

**Effets des plantations de Douglas sur  
l'environnement :  
maintien de la qualité des sols et des eaux de surface**

Tâche n°2 : élargissement des résultats obtenus sur le site atelier  
de Vauxrenard (Beaujolais) à d'autres sites

Contrat INRA - GIP ECOFOR 97-20  
Code INRA 622 A

Rapport final, juillet 1999

Document préparé par  
Q. PONETTE et J. RANGER

Responsable Scientifique

—

Jacques RANGER

INRA Centre de Nancy  
F-54280 Champenoux

## Participants aux travaux

---

**INRA Centre de Nancy**  
**Equipe Cycles biogéochimiques**  
**F-54280 Champenoux**

Jacques RANGER, Directeur de Recherches  
Quentin PONETTE, Ingénieur contractuel, en charge des recherches  
Sébastien ALLIE, Objecteur de conscience  
Laurent AUGUSTO, Thésard  
Marie-Lise CLAUSSE, Adjoint Technique  
Dominique GELHAYE, Technicien  
Gerald GOELTL, Contrat Emploi Solidarité  
Paulette GUILLIEM, Agent Technique

---

**INRA Centre de Nancy**  
**Equipe Croissance et production**  
**F-54280 Champenoux**

Jean-Marc OTTORINI, Chargé de Recherches  
René CANTA, Adjoint Technique  
Gérard THIRIET, Adjoint Technique

---

**Office National des Forêts**  
**Département des Recherches Techniques**  
**Boulevard de Constance**  
**F-77300 Fontainebleau**

Erwin ULRICH, Ingénieur, responsable national du réseau RENECOFOR  
Jean-Pierre BACON, Objecteur de conscience  
Frédéric GARNIER, Service militaire "vert"  
Marc LANIER, Technicien, administrateur de la base de données du réseau RENECOFOR  
les Agents de l'ONF responsables des placettes RENECOFOR et leurs suppléants :  
Creuse, Forêt Sectionnale du Maupuy : Ludovic CHAVALARIAS et Denis DUBREUIL  
Hérault, Forêt Domaniale des Avant-Monts : Franck POUJOL et Jacques BARRAU  
Orne, Forêt Domaniale d'Ecouves : Olivier FILLAIRET et J.-Y. SIMON  
Rhône, Forêt Départementale de Brou : Hervé GENEVOIS et Gérard POLY  
Saône et Loire, Forêt Domaniale d'Anost : Pascal MARVIN et Fabrice BARDIAU

---

## Résumé

Ce projet vise à étudier l'évolution de la fertilité minérale des sols d'écosystèmes forestiers soumis à une pollution atmosphérique diffuse et à une sylviculture intensifiée.

Plus précisément, il s'agit (i) de quantifier les stocks d'éléments dans les différents compartiments de l'écosystème, (ii) d'évaluer le prélèvement des éléments nutritifs par les peuplements à partir du sol, (iii) de simuler l'effet des pratiques sylvicoles sur la production de biomasse et l'exportation minérale, et (iv) de caractériser le fonctionnement minéral dans diverses situations de production de biomasse, d'apports atmosphériques et dans différentes conditions écologiques.

De façon à profiter de l'infrastructure et des données existantes, il a été décidé de travailler dans les placettes du réseau RENECOFOR, et plus spécifiquement dans cinq sites plantés en Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco). Ces peuplements équiennes couvrent trois classes d'âges différentes : 26-29 ans, 36 ans et 54 ans. Outre son intérêt économique et sa croissance élevée, la sélection de cette essence permet de disposer des résultats acquis depuis plus de 4 ans par l'étude d'une chronoséquence (20, 40, 60 ans) sur un site fortement instrumenté du Beaujolais.

Les travaux se répartissent entre trois partenaires : (i) l'équipe « Cycles Biogéochimiques » de l'INRA-Nancy, coordonnatrice du projet, est responsable de l'évaluation des biomasses et minéralomasses, ainsi que de la caractérisation du fonctionnement minéral des peuplements ; (ii) l'équipe « Croissance et production » de l'INRA-Nancy, est chargée de modéliser la production de biomasse et l'évolution de la minéralomasse dans les peuplements en fonction de scénarios de pratiques sylvicoles ; (iii) l'Office National des Forêts, gestionnaire du réseau RENECOFOR, assure la transmission des données relatives aux cinq placettes de Douglas aux partenaires du projet, et s'est également investi dans la réalisation des prélèvements.

Les prélèvements et mesures sur le terrain ont été réalisés du 26/01 au 26/03/1998. Le prétraitement des échantillons collectés s'est achevé le 04/05/1998, et les analyses chimiques ont été conclues le 07/09/1998. L'ensemble des données a été intégré dans une base de données relationnelle.

Les biomasses et minéralomasses aériennes (N, P, K, Ca, Mg) des arbres ont été évaluées par des régressions établies séparément pour les 4 compartiments suivants : bois de tronc, écorce de tronc, (bois + écorce) des branches vivantes et aiguilles. Les stocks en éléments (N total — méthode Kjeldahl ; P extractible — méthode Dyer ; Ca, Mg, K échangeables — BaCh 0,1 M) dans le sol (0-100 cm) ont été quantifiés et mis en relation avec les minéralomasses aériennes des arbres.

Pour tous les peuplements et éléments, les concentrations moyennes augmentent dans l'ordre suivant : bois de tronc < écorce de tronc < (bois + écorce) des branches < aiguilles. Les tests de comparaisons multiples de moyennes (méthode de Scheffé) révèlent des différences significatives ( $P < 0,05$ ) entre placettes pour la plupart des éléments et compartiments. L'amplitude des différences, de même que les regroupements de placettes correspondants, dépendent à la fois de l'élément et du compartiment.

Pour chaque grandeur étudiée, la validité d'un modèle commun aux 5 placettes a été testée statistiquement en comparant les formes réduite (mêmes paramètres pour toutes les placettes) et complète (paramètres individuels pour chaque placette) du meilleur modèle commun. Si les tests statistiques ont conduit à rejeter ( $P < 0,05$ ) la forme réduite par rapport à la forme complète des modèles communs dans la très grande majorité des cas, la comparaison entre estimations issues des modèles individuels par placette et obtenues par le modèle commun réduit associé a montré en revanche une correspondance satisfaisante (différences relatives —  $\{[\text{commun} - \text{individuel}] / \text{individuel}\} \leq 15\%$ ) dans un nombre de cas non négligeable.

La biomasse aérienne totale augmente avec l'âge des peuplements, d'environ 160 t ha<sup>-1</sup> dans les peuplements les plus jeunes à 3601 ha<sup>-1</sup> dans le peuplement de 54 ans. La biomasse du bois de tronc domine dans chaque placette, représentant entre 70 et 80% de la biomasse aérienne totale. La contribution des aiguilles ou de l'écorce de tronc est, en revanche, toujours  $\leq 10\%$ .

En raison de différences de concentrations entre compartiments, les distributions des biomasses et des minéralomasses diffèrent fondamentalement entre elles. A titre d'illustration, la contribution de l'écorce à la minéralomasse totale du tronc (bois + écorce) varie entre 30 et 60%, pour un pourcentage de biomasse correspondant d'environ 10%.

La variabilité inter-placette est nettement plus élevée pour les stocks en éléments dans le sol (0-100 cm) que pour les minéralomasses aériennes totales des arbres. Les estimations minimales et maximales des stocks en éléments dans le sol se sont avérées être toutes deux inférieures aux minéralomasses aériennes totales correspondantes dans une seule placette et pour un seul élément (K). A âge fixé (26-29 ans, 3 peuplements), aucune relation cohérente n'a toutefois pu être mise en évidence entre les stocks en éléments dans les sols et dans les parties aériennes des arbres.

Les prochaines étapes du travail consisteront à quantifier les exportations en éléments par la récolte des arbres, à estimer le prélèvement des nutriments par les peuplements, à établir des bilans en éléments minéraux simplifiés dans les placettes, et à simuler l'immobilisation des éléments dans les arbres à l'aide d'un modèle mathématique.

# 1. Introduction

## 1.1. Rappel du contexte scientifique et des objectifs du projet

Les objectifs du projet concernent l'étude de l'évolution de la fertilité minérale d'écosystèmes forestiers soumis à une pollution atmosphérique diffuse d'intensité variable, et à une sylviculture intensifiée. Cette dernière se caractérise par un accroissement de la production sans augmentation concomitante des intrants (p. ex. par fertilisation). Ce n'est qu'en établissant des bilans minéraux de ces écosystèmes que l'on pourra définitivement se prononcer sur le maintien à long terme de leur fertilité et donc sur leur pérennité.

Etablir des bilans minéraux complets dans toutes les placettes du réseau RENECOFOR, tels qu'ils sont réalisés dans les sites-ateliers que nous étudions par ailleurs (Marques et Ranger, 1997 ; Ranger *et al*, 1997), est irréalisable dans le cadre d'un projet de 2 ans. Aussi, cet objectif ne sera-t-il atteint que progressivement, en privilégiant les cas de figure où la probabilité d'évolution rapide de la fertilité minérale est grande. C'est notamment le cas des plantations de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco). Il s'agit en effet d'une essence à fort potentiel de production dans les conditions climatiques et écologiques de la forêt française, comme l'indiquent les simulations de croissance en volume effectuées par l'AFOCEL (AFOCEL, 1997). Ces simulations montrent que pour une densité de plantation de 1100 tiges ha<sup>-1</sup>, un diamètre moyen final à hauteur de poitrine de 50 cm, six éclaircies, et une coupe finale à une hauteur dominante de 40 m (soit à 61 ans sur les sites considérés), la production totale de bois (volume de bois sur écorce, à la découpe 7) atteint 1100 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, c'est-à-dire un accroissement annuel moyen en volume de 17,9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>. Malgré cette importante production, aucune restitution d'éléments nutritifs n'est envisagée dans l'itinéraire technique fixé lors de l'aménagement. Il s'agit par ailleurs d'une des essences les plus utilisées actuellement dans les reboisements en France, sa contribution au reboisement résineux annuel s'élevant en moyenne à 30% en terme de surface. La superficie totale des peuplements, très nettement dominée par les classes d'âges jeunes, atteignait 333 000 ha à la fin 1993 (AFOCEL, 1997).

L'évaluation des principaux termes du bilan en éléments minéraux nécessite les étapes suivantes :

- quantifier les stocks d'éléments dans les sols et les parties aériennes de la végétation afin de déterminer un indice de susceptibilité des écosystèmes à la dégradation ;
- combiner la composition chimique des solutions de sol déterminée par des méthodes légères d'investigation aux bilans hydriques théoriques étudiés par ailleurs dans un des projets associés à RENECOFOR, pour estimer les pertes en éléments par drainage ;
- quantifier l'altération des minéraux à partir d'un index isoquartz moyen ;
- évaluer les apports atmosphériques locaux à partir du sous-réseau CATAENAT.

Destinée à terme à fournir des références fiables pour la gestion durable des différents types d'écosystèmes forestiers, cette approche doit être testée dans un premier temps. De façon à profiter de l'infrastructure et des données existantes, il a été décidé de travailler dans les placettes du réseau RENECOFOR. Pour rappel, le réseau RENECOFOR est destiné à mieux comprendre les mécanismes affectant le fonctionnement à long terme d'écosystèmes forestiers représentatifs des sylvicultures pratiquées en France (Ulrich, 1995; ONF, 1996). A ce titre, un grand nombre d'observations et de mesures y sont effectuées avec une périodicité dépendant du paramètre considéré. Parmi les 102 placettes du réseau, le choix s'est porté sur cinq sites plantés en Douglas. Outre son intérêt économique et sa croissance élevée, la sélection de cette essence permet de disposer des résultats acquis depuis plus de 4 ans sur un site fortement instrumenté du Beaujolais (Marques *et al*, 1996).

## 1.2. Rôles et compétences des partenaires du projet

### 1.2.1. Equipe Cycles biogéochimiques (INRA Centre de Nancy)

Cette équipe a en charge le programme spécifique d'étude du "Cycle biogéochimique et du fonctionnement des sols dans les écosystèmes forestiers" avec comme objectif appliqué la fourniture de recommandations concrètes aux gestionnaires, pour des aménagements durables des forêts. Les travaux de cette équipe portent sur la quantification des processus de fonctionnement et sur le calcul de bilans de fertilité sur le moyen et le long terme en visant la révolution complète. L'équipe coordonne les travaux du présent projet.

### 1.2.2. Equipe Croissance et production (INRA Centre de Nancy)

Cette équipe est spécialisée dans la production de modèles de croissance et de simulateurs de développement de peuplements forestiers. Le Douglas a fait l'objet d'une investigation particulière depuis 15 ans et un simulateur de croissance et de développement est opérationnel pour cette essence. L'objectif est de l'adapter de façon (/) à passer de la production en volume à une production en biomasse, (/) à fournir des données quantitatives sur le développement des houppiers en fonction du stade de développement des peuplements et (//) à y intégrer les données concernant la composition minérale des différents compartiments de l'arbre. Associées aux mesures de retombées de litières effectuées en continu sur les sites d'étude, les données collectées au niveau des houppiers autoriseront la validation d'un modèle de production de litière. Le simulateur permettra en outre de modéliser les effets des pratiques sylvicoles sur les exportations d'éléments nutritifs, en fonction de la structure des peuplements et de leur croissance.

### 1.2.3. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques

L'Office National des Forêts (ONF) assure la gestion du réseau RENECOFOR et la transmission des données relatives aux cinq placettes de Douglas sélectionnées aux différents partenaires du projet. L'ONF a également participé activement à la réalisation des mesures et des prélèvements.

## 1.3. Attendus scientifiques du présent projet

Les données collectées ont permis / permettront :

- de **quantifier les stocks d'éléments** dans différents compartiments de l'écosystème, sol et biomasse aérienne des peuplements. Ce dernier point est totalement pris en charge par le projet ;
- **d'évaluer le prélèvement des nutriments** par les peuplements à partir du sol, de quantifier les immobilisations d'éléments minéraux dans les parties aériennes des arbres et de chiffrer la restitution d'éléments au sol par les retombées de litière ;
- de **comparer les exportations d'éléments minéraux** par les éclaircies et l'exploitation finale du peuplement aux réserves minérales des sols et aux apports atmosphériques ;
- de **simuler l'effet des pratiques sylvicoles** sur la production et l'exportation minérale à partir d'un simulateur conçu pour modéliser la croissance et le développement des peuplements de Douglas. De nouveaux modules relatifs aux cycles biogéochimiques seront intégrés au niveau du simulateur et testés sur la chronoséquence de Douglas du Beaujolais étudiée par ailleurs par l'Equipe Cycles biogéochimiques (Ranger *et al.*, 1995 ; Ranger *et al.*, 1997). La comparaison des données des placettes du réseau RENECOFOR avec celles du dispositif du Beaujolais pourra alors être réalisée.
- de **caractériser le fonctionnement minéral** dans les diverses situations de production de biomasse, d'apports atmosphériques et de conditions écologiques rencontrées dans les peuplements de Douglas du réseau RENECOFOR. Un indice de susceptibilité de ces écosystèmes à une dégradation de leur fertilité pourra alors être établi.

## 2. Matériel et méthodes

Pour faciliter la compréhension, le document présent reprend partiellement des informations déjà contenues dans le premier rapport intermédiaire destiné à l'Union Européenne (Ponette et Ranger, 1998). Le lecteur peut se référer à ce dernier pour toute information complémentaire.

### 2.1. Sélection des placettes et principales caractéristiques

Les cinq peuplements de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) étudiés correspondent à des placettes du Réseau National de suivi à long terme des ÉCOsystèmes FORestiers (RENECOFOR). Ils sont situés dans les départements suivants : Creuse (23), Hérault (34), Orne (61), Rhône (69) et Saône-et-Loire (71). Dans la suite de ce document, ils sont désignés par un code reprenant les trois premières lettres du nom de l'essence (DOU), suivies du numéro du département. À l'exception de l'Orne, les départements correspondants ont une importante superficie boisée en Douglas (>5000 ha) ou sont situés à proximité immédiate de tels départements (AFOCEL, 1997). D'après les tables de production de Decourt (Decourt et Vannière, 1984), les peuplements situés au Nord-Est du Massif Central (DOU 69 et DOU 71) appartiennent aux classes de fertilité 2 et 1/2, respectivement, tandis que la placette localisée à l'Ouest du Massif Central (DOU 23) relève de la classe de fertilité 2. Pour les deux autres peuplements, aucune table de production n'est disponible pour l'instant.

En comparant les teneurs foliaires à des données publiées (Bonneau, 1995), le statut nutritionnel semble satisfaisant dans tous les peuplements et pour tous les éléments à l'exception du phosphore qui pourrait être limitant dans certains cas. L'observation des houppiers ne révèle toutefois aucun signe de dépérissement ni de carence.

Les peuplements étudiés appartiennent à trois classes d'âges : 26-29 ans, 36 ans et 54 ans. Les principales caractéristiques des peuplements et des arbres moyens correspondants sont reprises au Tableau 1. Remarquez, en particulier, la différence de nombre de tiges et de volume par ha entre les trois classes d'âges. Des renseignements complémentaires sur l'historique des peuplements (antécédents, éclaircies), les caractéristiques dendrométriques et la dendrochronologie sont donnés respectivement par Ponce *et al.* (1998), Cluzeau *et al.* (1998) et Lebourgeois (1997).

**Tableau 1** : Principales caractéristiques des peuplements et des arbres (hiver 1997-1998)

Placette	Peuplement				Arbre moyen <sup>"</sup>	
	Age* (ans)	Densité (Nbha <sup>4</sup> )	Volume <sup>^</sup> (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	S. terrière <sup>"</sup> (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Volume <sup>"</sup> (dm <sup>3</sup> )	S. terrière <sup>"</sup> (dm <sup>2</sup> )
DOU 71	26	640	313	31,5	488,9	4,9
DOU 23	28	622	284	35,0	457,7	5,6
DOU 69	29	587	309	34,2	527,4	5,8
DOU 61	36	322	400	33,8	1239,9	10,5
DOU 34	54	243	747	49,0	3076,5	20,2

**Note:**

<sup>"</sup> Moyenne des mesures individuelles obtenues lors de l'inventaire total de la placette

<sup>h</sup> Age moyen déterminé par comptage de cernes sur les souches des arbres échantillonnés

<sup>c</sup> Volume commercial (volume sur écorce, 0 >7 cm)

<sup>ai</sup> Surface terrière à hauteur de poitrine

Les Tableaux 2 et 3 reprennent les caractéristiques générales des sites et des sols, respectivement. Tous les sols sont acides, avec des pH (CaCb) moyens dans les 40 premiers cm du sol qui varient entre 3,3 et 4,3 selon la placette et la couche (0-10, 10-20, 20-40 cm). Dans quatre des cinq sites (DOU 23, DOU 61, DOU 69 et DOU 71), les taux moyens de saturation en bases dans les 40 premiers cm du sol sont inférieurs à 20%. Dans la placette DOU 34, ce taux montre une forte variabilité latérale, oscillant entre 15% et 100% (Ponette *et al.*, 1997). Les teneurs en argile varient entre 16,9 et 18,7% (DOU 23), 31,2 et 32,9% (DOU 34), 9,5 et 13,1% (DOU 61), 14,9 et 20,7% (DOU 69) et 6,9 et 17,5% (DOU 71). Des informations complémentaires sur les sols sont données par Ponette *et al.* (1997) et Brêthes et Ulrich (1997). La composition floristique des placettes est synthétisée dans Dobremez *et al.* (1997).

**Tableau 2** : Caractérisation générale des sites. Les peuplements sont triés par âge moyen croissant

	Placette				
	DOU 71	DOU 23	DOU 69	DOU 61	DOU 34
Localisation (forêt - commune - département)	Forêt domaniale d' Anost (Saône-et-Loire)	Forêt sectionnale du Maupuy Saint-Léger-le- Guérétois (Creuse)	Forêt départementale de Brou Dième (Rhône)	Forêt domaniale d' Ecouves La-Lande-de-Goult (Orne)	Forêt domaniale des Avant-Monts Verreries-de- Moussans (Hérault)
Température moyenne annuelle" (°C)	10,3	10,9	10,9	10,4	13,5
Précipitations annuelles moyennes" (mm)	813,1	1022,9	841,4	735,2	695,1*
Altitude (m)	650	610	520	375	700
Topographie	Croupe	Plateau	Versant	Plateau	Versant
Pente (%)	10	5 < pente ≤ 10	50	≤ 5	21
Exposition	Sud-Ouest	Ouest	Ouest	Sans objet	Sud
Type de sol <sup>1</sup>	PODZOSOL OCRIQUE	PODZOSOL OCRIQUE humifère (F1) ALOCRISOL TYPIQUE humifère (F2)	ALOCRISOL TYPIQUE	PODZOSOL OCRIQUE luvique	BRUNISOL OLIGOSATURE (F1) BRUNISOL OLIGOSATURE leptique (F2)
Matériau parental	Colluvion granitique	Arène granitique sablo-limono- argileuse	Altérite limono- sableuse de gneiss	Altérite limono- sableuse de grès	Altérite limono- sableuse de schistes

Note:

<sup>a</sup> Valeurs moyennes calculées sur une période de 30 ans (1961-1990) pour toutes les stations à l'exception de DOU 23 (1973-1990) (Météo-France, 1996). Les stations météorologiques de référence sont celles de Nevers (DOU 71), Limoges (DOU 23), Mâcon (DOU 69), Alençon (DOU 61) et Carcassonne (DOU 34)

<sup>b</sup> En raison de la différence d'altitude entre la placette (700 m) et la station météorologique de référence associée (126 m), les précipitations annuelles moyennes dans la placette DOU 34 sont vraisemblablement largement sous-estimées

<sup>c</sup> D'après Brêthes et Ulrich (1997). Nomenclature du Référentiel pédologique (AFES, 1995). F1, F2 : fosses n°1, n°2



**Tableau 3** : Propriétés chimiques moyennes des sols à deux profondeurs. Les peuplements sont triés par âge moyen croissant

Placette	Couche <sup>3</sup> (cm)	Corg <sup>6</sup> (gkg <sup>-1</sup> )	N< (gPkg <sup>-1</sup> )	P <sup>-</sup> (gPkg <sup>-1</sup> )		pH <sup>e</sup>		H	Al	Ca	Mg	K	ECEC* (cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup> )	SB* (%)
				H <sub>2</sub> O	CaCl <sub>2</sub>	H <sub>2</sub> O	CaCl <sub>2</sub>							
DOU71	0-10	100,80	4,75	0,038	4,00	3,51	0,71	8,37	0,47	0,38	0,18	10,11	10,0	
	40-80	31,18	1,72	0,146	4,89	4,59	0,00	0,92	0,03	0,02	0,04	1,00	8,5	
DOU23	0-10	92,48	8,69	0,021	4,02	3,79	0,08	5,99	0,44	0,16	0,11	6,82	10,3	
	40-80	8,82	0,81	0,057	4,75	4,56	0,00	0,77	0,22	0,02	0,03	1,04	25,4	
DOU69	0-10	73,57	3,19	0,011	4,12	3,33	1,25	8,38	0,89	0,32	0,24	11,09	13,1	
	40-80	10,62	0,60	0,003	4,46	3,95	0,05	3,43	0,02	0,06	0,20	3,76	7,2	
DOU61	0-10	51,60	2,31	0,015	3,97	3,31	0,94	4,47	0,42	0,14	0,11	6,08	11,0	
	40-80	3,57	0,26	0,008	4,59	4,21	0,00	1,70	0,01	0,02	0,07	1,80	6,0	
DOU34	0-10	25,17	2,15	0,015	4,72	4,29	0,19	1,96	2,46	0,43	0,16	5,21	50,4	
	40-80	6,05	0,78	0,005	4,84	4,20	0,00	2,09	0,36	0,12	0,10	2,66	20,5	

**Note:**

" Pour des informations concernant l'échantillonnage, se référer au texte

\* Carbone organique mesuré par oxydation avec K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>

<sup>c</sup> Azote total déterminé par la méthode Kjeldahl

<sup>d</sup> Phosphore extrait par la méthode Dyer (AFNOR, 1987)

<sup>l</sup> Rapport volumique sol : solution (H<sub>2</sub>O ou CaCl<sub>2</sub> 0,01 M) 1 : 5

<sup>f</sup> Extraction avec BaCl<sub>2</sub> 0,1 M

<sup>g</sup> Acidité d'échange (H, Al) + somme des bases échangeables (Ca, Mg, K)

<sup>h</sup> Saturation en bases : ((Ca+Mg+K ech.) / ECEC) \* 100

## 2.2. Echantillonnage

### 2.2.1. Arbres

Tous les échantillons ont été prélevés durant la période hivernale, entre le 26/01/1998 et le 26/03/1998 (Ponette et Ranger, 1998).

Un inventaire complet a été réalisé dans chaque placette RENECOFOR (surface  $\cong$  5000 m<sup>2</sup>) afin de caractériser la distribution du diamètre des arbres à 1,3 m (*DBH*). Quatorze arbres ont été sélectionnés dans la zone tampon de chacune des placettes étudiées, de façon à couvrir la gamme de diamètres à 1,3 m rencontrée dans la placette correspondante (Tableau 4 ; Fig. I in Ponette et Ranger, 1998). Pour chaque classe de diamètres, le choix des individus s'est porté sur les arbres les plus représentatifs de la parcelle en termes (/) de conformité et (//) de statut social, tout en intégrant la plus petite et la plus grosse tige de la parcelle (en diamètre à 1,3 m). Ces 14 arbres ont été abattus pour échantillonnage.

**Tableau 4** : Diamètres des branches (*D10*) et des arbres (*DBH*) échantillonnés. Les peuplements sont triés par âge moyen croissant

Placette	Age (ans)	D10 (mm)		DBH (cm)	
		Min	Max	Min	Max
DOU71	26	3,5	55,0	9,1	41,9
DOU23	28	5,4	49,5	10,6	43,6
DOU69	29	4,1	50,0	17,9	40,3
DOU61	36	7,1	50,5	20,4	50,0
DOU34	54	5,5	52,0	27,3	69,2

Après avoir mesuré la hauteur totale, le tronc a été subdivisé en deux parties délimitées par la découpe commerciale ( $0 = 7$  cm). Pour la partie inférieure de la tige ( $0 > 7$  cm), des disques d'environ 2 cm d'épaisseur ont été prélevés à la base du tronc, à 1,3 m, puis tous les 3 m, et les circonférences correspondantes ont été mesurées pour détermination du volume. Pour la partie supérieure du tronc ( $0 < 7$  cm), trois rondelles ont été prélevées, à chaque extrémité et dans la partie médiane. Après découpe du tronc, les billons (bois + écorce) ont été pesés frais sur le terrain.

Toutes les rondelles ont été immédiatement placées en sacs plastique pour limiter toute perte d'humidité. Ces disques ont servi aux déterminations suivantes : teneur en eau pondérale

(65°C, poids constant), rapports pondéraux  $\frac{p_{\text{poids sec } \Delta}}{p_{\text{poids sec total}}}$  et  $\frac{p_{\text{poids sec écorce}}}{p_{\text{poids sec total}}}$ , et concentrations

élémentaires. Une rondelle supplémentaire a été prélevée à la base de l'arbre pour comptage des cernes. Les échantillons composites pour les analyses de bois ont été obtenus soit en sous-échantillonnant chaque rondelle à l'aide d'un gabarit commun (partie inférieure de la tige), soit en combinant en totalité l'ensemble des rondelles (partie supérieure de la tige). Cette procédure a permis d'intégrer dès la phase d'échantillonnage les variabilités latérale et verticale des concentrations en éléments liés au développement des tissus, et d'éviter ainsi le recours à des modèles mathématiques pour corriger les stocks en éléments dans le tronc (Rochon *et al.*, 1998). Les échantillons composites pour les analyses d'écorce regroupent l'intégralité du matériel de chaque disque.

Un inventaire complet des branches a été conduit sur chaque arbre abattu. Les paramètres suivants ont été mesurés : (i) diamètre des branches à 10 cm du point d'insertion sur le tronc (*DJO*), (ii) statut de la branche (vivante ou morte), (iii) position et âge des verticilles. La longueur du houppier vivant a été estimée en soustrayant de la hauteur totale de l'arbre la hauteur de la première branche vivante. Entre une et quatre branches vivantes ont été prélevées par arbre, de façon à couvrir la gamme des diamètres (*DIO*) et positions de branches rencontrée sur l'ensemble des 14 arbres de la placette (Tableau 4 ; Fig. 2 in Ponette et Ranger, 1998). Le nombre final de branches collectées par placette s'est élevé à 44, 36, 42, 46, et 45 pour les placettes DOU 23, 34, 61, 69 et 71, respectivement. Les branches échantillonnées ont été mises en sacs plastique, et ramenées au laboratoire pour mesure des poids secs (65°C, poids constant) et analyses chimiques individuelles des parties ligneuses (bois + écorce) et des aiguilles. Dans la suite du texte, les parties ligneuses des branches seront dénommées simplement « *bois des branches* ».

Un inventaire spécifique a été réalisé par l'équipe « Croissance et production », visant à paramétrer un modèle de vieillissement des aiguilles de Douglas dans le houppier. Des branches ont été prélevées à cette fin dans la zone de croissance libre du houppier des arbres, dans deux peuplements (DOU 61 et DOU 34). Toutes les elongations annuelles ont été mesurées au laboratoire sur les branches échantillons ; les aiguilles ont été comptées, et leur biomasse a été déterminée. Ce sont plus de 2000 échantillons qui ont ainsi été traités. Ces échantillons seront en partie utilisés pour suivre l'évolution de la composition chimique des aiguilles et des rameaux lors du vieillissement.

### 2.2.2. Sols

Dans les 40 premiers cm du sol minéral, les prélèvements ont été effectués dans 5 grappes carrées de 13,5 m de côté, disposées aux 4 coins de la placette et en son centre. Dans chaque grappe, 5 points de prélèvement ont été tirés au sort parmi les 16 intersections définies par un maillage de 4,5 m de côté. Pour chaque profondeur considérée (0-10, 10-20, 20-40 cm), un échantillon composite pour analyses a été constitué par le regroupement, à volume égal, des 5 prélèvements de la grappe. Pour chaque grappe et niveau, la densité apparente sèche de la terre fine (particules de diamètre  $< 2$  mm) a été estimée sur un échantillon composite de 5 prélèvements au cylindre ( $0 = 80$  mm,  $h = 49$  mm).

Sous 40 cm, les échantillons ont été prélevés dans les couches 40-80 cm et 80-100 cm, sur deux fosses. Deux échantillons composites pour analyses ont été obtenus par fosse et couche en combinant, en volumes identiques, 4 (couche 40-80 cm) ou 2 (couche 80-100 cm) sous-échantillons prélevés par tranches de 10 cm d'épaisseur sur deux faces de la fosse. Les échantillons composites

pour la détermination de la densité apparente sèche de la terre fine ont été obtenus suivant le même protocole, en utilisant des cylindres. En l'absence de prélèvements au cylindre (présence d'éléments grossiers de  $0 > 2$  cm), le poids sec de la terre fine ( $t\ ha^{-1}$ ) a été évalué en soustrayant d'abord le volume de cailloux ( $0 > 2$  mm) du volume de la couche correspondante, et en multipliant ensuite le volume résultant ( $m^3\ ha^{-1}$ ) par une densité apparente sèche de  $1,4\ (t\ m^{-3})$ .

Des informations complémentaires sur la caractérisation des sols sont données par Ponette *et al.* (1997) et Brêthes et Ulrich (1997).

## 2.3. Analyses chimiques

### 2.3.1. Arbres

Les teneurs en N, P, K, Ca, Mg ont été déterminées pour chacun des compartiments individualisés (bois de tronc, écorce de tronc, bois + écorce des branches, aiguilles). L'azote a été mesuré par la méthode Kjeldahl. Les éléments P, K, Ca et Mg ont été dosés par ICP, après combustion sèche et solubilisation dans  $HNO_3$ .

Les stocks en éléments des différents compartiments ont été obtenus en multipliant les concentrations totales par les poids secs correspondants (Ponette et Ranger, 1998). Pour le bois et l'écorce de tronc, les concentrations moyennes par arbre ont été calculées en divisant les stocks en éléments de la tige totale (sections inférieure et supérieure de la tige) par les poids correspondants de bois ou d'écorce, respectivement.

### 2.3.2. Sols

Après tamisage à 2 mm, les échantillons composites ont été analysés pour l'azote total (méthode Kjeldahl), le phosphore extractible (méthode Dyer — AFNOR, 1987) et les cations échangeables (Ca, Mg, K — extraction par  $BaCl_2\ 0,1\ M$ ). P a été dosé par colorimétrie, Ca et Mg par absorption atomique de flamme, et K par émission atomique de flamme.

Pour chaque couche de sol, les stocks en éléments ont été estimés en multipliant les concentrations élémentaires par le poids de terre fine correspondant. Dans les 40 premiers cm du sol, les stocks ont été évalués grappe par grappe, de façon à déterminer les stocks minimaux et maximaux par placette à chaque profondeur de référence (10, 20 et 40 cm). Les stocks élémentaires minimaux et maximaux dans les couches 40-80 et 80-100 cm ont été obtenus selon une procédure identique, à partir des échantillons prélevés sur les fosses. Les stocks minimaux (maximaux) sur les couches minérales 0-80 cm ou 0-100 cm ont alors été évalués en cumulant les stocks 0-40 cm minimaux (maximaux) avec les stocks 40-80 cm ou 40-100 cm minimaux (maximaux), respectivement.

## 2.4. Traitement des données et analyses statistiques

Les données collectées ont été intégrées dans une base de données relationnelle (Ponette et Ranger, 1998), et leur validité a été contrôlée avant toute analyse statistique. Deux types de données problématiques ont ainsi été rencontrées en nombre réduit : les valeurs manquantes et les valeurs suspectes. Dans la plupart des cas, une correction a pu être effectuée, après retour aux données de base et consultation des notateurs (inversions, répétitions, transcriptions erronées, *etc.*) ou par interpolation. Les valeurs corrigées ont été répertoriées par un symbole spécifique dans le champ « *STNomChamp* » associé à chaque champ « *NomChamp* », et la nature de la correction a été enregistrée.

Tous les tests statistiques ont été effectués à un niveau de probabilité ( $\alpha$ ) de 0,05. Les équations de prédiction ont été obtenues par régressions linéaires et non linéaires, suivant les principes explicités dans Ponette et Ranger (1998). Au niveau du tronc (bois, écorce), les régressions entre biomasses ou minéralomasses et le diamètre à 1,3 m (*DBH*) ont été établies à partir des arbres échantillons ; les équations correspondantes ont alors été appliquées à l'inventaire des diamètres à 1,3 m des placettes. Au niveau du houppier (bois des branches, aiguilles), l'évaluation des biomasses ou minéralomasses a nécessité deux étapes. Des régressions entre biomasses ou minéralomasses et caractéristiques des branches ont d'abord été établies à partir des branches échantillonnées (/) ;

appliquées à l'inventaire total des branches, ces équations ont permis d'estimer les biomasses ou minéralomasses du houppier vivant pour chaque arbre échantillonné. Dans une seconde étape (//), les régressions entre les biomasses ou minéralomasses précédemment estimées et le diamètre à 1,3 m ont été établies, et les équations correspondantes appliquées à l'inventaire des diamètres à 1,3 m des arbres des placettes correspondantes. Afin d'éviter les problèmes d'auto-corrélation et l'introduction de variables non pertinentes dans les modèles, un contrôle graphique a été effectué systématiquement et tout recours à des procédures de sélection semi-automatique de variables a été écarté. Les modèles statistiques testés et retenus *in fine* sont repris au Tableau 5. Lorsque des modèles logarithmiques ont été utilisés, les estimations ont été corrigées pour le biais par la procédure explicitée par Flewelling et Pienaar (1981) et par Sprugel (1983). Afin d'éviter toute augmentation de variance avec l'augmentation des valeurs du régresseur, certaines régressions ont été effectuées en pondérant les équations. L'opportunité d'adopter des modèles communs à l'ensemble des 5 placettes a été testée en comparant modèles réduits (mêmes paramètres pour toutes les placettes) et modèles complets (paramètres individuels pour chaque placette). Toutes les relations testées ont été visualisées graphiquement, et la sélection définitive des modèles s'est faite sur les critères suivants : (i) fiabilité du modèle ( $R^2$  ajusté maximum, somme des carrés d'écarts résiduels minimum), (ii) absence de biais, (iii) indépendance, homoscedasticité et distribution normale des résidus.

Des analyses de variance à un facteur fixe (placette) ont été utilisées pour tester les différences de concentrations entre placettes à élément et compartiment fixés. De façon à garder constant le risque global  $\alpha$  et à prendre en compte les différences d'effectifs lors du traitement des branches, les comparaisons multiples de moyennes ont été effectuées par la méthode de Scheffé. Les effets « âge » et « fertilité » ont été testés à l'aide de contrastes, à l'intérieur du modèle statistique sélectionné.

**Tableau 5** : Modèles statistiques sélectionnés et testés

Niveau	Modèle	Equation	Références
Branche	(1)	$Y = a + (b \times D10^2)$	
	(2) <sup>#</sup>	$Y = a + (b \times D10) + (c \times D10^2)$	
	(3) <sup>#</sup>	$Y = a \times D10$	
	(4) <sup>#</sup>	$Y = (a \times D10) + (b \times D10^2)$	
	(5)	$Y = (a \times Did^2) + b \times (Did^2 \times HREL \times (1 - HREL))$	Bartelink, 1996
	(6) <sup>"</sup>	$\ln Y = a + (b \times \ln D10)$	Kershaw et Maguire, 1995
	(7)	$\ln Y = a + (b \times \ln D10) + (c \times \ln DINC)$	Kershaw et Maguire, 1995
	(8)	$\ln Y = a + (b \times \ln DIG) + (c \times \ln DINC) + (d \times \ln RelHACB)$	Kershaw et Maguire, 1995
	(9) <sup>#</sup>	$Y = axD10^c$	
Tronc, houppier	(10)*	$y = a + (b \times D5^2)$	
	(11) <sup>#</sup>	$Y = a + (b \times DBH) + (c \times DBH^2)$	
	(12)*	$Y = axDBH^2$	
	(13)*	$Y = (ax DBH) + \zeta_0 \times DBH^2$	
	(14)*	$\ln r = a + (b \times \ln DBH)$	
	(15)*	$Y = axDBH^b$	

Note:

Y représente la biomasse ou la minéralomasse au niveau « branche » (bois, aiguilles), ainsi qu'aux niveaux « tronc » (bois, écorce) ou « houppier » (bois, aiguilles). Les unités pour les biomasses sont des (kg), sauf pour le bois et les aiguilles au niveau « branche » (g) ; les minéralomasses sont exprimées en (g)

D10 (mm) : diamètre des branches à 10 cm du point d'insertion sur le tronc ; DINC (m) : hauteur totale de l'arbre moins hauteur de la branche ; HREL : hauteur au-dessus de la base du houppier divisée par la longueur du houppier, i.e.  $(1 - (DINC/CL))$  où CL (m) est la longueur du houppier ; RelHACB :  $(1,1 - (DINC/CL))$ . La variable RelHACB est semblable à HREL si ce n'est qu'elle est basée sur un rapport maximum de 1,1 pour éviter tout problème de calcul avec les modèles logarithmiques ; DBH (cm) : diamètre des arbres à 1,3 m

\* Indique une équation utilisée effectivement

### 3. Résultats et discussion

La plupart des résultats obtenus jusqu'à présent font l'objet d'une publication soumise dans la revue internationale *Canadian Journal of Forest Research* et intitulée « Aboveground biomass and nutrient content of five Douglas-fir stands in France ». Les paragraphes suivants en présentent un résumé succinct, le lecteur étant renvoyé au projet d'article pour plus de précisions (Annexe 1).

#### 3.1. Sélection des équations de régression

Les régressions ont d'abord été établies placette par placette. Ces modèles individuels ont été utilisés pour estimer les biomasses et minéralomasses des différents compartiments individualisés (bois du tronc, écorce du tronc, bois des branches, aiguilles) dans les 5 peuplements étudiés (*cf.* points 3.3 et 3.4).

Dans un deuxième temps, les régressions ont été effectuées en intégrant l'ensemble des placettes.

La validité d'un modèle commun aux 5 placettes a été testée statistiquement en comparant les formes réduite (mêmes paramètres pour toutes les placettes) et complète (paramètres individuels pour chaque placette) du modèle commun retenu à l'issue de cette seconde étape. L'opportunité d'adopter un modèle commun a également été évaluée indépendamment du résultat de ces tests statistiques, en comparant les estimations obtenues par le meilleur modèle commun à celles issues des modèles individuels.

##### 3.1.1. Modèles individuels par placette

Les modèles individuels effectivement utilisés sont repris à l'Annexe 2.

Pour chaque modèle, les renseignements suivants sont indiqués : valeurs estimées des paramètres, qualité de l'ajustement ( $R^2$  ajusté, *SSE* ou somme des carrés d'écart résiduels) et effectifs considérés («).

##### 3.1.2. Modèles communs

###### (A) Biomasses et minéralomasses du tronc (bois, écorce)

L'Annexe 3 reprend les biomasses et minéralomasses estimées par les modèles individuels et communs, les modèles correspondants figurant à l'Annexe 2. Pour chaque modèle, les tableaux de l'Annexe 2 mentionnent les valeurs estimées des paramètres, la qualité de l'ajustement ( $R^2$  ajusté, *SSE* ou somme des carrés d'écart résiduels) et les effectifs considérés (»). Le résultat du test statistique comparant les formes réduite et complète du modèle commun est indiqué en note.

A l'exception de ceux établis pour la minéralomasse de phosphore et de magnésium dans le bois de tronc, tous les modèles communs réduits ont été rejetés aux niveaux de signification  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$ .

Les différences relatives entre estimations issues des modèles individuels et du modèle commun réduit ((commun - individuel) / individuel) x 100) peuvent varier considérablement suivant le paramètre étudié (à compartiment fixé) et selon le compartiment (à paramètre fixé) ; elles peuvent également varier sensiblement d'une placette à l'autre, à compartiment et paramètre fixés (Annexe 3). Des études complémentaires seront entreprises pour tester l'intérêt de modèles statistiques communs à des sous-ensembles de placettes.

###### (B) Biomasses et minéralomasses du houppier (bois, aiguilles)

En raison de l'utilisation de modèles emboîtés pour estimer les biomasses et minéralomasses du houppier des peuplements, les modèles du niveau «houppier» impliquent l'une des quatre combinaisons suivantes : (i) modèle « branche » individuel, modèle « houppier » individuel, (ii) modèle « branche » individuel, modèle « houppier » commun, (iii) modèle « branche » commun, modèle « houppier » individuel et (iv) modèle « branche » commun, modèle « houppier » commun.

A titre d'illustration, l'Annexe 4a montre les estimations résultant de ces différentes modalités pour la biomasse du bois des branches, ainsi que les différences relatives obtenues en prenant comme référence la combinaison (i). La combinaison (iv) présente en outre deux sous-modalités, deux

modèles « houppier » communs s'étant avérés acceptables. Les modèles statistiques correspondants sont repris à l'Annexe 4b. L'impact de facteurs de compensation lié à l'emboîtement des modèles apparaît lorsque l'on compare les différences relatives obtenues pour la modalité (//) à celles obtenues pour la combinaison (iii) (Annexe 4a).

### 3.2. Teneurs moyennes en éléments dans les arbres

Les concentrations moyennes en éléments (N, P, K, Ca, Mg) par compartiment et peuplement figurent au Tableau 6. Quels que soient les éléments ou les placettes considérés, les concentrations moyennes augmentent suivant : bois du tronc « écorce du tronc < bois des branches « aiguilles. En se basant sur le niveau des concentrations moyennes ( $\text{g kg}^{-1}$ ), trois groupes d'éléments peuvent être individualisés : P, Mg < Ca, K < N.

**Tableau 6** : Concentrations moyennes en éléments dans les différents compartiments. Les peuplements sont triés par âge moyen croissant

Placette	Age (ans)	Bois de tronc					Ecorce de tronc				
		N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
		(g kg <sup>-1</sup> )					(g kg <sup>-1</sup> )				
		Bois de tronc					Ecorce de tronc				
D0U71	26	1,02a	0,045a	0,32a	0,23*	0,067a	4,76a	0,45a	2,33a	1,57bc	0,38a
DOU23	28	0,87a	0,033b	0,23b	0,22	0,050b	4,56a	0,32bc	1,74b	2,03ab	0,32ab
DOU69	29	0,86a	0,035ab	0,29ab	0,24	0,040bc	3,86b	0,38b	2,30a	1,96ab	0,23c
D0U61	36	0,95a	0,034b	0,26ab	0,19	0,047bc	3,60b	0,32bc	1,53b	1,17c	0,24c
DOU34	54	0,40b	0,027b	0,13c	0,23	0,032c	3,35b	0,30c	1,35b	2,58a	0,27bc
		Bois: des branches					Aiguilles				
DOU71	26	5,16ab	0,54ab	2,58ab	1,72b	0,62a	15,51b	1,07a	5,18a	3,31b	1,24a
DOU23	28	5,43ab	0,40c	2,21b	2,01b	0,46a	19,92a	0,90b	4,74a	3,32b	0,96c
DOU69	29	6,01a	0,60a	3,25a	3,49a	0,60a	15,13b	0,98ab	5,33a	6,51a	1,19ab
D0U61	36	4,23b	0,42bc	2,44b	1,71b	0,45a	16,31b	0,97ab	4,89a	3,00b	0,98bc
DOU34	54	4,86ab	0,45bc	1,98b	3,44a	0,44a	15,68b	1,00ab	4,67a	6,11a	1,26a

Note:

Pour chaque compartiment et élément, les concentrations sans lettres communes diffèrent significativement à  $P < 0,05$  (test de Scheffé)

\*Test  $F$  global non significatif ( $P < 0,05$ )

A l'exception du calcium dans le bois de tronc, du magnésium dans le bois des branches et du potassium dans les aiguilles, les tests de comparaisons multiples de moyennes (tests de Scheffé) montrent des différences significatives entre certaines placettes pour tous les éléments et compartiments. L'amplitude des différences, de même que les regroupements de placettes correspondants, dépendent à la fois de l'élément et du compartiment.

Le rapport entre les concentrations moyennes maximales et minimales varie également suivant les éléments et les compartiments, entre un minimum de 1,1 (K, aiguilles) et un maximum de 2,5 (N, bois de tronc). Des rapports (max/min)  $\geq 2$  sont observés pour Ca dans tous les compartiments à l'exception du bois de tronc, de même que pour N, K et Mg dans le bois de tronc.

Les contrastes testant l'effet « âge » se sont révélés significatifs ( $P < 0,05$ ) pour toutes les paires (concentration en élément, compartiment), sauf pour les concentrations en P et K dans les aiguilles. De même, l'effet « fertilité » s'est montré significatif ( $P < 0,05$ ) dans la plupart des cas, sauf pour la concentration en N dans le bois des branches, ainsi que pour la teneur en Ca dans le bois et l'écorce de tronc. Les résultats des contrastes doivent toutefois être interprétés avec prudence pour les deux raisons suivantes : (/) la taille limitée de l'échantillon, ainsi que la présence de nombreux facteurs

de variation non contrôlés, peuvent entraîner des effets compensatoires ; (/) les effets significatifs impliquent des regroupements de placettes très variables.

### 3.3. Biomasses aériennes des arbres

Les biomasses aériennes des peuplements étudiés sont reprises au Tableau 7, compartiment par compartiment, et leur distribution est illustrée à la Figure 1.

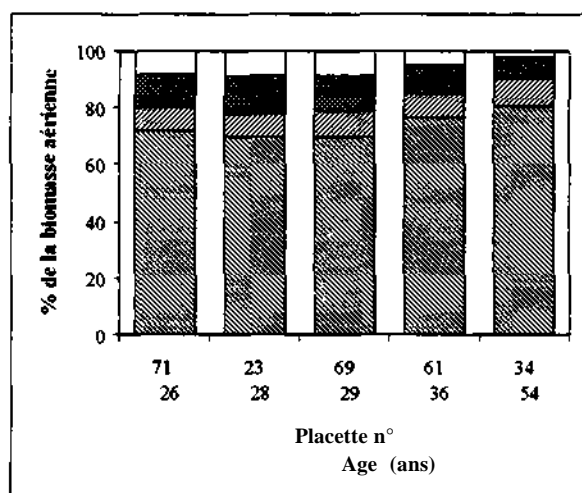
**Tableau 7** : Biomasses aériennes des peuplements étudiés. Les peuplements sont triés par âge moyen croissant

Compartiment	Peuplement									
	DOU 71		DOU 23		DOU 69		DOU 61		DOU 34	
	Biomasse		Biomasse		Biomasse		Biomasse		Biomasse	
	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)
Bois de tronc	114,1	71,7	116,0	69,8	114,2	69,5	148,6	76,4	292,5	80,6
Ecorce de tronc	13,4	8,4	13,0	7,8	15,0	9,1	16,8	8,6	35,4	9,8
Total tronc	127,5	80,1	129,0	77,6	129,1	78,6	165,3	85,0	327,9	90,3
Bois des branches	18,9	11,9	23,1	13,9	20,8	12,7	19,4	10,0	25,6	7,1
Aiguilles	12,8	8,0	14,1	8,5	14,3	8,7	9,7	5,0	9,5	2,6
Total houppier	31,7	19,9	37,2	22,4	35,1	21,4	29,2	15,0	35,1	9,7
Total arbre	159,1	100	166,2	100	164,3	100	194,5	100	363,0	100

La biomasse aérienne totale augmente avec l'âge des peuplements, depuis environ 160 t ha<sup>-1</sup> dans les peuplements les plus jeunes jusqu'à 360 t ha<sup>-1</sup> dans la placette de 54 ans. Cette évolution est liée principalement à l'augmentation de la biomasse du bois de tronc ; secondairement, l'écorce contribue également à l'augmentation de la biomasse aérienne totale dans la placette DOU 34.

La biomasse du bois de tronc prédomine dans chaque placette, représentant entre 70% et 80% de la biomasse aérienne totale. En revanche, la contribution des aiguilles ou de l'écorce de tronc au total est toujours inférieure ou égale à 10%. Avec des valeurs de l'ordre de 13 à 141 ha<sup>-1</sup>, la biomasse des aiguilles semble plus élevée dans les trois peuplements les plus jeunes.

La biomasse du bois prédomine tant au niveau du tronc, qu'à celui des branches. Au niveau du tronc, la contribution de l'écorce à la biomasse est seulement d'environ 10%. Au niveau des branches, la proportion de la biomasse ligneuse oscille entre 59 et 73%, augmentant avec l'âge du peuplement.



- (//) : bois de tronc
- (X) : écorce de tronc
- (—) : (bois + écorce) des branches
- (•) : aiguilles

**Figure 1** : Distribution de la biomasse aérienne dans les cinq peuplements

### 3.4. Minéralomasses des peuplements

Le Tableau 8 présente les minéralomasses aériennes par élément, peuplement et compartiment. Pour chaque compartiment, les minéralomasses sont exprimées en termes absolus ( $\text{kg ha}^{-1}$ ), ou en pourcentages pondéraux des minéralomasses aériennes totales correspondantes.

Comme pour les concentrations, trois groupes d'éléments peuvent être individualisés sur la base des minéralomasses aériennes totales :  $\text{P, Mg} < \text{Ca, K} < \text{N}$ . En considérant les minéralomasses aériennes totales, aucune évolution liée à l'âge n'apparaît pour aucun élément. A élément fixé, le rapport entre les minéralomasses aériennes totales maximum et minimum s'établit aux environs de 1,2-1,3 pour N, P, K, Mg, alors qu'il atteint une valeur de 2 pour Ca. Le rapport supérieur observé pour ce dernier élément résulte des minéralomasses en calcium comparativement supérieures dans les placettes DOU 69 et DOU 34, en relation avec les valeurs élevées des compartiments houppier et tronc, respectivement. La minéralomasse du tronc apparaît plus élevée dans la placette DOU 34 pour tous les éléments. Cette observation s'explique principalement par les biomasses d'écorce et de bois de tronc nettement plus élevées dans ce peuplement.

En raison des différences de concentrations entre compartiments (Tableau 6), la distribution des biomasses diffère nettement de celle des minéralomasses (comparer les Figures 1 et 2). Par exemple, si la contribution de la biomasse du bois de tronc à la biomasse aérienne totale est  $\geq 70\%$ , sa contribution à la minéralomasse aérienne totale n'excède jamais 32%. A l'opposé, la contribution des aiguilles à la minéralomasse totale oscille entre 20% (Ca, DOU 34) et 53% (N, DOU 23), malgré une contribution inférieure à 10% en terme de biomasse. Le contraste est également saisissant si l'on compare les compartiments écorce et bois au niveau du tronc : pour un pourcentage correspondant en terme de biomasse d'environ 10%, la contribution de l'écorce à la minéralomasse totale du tronc (bois + écorce) s'établit à 30-50% pour N, 50-60% pour P, 39-55% pour K, 38-57% pour Ca et 37-51% pour Mg.

La comparaison entre les éléments stockés dans le houppier et immobilisés dans le tronc mérite une attention particulière, les méthodes d'exploitation traditionnelles impliquant seulement l'exportation des troncs. Pour la placette DOU 34, la proportion de chaque élément dans les branches (bois + écorce + aiguilles) est toujours légèrement inférieure à 50%. Pour les autres placettes, la proportion des éléments stockés dans les branches varie de 54% (N, DOU 61) à 76% (Ca, Mg - DOU 69).



**Tableau 8** : Minéralomasses aériennes et répartition des éléments dans les peuplements étudiés. Les peuplements sont triés par âge moyen croissant

Elément	Compartiment	Peuplement									
		D0U71		DOU :>3		DOU 69		DOU 61		DOU:54	
		Minéralomasse (kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	Minéralomasse (kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	Minéralomasse (kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	Minéralomasse (kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	Minéralomasse (kg ha <sup>-1</sup> )	(%)
N	Bois de tronc	111,1	24,8	102,3	19,0	108,1	22,0	140,2	31,9	118,1	26,8
	Ecorce de tronc	67,6	15,1	60,9	11,3	57,5	11,7	59,7	13,6	118,5	26,9
	Total tronc	178,7	39,9	163,2	30,3	165,6	33,7	200,0	45,5	236,5	53,7
	Bois des branches	74,7	16,7	90,8	16,9	87,7	17,9	78,8	17,9	77,7	17,6
	Aiguilles	194,9	43,5	283,8	52,8	237,3	48,4	161,2	36,6	126,2	28,7
	Total houppier	269,5	60,1	374,6	69,7	325,1	66,3	240,0	54,5	203,8	46,3
	Total arbre	448,2	100	537,8	100	490,7	100	440,0	100	440,4	100
	P	Bois de tronc	4,9	14,6	3,8	13,8	3,8	11,0	5,4	19,1	8,0
Ecorce de tronc		6,4	19,0	4,3	15,6	5,7	16,4	5,3	18,9	10,6	31,3
Total tronc		11,3	33,7	8,1	29,4	9,5	27,5	10,7	38,0	18,6	55,0
Bois des branches		7,8	23,2	7,2	26,0	9,8	28,4	8,3	29,2	7,2	21,2
Aiguilles		14,6	43,2	12,3	44,6	15,3	44,1	9,3	32,8	8,0	23,8
Total houppier		22,4	66,3	19,5	70,6	25,1	72,5	17,5	62,0	15,2	45,0
Total arbre		33,7	100	27,6	100	34,6	100	28,3	100	33,8	100
K		Bois de tronc	36,8	21,3	27,4	18,5	32,1	16,5	40,1	25,5	39,1
	Ecorce de tronc	31,5	18,2	22,8	15,4	34,8	17,9	25,2	16,1	46,9	29,8
	Total tronc	68,3	39,5	50,2	33,9	66,8	34,4	65,3	41,5	86,0	54,5
	Bois des branches	38,8	22,4	39,0	26,3	49,5	25,5	48,1	30,6	32,9	20,9
	Aiguilles	65,9	38,1	59,0	39,8	77,9	40,1	43,8	27,8	38,8	24,6
	Total houppier	104,8	60,5	98,0	66,1	127,4	65,6	91,9	58,5	71,7	45,5
	Total arbre	173,1	100	148,2	100	194,2	100	157,2	100	157,7	100
	Ca	Bois de tronc	24,9	18,5	23,2	14,9	25,8	10,8	27,3	20,1	62,3
Ecorce de tronc		20,0	14,9	23,4	15,0	30,7	12,9	16,8	12,4	82,8	31,1
Total tronc		44,9	33,4	46,6	29,9	56,5	23,6	44,1	32,5	145,0	54,6
Bois des branches		32,7	24,4	47,0	30,2	76,7	32,1	44,9	33,1	66,3	25,0
Aiguilles		56,6	42,2	62,2	39,9	105,8	44,3	46,7	34,4	54,3	20,4
Total houppier		89,3	66,6	109,3	70,1	182,4	76,4	91,6	67,5	120,6	45,4
Total arbre		134,2	100	155,8	100	238,9	100	135,7	100	265,7	100
Mg		Bois de tronc	6,4	17,5	5,2	17,6	4,6	13,2	6,7	22,3	8,8
	Ecorce de tronc	5,5	15,0	3,8	13,0	3,7	10,8	3,9	13,2	9,2	26,9
	Total tronc	11,8	32,5	9,0	30,6	8,3	24,0	10,6	35,5	18,1	52,6
	Bois des branches	8,9	24,4	8,0	27,1	9,3	26,8	8,4	28,3	7,2	21,0
	Aiguilles	15,6	43,0	12,5	42,3	17,0	49,2	10,8	36,2	9,1	26,4
	Total houppier	24,5	67,5	20,5	69,4	26,2	76,0	19,2	64,5	16,3	47,4
	Total arbre	36,3	100	29,5	100	34,5	100	29,8	100	34,3	100

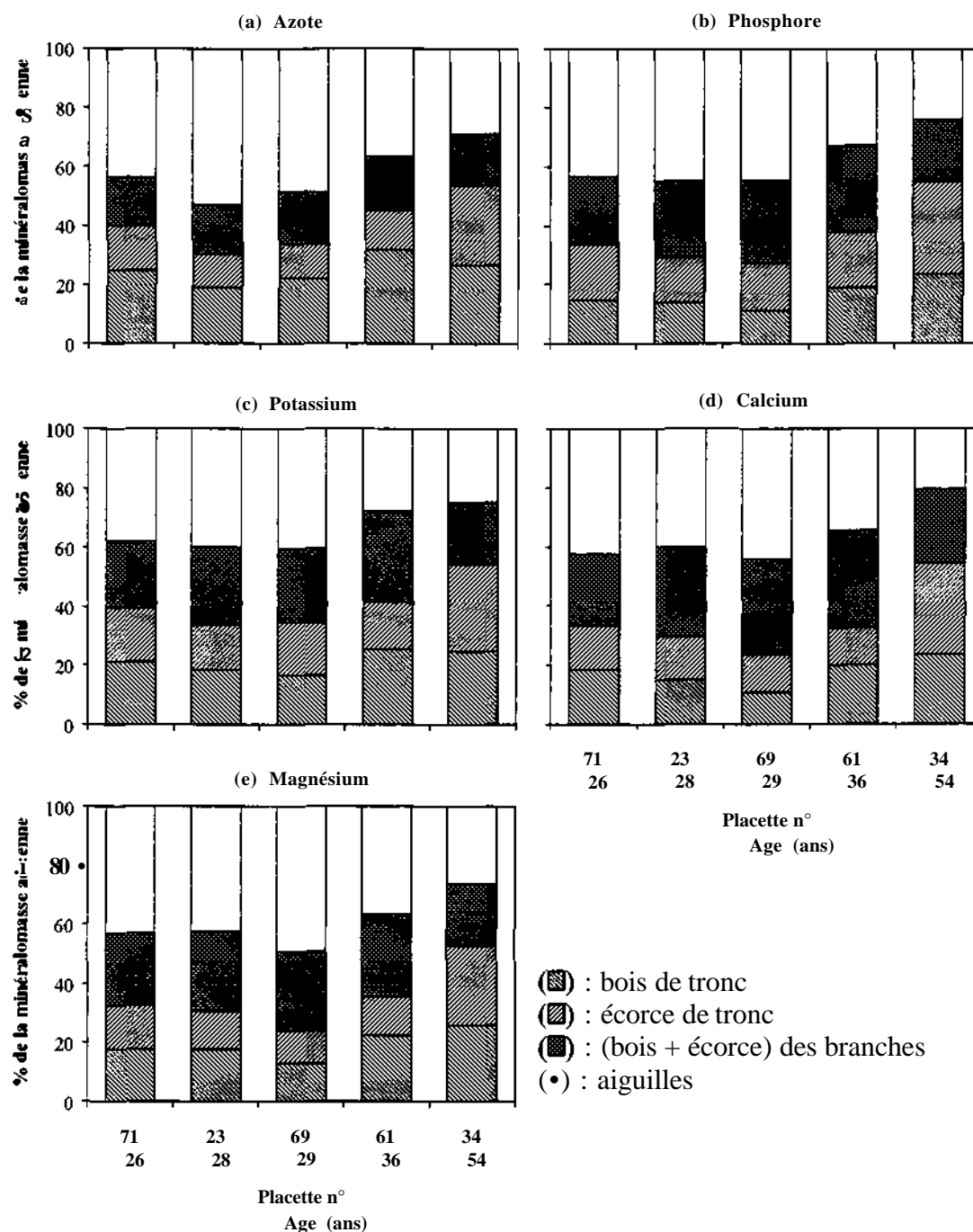
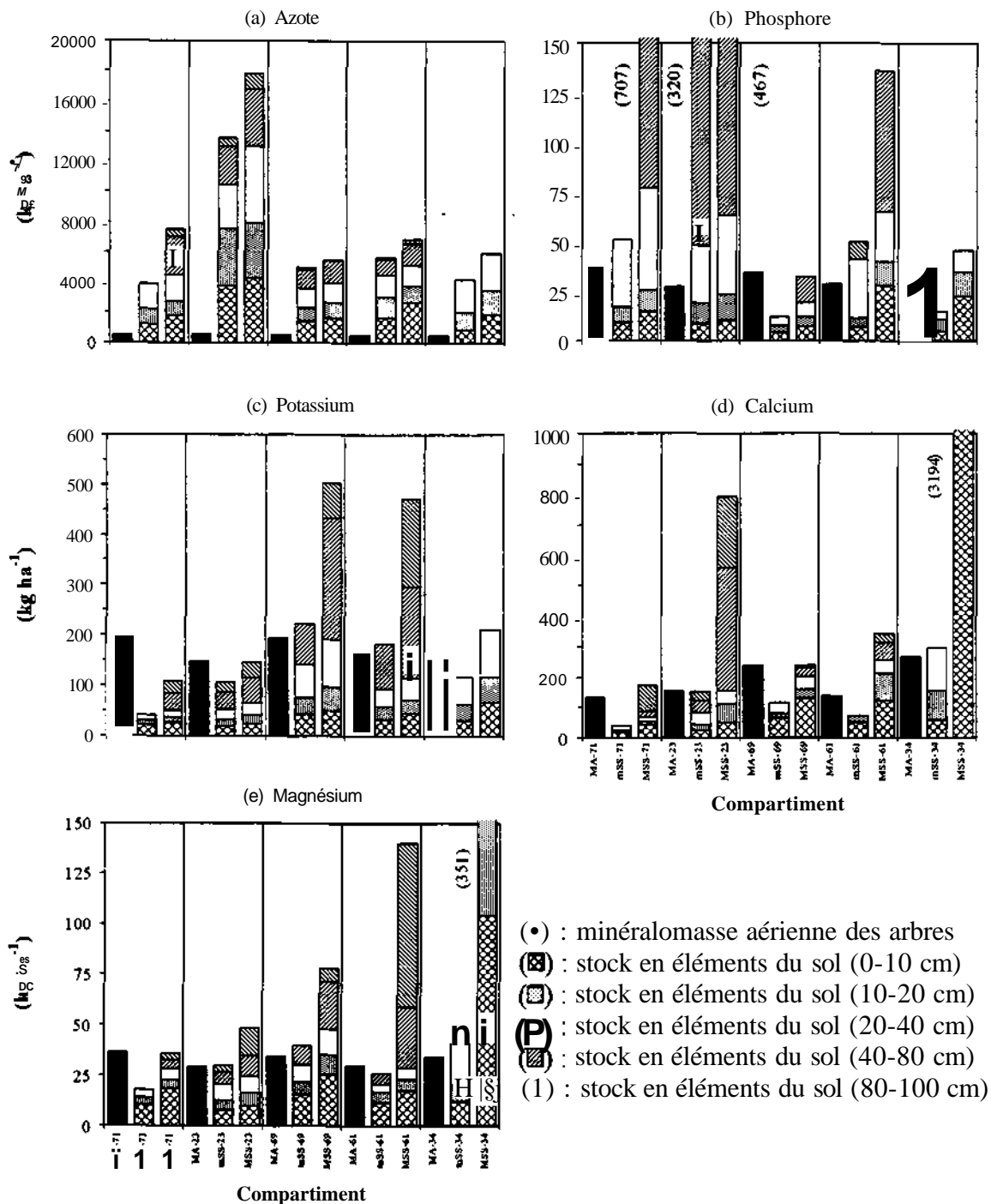


Figure 2 : Distribution de la minéralomasse aérienne des divers éléments dans les cinq placettes

### 3.5. Stocks d'éléments dans les sols

La Figure 3 compare les stocks (minimum, maximum) d'éléments dans les sols, stratifiés par profondeur de prélèvement, aux minéralomasses aériennes totales des peuplements.

La variabilité inter-placette apparaît bien supérieure au niveau du sol qu'au niveau des minéralomasses aériennes. A titre d'illustration, le rapport entre les stocks d'azote maximum et minimum est d'environ 1,2 pour les arbres, comparativement à 3,1 pour les sols. La variabilité intra-placette du stock d'éléments dans les sols (0-100 cm), parfois très élevée, s'explique par des différences de teneurs en éléments et/ou de densités apparentes sèches d'un prélèvement à l'autre.



**Figure 3** : Stocks en éléments dans divers compartiments de l'écosystème. MA : minéralomasse aérienne des arbres, mSS : stock minimum en éléments dans le sol (0-100 cm), MSS : stock maximum en éléments dans le sol (0-100 cm)

La répartition des éléments entre le sol et les parties aériennes du peuplement varie selon l'élément et la placette. Pour l'azote, les stocks totaux au niveau du sol dominent nettement les minéralomasses aériennes totales dans toutes les placettes. Pour les autres éléments (P, K, Ca, Mg), trois cas peuvent être individualisés si l'on compare les stocks d'éléments dans les sols (SS) aux minéralomasses aériennes des arbres (MA) : (') SS min et max < MA, (n) SS min et max ≥ MA, (/«) SS min < MA et SS max ≥ MA. Le premier cas, qui pourrait refléter une susceptibilité du

système à la perte d'éléments, n'est observée distinctement que pour K dans la placette DOU 71. Aucun élément (ni aucune placette) ne montre de figure commune à toutes les placettes (ou pour tous les éléments).

A âge fixé (placettes DOU 71, DOU 23, DOU 69), aucune relation cohérente n'apparaît entre les stocks en éléments dans les sols et les minéralomasses aériennes des arbres, quel que soit l'élément considéré. Pour le potassium, par exemple, les stocks en éléments dans les sols semblent nettement plus élevés dans la placette DOU 69 comparativement à la placette DOU 71, mais les minéralomasses dans les parties aériennes des deux peuplements sont comparables.

### 3.6. Conclusion et discussion générale

La biomasse aérienne totale des peuplements, largement dominée par le bois de tronc, est étroitement liée à la surface terrière totale du peuplement.

En raison des différences de concentrations en éléments d'un compartiment à l'autre des arbres (bois de tronc, écorce de tronc, bois des branches, aiguilles), les distributions des biomasses et des minéralomasses diffèrent fondamentalement entre elles. En particulier, le stock d'éléments dans le houppier est nettement supérieur à celui attendu sur la base de la seule biomasse, puisqu'il représente, suivant l'élément, entre 45 et 76% de la minéralomasse aérienne totale. Malgré les concentrations nettement plus faibles dans le bois de tronc, la contribution de ce dernier compartiment à la minéralomasse aérienne totale est loin d'être négligeable en raison de l'importance de la biomasse associée ; cette contribution tend à augmenter dans le peuplement le plus âgé (DOU 34).

Aucune relation cohérente n'a été observée entre les stocks en éléments dans les arbres et dans les sols. Ce résultat nécessite toutefois confirmation, étant donné la taille réduite de l'échantillon. Il met toutefois en évidence la difficulté d'appréhender les stocks en éléments dans les sols forestiers, pour des problèmes d'échantillonnage (variabilité latérale et verticale des paramètres souvent considérable), et de liaison entre fractions extraites par un réactif chimique et fractions effectivement mobilisées par les arbres.

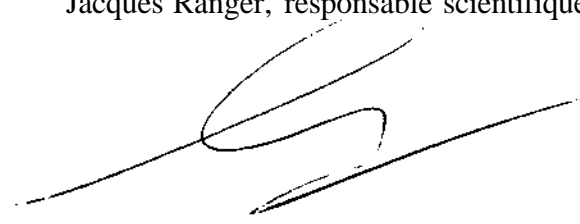
Pour chaque grandeur étudiée, la validité d'un modèle commun aux 5 placettes a été testée statistiquement ( $P < 0,05$ ) en comparant les formes réduite (mêmes paramètres pour toutes les placettes) et complète (paramètres individuels pour chaque placette) du meilleur modèle commun. Si les tests statistiques ont conduit à rejeter la forme réduite du modèle commun dans la très grande majorité des cas, la comparaison entre estimations issues des modèles individuels par placette et obtenues par le modèle commun réduit associé a montré en revanche une correspondance satisfaisante (différences relatives — {[commun - individuel] / individuel} —  $\leq 15\%$ ) dans un nombre de cas non négligeable.

Les prochaines étapes du travail consisteront à quantifier les exportations en éléments par la récolte des arbres, estimer le prélèvement des nutriments par les arbres, établir des bilans en éléments minéraux simplifiés, et simuler l'immobilisation des éléments dans les arbres à l'aide d'un modèle mathématique.

---

Champenoux, 24 juin 1999

Jacques Ranger, responsable scientifique du projet



## 4. Bibliographie

- AFES, 1995. Référentiel pédologique, INRA, Paris, 332 p.
- AFNOR, 1987. Qualité des sols, méthodes d'analyse. Afnor, Paris
- AFOCEL, 1997. Le Douglas. Afocel, Paris, 416 p.
- Bartelink, H.H., 1996. Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir. *Forest Ecology and Management*, 86, 193-203
- Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. Engref, Nancy, France
- Brêthes, A., Ulrich, E., (coordinateurs), 1997. RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-112-3, 573 p.
- Cluzeau, C, Ulrich, E., Lanier, M., Garnier, F., 1998. RENECOFOR - Interprétation des mesures dendrométriques de 1991 à 1995 des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-151-4, 309 p.
- Decourt, N., Vannière, B., 1984. Tables de production pour les forêts françaises. Engref, Nancy, France
- Dobremez, J.-F., Camaret, S., Bourjot, L., Ulrich, E., Brêthes, A., Coquillard, P., Dumé, G., Dupouey, J.-L., Forgeard, F., Gauberville, C, Gueugnot, J., Picard, J.-F., Savoie, J.-M., Schmitt, A., Timbal, J., Touffet, J., Trémolières, M., 1997. RENECOFOR - Inventaire et interprétation de la composition floristique des 101 peuplements - campagne 1994/95. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-111-5, 513 p.
- Flewelling, J. W., Pienaar, L.V., 1981. Multiplicative regression with lognormal errors. *Forest Science*, 27, 281-289
- Kershaw, J.A. Jr, Maguire, D.A., 1995. Crown structure in western hemlock, Douglas-fir, and grand fir in western Washington : trends in branch-level mass and leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 25, 1897-1912
- Lebourgeois, F., 1997. RENECOFOR - Etude dendrochronologique des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-075-5, 307 p.
- Marques, R., Ranger, J., Gelhaye, D., Pollier, B., Ponette, Q., Goedert, O., 1996. Comparison of chemical composition of soil solutions collected by zero-tension plate lysimeters with those from ceramic-cup lysimeters in a forest soil. *European Journal of Soil Science*, 47, 407-117
- Marques, R., Ranger, J., 1997. Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 1 : Qualitative approach. *Forest Ecology and Management*, 91, 255-277
- Météo-France, 1996. Normales climatiques, période 1961-1990, tome 1 - stations de métropole. Météo-France, Trappes, France. ISSN 2-11-085 175-9
- ONF (Office National des Forêts), Département des Recherches Techniques, 1996. Notice de présentation du réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers, ISBN 2-84207-021-6, 38 p.
- Ponce, R., Ulrich, E., Gamier, F., 1998. RENECOFOR - Essai de synthèse sur l'histoire des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-133-6, 237 p.
- Ponette, Q., Ulrich, B., Brêthes, A., Bonneau, M., Lanier, M., 1997. RENECOFOR - Chimie des sols dans les 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, ISBN 2-84207-100-X, 427 p.
- Ponette, Q., Ranger, J., 1998. Effets des apports atmosphériques et de la gestion sur la pérennité de la fertilité minérale des écosystèmes forestiers. Contrat CEE DG VI n° 97.60.Fr.006.0, rapport intermédiaire, juillet 1998, 17 p.
- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M., Flammang, N., Gelhaye, D., 1995. The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *Forest Ecology and Management*, 72, 167-183
- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M., 1997. Nutrient dynamics during the development of a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand *Acta Oecologica*, 18 (2), 73-90
- Rochon, P., Paré, D., Messier, C, 1998. Development of an improved model estimating the nutrient content of the bole for four boreal tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 28, 37-43
- Sprugel, D.G., 1983. Correcting for bias in Log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64, 209-210
- Ulrich, E., 1995. Le réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. *Revue Forestière Française*, 47 (2), 107-124

**Annexe 1** : Aboveground biomass and nutrient content of five Douglas-fir stands in France  
(Ponette, Q, Ranger, I, Ottorini, J.-M, and Ulrich, E.)

Article soumis à la revue internationale *Canadian Journal of Forest Research*

**Abstract**

Despite great interest shown in assessing nutrient export by forest harvesting, little information is available concerning biomass and nutrient accumulation in French *Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco stands.

Five even-aged Douglas-fir stands from three age classes (26-29, 36, and 54 years of age) were selected in several large wood production areas. Regression equations were developed for separate estimates, at the stand level, of stemwood, stembark, branchwood (wood + bark), needle biomass and nutrient contents (N, P, K, Ca, Mg). Soil pools (0-100 cm total N, BaCb extractable cations and Dyer's extractable P contents) were quantified for comparison with the corresponding tree nutrient data.

For all stands and elements, mean nutrient concentrations increased in the order: stemwood « stembark < branchwood « needles. Scheffe's tests indicated significant differences ( $P < 0.05$ ) between stands for most elements and components. The magnitude of the effect and the corresponding stand groupings, however, depended both on the elements and the components.

The comparison between restricted and full regression models showed that no common biomass or nutrient content tables could be obtained at  $P < 0.05$ .

Total aerial biomass increased with increasing stand age, from about 160 t ha<sup>-1</sup> in the youngest stands to 360 t ha<sup>-1</sup> in the 54-years-old plot. Stemwood biomass predominated in each stand, ranging from 70% to 80% of total aboveground biomass. By contrast, the contribution of either stembark or needles to the total was always  $\leq 10\%$ .

Because of concentration differences between components, biomass and nutrient content distributions differed drastically. For instance, the contribution of bark to total stem nutrient contents (bark + wood) ranged from 30 to 60%, for a corresponding biomass percentage of about 10%.

Between plot variability was much higher for soil nutrient contents (0-100 cm) than for the corresponding total tree aboveground contents. Both lower and upper estimates of soil nutrient contents, in this case as concerns potassium, were found to be less than the corresponding tree nutrient contents in only one stand. At a given age, however, no consistent relationship appeared between soil and tree nutrient contents for any element.

## 1. Introduction

Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) was first introduced in France before 1850. Douglas-fir plantations, however, only really developed in the country after the second world war, thanks to the financial support of the FFN (National Forest Fund). By the end of 1993, the total area planted in Douglas-fir amounted to 333 000 ha, of which about 94% were young plantations (<34 years old). Over the last ten years, Douglas-fir has become one of the most important species used in France for afforestation, with annual plantations representing about 30% of total annual coniferous planting (AFOCEL 1997).

Douglas-fir has a high potential for wood production under French climatic and ecological conditions, as indicated by growth volume simulations based on average experimental site characteristics (AFOCEL 1997). These computations show that, given a planting density of 1100 stems ha<sup>-1</sup>, a final mean diameter at breast height (*DBH*) of 50 cm, six thinnings, and a final cutting at a dominant height of 40 m i.e. at 61 years of age on these sites, the estimated total stemwood production (7-cm diameter at the small end) would be 1100 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, i.e. a corresponding mean annual wood volume increment of 17.9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup>.

Whereas Douglas-fir growth and silviculture are intensively studied and satisfactorily modeled (Ottorini 1991, 1995), little information is available concerning the accumulation of nutrients in French Douglas-fir stands. Such information is important to give sound ecological bases to forest management, as well as to ensure sustainable wood production. Used together with studies of relationships between ecological stand characteristics and stand growth (Curt et al. 1996, 1998), they are also helpful in optimal species selection for afforestation.

A previous study focused on the nutrient dynamics of Douglas-fir using a chronosequence approach (20, 40, and 60 years old) in the Beaujolais mountains (Ranger et al. 1995). The present investigation is part of a larger study designed to quantify nutrient export by forest harvesting. The specific objectives of this paper are to report the biomass and nutrient contents of a series of stands located throughout the most important wood production areas for Douglas-fir in France and to compare the nutrient pools between soil and tree components. Although such data has been available for several American Douglas-fir forests for a long time (e.g. Cole et al. 1968; Turner and Long 1975; Turner 1981; Mitchell et al. 1996), comparable information is still largely lacking in Europe, especially concerning nutrient contents.

## 2. Materials and Methods

### 2.1. Selection and main characteristics of the stands

Five even-aged stands were selected from the RENECOFOR long-term forest monitoring network, established to gain understanding of the factors affecting the growth of various typical French forest ecosystems (Ulrich 1995). The selected plots are located in the French departments of Creuse (23), Hérault (34), Orne (61), Rhône (69), and Saône-et-Loire (71). Throughout the text, these stands are labeled by 'DOU' followed by the department code number. According to Decourt's yield tables (Decourt and Vannière 1984), the stands situated northeast of Massif Central (DOU 69 and DOU 71) belong to fertility classes 2 and 1/2, respectively, whereas the stand located west of Massif Central (DOU 23) belongs to fertility class 2. For the other two plots, no yield table is currently available. From the comparison of tree foliar nutrient contents to published data (Bonneau 1995) for each individual major element (N, P, K, Ca, Mg), nutritional status appears to be satisfactory for all stands and elements, except for P which could be limiting in some cases. Health status assessed from crown observation, however, shows no sign of either nutrient deficiency or decline.

The stands under study belong to three age classes: 26-29, 36, and 54 years of age. The corresponding stand and mean tree characteristics are shown in Table 1. Special notice should be taken of the difference in total number of trees and total volume per ha between the three age classes.

Selected site and soil characteristics are given in Tables 2 and 3, respectively. All soils are acid, with mean pH (CaCb) in the upper soil layers (0-40 cm) ranging from 3.3 to 4.3, depending on the stand and the sampling depth (0-10, 10-20, 20-40 cm). In four sites out of five (DOU 23, 61, 69, and 71), mean base saturation in the upper 40 cm of the soil is less than 20%. For DOU 34, the corresponding base saturation is highly variable from place to place, ranging from 15 to 100% (Ponette et al. 1997). The ranges of clay content (min-max) are (16.9-18.7%), (31.2-32.9%), (9.5-13.1%), (14.9-20.7%), and (6.9-17.5%) for DOU 23, 34, 61, 69, and 71, respectively.

### 2.2. Sampling

#### 2.2.1. Trees

All samples were taken during the winter period (from 01/26/1998 to 03/26/1998) to avoid any confounding effect due to differences in vegetation stage and subsequent translocation of elements from storing tissues to young organs.

A complete inventory was carried out on each RENECOFOR plot (area  $\cong$  5000 m<sup>2</sup>) to characterize stem diameter distribution. Fourteen trees per plot were selected in the buffer zone of each plot throughout the girth classes defined from the inventory (Table 4) and were then felled.

After the total height had been measured, the stem was divided into two parts based on the commercial portion of the bole (7-cm stem diameter at the small end). For the lower part of the stem (>7-cm diameter), 2-cm thick disks were taken at the base of the trunk, at 1.3 m, at 3.0 m and then every 3 m, and the corresponding circumferences were measured for volume determination. For the upper section (<7-cm diameter), disks were taken at both ends and at the middle. After slicing, the logs (wood plus bark) were weighed fresh in the field. All disks were put into plastic bags and brought back to the laboratory. These disks were used for the following determinations: (/) moisture content (65°C, constant weight), (//) wood to bark dry weight ratio and (///) nutrient concentrations. An additional disk was taken at the base of each tree for age determination. Composite samples for wood analyses were obtained either



by subsampling each disk with the same triangular template (lower part of the stem), or by combining whole tree disks (upper section). This procedure made it possible to integrate the lateral and vertical variability of element concentrations associated with tissue development along the stem right from the sampling stage, avoiding the need for correcting bole nutrient contents for bias with a mathematical model (Rochon et al. 1998).

A complete inventory of the branches was carried out on each felled tree. The following parameters were measured: diameter of branches 10 cm from the insertion on the stem (*D10*), branch status (living, dead), position and age of the whorls. Height of living crown or crown length was obtained by subtracting the height of the first living branch from the total height. One to four living branches were taken per tree, so as to cover the range of branch diameters and positions encountered over the 14 trees of each stand (Table 4). The resulting total numbers of collected branches per plot were 44, 36, 42, 46, and 45 for DOU 23, 34, 61, 69, and 71, respectively. The branch samples were put into plastic bags and taken back to the laboratory for individual dry weight determination (65°C, constant weight), and chemical analyses of woody parts (wood + bark) and needles. In the remainder of the text, the woody parts of the branches are referred to as 'branchwood'.

### 2.2.2. Soils

In the upper 0-40 cm of mineral soil, soil sampling was carried out in five 13.5 x 13.5 m<sup>2</sup> subplots, located near the four corners of the plot and in its centre. In each subplot, 5 sampling points were selected randomly among the 16 intersections defined by a 4.5 x 4.5-m grid. For each depth level (0-10, 10-20 and 20-40 cm), one composite sample for analyses was obtained from the combination, on an equal volume basis, of the 5 subplot samples. Dry bulk density of the <2-mm soil fraction was estimated for the corresponding subplot and depth level from a composite sample of 5 individual cylinders.

Below 40-cm in depth, samples were taken at 40-80 and 80-100 cm from two pits. Two composite samples for analyses were obtained per pit and layer by combining, on an equal volume basis, 4 (40-80 cm) or 2 (80-100 cm) 10-cm depth increment subsamples on two sides of the pit. Composite samples for dry bulk density determination were obtained similarly, using cylinders. No cylinder could be obtained in some stony layers. In those cases, the dry weight of the <2-mm soil fraction (t ha<sup>-1</sup>) was computed by first subtracting the stone (>2-mm fraction) volume (estimated by profile observation) from the corresponding total layer volume, and then multiplying the resulting volume (m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>) by a dry bulk density of 1.4 (t m<sup>-3</sup>).

Additional information regarding soil characterization methods and results is given by Ponette et al. (1997), and Brêthes and Ulrich (1997).

## 2.3. Chemical analyses

### 2.3.1. Trees

Stemwood, stembark, branchwood and needle samples were analysed for N, P, K, Ca, Mg. N was determined by the Kjeldahl method. P, K, Ca, and Mg were measured by ICP, after dry combustion and solubilization with HNO<sub>3</sub>.

Nutrient contents of the various components were obtained by multiplying total concentrations by the corresponding dry weight. For stemwood or stembark, average element concentrations per tree were calculated by dividing the nutrient contents summed over the lower and upper stem sections by the corresponding wood or bark biomass.

### 2.3.2. Soils

The composite soil samples (<2-mm fraction) were analysed for total nitrogen contents using the Kjeldahl method, for Dyer-extractable phosphorus (AFNOR 1987), and for 0.1 M BaCl<sub>2</sub> exchangeable Ca, Mg, and K. P was determined by colorimetry, Ca and Mg by flame atomic absorption spectroscopy and K by flame atomic emission spectroscopy.

For each soil layer, nutrient pools were estimated by multiplying element concentrations by the corresponding weight of the <2-mm soil fraction. In the upper 0-40 cm of soil, the nutrient contents of each sampled layer were cumulated on a composite sample basis, so as to determine the minimum and maximum pools per stand for each reference depth (10, 20 and 40 cm). A similar calculation was made to obtain the minimum and maximum 40-80 and 40-100 cm soil pools. The minimum (maximum) 0-80 or 0-100 cm soil pools were then evaluated by summing up the minimum (maximum) 0-40 with the minimum (maximum) 40-80 or 40-100 cm stocks, respectively.

### 2.4. Data processing and statistical analyses

Data was checked for validity before processing any statistical analyses, using a relational database. All statistical tests were performed at a 0.05 significance level.

Predicting equations were obtained by linear and non linear regression analyses. For the stem level (wood, bark), regressions between either biomass or nutrient content and *DBH* were established and the resulting equations were applied to the diameter inventory of the plot. For the crown level (branchwood, needles), we processed in two steps. Regressions between biomass or nutrient contents and branch characteristics were first established from the sampled branches, which allowed living crown biomass and nutrient content of each sampled tree to be estimated, using the selected regression equations and data from the total living branch inventory. Regressions between estimates of living crown biomass or nutrient contents and *DBH* were then made and the respective equations were applied to the plot inventory. To avoid both autocorrelation and introduction of nonsensical variables, we systematically tested a series of pre-selected regression equations rather than using semi-automated variable selection procedures. The selected equations are shown in Table 5, together with references where appropriate. Whenever logarithmic transformations were used to fit allometric equations, estimates were corrected for the so-called logarithmic bias as explained by Flewelling and Pienaar (1981) and Sprugel (1983). To correct for the variance increase associated with increase in the regressor's values, some regressions were made on weighted-transformed equations. The appropriateness of models common to all five stands was tested by comparing restricted (same parameters across all stands) and full (individual parameters for each stand) models. All relations were displayed graphically and final model selection was made on the following criteria: reliability of the model (maximum adjusted  $R^2$  value, minimum root mean square error), no bias, indépendance, homoscedasticity and normal distribution of residuals. All regression equations are available on request to the authors.

ANOVAs, using 'stand' as a fixed effect, were used to test for concentration differences between stands for given elements and components. Multiple comparisons of means were carried out by Scheffe's method in order to keep the overall alpha level constant, as well as to take into account unequal cell sizes when processing branch analyses. The so-called 'age class' and 'fertility' effects were tested by contrasts within the selected statistical model.

### 3. Results and discussion

#### 3.1. Concentrations in tree components

Mean concentrations of major elements (N, P, K, Ca, Mg) per component and stand are reported in Table 6. For all stands and elements, mean concentrations increase in the order: stemwood < stembark < branchwood < needles. Comparable trends have been reported for Douglas-fir trees by numerous researchers (e.g. Pang et al. 1987; Ranger et al. 1995; Mitchell et al. 1996) although the relative order of stembark and branchwood concentrations may be reversed in some cases. Based on their concentrations ( $\text{g kg}^{-1}$ ) in either component, three groups of elements can be distinguished: P, Mg < Ca, K < N.

With the exception of Ca in stemwood, Mg in branchwood and K in needles Scheffe's tests indicate significant differences between some stands for all elements and components. The magnitude of the effect and the corresponding stand groupings, however, both depend on element and component, such that simple trends cannot easily be drawn from Table 6. For N, P, K in stemwood and stembark, as well as for Mg in stemwood, the lowest and highest concentrations are found respectively in the DOU 34 and the DOU 71 stands, the corresponding differences of means being significant.

The ratio between the highest and lowest stand means also varies according to the elements and components, from a minimum of 1.1 (K, needles) to a maximum of 2.5 (N, stemwood). Max/min ratios  $\geq 2$  are found for Ca in all components except stemwood as well as for N, K, Mg in stemwood. More detailed studies, however, would be necessary to understand the factors affecting the concentrations in the various parts of the trees.

Contrasts (not shown) testing for the so-called 'age' effect were significant ( $P < 0.05$ ) for all pairs (element concentration, component), except for phosphorus and potassium concentrations in needles. Likewise, the so-called 'fertility' effect was significant ( $P < 0.05$ ) in most cases, except for N concentration in branchwood and Ca concentration in both stemwood and stembark. Caution, however, must be exercised when interpreting the results. First, the limited sample size, together with many uncontrolled factors (e.g. forest treatment, previous land use, climate, tree genetic origin) may lead to numerous confounding effects. Second, significant effects were associated with quite different grouping patterns and by no means implied a systematic ordering of the plots.

#### 3.2. Biomass distribution

From the comparison between restricted and full models, no common biomass tables appeared to be appropriate, except for estimation of branchwood biomass at a 0.01 probability level. Therefore individual stand models were adopted for each component. Figure 1 shows the relationships between predicted and observed stemwood biomass, using equation No 11 for each individual stand. The appropriate stand parameters and corresponding adjusted  $R^2$  values are listed next to Fig. 1.

The biomass estimations of the various stands are given component by component in Table 7 and the biomass distribution is depicted in Fig. 2. Total aerial biomass increases with increasing stand age, from about  $1601 \text{ ha}^{-1}$  in the youngest stands to  $3601 \text{ ha}^{-1}$  in the 54 years old plot. This pattern mainly results from increase in stemwood biomass, which is in agreement with the corresponding stand volumes given in Table 1. To a much lesser extent, bark also contributes to the increase observed in the DOU 34 stand. Plotting either stem biomass (bark plus wood, not shown) or aboveground stand biomass (stem plus crown) as a function of mean tree age using both published and present Douglas-fir data (Appendix), shows considerable scattering (Fig. 3a). This is not surprising, given the range of tree densities and characteristics at a given age associated with differences in silvicultural treatments. By contrast, good relationships are observed between stem (not shown) or

aboveground stand biomass and stand basal area, using a subsample of the above data set where basal area was also reported (Fig. 3b, Appendix).

Stemwood biomass predominates in each stand, ranging from 70% to 80% of total aboveground biomass. By contrast, the contribution of either stembark or needles to the total is always  $\leq 10\%$ . With values around 13-14 t ha<sup>-1</sup>, needle biomass appears to be higher in the three youngest stands in comparison with the older ones. Figure 3c confirms the large pre-eminence of stem (bark plus wood) over crown (branchwood plus needles) components, over a large data set (Appendix). The slope of the regression line in Fig. 3c indicates that stem contribution to total aboveground biomass averages 90%.

Wood biomass predominates in both stem and branches. At the stem level, the contribution of bark to biomass is only about 10%. At the branch level, the proportion of woody biomass ranges from 59% to 73%, increasing as the stand ages.

### 3.3. Nutrient content distribution in trees

No common nutrient content tables could be obtained. This result is not surprising, given the differences in mean element concentrations between stands (Table 6). As an example, the relationships between predicted and observed values for stemwood nitrogen contents are shown in Fig. 4. The best common fit (Fig. 4a) was obtained by using model No 11 (Table 5). To account for the variance increase with increase in stem diameters, this model was transformed by dividing the corresponding equation by  $\{DBH\}$  giving :

$$[1] Y = Y_i / DBH^x = a \times \{IDBH^x\} + b \times \{DBH / IDBH^1\} + c \times \{DBH^2 / IDBH^x\} + s,$$

where  $Y_i$  is stemwood nitrogen content. A final  $A$  value of 1 was obtained by trial and error.

The test comparing the corresponding full and restricted models led to an observed  $F$  value of 7.53, greater than the corresponding tabulated  $F(2,55 \text{ DF})$  value ( $< 1.99$ ) at a 0.05 probability level; the null hypothesis was rejected accordingly. In addition, Fig. 4a clearly shows that the use of equation [1] across all stands would lead to severe bias. By contrast, unbiased relationships between predicted and observed stemwood nitrogen contents were obtained by fitting individual stand models, as shown in Fig. 4b.

For each element and stand, nutrient contents of each component are shown in Table 8, both as absolute amounts (kg ha<sup>-1</sup>) and as weight percentage of total aboveground content. Just as for concentrations, three groups of elements can be distinguished according to total stand aboveground nutrient contents, namely: P, Mg < Ca, K < N. When considering total nutrient contents, no age pattern appears for any element. For a given element, the ratio between maximum and minimum total stand nutrient content is around 1.2-1.3 for N, P, K, Mg, whereas it reaches a value of 2 for Ca. The elevated ratio for the latter element results from the comparatively much higher Ca contents of the DOU 69 and the DOU 34 stands, associated to the crown or to the stem contents, respectively. The stem nutrient content tends to be highest in the DOU 34 stand for all elements. This is explained by the much greater biomass of both stemwood and stembark in this stand, which overcomes any possible higher element concentrations in other stands (Table 6).

Because of concentration differences between components (Table 6), biomass and nutrient content distributions differ drastically (compare Figures 2 and 5). For instance, whereas stemwood biomass contribution is  $\geq 70\%$ , its contribution to total aboveground nutrient content never exceeds 32%. By contrast, needle contribution to total nutrient contents ranges from 20% (Ca, DOU 34) to 53% (N, DOU 23) despite a less than 10% contribution on a biomass basis. The contrast is also particularly instructive when comparing bark and wood at the stem level: for a corresponding biomass percentage of about 10%, the contribution of bark to total stem nutrient contents (bark + wood) ranges from 30-50% for N, 50-60% for P, 39-55% for K, 38-57% for Ca and 37-51% for Mg.

The comparison between crown and stem nutrient contents deserves special attention, for traditional harvesting methods only involve stem export. For the DOU 34 stand, the proportion of each element in branches (wood + needles) is always slightly less than 50%. For the other stands, the proportion of aboveground nutrients accumulated in branches varies from a minimum of 54% (N, DOU 61) to a maximum of 76% (Ca; Mg DOU 69). Examination of published data (e.g. Cole et al. 1968; Webber 1977; Turner 1981; Binkley 1983; Fogel and Hunt 1983; Binkley et al. 1984; Johnson and Lindberg 1992; Ranger et al. 1995; Mitchell et al. 1996), however, indicates that the variation in the stem to aboveground nutrient content ratio may be considerable, although consistent relationships between stem and aboveground nutrient contents may be observed for some elements (not shown). Further research is needed to identify the factors affecting the allocation of the various nutrients within the tree.

### *3.4. Nutrient content distribution in soil*

In Fig. 6, the total aboveground nutrient contents of the trees are compared to the minimum and maximum soil pools, stratified by sampling depth. The inter-stand variability appears much higher for soil than for biomass nutrient contents. For instance, the ratio between the maximum and minimum nitrogen content is about 1.2 for trees, compared to 3.1 for soils. Similar observations were reported by Johnson and Todd (1990) for N, P, K, and Mg contents of several plots on Walker Branch Watershed. The 0-100 cm nutrient soil pools may be highly variable within a single stand due to concentration and/or dry bulk density differences.

The relative storage of elements between tree and soil components depends on element and stand. For nitrogen, total soil pools predominate over the corresponding tree pools in all stands. The so-called 'available N' amounts, however, are much lower than total N. According to Bonneau (1995), annually mineralizable N would be only 1 percent of total N. For the other elements (P, K, Ca, Mg) extracted amounts only represent a part of the corresponding total pools, but to date no systematic relationship has been established between these method-defined fractions and the plant available ones. Schematically, three cases may be distinguished when comparing soil (SNC) and tree (TNC) nutrient contents: (i) min and max SNC < TNC, (ii) min and max SNC  $\geq$  TNC, (iii) min SNC < TNC and max SNC  $\geq$  TNC. The first case, which may indicate some susceptibility of the system towards nutrient depletion, is distinctly observed only in the DOU 71 stand for K. Neither element nor stand shows any common pattern across all stands or elements, respectively.

At a given age (DOU 71, 23 and 69 stands), no consistent relationship appears between soil and tree nutrient contents for any element. For instance, although soil K pools seem much higher in the DOU 69 compared to the DOU 71 stand, tree pools are rather similar in both stands.

#### **4. Conclusions and perspectives**

Total stand biomass was closely related to stand basal area, while being largely dominated by stemwood. Due to the sometimes large nutrient concentration differences between the various tree components (i.e. stemwood, stembark, branchwood, needles), nutrient content and biomass distributions were quite different. In particular, crown nutrient content was much higher than expected on the sole biomass basis, amounting from 45 to 76% of aboveground nutrient content. Despite the much lower element concentrations in stemwood, the contribution of the latter to total nutrient content was far from negligible due to its associated large biomass and tended to increase in the oldest stand (DOU 34). Results from this study as well as from literature indeed showed that the very partitioning of nutrients between stem and crown compartments could be quite variable, being dependent on both relative element concentrations and relative weights of the various components.

No consistent relationships between tree and soil nutrient contents were found in the studied plots. This result, however, needs further confirmation due to the relative limited number of investigated plots. It also stresses the difficulty of assessing forest soil nutrient pools, both because of sampling problems associated with the usually large lateral and vertical soil heterogeneity and because of the frequently unsuccessful trials in linking soil extracted- and plant available- fractions.

Because statistically significant differences were obtained between reduced and complete models in almost all cases, care should be taken before using existing regression equations for other ecosystems. Complete models, however, could be used as a rough approximation to estimate stand biomass for forest management purposes.

Current effort is being made to integrate biomass quantification into an existing growth model (Ottorini 1991). The next step will be to estimate the associated stand nutrient contents in order to quantify nutrient export over the whole rotation period. While a first evaluation of the stem nutrient content could be obtained by taking advantage of existing relationships between stem biomass and corresponding nutrient contents (Augusto et al. submitted), estimation of crown nutrient content will likely require a better knowledge of the processes affecting nutrient uptake and redistribution in trees, together with a more detailed understanding of tree architecture dynamics.

#### **Aknowledgements**

This research was funded by the European Union, contract CEE DG VI No 97.60.Fr.006.0. We would like to thank the following for technical assistance during data collection and/or processing: S. Allie, L. Augusto, J.-P. Bacon, R. Canta, M.-L. Clausse, F. Gamier, D. Gelhaye, G. Goeltl, P. Guilliem, M. Lanier, and G. Thiriet. We are grateful to the ONF foresters who are in charge of the investigated RENECOFOR plots. Thanks also to Drs. J.G. Genon and B. Zeller (INRA, Nancy) for useful comments on the manuscript, and to D. White for revising our English.

## References

- AFNOR 1987. Qualité des sols, méthodes d'analyse. Afnor, Paris.
- AFOCEL 1997. Le Douglas. Afocel, Paris.
- Augusto, L., Ranger, J., and Ponette, Q. Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient content. Consequences for sustainable management of forest ecosystems. Submitted *in* Ann. Sei. For.
- Bartelink, H.H. 1996. Allometric relationships on biomass and needle area of Douglas-fir. For. Ecol. Manage. 86: 193-203.
- Binkley, D. 1983. Ecosystem production in Douglas-fir plantations: interaction of red alder and site fertility. For. Ecol. Manage. 5: 215-227.
- Binkley, D., Lousier, J.D., and Cromack, K. Jr 1984. Ecosystem effects of Sitka alder in a Douglas-fir plantation. For. Sei. 30: 26-35.
- Bonneau, M. 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. Théorie, bases du diagnostic, conseils pratiques, réalisations expérimentales. Engref, Nancy, France.
- Brêthes, A., and Ulrich, E. (coordinateurs) 1997. RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, Fontainebleau, France. ISBN 2-84207-112-3.
- Brozek, S. 1990. Effect of soil changes caused by red alder (*Alnus rubra*) on biomass and nutrient status of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings. Can. J. For. Res. 20: 1320-1325.
- Cannell, M.G.R. 1982. World forest biomass and primary production data. Academic Press, London.
- Cole, D.W., Gessel, S.P., and Dice, S.F. 1968. Distribution and cycling of nitrogen, phosphorus, potassium, and calcium in a second-growth Douglas-fir ecosystem. *In* Symposium on primary productivity and mineral cycling in natural ecosystems. Edited by H.E. Young. University of Maine press, Orono, ME. pp. 197-232.
- Curt, T., Bouchaud, M., Agrech, G., and Plaisse, L. 1996. Relations station-production pour le douglas et l'épicéa commun en Limousin. Plateaux limousins 1, 2, 3 et plateau de Millevaches. Cemagref, France.
- Cuit, T., Bouchaud, M., Bardonnet, C., and Bouquet, F. 1998. Relations station-production et autécologie du douglas dans les Monts du Beaujolais. Influence du sol sur le système racinaire et la croissance du douglas. Cemagref, France.
- Decourt, N., and Vannière, B. 1984. Tables de production pour les forêts françaises. Engref, Nancy, France.
- Espinosa Bancalari, M.A., and Perry, D.A. 1987. Distribution and increment of biomass in adjacent young Douglas-fir stands with different early growth rates. Can. J. For. Res. 17: 722-730.
- F.A.O. 1990. FAO/Unesco. Soil map of the world: revised legend. World Soil Resources Reports, 60. FAO, Roma.
- Flewelling, J.W., and Pienaar, L.V. 1981. Multiplicative regression with lognormal errors. For. Sei. 27: 281-289.
- Fogel, R., and Hunt, G. 1979. Fungal and arboreal biomass in a western Oregon Douglas-fir ecosystem: distribution patterns and turnover. Can. J. For. Res. 9: 245-256.
- Fogel, R., and Hunt, G. 1983. Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. Can. J. For. Res. 13: 219-232.
- Homann, P.S., van Miegroet, H., Cole, D.W., and Wolfe, G.V. 1992. Cation distribution, cycling, and removal from mineral soil in Douglas-fir and red alder forests. Biogeochemistry 16: 121-150.
- Johnson, D.W., and Lindberg, S.E. (Editors) 1992. Atmospheric deposition and forest nutrient cycling. A synthesis of the Integrated Forest Study. Springer-Verlag, New-york.
- Johnson, D.W., and Todd, D.E. 1990. Nutrient cycling in forests of Walker Branch Watershed, Tennessee: roles of uptake and leaching in causing soil changes. J. Environ. Qual. 19: 97-104.
- Kershaw, J.A. Jr, and Maguire, D.A. 1995. Crown structure in western hemlock, Douglas-fir, and grand fir in western Washington: trends in branch-level mass and leaf area. Can. J. For. Res. 25: 1897-1912.

- Keyes, M.R., and Grier, C.C. 1981. Above- and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Can. J. For. Res.* 11: 599-605.
- Kimmins, J.P., Feller, M.C., and Tsze, K.M. 1982. Organic matter and macronutrient accumulation in an age sequence of Douglas-fir on good and poor sites on Vancouver island, B.C. University of British Columbia, Faculty of Forestry, ENFOR project P-197.
- Long, J.N., and Turner, J. 1975. Aboveground biomass of understory and overstorey in an age sequence of four Douglas-fir stands. *J. Appl. Ecol.* 12: 179-188.
- Météo-France 1996. Normales climatiques, période 1961-1990, tome 1 - stations de métropole. Météo-France, Trappes, France. ISSN 2-11-085 175-9.
- Mitchell, A.K., Barclay, H.J., Brix, H., Pollard, D.F.W., Benton, R., and deJong, R. 1996. Biomass and nutrient element dynamics in Douglas-fir: effects of thinning and nitrogen fertilization over 18 years. *Can. J. For. Res.* 26: 376-388.
- Ottorini, J.-M. 1991. Growth and development of individual Douglas-fir in stands for applications to simulation in silviculture. *Ann. Sei. For.* 48: 651-666.
- Ottorini, J.-M. 1995. Simulation et sylviculture du Douglas. *Rev. For. Fr.* 47(No sp.): 97-105.
- Pang, P.C., Barclay, H.J., and McCullough, K. 1987. Aboveground nutrient distribution within trees and stands in thinned and fertilized Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 17: 1379-1384.
- Ponette, Q., Ulrich, E., Brêthes, A., Bonneau, M., and Lanier, M. 1997. RENECOFOR - Chimie des sols dans les 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, Fontainebleau, France. ISBN 2-84207-100-X.
- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M., Flammang, N, and Gelhaye, D. 1995. The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. *For. Ecol. Manage.* 72: 167-183.
- Ranger, J., Marques, R., and Colin-Belgrand, M. 1997. Nutrient dynamics during the development of a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand. *Acta OEcologica*, 18(2): 73-90.
- Rochon, P., Paré, D., and Messier, C. 1998. Development of an improved model estimating the nutrient content of the bole for four boreal tree species. *Can. J. For. Res.* 28: 37<sup>^</sup>3.
- Sprugel, D.G. 1983. Correcting for bias in Log-transformed allometric equations. *Ecology* 64: 209-210.
- Trofymow, J.A., Barclay, H.J., and McCullough, K.M. 1991. Annual rates and elemental concentrations of litter fall in thinned and fertilized Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 21: 1601-1615.
- Turner, J. 1981. Nutrient cycling in an age sequence of western Washington Douglas-fir stands. *Ann. Bot.* 48: 159-169.
- Turner, J., and Long, J. N. 1975. Accumulation of organic matter in a series of Douglas-fir stands. *Can. J. For. Res.* 5: 681-690.
- Turner, J., Johnson, D.W., and Lambert, M.J. 1980. Sulphur cycling in a douglas-fir forest and its modification by nitrogen applications. *Acta OEcologia, OEcolog. Plant.*, 1(15): 27-35.
- Ulrich, E. 1995. Le réseau RENECOFOR : objectifs et réalisation. *Rev. For. Fr.* 47(2): 107-124.
- Webber, B.D. 1977. Biomass and nutrient distribution patterns in a young *Pseudotsuga menziesii* ecosystem. *Can. J. For. Res.* 7: 326-334.



Table 1. Main stand and tree characteristics (winter 1997-1998).

Plot	Stand				Mean tree <sup>11</sup>	
	Age* (years)	Tree density (No ha <sup>4</sup> )	Volume <sup>a</sup> (m <sup>3</sup> ha <sup>4</sup> )	Basal area <sup>b</sup> (n <sup>4</sup> ha <sup>4</sup> )	Volume <sup>c</sup> (dm <sup>3</sup> )	Basal area <sup>d*</sup> (dm <sup>2</sup> )
DOU71	26	640	313	31.5	488.9	4.9
DOU23	28	622	284	35.0	457.7	5.6
DOU69	29	587	309	34.2	527.4	5.8
D0U61	36	322	400	33.8	1239.9	10.5
DOU34	54	243	747	49.0	3076.5	20.2

<sup>11</sup> Mean of individual tree values obtained from the stand inventory.

\* Determined at the tree base.

<sup>c</sup> Commercial volume (inside bark volume, 7-cm stem diameter at the small end).

<sup>d</sup> Measured at breast height.

**Table 2.** Selected site characteristics. Plots are sorted by increasing mean tree age.

	Stand				
	DOU 71	DOU 23	DOU 69	DOU 61	DOU 34
Localization (forest - town - department)	State forest of Anost Anost (Saône-et-Loire)	Sectional forest of Maupuy Saint-Léger-le- Guérétois (Creuse)	Departmental forest of Brou Dième (Rhône)	State forest of Ecouves La-Lande-de-Goult (Ome)	State forest of Avant-Monts Verreries-de- Moussans (Hérault)
Mean annual temperature" (°C)	10.3	10.9	10.9	10.4	13.5
Mean annual total precipitation" (mm)	813.1	1022.9	841.4	735.2	695.1*
Altitude (m)	650	610	520	375	700
Topography	Ridge	Plateau	Side	Plateau	Side
Slope (%)	10	5 < slope ≤ 10	50	≤ 5	21
Aspect	South-west	West	West		South
Soil type <sup>c</sup>	Cambic Podzol	Humic Cambisol	Dystric Cambisol	Haplic Luvisol, Dystric Cambisol	Dystric Cambisol, Dystric Leptosol
Parent material	Granitic colluvium	Weathered and decayed sandy clay loam granitic rock	Weathered and decayed sandy loam gneiss rock	Weathered and decayed sandy loam sandstone rock	Weathered and decayed sandy loam schist rock

<sup>a</sup> Calculated over a 30-year-period (1961-1990) for all stands, except DOU 23 (1973-1990) (Météo-France 1996). The selected reference meteorological stations are those of Nevers (DOU 71), Limoges (DOU 23), Mâcon (DOU 69), Alençon (DOU 61), and Carcassonne (DOU 34).

\* Due to the difference of altitude between the plot (700 m) and the associated reference meteorological station (126 m), total precipitation in DOU 34 stand is likely strongly underestimated.

<sup>c</sup> According to the F.A.O. revised soil map legend (F.A.O. 1990). Soil, soil2: pits No 1, No 2. Data from Brêthes and Ulrich (1997).

**Table 3.** Mean soil chemical properties at two sampling depths. Plots are sorted by increasing mean tree age.

Plot	Depth <sup>b</sup> (cm)	OrgC* (gkg <sup>-1</sup> )	N <sup>c</sup>	P <sup>d</sup> (gPkg <sup>-1</sup> )	pH <sup>e</sup>		H	Al	Ca	Mg	K	ECEC* (cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup> )	BS* (%)
					H <sub>2</sub> O	CaCl <sub>2</sub>							
D0U71	0-10	100.80	4.75	0.038	4.00	3.51	0.71	8.37	0.47	0.38	0.18	10.11	10.0
	40-80	31.18	1.72	0.146	4.89	4.59	0.00	0.92	0.03	0.02	0.04	1.00	8.5
DOU23	0-10	92.48	8.69	0.021	4.02	3.79	0.08	5.99	0.44	0.16	0.11	6.82	10.3
	40-80	8.82	0.81	0.057	4.75	4.56	0.00	0.77	0.22	0.02	0.03	1.04	25.4
DOU69	0-10	73.57	3.19	0.011	4.12	3.33	1.25	8.38	0.89	0.32	0.24	11.09	13.1
	40-80	10.62	0.60	0.003	4.46	3.95	0.05	3.43	0.02	0.06	0.20	3.76	7.2
D0U61	0-10	51.60	2.31	0.015	3.97	3.31	0.94	4.47	0.42	0.14	0.11	6.08	11.0
	40-80	3.57	0.26	0.008	4.59	4.21	0.00	1.70	0.01	0.02	0.07	1.80	6.0
DOU34	0-10	25.17	2.15	0.015	4.72	4.29	0.19	1.96	2.46	0.43	0.16	5.21	50.4
	40-80	6.05	0.78	0.005	4.84	4.20	0.00	2.09	0.36	0.12	0.10	2.66	20.5

<sup>b</sup> For information on soil sampling, see in the text.

<sup>d</sup> Organic carbon measured by wet oxydation with K<sub>2</sub>Cr<sub>2</sub>O<sub>7</sub>.

<sup>c</sup> Total nitrogen determined by the Kjeldahl method.

<sup>d</sup> Dyer's method (AFNOR 1987).

<sup>e</sup> 1:5 (v:v) H<sub>2</sub>O or 0.01 M CaCl<sub>2</sub> equilibration.

<sup>f</sup> 0.1 M BaCl<sub>2</sub> extraction.

<sup>g</sup> Sum of exchangeable acidity (H, Al) and exchangeable base cations (Ca, Mg, K).

\* Base saturation: ((exch. Ca+Mg+K)/ECEC) \* 100.

**Table 4.** Range of sampled branch (*DIO*) and stem (*DBH*) diameters. Stands are sorted by increasing age.

Stand	Age (years)	DIO (mm)		DBH (cm)	
		Min	Max	Min	Max
DOU71	26	3.5	55.0	9.1	41.9
DOU23	28	5.4	49.5	10.6	43.6
DOU69	29	4.1	50.0	17.9	40.3
D0U61	36	7.1	50.5	20.4	50.0
DOU34	54	5.5	52.0	27.3	69.2

**Table 5.** Tested and selected statistical models.

Level	Model	Equation	References
Branch	(1)	$Y = a + (b \times D10)$	
	(2)*	$Y = a + (b \times D10) + (c \times D10^2)$	
	(3)*	$Y = axD10^2$	
	(4)*	$Y = (axD10) \times D10^2$	
	(5)	$Y = (axD10^2) + bx(D10^2 \times HREL \times (-HREL))$	Bartelink 1996
	(6)#	$\ln Y = a + (b \times \ln D10)$	Kershaw and Maguire 1995
	(7)	$\ln Y = a + (b \times \ln D10) + (c \times \ln D/VQ)$	Kershaw and Maguire 1995
	(8)	$\ln Y = a + (b \times \ln D10) + (c \times \ln DZVQ) + (d \times \ln RelHACB)$	Kershaw and Maguire 1995
	(9)"	$Y = *D10$	
Stem, crown	(10)#	$Y = a + (b \times DBH^2)$	
	(11)#	$Y = \hat{a} + (b \times DBH) + (c \times DBH^2)$	
	(12)*	$Y = nxDBH^2$	
	(13)"	$y = (a \times D5/f) + (b \times DBH^2)$	
	(14)"	$\ln F = a + (b \times \ln D5//)$	
	(15)*	$Y = axDBH^b$	

**Note:**

Y represents the biomass or nutrient content either at the branch level (needles, wood), or at the stem (wood, bark) or crown levels (needles, wood). Biomass units are (kg) except for needles and wood at the branch level (g); nutrient contents are expressed in (g).

*D10* (mm): branch diameter 10 cm from the insertion on the stem; *DINC* (m): depth into crown or tree height minus branch height; *HREL*: height above the base of the crown divided by the length of the crown, i.e.  $(1 - (DINC/CL))$  where *CL* (m) is crown length; *RelHACB* or relative height above crown base:  $(1.1 - (DINC/CL))$ . *RelHACB* is similar to *HREL* except it is based on a maximum ratio of 1.1 to avoid computational problems in Ln-transformed regressions; *DBH* (cm): diameter at breast height.

# Denotes an actually selected equation.

Table 6. Mean concentrations of major nutrients in the various components. Stands are sorted by increasing age.

Plot	Age (years)	(gkg <sup>-1</sup> )					(gkg <sup>-1</sup> ;) )				
		N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
		Stemwood					Stembark				
D0U71	26	1.02a	0.045a	0.32a	0.23"	0.067a	4.76a	0.45a	2.33a	1.57bc	0.38a
DOU23	28	0.87a	0.033b	0.23b	0.22	0.050b	4.56a	0.32bc	1.74b	2.03ab	0.32ab
DOU69	29	0.86a	0.035ab	0.29ab	0.24	0.040bc	3.86b	0.38b	2.30a	1.96ab	0.23c
D0U61	36	0.95a	0.034b	0.26ab	0.19	0.047bc	3.60b	0.32bc	1.53b	1.17c	0.24c
DOU34	54	0.40b	0.027b	0.13c	0.23	0.032c	3.35b	0.30c	1.35b	2.58a	0.27bc
		Branchwood					Needles				
D0U71	26	5.16ab	0.54ab	2.58ab	1.72b	0.62a	15.51b	1.07a	5.18a	3.31b	1.24a
DOU23	28	5.43ab	0.40c	2.21b	2.01b	0.46a	19.92a	0.90b	4.74a	3.32b	0.96c
DOU69	29	6.01a	0.60a	3.25a	3.49a	0.60a	15.13b	0.98ab	5.33a	6.51a	1.19ab
D0U61	36	4.23b	0.42bc	2.44b	1.71b	0.45a	16.31b	0.97ab	4.89a	3.00b	0.98bc
DOU34	54	4.86ab	0.45bc	1.98b	3.44a	0.44a	15.68b	1.00ab	4.67a	6.11a	1.26a

**Note:**

Within each component and element, concentrations without common letters differ significantly at  $P < 0.05$  (Scheffe's test).

"Overall F test not significant ( $P < 0.05$ ).

**Table 7.** Aboveground biomass in the various components of the stands. Stands are sorted by increasing age.

Component	Stand									
	DOU 71		DOU 23		DOU 69		DOU 61		DOU 34	
	Biomass		Biomass		Biomass		Biomass		Biomass	
	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)	(tha <sup>-1</sup> )	(%)
Stemwood	114.1	71.7	116.0	69.8	114.2	69.5	148.6	76.4	292.5	80.6
Stembark	13.4	8.4	13.0	7.8	15.0	9.1	16.8	8.6	35.4	9.8
Total stem	127.5	80.1	129.0	77.6	129.1	78.6	165.3	85.0	327.9	90.3
Branchwood	18.9	11.9	23.1	13.9	20.8	12.7	19.4	10.0	25.6	7.1
Needles	12.8	8.0	14.1	8.5	14.3	8.7	9.7	5.0	9.5	2.6
Total crown	31.7	19.9	37.2	22.4	35.1	21.4	29.2	15.0	35.1	9.7
Total tree	159.1	100	166.2	100	164.3	100	194.5	100	363.0	100

**Table 8.** Nutrient content and distribution in the aboveground tree components. Stands are sorted by increasing age.

Element	Component	Stand									
		DOU 71		DOU 23		DOU <59		DOU 61		DOU 34	
		Nutr. content		Nutr. content		Nutr. content		Nutr. content		Nutr. content	
		(kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	(kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	(kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	(kg ha <sup>-1</sup> )	(%)	(kg ha <sup>-1</sup> )	(%)
N	Stemwood	111.1	24.8	102.3	19.0	108.1	22.0	140.2	31.9	118.1	26.8
	Stembark	67.6	15.1	60.9	11.3	57.5	11.7	59.7	13.6	118.5	26.9
	Total stem	178.7	39.9	163.2	30.3	165.6	33.7	200.0	45.5	236.5	53.7
	Branchwood	74.7	16.7	90.8	16.9	87.7	17.9	78.8	17.9	77.7	17.6
	Needles	194.9	43.5	283.8	52.8	237.3	48.4	161.2	36.6	126.2	28.7
	Total crown	269.5	60.1	374.6	69.7	325.1	66.3	240.0	54.5	203.8	46.3
	Total tree	448.2	100	537.8	100	490.7	100	440.0	100	440.4	100
	P	Stemwood	4.9	14.6	3.8	13.8	3.8	11.0	5.4	19.1	8.0
Stembark		6.4	19.0	4.3	15.6	5.7	16.4	5.3	18.9	10.6	31.3
Total stem		11.3	33.7	8.1	29.4	9.5	27.5	10.7	38.0	18.6	55.0
Branchwood		7.8	23.2	7.2	26.0	9.8	28.4	8.3	29.2	7.2	21.2
Needles		14.6	43.2	12.3	44.6	15.3	44.1	9.3	32.8	8.0	23.8
Total crown		22.4	66.3	19.5	70.6	25.1	72.5	17.5	62.0	15.2	45.0
Total tree		33.7	100	27.6	100	34.6	100	28.3	100	33.8	100
K		Stemwood	36.8	21.3	27.4	18.5	32.1	16.5	40.1	25.5	39.1
	Stembark	31.5	18.2	22.8	15.4	34.8	17.9	25.2	16.1	46.9	29.8
	Total stem	68.3	39.5	50.2	33.9	66.8	34.4	65.3	41.5	86.0	54.5
	Branchwood	38.8	22.4	39.0	26.3	49.5	25.5	48.1	30.6	32.9	20.9
	Needles	65.9	38.1	59.0	39.8	77.9	40.1	43.8	27.8	38.8	24.6
	Total crown	104.8	60.5	98.0	66.1	127.4	65.6	91.9	58.5	71.7	45.5
	Total tree	173.1	100	148.2	100	194.2	100	157.2	100	157.7	100
	Ca	Stemwood	24.9	18.5	23.2	14.9	25.8	10.8	27.3	20.1	62.3
Stembark		20.0	14.9	23.4	15.0	30.7	12.9	16.8	12.4	82.8	31.1
Total stem		44.9	33.4	46.6	29.9	56.5	23.6	44.1	32.5	145.0	54.6
Branchwood		32.7	24.4	47.0	30.2	76.7	32.1	44.9	33.1	66.3	25.0
Needles		56.6	42.2	62.2	39.9	105.8	44.3	46.7	34.4	54.3	20.4
Total crown		89.3	66.6	109.3	70.1	182.4	76.4	91.6	67.5	120.6	45.4
Total tree		134.2	100	155.8	100	238.9	100	135.7	100	265.7	100
Mg		Stemwood	6.4	17.5	5.2	17.6	4.6	13.2	6.7	22.3	8.8
	Stembark	5.5	15.0	3.8	13.0	3.7	10.8	3.9	13.2	9.2	26.9
	Total stem	11.8	32.5	9.0	30.6	8.3	24.0	10.6	35.5	18.1	52.6
	Branchwood	8.9	24.4	8.0	27.1	9.3	26.8	8.4	28.3	7.2	21.0
	Needles	15.6	43.0	12.5	42.3	17.0	49.2	10.8	36.2	9.1	26.4
	Total crown	24.5	67.5	20.5	69.4	26.2	76.0	19.2	64.5	16.3	47.4
	Total tree	36.3	100	29.5	100	34.5	100	29.8	100	34.3	100



**Appendix.** Characteristics and biomass estimations of several Douglas-fir stands. Stands are sorted by increasing age.

Study	Stand descriptors*			Aboveground biomass (tha <sup>-1</sup> )		References
	Age (years)	No trees (No ha <sup>-1</sup> )	Basal area (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Stem'	Total'	
(1)	3	1200		0.002	0.007	Kimminsetal. 1982
(2)	3	570		0.030	0.086	Kimminsetal. 1982
(3)	2+4"	2189		0.381	0.839	Brozek 1990
(4)	2+4"	2133		0.538	1.094	Brozek 1990
(5)	5	670		0.015	0.044	Kimminsetal. 1982
(6)	6	870		0.068	0.198	Kimminsetal. 1982
(7)	9	850		0.085	0.270	Kimmins et al. 1982
(8)	9			7.8	10.7	Turner 1981
(9)	9	2133	9.0	14.7	32.9	Bartelink 1996
(10)	11	830		7.3	13.9	Kimminsetal. 1982
(11)	15-20	16000*		42.9	64.8	Webber 1977
(12)	19	1230		9.1	14.3	Kimmins et al. 1982
(13)	19	1296	21.6	59.1	89.1	Bartelink 1996
(14)	19	1230		108.3	159.7	Kimminsetal. 1982
(15)	20	922	24.2	65.5	99.7	Ranger et al. 1995 <sup>e</sup>
(16)	22	1664	18.0	56.6 <sup>d</sup>	63.0	Long and Turner 1975
(17)	22	1030	29.9	74.1	98.7	Espinosa Bancalari and Perry 1987
(18)	22	2756	42.4	113.3	126.5'	Turner and Long 1975
(19)	22	770	36.3	117.4	148.7	Espinosa Bancalari and Perry 1987
(20)	22	690	44.1	166.3	203.7	Espinosa Bancalari and Perry 1987
(21)	23	650	9.7	35.0	57.9	Binkleyetal. 1984 <sup>^</sup>
(22)	23	1860	54.1	218.2	258.3	Binkley 1983
(23)	24	1500	44.8	158.0	193.0	Oswald and Pardé 1981 <sup>s</sup>
(24)	24-26	902	8.6	20.9	30.0	Mitchell et al. 1996*
(25)	24-26	878	8.5	21.9	31.4	Mitchell et al. 1996*
(26)	24-26	4037	19.1	44.5	63.4	Mitchell et al. 1996*
(27)	24-26	4549	25.6	67.7	96.9	Mitchell et al. 1996*
(28)	29	765	26.6	96.3	119.9	Bartelink 1996
(29)	28-32	2840	13.2	22.9	37.2	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(30)	28-32	3520	22.5	35.0	58.2	Heilman 1961<
(31)	30	1941	22.1	69.6'	78.6	Long and Turner 1975
(32)	30			136.2*	151.4	Long and Turner 1975
(33)	30	2346	32.4	137.4	153.0 <sup>e</sup>	Turner and Long 1975
(34)	30	1800	34.4	145.9	162.6 <sup>e</sup>	Turner and Long 1975
(35)	32	4040	14.5	23.3	33.2	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(36)	32	3520	23.4	41.0	60.0	Heilman 1961<
(37)	33-36	902	18.9	51.2	69.1	Mitchell et al. 1996*
(38)	33-36	865	24.4	81.2	110.5	Mitchell et al. 1996*
(39)	33-36	3321	37.8	110.5	142.0	Mitchell et al. 1996*
(40)	33-36	4314	38.3	125.7	155.0	Mitchell et al. 1996*
(41)	36	2223	37.7	140.4	163.4	Cole and Rapp 1981 <sup>s</sup>
(42)	37			174.4"	193.9	Long and Turner 1975
(43)	38	2480	39.9	69.8	86.3	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(44)	38	2000	43.4	85.3	116.6	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(45)	38	1440	32.1	105.0	140.2	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(46)	38	1600	35.8	129.9	152.8	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(47)	39	406	27.2	119.8	143.2	Bartelink 1996
(48)	39			188. <sup>d</sup>	209.1	Long and Turner 1975
(49)	40			221.5	248.6	Keyes and Grier 1981
(50)	40	490	47.4	223.5	262.1	Ranger et al. 1995"
(51)	40			424.0	467.7	Keyes and Grier 1981
(52)	42	540	25.6	123.8 <sup>d</sup>	136.7	Long and Turner 1975

(53)	42	902	25.7	103.2	138.0	Mitchell et al. 1996*
(54)	42	822	35.7	177.1	196.6 <sup>c</sup>	Turner and Long 1975
(55)	42	853	35.8	155.9	206.4	Mitchell et al. 1996*
(56)	42			203.9 <sup>d</sup>	227.3	Long and Turner 1975
(57)	42	1289	44.5	206.2	229.4	Turner et al. 1980 <sup>i</sup>
(58)	42	2852	44.9	189.2	230.6	Mitchell et al. 1996*
(59)	42	3968	45.3	202.6	243.2	Mitchell et al. 1996*
(60)	35-50	1626	45.9	212.9	258.1	Fogel and Hunt 1979
(61)	35-50	1626	45.9	263.3	308.5	Fogel and Hunt 1983 <sup>7</sup>
(62)	35-50	1626	45.9	270.1	316.4	Fogel and Hunt 198y
(63)	48	1470		56.8	73.7	Kimminsetal. 1982
(64)	48	700		296.3	349.9	Kimmins et al. 1982
(65)	49	1067	41.6	201.2	224.6 <sup>c</sup>	Turner and Long 1975
(66)	49			214.3 <sup>d</sup>	238.4	Long and Turner 1975
(67)	50	1100	50.0	242.3	271.4	Homannetal. 1992*
(68)	50	1110		357.0	404.2	Turner 1980 <sup>s</sup>
(69)	52	2480	46.6	174.8	204.7	Heilman 1961 <sup>s</sup>
(70)	52	2160	52.1	173.4	208.6	Heilman 1961«
(71)	60	312	64.8	352.0	417.8	Ranger et al. 1995 <sup>c</sup>
(72)	70	217	58.4	367.0	403.8	Duvigneaud and Kestemont 1977 <sup>s</sup>
(73)	73	1137	44.8	206.8 <sup>d</sup>	228.7	Long and Turner 1975
(74)	73	1889	57.2	267.3	293.5 <sup>e</sup>	Turner and Long 1975
(75)	73	430		406.0	448.6	Kimmins et al. 1982
(76)	74	1570		53.7	71.2	Kimmins et al. 1982
(77)	95			319.3	347.5	Turner 1981
(78)	90-110	478	63.3	601.1	661.2	Fujimori et al. 1976 <sup>s</sup>
(79)	125	488	54.5	407.0	449.0	Gholz 1981; Gholz etal. 1976, 1979«
(80)	150	1005	72.4	467.0	528.0	Gholz 1981«
(81)	150	312	84.2	789.0	865.0	Gholz 1981; Gholz etal. 1976. 1979«
(82)	252	340	70.5	363.0	437.0	Whittaker and Niering 1968, 1975«
(83)	321	400	118.1	681.0	783.0	Whittaker and Niering 1968, 1975«

<sup>s</sup> Stand characteristics based on trees accounted for in biomass estimation. For more details, please consult the original publications.

<sup>f</sup> Stem: (wood + bark).

+\* Dead branches may be included or not, depending on the study. For more details, please consult the original publications.

<sup>o</sup> 2 years old when planted plus 4 years additional growth.

<sup>b</sup> 16000 stems, of which 13000  $\leq$  5-cm diameter.

<sup>c</sup> Stand characteristics from Ranger et al. (1997).

<sup>d</sup> Stem biomass: total tree - total crown.

<sup>e</sup> Total aboveground biomass: (total crown + bark + stemwood).

<sup>f</sup> Total tree density and biomass estimations based on Douglas-fir trees >7-cm dbh.

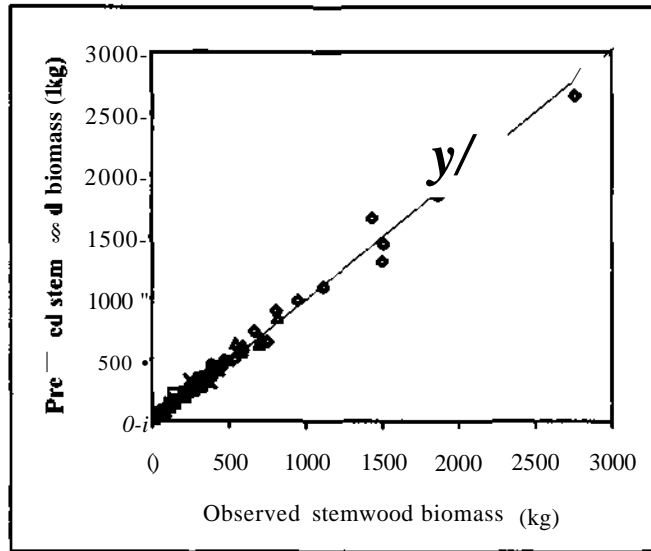
«Cited by Cannell (1982).

\* Stand characteristics given by Trofymow et al. (1991). Four combinations of thinning and N fertilization treatments studied 3 times over 18 years.

<sup>i</sup> Stand characteristics from Turner and Long (1975) (Table 1, plot No 5).

<sup>7</sup> Stand description from Fogel and Hunt (1979). Studies (60 to 62) refer to the same ecosystem; studies (61-62) are for two successive years.

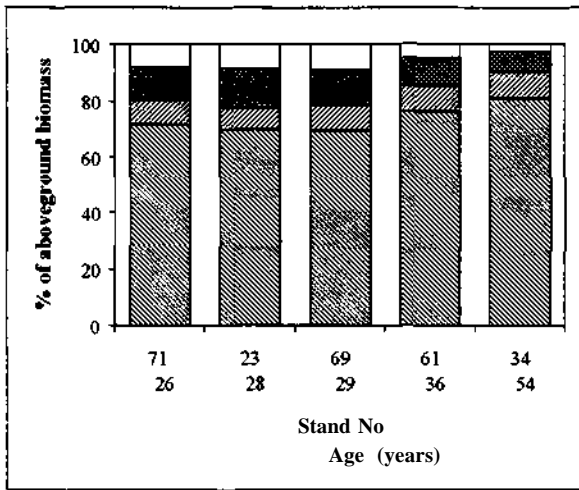
\* Stand characteristics from Johnson and Lindberg (1992).



Plot No	Parameter <sup>0</sup>			Adj. $\bar{R}^2$
	a	b	c	
23 (o)	10.940	-1.283	0.291	0.982
34 (□)	856.879	-48.286	1.070	0.971
61 (△)	-36.752	2.805	0.297	0.960
69 (x)	67.629	-8.022	0.462	0.915
71 (●)	-79.747	8.501	0.083	0.954

<sup>0</sup> Equation No 11 in Table 5.

Fig. 1. Relationship between predicted ( $Y$ ) and observed ( $X$ ) stemwood biomass, using the equation  $Y = a + (b \times DBH) + (c \times DBH^2)$  for each individual stand. Corresponding symbols, equation parameters and adjusted  $B^2$  values are given in the Figure.



- (▨): Stemwood
- (▩): Stem bark
- ( ): Branchwood
- (•): Needles

Fig. 2. Biomass distribution in the various stands.

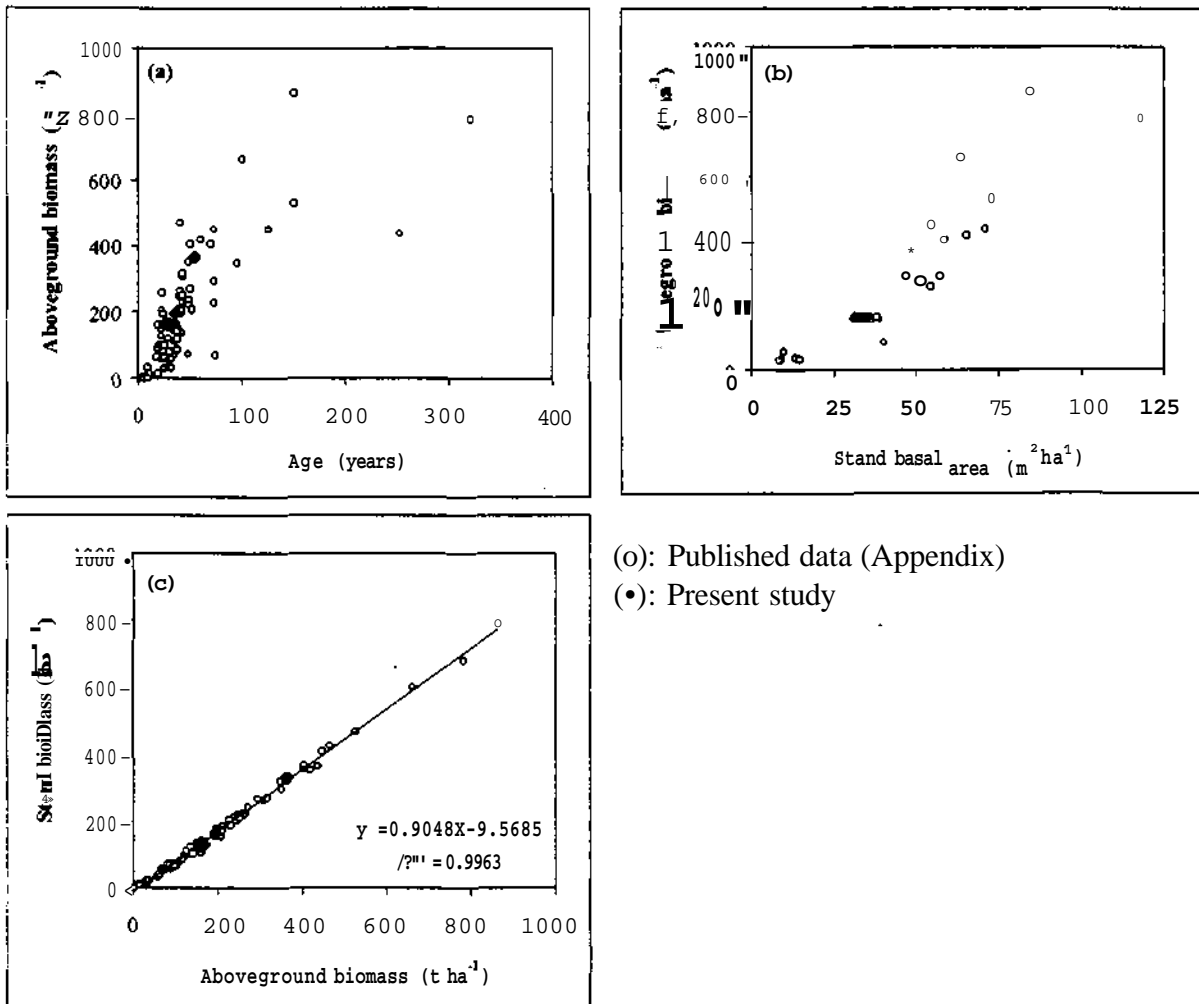
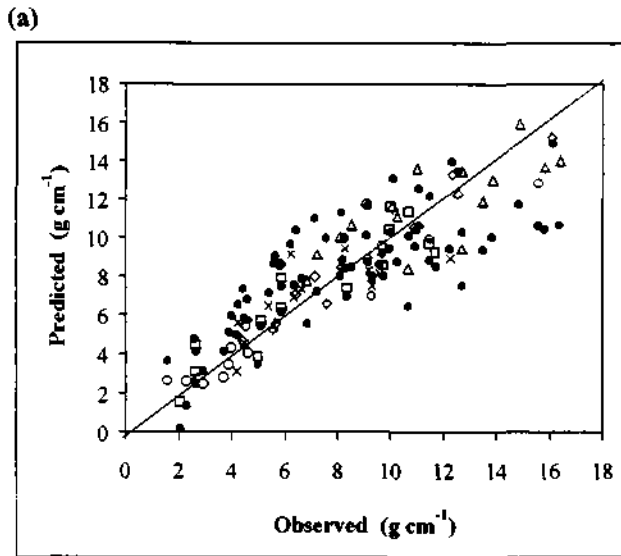


Fig. 3. Some relationships involving stand aerial biomass.

- (a) Relationship between total aboveground stand biomass (stemwood, stembark, branchwood, needles) and stand mean age ( $n = 88$ ).
- (b) Relationship between total aboveground stand biomass and stand basal area ( $n = 63$ ).
- (c) Relationship between stem (wood + bark) biomass and total stand biomass ( $n = 88$ ).



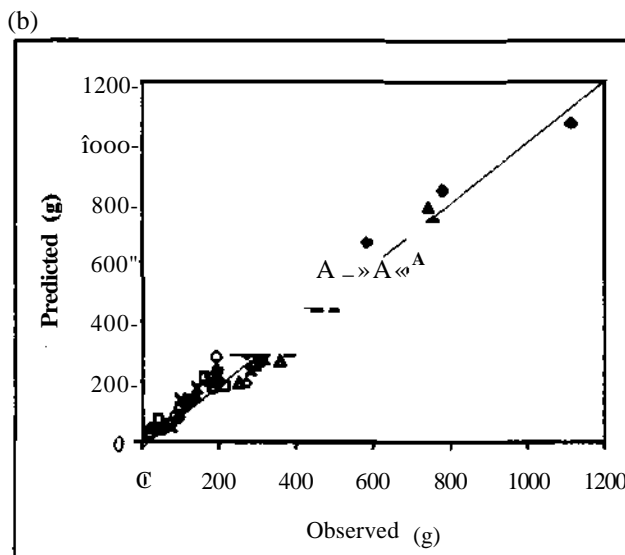
Plot	Model"	Parameter			Adj./ <sup>2</sup>
		a	b	c	
23 (o)	11	71.608	-9.113	0.465	0.948
34(0)	11	276.444	-16.301	0.398	0.992
61 (A)	11	65.939	-2.424	0.341	0.968
69 (x)	11	-186.281	12.501	0.039	0.947
71 (D)	11	-25.436	2.163	0.240	0.965
All(.)	11	-61.164	5.566	0.148	0.929

" Table 5. Equation No 11 has been divided by

( $DBH^A$ ) to account for the variance increase with

increase in stem diameters. A final A value of 1 was

selected by trial and error.



Plot	Model*	Parameter			Adj. $R^2$
		a	b	c	
23(0)	11	129.823	-14.319	0.563	0.904
34(0)	11	345.546	-19.413	0.431	0.971
61 (A)	13	1.627	0.282		0.976
69 (x)	11	-323.826	22.825	-0.143	0.757
71 (D)	12	0.277			0.975

<sup>h</sup> Table 5.

Fig. 4. Estimation of stemwood nitrogen contents.

(a) Comparison between restricted and full models, showing the relationship between predicted (JO and observed (X) transformed stemwood nitrogen contents, using the equation:

$$Y(g\text{ cm}^4) = Yi/DBH^* = a \times (VDBH^A) + b \times (DBH/DBH^X) + c \times (DBH^2/DBH^*) \text{ with } Y_i =$$

stemwood nitrogen contents and  $A = 1$ .

(b) Relationship between predicted and observed stemwood nitrogen contents, using unbiased individual stand models.

Plot symbols, equation parameters and adjusted  $R^2$  values are given next to the corresponding caption

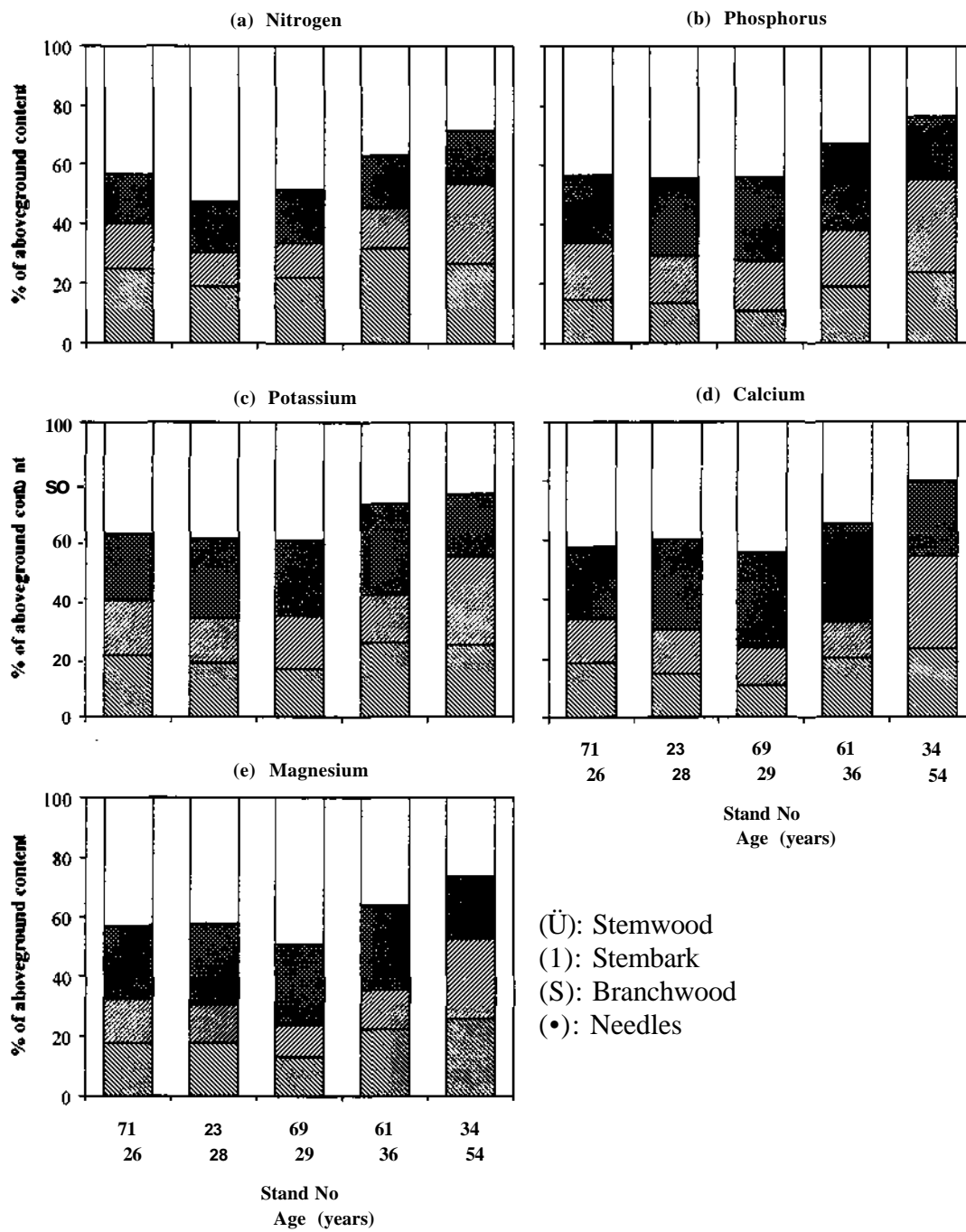


Fig. 5. Aboveground nutrient content distribution for the various stands and elements.

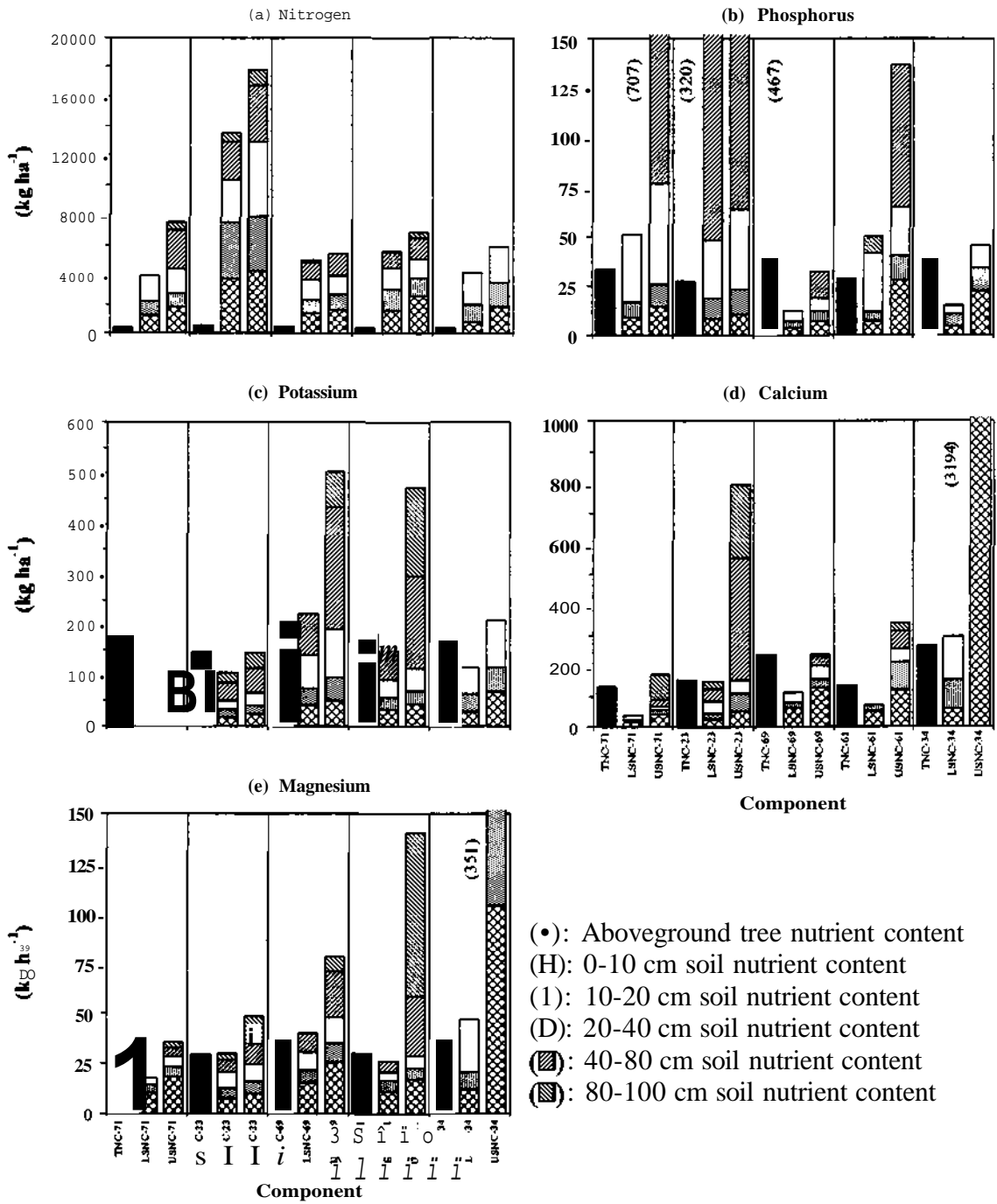


Fig. 6. Nutrient content in various components of the ecosystem. TNC: aboveground tree nutrient content, LNC: minimum (0-100 cm) soil nutrient content, USNC: maximum (0-100 cm) soil nutrient content.



Annexe 2-1a : Estimation des biomasses relatives au tronc

Compartiment	Placette	Modèle <sup>"</sup>	Paramètres				$R^2$ ajusté	SSE <sup>b</sup>	n
			N°	a	b	c			
Bois - tronc		Modèles individuels							
	DOU23	11	10,940	-1,283	0,291	0,982	5267,8	14	
	DOU34	11	856,879	-48,286	1,070	0,971	155659,3	14	
	DOU61	11	-36,752	2,805	0,297	0,960	19599,7	14	
	DOU69	11	67,629	-8,022	0,462	0,915	18651,1	14	
	DOU71	11	-79,747	8,501	0,083	0,954	9924,3	14	
	Modèle commun <sup>17</sup>								
	DOU	11	361,808	-32,499	0,932	0,963	631535,2	70	
Ecorce - tronc		Modèles individuels							
	DOU 23	12	0,029			0,986	147,71	14	
	DOU 34	11	62,633	-3,472	0,100	0,949	3402,2	14	
	DOU 61	11	16,670	-1,253	0,060	0,962	287,55	14	
	DOU 69	12	0,034			0,991	137,37	14	
	DOU 71	12	0,033			0,982	236,58	14	
	Modèle commun <sup>"</sup>								
	DOU	11	38,364	-3,497	0,105	0,952	11272,8	70	

Note:

<sup>"</sup> Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

<sup>c</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>d</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

## Annexe 2-1b : Estimation des biomasses relatives au houppier

Compartiment	Niveau	Placette	Modèle <sup>o</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSÉ'	n	
				N <sup>o</sup>	a	b	c				X
Bois - branches	Branches	DOU23	2*	32,956	-10,078	1,127	1,0	0,946	963,66	44	
		DOU34	2*	88,662	-22,262	1,420	1,5	0,965	17,746	36	
		DOU61	f	153,878	-28,359	1,579	1,0	0,978	468,85	40	
		DOU69	2*	176,119	-31,285	1,642	0,0	0,984	650862,9	46	
		DOU71	2*	84,889	-22,101	1,451	0,5	0,978	25553,9	44	
	Houppier	DOU23	11		7,392	-1,277	0,087		0,934	1152,1	14
		DOU34	11		298,804	-16,091	0,236		0,855	12960,5	13
		DOU61	11		-5,682	5,52E-03	0,049		0,757	3078,7	14
		DOU69	11		2,979	-0,863	0,075		0,910	682,99	14
		DOU71	11		12,523	-1,989	0,104		0,958	669,38	14
	Aiguilles	Branches	DOU23	l*	-5,448	-1,194	0,552	2,5	0,612	0,265	44
			DOU34	2*	-1,488	-1,323	0,371	2,0	0,852	0,511	36
			DOU61	2*	-15,179	1,948	0,382	1,5	0,786	44,730	40
			DOU69	2*	17,342	-6,944	0,819	1,5	0,944	20,937	46
DOU71			2*	15,243	-5,894	0,706	1,5	0,922	22,087	44	
Houppier		DOU23	11		1,529	-0,435	0,045		0,937	366,26	14
		DOU34	11		91,332	-4,864	0,074		0,850	1490,9	13
		DOU61	11		-10,029	0,658	0,012		0,781	529,12	14
		DOU69	11		-2,511	-0,316	0,048		0,903	362,59	14
		DOU71	11		4,219	-0,770	0,055		0,963	218,47	14

Note:

<sup>o</sup> Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

\* Modèle 2 transformé en divisant l'équation correspondante par ( $D10^4$ )

**Annexe 2-2a** : Estimation des minéralomasses d'azote au niveau du tronc

Compartiment	Placette	Modèle <sup>0</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SKE*	n
			N°	a	b	c			
Bois - tronc		Modèles individuels							
	DOU23	11	129,823	-14,319	0,563		0,904	39641,6	14
	DOU34	11	345,546	-19,413	0,431		0,971	25024,4	14
	DOU61	13	1,627	0,282			0,976	63091,0	14
	DOU69	11	-323,826	22,825	-0,143		0,757	37688,8	14
	DOU71	12	0,277				0,975	23457,6	14
		Modèle commun <sup>^</sup>							
	DOU	11'	-61,164	5,566	0,148	1,0	0,929	389,02	70
Ecorce - tronc		Modèles individuels							
	DOU 23	15	0,228	1,848			0,959	3254,9	14
	DOU 34	11	365,129	-19,191	0,419		0,943	46096,4	14
	DOU 61	11	-140,456	9,070	8,39E-04		0,947	3892,8	14
	DOU 69	10	-17,225	0,155			0,944	3005,0	14
	DOU 71	11	-41,576	4,457	0,063		0,935	5141,4	14
		Modèle commun <sup>''</sup>							
	DOU	11	116,194	-9,877	0,328		0,954	120175,6	70

Note:

<sup>0</sup> Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

<sup>c</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>d</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>†</sup> Modèle transformé en divisant l'équation correspondante par  $(DBH^{\lambda})$

Annexe 2-2b : Estimation des mineralomasses d'azote au niveau du houppier

Compartiment	Niveau	Placette	Modèle <sup>0</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSE*	n		
				N°	a	b	c				X	
Bois - branches	Branches	DOU23	3	3,07E-03					0,958	13,254	44	
		DOU34	3	2,69E-03					0,964	9,316	36	
		D0U61	2	0,974	-0,126	5,85E-03			0,932	15,324	40	
		DOU69	2*	0,059	-0,027	4,45E-03	2,5		0,936	1,35E-06	46	
		D0U71	6	-6,978	2,333				0,979	2,279	44	
	Houppier	DOU23	13	-1,034	0,241				0,977	12194,0	14	
		DOU34	11	688,127	-36,457	0,563			0,849	91992,1	13	
		DOU61	13	1,300	0,148				0,933	57989,3	14	
		DOU69	10	-34,147	0,248				0,910	12664,8	14	
		DOU71	11	31,785	-5,045	0,331			0,964	7154,0	14	
	Aiguilles	Branches	DOU23	3	9,60E-03					0,897	337,17	43
			DOU34	3	4,36E-03					0,855	109,54	36
			D0U61	3	7,02E-03					0,903	196,33	40
			DOU69	3	9,12E-03					0,975	93,858	46
D0U71			1*	0,211	-0,082	0,010	1,5		0,928	4,64E-03	44	
Houppier		DOU23	13	-3,231	0,753				0,977	119032,0	14	
		DOU34	11	1117,745	-59,219	0,914			0,849	242716,4	13	
		DOU61	13	1,094	0,345				0,957	153159,8	14	
		DOU69	10	-45,934	0,607				0,907	79103,6	14	
		D0U71	11	60,638	-11,093	0,818			0,963	49443,6	14	

**Note:**

<sup>a</sup> Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

\* Modèle 2 transformé en divisant l'équation correspondante par (D10<sup>4</sup>)

### Annexe 2-3a : Estimation des minéralomasses de phosphore au niveau du tronc

Compartiment	Placette	Modèle <sup>a</sup> N°	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSE*	n
			a	b	c	X			
Bois - tronc		Modèles individuels							
	DOU23	11	4,438	-0,461	0,019		0,950	23,781	14
	DOU34	13	-0,248	0,018			0,958	677,42	13
	DOU61	10	-2,279	0,014			0,772	264,07	14
	DOU69	15	4,48E-05	3,577			0,893	85,163	14
	DOU71	12	0,012				0,975	45,871	14
		Modèle commun <sup>f</sup>							
	DOU	11'	1,994	-0,277	0,018	1,0	0,947	0,678	69
Ecorce - tronc		Modèles individuels							
	DOU 23	15	8,14E-03	2,052			0,982	8,438	14
	DOU 34	11	43,802	-2,321	0,045		0,916	629,86	14
	DOU 61	11	-15,091	0,984	-2,65E-03		0,900	58,700	14
	DOU 69	10	-2,594	0,017			0,866	88,533	14
	DOU 71	11	-3,815	0,411	6,22E-03		0,909	66,507	14
		Modèle commun <sup>h</sup>							
	DOU	11'	2,432	-0,312	0,021	1,5	0,947	0,024	70

Note:

<sup>a</sup> Consulter le Tableau 5

<sup>b</sup> Pour les unités, se référer au Tableau 5

<sup>c</sup> Modèle commun réduit accepté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>d</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>f</sup> Modèle transformé en divisant l'équation correspondante par  $(DBH^x)$

Annexe 2-3b : Estimation des mineralomasses de phosphore au niveau du houppier

Compartiment	Niveau	Placette	Modèle <sup>11</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSE*	n	
				N°	a	b	c				X
Bois - branches	Branches	DOU23	4	-6,69E-04	2,74E-04			0,969	0,066	44	
		DOU34	3	2,48E-04				0,970	0,065	36	
		D0U61	2	0,131	-0,016	6,53E-04		0,918	0,196	40	
		DOU69	2	0,060	-8,55E-03	5,60E-04		0,875	0,458	46	
		DOU71	6	-9,252	2,336			0,971	3,133	44	
	Houppier	DOU23	11	0,653	-0,191	0,022		0,939	88,389	14	
		DOU34	11	63,401	-3,359	0,052		0,849	780,91	13	
		DOU61	10	3,575	0,016			0,615	734,32	14	
		DOU69	10	-1,538	0,025			0,912	121,72	14	
		DOU71	11	3,347	-0,531	0,035		0,964	78,600	14	
	Aiguilles	Branches	DOU23	3	4,16E-04				0,920	0,476	43
			DOU34	3	2,78E-04				0,849	0,464	36
			D0U61	3	4,05E-04				0,895	0,712	40
			DOU69	3	5,88E-04				0,954	0,746	46
D0U71			3	5,46E-04				0,954	0,780	44	
Houppier		DOU23	13	-0,140	0,033			0,977	223,86	14	
		DOU34	11	71,082	-3,766	0,058		0,849	981,60	13	
		DOU61	10	0,870	0,021			0,791	510,23	14	
		DOU69	10	-2,960	0,039			0,907	328,57	14	
		D0U71	13	-0,150	0,042			0,987	201,40	14	

**Note:**

" Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

**Annexe 2-4a** : Estimation des minéralomasses de potassium au niveau du tronc

Compartiment	Placette	Modèle*	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSE*	ri
			N <sup>o</sup>	a	b	c			
Bois - tronc		Modèles individuels							
	DOU23	13	-0,393	0,076			0,983	803,10	14
	DOU34	11	121,638	-6,580	0,143		0,823	18330,0	14
	DOU61	10	-4,343	0,096			0,913	3944,1	14
	DOU69	15	1,81E-03	3,109			0,864	5501,2	14
	DOU71	15	0,608	1,421			0,874	2666,7	14
		Modèle commun <sup>^</sup>							
	DOU	11'	-5,846	0,481	0,068	1,5	0,920	1,097	70
Ecorce - tronc		Modèles individuels							
	DOU 23	11	10,745	-1,170	0,078		0,985	196,22	14
	DOU 34	11	204,432	-10,279	0,195		0,861	19746,3	14
	DOU 61	12	0,059				0,981	1782,8	14
	DOU 69	10	-16,556	0,102			0,898	2467,4	14
	DOU 71	15	0,142	1,819			0,878	2919,8	14
		Modèle commun <sup>l*</sup>							
	DOU	14	-3,147	2,125			0,913	5,512	70

Note:

<sup>o</sup> Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

<sup>o</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>d</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>f</sup> Modèle transformé en divisant l'équation correspondante par  $(DBH^k)$

Annexe 2-4b : Estimation des minéralomasses de potassium au niveau du houppier

Compartiment	Niveau	Placette	Modèle <sup>"</sup>	Paramètres				$R^2$ ajusté	SSE*	n
				N°	a	b	c			
Bois - branches	Branches	DOU23	4	-4,73E-03	1,54E-03			0,971	1,865	44
		DOU34	4	-3,39E-03	1,24E-03			0,967	1,472	36
		D0U61	2	0,744	-0,091	3,75E-03		0,903	7,892	40
		DOU69	2	0,028	-0,013	2,41E-03		0,883	12,216	46
		DOU71	4	-5,65E-03	1,73E-03			0,953	6,737	44
	Houppier	DOU23	11	4,660	-1,213	0,125		0,938	2738,8	14
		DOU34	11	308,083	-16,381	0,250		0,850	17402,4	13
		D0U61	10	20,886	0,096			0,618	24567,2	14
		DOU69	10	-17,731	0,138			0,909	3932,6	14
		D0U71	11	6,971	-1,422	0,141		0,963	1691,7	14
Aiguilles	Branches	DOU23	3	2,00E-03				0,891	15,415	43
		DOU34	3	1,34E-03				0,855	10,392	36
		DOU61	3	1,91E-03				0,890	16,700	40
		DOU69	4	-0,012	3,57E-03			0,967	15,696	46
		D0U71	3	2,47E-03				0,907	34,153	44
	Houppier	DOU23	13	-0,672	0,157			0,977	5147,4	14
		DOU34	11	343,638	-18,206	0,281		0,849	22941,2	13
		DOU61	13	0,297	0,094			0,957	11298,2	14
		DOU69	10	-26,349	0,214			0,908	9696,9	14
		D0U71	13	-0,681	0,191			0,987	4132,6	14

Note:

" Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5



**Annexe 2-5a** : Estimation des minéralomasses de calcium au niveau du tronc

Compartiment	Placette	Modèle <sup>"</sup> N°	Paramètres				$R^2$ ajusté	XSE*	n
			a	b	c	l			
Bois - tronc		Modèles individuels							
	DOU23	11	24,474	-2,186	0,096	0,879	1765,1	14	
	DOU34	11	207,400	-8,838	0,190	0,787	40275,9	14	
	DOU61	14	-1,817	1,737		0,880	0,341	14	
	DOU69	15	1,21E-03	3,163		0,893	2723,2	14	
	DOU71	15	0,365	1,457		0,888	1094,5	14	
	Modèle commun <sup>"</sup>								
	DOU	11	58,385	-5,240	0,169	0,882	84101,0	70	
Ecorce - tronc		Modèles individuels							
	DOU 23	10	7,680	0,042		0,911	730,03	14	
	DOU 34	15	1,297	1,423		0,752	57146,0	14	
	DOU 61	11	-48,621	3,432	-0,017	0,886	560,94	14	
	DOU 69	11	-63,440	5,435	-0,041	0,558	3858,8	14	
	DOU 71	11	-18,781	2,472	-0,016	0,802	835,86	14	
	Modèle commun <sup>1*</sup>								
	DOU	11	89,644	-8,067	0,222	0,753	281887,8	70	

**Note:**

" Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

\* Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>d</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

Annexe 2-5b : Estimation des minéralomasses de calcium au niveau du houppier

Compartiment	Niveau	Placette	Modèle" N°	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSE*	n	
				a	b	c	X				
Bois - branches	Branches	DOU23	9	8,45E-04	2,195			0,877	7,590	44	
		DOU34	3	2,29E-03				0,929	13,603	36	
		D0U61	2	1,044	-0,124	4,12E-03		0,926	4,952	40	
		DOU69	2	0,756	-0,121	5,90E-03		0,828	56,129	46	
		D0U71	2*	0,071	-0,025	2,18E-03	2,0	0,878	7,83E-06	44	
	Houppier	DOU23	11	12,850	-2,158	0,165		0,939	4069,9	14	
		DOU34	11	587,638	-31,133	0,481		0,849	67086,3	13	
		DOU61	10	31,655	0,081			0,479	29449,1	14	
		DOU69	13	-1,693	0,238			0,980	8599,2	14	
		DOU71	11	15,805	-2,819	0,165		0,961	1787,6	14	
	Aiguilles	Branches	DOU23	2	0,299	-0,060	3,75E-03		0,822	23,391	43
			DOU34	3	1,88E-03				0,812	27,704	36
			DOU61	2	0,829	-0,095	3,62E-03		0,756	19,326	40
			DOU69	2	0,251	-0,086	7,28E-03		0,826	133,52	46
DOU71			2	0,766	-0,127	5,29E-03		0,759	89,457	44	
Houppier		DOU23	11	35,228	-4,677	0,259		0,926	9563,2	14	
		DOU34	11	481,133	-25,491	0,394		0,849	44972,1	13	
		DOU61	10	29,763	0,086			0,552	25619,8	14	
		DOU69	13	-4,817	0,418			0,976	22049,7	14	
		DOU71	11	62,509	-6,801	0,304		0,947	6060,7	14	

Note:

" Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

\* Modèle 2 transformé en divisant l'équation correspondante par (*pitf*)

**Annexe 2-6a** : Estimation des minéralomasses de magnésium au niveau du tronc

Compartiment	Placette	Modèle <sup>a</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSE*	n
			a	b	c	X			
Bois - tronc		Modèles individuels							
	DOU23	10	1,210	9,93E-03			0,947	23,933	14
	DOU34	15	1,31E-03	2,599			0,775	1453,6	14
	DOU61	14	-2,574	1,557			0,855	0,340	14
	DOU69	13	-0,205	0,018			0,969	54,097	14
	DOU71	14	-2,482	1,479			0,850	1,027	14
		Modèle commun <sup>d</sup>							
	DOU	11	8,302	-0,567	0,022		0,845	2455,4	70
Ecorce - tronc		Modèles individuels							
	DOU 23	13	0,119	4,35E-03			0,982	12,524	14
	DOU 34	11	70,796	-3,304	0,051		0,929	372,43	14
	DOU 61	11	-18,290	1,228	-0,010		0,794	59,820	14
	DOU 69	11	-8,283	0,617	-2,65E-03		0,892	14,844	14
	DOU 71	11	-6,237	0,732	-4,74E-03		0,871	43,461	14
		Modèle commun <sup>d</sup>							
	DOU	11	15,042	-1,194	0,031		0,903	1615,3	70

Note:

<sup>a</sup> Consulter le Tableau 5

<sup>b</sup> Pour les unités, se référer au Tableau 5

<sup>c</sup> Modèle commun réduit accepté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

<sup>d</sup> Modèle commun réduit rejeté aux niveaux  $\alpha = 0,05$  et  $\alpha = 0,01$

Annexe 2-6b : Estimation des mineralomasses de magnésium au niveau du houppier

Compartiment	Niveau	Placette	Modèle <sup>0</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SS£*	n		
				N°	a	b	c				X	
Bois - branches	Branches	DOU23	3	2J0E-04					0,978	0,053	44	
		DOU34	2	L90E-03	-2,02E-03	3,07E-04			0,940	0,059	36	
		D0U61	2	0,110	-0,015	6,64E-04			0,938	0,172	40	
		DOU69	2	0,069	-9,72E-03	5,62E-04			0,877	0,407	46	
		D0U71	9	1,58E-04	2,233				0,898	0,538	44	
	Houppier	DOU23	13	-0,091	0,021				0,977	94,479	14	
		DOU34	11	72,748	-3,887	0,058			0,851	896,54	13	
		DOU61	10	1,777	0,018				0,680	682,83	14	
		DOU69	10	-1,365	0,023				0,911	108,36	14	
		D0U71	11	2,807	-0,459	0,035			0,964	91,300	14	
	Aiguilles	Branches	DOU23	3	4,21E-04					0,902	0,613	43
			DOU34	3	3,14E-04					0,785	0,912	36
			DOU61	2*	0,084	-0,012	7,15E-04	1,0		0,787	1,43E-03	40
DOU69			9	3,82E-04	2,166				0,902	1,215	46	
DOU71			3	5,87E-04					0,906	1,945	44	
Houppier		DOU23	13	-0,142	0,033				0,977	229,39	14	
		DOU34	11	80,284	-4,253	0,066			0,849	1252,2	13	
		D0U61	10	1,276	0,024				0,737	913,74	14	
		DOU69	10	-5,291	0,046				0,910	438,12	14	
		D0U71	13	-0,162	0,045				0,987	232,73	14	

**Note:**

<sup>0</sup> Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

\* Modèle 2 transformé en divisant l'équation correspondante par  $(DIO^{\wedge})$

Annexe 3a : Estimations des biomasses de bois et d'écorce de tronc.  
Comparaison entre modèles individuels et commun

Placette	Bois du tronc			Ecorce du tronc		
	Biomasse <sup>a</sup> (tha <sup>-1</sup> )		A*	Biomasse <sup>a</sup> (tha <sup>-1</sup> )		A*
	Individuel	Commun	(%)	Individuel	Commun	(%)
DOU23	116,0	119,6	3,1	13,0	14,6	12,3
DOU34	292,5	276,6	-5,4	35,4	32,6	-8,0
DOU61	148,6	143,3	-3,6	16,8	17,3	3,2
DOU69	114,2	104,8	-8,2	15,0	13,0	-12,9
DOU71	114,1	101,3	-11,2	13,4	12,5	-6,7

<sup>a</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 2-la

<sup>b</sup> ((commun - individuel) / individuel) x 100

Annexe 3b : Estimations des minéralomasses d'azote pour le bois et l'écorce de tronc.  
Comparaison entre modèles individuels et commun

Placette	Bois du tronc			Ecorce du tronc		
	Minéralomasse <sup>a</sup> N (kg ha <sup>-1</sup> )		Δ <sup>b</sup>	Minéralomasse <sup>a</sup> N (kg ha <sup>-1</sup> )		Δ <sup>b</sup>
	Individuel	Commun	(%)	Individuel	Commun	(%)
DOU23	102,3	116,8	14,2	60,9	60,2	-1,1
DOU34	118,1	144,5	22,4	118,5	113,6	-4,1
DOU61	140,2	108,0	-23,0	59,7	64,9	8,6
DOU 69	108,1	116,2	7,5	57,5	55,0	-4,3
DOU71	111,1	106,3	-4,4	67,6	52,8	-21,9

<sup>a</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 2-2a

<sup>b</sup> ((commun - individuel) / individuel) x 100

Annexe 3c : Estimations des minéralomasses de phosphore pour le bois et l'écorce de tronc.  
Comparaison entre modèles individuels et commun

Placette	Bois du tronc			Ecorce du tronc		
	Minéralomasse <sup>a</sup> P (kg ha <sup>-1</sup> )		A*	Minéralomasse <sup>a</sup> P (kg ha <sup>-1</sup> )		A*
	Individuel	Commun	(%)	Individuel	Commun	(%)
DOU 23	3,8	4,7	23,1	4,3	5,7	32,2
DOU 34	8,0	8,2	2,1	10,6	9,7	-8,2
DOU 61	5,4	5,1	-6,1	5,3	6,1	13,7
DOU 69	3,8	4,5	17,5	5,7	5,5	-3,7
DOU 71	4,9	4,1	-17,3	6,4	5,0	-22,3

<sup>a</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 2-3a

\* ((commun - individuel) / individuel) x 100

Annexe 3d : Estimations des minéralomasses de potassium pour le bois et l'écorce de tronc.  
Comparaison entre modèles individuels et commun

Placette	Bois du tronc			Ecorce du tronc		
	Minéralomasse <sup>a</sup> K (kg ha <sup>-1</sup> )		$\Delta^b$	Minéralomasse <sup>a</sup> K (kg ha <sup>-1</sup> )		$\Delta^b$
	Individuel	Commun	(%)	Individuel	Commun	(%)
DOU23	27,4	34,2	24,8	22,8	30,3	32,8
DOU34	39,1	46,6	19,2	46,9	45,8	-2,5
D0U61	40,1	32,8	-18,2	25,2	30,4	20,3
DOU69	32,1	33,6	4,7	34,8	29,5	-15,1
D0U71	36,8	30,8	-16,4	31,5	27,0	-14,3

<sup>a</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 2-4a

<sup>b1</sup> ((commun - individuel) / individuel) x 100

Annexe 3e : Estimations des minéralomasses de calcium pour le bois et l'écorce de tronc.  
Comparaison entre modèles individuels et commun

Placette	Bois du tronc			Ecorce du tronc		
	Minéralomasse <sup>a</sup> Ca (kg ha <sup>-1</sup> )		$\Delta^b$	Minéralomasse <sup>a</sup> Ca (kg ha <sup>-1</sup> )		$\Delta^b$
	Individuel	Commun	(%)	Individuel	Commun	(%)
DOU23	23,2	27,5	18,8	23,4	25,6	9,4
DOU34	62,3	56,1	-9,9	82,8	63,0	-23,9
DOU61	27,3	31,1	13,8	16,8	31,6	88,2
DOU69	25,8	25,0	-3,1	30,7	22,0	-28,3
D0U71	24,9	23,8	-4,4	20,0	21,4	7,2

<sup>a</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 2-5a

<sup>b</sup> ((commun - individuel) / individuel) x 100

Annexe 3f : Estimations des minéralomasses de magnésium pour le bois et l'écorce de tronc.  
Comparaison entre modèles individuels et commun

Placette	Bois du tronc			Ecorce du tronc		
	Minéralomasse <sup>a</sup> Mg (kg ha <sup>-1</sup> )		A <sup>b</sup>	Minéralomasse <sup>a</sup> Mg (kg ha <sup>-1</sup> )		A <sup>b</sup>
	Individuel	Commun	(%)	Individuel	Commun	(%)
DOU23	5,2	5,9	14,7	3,8	4,0	5,0
DOU34	8,8	9,0	1,5	9,2	8,6	-7,2
DOU61	6,7	5,7	-14,9	3,9	4,4	12,7
DOU69	4,6	5,6	22,0	3,7	3,5	-7,2
DOU71	6,4	5,4	-15,4	5,5	3,5	-35,1

<sup>a</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 2-6a

<sup>b</sup> ((commun - individuel) / individuel) x 100

Annexe 4a : Estimation des biomasses de bois du houppier.  
 Comparaison entre modèles individuels et communs

Placette	Niveau « branche »				
	Modèles individuels		Modèle commun		
	Niveau « houppier »				
	Individuels <sup>1</sup>	Commun <sup>*7</sup>	Individuels <sup>12</sup>	Commun Y <sup>3</sup>	Commun 2 <sup>*</sup>
	Biomasse <sup>0</sup> (tha <sup>1</sup> )				
DOU23	23,1	20,0	21,6	18,3	18,7
DOU34	25,6	31,2	25,5	32,1	30,9
DOU6I	19,4	20,5	17,9	19,7	19,8
DOU69	20,8	19,5	18,7	17,6	18,2
DOU71	18,9	17,7	19,2	16,0	16,4
	Différence* (%)				
DOU23	0	-13,3	-6,5	-20,6	-18,8
DOU34	0	21,6	-0,4	25,4	20,6
DOU6I	0	5,6	-7,8	1,0	1,9
DOU69	0	-6,4	-10,3	-15,3	-12,8
DOU71	0	-6,5	1,6	-15,3	-13,3

Note:

<sup>o</sup> Modèles statistiques spécifiés à l'Annexe 4b. <sup>n3</sup> modèle n°14, <sup>z4</sup> modèle n°11 (Annexe 4b)

<sup>b</sup> Différence d'estimation par rapport à la combinaison z (modèles « branche » individuels, modèles « houppier » individuels), soit  $\{(zx - z)/z\} \times 100$  où  $x \in \{1, 2, 3, 4\}$

Annexe 4b : Estimation des biomasses de bois du houppier.  
Modèles statistiques individuels et communs

Niveau	Placette	Modèle <sup>a</sup>	Paramètres				R <sup>2</sup> ajusté	SSÉ <sup>b</sup>	n
			N°	a	b	c			
<b>Branches</b>									
Modèles individuels									
	DOU 23	2''	32,956	-10,078	1,127	1,0	0,946	963,66	44
	DOU 34	2'	88,662	-22,262	1,420	1,5	0,965	17,746	36
	DOU 61	t	153,878	-28,359	1,579	1,0	0,978	468,85	40
	DOU 69	r	176,119	-31,285	1,642	0,0	0,984	650862,9	46
	DOU 71	t	84,889	-22,101	1,451	0,5	0,978	25553,9	44
Modèle commun									
	DOU	t	45,110	-14,593	1,254	1,5	0,949	163,73	210
<b>Houppier</b>									
Modèles « branche » individuels, modèles « houppier » individuels									
	DOU 23	11	7,392	-1,277	0,087		0,934	1152,1	14
	DOU 34	11	298,804	-16,091	0,236		0,855	12960,5	13
	DOU 61	11	-5,682	5.52E-03	0,049		0,757	3078,7	14
	DOU 69	11	2,979	-0,863	0,075		0,910	682,99	14
	DOU 71	11	12,523	-1,989	0,104		0,958	669,38	14
Modèles « branche » individuels, modèle « houppier » commun									
	DOU	13 <sup>r</sup>	-0,305	0,056		2,5	0,931	3,28E-04	69
Modèle « : branche » commun, modèles « houppier » individuels									
	DOU 23	14	-5,394	2,696			0,981	0,349	14
	DOU 34	11	278,750	-14,958	0,222		0,853	12096,5	13
	DOU 61	10	-7,631	0,047			0,816	2248,4	14
	DOU 69	13	-0,801	0,072			0,977	666,62	14
	DOU 71	11	9,101	-1,581	0,095		0,961	589,37	14
Modèle « : branche » commun, modèle « houppier » commun									
	DOU	14 <sup>c</sup>	-4,514	2,377			0,913	6,851	69
	DOU	t.ä <sup>r</sup>	1,935	-0,571	0,060	2,5	0,925	3.07E-04	69

**Note:**

" Consulter le Tableau 5

\* Pour les unités, se référer au Tableau 5

"~ Modèle « houppier » commun n°1 in Annexe 4a

<sup>d</sup> Modèle « houppier » commun n°2 in Annexe 4a

\* Modèle 2 transformé en divisant l'équation correspondante par (D70\*)

<sup>r</sup> Modèles transformés en divisant les équations correspondantes par (DBH<sup>X</sup>)