

Réalité de l'excrétion foliaire en milieu forestier alluvial chez deux espèces ligneuses de la sous-strate arborescente

Foliar excretion of two understorey ligneous species in an alluvial forest

Alain Mougougou^a, Michèle Trémolières^{a*}, José Miguel Sanchez-Pérez^b, Photis Nobelis^c

^a Laboratoire de botanique et d'écologie végétale, Cereg CNRS, Ifare, Institut de botanique, 28, rue Goethe, 67083 Strasbourg, France

^b Centre d'études et de recherches éco-géographiques, Cereg CNRS, Ifare, 3, rue de l'Argonne, 67083 Strasbourg, France

^c Centre d'études statistiques, Irma-Ura 01 CNRS et département de mathématique, université Louis-Pasteur, 7, rue René-Descartes, 67084 Strasbourg cedex, France

Abstract – This paper concerns actual foliar excretion of nutrients in a flooded alluvial forest enriched in nutrients by floods and the possibility of its modification after suppression of floods. Two species of the understorey *Cornus sanguinea* and *Prunus padus* were tested in a flooded site and an unflooded one. The main nutrients excreted were calcium and sodium. Nitrate is never excreted; phosphate, magnesium and potassium are excreted to a slight extent. An ANOVA analysis was realized to test the effect of the site, flooded or not, the species and the period. There was no site effect; however, we noted significant differences between species for calcium, magnesium and phosphate. These differences are discussed according to the physiological state of the species and environmental conditions.

foliar excretion / alluvial forest / nutrients / *Cornus sanguinea* / *Prunus padus*

Résumé – Cette note a pour objectif de montrer la réalité de l'excrétion foliaire de certains éléments minéraux par temps sec dans une forêt alluviale inondable naturellement fertilisée par les eaux de crue et de vérifier si l'excrétion est modifiée du fait de la suppression des inondations et donc des apports de fertilisants. Deux espèces de la sous-strate arborescente, *Cornus sanguinea* et *Prunus padus*, ont été testées dans deux sites, l'un inondable, l'autre non. Les principaux éléments excrétés sont le calcium et le sodium. Le potassium, le magnésium et les phosphates ne sont que faiblement excrétés, alors que les nitrates n'ont jamais pu être mesurés dans les lessivats. Une Anova a été utilisée pour tester un effet site, période et espèce. L'analyse révèle qu'il n'y a aucun effet site. En revanche on note des différences significatives entre les deux espèces pour le calcium, le magnésium et le phosphate. Ces différences sont discutées en relation avec la physiologie de l'espèce et les conditions environnementales.

excrétion foliaire / nutriments / forêt alluviale / *Cornus sanguinea* / *Prunus padus*

Note présentée par Michel Thellier

*Correspondance et tirés à part

Courriel : tremolieres@geographie.u-strasbg.fr

1. Introduction

Le dépôt des polluants atmosphériques sur les feuilles et l'excrétion foliaire (encore appelée par certains récrétion lorsqu'il s'agit d'échange d'ions non métabolisés [1, 2]) contribuent largement à l'enrichissement de la pluie en éléments minéraux lors du pluviollessivage de la canopée. Les pluviollessivats, en tant que source externe de nutriments et partie du cycle interne des éléments minéraux dans les phytocénoses, ont été largement étudiés pour leur composition chimique, les facteurs externes et/ou internes qui contrôlent leur composition. Ainsi leur rôle dans le dépérissement forestier par leur richesse en polluants acides est largement admis (e.g. [3–8]). Toutefois la quantité réelle des dépôts atmosphériques reste difficile à mesurer, du fait des échanges plante-atmosphère liés à l'absorption systématique (cas des protons et des ions ammonium) ou occasionnelle (cas du phosphate et du nitrate) et l'excrétion foliaire des éléments minéraux [9, 10]. L'importance de ces dépôts serait fonction de la distance entre les sources de polluants et les sites étudiés, de la vitesse des vents et de l'efficacité de captation des éléments végétaux [4]. De nombreuses méthodes et techniques ont été développées pour évaluer les dépôts secs d'origine atmosphérique [11]. En revanche, il existe peu de méthodes pour effectuer la distinction entre les nutriments issus des échanges plante-atmosphère (excrétion et absorption foliaire) et ceux provenant des dépôts secs et humides [4]. La contribution de l'excrétion foliaire à l'enrichissement des pluies incidentes serait non négligeable [6, 12]. Des ions sont relargués et/ou échangés par temps de pluie mais aussi par temps sec [13]. Les échanges plante-atmosphère, continus lors d'un événement pluvieux, sont fortement influencés par le volume et la composition chimique des pluies [6, 8, 14]. Les échanges par temps sec comme par temps de pluie dépendraient de facteurs physiologique et biochimique (contenu apoplastique [5], perméabilité et capacités d'échange membranaire au niveau du périderme et de la cuticule [15]) et des conditions environnementales (climatiques et édaphiques [3, 4, 16]).

Cette note concerne l'excrétion foliaire dans le contexte hors pluie chez deux espèces du sous bois d'une forêt alluviale sur substrat calcaire. L'objectif est de montrer la réalité de l'excrétion de certains éléments minéraux dans ce type de forêt naturellement fertilisée par les eaux de

crue et de vérifier si l'excrétion est modifiée du fait de la suppression des inondations. En effet les inondations qui contribuent à l'enrichissement des sols en éléments fertilisants limitent ainsi les carences minérales, voire même provoquent des excès. L'excrétion serait-elle pour l'arbre un moyen d'éliminer l'excédent de certains nutriments ?

2. Matériel et méthode

2.1. Matériel

Les deux sites retenus, la forêt alluviale inondable de l'île de Rhinau (située à 30 km au sud de Strasbourg) et la forêt de la réserve naturelle non inondable d'Erstein (à 15 km au sud de Strasbourg), sont localisés dans la plaine du Rhin en Alsace (est de la France). Ces sites ont été largement étudiés pour les cycles biogéochimiques en relation avec les aménagements du Rhin (rectification, endiguement et canalisation [17–21]). La forêt de l'île de Rhinau bénéficie d'un apport substantiel d'éléments minéraux par les eaux de débordement du Rhin, lors des périodes d'inondation estivales, ce qui n'est plus le cas d'Erstein isolé des crues du fleuve depuis 30 ans.

Les deux espèces étudiées sont des espèces de la strate arbustive haute, particulièrement abondantes dans les deux types de forêt, *Prunus padus* (merisier à grappes) et *Cornus sanguinea* L. (cornouiller sanguin).

2.2. Méthode

La méthode consiste à isoler sur un individu un échantillon de plusieurs feuilles (quatre à six, en fonction de la taille des feuilles) par un sac en plastique transparent. Le sac est attaché à une extrémité de la branche portant les feuilles où il est fermé, tandis que l'autre extrémité est ouverte. Le sac est laissé en place pendant toute la durée de l'expérience, ce qui évite a priori les dépôts de polluants et permet un suivi dans le temps de l'excrétion. Sur un même individu, trois à huit échantillons de feuilles sont sélectionnés en vue de représenter différentes positions (hauteur et azimuth) dans la couronne et d'obtenir ainsi un échantillon moyen représentatif de l'individu. Trois individus par espèce et par site sont échantillonnés. Le schéma d'échantillonnage est présenté dans le tableau 1.

Tableau 1. Schéma d'échantillonnage.

Sites	Espèces	Nombre d'individus	Nombre d'échantillons de feuilles par individu	Nombre de feuilles échantillonnées par individu
Erstein	<i>Prunus padus</i>	3	8 ; 8 ; 5	68 ; 38 ; 34
	<i>Cornus sanguinea</i>	3	4 ; 4 ; 5	51 ; 59 ; 65
Rhinau	<i>Prunus padus</i>	3	6 ; 6 ; 5	39 ; 42 ; 35
	<i>Cornus sanguinea</i>	3	4 ; 3 ; 3	49 ; 39 ; 36

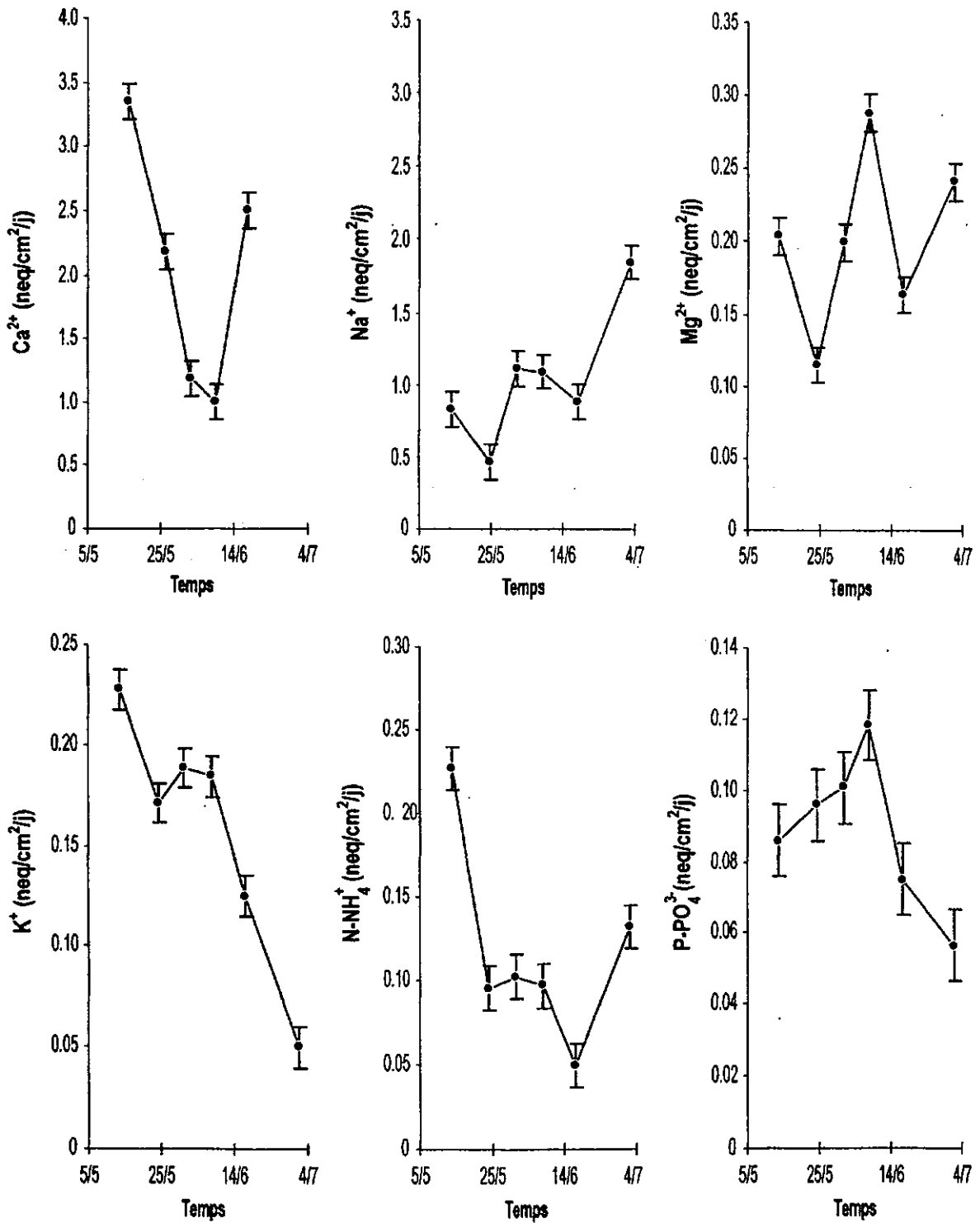


Figure 1. Variations temporelles de l'excrétion foliaire moyennée, les deux sites et espèces confondus, de $N-NH_4^+$, $P-PO_4^{3-}$, Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+ sur la période d'étude.

On pulvérise de l'eau ultrapure sur les feuilles, afin de récupérer les éléments minéraux excrétés. Le temps de lessivage est inférieur à 2 min afin de récupérer uniquement les dépôts. En effet, au delà de ce temps de lessivage, des échanges peuvent se produire entre la feuille et l'éluant [6]. On mesure le volume du lessivat après chaque lavage, puis on récupère les lessivats dans une bouteille en polyéthylène pour l'analyse au laboratoire. Les lessivats des différents échantillons d'un même individu sont mélangés pour constituer l'échantillon moyen de l'individu.

L'étude s'est déroulée sur deux mois, du 9/5/97 au 2/7/97, période estivale qui correspond aussi à la période de débordement des eaux du Rhin. Six campagnes de prélèvement ont été faites.

Les éléments minéraux $N-NO_3^-$, $N-NH_4^+$, $P-PO_4^{3-}$, Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ et Na^+ sont analysés selon les méthodes préconisées dans AFNOR [22]. Ainsi, l'azote ammoniacal, l'azote nitrique et le phosphore des phosphates sont dosés par colorimétrie grâce à un autoanalyseur à micro-flux (Intégral Alliance Instrument). Le potassium et le sodium sont dosés par spectrophotométrie d'émission de flamme, le calcium et le magnésium par spectrophotométrie d'absorption atomique après ajout de chlorure de lanthane dans les échantillons.

2.3. Analyses statistiques

Toutes les mesures sont standardisées en multipliant les concentrations (en équivalent par litre) par le volume du lessivat et en divisant ce résultat par le double de la surface foliaire totale de l'échantillon (surface de l'ensemble des feuilles) [23] et par l'intervalle de temps entre deux campagnes (qui varie de 7 à 14 j), pour avoir une estimation d'un flux moyen sur la période entre deux campagnes. Les quantités d'éléments minéraux sont

exprimées en $neq/cm^2/j$ pour une période donnée. Des moyennes ont été calculées pour les deux espèces, les deux sites et les périodes, ce qui nous donne une moyenne de l'excrétion, espèce et site confondus sur la période d'étude.

L'effet des facteurs "site" et "espèce" est analysé, conjointement avec celui des "périodes" et des "individus", par la méthode d'analyse de la variance pour une expérience sans répétition, méthode à quatre facteurs où "l'arbuste (individu)" est un facteur aléatoire inclus dans le "site" et "l'espèce". Le facteur "date" est par ailleurs croisé avec les facteurs "site" et "espèce". Les principes de cette analyse statistique sont décrits par Winner [24] et Lellouche et Lazar [25]. L'analyse de la variance est complétée par des comparaisons multiples à l'aide du test de Newman-Keuls, pour tester les différences entre les moyennes. Cette analyse a été réalisée sur les données de douze individus (trois individus par espèce et par site) sur cinq ou six périodes d'intervalle de 7 à 14 j. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel Minitab (version of release 8.2).

3. Résultats

3.1. Réalité de l'excrétion foliaire

Les observations révèlent qu'il y a une excrétion de la plupart des éléments minéraux analysés à toutes les dates de prélèvement (figure 1). Les nitrates n'ont pas pu être détectés dans le lessivat. Ainsi, en moyenne, tous sites et espèces confondus, $3,66 neq/cm^2/j$ d'éléments minéraux ont été excrétés sur la période d'étude (tableau II). Le cal-

Tableau II. Moyenne des excrétions foliaires sur les deux sites d'études : (a) les deux espèces confondues (*Prunus padus* et *Cornus sanguinea*), (b) *Prunus padus*, (c) *Cornus sanguinea*.

	Ca^{2+}	K^+	Mg^{2+}	Na^+	$N-NH_4^+$	$P-PO_4^{3-}$
(a)						
Moyenne ($neq/cm^2/j$)	2,06	0,16	0,20	1,04	0,12	0,09
Écart type	1,18	0,09	0,10	0,69	0,09	0,06
% total	56,11	4,27	5,52	28,48	3,20	2,42
% calcium	100	7,60	9,84	50,75	5,70	4,32
(b)						
Moyenne ($neq/cm^2/j$)	1,65	0,13	0,15	0,99	0,13	0,06
Écart type	1,00	0,06	0,08	0,66	0,11	0,03
% total	52,95	4,11	4,93	31,85	4,08	2,08
% calcium	100	7,76	9,31	60,15	7,71	3,92
(c)						
Moyenne ($neq/cm^2/j$)	2,46	0,18	0,25	1,09	0,11	0,11
Écart type	1,22	0,10	0,10	0,73	0,07	0,07
% total	58,44	4,38	5,97	25,99	2,55	2,68
% calcium	100	7,50	10,21	44,47	4,36	4,58

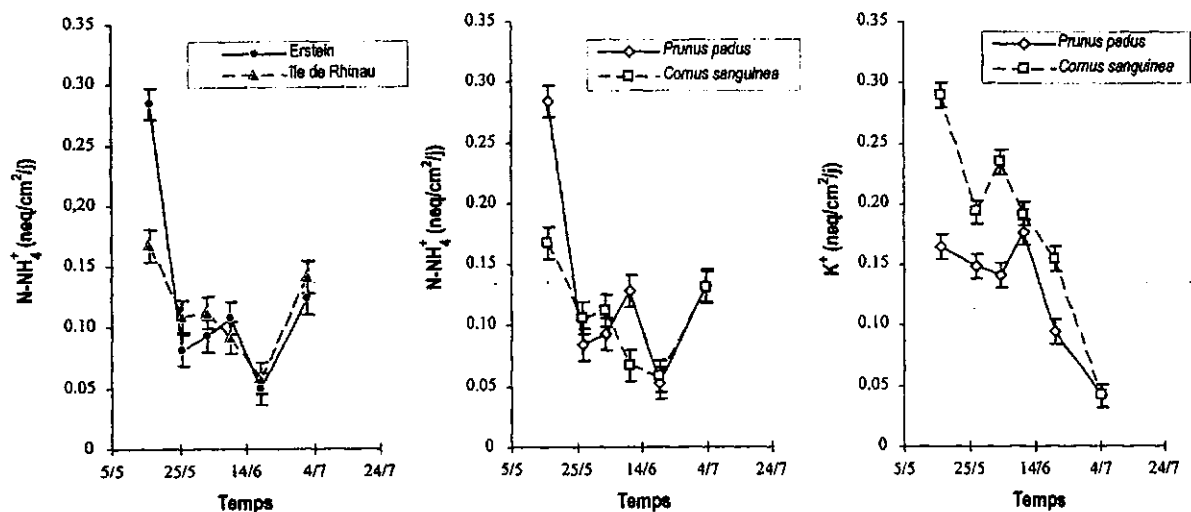


Figure 2. Variations temporelles de l'excrétion foliaire de $N-NH_4^+$, K^+ en fonction des sites et des espèces.

cium et le sodium sont les éléments les plus excrétés (respectivement 56 % et 28,5 % du total des excrétions). Le potassium et le magnésium sont excrétés en quantité équivalente (respectivement 4,3 % et 5,5 % en moyenne par rapport au total des excrétions) alors que le phosphore des phosphates et l'azote ammoniacal sont excrétés en quantité quasi négligeable (respectivement 2,4 % et 3,2 % par rapport au total des excrétions). Cependant comparativement au calcium (élément le plus excrété et pris de ce fait pour référence interne) tous les éléments minéraux sauf le phosphore des phosphates sont excrétés en quantité statistiquement non négligeable (de 5 % à 10 % pour K^+ , $N-NH_4^+$, Mg^{2+} et de l'ordre de 50 % pour Na^+).

3.2. Analyse des facteurs de contrôle

Les effets des facteurs mis en évidence par l'analyse de la variance sont résumés dans le tableau III.

La présence d'un facteur aléatoire (individu) rend particulièrement difficile le calcul des résidus (erreur expérimentale) utilisé dans le test de normalité. Dans nos

données, ce résultat est la somme des erreurs expérimentale et aléatoire (dû au facteur aléatoire). La séparation de ces deux termes est pratiquement impossible. Le test de normalité a néanmoins été effectué sur les résidus correspondant aux erreurs expérimentale et aléatoire. Ce test a révélé que les résidus de Ca^{2+} , K^+ et Mg^{2+} sont distribués selon la loi normale alors que ceux de Na^+ , $N-NH_4^+$ et $P-PO_4^{3-}$ ne le sont pas. Cependant, nous considérerons comme acceptables les analyses de variance pour lesquelles nous n'avons pas pu prouver la normalité des résidus.

L'analyse a mis en évidence un effet hautement significatif de la période de prélèvement pour tous les éléments minéraux étudiés, sauf le phosphore des phosphates. Ainsi, toutes espèces confondues, il y a une diminution significative des quantités excrétées de K^+ par exemple, de la première à la dernière période de prélèvement (figure 1). On observe aussi un effet significatif de l'individu sur l'excrétion du calcium, du potassium et du magnésium (tableau III). En revanche, aucun effet signi-

Tableau III. Effet des facteurs : « individu », « période », « site » et « espèce » sur l'excrétion foliaire en forêt alluviale chez *Prunus padus* et *Cornus sanguinea*.

	Ca^{2+}	K^+	Mg^{2+}	$P-PO_4^{3-}$	$N-NH_4^+$	Na^+
Individu	**	**	**	-	-	-
Période	**	**	**	-	**	**
Site	-	-	-	-	-	-
Espèce	*	-	**	**	-	-
Période-site	-	-	-	-	*	-
Période-espèce	-	*	-	-	*	-
Site-espèce	-	-	-	-	-	*
Période-site-espèce	-	-	-	-	**	*

* Effet significatif ($0,01 < p < 0,05$), ** effet hautement significatif ($p < 0,01$), - effet non significatif ($p > 0,05$).

ficatif du site n'a été observé. L'effet de l'espèce a été mis en évidence sur l'excrétion du calcium (effet significatif), du phosphore des phosphates et du magnésium (effet hautement significatif). Ainsi l'espèce *C. sanguinea* excrète significativement plus d'éléments minéraux que *P. padus* (1,5 fois plus pour Ca^{2+} ; 1,8 fois plus pour P-PO_4^{3-} et 1,7 fois plus pour Mg^{2+}) (tableau II).

On note également l'effet de l'interaction site-période pour l'azote ammoniacal, dû à une excrétion significativement plus importante dans le site de la forêt d'Erstein pendant la première période (figure 2), ainsi qu'un effet de l'interaction site-espèce sur l'excrétion du sodium, effet dû à une excrétion significativement plus importante de l'espèce *C. sanguinea* par rapport à *P. padus* dans le site de la forêt de l'île de Rhinau par rapport à celle de la forêt d'Erstein (figure 3).

Par ailleurs, un effet significatif de l'interaction espèce-période a été observé pour le potassium et l'azote ammoniacal (figure 2). Sur l'ensemble des périodes étudiées, l'excrétion du potassium par *Cornus* est supérieure à celle de *P. padus*, sauf pendant la quatrième et la sixième période. En revanche, l'espèce *P. padus* a excrété significativement plus d'ion ammonium pendant la première et la quatrième période que *C. sanguinea*. L'excrétion de l'ammonium chez les deux espèces est restée équivalente et constante sur les autres périodes.

Enfin, l'effet de l'interaction période-site-espèce a été mis en évidence sur l'excrétion de l'azote ammoniacal (effet hautement significatif) et celle du sodium (effet significatif).

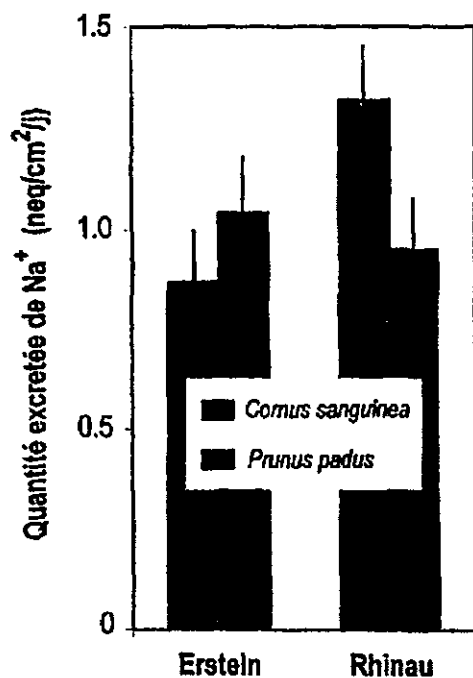


Figure 3. Variations de l'excrétion foliaire de Na^+ en fonction des sites et des espèces.

4. Discussion

Évaluer séparément l'excrétion et l'absorption foliaire d'un élément est difficile [2]. Aussi le terme étudié ici est-il la résultante de ces deux processus. Il est difficile aussi de comparer avec d'autres études, les méthodes d'évaluation n'étant pas standardisées et souvent réalisées au laboratoire [23]. Dans ce cas, les quantités excrétées s'avèrent alors beaucoup plus importantes que celles que nous avons mesurées in situ (jusqu'à dix fois supérieures sous l'effet de l'augmentation des concentrations en protons par exemple).

Le calcium et le potassium sont souvent cités comme les éléments minéraux les plus excrétés [16]. Dans notre étude, l'importance de l'excrétion du calcium et du sodium pourrait, entre autres, être due à l'excès et/ou à l'enrichissement des sols alluviaux du secteur. En effet le sol alluvial s'est formé sur le substrat carbonaté calcique constitué par le gravier rhénan; de plus les eaux de la nappe phréatique sont contaminées par le chlorure de sodium (150–200 mg/L), pollution liée aux activités des mines de potasse implantées dans la région. La biodisponibilité de ces minéraux est favorisée par la présence d'une nappe à faible profondeur (1 m de profondeur dans la forêt de l'île de Rhinau et 1,5 à 2 m dans celle d'Erstein) et par l'existence de battements de nappe marqués à Rhinau (de 2 à 3 m) [21], ce qui expliquerait l'influence non négligeable de la physicochimie de la nappe dans la zone de prélèvement racinaire. Par ailleurs, l'ordre de grandeur de l'excrétion du calcium et du sodium s'apparente à celui connu de l'affinité des molécules cutiniques pour ces deux éléments. En effet, le calcium par exemple s'accumule dans les tissus apicaux et dans les feuilles où il est facilement mobilisable [3]. Il a été montré une plus grande affinité des acides gras constitutifs de la cutine pour cet élément que pour le sodium [15]. Selon ces auteurs, la cutine montre une sélectivité et une capacité d'échange croissante avec la charge ionique. Toutefois, le fait que l'excrétion du magnésium soit plus faible que celle du sodium pourrait s'expliquer par une différence de disponibilité des éléments minéraux dans l'apoplasme; le magnésium, tout comme l'azote et le phosphore, sont rarement libres, car intégrés dans les molécules organiques (chlorophylle, protéines, phospholipides des membranes plasmiques). D'un autre côté, la faible irradiance sous couvert forestier expliquerait les faibles quantités de magnésium dans l'apoplasme et donc une excrétion faible, de même elle expliquerait les quantités relativement plus importantes d'ammonium par rapport au phosphore des phosphates. En effet cette situation occasionne une augmentation des éléments minéraux azotés concomitant à une diminution du magnésium dans les feuilles [26] ce qui suggère une stratégie efficace d'allocation de l'azote inhérente aux plantes d'ombre. D'une manière générale, comme l'eau ultra-pure ne peut pas échanger des ions avec les molécules cutiniques, il est probable que le transfert d'ions accumulés au niveau de la cuticule vers la

solution de lessivage se fasse par diffusion grâce au gradient électrochimique. D'autres mécanismes tels que la guttation pourraient augmenter la capacité d'excrétion entre autres du calcium durant l'intervalle de temps entre deux lessivages.

Les propriétés de la cutine et de l'épiderme ainsi que la disponibilité des éléments minéraux dans l'apoplasme seraient probablement en cause dans les différences spécifiques de l'excrétion. On sait par exemple que l'espèce *C. sanguinea* est plutôt calcicole [27], ce qui laisse supposer, au vu de nos résultats, qu'elle a pu développer des mécanismes qui assurent l'élimination rapide de certains éléments minéraux, notamment du calcium et du magnésium dont l'excès peut engendrer certaines carences en d'autres éléments. Il a été montré que le cornouiller a un comportement gaspilleur vis-à-vis du phosphore puisqu'il le relargue facilement par la litière [28].

Le rôle des facteurs environnementaux tels que les variations climatiques et la trophie du sol sur la composition des pluviollessivats a déjà été signalé par Parker [3]. Dans le site inondable de l'île de Rhinau par exemple, il a été démontré que les fortes variations du niveau de la nappe phréatique occasionnent l'activation des processus biologiques, tels que la nitrification et la dénitrification liées à l'alternance des périodes aérobie et anaérobie (débordement-remontée de nappe) [21] mais aussi la décomposition des litières [29], ce processus contribuant à l'augmentation de la trophie du sol. La réponse des végétaux de zone inondable est effectivement un contenu foliaire en P et N significativement supérieur par rapport aux zones non inondables [21]. Khanna et Ulrich [30] ont montré par ailleurs que l'augmentation de la trophie du

sol avait une incidence sur la qualité physico-chimique des pluviollessivats dans une hêtraie, probablement par le biais de l'excrétion foliaire. Dans notre étude, nous n'avons pas observé d'effet du site sur l'excrétion des espèces de la strate dominée, alors que des différences significatives des stocks de nutriments dans les sols inondable et non inondable ont été mesurées. On observe ainsi une diminution des stocks de P et une augmentation significative de N et de K dans le site non inondable par rapport au site inondable ainsi que des différences de composition en P et K des pluviollessivats [21].

5. Conclusion

Les résultats de notre étude ont montré que l'excrétion varie au cours du temps et, pour certains minéraux, avec l'espèce. En revanche, l'effet d'une fertilité accrue du site ne joue pas de rôle. L'importance et les modalités de l'excrétion dépendent également des éléments minéraux. Ces résultats s'expliquent pour partie par les interactions entre ions et cutine (adsorption, échange...) pour le calcium et le sodium et l'éventuelle disponibilité de certains éléments minéraux, comme le phosphate et le magnésium stockés dans l'apoplasme. Les modifications temporelles du contenu du réservoir apoplastique, la réabsorption d'éléments minéraux, des lésions éventuelles de la cuticule et du périoderme mais aussi les changements climatiques seraient en cause pour expliquer l'effet des périodes et des interactions site-période, site-espèce et période-espèce.

Abridged version

Foliar excretion contributes to the composition of throughfall and participates in the internal nutrient recycling in a forest ecosystem. This process can be influenced by soil fertility. The aim of the present note is to demonstrate actual foliar excretion of nutrients in a flooded alluvial forest enriched in nutrients by floods and the possibility of its modification after the suppression of floods. Two ligneous species of the understorey were tested in a flooded site and an unflooded one. We used an in situ method consisting of enveloping living leaves in plastic bags to isolate them from rain; distilled water was then sprayed on the leaves for 2 min. The leachings were collected and analysed for the mineral elements N-NH_4^+ , P-PO_4^{3-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ and Na^+ . This experiment was conducted on six dates during the summer period which corresponds to the highwater period of the river. The main nutrients leached were calcium and sodium, whereas potassium, magnesium and phosphate were leached to a slight extent and nitrate was never detected in the leaching. The high content of calcium in these calcareous soils and

the large input of Na due to pollution by discharge from potash mines located upstream of our sites could explain the high leaching of these elements. Moreover those elements which are adsorbed on the cuticle and epidermis could be easily exchanged, whereas phosphate and magnesium which are included in molecules (chlorophyll and phospholipids of membranes) are less easily exchangeable and thus the leaching is slight. An ANOVA was realized to test the effect of the site, flooded or not, the species and the period. There was no site effect, whatever the nutrient, despite the significant differences measured between both the sites for N and P soil contents and K and P throughfall contents. However, we note that *Cornus* excreted significantly more calcium, magnesium and phosphate than *Prunus*, probably because of the calcicolous and phosphatophilous characteristics of *Cornus*. This species could have developed mechanisms to avoid accumulation of Ca for example, an excess of which induces a deficiency of other elements (Fe) or competition between elements (Ca/K). We suggest that the differences in excretion could be the result of specific physiology which is independent of some environmental conditions such as fertility of soil.

6. Références

- [1] Lüttge U., Pitman M.G., Elimination by glands: General introduction, in Lüttge U., Pitman M.G. (éd.), *Transport in Plants II: Part B Tissues and Organs*, Encyclopedia of Plant Physiology New Series, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, vol. 2, 1976, pp. 222-224.
- [2] Dambrine E., Bonneau M., Nourrisson G., Apport de pollution et de nutriments par l'atmosphère aux peuplements vosgiens : intensité, variations spatiales et historiques et conséquences sur la nutrition des forêts, *Ann. Sci. Bios. Vosges du Nord* 3 (1992) 7-24.
- [3] Parker G., Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle, *Adv. Ecol. Res.* 13 (1983) 58-120.
- [4] Parker G., Evaluation of dry deposition pollutant damage, and forest health with throughfall studies, in : Lucier A.A., Haines S.G. (éd.), *Mechanisms of Forest Response to Acidic Deposition*, Springer-Verlag, New York, 1987, pp. 10-61.
- [5] Turner D.P., Van Broekhuizen H.J. Nutrient leaching from conifer needles in relation to foliar apoplast cation exchange capacity, *Environ. Pollut.* 75 (1992) 259-263.
- [6] Hambuckers A., Remacle J., Relative importance of factors controlling the leaching and uptake of inorganic ions in the canopy of a spruce forest, *Biogeochemistry* 23 (1993) 99-117.
- [7] Hansen K., Draaijers G.P.J., Ivens W.P.M.F., Gundersen P., Van Leeuwen N. F. M., Concentration variation in rain and canopy throughfall sequentially during individual rain events, *Atmos. Environ.* 28 (1994) 3195-3205.
- [8] Lovett G. M., Nolan S.S., Driscoll C.T., Fahey T.J., Factors regulating throughfall flux in a New Hampshire forested landscape, *Can. J. For. Res.* 26 (1996) 2134-2144.
- [9] Bredemeier M., Forest canopy transformation of atmospheric deposition, *Water, Air Soil Pollut.* 40 (1988) 121-138.
- [10] Draaijers G.P.J., Erisman J.W., Van Leeuwen N.F.M., Römer F.G., Winkel T.E., Veltkamp A.C., Vermeulen A.T., Wyers G.P., The impact of canopy exchange on differences observed between atmospheric deposition and throughfall fluxes, *Atmos. Environ.* 31 (1997) 387-397.
- [11] Gilbert B., Baril M., Leduc R., Techniques de mesure des dépôts secs : revue bibliographique, *Pollut. Atmos.* 127 (1990) 307-323.
- [12] Potter C., Ragsdale H.L., Swank W.T., Atmospheric deposition and foliar leaching in a regenerating southern appalachian forest canopy, *J. Ecol.* 79 (1991) 97-115.
- [13] Reiners W.A., Olson R.K., Howard L., Schaefer D.A., Ions migration from interiors to outer surfaces of balsam fir needles during dry, inter-storm periods, *Environ. Exp. Bot.* 26 (1986) 227-231.
- [14] Leonardi S., Flückiger W., Effects of cation leaching on mineral cycling and transpiration: investigations with beech seedlings, *Fagus sylvatica* L., *New Phytol.* 111 (1989) 173-179.
- [15] Schönherr J., Bukovac M. J., Ion exchange properties of isolated tomato fruit cuticular membrane: exchange capacity, nature of fixed charges and cation selectivity, *Planta (Berl.)* 09 (1973) 73-93.
- [16] Tukey H.B., The leaching of substances from plants, *Annu. Rev. Plant Physiol.* 21 (1970) 305-324.
- [17] Trémolières M., Carbiener D., Carbiener R., Eglin I., Robach F., Sanchez-Pérez J.M., Schnitzler A., Weiss D., Zones inondables, végétation et qualité de l'eau en milieu alluvial Rhénan : l'île de Rhinau, un site de recherche intégrées, *Bull. Ecol.* 22 (1991) 317-336.
- [18] Sánchez-Pérez J.M., Trémolières M., Schnitzler A., Carbiener R., Évolution de la qualité physicochimique des eaux de la frange superficielle de la nappe phréatique en fonction du cycle saisonnier et des stades de succession des forêts alluviales rhénanes (*Quercus-Ulmetum minoris* Issl. 24), *Acta Oecologica* 12 (1991) 581-601.
- [19] Weiss D., Carbiener R., Trémolières M., Biodisponibilité comparée du phosphore en fonction des substrats et de la fréquence des inondations dans trois forêts alluviales rhénanes de la plaine d'Alsace, *C. R. Acad. Sci. série III*, Paris 313 (1991) 245-251.
- [20] Sánchez-Pérez J.M., Trémolières M., Schnitzler A., Badre B., Carbiener R., Nutrient content in alluvial soils submitted to flooding in the Rhine alluvial deciduous forest, *Acta Oecologica* 14 (1993) 371-387.
- [21] Trémolières M., Sánchez-Pérez J. M., Schnitzler A., Schmitt D., Impact of river management history on the community structure, species composition and nutrient status in the Rhine alluvial hardwood forest, *Plant Ecol.* 135 (1998) 59-78.
- [22] Afnor, Qualité de l'eau : Environnement, Paris La Défense, 1994.
- [23] Fritsche U., Studies on leaching from spruce twigs and beech leaves, *Environ. Pollut.* 75 (1992) 251-257.
- [24] Winner B.J., *Statistical Principles in Experimental Design*, McGraw-Hill Book Compagny, 1971.
- [25] Lellouche J., Lazar P., *Méthodes statistiques en expérimentation biologique*, Flammarion Médecine-Science, Paris, 1996.
- [26] Niinemets Ü., Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient, *Acta Oecologica* 16 (1995) 525-541.
- [27] Rameau J.C., Mansion D., Dumé G., *Flore forestière française, guide écologique illustré : 1, plaine et collines*, Institut pour le développement forestier, ministère de l'Agriculture et de la Forêt, Paris, 1989.
- [28] Weiss D., Trémolières M., Carbiener R., Biodisponibilité comparée du phosphore en fonction d'un gradient d'inondabilité dans les forêts alluviales (plaine rhénane d'Alsace), *C. R. Acad. Sci. Série III*, Paris 313 (1991) 245-251.
- [29] Badre B., Recyclage de la matière organique et dynamique des éléments minéraux en milieu forestier : Influence du degré d'inondabilité, Comparaison entre deux sites, 1/ site inondable : forêt de l'île de Rhinau, 2/ site non inondable de Dachfenkopf, thèse de l'université Louis-Pasteur, Strasbourg-I, 1996.
- [30] Khanna K., Ulrich B., Changes in the chemistry of throughfall under stands of beech and spruce following the addition of fertilizers, *Acta Oecologica Oecol. Plant.* 2 (1981) 155-164.