

**LE CYCLE BIOGÉOCHIMIQUE DANS LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS :  
L'APPROCHE SYSTÉMIQUE *IN SITU*.**

***THE BIOGEOCHEMICAL CYCLE IN FOREST ECOSYSTEMS :  
THE SYSTEMIC IN SITU APPROACH.***

Jacques **Ranger** et Frédéric **Gérard**<sup>(\*)</sup>

(note présentée par Jacques **Ranger**)

**RÉSUMÉ**

Le cycle biogéochimique régit totalement le fonctionnement organo-minéral des écosystèmes forestiers traités extensivement. Les recherches dans ce domaine passent nécessairement par l'approche écosystémique globale, seule apte à prendre en compte les multiples interactions et à apporter des données quantitatives directement applicables pour les aménagements. Les incertitudes sont importantes et il est nécessaire d'améliorer cet outil quant à la métrologie, la modélisation et la mise en réseau des sites expérimentaux. Les recherches multidisciplinaires doivent être développées pour améliorer les connaissances aux interfaces entre la biologie et les phases inertes.

**Mots clés** : forêt, écosystème, cycle biogéochimique, écologie forestière.

**SUMMARY**

*The biogeochemical cycle totally controls the organo-mineral functioning of extensively managed forest ecosystems. A holistic approach is a prerequisite for effective research in this area, since the reductionist experimental approach is unable to take into account the numerous interactions that govern the functioning. The ecosystemic approach consist in measuring the stocks of nutrients in the vegetation and in the soil, and quantifying during a period long enough to characterize the inter-annual variability, the main fluxes entering and leaving the ecosystem. The material constraints and the necessity of long term developed ecosystems lead to select a few sites suitable for investigation. The results show that these sites represent a reference for describing and modelling the ecosystem functioning and for calculating environmental budgets. Additional methods using isotopes proved to be helpful tracers of ecosystem functioning. Developing multidisciplinary research, improving metrology and modelling and integrating research sites in coordinated networks are a prerequisite for this approach becoming really operational.*

**Key words** : forests, ecosystems, cycling, forest ecology.

---

<sup>(\*)</sup>INRA Centre de Nancy, Unité Biogéochimie des Écosystèmes forestiers, 54280 Champenoux, Tél : 03 83 39 40 68  
fax : 03 39 40 69, E-mail [ranger@nancy.inra.fr](mailto:ranger@nancy.inra.fr)  
C.R. Acad. Agric. Fr., 2002, 88, n°7.

## INTRODUCTION

Le cycle biogéochimique désigne l'ensemble des processus décrivant le fonctionnement bio-minéral à des échelles allant de l'écosystème local à la planète entière (13). Il a des composantes biochimiques, biologiques et géochimiques, caractérisant trois phases distinctes mais interactives, concernant respectivement le cycle interne à la plante, le cycle entre le sol et la plante, et l'ouverture sur les grands cycles planétaires par les apports atmosphériques et les pertes par drainage (19).

La connaissance approfondie des relations entre ces phases constitue la base scientifique de l'exploitation rationnelle et durable des ressources naturelles non renouvelables, qui régissent la pérennité de la vie sur Terre, en particulier pour les écosystèmes traités extensivement.

Parallèlement à l'approche expérimentale réductionniste, l'approche holistique s'est développée dans le cadre des programmes PBI et MAB de l'Unesco (6). Les travaux ont porté sur la description d'écosystèmes types (4), puis sur la quantification des flux, fournissant des bases de données très précieuses pour l'identification des évolutions à long terme (3, 21). Le dépérissement des forêts des années 1980 a relancé ce type d'approche (20) ; la gestion durable des écosystèmes dans un environnement changeant oriente les recherches actuelles.

Ce rapport se cantonnera à l'échelle des écosystèmes unitaires, définis par une biocénose se développant dans un milieu homogène (13), dont l'intégration permettra d'aborder des échelles écologiques de plus en plus larges, intéressant les fonctions environnementales.

Les objectifs, les bases conceptuelles, les difficultés, et quelques résultats illustrant cette approche seront présentés. Des perspectives seront proposées quant aux orientations nécessaires pour rendre cette approche plus opérationnelle tant au plan cognitif que finalisé.

## **1. LE CONTEXTE DES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS ET LES CONSÉQUENCES POUR LA RECHERCHE:**

Les écosystèmes forestiers présentent un degré de naturalité plus fort que les agro-systèmes malgré une anthropisation notable, directe (déforestation, reforestation, exploitation, sélection d'essences) ou indirecte (modifications du milieu, pollution).

Les sols réservés à la forêt sont souvent les plus défavorables quant à leur fertilité. La comparaison avec les sols agricoles montre qu'ils sont plus pauvres (acides et désaturés), plus organiques (pas ou peu de travail du sol) et plus hydromorphes (2). Une partie de leur fertilité minérale a été transférée vers les sols agricoles (9). À l'inverse, les sols issus de déprise agricole bénéficient d'un reliquat de fertilité.

La gestion a varié au cours du temps : pression très forte pour les écosystèmes forestiers situés autour des habitats (bois énergie, soutrage, écobuage, pâturage), déprise liée à l'exode rural et au développement de l'utilisation des énergies fossiles, intensification pour résorber le déficit de la filière bois après la Seconde Guerre mondiale, période actuelle d'intensification limitée et de diversification des fonctions. Cette histoire est importante dans l'analyse du comportement actuel des écosystèmes (9).

## **2. OBJECTIFS DES RECHERCHES ET MÉTHODOLOGIES MISES EN ŒUVRE :**

La recherche vise à la connaissance des mécanismes à différentes échelles et au développement de modèles prévisionnels décrivant la résilience du système en fonction du milieu, des traitements et des changements globaux. Les données sont traduites en recommandations pour

la gestion. L'approche *in situ* est incontournable car elle conduit à des observations d'écologie quantitative non biaisées et à des bilans environnementaux à différentes échelles complémentaires, permettant de prévoir les dysfonctionnements avant qu'ils ne se manifestent (16). Elle présente des difficultés importantes :

- i) étude d'un système où les paramètres physiques, chimiques, biologiques et leurs interactions sont très nombreux,
- ii) intégration d'échelles spatiales allant du microsite fonctionnel à l'écosystème complet, et temporelles allant de l'instantané au long terme,
- iii) nécessité d'une approche pluridisciplinaire afin de quantifier l'ensemble des flux entrant et sortant, de valeur absolue souvent faible,
- iv) limite de l'approche expérimentale qui risque de biaiser le résultat final, faute d'identifier les interactions dominantes *in situ*.

### 3. ILLUSTRATION DE L'INTÉRÊT DE L'APPROCHE *IN SITU* À PARTIR DE QUELQUES RÉSULTATS OBTENUS

Les travaux présentés sont issus de sites-ateliers suivis dans le cadre de projets concernant les effets des traitements sylvicoles, l'afforestation, les dépérissements forestiers ou l'identification des critères de gestion durable.

#### 3.1. Acquisition de connaissances

3.1.1. *Les grands traits du fonctionnement d'un cycle écosystème forestier sont les suivants (17) :*

- la demande totale d'éléments nutritifs est élevée et a trois origines : le sol (prélèvement), la plante (transferts internes) et le prélèvement direct par la canopée (cas de N),
- deux groupes d'éléments se distinguent quant à leur recyclage dans la plante : N, P et K fortement recyclés, s'opposant à Ca et Mg,
- le prélèvement représentant de 40 à 100 % des besoins est très largement restitué par les litières,
- la récréation est un processus majeur de recyclage de K,
- l'immobilisation d'éléments ne représente que 12 à 18 % du prélèvement au sol,
- la litière apporte annuellement au sol une forte quantité de C et d'éléments limitant la désaturation des sols acides,
- le prélèvement diminue avec l'âge du peuplement, et les transferts internes (pour N, P et K) varient en sens inverse.

Le cycle biogéochimique tend à optimiser l'efficacité des éléments nutritifs pour assurer les besoins élevés des arbres dans un contexte de disponibilité limitée dans le sol.

3.1.2 *Identification des processus par le traçage isotopique*

L'utilisation des isotopes s'accroît rapidement avec les performances des spectromètres de masse, ce qui devrait permettre de revisiter bon nombre de travaux antérieurs. Deux exemples sont présentés :

- l'utilisation des abondances isotopiques naturelles du strontium pour tracer le cycle du calcium. Sr est considéré comme un analogue de Ca et l'évolution du rapport isotopique  $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$  permet d'identifier l'origine du prélèvement par les arbres, et sa dynamique. Cette approche a apporté des éléments intéressants quant à l'origine du dépérissement des forêts, à partir de mesures

de dendrochimie isotopique. Les teneurs et le rapport  $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$  mesuré dans les cernes des épicéas d'Aubure (Vosges) formés de 1952 à 1994, diminuent régulièrement, et ceci d'autant plus que la valeur initiale est élevée. L'utilisation d'un modèle à compartiments et à flux permet de valider l'hypothèse de pertes accrues par drainage de Sr à faible rapport isotopique issu des horizons de surface, sous l'effet de l'acidification progressive du sol. Cette approche dendrochimique identifie l'acidification ancienne des sols, dont les conséquences sur la santé des forêts ne sont apparues que 30 ans plus tard (14).

- l'utilisation de végétaux enrichis en  $^{15}\text{N}$  pour suivre l'azote minéral dans l'écosystème. Le feuillage de jeunes hêtres a été marqué de manière homogène par pulvérisation foliaire de nitrate d'ammonium enrichi à 3% en  $^{15}\text{N}$ . La litière a été récoltée, puis substituée *in situ* à la litière native sur le site d'Aubure (Vosges). La décomposition du matériel marqué a été suivie dans le sol, les végétaux et les micro-organismes. La minéralisation se traduit par une relative constance de l'azote des litières marquées, dont l'azote structural diminue, mais qui s'enrichit en azote d'origine externe issu des décomposeurs. L'arbre n'a prélevé que 1 % par an de l'azote de cette litière (23).

### 3.1.3 Modifications écologiques induites par le changement d'occupation des sols

L'afforestation et les régénérations artificielles réalisées à l'aide d'essences exotiques sont largement utilisées pour améliorer la production forestière. Les exemples portent sur l'introduction de conifères en substitution des feuillus en climat tempéré (12) et l'afforestation de savanes en climat tropical (10). Les modifications d'ordre physique, chimique et biologique se traduisent sur la majorité des flux, indiquant des transformations parfois profondes du fonctionnement des écosystèmes, qui peuvent remettre en cause leur durabilité (1). Ces travaux ont conduit à des typologies de situations, en particulier pour la sensibilité à l'acidification des sols en fonction des essences (1). Au plan écologique, il est très intéressant de constater que l'adaptation des essences exotiques aux contraintes d'un site peut être très rapide et se traduit par une optimisation des ressources pour produire de la biomasse (10). L'utilisation rationnelle de ce potentiel devrait permettre de diminuer les contraintes, sur la forêt native tropicale en particulier.

## 3.2. Aspects finalisés

La nutrition minérale des forêts dépend d'un pool limité d'éléments qui circule rapidement. Un tel système n'est pérenne que si ce pool actif est conservé.

Le bilan de fertilité minérale établi sur la révolution forestière à partir des flux entrant et sortant est la référence pour juger de l'évolution de l'écosystème. Seuls deux sites ont permis en France de calculer de tels bilans à partir de chronoséquences de peuplements : les sites d'Aubure dans les Vosges (5) et de Vauxrenard, dans le Beaujolais (17).

Les bilans courants moyens annuels conduisent à deux situations différentes. À Aubure, les bilans varient peu avec le stade de développement : ils sont négatifs pour Ca et équilibrés pour les autres éléments. À Vauxrenard, les bilans sont très négatifs pour tous les éléments dans le jeune peuplement et tendent à s'équilibrer dans le peuplement le plus âgé. Le bilan moyen pour la révolution montre à Aubure un déficit important pour Ca, les autres éléments étant plus ou moins équilibrés. Un déficit important pour tous les éléments apparaît à Vauxrenard, y compris quand la récolte ne concerne que le tronc.

Dans ces deux sites, le déficit des bilans de Ca, voire de Mg, indique des situations fragiles au plan écologique. À Aubure, le déficit en Ca est chronique, et la capacité de production ne peut perdurer sans intrants qui amélioreraient également les autres fonctions (biodiversité, qualité des

eaux). À Vauxrenard, la situation est moins préoccupante à condition de limiter les récoltes, d'éviter le maintien du sol à nu lors des régénérations, et d'opter pour des révolutions longues.

Dans ces écosystèmes, l'approche quantitative permet de caractériser le fonctionnement actuel de l'écosystème et de simuler son évolution potentielle liée aux aménagements sylvicoles. Ces données, sans pouvoir être généralisées à d'autres conditions stationnelles, sont suffisamment explicites pour donner lieu à des recommandations pratiques de portée générale.

### 4. PERSPECTIVES

L'amélioration de la connaissance et de la prévision du fonctionnement biogéochimique des écosystèmes forestiers – et, par conséquent, des recommandations pour leur gestion durable –, devrait passer par quatre étapes :

#### 4.1. Accroître la pluridisciplinarité

Le fonctionnement d'un écosystème est caractérisé par les interactions multiples entre le monde vivant et l'inerte. Les avancées se feront par des travaux aux interfaces, qui nécessitent d'augmenter les connexions entre disciplines, pour établir des relations causales entre le fonctionnement biogéochimique et les acteurs biologiques. Des recherches à différentes échelles complémentaires doivent se développer simultanément (du site fonctionnel à l'écosystème complet ; de l'évènement ponctuel à l'intégration temporelle).

#### 4.2. Améliorer les outils d'observation

Les sites-ateliers de recherche doivent devenir de véritables laboratoires de terrain.

Les améliorations sont nécessaires dans plusieurs domaines :

- i) créer des dispositifs expérimentaux répondant aux standards statistiques, conçus pour tester des hypothèses et suivis sur le long terme ;
- ii) améliorer la métrologie en poursuivant le développement de l'informatique et des automatismes pour la saisie en continu ;
- iii) introduire sur le terrain des techniques et appareils habituellement réservés au laboratoire, pour réaliser l'isolement de constituants instables (centrifugeurs, résines etc..), et/ou pour réaliser des mesures localisées (électrodes sélectives, chromatographes, spectromètres, microscopes) ;
- iv) développer l'utilisation de traceurs isotopiques qui permettront d'identifier l'origine des éléments, la taille des pools, les transferts et les temps de résidence ;
- v) créer des bases de données pour stocker l'ensemble des informations en vue d'une exploitation optimisée.

#### 4.3. Développer la modélisation

Il s'agit d'abord de développer une modélisation des processus biogéochimiques et de leurs interactions, reposant sur la connaissance des mécanismes. La complexité des écosystèmes conduit à créer des outils de modélisation agrégeant des modules développés par discipline pour les différents compartiments de l'écosystème. La modélisation mécaniste doit être étroitement associée à la mesure en tant qu'outil de compréhension et de questionnement mutuel. De plus, la modélisation mécaniste repose par définition sur la connaissance et la paramétrisation des mécanismes tels qu'ils opèrent sur le terrain, alors qu'ils sont d'abord identifiés au laboratoire (7). Il existe de nombreux modèles couplant les principaux processus biogéochimiques dans l'écosystème, par exemple, les modèles PROFILE (18), NUCSAM (8) ou RESAM (22). La faiblesse des mécanismes considérés rend toujours nécessaire une importante phase de calibration par rapport aux résultats de terrain.

Il est de plus nécessaire de développer des simulateurs basés sur des relations plus statistiques, capables de prévoir les effets des aménagements sur la durabilité des écosystèmes.

### 4.4. Intégrer les échelles spatiales

Cet enjeu important et toujours mal appréhendé revêt deux aspects complémentaires :

- la généralisation des données locales qui nécessite la mise en réseau des informations, de façon à valider les modèles précédents et à identifier les indicateurs de dysfonctionnement. Il existe des réseaux d'observation des écosystèmes (réseau Renécofor, réseau européen), des réseaux de sites de recherche (sites-ateliers, sites amendés) utilisables à cet effet.
- le changement d'échelle proprement dit qui concerne i) l'intégration des sites fonctionnels du sol (agrégats, rhizosphère, zones de transfert préférentiel) et le passage arbre-peuplement, pour caractériser le fonctionnement de l'écosystème et ii) l'intégration à l'échelle du paysage. Le bassin versant, qui relie le fonctionnement de l'écosystème et la qualité des eaux de surface, est une échelle à privilégier : les écosystèmes forestiers extensifs produisent les eaux les plus propres, mais la gestion peut avoir des conséquences significatives sur cette qualité (11). Le signal sol est toujours plus ou moins modifié au niveau du bassin versant en fonction de sa structure géo-pédologique, de la végétation et des paramètres du transfert de solutions. L'exemple du bassin versant d'Aubure dans les Vosges est démonstratif à cet égard : la réponse instantanée du ruisseau à une pluie correspond à un transfert par effet piston d'une nappe de bas-fond au temps de résidence très long, et par conséquent relativement équilibrée au plan géochimique. L'eau du sol est très acide (5), celle du bassin est pratiquement neutre (15).

## CONCLUSIONS

La connaissance et la prévision du comportement des écosystèmes forestiers nécessitent une approche systémique directe *in situ*. Les difficultés sont importantes compte tenu de la structure spatiale et de la durée du développement de ces écosystèmes.

Les résultats actuels conduisent à une bonne description du fonctionnement biogéochimique des écosystèmes et permettent des recommandations pour leur gestion. Il reste beaucoup à faire pour arriver à une quantification précise des flux, et à une modélisation fonctionnelle et prévisionnelle.

Il faut faire évoluer les recherches pour que les résultats deviennent opérationnels. Cela passe par le développement de la pluridisciplinarité, l'amélioration des sites expérimentaux, la mise en réseau des observations et le développement d'outils de modélisation. Cette orientation sous-entend la mobilisation sur le long terme de moyens significatifs humains et matériels ; le développement des observatoires de recherche en environnement est un signal en ce sens.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) AUGUSTO L., RANGER J., BINKLEY D. et ROTHE A., 2002. – : Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. for. Sci.*, **59**, 3, 233 – 253.
- (2) BADEAU V., DAMBRINE E. et WALTER C., 1999. – Propriétés des sols forestiers français : résultats du premier inventaire systématique. *Étud. Gest. Sols*, **6**, 3, 165-180.
- (3) BORMANN F. H. et LIKENS G. E., 1979. – Patterns and process in a forested ecosystem. Berlin Springer, 253 pages.
- (4) COLE D.W. et RAPP M. 1981. – Elemental cycling in forest ecosystems, 69 p. *In* : Reichle, D.E. (Ed.) : Dynamic properties of forest ecosystems, 341-409.
- (5) DAMBRINE E., BONNEAU M., RANGER J., MOHAMED A.D., NYS C. et GRAS F., 1995. – Cycling and budgets of acidity and nutrients in Norway spruce stands in northeastern France and the Erzgebirge (Czech

- Republic). ch. 3.3, 26 p. *In* : Landmann, G. (Ed.) & Bonneau, M. (Ed.) : Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. Berlin Springer, 233-258.
- (6) DUVIGNEAUD P. (Ed), 1971. – Productivity of forest ecosystems. Proceedings of the Brussels symposium organized by Unesco and the International Biological Programme (27-31 October 1969), Paris, Unesco, 707 pages.
- (7) GERARD F., FRANÇOIS M. et RANGER J., 2002. – Processes controlling silica concentration in leaching and capillary soil solutions of an acidic brown forest soil (Rhône, France). *Geoderma*, **107**, 197-226.
- (8) GROENENBERG J.E., KROS C., VAN DER SALM C. et DE VRIES W., 1995. – Application of the model NUCSAM to the Solling spruce site. *Ecol. Model.*, **83**, 97-107.
- (9) KERNER W., DUPOUEY J.L., DAMBRINE E. et BENOIT M. 1997. – Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *J. Écol.*, **85**, 351-358.
- (10) LACLAU J.P., 2001. – Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation d'Eucalyptus. Effet du reboisement sur un sol de savane du littoral congolais ; conséquences pour la gestion des plantations. Thèse de doctorat de l'INA Paris-Grignon : 145 p. + annexes.
- (11) LAVABRE J. et ANDREASSIAN V., 2000. – La forêt, un outil de gestion des eaux. Collection GIP-ECOFOR "Écosystèmes forestiers", Cemagref Éditions, 116 pages.
- (12) NYS C., 1987. – Fonctionnement du sol et d'un écosystème forestier : étude des modifications dues à la substitution d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst.) à une forêt feuillue mélangée des Ardennes. Thèse d'État Nancy I., 207 pages.
- (13) ODUM E.P., 1976. – Écologie. Version française traduite par R. Bergeron. Doin Éd. Paris. 254 pages.
- (14) POSZWA A., 2000. – Utilisation des isotopes du strontium pour évaluer la dynamique des éléments minéraux dans les écosystèmes forestiers sous climat boréal, tempéré et tropical. Thèse de doctorat l'Université Henri Poincaré, Nancy I : 80 p. + annexes.
- (15) PROBST A., LELONG F., VIVILLE D., DURAND P., AMBROISE B. et FRITZ B., 1995 – Comparative hydrochemical behaviour and element budgets of the Aubure (Vosges Massif) and Mont-Lozère (Southern Massif central) Norway spruce forested catchments. *In* : Landmann, G. (Ed.) et Bonneau, M. (Ed.) : Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains. Berlin, Springer, 233-258.
- (16) RANGER J. et TURPAULT M.P., 1999 – Input-output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. *For. Ecol. Manage.*, **122**, 1-2 : 139-154, - 56 réf..
- (17) RANGER J., ALLIE S., GELHAYE D., POLLIER B., TURPAULT M.P. et GRANIER A., 2002. – Nutrient budgets for a rotation of a Douglas-fir plantation in the Beaujolais (France) based on a chronosequence study. *For. Ecol. Manage.*, **171**, 1-2 : 3-16. *For. Ecol. Manage.*, **171**, 1-2 : 3-16.
- (18) SVERDRUP H. et WARFVINGE P., 1995 – Estimating field weathering rates using laboratory kinetics. *In*: White, A.F., Brantley, S.L. (Eds.), Chemical Weathering Rates of Silicate Minerals. Reviews in Mineralogy, **31**. MSA, Washington D.C., 485-541.
- (19) SWITZER G.L. et NELSON L.E., 1972. – Nutrient accumulation and cycling in loblolly Pine (*Pinus taeda* L) Plantation Ecosystems : The first twenty years. *Soil Sci. Proc.*, **36**, 143-147.
- (20) TELLER A., MATHY P. et JEFFERS J.N.R., 1991 – Responses of forest ecosystems to environmental changes. Proceed. of first European Symposium on Terrestrial Ecosystems. Florence (Italy), May 1991, Elsevier Ed, London, 1007 pages.
- (21) ULRICH B., 1973. – Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. C.R. Congrès IUFRO.FAO. Paris, 23-34.
- (22) DE VRIES W., KROS J., VAN DER SALM C., 1995. – Modelling the impact of acid deposition and nutrient cycling in forest soils. *Ecol. Model.*, **79**, 231-254.
- (23) ZELLER B., COLIN-BELGRAND M., DAMBRINE E., MARTIN F. et BOTTNER P., 2000. – Decomposition of <sup>15</sup>N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia*, **123**, 4, 550-559.

*(Reçu le 13 novembre 2002, accepté le 12 mars 2003)*