)	(+)	+		
SP 68	SP_AC	1	mésotrophe	continental					-		++		
SP 05	SP_EU	0	eutrophe	montagnard									--
SP 05	SP_EU	1	eutrophe	montagnard									---
SP 11	SP_EU	0	eutrophe	montagnard									
SP 11	SP_EU	1	eutrophe	montagnard								++	
SP 25	SP_EU	0	eutrophe	montagnard									
SP 25	SP_EU	1	eutrophe	montagnard									
SP 26	SP_EU	0	eutrophe	montagnard					(-)				
SP 39	SP_EU	0	rendzine	continental							(-)		

Tableau 13 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) des dépôts hors couvert forestier en éléments minéraux pour 30 des 113 placettes. Toutes les années ont été prises en compte pour cette analyse. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Tableau 13: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the nutrient bulk depositions for 30 out of 113 plots. All available years were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Placette	Groupe	Sol	Climat	N-TOT	N-NH ₄	N-NO ₃	S	Ca	Mg	K	Na	Cl	H
CHP 40	CHP	pseudogley	océanique				---	(-)			-	(-)	--
CHP 59	CHP	pseudogley	semi-océanique				---				(-)		-
CHS 35	CHS_AC	pseudogley	océanique	--	--	-	----	--	(-)				
CHS 41	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique	-	--		----	(-)					---
CHS B1	CHS_AC	acide	continental					--	-	--	---	--	
CPS 77	CHS_AC	lessivé	semi-océanique				---						--
DOU 71	DOU_AC	acide	continental	-	-		----	--	-	-			
EPC 08	EPC_AC	acide	continental				----						(-)
EPC 63	EPC_AC	mésotrophe	montagnard	---	----		----			---			--
EPC 87	EPC_AC	acide	montagnard				---						-
EPC B1	EPC_AC	acide	continental				--	---	---	---	----	----	
EPC 74	EPC_EU	pseudogley	semi-océanique	(-)	-		----			-			---
HET 30	HET_AC	acide	montagnard	(-)	(-)		----				(-)	(-)	-
HET 54a	HET_AC	pseudogley	continental				---						----
HET 64	HET_AC	mésotrophe	océanique				--						-
HET L2	HET_AC	lessivé	continental				--						(-)
PL 20		mésotrophe	montagnard	(-)	-		---		-	-	---	---	
PM 40c	PM_AC	podzol	océanique	-	-		----	(-)	(-)		--	-	-
PM 72	PM_AC	pseudogley	océanique				----	(-)					---
PM 17		rendzine	semi-océanique				---		(-)	-	--	-	--
PM 85		rendzine	océanique		-		----	----	--	-	---	---	+
PS 44	PS_AC	pseudogley	océanique				--	--	-		---	--	(-)
PS 67a	PS_AC	acide	continental	--	--	(-)	----	-		-			--
PS 76	PS_AC	acide	océanique				---	(-)		--			-
SP 38	SP_AC	acide	montagnard				---			++			----
SP 57	SP_AC	acide	montagnard	--	--		----	-					(-)
SP 68	SP_AC	mésotrophe	montagnard				----		(+)				
SP 05	SP_EU	eutrophe	montagnard				----						----
SP 11	SP_EU	eutrophe	continental				---	--					-
SP 25	SP_EU	eutrophe	continental				---	(-)					-

Tableau 14 : Evolution temporelle linéaire (1993 à 2005) des dépôts sous couvert forestier en éléments minéraux pour 30 des 113 placettes. Toutes les années ont été prises en compte pour cette analyse. Le sens de la pente est donné par les signes “+” et “-” et le degré de signification est représenté de la manière suivante, $P < 0.1$: (+) ou (-), $P \leq 0.05$: + ou -, $P \leq 0.01$: ++ ou --, $P \leq 0.001$: +++ ou ---, $P \leq 0.0001$: ++++ ou ----.

Tableau 14: Temporal linear variations (1993 to 2005) of the nutrient throughfall depositions for 30 out of 113 plots. All available years were taken into account for the model fitting. The slope sign is given by “+” and “-” and the degree of significance is codified as follows: $P < 0.1$: (+) or (-), $P \leq 0.05$: + or -, $P \leq 0.01$: ++ or --, $P \leq 0.001$: +++ or ---, $P \leq 0.0001$: ++++ or ----.

Placette	Groupe	Sol	Climat	N-TOT	N-NH ₄	N-NO ₃	S	Ca	Mg	K	Na	Cl	Mn	Fe	Al	H
CHP 40	CHP	pseudogley	océanique				----	-			(-)	(-)	++++	(+)		---
CHP 59	CHP	pseudogley	semi-océanique				----	(-)								----
CHS 35	CHS_AC	pseudogley	océanique				----	-								-
CHS 41	CHS_AC	pseudogley	semi-océanique				----	---			--	---			-	--
CHS B1	CHS_AC	acide	continental				(-)	---			-	-				(-)
CPS 77	CHS_AC	lessivé	semi-océanique			+	----	-		--	(-)	--	--		(-)	--
DOU 71	DOU_AC	acide	continental				----	-			-	-				---
EPC 08	EPC_AC	acide	continental	----	-	----	----	----		---		-	-			----
EPC 63	EPC_AC	mésotrophe	montagnard				----	---							(-)	
EPC 87	EPC_AC	acide	montagnard				---					(-)		++		
EPC B1	EPC_AC	acide	continental	--	(-)	--	--	----	---	--	--	---				(-)
EPC 74	EPC_EU	pseudogley	semi-océanique	++	+	+	----									---
HET 30	HET_AC	acide	montagnard	(-)		-	----	(-)	--	----	---	----		++	--	----
HET 54a	HET_AC	pseudogley	continental				----	-						+	++	-
HET 64	HET_AC	mésotrophe	océanique				---	--								--
HET L2	HET_AC	lessivé	continental			+	----	-				-				
PL 20		mésotrophe	montagnard				--		(-)		-	-	(-)	++++		--
PM 40c	PM_AC	podzol	océanique				----			-	-		(+)	+		
PM 72	PM_AC	pseudogley	océanique				----						+	+	+	---
PM 17		rendzine	semi-océanique				-		(-)	----					+	
PM 85		rendzine	océanique	----	---	--	----	----	--		-	--			(+)	++
PS 44	PS_AC	pseudogley	océanique				----	--	----	---	--	--				
PS 67a	PS_AC	acide	continental	-		--	----	----	--	----		--	----		--	----
PS 76	PS_AC	acide	océanique		(+)		----	----	----	----	----	----	----	(-)	----	----
SP 38	SP_AC	acide	montagnard				----		++++				(+)			---
SP 57	SP_AC	acide	montagnard				----	-	+++	-			(-)	(+)	(-)	---
SP 68	SP_AC	mésotrophe	montagnard				----					(-)				----
SP 05	SP_EU	eutrophe	montagnard				----				-	-	+++			--
SP 11	SP_EU	eutrophe	continental				---	-		(+)				(+)		---
SP 25	SP_EU	eutrophe	continental				----	(-)						(+)		-

4. Discussion

Les placettes des réseaux français, wallon et luxembourgeois présentent une grande diversité d'espèce, de sol et de climat. Dans ce contexte, il semblerait que ce soit d'abord l'espèce puis le sol et enfin le climat qui expliquent la variabilité des teneurs foliaires (Figures 2 à 5). Pour une placette donnée caractérisée par une espèce, un sol et un climat, les teneurs foliaires peuvent présenter plusieurs types de variations temporelles associées à des échelles de temps différentes. On distingue la tendance, qui concerne l'évolution à moyen terme et qui est représentée par une fonction du temps (linéaire ou non), des composantes aléatoires. A ces différents types de variations sont associés des mécanismes spécifiques ; les évolutions à moyen terme sont liées à des processus tels que l'acidification et/ou l'eutrophisation des sols et les changements climatiques tandis que les variations à plus court terme sont plutôt associées aux variations interannuelles du climat. Sur une période de 13 ans comme celle dont nous disposons, certaines évolutions à moyen terme peuvent être mises en évidence surtout lorsqu'elles sont associées à une variabilité interannuelle proportionnellement faible. Dans le cas des teneurs foliaires présentant une forte variabilité interannuelle, la mise évidence des tendances à moyen terme est plus délicate et nécessitera sans doute une période d'observation plus longue.

Différentes méthodes existent pour analyser un jeu de données relatif aux teneurs foliaires. La technique la plus simple consiste à traiter chaque élément séparément et à se référer à des normes préétablies (seuil de carence, niveau critique, teneur optimal, seuil de toxicité). Cette méthode comporte néanmoins le désavantage de ne pas prendre en compte les interactions entre éléments. Or, l'impact d'un élément sur le statut nutritionnel ne peut pas être évalué uniquement sur base de sa teneur foliaire ; il faut en effet également prendre en compte les autres teneurs foliaires afin de se rendre compte des possibles déséquilibres nutritionnels. La prise en compte des rapports entre éléments permet de solutionner en partie ce problème ; cette méthode se limite néanmoins aux interactions deux à deux et augmente fortement le nombre de variables à étudier. Afin de considérer l'ensemble des teneurs foliaires simultanément, Luyssaert *et al.* (2004) ont introduit la notion de profils nutritionnels qu'ils ont analysés sur base de modèles de fréquences. Dans cette étude, nous avons utilisé l'analyse factorielle (ACP) qui a l'avantage de considérer simultanément l'ensemble des teneurs foliaires à l'instar de la méthode des profils nutritionnels (Schleppi *et al.*, 2000). De plus, nous avons ajusté des modèles linéaires mixtes aux différentes teneurs foliaires et aux rapports entre éléments, ce qui a permis d'évaluer la signification des tendances temporelles tout en prenant en compte la variabilité interannuelle et la variabilité inter-placette.

4.1. Evolution à moyen terme

4.1.1. Eléments majeurs

Malgré la diminution généralisée des dépôts soufrés hors et sous couvert (Tableaux 13 et 14, Figures 15 et 16), la teneur foliaire en S ne diminue pas de manière significative dans les différents **groupes** de placettes ; ceci peut s'expliquer, d'une part, par le fait que la teneur foliaire en S n'atteint généralement pas l'optimum (Tableau 3) et d'autre part, parce qu'elle présente une forte variabilité interannuelle (Tableau 9). Néanmoins, une diminution significative de la teneur foliaire en S est observée dans les placettes où les apports en S-SO₄ sont (ou ont été) les plus élevés. Par ailleurs, il semblerait que l'effet de la diminution des dépôts en S ne soit pas immédiat ; certains sols ont en effet stocké de grandes quantités de

sulfate qui sont progressivement libérées dans la solution du sol (Wesselink *et al.*, 1995 ; Alewell *et al.*, 1997).

Le P est l'élément pour lequel l'évolution temporelle semble la mieux marquée. Chez les feuillus, une diminution significative des teneurs en P est observée de manière généralisée (Tableaux 7 et 8, Figures 6 et 7) et est associée à une faible variabilité interannuelle (Tableau 9). Chez les résineux, une diminution de la teneur en P est également observée pour le pin maritime et le pin sylvestre sur sols acides, ces deux **groupes** présentant des teneurs en P sous le seuil critique (Tableau 3). Dans le cas du chêne sessile, du hêtre, du pin sylvestre et du pin maritime sur sols acides, cette diminution équivaut respectivement à une perte de 16, 12, 10 et 15 % en 10 ans (Figure 19). Les causes potentielles de la réduction des teneurs foliaires en P sont multiples. Le vieillissement des arbres et des peuplements au cours de la période d'observation (1993 à 2005) pourrait être responsable d'une partie de la diminution ; plusieurs auteurs ont montré une baisse significative des teneurs avec l'âge (Cole et Rapp, 1981 ; DeBell et Radwan, 1984). Par ailleurs, le cycle du P dans les écosystèmes forestiers non fertilisés est relativement fermé, car les apports atmosphériques ainsi que les pertes par drainage sont très faibles (Wood *et al.*, 1984) ; l'exploitation du bois constitue néanmoins une perte nette de P pour l'écosystème et pourrait contribuer à une diminution progressive de sa disponibilité. L'eutrophisation des écosystèmes forestiers, résultant de l'accumulation des dépôts d'N depuis quelques décennies, peut interagir avec la nutrition en P de différentes façons. Conjointement avec l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère, les dépôts d'N ont pu stimuler la croissance et augmenté les besoins en P de la plante (Mohren *et al.*, 1986 ; Mellert *et al.*, 2004). De plus, ils favorisent l'acidification des sols, ce qui peut conduire à une fixation du P sous une forme indisponible pour la plante (Paré et Bernier, 1989 ; Braekke and Salih, 2002) et à la libération d'Al (toxicité pour les racines). L'eutrophisation peut également avoir une influence indirecte sur le prélèvement du P notamment en diminuant la proportion de C alloué aux racines (Flückiger et Braun, 1998) et en réduisant l'abondance et la diversité des mycorhizes (Arnolds, 1991 et Jaenike, 1991 *in* Duquesnay *et al.*, 2000). D'autre part, il se pourrait que la diminution des apports d'N sous forme d'ammonium observée entre 1993 et 2005 hors couvert forestier (Tableau 13) ait contribué à une réduction du prélèvement en P. En effet, le prélèvement d'N sous forme d'ammonium favorise l'absorption des anions et notamment du phosphate alors que le prélèvement sous forme de nitrate est plus favorable à l'absorption des cations (Pearson and Stewart, 1993). Les conditions climatiques affectent également le statut nutritionnel foliaire en P en régulant la vitesse de croissance (besoins de la plante) et en influençant la disponibilité en P (offre du sol). En effet, le prélèvement du P se fait principalement par diffusion qui est un processus étroitement lié la teneur en eau du sol (Marschner, 1995). Or, la période d'observation a débuté par deux années pluvieuses (1993 et 1994) pour se clôturer par trois années sèches (2003 à 2005) ; cette distribution non homogène des années sèches et humides pourrait avoir influencé partiellement la tendance à la baisse observée pour les teneurs foliaires en P. Les variations climatiques peuvent également avoir une influence sur la décomposition des litières et sur l'évolution des couches holorganiques (Jonard *et al.*, in press). Or, il semblerait que le prélèvement de P soit nettement plus efficace dans les couches holorganiques (où le phosphore biodisponible est totalement en solution) que dans les horizons minéraux sous-jacents (où le phosphore disponible est majoritairement retenu sur la phase solide du sol).

La diminution de la teneur foliaire en P se marque également au niveau du contenu en P de 100 feuilles ou 1000 aiguilles pour le chêne sessile, le pin sylvestre et le pin maritime sur sols acides ; néanmoins, cette baisse n'est plus significative. En effet, le contenu en P de 100 feuilles ou 1000 aiguilles est obtenu en multipliant la teneur foliaire en P par la masse

foliaire ; cette multiplication de deux variables aléatoires augmentent fortement la variabilité, ce qui peut expliquer le fait que la tendance ne puisse plus être mise en évidence statistiquement. Dans le cas du hêtre sur sols acides, on n'observe pas de diminution du contenu en P de 100 feuilles ; la baisse de la teneur foliaire en P du hêtre sur sols acides peut donc être principalement attribuée à un effet de dilution mis en évidence également par l'analyse en composante principale (Figure 7).

Pour ce qui est des autres éléments majeurs (N, Ca, Mg et K), les évolutions lorsqu'elles sont significatives traduisent généralement une diminution, sauf en ce qui concerne le K chez les résineux (Tableaux 7, 8 et 10). La tendance plutôt à la baisse en ce qui concerne les éléments majeurs chez les feuillus pourrait être partiellement due au vieillissement des peuplements (cf. paragraphe précédent sur le P) et/ou à un effet de dilution suite à une augmentation de la masse foliaire (Tableaux 7, 8 et 10, Figure 7). La teneur foliaire en N des placettes feuillues étant en moyenne nettement supérieure à la teneur optimale définie par Croisé *et al.* (1999), il se peut que celles-ci soient plus ou moins saturées en N (Balsberg Pahlsson, 1992) et que la teneur foliaire en N ait atteint un palier. D'autre part, il semblerait que les dépôts d'N diminuent ; Weissen *et al.* (1990) mentionnent des dépôts d'N sous épicéa de l'ordre de 28 kg/ha/an dans les Ardennes pour la période 1986-1988 alors que depuis 2000, les dépôts sont en moyenne de 19 kg/ha/an dans les deux placettes situées en Ardennes (EPC_08, EPC_B1). La diminution des apports acidifiants d'N et de S ne se traduit néanmoins pas par une meilleure nutrition en Ca et Mg. Ceci pourrait être expliqué par le pouvoir tampon du sol vis-à-vis du SO₄ (libération du SO₄ préalablement adsorbé) et par une diminution conjointe des dépôts en Ca et Mg liée à une réduction des émissions de particules par les industries (Wesselink *et al.*, 1995 ; Alewell *et al.*, 1997). D'autre part, la diminution des teneurs foliaires en Ca et Mg pourrait être également liée à une minéralisation accrue des couches holorganiques au cours de certaines années chaudes et à une incapacité des horizons minéraux à retenir les cations libérés. Sur une période de 10 ans, Bonneau *et al.* (2000) ont montré une baisse importante des stocks de Ca et de Mg contenus dans les couches holorganiques d'une pessière vosgienne suite une réduction de la couche OH.

4.1.2. *Eléments mineurs*

En ce qui concerne les feuillus, une diminution des teneurs foliaires en Fe, Al, Zn, Mn et Cu est observée chez le chêne sessile sur sols acides sur base de l'ACP (Figure 10), ce qui est confirmé par l'analyse des modèles linéaires mixtes en ce qui concerne Zn, Mn et Cu (Tableaux 7 et 8). L'augmentation de la teneur foliaire en Cl observée pour l'ensemble des **groupes** feuillus sur base des modèles linéaires (Tableaux 7 et 11) ne semble pas confirmée par les ACPs qui mettent plutôt en évidence une forte variabilité interannuelle de Na et Cl (Figures 10 et 11) ; cette forte variabilité apparaît également à l'examen du Tableau 9.

Pour ce qui est des résineux, ni les modèles linéaires mixtes ni les ACPs ne mettent en évidence d'évolution temporelle claire, si ce n'est une augmentation de la teneur foliaire en Cu (Tableaux 7 et 8) observée pour les aiguilles d'épicéa sur sols acides (année n et n-1).

4.2. Variabilité interannuelle

Dans le cas du chêne sessile et du hêtre sur sols acides, les variations interannuelles des teneurs foliaires en éléments majeurs n'ont pas pu être reliées aux conditions climatiques bien que ces variations soient clairement identifiables sur base des ACPs (Figures 6 et 7). Dans le cas de l'épicéa sur sols acides, certaines années plus pluvieuses sont associées à de plus fortes teneurs en Ca et Mg et à une plus faible teneur en K, l'inverse étant vrai pour les années plus sèches (Figures 8 et 18). Pour ce qui est du pin sylvestre sur sols acides, les teneurs en

éléments majeurs sont globalement plus élevées pour les années 1993, 1994, 1999 et 2001 qui correspondent à des années pluvieuses alors qu'elles sont plus faibles en 1996 et 2005, deux années sèches (Figures 9 et 18).

En ce qui concerne les éléments mineurs chez les feuillus, les années 1998 et 1999 se démarquent des autres par des teneurs plus élevées en Na et Cl, ce qui pourrait être dû à des apports atmosphériques plus importants étant donné que ces années furent assez pluvieuses. En effet, on remarque que les apports atmosphériques sont un des principaux facteurs explicatifs de la variabilité des teneurs foliaires en Na (Figure 17b). Dans le cas des résineux, les années plus sèches correspondent généralement à des teneurs plus faibles en éléments mineurs par rapport aux années humides.

De manière générale, aussi bien pour les éléments majeurs que pour les mineurs, on observe une certaine autocorrélation temporelle, c'est-à-dire que les années d'observation successives sont en moyenne projetées plus près l'une de l'autre dans le plan factoriel que les années plus éloignées dans le temps (Figures 6 à 13). Cette autocorrélation temporelle observée au niveau des teneurs foliaires traduit le fait que la variabilité interannuelle ne dépend pas seulement des conditions climatiques de l'année mais également de celles des années précédentes étant donné les processus de retranslocation (Marschner, 1995).

Plusieurs auteurs ont montré que la pluviosité et la température de l'air durant la saison de végétation ont un impact positif sur les teneurs foliaires (Mader et Thompson, 1969 ; Hippeli et Branse, 1992 ; Schleppi *et al.*, 2000). Le transport des nutriments vers la surface des racines est en effet fortement influencé par la teneur en eau du sol. Celle-ci influence la diffusion des éléments minéraux (Marschner, 1995) ainsi que leur transport en association avec le flux d'eau ; ce second processus (convection) est également étroitement lié à la température de l'air par le biais de la transpiration (Schleppi *et al.*, 2000). De plus, la minéralisation de la matière organique dépend étroitement de la température et de la teneur en eau du sol. Les années chaudes et humides sont par conséquent favorables au statut nutritionnel foliaire en ce qui concerne les éléments peu mobiles dans les tissus foliaires. Le prélèvement des éléments plus mobiles comme K est également favorisé par ce type de conditions climatiques ; il se peut néanmoins que cela ne se traduise pas par une teneur foliaire plus élevée étant donné qu'ils peuvent être recréés par le feuillage lors des événements pluvieux.

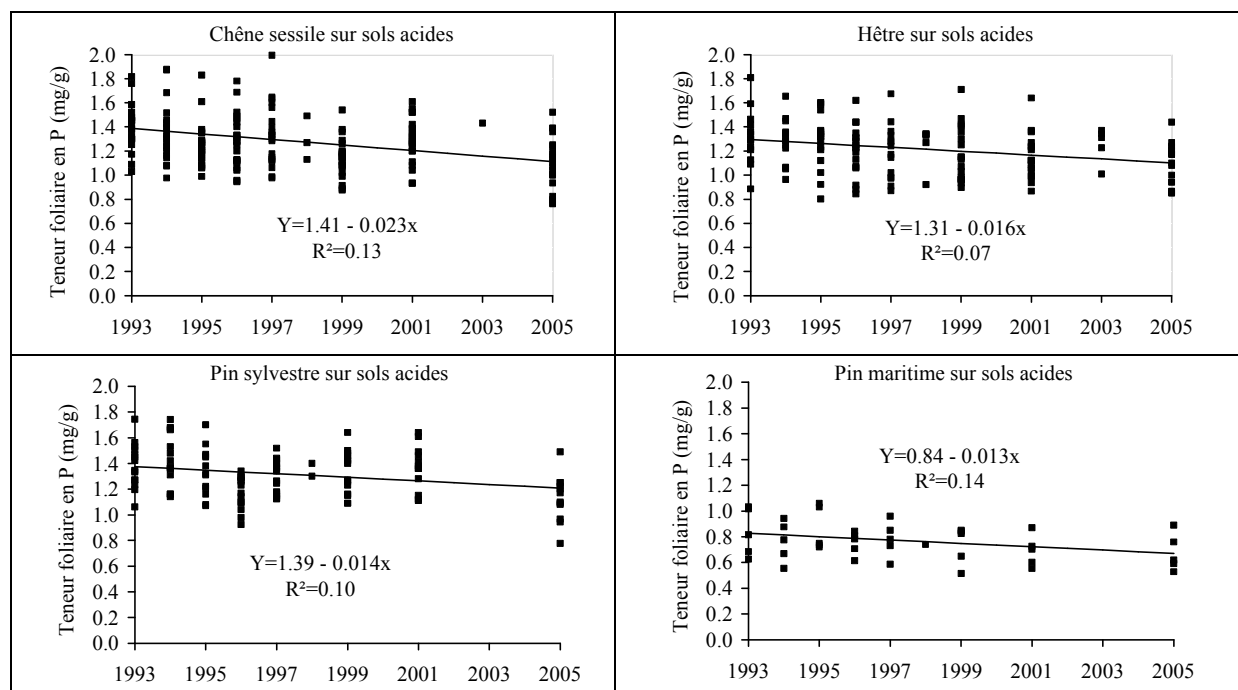


Figure 19 : Evolution linéaire de la teneur foliaire en P de 1993 à 2005 chez le chêne sessile, le hêtre, le pin sylvestre et le pin maritime sur sols acides. Le R^2 indique la proportion de la variabilité expliquée par la tendance temporelle linéaire (cf. Tableau 9).

Figure 19: Variation of P foliar concentration between 1993 and 2005 for common oak, European beech, Scots pine and spruce located on acid soils. R^2 gives the proportion of the variability explained by the temporal linear trend (cf. Tableau 9).

5. Conclusions et perspectives

Les réseaux de suivi à long terme des écosystèmes forestiers de France, Wallonie et Luxembourg ont fourni pour cette étude sur l'évolution temporelle des teneurs foliaires un jeu de données riche en ce qui concerne la diversité (espèce, sol, climat) et la répartition spatiale des placettes, la durée du suivi (1993 à 2005) et le nombre de variables écologiques pris en compte. Un des faits notables mis en lumière par cette étude est une baisse, avec le temps, des teneurs foliaires en P dans les placettes feuillues et dans les placettes de pin sylvestre et de pin maritime installées sur sols acides. De manière générale, une tendance plutôt à la baisse est observée pour les teneurs en éléments majeurs, excepté en ce qui concerne le K dans les placettes résineuses. Ceci confirme des résultats antérieurs. Par exemple, les travaux menés dans l'Observatoire de la Qualité des Sols de la forêt domaniale du Donon montrent une perte progressive des stocks de Ca et Mg liée à l'évolution des humus et une stabilisation (voire augmentation) des stocks de K (Bonneau et al., 2000). Pour ce qui est des éléments mineurs, les tendances sont moins claires, sauf pour le chêne sessile sur sols acides dont les teneurs en Fe, Al, Zn, Mn et Cu diminuent avec le temps. La variabilité interannuelle des teneurs foliaires semble liée aux conditions climatiques, les années plus humides étant associées à des teneurs plus élevées que les années sèches. Ce type d'étude mérite d'être réalisé tous les 5 à 10 ans afin de vérifier l'évolution à long terme qui pourra être caractérisée statistiquement de manière de plus en plus aisée avec le temps, surtout en ce qui concerne les éléments présentant une forte variabilité interannuelle. Par ailleurs, la présente étude pourrait être complétée par une comparaison avec les analyses foliaires réalisées sur la régénération naturelle apparue suite aux tempêtes de 1999 et par une analyse des relations entre teneurs foliaires et dépôts atmosphériques estimés (Croisé *et al.*, 2002) ou entre teneurs foliaires et humus.

Différentes hypothèses ont été émises pour expliquer les résultats observés ; les processus supposés être responsables des tendances à moyen terme et de la variabilité interannuelle ne peuvent néanmoins pas être vérifiés sur base de l'information disponible. Ces observations pourraient néanmoins susciter la mise place de recherches plus pointues visant à expliquer les variations temporelles du statut nutritionnel foliaire à court et à moyen terme. Dans le cadre d'une collaboration entre plusieurs équipes de recherche en écophysiologie (croissance des peuplements) et en sciences du sol (biodisponibilité des éléments minéraux), une démarche de modélisation du prélèvement des éléments majeurs pourrait être entreprise sur des sites "ateliers" et puis validée dans certaines placettes des réseaux pour lesquelles on dispose d'un maximum d'information (dépôts atmosphériques, météorologie et solutions de sol).

6. Bibliographie

- Alewel, C., Bredemeier, M., Matzner, E., Blanck, K., 1997. Soil solution response to experimentally reduced acid deposition in a forest ecosystem. *J. Environ. Qual.*, 26, 658-665.
- Alfani, A., Baldantoni, D., Maisto, G., Bartoli, G., Virzo de Santo, A., 2000. Temporal and spatial variation in C, N, S and trace element contents in the leaves of *Quercus ilex* within the urban area of Naples. *Environmental Pollution*, 109, 119-129.
- Arnolds, E., 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 35, 209-244.
- Balsberg Pahlsson, A.M., 1992. Influence of nitrogen fertilization on minerals, carbohydrates, amino acids and phenolic compounds in beech (*Fagus sylvatica* L.) leaves. *Tree Physiology*, 10, 93-100.
- Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. ENGREF, Nancy, 367 p.
- Bonneau, M., Belkacem, S., Nys, C., Ranger, J., Gelhaye, D., Lefèvre, Y., Humbert, D., 2000. Evolution d'un sol forestier acide des Vosges sur une période de 10 ans. Observatoire de la Qualité des Sols du DONON. *Etude et Gestion des Sols*, 7, 99-118.
- Braekke, F.H., Salih, N., 2002. Reliability of foliar analyses of Norway Spruce stands in a nordic gradient. *Silva Fennica*, 36, 489-504.
- Brêthes, A., Ulrich E., 1997 : RENECOFOR – Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. Editeur : Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2 – 84207 – 112 – 3, 573p.
- Cole, D.W., Rapp, M., 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. In Reichle D.E. (Ed) Dynamic properties of forest ecosystems. Cambridge University Press, 341-409.
- Croisé, L., Cluzeau, C., Ulrich, E., Lanier, M., Gomez, A., 1999 : RENECOFOR - Interprétation des analyses foliaires réalisées dans les 102 peuplements du réseau entre 1993 et 1997 et premières évaluations interdisciplinaires. Editeur : Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, ISBN 2-84207-189-1, 413 p.
- Croisé, L., Ulrich, E., Duplat, P., Jaquet, O., 2002 : RENECOFOR – Deux approches indépendantes pour l'estimation et la cartographie des dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier sur le territoire français. Editeur : Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, ISBN 2 – 84207 – 258 – 8, 102p.
- DeBell, D.S., Radwan, M.A., 1984. Foliar chemical concentrations in red alder stands of various ages. *Plant and Soil*, 77, 391-394.
- Duquesnay, A., Dupouey, J.L., Clement, A., Ulrich, E., Le Tacon, F., 2000. Spatial and temporal variability of foliar mineral concentration in beech (*Fagus sylvatica*) stands in northeastern France. *Tree Physiology*, 20, 13-22.
- Flückiger, W., Braun, S., 1998. Nitrogen deposition in Swiss forests and its possible relevance for leaf nutrient status, parasite attacks and soil acidification. *Environmental Pollution*, 102, 69-76.
- Jaenike, J., 1991. Mass extinction of European fungi. *Trends Ecol. Evol.*, 6, 174-175.
- Jonard, M., Andre, F., Ponette, Q., in press. Tree species mediated effects on leaf litter dynamics in pure and mixed stands of oak and beech. *Canadian journal of forest research*.
- Hagen-Thorn, A., Armolaitis, K., Callesen, I., Stjernquist, I., 2004. Macronutrients in tree stems and foliage: a comparative study of six temperate forest species planted at the same sites. *Ann. For. Sci.*, 61, 489-498.
- Hippeli, P., Branse, C., 1992. Veränderungen der näherelementkonzentrationen in den nadeln mittelalter Kiefernbestände auf pleistozänen sandstandorten brandeburgs in den jahren 1964 bis 1988. *Forstwiss. Centralbl.*, 111, 44-60.
- Heilman, P.E., 1985. Sampling and genetic variation of foliar nitrogen in black cottonwood and its hybrids in short rotation. *Can. J. For. Res.*, 15, 1137-1141.
- Le Tacon, F., Toutain, F., 1973. Variations saisonnières et stationnelles de la teneur en éléments minéraux des feuilles de hêtre (*Fagus sylvatica*) dans l'est de la France. *Ann. Sci. Forest.*, 30, 1-29.
- Leroy, P., 1968. Variations saisonnières des teneurs en eau et éléments minéraux des feuilles de chêne (*Quercus pedunculata*). *Ann. Sci. Forest.*, 25, 83-117.
- Luyssaert, S., Raitio, H., Vervaeke, P., Mertens, J., Lust, N., 2002. Sampling procedure for the foliar analysis of deciduous trees. *J. Environ. Monit.*, 4, 858-864.
- Luyssaert, S., Sulkava, M., Raitio, H., Hollmén, J., 2004. Evaluation of forest nutrition based on large-scale foliar surveys: are nutrition profiles the way of the future? *J. Environ. Monit.*, 6, 160-167.
- Luyssaert, S., Sulkava, M., Raitio, H., Hollmén, J., 2005. Are N and S deposition altering the mineral composition of Norway spruce and Scots pine needles in Finland ? *Environmental Pollution*, 138, 5-17.
- Mader, D.L., Thompson, B.W., 1969. Foliar and soil nutrients in relation to sugar maple decline. *Soil Sci. Am. Proc.*, 33, 794-800.

- Marschner, H., 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd Ed, Academic Press, London, 889p.
- Mellert, K.H., Prietzel, J., Straussberger, R., Rehfuess, K.E., 2004. Long-term nutritional trends of conifer stands in Europe: results from the RECOGNITION project. *Eur. J. Forest Res.*, 123, 305-319.
- Mohren, G.M.J., Van Den Burg, J., Burgen, F.W., 1986. Phosphorus deficiency induced by nitrogen input in Douglas fir in the Netherlands. *Plant and Soil*, 95, 191-200.
- Morrison, I.K., 1985. Effect of crown position on foliar concentrations of 11 elements in *Acer saccharum* and *Betula Alleghaniensis* trees on a till soil. *Can. J. For. Res.*, 15, 179-183.
- O.N.F. (Office National des Forêts), 1996. Notice de présentation du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers. Département des Recherches Techniques (Fontainebleau) 38p. (ISBN 2-84207-021-6).
- Paré, D., Bernier, B., 1989. Phosphorus-fixing potential of Ah and H horizons subjected to acidification. *Can. J. For. Res.*, 19, 132-134.
- Pearson, J., Stewart, G.R., 1993. Tansley Review No. 56. The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. *New Phytol.*, 125, 283-305.
- Ponette, Q., Ulrich, E., Brêthes, A., Bonneau, M., Lanier, M., 1997. RENECOFOR – Chimie des sols dans les 102 peuplements du réseau. Editeur : Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2 – 84207 – 100 – X, 427p.
- Schleppi, P., Tobler, L., Bucher, J.B., Wytenbach, A., 2000. Multivariate interpretation of the foliar chemical composition of Norway spruce (*Picea abies*). *Plant and Soil*, 219, 251-262.
- Schueller, J., 1978. Evolution de la teneur en éléments minéraux des microphylls du mélèze (*Larix decidua* Mill.) dans les Alpes internes. *Revue Forestière Française*, 15, 115-123.
- Thelin, G., Rosengren-Brinck, U., Nihlgård, B., Barkman, A., 1998. Trends in needle and soil chemistry of Norway spruce and Scots pine in South Sweden 1985-1994. *Environmental Pollution*, 99, 149-158.
- Ulrich, E., Adrian, M., Lanier, M., 1994. Manuel de référence n°6 pour l'échantillonnage foliaire, la préparation des échantillons et l'analyse, 2^{ème} version, juin 1994. O.N.F., Département des Recherches Techniques, D.T.C. 5 (Fontainebleau), 43p.
- Ulrich, E., Lanier, M., Combes, D., 1998 : RENECOFOR – Dépôts atmosphériques, concentrations dans les brouillards et dans les solutions du sol (sous-réseau CATAENAT) – Rapport scientifique sur les années 1993 à 1996. Editeur : Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2 – 84207 – 134 – 4, 135p.
- Van den Burg, J., 1985. Foliar analysis for determination of tree nutrient status : a compilation of literature data. Rijksinstituut voor onderzoek in de bos en landschapsbouw “De Dorschkamp”, Wageningen, Rapport n°414, 615p.
- Van den Burg, J., 1990. Foliar analysis for determination of tree nutrient status : a compilation of literature data 2. Literature 1985-1989. “De Dorschkamp” Institute for forestry and urban ecology, Wageningen, The Netherlands, Rapport n°591, 220p.
- Weissen, F., Hambuckers, A., Van Praag, H.J., Remacle, J., 1990. A decennial control of N-cycle in the Belgian Ardenne forest ecosystems. *Plant and Soil*, 128, 59-66.
- Wesselink, L.G., Meiwes, K.J., Matzner, E., Stein, A., 1995. Long-term changes in water and soil chemistry in spruce and beech forests, Solling, Germany. *Environ. Sci. Technol.*, 29, 51-58.
- Wood, T., Bormann, F.H., Voigt, G.K., 1984. Phosphorus cycling in a northern hardwood forest: Biological and chemical control. *Science*, 223, 391-393.