



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



INRA, Centre de Nancy
Unité Ecosystèmes Forestiers
Equipe Cycles Biogéochimiques
54 280 Champenoux

Thèse présentée à
l'Université Henri Poincaré, Nancy-I

pour l'obtention du grade de
Docteur en Sciences de la Terre

par

Jean-Hugues JUSSY

**Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement racinaire
dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide.
Effets de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage
ancien des sols.**

Soutenue publiquement le 13 novembre 1998 à 14 h devant la Commission d'Examen
composée de :

MM. F. ANDREUX	Rapporteur
Professeur à l'Université de Bourgogne à Dijon	
J. BERTHELIN	Président
Directeur de Recherches au CNRS-CPB, Nancy	
B. BOTTON	Examineur
Professeur à l'Université Henri Poincaré Nancy I	
E. DAMBRINE	Examineur
Directeur de Recherches à l'INRA, Nancy	
P. GUNDERSEN	Rapporteur
directeur de Recherches au Danish Forest and Landscape Research Institute	
R. LENSI	Examineur
Directeur de Recherches à l'Université Claude Bernard, Lyon	
T. PERSSON	Examineur
Professeur à l'Université d'Uppsala	

REMERCIEMENTS

Les remerciements viennent habituellement à point pour le futur doctorant en phase terminale de rédaction. Ils lui permettent en effet de continuer à se consacrer à son travail, tout en constituant une pause au milieu du "brain storming" final. Ils autorisent également en style de rédaction un peu plus décontracté que celui, plus scientifique que requiert le reste du document. Style décontracté, mais pas bâclé : ayant toujours lu les remerciements des thèses en ma possession, (d'abord, parce que c'est la partie que je suis sûr de comprendre ; ensuite, pour vérifier qu'on ne m'avait pas oublié), je tacherais de ne pas trop expédier ceux-ci à la va-vite.

Les remerciements s'adressent généralement à trois catégories de personnes, suivant le type d'aide qu'elles ont apporté. Nous avons des remerciements pour des aides financières et professionnelles, que l'on pourrait résumer à "des sous et de l'encadrement !". Les remerciements sont également destinés aux personnes ayant fourni une aide "amicale". Celle-ci ne consiste pas, comme l'on pourrait le croire en des conseils "amicaux" ("tu aurais mieux fait de chercher un travail honnête, plutôt que de toucher l'argent des contribuables") mais plutôt en des attitudes amicales ("et si on allait au ciné ce soir?"). Notons que les deux types d'aide ne sont pas exclusifs l'un de l'autre (encore que je n'ai jamais songé à demander une aide financière pour aller au ciné, mais si un généreux mécène se propose...). Le troisième type d'aide enfin, est familial et concerne le cercle plus restreint des personnes forcées de vivre avec le thésard et de supporter ses sautes d'humeur consécutives au quatorzième ratage de la manipulation qui devait le rendre célèbre. Là encore, notons que le deuxième et le troisième type d'aide sont souvent très proches l'un de l'autre.

Ces grandes généralités brossées, il me faut passer à l'exercice proprement dit. Peu désireux de choisir entre les différentes catégories (pour ne pas vexer des amis m'ayant aidé professionnellement et les personnes m'ayant aidé amicalement dans un cadre professionnel), j'ai, au moins dans un premier temps, opté pour un ordre d'apparition chronologique dans la - forcément longue - liste des personnes à remercier.

Donc, parce qu'il faut bien commencer, il me faut d'abord remercier Micheline Colin-Belgrand, qui la première m'encadra lors de mon arrivée à l'INRA. C'était dans le cadre de mon DEA en 1993 - déjà. Elle m'emmena alors en

promenades à Aubure et dans le Beaujolais, promenades dont je revenais régulièrement les bras chargés d'échantillons de sol. Devenu accro, il me fallut 5 ans pour m'arrêter. Pour continuer sur cette lancée, je remercie également les autres responsables scientifiques de mon équipe d'accueil, l'équipe Cycles, à savoir Claude Nys et Marie-Pierre Turpault qui surent prodiguer conseils et coups de mains lorsqu'il le fallut. Je remercie plus spécialement Étienne Dambrine et Jacques Ranger qui eurent la tâche de succéder à Micheline en tant qu'encadrants, lorsque celle-ci eut décidé qu'elle préférait un type de balade plus familiale.

Rien n'aurait cependant été fait sans le reste du personnel scientifique et technique, tant de l'équipe que des autres équipes de l'INRA. Comme ça fait du monde, il est probable que je vais oublier quelqu'un, mais tant pis, je me lance. Merci donc à : Vincent Badeau, Nadège Barroy, Marise Bitsch, Marie-Béatrice Bogeat, Pascal Bonnaud, Claude Bréchet, Nicole Catania, André Clément, Serge Didier, Jean-Luc Dupouey, Jean-Marc Dussaulx, Christophe Faret, Louissette et Dominique Gelhaye, Frédéric Gérard, Gérard Goeltl, Sophie Godde, Paulette Guilliem, Marie Knipper, Yves Lefèvre, Frédéric Lejeau, Gérard Lévy, Pierre Montpied, Louis Michel Nageleisen, Gilles Nourisson, D. Perrin, Benoît Pollier, Nathalie Schvester, Natacha Teissier, Pierre Wernert. Tous n'ont pas apporté la même aide et les personnes les plus mises à contribution se reconnaîtront. Mais tous ont apporté un "plus", pas forcément scientifique et tous ont contribué à la bonne ambiance au cours de ma thèse. Une fraction de ce document leur appartient donc (une fraction seulement, j'ai quand même dû faire le reste).

Il me faut quand même adresser une mention spéciale (des GROS remerciements) à Séverine Bienaimé, qui a effectué une quantité astronomique d'analyses entre deux promenades avec nous ; une autre à Pascale Klett, chargée de recherches dans l'équipe Microbiologie des sols de l'INRA Nancy, qui a consacré une partie de son temps à m'inculquer des notions de microbiologie nécessaires à la compréhension d'une partie de mes résultats ; une à André Granier, Directeur de Recherches à l'INRA Nancy, qui a mis au point, testé, vérifié le modèle de fonctionnement du bilan hydrique des sols ayant servi dans une grande part des calculs de ce manuscrit ; et une mention très spéciale à Marie Lise Clause, pour l'aide constante qu'elle a apportée, mais surtout pour le lapin à la moutarde, les haricots du jardin, la tarte à la mirabelle et tutti quanti (quand j'écrivais qu'on peut travailler avec des amis...).

Pour continuer sur un aspect professionnel, je remercie les membres de mon comité de thèse, qui ont permis une évaluation bien utile de mon travail à quelques mois de la date fatidique, et ont pu en dégager la substantifique moelle, ce

que je n'avais pas toujours su faire. Ce Comité comprenait Messieurs Étienne Dambrine et Jacques Ranger, déjà remerciés plus haut, qui ne se froisseront donc pas, j'espère, si je ne m'étends pas davantage. Je remercierai plus longuement Maurice Bonneau, Chargé de Mission auprès du Ministère de l'Agriculture, qui eut une vue sur l'ensemble de mon travail tout au long de ma thèse. Merci à Monsieur Rémi Chaussod, Directeur de Recherches à l'INRA Dijon qui outre les conseils qu'il m'a donnés lors de ce Comité, m'avait accueilli dans son laboratoire pendant une semaine afin de m'enseigner la méthodologie de compartimentation de la matière organique. Enfin, le Comité comprenait Monsieur Francis Andreux, professeur à l'Université de Bourgogne, qui a de plus accepté d'être membre de mon jury, ce dont je lui suis reconnaissant.

Au passage, merci à quelques "sponsors", notamment au Ministère de l'Enseignement et de la Recherche, qui m'a fourni une allocation m'autorisant à vivre de façon décente (c'est de bon coeur que je remercie pour mon premier salaire...). Les programmes Européens NIPHYS et CANIF auront quant à eux fourni l'argent soutenant les recherches à Aubure. Sans eux, je ne pense pas que cette thèse aurait vu le jour.

Dans un registre plus léger, je vais maintenant remercier les personnes dont la présence à l'INRA est peut-être plus éphémère, les stagiaires, mais qui à mes yeux ont grandement contribué à la qualité de la vie au laboratoire et ailleurs, et dont je me sens proche, suite à ma condition, à moi aussi, d'"intermittent du spectacle". Je revois ce triste jour de janvier 1993, quand je me suis retrouvé dans le petit bureau des stagiaires d'alors en compagnie de quatre énergumènes. Saïd est toujours là. Nous sommes dans un bureau un peu plus grand, mais parfois plus peuplé. Pierrot, Jörg et Daldoum sont partis, plus ou moins loin, mais ils ne sont pas dépréciés pour autant à mes yeux. Parmi les heureux veinards d'alors bénéficiant d'un bureau plus grand, Renato lui aussi a rejoint son Brésil natal. Et puis d'autres sont venus renouveler le cheptel : Bernd, Cathy, Mark, Magali, Laurent, Sébastien, Anne de Normandie, Anne de Bourgogne, Anne de Bretagne (non, je plaisante...), Ahlame, Quentin, José...

Bon, j'ai bien dû oublier trente personnes, mais il faut conclure, j'ai une thèse à finir me disent mes Directeurs (c'est toujours quand on s'amuse... !). J'aimerais remercier toute ma petite famille et mes "très proches" (mes deux grands amis), et tous ceux qui comptent beaucoup pour moi et qui n'avaient pas besoin de cette thèse pour savoir que je les aime.

Voilà, sur ce, si vous êtes arrivés au bout de ces remerciements, vous êtes de la catégorie lecteur tenace. Réjouissez-vous car ce qui suit nécessitera toute votre attention...

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Le cycle de l'azote en forêt

Figure 1.2. Cycle de l'azote, production et consommation de protons (d'après Reuss et Johnson, 1986)

Figure 2.1. Localisation géographique des sites d'étude

Figure 2.2. Carte géologique du bassin versant du Strengbach, mise à l'échelle 1/37500

Figure 2.3. Localisation des peuplements étudiés dans le bassin versant du Strengbach

Figure 2.4. Schéma de l'histoire des peuplements à Aubure (d'après Koerner et Dambrine, comm. pers.)

Figure 2.5. Localisation des peuplements étudiés à Vauxrenard

Figure 2.6. Histoire de l'occupation ancienne des sols à Vauxrenard (d'après Koerner, comm. pers.)

Figure 2.7. Organisation de l'ancienne ferme à la Cude (d'après Koerner, 1999)

Figure 2.8. Organisation de l'ancienne ferme au Solem (d'après Koerner, 1999)

Figure 2.9. Organisation de l'ancienne ferme à la Feigne des Brûleux (d'après Koerner, 1999)

Figure 2.10. Organisation de l'ancienne ferme au Muesbach (d'après Koerner, 1999)

Figure 3.1. Installation des cylindres dans le sol.

1 - Vue latérale de 4 cylindres.

2 - Vue de dessus

Figure 3.2. L'incubation *in situ*

Figure 3.3. Test des résines au laboratoire : efficacité de l'adsorption en fonction de la quantité d'azote minéral apporté (1 percolation)

Figure 3.4. Test des résines au laboratoire : pourcentage d'azote désorbé en fonction de la quantité fixée

Figure 3.5. Test des résines au laboratoire : quantité d'azote fixé en fonction de la quantité désorbée

Figure 3.6. Test des résines anioniques sur le terrain : corrélations entre la quantité d'ions fixés dans le sachet supérieur et dans les deux sachets

Figure 3.7. Test des résines cationiques sur le terrain : corrélations entre la quantité d'ions fixés dans le sachet supérieur et dans les deux sachets

Figure 3.8. Humidité du sol dans et hors des cylindres à Aubure

Figure 3.9. Les compartiments de la matière organique en fonction de leur dégradabilité

Figure 4.1. Relations entre les concentrations en azote minéral dans le sol incubé et non incubé à Aubure

Figure 4.2. Évolution des concentrations en azote minéral à Aubure (sol non incubé)

Figure 4.3. Relations entre le drainage de nitrate à l'extérieur (Plaques) et à l'intérieur (Résines) des cylindres à Aubure

Figure 4.4. Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol

- a - Peuplement E45 (pessière de 45 ans)
- b - Peuplement E90 (pessière de 90 ans)
- c - Peuplement H150 (hêtraie de 150 ans)
- d - Comparaison entre peuplements

Figure 4.5. Corrélations entre la minéralisation (en 1996) ou la nitrification (entre avril 1994 et octobre 1996) et la température à Aubure

Figure 4.6. Incubations au laboratoire : effet de la température

Figure 4.7. Incubations au laboratoire : effet de l'humidité du sol

Figure 4.8. Incubations au laboratoire de sols de jeunes pessières ; comparaison avec le sol de E90

- a - Concentrations en azote minéral
- b - Pourcentage d'azote nitrique

Figure 4.9. Comparaison des profils de $\delta^{15}\text{N}$ dans la hêtraie de 150 ans (H150) et la pessière de 90 ans (E90) d'Aubure (d'après Zeller, comm. pers.)

Figure 4.10. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Aubure

- a - Pessière de 45 ans (E45)
- b - Pessière de 90 ans (E90)
- c - Hêtraie de 150 ans (H150)

Figure 4.11. Concentrations en azote minéral dans le sol incubé ou non incubé à Vauxrenard en fonction des saisons

Figure 4.12. Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Vauxrenard lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol

- a - Comparaison entre peuplements
- b - Peuplement de Douglas de 20 ans (D20)
- c - Peuplement de Douglas de 40 ans (D40)
- d - Peuplement de Douglas de 60 ans (D60)

Figure 4.13. Corrélations entre nitrification, température et humidité à Vauxrenard

- a - Entre nitrification et température
- b - Entre nitrification et humidité

Figure 4.14. Incubations au laboratoire des sols de Vauxrenard

Figure 4.15. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Vauxrenard

a - Peuplement de Douglas de 20 ans (D20)

b - Peuplement de Douglas de 40 ans (D40)

c - Peuplement de Douglas de 60 ans (D60)

Figure 4.16. Évolution temporelle des stocks de carbone à Vauxrenard

a - Carbone facilement extractible

b - Carbone de la biomasse microbienne

c - Carbone difficilement extractible (métabolites)

Figure 4.17. Évolution des concentrations en carbone avec la profondeur

a - Carbone facilement extractible

b - Carbone de la biomasse microbienne

c - Carbone difficilement extractible (métabolites)

Figure 4.18. Étude de l'influence du passé cultural : concentrations en azote minéral

a - Avant incubation (3 répétitions)

b - Après 4 semaines d'incubation au laboratoire à 30°C (2 répétitions)

Figure 4.19. Pourcentage de N-NO_3^- par rapport à l'azote minéral total en fonction de l'utilisation ancienne

Figure 4.20. Influence du passé cultural : azote minéral produit dans les horizons 0-15 et 15-30 cm

a - N-NO_3^-

b - $\text{N-NO}_3^- + \text{N-NH}_4^+$

Figure 4.21. Pourcentage de nitrate produit en 4 semaines d'incubation en fonction de la profondeur

Figure 4.22. Étude de l'influence du passé cultural : pourcentage relatif de nitrate formé en fonction du $\delta^{15}\text{N}$ relatif

Figure 5.1. Déterminisme des différentes phases du cycle de l'azote

Figure 5.2. Relation entre minéralisation et nitrification dans 64 sols forestiers

Figure 5.3. Relation entre minéralisation et prélèvement racinaire dans 23 sols forestiers

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1.1.** Sources et puits de protons du cycle de l'azote.
- Tableau 2.1.** Caractéristiques générales des peuplements étudiés sur le site d'Aubure.
- Tableau 2.2.** Caractéristiques physico-chimiques des sols sous les pessières E90 (90 ans), E45 (45 ans) et E15 (15 ans) et sous la hêtraie H150 (150 ans) à Aubure.
- Tableau 2.3.** Caractéristiques générales en 1992 des peuplements étudiés à Vauxrenard (d'après Ranger *et al.*, 1997).
- Tableau 2.4.** Caractéristiques physico-chimiques générales des sols à Vauxrenard sous les peuplements de 20, 40 et 60 ans (d'après Marques, 1996) et sous le peuplement M (Douglas de 20 ans sur métatuf, d'après Boisset, 1996).
- Tableau 2.5.** Caractéristiques générales des sites d'étude du passé cultural.
- Tableau 2.6.** Caractéristiques physico-chimiques de l'horizon organo-minéral supérieur des sols étudiés à la Cude, au Solem, à la Feigne et au Muesbach.
- Tableau 3.1.** Effet de la durée de contact entre le sol et le KCl sur l'efficacité d'extraction de l'azote minéral.
- Tableau 3.2.** Comparaison de l'utilisation de neuf cylindres séparés ou de trois triplets sur les concentrations en azote minéral et l'humidité du sol.
- Tableau 3.3.** Efficacité d'adsorption des résines au laboratoire, en fonction du type de résines et du nombre de percolations.
- Tableau 3.4.** Différents types d'incubation *in situ*.
- Tableau 3.5.** Les incubations effectuées au laboratoire des sols d'Aubure et de Vauxrenard.
- Tableau 3.6.** Dates d'échantillonnage et horizons étudiés lors de la compartimentation de la matière organique.
- Tableau 4.1.** Comparaison des concentrations en azote minéral à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres à Aubure.
- Tableau 4.2.** Pluvioléssivats et drainages d'azote minéral à Aubure.
- Tableau 4.3.** Production d'azote minéral à Aubure.
- Tableau 4.4.** Minéralisation et nitrification au laboratoire à 15°C et 6°C dans les sols de trois peuplements d'Aubure prélevés en février 1994 : une pessière de 45 ans (E45), une pessière de 90 ans (E90) et une hêtraie de 150 ans (H150).
- Tableau 4.5.** Effet de la saison de prélèvement sur la minéralisation et la nitrification. Comparaison des incubations au laboratoire à 15°C et *in situ* dans les sols de trois peuplements d'Aubure : une pessière de 45 ans (E45), une pessière de 90 ans (E90) et une hêtraie de 150 ans (H150).
- Tableau 4.6.** Rapport C/N des litières des peuplements E45 (pessière de 45 ans), E90 (pessière de 90 ans) et H150 (hêtraie de 150 ans) à Aubure.

Tableau 4.7. Prélèvements radiculaires d'azote minéral à Aubure.

Tableau 4.8. Concentrations en azote minéral à Vauxrenard, à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres.

Tableau 4.9. Apports atmosphériques et drainage d'azote minéral dans les eaux lysimétriques à Vauxrenard.

Tableau 4.10. Prélèvements radiculaires, minéralisation et nitrification à Vauxrenard.

Tableau 4.11. Stocks moyens de carbone extractible à Vauxrenard.

Tableau 4.12. Pourcentage de carbone extrait par horizon.

Tableau 4.13. Estimation de la biomasse microbienne carbonée réelle à Vauxrenard.

Tableau 4.14. Déterminisme de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure, à Vauxrenard et dans les sites d'étude de l'influence du passé cultural.

Tableau 5.1. Résultats d'incubations *in situ* effectuées en forêt.

Tableau B.1. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure dans la pessière de 45 ans (E45).

Tableau B.2. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure dans la pessière de 90 ans (E90).

Tableau B.3. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure dans la hêtraie de 150 ans (H150).

Tableau B.4. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Vauxrenard dans le peuplement de Douglas de 20 ans (D20).

Tableau B.5. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Vauxrenard dans le peuplement de Douglas de 40 ans (D40).

Tableau B.6. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Vauxrenard dans le peuplement de Douglas de 60 ans (D60).

LISTE DES PHOTOS

Photo 2.1. Bassin versant du Strengbach : vue sur Aubure depuis la très jeune pessière âgée de 15 ans (E15)

Photo 2.2. Symptômes de dépérissement dans le bassin versant du Strengbach : jaunissement des aiguilles dans la pessière de 45 ans (E45)

Photo 2.3. Bassin versant du Strengbach : vue d'un pluviomètre dans la pessière de 90 ans (E90)

Photo 2.4. Bassin versant du Strengbach : dispositif de collecte des écoulements de tronc dans la hêtraie de 150 ans (H150)

Photo 2.5. Peuplement de Douglas de 40 ans à Vauxrenard : dispositif de collecte des pluviolessivats

Photo 2.6. Peuplement de Douglas de 60 ans à Vauxrenard : dispositif de collecte des chutes de litière

Photo 2.7. La ruine de la Cude

Photo 2.8. Vue des anciens murs au Solem

Photo 2.9. Le mur entourant l'ancienne ferme à la Feigne des Brûleux

Photo 2.10. La ruine du Muesbach

Photo 3.1. Vue d'une rangée de cylindres laissé incubé (Vauxrenard D60)

Photo 3.2. *Idem*, gros plan

Photo 3.3. Prélèvement du sol : le cylindre est retiré du sol

Photo 3.4. Prélèvement du sol (suite) : le sol est mis dans un sac plastique

Photo 3.5. Dispositif de collecte des solutions du sol : installation des plaques lysimétriques à Vauxrenard

Photo 3.6. Le dernier centimètre de sol au fond des cylindres est retiré

Photo 3.7. Installation du sachet de résine (*fond du cylindre*)

Photo 3.8. Installation du filet plastique (*fond du cylindre*)

Photo 3.9. Le cylindre est remis à son emplacement initial

Photo 3.10. Cylindre et ses deux sachets de résine anionique

Photo 3.11. Cylindre et ses deux sachets de résine cationique

Les photographies ont été prises par W. Koerner (Photos 2.1 à 2.4 et 2.7 à 2.12) et D. Gelhaye (Photos 2.5 et 2.6 et 3.1 à 3.11).

TABLE DES MATIERES

TABLE DES MATIERES

I. Rappels bibliographiques : le cycle de l'azote en forêt.....	1
I.1. Les apports atmosphériques.....	2
I.1.1. La fixation.....	3
I.1.2. Les dépôts.....	3
<i>I.1.2.1. Formes et importance des dépôts.....</i>	<i>3</i>
<i>I.1.2.2. Effets des dépôts sur les peuplements ; saturation en azote.....</i>	<i>4</i>
<i>I.1.2.3. Effets des apports sur la diversité floristique et faunistique.....</i>	<i>6</i>
I.1.3. Les apports dans notre étude.....	6
I.2. L'azote au niveau du peuplement forestier.....	6
1.2.1. Absorption foliaire et récréation.....	6
1.2.2. Immobilisation ligneuse, allocation de l'azote et transferts internes.....	7
I.3. Le cycle de l'azote au niveau du sol.....	9
I.3.1. Chutes de litière, matière organique du sol et humification.....	9
I.3.2. La minéralisation.....	10
<i>I.3.2.1. Définitions et caractéristiques.....</i>	<i>10</i>
<i>I.3.2.2. Influences des facteurs physico-chimiques sur la minéralisation.....</i>	<i>10</i>
<i>I.3.2.3. Importance de la minéralisation en forêt.....</i>	<i>12</i>
I.3.3. La nitrification.....	12
<i>I.3.3.1. Influence des conditions physico-chimiques.....</i>	<i>13</i>
<i>I.3.3.2. Le cas particulier de la nitrification en sol acide.....</i>	<i>14</i>
<i>I.3.3.3. Importance de la nitrification en forêt.....</i>	<i>15</i>
I.3.4. Le prélèvement par les racines et l'immobilisation microbienne.....	15
<i>I.3.4.1. Le prélèvement par les racines.....</i>	<i>15</i>
<i>I.3.4.2. L'immobilisation microbienne.....</i>	<i>17</i>
I.4. Les pertes.....	17
I.4.1. La dénitrification.....	17
<i>I.4.1.1. Définition et caractéristiques.....</i>	<i>17</i>
<i>I.4.1.2. Influence des paramètres physico-chimiques.....</i>	<i>18</i>
<i>I.4.1.3. Importance quantitative de la dénitrification.....</i>	<i>19</i>
I.4.2. Autres pertes par voie gazeuse.....	19
I.4.3. Les pertes par drainage.....	19
I.4.4. Les exportations humaines.....	21

I.4.4.1. <i>La collecte de litière</i>	21
I.4.4.2. <i>L'exploitation du bois</i>	21
I.5. Cycle de l'azote et fonctionnement des sols.....	22
I.6. Objectifs de notre étude.....	24
II. Présentation des sites d'étude	26
II.1. Aubure	26
II.1.1. Géographie et climat.....	26
II.1.2. Géologie.....	27
II.1.3. Les peuplements.....	27
II.1.4. Les sols.....	28
II.1.5. Histoire de l'occupation des sols.....	28
II.1.6. Les peuplements étudiés.....	29
II.1.6.1. <i>Caractéristiques générales</i>	30
II.1.6.2. <i>Les sols</i>	31
II.1.6.3. <i>Histoire des peuplements étudiés</i>	31
II.2. Vauxrenard	32
II.2.1. Géographie et climat.....	32
II.2.2. Géologie.....	32
II.2.3. Les peuplements étudiés.....	33
II.2.4. Les sols.....	34
II.2.5. Histoire de l'occupation des sols.....	35
II.3. Les sites d'étude de la Cude, du Solem, de la Feigne des Brûleux et du Muesbach	36
II.3.1. Présentation générale.....	36
II.3.2. Descriptif des anciennes pratiques agricoles étudiées.....	37
II.3.2.1. <i>Les forêts anciennes</i>	38
II.3.2.2. <i>Les anciens champs</i>	39
II.3.2.3. <i>Les anciens jardins</i>	39
II.3.2.4. <i>Les anciens prés</i>	39
II.3.2.5. <i>L'ancienne pâture</i>	40
II.3.3. La Cude.....	40
II.3.4. Le Solem.....	41
II.3.5. La Feigne des Brûleux.....	41
II.3.6. Le Muesbach.....	42
II.4. Synthèse sur l'ensemble des sites d'étude du cycle de l'azote	42
III. Méthodologie	44
III.1. La méthode d'incubation <i>in situ</i>	44
III.1.1. Principe de la méthode.....	44

III.1.2. Estimation des apports et des pertes : collecte des solutions et des données météorologiques.....	45
III.1.3. Estimation des pertes par drainage dans les cylindres.....	45
III.1.4. Modifications du protocole d'incubation.....	46
III.1.5. Traitement des échantillons et analyses.....	47
III.1.6. Équations.....	47
III.1.7. Mises au point méthodologiques.....	49
III.1.7.1. Effets du temps de contact sol-KCl.....	49
III.1.7.2. Nombre de répétitions.....	50
III.1.7.3. Emploi des résines.....	52
III.1.7.3.1. Historique de la démarche.....	52
III.1.7.3.2. Test d'efficacité au laboratoire.....	54
III.1.7.3.3. Test d'efficacité sur le terrain.....	57
III.1.7.3.4. Application lors de l'établissement des bilans.....	58
III.1.8. Critique de la méthode.....	60
III.1.9. Conclusion partielle sur la méthode d'incubation <i>in situ</i>	65
III.2. Les incubations au laboratoire.....	65
III.2.1. Les objectifs.....	65
III.2.2. Traitements des échantillons et analyses.....	67
III.3. La compartimentation de la matière organique.....	67
III.4. Synthèse sur les méthodes employées.....	70
IV. Résultats et Discussion.....	72
IV.1. Aubure.....	72
IV.1.1. Concentrations en azote minéral dans le sol, les pluviollessivats et les eaux de drainage.....	72
IV.1.1.1. Variations des concentrations en azote minéral dans et hors des cylindres.....	72
IV.1.1.2. Flux d'azote minéral déposé au sol par les pluviollessivats.....	74
IV.1.1.3. Drainage dans les cylindres et hors des cylindres.....	76
IV.1.1.3.1. Drainage hors des cylindres.....	76
IV.1.1.3.2. Drainage dans les cylindres.....	76
IV.1.2. Minéralisation et nitrification sur le terrain.....	77
IV.1.3. Minéralisation et nitrification au laboratoire.....	82
IV.1.3.1. Effet de la température.....	82
IV.1.3.2. Effet de la saison de prélèvement.....	83
IV.1.3.3. Effet de l'humidité du sol.....	84
IV.1.3.4. Conclusions partielles sur les incubations au laboratoire.....	85

IV.1.4. Effet de l'âge des peuplements.....	86
IV.1.5. Effets du sol et de l'espèce forestière.....	87
IV.1.6. Synthèse sur la production d'azote minéral à Aubure.....	90
IV.1.7. Les prélèvements d'azote minéral à Aubure.....	92
IV.1.7.1. Résultats.....	92
IV.1.7.2. Calcul des prélèvements et immobilisation microbienne.....	94
IV.1.7.3. Répartition des prélèvements.....	95
IV.1.8. Cycle de l'azote et cycle biogéochimique des autres éléments à Aubure.....	97
IV.2. Vauxrenard.....	98
IV.2.1. Les concentrations en azote minéral dans le sol.....	98
IV.2.2. Les différents flux du cycle de l'azote.....	100
IV.2.2.1. Apports et drainage.....	100
IV.2.2.2. Minéralisation et nitrification.....	101
IV.2.2.3. Prélèvement radiculaire.....	103
IV.2.3. L'incubation au laboratoire.....	104
IV.2.4. Le cycle de l'azote et celui des autres éléments.....	104
IV.2.5. Conclusion sur les incubations <i>in situ</i> et au laboratoire.....	111
IV.2.6. Effets de la position topographique des peuplements.....	111
IV.2.6.1. Variabilité temporelle des stocks de carbone.....	112
IV.2.6.2. Variabilité en fonction de la profondeur.....	114
IV.2.6.3. Pourcentage de carbone extrait.....	115
IV.2.6.4. Conclusion sur les stocks de carbone.....	116
IV.3. Étude de l'influence du passé culturel.....	118
IV.3.1. Contexte.....	118
IV.3.2. Résultats.....	119
IV.3.3. Discussion.....	121
IV.3.4. Conclusion sur l'effet du passé culturel.....	123
IV.4. Synthèse sur le cycle de l'azote en forêt.....	124
IV.4.1. Déterminisme de la production de l'azote minéral.....	124
IV.4.2. Dynamique du cycle de l'azote et conséquences sur la fertilité du système.....	126
V. Conclusion.....	130
V.1. Retour sur la méthodologie employée.....	130
V.2. Résultats.....	132
V.3. Perspectives.....	139
VI. Références bibliographiques.....	141
Annexes.....	158

Annexe A. Protocole de préparation et d'utilisation des résines échangeuses d'ions.....	158
A.1. Régénération.....	158
A.1.1. Résine anionique.....	158
A.1.1.1. Fiche technique.....	158
A.1.1.2. Première utilisation.....	158
A.1.1.3. Régénération.....	158
A.1.2. Résine cationique.....	159
A.1.2.1. Fiche technique.....	159
A.1.2.2. Première utilisation.....	159
A.1.2.3. Régénération.....	160
A.1.3. Conditionnement des résines régénérées.....	160
A.1.4. Conditions d'utilisation.....	160
Annexe B. Bilans annuels et moyennes des incubations <i>in situ</i> à Aubure et à Vauxrenard.....	161
B.1. Aubure.....	161
B.1.1. Pessière de 45 ans (E45).....	161
B.1.2. Pessière de 90 ans (E90).....	161
B.1.3. Hêtraie de 150 ans (H150).....	161
B.2. Vauxrenard.....	161
B.2.1. Peuplement de Douglas de 20 ans (D20).....	161
B.2.2. Peuplement de Douglas de 40 ans (D40).....	161
B.2.3. Peuplement de Douglas de 60 ans (D60).....	161

I. PREMIERE PARTIE :
RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES : LE CYCLE DE L'AZOTE EN
FORET

I. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES : LE CYCLE DE L'AZOTE EN FORET

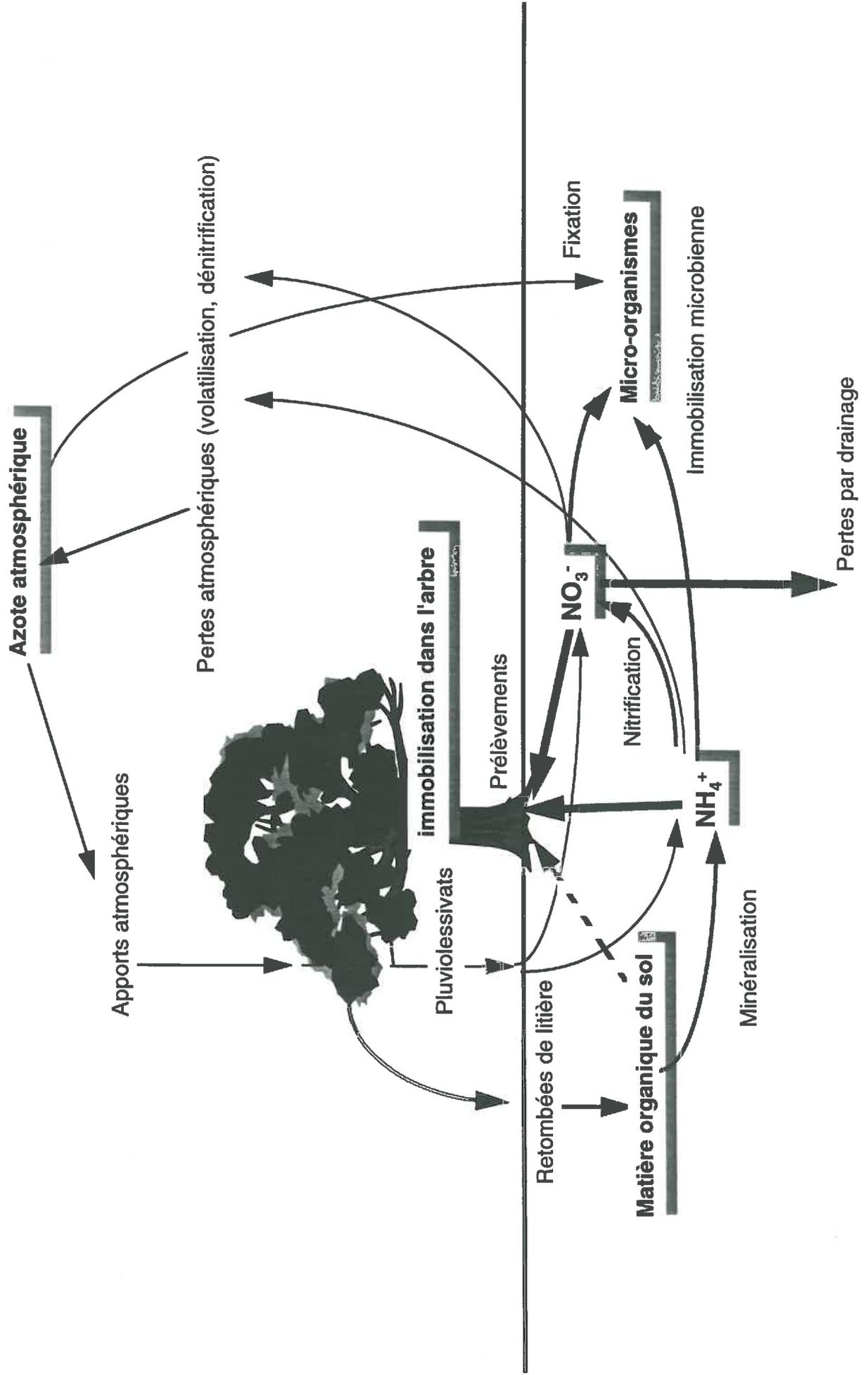
L'azote est un composant de très nombreuses molécules organiques essentielles pour le fonctionnement des êtres vivants (protéines, acides nucléiques, vitamines, etc.). C'est un élément généralement limitant de la croissance des peuplements forestiers. En effet, les apports en azote par l'altération des roches sont nuls, contrairement à ceux de nombreux nutriments, bien que les plus grandes réserves d'azote se situent dans le manteau de la lithosphère (Stevenson, 1986). Les teneurs en azote sont généralement plus élevées dans les sols forestiers que dans les sols agricoles. Dans ces derniers, la teneur en azote est voisine de 1 mg.kg^{-1} dans l'horizon organo-minéral (MacCarty *et al.*, 1995, pour des sols agricoles américains) ; dans 101 peuplements du réseau RENECOFOR¹, la teneur en azote est de $2,2 \text{ mg.kg}^{-1}$ pour l'horizon 0-10 (Ponette *et al.*, 1997). Cette teneur est plus élevée dans les sols bruns acides et les sols bruns ocreux ($2,4 \text{ mg.kg}^{-1}$ et $2,3 \text{ mg.kg}^{-1}$) que dans les podzols ($1,6 \text{ mg.kg}^{-1}$). Toutefois, la pérennité de l'alimentation en azote des peuplements forestiers est principalement dépendante de flux (apports, minéralisation, nitrification, prélèvements...) et de la forme prise par ces flux.

Dans un écosystème forestier (Figure 1.1), les apports se font essentiellement par voie atmosphérique. Il s'agit de la fixation, symbiotique ou non, d'azote gazeux et des dépôts atmosphériques (humides, secs et occultes) de polluants azotés. D'éventuels apports par engrais peuvent également avoir lieu. Dans un écosystème agricole, ces derniers sont largement prépondérants.

Le cycle de l'azote en forêt peut ensuite se résumer à certain nombre de flux au niveau du peuplement et du sol : absorption et récréation foliaire, immobilisation ligneuse, accroissement annuel et translocations internes. Ces transformations se répercutent au niveau du sol par un apport de matière organique fraîche azotée (chute de litière au sens large) et par les pluviollessivats (précipitations après le passage par la canopée). D'autres transformations se déroulent en même temps dans le sol : humification, minéralisation et éventuellement nitrification de la matière organique du sol, immobilisation microbienne. Le compartiment "sol" agit en retour sur le peuplement en fournissant une quantité d'azote (minéral généralement) disponible pour le prélèvement racinaire.

¹ REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers. Il comprend 102 peuplements répartis sur l'ensemble du territoire national.

Figure 1.1. Le cycle de l'azote en forêt



Enfin, le cycle comporte un certain nombre de sorties, par l'intermédiaire des eaux de drainage, des pertes gazeuses, auxquelles il faut rajouter les éventuelles exportations humaines *via* les récoltes.

La disponibilité en azote d'un écosystème forestier dépend donc de l'intensité des apports, de la capacité du sol à retenir et à transformer l'azote, de la vitesse de prélèvement de l'azote par la végétation et de l'intensité des récoltes. Il faut garder à l'esprit que les réserves actuelles du sol en azote découlent de l'intensité présente de ces phénomènes, mais aussi de leur évolution passée. Ceci est particulièrement vrai dans les plantations, situées généralement sur d'anciens terrains agricoles, et qui possèdent souvent une matière organique en grande partie héritée de leurs utilisations passées.

La pérennité d'un écosystème forestier est assurée par un équilibre dynamique entre les différents flux constitutifs du cycle biogéochimique des éléments. Or, le cycle de l'azote est étroitement lié à d'autres cycles. Citons quelques exemples tels l'importance du rapport C/N d'un sol sur la vitesse de minéralisation de la matière organique, donc la fourniture d'éléments nutritifs aux racines ; les apports conjoints de NO_3^- et de protons par voie atmosphérique ; les pertes simultanées par drainage de NO_3^- et de cations alcalins ou alcalino-terreux (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} par exemple). Les modifications des flux, par exemple par action anthropique (pollution, engrais, exportations...), se répercutent donc sur l'ensemble des cycles biogéochimiques. Par conséquent, la fertilité des sols forestiers, c'est à dire leur capacité à assurer la croissance des peuplements à court et à long terme, est étroitement liée au cycle de l'azote.

Dans les paragraphes qui suivent, nous avons exposé les différentes étapes du cycle de l'azote, en insistant sur les particularités du système "forêt". A chaque étape, les points qui restent obscurs ont été soulignés afin de présenter les différents aspects qui ont conditionné nos recherches.

I.1. Les apports atmosphériques

Les apports atmosphériques s'effectuent principalement sous deux formes : des apports actifs, fixation symbiotique ou non de N_2 atmosphérique, et des apports passifs d'azote minéral par les dépôts : dépôts humides (NO_3^- , NH_4^+ et HNO_3 des pluies et de la neige) ; dépôts secs (NH_3 et NO_x sous forme gazeuse, poussières atmosphériques) ; dépôts occultes (azote minéral de la brume, du brouillard, etc.).

Les apports constituent la seule source externe d'azote à l'écosystème, donc la seule source susceptible de compenser les pertes par drainage ou voie gazeuse.

I.1.1. La fixation

Elle est assurée exclusivement par des micro-organismes, symbiotiques ou non.

La fixation symbiotique est due essentiellement aux bactéries appartenant au genre *Rhizobium*, associées aux Légumineuses et aux actinomycètes du genre *Frankia* associés au genre *Alnus*. L'azote atmosphérique fixé par les micro-organismes est ensuite utilisable par les végétaux supérieurs, après réduction de N_2 en NH_3 . Driscoll et Schaefer (1989) indiquent que la fixation varie entre 50 et 300 $kg-N.ha^{-1}.an^{-1}$ dans les forêts, lors des premières étapes de recolonisation naturelle par la forêt.

Dans les deux sites où nous avons étudié *in situ* le cycle de l'azote (Aubure et Vauxrenard, voir chapitre II), la fixation symbiotique ne représente vraisemblablement qu'une part négligeable des entrées du cycle, en raison de l'absence d'espèces associées à des fixateurs.

La fixation non symbiotique est assurée par des bactéries, des cyanobactéries, des Actinomycètes, voire des champignons (Pantosh-Derimova, 1994). En forêt tempérée, elle varierait entre 0,2 et 11,2 $kg-N.ha^{-1}.an^{-1}$ (Driscoll et Schaefer, 1989) mais Binkley (1995) recense des valeurs pouvant atteindre 40 $kg-N.ha^{-1}.an^{-1}$ sous pessière. Favilli et Messini (1990) ont effectué des mesures et des recensements de la fixation non symbiotique effectuée par des micro-organismes vivant au niveau phyllosphérique. Elle atteint en moyenne 9 à 12 $kg-N.ha^{-1}.an^{-1}$. L'azote ainsi fixé est ensuite utilisé par les micro-organismes vivant sur les feuilles, prélevé par les végétaux au niveau foliaire ou retrouvé au niveau des pluviollessivats et des écoulements de tronc. Il n'est donc généralement que partiellement pris en compte au niveau des bilans d'azote.

I.1.2. Les dépôts

I.1.2.1. Formes et importance des dépôts

On distingue trois types de dépôts :

- 1) les dépôts humides provenant des précipitations (pluies, neiges) ;
- 2) les dépôts secs, composés de diverses particules solides (poussières, aérosols...) de taille généralement inférieure à 2 μm (Lovett, 1992), et de gaz. Les

gaz sont HNO_3 , NO_2^- et NH_3 . NH_3 n'est présent qu'à proximité des sources de pollutions d'origines agricoles (lisier). La vitesse de déposition de NO_2^- est faible, de sorte que cette forme d'apport est faible par rapport aux autres sources (Lovett, 1992). HNO_3 est présent en très faibles concentrations, mais sa vitesse de dépôt est relativement élevée. Parmi les gaz, HNO_3 est ainsi celui dont le dépôt fournit l'apport le plus important.

3) Les dépôts occultes, inclus dans le brouillard, importants en altitude.

Les dépôts d'azote, surtout les dépôts secs, sont élevés près des zones d'émission (Landmann *et al.*, 1991). Les dépôts secs contiennent généralement plus d'azote que les dépôts humides, mais sont quantitativement plus variables. D'un point de vue méthodologique, les trois types de dépôts sont généralement collectés ensemble (Van Miegroet et Cole, 1985) sans que l'on puisse évaluer leur importance respective. A Vauxrenard, nous avons néanmoins disposé d'un capteur de brouillard, mais nous n'avons pas détaillé dans notre étude la forme des apports.

En France, les apports de NH_x sont à 80% d'origine animale, essentiellement issus de l'élevage bovin (Landmann *et al.*, 1991) alors que ceux de NO_x sont dus essentiellement à l'automobile et à l'industrie (Lovett, 1992). Weissen *et al.* (1990) signalent que dans certains sites des Ardennes, NH_4^+ représente entre 60 et 70% des apports azotés. Toutefois, les formes NH_x et NO_x sont en quantités variables suivant la localisation géographique.

Dambrine *et al.* (1995a) ont recensé des apports allant de 2 à 10 $\text{kg-N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ dans une vingtaine de forêts françaises, mais Nys (1987) a mesuré des apports pouvant atteindre environ 50 $\text{kg-N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$. D'une manière générale, les apports sont plus élevés sous les peuplements résineux que sous les peuplements feuillus (Van Praag et Weissen, 1984), du fait de l'effet filtre vis à vis des éléments, dû à leur feuillage persistant.

1.1.2.2. Effets des dépôts sur les peuplements ; saturation en azote

Trois grands effets sont sensibles sur la végétation : une augmentation de la productivité, des effets de toxicité et une augmentation de la sensibilité au stress et aux maladies.

Le C/N des sols forestiers du nord de l'Europe est généralement élevé (supérieur à 20) et l'azote est alors un facteur limitant de la croissance. L'azote déposé est donc partiellement utilisé par les peuplements et provoque une

augmentation de la productivité. Le drainage des nitrates est alors généralement limité.

Cette augmentation de la productivité se traduit par une croissance accrue et une augmentation des concentrations en azote dans les organes (Zöttl, 1990). Il en découle une augmentation de la demande pour les autres éléments (Skeffington et Wilson, 1988, Van Breemen et Van Dijk, 1988, Dambrine *et al.*, 1991a) qui peut ainsi contribuer à un appauvrissement du complexe d'échange du sol. Lorsque les peuplements sont situés sur des substrats pauvres, où le flux d'altération ne peut compenser l'appauvrissement, des carences nutritives, en magnésium par exemple, peuvent voir le jour (Weissen *et al.*, 1990, Zöttl, 1990, Kölling *et al.*, 1997). Notons toutefois la position nuancée de Hogervorst *et al.*, (1995) qui indiquent que les dépôts d'azote peuvent stimuler, au moins dans un premier temps, la décomposition de la matière organique et avoir également des effets bénéfiques.

Dans des sols à C/N bas (inférieur à 20 généralement), l'azote n'est plus un facteur limitant. Les apports peuvent alors être excessifs et provoquer des pertes par drainage. L'écosystème est alors dit "saturé en azote" puisqu'il ne peut plus retenir la totalité de l'azote déposé par voie atmosphérique (Gundersen, 1992a).

Le stade de développement des peuplements influe sur la quantité d'azote prélevée et par suite de la quantité drainée. Ainsi, un peuplement jeune et vigoureux absorbera généralement l'azote en quantités plus importantes qu'un peuplement mature, ce qui limitera les pertes (Emmett *et al.*, 1993, Harrison *et al.*, 1995).

Les phénomènes de toxicité peuvent être dus à de fortes concentrations en NH_3 , NO_3^- ou NO_2^- , notamment au niveau des feuilles, suite à des dépôts excessifs. L'arginine, synthétisée après absorption foliaire de N pourrait également s'avérer toxique. Il existe toutefois peu de certitudes concernant ces phénomènes (Skeffington et Wilson, 1988). Au niveau radicaire, une inhibition compétitive peut avoir lieu entre l'absorption de cations et celle de NH_4^+ (Skeffington et Wilson, 1988, Van Breemen et Van Dijk, 1988, Mehne-Jakobs et Gülpen, 1997). Zöttl (1990) note toutefois que la diminution de la mycorhization due à NH_4^+ n'a lieu qu'expérimentalement, à des concentrations jamais rencontrées sur le terrain. Mais une acidification du sol, consécutive à des dépôts de HNO_3 ou à la nitrification, peut provoquer une toxicité indirecte par solubilisation d'aluminium libre (Boudot *et al.*, 1995), ainsi que des carences en phosphore, suite à la raréfaction du phosphore disponible (Harrison *et al.*, 1995). Elle peut provoquer également une diminution de l'absorption radicaire par abaissement du nombre et de la diversité des mycorhizes (Skeffington 1990, Boxman *et al.*, 1998, Brandrud et Timmermann, 1998).

Enfin, des apports excessifs peuvent également provoquer une diminution de la résistance aux stress, le gel ou la sécheresse par exemple (Skeffington, 1990). Elle est généralement concomitante à une stimulation de la prolifération d'insectes parasites ou de champignons pathogènes (Van Brèemen et Van Dijk, 1988, Skeffington, 1990, Dambrine *et al.*, 1991b, Devèvre *et al.*, 1995).

1.1.2.3. Effets des apports sur la diversité floristique et faunistique

Des apports d'azote excédentaires provoquent un enrichissement des sols en azote. Par suite, certaines essences forestières et certaines Ericacées régressent, voire disparaissent. Elles sont alors remplacées par d'autres espèces, généralement nitrophiles, plus adaptées au nouveau milieu (Van Breemen et Van Dijk, 1988, Troelstra *et al.*, 1990, Dupouey *et al.*, 1992).

Il en va de même pour la diversité de la microflore, de la micro et de la macrofaune, qui peut diminuer (Van Breemen et Van Dijk, 1988, Hogervorst *et al.*, 1995) suite à la transformation du système.

1.1.3. Les apports dans notre étude

La part réservée aux apports dans notre étude est variable suivant leur forme. La fixation n'a pas été mesurée *per se*, mais son importance éventuelle est discutée dans le chapitre IV. Les dépôts secs et humides ont fait quant à eux l'objet de mesures en continu à Aubure et Vauxrenard. Leur importance quantitative est donc bien connue et apparaît dans les bilans d'azote du chapitre IV. Les conséquences vis à vis des pertes dans les systèmes étudiés ont été exposées et un bref retour sur la notion de saturation en azote des écosystèmes a été effectué dans les chapitres IV et V.

1.2. L'azote au niveau du peuplement forestier

1.2.1. Absorption foliaire et récrétion

Les apports mesurés hors couvert sont différents des apports sous couvert (Garten et Hanson, 1990). En effet, il peut exister une absorption foliaire de NH_4^+ , accompagnée par la récrétion d'ions alcalins et alcalino-terreux (Bonneau *et al.*, 1991). Il existe, plus rarement, une absorption foliaire de NO_3^- (Carleton et Kavanagh, 1990, Eilers *et al.*, 1992, Marques, 1996) suivie d'une récrétion de OH^- . Les apports d'azote *au sol* sont alors inférieurs à ceux des précipitations hors couvert

(Van Miegroet et Cole, 1985). D'autres auteurs (Van Breemen et Van Dijk, 1988, Koopmans *et al.*, 1997) constatent l'augmentation des dépôts sous couvert et l'expliquent par la dissolution des dépôts secs sur la canopée. Les estimations de récréation foliaire d'azote minéral intègrent généralement prélèvements foliaires et lessivage des dépôts secs (Nys, 1987).

C'est pourquoi, dans les deux sites où nous avons suivi pendant plusieurs années les flux d'azote, les apports ont été mesurés hors couvert et sous couvert.

1.2.2. Immobilisation ligneuse, allocation de l'azote et transferts internes

L'*immobilisation* annuelle dans la biomasse ligneuse (= pérenne) correspond à l'augmentation annuelle de la minéralomasse des organes ligneux. L'*allocation annuelle de l'azote* est calculée par la somme de la quantité d'azote immobilisé dans la minéralomasse ligneuse et de la quantité d'azote faisant retour au sol, pour l'ensemble du peuplement. Suivant les organes (feuilles, bois de tronc, écorce, racines...), elle est plus ou moins aisée à déterminer. Pour les feuilles, l'allocation est calculée comme la somme de l'azote faisant retour au sol par la chute de litière foliaire et de l'azote transféré des feuilles au reste de l'arbre *via* le houppier lors de la sénescence précédant l'abscission. Pour le cerne, l'allocation se calcule de manière identique (somme de l'azote immobilisé et de l'azote transféré au reste de l'arbre). L'estimation de ce prélèvement annuel est nécessaire à une vérification des prélèvements calculés au chapitre IV. Par soucis de clarté, j'utiliserai dans le reste du texte le terme "allocation" comme la somme de l'immobilisation annuelle et du retour au sol et le terme "prélèvement" pour décrire l'absorption par voie radiculaire, calculée par la méthode d'incubation *in situ* (voir III.1.6). L'allocation annuelle d'azote et l'immobilisation sont généralement déterminées par un échantillonnage destructif (Ranger *et al.*, 1992) précédé par un inventaire des peuplements sur une surface variable en fonction de l'âge et du nombre de tiges à l'hectare. Différents compartiments sont définis, dont les feuilles ou aiguilles de l'année et de plus d'un an ; les branches de l'année et de plus d'un an ; le bois de tronc ; l'écorce. Des mesures dendrométriques des différents compartiments sont ensuite effectuées, ainsi que des mesures de densité et de concentration en azote. On peut ainsi déterminer l'allocation annuelle et l'immobilisation (accroissement de la biomasse du compartiment considéré multiplié par une concentration considérée comme stabilisée). Après modélisation, un calcul à l'hectare est alors effectué à partir des inventaires réalisés.

L'allocation au compartiment radiculaire est la plus délicate à évaluer, par la difficulté d'accès aux racines fines, et par l'incertitude concernant leur temps de

renouvellement. Deux type d'estimation, par mesures directes ou indirectes, se dégagent.

Les mesures directes sont parfois effectuées par l'extraction de systèmes racinaires de chablis de différentes tailles, suivie d'un tri des racines de différents diamètres (Ranger *et al.*, 1992). Les méthodes les plus fréquemment employées (Vogt *et al.*, 1998) sont 1) des mesures visuelles de la croissance, dans des cylindres sans sol mais placés dans le sol ou par minirhizotrons² ; 2) des mesures, répétées plusieurs fois dans l'année, de la biomasse et de nécromasse racinaire (Vogt et Persson, 1991)³. Ces mesures directes sont généralement très contraignantes, c'est pourquoi des mesures indirectes ont été proposées.

Les mesures indirectes se basent sur la mesure d'un autre paramètre, comme la circonférence (Santantonio *et al.*, 1977), suivie de l'application de relations statistiques. Des estimations par bilan d'azote (Aber *et al.*, 1985) sont également effectuées : les prélèvements au sol sont calculés par une méthode d'incubation *in situ*. L'allocation à la biomasse est alors déterminée en soustrayant l'azote alloué aux organes aériens à la quantité d'azote prélevé.

Parallèlement à l'acheminement de l'azote prélevé des racines vers les organes en croissance, se produisent des *transferts internes* (= translocations) qui correspondent généralement à des transferts d'azote d'organes âgés vers des organes jeunes. Les feuilles donnent un excellent exemple de transferts internes, puisque lors de la sénescence, c'est parfois 50 à 60% de l'azote présent qui est mobilisé et transféré avant l'abscission (Prescott *et al.*, 1989, Zeller, 1998). Les transferts internes sont généralement calculés comme la différence entre l'allocation annuelle et l'immobilisation dans la biomasse ligneuse ou les retours au sol, suivant les compartiments⁴ (Ranger *et al.*, 1997).

Les intensités de ces différents flux, demande annuelle, immobilisation et transferts internes, et à un degré moindre absorption foliaire et récréation, vont réguler le prélèvement racinaire d'azote minéral.

² Système d'observations multiples dans le sol en place à partir de caméras miniaturisées. L'interprétation des images nécessite des logiciels spécialisés.

³ Les besoins sont alors estimés par la différence entre la somme (biomasse + nécromasse) maximale et minimale dans l'année, à condition que les deux sommes soient significativement différentes.

⁴ Après avoir pris en compte dans le cas du compartiment foliaire, la récréation et l'absorption foliaire.

I.3. Le cycle de l'azote au niveau du sol

I.3.1. Chutes de litière, matière organique du sol et humification

L'ensemble de l'azote prélevé n'est pas définitivement immobilisé dans la biomasse (voir plus haut). Une partie fait retour au sol *via* la chute de litière et très secondairement *via* la récréation. Outre les feuilles et les aiguilles, la litière comprend l'ensemble des organes tombés au sol (branches mortes, faines, glands et autres fruits, écailles...) auquel il convient d'ajouter la litière de racines mortes, généralement négligée dans les différentes études du fait de l'absence de méthode pratique de mesure. Staaf et Berg (1981) indiquent qu'en forêts tempérées, 15% en moyenne des apports de litière sont dus aux matériaux souterrains, mais que le pourcentage fourni par ces apports peut atteindre 70% dans des pinèdes suédoises. Il faut de plus tenir compte de la litière éventuellement produite par les strates arbustive, herbacée et muscinale. A Aubure et à Vauxrenard, les chutes de litière aérienne ont été mesurées en continu tout au long de l'étude. Les résultats obtenus ont été utilisés dans les bilans d'azote présentés pour chaque peuplement.

Suivant l'âge et l'espèce des peuplements, les teneurs en azote de la litière foliaire s'échelonnent entre 0,5 à 1,5% (voir les études de Perry *et al.*, 1987, Prescott et Preston, 1994, Zeller, 1998). La quantité totale de litière peut varier entre 1 et 6,3 t.ha⁻¹.an⁻¹ (Mangenot et Toutain, 1980) dans des peuplements de climat tempérés, suivant l'essence, l'âge et le nombre d'arbres à l'hectare. C'est plus de 50 kg d'azote (Gower et Son, 1992) qui peuvent ainsi faire retour au sol chaque année, uniquement pour les organes aériens des peuplements. Reich *et al.*, (1997) indiquent une chute de litière aérienne moyenne de 36 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ pour 90 peuplements. Staaf et Berg (1981) présentent des valeurs plus élevées, de 47 et 63 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, respectivement sous conifères et feuillus, mais en prenant en compte la litière radiculaire.

La décomposition (fragmentation et destruction de la matière organique originelle), l'humification (stabilisation de la matière organique dégradée sous une forme condensée) et la minéralisation (transformation des molécules organiques en molécules minérales de petites tailles) régulent ensuite la disponibilité de l'azote. En forêt, 90% de l'azote est en effet sous forme organique (matière organique du sol et litière, Poovarodom et Tate, 1988), utilisée rarement par les végétaux supérieurs (Driscoll et Schaefer, 1989). L'absorption d'azote minéral est en effet plus facile et moins coûteuse énergiquement.

La décomposition de la litière s'effectue en plusieurs phases, souvent simultanées : fragmentation biologique due à la faune du sol, colonisation par des micro-organismes saprophytes. La composition du cortège microbien colonisant la litière évolue au cours du temps. Elle est fonction des conditions climatiques et stationnelles, ainsi que de la composition de la litière (Arpin *et al.*, 1980). Ainsi, pendant que certaines molécules sont rapidement dégradées à des fins énergétiques (*minéralisation*), d'autres, après une première phase de dégradation, sont condensées en macromolécules stables, constituant l'essentiel de la matière organique du sol : c'est *l'humification*. Cette matière organique peut alors s'associer à des particules minérales (Babel, 1975, Schnitzer, 1981) et avoir un temps de résidence de plusieurs centaines d'années dans le sol (Paul et Juma, 1981, Monreal *et al.*, 1997).

I.3.2. La minéralisation

I.3.2.1. Définitions et caractéristiques

La minéralisation correspond à la transformation de l'azote organique en azote minéral, assimilable par les plantes. Toutefois, en conditions anaérobies, la minéralisation peut être incomplète et produit également des amines volatiles.

La réaction absorbe un proton lorsqu'elle s'arrête au stade NH_4^+ , mais elle est généralement suivie par des réactions productrices de protons : absorption et immobilisation microbienne de NH_4^+ , et surtout nitrification. On distingue ainsi la minéralisation brute, transformation de l'azote organique en azote minéral, de la minéralisation nette, transformation résiduelle de l'azote organique en azote minéral, après immobilisation microbienne.

La minéralisation concerne environ 1 à 4% de l'azote total du sol chaque année (Brown, 1982, Weissen *et al.*, 1990). L'azote minéralisé provient de la dégradation rapide d'une partie de la matière organique de la litière, et de la dégradation lente d'une partie de la matière organique humifiée du sol (Paul et Juma, 1981). Les micro-organismes responsables sont très nombreux et de nature variée : bactéries, champignons, actinomycètes. Ils sont généralement hétérotrophes, la matière organique servant à la fois de source de carbone et d'énergie.

I.3.2.2. Influences des facteurs physico-chimiques sur la minéralisation

Généralement, les matières organiques azotées sont faciles à dégrader. La fraction résistante nécessite cependant une sélection ou une adaptation des micro-

organismes, et la minéralisation de cette fraction peut n'avoir lieu qu'après un temps de latence. De plus, certains facteurs contribuent à ralentir la vitesse de minéralisation. Ainsi, l'argile peut enrober et protéger la matière organique (Sollins *et al.*, 1984, Hassink et Whitmore, 1997). De même, les matières organiques riches en composés polyphénoliques possèdent des C/N élevés (Prescott et Preston, 1994) et favorisent donc l'immobilisation microbienne (voir I.3.4.). Elles contribuent ainsi à diminuer la minéralisation brute. Sollins *et al.* (1984) notent toutefois que la vitesse de minéralisation de la matière organique la plus dense (densité supérieure à $1,9 \text{ g.cm}^{-3}$) n'est plus contrôlée par son rapport C/N.

Parmi les autres paramètres contrôlant la minéralisation, citons le pH, la température et l'humidité des sols.

La minéralisation est en effet habituellement plus lente en sols acides. Toutefois, une acidification forte artificielle par apport massif de H_2SO_4 (pH = 1), provoquant la mort de nombreux micro-organismes, ou un chaulage, en faisant varier la disponibilité de C et N, stimule la minéralisation (Persson *et al.*, 1989). En fait, toute action engendrant un traumatisme de la microflore s'avère à court terme stimuler la minéralisation, en fournissant une matière organique fraîche à faible C/N aux micro-organismes minéralisateurs survivants⁵.

L'augmentation de la température du sol entraîne une augmentation du taux de minéralisation, au moins jusqu'à 35°C (Stanford *et al.*, 1973, Poovarodom et Tate, 1988, Foster, 1989, De Neve *et al.*, 1996). Toutefois, une température trop élevée, en stimulant l'activité microbienne, peut engendrer l'immobilisation microbienne (Foster, 1989) et faire chuter la minéralisation nette.

La teneur en eau est en partie régulée par la structure des sols. On trouve différentes valeurs d'humidité optimale dans la littérature (Brown, 1982, Poovarodom et Tate, 1988) en fonction du type de sol et de la température. Lorsque les sols sont engorgés, la minéralisation décroît en règle générale⁶. L'alternance de périodes sèches et humides stimule la minéralisation (Hatch *et al.*, 1990).

Enfin, certains engrais sous forme de sels stimulent la minéralisation : c'est le cas des sels de chlorure, qui semblent plus efficaces pour stimuler la minéralisation que les sulfates ou les phosphates (Brown, 1982). Les sels azotés (NH_4Cl et $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) stimulent ou non la minéralisation suivant les sols. Enfin, l'urée freine la minéralisation en favorisant l'immobilisation microbienne (Poovarodom et Tate, 1988).

⁵ Les bactéries possèdent en effet un C/N généralement inférieur à 10, ou légèrement supérieur (Nicolardot *et al.*, 1986).

⁶ Notons que Torstensson *et al.* (1998) préconisent de mesurer la minéralisation potentielle en milieu anaérobie. Ils considèrent donc la production d'amines volatiles comme négligeable.

I.3.2.3. Importance de la minéralisation en forêt

D'une étude à l'autre, la vitesse de minéralisation est variable, en raison du nombre de paramètres impliqués, mais aussi des différentes méthodes de mesure employées et de la profondeur de sol sur laquelle la mesure a été réalisée. Des valeurs de plus de 100 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ ont été fréquemment mesurées en forêts tempérées (Runge, 1974, Van Praag et Weissen, 1976, Becquer *et al.*, 1990, Gower et Son, 1992). Dans 10 pessières danoises et suédoises, la minéralisation variait entre 35 et 105 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ (Persson et Wirén, 1995). Reich *et al.* (1997) fournissent une valeur moyenne pour 90 peuplements de 67 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. Dans un même bassin versant, la minéralisation peut varier de 30 à 125 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ sous différents peuplements (Aber *et al.*, 1985). Quel que soit le site considéré, la proportion d'azote total du sol minéralisée annuellement est de l'ordre du pour-cent (Duchaufour, 1991).

Les flux de minéralisation *in situ* ont été suivis en continu dans 6 peuplements à Aubure et Vauxrenard pendant plusieurs années avec la même méthode (voir chapitre IV). Nous avons obtenu ainsi des vitesses de minéralisation assez variables, non seulement d'un peuplement à un autre, mais aussi d'une année à l'autre dans un même peuplement.

I.3.3. La nitrification

La nitrification est l'oxydation de l'ammonium (NH₄⁺) en nitrate (NO₃⁻). Elle se déroule habituellement en 2 étapes.

La première étape est la nitritation (transformation de l'ammonium en nitrite) :



Des bactéries Gram- assurent cette première phase. Elles appartiennent principalement au genre *Nitrosomonas* et à un degré moindre aux genres *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*, *Nitrospira* et *Nitrosovibrio* (Prosser et Cox, 1982).

La deuxième étape est la nitratisation (transformation du nitrite en nitrate) :



Les responsables sont là encore des bactéries Gram-, principalement *Nitrobacter* (Prosser et Cox, 1982) mais aussi *Nitrospina*.

La nitrification est une réaction d'oxydation et s'effectue donc en présence d'oxygène. Elle a lieu principalement en surface des sols, où la pression partielle d'oxygène est la plus élevée. Pour chaque molécule d'ammonium nitrifiée, la nitrification produit deux protons. C'est donc une réaction acidifiante. Comme pour la minéralisation, on distingue la nitrification brute, transformation d'ammonium en nitrate, de la nitrification nette, après immobilisation microbienne de nitrate. Notons que l'immobilisation microbienne du nitrate peut occulter la nitrification brute et rendre ainsi la nitrification nette négligeable en sols forestiers (Killham, 1990, Stark et Hart, 1997).

Toutes les bactéries citées précédemment sont autotrophes, c'est à dire qu'elles utilisent le CO₂ comme source de carbone. Cependant, *Nitrobacter* peut aussi utiliser certaines molécules organiques en complément, voire se passer de CO₂ (Prosser et Cox, 1982, Laanbroek et Woldendorp, 1995).

1.3.3.1. Influence des conditions physico-chimiques

Les bactéries nitrifiantes autotrophes se distinguent par une croissance particulièrement lente. *In vitro*, le pH optimal de croissance se situe entre 7 et 9, mais la nitrification persiste, de manière réduite, jusqu'à un pH de 4,5 (Prosser et Cox, 1982). La nitrification a donc tendance à se réguler d'elle même, puisqu'elle produit des protons.

A des concentrations diverses, HNO₂, NH₃, OH⁻ peuvent avoir des effets inhibiteurs sur *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*. La quantité de NH₄⁺ disponible représente généralement le facteur limitant de la nitrification *in situ* (Troelstra *et al.*, 1990, Polglase *et al.*, 1992) mais à de trop fortes concentrations, NH₄⁺ inhibe l'activité de *Nitrosomonas* et de *Nitrobacter* (Reichman *et al.*, 1966). L'inhibition de la nitrification par des substances allélochimiques est un phénomène rare ou difficile à mettre en évidence (Prosser et Cox, 1982, Killham, 1990, Attiwill et Adams, 1993).

La température optimale *in vitro* se situe entre 20 et 30°C (Prosser et Cox, 1982, Foster, 1989). La croissance des nitrificateurs serait nulle au-dessous de 5°C et au-delà de 40°C, mais Stark (1996) signale des optima et des maxima de température supérieurs. Killham (1990) signale de plus des populations bactériennes capables de nitrifier à 0°C.

L'humidité du sol conditionne la quantité d'oxygène disponible. Elle varie en fonction de la texture du sol. Reichman *et al.* (1966) dans une expérience

d'incubation au laboratoire de sols limoneux montrent ainsi que la nitrification augmente régulièrement avec l'humidité du sol, au moins jusqu'à 50% de saturation. Comme la minéralisation, la nitrification est au moins partiellement inhibée dans les sols engorgés, par absence d'oxygène et stimulation de la dénitrification. De manière opposée, les nitrifiants autotrophes sont très sensibles à la sécheresse (Killham, 1990). Grundmann *et al.* (1995) ont ainsi modélisé la nitrification en intégrant les variations conjointes de l'humidité, de la température et de la pression partielle en oxygène.

Les sels ont des effets variés, suivant le type de sol étudié et leur effet sur le pH. Certains sels, par exemple CaCl_2 , provoquent une inhibition de la nitrification en faisant varier la pression osmotique (Montagnini *et al.*, 1989). Le phosphore organique stimulerait l'activité microbienne (Troelstra *et al.*, 1990).

1.3.3.2. Le cas particulier de la nitrification en sol acide

Les micro-organismes responsables sont essentiellement des hétérotrophes, notamment bactéries et champignons (Killham, 1990). Ils sont capables de nitrifier l'azote organique. Prosser et Cox (1982) et Killham (1990) les décrivent comme nitrifiant une fois leur croissance achevée, ou dans des conditions défavorables dans lesquelles les autotrophes survivent peu ou mal. Cette nitrification, bien qu'inférieure à la nitrification autotrophe de plusieurs ordres de grandeur, serait importante en sols forestiers.

Toutefois, Persson et Wirén (1995) ont démontré l'existence de micro-organismes nitrificateurs autotrophes en sols forestiers acides (pH entre 4 et 5). De même, De Boer *et al.* (1989) ont isolé trois types de populations nitrificatrices autotrophe en sols acides (pH 3,8 à 3,9) :

- une population dite acide-indépendante, qui effectue la nitrification quel que soit le pH ;

- une population dite acide-tolérante, capable de nitrifier à des pH inférieurs ou égaux à 4, mais à une vitesse plus faible qu'à pH supérieur à 6. Cette population est elle même hétérogène et se divise en bactéries stimulées ou non par une addition d'urée ;

- une population dite acide-sensible, incapable d'assurer la nitrification à des pH inférieurs ou égaux à 4. Il s'agit là de la population classique habituellement décrite.

De Boer *et al.* (1991) ont de plus montré que ces autotrophes nitrifiant à des pH acides sont regroupés en agrégats de 3 à 20 μm de diamètre, entourés d'une matrice ayant la consistance d'un gel. Le rôle de ces agrégats n'est pas parfaitement connu. Ils pourraient jouer un rôle dans la détoxification de HNO_2 ou

conféreraient une plus grande résistance aux bactéries nitrificatrices vis à vis de conditions extérieures défavorables. Dans les deux sites où nous avons suivi la nitrification *in situ*, nous n'avons pas différencié la nitrification autotrophe de la nitrification hétérotrophe.

1.3.3.3. Importance de la nitrification en forêt

La nitrification en sols forestiers acides, décrite antérieurement comme négligeable, peut néanmoins atteindre des valeurs conséquentes pour l'écosystème. Nohrstedt *et al.* (1996) mesurent ainsi sous pessières des flux de nitrification pouvant atteindre 44 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. Gower et Son (1992) recensent en forêts américaines des taux de nitrification allant jusqu'à 85% de l'azote minéralisé et pouvant ainsi dépasser 110 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. L'intensité de la nitrification conditionne en partie la quantité de protons présents dans le sol, contrebalancée partiellement lors du prélèvement. L'adéquation entre production et consommation de nitrates est donc un signe d'équilibre des écosystèmes forestiers.

Comme la minéralisation de l'azote, la nitrification a été l'objet principal des suivis réalisés sur le terrain pendant plusieurs années. Les expériences d'incubation réalisée au laboratoire mesuraient conjointement minéralisation potentielle et nitrification potentielle (voir III.2.).

1.3.4. Le prélèvement par les racines et l'immobilisation microbienne

1.3.4.1. Le prélèvement par les racines

Le prélèvement d'azote par les racines couvre en grande partie les besoins nutritionnels des plantes. L'azote est généralement absorbé sous forme minérale, NH₄⁺ ou NO₃⁻, les avantages pour la plante de l'une ou l'autre forme étant encore abondamment discutés (Gijssman, 1991). Le prélèvement d'azote organique sous forme moléculaire simple existe sur des sols très pauvres disposant de très faibles réserves en azote minéral (Northup *et al.*, 1995). Il est alors effectué par les mycorhizes. Son importance est toutefois controversée, en particulier lorsque l'activité minéralisatrice des sols est notable (Zeller, 1998).

La forme azotée sous laquelle s'effectue le prélèvement joue un rôle sur la production ou la consommation de protons. En effet, l'absorption d'un NH₄⁺ produit un proton alors que celle de NO₃⁻ en consomme un. Ainsi, l'acidification créée par la nitrification d'ammonium d'origine atmosphérique n'est que partiellement neutralisée par le prélèvement, donc essentiellement à proximité de la rhizosphère.

Le prélèvement d'ammonium semble moins coûteux en énergie. De plus, l'apparition de l'ammonium précède celle du nitrate dans les sols ; il est beaucoup plus retenu sur le complexe d'échange que le nitrate, drainé. Toutefois, Nadelhoffer *et al.* (1984) ont montré que les nitrates pouvaient constituer une part importante de la nutrition azotée en forêt sans dommage pour la productivité, peut-être en stimulant l'absorption de cations, K^+ notamment. Schulze (1989) note également l'effet antagoniste entre le prélèvement d'ammonium et celui d'autres cations. Gebauer et Schulze (1997) signalent de plus que le prélèvement de nitrate est relié à une demande plus faible des racines pour le carbone. En fait, la préférence d'un peuplement pour NH_4^+ ou NO_3^- est variable selon l'âge, l'espèce, les types de symbiotes radiculaires et le type de milieu : en cas de faible nitrification, l'ammonium peut être prélevé préférentiellement. La croissance est ainsi souvent fonction de la forme d'azote disponible dans le sol.

Lorsque l'azote est prélevé sous forme NO_3^- , il est ensuite réduit à l'intérieur de la plante en NH_4^+ . NH_4^+ , absorbé sous cette forme ou provenant de NO_3^- , est incorporé soit à un acide α -cétonique pour donner un acide aminé, soit à un acide aminé acide (acide aspartique, acide glutamique) pour donner un acide aminé basique (asparagine, glutamine).

La quantité d'azote prélevé est fonction des besoins des peuplements. Elle peut être insuffisante pour assurer une croissance optimale, mais peut également excéder la quantité nécessaire à cette croissance optimale. Le peuplement assume alors une consommation dite de luxe. Le prélèvement est donc extrêmement variable suivant l'âge, l'espèce et la localisation géographique. Nadelhoffer *et al.* (1984), au Wisconsin ont mesuré des valeurs allant de 32 à 114 $kg-N \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$ sous divers peuplements feuillus et résineux. Pour des peuplements résineux âgés, Prescott *et al.* (1989) signalent des prélèvements de l'ordre de 20 $kg-N \cdot ha^{-1} \cdot an^{-1}$.

Nous avons mesuré le prélèvement d'azote minéral par les racines pendant plusieurs années à Aubure et à Vauxrenard, en différenciant prélèvement d'ammonium et prélèvement de nitrate. Nous avons pu ainsi en examiner les conséquences dans ces deux écosystèmes, en fonction des besoins nutritifs, de l'essence et du stade de maturité des peuplements. Le rôle du prélèvement radiculaire d'azote minéral dans l'acidification des sols a également été examiné.

1.3.4.2. L'immobilisation microbienne

L'immobilisation est définie comme l'assimilation de l'azote minéral par les micro-organismes. Elle peut contribuer à la diminution du stock de N de l'écosystème lorsqu'elle est supérieure à la minéralisation brute, principalement si le carbone est abondant, ce qui stimule la prolifération microbienne. Son importance quantitative est mal connue, la biomasse microbienne se renouvelant assez rapidement. La part de l'azote total du sol immobilisé dans la biomasse microbienne varie entre 1 et 7% (Nicolardot et Chaussod, 1986, Ols et Scherer, 1996).

Dans notre étude, nous avons tenté d'effectuer des mesures de biomasse microbienne, sans prétendre parvenir à quantifier l'immobilisation. Celle-ci n'intervenant pas dans les équations finales conduisant aux autres flux (Voir chapitre III), nous nous sommes contentés d'émettre des hypothèses sur son importance éventuelle dans les sites où nous avons effectué un suivi sur plusieurs années.

I.4. Les pertes

Dans ce paragraphe, les pertes par voie gazeuse, par drainage et lessivage sont exposées de façon détaillée. Les pertes par exportations humaines (récoltes de bois) ont également été abordées. Les incendies qui participent certes à la vie d'un écosystème mais qui ne sont que des événements occasionnels n'ont pas été présentés.

I.4.1. La dénitrification

I.4.1.1. Définition et caractéristiques

Il s'agit d'une réaction de réduction irréversible des nitrates, suivie de réductions des composées qui en découlent (Focht, 1982) :



La dénitrification est un processus de respiration anaérobie, impliquant des bactéries (*Pseudomonas*, *Alcaligenes*), ainsi que des fixateurs de N₂. Certaines bactéries dénitrificatrices sont déficientes en N₂O-réductase (ou en une autre

enzyme de la chaîne de réduction) et la dénitrification s'arrête à un stade antérieur à N. Des nitrificateurs vrais, comme *Nitrosomonas europaeae*, assurent également une faible part de la dénitrification (Davidson et Swank, 1986a, Klemmedtsson *et al.*, 1988) suivant la réaction :



La première étape s'effectue sous des pressions partielles d'oxygène élevées, la seconde sous de faibles pressions partielles

1.4.1.2. Influence des paramètres physico-chimiques

NO_2^- et NO_3^- , bien que substrats de la réaction, peuvent inhiber les enzymes de la chaîne de réduction. NO_3^- est cependant le facteur limitant de la dénitrification (Kroeze *et al.*, 1989, Malhi *et al.*, 1990), notamment à de faibles températures (Chapin, 1996). Toutefois, Groffman et Tiedje (1989, 1991) indiquent que la concentration en NO_3^- est un faible indicateur de l'activité dénitrificatrice d'un sol. D'après Davidson et Swank (1986b, 1987), il s'agit d'un paramètre qui perd de son importance avec la dégradation de la qualité du drainage.

L'humidité optimale pour la manifestation de la dénitrification est de 100%, mais la dénitrification existe dès 10% (Malhi *et al.*, 1990). Une forte humidité augmente la disponibilité du carbone, ce qui entraîne une augmentation de la respiration. La vitesse de diffusion de O_2 peut alors devenir limitante vis à vis de l'approvisionnement en O_2 nécessaire (Davidson et Swank, 1987). La pression partielle en oxygène diminue alors (Kroeze *et al.*, 1989, Dorland et Beauchamp, 1991), ce qui favorise l'oxydation de NH_4^+ en N_2O et la réduction de NO_3^- en N_2O . Les pertes gazeuses sont ainsi plus importantes à des concentrations en O_2 où la respiration existe encore.

La texture joue un rôle en déterminant la porosité accessible à l'air. Ainsi Groffman et Tiedje (1989, 1991) notent que plus la texture est fine, plus la dénitrification est élevée et que la dénitrification est absente dans les sols sableux qu'ils ont étudiés.

Le pH optimal va de 7 à 8, mais la dénitrification peut se produire de pH 3,5 (Kroeze *et al.*, 1989) à pH 11,2 (Focht, 1982). D'après Davidson et Swank (1987), le pH acide courant des sols forestiers n'empêche pas la dénitrification.

La température optimale varie de 40 à 60°C (Focht, 1982, Malhi *et al.*, 1990). A cette température, il existe aussi une dénitrification chimique. Cependant, même en dessous de 40°C, quand la température augmente, l'activité biologique augmente et la concentration en oxygène diminue, ce qui favorise les réductions. Groffman et Tiedje (1991) constatent toutefois que la température est parfois peu importante pour la dénitrification. D'autres auteurs constatent que si la vitesse de dénitrification chute avec la température, la dénitrification existe toujours à 0°C ou légèrement en dessous (Malhi *et al.*, 1990, Dorland et Beauchamp, 1991, Chapin, 1996).

1.4.1.3. Importance quantitative de la dénitrification

La vitesse de dénitrification peut atteindre après un événement pluvieux des valeurs de 160 g-N.ha⁻¹.j⁻¹ selon Groffman et Tiedje (1989), voire 1 kg-N.ha⁻¹.j⁻¹ m d'après Kroeze *et al.* (1989). Sur un an, Groffman et Tiedje estiment les pertes sur sols sableux drainés inférieures à 1 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, mais supérieures à 40 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ sur sols argileux mal drainés. En forêt, sur sols limoneux, les pertes seraient d'une dizaine de kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ selon ces auteurs, alors que pour Magill *et al.* (1997) elles ne dépassent pas 1 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. Kaiser et Heinemeyer (1996) estiment également que sur des sols sableux ou limoneux *cultivés*, les pertes de N₂O par voie gazeuse n'excèdent pas 1 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹.

La dénitrification n'a pas fait l'objet de mesures dans notre étude. Toutefois, dans les chapitres III et IV, nous avons discuté de l'importance éventuelle de la dénitrification dans chacun des sites étudiés.

1.4.2. Autres pertes par voie gazeuse

Outre la dénitrification, des pertes en azote se font par volatilisation de NH₃, en sol basique. La volatilisation se manifeste ainsi autour des particules d'engrais en milieu calcaire. Nous avons cependant considéré ces pertes comme nulles dans tous nos sites en raison des pH existants.

1.4.3. Les pertes par drainage

Les pertes par drainage sont fonction de la quantité des apports, de l'intensité des phénomènes microbiens (minéralisation, nitrification et immobilisation) et des besoins en azote des peuplements pour assurer leur croissance, voire d'une éventuelle consommation dite "de luxe". Elles sont donc fonction de la saturation en azote du système (Weissen *et al.*, 1990, Beier *et al.*,

1995). Elles sont ainsi souvent plus importantes dans les peuplements où la fixation symbiotique existe que dans les peuplements adjacents (Van Miegroet et Cole, 1985, Montagnini *et al.*, 1986). De même, les pertes sont fréquentes sous les vieux peuplements dont les besoins en azote sont limités (Emmett *et al.*, 1993, Harrison *et al.*, 1995). Sous pessières, les pertes atteignent fréquemment $30 \text{ kg-N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ (Becquer, 1991, Emmett *et al.*, 1993, Nohrstedt *et al.*, 1996) et des pertes de $80 \text{ kg-N}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ peuvent être rencontrées dans des écosystèmes saturés (Van Breemen *et al.*, 1987). L'ammonium étant peu mobile et pouvant s'adsorber sur les colloïdes du sol, les pertes par drainage ont généralement lieu sous forme de nitrate (Weissen *et al.*, 1990, Nohrstedt *et al.*, 1996).

Le drainage de nitrate est toujours accompagné de drainage de cations (Foster *et al.*, 1989, Berg *et al.*, 1997). Seely et Lajtha (1997) signalent toutefois qu'une part importante de l'azote drainé (25 à 43%), suite à des transformations microbiennes, peut se retrouver sous forme organique dissoute. De telles pertes ne sont généralement pas prises en compte dans les bilans par absence de méthode rapide permettant de doser l'azote organique dissous.

Les pertes en azote par drainage peuvent conduire à un appauvrissement du complexe d'échange, et éventuellement à des phénomènes de toxicité. L'excès de NO_3^- dans les eaux peut de plus provoquer l'eutrophisation des étangs et des lacs puis un développement de micro-organismes aquatiques, asphyxiant ces étendues d'eau à cours terme, voire produisant des toxines pour les autres organismes⁷. De fortes concentrations en nitrates dans les eaux sont en elles mêmes considérées comme néfastes à la santé de l'homme. La toxicité peut également être engendrée par de fortes concentrations en aluminium dans les eaux de drainage, avec l'absence simultanée de cations alcalins et alcalino-terreux. La toxicité engendrée par cet aluminium touche les plantes au niveau de la rhizosphère (compétition entre l'aluminium et les cations alcalins et alcalino-terreux, Boudot *et al.*, 1995), les salmonidés au niveau des ouïes et peut également s'appliquer à l'homme.

La mesure des pertes par drainage, concomitante avec celle des autres flux, fournit donc des renseignements sur le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers : acidification des eaux, appauvrissement du complexe d'échange, saturation en azote et pollution par les nitrates... Dans les deux sites ayant fait

⁷ L'eutrophisation des étangs et des lacs est cependant un phénomène généralement lié à de fortes concentrations en nitrate dans les eaux de drainage sous des sols à vocation agricole, ayant généralement subi d'importants amendements azotés organiques.

l'objet d'un suivi à long terme, les pertes par drainage ont ainsi été mesurées régulièrement.

I.4.4. Les exportations humaines

Les forêts françaises remplissent plusieurs fonctions, sociales et économiques : à la fois réserves fauniques et floristiques, terrains de chasse privilégiés et zones ludiques pour randonneurs, skieurs ou simples promeneurs. Elles assument également l'"ancrage" des sols de pente et joue un rôle dans le maintien du paysage et l'écologie. L'ensemble de ces fonctions s'efface néanmoins devant LE grand rôle de la forêt, la production (et l'exportation) de bois, qui a entraîné aux siècles derniers la gestion de plus en plus rationalisée des forêts françaises. L'exploitation de la forêt n'a cependant pas toujours eu la forme qu'on lui connaît actuellement. Outre la récolte de bois, la collecte de litière, moins intensive mais pratiquée de façon régulière, a eu lieu aux siècles derniers.

I.4.4.1. La collecte de litière

Cette pratique avait pour objet essentiellement de fournir du combustible et du fourrage pour les animaux. La collecte et l'exportation des litières en forêt pouvaient conduire à la perte de 20 à 50 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ (Hüttl et Schaaf, 1995). De telles pratiques pouvaient donc s'avérer assez rapidement dommageables pour des systèmes où les entrées en azote étaient limitées, puisque la quasi-totalité de la litière de l'année pouvait être exportée. Cependant la disparition progressive des collectes de litière et l'augmentation en parallèle des dépôts atmosphériques ont généralement résolu le problème de ces pertes.

I.4.4.2. L'exploitation du bois

L'intensité des pertes, c'est à dire la quantité d'azote exporté est fonction de différents paramètres, principalement de la concentration en azote des organes aériens. Elle est donc fonction de l'espèce, de l'âge et de la productivité des peuplements. L'exportation de tissus jeunes, plus concentrés en azote, accroît ainsi les pertes (Bonneau *et al.*, 1995). Ranger *et al.* (1995) citent ainsi l'exemple de trois peuplements de Douglas de 20, 40 et 60 ans. La concentration en azote dans les branches est identique entre les trois peuplements mais elle diminue significativement dans le bois de tronc et l'écorce avec l'âge des peuplements. Pour un même volume de bois récolté, les pertes sont donc plus élevées dans les peuplements jeunes.

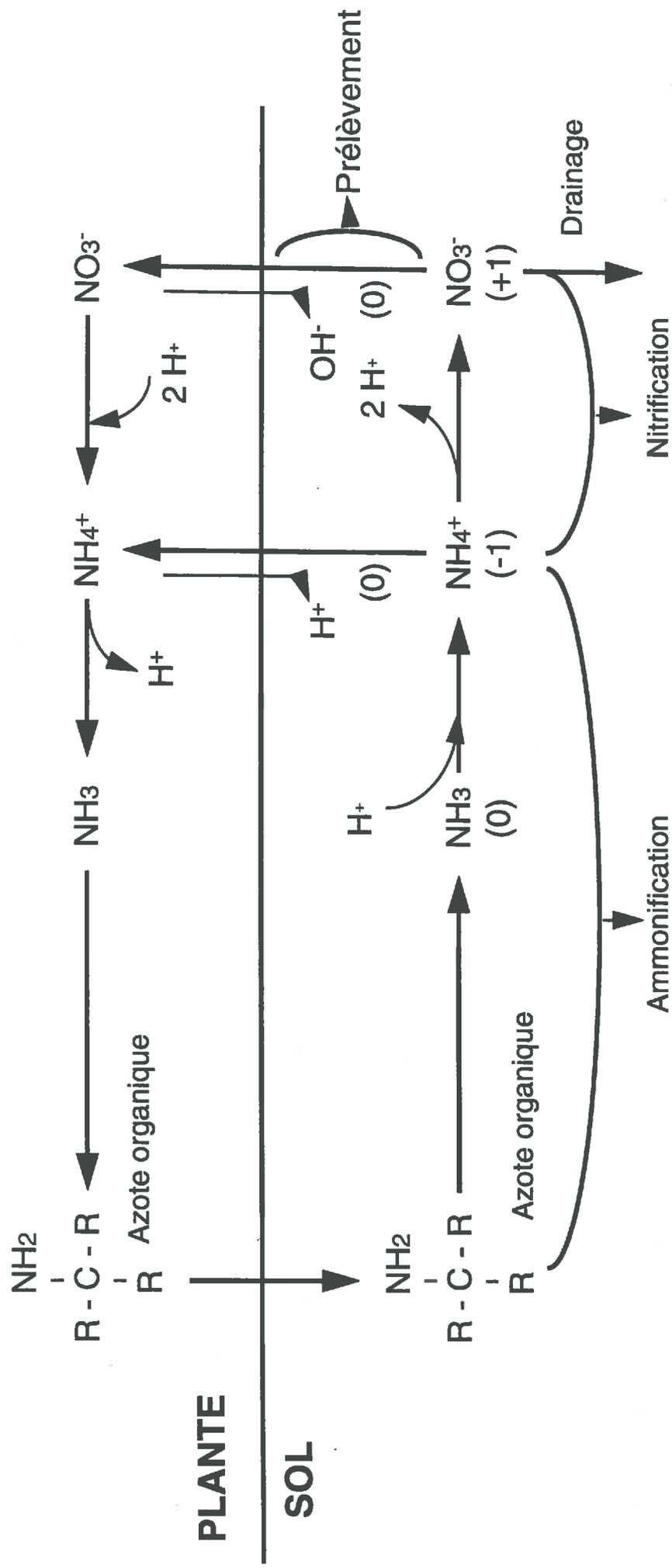
L'intensité des pertes est également fonction du type de récolte : exportation de l'ensemble des organes aériens, du tronc seul, voire du tronc ébranché et écorcé. Pour un peuplement de Douglas de 60 ans, en âge d'être exploité, 50% de l'azote de la biomasse aérienne sont compris dans le tronc, dont seulement 28% dans le bois de tronc, ce qui représente néanmoins plus de 150 kg-N.ha⁻¹ (Ranger *et al.*, 1995). Enfin, elle est fonction de la gestion des rémanents (quand ils existent), qui pour faire retour au sol, doivent être laissés dans la parcelle exploitée (et pas en bordure) et ne pas être brûlés. Les pertes peuvent donc varier du simple au triple, voire plus, suivant le type de pratique sylviculaire adoptée.

Les peuplements étudiés n'ont pas subi d'éclaircies au cours de notre travail. Nous nous sommes néanmoins intéressés aux conséquences éventuelles des récoltes sur le cycle de l'azote et sur la capacité des sols à compenser ces pertes massives, plusieurs des peuplements étudiés étant à un stade de maturité permettant une coupe d'exploitation.

I.5. Cycle de l'azote et fonctionnement des sols

La disponibilité de l'azote dans les écosystèmes forestiers est donc fonction d'un certain nombre de paramètres. Ces paramètres dépendent du peuplement, tels l'essence et le stade de développement et des conditions écologiques régnant à l'emplacement du peuplement : type de roche mère ; type de sol et nature de la microfaune du sol ; intensité et formes des apports atmosphériques ; température et pluviométrie... Ces paramètres sont parfois liés, par exemple le type de sol qui dépend notamment du type de roche mère et du climat. Ces paramètres régulent l'intensité de la minéralisation et de la nitrification qui conditionnent à leur tour l'intensité des prélèvements, des pertes et influent sur le cycle d'autres éléments, cations et carbone notamment. Un ensemble de réactions productrices de protons, apports acides, nitrification, prélèvements de NH₄⁺, est partiellement ou totalement compensé par des réactions qui consomment ces protons, minéralisation et prélèvement de NO₃⁻ (Figure 1.2, Tableau 1.1). Le cycle de l'azote est ainsi intimement lié à l'acidification des sols quand les apports et la production interne excèdent la demande des peuplements.

Figure 1.2. Cycle de l'azote, production et consommation de protons (d'après Reuss et Johnson, 1986)



Les nombres entre parenthèses représentent la production (+) ou la consommation (-) d' H^+ à partir de la matière organique

Tableau 1.1. Sources et puits de protons du cycle de l'azote.

N organique	minéralisé		prélevé	0
	minéralisé		drainé	-1
	minéralisé	nitrifié	prélevé	0
	minéralisé	nitrifié	drainé	+1
Apports	NH ₄ ⁺	prélevé		+1
		drainé		0
		nitrifié	prélevé	+1
		nitrifié	drainé	+2
	NO ₃ ⁻	prélevé		-1
		drainé		0

Un nombre positif indique le nombre de protons produits lors de l'ensemble des réactions de la ligne correspondante.

Un nombre négatif indique le nombre de protons consommés lors de l'ensemble des réactions de la ligne correspondante.

Ainsi, les apports atmosphériques de NH₄⁺ s'avèrent très acidifiants, surtout s'ils sont nitrifiés. La minéralisation de la matière organique, suivie de la nitrification et du drainage de nitrate, est elle aussi acidifiante. Les apports de NO₃⁻ ne sont pas en eux mêmes acidifiants, mais sont généralement accompagnés d'apports de H⁺. L'acidification provoque ensuite un appauvrissement du sol, suite au remplacement des cations dits basiques par H⁺ sur le complexe d'échange, suivi de la perte de ces cations, accompagnant le nitrate dans les eaux de drainage.

D'autre part, l'augmentation des prélèvements azotés provoque une augmentation de la demande pour les autres éléments et des phénomènes de carence peuvent ainsi voir le jour. Enfin la solubilisation de l'aluminium suite à l'acidification contribue également à la dégradation du système, *via* le remplacement de cations sur le complexe d'échange et la toxicité de l'aluminium au niveau rhizosphérique (Boudot *et al.*, 1995).

La stabilité et la pérennité des peuplements et des écosystèmes, ainsi que la conservation d'un "patrimoine" pédologique, sont intimement liées à l'équilibre entre chacune des phases constituant le cycle de l'azote. Le changement drastique d'un des flux de ce cycle, comme l'augmentation des apports, provoque en effet des modifications d'autres flux, par exemple une augmentation de la minéralisation, de la nitrification, et par suite, par exemple, du drainage. Le cycle des protons étant

partiellement fonction du cycle de l'azote, une altération du cycle de l'azote peut déboucher sur une acidification des sols.

I.6. Objectifs de notre étude

Le premier de nos objectifs était de mesurer les flux les plus importants du cycle de l'azote en forêt, c'est à dire les apports atmosphériques, la minéralisation, la nitrification, les prélèvements radiculaires et le drainage. Ces flux régulent en effet la disponibilité de l'azote minéral pour les plantes et sont intimement liés au bon fonctionnement des sols et au dépérissement des peuplements forestiers. Nous avons voulu mesurer ces flux *in situ* pendant plusieurs années, afin de pouvoir mettre en relation leurs variations avec les variations de paramètres enregistrées sur le terrain (température, humidité). L'intensité des flux a de plus été reliée à d'autres caractéristiques stationnelles, tels le type de sol, le pH ou le C/N.

Nous avons également suivi les conséquences de l'intensité des différents flux sur le fonctionnement global de chaque peuplement, en vérifiant notamment l'adéquation entre le prélèvement d'azote par les peuplements et l'allocation. Les conséquences du cycle de l'azote sur l'acidification, l'appauvrissement des sols et le drainage de l'aluminium ont également été discutées.

Les flux ont été mesurés dans deux écosystèmes forestiers à sol acides comprenant des peuplements résineux de différents âges ainsi qu'un peuplement feuillu. Nous avons ainsi étudié d'une part l'influence de l'espèce forestière sur la minéralisation et la nitrification, et d'autre part, dans quelle mesure le stade de développement des peuplements influait sur la dynamique de l'azote du sol.

Le déterminisme de la production (minéralisation de l'azote et nitrification) a ensuite été testé au laboratoire. Nous avons ainsi vérifié les hypothèses émises à la suite de l'incubation *in situ*, quant à l'importance respective de certains paramètres : température, humidité, âge des peuplements, espèces, saison de prélèvement. L'incubation au laboratoire nous a ainsi permis de nous affranchir de l'hétérogénéité spatiale et de l'évolution des conditions expérimentales existant *in situ*, tout en standardisant les incubations des sols provenant des différents peuplements. Les comparaisons ont ainsi été plus faciles entre les différents traitements et les causes de variabilité mieux isolées.

Enfin, certains des peuplements étudiés ayant été plantés sur d'anciens terrains agricoles, nous avons analysé l'effet d'une *fertilité héritée* sur le cycle de l'azote actuel des peuplements forestiers.

II. DEUXIEME PARTIE :
PRESENTATION DES SITES D'ETUDE

II. PRÉSENTATION DES SITES D'ÉTUDE

Le cycle de l'azote a été étudié dans deux sites ateliers suivis sur le moyen terme, Aubure (Vosges) et Vauxrenard (Massif Central). De nombreuses expériences complémentaires visant à préciser le déterminisme de la nitrification ont été effectuées sur des sols provenant de ces deux écosystèmes, mais aussi de plusieurs autres. Les sites choisis regroupent un ensemble de peuplements résineux et feuillus d'âge divers, jeune ou matures et englobent ainsi une assez grande diversité. Les conditions écologiques (climat, altitude, type de substrat) dans lesquelles croissent les peuplements sont en revanche assez peu différentes, afin de pouvoir valider les comparaisons entre peuplements.

II.1. Aubure

Le premier site d'étude est situé dans les Vosges en forêt communale d'Aubure (Figure 2.1). Ce bassin versant est étudié en détail depuis 1986, et des mesures de croissance, de nutrition minérale, des bilans d'éléments et des calculs de vitesse d'altération y ont été effectués (Dambrine *et al.*, 1991a, Le Goaster *et al.*, 1991, Dambrine *et al.*, 1995b, Fichter, 1997). L'étude du cycle de l'azote dans ce site s'intègre donc parfaitement à celle du cycle biogéochimique des éléments et correspond à un souci d'obtenir une meilleure connaissance du fonctionnement interne de cet écosystème.

II.1.1. Géographie et climat

La forêt communale d'Aubure est située dans le bassin versant du Strengbach dans les Vosges Alsaciennes (Département du Haut-Rhin, Nord-Est de la France, Photo 2.1). L'orientation générale est Est-Ouest, avec une limitation au Nord, à l'Ouest et au Sud par une ligne de crête en demi-cercle. L'altitude va de 880 à 1140 m avec une moyenne de 1020 m. Le climat est de type montagnard à influence océanique. De 1992 à 1995, la température moyenne annuelle a été de 5,4°C, avec un minimum en 1993 (4,3°C) et un maximum en 1994 (6,5°C). La température moyenne mensuelle est maximale en juillet ou en août (15 à 17°C) et minimale en janvier ou novembre (-1,9 à -3°C). Les précipitations annuelles atteignent 1500 mm (Dambrine *et al.*, 1995b). Elles sont un peu plus élevées sur le versant exposé au Nord. Elles sont réparties de façon égale le long de l'année avec

Figure 2.1. Localisation géographique des sites d'étude

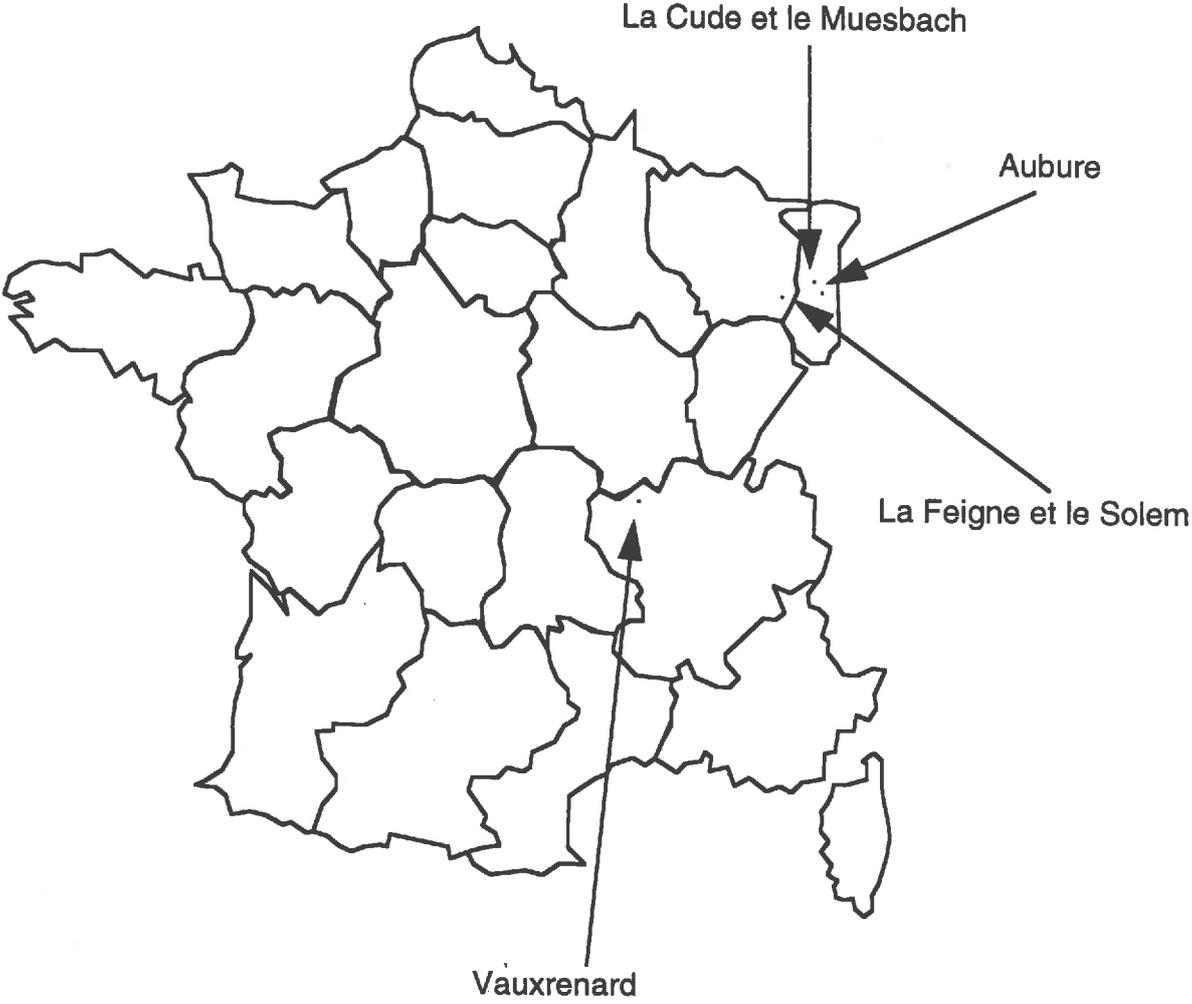


Photo 2.1. Bassin versant du Strengbach : vue sur Aubure depuis la très jeune pessière âgée de 15 ans (E15)



Photo 2.2.
Symtômes de
dépérissement
dans le bassin
versant du
Strengbach :
jaunissement
des aiguilles
dans la
pessière de 45
ans (E45)

cependant un pic en novembre. De novembre à avril, les précipitations se font partiellement sous forme de neige.

II.1.2. Géologie

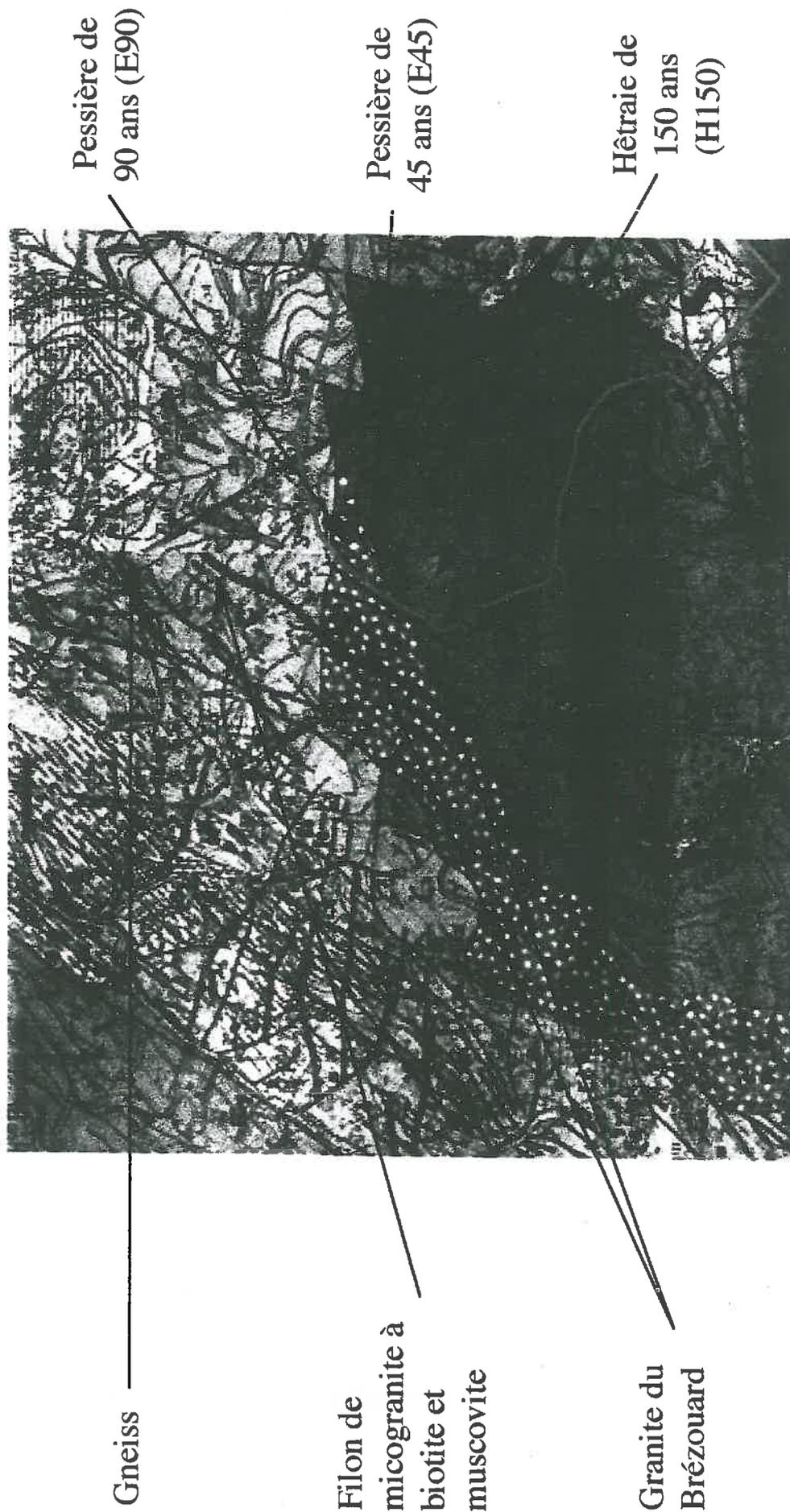
La roche mère est le granite du Brézouard (Figure 2.2). Sur le versant exposé au nord, le granite a été peu hydrothermalisé (El Gh'Mari, 1995). Il est constitué essentiellement de quartz (36%), d'orthose (30%), de micas blancs (19%) et pour une plus faible part (13%) d'albite (Fichter, 1997). Dans le versant exposé au Sud, l'hydrothermalisation a été intense (Figure 2.2). Le quartz représente jusqu'à 52% de la roche, l'orthose et les micas blancs respectivement 17 et 30%. L'albite a complètement disparu. Ce granite est donc très riche en Silice. Il présente un caractère acide prononcé (Fichter, 1997). Outre des teneurs très faibles en Fer et Manganèse, il possède des teneurs très réduites en Calcium (CaO = 0,22-0,24%) et Magnésium (MgO = 0,27-0,41%, El Gh'Mari, 1995).

Un affleurement de gneiss est situé au sommet du versant exposé au sud. Il est composé principalement de quartz (34%), de micas blancs (27%), de chlorite (18%) et d'albite (15%, Fichter, 1997). Par la présence de chlorite, il est beaucoup plus riche en Fer et en Magnésium que le granite.

II.1.3. Les peuplements

La surface totale de la forêt communale d'Aubure est de 319 ha, dont 80 ha à l'intérieur du sous-bassin ayant servi de cadre à l'étude. L'association forestière naturelle à Aubure est l'association acidophile de sapins et de hêtres : *Luzulo-Fagetum typicum* ou *Luzulo-Fagetum vaccinietosum* (Ellenberg, 1986). Aujourd'hui (Le Goaster, 1989), la couverture forestière est constituée aux 2 tiers par des peuplements purs d'Épicéa (*Picea abies* [L.] Karst.). Les pessières de moins de 40 ans occupent à elles seules 23% de la surface boisée. La surface restante est composée de peuplements purs de Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et de peuplements mélangés : Hêtre ou Épicéa d'une part, Sapin (*Abies alba* Mill.) de l'autre. Le plan d'aménagement de 1982 fait état d'une forêt communale constituée d'une série unique traitée en futaie régulière d'Épicéa (50%), de Pin sylvestre (20%), de Sapin (13%), de Hêtre (11%), de Douglas (5%) et de divers (1%). Le but était d'obtenir du bois d'œuvre de qualité à partir de groupes stricts de régénération.

Figure 2.2. Carte géologique du bassin versant du Strengbach, mise à l'échelle 1/37500 (à gauche, extrait de la carte géologique de la France à 1/50000, XXXVI-18, Gérardmer, à droite, extrait de la carte géologique de la France à 1/50000, XXXVII-18, Colmar Artolsheim, B.R.G.M., 1972, 1979)



Limite (ouest) du bassin versant

II.1.4. Les sols

Les sols, se développant sur un substrat très pauvre, sous un climat assez froid, sont caractérisés par un caractère acide très net (Lefèvre, 1988, Fichter, 1997). La répartition des types de sols à Aubure est essentiellement fonction du type de roche : le gneiss, plus riche en minéraux altérables, favorise le développement de sols bruns (Lefèvre, 1988). L'intensité de l'hydrothermalisation du granite est déterminante (Fichter, 1997) : sur les matériaux les plus hydrothermalisés, le taux d'argile est plus important et les sols sont plus brunifiés. En revanche, les matériaux moins hydrothermalisés favorisent la formation de sols plus podzolisés. La topographie, en influençant le régime hydrique et donc le drainage, est le deuxième facteur déterminant le type de sol. Les sols sont donc principalement des sols brunifiés sur le versant exposé au Sud, à fourniture hydrique normale. Toutefois la partie inférieure du versant possède une pente plus forte. Le matériau constituant la roche mère y est très fragmenté. En conséquence, les sols sont plus podzolisés (Lefèvre, 1988). Sur le versant exposé au Nord, la fourniture hydrique est plus importante et les sols sont également podzolisés.

II.1.5. Histoire de l'occupation des sols

L'histoire du massif forestier d'Aubure se confond dans un premier temps avec l'histoire du Massif Vosgien (Koerner, 1993, 1999). La forêt naturelle des Vosges, constituée de hêtres et de sapins, apparut au postglaciaire, il y a 2500 ans (Larrère et Nougarede, 1993). Une première phase d'occupation humaine et de défrichement commença avant l'occupation romaine, temporairement arrêtée par les Invasions Barbares, la colonisation humaine, après les défrichements entrepris par des moines dès les VII^{ème} et VIII^{ème} siècles, semble avoir repris au X^{ème} siècle. Le XII^{ème} et le XIII^{ème} siècle furent des périodes de poussée démographique et de défrichement intense. Les terres fertiles et proches des villages furent transformées en terrains agricoles. Les crêtes, plus éloignées, furent transformées en chaumes (pâturages de transhumance) dont l'extension fut maximale au XVI^{ème} siècle. La Guerre de Trente Ans (1618-1648) et les épidémies qui suivirent entraînèrent une désertification générale et un abandon des terres agricoles qui permirent une extension de la surface forestière.

Les seigneurs locaux, désireux de pallier au manque de main d'œuvre agricole, favorisèrent l'installation de nouveaux paysans, parfois venus de l'étranger, comme les Anabaptistes, protestants chassés de Berne à la fin du XVII^{ème}

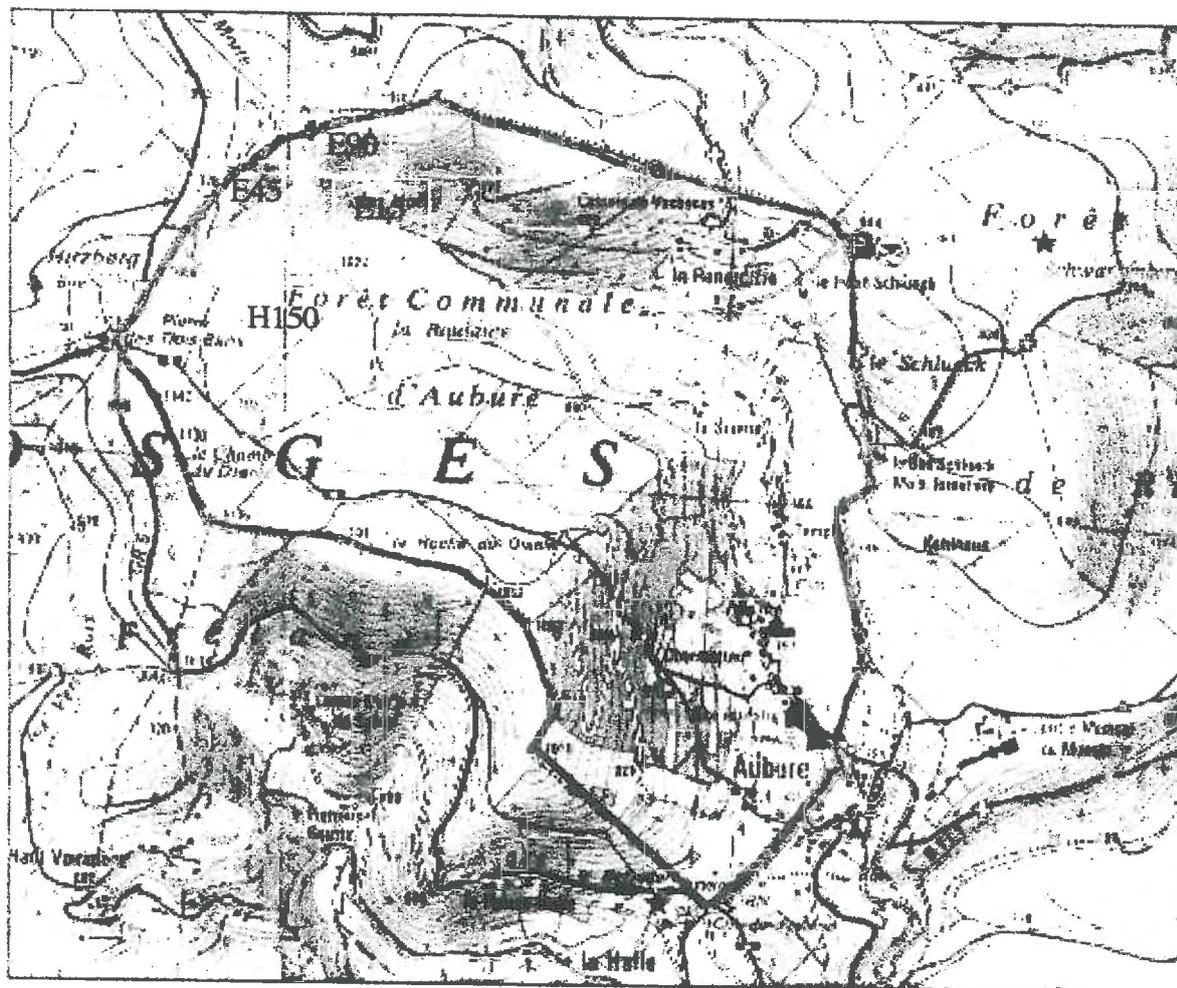
siècle. Ces installations entraînent une nouvelle vague de défrichement. Dès 1684, l'état de la forêt fut consigné dans des rapports écrits (Archives Départementales du Haut-Rhin E 1543), répétés en 1702 et 1716. La forêt apparaît alors intensément dégradée. Les limites décrites par ces inspections sont toutefois fort imprécises. En 1757, le plan d'arpentage de la forêt d'Aubure faisait état d'une surface forestière de 214 arpents et 32 perches (environ 100 ha). Le versant nord du bassin versant appartenait alors à la commune de Sainte-Marie-aux-Mines. En 1787, une nouvelle inspection indiquait de grands vides et un état encore plus dégradé qu'en 1716. Des bovins et des caprins étaient de plus vraisemblablement laissés à pâturer dans la forêt, provoquant de grands dégâts sur les jeunes pousses. Les coupes clandestines d'exploitation individuelle de la forêt se poursuivirent et atteignirent une intensité maximum avant la Révolution. Dans un même temps, l'exploitation pour l'industrie diminua avec l'exploitation des mines de charbon. Les derniers grands défrichements, par brûlis, eurent lieu au milieu du XVIII^{ème} siècle.

La Révolution Française transforma l'ensemble des forêts jusque là seigneuriales en forêts communales et créa un vide législatif aggravant la surexploitation de la forêt à Aubure. Cependant, vers 1820, l'amélioration du niveau de vie liée à l'industrialisation permit d'abandonner les terrains les moins rentables. Le reboisement de vides, jusque là pourtant recensés en surfaces forestières, commença également à cette époque. L'apparition du Cadastre Napoléonien permet de suivre plus facilement l'histoire des parcelles de la forêt d'Aubure à partir de cette époque. Des projets de reboisement, parfois combattus par les habitants de la commune, eurent lieu en 1841, 1857 et 1862. Le reboisement en Épicéa fut conseillé dès le premier aménagement de 1878. Le but de l'introduction de cette essence, non native à cette altitude, était de pallier aux difficultés de régénération du sapin.

II.1.6. Les peuplements étudiés

Nous avons étudié entre octobre 1992 et octobre 1996 la circulation de l'azote *in situ* dans 3 peuplements : deux peuplements d'Épicéa de 90 et 45 ans (E90 et E45) et un peuplement de Hêtre de 150 ans (H150) (Figure 2.3). Les trois peuplements choisis, proches les uns des autres, ont été supposés être dans des conditions écologiques relativement identiques. Cela nous a permis d'étudier l'effet de l'âge et celui de l'essence sur la dynamique du cycle de l'azote.

Figure 2.3. Localisation des peuplements étudiés dans le bassin versant du Strengbach
 (Extrait de la Carte I.G.N. TOP 25 au 1/25000 : 3617 ET Ste-Marie-Aux-Mines, 1993)



- Limite du bassin versant
- E90 Pessière de 90 ans
- E45 Pessière de 45 ans
- E15 Pessière de 15 ans
- H150 Hêtre de 150 ans

II.1.6.1. Caractéristiques générales

Les pessières sont situées en exposition Sud. L'altitude de la vieille pessière est plus élevée d'une vingtaine de mètres que celle de la jeune pessière. La hêtraie est en exposition Nord à la même altitude que la jeune pessière. Les pessières sont dépérissantes depuis 1983 (aiguilles jaunissantes et défoliation, Photos 2.2 et 2.3) et souffrent de carence magnésienne (Bonneau, 1988, Le Goaster, 1989). La hêtraie montre un bon état sanitaire (Photo 2.4). Les caractéristiques générales des peuplements (Tableau 2.1) les situent dans les classes 3 (E45 et E90) et 4 (H150) de fertilité établies par Schober (1967) et Decourt (1971) pour le Nord-Est de la France (Fichter, 1997). Sous la vieille pessière, la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa* [L.] Trin.) forme des tapis disséminés de faible étendue. La strate herbacée est absente sous la jeune pessière. Sous la hêtraie, elle est constituée de fougères (*Polystichum spinulosum* DC. et *Athyrium filix-femina* [L.] Roth.) poussant par touffes dispersées.

Tableau 2.1. Caractéristiques générales des peuplements étudiés sur le site d'Aubure.

Peuplements	E15 ^a	E45 ^b	E90 ^b	H150 ^c
densité (tiges.ha ⁻¹)	3555	2200	568	429
circonférence moy. à 1,3 m (cm)	17,9	48,7	127,9	109,6
hauteur moyenne (m)	4,5	12,6	27,9	22,4
surface terrière.ha ⁻¹ (m ²)	9,1	41,6	72,0	43,3
accroissement courant (m ³ .an ⁻¹)	3,7	9,5	8,2	5,1 ^d

a : d'après Le Goaster (1989).

b : d'après Le Goaster *et al.* (1991).

c : d'après Asaël (1990).

d : d'après Schober (1967).

Le déterminisme de la minéralisation et de la nitrification a également été étudié au laboratoire sur des sols provenant de ces trois peuplements. Nous avons ainsi pu étudier l'importance de plusieurs paramètres en nous affranchissant de la variabilité spatiale et temporelle rencontrée sur le terrain. Enfin, les sols d'autres peuplements du bassin versant ont également été prélevés. Il s'agit du sol provenant d'une jeune pessière de 15 ans (E15) replantée dans une trouée de la vieille pessière, et de sols provenant de sept jeunes pessières âgées de moins de 40 ans (numérotés de J1 à J7). L'effet "âge du peuplement" sur la minéralisation et sur la nitrification a ainsi pu être suivi en détail.

Photo 2.3. Bassin versant du Strengbach : vue d'un pluviomètre dans la pessière de 90 ans (E90)



Photo 2.4. Bassin versant du Strengbach : dispositif de collecte des écoulements de tronc dans la hêtraie de 150 ans (H150)



II.1.6.2. Les sols

Le sol sous la vieille pessière est sur le versant exposé au sud, à proximité de l'affleurement de gneiss. C'est un sol brun acide (Le Goaster, 1989) selon la Commission de Pédologie et de Cartographie des Sols (C.P.C.S., 1967), un Alocrisol typique selon le Référentiel Pédologique (1992). L'humus est de type mull-moder. Dans la jeune pessière, sur le même versant, le sol est un sol brun ocreux (Lefèvre, 1988, Fichter, 1997) avec un humus de type moder plus épais. Il correspond lui aussi à un Alocrisol. Dans la très jeune pessière (E15), située plus bas, le sol est un sol podzolique (Lefèvre, 1988) avec un humus de type moder relativement épais (Podzosol Ocrique selon le Référentiel Pédologique).

Enfin, sur le versant opposé, le sol de la vieille hêtraie est un sol ocre podzolique (Podzosol Ocrique, selon le Référentiel Pédologique) avec un humus de type moder, épais de quelques centimètres.

Les caractéristiques physico-chimiques des sols sont cependant comparables (Tableau 2.2). La texture des sols est essentiellement sableuse (60 à 65% de sable dans les horizons de surface). Le pourcentage d'argile atteint 16 à 19% sous pessières, 11% sous la hêtraie. Ces sols sont acides, le pH est légèrement inférieur à 4. Ils possèdent de fortes teneurs en matière organique. Le rapport C/N est plus élevé (18-20) dans les premiers centimètres des sols, et s'abaisse dans l'horizon B. Les sols sont de plus désaturés, particulièrement en E90 où le taux de saturation de la CEC est toujours inférieur à 10% en dessous de 2 cm de profondeur.

II.1.6.3. Histoire des peuplements étudiés

La pessière de 90 ans semble être une plantation de seconde génération située à l'emplacement d'un ancien peuplement de hêtres et de sapins (Figure 2.4). Les lignes de crêtes étaient vraisemblablement boisées mais pâturées au siècle dernier⁸. La pessière de 45 ans (E45) semble elle aussi être de seconde génération, mais paraît avoir été planté en sapins plus longtemps que E90. La très jeune pessière (E15) a été plantée dans une trouée de la vieille pessière suite à des chablis. La hêtraie sur le versant opposé est plus proche de la végétation d'origine. En 1750, elle est signalée comme forêt sur le plan de finage (Archives Départementales du Haut-Rhin C 1157). Signalons toutefois un reboisement de

⁸ Une lettre du garde forestier de 1834 adressée au préfet (Archives Départementales du Haut-Rhin) fait état de 6 ha sur le sommet du Holly (versant où est située la vieille pessière) qui ne peuvent plus être considérés comme forestiers, étant qu'ils ne renferment plus que quelques hêtres épars.

Tableau 2.2. Caractéristiques physico-chimiques des sols sous les peSSIères E90 (90 ans), E45 (45 ans) et E15 (15 ans) et sous la hêtraie H150 (150 ans) à Aubure.

Épicéa 90 ans (E90) ^a															
Hor.	prof.	M.O.	C/N	pHH ₂ O	Ca	K	Mg	Al	S	S/CEC	P ₂ O ₅	Argile	Limon	Sables	T. f.
(cm)	(%)	(%)			éch. b	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)				
L+F		66,8	23,9	3,8											
A1	0-10	7,1	15,5	3,5	0,3	0,5	0,2	8,9	1,0	8	0,2	20,2	23,0	56,7	52,4
A1B	10-30	3,4	14,3	3,9	0,1	0,3	0,1	10,0	0,4	4	0,2	20,2	23,0	56,7	56,2
B	30-50	2,5	13,9	4,2	0,0	0,3	0,0	8,3	0,4	4		19,9	23,1	57,0	60,6
B/C	50-80			4,4	0,0	0,3	0,0	6,5	0,3	4					60,7

Épicéa 45 ans (E45) ^a															
Hor.	prof.	M.O.	C/N	pHH ₂ O	Ca	K	Mg	Al	S	S/CEC	P ₂ O ₅	Argile	Limon	Sables	T. f.
(cm)	(%)	(%)			éch. b	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)	(%)				
L+F		76,4	25,4	4											
A1	0-8	8,4	16,6	3,5	0,2	0,3	0,1	8,0	0,6	6	0,1	14,3	20,0	65,7	70,6
AB	8-35	3,7	16,5	3,8	0,0	0,2	0,1	9,2	0,3	3		15,2	19,6	65,2	69,3
Bs	35-55	2,4	15,7	4,2	0,0	0,2	0,0	7,8	0,3	3	0,2	17,1	20,8	62,1	71,0
BsC	55-85			4,4	0,0	0,2	0,0	6,4	0,3	4					69,0

Épiceá 15 ans (E15)^a

Hor.	prof. (cm)	M.O. (%)	C/N	pHH ₂ O	Ca éch. ^b	K éch. ^b	Mg éch. ^b	Al éch. ^b	S éch. ^b	S/CEC (%)	P ₂ O ₅ (%)	Argile (%)	Limon (%)	Sables (%)	T. f. (%)	
L + F		48,3	18,4	4,0												
A1	0-10	10,0	14,8	3,5	0,4	0,5	0,2	9,4	1,1	17	0,2	17,1	24,7	58,3	48,9	
AB	10-30	4,1	15,0	3,9	0,3	0,3	0,1	10,6	0,6	10	0,2	18,7	27,6	53,7	47,1	
Bs	30-50	3,0	15,2	4,1	0,1	0,3	0,0	10,1	0,5	5	0,3	18,6	28,1	53,3	52,6	
BsC	50-70			4,5	0,1	0,3	0,0	6,8	0,4	5					55,6	

Hêtre 150 ans^c

Hor.	prof. (cm)	M.O. (%)	C/N	pHH ₂ O	Ca éch. ^b	K éch. ^b	Mg éch. ^b	Al éch. ^b	S éch. ^b	S/CEC (%)	P ₂ O ₅ (%)	Argile (%)	Limon (%)	Sables (%)	T. f. (%)	
A11	0-6	8,3	18,5	3,7	0,8	0,3	0,3	5,4	1,4	15	0,3	11	22	67	75	
A12	6-17	5,0	20,0	4	0,3	0,3	0,2	7,0	0,8	8	0,6	12	21	67	65	
Bh	17-40	3,8	23,3	4,3	0,3	0,5	0,1	8,9	0,8	7	0,7	13	21	66	63	
Bs1	40-65	3,9	24,6	4,6	0,3	0,2	0,2	6,9	0,6	7	0,7	10	19	71	58	
Bs2	65-85	3,0	21,2	4,8	0,4	0,0	0,2	4,8	0,5	9	1,4	9	23	68	60	
C	>85	0,7	17,0	4,8	0,4	0,0	0,1	2,1	0,5	16	1,6	4	6	90	31	

a : d'après Poszwa (1996).

b : en meq.100 g⁻¹.

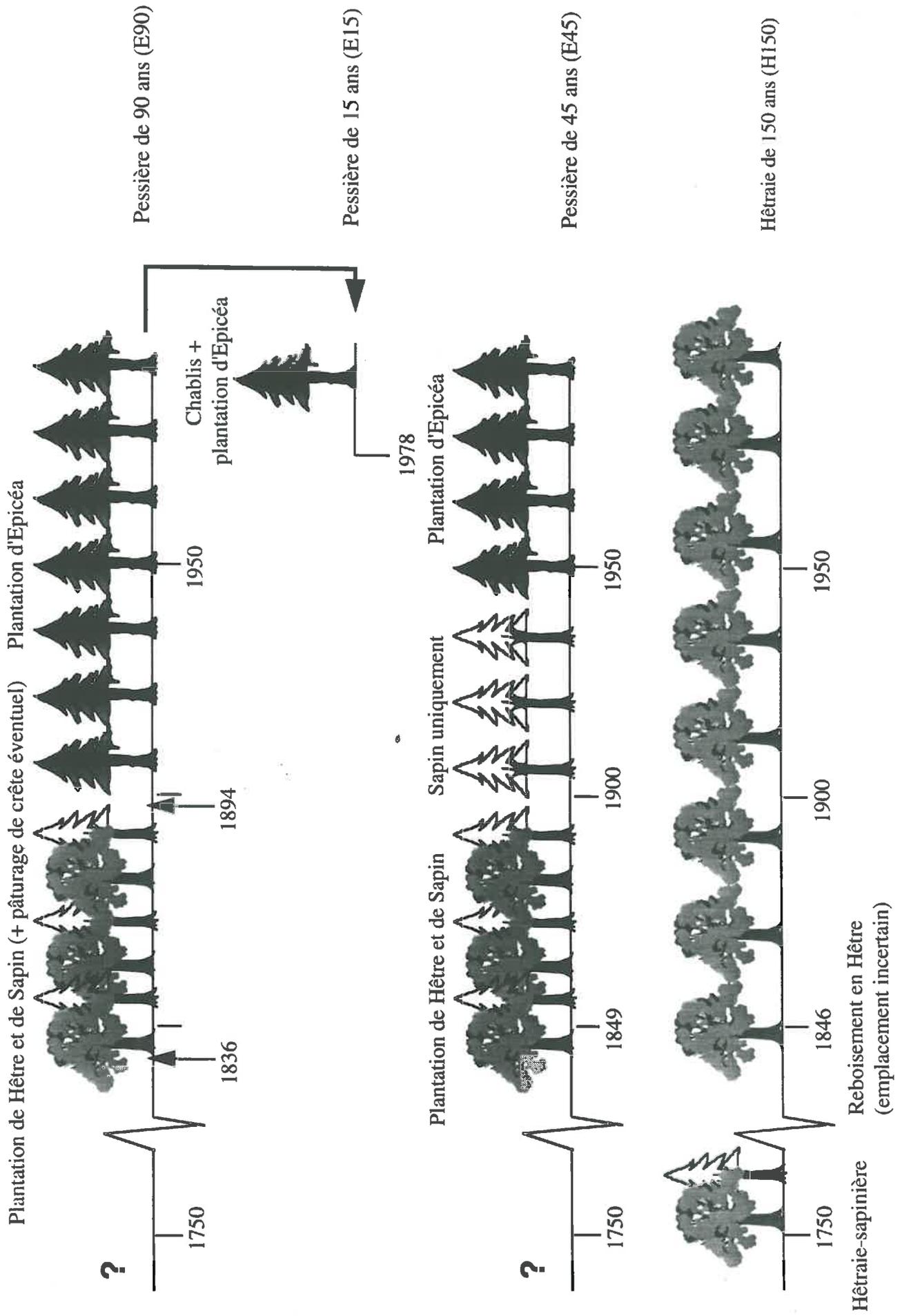
c : Lefèvre, comm. pers.

S : somme des éléments alcalins et alcalino-terreux échangeables.

CEC : Capacité d'Échange Cationique.

T. f. : Terre fine.

Figure 2.4. Schéma de l'histoire des peuplements à Aubure (d'après Koerner et Dambrine, comm. pers.)



11000 jeunes hêtres en 1846⁹ sur quelques hectares à un emplacement incertain - peut être sur le site de la hêtraie étudiée -, signe d'un besoin de reboisement des vides. De plus, cette hêtraie était placée entre un pâturage de fond de vallon et un pâturage de crête, dit "Champ du Diable". Elle fut donc vraisemblablement victime des déprédations ovines et caprines, et son état actuel peut s'en ressentir. Lors du premier aménagement de 1874, aucun des arbres de la hêtraie n'était âgé de plus de 40 ans, signe d'une exploitation intense jusque là.

II.2. Vauxrenard

Le deuxième site d'étude fait partie du massif forestier des Aiguillettes qui culmine à 842 m (Figure 2.1). Le site est étudié depuis 1992, suivant le même type d'approche du cycle biogéochimique qu'à Aubure. L'étude de la croissance des peuplements, de la dynamique des éléments (Ranger *et al.*, 1995, Marques et Ranger, 1997, Marques *et al.*, 1997), de la répartition des éléments des sols (Ezzaïm *et al.*, 1997) et de la vitesse d'altération des minéraux (Ezzaïm, 1997) ont notamment été effectuées. Là encore, le suivi à long terme du cycle de l'azote s'insère dans le cadre du suivi du cycle biogéochimique dans les écosystèmes forestiers. En effet, la thèse de Marques (1996) a mis en évidence dans ce site la déstabilisation de la matière organique, au cours de laquelle la nitrification semble jouer un rôle important.

II.2.1. Géographie et climat

Le massif forestier des Aiguillettes est situé dans les Monts du Beaujolais (nord-est du Massif Central), dans le département du Rhône. L'altitude moyenne des peuplements étudiés est de 750 m. Le climat est collinéen à influence océanique (Marques, 1996). La température moyenne annuelle est de 7°C et la pluviométrie annuelle moyenne de 1000 mm, partiellement sous forme de neige entre novembre et mars.

II.2.2. Géologie

La roche mère est de type tuf (Bureau de Recherches Géologiques et Minières, 1982), d'origine volcanique et d'âge primaire (Viséenne). Le tuf est

⁹ L'âge des arbres en 1996 serait donc de 150 ans. L'âge estimé par comptage des cernes à 1,3 m était soit compris entre 152 et 164 ans, soit légèrement supérieur.

constitué principalement de plagioclase (34%) et de quartz (32%) et à un degré moindre de biotite (16%), d'orthose (11%) et de mica blanc (7%, Ezzaïm, 1997). Les teneurs en alcalino-terreux (Calcium et Magnésium) sont plus élevées qu'à Aubure (CaO = 1,8-2,1%, MgO = 1,8-1,9%). Au Nord, le mont des Aiguillettes est constitué de Grès, qui contient plus de 85% de quartz (Ezzaïm, 1997), 11% de feldspath potassique et entre 1 et 2% de mica blanc. Plus au Sud (Figure 2.5), une seconde colline (d'une altitude de 799 m) possède une roche mère de type métatuf (d'origine dévonienne, Ezzaïm, 1997). Le métatuf, riche en Silice et en Fer (Boisset, 1996) possède également de fortes teneurs en MgO (2,2-7,1%) et CaO (2,6-8,3%), plus variable que dans le tuf. Les trois peuplements étudiés lors de l'incubation *in situ* sont situés sur le tuf (Figure 2.5). Ils subissent des apports d'éléments venus du grès pour les deux peuplements les plus au Nord, ou venus du métatuf pour le peuplement le plus au Sud.

II.2.3. Les peuplements étudiés

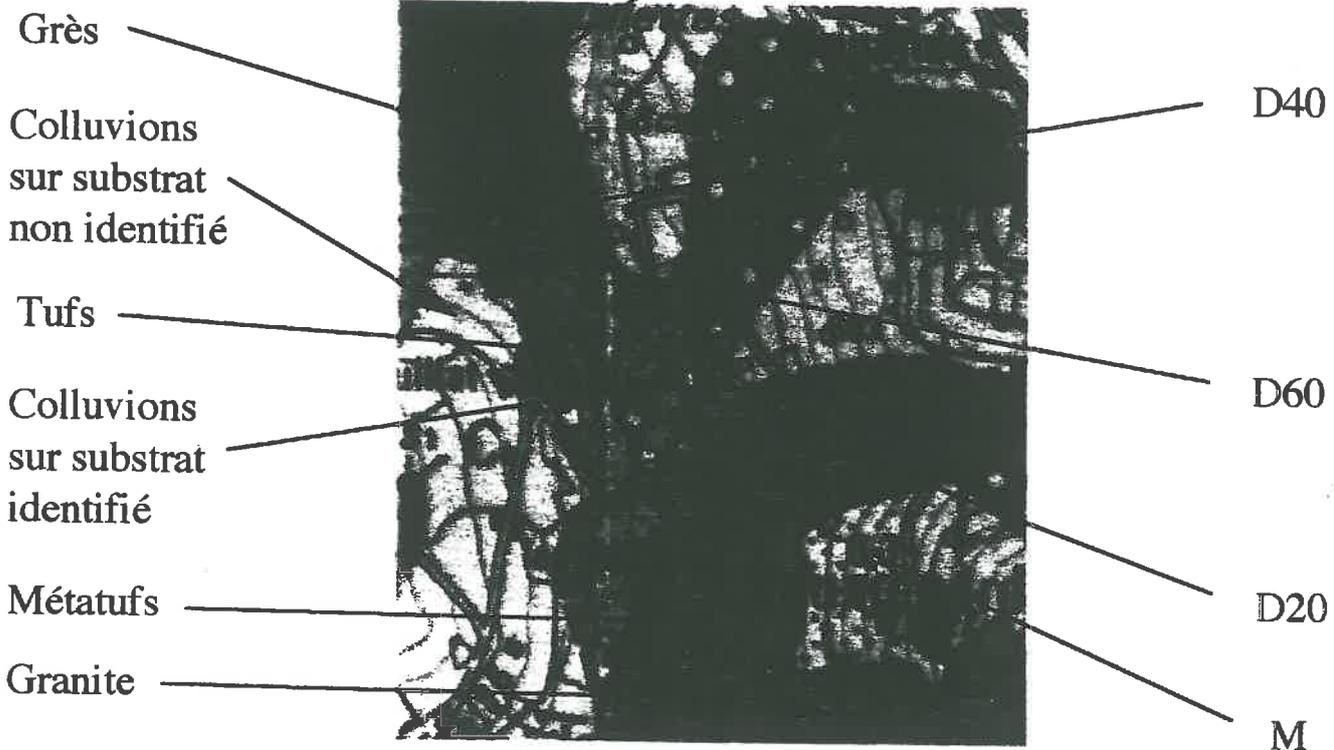
Une expérience d'incubation *in situ* a été menée d'avril 1993 à octobre 1997 dans trois peuplements de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) de 20, 40 et 60 ans en 1992 (D20, D40 et D60). D40 et D60 se situent sur la pente sud-est du Mont des Aiguillettes, à des altitudes de 775 et 785 m. D20 est situé environ 600 m plus au sud, sur la pente nord d'une seconde colline, à une altitude de 745 m.

D20, D40 et D60 sont des plantations homogènes, équiennes et monospécifiques. Le peuplement de 20 ans est situé dans une forêt privée et occupe 4 ha. Il n'a pas encore subi d'éclaircies. Le peuplement de 40 ans (Photo 2.5) fait partie de la forêt Communale de Vauxrenard et occupe une surface de 7,3 ha. Des éclaircies y ont été pratiquées en 1978 et 1990. Le peuplement de 60 ans (Photo 2.6) fait partie de la forêt Départementale D'Avenas et occupe 9,6 ha. Il a subi des éclaircies en 1968, 1973, 1982 et 1990.

Les peuplements sont distants l'un de l'autre de quelques centaines de mètres et se trouvent dans des conditions climatiques, écologiques et édaphiques considérées identiques (Marques, 1996). Ils forment ainsi une chronoséquence. L'approche de type chronoséquence a été choisie car elle permet de suivre à court terme l'évolution d'un peuplement au cours d'une révolution forestière (Cole et Van Miegroet, 1989). Les âges sélectionnés sont représentatifs des principaux stades de développement d'un peuplement, sachant que la longueur de la révolution varie entre 50 et 80 ans pour cette essence (Tableau 2.3, d'après Ranger *et al.*, 1997). Les caractéristiques générales des peuplements (hauteur moyenne, circonférence à 1,3 m de hauteur, densité de tiges à l'hectare, surface au sol) les

Figure 2.5. Localisation des peuplements étudiés à Vauxrenard (sur fond de la carte géologique de la France à 1/50000, XXIX-29, Beaujeu, B.R.G.M., 1982, mise à l'échelle 1/20000)

Monts des Aiguillettes



- D40 : peuplement de Douglas âgé de 40 ans en 1992, sur tuf
D60 : peuplement de Douglas âgé de 60 ans en 1992, sur tuf
D20 : peuplement de Douglas âgé de 20 ans en 1992, sur tuf
M : peuplement de Douglas âgé de 20 ans en 1992, sur métatuf

Photo 2.5. Peuplement de Douglas de 40 ans à Vauxrenard : dispositif de collecte des pluviollessivats

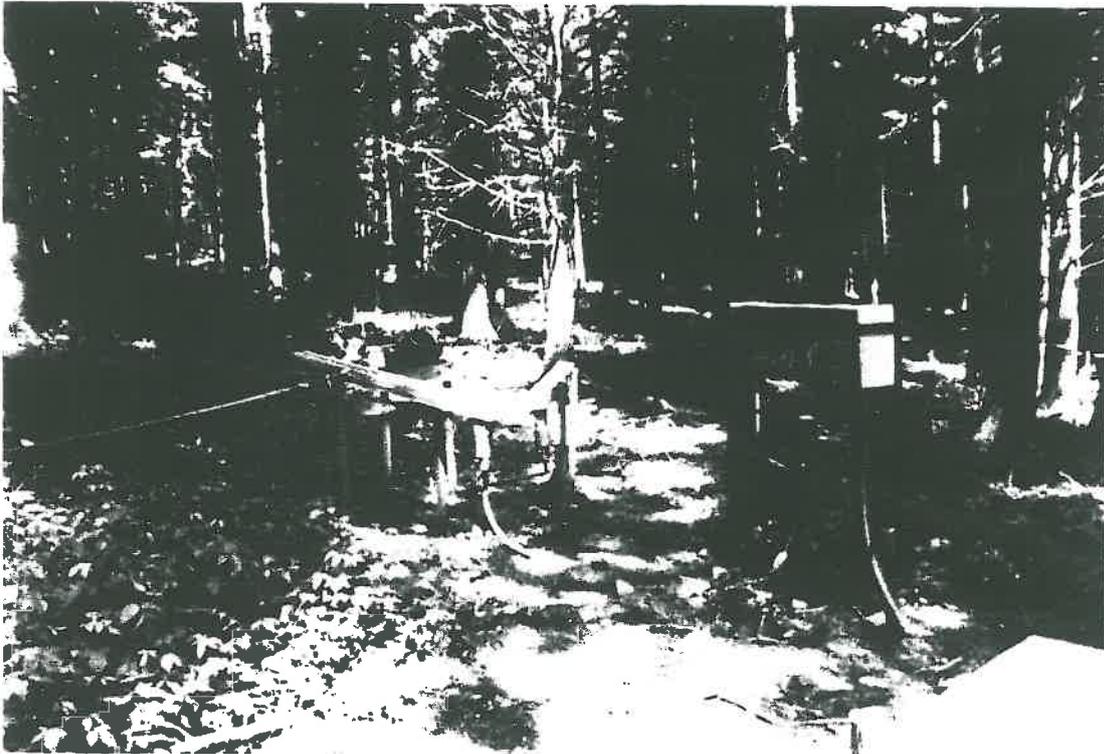


Photo 2.6. Peuplement de Douglas de 60 ans à Vauxrenard : dispositif de collecte des chutes de litière



situent dans la classe 1 de fertilité établie pour le Nord-Est du Massif Central par Decourt (1967). Aucun des trois peuplements ne montre de carence nutritionnelle (Marques, 1996) et leur état sanitaire est satisfaisant. La strate herbacée est absente en D20. Des ronces (*Rubus* sp.) poussent de façon éparse en D40 et de façon plus soutenue dans D60, où la structure du couvert est plus ouverte.

Tableau 2.3. Caractéristiques générales en 1992 des peuplements étudiés à Vauxrenard (d'après Ranger *et al.*, 1997).

Peuplements	D20	D40	D60
densité (tiges.ha ⁻¹)	922	490	312
circonférence moy. à 1,3 m (cm)	57,0	104,7	163,7
hauteur moyenne (m)	14,3	28,0	36,0
surface terrière (m ² .ha ⁻¹)	24,2	47,4	64,8

Comme à Aubure, le déterminisme de la minéralisation et de la nitrification a été suivi lors d'incubations réalisées au laboratoire. De plus, une étude de la dégradabilité de la matière organique a été effectuée sur les sols de ces trois peuplements, afin d'étudier l'influence du type de matière organique sur le cycle de l'azote.

Un jeune peuplement de Douglas, d'environ 20 ans, contenant quelques épicéas disséminés, est situé sur la pente en amont de D20. Il se développe sur un sol issu d'une roche mère légèrement plus riche (métatuf), qui a pu alimenter le sol du jeune peuplement D20 par colluvionnement. Ce sol a donc été intégré à l'étude de la dégradabilité de la matière organique, pour détecter l'effet de ce colluvionnement sur la minéralisation et la nitrification en D20.

II.2.4. Les sols

La description des profils de sol sous les trois peuplements de 20, 40 et 60 ans a été effectuée par Marques (1996). Les caractéristiques physico-chimiques des trois sols sont comparables (Tableau 2.4). Ce sont des sols bruns acides typiques selon la C.P.C.S. (1967), ou des Alocrisols typiques (Référentiel Pédologique, 1992). L'humus est un moder épais de 4 à 6 cm. La texture des sols est limoneuse (40 à 52% de limons dans les horizons de surface). Le pourcentage d'argile est de 20 à 22% en surface et diminue jusqu'à 14-17% à 1 m de profondeur. Les sols sont acides avec un pHeau d'environ 4,2 en surface et 4,9 en profondeur. La teneur en matière organique est de 8,5% en surface du sol organo-minéral et décroît fortement en profondeur. Le rapport C/N est plus faible qu'à Aubure (12) alors que la capacité

M : Peuplement de 20 ans sur métatuf^c

Hor.	prof. (cm)	M.O. (%)	C/N	pH _{H2O}	Ca éch. ^a	K éch. ^a	Mg éch. ^a	Al éch. ^a	S éch. ^a	S/CEC (%)	P ₂ O ₅ (%)	Argile (%)	Limon (%)	Sables (%)	T. f. (%)
A1Ap	0-14	19,5	13,5	4,9	0,7	0,2	0,2	9,8	1,4	13	0,2	23	49	28	
Ap2	14-30	13,1	13,3	5,0	0,2	0,1	0,1	6,1	0,6	10	0,2	24	52	25	
Ap/B	30-50	10,7	14,9	5,1	0,3	0,1	0,1	5,6	0,7	12	0,2	18	57	26	
(B)1	50-70	8,0	13,4	5,2	0,3	0,1	0,1	4,9	0,7	12	0,2	14	58	28	
(B)2	70-95	6,8	13,2	5,2	0,2	0,1	0,1	4,5	0,7	13	0,2	15	56	29	
(B)/C	95-110	4,5	11,3	5,2	0,2	0,1	0,1	4,0	0,5	12	0,2	12	55	33	
Cl	110-120	2,5	10,9	5,3	0,1	0,1	0,1	3,3	0,5	13	0,2	7	51	42	

a : en meq.100 g⁻¹.

b : d'après Ezzaim (1997).

c : d'après Boisset (1996).

S : somme des éléments alcalins et alcalino-terreux échangeables.

CEC : Capacité d'Échange Cationique.

T. f. : Terre fine.

d'échange cationique est plus élevée. Elle diminue légèrement avec l'âge des peuplements. Le taux de saturation de la capacité d'échange par les cations dits "basiques" est de 10% en surface en D40 mais atteint 15% en D20 et D60.

Le peuplement sur métatuf pousse sur un sol qui se distingue par une couleur beaucoup plus foncée que les trois sols précédents (Boisset, 1996). Il s'agit d'un sol brun acide humifère, avec un humus de type moder, une texture limoneuse, un pH acide. La matière organique imprègne le profil jusqu'à environ 1 m de profondeur. Elle est certainement due à l'ancienne utilisation agricole (terrasse cultivée) de cette parcelle (voir plus bas).

II.2.5. Histoire de l'occupation des sols

L'histoire de l'occupation des sols à Vauxrenard nous a été fournie par Koerner, (comm. pers.). La première mention des parcelles étudiées a été retrouvée sur le Cadastre de 1824. Les peuplements de 20 et 60 ans sont situés sur d'anciennes terres agricoles (Figure 2.6), mais la nature de l'ancienne culture n'a pu être précisée. Le peuplement de 40 ans et le peuplement sur métatuf sont situés sur d'anciennes friches. Des murs délimitants les anciennes parcelles agricoles sont visibles dans les trois peuplements D20, D40 et D60. D'anciennes terrasses agricoles sont de même visibles dans le peuplement sur métatuf.

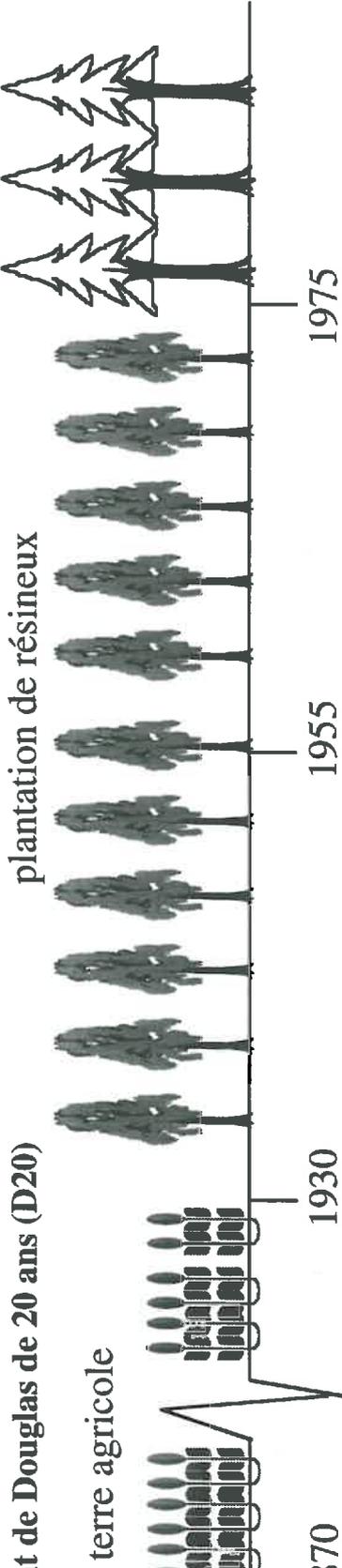
Dès 1870, la parcelle où est localisé D40 apparaît boisée en résineux (vraisemblablement épicéas) et un peuplement de deuxième génération est planté en 1910.

Les Douglas dans la placette D60 sont plantés en première génération en 1930. Rappelons que l'introduction du Douglas en France date de 1842 (Marques, 1996) afin d'obtenir un bois d'œuvre de bonne qualité à croissance rapide. La parcelle D20 est elle aussi boisée en 1930, mais en Épicéa commun. En 1955, la première génération de Douglas est plantée en D40, après deux générations de résineux. Enfin, vers 1975, après 40 ans de plantation résineuse, le Douglas est planté dans la parcelle D20.

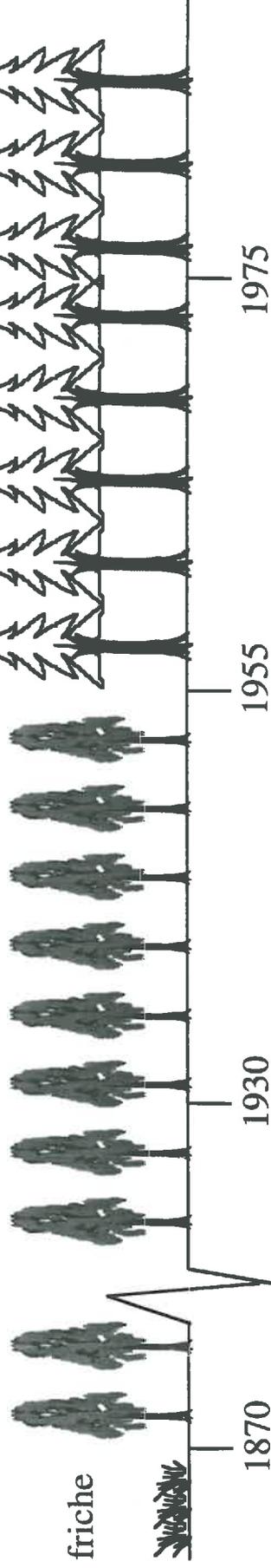
Figure 2.6. Histoire de l'occupation ancienne des sols à Vaurenard (d'après Koerner, comm. pers.)

Douglas

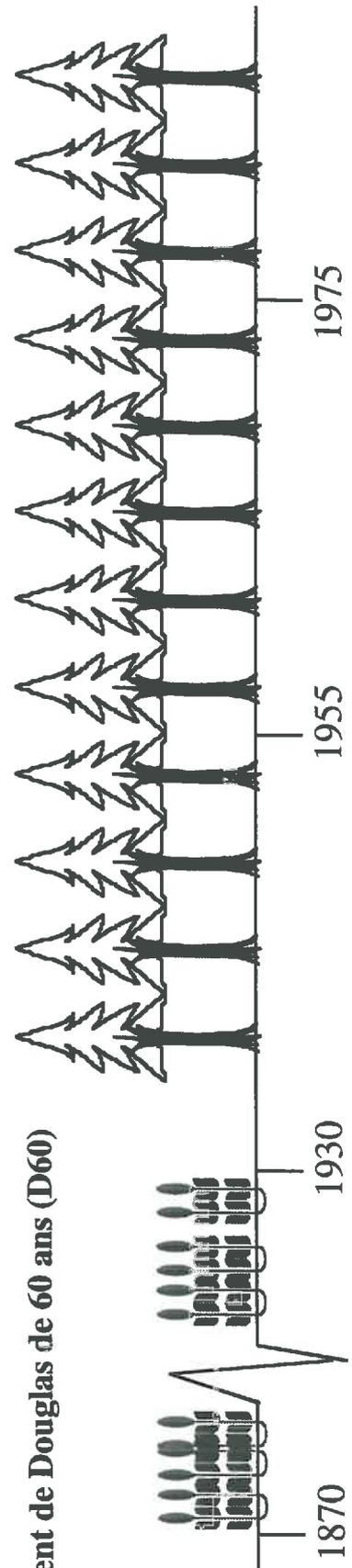
Peuplement de Douglas de 20 ans (D20)



Peuplement de Douglas de 40 ans (D40)



Peuplement de Douglas de 60 ans (D60)



II.3. Les sites d'étude de la Cude, du Solem, de la Feigne des Brûleux et du Muesbach

II.3.1. Présentation générale

Glatzel (1991) et Hüttl et Schaaf (1995) se sont intéressés à l'importance de certaines pratiques anciennes (ramassage des litières, pâturages) sur les disponibilités actuelles des sols forestiers en cations. Pourtant, en dépit du fait que les forêts Ouest-Européennes actuelles sont souvent d'anciennes parcelles agricoles (Cinotti, 1996), l'influence du passé culturel sur la nitrification n'a jamais été étudiée.

Or, la capacité nitrificatrice des *sols agricoles* est souvent élevée (Jarvis, 1996). Nous avons donc voulu savoir si cette capacité persistait encore après plusieurs décennies d'abandon et de reboisement. Nous avons donc étudié la minéralisation et la nitrification potentielles lors d'incubation au laboratoire.

Nous avons utilisé des sols provenant de 14 placettes, issues de quatre anciens systèmes agricoles (Tableau 2.5) localisés dans les Vosges, et représentant 5 types de passé agricole¹⁰. Ces quatre anciennes fermes font partie des sites étudiés par Koerner (1999) lors de son Doctorat d'État en Géographie.

L'histoire globale de ces sites avant le XIX^{ème} siècle est vraisemblablement caractéristique du massif vosgien et semblable à celle d'Aubure. La surface boisée naturelle (hêtraie-sapinière) a dû régresser au cours du Moyen-Age avec la colonisation humaine qui a engendré l'extension des surfaces cultivées et pâturées. Le déboisement maximum a vraisemblablement été atteint à la fin du XVIII^{ème} siècle, après la Révolution.

Le XIX^{ème} siècle se caractérise par l'industrialisation et la déprise agricole. Les terrains les moins favorables à l'agriculture furent abandonnés et reboisés, souvent en résineux, pins, sapins et surtout épicéas. Ce fut le cas notamment des pâturages sommitaux. De plus la forêt se réinstalla de façon naturelle lorsque les reboisements ne furent pas effectués. Ainsi, de 1820 à 1920, les boisements eurent lieu principalement sur d'anciens terrains communaux ou d'anciens terrains d'État.

Les quatre anciens systèmes agricoles étudiés sont situés dans des enclaves, au sein de forêts immémoriales ayant servi de référence. Les emplacements des anciennes parcelles agricoles ont d'abord été précisément repérés en forêt à partir des ruines des fermes et des murs subsistant. Puis les feuilles d'assemblage

¹⁰ Y compris forêts.

des plans cadastraux¹¹ ont été mises en parallèle avec des extraits de cartes topographiques (Koerner, 1999), suite à ce repérage sur le terrain. Les utilisations anciennes des sols ont ensuite été déterminées par Koerner (1999) à partir des premiers Cadastres (établis de 1820 à 1840) et des cahiers complémentaires (matrice cadastrale et état de section des propriétés bâties et non bâties¹²) conservés aux archives communales ou départementales. D'autres sources (folio¹³ des archives départementales, archives communales) ont également été consultées pour obtenir par exemple des fourchettes concernant les dates de reboisement. Pour finir, les dates de reboisement ont été déterminées par carottage des arbres à la souche (Koerner, 1999) et comparées aux fourchettes obtenues pour confirmation.

Tableau 2.5. Caractéristiques générales des sites d'étude du passé culturel.

	Cude	Solem	Feigne	Muesbach
altitude	850 m	700 m	800 m	650 m
exposition	Nord	Nord-Est	Sud-Ouest	Sud
roche mère	granite de crête	moraine	moraine	grès vosgien
sol de la forêt ancienne	sol brun acide	sol brun acide	sol ocre podzolique	podzol
essence plantée	<i>Abies alba</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Picea abies</i>
date de plantation	1924	1930	1920-1930	1896

II.3.2. Descriptif des anciennes pratiques agricoles étudiées

Outre le sol des forêts anciennes, le sol d'un ancien champ reboisé a été prélevé dans chaque site le 04/08/97. De plus, les sols de trois anciens jardins, de deux anciens prés de fauche (fertilisés) et d'une ancienne pâture ont été également prélevés (Tableau 2.6) à la même date. La définition des anciennes pratiques est détaillée plus bas.

¹¹ Les feuilles d'assemblage des plans cadastraux (1/10000) représentent la surface communale. Elles comprennent les numéros des plans détaillés et se réfèrent au plan cadastral de 1830 à l'échelle 1/2500.

¹² La matrice cadastrale est un répertoire alphabétique des propriétaires, suivi de la description de leurs parcelles. L'état de section des propriétés bâties et non bâties est la description des parcelles, suivie du nom du propriétaire (Koerner, 1999).

¹³ Les folios sont des cahiers indiquant l'état de la parcelle lors d'un changement de propriétaire (Koerner, 1999).

Tableau 2.6. Caractéristiques physico-chimiques de l'horizon organo-minéral supérieur des sols étudiés à la Cude, au Solem, à la Feigne et au Muesbach.

sites	passé	N ^a	C/N	pHeau	P ^a	S ^b	S/T	argile ^c	δ ¹⁵ N
Cude	forêt	3,3	20,5	4,2	1,0	0,9	10	12,1	-0,32
	champ	3,0	15,3	4,3	1,2	0,7	10	14,7	1,69
	jardin	3,4	11,5	5,0	3,6	6,1	70	15,6	4,40
	pré	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Solem	forêt	7,2	18,1	3,9	0,3	1,0	8	22,7	-1,17
	champ	7,1	16,4	4,2	0,5	1,6	14	36,8	3,27
	jardin	9,9	15,5	4,2	0,5	n.d.	n.d.	39,1	3,83
Feigne	forêt	8,0	16,2	3,8	0,2	2,3	29	26,1	0,50
	champ	6,0	21,7	3,6	0,3	1,3	15	19,2	1,91
	jardin	4,0	16,5	4,0	1,1	0,9	10	17,8	2,29
	pré	6,0	17,1	3,9	0,2	1,1	11	22,9	0,97
Muesbach	forêt	0,9	35,6	3,8	0,0	0,7	43	5,3	1,25
	champ	0,9	25,7	4,6	0,1	1,1	50	5,8	1,49
	pâturage	1,9	28,1	4,0	0,1	1,9	75	6,3	0,61

a : en g.kg⁻¹

b : S = K + Ca + Mg en meq.100 g⁻¹

c : en %

n.d. : non déterminé.

Les analyses d'éléments ont été effectuées de façon standard selon les méthodes Anne (1945) pour le Carbone organique, Kjeldhal (Bremner, 1965) pour l'Azote total et Duchaufour et Bonneau (1959) pour le Phosphore. Le rapport isotopique de l'azote du sol (δ¹⁵N) est exprimé en fonction d'un standard (azote atmosphérique) suivant la formule :

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{échantillon}} = 1000 \times \left[\frac{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{échantillon}}}{(^{15}\text{N}/^{14}\text{N})_{\text{N}_2\text{atmosphérique}}} - 1 \right]$$

II.3.2.1. Les forêts anciennes

Elles étaient souvent parcourues par le bétail et exploitées comme source de bois de chauffage, en plus de leur rôle pour l'industrie. Les villages en étaient généralement éloignés (Koerner, 1999). Les sols y sont en général superficiels. Ils ont souffert des exportations continues (pâturage, bois de chauffage, ramassage de litière, voir Koerner et Tabeaud, 1993, Hüttl et Schaaf, 1995) et sont souvent appauvris en cations basiques. Dans les quatre sites étudiés, les sols de ces forêts, dites immémoriales, sont fortement acides avec différents degrés de podzolisation.

La podzolisation est sensible à la Feigne et au Muesbach où les sols se développent sur les substrats les plus pauvres (voir plus bas). La somme des cations alcalins et alcalino-terreux ne diffère cependant pas de manière significative de celle des anciens terrains agricoles. Toutefois, Le C/N y est généralement légèrement plus élevé, le pH, la teneur en P et la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ légèrement plus bas que ceux des anciennes fermes¹⁴ (Koerner *et al.*, 1997).

Il faut garder à l'esprit que les sols actuels des forêts originelles ne sont pas strictement des sols témoins de la forêt sans intervention humaine. Ils ont dû être en effet fortement appauvris par les pratiques décrites plus haut. Ils représentent toutefois l'état de référence de la fertilité et des potentialités actuelles des vieilles forêts.

II.3.2.2. Les anciens champs

On y cultivait des céréales, des racines et des tubercules (pommes de terre). A partir du XIX^{ème} siècle, les cultures de Légumineuses et de Brassicacées supplantent les cultures précédentes et font disparaître la jachère (Koerner, 1999). Ces champs étaient généralement enrichis par des apports importants de fumier, mais aussi de fougères, de bruyères, voire de litière forestière, ayant servi par exemple de couches aux bestiaux. Les sols présentent un horizon Ap résultant du travail mécanique du sol.

II.3.2.3. Les anciens jardins

Situés à proximité des maisons (moins de 90 m), les jardins étaient constitués d'une couche de terre apportée et déposée sur une couche de pierres, elle aussi apportée et destinée à assurer un drainage correct. Un mur de pierres retenait le tout sur la pente (Koerner, 1999). Là encore, ces sols étaient souvent enrichis, par des déchets ménagers par exemple. Dans les deux sites étudiés où les sols forestiers sont podzolisés (Feigne et Muesbach), l'horizon A des sols des anciens champs ne présente plus de caractère éluvial. Il s'agit d'un horizon Ap.

II.3.2.4. Les anciens prés

Les prés de fauche étaient situés dans des zones inondables ou trop humides pour la culture, souvent en aval des fermes. Des rigoles, destinées à

¹⁴ Le $\delta^{15}\text{N}$ des anciens jardins est néanmoins le seul significativement supérieur ($P < 0,01$) à celui des forêts anciennes.

l'assainissement mais aussi à l'irrigation pouvaient ainsi y apporter des fertilisants organiques (purin). Il s'agit donc là encore de zones anciennement enrichies.

II.3.2.5. *L'ancienne pâture*

Contrairement aux autres anciennes parcelles agricoles, l'ancienne pâture du Muesbach, à proximité de la ferme, a vraisemblablement subi des exportations d'éléments minéraux (prélèvement des selles animales destinées à fertiliser les prés et les champs) dues aux pratiques agricoles des Anabaptistes. Le bétail n'occupait vraisemblablement pas cette parcelle toute l'année, mais seulement d'avril à septembre (Koerner, 1999).

II.3.3. La Cude

Le site se trouve en fond de vallée exposé au Nord, sur le versant Lorrain (Koerner, 1994). L'ensoleillement est réduit à quelques heures par jour. Le substrat y est plutôt riche (granite de crête). La pente est forte et un ruisseau coule en fond de vallon. Les parcelles étudiées sont localisées en forêt Communale de Gemaingoutte. La base de l'ancien système agricole (22 ha) était une ferme Anabaptiste (Photo 2.7, Figure 2.7) construite au début du XVIII^{ème} siècle, appartenant à un seigneur. En effet, depuis, les édits de Louis XIV, les Anabaptistes ne pouvaient devenir propriétaires et géraient les terres en tant que métayers. Comme souvent, la forêt fut cédée à la commune durant la Révolution française. Les Anabaptistes restèrent néanmoins jusqu'en 1884, sur une ferme toujours privée. Ils utilisaient le sol autour de la ferme en tant que champ.

Au départ des Anabaptistes, la ferme fut vendue à la commune. Elle fut alors exploitée par des privés en tant que surface en herbe, pour la production de produits laitiers. La ferme a ensuite été brûlée pendant la Guerre de 1914-1918. La bataille du Violu pendant la Grande Guerre eut lieu à 500 m à peine du site. Les impacts de la guerre semblent importants et ne sont pas à négliger pour étudier les effets du passé. Le reboisement, effectué en sapins, eut lieu vers 1920. Des chablis apparus en 1960 furent reboisés alors en épicéas. La disparité de végétation herbacée entre les placettes étudiées est marquée. L'ancien champ est recouvert de fétuques (*Festuca altissima*) et la forêt ancienne de luzules (*Luzula luzuloïdes*).

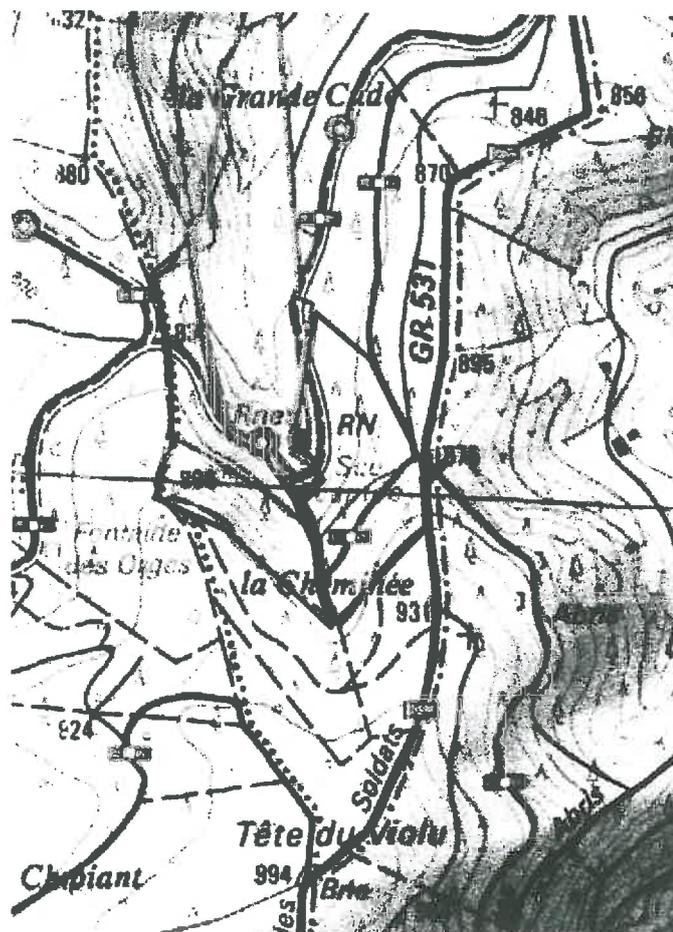
Photo 2.7. La ruine de la Cude



Photo 2.8. Vue des anciens murs au Solem



Figure 2.7. Organisation de l'ancienne ferme à la Cude (d'après Koerner, 1999, sur un extrait de la Carte I.G.N. TOP 25 au 1/25000 : 3617 ET Ste-Marie-Aux-Mines, 1993)



-  ancien pré
-  ancien champ
-  ancienne pâture
-  jardin et maison

500 m

II.3.4. Le Solem

Le site est exposé au Nord-Est à mi-pente d'une crête. Il domine la vallée de la Mosellotte. La pente y est parfois accentuée, entre 7° et 35° (Photo 2.8). Le site est assez éloigné (3 km) du village de Vagney dont il dépend. Les sols se développent sur une moraine relativement riche, suite à l'évacuation de matériaux glaciaires appauvris. Il existe deux ruines, situées sur des petits replats artificiels, entre lesquelles coule un ruisseau. Le site a été abandonné tardivement, entre 1930 et 1940.

L'ancienne ferme (10 ha) fait maintenant partie d'une forêt privée, entre les parcelles forestières 67 et 68 (Figure 2.8). L'ancien champ est situé sur un sol sableux, alors que la forêt ancienne est caractérisée par un fort empierrement. L'ancien jardin présente un profil nettement artificiel. Les plantations d'épicéas sont saines, et la strate herbacée est composée essentiellement de la grande fétuque (*Festuca altissima*).

II.3.5. La Feigne des Brûleux

Le site se trouve en fond de vallon ouvert vers le Sud Ouest, en forêt domaniale ONF d'Housseramont, sur une pente moyenne (9°). Il est en exposition Ouest, entouré par un mur d'épierrement constitué à 80% de blocs de granite arrondis (Koerner, 1999, Photo 2.9). La parcelle étudiée appartenait à la commune de Vagney sur le premier cadastre (vers 1830). Depuis le cadastre de 1870, elle appartient à la commune de Tholey. C'est une zone de source correspondant à une tourbière drainée : les canaux de drainage sont encore bien entretenus actuellement pour évacuer l'eau en excès. Elle est située sur une moraine contenant des matériaux gréseux et gneissiques, ayant engendré des matériaux fins relativement pauvres chimiquement.

Dans la parcelle (qui ne fait que 3 ha), il existait une seule ferme. Elle comprenait deux maisons à l'époque du premier Cadastre, sur un replat artificiel, avant qu'un troisième foyer fasse son apparition (Figure 2.9). Abandonné après 1918, le site a été reboisé en épicéas vers la fin des années trente, après que le propriétaire l'eut vendu à l'Etat. Les peuplements sont clairs, mal venants et en partie jaunissant. La canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa* Trin.) forme dans ce site d'abondants tapis sur les zones sèches. Dans les zones les plus humides, la sphaigne (*Sphagnum sp.*) pousse en abondance.

L'ancien champ et l'ancien jardin, sur des zones sableuses, drainées, sont situés sur des sols bruns ocreux. Dans la parcelle, seul l'ancien jardin est encore partiellement entouré par un mur de pierres. Le sol de l'ancien pré, sur une zone

Photo 2.9. Le mur entourant l'ancienne ferme à la Feigne
des Brûleux

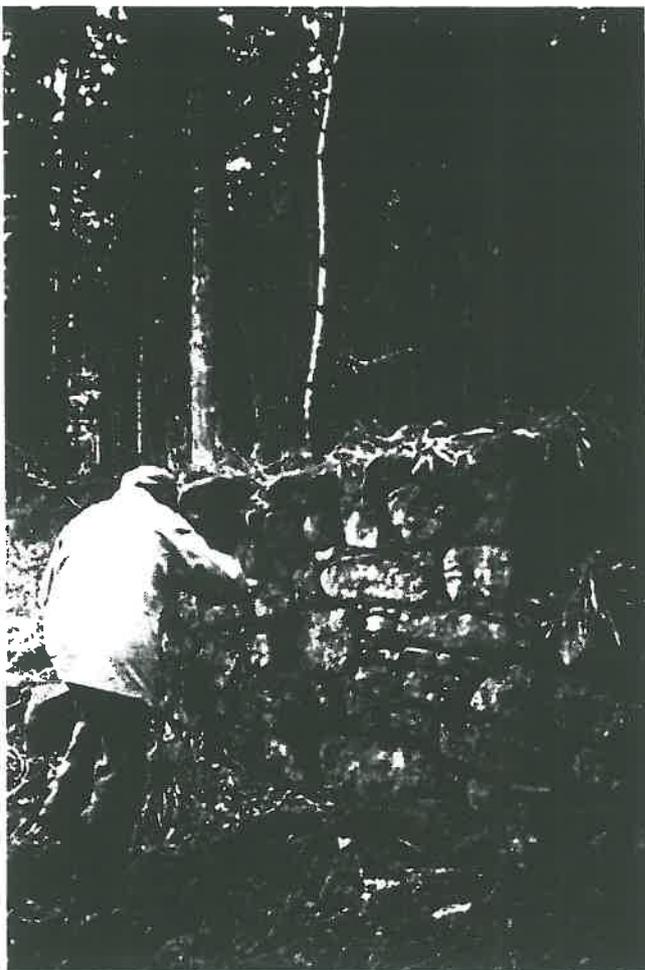
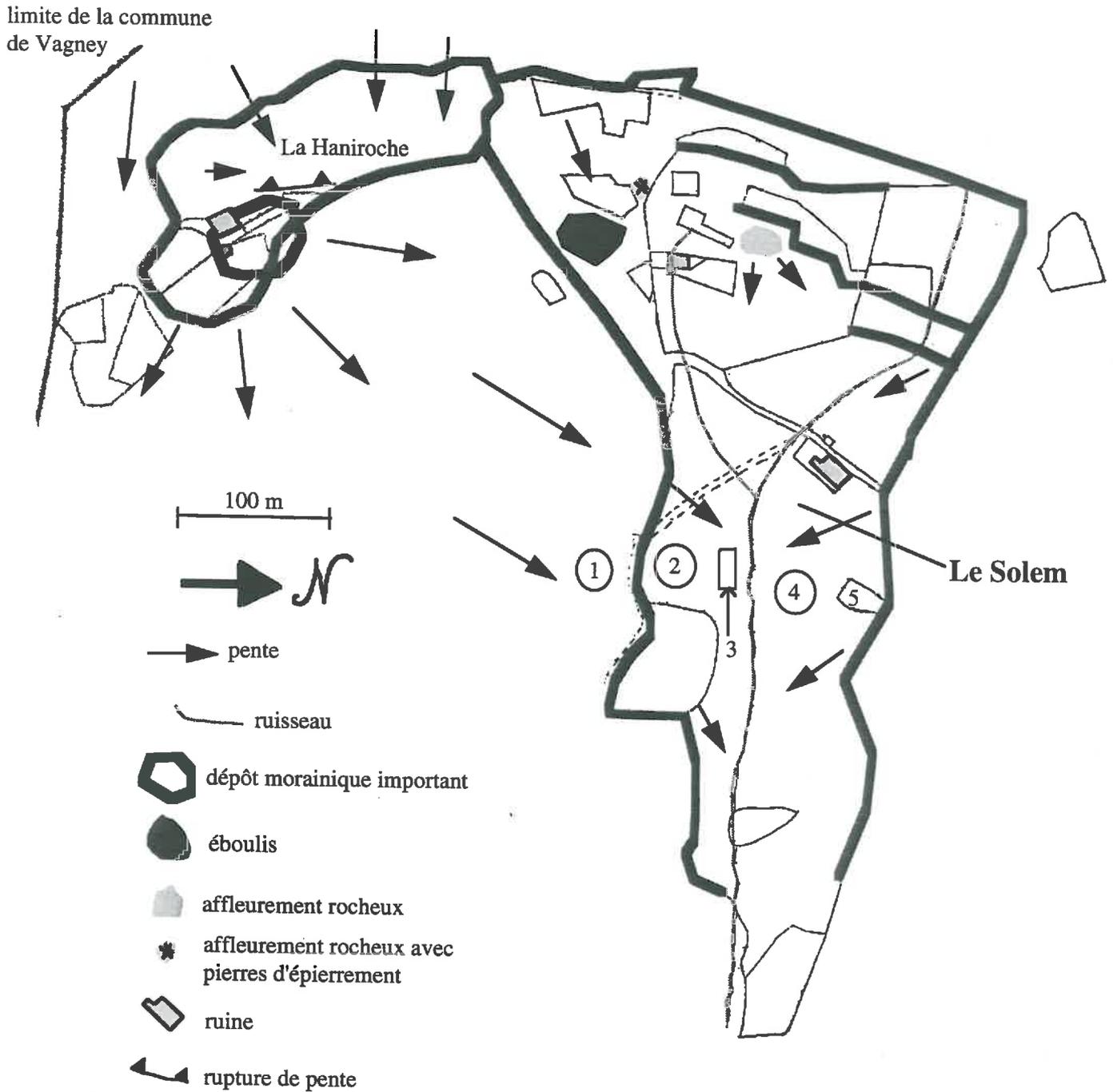


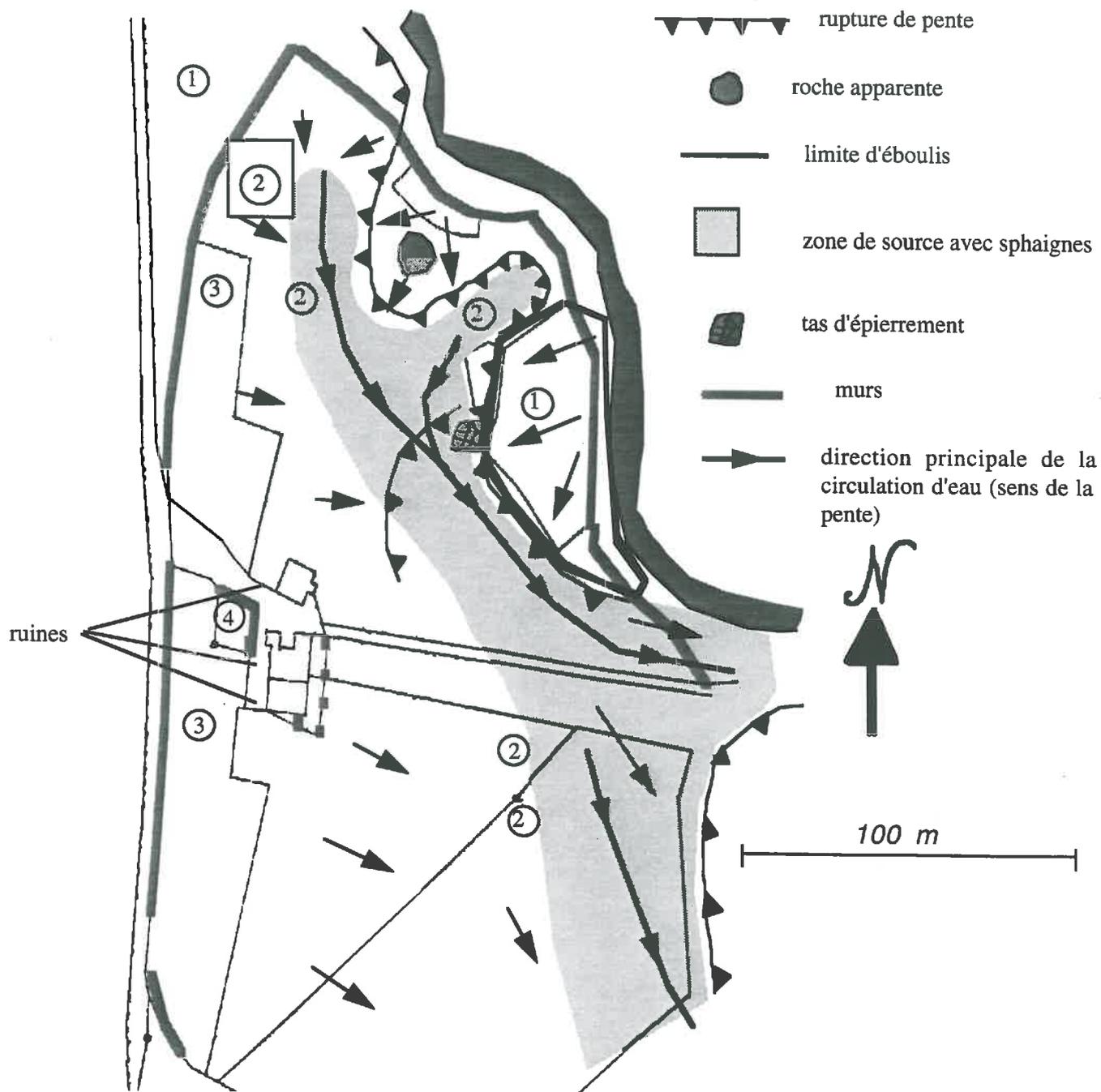
Photo 2.10. La ruine du
Muesbach

Figure 2.8. Organisation de l'ancienne ferme au Solem (d'après Koerner, 1999)



- 1 : forêt ancienne
- 2 : ancien pré
- 3 : ancien champ
- 4 : ancien pré
- 5 : ancien jardin

Figure 2.9. Organisation de l'ancienne ferme à la Feigne des Brûleux (d'après Koerner, 1999)



- 1 : forêt ancienne
- 2 : anciens prés
- 3 : anciens champs
- 4 : ancien jardin

2 ancien pré où a été effectué le prélèvement

plus humide en contrebas du jardin et du champ, est hydromorphe d'où l'origine du nom du site. La forêt ancienne est également sur un sol mal drainé, mais plus podzolisé. Il existe également une ancienne pâture qui n'a pas été étudiée. Les sols sont profonds dans les quatre placettes.

II.3.6. Le Muesbach

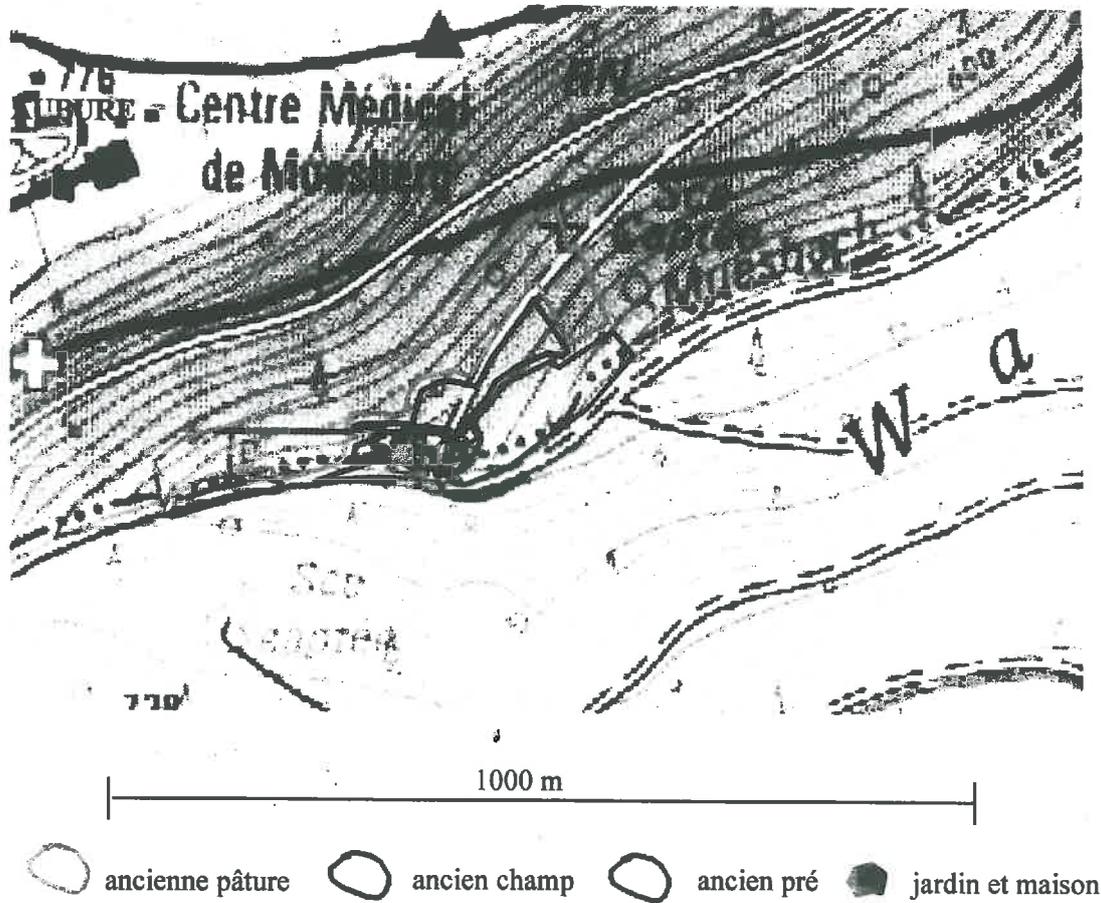
Le site est localisé en fond de vallée ouvert vers l'Est (Figure 2.10) en direction de la plaine d'Alsace sur du grès des Vosges, très pauvre, d'origine triasique inférieure (Bundsandstein moyen). C'est le seul des quatre sites d'étude du passé à bénéficier du climat alsacien relativement clément. En dépit de la proximité, le climat est donc plus chaud et plus sec qu'à la Cude. Toutefois, comme à la Cude, l'ensoleillement est limité à quelques heures par jour. Un ruisseau coule au fond du vallon. Seul le versant Sud est exploité jusqu'à la limite communale. Le site lui-même est en exposition Sud, en forêt communale de Ribeauvillé. Il est sur une pente forte (25°). D'énormes blocs de pierres ont été aménagés en murs ou entassés en dehors du site, vraisemblablement par les Anabaptistes. Le premier contrat de location fut établi en 1719 (Koerner, 1994).

Les deux fermes (Photo 2.10), bases de l'exploitation agricole (13 ha), furent abandonnées par les Anabaptistes à la fin du XIX^{ème} siècle. L'exploitation ne fut pas reprise par la suite. Le dernier propriétaire, Auguste Bartholdi, constructeur du Lion de Belfort et de la Liberté Éclairant le Monde, en fit don à la commune en 1880, qui la vendit aux enchères en 1883. Le reboisement en épicéas fut rapidement appliqué, mais on trouve également des pins et des mélèzes. Les sols se caractérisent par une texture très sableuse. Les différences de végétation herbacée sont très marquées en fonction des utilisations passées des parcelles (Koerner, 1998) : le sol est quasi nu sous la forêt ancienne et l'ancienne pâture, et il est recouvert de touffes de fétuques (*Festuca altissima*) sous l'ancien champ.

II.4. Synthèse sur l'ensemble des sites d'étude du cycle de l'azote

L'ensemble des sites retenus répond à plusieurs objectifs. Il intègre l'étude de plusieurs espèces, essentiellement résineuses (Épicéa et Douglas), mais également une hêtraie, où le cycle de l'azote a été suivi *in situ* pendant plusieurs années.

Figure 2.10. Organisation de l'ancienne ferme au Muesbach (d'après Koerner, 1999, sur un extrait de la Carte I.G.N. TOP 25 au 1/25000 : 3617 ET Ste-Marie-Aux-Mines, 1993)



Il intègre également des peuplements d'âges différents, *situés dans des conditions écologiques semblables*, afin de mieux comprendre l'évolution de la dynamique du cycle en fonction de la maturité croissante des peuplements. Nous avons ainsi étudié l'ensemble des pessières du bassin versant d'Aubure, ainsi que la chronoséquence de Douglas de Vauxrenard.

De plus, les 4 sites d'étude de *l'influence du passé cultural* sont également assez proches d'un point de vue géographique et climatique, tout en offrant la possibilité de suivre un grand éventail d'utilisations passées.

L'ensemble des sites choisis est néanmoins volontairement peu variable. Les sites sont à des altitudes de petites à moyennes montagnes, avec des climats océaniques, parfois à influence continentale. Les sols vont des sols bruns acides aux podzols, et possèdent donc des caractéristiques communes, dont des pH bas.

Cette similarité a permis, suite à de nombreuses expériences de mieux cerner les paramètres importants *dans la gamme de conditions retenues*, d'établir des comparaisons entre sites. Les conclusions générales que nous avons pu tirer sont donc valables pour l'ensemble des sites suivis et extrapolables à des sites placés dans des conditions pédo-écologiques proches.

III. TROISIEME PARTIE :
METHODOLOGIE

III. MÉTHODOLOGIE

Les flux du cycle de l'azote ont été suivis *in situ* à Aubure et à Vauxrenard pendant plusieurs années. Parallèlement, des incubations ont été réalisées au laboratoire pour l'effet relatif des paramètres contrôlant la minéralisation et la nitrification. Enfin, différents horizons des sols de Vauxrenard (en D20, D40 et D60 ainsi que des horizons du sol sur métatuf) ont fait l'objet d'une caractérisation de la matière organique en différents compartiments plus ou moins facilement dégradables.

III.1. La méthode d'incubation *in situ*

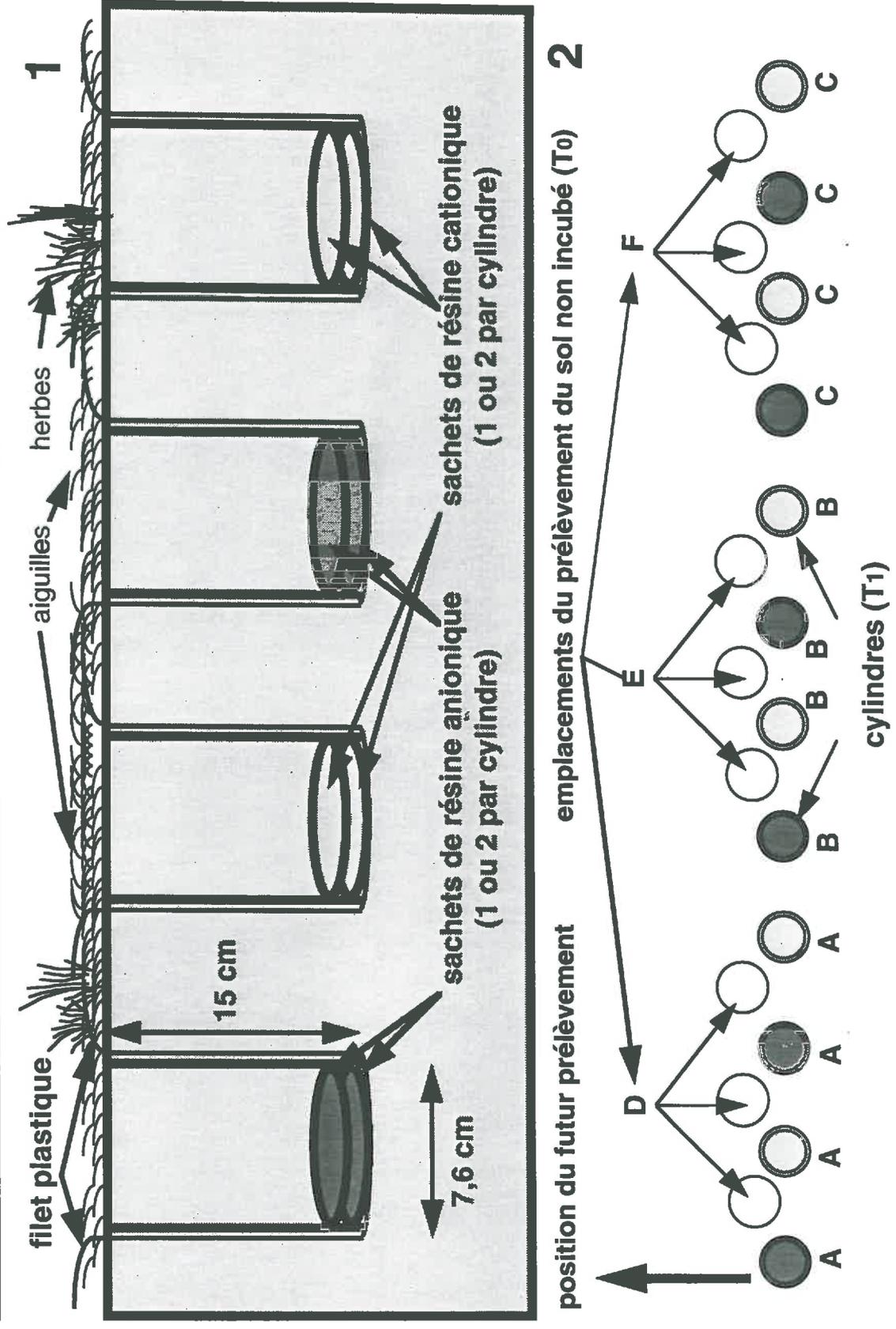
Cette méthode a permis une quantification de la minéralisation de l'azote, de la nitrification et des prélèvements radiculaires sur le terrain. Les peuplements d'Épicéa E45, E90 et de Hêtre H150 à Aubure ainsi que les trois peuplements de Douglas D20, D40 et D60 à Vauxrenard ont fait l'objet de cette étude. Dans chaque site, l'étude a été effectuée pendant 4 ans au minimum. Des bilans saisonniers et annuels des flux d'azote ont été établis et rapprochés de paramètres climatiques ou physiques (température et humidité du sol). Grâce à cette méthode, nous avons ensuite dressé des bilans d'azote au niveau de chaque peuplement et ainsi appréhendé les conséquences de la dynamique du cycle de l'azote sur le fonctionnement du cycle biogéochimique.

III.1.1. Principe de la méthode

La méthode consiste à isoler des blocs de sol dans des cylindres en acier inoxydable et à les laisser incuber en place (Figure 3.1, Lemée, 1967, Raison *et al.*, 1987). Le sol est ainsi soustrait au prélèvement radiculaire (Photos 3.1 et 3.2) ce qui induit une différence de teneur entre le sol à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres. Le sol dans les cylindres reste néanmoins soumis aux variations de température, aux apports atmosphériques et au drainage, donc à tous les facteurs environnementaux.

Les incubations ont été effectuées d'octobre 1992 à octobre 1996 à Aubure et d'avril 1993 à octobre 1997 à Vauxrenard. Les échantillons incubés ont été prélevés toutes les 2 semaines à Aubure de mars à octobre ou toutes les 4 semaines à Vauxrenard (Photos 3.3 et 3.4). A Aubure, en hiver, lorsque l'enneigement rendait les prélèvements difficiles, les prélèvements n'étaient également effectués que

Figure 3.1. Installation des cylindres dans le sol. 1 : Vue latérale de 4 cylindres. 2 : Vue de dessus



Des lettres identiques indiquent les échantillons de sol regroupés pour une analyse individuelle.

Photo 3.1. Vue d'une rangée de cylindres laissé incuber (Vauxrenard, D60)



Photo 3.2. *Idem*, gros plan



Photo 3.3. Prélèvement du sol : le cylindre est retiré du sol



Photo 3.4. Prélèvement du sol (suite) : le sol est mis dans un sac plastique



toutes les 4 semaines. A chaque prélèvement, des échantillons non incubés ont également été prélevés pour déterminer les teneurs en azote minéral du sol hors des cylindres à la fin de la période d'incubation (Figure 3.2). Ces teneurs correspondent aux teneurs initiales de la période d'incubation suivante (voir III.1.6. Équations). Une série d'équations a alors permis de calculer minéralisation, nitrification et prélèvements radiculaires après prise en compte des apports atmosphériques et des pertes par drainage.

III.1.2. Estimation des apports et des pertes : collecte des solutions et des données météorologiques

Le dispositif de collecte des solutions a été installé en 1986 à Aubure (Dambrine *et al.*, 1995b) et en 1992 à Vauxrenard (Marques, 1996, Photo 3.5). Les apports atmosphériques au sol ont été mesurés hors couvert et sous couvert (pluiolessivats). Nous avons ainsi tenu compte des dépôts secs et occultes lessivés par la pluie de la cime jusqu'au sol (Bonneau *et al.*, 1991). Les apports ont été recueillis au moyen de pluviomètres (chauffés en hiver pour recueillir glace et neige) et de gouttières.

L'eau de drainage a été recueillie dans chaque peuplement à l'aide de lysimètres sans tension installés à 10 cm de profondeur à Aubure et à 15 cm à Vauxrenard (Marques *et al.*, 1996).

Les pluiolessivats et les eaux lysimétriques ont été collectés avec la même périodicité que les échantillons de sol suivant le site et la saison. A chaque prélèvement, le volume de solution a été consigné. La température a été enregistrée en continu dans chaque site. Les flux d'azote apporté et drainé ont été calculés comme le produit du flux d'eau apporté ou drainé et de la concentration en $N-NO_3^-$ et $N-NH_4^+$ dans les collecteurs de pluiolessivats ou les lysimètres sans tension. Les flux d'eau apportée et drainée ont été calculés à l'aide de modèles hydriques utilisant les données climatiques (Bréda, 1994, Villette, 1994, Granier, comm. pers.).

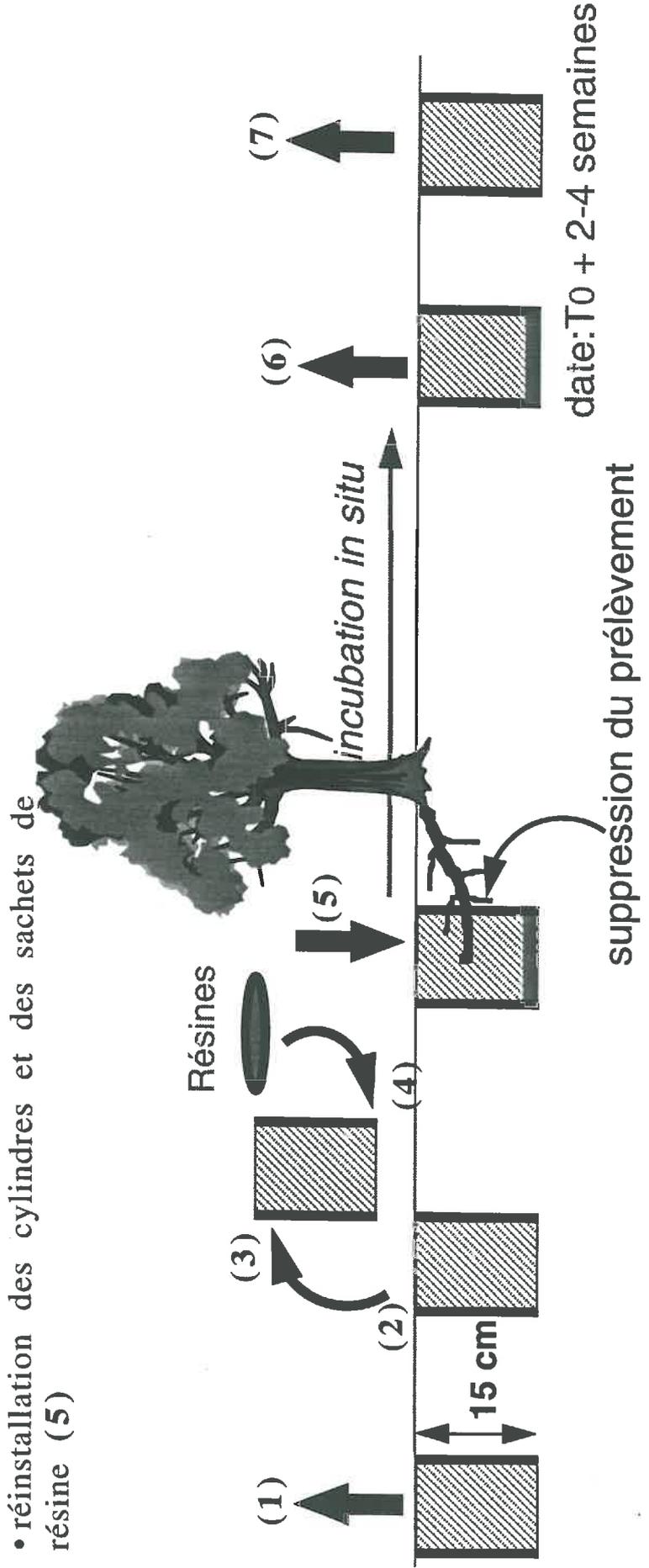
III.1.3. Estimation des pertes par drainage dans les cylindres

Le sol à l'intérieur des cylindres n'est théoriquement plus soumis au prélèvement radiculaire. De ce fait, les pertes par drainage diffèrent entre le sol à l'intérieur des cylindres et celui à l'extérieur. C'est pourquoi le drainage à l'intérieur des cylindres a été estimé à l'aide de résines échangeuses d'ions (= I.E.R., Ion Exchange Resin). Elles ont été employées pour estimer les pertes en nitrate (Hübner *et al.*, 1991) dès octobre 1993 à Vauxrenard et à partir d'avril 1994 à

Figure 3.2. L'incubation *in situ*

date : T0

- échantillonnage hors des cylindres T0 i (1)
- installation des cylindres dans le sol (2)
- les cylindres sont retirés immédiatement (3)
- installation des résines (4)
- réinstallation des cylindres et des sachets de résine (5)



date : T0 + 2-4 semaines

- prélèvement du sol incubé T1 et des résines (6)
- prélèvement du sol non incubé T0f (7)

Photo 3.5. Dispositif de collecte des solutions du sol : installation des plaques lysimétriques à Vauxrenard



Aubure. Seules des résines échangeuses d'anions (DOWEX 21K, 20-50 mesh, saturée par Cl^-) ont d'abord été utilisées, les pertes d'ammonium par drainage étant traditionnellement considérées comme réduites. Néanmoins, le drainage d'ammonium a lui aussi été estimé à l'aide de résine échangeuse de cations (IRN 77, 16-40 mesh, saturée par Na^+) à partir d'octobre 1995 à Aubure et d'avril 1996 à Vauxrenard.

Entre chaque prélèvement, l'I.E.R. a été régénérée dans des colonnes de percolation en verre. Pour la résine échangeuse d'anions, la régénération a été effectuée par Cl^- en laissant percoler au goutte à goutte sur la résine du NaCl 1 N à raison de 1 l pour 100 grammes de résine. La résine a ensuite été rincée à l'eau déminéralisée jusqu'à l'élimination de tout le Cl^- en excès, dont la disparition a été vérifiée visuellement par le test à AgNO_3 sur une aliquote d'eau de percolation.

La régénération de la résine échangeuse de cations a été réalisée après trois percolations. Une première percolation a été effectuée par NaOH 1 N comme décrit ci-dessus. Une deuxième percolation a ensuite été effectuée avec HCl 1 N. La troisième percolation a été effectuée de nouveau avec NaOH 1 N. Chaque percolation a été suivie par un rinçage à l'eau déminéralisée pour obtenir après chaque rinçage un pH proche de 6.

III.1.4. Modifications du protocole d'incubation

Le protocole utilisé a subi plusieurs modifications au cours de l'étude. Initialement, neuf cylindres en acier inoxydable (7,6 cm de diamètre interne, 15 cm de haut, Figure 3.1) ouverts aux deux extrémités étaient introduits dans le sol par percussion à chaque début d'incubation. Neuf échantillons de sol non incubé étaient également prélevés. L'utilisation des résines anioniques a entraîné une première modification : les cylindres ont alors été retirés immédiatement après installation (Photo 3.6). Le dernier cm de sol au bas de chaque cylindre a alors été remplacé par un sachet en Nylon rempli de 40 g d'I.E.R. et d'une masse égale de billes de verre (Photo 3.7). Ces dernières assurent un plus grand volume destiné à une bonne percolation. Le tout était maintenu au cylindre par un filet plastique (maille environ 1 mm, Photo 3.8). Chaque cylindre était alors remis à son emplacement initial et laissé incubé *in situ* (Photo 3.9).

L'utilisation des résines cationiques a également entraîné une modification, puisque 12 cylindres, 6 munis de sachet de résine échangeuse d'anions et 6 munis de sachet de résine échangeuse de cations ont été laissés à incubé. Comme auparavant toutefois, seul le sol de 9 cylindres a continué à être employé. Celui des 2 cylindres extérieurs et du cylindre intermédiaire (Figure 3.1) a été exclu du prélèvement.

Photo 3.6. Le dernier centimètre de sol au fond des cylindres est retiré



Photo 3.7. Installation du sachet de résine (fond du cylindre)



Photo 3.8. Installation du filet plastique (*fond du cylindre*)



Photo 3.9. Le cylindre est remis à son emplacement initial



III.1.5. Traitement des échantillons et analyses

Après avoir enlevé la litière des échantillons, nous les avons regroupés par trois (Figure 3.1 : sol incubé : A, B et C ; sol non incubé : D, E et F), tamisés à 4 mm sur le terrain et placés dans du KCl 1 N (poids humide/volume : 40/200). Les échantillons de sol, de solutions et les sachets de résine ont ensuite été transportés dans une glacière jusqu'au laboratoire. Les solutions collectées (apports et drainage) ont été filtrées (porosité 0,45 μm) le lendemain du prélèvement.

L'humidité de chaque échantillon de sol tamisé a été déterminée par séchage à 105°C d'un sous-échantillon. L'azote minéral des échantillons de sol dans le KCl a été extrait par agitation (1 h), centrifugation du surnageant (2500 tours. mn^{-1} pendant 15 mn) et filtration. Les sachets de résine ont été rincés à l'eau déminéralisée pour enlever la terre et les débris organiques adhérents (Giblin *et al.*, 1994), ouverts, séchés à l'air et tamisés pour séparer résine et billes de verre. Le nitrate et l'ammonium fixé ont été extraits par NaCl 1 N (poids sec/volume : 4/40) après agitation manuelle, contact (1 h) et filtration.

Les extraits KCl, NaCl et les échantillons d'eau ont ensuite été conservés en chambre froide à +1°C avant analyse, généralement dans la semaine. Les concentrations en azote minéral des extraits KCl et NaCl ont été déterminées par colorimétrie automatique (grâce à un Autoanalyseur Technicon II ou un TRAACS 2000 après inter calibration des appareils). Les concentrations des solutions ont été déterminées soit par colorimétrie automatique, soit par chromatographie ionique DIONEX après calibration des appareils.

III.1.6. Équations

Les flux ont été calculés à l'aide d'une série d'équations basées sur le bilan de l'azote minéral hors et dans les cylindres, c'est à dire en présence ou en absence de prélèvement radiculaire. Les autres conditions ont été supposées identiques dans et hors des cylindres. La masse volumique de la terre fine (< 4 mm) a été nécessaire aux calculs à l'hectare. Elle a été estimée :

- A Aubure, par la moyenne de la masse volumique des échantillons non incubés lors des deux premières années de mesure (environ 180 répétitions par peuplement)¹⁵.

¹⁵ Masses volumiques respectives :

sol E90 : 0,69 $\text{kg}\cdot\text{dm}^{-3}$

sol E45 : 0,58 $\text{kg}\cdot\text{dm}^{-3}$

sol H150 : 0,58 $\text{kg}\cdot\text{dm}^{-3}$

- A Vauxrenard, par la moyenne des masses volumiques des couches 0-15 cm des sols de deux fosses dans chaque peuplement¹⁶ (Marques, 1996).

T_{0i} : teneur initiale en N-NO₃⁻ (ou NH₄⁺) au début de la période d'incubation.

T_{0f} : teneur finale en N-NO₃⁻ (ou NH₄⁺) du sol hors cylindre à la fin de la période d'incubation.

T₁ : teneur finale du sol dans les cylindres en N-NO₃⁻ (ou NH₄⁺) à la fin de la période d'incubation.

Pour N-NO₃⁻ :

$T_{0f} = T_{0i} + \text{apports} + \text{nitrification brute}^{17} - \text{prélèvement racinaire} - \text{immobilisation microbienne} - \text{drainage hors cylindre}$

$T_1 = T_{0i} + \text{apports} + \text{nitrification brute} - \text{immobilisation microbienne} - \text{drainage dans les cylindres}^*$

$\text{Prélèvement racinaire} = T_1 - T_{0f} - \text{drainage hors cylindre} + \text{drainage dans les cylindres}^*$

$\text{Nitrification nette} = T_1 - T_{0i} - \text{apports} + \text{drainage dans les cylindres}^*$

Pour N-NH₄⁺ :

$T_{0f} = T_{0i} + \text{apports} + \text{minéralisation brute} - \text{prélèvement racinaire} - \text{immobilisation microbienne de N-NH}_4^+ - \text{nitrification brute} - \text{drainage hors cylindres}$

$T_1 = T_{0i} + \text{apports} + \text{minéralisation brute} - \text{immobilisation microbienne de N-NH}_4^+ - \text{nitrification brute} - \text{drainage dans les cylindres}^{**}$

¹⁶ Masses volumiques respectives :

sol D20 : 0,59 kg.dm⁻³

sol D40 : 0,72 kg.dm⁻³

sol D60 : 0,75 kg.dm⁻³

¹⁷ La minéralisation (ou la nitrification) **brute** est ici définie comme la formation totale d'azote minéral (ou nitrique au cours du pas de temps considéré, y compris l'azote minéralisé (ou nitrifié) puis prélevé par les plantes ou les micro-organismes. La minéralisation (ou la nitrification) **nette** est définie comme étant la minéralisation (ou la nitrification) brute à laquelle l'azote minéral (ou nitrique) prélevé par les micro-organismes (immobilisation microbienne) a été retranché.

L'**ammonification** (résiduelle) brute est la formation résiduelle de NH₄⁺ après minéralisation brute puis nitrification brute d'une part de l'azote minéralisé. L'ammonification nette est l'ammonification brute après immobilisation microbienne de NH₄⁺.

Prélèvement radulaire = $T1 - T0f - \text{drainage hors cylindres} + \text{drainage dans les cylindres}^{**}$

Ammonification nette = minéralisation brute - immobilisation microbienne de $N-NH_4^+$ - nitrification brute = $T1 - T0i - \text{apports} + \text{drainage dans les cylindres}^{**}$

Minéralisation nette = nitrification nette + ammonification nette

* : estimé à l'aide des plaques jusqu'en octobre 1993 (Vauxrenard) ou avril 1994 (Aubure)

** : estimé¹⁸ à l'aide des plaques jusqu'en avril 1996

III.1.7. Mises au point méthodologiques

III.1.7.1. Effets du temps de contact sol-KCl

Pour des raisons de commodité, la mise en contact entre le sol et le KCl 1 N effectuant l'extraction débutait sur le terrain dès la fin du tamisage. On pourrait ainsi éviter une minéralisation rapide liée à l'oxygénation des échantillons. Les deux sites d'étude étant à des distances différentes du laboratoire, les agitations étaient effectuées au laboratoire après des temps de contact sol-KCl différents suivant les sites. Or, une série d'extractions comparatives nous a permis de constater que la concentration mesurée d'azote minéral de l'extrait augmentait en fonction du temps de contact (Tableau 3.1).

Les échantillons de sols sur lesquels ont été effectuées les extractions comparatives étaient des mélanges de sols prélevés à Vauxrenard en mars 1996. Après avoir été conservé en glacière, les sols ont été tamisés au laboratoire et mélangés. Vingt-quatre échantillons ont ensuite été préparés selon le protocole employé sur le terrain (40 g de sol humide dans 200 ml de KCl 1 N et prélèvement d'un sous-échantillon pour déterminer l'humidité). L'agitation mécanique (1 h) a eu lieu immédiatement après pour 8 échantillons ou a été retardée de 24 h (8 répétitions) ou 48 h (8 répétitions). Pendant ces délais, les mélanges sol-KCl étaient

¹⁸ Dans un premier temps, à chaque date à laquelle les données du drainage estimé par les résines étaient manquantes, le drainage dans les cylindres a été estimé par le drainage hors des cylindres (lysimétrique, voir notamment Figure 4.2). Dans un deuxième temps, l'écart entre les deux types de données étant généralement important à chaque saison (voir V.1.1.3. et VI.2.2.1.) et le drainage dans les cylindres étant peu variable d'une saison à l'autre, les moyennes saisonnières et annuelles de nitrification, minéralisation et prélèvements ont été recalculées à l'aide des moyennes saisonnières des drainages dans les cylindres dont nous disposions.

conservés en glacière pour simuler les conditions de transport. Les délais de 24 h et 48 h correspondent aux durées respectives nécessaires pour ramener les échantillons d'Aubure et de Vauxrenard. L'agitation a ensuite été immédiatement suivie de 15 mn de centrifugation à 2500 tr.mn⁻¹ et d'une filtration avant dosage par colorimétrie automatique.

Tableau 3.1. Effet de la durée de contact entre le sol et le KCl sur l'efficacité d'extraction de l'azote minéral.

	N-NO ₃ (mg.l ⁻¹)	N-NH ₄ (mg.l ⁻¹)	Nminéral (mg.l ⁻¹)
0 h (n = 8)	4,70 (0,10) a	0,55 (0,03) c	5,25 (0,09) b
24 h (8)	4,60 (0,09) ab	0,85 (0,06) b	5,45 (0,13) b
48 h (8)	4,48 (0,16) b	1,31 (0,13) a	5,79 (0,25) a
P	0,007	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴

Entre parenthèse : écart type

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) entre les durées de contact (Test Scheffe).

L'effet de la durée de contact est particulièrement sensible pour l'extraction de l'ammonium. Les résultats enregistrés ici ont entraîné des corrections sur les données brutes des extractions réalisées *in situ*, divisées par 1,5 pour 24 h de contact et 2,38 pour 48 heures. Pour les nitrates, la concentration n'est pas différente après 24 h de contact. Elle diminue significativement après 48 heures, peut-être par dénitrification. Les corrections n'ont toutefois pas été effectuées, puisque les valeurs finales différaient de moins de 5% des valeurs initiales.

III.1.7.2. Nombre de répétitions

Pour des raisons de commodité et de coût analytique les échantillons de sol incubés et non incubés sont regroupés par trois sur le terrain. Une expérience réalisée en juin 1993 a montré qu'un tel regroupement n'est pas préjudiciable au résultat. Sur le terrain, les échantillons ont été tamisés séparément et deux fractions aliquotes de chaque ont été prélevées pour déterminer les concentrations en azote minéral et l'humidité. Les échantillons de sol ont ensuite été groupés par trois et traités suivant le protocole habituel. Les concentrations en nitrate, ammonium et azote minéral total, ainsi que l'humidité, ne sont pas différentes entre les moyennes des neuf répétitions et des trois triplets (Tableau 3.2).

Tableau 3.2. Comparaison de l'utilisation de neuf cylindres séparés ou de trois triplets sur les concentrations en azote minéral et l'humidité du sol.

	N-NO ₃ (µg.g ⁻¹)		N-NH ₄ (µg.g ⁻¹)		Nminéral (µg.g ⁻¹)		Humidité (g.g ⁻¹)	
	T ₁	T ₀	T ₁	T ₀	T ₁	T ₀	T ₁	T ₀
E90								
9 répét.	7,6 (3,4)	4,8 (4,9)	16,8 (7,6)	14,2 (4,3)	24,4 (9,1)	19,1 (5,0)	0,55 (0,10)	0,48 (0,08)
3 * 3	7,7 (3,2)	5,1 (4,6)	16,9 (8,8)	14,7 (5,4)	24,6 (10,4)	19,7 (4,2)	0,55 (0,12)	0,47 (0,05)
P	0,97	0,94	0,98	0,89	0,97	0,84	0,99	0,74
E45								
9 répét.	2,6 (3,1)	0,2 (0,3)	35,5 (22,2)	14,2 (5,8)	38,1 (23,2)	14,4 (6,0)	0,45 (0,11)	0,25 (0,08)
3 * 3	1,7 (2,1)	0,4 (0,6)	26,9 (6,4)	15,8 (3,2)	28,6 (8,2)	16,2 (3,9)	0,43 (0,05)	0,25 (0,03)
P	0,67	0,56	0,56	0,66	0,52	0,64	0,80	0,90
H150								
9 répét.	12,7 (3,6)	0,9 (1,2)	21,9 (4,7)	16,8 (4,5)	34,6 (7,1)	17,7 (5,0)	0,74 (0,16)	0,73 (0,09)
3 * 3	12,5 (2,9)	1,2 (1,1)	22,7 (3,4)	16,7 (1,6)	35,2 (6,2)	17,9 (2,5)	0,66 (0,18)	0,63 (0,09)
P	0,93	0,70	0,79	0,97	0,89	0,95	0,92	0,80

Entre parenthèses, écart type.

T₁ : dans les cylindres.

T₀ : hors des cylindres.

Toutes les données sont en µg.g⁻¹.

Les résultats des deux traitements sont donc similaires. La variabilité mesurée *in situ* est grande, notamment en E45, quel que soit le traitement envisagé. Elle diminue en E45 et H150 en employant trois triplets. Dans tous les cas, l'allègement du protocole expérimental est justifié.

III.1.7.3. Emploi des résines

III.1.7.3.1. Historique de la démarche

La méthode originale proposée par Raison *et al.* (1987) d'après le protocole de Lemée (1967), proposait l'incubation couplée d'une série de cylindres couverts et d'une série de cylindres non couverts. L'estimation du drainage était alors fournie par la différence de concentration en azote minéral en fin de période d'incubation entre les deux séries. En fait, cette différence ne représente que l'écart entre drainage et apport et ne peut fournir une estimation valable du drainage¹⁹.

Raison *et al.* (1987) préconisaient également l'emploi de lysimètres. Cette méthode a l'avantage de fournir le drainage hors cylindre c'est à dire dans le sol encore soumis au prélèvement radiculaire. Toutefois, dans les cylindres, en raison de la suppression de ce prélèvement, le drainage devrait être plus important qu'en dehors (voir III.1.6. Équations). Nous avons donc utilisé des résines échangeuses d'ions placées à la base des cylindres, en plus des lysimètres sans tension hors des cylindres.

Les résines échangeuses d'ions furent dans un premier temps généralement destinées à estimer la disponibilité *in situ* de l'azote minéral (Binkley et Matson, 1983, Binkley *et al.*, 1986). Ces auteurs démontrèrent ainsi la sensibilité des résines aux conditions environnementales. Binkley (1984) mit en évidence l'importance du flux drainant pour la saturation des résines, mais aussi l'inefficacité de la diffusion (confirmée par Kolberg *et al.*, 1997). En fait, la grande mobilité des nitrates dans le sol rendait impossible l'utilisation des résines pour

¹⁹ Prenons l'exemple de $N-NO_3^-$:

soit T_{0i} : teneur initiale au début de la période d'incubation.

T_{0f} : teneur finale hors cylindre à la fin de la période d'incubation.

T_{1C} : teneur finale dans les cylindres couverts à la fin de la période d'incubation.

T_{1O} : teneur finale dans les cylindres non couverts à la fin de la période d'incubation.

$T_{0f} = T_{0i} + \text{apports} + \text{nitrification nette} - \text{prélèvement radiculaire} - \text{drainage}$

$T_{1C} = T_{0i} + \text{nitrification nette (pas d'apports, donc pas de drainage)}$

$T_{1O} = T_{0i} + \text{apports} + \text{nitrification nette} - \text{drainage}$

La différence $T_{1C} - T_{1O}$, utilisée pour calculer le drainage représente donc le drainage moins les apports atmosphériques en dehors des tubes couverts. Il s'agit donc d'une sous-estimation.

estimer la disponibilité de l'azote minéral : les résines captaient préférentiellement le flux drainant et surestimaient l'abondance des nitrates dans le sol. Un tel résultat fut confirmé par la suite, par exemple par Giblin *et al.* (1994).

Schnabel (1983) fut l'un des premiers à préconiser l'emploi des résines sur le terrain pour estimer le drainage de l'azote minéral. Cette méthode est en effet plus rapide et cause moins de perturbations que les méthodes lysimétriques. De plus, les deux types de résultats sont corrélés (Ranger et Nys, 1994). Ensuite, DiStefano et Gholz (1986) proposèrent les premiers d'employer conjointement *in situ*, incubation de cylindres de sol et résines. Ils utilisaient deux sachets de résines mixtes (anioniques et cationiques), l'un inférieur, pour capter le flux drainé, l'autre supérieur, pour capter les apports. L'incubation *in situ* évitait ainsi l'accumulation des produits de la minéralisation.

Par la suite, Hübner *et al.* (1991) modifièrent également la méthode de Raison *et al.* (1987) et employèrent des sachets de résine anionique placés au fond des cylindres, autorisant ainsi les apports tout en mesurant le drainage. Enfin, Arnold *et al.* (1994) utilisèrent deux types de résines, anionique et cationique, en conjonction avec des incubations de sol dans des cylindres.

L'évolution du protocole adopté est parallèle. Après avoir estimé dans un premier temps le drainage à l'aide de plaques lysimétriques, nous avons ensuite différencié le drainage dans les cylindres à l'aide de résines. Nous avons ainsi affiné les équations quant aux prélèvements et à la production (Voir III.1.6). En ne couvrant pas les cylindres, nous avons de plus autorisé les apports à avoir la même action dans le sol en place et les cylindres, donc à une éventuelle simulation (ou à une inhibition), voire à une saturation de voir le jour. Enfin, en permettant le drainage dans les cylindres tout en le *quantifiant*, nous avons empêché d'éventuels effets rétroactifs des produits de la minéralisation et de la nitrification sur ces phénomènes.

Contrairement à DiStefano et Gholz (1986), nous avons choisi de ne pas utiliser de sachets de résines au-dessus des cylindres, afin de laisser percoler la même quantité d'azote minéral dans et hors des cylindres, et surtout de ne pas perturber les flux hydriques et thermiques. De même, nous avons préféré ne pas utiliser de résine mixte pour ne pas créer d'interactions chimiques au niveau des résines. C'est pourquoi, les deux types de résine n'ont jamais été employés simultanément dans le même cylindre.

III.1.7.3.2. Test d'efficacité au laboratoire

In situ, plusieurs facteurs peuvent jouer sur l'efficacité des résines : régime hydrique, concentrations en nitrate et ammonium, sélectivité d'adsorption, compétition des ions entre eux et déplacement des ions fixés en fonction du taux de saturation des résines.

Dans une expérience réalisée au laboratoire sur des colonnes, Schnabel (1983) notait que l'efficacité d'adsorption de la résine anionique testée était indépendante de la vitesse de percolation. Celle de la résine cationique s'avérait en revanche stimulée par une vitesse lente, donc par un temps de contact plus long entre solution et résine. Néanmoins, à la vitesse maximale de drainage généralement enregistrée *in situ*, (5 cm.h⁻¹), les résines étaient capables de fixer 99% de l'azote minéral, jusqu'à saturation de la résine par les ions percolants²⁰. Une fois adsorbés, 90-97% des ions restaient fixés pendant 12 semaines à 25°C.

Binkley (1984), a confirmé l'importance du régime hydrique pour l'adsorption de l'ammonium, du fait d'une mobilité 30 fois inférieure. Hübner *et al.* (1991) ont déterminé au laboratoire une capacité d'adsorption d'une résine anionique de type DOWEX de 95% et Giblin *et al.* (1994) notent que l'efficacité d'adsorption des résines anionique et cationique est de 99%. Wyland et Jackson (1993) ont mesuré une efficacité d'adsorption de résine anionique de 85% jusqu'à des concentrations de 600 mg.l⁻¹ du flux drainant, quelles que soient la concentration et la nature de l'anion accompagnateur. Ces concentrations sont très supérieures aux concentrations mesurées dans nos sites d'observation.

L'innocuité du rinçage à l'eau déminéralisée au laboratoire a été testée et confirmée par Giblin *et al.* (1994). le rinçage réalisé au laboratoire n'a donc pas d'effet sur la quantité d'ions fixés. Sur le terrain en revanche, le flux d'eau drainant peut provoquer une désaturation en fonction de la compétition entre les différents ions de la solution percolante par exemple. Les résultats de Schnabel (1983) et de Hübner *et al.* (1991) indiquent que les ions fixés ne se désorbent pas *in situ*, mais Giblin *et al.* (1994) indiquent que sur le terrain, si l'efficacité de rétention des résines cationiques est de 100%, les résines anioniques peuvent perdre jusqu'à 30% du nitrate adsorbé, par compétition microbienne et substitution ionique. Toutefois, ces auteurs font remarquer que l'efficacité de rétention est plus importante pour des périodes courtes d'incubation *in situ* (2,5 et 4 semaines) que pour des périodes longues (2 mois), la sélectivité dépendant du

²⁰ Ce qui représentait une quantité de 1000 kg-N.ha⁻¹.

taux de saturation de la résine. Le pas de temps de prélèvement que nous avons adopté semble donc limiter la désaturation des résines. Rappelons que cette désaturation, si elle a lieu, conduit à sous-estimer le drainage dans les cylindres, donc le prélèvement et la production d'azote minéral (voir équations, III. 1.6).

L'efficacité de désorption des résines est un des paramètres importants des analyses. Wyland et Jackson (1993) pratiquent 3 rinçages successifs au KCl 2 M et obtiennent ainsi 97,7% de recouvrement. Kolberg *et al.* (1997) obtiennent un taux de recouvrement de seulement 55% avec KCl 2 M mais leurs rapports poids de résine/volume d'extractant sont inférieurs au nôtre (1/2 ou 1/3 contre 1/10).

En fonction de ces données et observations bibliographiques, nous nous sommes donc livrés à un grand nombre de tests au laboratoire. Ils portaient sur (1) l'efficacité d'adsorption des résines en fonction de la quantité d'ions percolants ; (2) l'effet d'un rinçage à l'eau déminéralisée ; et (3) l'efficacité de la désorption au NaCl 1 N. Le test sur les résines anioniques a été réalisé en septembre et octobre 1994 et en septembre 1996. A chaque fois, 3 ou 5 concentrations ont été testées (5 ou 3 répétitions par concentration). Le test sur les résines cationiques a été réalisé en septembre 1996 (5 concentrations, 3 répétitions par concentration). La gamme de concentration testée était pour le nitrate de 3 à 60 mg-N.l⁻¹, soit un pourcentage de saturation de la résine de 0,05% à 1% ; pour l'ammonium de 0,5 à 20 mg-N.l⁻¹, soit un pourcentage de saturation de 0,008% à 0,34%. Ces concentrations couvrent un large éventail des concentrations des eaux lysimétriques.

Lors de chaque test, les résines ont été préparées selon le même protocole que celui utilisé pour l'incubation *in situ*. Le dispositif expérimental se composait de 18 colonnes de percolation en verre, au fond desquelles 4 g de résine sèche (5 en septembre 1996) étaient installés sur du coton de verre. La résine anionique a une capacité d'adsorption de 4,5 meq.g⁻¹ de résine sèche et la résine cationique de 4,25 meq.g⁻¹ de résine sèche. Dans chaque colonne, 50 ml d'une solution de concentration connue (et dosée) ont été laissés en contact une heure avec la résine. Après une première percolation au goutte à goutte, les 50 ml ont été remis à percoler une deuxième fois lors des expériences de septembre et octobre 1994 (une seule percolation en septembre 1996). Après une deuxième percolation, la solution a été récupérée et analysée pour vérifier que l'azote minéral présent initialement avait été capté par la résine. Chaque colonne a ensuite été rincée par percolation de 40 ml d'eau déminéralisée (50 en septembre 1996). L'eau de rinçage a ensuite été analysée pour vérifier que le rinçage à l'eau ne désorbe pas l'azote minéral fixé. L'extraction de l'azote minéral a été ensuite effectuée par contact pendant une

heure entre les résines et 40 ml de NaCl 1N (50 en septembre 1996), puis percolation, récupération et analyse colorimétrique.

L'efficacité d'adsorption des résines est grande dès la première percolation, et ce, principalement pour les résines anioniques. La variabilité est plus importante pour la résine cationique (Tableau 3.3).

Tableau 3.3. Efficacité d'adsorption des résines au laboratoire, en fonction du type de résines et du nombre de percolations.

	anionique 1 percolation	anionique 2 percolations	cationique 1 percolation
% d'azote fixé	94,3 (2,9) a	98,7 (1,2) b	86,9 (6,1) c
n	15	30	13

Entre parenthèses : écart type.

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,01$) entre traitements.

Les deux types de résines ont des comportements différents : l'efficacité de la résine cationique augmente avec la quantité d'ammonium versée par gramme de résine. En revanche, l'efficacité de la résine anionique est indépendante de la quantité de nitrate versée après une percolation (Figure 3.3), dans la gamme de concentration choisie.

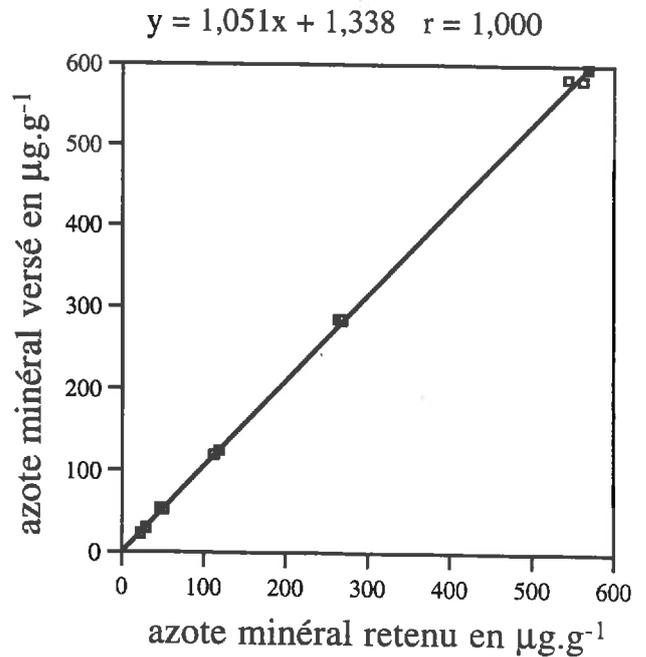
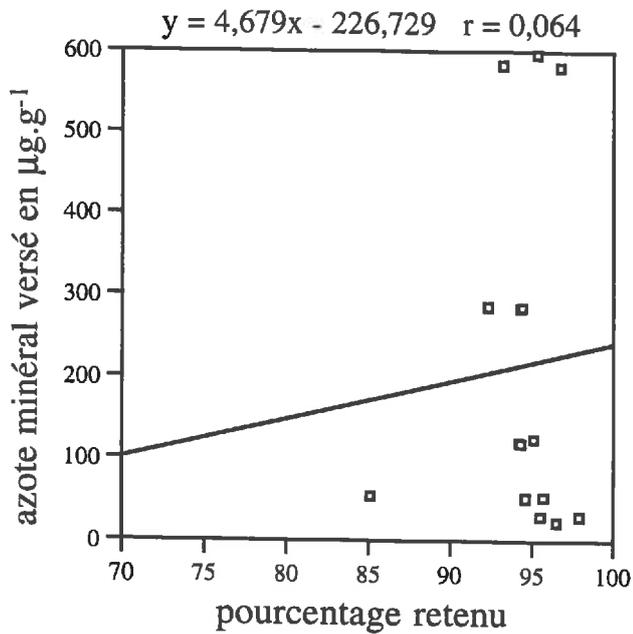
Le rinçage n'a aucun effet sur les résines anioniques : le pourcentage de nitrate extrait par rinçage est de 0,2% (écart type = 0,3%). Pour l'ammonium, le rinçage désorbe en moyenne 2% (écart type 2,4%). Une correction a donc été apportée aux résultats des analyses brutes des résines cationiques afin de tenir compte des pertes par rinçages.

L'efficacité de désorption des résines après une extraction n'est pas excellente : $55,0\% \pm 11,3$ pour les résines anioniques et $58,9\% \pm 11,3$ pour les résines cationiques. Le pourcentage désorbé est indépendant de la quantité fixée mais la quantité d'ions désorbés est en revanche fortement corrélée à la quantité fixée (Figures 3.4 et 3.5).

Pour la résine cationique, la relation entre quantité désorbée et quantité fixée est linéaire (Figure 3.5, avec x et y en $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). La constante b étant négative, la correction n'a pas été appliquée lorsque le produit $1,887 \cdot x$ était inférieur à 2,141. Une relation linéaire a également été appliquée dans un premier temps pour les

Figure 3.3. Test des résines au laboratoire : efficacité de l'adsorption des résines en fonction de la quantité d'azote minéral apporté (1 percolation)

Résine anionique



Résine cationique

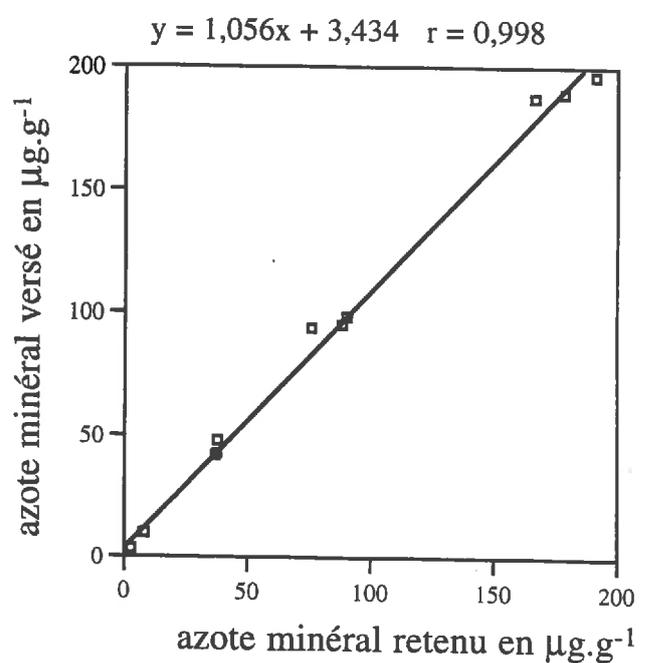
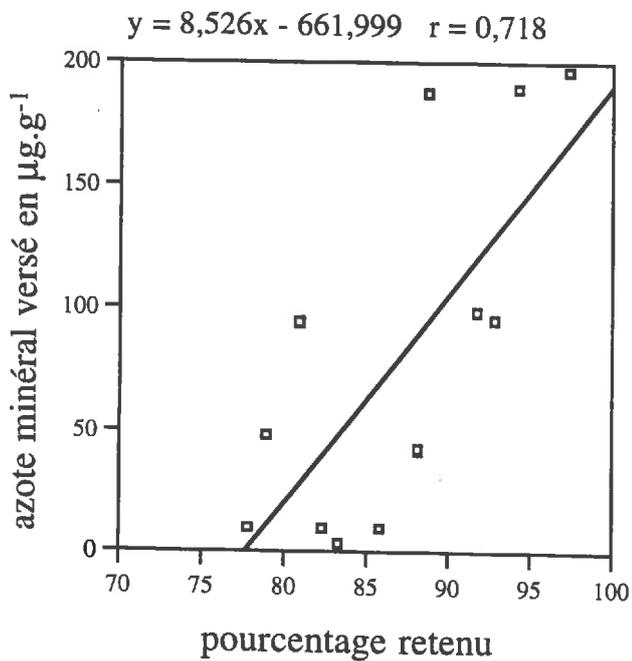


Figure 3.4. Test des résines au laboratoire : pourcentage d'azote désorbé en fonction de la quantité fixée

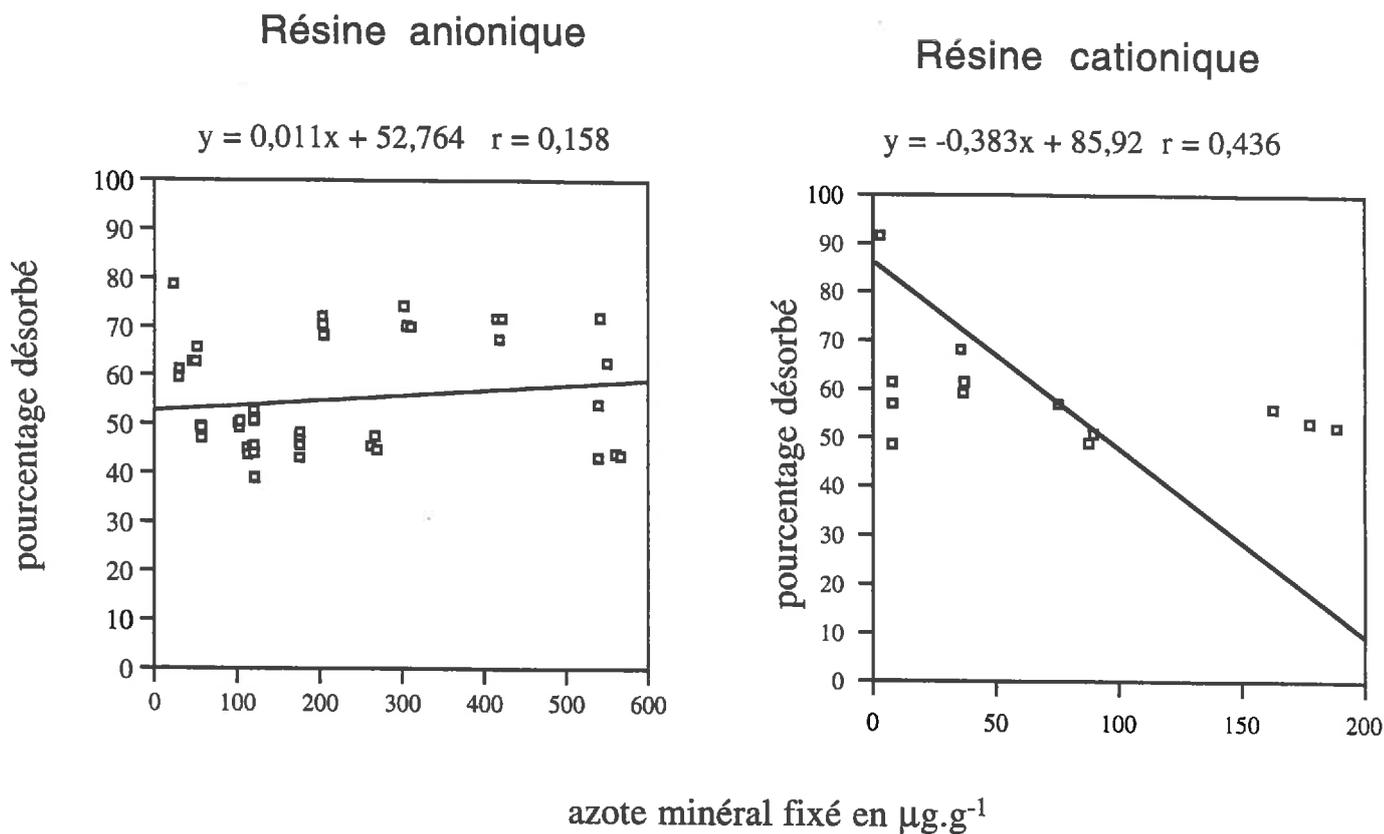
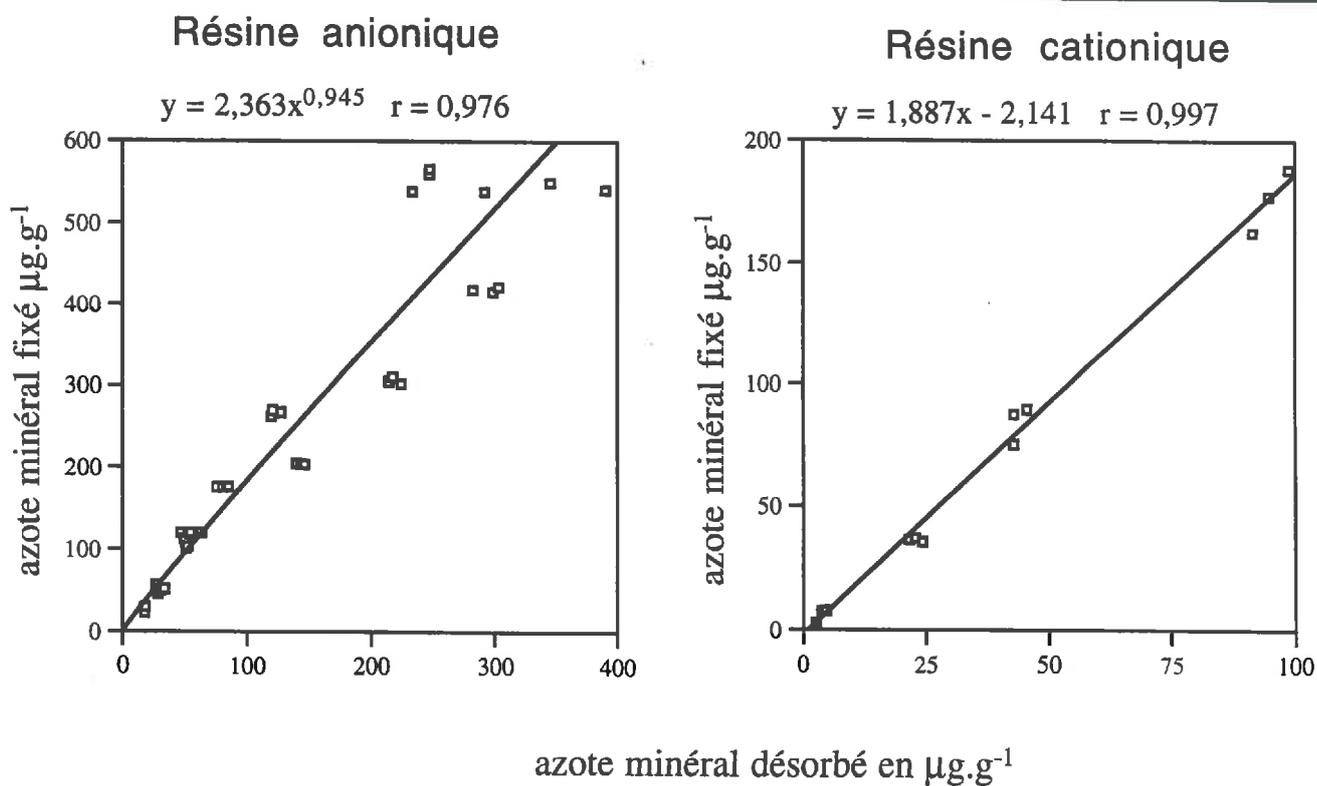


Figure 3.5. Test des résines au laboratoire : quantité d'azote fixé en fonction de la quantité désorbée



résines anioniques ($y = 1,542x + 27,321$, $r = 0,948$, avec $y = \text{N-NO}_3^-$ fixé sur la résine en $\mu\text{g.g}^{-1}$ et $x = \text{N-NO}_3^-$ dosé en $\mu\text{g.g}^{-1}$). Elle s'est toutefois avérée insatisfaisante aux faibles concentrations en surestimant le drainage corrigé. Nous avons donc appliqué une fonction de type puissance, plus difficile à interpréter mais fournissant une meilleure relation, notamment aux faibles concentrations.

III.1.7.3.3. Test d'efficacité sur le terrain

Wyland et Jackson (1993) ont démontré que dans des colonnes de sol, l'efficacité d'adsorption des résines anioniques est fortement fonction de la vitesse de percolation du flux drainant. Ceci joint aux résultats de Schnabel (1983) et Binkley (1984) concernant les résines cationiques nous a incités à vérifier *in situ* l'efficacité des résines employées. De plus, les résultats de l'expérience au laboratoire ont démontré qu'une seule percolation, même après un contact d'une heure entre solution et résine, ne peut assurer une adsorption supérieure à 95% pour les résines employées, particulièrement l'IRN 77. Notons toutefois qu'en septembre 1996, 2 vitesses de percolation avaient été employées, sans différence sensible concernant l'efficacité d'adsorption²¹.

En effet, sur le terrain, en cas de fortes pluies, le temps de contact peut ne pas être suffisant pour capter tout les ions drainés²².

Sur le terrain, lors des années de mesure, les pourcentages de saturation maxima par l'azote minéral (sans correction) ont été de 0,7% pour la résine anionique et 0,3% pour la résine cationique²³.

Ce pourcentage ne prend toutefois pas en compte les autres ions qui peuvent se fixer sur la résine. Toutefois, la charge moyenne due aux anions minéraux à Vauxrenard (SO_4^{2-} , H_2PO_4^- et Cl^-) dans les eaux lysimétriques est toujours inférieure à la charge moyenne due à NO_3^- (Ranger *et al.*, 1999). En sommant tous les anions minéraux, le taux de saturation de la résine est donc inférieur à 2% (et vraisemblablement le plus souvent à 1%). Même en ajoutant les anions organiques, il est probable qu'*in situ* les résines anioniques sont toujours loin d'une saturation contrariant l'adsorption.

²¹ C'est pourquoi les résultats présentés concernant l'efficacité d'adsorption ne différencient pas les 2 vitesses de percolation.

²² Indépendamment du volume de résine utilisé. En effet, Giblin *et al.* (1994) ne trouvent pas de différence significative *in situ* entre résines (possédant des capacités d'échange de 1,2 et 1,7 meq.g^{-1}) dont le volume varie de 5 à 16,7 cm^3 (densité approximative de 1).

²³ Capacités d'échanges respectives des résines utilisées : 4,5 meq.g^{-1} pour la résine anionique et 4,25 meq.g^{-1} pour la résine cationique.

La somme de charges due aux cations minéraux (K^+ , Ca^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Fe^{3+} , Al^{3+} et Mn^{2+}) peut être jusqu'à 40 fois supérieure à celle due à NH_4^+ (Ranger *et al.*, 1999), ce qui peut conduire à des taux de saturation de la résine cationique de 10%. Un tel taux de saturation (exceptionnel) est suffisant pour qu'un début d'échange entre résine et solution du sol, donc une désaturation, ait lieu (Ranger, comm. pers.). toutefois, en règle générale, l'ensemble du cortège ionique semble insuffisant pour saturer les résines.

La quantité d'azote minéral fixé sur les résines dépend donc presque exclusivement de l'efficacité d'adsorption sur le terrain.

C'est pourquoi, à partir d'octobre 1996 à Vauxrenard, deux sachets de résines superposés de même type (anionique ou cationique) ont été installés par cylindre (Figure 3.1, Photos 3.10 et 3.11). Les sachets de résines supérieurs et inférieurs ont été traités séparément.

D'excellentes corrélations ($P < 0,001$) ont été trouvées entre la quantité d'ions fixés au niveau de la résine supérieure et la quantité totale d'ions fixés (Figures 3.6 et 3.7). Ces corrélations ont été ensuite appliquées en D20 et D60 à la période où une seule résine par cylindre avait été employée afin d'obtenir une correction du drainage à l'intérieur des cylindres. En D40, l'introduction du deuxième sachet de résine ayant fait chuter de façon significative la quantité fixée dans la résine supérieure, la relation n'a pas été utilisée. Il est probable qu'un régime hydrique différent de celui de D20 et D60 a permis la désorption des ions fixés sur le sachet de résine supérieur et leur adsorption, sur celui du dessous, moins saturé, donc possédant une plus grande sélectivité. C'est pourquoi en D40 et à Aubure, le drainage a été corrigé en fonction de l'efficacité d'adsorption mesurée au laboratoire (voir Tableau 3.3).

III.1.7.3.4 Application lors de l'établissement des bilans

En fonction des résultats enregistrés sur le terrain et au laboratoire, trois types de corrections ont été apportées, portant sur l'efficacité de l'extraction, les pertes dues au rinçage au laboratoire (résines cationiques uniquement) et l'efficacité de l'adsorption. Ces corrections sont exposées ci-dessous.

Abréviations :

D : quantité dosée ;

R₂ : quantité fixée sur la résine après rinçage ;

R₁ : quantité fixée sur la résine avant rinçage ;

Photo 3.10. Cylindre et ses
deux sachets de résine
anionique



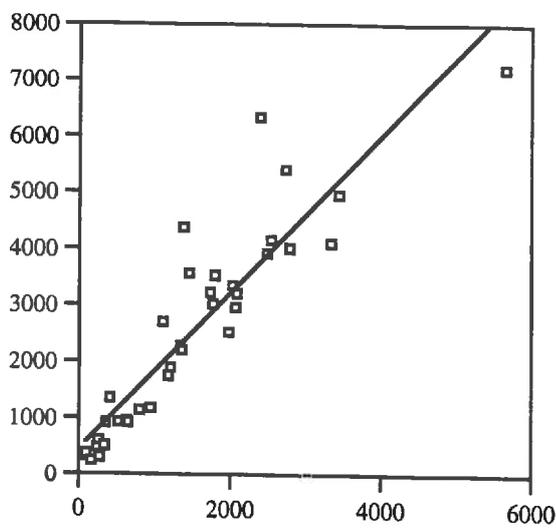
Photo 3.11. Cylindre et ses
deux sachets de résine
cationique



Figure 3.6. Test des résines anioniques sur le terrain : corrélations entre la quantité d'ions fixés dans le sachet supérieur et dans les deux sachets

Toutes les données sont en μg d'azote minéral drainé par cylindre
 $n = 102$

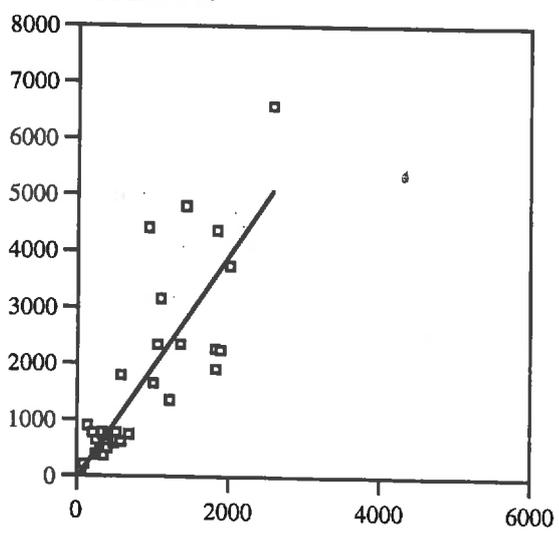
drainage résine 1 + résine 2



Douglas 20 ans

$$y = 1,396x + 448,065 \quad r = 0,913$$

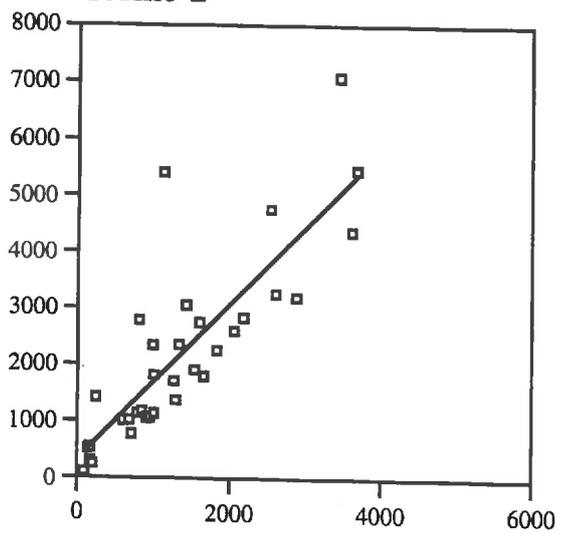
drainage résine 1 + résine 2



Douglas 40 ans

$$y = 1,980x - 27,158 \quad r = 0,836$$

drainage résine 1 + résine 2



Douglas 60 ans

$$y = 1,374x + 329,096 \quad r = 0,856$$

drainage Résine 1

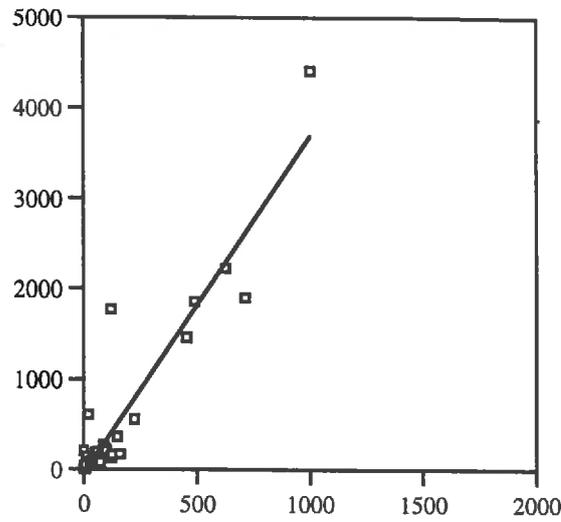
drainage Résine 1

drainage Résine 1

Figure 3.7. Test des résines cationiques sur le terrain : corrélations entre la quantité d'ions fixés dans le sachet supérieur et dans les deux sachets

Toutes les données sont en μg d'azote minéral drainé par cylindre
 $n = 35$

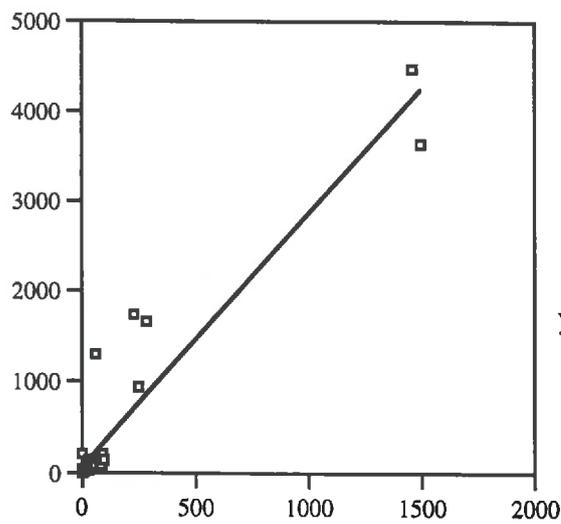
drainage résine 1+ résine 2



Douglas 20 ans

$$y = 3,731x - 36,991 \quad r = 0,931$$

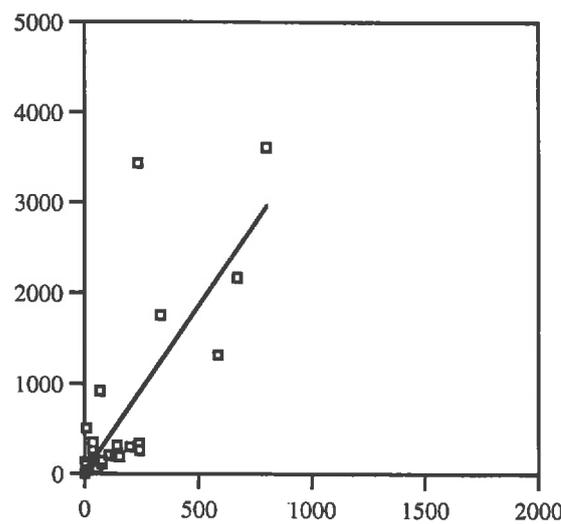
drainage résine 1+ résine 2



Douglas 40 ans

$$y = 2,795x + 72,241 \quad r = 0,946$$

drainage résine 1+ résine 2



Douglas 60 ans

$$y = 3,674x + 26,221 \quad r = 0,794$$

F : flux réellement drainé ;

- Site d'Aubure :

* résines anioniques :

efficacité de l'extraction : $R_1 = R_2 = 2,363 D^{0,945}$, avec R_1 , R_2 et D en $\mu\text{g.g}^{-1}$;

efficacité d'adsorption (indépendante du flux drainant, donc on applique le pourcentage obtenu expérimentalement au laboratoire) : $R_1 = 0,943 F$, avec F en $\mu\text{g.g}^{-1}$;

$$\text{donc } F = (2,363 D^{0,945})/0,943 = 2,506 D^{0,945} ;$$

* résines cationiques :

efficacité de l'extraction : $R_2 = 1,887 D - 2,141$ (ou $R_2 = D$ si $1,887 D < 2,141$) ;

pertes dues au rinçage : $R_1 = R_2 / 0,98$;

efficacité d'adsorption (dépendante du flux drainant selon une réaction linéaire) : $F = 1,056 R_1 + 3,434$;

$$\text{donc } F = 1,056 (R_2/0,98) + 3,434$$

$$= 1,078 R_2 + 3,434$$

$$= 1,078 * (1,887 D - 2,141) + 3,434$$

$$= 2,034 D + 2,371 \text{ (ou } F = 1,078 D + 3,434, \text{ si } 1,887 D < 2,141).$$

- Site de Vauxrenard

* résines anioniques :

efficacité de l'extraction : $R_1 = R_2 = 2,363 D^{0,945}$, avec R_1 , R_2 et D en $\mu\text{g.g}^{-1}$;

efficacité d'adsorption : en D20 et D60, (1) calculée en sommant le drainage obtenu dans les deux sachets de résine superposés après correction de l'efficacité d'extraction (à partir d'octobre 1996) ou (2) corrigée suivant les relations obtenues dans chaque peuplement (après transformation de R_1 de $\mu\text{g.g}^{-1}$ à $\mu\text{g.cylindre}^{-1}$) avant octobre 1996 :

$$\text{D20 : } F = 1,396 R_1 + 448,068, \text{ avec } F \text{ et } R_1 \text{ en } \mu\text{g.cylindre}^{-1} ;$$

$$\text{D60 : } F = 1,374 R_1 + 329,096 ;$$

pour D40 : $F = R_1 = 0,943 F$, avec F en $\mu\text{g.g}^{-1}$ (résultats laboratoire) ;

* résines cationiques :

efficacité de l'extraction : $R_2 = 1,887 D - 2,141$ (ou $R_2 = D$ si $1,887 D < 2,141$) ;

pertes dues au rinçage : $R_1 = R_2/0,98$;

efficacité d'adsorption : en D20 et D60, (1) calculée en sommant le drainage obtenu dans les deux sachets de résine superposés après correction de l'efficacité d'extraction (à partir d'octobre 1996) ou (2) corrigée suivant les relations obtenues

dans chaque peuplement (après passage de R_1 de $\mu\text{g.g}^{-1}$ à $\mu\text{g.cylindre}^{-1}$) avant octobre 1996 :

D20 : $F = 3,731 R_1 - 36,991$, avec F et R_1 en $\mu\text{g.cylindre}^{-1}$ ($3,731 R_1$ est toujours $>$ à $36,991$) ;

D60 : $F = 3,674 R_1 + 26,221$;

pour **D40** : $F = 1,056 R_1 + 3,434$ (résultats laboratoire).

III.1.8. Critique de la méthode

L'hypothèse la plus critique est le maintien de conditions physico-chimiques suffisamment proches entre sol incubé et non incubé, pour que la minéralisation de l'azote et la nitrification soient peu altérées par l'incubation (Adams *et al.*, 1989). Il convient donc de limiter le plus possible les perturbations consécutives à l'installation de cylindres dans le sol. L'utilisation de cylindres métalliques plutôt que de cylindres en PVC n'est pas préjudiciable d'après Raison *et al.* (1987). Ces auteurs ont effectué des tests qui ont montré (1) l'innocuité en toute saison de l'échauffement engendré par le métal et (2) l'absence d'inhibition due à la toxicité métallique.

L'installation des cylindres par percussion provoque cependant plusieurs autres perturbations, dont (1) un tassement du sol dans les cylindres ; (2) la modification des voies d'écoulement de l'eau et la suppression du prélèvement radulaire, qui engendrent une différence d'humidité entre le sol contenu dans les cylindres et celui à l'extérieur (Figure 3.8) ; (3) des perturbations biogéochimiques dans les cylindres dues à la présence de racines coupées.

Le tassement dans les cylindres est d'autant plus important que le diamètre des cylindres est petit. Il nous a fallu néanmoins trouver un compromis, c'est à dire des cylindres dont le diamètre était suffisamment petit pour être enfoncés dans les sols étudiés, très caillouteux. Nous avons donc employé des cylindres possédant un diamètre interne de 7,6 cm qui est un des plus grands diamètres employés (Tableau 3.4). La densité apparente de terre fine à l'hectare à Aubure n'a pas été significativement différente à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres (plus de 250 valeurs par traitement et peuplement). Nous avons donc conclu que le tassement avait été limité. Raison *et al.* (1987) considèrent ainsi qu'avec des cylindres de diamètre 5 cm, le compactage est très limité.

Figure 3.8. Humidité du sol dans et hors des cylindres à Aubure

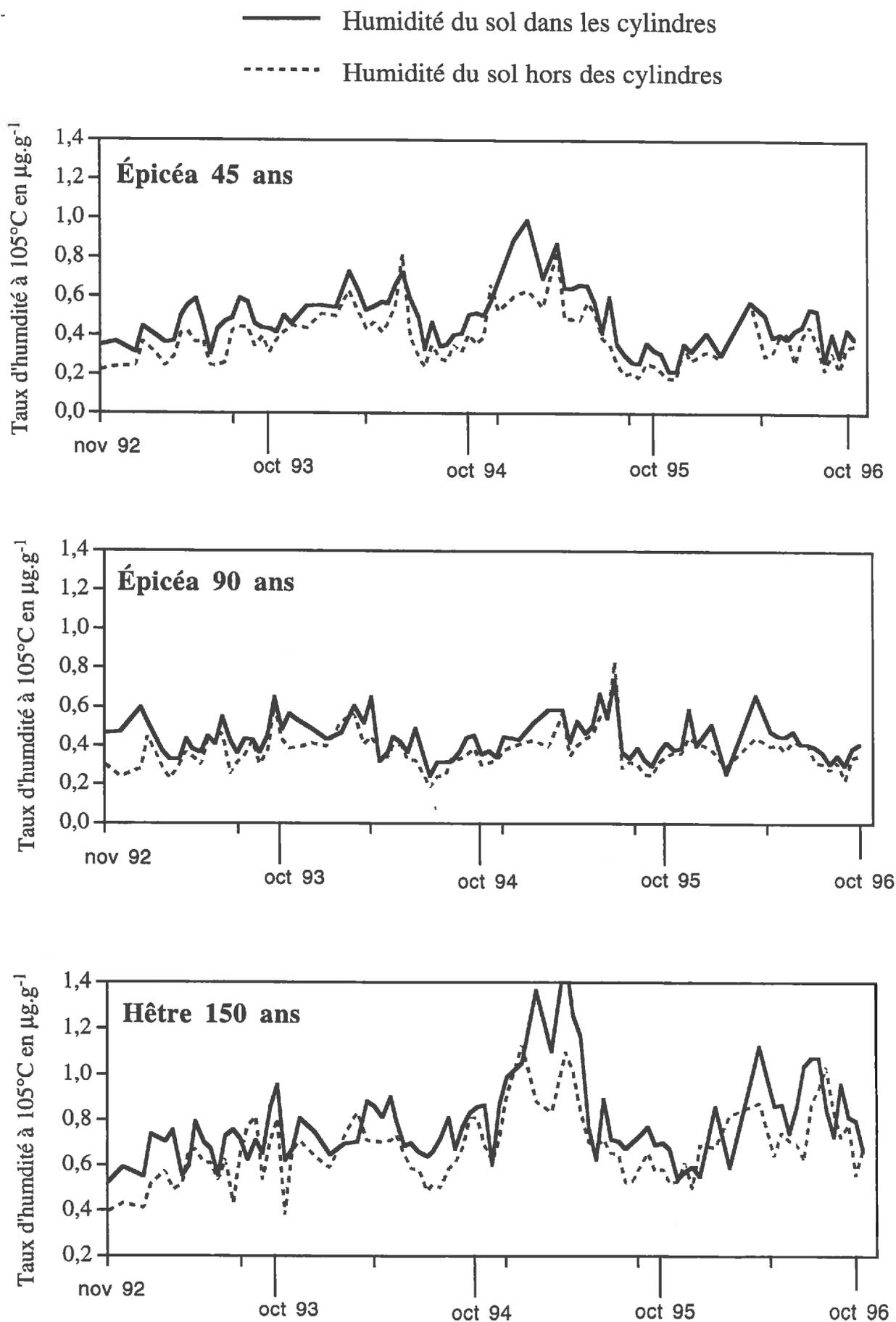


Tableau 3.4. Différents types d'incubation *in situ*.

Référence	Mesure du drainage	Pas de temps	Diamètre de cylindre	Hauteur de cylindre
DiStefano et Gholz (1986)	résines	1 mois	7,6 cm	8 cm
Raison <i>et al.</i> (1987)	cylindres couverts	30 - 90 jours	5 cm	40 cm
Becquer <i>et al.</i> (1990)	cylindres couverts	24 - 62 jours	4,4 cm	50 cm
Hübner <i>et al.</i> (1991)	résines (anioniques)	4 semaines	8,25 cm	30 cm
Polglase <i>et al.</i> (1992)	cylindres couverts	1 - 2 semaines	?	5 cm
Tietema <i>et al.</i> (1993)	cylindres couverts	6 semaines	6,7 cm	20 cm
Arnold <i>et al.</i> (1994)	résines	8 semaines	4,5 cm	30 cm
Debosz (1994)	cylindres couverts	1 - 4 mois	4 cm	22 cm
Chapin (1996)	cylindres couverts	4 semaines	6 cm	10 cm
Kolberg <i>et al.</i> (1997)	résines	3 - 4 semaines	5 cm	15 cm
Mulder <i>et al.</i> (1997)	résines	2 - 6 mois	7 cm	14 cm
Wang <i>et al.</i> (1998)	cylindres couverts	5 - 7 semaines	5 cm	10 cm
notre étude	résines	2 - 4 semaines	7,6 cm	15 cm

la différence d'humidité à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres est une perturbation importante, l'humidité étant un des facteurs contrôlant la minéralisation et la nitrification (voir I.2. et I.3.).

Plusieurs solutions sont habituellement proposées, parmi lesquelles l'utilisation de cylindres percés, pour équilibrer l'humidité à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres (Adams *et al.*, 1989, Arnold *et al.*, 1994). Une telle méthode présente l'inconvénient d'engendrer des flux d'apports et de drainage latéraux dans les cylindres, qui ne peuvent être quantifiés au niveau des équations.

L'emploi de cylindres couverts (voir Tableau 3.4), destinés à s'affranchir du drainage et des apports, engendre au contraire une humidité dans les cylindres inférieure à celle du sol en place (Becquer *et al.*, 1990). La minéralisation tend alors à être sous-estimée. La sous-estimation est d'autant plus grande que les sols dans les cylindres ne sont plus soumis aux alternances d'humidification et de dessèchement qui favorisent la minéralisation (Tietema *et al.*, 1993, voir I.3.2.).

Nous avons préféré utiliser des cylindres non percés, tout en autorisant le drainage vertical, quantifié par les résines. Nous avons tenté de supprimer l'humidité excédentaire dans les cylindres en déposant une couche de sable au fond de chaque trou où les carottes de sol étaient effectuées. En fait, la couche de sable n'a pas joué le rôle prévu et s'est avérée inefficace. Toutefois le pas de temps utilisé est relativement court : 2 semaines à Aubure en période de végétation, 4 semaines à Aubure en hiver et à Vauxrenard (voir Tableau 3.4), ce qui a diminué la perturbation par rapport à des pas de temps plus importants. De plus, en hiver les différences d'humidité sont moins importantes du fait d'un prélèvement radicaire réduit à l'extérieur des cylindres. Il est possible cependant que la minéralisation et la nitrification aient été stimulées dans les cylindres par l'humidité, ce qui a pu engendrer une surestimation des flux de production et de prélèvement (voir équations). Cette limite de la méthode ne peut être franchie qu'en disposant d'un modèle de l'évolution de la minéralisation et de la nitrification en fonction de l'humidité.

Les racines coupées peuvent continuer à fonctionner comme puits d'azote *via* le prélèvement tant qu'elles sont vivantes (Raison *et al.*, 1987) : T_1 décroît et les flux de production et de prélèvements sont sous-estimés (voir équations). Mortes, elles peuvent être minéralisées et entraîner une surestimation de T_1 et par suite, des prélèvements, de la minéralisation et de la nitrification (Hatch *et al.*, 1990). La combinaison des deux effets incite Arnold *et al.* (1994) à considérer les racines coupées comme ayant peu d'influence. L'effet des racines coupées est d'ailleurs généralement occulté dans les études *in situ* par absence de moyens pratiques pour le mesurer.

D'autres contraintes découlent de la méthode que nous avons employée. Le pas de temps choisi doit être suffisamment long pour permettre une différenciation des concentrations dans les cylindres (Raison *et al.*, 1987) entre le

début et la fin de la période d'incubation²⁴. Par contre, il doit être suffisamment court pour que les inévitables perturbations soient réduites (voir plus haut pour l'humidité et l'effet des racines). Il convient notamment d'éviter l'accumulation de NH_4^+ qui peut engendrer une nitrification n'ayant normalement pas lieu. Raison *et al.* (1987) préconisent ainsi un pas de temps de prélèvement de 4 semaines, en précisant qu'il peut être augmenté en hiver ou diminué en été. Tietema *et al.* (1993) considèrent un pas de temps de 6 semaines comme le meilleur compromis. Adams *et al.* (1989) et Polglase *et al.* (1992) penchent pour des durées plus courtes de 1 à 2 semaines. Ils indiquent qu'une incubation prolongée induit une sous-estimation de la minéralisation, ce que confirment Binkley et Hart (1989).

Lors des trois premières années d'étude à Aubure, les teneurs en nitrate et en ammonium étaient corrélées et supérieures dans les cylindres ($P < 0,05$). Le pas de temps utilisé s'est donc avéré suffisant pour créer une différenciation entre T_0 et T_1 . A Vauxrenard, pour des raisons d'éloignement du site, les prélèvements ont été effectués toutes les 4 semaines, engendrant des perturbations plus importantes pour l'humidité. L'accumulation de l'ammonium dans ce site n'a cependant vraisemblablement pas eu lieu, la nitrification potentielle étant très importante (voir chapitre IV). L'emploi de résines a ensuite permis de capter les nitrates drainés dans les cylindres.

Certains flux n'ont pas été quantifiés et ont été considérés comme négligeables dans les équations et, par suite, dans les bilans. C'est le cas de la volatilisation et de la dénitrification, les sols des sites étudiés n'étant ni basiques, ni anoxiques. Toutefois, si cette approximation est vraisemblablement justifiée concernant la volatilisation, la littérature contradictoire concernant la dénitrification (voir I.4.) rend plus incertaine notre assertion. Une dénitrification importante et non prise en compte dans les équations engendre une sous-estimation de la minéralisation et de la nitrification (voir équations). Une étude de la dénitrification a été entreprise à Aubure en 1998 par Anders Priemé, chercheur au Département de Microbiologie Générale à Copenhague (Danemark). Elle devrait lever cette incertitude.

L'immobilisation microbienne n'a pas été prise en compte car elle s'élimine dans les équations, en supposant toutefois qu'elle est identique dans et hors des cylindres. Cela n'a pas toujours été le cas, puisque nous obtenons parfois des flux de prélèvement négatifs, ce qui est souvent constaté dans ce type d'étude.

²⁴ Adams *et al.* (1989) remarquent toutefois que cette différenciation peut ne pas avoir lieu, par exemple si l'azote minéral ne s'accumule pas de façon linéaire dans les cylindres, du fait notamment des variations des facteurs environnementaux.

Ces prélèvements négatifs surviennent lorsque l'immobilisation est supérieure hors des cylindres, lorsque les conditions y sont plus favorables, soit au contraire lorsque l'immobilisation est favorisée dans les cylindres et a alors fait chuter le drainage (voir équations). Les prélèvements peuvent donc être sous-estimés. Là encore, cette sous-estimation est réduite par un prélèvement toutes les 2 ou 4 semaines.

Le dernier point obscur porte sur la profondeur de sol étudié²⁵, qui n'intègre que 13 cm. Il s'agit toutefois de la zone de productivité et d'enracinement maximum. Le rôle de la couche inférieure est néanmoins à garder à l'esprit lors de l'examen des bilans d'azote dans chaque peuplement. Si la profondeur étudiée rend bien compte des mécanismes contrôlant la dynamique du cycle de l'azote et autorise ainsi les comparaisons entre peuplements, une grande incertitude n'en entoure pas moins l'importance quantitative véritable du sol profond. Runge (1974) indique que sous une hêtraie de 125 ans, la majeure partie de l'azote inorganique se situe dans les 6 premiers cm du sol minéral. C'est également dans cette couche que s'effectue la plus grande part de la minéralisation. Binkley *et al.*, (1986) remarquent dans des forêts du Wisconsin que la minéralisation de l'azote peut se concentrer dans les 5 centimètres supérieurs du sol ou être dispersée sur les vingt premiers centimètres. Enfin, Nihlgard (1971) signale que la minéralisation de l'azote sous hêtraie et pessière a vraisemblablement lieu sur l'ensemble du profil, même si elle est élevée ($> 100 \text{ kg-N.ha}^{-1}$) dans les trois centimètres supérieurs du sol. Notons toutefois que la diffusion de l'oxygène en profondeur doit obligatoirement limiter la nitrification même si les autres paramètres physico-chimiques sont optimaux. L'extrapolation des résultats à l'ensemble du profil nécessite cependant de connaître les profondeurs d'enracinement²⁶ ainsi que les comportements nitrificateurs et minéralisateurs des horizons profonds des différents peuplements.

²⁵ En effet, le centimètre supérieur du sol où est déposée la litière fraîche n'est pas pris en compte, alors que le dernier centimètre au fond de chaque cylindre a été retiré pour installer les résines.

²⁶ La biomasse racinaire dans les horizons inférieurs à 20 cm de profondeur des sols E90 et H150 est de l'ordre de 5% de la biomasse racinaire totale sur l'ensemble du profil (H. Persson, comm pers.). Le prélèvement profond est donc vraisemblablement peu important dans ces deux placettes.

III.1.9. Conclusion partielle sur la méthode d'incubation *in situ*

La méthode d'incubation que nous avons utilisée permet un suivi *in situ* pendant plusieurs années, tout en étudiant l'évolution saisonnière des flux d'azote. L'importance de la nitrification et la forme de la nutrition azotée peuvent ainsi être étudiées. Notons qu'un tel suivi prend toute son importance lorsque l'on sait que les concentrations en azote minéral du sol sont, la majeure partie de l'année, de très mauvais indicateurs de la dynamique de l'azote²⁷.

Les sols sont moins perturbés par l'introduction des cylindres qu'avec la méthode des sacs enfouis qui crée un brassage beaucoup plus important, et donc une oxygénation artificielle du sol (Raison *et al.*, 1987). Nous avons de plus mesuré directement les flux entrant et sortant et pris en compte pour ces derniers la différence entre sol incubé et sol non incubé (Hübner *et al.*, 1991). Un certain nombre d'imperfections, notamment l'absence de prise en compte de certains flux sortants (volatilisation, dénitrification et immobilisation microbienne) engendre toutefois des erreurs plus ou moins importantes. Les imperfections liées à la méthode elle-même sont réduites par un pas de temps de prélèvement relativement court. Une telle méthode, surtout lorsqu'elle est accompagnée d'expériences complémentaires (profondeur d'enracinement, minéralisation profonde), permet ainsi d'obtenir une bonne compréhension du cycle de l'azote dans les peuplements où elle mise en application. Enfin, nous l'avons utilisée dans des sites instrumentés où sont connus les paramètres biologiques et physico-chimiques et où sont suivies les variations des paramètres climatiques. Nous avons pu ainsi mettre en relation la dynamique du cycle de l'azote et ces paramètres et mieux comprendre la nutrition azotée des peuplements.

III.2. Les incubations au laboratoire

III.2.1. Les objectifs

Ces expériences sont utilisées pour mesurer des capacités potentielles²⁸ de minéralisation et de nitrification, dans des conditions contrôlées, afin, idéalement

²⁷ Ainsi l'absence de nitrate dans le sol peut être synonyme de l'absence de nitrification (voir chapitre IV, pour E45) ou au contraire d'un fort prélèvement radiculaire de nitrates (cas de H150, voir chapitre IV).

²⁸ Il ne s'agit pas de réelles capacités potentielles. Ces dernières ne s'expriment que dans le milieu le plus favorable au point de vue de la température, de l'humidité, de l'aération du sol

III.2.2. Traitements des échantillons et analyses

Pour chaque incubation réalisée au laboratoire, un protocole général a été appliqué. Après prélèvement et tamisage sur le terrain à 4 mm, les échantillons ont été transportés au laboratoire. Ils ont ensuite été mis à incuber en étuve à une température fixée, généralement 15°C²⁹, (voir Tableau 3.5), 30°C pour les sites d'étude de l'influence du passé cultural. Pour chaque horizon incubé, environ 2 kg de terre humide tamisée ont été répartis dans 15 boîtes en plastique. La concentration en azote minéral (N-NO₃⁻ d'une part, N-NH₄⁺ de l'autre) avant incubation a été déterminée par une extraction au KCl 1 N (3 répétitions par horizon, poids humide/volume : 40/200). L'humidité a été déterminée par séchage d'un sous-échantillon à 105°C. Elle a été maintenue constante au long des incubations à l'aide de parafilm (American National CanTM). Elle a parfois été ajustée avant l'incubation si le sol était trop sec (cas fréquent des sols des jeunes pessières). Pendant l'incubation, en cas d'assèchement des échantillons suite à des déchirures du parafilm, l'humidité a été réajustée par pesée³⁰. Le parafilm a été changé dès que nécessaire.

Les concentrations en azote minéral ont été déterminées en prélevant à chaque échantillonnage trois boîtes par traitement³¹. Les concentrations en azote minéral des extraits KCl ont été déterminées par colorimétrie automatique (Autoanalyseur Technicon II, puis TRAACS 2000).

III.3. La compartimentation de la matière organique

Le but de cette expérience était de tester la biodégradabilité de la matière organique des différents peuplements étudiés à Vauxrenard. L'expérience devait ainsi permettre de comparer les différents peuplements et de comprendre l'influence de la biodégradabilité de la matière organique sur le cycle de l'azote.

Le peuplement situé au-dessus de D20 et se développant sur une roche mère légèrement plus riche (métatuf) polluée légèrement D20 en éléments minéraux par colluvionnement (Boisset, 1996). Il a donc été intégré à l'étude et comparé à D20,

²⁹ Lors de l'étude de l'effet de la température, les incubations ont été menées dans des phytotrons différents. Les incubations pour l'étude de l'influence du passé ont été menées à 30°C.

³⁰ Poids réajusté = poids frais au début de l'incubation.

³¹ Lors du dernier prélèvement pour l'étude de l'influence du passé cultural, seules deux boîtes ont été prélevées.

pour détecter l'effet de cette pollution sur la matière organique de D20 (Tableau 3.6).

Tableau 3.6. Dates d'échantillonnage et horizons étudiés lors de la compartimentation de la matière organique.

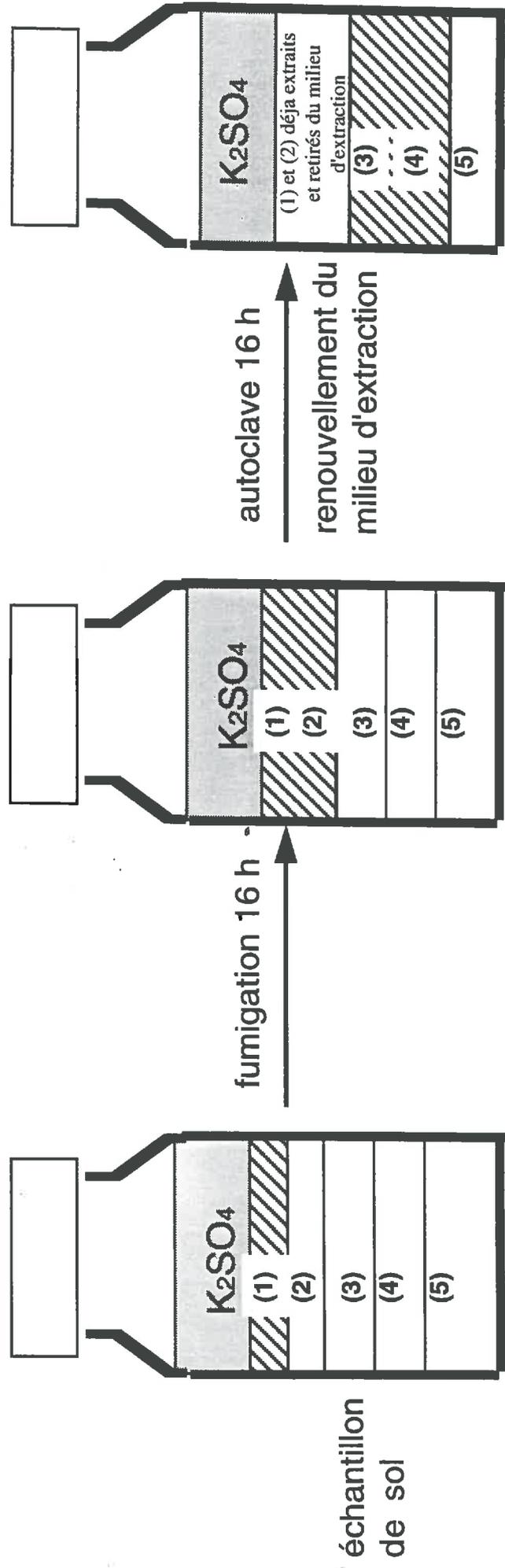
	D20	D40	D60	Métatuf
95 : septembre, octobre, novembre	0-15	0-15	0-15	
	15-30	15-30	15-30	
	30-60	30-60	30-60	
	60-100	60-100	60-100	
96 : janvier, avril, juin, octobre	0-12	0-10	0-12	0-14
	25-40	30-45	12-30	30-50
	75-85	45-65	30-43	70-95
	105-120	110-120	55-65 100-120	110-120
février 97	0-12	0-10	0-12	0-14
	25-40	30-45	30-43	30-50
	105-120	110-120	100-120	110-120

Différents compartiments ont été définis en fonction de leur dégradabilité (Figure 3.9). Les différents compartiments définis sont :

1) la matière organique facilement extractible. L'extraction a été effectuée dans K_2SO_4 0,05 N (poids humide/volume : 35/175) après agitation (45 mn), centrifugation (10 mn à 3500 tours.mn⁻¹) et filtration. Lemaître *et al.* (1995b) dans un horizon supérieur de sol humocalcique indiquent que ce compartiment est représenté à environ 60% par des composés carbonés simples (acides aminés, acides aminés sucrés, sucres neutres, acides uroniques).

2) La biomasse microbienne déterminée par fumigation-extraction, d'après la technique de Jenkinson et Powlson (1976). La fumigation a été réalisée sous vide pendant 16 h avec du chloroforme sans éthanol sur 35 g de sol humide. Le carbone et l'azote du sol sont ensuite extraits par K_2SO_4 0,05 N suivant le protocole ci-dessus. Il s'agit de l'extraction du carbone des cellules microbiennes lysées par le chloroforme, soit environ 45% de la biomasse microbienne carbonée totale (Wu *et al.*, 1990, Joergensen, 1996). La méthode de fumigation-extraction présente

Figure 3.9. Les compartiments de la matière organique en fonction de leur dégradabilité



- (1) Carbone facilement extractible
- (2) Carbone de la biomasse microbienne extrait après fumigation
- (3) Carbone de la biomasse microbienne non extrait après fumigation
- (4) Carbone non microbien extrait après autoclavage
- (5) Carbone non extrait

En hachuré, le carbone extrait après le traitement considéré
 La taille des différents compartiments n'est pas proportionnelle à leur importance réelle

l'avantage par rapport à la méthode de fumigation-incubation³², en plus de donner des résultats beaucoup plus rapidement, d'être applicable sur des sols acides et des horizons organiques (Joergensen, 1996).

3) la matière organique rendue extractible par autoclavage pendant 16 heures à 125°C sous pression de 1 bar. Il s'agit d'un compartiment défini comme carbone des "métabolites" (Lemaître *et al.*, 1995a) ou "matière organique difficilement extractible" qui correspond à 16h d'autoclave. Les métabolites ainsi extraits correspondent à un compartiment défini comme intermédiaire entre la biomasse microbienne et les substances humiques (Lemaître *et al.*, 1995a, 1995b). La part des composés carbonés non hydrolysables y est plus importante. L'autoclavage a été effectué sur des échantillons préalablement fumigés dont le liquide d'extraction initial a été remplacé par 150 ml de K₂SO₄ 0,05 N. Après autoclavage, l'extraction a été effectuée par agitation (15 mn), centrifugation (10 mn à 3500 tours.mn⁻¹) et filtration.

Les principes et techniques de fumigation-extraction et d'autoclavage nous ont été enseignés par R. Chaussod, Directeur de recherche dans l'équipe Microbiologie de l'I.N.R.A de Dijon. Pour chaque compartiment, le carbone total de l'extrait a été mesuré après combustion et détection infrarouge du CO₂ dégagé, sur un Shimadzu TOC 5050 après dégazage (1 h) sous trompe à vide des extraits K₂SO₄.

Dans un premier temps, l'azote minéral et l'azote total des extraits K₂SO₄ ont également été dosés. L'azote minéral devait être dosés par colorimétrie. Toutefois, un entraînement à la vapeur³³ préalable a été nécessaire après autoclavage afin

³² La méthode de fumigation-incubation consiste en une fumigation, réalisée comme ci-dessus, suivie d'une incubation pendant 10 jours des sols fumigés et, généralement, de sols témoins non fumigés. Le carbone dégagé (CO₂) pendant l'incubation est piégé dans des "pièges" à soude puis dosé après des réactions acides-bases. Le carbone du témoin est soustrait de celui du sol fumigé. La différence est alors divisée par un facteur k_C (qui correspond à la fraction de biomasse tuée dégagée sous forme CO₂ pendant l'incubation), égal généralement à 0,45 (Jenkinson, 1988) ou à 0,41 (Anderson et Domsch, 1978).

³³ L'entraînement a été effectué sur un distillateur Kjeltex 1026 (Tecator), dans des tubes en verre de 300 ml. Il a eu lieu après addition d'une pincée de Devarda pour la réduction des nitrates en ammonium et d'une pincée de magnésie (MgO) pour la transformation de l'ammonium en ammoniac. L'ammoniac entraîné par la vapeur a ensuite été piégé dans une fiole jaugée (150 ml) contenant 25 ml d'acide sulfurique N/20 (l'acide sulfurique piège NH₃ sous forme (NH₄)₂SO₄). L'échantillon est alors incolore. Après ajustement à 150 ml, l'échantillon a ensuite été analysé au colorimètre automatique (Technicon ou TRAACS).

d'enlever la coloration foncée des échantillons. Ceux-ci possèdent en effet une teinte caramel à la sortie de l'autoclave. L'entraînement à la vapeur a dû être également appliqué aux extraits non autoclavés (facilement extractible et biomasse microbienne) des sols sur métatuf, ceux-ci possédant dès l'origine une couleur jaunâtre. L'entraînement à la vapeur s'est toutefois avéré très peu satisfaisant lors de tests effectués sur des échantillons en milieu K_2SO_4 0,05 N, à concentrations en N- NO_3 et N- NH_4 connues. Le nitrate est peu entraîné (15% environ) suite à une action inefficace du catalyseur. L'entraînement à la vapeur de l'ammonium provoque un "effet mémoire". L'entraînement de l'ammonium des premiers échantillons est incomplet ; une fraction de l'ammonium reste dans le distillateur et est entraînée lors des entraînements suivants. La concentration des premiers échantillons est donc sous estimée et celle des derniers surestimée.

L'azote total des extraits a été dosé au colorimètre obtenu après une minéralisation de type Kjeldhal³⁴. Là encore, les résultats n'ont pas été satisfaisants. Pour de nombreux échantillons, l'azote de la seule fraction minérale, après entraînement à la vapeur, et malgré les pertes dues à cette méthode, était supérieur à l'azote total après minéralisation Kjeldhal. Les pertes par minéralisation représentent donc vraisemblablement une part non négligeable de l'azote total. Devant l'incertitude portant sur les résultats de l'entraînement à la vapeur et de la minéralisation, nous avons préféré ne pas présenter ces résultats.

III.4. Synthèse sur les méthodes employées

La principale méthode employée (incubation *in situ*) nous a permis de suivre sur le terrain l'évolution des principaux flux du cycle de l'azote, en fonction de la saison et de paramètres climatiques. La méthode a été modifiée afin d'être améliorée et de prendre en compte le plus de paramètres possibles. Nous avons ainsi tenu compte des apports hors couvert et sous couvert ou du drainage à

³⁴ Pour une étude complète de la minéralisation Kjeldhal, en particulier les effets controversés de l'eau oxygénée et du sélénium, voir Bradstreet (1965). Dans notre cas, une fraction (environ 30 ml) de l'extrait K_2SO_4 0,05 N a subi une attaque acide (10 ml de H_2SO_4 36 N), en présence de Zn (catalyseur de la réduction des nitrates en ammonium) à 120°C (24 h). Pendant l'évaporation de l'acide, l'ammoniac est piégé par l'acide sulfurique. Une deuxième phase a lieu à 320°C (4 h) après addition de 5 ml de H_2O_2 à 30% (deuxième oxydant) et d'une pastille de Sélénium (catalyseur). L'échantillon est ensuite ajusté à 100 ml avec de l'eau déminéralisée (normalité finale de l'échantillon 3,6 N) et analysé au colorimètre.

l'extérieur et à l'intérieur des cylindres. Pour ce dernier, nous avons affiné la méthodologie d'emploi des résines, en précisant leur efficacité de fixation et l'efficacité de l'extraction utilisée. La méthode, comme toutes les méthodes de mesure *in situ*, perturbe néanmoins le sol, et fausse donc partiellement les résultats. Nous avons donc essayé de limiter les perturbations, et nous avons précisé l'impact éventuel de ces perturbations.

Des expériences complémentaires ont été réalisées, ne portant plus sur la dynamique et la quantification, mais sur le déterminisme de la minéralisation et de la nitrification. Elles ont été réalisées au laboratoire afin de s'affranchir de la variabilité inhérente aux études *in situ*. Enfin, la compartimentation de la matière organique a eu pour objet de montrer le lien existant entre cycle de l'azote et cycle du carbone, tout en essayant de mieux comprendre le déterminisme microbiologique de la production d'azote minéral.

**IV. QUATRIEME PARTIE :
RESULTATS ET DISCUSSION**

IV. RÉSULTATS ET DISCUSSION

IV.1. Aubure

IV.1.1. Concentrations en azote minéral dans le sol, les pluviollessivats et les eaux de drainage

IV.1.1.1. Variations des concentrations en azote minéral dans et hors des cylindres

NH_4^+ est la forme majoritaire de l'azote minéral dans le sol, incubé ou non (Tableau 4.1). La concentration en azote minéral dans le sol en place d'H150 est d'environ 40% supérieure à celles des pessières. Les concentrations en azote minéral des sols des deux pessières sont identiques. Cependant, les concentrations en nitrate des sols E90 et H150 sont très supérieures à celles du sol E45. Le nitrate représente 30% de l'azote minéral du sol E90, 25% du sol H150 et seulement 5% du sol E45. En revanche, la concentration moyenne en ammonium est inférieure dans le sol E90 par rapport aux sols des autres placettes.

les concentrations en N-NO_3^- et N-NH_4^+ dans les cylindres sont toujours supérieures ($P < 0,05$) à celles du sol hors cylindre. Les concentrations en azote minéral du sol à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres sont corrélées (Figure 4.1), ce qui confirme la sensibilité de la production d'azote minéral aux conditions environnementales, dans et hors des cylindres.

Tableau 4.1. Comparaison des concentrations en azote minéral à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres à Aubure.

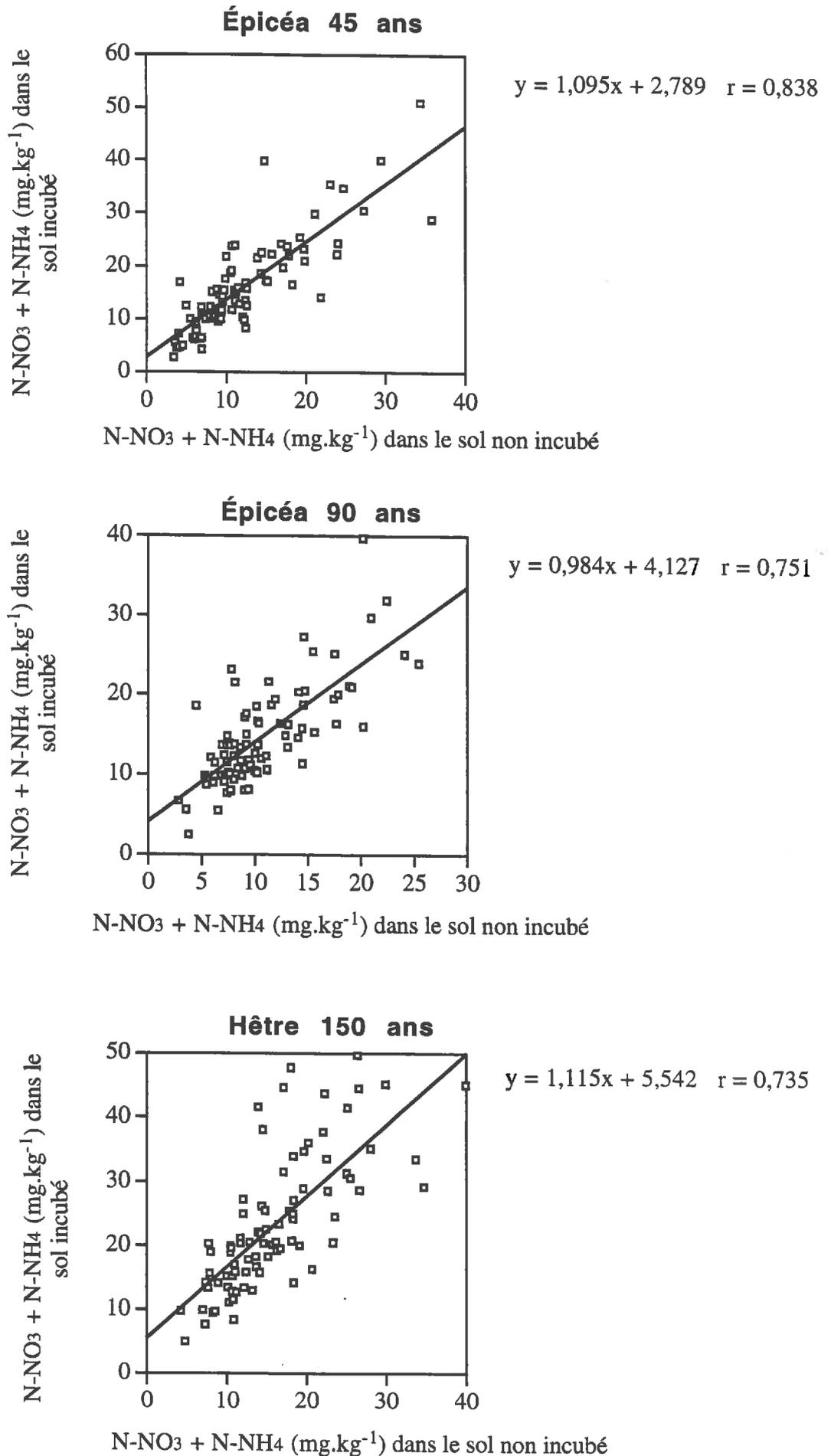
Concentrations ¹ dans les cylindres			
	E90	E45	H150
N-NO ₃ (1)			
<i>Hiver (6 mois)</i>	3,2 b	0,5 b	3,9 b
<i>Eté (6 mois)</i>	6,3 a	0,9 a	8,2 a
Moyenne annuelle	5,1++	0,7+	6,6+++
N-NH ₄ (2)			
<i>Hiver (6 mois)</i>	7,3 $n.s.$	8,4 b	8,5 b
<i>Eté (6 mois)</i>	8,6 $n.s.$	13,0 a	12,9 a
Moyenne annuelle	8,1+	11,2++	11,2++
N minéral (1) + (2)			
<i>Hiver (6 mois)</i>	10,6 b	8,9 b	12,3 b
<i>Eté (6 mois)</i>	14,9 a	13,9 a	21,1 a
Moyenne annuelle	13,3+	12,0+	17,7++
Concentrations ¹ hors des cylindres			
	E90	E45	H150
N-NO ₃ (3)			
<i>Hiver (6 mois)</i>	2,1 b	0,4 $n.s.$	2,0 b
<i>Eté (6 mois)</i>	3,9 a	0,6 $n.s.$	3,5 a
Moyenne annuelle	3,2++	0,5+	2,9++
N-NH ₄ (4)			
<i>Hiver (6 mois)</i>	5,1 b	6,3 b	7,6 b
<i>Eté (6 mois)</i>	7,3 a	9,9 a	10,2 a
Moyenne annuelle	6,5+	8,5++	9,2++
N minéral (3) + (4)			
<i>Hiver (6 mois)</i>	7,2 b	6,7 b	9,6 b
<i>Eté (6 mois)</i>	11,2 a	10,5 a	13,7 a
Moyenne annuelle	9,7+	9,1+	12,1++

¹ : en mg.kg⁻¹.

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) de concentration entre hiver et été dans le sol d'une placette.

Un nombre de croix différent indique une concentration moyenne annuelle significativement différente ($P < 0,05$) entre différents sols.

Figure 4.1. Relations entre les concentrations en azote minéral dans le sol incubé et non incubé à Aubure



Les concentrations en nitrate et en ammonium varient suivant un cycle annuel marqué (Figure 4.2). Nous avons découpé l'année en 2 saisons : la saison de repos de la végétation ("hiver") s'étend d'octobre à avril et la saison de végétation ("été") d'avril à octobre. Quelle que soit la forme considérée, les concentrations en azote minéral sont toujours supérieures en été (Tableau 4.1) mais des pics d'importance secondaires sont observés tous les hivers. D'une année à l'autre, les concentrations peuvent varier de façon sensible (plus de 5 mg-N.kg⁻¹). Les concentrations les plus élevées se produisent en 94 en E90, en 95 en E45 et en 96 en H150. Les paramètres climatiques ne sont donc pas les seuls intervenant sur la variation temporelle des concentrations.

IV.1.1.2. Flux d'azote minéral déposé au sol par les pluviollessivats

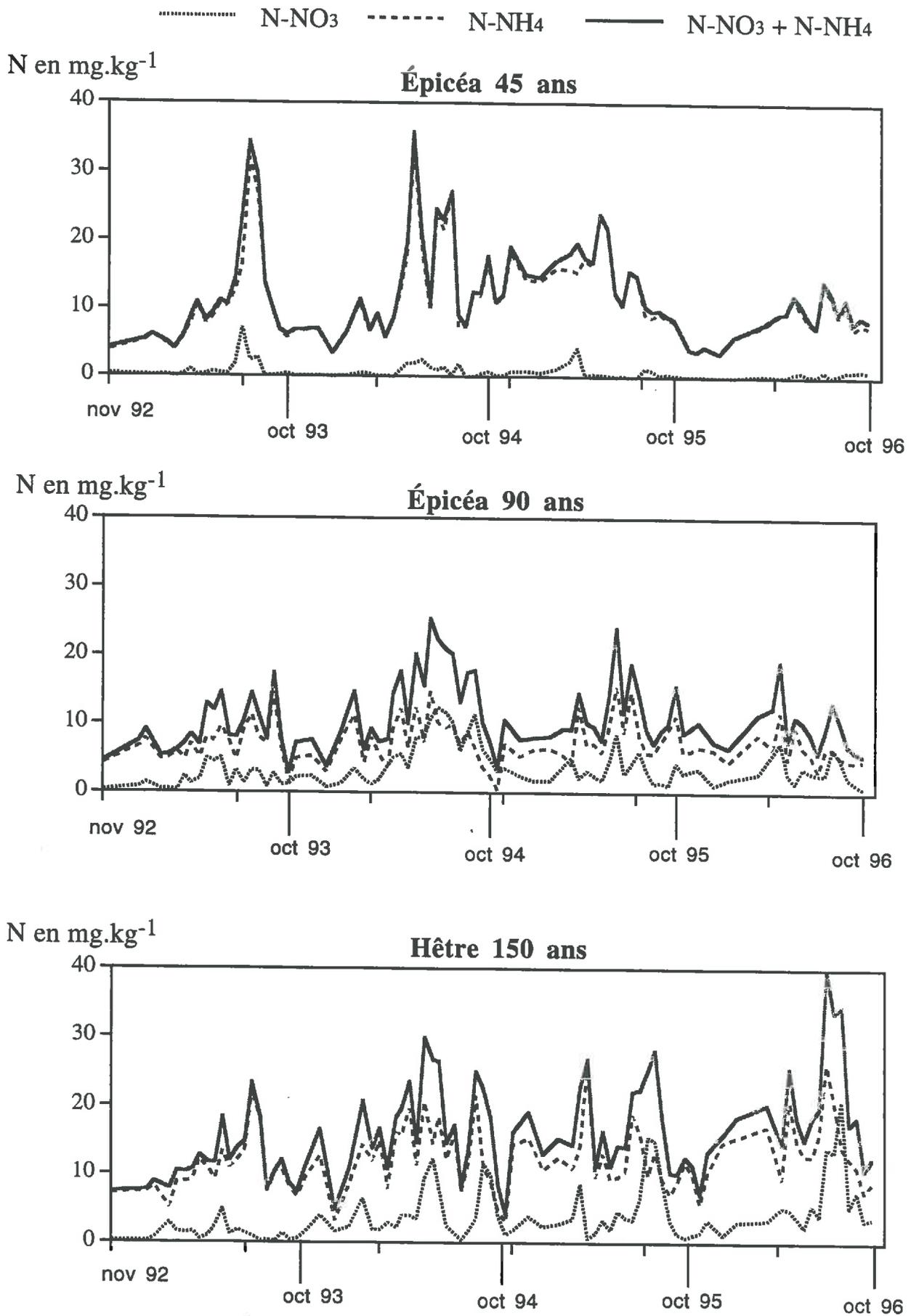
Le nitrate est la principale forme d'azote déposé au sol par les pluviollessivats (Tableau 4.2). Il représente 60 à 65% des apports d'azote minéral au sol sous les peuplements. Les apports au sol de nitrate et d'ammonium *via* les pluviollessivats sont significativement supérieurs ($P < 0,001$) en E90 par rapport aux deux autres peuplements.

La moyenne des apports hivernaux est toujours plus faible que celles des apports estivaux, mais la différence est rarement significative. De même, les différences annuelles ne sont pas significatives.

Tableau 4.2. Pluviollessivats et drainages d'azote minéral à Aubure.

	Pluviollessivats (en kg-N.ha ⁻¹)		
	E45	E90	H150
N-NO ₃ ⁻			
<i>Hiver (6 mois)</i>	2,1	5,3	1,8 ^b
<i>Été (6 mois)</i>	2,8	5,7	4,0 ^a
moyenne annuelle	4,9 ⁺	11,0 ⁺⁺	5,9 ⁺
N-NH ₄ ⁺			
<i>Hiver (6 mois)</i>	1,0	3,0	1,3
<i>Été (6 mois)</i>	1,6	3,4	2,0
moyenne annuelle	2,6 ⁺	6,4 ⁺⁺	3,3 ⁺
N minéral			
<i>Hiver (6 mois)</i>	3,1	8,3	3,1
<i>Été (6 mois)</i>	4,4	9,1	6,0
moyenne annuelle	7,5 ⁺	17,4 ⁺⁺	9,2 ⁺

Figure 4.2. Évolution des concentrations en azote minéral à Aubure (sol non incubé)



Drainage à 10 cm (en kg-N.ha ⁻¹) ¹			
	E45	E90	H150
N-NO ₃ ⁻			
<i>Hiver (6 mois)</i>	0,3	10,7a	2,0
<i>Été (6 mois)</i>	0,8	5,7b	2,2
moyenne annuelle	1,0+	16,4++	4,2+
N-NH ₄ ⁺			
<i>Hiver (6 mois)</i>	0,8	1,3	1,0
<i>Été (6 mois)</i>	0,5	1,5	0,8
moyenne annuelle	1,3+	2,8++	1,7+
N minéral			
<i>Hiver (6 mois)</i>	1,1	12,0	3,0
<i>Été (6 mois)</i>	1,3	7,2	3,0
moyenne annuelle	2,3+	19,2++	5,9+
Drainage dans les cylindres (en kg-N.ha ⁻¹) ²			
	E45	E90	H150
N-NO ₃ ⁻			
<i>Hiver (6 mois)</i>	1,9	20,0	18,8b
<i>Été (6 mois)</i>	3,6	31,7	49,1a
moyenne annuelle	5,5+	51,7++	67,9+++
N-NH ₄ ⁺			
<i>Hiver (6 mois)</i>	2,9	3,9	2,1b
<i>Été (6 mois)</i>	4,2	5,2	10,8a
moyenne annuelle	7,1	9,1	12,9
Nminéral			
<i>Hiver (6 mois)</i>	4,8	23,9	20,9b
<i>Été (6 mois)</i>	7,8	36,9	59,9a
moyenne annuelle	12,6+	60,8++	80,8++

¹ : dans les plaques lysimétriques.

² : dans les résines, pour 15 cm de profondeur.

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$, test F de Scheffe) entre hiver et été dans un même peuplement.

Un nombre de croix différent indique des différences significatives ($P < 0,05$) entre peuplements pour les moyennes annuelles.

Tous les tests statistiques ont été effectués sur des flux ramenés à des durées équivalentes.

IV.1.1.3. Drainage dans les cylindres et hors des cylindres

IV.1.1.3.1. Drainage hors des cylindres

Le drainage hors des cylindres s'effectue principalement sous la forme nitrate dans les placettes E90 et H150 (respectivement 85 et 71%, Tableau 4.2). En E45, le drainage s'effectue à 57% sous la forme ammonium ; le drainage hivernal d'ammonium atteint même 73% du drainage hivernal total. Toutefois, quel que soit le peuplement, le flux d'ammonium recueilli par les lysimètres est très faible : entre 1 et 3 kg-N-NH₄⁺.ha⁻¹.an⁻¹.

Les flux de drainage (nitrate ou ammonium) recueillis par les lysimètres à 10 cm de profondeur sont significativement supérieurs ($P < 0,01$) sous E90 par rapport à H150 et E45. Il y a peu de différences saisonnières, à part pour le drainage de nitrate sous E90, très important en hiver. Le drainage est toujours inférieur en E45, mais la différence entre E45 et H150 n'est pas significative.

Les variations annuelles ne sont pas significatives, que ce soit pour le drainage du nitrate ou celui de l'ammonium.

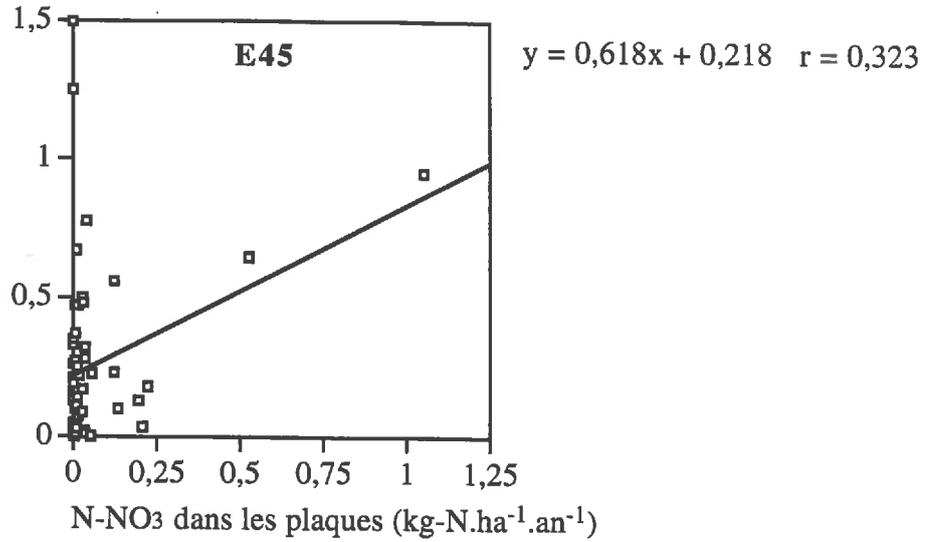
IV.1.1.3.2. Drainage dans les cylindres

Les drainages mesurés dans les cylindres (hors prélèvement) sont quantitativement plus importants que ceux hors des cylindres, surtout pendant la saison de végétation (Tableau 4.2). En effet, les prélèvements radiculaires sont plus importants pendant cette période et accentuent les différences de concentrations à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres. Le nitrate représente 50% de l'azote minéral drainé dans les cylindres en E45 et 85% en E90 et H150. Les deux types de drainage sont corrélés ($P < 0,05$) mais le pourcentage de variance expliqué est faible (Figure 4.3).

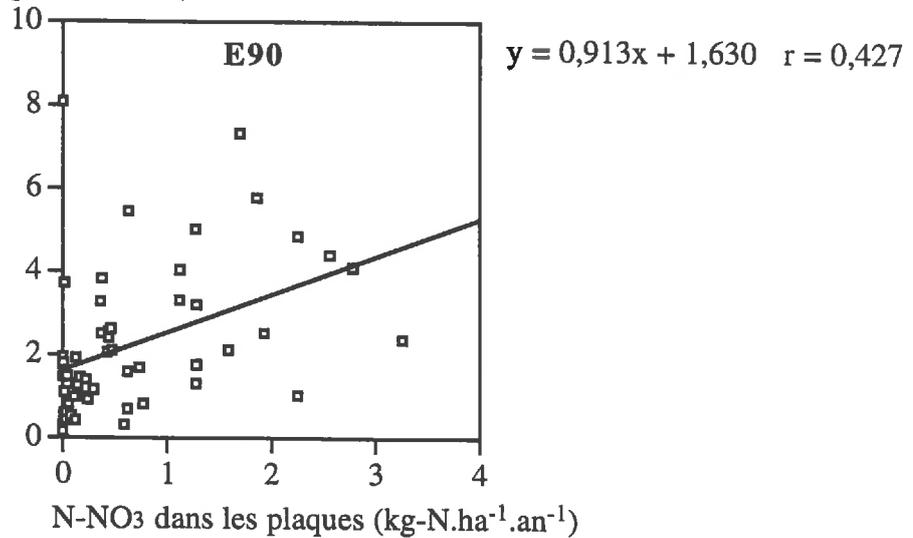
Les différences entre placettes sont très significatives ($P < 0,001$) en ce qui concerne le drainage de nitrate dans les cylindres, particulièrement élevé en H150. Le drainage d'ammonium est significativement différent entre placettes ($P < 0,05$) en utilisant le test de Fischer, mais ne l'est pas en utilisant le test F de Scheffe.

Figure 4.3. Relations entre le drainage de nitrate à l'extérieur (Plaques) et à l'intérieur (Résines) des cylindres à Aubure

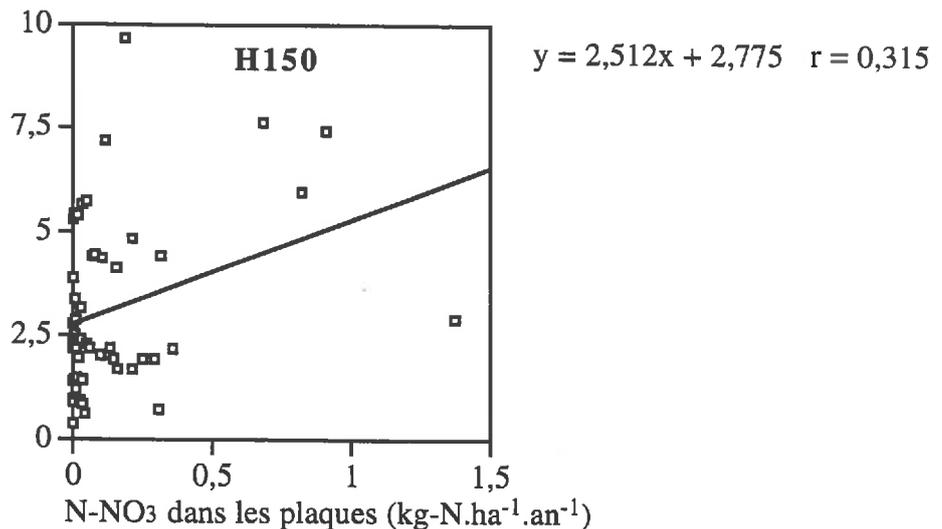
N-NO₃ dans les résines (kg-N.ha⁻¹.an⁻¹)



N-NO₃ dans les résines (kg-N.ha⁻¹.an⁻¹)



N-NO₃ dans les résines (kg-N.ha⁻¹.an⁻¹)



E45 et E90 : pessières de 45 et 90 ans ; H150 : hêtraie de 150 ans.

D'éventuelles différences annuelles n'ont pas pu être observées, le drainage dans les cylindres n'ayant été mesuré que pendant deux années complètes pour le nitrate³⁵ et une année pour l'ammonium.

IV.1.2. Minéralisation et nitrification sur le terrain

Le flux moyen de minéralisation est élevé en H150 (188 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, Tableau 4.3). Pour l'ensemble des valeurs de l'année 1996 (n=19), la minéralisation en H150 et en E90 est supérieure (P < 0,05) à la minéralisation en E45³⁶. Dans ces derniers, la minéralisation est significativement supérieure dans le sol E90 par rapport au sol E45.

La variabilité de la minéralisation peut être importante d'une année à l'autre. La minéralisation annuelle est ainsi comprise entre 40 et 95 kg-N.ha⁻¹ en E45, 96 et 147 kg-N.ha⁻¹ en E90, 166 et 212 kg-N.ha⁻¹ en H150 (voir Annexe B). De plus, la dynamique de la minéralisation est différente du sol d'une placette à un autre. L'année 1996 fut ainsi celle de la plus forte minéralisation en E90 et de la plus faible en E45. Dans le sol E45, la minéralisation fut plus élevée en 1993, et dans le sol H150 en 1994. Les paramètres climatiques ne sont donc pas les seuls intervenant dans la régulation de la production d'azote minéral.

La nitrification représente un pourcentage variable de la minéralisation dans chaque placette, mais ce pourcentage varie peu d'une année à l'autre. La nitrification est quantitativement très élevée en H150, où elle représente près de 75% de la minéralisation. Elle est très faible en E45 et ne représente que 9% de la minéralisation. La nitrification en E90, contrairement à E45, est effective et atteint 65% de la minéralisation. Notons que les vitesses de nitrification des trois sols sont corrélées (P < 0,05, test effectué pour les valeurs de nitrification mesurées entre avril 1994 et octobre 1996, ramenées à des périodes équivalentes). En revanche, si la minéralisation de la hêtraie est corrélée avec celle de la jeune pessière (P < 0,05, test effectué pour les valeurs de minéralisation mesurées en 1996, ramenées à des périodes équivalentes), la minéralisation en E90 n'est pas corrélée avec l'une ou l'autre, signe d'une réponse différente aux conditions environnementales.

³⁵ Sur les deux années complètes dont nous disposons, le drainage de nitrate dans les cylindres semble cependant peu variable d'une année à l'autre : 6 et 6,1 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ pour E45, 45,4 et 54,3 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ pour E90 et 78,7 et 64,1 pour H150.

³⁶ Test effectué sur l'ensemble des valeurs de minéralisation de l'année 1996 (n=19), chaque valeur étant divisée par le nombre de jours entre deux prélèvements (minéralisation en kg-N.ha⁻¹.j⁻¹).

Tableau 4.3. Production d'azote minéral à Aubure.

	E45		E90		H150	
Nitrification nette (en kg-N.ha⁻¹) (1)						
<i>Hiver (6 mois)</i>	1,9		23,9		31,4	<i>b</i>
<i>Été (6 mois)</i>	3,9		58,3		106,2	<i>a</i>
moyenne annuelle	5,9	+	82,2	++	137,7	+++
Ammonification résiduelle (en kg-N.ha⁻¹) (2)						
<i>Hiver (6 mois)</i>	19,0		20,8		9,4	
<i>Été (6 mois)</i>	42,5		22,9		41,4	
moyenne annuelle	61,5		43,6		50,8	
Minéralisation nette (en kg-N.ha⁻¹) (1) + (2)						
<i>Hiver (6 mois)</i>	21,0		44,7		40,8	
<i>Été (6 mois)</i>	46,4		81,2		147,6	
moyenne annuelle	67,4	+	125,9	+ / ++	188,4	++

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$, test F de Scheffe) entre l'hiver et l'été dans un même peuplement, pour les flux exprimés en kg-N.ha⁻¹.j⁻¹ et calculés à l'aide des résines ($n = 55$ pour la nitrification, $n = 19$ pour l'ammonification et la minéralisation).

Un nombre de croix différent indique des différences significatives ($P < 0,05$) entre peuplements pour les flux exprimés en kg-N.ha⁻¹.j⁻¹ et calculés à l'aide des résines ($n = 55$ pour la nitrification, $n = 19$ pour l'ammonification et la minéralisation).

La nitrification en E90 et H150 chute fortement en hiver. Son importance relative par rapport à la minéralisation reste toutefois la même en H150, alors qu'elle diminue en E90, passant de 65% sur l'ensemble de l'année, à 50%. Par conséquent, la part prise par l'ammonification résiduelle augmente dans ce le sol de ce dernier peuplement. En dépit de leur diminution quantitative, les flux hivernaux de minéralisation et de nitrification en E90 et H150, ainsi que la minéralisation hivernale en E45 sont loin d'être négligeables. En moyenne, 20% des flux sont ainsi produits durant les 6 mois les plus froids dans la hêtraie, et un peu plus de 30 % dans les pessières.

Les flux de production peuvent être négatifs sur un pas de temps de deux semaines ou un mois (Figure 4.4). Selon les équations (voir III.1.6.), ces flux négatifs se produisent quand la somme de la concentration finale en azote minéral et du drainage dans les cylindres est inférieure à la somme de la concentration initiale et des apports. Les apports étant généralement inférieurs au drainage dans

Figure 4.4a. Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Peuplement E45 (pessière de 45 ans)

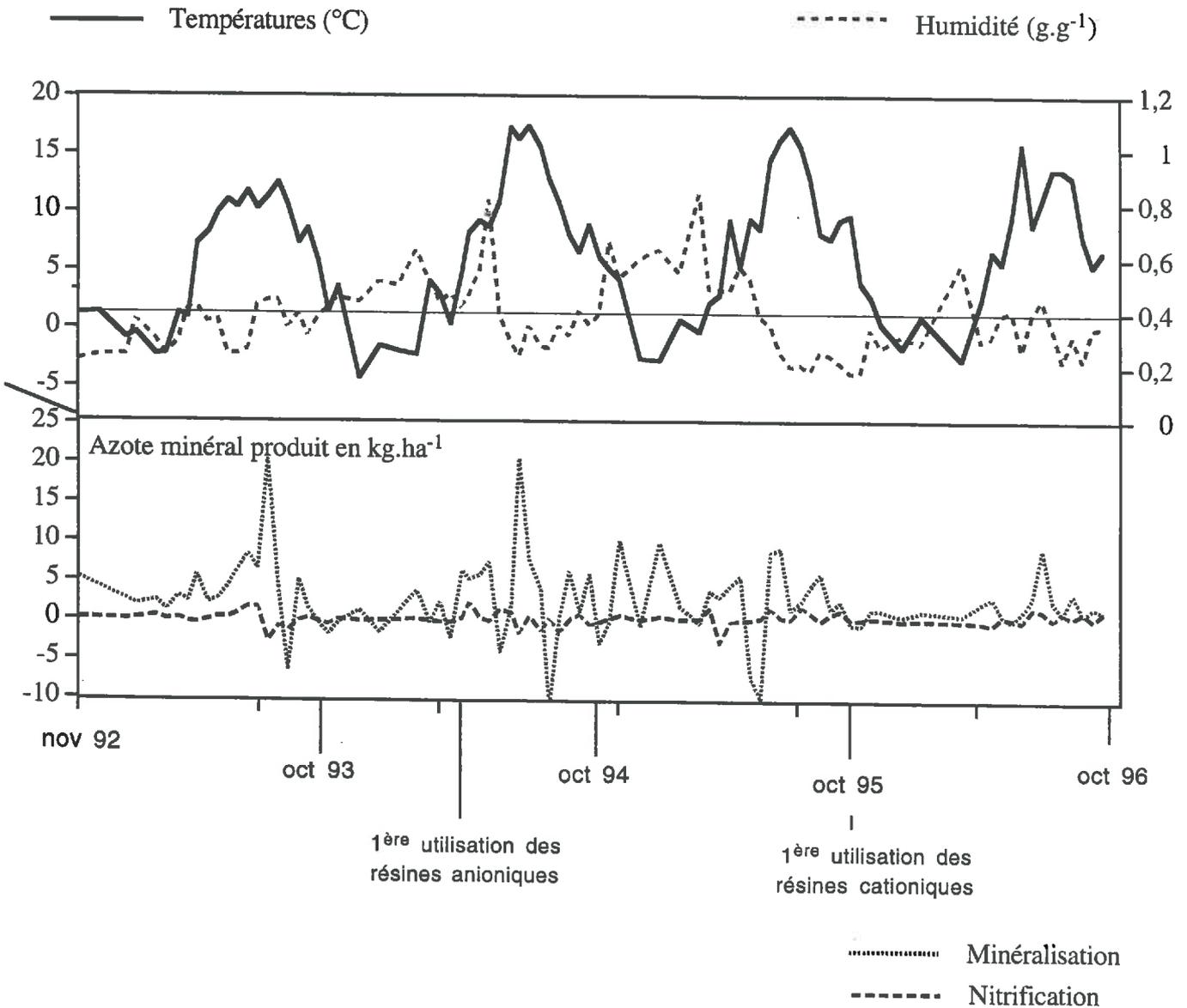


Figure 4.4b. Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Peuplement E90 (pessière de 90 ans)

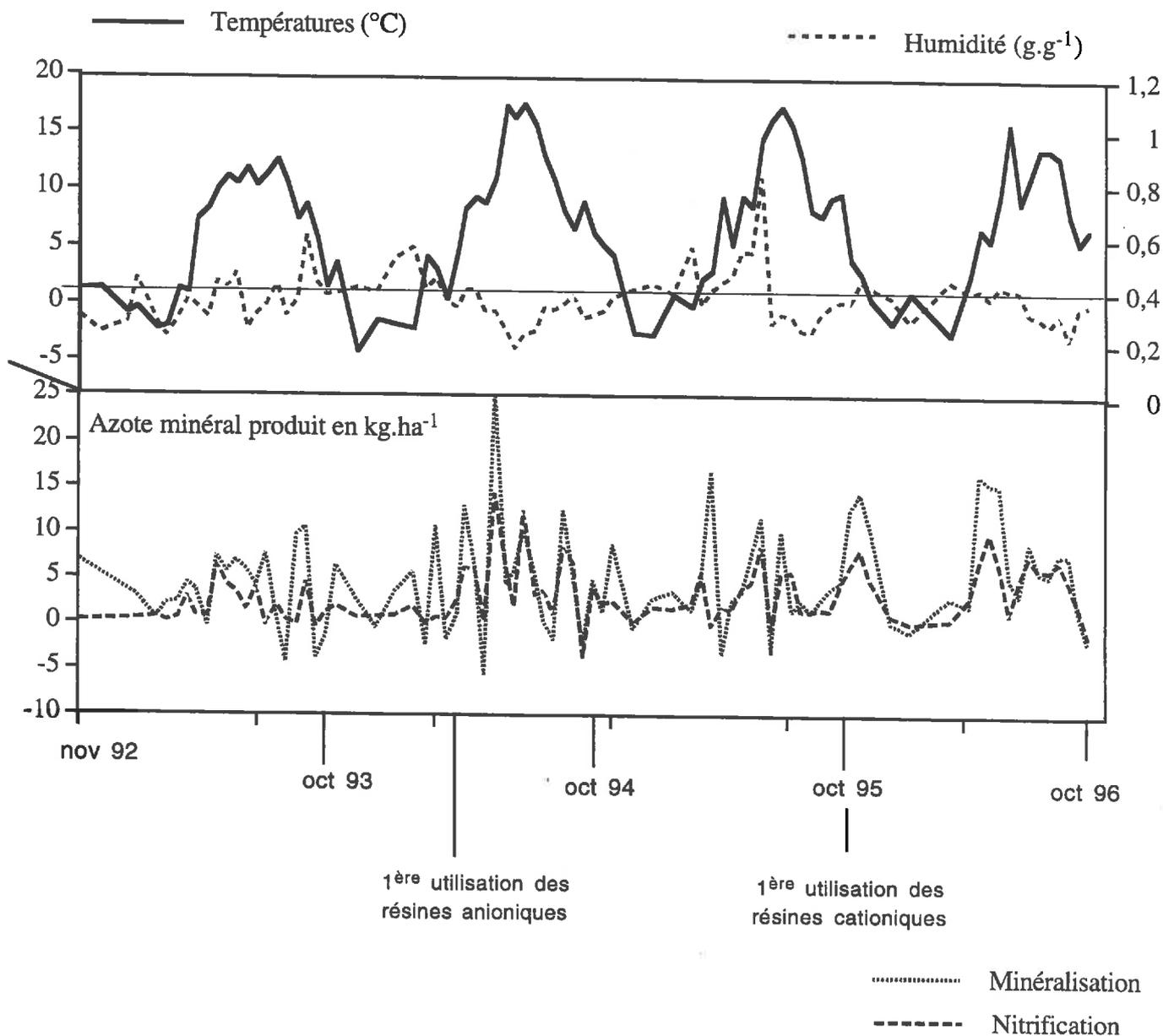


Figure 4.4c. Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Peuplement H150 (hêtraie de 150 ans)

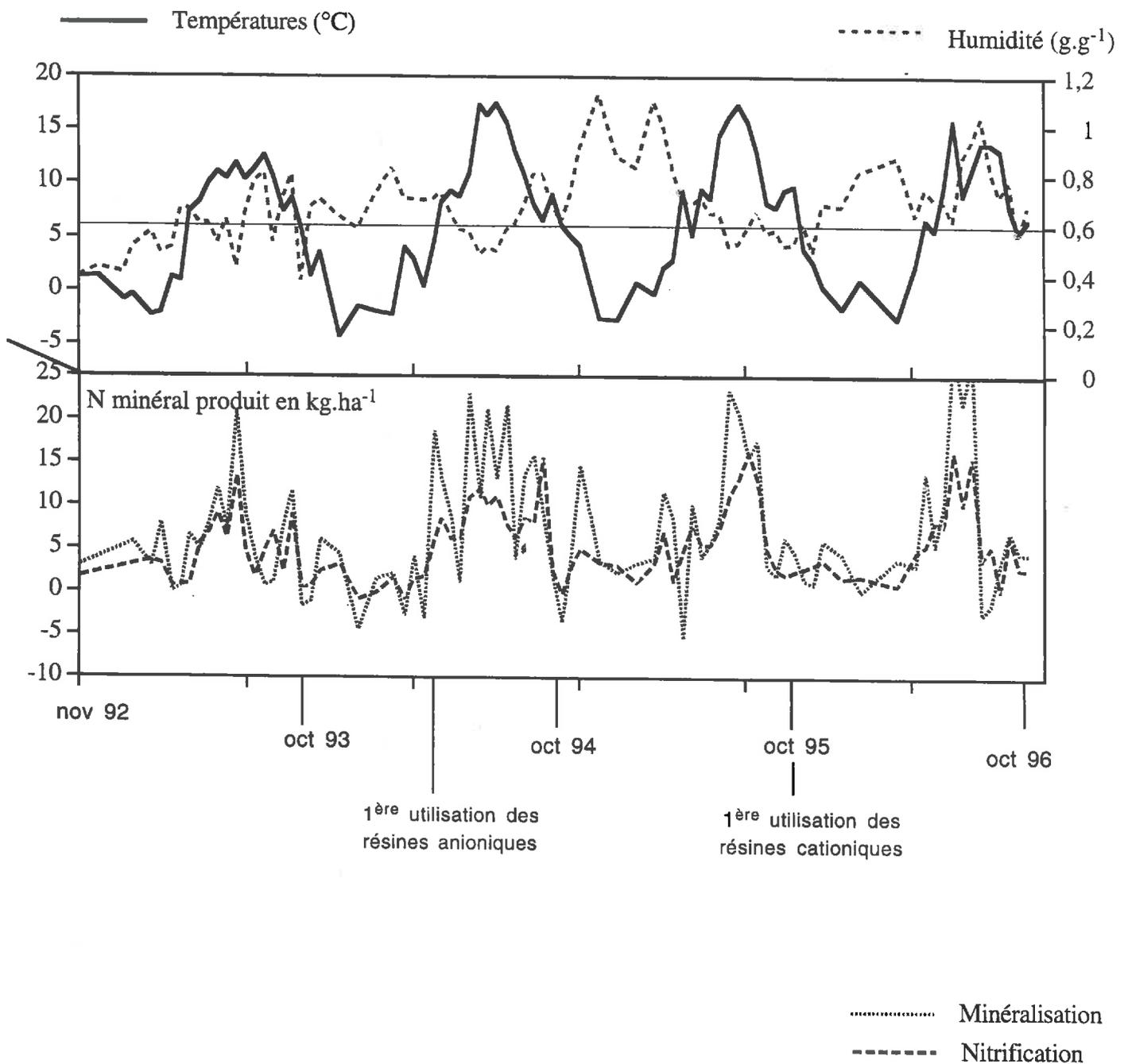
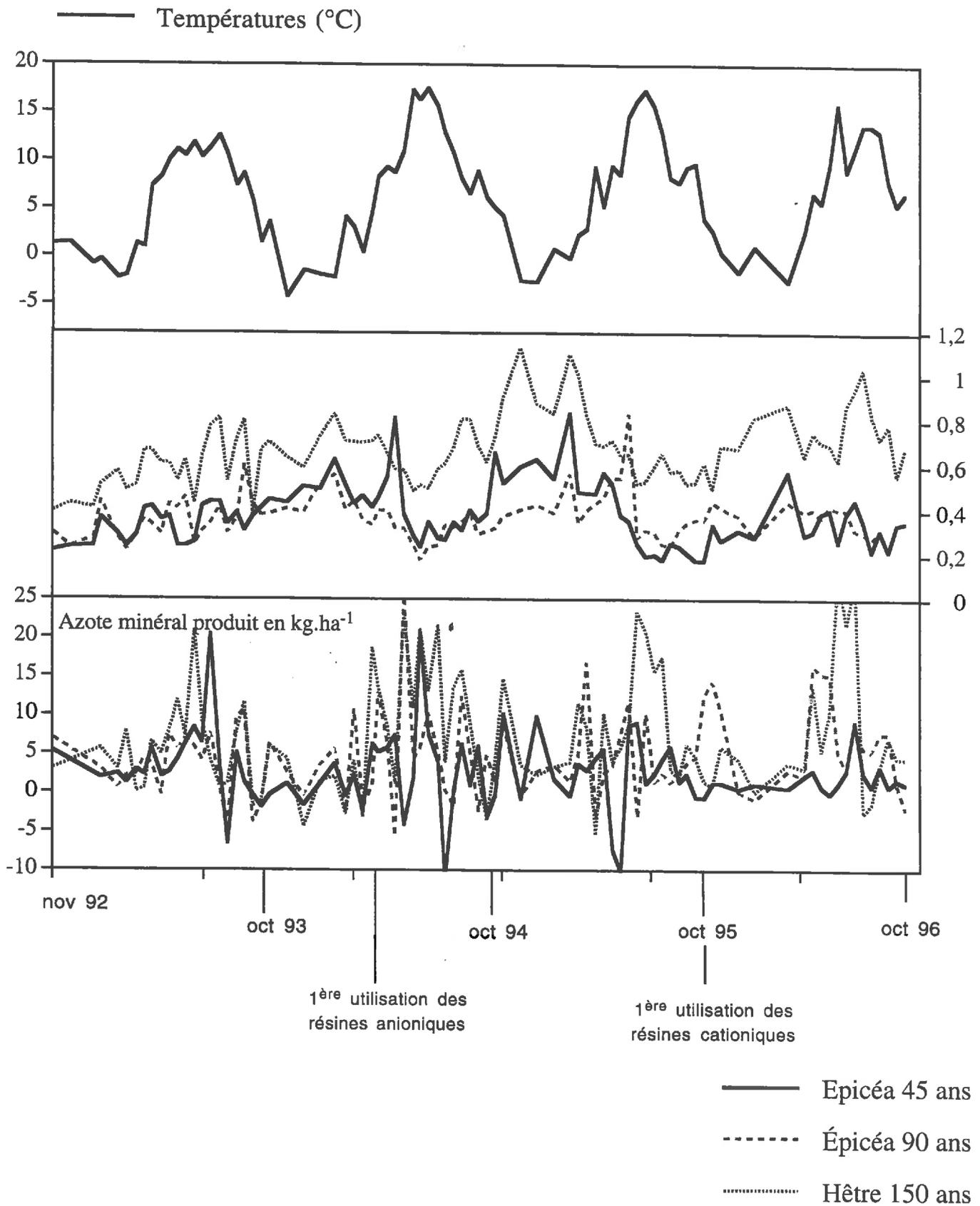


Figure 4.4d Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Comparaison entre peuplement



les cylindres, ces flux négatifs ont donc lieu si la concentration finale dans les cylindres est nettement inférieure à la concentration initiale. Cela équivaut à une consommation d'azote minéral dans les cylindres par *immobilisation microbienne*³⁷ par exemple, mais peut également correspondre à des pertes non prises en compte dans les cylindres, comme la dénitrification (voir équations) ou une sous-estimation du drainage avant l'installation des résines. Nous avons pu calculer une immobilisation microbienne nette du nitrate à partir d'avril 1994, en sommant les flux de nitrification négatifs. L'immobilisation microbienne nette de N-NH₄ a pu être estimée en 1996 dans les trois peuplements, en sommant les flux de minéralisation négatifs, après avoir retranché les flux de nitrification négatifs, déjà pris en compte plus haut.

L'immobilisation nette annuelle s'élève à 4,3 kg-N ha⁻¹.an⁻¹ dans le sol de la jeune pessière, où elle a lieu essentiellement en été (62% de l'immobilisation totale). Elle s'est ainsi produite en août 1994, lors de températures élevées, alors que l'humidité était faible. Elle a cependant généralement lieu entre fin mars et début juin, lorsque les températures augmentent et que l'humidité est encore élevée, et en septembre ou octobre, (voire début novembre en 1995), alors que la température chute, mais est encore élevée et que l'humidité devient plus favorable. Ces conditions sont donc propices à une minéralisation rapide du carbone, qui devient alors disponible pour la microflore. Celle-ci prélève alors rapidement et simultanément de l'azote.

Dans le sol de la vieille pessière, l'immobilisation microbienne est moins fréquente, mais s'élève néanmoins à 5,1 kg-N ha⁻¹.an⁻¹. Elle s'est produite en avril ou octobre, mais également en juillet 1995 (forte température et forte baisse de l'humidité). De façon plus surprenante, elle a également eu lieu en janvier 1996, alors que la température remontait de façon provisoire et modérée au-dessus de 0°C (moyenne sur la période considérée : 1,1°C).

Dans la hêtraie, l'immobilisation a été rare et s'élève à 4 kg-N ha⁻¹.an⁻¹. Elle s'est produite notamment en novembre 1994 (baisse des températures et humidité forte) et en août 1996, (très fortes humidités, température moyenne égale à 13,7°C, comme pour la période précédente).

Deux facteurs climatiques apparaissent particulièrement important pour la régulation de la dynamique des flux de production : l'humidité du sol et la température (Figure 4.4).

³⁷ Ou prélèvement par les racines coupées mais encore vivantes.

L'année est découpée en trois phases climatiques d'importances inégales d'une année à l'autre.

1- La phase 1 s'étend approximativement de janvier à début mars mais peut durer jusqu'en mai : les températures sont basses mais augmentent progressivement, tandis que l'humidité des sols est élevée. Les flux de production sont généralement bas pendant cette phase, mais suivent l'évolution de la température. Des pics de minéralisation peuvent ainsi se produire lors de phases de réchauffement.

2- La phase 2 correspond à la fin du printemps et au début de l'été, jusqu'à la fin du mois de juin et au début du mois de juillet. Les températures continuent à augmenter. La nitrification et la minéralisation atteignent un maximum, puis chutent lorsque le sol est trop sec. La limite inférieure d'humidité semble variable suivant les sols. Elle est à peu près égale à $0,4 \text{ g.g}^{-1}$ dans les pessières et à $0,6 \text{ g.g}^{-1}$ dans la hêtraie.

3- Au cours de la phase 3, de début août à décembre, les températures chutent et entraînent la chute des flux de production. Des pics secondaires peuvent néanmoins se produire, en cas de remontées de températures (fin de l'été 1995 dans la hêtraie, par exemple), d'augmentations brusques de l'humidité (fin de l'été 1993 ou septembre 1995 dans la vieille pessière, octobre 1994 dans la hêtraie, décembre 1994 dans la jeune pessière), voire en cas d'apport de matières organiques fraîches en automne (chute des feuilles, des aiguilles etc.).

L'année 1996 illustre bien l'influence de la température et de l'humidité (Figure 4.4).

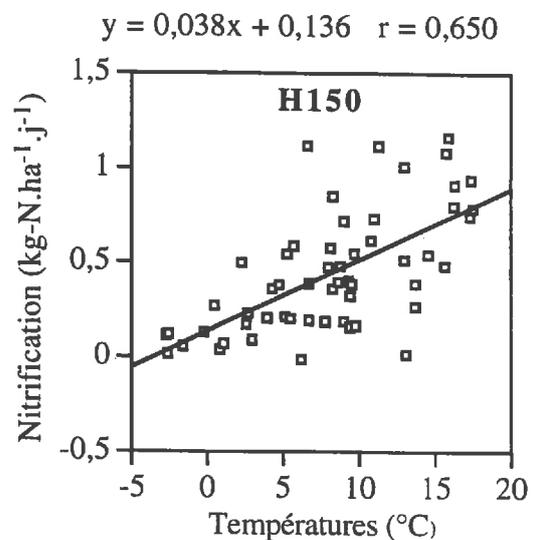
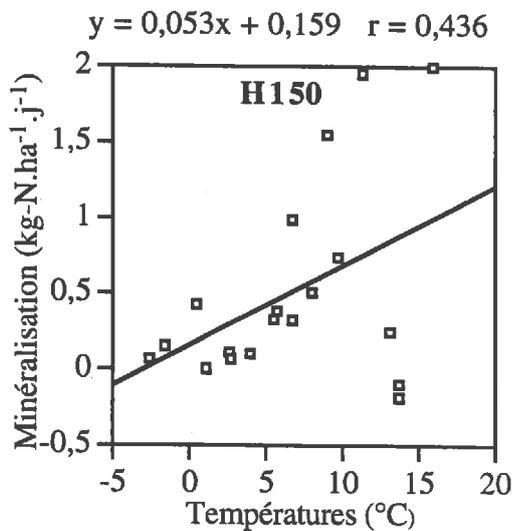
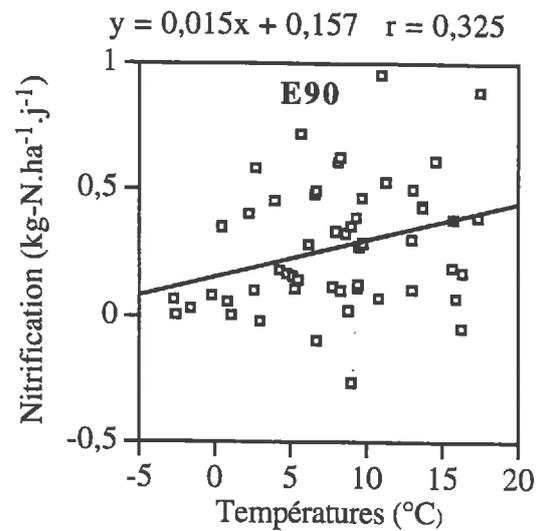
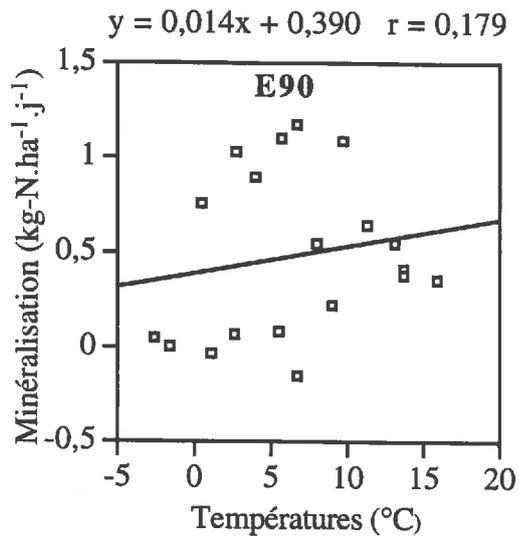
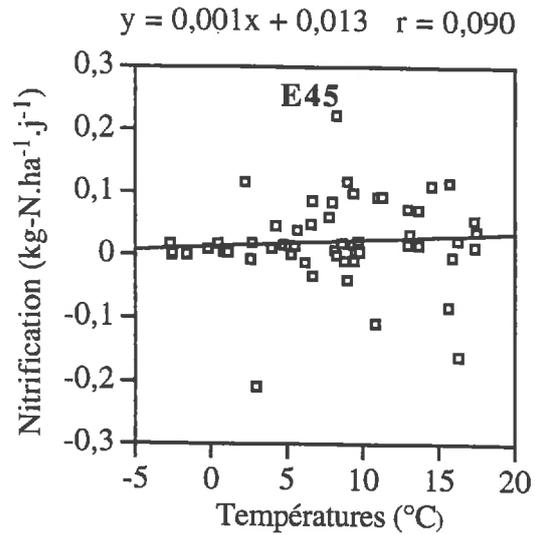
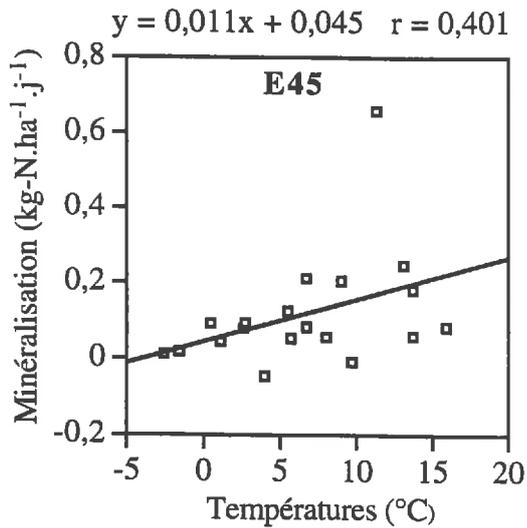
Ainsi, **dans la jeune pessière**, la minéralisation est faible toute l'année. Dès le mois d'octobre, et tout au long de l'hiver, elle reste nulle. Elle commence à augmenter légèrement fin mars avec le réchauffement. L'humidité chutant à un niveau inférieur à $0,4 \text{ g.g}^{-1}$, la vitesse de minéralisation ne dépasse pas $3 \text{ kg-N.ha}^{-1} \cdot 2 \text{ semaines}^{-1}$. Au mois de juin, la température est maximale (15°C), l'humidité est de $0,3 \text{ g.g}^{-1}$ et la vitesse de minéralisation est nulle. En juillet, alors que la température, après une chute, remonte à 13°C , un pic de minéralisation se produit lorsque l'humidité dépasse $0,4 \text{ g.g}^{-1}$. Le sol s'asséchant ensuite rapidement, la minéralisation chute. Un deuxième pic se produit en août : la chute de la température provoque une remontée de l'humidité, mais celle-ci restant inférieure à $0,4 \text{ g.g}^{-1}$, le pic est faible (inférieur à $5 \text{ kg-N.ha}^{-1} \cdot 2 \text{ semaines}^{-1}$). Ensuite, la minéralisation reste égale à zéro. Il est donc certain que la faible minéralisation enregistrée en E45 en 1996 ($40 \text{ kg-N.ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ seulement) est due à une humidité trop basse. Dès juillet 1995 d'ailleurs, en dépit de températures élevées, la minéralisation avait chuté suite à des humidités trop faibles.

Dans la vieille pessière, le constat est identique en 1996. L'humidité étant égale à $0,4 \text{ g.g}^{-1}$, la minéralisation augmente fortement dès la mi-avril, entraînant une nitrification rapide. Toutefois, dès le mois de juin, l'humidité du sol tombant sous $0,4 \text{ g.g}^{-1}$, la vitesse de minéralisation chute sensiblement. Elle reste néanmoins stationnaire tout au long de l'été, en dépit d'une humidité inférieure à $0,4 \text{ g.g}^{-1}$. Il est donc probable que le seuil d'humidité en dessous duquel la minéralisation ne se produit plus est légèrement inférieur en E90 par rapport à E45. Notons toutefois que tout au cours de l'été, la concentration en ammonium (donc la vitesse de minéralisation) a été le facteur limitant de la nitrification en E90.

Dans la hêtraie, la minéralisation et la nitrification, qui avaient chuté en octobre 1995, ont repris en avril 1996, avec une augmentation de la température et de l'humidité. L'humidité a toujours été supérieure à $0,6 \text{ g.g}^{-1}$, ce qui a favorisé la minéralisation. Le maximum de minéralisation est survenu en juin avec le maximum de température. Contrairement aux pessières, l'humidité et la température ont augmenté en parallèle. En juillet, les sols sont devenus vraisemblablement trop engorgés (humidité égale à 1 g.g^{-1}) ce qui a provoqué la chute de la minéralisation. La nitrification s'est poursuivie en juillet et en août, *sur les réserves en ammonium du sol*, alors que la minéralisation nette était suspendue et que l'humidité et la température chutaient. Ensuite, la minéralisation a repris en septembre, avec une légère remontée de l'humidité à $0,8 \text{ g.g}^{-1}$, et, jusqu'en octobre, la minéralisation et la nitrification ont continué, à des rythmes moindres qu'au printemps, du fait de la chute progressive des températures.

La corrélation entre nitrification (depuis avril 1994) et température est d'ailleurs très significative ($P < 0,01$) dans le sol H150 où l'humidité est rarement un facteur limitant (Figure 4.5). Un effet prédominant de la température sur la minéralisation de l'azote avait déjà été signalé par Runge (1974) dans une vieille hêtraie. Dans les sols des pessières, seule la nitrification dans le sol du vieux peuplement est corrélée à la température ($P < 0,05$). Il y a de même absence générale de corrélation significative entre minéralisation (en 1996) et humidité du sol (avec toutefois $P < 0,1$ dans la hêtraie), phénomène là encore observé par Runge (1974). L'humidité, dépendante d'une part de la pluviométrie et de l'autre de l'évapotranspiration joue en effet plus souvent le rôle de facteur limitant en été. L'humidité dans chaque placette est d'ailleurs corrélée négativement à la température, depuis octobre 1992 en E45 ($P < 0,01$) et depuis avril 1994 en E90 et H150 ($P < 0,05$).

Figure 4.5. Corrélations entre la minéralisation (en 1996) ou la nitrification (entre avril 1994 et octobre 1996) et la température à Aubure



Avec E45 : pessière de 45 ans ; E90 : pessière de 90 ans ; H150 : hêtraie de 150 ans

Dans les pessières, l'absence de corrélation entre la température et la minéralisation s'explique vraisemblablement par le rôle inhibiteur joué par l'assèchement des sols en été. Notons qu'en E90, la minéralisation devient alors le facteur limitant de la nitrification. L'inhibition de la nitrification en E45 n'est pas levée par des humidités ou des températures favorables.

IV.1.3. Minéralisation et nitrification au laboratoire

Les résultats enregistrés au laboratoire³⁸ vont dans le même sens que ceux de l'incubation *in situ* (Figure 4.6, Tableau 4.4). Quelle que soit la date d'incubation, la minéralisation et la nitrification sont plus importantes en H150 que dans les deux pessières et la nitrification est inhibée en E45. Toutefois, par rapport aux résultats du suivi *in situ*, E90 possède une plus faible minéralisation potentielle que E45.

IV.1.3.1. Effet de la température

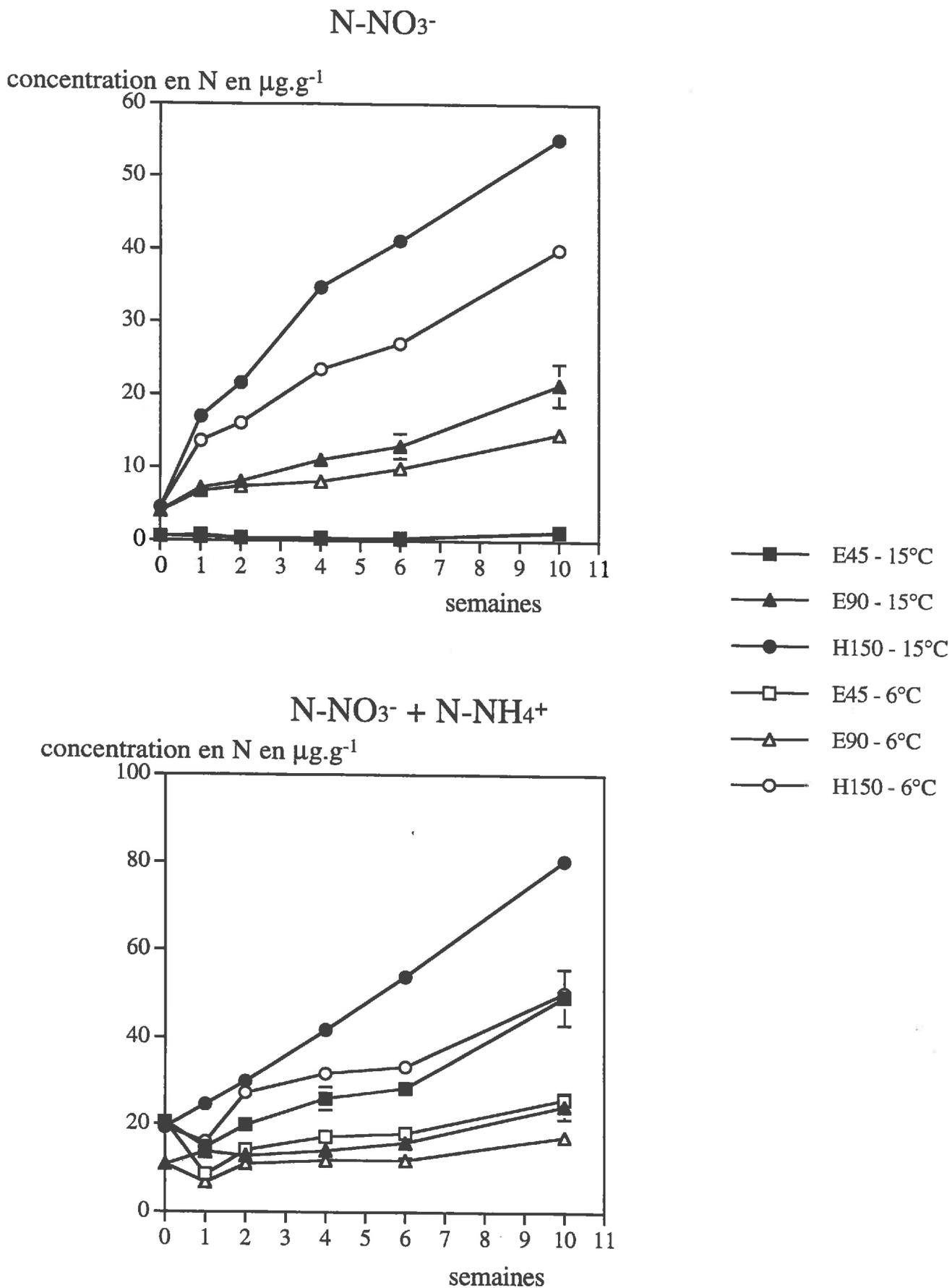
L'effet de la température est très net. Tous les horizons incubés à 15°C produisent plus d'azote minéral que ceux incubés à 6°C. Cet effet s'efface toutefois devant l'effet "peuplement" : la minéralisation et la nitrification sont plus fortes dans le sol H150 à 6°C que dans le sol des pessières à 15°C (Figure 4.6).

A 15°C, la nitrification et la minéralisation ont des vitesses presque linéaires, notamment pour H150. A 6°C, après les 2 premières semaines d'incubation, les vitesses diminuent.

En E45, la nitrification est nulle après 10 semaines d'incubation, quelle que soit la température. La minéralisation à 15°C est cinq fois supérieure à la minéralisation enregistrée à 6°C (Tableau 4.4).

³⁸ Les vitesses de minéralisation et de nitrification mesurées au laboratoire sont des vitesses potentielles (voir note 28 page 65), en opposition aux vitesses réelles mesurées *in situ*.

Figure 4.6. Incubations au laboratoire : effet de la température



La longueur d'une barre représente + ou - l'écart type.

Échantillons de sol prélevés en février 1994 dans un peissière de 45 ans (E45), une peissière de 90 ans (E90) et une hêtraie de 150 ans (H150) à Aubure. Chaque valeur représentée est une moyenne de trois extractions.

Tableau 4.4. Minéralisation et nitrification au laboratoire à 15°C et 6°C dans les sols de trois peuplements d'Aubure prélevés en février 1994 : une pessière de 45 ans (E45), une pessière de 90 ans (E90) et une hêtraie de 150 ans (H150).

	Minéralisation ¹		Nitrification ²	
	6°C	15°C	6°C	15°C
E45	5,4	28,8	0,6	0,8
E90	6,2	13,4	10,7	17,4
H150	31,0	61,2	35,5	50,7

¹: en mg d'azote minéral formé en 10 semaines d'incubation.

²: en mg de N-NO₃⁻ formé en 10 semaines d'incubation.

En E90, l'incubation en conditions contrôlées s'est avérée très favorable à la nitrification : à 15°C et à 6°C, tout l'azote minéralisé a été nitrifié, ainsi qu'une partie des stocks d'ammonium préexistants, ce qui explique que la minéralisation soit plus faible que la nitrification. La nitrification est 2 fois plus rapide à 15°C qu'à 6°C alors que la minéralisation est 1,6 fois plus rapide à 15°C qu'à 6°C. La minéralisation potentielle en E90 est donc inférieure d'une part à la nitrification et d'autre part à la minéralisation en E45. Il est probable qu'elle est affectée négativement au laboratoire par l'absence d'alternance entre phases d'humidification et de dessiccation, qui n'ont lieu que sur le terrain. La nitrification semble plus affectée par l'oscillation des teneurs en eau.

En H150, la nitrification potentielle à 6°C, comme en E90, est supérieure à la minéralisation potentielle. À 15°C, la minéralisation potentielle a été multipliée par 2, alors que la nitrification n'a été multipliée que par 1,4 et n'atteint plus que 80% de la minéralisation. La minéralisation est donc plus fortement stimulée par une augmentation de température que la nitrification, qui aux températures basses, contrairement à la minéralisation, profite de la stabilité de la teneur en eau.

IV.1.3.2. Effet de la saison de prélèvement

L'effet de la saison du prélèvement est très net (Tableau 4.5). Les capacités nitrificatrices des échantillons prélevés au mois de mai sont bien plus élevées que celles des échantillons prélevés en octobre et en février, en E90 et H150. De plus l'effet "peuplement" subsiste aux trois saisons de prélèvement. Toutefois, une légère nitrification existe en E45 pour les échantillons incubés en octobre, alors qu'elle n'existe pas les deux autres mois.

Tableau 4.5. Effet de la saison de prélèvement sur la minéralisation et la nitrification. Comparaison des incubations au laboratoire à 15°C et *in situ* dans les sols de trois peuplements d'Aubure : une pessière de 45 ans (E45), une pessière de 90 ans (E90) et une hêtraie de 150 ans (H150).

	Février				Mai				Octobre			
	Nitrification		Minéralisation		Nitrification		Minéralisation		Nitrification		Minéralisation	
	labo.	terrain	labo.	terrain	labo.	terrain	labo.	terrain	labo.	terrain	labo.	terrain
E45	0,8 (0,1)	0,2 (0,9)	28,8 (6,6)	4,6	0,9 (0,2)	2,2 (4,0)	51,6 (16,2)	12,4	6,1 (0,3)	4,2 (3,8)	21,7 (2,8)	7,9
E90	17,4 (3,0)	5,9 (4,8)	13,4 (3,2)	16,3	28,3 (4,5)	30,0 (19,0)	19,5 (5,6)	88,4	20,2 (1,6)	5,9 (12,3)	19,7 (2,3)	-11,6
H150	50,7 (1,8)	6,5 (1,5)	61,2 (2,6)	25,3	78,5 (4,2)	43,7 (2,8)	90,6 (12,8)	63,3	59,6 (10,5)	30,7 (25,1)	97,2 (17,7)	29,5

Entre parenthèses : écart type.

Données laboratoire en mg.kg⁻¹ d'azote minéral (ou N-NO₃⁻) produits en 10 semaines d'incubation à 15°C (différence entre concentrations initiales et concentrations finales).

Données terrain : nitrification ou minéralisation moyenne en mg.kg⁻¹ d'azote minéral (ou N-NO₃⁻) produits, ramenée à 10 semaines.

Périodes allant : pour février : du 30/01/95 au 28/02/95 et du 30/01/96 au 26/03/96 pour la nitrification, température moyenne : 1,8°C ; pour la minéralisation, du 30/01/96 au 26/03/96, température moyenne : 2,9°C.

Pour mai : du 29/04/95 au 24/05/94, du 24/04/95 au 23/05/95 et du 23/04/96 au 21/05/96 pour la nitrification, température moyenne : 7,0°C ; pour la minéralisation, du 23/04/96 au 21/05/96, température moyenne : 4,8°C.

Pour octobre : du 21/09/94 au 24/10/94, du 26/09/95 au 24/10/95 et du 24/09/96 au 08/10/96 pour la nitrification, température moyenne : 8,3°C ; pour la minéralisation, du 24/09/96 au 08/10/96, température moyenne : 6,7°C.

La minéralisation potentielle est maximale en octobre en E90 et H150. Elle est à peine inférieure en mai. La nitrification potentielle dans les sols des deux peuplements est maximale en mai, décroît en octobre et est minimale en février. La nitrification potentielle est généralement supérieure à la nitrification réelle, sauf dans le sol des deux pessière en mai, où elles sont similaires. La variabilité des résultats *in situ* est souvent plus importante qu'*in vitro*, signe que certaines années, les vitesses *in situ* sont élevées.

La minéralisation potentielle est 1,5 à 3 fois plus élevée que la minéralisation réelle suivant la saison en H150. En revanche, en février et en mai, la minéralisation dans le sol E90 est moins élevée au laboratoire qu'*in situ*, en dépit de température beaucoup plus favorables. Ce résultat indique un problème vis à vis de la minéralisation de l'azote au laboratoire dans le sol provenant de E90. En octobre, dans cette placette, la minéralisation potentielle devient plus importante que la minéralisation nette réelle, qui devient négative suite à l'immobilisation microbienne *in situ*.

En E45, une légère nitrification existe pour les échantillons incubés en octobre, alors qu'elle n'existe pas les deux autres mois. La minéralisation est maximale en mai en E45, mais diminue en octobre jusqu'à une vitesse inférieure à celle de février. Pour chaque date de prélèvement, la minéralisation potentielle est 3 à 6 fois plus élevée que la minéralisation réelle dans le sol E45.

IV.1.3.3. Effet de l'humidité du sol

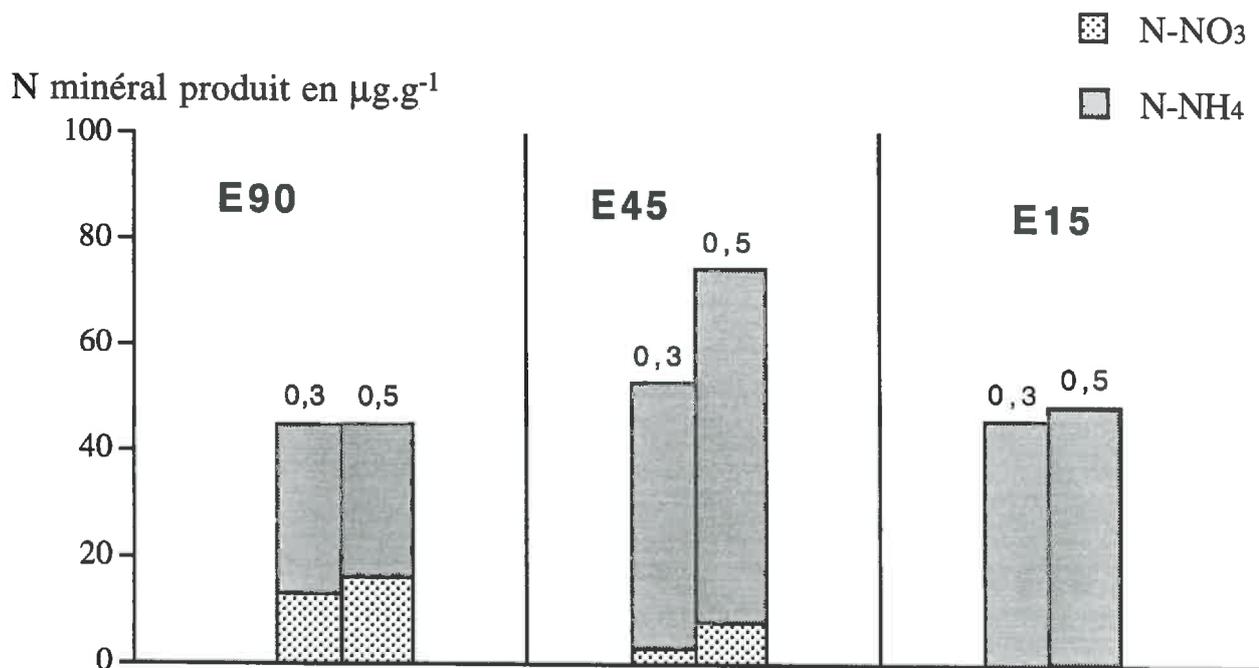
L'effet "humidité" est net en E45. La nitrification, quoique restant à un niveau très faible, est multipliée par deux en passant de 30% à 50% d'humidité (Figure 4.7). La minéralisation est multipliée par 1,4.

En E90, seule la nitrification est légèrement stimulée par une humidité de 50% (de 13 à 16 mg.kg⁻¹ de N-NO₃⁻ produit en 6 semaines). La minéralisation ne varie pas entre les deux humidités.

En E15, il n'y a pas d'effet humidité, que ce soit sur la minéralisation ou la nitrification. Cette dernière est nulle quelle que soit l'humidité choisie.

Toutefois, seules deux humidités ont été testées. Bien que la minéralisation en E90 et la nitrification en E45 soient faibles à une humidité du sol de 30%, elles pourraient augmenter entre 30 et 40% d'humidité où elles atteindraient un maximum. Elles pourraient ensuite diminuer entre 40 et 50% pour aboutir à des valeurs proches des valeurs obtenues à une humidité de 30%. L'effet "humidité" ne serait alors pas décelable avec les incubations que nous avons effectuées. Des

Figure 4.7. Incubations au laboratoire : effet de l'humidité du sol



0,3 et 0,5 sont les deux humidités (en g.g^{-1}) auxquelles ont été conduites les incubations. Échantillons de sol prélevés en octobre 1996 dans trois pessières de 90 ans (E90), 45 ans (E45) et 15 ans (E15) à Aubure. Les incubations ont été effectuées à 30°C pendant 6 semaines.

conclusions définitives quant aux effets de l'humidité sur la minéralisation de l'azote et la nitrification ne pourront être établies qu'à l'aide d'incubations portant sur un spectre d'humidité plus large.

La température d'incubation (30°C) semble très favorable à la minéralisation (évolution linéaire en fonction du temps). La nitrification, pourtant plus intense que lors des incubations à 15°C ne dépasse jamais 35% de la minéralisation à cette température en E90. Elle décroît avec l'âge, ce qui suggère une levée de l'inhibition de la nitrification sous pessière au cours du vieillissement du peuplement. Le sol de la très jeune pessière (E15) ne montre en effet aucune nitrification, mais son potentiel de minéralisation est identique à celui de la vieille pessière (E90). La jeune pessière (E45) possède aux deux humidités choisies le plus fort potentiel de minéralisation.

IV.1.3.4. Conclusions partielles sur les incubations au laboratoire

La minéralisation et la nitrification potentielles sont influencées par la température et l'humidité. Elles sont aussi dépendantes de la qualité de la matière organique azotée minéralisable puisque les vitesses de ces phénomènes sont variables en fonction de la date de prélèvement. Stark et Hart (1997) ont montré qu'on pouvait ne pas déceler de nitrification nette, bien que la nitrification ait lieu, si la biomasse microbienne absorbe au fur et à mesure le nitrate produit. Notons que cette consommation des nitrates peut avoir lieu tant *in situ* que lors des incubations au laboratoire, ce qui expliquerait l'inhibition de la nitrification nette en E15 et E45. Il apparaît également que la minéralisation et la nitrification réagissent différemment aux augmentations de température et d'humidité. Les cinétiques des deux phénomènes sont donc différentes. Ainsi, la nitrification est fortement favorisée par les incubations au laboratoire, même en E45 en octobre. En revanche, la minéralisation paraît presque freinée en E90.

La minéralisation augmente avec la température. La nitrification également, mais son efficacité (pourcentage d'azote minéralisé ensuite nitrifié) a chuté entre 15°C et 30°C. La variabilité saisonnière des potentiels est grande et dissemblable entre les placettes.

Les différences entre sols sont très nettes. La minéralisation potentielle est toujours la plus élevée dans le sol H150, quelles que soient les conditions d'incubation. Elle est intermédiaire dans le sol E45 et généralement, elle est la moins élevée dans le sol E90. La nitrification potentielle est également très élevée dans le sol H150 et intermédiaire dans le sol E90. Dans le sol E45, la nitrification potentielle est très faible, comme *in situ*.

Le sol de la hêtraie possède des capacités encore très supérieures à celle mesurées *in situ*. Le sol de la jeune pessière profite lui aussi des conditions contrôlées. Bien que légèrement plus acide que le sol de la vieille pessière, il possède une capacité minéralisatrice potentielle³⁹ apparente supérieure. Le sol de la très jeune pessière (E15) est très similaire à celui de E45. Il s'avère pourtant avoir un potentiel minéralisateur et même nitrificateur plus faible, en dépit d'un C/N légèrement plus bas, d'une somme des cations alcalins et alcalino-terreux et d'un taux de saturation légèrement plus élevés (Poszwa, 1996).

Dans tous les cas, le type de sol, le C/N et/ou le pH ne permettent pas de prévoir le potentiel minéralisateur ou nitrificateur. Un effet âge concernant la nitrification pourrait exister (inhibition forte dans sols sous les jeunes peuplements, voir plus bas) mais pas en ce qui concerne la minéralisation.

IV.1.4. Effet de l'âge des peuplements

Les résultats de l'incubation *in situ* et des incubations au laboratoire nous ont amenés à penser qu'il pouvait exister une inhibition de la nitrification dans les jeunes pessières. Les sols de 7 autres jeunes pessières de 25 à 40 ans (numérotées de J1 à J7, sans classement) ont donc été prélevés et mis à incuber afin de vérifier l'existence de cette inhibition. Ces peuplements ont des antécédents variés, mais qui demeurent incertains.

Avant incubation, le pourcentage de nitrate dans le sol atteignait 40% en E90 (Figure 4.8, a et b), alors qu'il ne dépassait pas 25% dans les jeunes peuplements. Dans 6 jeunes peuplements sur 9 (J2, J3, J5, J7, E15 et E45) le pourcentage de nitrate initial était même inférieur à 4%. En revanche, les concentrations en azote minéral total (nitrate et ammonium) étaient assez faibles en E90 et dans trois jeunes peuplements (J2, J3 et E45).

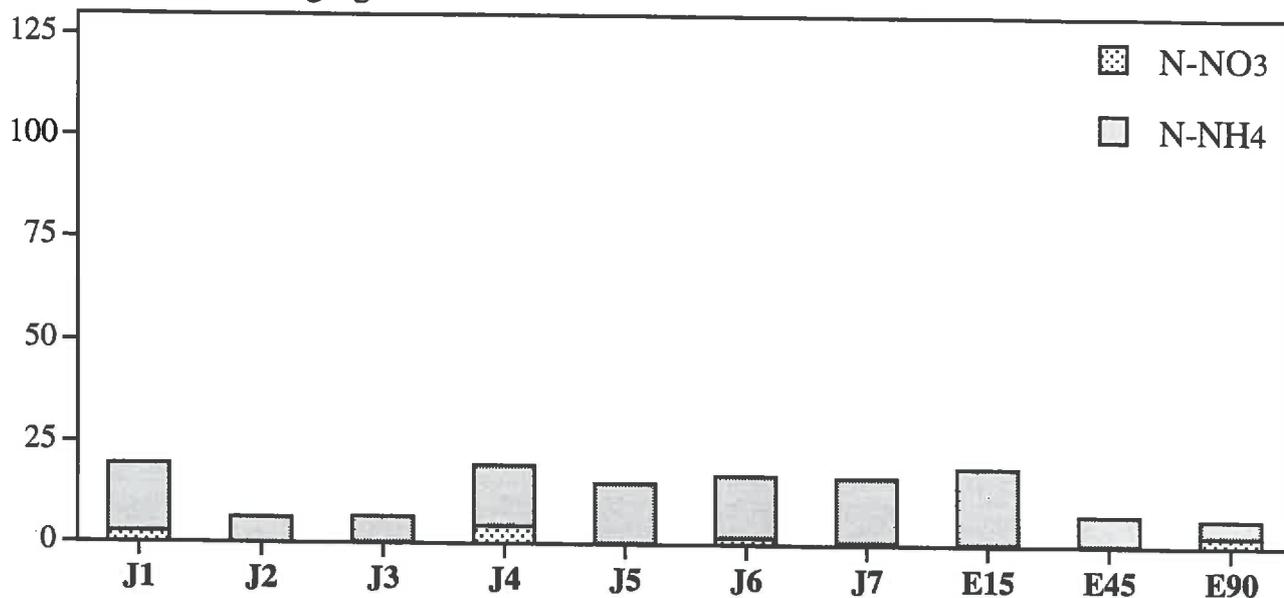
Après 7 semaines d'incubation, la minéralisation a été très efficace dans tous les sols incubés. Comme sur le terrain et lors des incubations précédentes, il n'y a pas d'effet âge. E90 est en effet un des peuplements où la minéralisation est la moins active, mais le peuplement J2 montre une minéralisation encore moins rapide. Contrairement à l'expérience réalisée plus haut (IV.1.3.3.), E15 a une capacité minéralisatrice plus importante que E45. E45 et E90 possèdent en revanche des vitesses de minéralisation potentielles identiques dans cette expérience.

³⁹ C'est à dire après immobilisation microbienne, non quantifiée dans les expériences d'incubation au laboratoire.

Figure 4.8a. Incubations au laboratoire de sols de jeunes pessières ; comparaison avec le sol de E90 - Concentrations en azote minéral

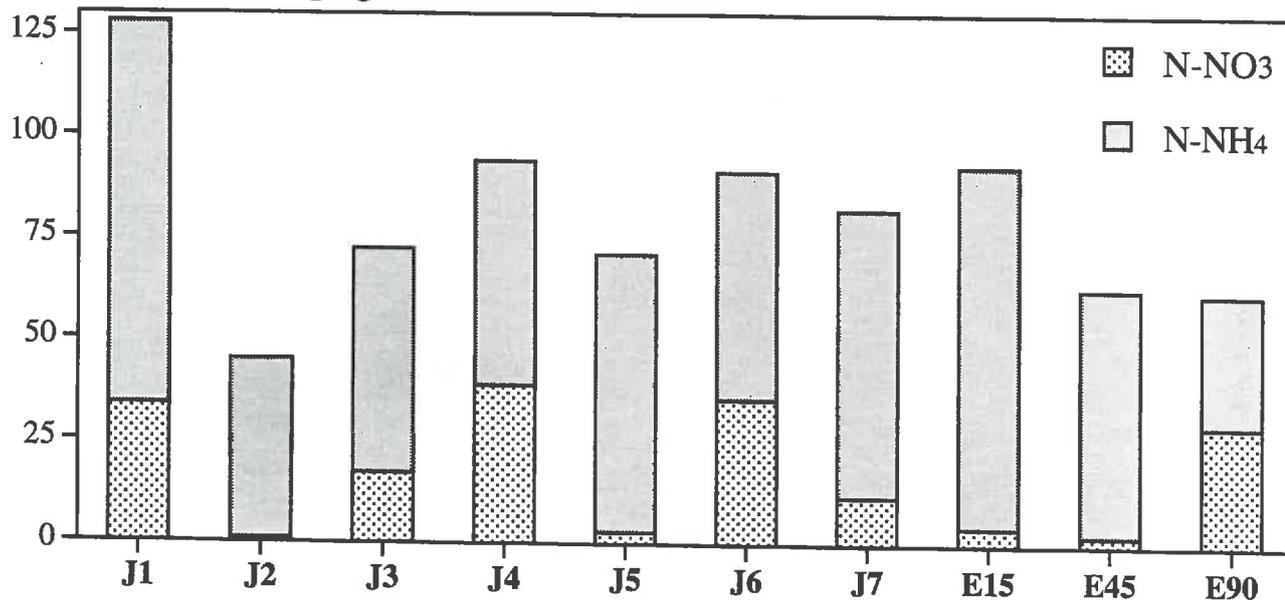
Concentrations initiales

Azote minéral en mg.kg⁻¹



Concentrations après 7 semaines d'incubation au laboratoire à 25°C

Azote minéral en mg.kg⁻¹

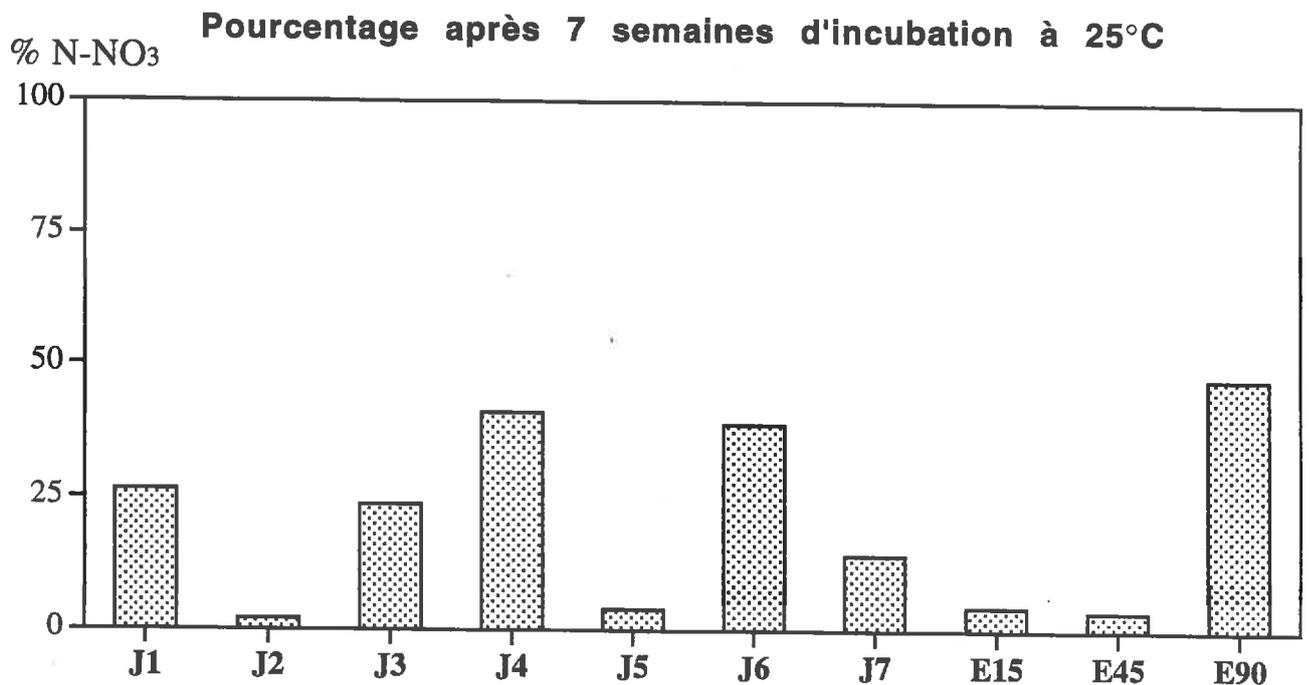
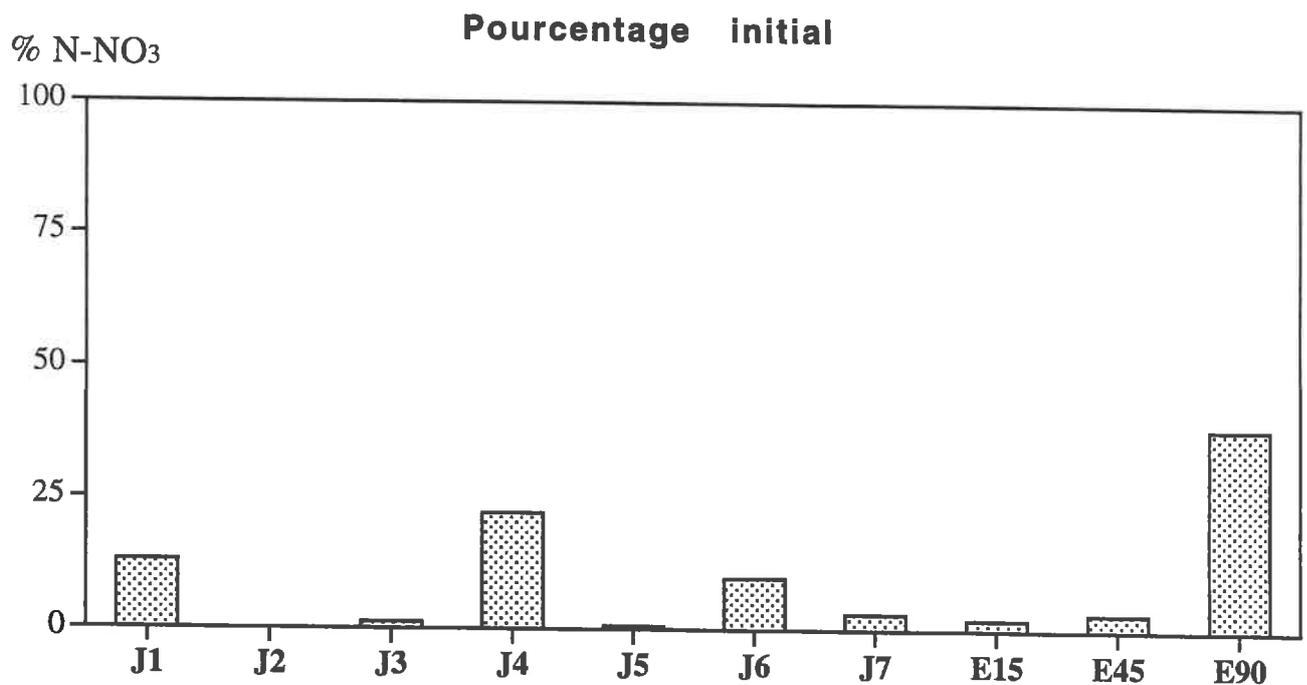


E15, E45 et E90 : pessières de 15, 45 et 90 ans.

J1 à J7 : jeunes pessières de 25 à 40 ans.

Tous les peuplements appartiennent au bassin versant d'Aubure.

Figure 4.8b Incubations au laboratoire de sols de jeunes pessières ;
comparaison avec le sol de E90 - Pourcentage d'azote nitrique



E15, E45 et E90 : pessières de 15, 45 et 90 ans.

J1 à J7 : jeunes pessières de 25 à 40 ans.

Tous les peuplements appartiennent au bassin versant d'Aubure.

% N-NO₃ = 100 * N-NO₃ / (N-NO₃ + N-NH₄). Concentrations mesurées dans les sols incubés en mg.kg⁻¹

La nitrification a été effective en E90, mais également, et de façon plus intense en J1, J4 et J6. Pour ces quatre peuplements, les pourcentages finaux en nitrate dans les sols sont similaires (Figure 4.8b). En J3 et J7, la nitrification a eu lieu, mais de façon moins intense. Enfin, elle a été inhibée de façon assez nette en J2, J5, E15 et E45.

Il apparaît donc que la nitrification, comme la minéralisation n'est pas fortement dépendante de l'âge des peuplements sous pessières. L'inhibition de la nitrification sous les jeunes pessières n'est pas systématique. De jeunes peuplements, voisins d'une centaine de mètres et dans des conditions écologiques comparables peuvent montrer des vitesses de nitrification complètement différentes. Il est donc probable que d'autres mécanismes, comme l'effet du passé cultural, sont à l'origine de la dynamique de l'azote dans le sol des pessières d'Aubure.

IV.1.5. Effets du sol et de l'espèce forestière

les deux types d'incubation, au laboratoire et *in situ*, nous ont permis d'établir la comparaison entre les trois placettes. Comme décrit chapitre II, les sols sous les trois peuplements sont différents, le plus podzolisé étant celui en H150. Les grandes caractéristiques physico-chimiques sont cependant semblables : le pH_{eau} est égal à 4, le C/N varie entre 18 et 20, le pourcentage d'argile et le taux de saturation sont faibles. Toutefois, notons que H150 est situé sur un versant faisant face au nord donc dans des conditions climatiques *a priori* plus défavorables. De plus, le sol H150 est un sol podzolique, légèrement plus acide qu'en E90 (voir paragraphe suivant, IV.1.6.). En dépit de ces conditions, la minéralisation et la nitrification sont toujours quantitativement plus importantes en H150 qu'en E90, *in situ* et au laboratoire. Raulund-Rasmussen et Vejre (1995) indiquent que la minéralisation est plus rapide dans les sols limoneux que dans les sols sableux. L'effet de la texture ne peut être invoqué à Aubure car la teneur en sable est plus forte pour les quinze centimètres supérieurs du sol sous H150 que sous E90 ou E45.

En hiver, les différences sont minimales entre peuplements. De même, à 6°C au laboratoire, la minéralisation est le facteur limitant de la nitrification en E90 et en H150. On peut donc proposer une interprétation de la dynamique entre ces deux peuplements.

En E90, quand la température chute, la minéralisation est rapidement ralentie et limite par conséquent la nitrification. Quand les températures augmentent, l'alternance de phases de dessiccation et de réhumidification stimule

la minéralisation. La vitesse de nitrification atteint un palier entre 15°C et 30°C et dans le même temps, le pourcentage d'azote minéralisé puis nitrifié chute.

En H150, les microflores minéralisatrices et nitrificatrices sont plus actives. Dans une hêtraie à sol acide, Runge (1974) note également une minéralisation intense (112 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ pour seulement 6 cm de profondeur). La nitrification atteint alors dans cette étude 50 à 60% de la minéralisation. Une température de 6°C stimule encore fortement l'activité de la microflore au laboratoire. En revanche, lors des basses températures hivernales, la minéralisation et la nitrification seraient moins efficaces qu'en E90.

De nombreux auteurs ont mis en avant la qualité de la litière pour expliquer les différences de comportements minéralisateurs entre de plusieurs essences (Perry *et al.*, 1987, Gower et Son, 1992, Tietema et Wessel, 1992, Prescott et Preston, 1994). Son et Lee (1997) ont notamment mesuré des vitesses de minéralisation plus rapides sous feuillus que sous résineux⁴⁰. Toutefois, si la litière de résineux est décrite généralement comme peu favorable à la nitrification, il en va de même pour la litière de hêtre, riche en tanins et polyphénols (Howard et Howard, 1991), voire en substances organiques hydrosolubles (Boquel *et al.*, 1970) inhibant la nitrification. Dans une étude comparée des litières de Hêtre et d'Épicéa, Steubing (1977) démontre le plus grand potentiel minéralisateur de la litière d'Épicéa, mais aussi sa plus grande teneur en lignine. Nous sommes donc confrontés à Aubure à des peuplements particuliers, la nitrification étant très active dans les sol E90 et H150 et il est peu probable que la qualité de la litière soit seule en cause dans la dynamique de l'azote à Aubure. Le rapport C/N des litières (Tableau 4.6) est légèrement inférieur en H150 par rapport à E90, et ne suffit donc vraisemblablement pas à expliquer les différences enregistrées entre peuplements. De plus, ce rapport est intermédiaire en E45 par rapport à H150 d'une part et E90 de l'autre, alors que la minéralisation et la nitrification sont plus faibles dans le sol de ce peuplement.

Tableau 4.6. Rapport C/N des litières des peuplements E45 (pessière de 45 ans), E90 (pessière de 90 ans) et H150 (hêtraie de 150 ans) à Aubure.

	E45	E90	H150
C/N des litières ¹	35,2	37,7	31,4

¹ : Dambrine, comm. pers.

⁴⁰ Comparaison entre des peuplements de Chêne, de Mélèze et de Pin.

D'autres effets doivent se superposer à celui de la litière, comme celui du type de sol ou du passé cultural. Enfin, l'humidité moyenne est supérieure en H150 par rapport à E90. Elle provient essentiellement d'une exposition *a priori* plus défavorable mais fournissant un régime hydrique plus profitable à la production d'azote minéral.

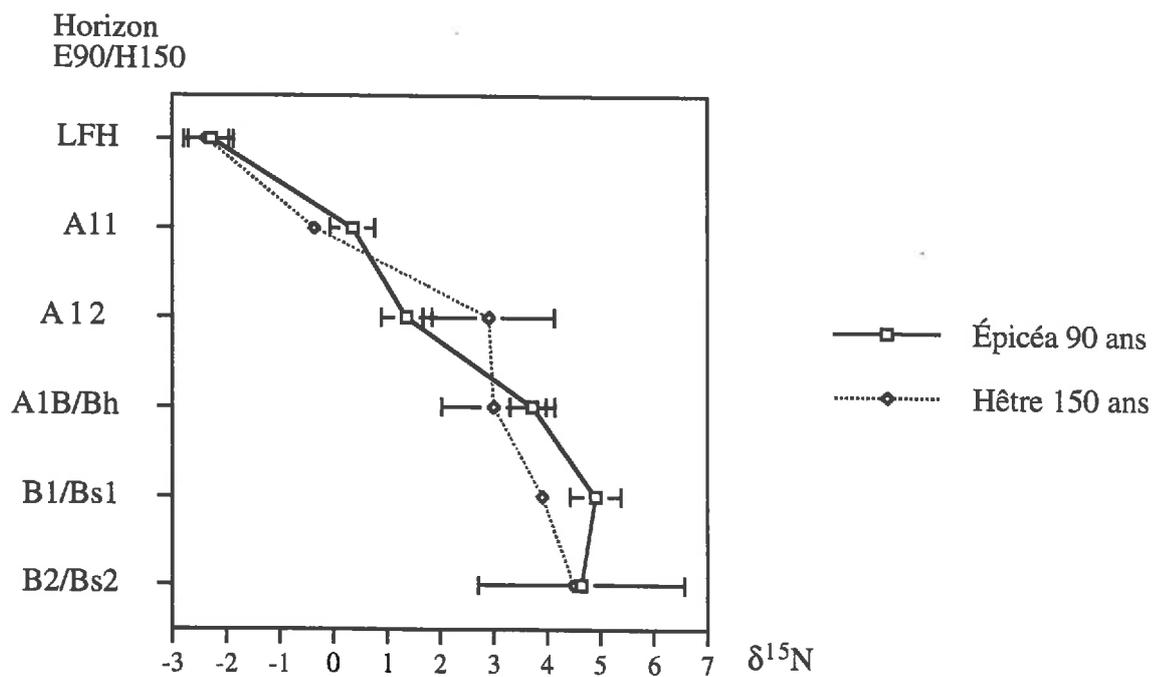
Une confirmation apparente de la différence entre peuplements nous est fournie par le profil de $\delta^{15}\text{N}$ des deux sols (Figure 4.9). Le sol de la hêtraie, où la nitrification est intense, possède en surface (horizon A₁₂) un $\delta^{15}\text{N}$ plus élevé que le sol de la vieille pessière. Or, certaines réactions microbiennes impliquant l'azote, notamment la nitrification (Garten et Van Miegroet, 1994) et la dénitrification, enrichissent le produit (NO_3 ou NO_2) en isotope léger (^{14}N) de l'azote vis à vis du substrat. Les produits des réactions, notamment le nitrate pour la nitrification, sont donc appauvris en ^{15}N par rapport au substrat de départ. Les sorties de nitrate du système, par drainage (Koopmans *et al.*, 1997) ou dénitrification laissent donc un stock d'azote "enrichi" en ^{15}N .

Toutefois, la différence entre les profils n'est pas très accentuée en raison de l'intensité des pertes par drainage en E90 par rapport au peuplement H150.

Sous les deux pessières, la vitesse de minéralisation est peu différente, mais la nitrification est inhibée en E45 alors que les sols sont presque similaires. L'effet âge ne peut être invoqué que de façon incertaine (voir IV.1.4). L'épaisseur de la litière en E45 (et en E15) ne permet pas non plus d'expliquer l'inhibition de la nitrification. En effet, l'épaisseur de la couche L sous les jeunes peuplements limite la vitesse de diffusion de l'oxygène et peut ainsi inhiber la nitrification. Toutefois à Aubure, l'inhibition n'est pas levée lors des incubations au laboratoire, dans des conditions favorables, après tamisage donc oxygénation du sol. De plus, certains des sols des jeunes peuplements possèdent une vitesse de nitrification potentielle élevée en dépit d'une couche L aussi épaisse qu'en E45 ou E15.

Il apparaît donc qu'à Aubure, le type de sol et les grandes caractéristiques physico-chimiques associées, peu variables d'un peuplement à l'autre, sont insuffisants pour prévoir les activités minéralisatrices et nitrificatrices des sols. Le sol *a priori* défavorable possédant le meilleur potentiel et les sols similaires réagissant différemment, d'autres facteurs que ceux mesurés doivent donc être pris en compte.

Figure 4.9. Comparaison des profils de $\delta^{15}\text{N}$ dans la hêtraie de 150 ans (H150) et la pessière de 90 ans (E90) d'Aubure (d'après Zeller, comm. pers.)



Les barres horizontales représentent + ou - l'écart-type (3 répétitions par point).

IV.1.6. Synthèse sur la production d'azote minéral à Aubure

La minéralisation de l'azote et la nitrification s'avèrent fortement liées à la température et dans une moindre mesure à l'humidité du sol. L'influence de ces deux paramètres s'exprime toutefois de façon différente en H150, E90 et E45.

Les corrélations entre température et nitrification ou minéralisation sont notamment marquées pour le sol H150, lors de l'incubation *in situ* (Figure 4.5). Dans ce peuplement, la fourniture hydrique est élevée, la dessiccation du sol se produit rarement et l'humidité ne joue pas le rôle de facteur limitant, sauf, peut-être, en cas d'engorgement. La production d'azote minéral est essentiellement dépendante de la température dans un premier temps, mais semble parfois modulée par les variations d'humidité. Le potentiel de minéralisation *in situ* ne s'exprime pas pleinement (par rapport aux incubations au laboratoire), vraisemblablement du fait d'une meilleure aération au laboratoire. La situation topographique de H150, favorable du point de vue hydrique, l'est moins du point de vue température. Ainsi, en hiver, la chute de production est plus nette en H150 que dans les pessières.

In situ, le sol E90 apparaît moins influencé par ces deux paramètres. Étudiées séparément au laboratoire, l'humidité et la température stimulent essentiellement la nitrification. *In situ*, les deux paramètres sont corrélés négativement, la température stimulant dans un premier temps, puis ralentissant la production en asséchant le sol.

L'optimum de température de la minéralisation potentielle semble plus élevé que celui de la nitrification, qui est freinée entre 15 et 30°C au laboratoire en dépit d'un régime hydrique satisfaisant. Dans les deux pessières, les flux hivernaux sont notables. Becquer *et al.*, (1990) signalaient ainsi une nitrification atteignant 16 kg-N.ha⁻¹ de septembre 88 à mars 89 dans une hêtraie-sapinière des Vosges. Les nitrifications hivernales moyennes à Aubure sont de 23 kg-N.ha⁻¹ en E90 et 31 kg-N.ha⁻¹ en H150. La microflore nitrificatrice vosgienne apparaît adaptée aux températures hivernales.

Enfin en E45, L'humidité joue le rôle de facteur limitant et empêche la température de produire son plein effet. Au laboratoire, dans des conditions d'humidité plus satisfaisantes, le potentiel de minéralisation de E45 égale ou dépasse celui de E90, mais ces conditions sont rarement rencontrées *in situ*. Dans le sol E45, la nitrification est inhibée, quelles que soient la température et l'humidité.

Le climat est donc un élément essentiel du déterminisme de la minéralisation de l'azote, mais s'avère modulé par d'autres paramètres. Il est en effet insuffisant pour expliquer les variations de production. Ainsi, la minéralisation est plus élevée en E45 en 1993 et en 1996 en E90, l'année où elle est la plus faible dans la jeune pessière. Les deux pessières subissent pourtant le même climat.

L'effet de l'essence intervient *via* la qualité de la litière et joue de façon inconnue sur la vitesse de minéralisation. Enfin, le type de sol, le pH la texture et le rapport C/N ne suffisent pas à prédire les flux de production.

Le déterminisme de la nitrification est plus complexe. La nitrification dans les sols H150 et E90 répond aux stimulations par la température. Toutefois, dans les sols des pessières, identiques d'un point de vue physico-chimique, situés dans des peuplements adjacents de même exposition et *possédant une quantité d'ammonium nitrifiable suffisante*, les nitrifications potentielle et réelle sont fortes dans un cas et presque nulles dans l'autre. L'âge des peuplements pourrait être à l'origine des différences entre les deux pessières, au vu des résultats enregistrés en E90, E45, E15. Ce paramètre est toutefois occulté par un ou plusieurs autres dans l'ensemble du bassin versant, au vu de la gamme de réponses différentes montrée par les jeunes pessières J1 à J7 (voir IV.1.4.).

Plusieurs hypothèses permettraient d'expliquer l'inhibition de la nitrification en E15 et E45 par rapport à E90.

1- La première est une influence du passé cultural sur la fertilité actuelle des sols (Koerner *et al.*, 1997). Le pâturage a pu favoriser l'apparition d'une microflore nitrificatrice dans le sol de l'actuelle vieille pessière. Les teneurs en phosphore sont ainsi légèrement plus élevées en E90 qu'en E45 (Le Goaster *et al.*, 1991) et l'on sait que les anciennes parcelles agricoles sont souvent enrichies en phosphore. On peut ainsi supposer l'existence d'un pâturage de crête en E90 qui n'aurait pas existé en E15, planté dans une trouée de E90 mais en bas de la pente, ou en E45, également en bas de la pente. On peut également suggérer une histoire différente des peuplements avant 1836 (voir Figure 2.4), dont l'influence continuerait à se faire sentir aujourd'hui. De plus, la végétation originelle semble ainsi avoir été laissée en place plus longtemps en E45, ce qui peut marquer une pression humaine (pâturage, exportation de bois) moins intense et éventuellement moins favorable à la nitrification.

2- La deuxième hypothèse est une levée de l'inhibition de la nitrification avec l'âge du peuplement. Cette hypothèse s'appliquerait aux sols des trois

peuplements E15, E45 et E90 et serait modulée sur l'ensemble du bassin versant par d'autres facteurs, tels le type de sol et le passé cultural.

3- La levée de l'inhibition de la nitrification en E90 pourrait être liée à un élément trace dont la présence serait liée à un colluvionnement de matériel issu du gneiss surplombant E90.

4- L'inhibition de la nitrification pourrait être due aux racines, soit directement, par des exsudats radiculaires, soit indirectement en fournissant des composés carbonés rapidement assimilables par la biomasse microbienne et favorisant ainsi l'immobilisation microbienne de nitrate. Le vieux peuplement possédant une faible biomasse racinaire (H. Persson, comm pers.), l'inhibition serait beaucoup moins active dans ce peuplement.

IV.1.7. Les prélèvements d'azote minéral à Aubure

IV.1.7.1. Résultats

Les prélèvements radiculaires sont du même ordre de grandeur que la minéralisation dans chaque placette (Tableau 4.7). Ils sont donc supérieurs dans la hêtraie par rapport aux deux pessières, bien que la différence entre H150 et E90 ne soit pas significative en 1996. Le peuplement E45 étant en phase de croissance, le prélèvement d'azote minéral devrait être supérieur en E45 par rapport à E90. On peut donc supposer une éventuelle carence azotée en E45, peut-être suite à l'inhibition de la nitrification et un prélèvement pénalisé par une source nutritive azotée exclusivement ammoniacale. Une deuxième hypothèse serait celle d'une consommation "de luxe" en E90, le peuplement prélevant tout l'azote minéral disponible. Une combinaison de ces deux phénomènes n'est pas à exclure.

Les prélèvements se répartissent de manière identique aux flux de minéralisation selon les placettes. $N-NO_3^-$ est très peu prélevé en E45 par rapport à $N-NH_4^+$, alors qu'il représente 64% des prélèvements radiculaires en E90 et 73% en H150. La faible importance relative des flux déposés et drainés par rapport aux flux internes de l'écosystème explique d'une part les variations simultanées de la minéralisation et des prélèvements, de l'autre, le faible écart entre minéralisation et prélèvements. *Les flux internes à l'écosystème sont donc prépondérants à Aubure par rapport aux flux externes.*

Tableau 4.7. Prélèvements radiculaires d'azote minéral à Aubure.

	E45		E90		H150	
N-NO₃⁻ (en kg-N.ha⁻¹) (1)						
<i>Hiver (6 mois)</i>	2,9	<i>b</i>	18,2	<i>b</i>	32,7	<i>b</i>
<i>Été (6 mois)</i>	6,8	<i>a</i>	56,5	<i>a</i>	107,9	<i>a</i>
moyenne annuelle	9,6	+	74,7	++	139,6	+++
N-NH₄⁺ (en kg-N.ha⁻¹) (2)						
<i>Hiver (6 mois)</i>	18,8		20,7		7,9	
<i>Été (6 mois)</i>	44,2		21,1		44,8	
moyenne annuelle	63,0		41,8		52,7	
Azote minéral (en kg-N.ha⁻¹) (1) + (2)						
<i>Hiver (6 mois)</i>	21,6	<i>b</i>	38,9		39,6	<i>b</i>
<i>Été (6 mois)</i>	51,0	<i>a</i>	77,6		152,8	<i>a</i>
moyenne annuelle	72,6	+	116,5	++	192,3	++

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$, test F de Scheffe) entre l'hiver et l'été dans un même peuplement, pour les flux exprimés en $\text{kg-N.ha}^{-1}.\text{j}^{-1}$ et calculés à l'aide des résines ($n = 55$ pour le prélèvement de NO_3^- , $n = 19$ pour le prélèvement de NH_4^+ et d'azote minéral).

Un nombre de croix différent indique des différences significatives ($P < 0,05$) entre peuplements pour les flux exprimés en $\text{kg-N.ha}^{-1}.\text{j}^{-1}$ et calculés à l'aide des résines ($n = 55$ pour le prélèvement de NO_3^- , $n = 19$ pour le prélèvement de NH_4^+ et d'azote minéral).

La variabilité saisonnière est très nette. Les prélèvements d'azote minéral sont plus faibles en hiver et globalement identiques entre E90 et H150. Le prélèvement hivernal de nitrate dans la vieille pessière est cependant faible. En été, les prélèvements sont deux fois plus importants sous la hêtraie que sous la vieille pessière, suite à un prélèvement intense de nitrate.

Les valeurs de prélèvements radiculaires que nous avons calculées sont supérieures aux valeurs moyennes annuelles compilées par Cole (1981), calculées avec des méthodes de même type pour des forêts tempérées (47 kg-N.ha^{-1} sous résineux, 75,4 sous feuillus). Elles sont en revanche plus proches des valeurs fournies par Melillo (1981) pour 3 forêts feuillues tempérées. Cet auteur calcule le prélèvement par la somme de l'azote contenu dans les chutes de litière, les pluviollessivats, le renouvellement et les exsudats radiculaires ainsi que l'augmentation de biomasse ligneuse. Les prélèvements ainsi calculés vont de 79 à 146 $\text{kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ (116 en moyenne).

Runge (1974), avec une technique d'incubation *in situ* proche de la nôtre (sachets enfouis) indique pour une hêtraie de 125 ans sur sol acide à faible altitude un prélèvement radicaire de $90 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$, donc inférieur aux valeurs obtenues dans cette étude. Toutefois cet auteur n'a travaillé que sur les 6 premiers centimètres du profil. Gundersen (1992a), en sommant l'azote contenu dans les chutes de litière annuelle et celui lié à l'augmentation de biomasse ligneuse dans 3 pessières danoises de 40 à 66 ans, indique des prélèvements radicaire de 41, 65 et $106 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Ces dernières valeurs approchent celles que nous avons mesurées, tout en ne considérant pas le renouvellement radicaire, mais avec des chutes de litières beaucoup plus importantes qu'à Aubure ($100 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ contre $30 \text{ à } 40 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ à Aubure. Les valeurs de prélèvements que nous avons calculées semblent donc très cohérentes.

Cole (1981) note la préférence générale des peuplements pour l'ammonium, mais Nadelhoffer *et al.* (1984) indiquent sous une série de peuplements feuillus et résineux des prélèvements presque exclusivement sous forme nitrate. Ces auteurs montrent de plus que le nitrate n'est alors pas dommageable pour la productivité. Il est donc possible que les deux pessières, en dépit d'une source nutritive azotée différente se placent dans la même classe de production.

IV.1.7.2. Calcul des prélèvements et immobilisation microbienne

En supposant l'immobilisation microbienne égale à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres, elle s'élimine dans les équations de calcul de prélèvement (voir III.1.6.). L'humidité étant généralement supérieure dans les cylindres, où les micro-organismes bénéficient de plus de la présence d'une source de carbone disponible supplémentaire grâce aux racines coupées, l'immobilisation doit être fréquente (Foster, 1989). Le prélèvement radicaire est alors surestimé, ce qui peut expliquer l'importance des prélèvements calculés.

Toutefois, en certaines occasions, le prélèvement calculé s'est avéré négatif, signe d'une immobilisation microbienne supérieure et/ou d'une minéralisation plus importante en dehors des cylindres, au moins ponctuellement. Le prélèvement est ainsi sous-estimé d'au moins $3 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ en E45, $4,8 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ en E90 et $8,7 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ en H150⁴¹. En fait, il est probable que des conditions favorables à l'immobilisation se produisent également fréquemment à l'extérieur des cylindres. L'impact sur le calcul du prélèvement serait alors réduit.

⁴¹ Calculés à partir des prélèvements de N-NO₃ négatifs entre avril 1994 et octobre 1996, et des prélèvements de N-NH₄ négatifs depuis octobre 1995.

IV.1.7.3. Répartition des prélèvements

A Aubure, à partir d'une étude de la biomasse et de la minéralomasse du peuplement, Dambrine *et al.* (1991a) ont calculé le prélèvement annuel au sol, destiné aux organes aériens et aux racines grossières⁴².

En E45 (Figure 4.10a), la quantité d'azote dans la chute de litière a été de 38 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en moyenne depuis 10 ans (Dambrine, comm. pers.). Si l'on estime l'allocation au tronc et aux rameaux identiques sur la période d'étude à ceux de l'année 1988 et en ajoutant 5 kg prélevés pour les racines grossières (Dambrine, comm. pers.), l'ensemble des prélèvements expliqués se monte en E45 à 55 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. Les prélèvements radiculaires que nous avons calculés sont de 73 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, auxquels il faut vraisemblablement ajouter 5 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ de prélèvement foliaire (Ignatova et Dambrine, en prép.) soit un total de 78 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. Le prélèvement foliaire intervient donc dans ce peuplement de manière non négligeable (6% du prélèvement total) pour compenser les besoins en azote.

La différence entre les deux calculs de prélèvement tient au fait que le premier type de calcul (allocation aux organes de l'année) ne prend pas en compte le besoin des racines fines. Van Praag *et al.* (1988) ont calculé le flux annuel d'azote de la matière organique radiculaire morte à la matière organique du sol (l'équivalent d'une chute de litière radiculaire) dans une pessière de 35 ans. Il s'élève à 18 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ ce qui est cohérent avec la différence entre les deux types de calcul.

En E90, l'allocation d'azote destiné aux organes aériens et aux racines grossières a également été calculée par Dambrine *et al.* (1991a, Figure 4.10b). Cette allocation est moindre qu'en E45 (35 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹) car le peuplement est défolié. L'allocation à la strate herbacée a été estimée à 10 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ (d'après Cole, 1981). Le prélèvement total que nous avons calculé s'élève à 122 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. L'écart entre les deux types de données est donc de 77 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. H. Persson, chercheur suédois à l'Université d'Uppsala (Suède) a estimé la biomasse totale et la production annuelle de biomasse et de nécromasse à Aubure dans les peuplements E90 et H150 dans le cadre du projet européen CANIF. Le total de la biomasse et de la nécromasse s'élève à 1,13 t.ha⁻¹ de matière sèche possédant une concentration en

⁴² Le prélèvement a été calculé pour chaque organe en multipliant la concentration stabilisée (= concentration moyenne des parties âgées) de l'organe par la biomasse de l'organe de l'année (Dambrine *et al.*, 1991a).

Figure 4.10a. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Aubure - Pessière de 45 ans (E45)

Allocations parties aériennes : **50 (1)**

(tronc^a : **9**

branches^a : **38**)

chute de litière^b : **5 (2)**

Racines grossières^b : **5 (2)**

Strate herbacée : **0 (3)**

Total (1) + (2) + (3) : **55 (A)**

Prélèvement racinaire : **73 (4)**

Prélèvement foliaire^c : **5 (5)**

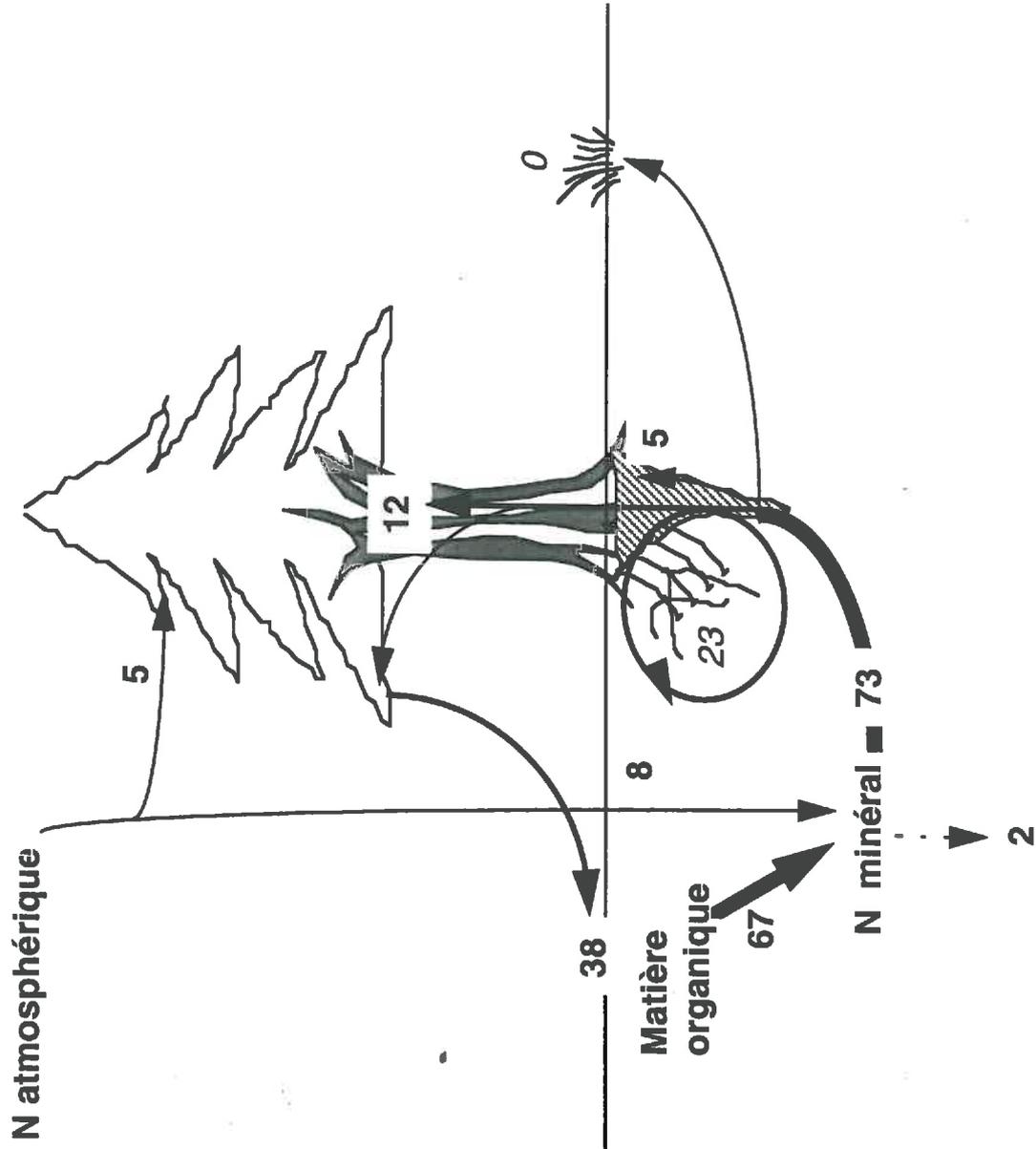
Total prélèvement (4) + (5) : **78 (B)**

Allocations racines et mycorhizes (B) - (A) : **23**

Apports atmosphériques au sol : **8**

Minéralisation : **67**

Drainage : **2**



Estimation allocation racines (d'après Van Praag *et al.*, 1988, pour une pessière de 35 ans, calculée par mesure directe de la somme des augmentations de la biomasse et de la nécromasse racinaire entre deux intervalles de temps) : **18**

a : Dambrine *et al.* (1991a) ; b : Dambrine (com. pers.) ; c : Ignatova et Dambrine (en prép.) ; en gras, flux mesurés ; en italique, flux estimés ; toutes les données en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹.

Figure 4.10b. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Aubure - Pessière de 90 ans (E90)

Allocations parties aériennes : **34 (1)**

(tronc^a : **4**

branches^a : **1**

chute de litière^b : **29**)

Racines grossières^b : **1 (2)**

Strate herbacée^c : **10 (3)**

Total (1) + (2) + (3) : **45 (A)**

Prélèvement racinaire : **117 (4)**

Prélèvement foliaire^d : **5 (5)**

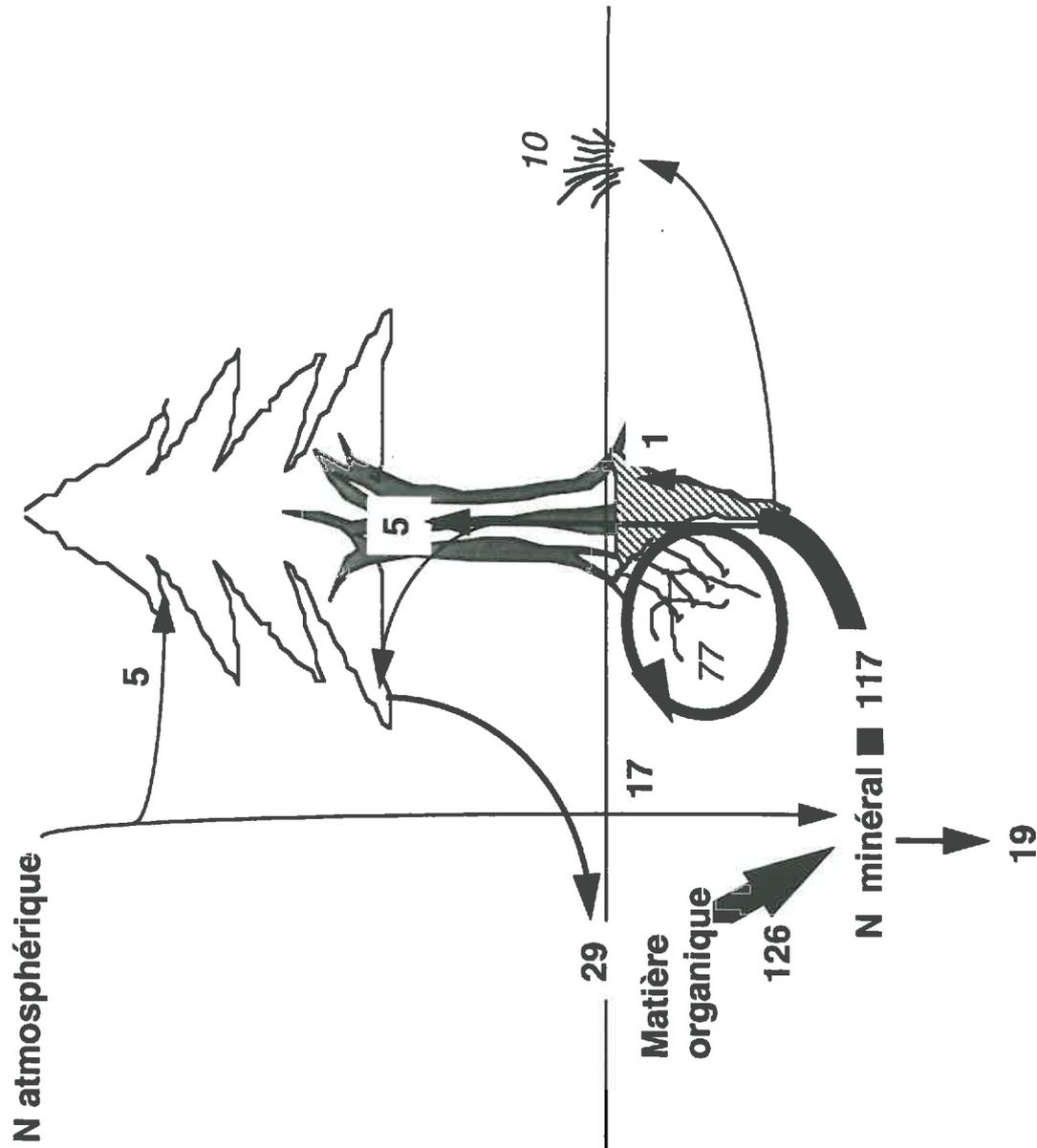
Total prélèvement (4) + (5) : **122 (B)**

Allocations racines et mycorhizes (B) - (A) : **77**

Apports atmosphériques au sol : **17**

Minéralisation : **126**

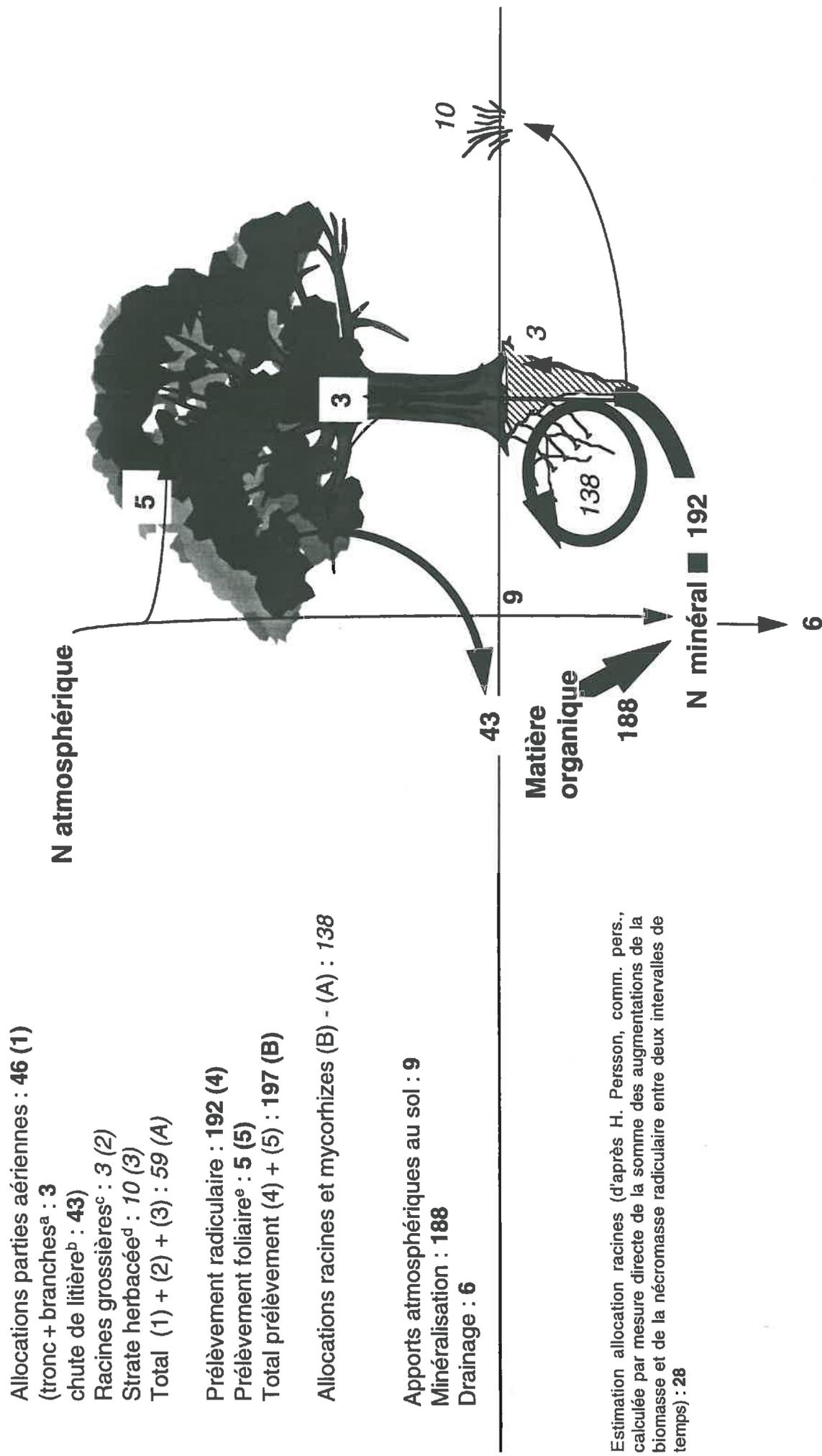
Drainage : **19**



Estimation allocation racines (d'après H. Persson, comm. pers., calculée par mesure directe de la somme des augmentations de la biomasse et de la nécromasse racinaire entre deux intervalles de temps) : 14

a : Dambrine *et al.* (1991a) ; b : Dambrine (com. pers.) ; c : d'après Cole (1981) ; d : Ignatova et Dambrine (en prép.) ; en gras, flux mesurés ; en italique, flux estimés ; toutes les données en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹.

Figure 4.10c. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Aubure - Hêtraie de 150 ans (H150)



Allocations parties aériennes : 46 (1)

(tronc + branches^a : 3

chute de litière^b : 43)

Racines grossières^c : 3 (2)

Strate herbacée^d : 10 (3)

Total (1) + (2) + (3) : 59 (A)

Prélèvement racinaire : 192 (4)

Prélèvement foliaire^e : 5 (5)

Total prélèvement (4) + (5) : 197 (B)

Allocations racines et mycorhizes (B) - (A) : 138

Apports atmosphériques au sol : 9

Minéralisation : 188

Drainage : 6

Estimation allocation racines (d'après H. Persson, comm. pers., calculée par mesure directe de la somme des augmentations de la biomasse et de la nécromasse racinaire entre deux intervalles de temps) : 28

a : Colin-Belgrand (comm. pers.) ; b : Dambrine (comm. pers.) ; c : d'après Van Praag et Weissen (1991) ; d : Cole (1981) ; e : Ignatova et Dambrine (en prép.) ; en gras, flux mesurés ; en italique, flux estimés ; toutes les données en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹.

azote de 1,5%⁴³ (H. Persson, comm. pers.) soit 17 kg-N.ha⁻¹. Le taux de renouvellement racinaire calculé selon l'estimation de H. Persson serait de 0,8 fois par an, alors qu'il est de 4,5 fois par an d'après notre estimation ce qui est élevé.

L'allocation aux organes aériens a été calculée dans la **hêtraie** d'Aubure par Micheline Colin-Belgrand (comm. pers.) et nous nous sommes servis du résultat de Van Praag et Weissen (1991) pour l'allocation aux racines grossières. Ils ont effectué le même type de calcul dans une hêtraie de 90 ans des Hautes-Fagnes Belges. Nous avons donc estimé l'allocation annuelle en azote aux organes aériens et aux racines grossières à 59 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, en sommant chute de litière (43 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, Dambrine, comm pers.), immobilisation dans la biomasse ligneuse et productivité annuelle des strates arbustives et herbacées (Figure 4.10c). Les prélèvements radiculaires et foliaires que nous avons calculés s'élèvent en H150 à 192 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. La différence entre les deux données est donc supérieure de 135 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹. De plus, il est probable que les besoins des strates herbacées et arbustives sont moindres à Aubure, où ces strates sont peu développées, que dans les Hautes-Fagnes.

H. Persson a également mesuré la biomasse, la minéralomasse et la vitesse de production annuelle de racines fines et de nécromasse racinaire dans la hêtraie⁴⁴. La somme de la biomasse et de la nécromasse annuelle s'élève à 2,02 tonnes de matière sèche par hectare, soit près du double du peuplement E90. La concentration en azote est également de 1,5%, soit 30 kg.ha⁻¹. La différence entre le prélèvement estimé par les besoins et le prélèvement que nous avons calculé ne peut donc s'expliquer qu'en estimant une vitesse de renouvellement racinaire dans la hêtraie de 4,6 fois par an (contre 0,93 fois par an par l'estimation de l'allocation de H. Persson).

Une grande incertitude porte donc sur la part prise par le compartiment racinaire et les mycorhizes. Les vitesses de renouvellement sont ainsi élevées en E90 et H150. Nous reviendrons plus loin sur l'écart entre les deux types d'estimation suivant les méthodes (voir VI.2.3.). Toutefois, le temps de renouvellement racinaire peut être de quelques mois seulement dans une hêtraie et une pessière (Van Praag *et al.*, 1988). Il est donc probable qu'à Aubure, une grande partie de

⁴³ Concentration des racines vivantes. Les racines mortes sont légèrement plus concentrées d'après Van Praag *et al.* (1988) dans la pessière et la hêtraie qu'ils ont étudiées.

⁴⁴ Mesure basée sur le "sequential soil coring" et la somme des transferts de l'azote de la nécromasse à la matière organique du sol.

l'azote est utilisé par les organes souterrains. Staaf et Berg (1981) indiquent ainsi que les organes souterrains peuvent représenter jusqu'à 70% de la litière totale. Un prélèvement équivalent à celui des organes aériens serait alors envisageable. La jeune pessière, en revanche, est plus limitée en azote, ce qui peut être une conséquence de *la faible demande de son compartiment racinaire*. Celui-ci pourrait donc être peu étendu, et/ou donc posséder une capacité de prélèvement et de renouvellement moindre que celui de la vieille pessière.

IV.1.8. Cycle de l'azote et cycle biogéochimique des autres éléments à Aubure

La dynamique de l'azote à Aubure est marquée par la prépondérance des flux internes, c'est à dire minéralisation et prélèvement, par rapport aux flux externes, apports et drainage. Cependant l'équilibre relatif entre production et prélèvement est modulé par l'intensité des apports atmosphériques. Ceux-ci se situent dans la moyenne des données européennes (Gundersen, 1992b) en E45 et H150. Ils sont plus importants en E90. En effet, dans les peuplements résineux, il est fréquent que le dépôt d'azote minéral au sol augmente avec l'âge (Emmett *et al.*, 1993, Marques *et al.*, 1997), suite à une absorption foliaire dans les jeunes peuplements. De même, Van Praag et Weissen (1984) ont noté une interception plus grande sur le feuillage des résineux que celui des feuillus. La conjonction des deux phénomènes explique l'importance des apports en E90 par rapport aux deux autres peuplements.

Les trois peuplements manifestent alors des comportements différents (Figure 4.10).

En E45, la minéralisation est réduite, suite vraisemblablement à une mauvaise fourniture hydrique. Les apports au sol sont faibles, et les arbres ont à leur disposition un stock d'azote peut-être insuffisant pour une phase de croissance. Tout l'azote minéralisé et l'azote contenu dans les apports sont ainsi prélevés. Les pertes par drainage sont alors presque nulles. De plus, la nitrification étant bloquée dans le sol de ce peuplement, les pertes s'effectuent à plus de 55% sous forme d'ammonium, sans conséquence dommageable pour le complexe d'échange. Le drainage d'azote ne contribue donc pas à l'acidification des sols. L'azote semble limiter la productivité.

En E90, la minéralisation est plus intense. Le prélèvement est également plus intense, mais ne peut égaler la minéralisation. L'azote est donc excédentaire, et ce phénomène est encore accentué par les apports atmosphériques, ce qui explique l'absence de prélèvements foliaires. Les pertes par drainage sont donc plus importantes que les apports et entraînent une acidification du sol (Van

Breemen *et al.*, 1984). le phénomène est encore plus marqué en hiver, où les prélèvements sont réduits. L'acidité temporaire engendrée par le cycle de l'azote est donc encore plus forte que celle calculée par bilan. Les prélèvements azotés élevés s'accompagnent obligatoirement de prélèvements de cations élevés. La demande doit donc être forte dans ce peuplement. Les pertes de nitrate par drainage s'accompagnent généralement d'un appauvrissement du complexe d'échange (voir introduction). L'état de dépérissement de ce peuplement paraît donc être lié à un cycle de l'azote déséquilibré sans qu'il nous soit possible d'avancer si le dépérissement est l'origine ou la conséquence de ce déséquilibre.

En H150, la minéralisation est encore plus intense. Cependant, les besoins du peuplement, microflore comprise, semblent encore plus importants qu'en E90. En conséquence, tout l'azote minéral disponible est prélevé, et les pertes par drainage sont réduites. Même lors des mois d'hiver, les pertes par drainage sont inférieures aux apports. Avec un cycle de l'azote deux fois plus intense qu'en E45, nous aboutissons donc à une situation analogue où tout l'azote disponible est prélevé.

L'espèce et l'âge des peuplements régulent en revanche les besoins des peuplements en azote, donc l'impact du cycle de l'azote sur les sols. En se tenant aux besoins des parties aériennes et des racines grossières, les besoins mesurés sont supérieurs en H150 ($59 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) et en E45 ($55 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) par rapport à E90 ($45 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$). On ne peut estimer les besoins des racines équivalent ou proportionnels aux besoins des parties aériennes. Dans la hêtraie, les besoins radiculaires sont encore supérieurs aux besoins des parties aériennes, ce qui nécessite une vitesse de renouvellement radiculaire intense.

En E45, les besoins des racines fines semblent au contraire très limitées et très inférieurs aux besoins des organes aériens.

En E90 enfin, les prélèvements seraient plus équitablement répartis entre organes aériens et organes souterrains. Il est donc possible que sous pessière, la part d'azote prise par les racines fines augmente avec l'âge des peuplements.

IV.2. Vauxrenard

IV.2.1. Les concentrations en azote minéral dans le sol

Dans les trois peuplements, le nitrate est la forme majoritaire de l'azote minéral dans le sol en place (60 à 70%, Tableau 4.8). Les concentrations en azote nitrique et en azote minéral sont plus élevées dans le sol de D20, intermédiaire

dans le sol de D60 et moins élevées dans le sol de D40. Les concentrations en azote nitrique et en azote minéral total ne sont pas différentes d'une année à l'autre.

Tableau 4.8. Concentrations en azote minéral à Vauxrenard, à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres.

	N-NO ₃ ⁻		N-NH ₄ ⁺		N-NO ₃ ⁻ + N-NH ₄ ⁺	
	(mg.kg ⁻¹)		(mg.kg ⁻¹)		(mg.kg ⁻¹)	
	dans les cylindres	hors des cylindres	dans les cylindres	hors des cylindres	dans les cylindres	hors des cylindres
D20	22,3a	16,7a	8,0a	6,7a	30,2a	23,4a
n = 59	(13,5)	(11,2)	(3,1)	(2,5)	(14,4)	(11,3)
D40	15,4b	11,5b	6,9a	5,8a	22,3b	17,2b
n = 59	(11,5)	(9,8)	(3,3)	(2,7)	(13,1)	(10,5)
D60	21,0ab	14,8ab	7,7a	6,3a	28,6a	21,1ab
n = 59	(13,3)	(9,9)	(3,2)	(2,1)	(15,2)	(10,9)
P	0,007	0,016	0,157	0,082	0,005	0,007

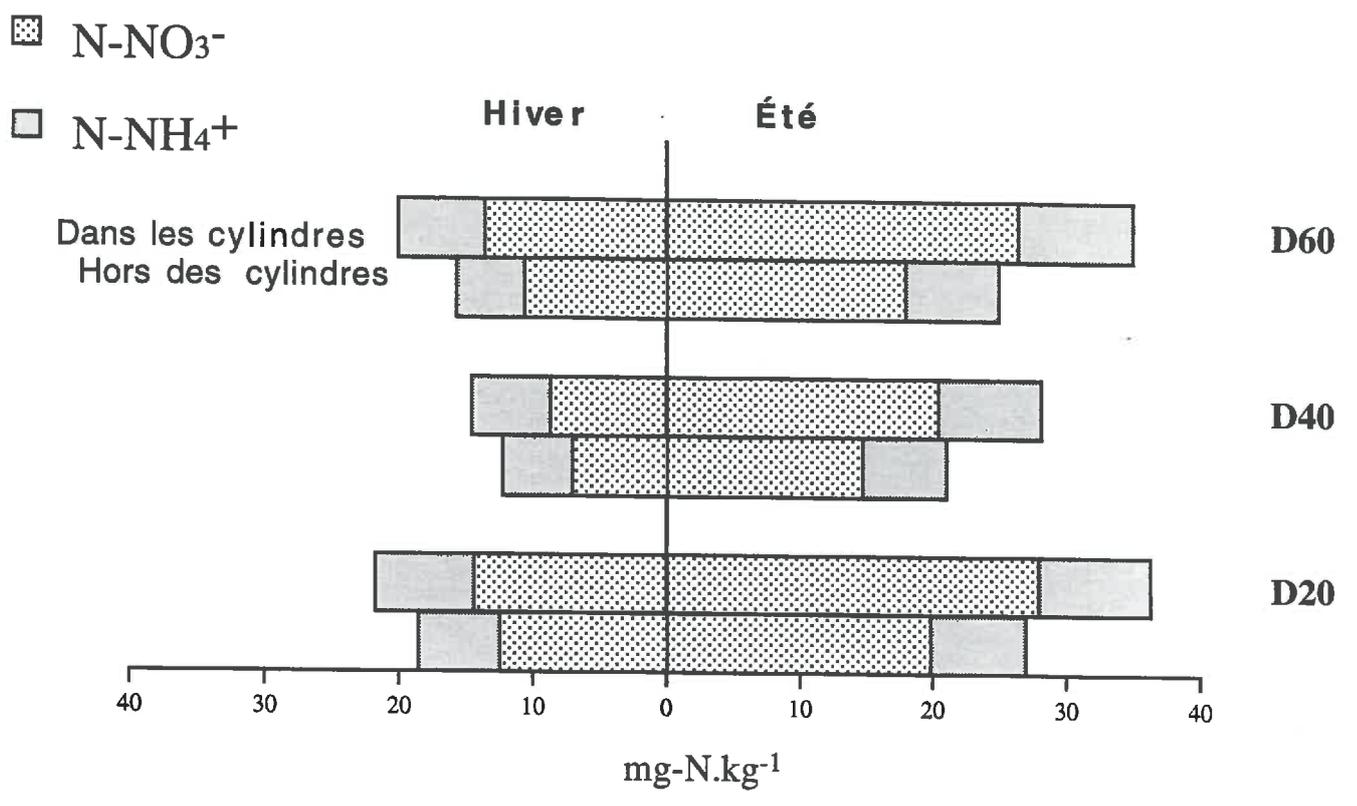
Entre parenthèses : écart type.

Des lettres différentes indiquent une différence significative entre peuplements (Test F de Scheffe).

Comme à Aubure, nous avons découpé l'année en 2 saisons qui s'étendent d'octobre à avril pour l'hiver et d'avril à octobre pour l'été. La concentration moyenne en nitrate est plus élevée ($P < 0,05$) en été qu'en hiver (Figure 4.11). La concentration moyenne en ammonium n'est pas différente entre les saisons sauf dans le peuplement de 60 ans ($P < 0,02$).

Les concentrations moyennes en N-NO₃⁻ et N-NH₄⁺ du sol dans les cylindres sont toujours supérieures ($P < 0,05$) à celles du sol hors cylindre. Toutefois, comme à Aubure, les concentrations à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres sont corrélées ($P < 0,001$).

Figure 4.11. Concentrations en azote minéral dans le sol incubé ou non incubé à Vauxrenard en fonction des saisons



D60 : peuplement de Douglas de 60 ans
 D40 : peuplement de Douglas de 40 ans
 D20 : peuplement de Douglas de 20 ans

IV.2.2. Les différents flux du cycle de l'azote

IV.2.2.1. Apports et drainage

Les apports atmosphériques au sol ont lieu principalement sous forme nitrate (55-60%). Ils sont inférieurs ($P < 0,001$) en D20. Ils sont répartis de façon semblable entre les deux saisons (Tableau 4.9).

Tableau 4.9. Apports atmosphériques et drainage d'azote minéral dans les eaux lysimétriques à Vauxrenard.

	Pluiolessivats (kg.ha ⁻¹)			Drainage à 15 cm (kg.ha ⁻¹)		
	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nminéral	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nminéral
20 ans						
"été"	1,6b	2,1	3,7	25,3b	2,4	27,7
"hiver"	2,6a	1,2	3,9	48,1a	1,0	49,1
moy.	4,2+	3,3+	7,6+	73,3++	3,4++/+	76,7++
annuelle						
40 ans						
"été"	5,6	4,5	10,0	12,0	2,8	14,8
"hiver"	5,0	2,5	7,5	15,9	1,4	17,3
moy.	10,6++	7,0++	17,5++	27,9+	4,2++	32,1+
annuelle						
60 ans						
"été"	5,4	4,6	10,0	23,4	1,3 ^a	24,7
"hiver"	6,4	3,4	9,8	35,0	0,5 ^b	35,5
moy.	11,8++	8,0++	19,8++	58,4++/+	1,8+	60,2++/+
annuelle						

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) entre hiver et été dans un même peuplement. Un nombre de croix différent indique des différences significatives ($P < 0,05$) entre peuplements pour les moyennes annuelles.

Le drainage s'effectue essentiellement sous forme nitrate (88 à 97% de l'azote minéral drainé). En revanche, les pertes en ammonium à 15 cm de profondeur sont minimales. Les pertes en nitrates sont les plus importantes en D20 puis en D60, et sont les plus faibles en D40. Bien que les différences entre saisons ne soient pas significatives, les pertes sont plus élevées pendant l'hiver.

IV.2.2.2. Minéralisation et nitrification

La minéralisation et la nitrification sont élevées dans les trois peuplements, particulièrement en D60 (Tableau 4.10, Figure 4.12a). Elles sont plus faibles en D40. Les flux de production montrent une assez grande variabilité annuelle (Figure 4.12). Cette variabilité n'est pas significative pour la nitrification⁴⁵. La plus grande partie de l'azote minéralisé est nitrifiée (environ 85%) ; par conséquent, l'ammonification résiduelle est faible.

La nitrification est plus importante en été qu'en hiver ($P < 0,05$). De plus, les flux de minéralisation et de nitrification sont généralement assez faibles en décembre ou janvier, sans que l'on puisse constater un arrêt total de la production. Les flux de production sont négatifs à certaines dates, ce qui, en 1993 correspond vraisemblablement à une immobilisation microbienne, mais également à une sous-estimation du drainage dans les cylindres. L'immobilisation microbienne nette a été calculée à partir des données de nitrification depuis octobre 1993 (première utilisation des résines anioniques) et de minéralisation depuis avril 1996 (première utilisation des résines cationiques). Elle est nulle en D20, mais s'élève à plus de 14 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D40 et à plus de 15 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D60.

⁴⁵ Test effectué pour les trois sols (D20, D40 et D60) sur les flux mensuels des années 1994, 1995, 1996 et 1997. La saison de végétation 1993 a été écartée du test car les valeurs mensuelles de nitrification pour cette période ont été calculées en estimant le drainage de nitrate dans les cylindres à l'aide du drainage lysimétrique. De même, le test n'a pas été effectué sur les valeurs mensuelles de minéralisation, les résines cationiques n'ayant été installées qu'en avril 1996. Seule une année et demie de données mensuelles est donc complète.

Figure 4.12a Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Vauxrenard lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Comparaison entre les peuplements

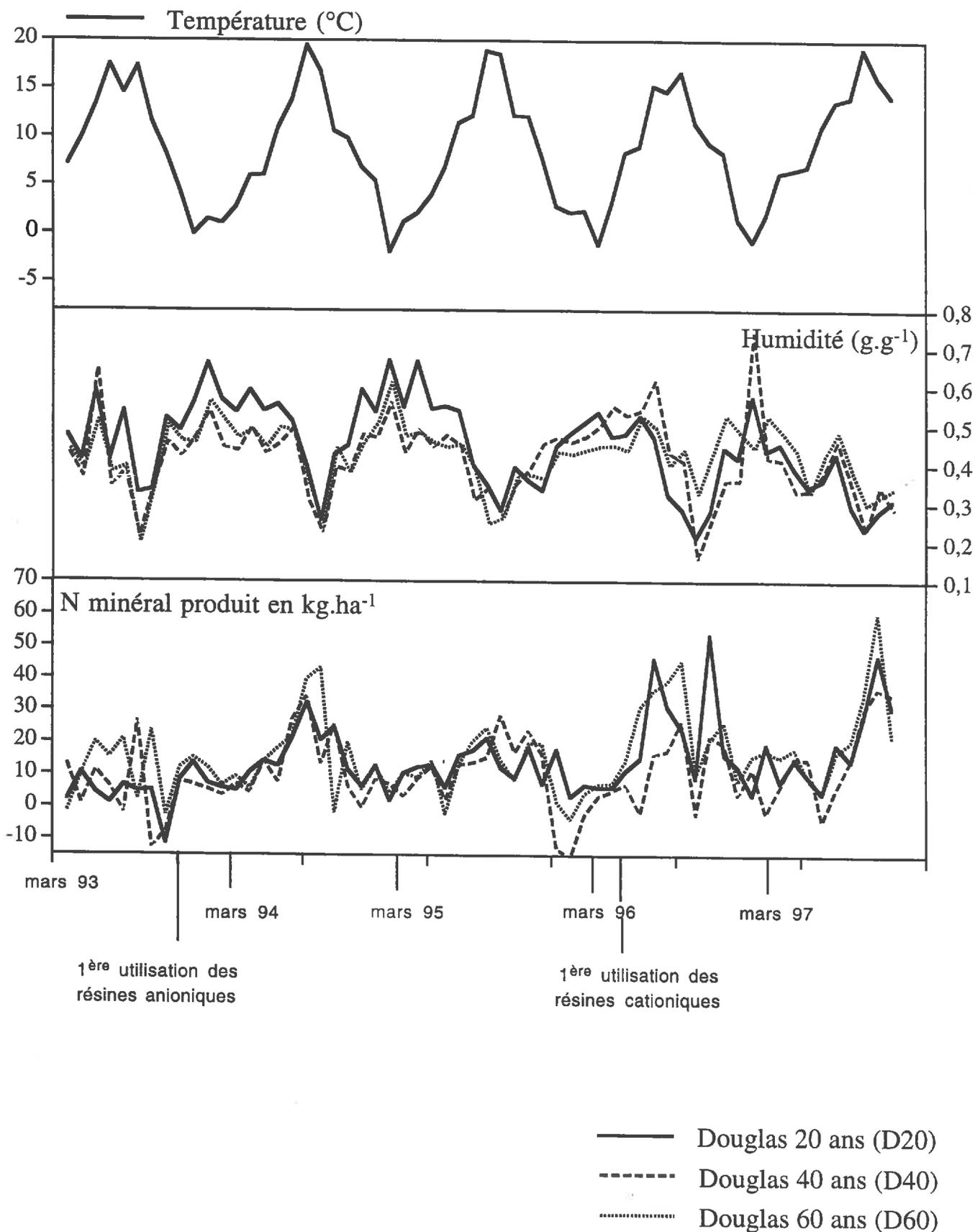


Figure 4.12b Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Vauxrenard lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Peuplement de Douglas de 20 ans (D20)

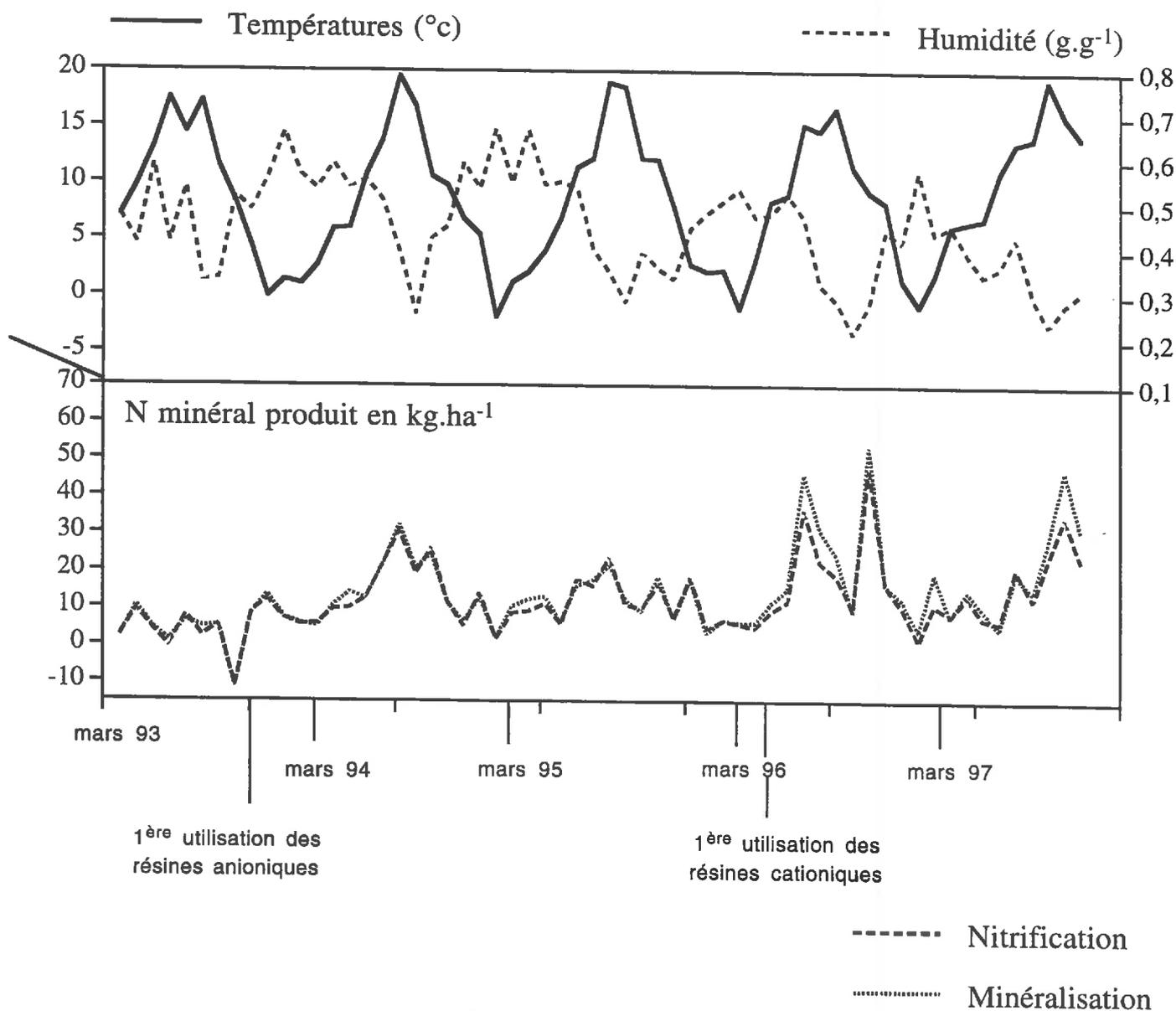


Figure 4.12c. Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Vauxrenard lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Peuplement de Douglas de 40 ans (D40)

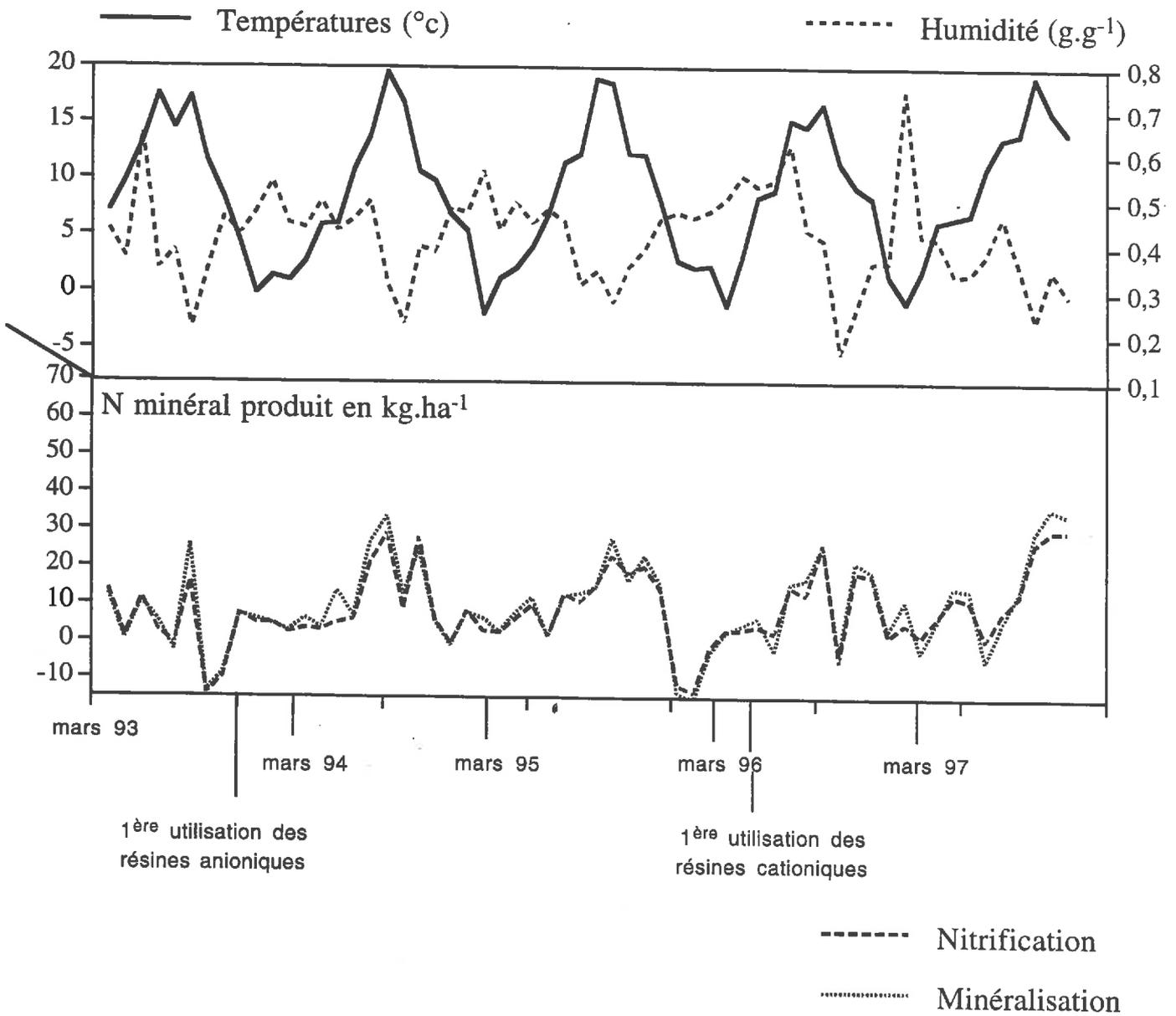


Figure 4.12d Évolution de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Vauxrenard lors des quatre années d'étude ; effets de la température et de l'humidité du sol - Peuplement de Douglas de 60 ans (D60)

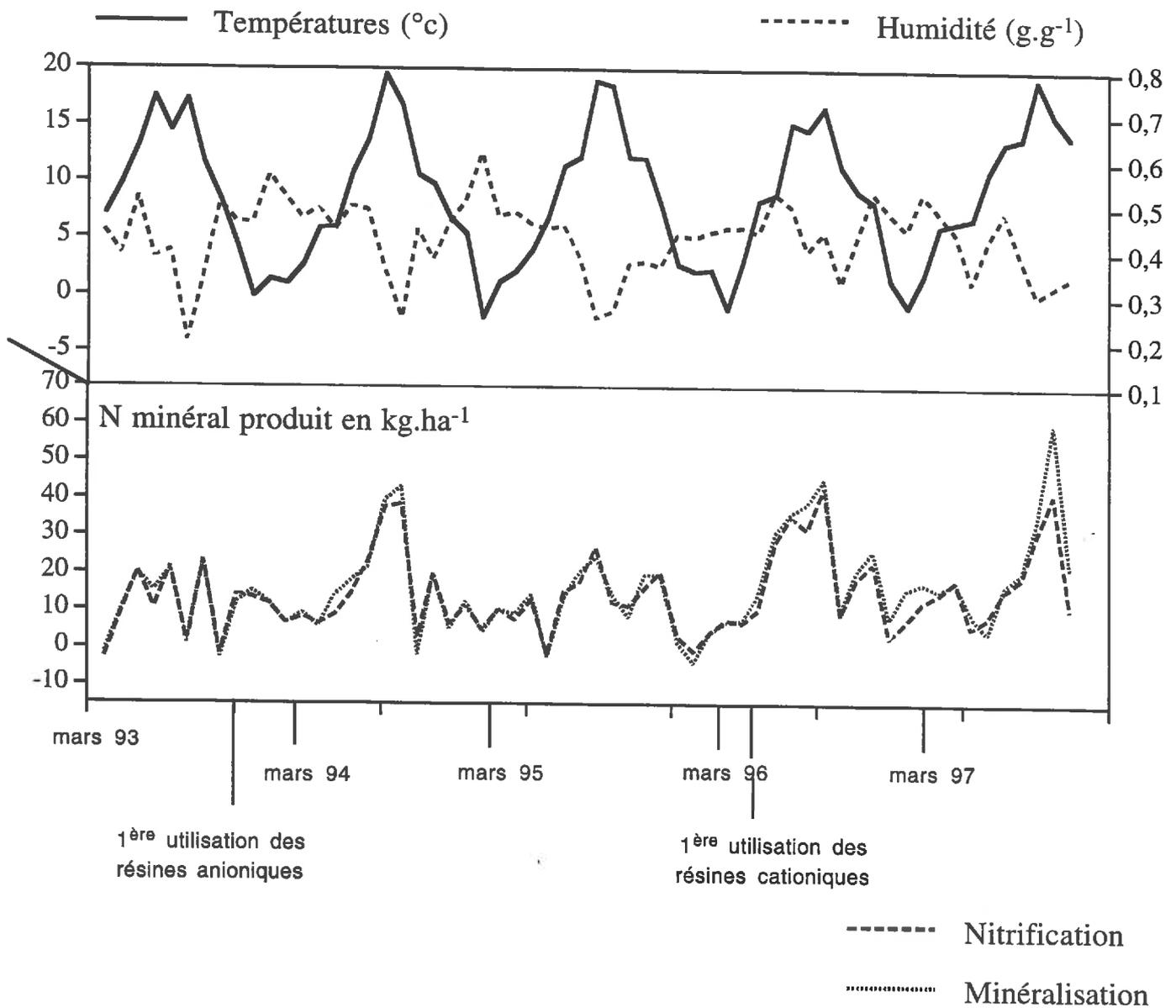


Tableau 4.10. Prélèvements radiculaires, minéralisation et nitrification à Vauxrenard.

	Prélèvement (kg.ha ⁻¹)						Production (kg.ha ⁻¹)					
	N-NO ₃ ⁻		N-NH ₄ ⁺		N minéral		nitrification		ammonification		minéralisation	
D20												
'été'	79,4	a	27,8	a	107,2	a	114,2	a	27,8	a	142,0	a
'hiver'	16,4	b	7,3	b	23,7	b	51,7	b	7,0	b	58,7	b
moy.	95,8		35,1		130,9	+ /	165,9	+ /	34,8		200,7	
annuelle						++		++				
D40												
'été'	73,4	a	17,7		91,1		87,8	a	15,4		103,2	
'hiver'	23,0	b	4,3		27,1		24,3	b	3,2		27,5	
moy.	96,4		21,9		118,3	+	112,1	+	18,6		130,7	
annuelle												
D60												
'été'	102,6	a	24,3		126,9		134,1	a	22,3		156,4	
'hiver'	40	b	10,6		50,6		58,8	b	6,6		65,4	
moy.	142,6		34,9		177,5	++	192,9	++	28,9		221,8	
annuelle												

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$, test F de Scheffe) entre l'hiver et l'été dans un même peuplement, pour les flux exprimés en kg-N.ha⁻¹.28 j⁻¹ et calculés à l'aide des résines ($n = 52$ pour les flux de NO₃⁻ et $n = 21$ pour les flux de NH₄⁺).

Un nombre de croix différent indique des différences significatives ($P < 0,05$) entre peuplements pour les flux exprimés en kg-N.ha⁻¹.28 j⁻¹ et calculés à l'aide des résines ($n = 52$ pour les flux de NO₃⁻ et $n = 21$ pour les flux de NH₄⁺).

En D20, la minéralisation suit généralement l'évolution de la température de l'air (Figure 4.12b) : elle augmente quand la température augmente et diminue quand la température diminue. L'humidité étant très nettement antagoniste de la température, son influence est beaucoup moins nette. Toutefois, à deux reprises (octobre 1996 et juin 1997), un pic de minéralisation se produit lors de l'augmentation de l'humidité, alors que la température est stable ou en train de chuter.

En D40 (Figure 4.12c), l'influence de la température est encore plus nette : de l'été 1995 à l'été 1996, la courbe de production d'azote minéral est celle d'évolution de la température sont quasiment parallèles. De même, la production et

clairement liée à la température en 1997. Toutefois, la chute importante de production au cours de l'été 1996 et le deuxième pic de production qui la suit sont dus aux variations d'humidité. De même, l'évolution de mars à juin 1993 ou la chute de production au cours de l'été 1994 suivent l'évolution de l'humidité. Notons que la température et l'humidité ne suffisent pas toujours à expliquer les variations de production : au printemps de 1997, une forte baisse de la minéralisation est enregistrée, alors que la température et l'humidité sont en train d'augmenter.

En D60 (Figure 4.12d), comme dans les deux autres peuplements, la production semble fortement influencée par l'évolution de la température. De juin 1995 à octobre 1996, cette dernière semble ainsi régir presque à elle seule les variations de la minéralisation. L'influence de l'humidité, quoique moindre, est elle aussi sensible (évolution de la production au printemps 1993, deuxième pic de production en 1996, première chute de 1997).

Dans les trois peuplements, la température joue donc un rôle particulièrement important (Figure 4.13). Les corrélations entre température et nitrification sont en effet très significatives ($P < 0,01$). Les variations d'humidité semblent jouer un rôle plus secondaire, mais dont l'influence augmente au printemps et en automne. L'humidité, même en été, ne semble pas être un facteur limitant de la production d'azote minéral dans ces trois peuplements. Les corrélations entre nitrification et humidité sont négatives et très significatives ($P < 0,01$) en D20 et 40. Elles sont moins significatives en D60 ($P < 0,05$). Dans les trois peuplements toutefois, la température et l'humidité sont corrélées négativement ($P < 0,01$). Cette corrélation suffit à elle seule à expliquer la corrélation négative entre nitrification et humidité à Vauxrenard.

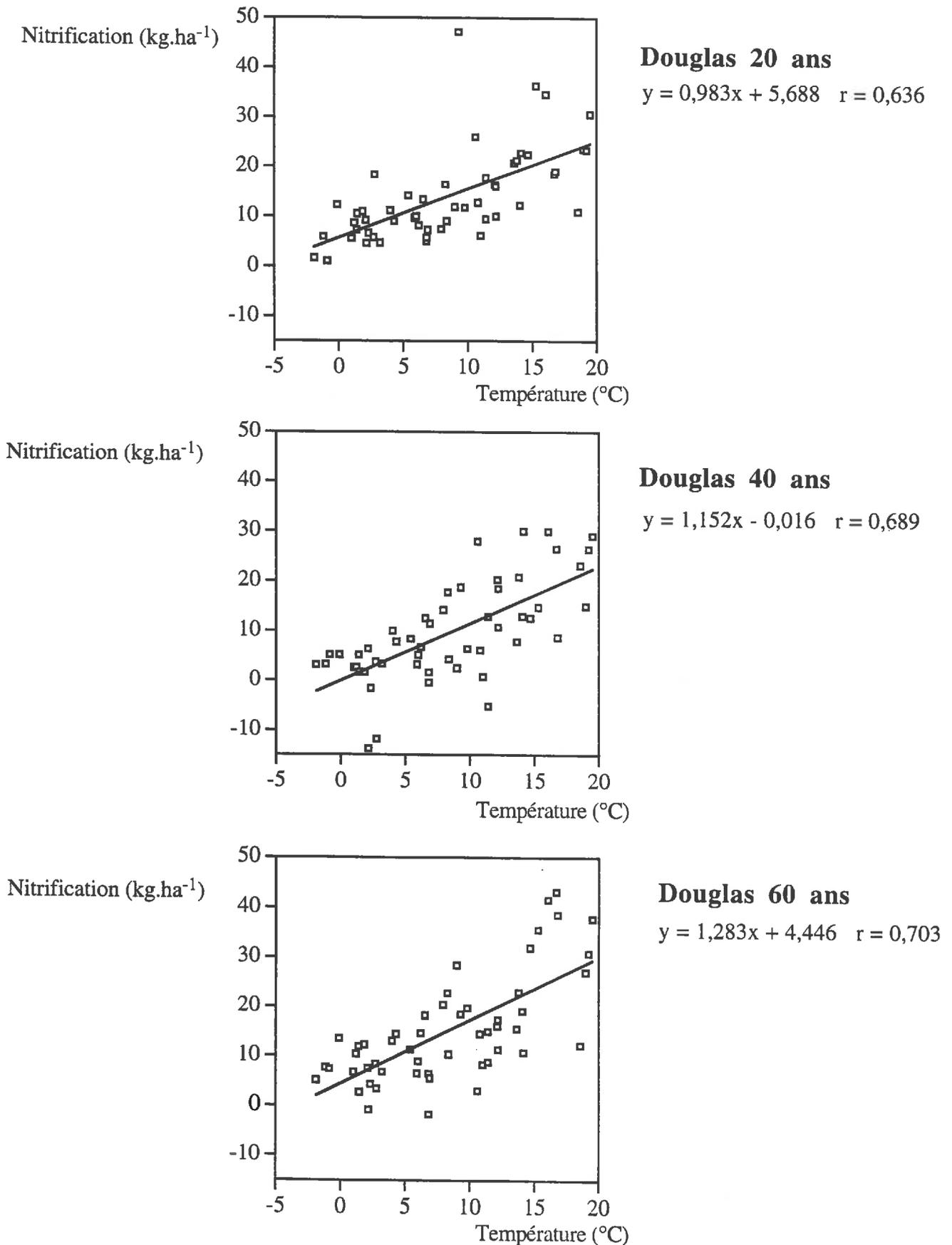
IV.2.2.3. Prélèvement radiculaire

Les prélèvements semblent quantitativement plus importants en D60, mais cette différence n'est significative qu'avec D40 (Tableau 4.10). Les prélèvements sont quantitativement proches en D20 et D40. Pour chaque peuplement, le nitrate est la principale forme d'azote minéral (73-81%) prélevé.

L'évolution temporelle des prélèvements est similaire à celle de la minéralisation : la variabilité annuelle n'est pas significative et les flux sont plus faibles en hiver (notamment de décembre à février). La diminution des prélèvements en hiver est toutefois plus prononcée que celle de la minéralisation en D20.

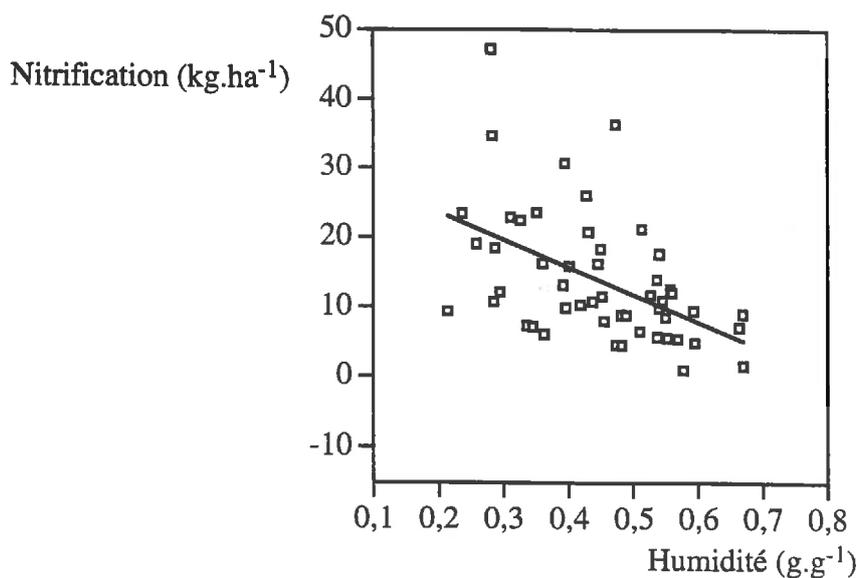
Les prélèvements radiculaires sont inférieurs à la minéralisation dans chaque peuplement, notamment en D20, et dans une moindre mesure en D60. Cette différence est moins marquée en D40.

Figure 4.13a. Corrélations entre nitrification, température et humidité à Vauxrenard - Entre nitrification et température



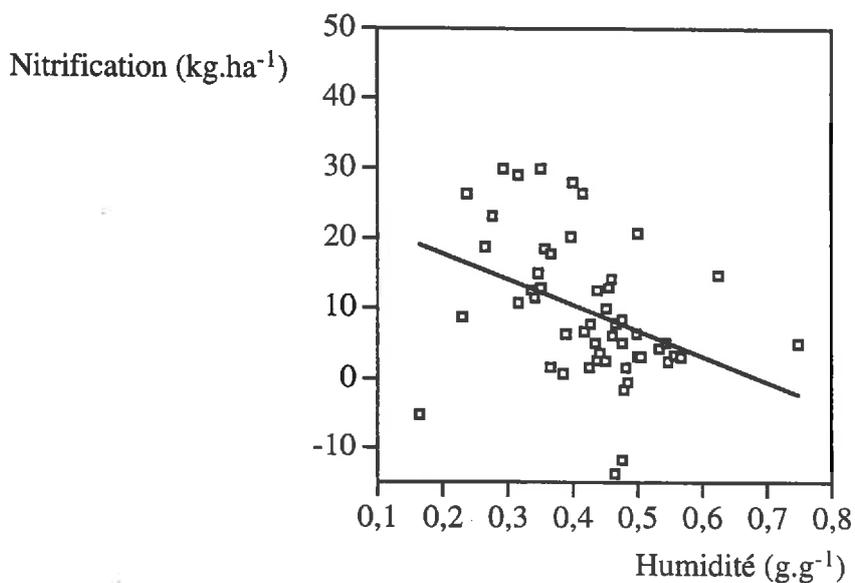
Données de nitrification mensuelles entre octobre 1993 et octobre 1997 (utilisation des résines anioniques), n = 52.

Figure 4.13b. Corrélations entre nitrification, température et humidité à Vauxrenard - Entre nitrification et humidité



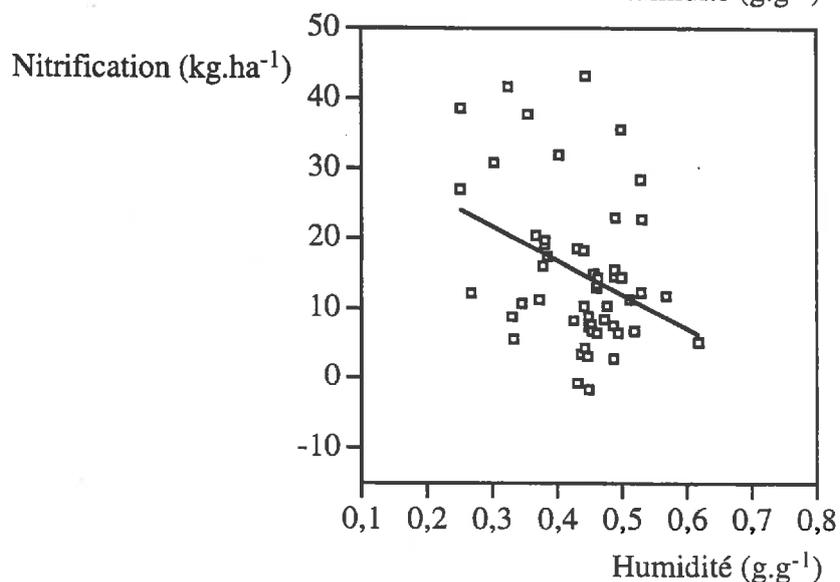
Douglas 20 ans

$$y = -39,024x + 31,395 \quad r = 0,493$$



Douglas 40 ans

$$y = -36,385x + 25,049 \quad r = 0,377$$



Douglas 60 ans

$$y = -48,578x + 36,247 \quad r = 0,345$$

IV.2.3. L'incubation au laboratoire

Avant incubation, les concentrations en $N\text{-NO}_3^-$ et en $(N\text{-NO}_3^- + N\text{-NH}_4^+)$ sont plus élevées ($P < 0,05$) dans le peuplement de 20 ans que dans les peuplements de 60 et 40 ans (Figure 4.14). Dans ce dernier, la concentration en azote minéral total diminue de manière significative avec la profondeur, mais la concentration en nitrate la plus faible se trouve dans l'horizon 15-30 cm. La plus grande partie de l'azote minéral se trouve sous forme nitrique pour D20 et D60 (respectivement 73 et 62%). Pour D40, le pourcentage est seulement de 30% en 0-15, 11% en 15-30, remonte à 30% en 30-60 et atteint 50% en 60-100.

Après incubation, toutes les concentrations en $N\text{-NO}_3^-$ ou $(N\text{-NO}_3^- + N\text{-NH}_4^+)$ ont significativement augmenté sauf pour les horizons 30-60 et 60-100 de D40. La minéralisation a été plus intense en D60 qu'en D20, mais la nitrification ne diffère pas entre les trois peuplements. La minéralisation et la nitrification potentielles semblent donc indépendantes de l'âge des peuplements. Les sols, presque identiques d'un point de vue physico-chimique, exhibent les mêmes capacités, et ce en dépit de concentrations initiales en nitrates plus faibles en D40.

En D40, la minéralisation et la nitrification sont plus élevées dans l'horizon 0-15 que dans les horizons inférieurs. Le pourcentage d'azote minéral nitrifié est de 85 à 100% dans les horizons de surface mais tombe à 48% dans l'horizon 60-100 cm de D40. La minéralisation et la nitrification potentielles dans l'horizon de surface (0-15) du peuplement de 40 ans représentent 65% de la capacité totale du profil⁴⁶.

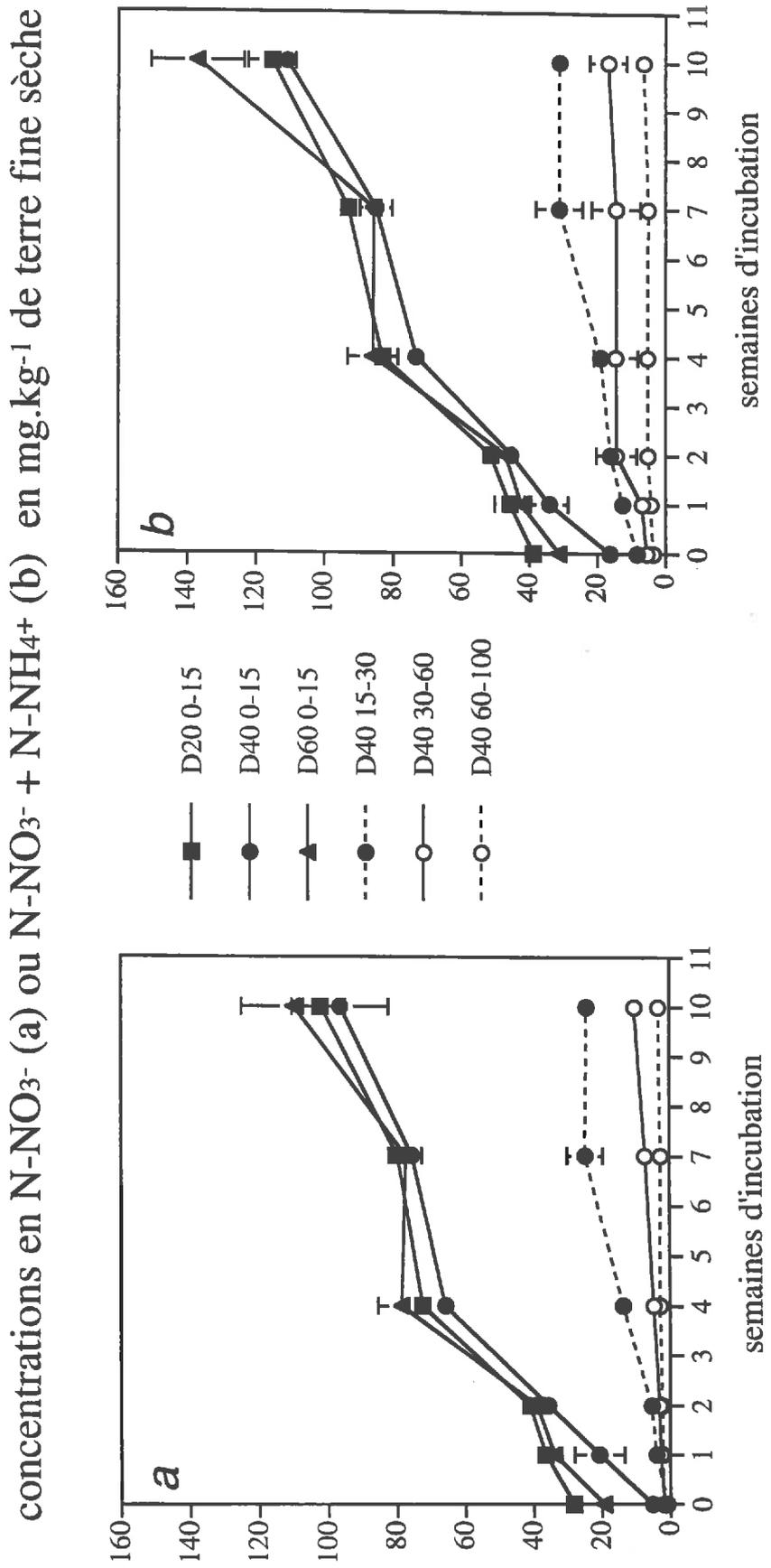
IV.2.4. Le cycle de l'azote et celui des autres éléments

Les capacités nitrificatrice et minéralisatrice sont peu différentes entre peuplements au laboratoire. *In situ* toutefois, ces capacités s'expriment plus en D20 et surtout en D60. Les caractéristiques physico-chimiques générales des sols, les teneurs en eau⁴⁷ et en azote minéral diffèrent peu entre les trois peuplements, ce

⁴⁶ Les vitesses potentielles sont bien plus élevées dans l'horizon de surface, mais les quantités produites ont été ramenées à l'épaisseur des couches en 30-60 et 60-100. Ceci a pu amener à surestimer l'importance des horizons profonds, les erreurs étant proportionnellement plus importantes sur les mesures des horizons inférieurs.

⁴⁷ A partir de l'été 1994. Auparavant, la teneur en eau est supérieure en D20 (voir Figure 4.10a). Toutefois les prélèvements des sols destinés à l'incubation au laboratoire ont été

Figure 4.14. Incubations au laboratoire des sols de Vauxrenard



Les barres verticales représentent + ou - l'écart type

D20, D40 et D60 : sols prélevés sous des peuplement de Douglas de 20, 40 et 60 ans. 0-15, 15-30, 30-60 et 60-100 : couche de sol prélevé.

qui explique vraisemblablement les similarités de comportement des sols au laboratoire.

La minéralisation potentielle et la nitrification potentielle dans l'horizon de surface du peuplement de 40 ans représentent 65% de la capacité totale, obtenue en sommant les capacités des horizons 0-15, 15-30, 30-60 et 60-100 cm. Les capacités potentielles décroissent fortement avec la profondeur. Sur le terrain, l'humidité et la température sont plus faibles en profondeur, ainsi que vraisemblablement la pression partielle d'oxygène. Ces deux paramètres jouant fortement sur la minéralisation, le pourcentage d'azote minéral produit *in situ* dans l'horizon supérieur est donc vraisemblablement plus importante (supérieur à 65%). Toutefois, la part prise par la couche de sol en dessous de 15 cm n'a jamais été prise en compte dans les bilans. *Tous les chiffres fournis représentent donc une sous-estimation des flux réels.*

La variabilité annuelle des flux d'azote est notable mais non significative, ce qui s'explique par la constance d'une année à l'autre des concentrations en azote minéral de sol, modulée par les variations des paramètres climatiques. Notons que le peuplement où la minéralisation est la plus intense *in situ* est également celui où les concentrations sont les plus élevées.

La minéralisation est réduite en décembre et janvier mais la saison de repos de la microflore minéralisatrice semble n'excéder guère ces deux mois. Une partie de l'importance quantitative des flux peut provenir d'une activité prolongée de la microflore.

La minéralisation est en effet très élevée dans les peuplements étudiés (130 à 220 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹). Rappelons les valeurs tirées de la littérature et fournies en introduction : si la minéralisation de l'azote en forêt dépasse fréquemment 100 kg.ha⁻¹.an⁻¹, il est rare qu'elle atteigne 125 kg.ha⁻¹.an⁻¹. Toutefois, la plupart des méthodes considérées (sacs de terre enfouis ou cylindres couverts) ne prennent pas en compte les pertes par drainage, ce qui induit une sous-estimation de la nitrification, voire de l'ammonification (voir équations). Or ces pertes par drainage sont très élevées à Vauxrenard (30 à 75 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, selon les peuplements).

effectués en juin 1996. L'humidité des sols est alors de 0,43 en D20, 0,41 en D40 et 0,47 en D60.

La nitrification est elle aussi élevée. Le pH, pourtant acide, n'a donc pas d'effet inhibiteur sur la capacité nitrificatrice de ces sols. De nombreux auteurs ont déjà auparavant démontré la capacité des sols acides à nitrifier (voir I.3.3.).

L'intensité de la minéralisation semble montrer que l'introduction du Douglas a déstabilisé la matière organique originelle, ce qui confirme les résultats de Marques (1996) sur ce site. En effet, les peuplements étudiés poussent tous les trois sur d'anciens sols agricoles. La "déstabilisation" peut donc résulter de la conservation par le sol d'un potentiel de minéralisation de sol agricole. L'azote minéralisé pouvait être auparavant absorbé par les cultures et être ensuite exporté hors du système, alors qu'il est maintenant excédentaire par rapport aux besoins du peuplement et part dans les eaux de drainage. Magill *et al.* (1997) notent également qu'un enrichissement passé du sol *via* la fertilisation semble stimuler la minéralisation de l'azote dans les sols forestiers actuels. Koerner *et al.* (1997) ont de plus mis en évidence les transferts de fertilité ayant enrichi les anciennes parcelles agricoles actuellement boisées. Ainsi, le peuplement de 40 ans qui possède l'antécédent forestier le plus ancien, est aussi celui qui s'avère *in situ* avoir la plus faible capacité minéralisatrice, bien que les différences avec les autres peuplements ne soient pas significatives.

D'autre part, le pourcentage de nitrification dans les trois sols est proche de 85%. Un tel pourcentage est inhabituel sous le Douglas. Van Miegroet et Cole (1985) indiquent ainsi que dans un peuplement de Douglas de 55 ans replanté dans une forêt ancienne, seul 16% de l'azote minéral drainé est sous forme nitrate, le reste étant sous forme ammonium. Le nitrate étant plus mobile que l'ammonium, on peut supposer une nitrification faible dans ce peuplement, ou une nutrition du peuplement essentiellement à base de nitrate. Les résultats de Tietema *et al.* (1993) dans trois peuplements néerlandais, confirment que la nitrification n'est pas totale sous Douglas. Elle s'échelonne entre 11 et 62% de la minéralisation. Toutefois, ces auteurs n'indiquent pas l'utilisation du sol précédant la plantation des Douglas. Ce facteur pourrait être important. Thorne et Hamburg (1985) ont en effet démontré une diminution de la nitrification⁴⁸ quand l'âge des peuplements augmente, mais cette diminution peut être également reliée à l'âge d'abandon des terres agricoles.

⁴⁸ Exprimée en microgrammes d'azote nitrique formés par gramme de matière organique.

Il est donc probable que deux effets s'additionnent à Vauxrenard :

- 1- La déstabilisation de la matière organique, due à l'introduction du Douglas, et qui entraîne la forte minéralisation dans les trois sols étudiés
- 2- L'effet du passé agricole de ces trois sols, qui entraîne une nitrification presque totale de l'azote minéral produit.

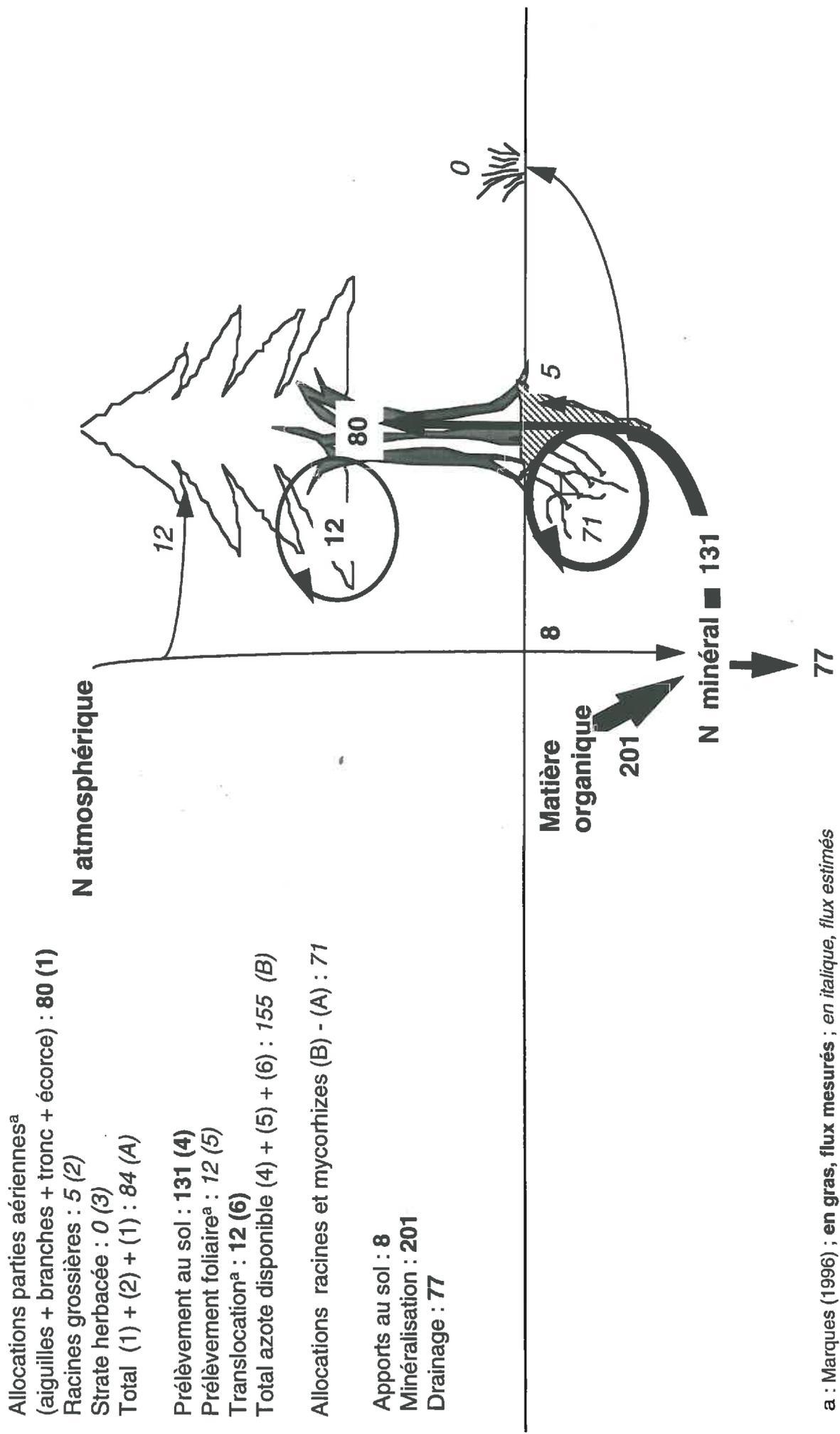
Les prélèvements sont également très élevés par rapport aux valeurs habituellement fournies par la littérature. Il faut toutefois noter que nous avons pris en compte dans le calcul du prélèvement racinaire la différence entre le drainage à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres. Ce calcul, qui n'est généralement pas effectué, s'avère nécessaire à Vauxrenard où les drainages sont élevés.

La transpiration des arbres est considérée comme nulle pendant une période allant de novembre à fin mars (débouffrage des bourgeons). Pendant cette période de repos végétatif, le prélèvement de NO_3^- calculé atteint 10% du prélèvement de NO_3^- annuel en D20 et D40, et près de 20% en D60. Il peut apporter un complément aux transferts internes assurant le métabolisme d'entretien de l'arbre. De plus, le pourcentage d'ammonium prélevé en hiver est plus élevé qu'en été en D20 et D40. Or, l'absorption d'ammonium est une réaction active qui ne fait pas intervenir la transpiration. L'arrêt total de la transpiration pendant les 4 à 5 mois d'hiver semble donc improbable dans le site étudié. La "saison de dormance" de la végétation dure vraisemblablement moins de 5 mois à Vauxrenard et pourrait être temporairement suspendue pendant les épisodes de réchauffement hivernal. Il suffit d'une température de 5°C pour que la transpiration ait lieu. On peut également émettre l'hypothèse de l'existence d'un transport actif du nitrate en période hivernale.

Le nitrate est la principale forme d'azote minéral prélevé. Gijsman (1991) note pour le Douglas une préférence pour l'ammonium lorsque le sol est humide, mais précise qu'en cas de forte nitrification, le nitrate est la forme principalement absorbée.

Pour chaque peuplement, nous avons fourni une estimation de l'allocation annuelle en azote (Figure 4.15). Elle est basée sur (1) l'immobilisation annuelle en azote dans les compartiments aériens, calculée par Marques (1996) ; (2) une estimation de l'allocation aux racines grossières d'après les résultats de Dambrine *et al.* (1991a) et Le Goaster *et al.* (1991) à Aubure ; (3) une estimation de la demande de la végétation herbacée, d'après la littérature (Cole, 1981) et les observations sur le terrain. Nous avons d'autre part calculé l'azote prélevé par voie racinaire, par voie foliaire (d'après les résultats de Marques, 1996) et les transferts internes des

Figure 4.15a. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Vauxrenard - Peuplement de Douglas de 20 ans (D20)



Allocations parties aériennes^a
 (aiguilles + branches + tronc + écorce) : **80 (1)**
 Racines grossières : **5 (2)**
 Strate herbacée : **0 (3)**
 Total (1) + (2) + (1) : **84 (A)**

Prélèvement au sol : **131 (4)**
 Prélèvement foliaire^a : **12 (5)**
 Translocation^a : **12 (6)**
 Total azote disponible (4) + (5) + (6) : **155 (B)**

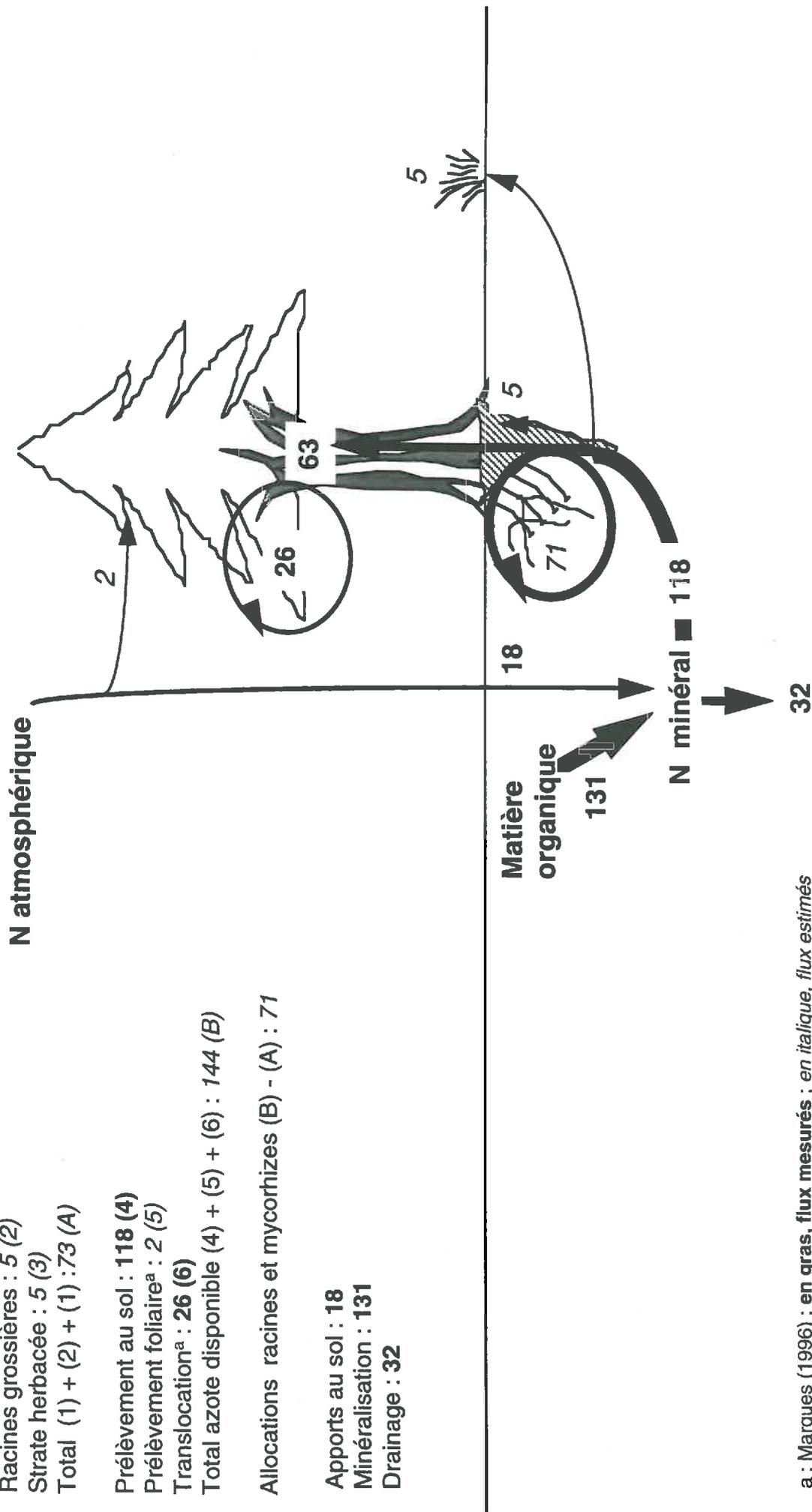
Allocations racines et mycorrhizes (B) - (A) : 71

Apports au sol : **8**
 Minéralisation : **201**
 Drainage : **77**

a : Marques (1996) ; **en gras, flux mesurés** ; en italique, flux estimés

Figure 4.15b. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote de l'azote à Vauxrenard - Peuplement de Douglas de 40 ans (D40)

- Allocations parties aériennes^a
(aiguilles + branches + tronc + écorce) : **63 (1)**
- Racines grossières : 5 (2)
- Strate herbacée : 5 (3)
- Total (1) + (2) + (1) : **73 (A)**
- Prélèvement au sol : **118 (4)**
- Prélèvement foliaire^a : 2 (5)
- Translocation^a : **26 (6)**
- Total azote disponible (4) + (5) + (6) : 144 (B)
- Allocations racines et mycorhizes (B) - (A) : 71
- Apports au sol : **18**
- Minéralisation : **131**
- Drainage : **32**



a : Marques (1996) ; en gras, flux mesurés ; en italique, flux estimés

Figure 4.15c. Répartition des prélèvements et dynamique de l'azote à Vauxrenard - Peuplement de Douglas de 60 ans (D60)

Allocations parties aériennes^a
(aiguilles + branches + tronc + écorce) : **72 (1)**

Racines grossières : *5 (2)*

Strate herbacée : *10 (3)*

Total (1) + (2) + (1) : *87 (A)*

Prélèvement au sol : **178 (4)**

Prélèvement foliaire^a : *0 (5)*

Translocation^a : **26 (6)**

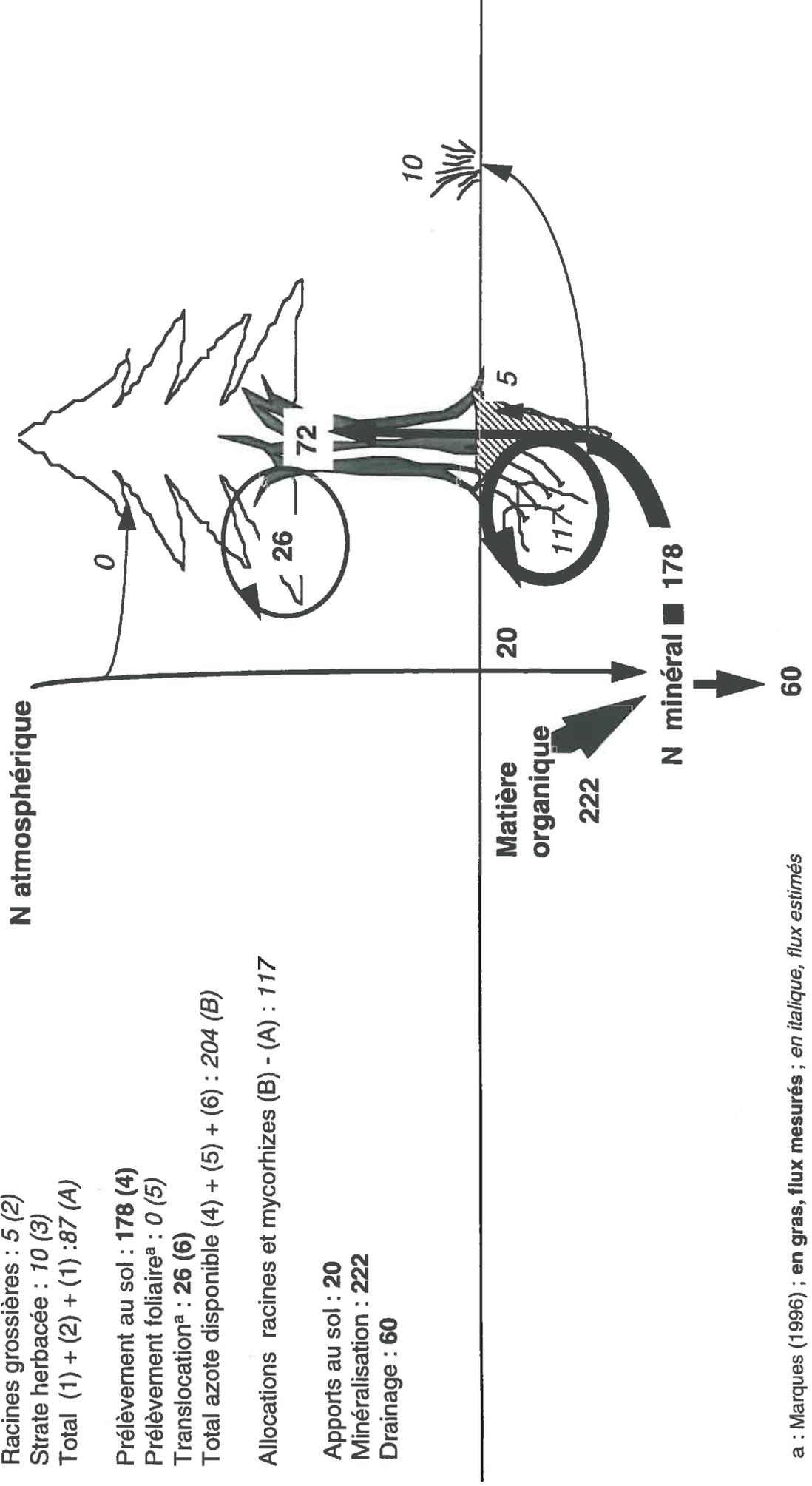
Total azote disponible (4) + (5) + (6) : *204 (B)*

Allocations racines et mycorhizes (B) - (A) : *117*

Apports au sol : **20**

Minéralisation : **222**

Drainage : **60**



a : Marques (1996) ; en gras, flux mesurés ; en italique, flux estimés

organes aériens (Marques, 1996) pour obtenir une estimation de l'azote minéral disponible dans chaque peuplement. L'estimation du prélèvement foliaire a été obtenue en soustrayant les apports au sol de D20 ou D40 à ceux de D60 et dans les 2 autres peuplements⁴⁹. En D60, les pluvioléssivats fournissant plus d'azote au sol que les pluies, nous n'avons pas estimé les prélèvements foliaires.

La différence entre azote minéral disponible et estimation de l'allocation est importante : plus de 70 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D20 et D40 et 117 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D60. Cette différence représente normalement la part de l'azote minéral disponible pour la production racinaire.

Comme à Aubure, une grande incertitude règne sur la part prise par les racines fines et les mycorhizes. Deux grands principes s'opposent pour estimer la biomasse et la production de racines fines en forêt (Vogt *et al.*, 1998) :

- des mesures directes de la croissance racinaire, notamment par minirhizotrons ou mesures saisonnières de la biomasse et de la nécromasse racinaire⁵⁰ (Hunt et Fogel, 1985, Van Praag *et al.*, 1988 et voir en introduction) ;

- des mesures indirectes, dont celle que nous avons employée, celle du bilan d'azote (Aber *et al.*, 1985, Nadelhoffer *et al.*, 1985). Dans ce dernier cas, le prélèvement d'azote est calculé grâce à une incubation *in situ*, l'allocation aux parties aériennes est mesurée et la différence entre les deux est estimée égale à la production de racines fines.

La compilation de comparaisons entre les deux types de méthodes réalisée par Vogt *et al.* (1998) montre que pour un même site, les deux types de mesure donnent des résultats généralement très différents qu'aucune relation ne permet d'apparier. La différence entre les deux types de méthode semble de plus s'accroître dans les sites où la nitrification de l'azote minéral disponible est presque complète (Aber *et al.*, 1985). Ainsi, dans les sites où aucune nitrification n'existe, les deux méthodes fournissent des résultats identiques, alors que les méthodes de mesure indirectes fournissent des estimations de 3 à 10 fois supérieures aux mesures directes quand la nitrification est complète⁵¹. Vogt *et al.* (1998) estiment qu'une partie de la différence est vraisemblablement due au fait

⁴⁹ Le prélèvement foliaire est toutefois sous-estimé dans chaque peuplement, puisqu'une partie des dépôts secs peut être prélevée et donc non prise en compte dans les pluvioléssivats.

⁵⁰ Utilisées à Aubure par H. Persson.

⁵¹ Dans les situations intermédiaires toutefois (c'est à dire nitrification comprise entre 0 et 100% de la minéralisation), les méthodes de mesure directes peuvent fournir des estimations des besoins racinaires supérieures aux estimations indirectes (Aber *et al.*, 1985, Vogt *et al.*, 1998).

qu'aux fortes concentrations en nitrate, les flux de nutriments ne sont plus essentiellement destinés à l'élaboration de biomasse, mais à la maintenance, à la respiration et aux échanges ioniques⁵², et ne sont alors pas pris en compte dans les mesures directes. Celles-ci fourniraient alors une allocation "nette" contre une allocation "brute" par les mesures indirectes.

Les résultats fournis ici sont donc bien évidemment des estimations, obtenus à l'aide d'une méthode (calculés par bilan d'azote, donc de façon indirecte), qui plus est dans des situations particulières (nitrification complète à Vauxrenard, ou nulle en E45 à Aubure). Une comparaison de la répartition des prélèvements a ainsi pu être effectuée entre les trois peuplements de Douglas, puisque dans ces trois peuplements, la nitrification est totale et l'estimation a été obtenue de la même manière.

L'allocation racinaire calculée à Vauxrenard est très supérieure à celle citée par Van Praag *et al.* (1988) pour une pessière de 40 ans (17 kg contre 71 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D20 et D40 et 117 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D60). Le prélèvement calculé est dans la présente étude est beaucoup plus important : 120 à 180 kg contre 45 kg *in* Van Praag et Weissen (1976) et l'estimation de l'allocation aux racines fines découle de méthodes différentes. Cette allocation élevée peut s'expliquer en supposant que la biomasse de racines fines est peu différente de la biomasse aérienne et est entièrement renouvelée en 5 à 7 mois (Nadelhoffer *et al.*, 1985). De plus, Hunt et Fogel (1985) notent que le retour au sol d'azote *via* la litière de racines fines est de 113 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ dans un peuplement de Douglas de 55 ans, si les mycorhizes sont incluses (mesures saisonnières directes). Il est probable que dans le Beaujolais comme à Aubure, une grande part de l'azote alloué aux racines fines est destinée aux mycorhizes, qui pourrait avoir une vitesse de renouvellement très rapide. Staaf et Berg (1981) dans une compilation de résultats, avaient déjà noté que l'azote de la litière pouvait provenir à 70% des racines. Fogel (1983) note également que 63 à 77% de la production primaire carbonée peuvent être alloués aux organes souterrains des peuplements résineux. Les valeurs obtenues ne dépassent donc pas la fourchette de la littérature.

Notons toutefois que la concentration des eaux de centrifugation diminue dans les horizons profonds (Marques, 1996). Cette diminution peut être le signe de prélèvements racinaires profonds, qui contribueraient à accroître la différence

⁵² Rappelons que le prélèvement de nitrate est plus coûteux en énergie, donc en ATP (adénosine triphosphate, molécule énergétique carbonée et azotée) que le prélèvement d'ammonium.

entre prélèvements et allocation. Cette diminution pourrait toutefois être due à une immobilisation microbienne d'azote dans les horizons profonds.

Dans les trois placettes, le flux d'azote nécessaire à la construction de la biomasse aérienne est peu variable : entre 63 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D40 et 80 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D20. Cet écart se réduit encore si l'on considère l'accumulation dans la strate herbacée. Toutefois, la répartition aérienne de l'azote prélevé est variable suivant les peuplements. Dans le jeune peuplement, l'essentiel des prélèvements est utilisé pour fabriquer de la biomasse foliaire et des racines fines. La part de l'azote fourni au feuillage diminue avec l'âge. Les transferts internes sont estimés à 25 kg-N en D40 et D60 (Marques, 1996) et n'assurent qu'une faible part de la fourniture d'azote. La minéralisation est importante dans les trois peuplements. Elle est moins élevée en D40 (131 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹), intermédiaire en D20 (201 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹) et plus élevée en D60 (222 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹).

Dans les trois placettes, le prélèvement est important mais inférieur à la minéralisation (118 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D40, 131 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D20, 178 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ en D60). Les apports étant relativement modérés (légèrement supérieurs à la moyenne des données européennes de Gundersen, 1992b), l'intensité des pertes par drainage est donc liée à l'intensité de la minéralisation et de la nitrification. Le prélèvement foliaire réduisant d'autant le prélèvement au sol, contribue à aggraver le phénomène.

Les pertes sont très importantes dans les 3 peuplements, surtout en D20. L'intensité des pertes est confirmée par les drainages à l'intérieur des cylindres (déterminés par les résines) qui atteignent 80 à 120 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ selon les peuplements pour le nitrate et 13 à 27 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ pour l'ammonium⁵³. Le nitrate, produit par une nitrification intense, est la forme majoritaire de l'azote drainé, ce qui entraîne une acidification du sol (Van Breemen *et al.*, 1984). Ce drainage s'accompagne de plus d'une perte des sols en nutriments, particulièrement sensible en D20, où les cations drainés sont principalement les cations alcalins et alcalino-terreux (Marques, 1996). La genèse interne de l'acidité liée au cycle de l'azote est plus importante que la genèse externe (Van Miegroet et

⁵³ Le drainage d'ammonium est généralement considéré comme négligeable, cet ion étant peu mobile. Toutefois, la suppression du prélèvement provoque des pertes en ammonium loin d'être négligeables. Guillaud (1979) mesure ainsi dans un sol sous pessière à 35 cm de profondeur en lysimètres fermés des drainages d'ammonium atteignant 20 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, soit 15% du drainage d'azote minéral total. Ces résultats sont très proches de ceux que nous obtenons à Vauxrenard dans les résines, grâce auxquelles nous mesurons également un drainage dans un sol sans prélèvement.

Cole, 1985). Toutefois l'apport d'azote atmosphérique acide (HNO_3 , Marques, 1996) ne peut être négligé dans cet écosystème où la production d'azote est déjà forte. De plus, en D20, il existe également une absorption directe par la canopée (Marques *et al.*, 1997). Elle contribue à diminuer le prélèvement au sol donc à augmenter le drainage d'éléments.

IV.2.5. Conclusion sur les incubations *in situ* et au laboratoire

La minéralisation de l'azote est intense dans les trois peuplements. L'introduction du Douglas semble donc avoir "déstabilisé" la matière organique originelle dans cet écosystème. L'ancienneté de plantation du Douglas n'a cependant pas d'effet sur l'intensité de la déstabilisation : il n'y a pas d'effet "âge du peuplement" sur la minéralisation dans les horizons de surface. En revanche, l'effet de l'utilisation ancienne des sols se superpose à l'effet de l'essence pour augmenter d'une part - peut-être - la minéralisation et d'autre part, la nitrification. Celle-ci est en effet quasi-totale dans ces trois sols qui sont tous d'anciens sols cultivés au siècle dernier.

Les prélèvements radiculaires sont élevés mais sont insuffisants pour mobiliser tout l'azote minéralisé. Les pertes de nitrate par drainage, sont par conséquent très importantes. Elles sont moins élevées en D40 (prélèvements intermédiaires et minéralisation plus faible), mais sont particulièrement fortes dans le peuplement de 20 ans et contribuent à l'acidification et à l'appauvrissement. Le drainage de nitrate s'accompagne en effet de pertes en K, Ca et Mg. Les pertes en cations diminuent toutefois avec l'âge des peuplements (Marques, 1996). Richter *et al.* (1994) observent également une réduction des pertes en cations au cours des 30 ans suivant le reboisement de terres agricoles. La fertilité acquise sous une autre formation végétale se rééquilibre à la longue, mais la déstabilisation de la matière organique est encore persistante après 60 ans dans ce site. Marques (1996) montre ainsi que la fertilité de cet écosystème peut se rééquilibrer, mais à condition que les aménagements privilégient les révolutions dépassant 60 ans et les récoltes ne concernant que le tronc.

IV.2.6. Effets de la position topographique des peuplements

Les effets de la position topographique ont été étudiés en comparant deux jeunes peuplements de Douglas situés au Sud du Massif des Aiguillettes, l'un sur du tuf, l'autre sur du métatuf (M), à une altitude légèrement plus élevée. Ce dernier enrichit le peuplement du dessous (D20) par colluvionnement d'éléments minéraux (Boisset, 1996). Les deux peuplements sont des plantations sur

d'anciennes terres agricoles. Le profil présenté par le peuplement sur métatuf est très sombre jusqu'à plus de 70 cm de profondeur. Cette couleur sombre est également présente quoique de façon atténuée en D20, alors qu'elle n'existe pas en D40 et D60. Nous avons voulu savoir si cette couleur sombre en D20, indicatrice de matière organique, était due à un effet âge de D20, ou résultait d'un colluvionnement de matière organique simultané à celui d'éléments minéraux. En effet, un éventuel enrichissement en matière organique peut avoir une incidence sur la dynamique de la minéralisation. Nous nous sommes donc livrés à une étude de la dégradabilité de la matière organique en fonction de sa provenance, en définissant trois compartiments carbonés du sol.

- le carbone facilement extractible par K_2SO_4 0,05 N ;
- le carbone d'origine microbienne, extrait par K_2SO_4 0,05 N après fumigation au chloroforme ;
- le carbone difficilement extractible, dosé après 16 h d'autoclavage

Ces stocks de carbone ont été mesurés de façon saisonnière dans les trois peuplements D20, D40 et D60 ainsi que dans le peuplement sur métatuf.

IV.2.6.1. Variabilité temporelle des stocks de carbone

Les stocks de carbone organique du sol facilement extractibles sont peu variables à l'intérieur des peuplements D20 et surtout D40 (entre 100 et 150 $mg.kg^{-1}$, Figure 4.16a). Ils sont plus variables dans le peuplement de 60 ans (entre 75 et 200 $mg.kg^{-1}$) et le peuplement sur métatuf (entre 150 et 300 $mg.kg^{-1}$). Dans ce dernier peuplement, le stock de carbone organique est toujours beaucoup plus important que dans les autres. Il augmente entre avril et juin, chute ensuite en octobre, avant d'augmenter de nouveau pendant l'hiver.

La biomasse microbienne carbonée est plus variable, le stock étant le plus faible au mois de juin (Figure 4.16b), quand le carbone extractible par K_2SO_4 0,05 N est maximum. Les compartiments "facilement extractibles" et "biomasse carbonée" sont quantitativement proches dans tous les peuplements.

Le carbone difficilement extractible est en proportion beaucoup plus importante. Il est plus élevé dans le peuplement sur métatuf que dans les trois autres peuplements (Figure 4.16c, Tableau 4.11).

Tableau 4.11. Stocks moyens de carbone extractible à Vauxrenard

	C facilement extrait ¹	Biomasse microbienne ¹	Métabolites ¹
D20	126,8 ^b (30,0)	168,4 (69,3)	12336,4 ^b (1739,5)
D40	131,2 ^b (8,4)	229,0 (95,3)	10783,4 ^b (2018,2)
D60	112,5 ^b (35,4)	152,9 (64,7)	9236,9 ^b (1273,1)
Métatuf	231,7 ^a (65,6)	246,1 (81,8)	18012,5 ^a (3256,7)
P	0,0047	0,3105	6 * 10 ⁻⁴

¹ : en mg.kg⁻¹.

Des lettres différentes indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) entre peuplement (Test F de Scheffe).

Entre parenthèses : écart type.

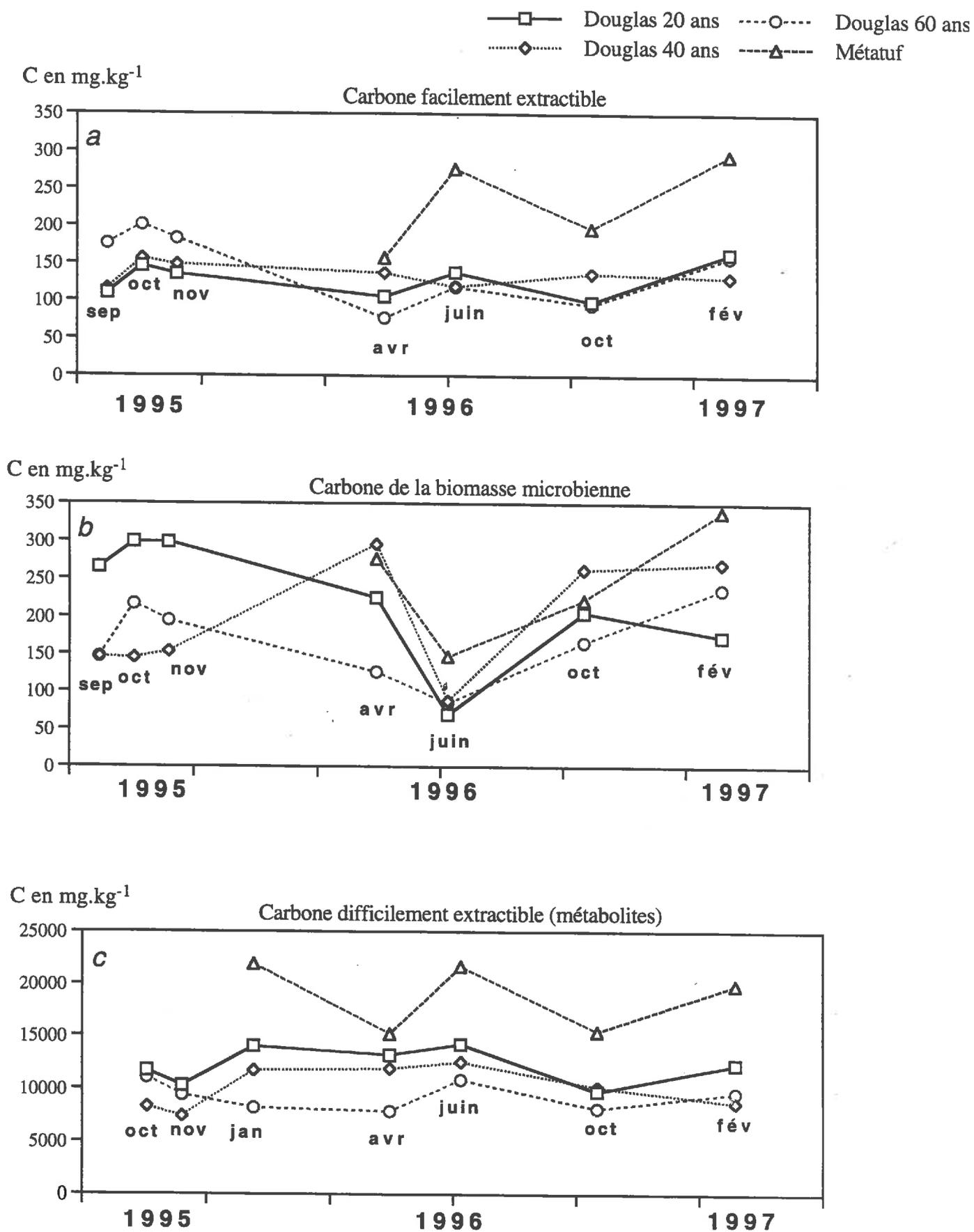
Moyennes établies à partir des prélèvements d'avril, juin et octobre 1996 et de février 1997.

Dans un même peuplement, il n'existe aucune corrélation significative entre les différents compartiments, à l'exception des compartiments "facilement extractibles" et "métabolites" dans le peuplement sur métatuf. Les compartiments des différents peuplements ne sont pas corrélés entre eux, à l'exception des compartiments "métabolites" de D20 et D40 et le carbone facilement extrait entre le peuplement sur métatuf d'un côté, D60 et D20 de l'autre.

Les biomasses microbiennes moyennes de l'ensemble des peuplements ne sont pas significativement différentes. Toutefois, il n'existe pas de corrélation significative entre la biomasse de D20 et celle du peuplement sur métatuf.

En fait, un seul compartiment carboné est corrélé entre D20 et le peuplement sur métatuf : le carbone facilement extrait, *a priori* plus soluble et qui par colluvionnement ou drainage pourrait passer d'un peuplement à l'autre. Toutefois, cette corrélation existe également entre le peuplement sur métatuf et D60 (Figure 4.16a). Pour la période considérée, elle provient donc probablement de phénomènes climatiques ou écologiques advenant simultanément dans les trois peuplements. Notons cependant que dans le même temps, les variations en D40 sont de très faibles amplitudes, et plutôt dans des directions opposées.

Figure 4.16. Évolution temporelle des stocks de carbone à Vauxrenard



le seul compartiment qui semble influencé en D20 par la présence du peuplement en amont est celui du carbone difficilement extractible. Toutefois, pour la dynamique de l'azote à court terme, ce comportement est de faible importance. A long terme néanmoins, ce compartiment peut fournir en D20 une matière organique capable d'entretenir l'intense minéralisation existant à Vauxrenard. Notons toutefois qu'il pourrait s'agir d'un effet âge (voir Figure 4.16c), puisque le stock des métabolites diminue constamment avec l'âge des peuplements. De plus D20 et D60 manifestent encore une évolution parallèle en 96 et 97.

IV.2.5.2. Variabilité en fonction de la profondeur

Les stocks moyens de carbone facilement extractibles sont similaires dans les peuplements de 20 et 40 ans dans les 2 horizons supérieurs étudiés (Figure 4.17a)⁵⁴. Le peuplement de 60 ans possède moins de carbone organique facilement extractible dans ces deux horizons et le peuplement sur métatuf en possède beaucoup plus. En bas du profil, les concentrations chutent fortement dans tous les peuplements. La diminution est parallèle en D20 et D40 et un peu moins accentuée en D60. En conséquence, les trois peuplements ont des concentrations identiques en profondeur. La diminution des stocks de carbone du peuplement sur métatuf est intense entre les deux premiers horizons, puis est moins marquée en profondeur. Les concentrations de ce peuplement sont donc encore plus importantes que celles des 3 autres peuplements en bas du profil.

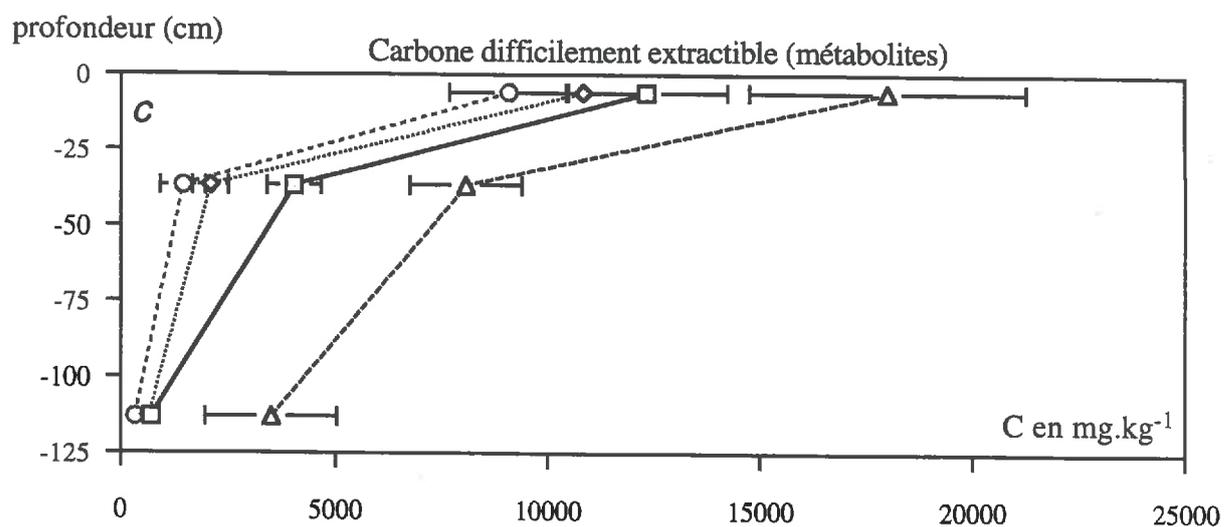
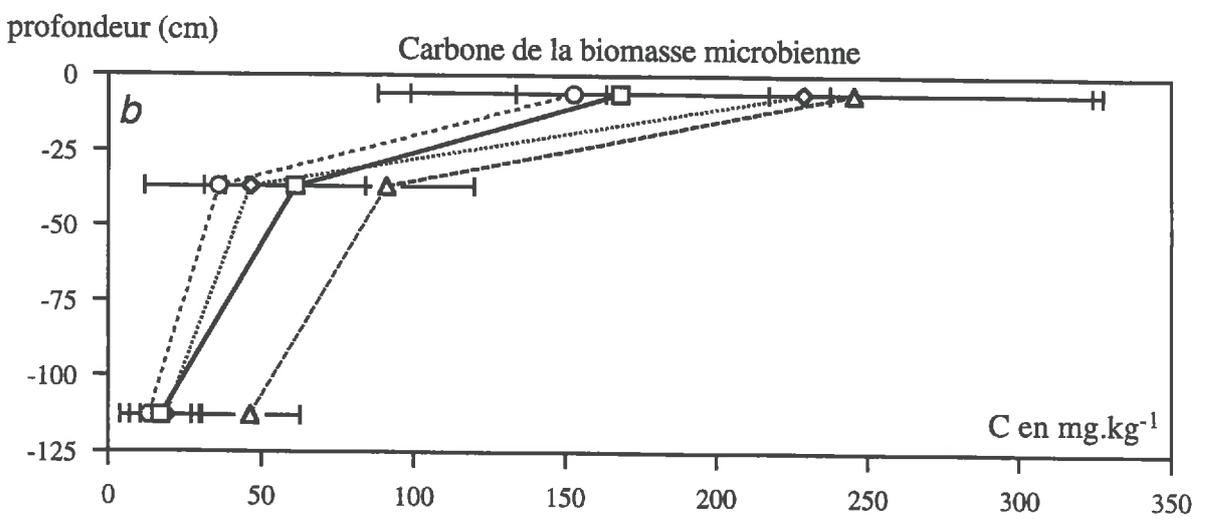
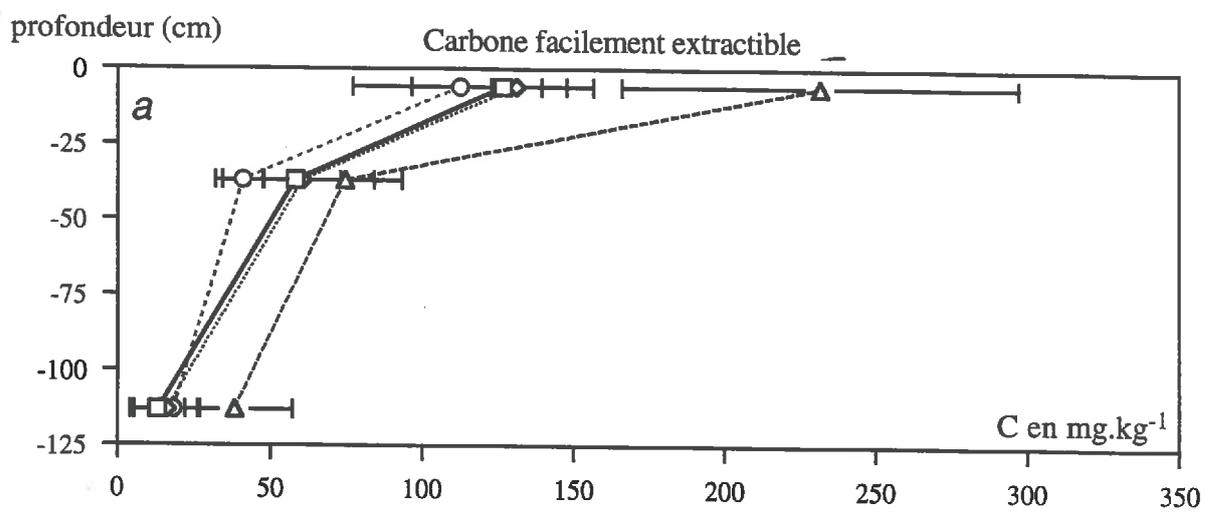
La biomasse microbienne est moins variable entre les peuplements. En surface, elle est plus importante en D40 qu'en D20 et D60 (Figure 4.17b). Elle atteint presque en D40 la valeur du peuplement sur métatuf. Cependant, la biomasse microbienne chute fortement dès le deuxième horizon étudié en D40 et D60, entre le deuxième et le troisième en D20. En bas du profil, le carbone extrait de la biomasse microbienne est ainsi identique dans les trois peuplements D20, D40 et D60. Il est là encore supérieur dans le peuplement sur métatuf.

Enfin le carbone difficilement extractible est lui aussi en quantité beaucoup plus importante sur tout le profil sur métatuf par rapport aux trois profils D20, D40 et D60. La concentration dans le premier et surtout le deuxième horizon du sol D20

⁵⁴ Les stocks présentés ici sont les moyennes des quatre derniers prélèvements d'avril, juin et octobre 1996 et de février 1997.

Figure 4.17. Évolution des concentrations en carbone avec la profondeur à Vauxrenard

—□— Douglas 20 ans - - -○- - - Douglas 60 ans
 - - -◇- - - Douglas 40 ans - - -△- - - Métatuf



Les barres horizontales représentent + ou - l'écart type

est plus élevée que dans les horizons équivalents de D40 et D60. Toutefois en bas du profil, le stock de carbone est très bas dans les sols des trois peuplements.

L'étude des stocks en profondeur montre, comme l'évolution temporelle des stocks en surface, que la pollution du sol D20 par des matières organiques originaires du peuplement sur métatuf est très limitée. La seule influence éventuelle serait un léger enrichissement en matière organique difficilement décomposable, limité aux 30 premiers centimètres du profil.

IV.2.5.3. Pourcentage de carbone extrait

Pour chaque horizon, nous avons comparé le carbone extrait dans chaque compartiment en fonction du carbone total de l'horizon (Tableau 4.12).

Le carbone facilement extractible représente de 0,2 à 1,2% du carbone total suivant le peuplement et la profondeur. C'est le compartiment généralement le moins important. La durée de vie du carbone facilement extractible est très courte dans les sols car il est immédiatement métabolisé par les micro-organismes du sol. La part de ce compartiment par rapport au carbone total devient proportionnellement plus importante avec la profondeur. Ce compartiment est proportionnellement moins important dans les sols sous les deux jeunes peuplements D20 et M, mais les différences entre tous les peuplements sont peu marquées.

Tableau 4.12. Pourcentage de carbone extrait par horizon

		C total mg.kg ⁻¹	C facilement extrait %	C microbien %	C métabol. %
D20	0-12	50884,5	0,2	0,3	24,2
	25-40	26993,5	0,2	0,2	15,0
	> 105	2764,3	0,5	0,6	25,3
D40	0-10	37375,1	0,4	0,6	29,0
	30-45	9157,0	0,7	0,5	22,8
	110-120	1363,3	1,2	1,4	47,0
D60	0-10	40716,4	0,3	0,4	22,3
	30-43	7543,5	0,5	0,5	19,1
	> 100	1469,0	1,2	0,9	22,0
Métatuf	0-14	90400,0	0,3	0,3	19,9
	30-50	50400,0	0,1	0,2	16,0
	110-120	11900,0	0,3	0,4	29,4

Le carbone extrait de la biomasse microbienne est du même ordre de grandeur (de 0,2 à 1,4% du carbone total). Ces valeurs sont inférieures à celles de Nicolardot et Chaussod (1986) qui signalent que la biomasse microbienne carbonée du sol peut aller de 1 à 4% du carbone total. Toutefois, le pourcentage de carbone microbien extrait n'est que de 45% avec cette méthode lorsque les dosages ont lieu en détection infrarouge après combustion (Joergensen, 1996). Les pourcentages obtenus sont ainsi ramenés à des valeurs plus proches (0,45 à 3,1%). Les différences entre peuplements sont là encore peu marquées.

Le carbone des métabolites représente une part beaucoup plus importante que les deux compartiments précédents : Il est généralement supérieur à 20% en surface et augmente très nettement avec la profondeur.

Le carbone non extrait qui représente le carbone restant atteint environ 75% du carbone organique total. Le carbone total est deux fois plus élevé dans le peuplement sur métatuf, essentiellement du fait de ce carbone plus résistant qui est en proportion légèrement plus importante dans ce peuplement

IV.2.5.4. Conclusion sur les stocks de carbone

Les quatre sols possèdent des valeurs de carbone total que l'on peut trouver habituellement dans la littérature. Joergensen *et al.* (1995) citent ainsi des valeurs allant de 18200 à 180500 mg.kg⁻¹ pour les horizons A de 38 sols de hêtraies. Les

biomasses microbiennes calculées (en utilisant un k_{EC} de 0,45, Tableau 4.13) sont également dans la fourchette fournie par cet auteur (de 28 à 1452 mg.kg^{-1}). Lemaître *et al.* (1995a) dans un sol agricole calcique donnent une valeur de carbone microbien extrait et surtout une valeur de carbone facilement extractible inférieure à celles données dans cette étude (respectivement 127 et 23 mg.kg^{-1}). L'ensemble de ces valeurs confirme que les sols étudiés possèdent des compartiments carbonés quantitativement élevés. Bien qu'anciennement agricoles, ils possèdent donc maintenant des caractéristiques nettes de sols forestiers au niveau des compartiments organiques.

Tableau 4.13. Estimation de la biomasse microbienne carbonée réelle à Vauxrenard.

Peuplement	Horizon	Carbone microbien extrait ¹	Biomasse microbienne ²
D20	0-12	168,4	374,2
	25-40	61,1	135,8
	> 105	17,1	38,0
D40	0-10	229,0	508,9
	30-45	46,5	103,3
	110-120	18,8	41,8
D60	0-10	152,9	339,8
	30-43	36,1	80,2
	> 100	13,2	29,3
Métatuf	0-14	245,6	545,8
	30-50	91,1	202,4
	110-120	46,3	102,9

¹ : carbone extrait après fumigation - carbone facilement extractible (en mg.kg^{-1})

² : carbone microbien extrait / k_{EC}

Au vu des figures 4.16 et 4.17, il n'y a pas d'effet "âge du peuplement" sur la quantité de carbone facilement extractible ou de carbone microbien. Le colluvionnement du sol sur métatuf sur le sol D20 ne semble pas avoir d'effet sur ces deux compartiments. La matière organique carbonée difficilement extractible peut provenir en D20 du colluvionnement ou d'une qualité de matière organique variable avec l'âge des peuplements. La vitesse de minéralisation actuelle des trois peuplements est toutefois indépendante de la taille de ces stocks (voir les résultats de l'incubation *in situ*). Le colluvionnement de matière organique, s'il existe, ne

peut donc jouer que sur la capacité des peuplements à soutenir à long terme une vitesse de minéralisation intense. Notons toutefois que la compartimentation de la matière organique n'a été effectuée que par une étude de la dégradabilité. Une spéciation chimique de la matière organique de D20 et du peuplement sur métatuf aurait permis de savoir si oui ou non il existait une pollution organique de l'un sur l'autre. Néanmoins, la compartimentation effectuée, certes grossière, a eu lieu sur différents horizons des profils et a fourni des estimations chiffrées des différents compartiments définis. Nous pouvons ainsi conclure que si le colluvionnement de matière organique carbonée existe, il est quantitativement peu important, porte sur des matières peu décomposables et ne joue pas sur les vitesses actuelles de minéralisation.

IV.3. Étude de l'influence du passé cultural

IV.3.1. Contexte

Nous avons vu plus haut que la minéralisation et la nitrification en sols acides sont influencées par des paramètres microclimatiques et pédologiques, dont deux nous sont apparus importants :

- la température (voir aussi Stanford *et al.*, 1973, Foster, 1989, Emmer et Tietema, 1990, Grundmann *et al.*, 1995, Zanner et Bloom, 1995, Stark, 1996) ;
- l'humidité du sol (voir aussi Tietema *et al.*, 1992, et Grundmann *et al.*, 1995).

D'autres paramètres, dont l'influence est visiblement variable, sont également cités dans la littérature : le pH (Tietema *et al.*, 1992), la texture du sol (Hassink, 1995), la pression partielle d'oxygène (Grundmann *et al.*, 1995), la concentration en ammonium (Stark et Firestone, 1996) et le rapport C/N (Persson et Wirén, 1993, Prescott et Preston, 1994). Pourtant, dans les sites que nous avons étudiés, ces paramètres ne varient pas suffisamment pour que leur influence sur le potentiel minéralisateur (Dendooven *et al.*, 1995) et *a fortiori* nitrificateur, des sols soit évaluée. Parmi les sites que nous avons étudiés, plusieurs ont été cultivés au siècle dernier, avant de devenir forestiers. C'est le cas notamment des peuplements de Vauxrenard. La vieille pessière à Aubure a quant à elle peut-être été pâturée (pâturage de crête en forêt).

Or, Glatzel (1991) et Hüttl et Schaaf (1995) se sont intéressés à l'importance de certaines pratiques anciennes (ramassage des litières, pâturages) sur les disponibilités actuelles des sols forestiers en cations. De plus, Koerner *et al.* (1997) montrent que la distribution des espèces nitrophiles en forêt dépend de l'origine

ancienne des sols. Nous avons donc voulu savoir si le fait d'avoir utilisé à des fins agricoles au siècle dernier des sols actuellement forestiers influait encore aujourd'hui sur leur fertilité et plus particulièrement sur la minéralisation et la nitrification.

Des mesures de minéralisation et de nitrification potentielle ont donc été réalisées au laboratoire sur des sols provenant de 14 placettes forestières vosgiennes. La description de la méthode d'incubation utilisée est donnée en III.2. Les différentes placettes étudiées et leur passé respectif sont détaillés en II.2.3. Pour mémoire, rappelons que les placettes sont réparties sur 4 sites à des altitudes comprises entre 650 et 800 m. Cinq type d'utilisation ancienne ont été étudié : ancien champ, ancien pré fertilisé, ancienne pâture, ancien jardin et forêt ancienne. Cette dernière utilisation sert de témoin théorique et est donc représentée dans chacun des sites.

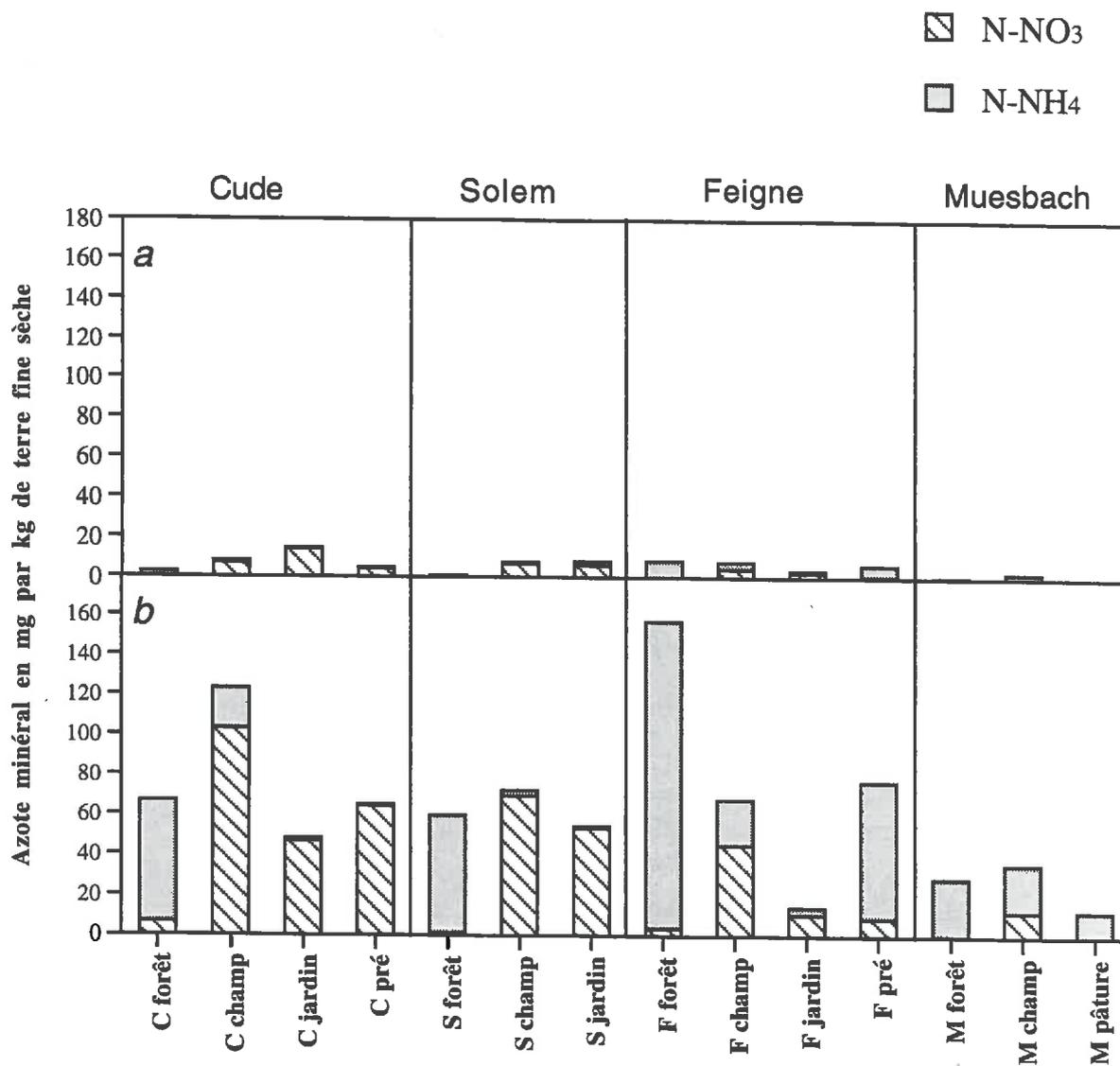
IV.3.2. Résultats

La concentration moyenne en azote minéral ($N-NO_3^- + N-NH_4^+$) de chaque site *avant incubation* n'est pas différente entre la Cude, le Solem et la Feigne (Figure 4.18a). Elle est inférieure ($P < 0,001$) au Muesbach. Il y a plus d'azote minéral dans le sol des anciennes terres et des anciens jardins que dans celui des forêts anciennes ($P < 0,05$). La concentration de la pâture du Muesbach est la plus faible des 14 placettes étudiées.

Après incubation, les concentrations en azote minéral ont augmenté dans chacune des 14 placettes étudiées (Figure 4.18b). La concentration moyenne par site est significativement plus faible au Muesbach, dans les horizons A de podzols très sableux, plus ou moins brunifiés. On ne distingue pas d'effet du type d'utilisation passée sur les capacités minéralisatrices des sols. Les anciens champs possèdent des capacités minéralisatrices supérieures dans 3 des 4 sites (la Cude, le Solem, le Muesbach), mais l'ancienne forêt de la Feigne possède la plus haute capacité minéralisatrice. Les trois autres forêts anciennes et les deux anciens prés ont des capacités intermédiaires. Les trois anciens jardins et l'ancienne pâture du Muesbach possèdent les plus faibles capacités.

Avant incubation, les concentrations initiales en nitrate sont proches de zéro dans les forêts anciennes, quel que soit le site (Figure 4.18a). Elles sont significativement supérieures dans toutes les anciennes parcelles agricoles, à l'exception de l'ancienne pâture du Muesbach. Les concentrations sont toutefois

Figure 4.18. Étude de l'influence du passé cultural : concentrations en azote minéral



a - Avant incubation (3 répétitions)

b - Après 4 semaines d'incubation au laboratoire à 30°C (2 répétitions)

plus élevées dans les anciennes parcelles agricoles des 2 sites étant sur les substrats géologiques plus riches (la Cude et le Solem).

Après l'incubation, les concentrations en nitrate des anciennes forêts sont toujours très faibles (Figure 4.18b). Elles ont en revanche fortement augmenté dans les anciennes parcelles agricoles à l'exception de la pâture. Avant comme après l'incubation, le pourcentage de nitrate ($100 * N-NO_3^- / (N-NO_3^- + N-NH_4^+)$) est toujours significativement inférieur ($P < 0,001$) à celui des anciennes parcelles agricoles (Figure 4.19). La nitrification est donc spécialement élevée dans les anciennes parcelles agricoles étudiées, à l'exception de la pâture du Muesbach où elle est inhibée. La différence entre forêts anciennes et anciennes parcelles agricoles est plus accentuée dans les deux sites sur des substrats géologiques plus riches, la Cude et le Solem.

L'horizon 15-30 montre des tendances similaires à l'horizon supérieur (Figure 4.20). L'intensité de la minéralisation et de la nitrification diminue fortement avec la profondeur, à l'exception de l'ancien jardin à la Feigne.

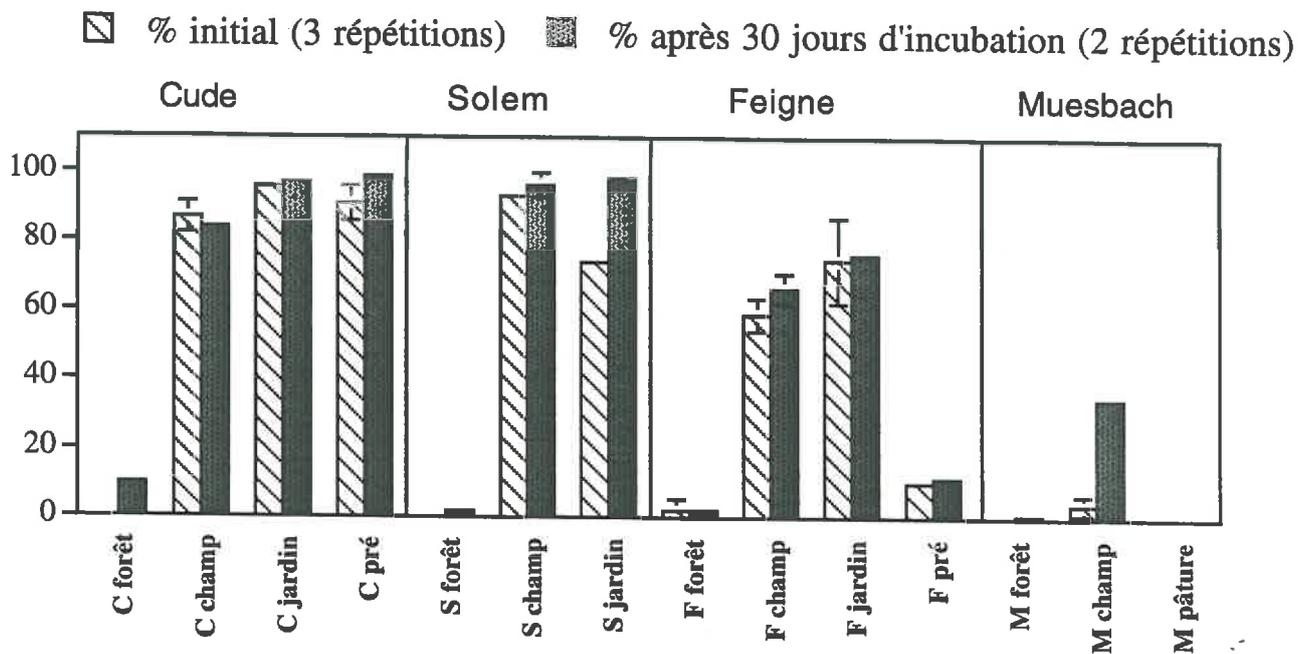
A la Cude, l'azote minéralisé est presque entièrement nitrifié dans l'ancien champ, l'ancien jardin et l'ancien pré, quel que soit l'horizon considéré (Figure 4.21). Dans l'ancienne forêt, la nitrification est réduite, mais pas entièrement inhibée. Elle est même proportionnellement plus importante dans l'horizon 15-30, puisqu'elle atteint 35% de la minéralisation, contre 10% en surface.

Au Solem, les deux horizons de l'ancien champ d'une part, de la forêt ancienne de l'autre, ont un comportement similaire. La nitrification et la minéralisation sont en revanche complètement inhibées dans l'horizon 15-30 de l'ancien jardin.

L'horizon 15-30 du sol de la forêt ancienne de la Feigne se distingue par une minéralisation plus intense que dans les sols anciennement cultivés. La minéralisation et la nitrification sont plus intenses dans l'horizon 15-30 de l'ancien jardin que dans l'horizon 0-15. Le comportement de l'ancien jardin de la Feigne est donc en partie opposé à celui du Solem. La nitrification est également plus intense (quantitativement et surtout proportionnellement) dans l'horizon 15-30 de l'ancien pré qu'en surface.

Au Muesbach, la minéralisation est réduite dans toutes les placettes. En profondeur, la minéralisation et la nitrification sont encore plus faibles. Toutefois, la nitrification, complètement inhibée dans l'horizon 0-15 de l'ancienne pâture, est mesurable, de façon réduite, dans l'horizon 15-30.

Figure 4.19. Pourcentage de $N-NO_3^-$ par rapport à l'azote minéral total en fonction de l'utilisation ancienne



La barre représente + ou - un écart type

Figure 4.20. Influence du passé cultural : azote minéral produit dans les horizons 0-15 et 15-30 cm
 - a - $N-NO_3^-$ - b - $N-NO_3^- + N-NH_4^+$

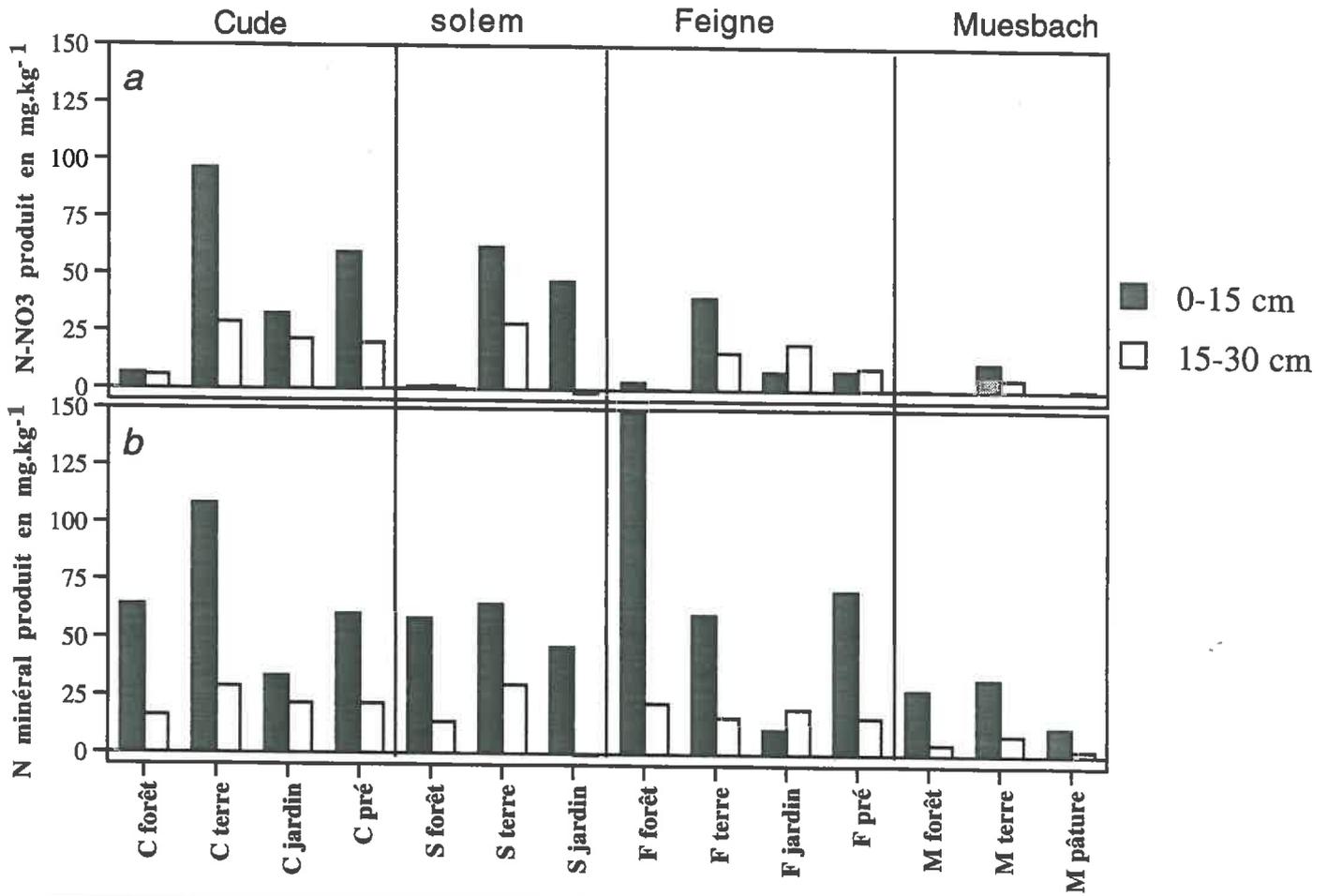
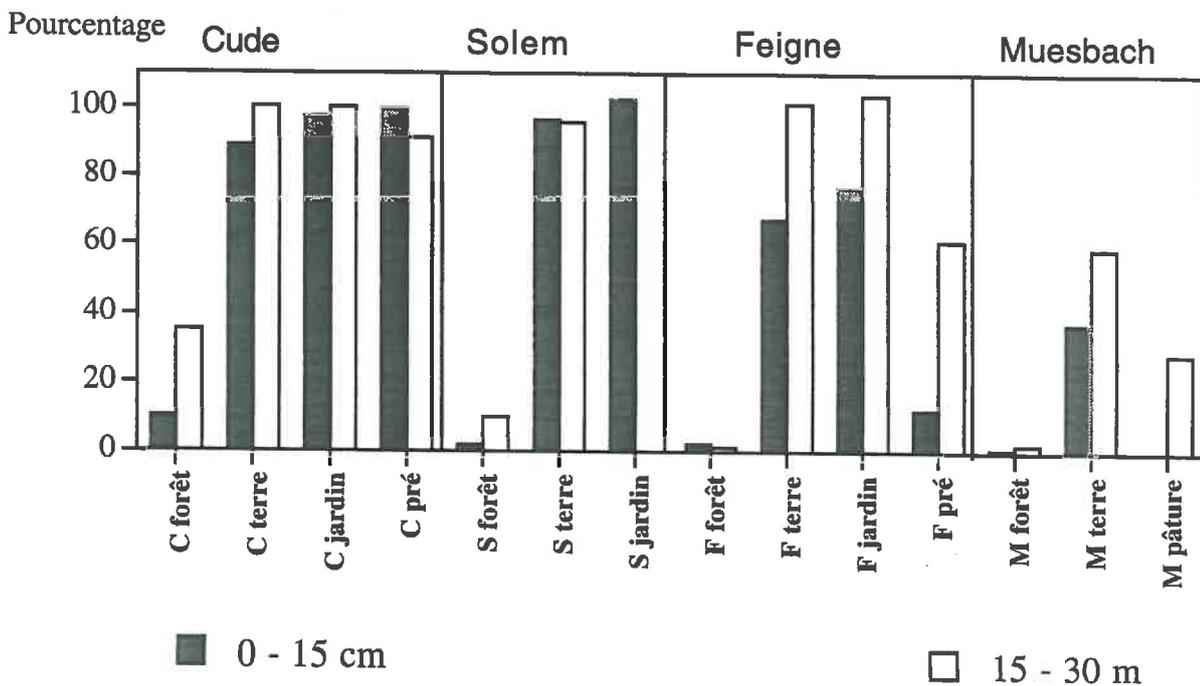


Figure 4.21. Pourcentage de nitrate produit en 4 semaines d'incubation en fonction de la profondeur



IV.3.3. Discussion

La minéralisation potentielle est effective dans les quatre sites étudiés, mais elle est nettement plus faible dans le site le plus pauvre, possédant un sol podzolique très sableux (Muesbach). Dans les trois autres sites, il n'y a pas d'effet site ou type de sol sur la minéralisation. La variabilité entre différentes placettes (donc différentes utilisations passées) dans un même site est en effet plus importante qu'entre 2 sites différents, notamment à la Feigne. Toutefois, nous n'observons pas d'effet du type d'utilisation ancienne des sols sur la minéralisation de l'azote, si ce n'est une possible inhibition dans les anciens jardins.

La nitrification est en revanche fortement favorisée dans les anciennes parcelles agricoles, à l'exception de la pâture du Muesbach, vis à vis des forêts anciennes. Nous avons vérifié cette activation de la nitrification en nous servant d'un traceur de la nitrification : le ^{15}N . Il a en effet déjà été démontré que le $\delta^{15}\text{N}$ du sol est corrélé avec la nitrification (Garten et Van Miegroet, 1994)⁵⁵.

Dans les 14 placettes étudiées, cette relation n'est pas directement vérifiée car elle est masquée par la grande variabilité entre sites. Nous avons donc utilisé des $\delta^{15}\text{N}$ relatifs⁵⁶ que nous avons mis en relation avec des nitrifications relatives⁵⁷ (Figure 4.22).

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ relatif sont alors fortement corrélées avec le pourcentage relatif de nitrate produit.

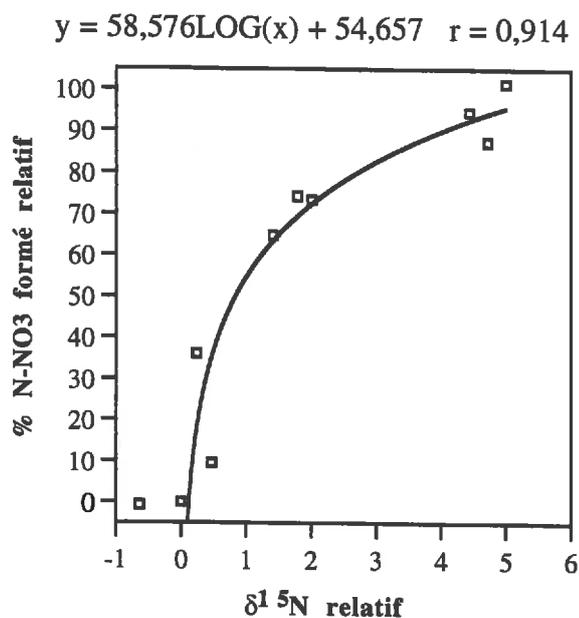
En sols forestiers, des $\delta^{15}\text{N}$ élevés peuvent résulter d'un enrichissement direct par la culture antérieure (e.g. la fertilisation par le fumier, Riga *et al.*, 1971, le labour, Emmett *et al.*, 1998). Ils ont pu être maintenus par le drainage de nitrate, appauvri en ^{15}N (Koopmans *et al.*, 1997) ou par la dénitrification saisonnière d'une fraction du nitrate produit.

⁵⁵ Rappelons que la nitrification discrimine l'isotope léger (^{14}N) de l'azote vis à vis de l'isotope lourd (^{15}N). Le produit de la nitrification, c'est à dire le nitrate est donc appauvri en ^{15}N par rapport au substrat de départ. Les sorties de nitrate du système, par drainage (Koopmans *et al.*, 1997) ou dénitrification laissent donc un stock d'azote "enrichi" en ^{15}N .

⁵⁶ $\delta^{15}\text{N}$ relatif = $\delta^{15}\text{N}$ de l'horizon supérieur de la placette considérée - $\delta^{15}\text{N}$ de la forêt ancienne du site comprenant la placette considérée.

⁵⁷ nitrification relative = pourcentage de nitrate formé dans l'horizon supérieur de la placette considérée - pourcentage de nitrate formé dans l'horizon supérieur de la forêt ancienne du site comprenant la placette considérée.

Figure 4.22. Étude de l'influence du passé culturel : pourcentage relatif de nitrate formé en fonction du $\delta^{15}\text{N}$ relatif



Avec $\% \text{ N-NO}_3 \text{ formé relatif} = \left[\frac{100 \cdot \text{N-NO}_3}{\text{N-NO}_3 + \text{N-NH}_4} \right]_{\text{champ, pré, jardin, pâture ou forêt d'un site}} - \left[\frac{100 \cdot \text{N-NO}_3}{\text{N-NO}_3 + \text{N-NH}_4} \right]_{\text{forêt du même site}}$

$\delta^{15}\text{N relatif} = \delta^{15}\text{N}_{\text{champ, pré, jardin, pâture ou forêt d'un site}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{forêt du même site}}$

La haute capacité nitrificatrice des sols forestiers anciennement cultivés peut être corrélée à un changement de communauté microbienne, entre la microflore nitrificatrice d'une part, et la microflore consommatrice de nitrate de l'autre (Stark et Hart, 1997). Ce changement a pu être induit par le labour, qui favorise la minéralisation et la nitrification (Lossaint et Rapp, 1960). Il a ensuite pu être maintenu par de plus fortes teneurs en phosphore, elles aussi favorables à la nitrification (Le Tacon, 1972, Troelstra *et al.*, 1990). Dans les 14 placettes étudiées, l'intensité de la nitrification et les teneurs en phosphore sont en effet corrélées ($r = 0,67$, $P < 0,02$).

Les anciens champs, les anciens jardins, les anciens prés, où la nitrification est favorisée ont en effet été soumis à des enrichissements (Koerner, 1999), *via* les déjections animales ou les déchets ménagers par exemple (voir II.3.2.). Les forêts anciennes en revanche, ont subi des exportations importantes d'éléments minéraux (Koerner et Tabeaud, 1993, Hüttl et Schaaf, 1995). L'absence de nitrification dans l'ancienne pâture, privée des déjections animales, incite à penser que le facteur initiateur de la nitrification (la microflore) a donc été amené par les amendements organiques (fumier).

Il convient toutefois de nuancer les différentes conclusions énoncées plus haut :

- la nitrification, quoique très réduite, existe néanmoins dans la forêt ancienne de la Cude, sur le substrat le plus riche. La disponibilité en éléments minéraux pourrait donc suffire à maintenir l'existence d'une microflore nitrificatrice.

- De la même manière, la seule pâture étudiée est située sur le substrat le plus pauvre. L'absence constatée de nitrification peut donc également être en relation avec la pauvreté du site. La notion de transfert de fertilité (Koerner *et al.*, 1997) introduite pour l'ancienne pâture ne peut être pour l'instant généralisée. Notons toutefois que dans l'ancien champ du Muesbach, sis juste à côté, la nitrification existe.

- Seules des forêts anciennes de résineux ont été étudiées. Le cas de la hêtraie à Aubure, qui existe depuis au moins 1750 et où la nitrification est intense, conduit à ne pas généraliser les résultats obtenus à l'ensemble des forêts immémoriales. Il est possible que la nitrification soit favorisée dans certaines forêts anciennes par un facteur inhérent aux peuplements feuillus (qualité de la litière, voir Gower et Son, 1992, luminosité). L'histoire forestière à Aubure est trop incertaine pour pouvoir trancher. En effet, les tentatives de reboisement effectuées en 1846 suggèrent une importante déforestation, donc une exploitation

par le bétail et l'homme. La hêtraie d'Aubure, bien que forêt immémoriale, pourrait donc être atypique.

- Enfin, la stimulation de la nitrification se poursuit généralement en profondeur. Les jardins, qui sont les sols les plus perturbés⁵⁸, sont aussi ceux qui présentent le comportement le plus variable pour l'horizon 15-30. La nitrification est forte dans l'ancien jardin à la Cude, mais moins que dans la couche supérieure. Elle est plus forte dans la couche 15-30 que dans l'horizon de surface dans l'ancien jardin à la Feigne. Elle est en revanche complètement inhibée dans l'horizon 15-30 de l'ancien jardin du Solem, où la minéralisation nette est également complètement bloquée. Il y a donc très probablement dans ce dernier cas une stimulation de l'immobilisation microbienne. Le caractère assez artificiel des anciens jardins (celui du Solem par exemple est situé très visiblement sur une terrasse de pierres apportées) empêche une uniformité réelle des types de sol et entraîne cette disparité dans l'horizon inférieur. En surface cependant, il est probable que les apports (déchets), l'aération due au travail humain (bêchage), et les hautes teneurs en Phosphore (consécutives aux apports) expliquent le maintien d'une forte nitrification.

Il n'a pas été possible de prouver une influence du passé cultural sur la minéralisation. L'interprétation de l'intensité de la minéralisation à Vauxrenard est donc toujours hypothétique : est-elle due au changement de végétation, à un passé agricole ou à l'action conjuguée des deux facteurs ? L'intensité de la nitrification dans les trois placettes étudiées est vraisemblablement liée au passé agricole des sols. La nitrification semble en effet peu efficace dans les vieux sols forestiers sous peuplements de Douglas (Van Miegroet et Cole, 1985). A Vauxrenard en revanche, les sols sont tous d'anciens sols cultivés (on voit encore les traces d'anciennes terrasses en D40) sur des substrats géologiques relativement riches. Comme dans l'ancien champ de la Cude et du Solem, la nitrification dépasse 85% de la minéralisation. Il est donc probable que l'ancienne utilisation agricole de ces sols explique en grande partie l'intensité de la nitrification, conditionnée également par la richesse de la roche mère en éléments alcalins et alcalino-terreux.

IV.3.4. Conclusion sur l'effet du passé cultural

Près d'un siècle après l'abandon et le reboisement en conifères, les anciennes parcelles agricoles fertilisées ont toujours une capacité nitrificatrice

⁵⁸ Il s'agit en fait de sols artificiels constitués d'une couche de terre déposée à proximité de la maison sur une couche de pierres, et retenus par des murs de pierres (voir II.3.2.3.).

plus élevée que les sols des forêts dites immémoriales, ou que les sols des parcelles appauvris. Par conséquent, l'utilisation ancienne des sols doit être considérée comme un des paramètres majeurs contrôlant la nitrification en forêt et doit donc être prise en compte dans toute tentative de modélisation de la nitrification. La richesse du substrat géologique module cependant l'intensité de la nitrification entre les différents sites. Il est probable qu'à Vauxrenard, la nitrification presque totale de l'azote minéralisé est une conséquence de l'ancienne utilisation agricole des sols.

Le $\delta^{15}\text{N}$ du sol est dépendant lui aussi du passé cultural et, par suite, fortement corrélé avec la nitrification potentielle. Il peut donc être utilisé comme traceur des pratiques anciennes ayant enrichi le sol et continuant aujourd'hui à stimuler la nitrification.

IV.4. Synthèse sur le cycle de l'azote en forêt

IV.4.1. Déterminisme de la production de l'azote minéral

Dans les deux bassins versants étudiés sur le long terme, deux paramètres physiques sont apparus déterminants quant à l'intensité de la minéralisation (Tableau 4.14), la température et l'humidité du sol.

1- L'augmentation de la température stimule la minéralisation dans les six peuplements étudiés, vraisemblablement en activant la microflore nitrificatrice. C'est donc le facteur limitant en hiver.

2- L'humidité semble jouer un rôle un peu moins important, notamment à Vauxrenard. Toutefois, au printemps et en automne, ce sont fréquemment les variations d'humidité qui régulent les variations de minéralisation. De la même manière, la faible teneur en eau du sol en E45 semble limiter la production d'azote minéral dans ce peuplement.

Les deux paramètres étant antagonistes, de fortes températures, en asséchant le sol à long terme peuvent faire tomber les flux de production.

L'influence du passé cultural est en revanche très nette sur la nitrification dans les peuplements forestiers. La nitrification est plus élevée dans un même site sur les anciens sols agricoles enrichis. En revanche, la nitrification est inhibée dans les forêts immémoriales, et peut-être dans les pâtures.

L'influence de l'essence apparaît également importante, mais n'a pu être directement démontrée. Ainsi, à Vauxrenard, la plantation de Douglas a

visiblement déstabilisé la matière organique originelle et a provoqué une minéralisation excédentaire par rapport aux besoins des peuplements. Toutefois, nous ne pouvons séparer ce qui pourrait relever de l'influence du Douglas et ce qui relève des effets des anciennes cultures. A Aubure, la différence entre les vitesses de minéralisation et de nitrification de H150 (Hêtre) d'une part et de E90 (Épicéa) de l'autre n'est peut-être pas due uniquement à un effet essence mais exprime vraisemblablement la différence d'humidité entre les sols des deux peuplements.

L'influence de la richesse du substrat est parfois moins nette. A Aubure, la vitesse de minéralisation en H150, sur podzol, est ainsi plus rapide qu'en E90 sur sol brun acide. En revanche, la nitrification est en moyenne quantitativement plus importante dans les sites où le substrat minéral est riche (la Cude et le Solem, par rapport à la Feigne et surtout au Muesbach).

De même, l'âge des peuplements ne semble pas avoir d'effet déterminant sur l'intensité de la minéralisation. À Vauxrenard, la minéralisation potentielle est identique entre les trois peuplements. Sur le terrain, la minéralisation est différente entre les trois peuplements, mais elle ne varie pas de façon linéaire avec l'âge (la minéralisation est la plus intense en D60, puis en D20 et en D40). A Aubure, un effet âge sur la nitrification sous pessière est envisageable dans les peuplements E15, E45 et E90. Cet effet est toutefois occulté sur l'ensemble du bassin versant (voir les résultats des pessières J1 à J7) par un ou plusieurs autres paramètres (type de sol, utilisation ancienne...).

Tableau 4.14. Déterminisme de la minéralisation de l'azote et de la nitrification à Aubure, à Vauxrenard et dans les sites d'étude de l'influence du passé cultural.

	Tempéra -ture	Humidité	Passé	Essence	substrat	âge
Aubure						
<i>Minéralisation</i>	oui	oui	?	?	non	non
<i>Nitrification</i>	oui	oui	?	?	non	oui
Vauxrenard						
<i>Minéralisation</i>	oui	oui	(D40 ?)	oui	non	non
<i>Nitrification</i>	oui	oui	oui (?)	n.d.	non	non
Cude, Solem, Feigne, Muesbach						
<i>Minéralisation</i>	n.d.	n.d.	non	n.d.	oui	n.d.
<i>Nitrification</i>	n.d.	n.d.	oui	n.d.	oui	n.d.

oui indique un effet du paramètre sur la minéralisation ou la nitrification dans le site (ou la série de sites) considéré.

non indique qu'aucun effet n'a été décelé.

? indique que les résultats ne sont pas suffisants pour se prononcer sur l'effet du paramètre.

n.d. indique que le paramètre n'a pas été étudié dans le site (ou la série de sites) considéré

IV.4.2. Dynamique du cycle de l'azote et conséquences sur la fertilité du système

Dans un même site, les apports atmosphériques d'azote au sol sont fonction de l'âge des peuplements (ils diminuent quand l'âge des peuplements diminue) et différent entre feuillus et résineux (Van Praag et Weissen, 1984). Dans l'ensemble des peuplements étudiés, les apports sont modérés à moyens (7,5 à 19,8 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹). Ils sont généralement inférieurs, voire très inférieurs aux flux internes à l'écosystème, minéralisation, nitrification et prélèvements, et n'ont aucune activité régulatrice des flux de production.

La minéralisation est plus variable entre les sites. Elle est moyenne en E45, mais est élevée dans les peuplements de Vauxrenard, suite à l'introduction du Douglas. Cette vitesse de minéralisation est fortement dépendante de la température, de l'humidité et de l'essence. Elle est indépendante de l'âge des

peuplements. La richesse du substrat est également déterminante de l'intensité de la minéralisation entre différents sites⁵⁹.

La nitrification est elle aussi dépendante de la température, mais l'optimum de température pour la nitrification est différent (inférieur en E90) de celui de la minéralisation. La nitrification dépend également de l'humidité. L'effet de l'âge des peuplements est incertain : il pourrait être en cause dans l'inhibition de la nitrification en E45, mais ne semble pas intervenir à Vauxrenard. *Le taux de nitrification est en revanche fortement fonction du passé cultural.* D'un site à l'autre, l'intensité de la nitrification est également fonction du type de substrat.

L'intensité et la forme des apports et de la minéralisation détermine la quantité d'azote minéral disponible pour le prélèvement racinaire. La quantité d'azote minéral prélevé est alors fonction d'une part de la fourniture en azote minéral, rarement limitante pour les peuplements étudiés (E45 ?), de l'autre des besoins en azote des peuplements, déterminés essentiellement par le type d'essence, et par l'âge des peuplements⁶⁰. Les arbres utilisant l'azote disponible dans le sol, la forme d'azote minéral prélevée est fonction de l'intensité de la nitrification. Dans les sites étudiés, la nitrification étant forte dans 5 peuplements sur 6, le nitrate représente la composante principale du prélèvement. En E45 toutefois, la nitrification étant faible, l'essentiel du prélèvement est effectué sous forme d'ammonium. L'Épicéa semble donc indifférent à la forme de sa nutrition azotée, ou tout au moins est-il capable d'utiliser indifféremment l'une ou l'autre forme, suivant la disponibilité.

La quantité d'azote minéral disponible d'une part et l'intensité des prélèvements de l'autre vont conditionner les pertes en azote, essentiellement fonction du nitrate résiduel après prélèvement. Des peuplements où la dynamique de l'azote est très différente peuvent ainsi aboutir à des pertes similaires. C'est le cas à Aubure des peuplement E45 et H150 (Figure 4.10). En E45, les apports sont modérés, ainsi que la vitesse de minéralisation. L'azote minéral est alors utilisé

⁵⁹ Les résultats exposés ici ne sont valables que dans le cadre de ce travail, notamment en ce qui concerne la profondeur de sol étudié, à savoir généralement 15 cm, au mieux 30. Il est possible que des effets âge ou essence soient ainsi perceptibles dans les horizons profonds alors qu'il n'en est rien dans l'horizon supérieur.

⁶⁰ L'effet de ce dernier paramètre n'est pas visible dans nos placettes, mais il est probable que sur des peuplements encore plus jeunes, il aurait été sensible. Il apparaît toutefois que le Douglas à 60 ans continue à prélever fortement de l'azote, donc à croître.

entièrement par le peuplement et les pertes par drainage sont nulles, d'autant plus que la nitrification est très faible. En H150, la vitesse de minéralisation est très élevée, mais l'azote est utilisé dans sa quasi-totalité, vraisemblablement par les organes souterrains. Le drainage est alors très réduit, et est bien inférieur aux apports atmosphériques. Il est donc difficile de prévoir la dynamique interne de l'azote, c'est à dire l'intensité de la minéralisation et des prélèvements, en mesurant uniquement les flux d'azote à l'entrée et à la sortie de l'écosystème.

En E90 en revanche, le peuplement a atteint sa capacité de saturation en azote. Les apports atmosphériques au sol sont plus importants suite à la diminution de l'absorption foliaire. Les prélèvements radiculaires sont plus élevés qu'en E45, mais ne peuvent suffire à utiliser la totalité de l'azote minéral disponible. L'azote minéral excédentaire quitte alors le système par drainage. La nitrification étant active dans ce peuplement, la quasi-totalité des pertes s'effectue sous la forme de nitrate. Ces pertes s'avèrent supérieures aux apports et tendent d'une part à acidifier le système (Van Breemen *et al.*, 1984), de l'autre à appauvrir le complexe d'échange. Il se produit en effet une substitution des cations alcalins et alcalino-terreux sur le complexe d'échange par des ions H^+ issus de la nitrification et Al^{3+} rendus solubles par la baisse de pH du milieu. Les cations dits basiques sont alors déplacés vers la solution du sol et accompagnent le nitrate dans les eaux de drainage (maintien de l'électroneutralité).

En hiver, lorsque se produit une diminution sensible de l'intensité des prélèvements, la différence entre sorties et entrées d'azote s'accroît en E90 et contribue à aggraver l'acidification du sol. L'acidité temporaire engendrée par le cycle de l'azote est donc encore supérieure à celle calculée par le bilan entrées-sorties annuel. De plus, les prélèvements azotés s'accompagnant de prélèvements d'éléments minéraux, la "pression" du prélèvement sur les réserves minérales du sol contribue encore à appauvrir le sol à long terme. En effet, après exportation du bois, le stock d'éléments minéraux du sol perd l'une de ses deux voies naturelles de renouvellement, le retour au sol. Seule l'altération de la roche mère subsiste pour fournir aux sols les éléments minéraux nécessaires à la croissance des peuplements. Sur une roche pauvre comme le Granite du Brézouard, la pérennité de la vieille pessière n'est donc pas assurée à long terme (Fichter, 1997).

À Vauxrenard, la déstabilisation de la matière organique suite à la modification spécifique a provoqué une minéralisation exacerbée. En dépit d'apports moyens et de prélèvements très importants, la situation déjà présente en E90 à Aubure est ici amplifiée. Les pertes sont très supérieures aux apports et s'effectuent à 90% sous forme de nitrate. Il en résulte une acidification et un appauvrissement du système, encore plus rapides qu'à Aubure. En dépit de vitesses d'altération similaires ou supérieures (Ezzaïm, 1997), le bilan entrées-sorties est

déficitaire pour l'ensemble des actions alcalins ou alcalino-terreux, sauf pour le potassium en D60. La gestion durable d'un écosystème forestier comme celui de Vauxrenard passe donc par :

une exportation du tronc seul lors de la récolte (Marques, 1996) permettant ainsi un "retour" d'éléments minéraux au système ;

une récolte tardive, avec une révolution supérieure à 60 ans, pour profiter de l'augmentation de l'efficacité des arbres dans l'utilisation des éléments minéraux avec l'âge. Les prélèvements devant diminuer après 60 ans, la "pression" du prélèvement sur la réserve minérale du sol est donc moins forte. En revanche, l'intensité de la minéralisation et de la nitrification étant indépendante de l'âge, il est probable que les pertes par drainage augmenteraient encore dans l'adoption de ce cas de figure. Dans cet écosystème fortement perturbé, il importe donc de trouver le juste équilibre entre "pertes" par prélèvements et par drainage. Celui-ci passe peut-être par une plantation plus espacée permettant à la flore de sous-bois d'absorber l'azote minéralisé et nitrifié.

V. CINQUIEME PARTIE :

CONCLUSION

V. CONCLUSION

V.1. Retour sur la méthodologie employée

La méthode de mesure *in situ* des flux d'azote a fourni des estimations saisonnières et annuelles de la minéralisation, de la nitrification et des prélèvements. Ces estimations ont été effectuées à partir des mesures directes et répétées des flux d'azote déposés et drainés et des concentrations en azote minéral du sol en présence ou non de racines vivantes. A ces résultats ont été associés des mesures de biomasse et de minéralomasse des peuplements, d'immobilisation annuelle d'azote et de chutes de litière. Ce sont donc les principaux flux nets du cycle de l'azote dans l'écosystème qui ont été mesurés. Ces mesures ont été effectuées au cours de quatre années consécutives dans 6 peuplements forestiers des Vosges et du Beaujolais. Dans les Vosges, les peuplements étudiés étaient deux pessières contiguës, âgées respectivement de 45 (E45) et 90 ans (E90), et une hêtraie de 150 ans. Dans le Beaujolais, les peuplements suivis étaient trois peuplements de Douglas âgés respectivement de 20, 40 et 60 ans (D20, D40 et D60). Ces sites font l'objet d'études exhaustives du cycle des éléments minéraux.

Cette méthode d'incubation *in situ* s'est avérée sensible aux facteurs climatiques, notamment aux variations de température et d'humidité. Elle permet ainsi de préciser leur influence. Elle présente l'avantage de limiter les perturbations et donc les artefacts : le sol reste en place, sans être tamisé. Il est soumis aux mêmes conditions à l'intérieur qu'à l'extérieur des cylindres, au prélèvement d'eau et d'éléments minéraux près. Néanmoins, certaines limitations demeurent. Le problème posé par l'humidité n'a pas été résolu. Cette limitation découle du principe même de la méthode, qui consiste à supprimer le prélèvement radiculaire dans les cylindres. Les racines asséchant le sol, l'humidité est alors artificiellement augmentée dans les cylindres. Cet artefact peut favoriser la minéralisation en été dans les cylindres par rapport au sol en place⁶¹. L'importance de cette perturbation reste limitée en dehors de cette saison. Une expérience au laboratoire nous a de plus démontré que ce biais était faible. Dans les sols à tendance hypoxique (gley, pseudogley), la méthode ne pourrait être employée sans modification visant à rendre l'humidité dans les cylindres plus proche de celle du sol environnant. De plus, la question de l'importance des

⁶¹ La température dans les cylindres est identique à celle du sol en place, mais ce dernier s'assèche plus vite, ce qui, d'après nos résultats, est défavorable à la minéralisation.

racines coupées à l'intérieur des cylindres, en tant que sources ou puits d'éléments, reste posée. Une inhibition radicaire éventuelle de la nitrification, supprimée dans certains peuplements lors de l'introduction des cylindres, a également été envisagée.

D'autres incertitudes demeurent. Les flux mesurés par la méthode sont des flux nets, après suppression de l'immobilisation microbienne. L'utilisation d'un traceur (^{15}N) permettrait de quantifier la minéralisation et la nitrification brutes, et par différence, l'immobilisation microbienne.

Les mesures ont été effectuées sur les 13 cm supérieurs du sol, où l'essentiel des racines fines est localisé. Cette épaisseur est légèrement inférieure à la moyenne de celles considérées dans les études recensées au tableau 3.4, qui est de 21 cm. Elle ne fournit qu'une sous estimation des flux sur l'ensemble du profil. Elle permet cependant d'avoir un aperçu somme toute vraisemblable des flux, de comprendre la dynamique de l'azote dans l'ensemble des sites étudiés et d'effectuer des comparaisons entre ces sites.

Certains flux n'ont pas été mesurés. C'est le cas de la dénitrification. Celle-ci est généralement faible en forêt (voir en I. Introduction), ce qui avait dans un premier temps justifié cette approximation. Dans la majorité des peuplements étudiés (pessières E45 et E90 à Aubure, peuplements de Douglas D20, D40 et D60 à Vauxrenard), l'humidité du sol dépasse rarement $0,5 \text{ g.g}^{-1}$, et n'est donc pas favorable à l'apparition du phénomène. Il est possible que dans la hêtraie d'Aubure, où l'humidité est plus élevée et où la nitrification est importante, la dénitrification contribue aux pertes en azote du système. La nitrification nette réelle serait alors encore plus importante que celle mesurée (voir III.1.6. Équations). Des améliorations de la méthode ont été récemment apportées (Hatch *et al.*, 1998) afin de mesurer la dénitrification. A Aubure, le travail de mesure entrepris depuis 1998 par A. Priemé (Département de Microbiologie Générale à Copenhague) permettra de compléter nos résultats en nous informant sur l'importance réelle de ce flux.

La fixation n'a pas non plus été mesurée. L'absence d'espèces associées aux micro-organismes fixateurs (Légumineuses, Aulne) nous a conduits à considérer ce flux comme nul et à négliger une éventuelle fixation non symbiotique. Les apports ont donc pu être sous estimés et par différence la minéralisation surestimée.

Cette étude a été menée de manière à mettre en évidence les facteurs influençant le cycle de l'azote dans les forêts montagnardes sur sol acide. Certains

facteurs n'ont cependant pu être pris en compte, comme les effets à long terme des variations du dépôt d'azote. D'autres facteurs se sont révélés complexes à étudier (effet de l'âge des peuplements, par exemple). Enfin, les flux ici observés peuvent n'être que la résultante de modifications passées du fonctionnement de l'écosystème. L'étude de chronoséquences doit permettre d'économiser de nombreuses années de travail ininterrompu (60 environ dans le cas du Douglas ; plaignons les malheureux étudiant le Hêtre). Pour être parfaitement identique à un suivi à long terme, elle doit se dérouler sur des sols le plus possible similaires du point de vue de la situation topographique, géologique et historique⁶². Nous ne pouvons dans notre cas prétendre à cette parfaite similarité.

Les nombreuses expériences menées au laboratoire se sont révélées parfaitement complémentaires des incubations *in situ*, en permettant de s'affranchir de la variabilité spatiale et temporelle inhérente à ces dernières. L'influence de nombreux paramètres sur la production d'azote minéral a ainsi pu être étudiée de façon isolée, et les conclusions des observations *in situ* ont pu être confirmées (influence de la température et de l'humidité) ou précisées (effets de l'âge, du substrat, influence du passé cultural).

V.2. Résultats

La mesure des flux azotés a été effectuée dans différents écosystèmes forestiers, sur sols acides et filtrants, dont les propriétés physico-chimiques sont proches : le pH_{eau} du sol est proche de 4 ; le rapport C/N est compris entre 12 et 20 ; le taux de saturation de la capacité d'échange cationique par les ions alcalins et alcalino-terreux est faible, entre 10 et 15%, l'essentiel de la Capacité d'Échange Cationique étant occupé par l'Aluminium. Malgré cette homogénéité apparentes des caractéristiques des sols, les flux d'azote minéralisés, nitrifiés et prélevés annuellement dans les sites étudiés sont apparus très variables.

Les résultats obtenus, en dépit des imperfections de la méthode semblent cohérents avec les données de la littérature. La fourchette de résultats enregistrés en forêt est en effet très large (Tableau 5.1). Les résultats que nous avons obtenus

⁶² En fait, elle devrait de plus intégrer l'évolution des sols en fonction de l'âge des peuplements, c'est à dire altération du complexe d'échange, épuisement des réserves, etc., ce qui est bien évidemment impossible. Cela reviendrait en effet à connaître l'effet de l'âge d'une essence pour étudier justement l'effet de l'âge de cette essence.

proviennent de mesures effectuées de manière homogène dans chaque peuplement. On peut donc douter de la valeur absolue des résultats, mais les comparaisons établies entre les 6 peuplements semblent à l'abri d'un biais méthodologique.

Tableau 5.1. Résultats d'incubations *in situ* effectuées en forêt.

Référence	Nitrification (kg-N-NO ₃ .ha ⁻¹ .an ⁻¹)	Minéralisation (kg-N.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	Pourcentage de nitrification	Peuplement
Runge, 1974	65,2	112	58	Hêtre, 125 ans
Aber <i>et al.</i> , 1985	0-135 (moy. = 56)	28-135 (moy. = 86)	0-100 (moy. = 60)	divers (n = 13)
Nadelhoffer <i>et al.</i> , 1985	?	39-81 (moy. = 60)	?	Pin, Épicéa, 35 ans+ (n = 4)
Strader <i>et al.</i> , 1989	1-101 (moy. = 36)	26-180 (moy. = 97)	1-62 (moy. = 36)	Épicéa + Sapin, 24 -300 ans (n = 19)
Becquer <i>et al.</i> , 1990	50	97	51	Hêtre + Sapin, 110 ans
Binkley et Valentine, 1991	38-67 (moy. = 48)	40-84 (moy. = 60)	70-96 (moy. = 82)	Frêne, Pin, Épicéa, 50 ans (n = 3)
Binkley <i>et al.</i> , 1992	0-115 (moy. = 57)	1-126 (moy. = 70)	0-93 (moy. = 55)	Douglas, Aulne, 55 ans (n = 4)
Gower et Son, 1992	21-115 (moy. = 54)	43-118 (moy. = 69)	43-98 (moy. = 69)	divers, 28 ans (n = 5)
Polglase <i>et al.</i> , 1992	3-24 (moy. = 12)	21-66 (moy. = 46)	9-40 (moy. = 27)	Eucalyptus, 9-250 ans (n = 4)
Tietema <i>et al.</i> , 1993	5-16 (moy. = 11)	26-71 (moy. = 51)	8-62 (moy. = 29)	divers, 30-100 ans (n = 4)
Arnold <i>et al.</i> , 1994	27	40	63	Pin, 30 ans
Son et Lee, 1997	20-86 (moy. = 63)	44-112 (moy. = 83)	46-90 (moy. = 71)	divers, 40 ans (n = 3)
Wang <i>et al.</i> , 1998	22-72 (moy. = 46)	18-91 (moy. = 47)	80-170 (moy. = 116)	Eucalyptus, 2 ans (n = 4)

Moyenne	46	69	62	
Écart type	40	34	38	
Nos résultats	6-75	67-126	12-65	Épicéa 45 et 90 ans
	138	188	73	Hêtre 150 ans
	112-193	131-229	83-87	Douglas, 20, 40 et 60 ans

La minéralisation peut être nulle (cas d'un peuplement de Douglas de 50 ans, Binkley *et al.*, 1992) ou dépasser $115 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$, 98% de l'azote minéralisé étant ensuite nitrifié (cas d'un peuplement de Mélèze de 28 ans, Gower et Son, 1992). La nitrification peut être réduite (inférieure à 10% de la minéralisation) ou presque totale. Les flux enregistrés en E45 le placent donc comme étant un peuplement montrant une minéralisation moyenne et une nitrification réduite. Les flux, notamment la nitrification, sont plus importants en E90 et H150 et dans les trois peuplements de Douglas. Rappelons que certains points méthodologiques adoptés; comme la prise en compte des drainages, de la différence des drainages à l'intérieur et à l'extérieur des cylindres, de l'efficacité d'adsorption et de désorption des résines, ne sont pas systématiquement adoptés dans les autres études. Or ces modifications contribuent à affiner les résultats de la production et des prélèvements, et dans des sites où le drainage est important, contribuent également à des estimations plus élevées de ces flux (voir II.1.6. Équations).

On peut comparer les résultats de la hêtraie avec ceux obtenus par Runge (1974) pour une hêtraie de 125 ans. Nos résultats sont quantitativement plus importants, mais Runge n'a étudié que 6 cm de sol, en utilisant la méthode des sacs enfouis, donc sans tenir compte des drainages, ce qui tend à sous estimer la production.

La minéralisation sous pessière est généralement réduite dans les études du tableau 5.1 (entre 43 et $56 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$, Nadelhoffer *et al.*, 1985, Binkley et Valentine, 1991, Gower et Son, 1992), mais Strader *et al.* (1989), ont mesuré des vitesses de minéralisation dépassant $125 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$ dans les sols de 8 des 19 peuplements mixtes (Sapin et Épicéa) qu'ils ont étudiés. la variabilité sous ces peuplements est encore plus importante qu'à Aubure, puisque des sols dans un même site, mais possédant une exposition différente exhibent des vitesses de minéralisation respectives de 30 et $180 \text{ kg-N.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$. Les flux mesurés

respectivement en E45 et E90, pour différents qu'ils soient, sont donc compatibles avec les résultats d'autres auteurs.

Les flux mesurés à Vauxrenard dans les peuplements de Douglas sont plus élevés que ceux des pessières d'Aubure. La minéralisation est forte et la nitrification atteint près de 85% de la minéralisation. Ces résultats sont beaucoup plus élevés que ceux de Binkley *et al.* (1992) et Tietema *et al.* (1993). La vitesse de minéralisation selon ces auteurs est comprise entre 1 et 61 kg-N.ha⁻¹.an⁻¹, dont seulement 0 à 62% sont nitrifiés. D'autres paramètres que le type d'essence contrôlent donc la dynamique de production d'azote minéral dans les sols de Vauxrenard.

Le déterminisme de la dynamique des flux d'azote minéral est fonction de nombre de paramètres (Figure 5.1), agissant notamment sur la microflore. L'étude de quelques paramètres et de quelques flux ne peut pas suffire à la compréhension des différentes phases du cycle, mais l'ensemble des expériences effectuées au cours de ce travail a permis de mieux comprendre ce déterminisme, dans le cadre des peuplements étudiés.

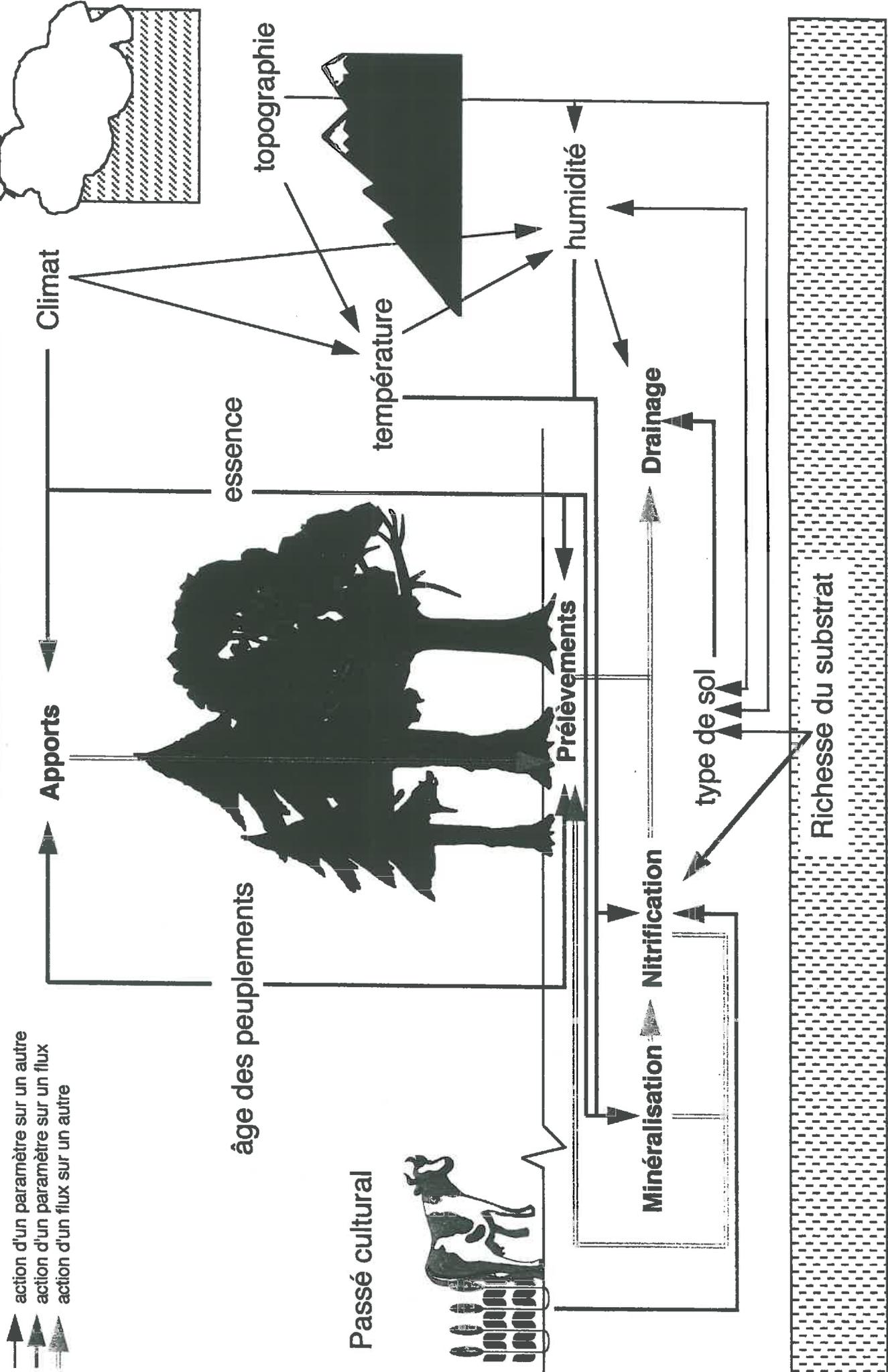
Le climat joue un rôle indirect mais important, en conditionnant la température et l'humidité régulant la production d'azote minéral⁶³. Ces deux paramètres étant cependant corrélés de façon négative, des conditions climatiques "extrêmes" sont préjudiciables à la production d'azote minéral : de fortes températures assèchent le sol et font chuter la minéralisation. De même, des humidités trop élevées inhibent la production d'azote minéral.

La topographie intervient de façon indirecte sur la dynamique de l'azote, en conditionnant deux régimes différents de température et d'humidité du sol, suivant le versant, Nord ou Sud, considéré. La fourniture hydrique du sol est de plus fonction du type de sol, notamment de sa texture.

L'effet du type d'essence est plus complexe à préciser. A Aubure, la minéralisation et la nitrification sont fortes dans la vieille hêtraie. Elles sont plus réduites dans les deux pessières, notamment dans la jeune pessière (E45). Les résultats des incubations effectuées au laboratoire montrent que la nitrification est toujours très réduite dans les sols sous de vieilles forêts résineuses (Sapin à la Cude, Épicéa au Solem, à la Feigne et au Muesbach). Ce faible taux de nitrification ne se retrouve pas dans les sols adjacents sous résineux, mais possédant des

⁶³ Le climat joue également un rôle plus direct, en régulant l'intensité et la forme des apports (intensité des pluies et des brouillards). Toutefois, dans les sites étudiés, ceux-ci n'ont qu'un impact modéré sur le cycle de l'azote dans les sols.

Figure 5.1. Déterminisme des différentes phases du cycle de l'azote



histoires différentes. L'effet du type d'essence existe donc, mais il est modulé sur l'ensemble des sites étudiés par d'autres facteurs, comme le passé cultural.

La nitrification est dans un premier temps fonction de l'intensité de la minéralisation, qui s'est avérée limitante en certaines occasions au laboratoire. La figure 5.2 expose la relation existant entre minéralisation et nitrification sur les sols forestiers tirés du tableau 5.1, y compris les 6 sols que nous avons étudiés. La nitrification dépend donc elle aussi directement de la température et de l'humidité. De plus, la vitesse de nitrification est conditionnée par le passé cultural. Dans l'étude que nous avons réalisée de la nitrification dans les sols sous résineux et possédant des passés différents, *la nitrification a été toujours inhibée dans les sols des forêts anciennes*. L'ensemble des sols précédemment agricoles, à l'exception de la seule pâture étudiée, a montré en revanche de forts taux de nitrification. D'un site à l'autre, l'importance quantitative de la nitrification est toutefois modulée par la richesse minérale du substrat.

L'effet de l'âge apparaît contradictoire : une inhibition de la nitrification est possible sous jeune pessière : à Aubure, la nitrification est croissante du sol E15 (sous pessière de 15 ans), où elle est nulle, au sol E45 (sous pessière de 45 ans), où elle est réduite, et au sol E90 (sous pessière de 90 ans), où elle est forte. Cette inhibition ne se retrouve pas de façon systématique dans les jeunes pessières du bassin versant : elle est donc levée par un autre facteur qui devrait être l'utilisation ancienne. A Vauxrenard, contrairement à Aubure, l'âge des peuplements n'est pas déterminant vis à vis de la minéralisation et de la nitrification, qui sont fortes quel que soit l'âge considéré. Il est probable que dans les sols de Vauxrenard, l'intensité de la nitrification est liée au passé agricole des trois sols étudiés.

La différence d'intensité de la nitrification en E45 et E90 n'a pas été expliquée. Les deux peuplements sont adjacents (E45 est dans une trouée de E90) et sont situés dans des conditions environnementales (exposition, type de sol...) ne justifiant pas *a priori* des réponses différentes. La nitrification est pourtant très inférieure en E45 par rapport à E90, tant au laboratoire qu'*in situ*. Plusieurs hypothèses, non exclusives les unes des autres, se dégagent pour expliquer cette différence.

Figure 5.2. Relation entre minéralisation et nitrification dans 64 sols forestiers

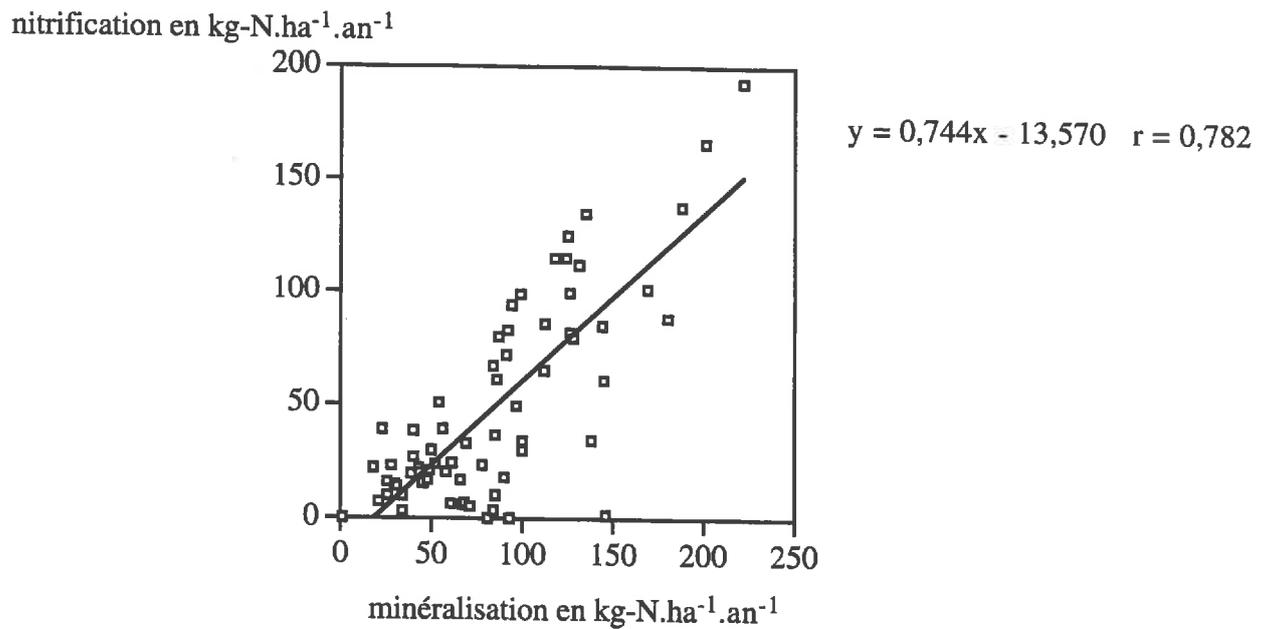
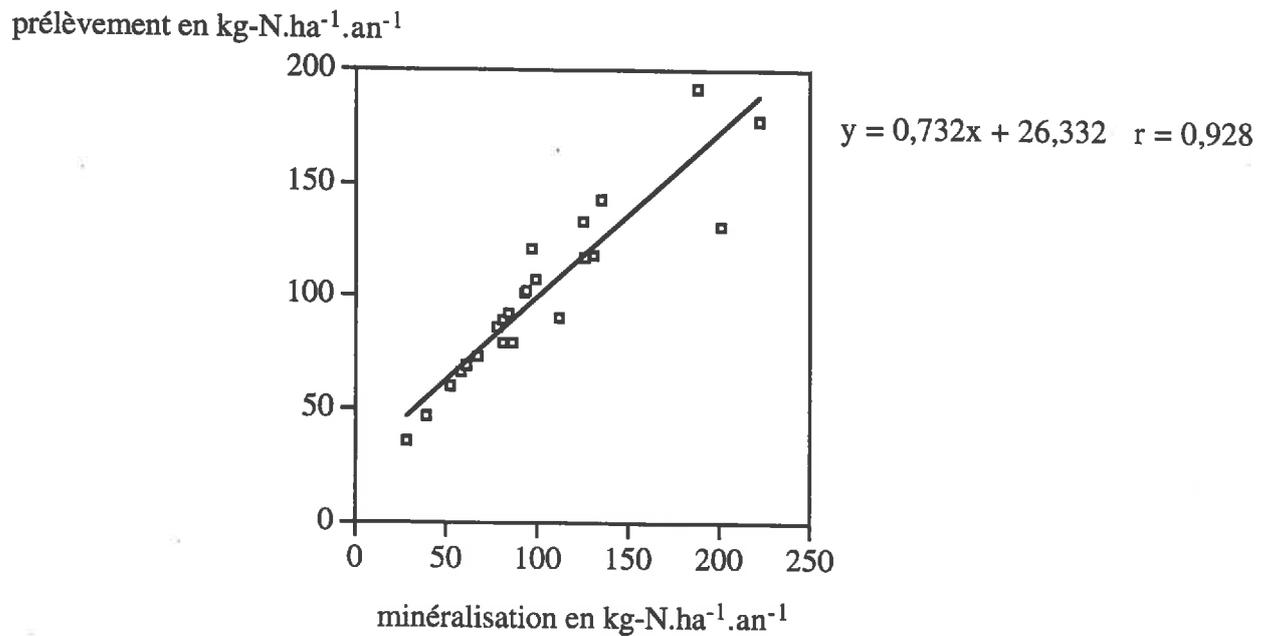


Figure 5.3. Relation entre minéralisation et prélèvement racinaire dans 23 sols forestiers



1) Le très faible taux de nitrification en E45 peut être due à une inhibition de la nitrification sous les jeunes pessières⁶⁴, qui diminuerait avec la maturité du peuplement. Les résultats des incubations au laboratoire du sol de la très jeune pessière (E15) vont dans le sens de cette hypothèse, qui n'a toutefois pu être confirmée sur l'ensemble du bassin versant d'Aubure.

2) L'inhibition de la nitrification pourrait être due aux racines et aux mycorhizes, soit directement, par des exsudats radiculaires de type polyphénols, soit indirectement, les mycorhizes absorbant une quantité importante de l'azote ammoniacal, limitant ainsi l'azote minéral disponible pour être nitrifié.

3) L'histoire des peuplements serait différente avant 1836, et l'influence d'un passé agricole ancien continuerait à se faire sentir en E90. La différence entre peuplements pourrait également être due à des pâturages de crêtes en E90, ayant enrichi le sol par des déjections animales, et favorisant la nitrification actuelle.

L'intensité des prélèvements est fonction d'une part des besoins des peuplements, déterminés par leur croissance et par le type d'essence. D'autre part, elle est fonction de la disponibilité en azote minéral, donc de l'intensité des apports et surtout de la minéralisation. La figure 5.3, réalisée à partir des études recensées au tableau 5.1, montre que cette relation est générale sur les sites où minéralisation et prélèvements ont été mesurés conjointement. L'intensité de la nitrification régule quant à elle la forme d'azote minéral prélevé, dans les sites étudiés⁶⁵. L'allocation des prélèvements azotés aux différents organes est variable d'un peuplement à l'autre. L'allocation aux racines fines ne représente ainsi à Aubure que 30% des prélèvements en E45, contre 66% en E90 et 72% en H150. De même à Vauxrenard, l'allocation d'azote aux racines fines varie entre 54% en D20 et 66% en D60 du prélèvement total d'azote. Il apparaît donc que dans les sites où la disponibilité en azote minéral est importante, l'essentiel des prélèvements azotés est alloué à la biomasse radriculaire, vraisemblablement à un renouvellement rapide des mycorhizes. Sur les sites où l'azote est plus limitant, la vitesse de renouvellement radriculaire est plus longue, sans que la signification écologique

⁶⁴ Due par exemple à une particularité chimique de la qualité de la litière des jeunes peuplements, ou à des exsudats radiculaires.

⁶⁵ De nombreux auteurs (comme Gijsman, 1991, Marschner *et al.*, 1991 ou Gessler *et al.*, 1998) démontrent qu'au laboratoire les essences forestières ont généralement une préférence pour une forme azotée, généralement l'ammonium, par rapport à une autre. L'essence intervient donc vraisemblablement dans la forme d'azote prélevé, mais nous n'avons pas observé ce phénomène dans nos expériences *in situ*.

de ce phénomène soit claire pour l'instant. Rappelons ici que la méthode du bilan d'azote que nous avons employée pour estimer indirectement l'allocation d'azote aux racines fines, fournit des valeurs élevées, principalement dans les sites où la nitrification est importante (Aber *et al.*, 1985, Vogt *et al.*, 1998), comme c'est le cas à Vauxrenard et à Aubure en E90 et H150. Les méthodes directes de mesure de renouvellement racinaire ("sequential soil coring" par exemple) fournissent généralement des estimations beaucoup plus basses. Une grande incertitude porte donc sur l'intensité annuelle du renouvellement racinaire du fait de l'absence de correspondance entre méthodes de mesure.

La différence entre azote minéral disponible et prélèvements détermine l'intensité des pertes par drainage. Ces dernières sont également fonction, de manière plus secondaire, du régime hydrique, donc de la texture et de l'humidité du sol. Les pertes ayant lieu dans des systèmes où la nitrification est active, elles s'effectuent principalement sous forme de nitrate et s'accompagnent d'acidification des sols et d'appauvrissement du complexe d'échange. *L'azote minéral, plus spécialement le nitrate, sert donc de moteur au drainage des cations alcalins et alcalino-terreux.* La situation est accentuée en hiver avec la baisse des prélèvements racinaires.

A Aubure, dans la jeune pessière et la hêtraie, l'azote minéral disponible est entièrement utilisé. Les pertes par drainage sont nulles ou presque et l'acidification et l'appauvrissement sont limités. La jeune pessière est en phase d'accroissement courant maximal, mais les prélèvements sont modérés par rapports aux autres peuplements, du fait du faible besoin de la biomasse racinaire. L'incorporation d'éléments minéraux dans la biomasse exportable demeure ainsi limitée. Le système paraît viable au moins à moyen terme⁶⁶. Dans la hêtraie, les prélèvements sont beaucoup plus intenses, mais l'incorporation dans la biomasse aérienne exportable reste modérée. L'essentiel de l'azote prélevé est utilisé par la biomasse racinaire et la plupart des éléments font vraisemblablement retour au sol par la nécromasse racinaire. Le système se maintient alors en équilibre relatif.

La vieille pessière souffre en revanche d'un déséquilibre. L'azote disponible est excédentaire, le surplus est drainé et le sol s'appauvrit en cations alcalins et alcalino-terreux. La pauvreté de la roche mère contribue à aggraver le déficit en éléments minéraux et le système ne peut perdurer à long terme.

⁶⁶ Suite à la pauvreté de la roche mère, le peuplement souffre néanmoins de carence magnésienne (Le Goaster *et al.*, 1991).

A Vauxrenard, suite à l'intensité de la minéralisation et de la nitrification, les pertes sont encore plus importantes. Les prélèvements azotés sont également élevés. La plus grande part de ces prélèvements est utilisée par la biomasse racinaire. L'incorporation d'éléments minéraux dans la biomasse aérienne est donc limitée, mais la vitesse d'altération des minéraux est également modérée (Ezzaïm, 1997). L'intensité des pertes par drainage incite donc à s'interroger sur la pérennité de ce système. Les résultats de Marques (1996) montrent toutefois que dans le peuplement de 60 ans, les bilans d'éléments tendent à l'équilibre.

A Aubure comme à Vauxrenard, il est donc nécessaire d'envisager un type d'exploitation limitant les pertes en éléments minéraux par exportation. C'est par exemple le cas lorsque seul le tronc est récolté et que le houppier reste sur place, permettant à ses éléments de faire retour au sol (Kreutzer, 1976, Olsson *et al.*, 1996). Les systèmes pouvant souffrir d'un excédent d'azote vis à vis des autres éléments minéraux, le brûlage des rémanents à l'intérieur des parcelles forestières est une solution à ne pas écarter. Elle éliminerait en effet l'azote par combustion en laissant alcalins et alcalino-terreux faire retour au sol.

V.3. Perspectives

Malgré des réponses apportées par cette étude sur la dynamique de l'azote dans les écosystèmes forestiers et sur ses déterminants, elle ne peut prétendre à l'exhaustivité en la matière. Des zones d'ombre, dont l'importance est apparue au fur et à mesure de l'évolution du travail, subsistent. La première concerne l'importance des horizons profonds. Un travail au laboratoire dans des conditions proches de celles du terrain (incubation à 6°C) permettrait d'estimer la production de l'azote minéral *in situ* dans les horizons profonds (Persson et Wirén, 1995) et de dresser des bilans définitifs au niveau des profils.

Nous avons obtenu des courbes modèles des effets de la température et de l'humidité sur la minéralisation et la nitrification au laboratoire. Nous avons montré d'autre part que ces paramètres influençaient les flux *in situ*. L'ensemble des données que nous avons mesuré doit donc être rassemblé pour aboutir à un modèle liant les variations des flux d'azote aux variations climatiques. Nous avons par ailleurs observé que la potentialité du sol évolue avec la saison. Cette variation doit être analysée de façon exhaustive.

En dépit de vitesses de minéralisation très différentes, l'intensité des pertes par drainage est limitée dans les sols E45 et H150. Dans ce dernier, la conservation d'azote dans le système semble liée à un fort prélèvement azoté, l'essentiel de l'azote prélevé étant alloué aux racines fines et aux mycorhizes. L'étude de la vitesse de renouvellement radriculaire et mycorhizienne permettra de comprendre pourquoi des peuplements où la dynamique de l'azote est sensiblement différente aboutissent à une même économie de l'azote. La méthode de dilution isotopique de l'azote 15 apporterait un certain nombre d'éclaircissement. Elle a déjà été utilisée à Aubure par Zeller (1998) qui a ainsi pu suivre la décomposition de la litière de hêtre et le devenir de l'azote minéral et organique issu de la décomposition dans le sol et dans l'arbre.

Une mesure des flux bruts en utilisant la méthode de dilution isotopique de l'azote 15 permettrait également de quantifier les flux bruts et ainsi de vérifier si la faible nitrification nette en E45 correspond à une absence de production de nitrate ou à une immobilisation microbienne rapide.

Enfin, les pertes par drainage s'effectuant sous forme nitrate, il sera également utile de poursuivre l'étude de l'influence du passé cultural sur la nitrification. ce domaine est en effet encore presque vierge et des questions subsistent. Comment une action anthropique passée se fait-elle encore sentir de nos jours ? Le maintien d'une microflore nitrifiante peut en effet tenir à un facteur non mesuré, comme l'apport ancien d'un stock d'azote labile facilement minéralisable, mais l'identification de ce facteur reste à faire. Elle pourrait permettre de prévoir les sites les plus susceptibles de conserver une microflore nitrifiantes, donc les plus sensibles au drainage de nitrate et à l'acidification. Les plantations sur d'anciennes terres, suite à la déprise agricole, continuant à être effectuées, ce problème n'est plus seulement du domaine de la recherche, mais est aussi un problème environnemental, puisque c'est la qualité des eaux qui est en jeu.

VI. SIXIEME PARTIE :
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

VI. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aber J.D., Melillo J.M., Nadelhoffer K.J., Mac Clagherty C.A. & Pastor J.**, 1985 - Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia*, 66: 317-321.
- Adams M.A., Polglase P.J., Attiwill P.M. & Weston C.J.**, 1989 - *In situ* studies of nitrogen mineralization and uptake in forest soils; some comments on methodology. *Soil Biol. Biochem.*, 21: 423-429.
- Anderson J.P.E. & Domsch K.H.**, 1978 - Mineralization of bacteria and fungi in chloroform-fumigated soils. *Soil Biol. Biochem.*, 10: 207-213.
- Anne**, 1945 - Sur le dosage rapide du carbone des sols. *Ann. Agro.*, 2: 161-172.
- Arnold G., Van Beusichem M.L. & Van Diest A.**, 1994 - Nitrogen mineralization and H⁺ transfers in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forest soil as affected by liming. *Plant Soil*, 161: 209-218.
- Arpin P, Kilbertus G., Ponge J.F. & Vannier G.**, 1980 - Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *In* : Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune, P. Pesson ed., 87-150.
- Asaël S.**, 1990 - Analyse structurale de quelques peuplements forestiers du bassin versant du Strengbach à Aubure (Haut-Rhin). Rapport de Diplôme d'Études Approfondies de l'Université Nancy I, 90 p.
- Attiwill P.M. & Adams M.A.**, 1993 - Nutrient cycling in forests. *New Phytol.*, 124: 561-587.
- Babel U.**, 1975 - Micromorphology of Soil Organic Matter. Chapitre 7 *in* : Soil Components, vol. 1: Organic Components, J.E. Gieseking ed, 369-473.
- Becquer T.**, 1991 - Production endogène de protons par les cycles de l'azote et du soufre dans deux sapinières vosgiennes : bilans saisonniers et incidence sur la toxicité de l'aluminium. Thèse de doctorat de l'Université Nancy I, 107 p.
- Becquer T., Merlet D., Boudot J.P., Rouiller J. & Gras F.**, 1990 - Nitrification and nitrate uptake: Leaching balance in a declined forest ecosystem in eastern France. *Plant Soil*, 125: 95-107.
- Beier C., Blanck K., Bredemeier M., Lamersdorf N. & Rasmussen L.**, 1995 - Effects of reduced input of N and acidity to Norway spruce: results of roof experiments within the EXMAN project. *In* : Ecosystems Research Report N° 20, Ecosystems Manipulation Experiments: scientific approaches, experimental design and relevant results, A. Jenkins, R.C. Ferrier & C. Kirby eds, 77-85.
- Berg M.P., Verhoef H.A., Bolger T., Anderson J.M., Beese F., Couteaux M.M., Ineson P., Mac Carthy F., Palka L., Raubuch M., Splatt P. & Willison T.**, 1997 - Effects of air pollutant temperature interactions on mineral-N

dynamics and cation leaching in replicate forest soil transplantation experiments. *Biogeochemistry*, 39: 295-326.

Binkley D., 1984 - Ion Exchange Resin Bags: Factors Affecting Estimates of Nitrogen Availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 48: 1181-1184.

Binkley D., 1995 - The Influence of Tree Species on Forest Soils: Processes and Patterns. *In* : Proceedings of the trees and soil workshop 1994, D.J. Meads & I.S. Cornforth eds, 1-33.

Binkley D. & Hart S.C., 1989 - The Components of Nitrogen Availability Assessments in Forest Soils. *Advances in Soil Science*, 10: 57-112.

Binkley D. & Matson P., 1983 - Ion exchange resin bag method for assessing forest soil nitrogen availability. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47: 1050-1052.

Binkley D. & Valentine D., 1991 - Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine, and Norway spruce in replicated experiments. *For. Ecol. Manage.*, 40: 13-25.

Binkley D., Aber J., Pastor J. & Nadelhoffer K., 1986 - Nitrogen availability in some Wisconsin forests: comparisons of resin bags and on site incubations. *Biol. Fertil. Soils*, 2: 77-82.

Binkley D., Bell R. & Sollins P., 1992 - Soil nitrogen transformations in adjacent conifer and alder/conifer stands. *Can. J. For. Res.*, 22: 858-863.

Boisset N., 1996 - Mise en évidence d'un colluvionnement par l'étude minéralogique et chimique des métatufs et d'une toposéquence, constituée de trois profils d'altération développés sur tuf et métatufs (Beaujolais). Rapport de Diplôme de Recherches Doctorales de l'Université Nancy I, 56 p.

Bonneau M., 1988 - Le diagnostic foliaire. *Rev. For. Fr.*, XL: 239-251.

Bonneau M., Dambrine E., Nys C. & Ranger J., 1991 - Apports acides et cycle des cations dans des pessières du Nord-Est. Intérêt de bilans saisonniers. *Science du sol*, 29: 125-145.

Bonneau M., Colin-Belgrand M., Ranger J. & Nys C., 1995 - Disponibilité de l'azote dans les écosystèmes et production forestière. *Rev. For. Fr.*, XLVII: 47-58.

Boquel G., Bruckert S. & Suavin L., 1970 - Inhibition de la nitrification par les extraits aqueux de litière de hêtre (*Fagus sylvatica*). *Rev. Écol. Biol. Sol.*, VII: 357-366.

Boudot J.P., Becquer T., Merlet D., Rouiller J., Ranger J., Dambrine E. & Mohamed D.A., 1995 - Potential Role of Aluminium Toxicity in Nutrient Deficiencies as Related to Forest Decline: An Assessment of Soil Solution Data from the Vosges Mountains. *In* : Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains, G. Landmann & M. Bonneau eds, 270-285.

Boxman A.W., Blanck K., Brandrud T.E., Emmett B.A., Gundersen P., Hogervorst R.F., Kjønås O.J., Persson H & Timmermann V., 1998 -

Vegetation and soil biota response to experimentally-changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NITREX project. *For. Ecol. Manage.*, 101: 65-81.

Bradstreet R.B., 1965 - The Kjeldhal Method for Organic Nitrogen. Academic Press. inc. ed, 239 p.

Brandrud T.E. & Timmermann V., 1998 - Ectomycorrhizal fungi in the NITREX site at Gardsjön, Sweden; below and above-ground responses to experimentally-changed nitrogen inputs 1990-1995. *For. Ecol. Manage.*, 101: 199-206.

Bréda N., 1994 - Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessiles (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse de Doctorat de l'Université Nancy I, 59 p.

Bremner J.M., 1965 - Total nitrogen. *In* : Methods of soil analysis, Part 2. C.A. Black, D.D. Evans, J.L. White, L.E. Ensening & F.E. Clarck eds, 1149-1178.

Brown C.M., 1982 - Nitrogen mineralisation in Soils and Sediments. Chapitre 9 *in* : Experimental Microbial Ecology, R.G. Burns & J.H. Slater eds, 154-163.

Bureau de Recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.), 1972 - Carte géologique de la France à 1/50000, Colmar Artolsheim XXXVII-18. Ministère de l'Industrie-Service Géologique National ed, 55 p.

Bureau de Recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.), 1979 - Carte géologique de la France à 1/50000. Gérardmer XXXVI-18. Ministère de l'Industrie-Service Géologique National ed, 73 p.

Bureau de Recherches Géologiques et Minières (B.R.G.M.), 1982 - Carte géologique de la France à 1/50000, Beaujeu XXIX-29, Nord-Beaujolais. Ministère de l'Industrie-Service Géologique National ed, 42 p.

Carleton T.J. & Kavanagh T., 1990 - Influence of stand age and spatial location on throughfall chemistry beneath black spruce. *Can. J. For. Res.*, 20: 1917-1925.

Chapin D.M., 1996 - Nitrogen Mineralization, Nitrification and Denitrification in a High Arctic Lowland Ecosystem, Devon Island, N.W.T., Canada. *Arctic and Alpine Research*, 28: 85-92.

Cinotti B., 1996 - Évolution des surfaces boisées en France : proposition de reconstitution depuis le début du XIX^e siècle. *Rev. For. Fr.*, XLVIII: 547-562.

Cole D.W., 1981 - Nitrogen uptake and translocation by forest ecosystems. *In* : Terrestrial Nitrogen Cycles. Processes, Ecosystem strategies and Management Impacts., F.E. Clark & T. Rosswall eds, *Ecol. Bull.*, 33: 219-232.

Cole D.W. & Van Miegroet, 1989 - Chronosequences: A technique to assess ecosystem dynamics. *In* : Research strategies for long-term site productivity. Proceedings IAE/BE A3 Workshop, Seattle WA, August 88. *FRI Bulletin*, 152: 5-24.

- Commission de Pédologie et de Cartographie des Sols (C.P.C.S.), 1967 -** Classification des sols. Laboratoire de Géologie-Pédologie de l'E.N.S.A. de Grignon ed, 96 p.
- Dambrine E., Le Goaster S. & Ranger J., 1991a -** Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. II - Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Oecologica*, 12: 791-808.
- Dambrine E., Ranger J., Pollier B., Bonneau M., Granier A., Carisey N., Lu P., Probst A., Viville D., Biron P., Garbaye J. & Devêvre O., 1991b -** Influence of various stresses on Ca and Mg nutrition of a spruce stand developed on acidic soil. Présentation au congrès C.E.E. de Florence (Italie) : First European Symposium on Terrestrial Ecosystems: Forests and Woodland, 5 p.
- Dambrine E., Ulrich E., Cénac N., Durand P., Gauquelin T., Mirabel P., Nys C., Probst A., Ranger J. & Zéphoris M., 1995a -** Atmospheric Deposition in France and Possible Relation with Forest Decline. *In* : Forest Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains, G. Landmann & M. Bonneau eds, 177-200.
- Dambrine E., Bonneau M., Ranger J., Mohamed A.D., Nys C. & Gras F., 1995b -** Cycling and Budgets of Acidity and Nutrients in Norway Spruce Stands in Northeastern France and the Erzgebirge (Czech Republic). *In* : Forests Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains, G. Landmann & M. Bonneau eds, 233-258.
- Davidson E.A. & Swank W.T., 1986a -** Distinguishing between Nitrification and Denitrification as Sources of Gaseous Nitrogen Production in Soil. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 1280-1286.
- Davidson E.A. & Swank W.T., 1986b -** Environmental Parameters Regulating Gaseous Nitrogen Losses from Two Forested Ecosystems via Nitrification and Denitrification. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52: 1287-1292.
- Davidson E.A. & Swank W.T., 1987 -** Factors Limiting Denitrification in Soils from Mature and Disturbed Southeastern Hardwood Forests. *For. Sci.*, 33: 135-144.
- De Boer W., Klein Gunnewiek P.J.A., Troelstra S.R. & Laanbroek H.J., 1989 -** Two types of chemolithotrophic nitrification in acid heathland humus. *Plant Soil*, 119: 229-235.
- De Boer W., Klein Gunnewiek P.J.A., Veenhuis M., Bock E. & Laanbroek H.J., 1991 -** Nitrification at Low pH by Aggregated Chemolithotrophic Bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, 57: 3600-3604.
- Debosz K.K., 1994 -** Evolution of Soil Nitrogen Mineralization in Two Spring Barley Fields. *Acta Agric. Scand., Sect. B, Soil and Plant Sci.*, 44: 142-148.

- Decourt N.**, 1967 - Le Douglas dans le nord-est du Massif-Central. *Ann. Sci. For.*, 24: 45-84.
- Decourt N.**, 1971 - Épicéa commun - Nord-Est. *In* : Tables de production pour les forêts françaises. B. Vannière ed., 1984, E.N.G.R.E.F., 35-40.
- Dendooven L., Merckx R. & Vlassak K.**, 1995 - Limitations of a calculated N mineralization potential in studies of the N mineralization process. *Plant Soil*, 177: 175-181.
- De Neve S., Pannier J. & Hofman G.**, 1996 - Temperature effects on C- and N-mineralization from vegetable crop residues. *Plant Soil*, 181: 25-30.
- Devêvre O., Garbaye J., Le Tacon F. Perrin R. & Estivalet D.**, 1995 - Role of Rhizosphere Microfungi in the Decline of Norway Spruce in Acidic Soils. *In* : Forêts Decline and Atmospheric Deposition Effects in the French Mountains, G. Landmann & M. Bonneau eds, 331-352.
- DiStefano J.F. & Gholz H.L.**, 1986 - A proposed use of ion exchange resins to measure nitrogen mineralization and nitrification in intact soil cores. *Commun. in Soil Sci. Plant Anal.*, 17: 989-998.
- Dorland S. & Beauchamp E.G.**, 1991 - Denitrification and ammonification at low soil temperatures. *Can. J. Soil Sci.*, 71: 293-303.
- Driscoll C.T. & Schaefer D.A.**, 1989 - Overview of nitrogen processes. Chapitre 4 *in* : The Role of Nitrogen in the Acidification of Soils and Surface Waters, J.L. Malanchuk & I. Nilsson eds, 1-12.
- Duchaufour P.**, 1991 - Pédologie - Sol, végétation, environnement. Masson ed, 289 p.
- Duchaufour P. & Bonneau M.**, 1959 - Une méthode nouvelle de dosage du phosphore assimilable dans les sols forestiers. *Bull. A.F.E.S.*, 4: 193-198.
- Dupouey J.L., Thimonier A. & Becker M.**, 1992 - Évolution de la flore et des sols forestiers du Nord-Est de la France. Rôle des dépôts atmosphériques. *In* : Pollution atmosphérique et déperissement des forêts dans les montagnes françaises, Ministère de l'Environnement ed., 313-315.
- Eilers G., Brumme R. & Matzner E.**, 1992 - Above-ground N-uptake from wet deposition by Norway spruce (*Picea abies* Karst.). *For. Ecol. Manage.*, 51: 239-249.
- El Gh'Mari A.**, 1995 - Étude minéralogique, pétrophysique et géochimique de la dynamique d'altération d'un granite soumis aux dépôts atmosphériques acides (bassin versant du Strengbach, Vosges, France) : mécanismes, bilans et modélisation. Thèse de doctorat de l'Université Louis Pasteur de Strasbourg, 199 p.
- Ellenberg H.**, 1986 - Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4^{ème} édition, E. Ulmer ed, 989 p.

- Emmer I.M. & Tietema A.**, 1990 - Temperature-dependant nitrogen transformations in acid oak-beech forest litter in the Netherlands. *Plant Soil*, 122: 193-196.
- Emmett B.A., Reynolds B., Stevens P.A., Norris D.A., Hughes S., Görres J. & Lubrecht I.**, 1993 - Nitrate Leaching from Afforested Welsh Catchments - Interactions between Stand Age and Nitrogen Deposition. *Ambio*, 22: 386-394.
- Emmett B.A., Kjonaas O.J., Gundersen P., Koopmans C., Tietema A. & Sleep D.**, 1998 - Natural abundance of ^{15}N in forest across a nitrogen deposition gradient. *For. Ecol. Manage.*, 101: 9-18.
- Ezzaïm A.**, 1997 - Intérêt de la mesure du flux d'éléments issu de l'altération des minéraux des sols dans le calcul des bilans minéraux d'un écosystème forestier. Le cas des plantations de Douglas dans le Beaujolais (France). Thèse de doctorat de l'Université Nancy I, 181 p. + annexes.
- Ezzaïm A., Turpault M.P. & Ranger J.**, 1997 - Répartition des nutriments dans un sol brun acide développé sur tuf (Beaujolais, France). Conséquences pour l'évolution de la fertilité minérale à long terme. *Ann. Sci., For.*, 54: 371-387.
- Favilli F. & Messini A.**, 1990 - Nitrogen fixation at phyllospheric level in coniferous plants in Italy. *Plant Soil*, 128: 91-95.
- Fichter J.**, 1997 - Minéralogie quantitative et flux d'éléments minéraux libéré par altération des minéraux des sols dans deux écosystèmes sur granite (bassin versant du Strengbach, Vosges). Thèse de doctorat de l'Université Nancy I, 284 p.
- Focht D.D.**, 1982 - Denitrification. Chapitre 12 *in* : *Experimental Microbial Ecology*, R.G. Burns & J.H. Slater eds, 194-211.
- Fogel R.**, 1983 - Root turnover and productivity of coniferous forests. *Plant Soil*, 71: 75-85.
- Foster N.W.**, 1989 - Influences of seasonal temperature on nitrogen and sulfur mineralization/immobilization in a Maple-Birch forest floor in central Ontario. *Can. J. Soil Sci.*, 69: 501-514.
- Foster N.W., Hazlett P.W., Nicolson J.A. & Morrison I.K.**, 1989 - Ion leaching from a sugar maple forest in response to acidic deposition and nitrification. *Water, Air, and Soil Pollution*, 48: 251-261.
- Garten C.T. Jr. & Hanson P.J.**, 1990 - Foliar retention of ^{15}N -nitrate and ^{15}N -ammonium by red maple (*Acer rubrum*) and white oak (*Quercus alba*) leaves from simulated rain. *Environ. exp. Bot.*, 30: 333-342.
- Garten C.T. Jr. & Van Miegroet H.**, 1994 - Relationships between soil nitrogen dynamics and natural ^{15}N abundance in plant foliage from Great Smoky Mountains National Park. *Can. J. For. Res.*, 24: 1636-1645.
- Gebauer G. & Schulze E.D.**, 1997 - Nitrate nutrition of central european forest trees. *Trees*, 273-291.

- Gessler A., Schneider S., Von Sengbusch D., Weber P., Hanemann U., Huber C., Rothe A., Kreutzer K. & Rennenberg H., 1998 - Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. *New Phytol.*, 138, 275-285.
- Giblin A.E., Laundre J.A., Nadelhoffer K.J. & Shaver G.R., 1994 - Measuring Nutrient Availability in Arctic Soils using Ion Exchange Resins: A Field Test. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 58: 1154-1162.
- Gijsman A.J., 1991 - Soil Water Content as a key factor determining the source of nitrogen (NH_4^+ or NO_3^-) absorbed by Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) and the pattern of rhizosphere pH along its roots. *Can. J. For. Res.*, 21: 616-625.
- Glatzel G., 1991 - The impact of historic landuse and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. *Fert. Res.*, 27: 1-8.
- Gower S.T. & Son Y., 1992 - Differences in Soil and Leaf Litterfall Nitrogen Dynamics for Five Forest Plantations. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56: 1959-1966.
- Groffman P.M. & Tiedje J.M., 1989 - Denitrification in North temperate forest soils: Spatial and temporal patterns at the landscape and seasonal scales. *Soil Biol. Biochem.*, 21: 613-620.
- Groffman P.M. & Tiedje J.M., 1991 - Relationships between denitrification, CO_2 , production and air-filled porosity in soils of different texture and drainage. *Soil Biol. Biochem.*, 23: 299-302.
- Grundmann G.L., Renault P., Rosso L. & Bardin R., 1995 - Differential Effects of Soil Water Content and Temperature on Nitrification and Aeration. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59: 1342-1349.
- Guillaud J., 1979 - Étude comparée du cycle biogéochimique de l'azote dans deux écosystèmes forestiers feuillu et résineux des Ardennes primaires. Mémoire de 3^{ème} année de l'E.N.I.T.E.F., 78 p.
- Gundersen P., 1992a - Nitrogen Circulation in three spruce forests in Denmark. *In* : Responses of forest ecosystems to environmental changes, A. Teller, P. Mathy & J.N.R. Jeffers eds, 724-725.
- Gundersen P., 1992b - Mass Balance Approaches for Establishing Critical Loads for Nitrogen in Terrestrial Ecosystems. *In* : Critical Loads for Nitrogen, a workshop report, P. Grennfelt & E. Thörmelöf eds, 55-110.
- Harrison A.F., Stevens P.A., Dighton J., Quarmby C., Dickinson A.L., Jones H.E. & Howard D.M., 1995 - The critical load of nitrogen for Sitka spruce forests on stagnopodsols in Wales: Role of nutrient limitations. *For. Ecol. Manage.*, 76: 139-148.
- Hassink J., 1995 - Density fractions of soil macroorganic matter and microbial biomass as predictors of C and N mineralization. *Soil Biol. Biochem.*, 27: 1099-1108.

- Hassink J. & Whitmore A.P.**, 1997 - A Model of the Physical protection of Organic Matter in Soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 61: 131-139.
- Hatch D.J., Jarvis S.C. & Phillips L.**, 1990 - Field measurement of nitrogen mineralization using soil core incubation and acetylene inhibition of nitrification. *Plant Soil*, 124: 97-107.
- Hatch D.J., Jarvis S.C. & Parkinson R.J.**, 1998 - Concurrent measurements of net mineralization, nitrification, denitrification and leaching from field incubated soil cores. *Biol. Fertil. Soils*, 26: 323-330.
- Hogervorst R.F., Zoomer H.R. & Verhoef H.A.**, 1995 - Effects of reduced nitrogen decomposition and soil fauna diversity. *In* : Ecosystems research Report N° 20, Ecosystems Manipulation Experiments: scientific approaches, experimental design and relevant results, A. Jenkins, R.C. Ferrier & C. Kirby eds, 6-12.
- Howard P.J.A. & Howard D.M.**, 1991 - Inhibition of nitrification by aqueous extracts of tree leaf litters. *Rev. Écol. Biol. Sol*, 28: 255-264.
- Hübner C., Redl G. & Wurst F.**, 1991 - *In situ* methodology for studying N-mineralization in soils using anion exchange resins. *Soil Biol. Biochem.*, 23: 701-702.
- Hunt G.A. & Fogel R.A.**, 1985 - Direct measurement of ectomycorrhizal biomass. *In* : Proceedings of the 6th North American Conference on Mycorrhizae, June 25-29, 1984, Bend, Oregon, U.S.A, R. Molina ed.
- Hüttl R.F. & Schaaf W.**, 1995 - Nutrient supply of forest soils in relation to management and site history. *Plant Soil*, 168-169: 31-41.
- Institut Géographique National (I.G.N.)**, 1993 - Carte Topographique 3617 ET TOP 25 au 1/25000 Ste-Marie-Aux-Mines.
- Jarvis S.C.**, 1996 - Future trends in nitrogen research. *Plant Soil*, 181: 47-56.
- Jenkinson D.S.**, 1988 - The determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soils. *In* : Advances in Nitrogen Cycling in Agricultural Ecosystems, J.R. Wilson ed, 368-386.
- Jenkinson D.S. & Powlson D.S.**, 1976 - The effects of biocidal treatments on metabolism in soils. V. A method for measuring soil biomass. *Soil Biol. Biochem.*, 8: 209-213.
- Joergensen R.G.**, 1996 - The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the k_{EC} value. *Soil Biol. Biochem.*, 28: 25-31.
- Joergensen R.G., Anderson T.H. & Wolters V.**, 1995 - Carbon and nitrogen relationships in the microbial biomass of soils in the beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Biol. Fertil. Soils*, 19: 141-147.
- Kaiser E.A. & Heinemeyer O.**, 1996 - Temporal changes in N₂O-losses from two arable soils. *Plant Soil*, 181: 57-63.
- Killham K.**, 1990 - Nitrification in coniferous forest soils. *Plant Soil*, 128: 31-44.

- Klemedtsson L., Svensson B.H. & Rosswall T., 1988** - Relationships between soil moisture content and nitrous oxide production during nitrification and denitrification. *Biol. Fertil. Soils*, 6: 106-111.
- Koerner W., 1993** - L'histoire de l'utilisation du sol et le dépérissement de la forêt vosgienne à l'échelle locale ou parcellaire. Mémoire de maîtrise de Géographie de l'Université Panthéon-Sorbonne. 129 p.
- Koerner W., 1994** - Histoire des parcelles forestières : d'un passé agricole à une fertilité actuelle du milieu. Mémoire du D.E.A de Géographie de l'Environnement Global, Université Panthéon-Sorbonne, 67 p.
- Koerner W., 1999** - Impact des anciennes utilisations agricoles sur la fertilité du milieu forestier actuel. Thèse de Doctorat d'état en Géographie de l'Université Panthéon-Sorbonne. 236 p. + annexes.
- Koerner W. & Tabeaud M., 1993** - L'histoire de l'occupation des sols et le dépérissement dans les forêts vosgiennes. *Ann. Géo.*, 572: 412-414.
- Koerner W., Dupouey J.L., Dambrine E. & Benoît M., 1997** - Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*, 85: 351-358.
- Kolberg R.L., Rouppey B., Westfall D.G. & Peterson G.A., 1997** - Evaluation of an In Situ Net Soil Nitrogen Mineralization Method in Dryland Agroecosystems. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 61: 504-508.
- Kölling C., Pauli B., Häberle K.H. & Rehfuss K.E., 1997** - Magnesium deficiency in young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) trees induced by NH_4NO_3 application. *Plant Soil*, 195: 283-291.
- Koopmans C.J., Van Dam D., Tietema & Verstraten J.M., 1997** - Natural ^{15}N abundance in two nitrogen saturated forest ecosystems. *Oecologia*, 111: 470-480.
- Kreutzer G., 1976** - Effect on growth in the next rotation of the harvesting of a larger part of the forest biomass. Symposium I.U.F.R.O., Hyuvinkää, vol. 1, T. I. Symposium on the harvesting of a larger part of the forest biomass. F.A.O., C.E.C., D.I.T.: 78-91.
- Kroeze C., Van Faassen H.G. & De Ruiter P.C., 1989** - Potential denitrification rates in acid soils under pine forest. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 37: 345-354.
- Laanbroek H.J. & Woldendorp J.W., 1995** - Activity of Chemolithotrophic Nitrifying Bacteria under Stress in Natural Soils. *Adv. Microb. Ecol.* 14: 275-304.
- Landmann G., Ulrich E. & Kaennel M., 1991** - Les émissions d'ammoniac : leurs origines et leurs effets sur les écosystèmes forestiers. Rapport programme DEFORPA, 51 p.
- Larrère R & Nougarede O., 1993** - Des hommes et des forêts, Gallimard ed, 128 p.

- Lefèvre Y.**, 1988 - Les sols du bassin d'Aubure (Haut-Rhin) : caractérisation et facteurs de répartition. *Ann. Sci. For.*, 45: 417-422.
- Le Goaster S.**, 1989 - Influence de la croissance d'un peuplement sur le prélèvement en éléments minéraux. Relations avec le dépérissement. Mémoire de 3^{ème} année de l'E.N.I.T.E.F., 83 p.
- Le Goaster S., Dambrine E. & Ranger J.**, 1991 - Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'épicéa sur sol pauvre. I - Évolution de la biomasse et dynamique d'incorporation d'éléments minéraux. *Acta Oecologica*, 12: 771-789.
- Lemaître A., Chaussod R., Tavant Y. & Bruckert S.**, 1995a - An attempt to determine a pool of labile organic matter associated with the soil microbial biomass. *Eur. J. Soil Biol.*, 31: 121-125.
- Lemaître A., Tavant Y., Chaussod R. & Andreux F.**, 1995b - Characterization of microbial components and metabolites isolated from a humic calcic soil. *Eur. J. Soil Biol.*, 31: 127-133.
- Lemée G.**, 1967 - Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers *in situ*. *Oecol. Plant* 2, 319-324.
- Le Tacon F.**, 1972 - Disponibilité de l'azote nitrique et ammoniacal dans certains sols de l'est de la France. Influence sur la nutrition et la croissance de l'Épicéa commun (*Picea abies* KARST.). *Ann. Sci. forest.*, 30: 183-205.
- Lossaint P. & Rapp M.**, 1960 - Sur la minéralisation de l'azote organique d'un humus lent forestier à la suite d'un labour. *C. R. des séances de l'Acad. des Sciences*, 251: 3034-3036.
- Lovett G.M.**, 1992 - Atmospheric Deposition and Canopy interactions of Nitrogen. *In* : Nitrogen Chemistry, Deposition, and Cycling in Forests, chapitre 6 *in* : Atmospheric Deposition and Forest Nutrient Cycling, D.W. Johnson & S.E. Lindberg eds, 152-166.
- MacCarty G.W., Meisinger J.J. & Jenniskens**, 1995 - Relationships between total-N, biomass-N and active-N in soil under different tillage and N fertilizer treatments. *Soil Biol. Biochem.*, 27: 1245-1250.
- Magill A.H., Aber J.D., Hendricks J.J., Bowden R.D., Melillo J.M. & Steudler P.A.**, 1997 - Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecological Applications*, 7: 402-415.
- Malhi S.S., Mac Gill W.B. & Nyborg M.**, 1990 - Nitrate losses in soils: Effect of temperature, moisture and substrate concentration. *Soil Biol. Biochem.*, 22: 733-737.
- Mangenot F. & Toutain F.**, 1980 - Les litières et leur évolution. *In* : Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune, P. Pesson ed., 3-60.
- Marques R.**, 1996 - Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) dans les Monts du Beaujolais (France). Thèse de doctorat de l'E.N.G.R.E.F., 240 p.

- 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. *For. Ecol. Manage.*, 91: 255-277.
- Marques R., Ranger J., Gelhaye D., Pollier B., Ponette Q. & Gædert O.**, 1996 - Comparison of chemical composition of soil solutions collected by zero-tension lysimeters with those from ceramic-cup lysimeters in a forest soil. *European J. Soil Sci.*, 96: 407-417.
- Marques R., Ranger J., Villette S. & Granier A.**, 1997 - Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 2- Quantitative approach. *For. Ecol. Manage.*, 92: 167-197.
- Marschner H., Häussling M. & George E.**, 1991 - Ammonium and nitrate uptake rates and rhizosphere pH in non-mycorrhizal roots of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees*, 5: 14-21.
- Mehne-Jakobs B. & Gülpen M.**, 1997 - Influences of different nitrate to ammonium ratios on chlorosis, cation concentrations and the binding forms of Mg and Ca in needles of Mg-deficient Norway spruce. *Plant Soil*, 188: 267-277.
- Melillo J.M.**, 1981 - Nitrogen cycling in deciduous forests. *In* : *Terrestrial Nitrogen Cycles. Processes, Ecosystem strategies and Management Impacts*, F.E. Clark & T. Rosswall eds, *Ecol. Bull.*, 33: 427-442.
- Monreal C.M., Schulten H.R. & Kodama H.**, 1997 - Age, turnover and molecular diversity of soil organic matter in aggregates of a Gleysol. *Can. J. Soil Sci.*, 77: 379-388.
- Montagnini F., Haines B., Boring L. & Swank N.**, 1986 - Nitrification potentials in early successional black locust and in mixed hardwood forest stands in the southern Appalachians, USA. *Biogeochemistry*, 2: 197-210.
- Montagnini F., Haines B. & Swank N.**, 1989 - Factors Controlling Nitrification in Soils of Early Successional and Oak/Hickory Forests in the Southern Appalachians. *For. Ecol. Manage.*, 26: 197-210.
- Mulder J., Nilsen P., Stuanes A.O. & Huse M.**, 1997 - Nitrogen Pools and Transformations in Norwegian Forest Ecosystems with Different Atmospheric Inputs. *Ambio*, 26: 273-281.
- Nadelhoffer K.J., Aber J.D. & Melillo J.M.**, 1984 - Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems. *Plant Soil*, 80: 321-335.
- Nadelhoffer K.J., Aber J.D. & Melillo J.M.**, 1985 - Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology*, 66: 1377-1390.

Nicolardot B. & Chaussod R., 1986 - Mesure de la biomasse microbienne dans les sols cultivés. III. - Approche cinétique et estimation simplifiée de l'azote facilement minéralisable. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 23: 233-247.

Nicolardot B., Guiraud G., Chaussod R. & Catroux G., 1986 - Minéralisation dans le sol de matériaux microbiens marqués au carbone 14 et à l'azote 15 : quantification de l'azote de la biomasse microbienne. *Soil Biol. Biochem.*, 18: 263-273.

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

Nohrstedt H.Ö., Sikström U., Ring E., Näsholm T., Högborg P. & Persson T., 1996 - Nitrate in soil water in three Norway spruce stands in southwest Sweden as related to N-deposition and soil, stand, and foliage properties. *Can. J. For. Res.*, 26: 836-848.

Northup R.R., Yu Z., Dahlgren R.A. & Vogt K.A., 1995 - Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature*, 377: 227-229.

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 de l'Université Nancy I., 207 p.

Olfs H.W. & Scherer H.W., 1996 - Estimating microbial biomass N in Soils with and Without living roots: Limitations of a pre-extraction step. *Biol. Fertil. Soils*, 21: 314-318.

Olsson B.A., Bengtsson J. & Lundkvist H., 1996 - Effects of different forest harvest intensities on the pool of exchangeable cations in coniferous forest soils. *For. Ecol. Manage.*, 84: 135-147.

Pantosh-Derimova T.D., 1994 - Biological fixation of atmospheric nitrogen in soil forest biogeocenoses of Hungary. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences*, 20: 610-614.

Paul E.A. & Juma N.G., 1981 - Mineralization and immobilization of soil nitrogen by microorganisms. *In* : Terrestrial Nitrogen Cycles. Processes, Ecosystem strategies and Management Impacts, F.E. Clark & T. Rosswall eds, *Ecol. Bull.*, 33: 179-195.

Perry D.A., Choquette C. & Shroeder P., 1987 - Nitrogen dynamics in conifer-dominated forests with and without hardwood. *Can. J. For. Res.*, 17: 1434-1441.

Persson T. & Wirén A., 1993 - Effects of experimental acidification on C and N mineralization in forest soils. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 47: 159-174.

Persson T. & Wirén A., 1995 - Nitrogen mineralization and potential nitrification at different depths in acid forest soils. *Plant Soil*, 168-169: 55-65.

- Persson T., Lundkvist H., Wirén A., Hyvönen R. & Wessén B., 1989** - Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. *Water, Air and Soil Pollution*, 45: 77-96.
- Polglase P.J., Attiwill P.M. & Adams M.A., 1992** - Nitrogen and phosphorus cycling in relation to stand age of *Eucalyptus regnans* F. Muell. II. N mineralization and nitrification. *Plant Soil*, 142: 167-176.
- Ponette Q., Ulrich E., Brêthes A., Bonneau M. & Lanier M., 1997** - RENECOFOR, Chimie des sols dans 102 peuplements du réseau ; Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques ed., 427 p.
- Poovarodom S. & Tate R.L. III, 1988** - Nitrogen mineralization rates of the acidic, xeric soils of the New Jersey pinelands: Laboratory studies. *Soil Science*, 145: 337-344.
- Poszwa A., 1996** - Mise en évidence de l'acidification des sols d'Aubure. Mémoire du D.E.A. de l'Université Henri Poincaré, 54 p.
- Prescott C.E. & Preston D., 1994** - Nitrogen mineralization and decomposition in forest floors in adjacent plantations of western red cedar, western hemlock, and Douglas-fir. *Can. J. For. Res.*, 24: 2424-2431.
- Prescott C.E., Corbin J.P. & Parkinson D., 1989** - Biomass, productivity, and nutrient-use efficiency of aboveground vegetation in four Rocky Mountain coniferous forests. *Can. J. For. Res.*, 19: 309-317.
- Prosser J.I. & Cox D.J., 1982** - Nitrification. Chapitre 11 in : *Experimental Microbial Ecology*, R.G. Burns & J.H. Slater eds, 178-193.
- Raison R.J., Connell M.J. & Khanna P.K., 1987** - Methodology for studying fluxes of soil mineral-N *in situ*. *Soil Biol. Biochem.*, 19: 521-530.
- Ranger J. & Nys C., 1994** - The effect of spruce (*Picea abies* Karst.) on soil development: an analytical and experimental approach. *European J. Soil Sci.*, 45: 193-204.
- Ranger J., Cuirin g., Bouchon J., Colin M., Gelhaye D. & Mohamed Ahamed D., 1992** - Biomasse et minéralomasse d'une plantation d'épicéa commun (*Picea abies* Karst) de forte production dans les Vosges (France). *Ann. Sci. For.*, 49: 651-668.
- Ranger J., Marques R., Colin-Belgrand M., Flammang N. & Gelhaye D., 1995** - The dynamics of 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. & Colin-Belgrand M., 1997** - Nutrient dynamic during the development of a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand. *Acta Oecologica*, 18: 73-90.

- Ranger J., Marques R. & Jussy J.H.**, 1999 - Forest soil dynamics during stand development assessed by lysimeters and centrifuge solutions. En préparation.
- Raulund-Rasmussen K. & Vejre H.**, 1995 - Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. *Plant Soil*, 168-169: 345-352.
- Référentiel Pédologique**, 1992 - Principaux sols d'Europe. I.N.R.A. ed., 222 p.
- Reich P.B., Grigal D.F., Aber J.D. & Gower S.T.**, 1997 - Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*, 78: 335-347.
- Reichman G.A., Grunes D.L. & Viets F.G. Jr.**, 1966 - Effect of Soil Moisture on Ammonification and Nitrification in Two Northern Plains Soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 30: 363-366.
- Reuss J.O. & Johnson D.W.**, 1986 - Acid Deposition and the Acidification of Soils and Water. *Ecological Studies*, 59: 120 p.
- Richter D.D., Markewitz D., Wells C.G., Allen H.L., April R., Heine P.R. & Urrego B.**, 1994 - Soil chemical change during three decades in an old-field loblolly pine (*Pinus taeda* L.) ecosystem. *Ecology*, 75: 1463-1473.
- Riga A., Van Praag H.J. & Brigode N.**, 1971 - Rapport isotopique de l'azote dans quelques sols forestiers et agricoles de Belgique soumis à divers traitements culturaux. *Geoderma*, 6: 213-222.
- Runge M.**, 1974 - Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus Buchenwaldes. I Mineralstickstoff-Gehalten und Netto-mineralisation. *Oecol Plant.*, 9: 201-218.
- Santantonio D., Hermann R.K. & Overton W.S.**, 1977 - Root biomass studies in forest ecosystems. *Pedobiologia*, 17: 1-31.
- Schnabel R.R.**, 1983 - Measuring nitrogen leaching with ion exchange resin: a laboratory assessment. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47: 1041-1042.
- Schnitzer M.**, 1981 - Reactions of humic substances with metal and minerals in soils. *Colloques internationaux du C.N.R.S. N°33 : Migrations organo-minérales dans les sols tempérés*, C.N.R.S. ed, 229-234.
- Schober R.**, 1967 - Hêtre - Nord-Est. *In : Tables de production pour les forêts françaises*. B. Vannière ed., 1984, E.N.G.R.E.F., p. 65-76.
- Schulze E.D.**, 1989 - Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science*, 244: 776-783.
- Seely B. & Lajtha K.**, 1997 - Application of a ¹⁵N tracer to simulate and track the fate of atmospherically deposited N in the coastal forests of the Waquoit Bay Watershed, Cape Cod, Massachusetts. *Oecologia*, 112: 393-402.
- Skeffington R.A.**, 1990 - Accelerated nitrogen inputs - A new problem or a new perspective? *Plant Soil*, 128: 1-11.

- Skeffington R.A. & Wilson E.J.**, 1988 - Excess Nitrogen Deposition: Issues for Consideration. *Environ. Pollut.*, 54: 159 - 184.
- Sollins P., Spycher G. & Glassman C.A.**, 1984 - Net nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction of forest soil organic matter. *Soil Biol. Biochem.*, 16: 31-37.
- Son Y. & Lee I.K.**, 1997 - Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and oak in central Korea. *Ann Sci For*, 54:, 1-8.
- Staaf H. & Berg B.**, 1981 - Plant litter input to soil. In : *Terrestrial Nitrogen Cycles. Processes, Ecosystem strategies and Management Impacts*, F.E. Clark & T. Rosswall eds, *Ecol. Bull.*, 33: 147-162.
- Stanford G., Frere M.H. & Schwaninger D.H.**, 1973 - Temperature coefficient of soil nitrogen mineralization. *Soil Science*, 115: 321-323.
- Stark J.M.**, 1996 - Modeling the temperature response of nitrification. *Biogeochemistry* 35: 433-445.
- Stark J.M. & Firestone M.K.**, 1996 - Kinetics characteristics of ammonium-oxidizer communities in a california oak woodland-annual grassland. *Soil Biol. Biochem.*, 28: 1307-1317.
- Stark J.M. & Hart S.C.**, 1997 - High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature*, 385: 61-64.
- Steubing L.**, 1977 - Soil microbial activity under beech and spruce stands. *Naturaliste can.*, 104: 143-150.
- Stevenson F.J.**, 1986 - The nitrogen cycle in soil: Global and Ecological aspects. Chapitre 4 in : *Cycles of Soils, carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*, J. Wiley & sons eds, 106-154.
- Strader R.H., Binkley D. & Wells C.G.**, 1989 - Nitrogen mineralization in high elevation forests of the Appalachians. I. Regional patterns in southern spruce-fir forests. *Biogeochemistry*, 7: 131-145.
- Thorne J.F. & Hamburg S.P.**, 1985 - Nitrification potentials of an old-field chronosequence in Campton, New Hampshire. *Ecology*, 66: 1333-1338.
- Tietema A. & Wessel W.W.**, 1992 - Gross nitrogen transformations in the organic layer of acid forest ecosystems subjected to increased atmospheric nitrogen input. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 943-950.
- Tietema A., Warmerdam B., Lenting E. & Riemer L.**, 1992 - Abiotic factors regulating nitrogen transformations in the organic layer of forest soils: Moisture and pH. *Plant Soil*, 147: 69-78.
- Tietema A., Riemer L., Verstraten J.L., Van Der Maas M.P., Van Wijk A.J. & Van Voorthuyzen I.**, 1993 - Nitrogen cycling in acid forest soils subject to increased atmospheric nitrogen input. *For. Ecol. Manage.*, 57: 29-44.

- Torstensson L., Pell M. & Stenberg B., 1998** - Need of a Strategy for Evaluation of Arable Soil Quality. *Ambio*, 27: 4-8.
- Troelstra S.R., Wagenaar R. & De Boer W., 1990** - Nitrification in Dutch heathland soils. I. General soil characteristics and nitrification in undisturbed soil cores. *Plant Soil*, 127: 129-134.
- Van Breemen N. & Van Dijk H.F.G., 1988** - Ecosystem Effects of Atmospheric Deposition of Nitrogen in the Netherlands. *Environ. Pollut.*, 54: 249-274.
- Van Breemen N., Driscoll C.T. & Mulder J., 1984** - Acidic deposition and internal proton sources in acidification of soils and waters. *Nature*, 307: 599-604.
- Van Breemen N., Mulder J. & Van Grisven J.J.M., 1987** - Impacts of Acid Atmospheric Deposition on Woodland Soils in the Netherlands: II. Nitrogen Transformations. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51: 1634-1640.
- Van Miegroet H. & Cole D.W., 1985** - Acidification Sources in Red Alder and Douglas Fir Soils-Importance of Nitrification. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49: 1274-1279.
- Van Praag H.J. & Weissen F., 1976** - Nutrition azotée des peuplements forestiers ardennais. *Bull. Soc. Roy. For. de Belgique*, 83: 174-188.
- Van Praag H.J. & Weissen F., 1984** - Potential nitrogen transfer and regulation through brown acid soils under beech and spruce stands. *Plant Soil*, 82: 179-91.
- Van Praag H.J. & Weissen F., 1991** - Bilan écosystémique de l'efflux protonique des racelles de hêtre et d'épicéa, en relation avec la nutrition azotée. *Belg. Journ. Bot.*, 124: 119-127.
- Van Praag H.J., Sougnez-Remy S., Weissen F. & Carletti G., 1988** - Root turnover in a beech and a spruce stand of the belgians Ardennes. *Plant Soil*, 105: 87-103.
- Villette S., 1994** - Établissement du bilan hydrique sur une chronoséquence de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) du Beaujolais. Essai de modélisation. Mémoire de fin d'études de l'E.N.I.T.A., 50 p.
- Vogt K.A. & Persson H., 1991** - Root methods. *In* : Techniques and Approaches in Forest Tree Ecophysiology, J.P. Lassoie & T.M. Hinckley eds, 477-502.
- Vogt K.A., Vogt D.J. & Bloomfield J., 1998** - Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. *Plant Soil*, 200: 71-89.
- Wang X.J., Smethurst P.J. & Holz G.K., 1998** - Nitrogen fluxes in surface soils of 1-2-year-old eucalypt plantations in Tasmania. *Aust. J. Soil Res.*, 36: 17-29.
- Weissen F., Hambuckers A., Van Praag H.J. & Remacle J., 1990** - A decennial control of N-cycle in the Belgian Ardenne forest ecosystems. *Plant Soil*, 128: 59-66.

- Wu J., Joergensen R.G., Pommerening B., Chaussod R. & Brookes P.C.,** 1990 - Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction. An automated procedure. *Soil Biol. Biochem.*, 22: 1167-1169.
- Wyland L.J. & Jackson L.E.,** 1993 - Evaluating nitrate recovery by ion-exchange resin bags. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57: 1208-1211.
- Zanner C.W. & Bloom P.R.,** 1995 - Mineralization, Nitrification, and Denitrification in Histosols of Northern Minnesota. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 59: 1505-1511.
- Zeller B.,** 1998 - Décomposition d'une litière de hêtre, libération de l'azote, minéralisation et prélèvement par l'arbre dans une hêtraie de montagne. Thèse de doctorat de l'Université Nancy I, 129 p.
- Zöttl H.W.,** 1990 - Remarks on the effects of nitrogen deposition to forest ecosystems. *Plant Soil*, 128: 83-89.

ANNEXES

ANNEXES

Annexe A. Protocole de préparation et d'utilisation des résines échangeuses d'ions

A.1. Régénération

A.1.1. Résine anionique

A.1.1.1. Fiche technique

Dowex 21 K

20-50 mesh

forme Chlorure

Capacité d'échange : 4,5 meq.g⁻¹ de résine sèche

Groupe actif : NH₄⁺

Les résines sont généralement conditionnées en boîtes de 1 kg.

A.1.1.2. Première utilisation

La résine est installée dans une colonne de percolation, disposant d'un robinet d'évacuation et d'un "bouchon" en coton de verre pour maintenir les grains de résine dans la colonne. Elle est ensuite rincée une première fois à l'eau déminéralisée (environ 10 l par kg de résine en percolation lente) pour faire partir les éventuels produits de conditionnement. On peut ensuite régénérer la résine normalement

A.1.1.3. Régénération

La saturation de la résine est effectuée en colonne de percolation, par des ions Cl⁻ apportés par NaCl 1 N (1 l.100 g⁻¹ de résine). La percolation de NaCl doit s'effectuer au goutte à goutte, ainsi que l'évacuation, afin de permettre à tous les sites d'échanges d'être saturés par Cl⁻. L'affinité de la résine pour Cl⁻ étant faible, seule la prépondérance des ions Cl⁻ dans le milieu de percolation leur permet de saturer complètement la résine. La résine est alors rincée à l'eau déminéralisée, jusqu'à la disparition constatée de tout le Cl⁻ en excès. Le test est effectué visuellement au nitrate d'argent sur une aliquote d'eau de percolation. Tant que des ions chlorures restent dans le liquide de percolation, il se forme un précipité blanchâtre de chlorure d'argent, noircissant à la lumière. Sur le terrain, la

sélectivité et la concentration des autres anions suffisent à remettre les chlorures en solutions en procédant à un échange avec les anions du milieu.

A.1.2. Résine cationique

A.1.2.1. Fiche technique

IRN 77

16-40 mesh

forme Na⁺

Capacité d'échange : 4,25 meq.g⁻¹ de résine sèche

Groupe actif : Cl⁻

Ces résines sont elles aussi conditionnées en boîtes de 1 kg.

A.1.2.2. Première utilisation

Elle s'effectue comme pour la résine anionique mais plusieurs cycles sont nécessaires. En effet, la résine neuve est sous forme H⁺, et doit être régénérée sous forme Na⁺. Elle possède de plus à l'origine une couleur rougeâtre. On doit donc, après installation dans la colonne de percolation, la rincer à l'eau déminéralisée jusqu'à disparition de la couleur. On procède alors à plusieurs cycles de saturation.

Premier cycle : NaOH 1 N, à raison 5 litres par kg, que l'on laisse percoler, avant de procéder à un rinçage avec environ 15 litres d'eau déminéralisée pour obtenir *in fine* un pH proche de 6 (pH entre 6 et 7 au papier pH, rouge de méthyl rouge sur une fraction aliquote du liquide de percolation, ce qui indique un pH inférieur à 6,2).

Deuxième cycle : HCl 1 N, à raison 5 litres par kg, que l'on laisse là encore percoler. Le rinçage s'effectue avec environ 15 litres d'eau déminéralisée pour obtenir de nouveau un pH proche de 6. Le test s'effectue au papier pH et au bleu de bromophénol, qui doit donner une couleur bleue (pH supérieur à 4,6).

Un troisième cycle avec NaOH 1 N est alors effectué, comme le premier, là encore suivi d'un rinçage à l'eau déminéralisée.

A.1.2.3. Régénération

La régénération doit normalement s'effectuer en trois cycles comme ci-dessus. Néanmoins, si l'intervalle de temps est bref entre deux utilisations, un seul cycle de percolation par NaOH peut suffire.

A.1.3. Conditionnement des résines régénérées

Les résines des deux types sont utilisées encore humides, après avoir évacué l'eau de la colonne de percolation. Elles sont conditionnées dans des sachets en matière synthétique à faible maille (collant par exemple), à raison de 40 g par sachet, pour une utilisation avec des cylindres de 7,6 cm de diamètre (méthode de Hübner *et al.*, 1991). Certains synthétiques colorés (violets, rouges, bleus, verts par exemple) sont à proscrire car ils déteignent, et l'effet des groupes chimiques libres sur les sites d'échange n'est pas connu.

Une masse identique de billes de verres est utilisée dans le sachet de conditionnement. Les billes permettront une meilleure percolation dans le sachet. Des billes de trop petit diamètre ne doivent pas être employées, car elles ne peuvent alors être séparées des grains de résine par tamisage. Des diamètres supérieurs au millimètre sont tout à fait satisfaisants.

A.1.4. Conditions d'utilisation

Sur le terrain, les résines sont utilisées comme décrit aux parties III.1.3. et III.1.4., à raison d'une résine par cylindre. Deux sachets de résine identique par cylindre peuvent être utilisés, à condition de vérifier en même temps sur un autre jeu de cylindres que le drainage n'est pas perturbé dans les sachets supérieurs. Cette vérification est effectuée en comparant les teneurs dans le sachet supérieur et celles dans les sachets uniques par cylindre. Il est de plus nécessaire de vérifier au laboratoire en colonne de percolation l'efficacité d'adsorption des résines utilisées, ainsi que l'efficacité de désorption de la méthode employée.

Au laboratoire, le tamisage puis le dosage s'effectue sur des résines rincées à l'eau, puis séchées à l'air dans des boîtes en plastique couvertes de papier absorbant pour empêcher d'éventuelles dépositions de poussières. Le tamisage s'effectue quand les résines sont sèches, ce qui est visible par la destruction rapide des agrégats formés de grains de résine. Il est préférable de conserver la résine sèche dans des piluliers en verre pour éviter l'électrostatisme.

Les résines peuvent être utilisées plusieurs fois consécutives à condition de préparer à chaque fois plusieurs sachets de résines témoins, qui ne seront pas

utilisés, mais dont la teneur en azote minéral sera dosée. Tant que la teneur de ces témoins est faible, c'est à dire du même ordre de grandeur que le milieu d'extraction, le lot de résine peut être utilisé. Une augmentation de la teneur des témoins indique une saturation des sites d'échange. Il convient alors de ne pas utiliser les résines avant d'avoir vérifié au laboratoire la réversibilité du phénomène.

Annexe B. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure et à Vauxrenard

B.1. Aubure

B.1.1. Pessière de 45 ans (E45)

Voir tableau B.1.

B.1.2. Pessière de 90 ans (E90)

Voir tableau B.2.

B.1.3. Hêtraie de 150 ans (H150)

Voir tableau B.3.

B.2. Vauxrenard

B.2.1. Peuplement de Douglas de 20 ans (D20)

Voir tableau B.4.

B.2.2. Peuplement de Douglas de 40 ans (D40)

Voir tableau B.5.

B.2.3. Peuplement de Douglas de 60 ans (D60)

Voir tableau B.6.

Tableau B.1. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure dans la pessière de 45 ans (E45).

	Prélèvement ¹		Production ¹		Drainage lysimètres ¹		Drainage résines ¹		Apports ¹			
	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin
Hiver ²	4,0	25,4	29,4	3,2	25,1	28,3	0,1	0,7	0,8	1,9	0,9	2,8
Été ²	5,7	66,0	71,7	2,9	63,7	66,6	0,2	0,7	0,9	2,5	1,3	3,8
93	9,7	91,4	101,1	6,1	88,8	94,9	0,3	1,4	1,7	4,4	2,2	6,6
Hiver ²	2,6	8,3	10,9	0,4	8,4	8,8	0,1	1,2	1,3	2,0	1,1	3,1
Été ²	4,7	47,0	51,7	1,6	50,1	51,7	0,9	0,5	1,4	2,5	2,1	6,3
94	5,5	55,3	62,6	0,2	58,5	60,5	1,0	1,7	2,7	6,2	3,2	9,4
Hiver ²	3,1	33,1	36,2	3,5	35,6	39,1	0,2	0,9	1,1	1,9	1,1	3,8
Été ²	8,7	37,2	45,9	4,1	31,1	35,2	0,1	0,4	0,5	4,2	1,2	2,9
95	11,8	70,3	82,1	7,6	66,7	74,3	0,3	1,3	1,6	6,1	2,3	6,7
Hiver ²	1,7	8,2	9,9	0,6	7,0	7,6	0,7	0,2	0,9	1,8	2,9	4,7
Été ²	7,9	26,6	34,5	7,1	25,0	32,1	1,8	0,4	2,2	4,2	4,2	8,4
96	9,6	34,8	44,4	7,7	32,0	39,7	2,5	0,6	3,1	6,0	7,1	13,1
Moyennes												
Hiver	2,9	18,8	21,6	1,9	19,0	21,0	0,3	0,8	1,0	1,9	2,9	4,8
	(1,0)	(12,5)	(13,2)	(1,7)	(13,8)	(15,4)	(0,3)	(0,4)	(0,2)	(0,1)	(0,1)	(0,5)
Été	6,8	44,2	51,0	3,9	42,5	46,4	0,8	0,5	1,3	3,6	4,2	7,8
	(1,9)	(16,8)	(15,6)	(2,4)	(17,7)	(16,0)	(0,8)	(0,1)	(0,7)	(1,0)	(0,4)	(1,5)
1 an	9,6	63,0	72,6	5,9	61,5	67,4	1,0	1,3	2,3	5,5	7,1	12,6
	(1,8)	(23,9)	(24,5)	(2,7)	(23,5)	(23,2)	(1,0)	(0,5)	(0,7)	(0,1)	(0,5)	(1,3)

¹ : en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ ; ² : Hiver = d'octobre à avril, Été = d'avril à octobre. (entre parenthèses : écart-type).

Données saisonnières de prélèvement et de production corrigées par les moyennes saisonnières du drainage dans les cylindres (drainage résines).

Tableau B.2. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure dans la pessière de 90 ans (E90).

	Prélèvement ¹		Production ¹		Drainage lysimètres ¹		Drainage résines ¹		Apports ¹						
	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin			
Hiver ²	26,5	29,8	56,3	23,4	24,1	47,5	2,7	0,8	3,5	4,9	2,7	7,6			
Été ²	59,0	30,4	89,4	55,4	30,8	86,2	2,6	0,8	3,4	5,1	2,0	7,1			
93	85,5	60,2	145,7	78,8	54,9	133,7	5,3	1,6	6,9	10,0	4,7	14,7			
Hiver ²	15,1	25,3	40,4	21,5	22,1	43,6	11,0	1,7	12,7	5,3	3,8	9,1			
Été ²	65,5	11,4	76,9	73,5	10,0	83,5	8,2	3,0	11,2	8,6	5,3	13,9			
94	80,6	36,7	117,3	95,0	32,1	127,1	19,2	4,7	23,9	13,9	9,1	23,0			
Hiver ²	14,5	15,5	30,0	22,5	12,2	34,7	20,3	1,4	21,7	6,6	2,5	9,1			
Été ²	42,3	21,3	63,6	37,1	24,1	61,2	2,6	1,3	3,9	4,3	2,8	7,1			
95	56,8	36,8	93,6	59,6	36,3	95,9	22,9	2,7	25,6	10,9	5,3	16,2			
Hiver ²	16,6	12,2	28,8	28,2	24,7	52,9	8,8	1,3	10,1	4,3	2,8	7,1			
Été ²	59,3	21,2	80,5	67,3	26,5	93,8	9,5	0,7	10,2	4,8	3,6	8,4			
96	75,9	33,4	109,3	95,5	51,2	146,7	18,3	2,0	20,3	9,1	6,4	15,5			
Moyennes															
Hiver	18,2 (5,6)	20,7 (8,2)	38,9 (12,7)	23,9 (3,0)	20,8 (5,8)	44,7 (7,7)	10,7 (7,3)	1,3 (0,4)	12,0 (7,5)	20,0 (3,0)	3,9	21,7	5,3 (1,0)	3,0 (0,6)	8,2 (1,0)
Été	56,5 (9,9)	21,1 (7,8)	77,6 (10,7)	58,3 (16,0)	22,9 (9,0)	81,2 (14,0)	5,7 (3,6)	1,5 (1,1)	7,2 (4,1)	31,7 (7,3)	5,2	41,7	5,7 (2,0)	3,4 (1,4)	9,1 (3,2)
1 an	74,7 (12,6)	41,8 (12,4)	116,5 (21,8)	82,2 (17,0)	43,6 (11,1)	125,9 (21,6)	16,4 (7,7)	2,8 (1,4)	19,2 (8,5)	51,7 (6,3)	9,1	63,4	11,0 (2,1)	6,4 (1,9)	17,4 (3,8)

¹ : en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ ; ² : Hiver = d'octobre à avril, Été = d'avril à octobre. (entre parenthèses : écart-type).

Données saisonnières de prélèvement et de production corrigées par les moyennes saisonnières du drainage dans les cylindres (drainage résines).

Tableau B.3. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Aubure dans la hêtraie de 150 ans (H150).

	Prélèvement ¹		Production ¹		Drainage lysimètres ¹		Drainage résines ¹		Apports ¹			
	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	
Hiver ²	32,8	9,9	42,7	33,0	8,6	41,6	4,3	1,0	5,3	1,6	1,3	2,9
Été ²	120,8	30,3	151,1	118,4	29,2	147,6	2,8	1,1	3,9	4,3	1,4	5,7
93	153,6	40,2	193,8	151,4	37,8	189,2	7,1	2,1	9,2	5,9	2,7	8,6
Hiver ²	30,7	-2,9	27,8	30,5	-3,4	27,1	1,6	1,6	2,0	2,4	1,8	4,2
Été ²	113,5	68,0	181,5	116,2	68,3	184,5	0,8	0,8	2,6	42,0	2,9	8,6
94	127,0	65,1	209,3	129,5	64,9	211,6	2,2	2,4	4,6	8,1	4,7	12,8
Hiver ²	42,5	14,7	57,2	39,5	17,1	56,6	0,9	0,9	1,8	24,7	0,9	2,5
Été ²	102,8	38,7	141,5	96,1	33,9	130,0	0,8	0,6	1,4	54,0	1,2	3,2
95	145,3	53,4	198,7	135,6	51,0	186,6	1,7	1,5	3,2	78,7	2,1	5,7
Hiver ²	20,8	9,8	30,6	22,7	15,1	37,8	2,2	0,3	2,5	12,8	2,1	14,9
Été ²	94,6	42,3	136,9	94,2	34,2	128,4	3,5	0,5	4,0	51,3	10,8	62,1
96	115,4	52,1	167,5	116,9	49,3	166,2	5,7	0,8	6,5	64,1	12,9	77,0
Moyennes												
Hiver	31,7	7,9	39,6	31,4	9,4	40,8	2,0	1,0	2,9	18,8	2,1	20,9
	(8,9)	(7,5)	(13,4)	(6,9)	(9,2)	(12,2)	(1,7)	(0,5)	(1,6)	(8,4)		(0,4)
Été	107,9	44,8	152,8	106,2	41,4	147,6	2,2	0,8	3,0	49,1	10,8	59,9
	(11,6)	(16,2)	(20,1)	(12,8)	(18,1)	(26,1)	(1,2)	(0,3)	(1,2)	(6,3)		(1,5)
1 an	139,6	52,7	192,3	137,7	50,8	188,4	4,2	1,7	5,9	67,9	12,9	80,8
	(16,7)	(10,2)	(17,8)	(15,3)	(11,1)	(18,6)	(2,6)	(0,7)	(2,6)	(10,3)		(1,8)
												(1,1)
												(2,9)

¹ : en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹ ; ² : Hiver = d'octobre à avril, Été = d'avril à octobre. (entre parenthèses : écart-type).

Données saisonnières de prélèvement et de production corrigées par les moyennes saisonnières du drainage dans les cylindres (drainage résines).

		Moyennes													
Été	79,4 (35,6)	27,8 (5,3)	107,2 (39,4)	114,2 (37,7)	27,8 (5,1)	142,0 (40,7)	25,3 (13,4)	2,4 (1,6)	27,6 (13,7)	65,5 (10,6)	24,4 (4,7)	89,9	1,6 (0,6)	2,1 (1,2)	3,7 (1,9)
Hiver	16,4 (23,9)	7,3 (4,4)	23,7 (24,7)	51,7 (5,7)	7,0 (5,8)	58,7 (11,3)	48,0 (27,8)	1,0 (0,5)	49,0 (28,1)	56,8 (6,8)	2,6	59,4	2,6 (1,4)	1,2 (0,5)	3,9 (1,8)
1 an	95,8 (48,9) ³	35,1 (5,7)	130,9 (54,4)	165,9 (22,2)	34,8 (5,0)	200,7 (25,8)	73,3 (29,5)	3,4 (1,7)	76,7 (29,8)	122,2 (11,0)	27,0	149,2	4,3 (0,9)	3,3 (0,8)	7,6 (0,8)

1 : en kg-N/ha¹.an⁻¹

2 : Hiver = d'octobre à avril, Été = d'avril à octobre

3 : écart-type sur les quatre dernières années.

Entre parenthèses : écart-type.

Données saisonnières de prélèvement et de production corrigées par les moyennes saisonnières du drainage dans les cylindres (drainage résines).

Tableau B.5. Bilans annuels et moyennes des incubations *in situ* à Vauxrenard dans le peuplement de Douglas de 40 ans (D40).

	Prélèvement ¹		Production ¹		Drainage lysimètres ¹		Drainage résines ¹		Apports ¹			
	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin	N-NO ₃ ⁻	N-NH ₄ ⁺	Nmin
Été 93	35,2	21,4	56,6	38,7	20,4	59,1	19,6	1,5	21,1	4,6	2,8	7,4
Hiver ²	1,5	5,5	7,0	27,6	4,1	31,7	31,6	1,2	32,8	23,6		6,3
Été ²	78,2	24,2	102,4	104,3	25,8	130,1	18,1	5,1	23,2	53,1		10,8
94	79,7	29,7	109,4	131,9	29,9	161,8	49,7	6,3	56,0	76,7		17,1
Hiver ²	38,5	6,4	44,9	30,2	6,2	36,4	4,4	1,0	5,4	34,9		8,2
Été ²	81,2	20,0	101,2	102,4	15,5	117,9	8,8	2,9	11,7	60,7		11,7
95	119,7	26,4	146,1	132,6	21,7	154,3	13,2	3,9	17,1	95,6		19,9
Hiver ²	19,7	-0,1	19,6	-6,2	-3,1	-9,3	3,7	0,7	4,4	30,1		8,2
Été ²	66,2	7,2	73,4	74,3	6,4	80,7	4,7	1,5	6,2	39,1	3,4	9,5
96	85,9	7,1	93,0	68,1	3,3	71,4	8,4	2,2	10,6	69,2		17,7
Hiver ²	32,1	5,3	37,4	45,6	5,5	51,1	23,9	2,8	26,7	30,0	1,2	7,4
Été ²	106,3	15,5	121,8	119,4	9,0	128,4	8,7	3,2	11,9	46,7	19,7	10,8
97	138,4	20,8	159,2	165,0	14,5	179,5	32,6	6,0	38,6	76,7	20,9	18,2

		Moyennes													
Été	73,4 (25,9)	17,7 (6,6)	91,1 (25,9)	87,8 (31,9)	15,4 (8,0)	103,2 (31,7)	12,0 (6,5)	2,8 (1,5)	14,8 (7,1)	49,9 (9,2)	11,6 (11,5)	61,5	5,6 (0,8)	4,5	10,0
Hiver	23,0 (16,3)	4,3 (3,0)	27,2 (17,2)	24,3 (21,8)	3,2 (4,3)	27,5 (25,9)	15,9 (14,0)	1,4 (0,9)	17,3 (14,6)	29,7 (4,6)	1,2	30,9	5,0 (0,6)	2,5 (0,4)	7,5
1 an	96,4 (27,9) ³	21,9 (10,0)	118,3 (30,9)	112,1 (40,6)	18,6 (11,3)	130,7 (48,1)	27,9 (19,0)	4,3 (1,9)	32,1 (20,7)	79,6 (11,3)	12,8	92,4	10,6 (1,1)	7,0 (1,0)	17,6 (1,2)

1 : en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹.

2 : Hiver = d'octobre à avril, Été = d'avril à octobre.

3 : écart-type sur les quatre dernières années.

Entre parenthèses : écart-type.

Données saisonnières de prélèvement et de production corrigées par les moyennes saisonnières du drainage dans les cylindres (drainage résines).

		Moyennes													
Été	102,6 (31,2)	24,3 (8,6)	126,9 (34,2)	134,1 (29,8)	22,3 (7,8)	156,4 (32,3)	23,4 (18,0)	1,3 (0,6)	24,7 (18,0)	68,3 (19,6)	15,3 (6,4)	78,8	5,4 (1,0)	4,6 (1,1)	10,0 (1,3)
Hiver	40,0 (25,7)	10,6 (9,2)	50,6 (33,0)	58,8 (15,1)	6,6 (11,3)	65,4 (26,0)	35,0 (20,3)	0,5 (0,2)	35,5 (20,4)	58,6 (8,8)	3,0	61,6	6,4 (1,4)	3,4 (0,9)	9,8 (2,2)
1 an	142,6 (50,3) ³	34,9 (18,0)	177,5 (61,3)	192,9 (30,8)	28,9 (19,2)	221,8 (40,7)	58,4 (24,8)	1,8 (0,6)	60,1 (24,9)	126,8 (17,8)	18,3	145,1	11,8 (0,7)	7,9 (0,9)	19,7 (1,2)

¹ : en kg-N.ha⁻¹.an⁻¹.

² : Hiver = d'octobre à avril, Été = d'avril à octobre.

³ : écart-type sur les quatre dernières années.

Entre parenthèses : écart-type.

Données saisonnières de prélèvement et de production corrigées par les moyennes saisonnières du drainage dans les cylindres (drainage résines).

SUMMARY

The aim of this work was to measure nitrogen mineralization, nitrification and uptake in six stands on two sites. An *in situ* incubation method was used during four years and the parameters controlling the variations of these fluxes were followed throughout the study.

At Aubure, mineralization was higher in the 150-year-old beech stand ($188 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$) than in the two Norway spruce stands, aged 90 and 45 years (respectively 126 and $67 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$). Nitrification reached 65 to 75% of the mineralization in the beech stand and in the old spruce stand, but was inhibited in the young spruce stand. At Vauxrenard, in three Douglas-fir stands, 20-, 40- and 60-year-old, mineralization was high (between 130 and $220 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$) and independent on the stand age. Nitrification reached 85% of the mineralization.

In the two sites, mineralization was controlled by temperature and to a lesser extent by moisture. At Vauxrenard, the high mineralization was due to the change of species, and the high nitrification was due to the agricultural past of the stands. The stimulation of the nitrification in previous agricultural soils forested at the present time with conifers, was confirmed in laboratory. The inhibition of the nitrification in the young spruce stand at Aubure may be due to different agricultural pasts between the two spruce stands. It may also be due to a stand age effect in the spruce stands.

At Aubure, in the young spruce and the beech stands, the available mineral nitrogen was completely taken up. Leaching losses were equal to zero and soil acidification and impoverishment were limited. In the old spruce stand, the available nitrogen was in excess. This excess was leached. The soil lost alkaline and earth-alkaline cations. The poverty of the bedrock made worst the deficit of nutrients. At Vauxrenard, losses were even more higher, in spite of higher uptake rates.

At Aubure and Vauxrenard, the main part of the nitrogen uptake is allocated to the root biomass, save for the young spruce stand. The input of nutrients in the aboveground biomass, exported after harvesting the stands, was then limited.

In the two sites, types of management limiting nutrient losses should be plan, for instance harvesting stems only, and favouring long rotations allowing to the system to be balanced again.

Key words: Biogeochemical cycle, forest soils, *in situ* incubation, nitrification, nitrogen mineralization, nitrogen uptake, past land use, root uptake, soil moisture, species, stand age, temperature.

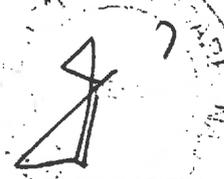
Monsieur **JUSSY Jean-Hugues**

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I
en SCIENCES DE LA TERRE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 14 décembre 1998 n° 119

Le Président de l'Université



J.P. FINANCE

RÉSUMÉ

Le but de ce travail était de mesurer la minéralisation de l'azote, la nitrification et les prélèvements dans six peuplements répartis sur deux sites. Une méthode d'incubation *in situ* a été employée pendant quatre ans et les paramètres régissant les variations de ces flux ont été suivis tout au long de l'étude.

A Aubure, la minéralisation est plus élevée dans la hêtraie de 150 ans ($188 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) que dans les deux pessières de 90 et 45 ans (respectivement 126 et $67 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$). La nitrification atteint 65 à 75% de la minéralisation dans la hêtraie et la vieille pessière, mais est inhibée dans la jeune pessière. A Vauxrenard, dans trois peuplements de Douglas de 20, 40 et 60 ans, la minéralisation est élevée (entre 130 et $220 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) et indépendante de l'âge des peuplements. La nitrification atteint 85% de la minéralisation.

Dans les deux sites, la minéralisation est contrôlée par la température et à un degré moindre par l'humidité. A Vauxrenard, l'intensité de la minéralisation est due au changement d'essence, et celle de la nitrification au passé agricole des peuplements. La stimulation de la nitrification dans les anciens sols agricoles actuellement boisés en résineux a été confirmée au laboratoire. L'inhibition de la nitrification dans la jeune pessière d'Aubure peut donc être imputée à un passé agricole différent entre les deux pessières, ou à un effet de l'âge des pessières.

A Aubure, dans la jeune pessière et la hêtraie, l'azote minéral disponible est entièrement utilisé. Les pertes par drainage sont nulles et l'acidification et l'appauvrissement sont limités. Dans la vieille pessière, l'azote disponible est excédentaire. Le surplus est drainé et le sol s'appauvrit en cations alcalins et alcalino-terreux. La pauvreté de la roche mère aggrave le déficit en éléments minéraux. A Vauxrenard, les pertes sont encore plus importantes, malgré des prélèvements également élevés.

A Aubure comme à Vauxrenard, l'essentiel des prélèvements est utilisé par la biomasse racinaire, sauf dans la jeune pessière. L'incorporation d'éléments minéraux dans la biomasse aérienne exportable après récolte est donc limitée. Dans les deux sites, il est donc nécessaire d'envisager une exploitation limitant les pertes en éléments minéraux, par exemple en ne récoltant que le tronc et en privilégiant des révolutions longues permettant au système de se rééquilibrer.

Mots clés : âge des peuplements, cycle biogéochimique, essence, humidité, incubation *in situ*, minéralisation de l'azote, nitrification, passé cultural, prélèvements d'azote, renouvellement racinaire, sols forestiers, température.