

Etude isotopique du devenir de l'azote des litières dans les sols de six hêtraies du réseau RENECOFOR

M. Nicolas⁽¹⁾, B. Zeller⁽¹⁾, E. Dambrine⁽¹⁾, S. Bienaimé⁽²⁾ et E. Ulrich⁽²⁾

(1) INRA - Centre de Nancy, unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54 280 Champenoux

(2) Office National des Forêts - Département Recherche, RENECOFOR, Bd de Constance, 77 300 Fontainebleau

RÉSUMÉ

En forêt, les formes d'humus sont classiquement considérées comme une illustration de l'activité biologique du sol et de la fertilité des stations. Afin de mieux comprendre cette relation, nous nous sommes intéressés à la dynamique et à la minéralisation de l'azote dans des sols de fertilités variées.

L'étude a porté sur six hêtraies du réseau RENECOFOR, présentant une large gamme de conditions climatiques, édaphiques et de productions forestières. Sur chaque site, nous avons déposé une quantité connue de litière de feuilles de hêtre enrichies en ^{15}N à la place de la litière fraîchement tombée. Nous avons suivi pendant trois ans l'évolution de la masse de litière enrichie. Puis nous avons mesuré l'excès isotopique dans les litières en décomposition et dans des échantillons du sol sous-jacent. Enfin nous avons mesuré la minéralisation et l'excès isotopique de l'azote minéral produit en incubation en laboratoire.

A partir de ces observations, nous concluons que la vitesse de décomposition de la litière est surtout influencée par le pédoclimat tandis que l'incorporation des matières organiques en profondeur est principalement contrôlée par l'activité des vers de terre. Il apparaît également, dans les sites où les résidus de décomposition s'accumulent à la surface du sol sous forme de moder, que la minéralisation touche l'azote récent issu de la litière introduite. En revanche, dans les sols riches à mull où les résidus de décomposition sont incorporés en profondeur, l'azote récent de la litière est rapidement stabilisé et la minéralisation est principalement alimentée par le pool d'azote ancien.

Mots clés

Cycle de l'azote, minéralisation de l'azote, sol, litière forestière, marquage isotopique

SUMMARY**THE FATE OF NITROGEN FROM ¹⁵N-LABELLED LITTER INTO THE SOILS OF SIX BEECH FORESTS OF THE RENECOFOR NETWORK**

Humus forms are classically regarded as the illustration of the soil biological activity and site fertility. We were thus interested in N-dynamics and mineralization in the surface layers of the forest soils in order to better understand their functioning.

This study related to six beech forests of the RENECOFOR network, that present a broad range of climate, soil conditions and forest productions (table 1, table 2). On each site, we deposited ¹⁵N-labelled beech leaves contained within boxes of plastic netting in the place of the fresh litter. First we followed the evolution in time of the mass of enriched litter remaining within the boxes. Then, three years and a half after the beginning of the experience, we measured isotopic excess in the litters in decomposition and in samples of soil below taken from surface to 30 cm depth. Finally we studied the N-mineralization in the soil samples incubated in laboratory and we measured the isotopic excess of the produced mineral nitrogen.

In two sites of low altitude with mull humus form, the mass of introduced leaves decreased rapidly (figure 1) and the organic residues are deeply incorporated in soil (figure 2.a). We notice also a nitrogen stabilization characterized by large nitrogen stocks (figure 3) of which only a little part is mineralized (table 3). Further this little mineralized part of nitrogen is not ¹⁵N enriched (figure 4), meaning that recent nitrogen from labelled litter is not mineralized yet. On the contrary, in the one mountain site with a dysmoder humus form, the mass of introduced leaves has slowly decreased (figure 1), the organic residues are accumulated on the soil surface (figure 2.b) and a large (table 3) and ¹⁵N-labelled (figure 4) part of nitrogen is rapidly mineralized from small stocks (figure 3). In the three other sites, we observed intermediate dynamics between these two contrasted soil behaviours.

In all our observations the litter decomposition speed seems to be mainly influenced by climate conditions while the mixing of organic and mineral matters seems to be mainly controlled by earthworm activity. Distinguishing these two phenomena, we attribute four general schemes of litter dynamics to the studied sites (figure 5).

Moreover we notice that some recent nitrogen from litter is mineralized only in soils in which organic residues are mainly accumulated at the surface. In the soils in which organic residues are deeply incorporated, recent nitrogen is rapidly stabilized.

Key-words

Podzol, nitrogen cycle, nitrogen mineralization, soil, forest litter, isotope labelling

RESUMEN**Estudio isotópico del porvenir del nitrógeno de las literas en los suelos de seis háyales de la red RENECOFOR**

En bosque, los tipos de humus son clásicamente considerados como una ilustración de la actividad biológica del suelo y de la fertilidad de las estaciones. A fin de conocer mejor esta relación, nos hemos interesados a la dinámica y a la mineralización del nitrógeno en suelos de fertilidades variadas. El estudio se apoya sobre seis háyales de la red RENECOFOR, que presentan una larga gamma de condiciones climáticas, edáficas y de producciones forestales. En cada sitio, depositamos una cantidad conocida de litera de hojas de haya enriquecidas en ¹⁵N al lugar de la nueva litera caída. Hemos seguido durante tres años la evolución de la masa de litera enriquecida. Después hemos medido el exceso isotópico del nitrógeno mineral producido en incubación en laboratorio.

A partir de estas observaciones, concluimos que la velocidad de descomposición de la litera es sobre todo influenciada por el pedoclima aunque la incorporación de materias orgánicas en profundidad es principalmente controlada por la actividad de los lombrices. Aparece igualmente que la mineralización toca el nitrógeno reciente originario de la litera introducida en los sitios donde los residuos de descomposición se acumulan en superficie del suelo bajo forma de moder. Al contrario en los suelos ricos con mull donde los residuos de descomposición se incorporan en profundidad, el nitrógeno reciente de la litera es rápidamente estabilizado y la mineralización esta principalmente abastecida por la provisión de nitrógeno viejo.

Palabras clave

Podzol, ciclo del nitrógeno, mineralización del nitrógeno, litera forestal, marcado isotópico

La morphologie des horizons superficiels d'un sol est liée à l'activité biologique qu'ils abritent (Toutain, 1981 ; Ponge *et al.*, 1986 ; Ponge et Delhay, 1995 ; Ponge *et al.*, 1997) qui dépend elle-même des conditions environnementales (Jabiol, 1995 ; Ponge, 2003). Le climat, le contexte physicochimique du sol et la végétation conditionnent en effet la composition et l'abondance de la faune et de la microflore. Ainsi les climats chauds et humides, les sols riches et bien drainés favorisent la constitution de formes d'humus de type mull. Ces formes d'humus sont caractérisées par la disparition rapide de la litière et le mélange des matières organiques et minérales sous l'influence notable de vers anéciques. En revanche, les climats froids, les sols acides ou les sols soumis à des phases de sécheresse ou d'asphyxie importante peuvent inhiber l'activité de certaines espèces, dont les vers anéciques. La litière est alors détruite par la méso- et macrofaune (isopodes, diplopodes, vers épigés, enchytréides, larves d'insectes...) et les résidus accumulés à la surface du sol, constituant une forme d'humus de type moder. Dans les contextes boréaux ou montagnards, ou sous des conditions d'acidité ou d'engorgement aggravées, l'activité biologique peut être encore plus réduite et donne naissance à des formes d'humus de type mor.

En général, le recyclage des nutriments contenus dans les litières est supposé plus efficace dans les mull dont la litière disparaît rapidement que dans les moder ou mor caractérisés par une accumulation des matières organiques à la surface du sol. Le développement du feuillage annuel paraissant nécessairement lié à ce recyclage, on a alors souvent associé les formes d'humus de type mull à une plus grande fertilité que les moders ou mors (Toutain, 1981). Cependant on observe parfois des peuplements très productifs sur des formes d'humus de type moder et d'autres peu productifs sur des formes d'humus de type mull. Dans une synthèse consacrée à l'influence des essences sur les sols forestiers, Binkley (1995) souligne qu'aucune étude comparative n'a réuni les conditions nécessaires pour affirmer que l'accumulation de matières organiques à la surface du sol est le signe d'un mauvais recyclage des éléments constitutifs des litières. D'après lui, aucune relation n'a même pu être montrée, dans plusieurs sites de plantation comparative d'essences, entre la quantité nette d'azote minéralisée annuellement dans les horizons superficiels et la quantité de matières organiques accumulées à la surface des sols.

Afin de mieux comprendre le fonctionnement des horizons superficiels, nous nous intéressons à la dynamique et à la minéralisation de l'azote, témoins de l'efficacité du cycle biologique d'un sol (Van Praag, 1971 ; Duchaufour, 1983). L'azote est un élément majeur de la nutrition des arbres, assimilable presque uniquement sous forme minérale (Fotelli *et al.*, 2004). La minéralisation des matières organiques des litières et des sols constitue la principale source d'azote pour les arbres, dans les forêts tempérées d'Europe sans activité importante de fixation d'azote atmosphérique et en dehors de zones fortement polluées (Stevenson et Cole,

1999). Reich *et al.* (1997) montrent que la minéralisation nette de l'azote explique 50 % de la variation de production de bois mesurée sur 50 peuplements résineux et feuillus répartis sur 6 sites aux conditions trophiques et climatiques variées. L'intensité du processus, par lequel l'azote constitutif des macromolécules végétales ou microbiennes est transformé en ammonium ou en nitrate, est donc un paramètre fondamental de la fertilité des stations forestières.

L'utilisation de l'isotope stable ^{15}N a déjà permis d'étudier dans plusieurs hêtraies la dynamique de l'azote de la litière (Zeller *et al.*, 2000 ; Zeller *et al.*, 2001 ; Caner *et al.*, 2004). Dans cette étude, il s'agit à la fois d'élargir la gamme des conditions stationnelles considérées et de comprendre plus en détail la dynamique de l'azote dans le sol par l'étude de sa minéralisation. Ainsi, notre travail porte sur six placettes de hêtraies du réseau de suivi à long terme des écosystèmes forestiers RENECOFOR, avec une grande diversité de conditions climatiques, de formes d'humus et de volumes de production ligneuse. En choisissant le hêtre (*Fagus sylvatica L.*), essence feuillue très plastique et largement répandue en Europe (Ellenberg, 1986), nous disposons en effet d'une large gamme de contextes stationnels.

Le dispositif expérimental consiste à déposer au sol une litière feuillée artificiellement enrichie en ^{15}N (Zeller *et al.*, 2000) et à suivre ce traceur à travers plusieurs compartiments de l'écosystème. De plus, nous procédons à des incubations de sol en laboratoire afin de quantifier la minéralisation potentielle de l'azote. La mesure d'abondance isotopique de l'ammonium et du nitrate ainsi produits permet de caractériser pour chaque horizon de sol la fraction d'azote minéralisée provenant de la litière.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Présentation des sites

L'étude est basée sur des données et des prélèvements provenant de six sites qui font partie du réseau d'observation RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers). Chaque station de ce réseau, d'une surface de 0,5 ha, est caractérisée par des analyses chimiques et physiques complètes des sols (Brêthes et Ulrich, 1997 ; Ponette *et al.*, 1997) ainsi que des relevés annuels floristiques et dendrométriques (Dobremez *et al.*, 1997, Cluzeau *et al.*, 1998). Les six hêtraies choisies, Het 25, Het 60, Het 02, Het 88, Het 26 et Het 30, correspondent à des roches-mères, des climats et des sols de types très divers (*tableaux 1 et 2*). Les principales données, issues de Brêthes et Ulrich (1997) sont les suivantes :

- Le site Het 25 se situe sur terrain plat à 570 mètres d'altitude, en forêt domaniale de la Verrière-du-Grosbois dans le Doubs (25). Le sol est de type Calcisol voire Calcisol décarbonaté en surface

Tableau 1 - Caractéristiques générales des six sites considérés - D'après Brêthes et Ulrich (1997), Cluzeau *et al.*(1998), Baronnier (2003).
Table 1 - General characteristics of the six studied sites.

	Sites					
	Het 25	Het 60	Het 02	Het 88	Het 26	Het 30
Altitude	570 m	138 m	145 m	400 m	1320 m	1400 m
Température moyenne annuelle	8,5 °C	10,5 °C	10 °C	9 °C	5,5 °C	4,5 °C
Pluviométrie annuelle	1370 mm an ⁻¹	740 mm an ⁻¹	750 mm an ⁻¹	1110 mm an ⁻¹	1540 mm an ⁻¹	2280 mm an ⁻¹
Topographie	plateau	plateau	plateau	plateau	versant Ouest pente 35%	versant Sud-Ouest pente 25 %
Géologie	Calcaires	Limons sur calcaires	Limons loessiques	Grès à Voltzia	Calcaires	Quartzites et micaschistes
Type de sol ⁽¹⁾	Calcisol à Calcosol décarbonaté en surface	Calcisol (redoxique)	Luvisol - Redoxisol	Alocrisol Typique (luvique, redoxique)	Rendosol (colluvial)	Podzisol Ocrique colluvial
Date d'observation	06/07/1995	30/06/1995	09/10/1995	26/06/1995	17/07/1995	24/07/1995
C/N 0-10 cm	14	16	15	15	14	22
pH eau 0-10 cm	5.6	5.4	4.4	4.8	6.3	4.4
RUM	100 à 110 mm	75 à 100 mm	180 à 205 mm	90 à 110 mm	40 à 50 mm	40 à 65 mm
Traces d'hydromorphie	aucune	en surface	dès la surface	au-dessous de 70 cm	aucune	aucune
Contrainte à l'enracinement ⁽²⁾	0	3	0	1	4	3
Forêt	Forêt domaniale de la Verrière du Grosbois	Forêt domaniale de Compiègne	Forêt domaniale de Retz	Forêt domaniale du Ban d'Harol	Forêt domaniale de Lente	Forêt domaniale de l'Aigoual
Age moyen à 1,30 m en 1994	41 ans	62 ans	53 ans	68 ans	158 ans	143 ans
Hauteur dominante en 1995	20,1 m	26,6 m	29,2 m	24,7 m	22,9 m	19,4 m
Production à 100 ans (bois fort total)						
_ selon tables de production ⁽³⁾	898 m ³	898 m ³	> 1000 m ³	698 m ³	304 m ³	293 m ³
_ selon CAPSIS, module Fagacées	1185 m ³	1125 m ³	1450 m ³	925 m ³	ND	ND
Biomasse herbacée ⁽⁴⁾	254 g m ⁻¹	320 g m ⁻¹	427 g m ⁻¹	2 g m ⁻¹	229 g m ⁻¹	264 g m ⁻¹

RUM = Réserve Utile Maximale. Ho = Hauteur dominante. ND = valeur non déterminée

(1) La nomenclature utilisée pour la définition des types de sol est celle du Référentiel Pédologique (Baize et Girard, 1995).

(2) D'après Brêthes et Ulrich (1997). Les numéros de 0 à 4 indiquent des niveaux de contrainte croissants. La codification détaillée figure en annexe.

(3) Tables de production de Schober (Vannière, 1984) pour les sites Het 25, Het 60, Het 02 et Het 88 et de Badoux (1957) pour les sites Het 26 et Het 30.

(4) La biomasse herbacée a été mesurée à partir de prélèvements réalisés au pied des deux arbres choisis sur chaque site pour l'installation du dispositif expérimental. Les échantillons ont été séchés à 60°C avant pesée (Baronnier, 2003).

(pH_{eau} entre 5,3 et 5,6), issu de calcaire dur. La forme d'humus est un eumull.

- La station Het 60 est située dans la plaine de l'Oise (60) en forêt domaniale de Compiègne. Le sol est de type Calcisol (pH_{eau} entre 5,4 et 6,9), développé dans un limon sur calcaire tendre et présentant quelques traces d'hydromorphie dès la surface. Le

complexe absorbant est saturé par le calcium provenant de la dissolution de débris grossiers. La texture est sablo-limoneuse à argilo-limoneuse. La forme d'humus est de type oligomull.

- Le site Het 02 est situé en forêt domaniale de Retz, dans l'Aisne (02). La placette se situe sur un terrain plat à une altitude de 145 mètres. La forme d'humus est de type hémimoder à moder.

Tableau 2 - Formes d'humus des six sites considérés - d'après Brêthes et Ulrich (1997).**Table 2** - Humus forms of the six studied sites.

	Sites					
	Het 25	Het 60	Het 02	Het 88	Het 26	Het 30
Forme d'humus	Eumull	Oligomull	Hémimoder à Moder	Mésomull	Mésomull (carbonaté)	Moder à Dysmoder
Dates d'observation	06/07/1995	11/07/1995	05 et 10/10/1995	26/06/1995	27/06/1995	25/07/1995
Abondance de turricules de vers de terre	+++	+	0	++	+++	0
Abondance de filaments et voiles mycéliens	++	+	+	++	++	++
Horizons organiques	OLn (OLv) - 0 à 5 mm (OLT)	OLn OLv - 5 à 30 mm (OF) - 0 à 15 mm	OLn OLv - 0 à 10 mm OF - 0 à 40 mm (OH) - 0 à 8 mm	OLn (OLv) - 0 à 2 mm OLT	OLn (OLT) (OLv) - 0 à 30 mm	OLn OLv - 6 à 15 mm OF - 6 à 12 mm OH - 5 à 30 mm
Horizon A	Structure grumeleuse nette à très nette	Structure grumeleuse nette à polyédrique subanguleuse nette	Structure polyédrique subanguleuse nette à finement grumeleuse	Structure grumeleuse nette à très nette	Structure grumeleuse nette à très nette	Structure particulaire à micro-grumeleuse peu nette
Matière organique	liée	liée	ND	liée	liée et enfouie	juxtaposée
Effervescence à HCl	non	non	non	non	faible	non

ND = valeur non déterminée

Les horizons indiqués entre parenthèses couvrent moins de 80 % de la surface du sol.

Le sol est un Luvisol Typique rédoxique - Redoxisol (pH_{eau} entre 4,4 et 4,7) issu de limons épais.

- La station Het 88 se situe dans la forêt domaniale du Ban d'Harol dans les Vosges (88), à une altitude de 400 m sur un terrain pentu de l'ordre de 3 % exposé Ouest. La forme d'humus est de type mésomull. Le sol est un Alocrisol Typique (pH_{eau} entre 4,6 et 4,8). Sa texture est limono-sableuse, plus ou moins caillouteuse, issue de l'altération de grès.

- Le site Het 26 se situe en Forêt domaniale de Lente dans la Drôme (26), à 1320 m d'altitude, sur une pente de 35 % en exposition Ouest. Le sol est de type Rendosol (pH_{eau} entre 6,3 et 7,2) issu d'éboulis comblés de calcaire dur. La texture est limono-argileuse. La forme d'humus est un mésomull carbonaté.

- Le site Het 30 se situe en forêt domaniale de l'Aigoual dans le Gard (30), à une altitude de 1400 m, sur une pente de 25 % en orientation Sud-Ouest. Le sol est un Podzosol Ocrique (pH_{eau} entre 4,2 et 4,7). La forme d'humus est de type moder à dysmoder.

La texture est limono-sablo-argileuse à sablo-limoneuse avec une forte charge en cailloutis de schiste.

En résumé, la sélection des sites fait varier à la fois les caractéristiques chimiques du sol (pH très acide à neutre) et le climat (températures et précipitations) entre conditions de plaine et de montagne.

Les forêts présentes sur les six sites sont toutes des hêtraies gérées en futaies régulières. Le *tableau 1* indique deux valeurs de production en volume pour chaque site. La première valeur a été obtenue à partir de deux tables de production : celle de Schober (Vannière, 1984) pour les sites Het 02, Het 25, Het 60, Het 88 et celle de Badoux (1967) pour les sites Het 26 et Het 30. Une seconde valeur a été obtenue pour les sites Het 02, Het 25, Het 60 et Het 88 à l'aide du module Fagacées du logiciel CAPSIS (de Coligny *et al.*, 2003). A partir de ces deux estimations, l'ordre obtenu des sites selon leur production forestière est le suivant :

Het 02 > Het 25 ≥ Het 60 > Het 88 >> Het 26 > Het 30

Installation du dispositif expérimental

L'étude des transferts d'azote dans l'écosystème forestier repose sur le suivi d'un isotope stable de l'azote, le ^{15}N , introduit dans l'écosystème sous forme de litière marquée. Cette méthode a été décrite en détail par Zeller (1998).

Des feuilles enrichies en ^{15}N ont été produites sur un site expérimental de l'INRA, en forêt de Puvénelle (Meurthe-et-Moselle). Pour ce faire, de jeunes hêtres (10 ans en 1993) ont subi des aspersions d'urée (99,5 % ^{15}N) en 1993, 1994 et 1995, toujours à la fin du mois d'août. Depuis, des feuilles sèches sont récoltées chaque automne, sur les arbres, avant l'abscission. Les feuilles utilisées pour cette étude ont été cueillies à l'automne 2000. Leur abondance isotopique moyenne s'élève à 0,5723 atome ^{15}N %.

La litière marquée a été introduite dans des cadres en plastique, de dimensions 25 cm x 25 cm x 2,5 cm d'épaisseur, à raison de 18 g par cadre, soit l'équivalent de 2880 kg ha⁻¹. Pour information, entre 1995 et 2004, les chutes de litière annuelles moyennes sont comprises entre 1576 kg ha⁻¹ an⁻¹ pour le site Het 26 et 3300 kg ha⁻¹ an⁻¹ pour le site Het 60, la moyenne sur l'ensemble des six sites étant de 2737 kg ha⁻¹ an⁻¹ (Luc Croisé, communication personnelle). Les deux grandes faces de chaque cadre sont constituées d'un grillage de maille carrée de 5 mm de côté. La taille de cette maille permet la circulation de presque tous les invertébrés et, bien sûr, la libre circulation de solutions.

Entre mars et avril 2001, sur chaque placette, 16 cadres ont été posés à plat sur le sol. La surface de sol concernée a été répartie en quatre répétitions, au pied de deux hêtres. Ces arbres ont été choisis de diamètre proche du diamètre moyen du peuplement. La litière fraîche existante de l'horizon OLn a été soigneusement retirée pour faire place à chaque cadre de litière marquée.

Récupération des cadres et prélèvement d'échantillons de sol

Chaque automne, depuis 2001, quatre cadres ont été retirés par placette, un par répétition. Le contenu de chaque cadre a été minutieusement trié en trois catégories :

- la litière enrichie en cours de décomposition, qui correspond aux feuilles et débris foliaires de trop grandes dimensions pour provenir des arbres du peuplement en ayant traversé le grillage de plastique ;
- des débris végétaux, qui sont essentiellement des écailles de bourgeons, des racines fines, des aiguilles, absents du cadre au départ, ainsi que des petits fragments de feuilles d'origine incertaine ;
- des débris minéraux, essentiellement des turricules de lombrics ou autres invertébrés.

Après ce tri, le contenu de chaque catégorie a été séché à 65 °C, pesé puis conditionné pour l'analyse.

À l'automne 2004 sur tous les sites, juste après la récolte de chaque cadre, à l'emplacement où il se trouvait et sur une surface

analogue, il a été prélevé l'ensemble des matériaux initialement compris entre le cadre et l'horizon A du sol et désigné sous le terme « horizon O ».

Ensuite, à ce même emplacement, une carotte de sol a été extraite, au moyen d'une tarière (Eijkkamp, tarière racinaire bipartite avec poignée à embout de frappe). Cette carotte, d'un diamètre de 8 cm, a été découpée transversalement de la manière suivante :

- quatre couches de 2,5 cm d'épaisseur correspondant aux matériaux organo-minéraux situés immédiatement sous les horizons O (0-2,5 cm ; 2,5-5 cm ; 5-7,5 cm ; 7,5-10 cm) ;
- quatre couches de 5 cm d'épaisseur correspondant aux horizons sous-jacents (10-15 cm ; 15-20 cm ; 20-25 cm ; 25-30 cm).

Chaque échantillon, ainsi prélevé sous l'emplacement du cadre, a été tamisé (4 mm) puis mis à l'état frais dans une boîte en plastique fermée hermétiquement, à une température de 4 °C.

En laboratoire, ces échantillons ont été partagés pour effectuer plusieurs types d'analyses :

- quelques grammes ont été séchés à 65 °C puis broyés de manière homogène et soumis à des mesures de teneurs en ^{15}N par spectrométrie de masse ;
- entre 5 et 30 g, suivant leurs densités, ont été utilisés pour déterminer leur humidité ;
- le reste, la plus grande partie, a servi à une expérience de suivi de la minéralisation potentielle à 20 °C et humidité constante.

En outre, en 2003, à l'extérieur de chaque placette, 3 échantillons de sol ont été prélevés à la tarière et découpés de la même manière. Ceux-ci ont permis par analyse spectrométrique de déterminer l'abondance naturelle de ^{15}N dans les sols. Ces données sont nécessaires pour calculer, dans les différents horizons, la quantité d'isotope ^{15}N issue de la décomposition de la litière enrichie contenue dans les cadres.

Mesures des teneurs en ^{15}N par spectrométrie de masse

Quelques milligrammes des échantillons broyés sont pesés dans des capsules en étain. Des échantillons de référence sont intercalés toutes les douze mesures pour suivre leur qualité.

Les teneurs en azote total et en ^{15}N sont mesurées grâce à un analyseur élémentaire (Carlo Erba 1500) couplé à un spectromètre de masse (Finnigan Delta S).

L'abondance isotopique A exprime la richesse d'un échantillon en isotope lourd par rapport aux isotopes totaux, en unité atome ^{15}N % :

$$A = \frac{{}^{15}\text{N}}{{}^{15}\text{N} + {}^{14}\text{N}} \times 100$$

Figure 1 - Evolution temporelle de la masse sèche de litière enrichie introduite

La masse restante de litière est exprimée en pourcentage de la masse initiale.

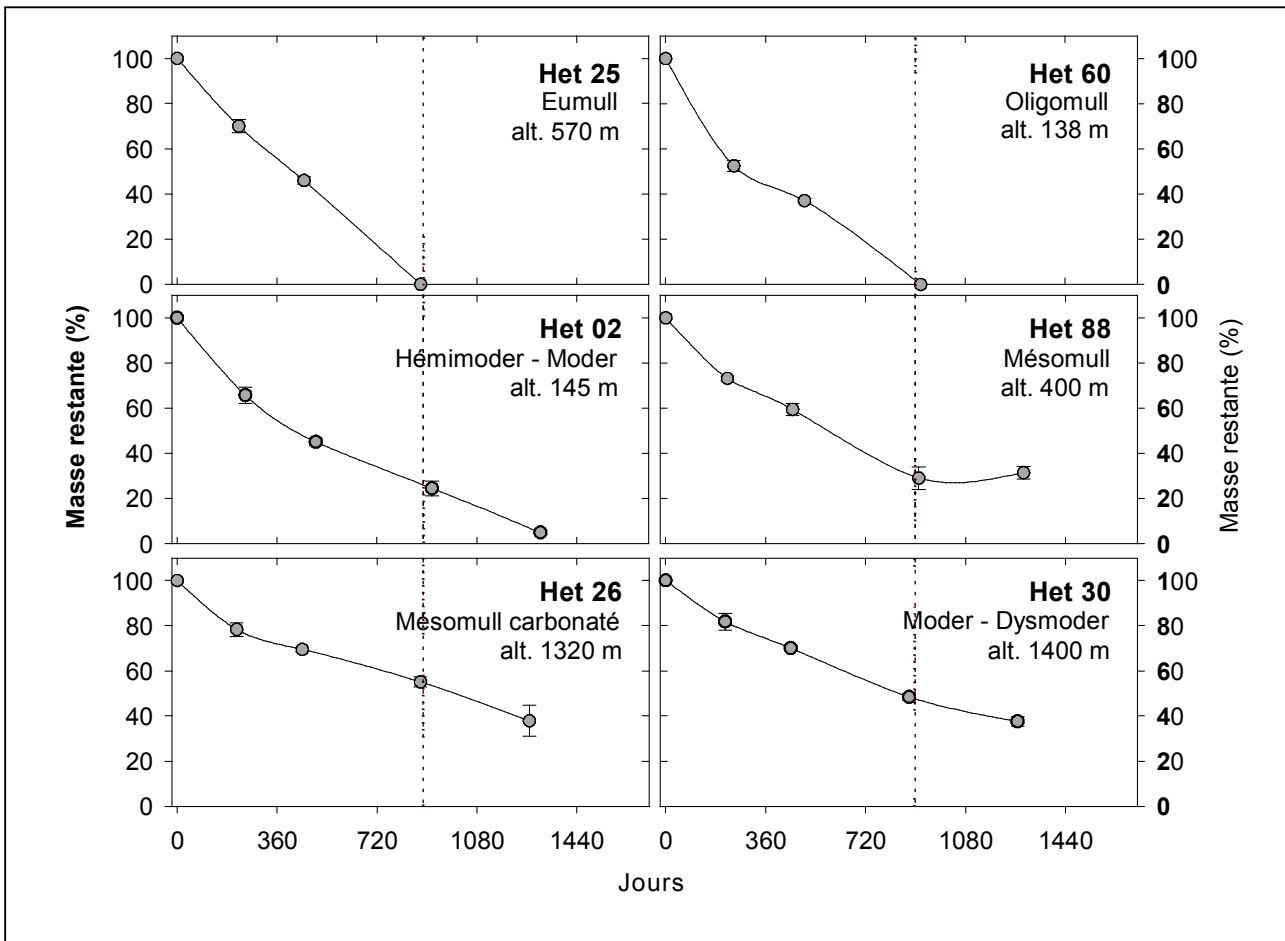
Les traits verticaux en pointillés indiquent la date des premiers relevés sans litière restante, dans les sites Het 25 et Het 60, où le processus de décomposition est le plus rapide.

Les barres d'erreur correspondent à \pm erreurs standards entre répétitions (= écart-type / racine du nombre d'échantillons).

Figure 1 - Temporal evolution of the dry mass of introduced ^{15}N -labelled litter

The mass of remaining litter is expressed by percentage of the initial mass of litter. The vertical dashed lines mark the date of the first observation without remaining litter, in Het 25 and Het 60 sites, where the decomposition process is fastest.

The error bars correspond to the standard errors between repetitions.



Le spectromètre de masse permet une mesure relative de l'abondance isotopique de l'échantillon étudié par rapport à un échantillon étalon. On utilise alors une unité relative d'expression de la composition isotopique, l'unité δ (‰) :

L'étalon d'usage est l'air, dont l'abondance isotopique est de $0,3663 \pm 0,0004$ atome ^{15}N %. La précision de la mesure est de $\pm 0,1$ ‰.

$$\delta^{15}\text{N} = \frac{R_{\text{échantillon}} - R_{\text{étalon}}}{R_{\text{étalon}}} \times 1000$$

$$R = \frac{[^{14}\text{N}^{15}\text{N}]}{[^{14}\text{N}^{14}\text{N}]}$$

Incubation et suivi de la minéralisation de l'azote

Cette expérience a été menée sur les prélèvements de sol des 4 répétitions des 6 sites sur 4 niveaux de profondeur: 0, 0-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm. Ainsi, pour chaque répétition de chaque site, les prélèvements des couches 0-2,5 cm et 2,5-5 cm ont été regroupés et mélangés dans une même boîte en plastique. De même pour les prélèvements des couches 5-7,5 cm et 7,5-10 cm.

Ces échantillons de sol, toujours conservés dans des boîtes bien fermées pour maintenir leur humidité, ont été placés dans une étuve à 20 °C pendant 6 semaines.

Juste avant le début de l'incubation puis au bout de 3 et 6 semaines, une aliquote de chaque échantillon a subi une extraction d'azote par une solution de K_2SO_4 (0,5 M), la suspension de sol étant agitée pendant une heure avant filtration. Pour les échantillons O des sites Het 02 et Het 30, à 3 et 6 semaines, l'extraction a été réalisée avec 10 g de sol pour 100 ml de solution de K_2SO_4 . Il en est de même pour les échantillons O du site Het 88 à 6 semaines. Dans tous les autres cas, les extractions ont été menées avec 20 g de sol dans 100 ml de solution de K_2SO_4 .

Une partie de chaque solution extraite a été destinée à des analyses de concentrations: mesure des teneurs en azote et carbone totaux (Shimadzu TOC/TN) et des teneurs en ammonium et en nitrate (TRAACS 2000).

Une autre partie a servi à des mesures d'abondance isotopique des ions nitrate et ammonium, collectés séparément par micro-diffusion (Kelley *et al.*, 1991; Sørensen et Jensen, 1991). Cette méthode comprend deux étapes successives. Dans une enceinte close, l'ajout de magnésie dans la solution entraîne tout d'abord le dégagement total de l'azote des ions ammonium sous forme d'ammoniac gazeux, récupéré sur un filtre en microfibre de verre imbibé d'une solution de $KHSO_4$ (2,5 M). Puis l'ajout d'alliage Devarda dans la solution permet de réduire les ions nitrate en ions ammonium, dégagés à leur tour sous forme d'ammoniac récupéré sur un second filtre. Les filtres séchés dans des capsules en étain sont analysés par spectrométrie de masse.

RÉSULTATS

Décomposition de la litière

La vitesse de décomposition de la litière contenue dans les cadres posés au sol est très variable selon les sites (*figure 1*). On distingue trois couples de sites à partir des mesures réalisées en 2003.

- La décomposition est la plus rapide dans les sites Het 25 et Het 60. Sur ces placettes, il ne reste plus de litière deux ans et demi après la pose des cadres (Eumull et Oligomull).
- Sur les sites Het 02 et Het 88, la dégradation de la litière est

un peu moins rapide. Après deux ans et demi, il en reste 20 à 30 % dans les cadres (Moder et mésomull).

- Enfin la décomposition la plus lente est observée sur les sites Het 26 et Het 30. La masse de litière restante atteint 50 % de la masse initiale (Mésomull carbonaté, Moder et Dysmoder).

La suite des expériences a été menée sur les prélèvements réalisés à l'automne 2004. Alors que la décomposition de la litière se poursuit sur trois des quatre sites où elle n'était pas achevée, on constate que la masse de litière restante a très peu évolué sur le site Het 88 entre 2003 et 2004.

Bilan de répartition du ^{15}N apporté

Les mesures d'excès isotopique fournissent de nouvelles informations concernant la décomposition de la litière. A l'automne 2004, dans les sites Het 25, Het 60 et Het 02, la quantité de ^{15}N dans la litière restante des cadres ne dépasse pas 3,5 % de la masse de ^{15}N apportée (*figure 2.a*) tandis qu'elle est supérieure à 30 % dans les sites Het 88, Het 26 et Het 30 (*figure 2.b*). En outre, dans les sites Het 25 et Het 60, à l'inverse des autres sites, une part importante du ^{15}N est contenue dans les débris minéraux, tandis que les débris végétaux sont presque inexistantes.

La répartition du ^{15}N introduit, depuis l'horizon O jusqu'à 30 cm de profondeur est très différente selon les sites. Le site Het 25 présente un profil très homogène de l'horizon O jusqu'à 15 cm de profondeur, indiquant une incorporation profonde du ^{15}N . A l'opposé, dans les sites Het 02 et Het 30, on constate en surface une accumulation très importante alors que le ^{15}N apporté est presque absent en dessous de 2,5 cm de profondeur. L'isotope ^{15}N dans les sols des sites Het 60, Het 88 et Het 26 est réparti de façon intermédiaire entre ces deux extrêmes.

Entre 61 % (Het 02) et 106 % (Het 30) du ^{15}N apporté initialement a été retrouvé dans le sol et dans la litière.

Teneur en azote total des sols, minéralisation potentielle en laboratoire et contribution de l'azote des litières marquées

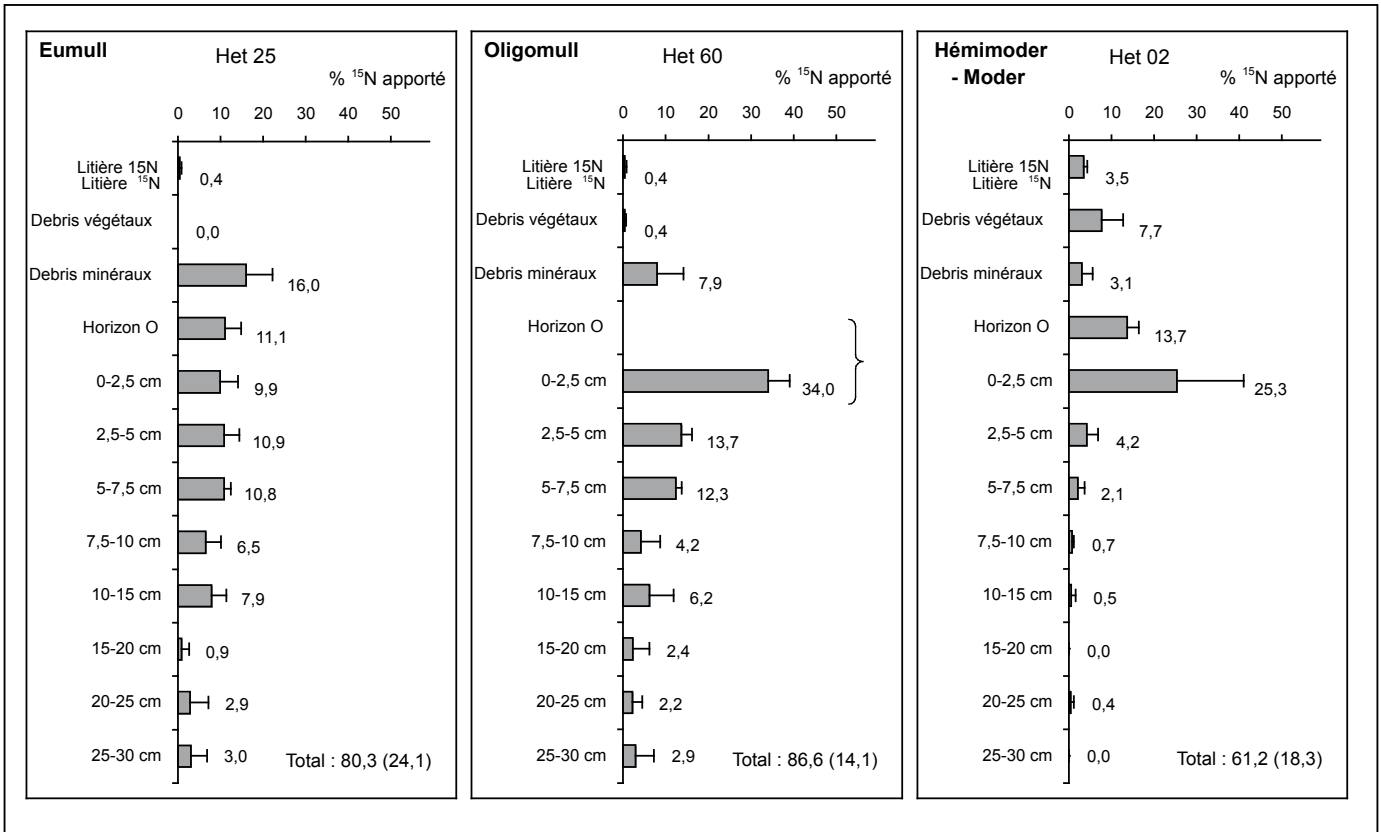
Les stocks d'azote total (*figure 3*) dans les horizons O de tous les sites sont inférieurs à 200 kgN ha⁻¹ et constituent une faible part des stocks mesurés jusqu'à 15 cm de profondeur. C'est dans les profils sous-jacents, entre 0 cm et 15 cm de profondeur, que les stocks d'azote total et leur répartition se différencient principalement entre les sites. On peut résumer ces observations en distinguant quatre cas.

- Les sites Het 25 et Het 60 présentent des teneurs en azote réparties de manière assez homogènes entre 0 cm et 15 cm de profondeur. Le stock global de ces profils est supérieur à 3500 kgN ha⁻¹.
- Dans les sites Het 02 et Het 88, l'azote est surtout présent entre 0 cm et 5 cm de profondeur. En outre le stock d'azote

Figure 2a - Bilan de répartition du ^{15}N introduit sur les sites Het 25, Het 60 et Het 02.

Toutes les valeurs sont exprimées en pourcentage massique de l'apport initial de ^{15}N . Le terme «Horizon O» désigne toutes les matières extraites entre les cadres de litière posés et l'horizon A : horizons hologaniques (OF, OH) ou turricules de lombrics.

Les horizons O et 0-2,5 cm du site Het 60 n'ont pas été distingués lors des mesures : les valeurs indiquées pour l'horizon 0-2,5 cm correspondent aux deux horizons. Les barres épaisses et les valeurs indiquées hors parenthèses correspondent aux moyennes entre répétitions. Les écarts types sont représentés en barres d'erreurs ou entre parenthèses pour les totaux.

Figure 2a - ^{15}N budget in Het 25, Het 60 and Het 02 sites.

global sur l'ensemble du profil est faible, dépassant à peine 2000 kgN ha^{-1} .

- Dans le site Het 30, le stock global d'azote est supérieur à 3500 kgN ha^{-1} sur le profil. Cependant sa répartition n'est pas homogène, l'horizon 0-5 cm comprenant à lui seul plus de 1600 kgN ha^{-1} .

- Le profil du site Het 26 est très riche en azote, avec un stock atteignant presque 7000 kgN ha^{-1} et réparti de manière assez homogène entre 0 cm et 15 cm de profondeur.

La proportion d'azote minéralisée en six semaines est très variable suivant les sites (figure 3). Dans les sites Het 25, Het 60 et Het 26, elle ne dépasse guère 1 % de la masse d'azote totale quel que soit l'horizon considéré. En revanche, dans les trois autres sites, la proportion d'azote minéralisée est supérieure à 1 % de l'azote total dans les horizons O et 0-5 cm. Elle atteint

même des valeurs très élevées dans l'horizon O, dépassant 3 % de l'azote total pour les sites Het 30 et Het 88 et 4,5 % de l'azote total pour le site Het 02.

La quantité d'azote minéral produite dépend à la fois du stock d'azote présent dans le sol et de l'intensité de l'activité de minéralisation (tableau 3). Ainsi selon ce critère, la masse d'azote minéralisée par unité de surface décroît dans l'ordre suivant des sites :

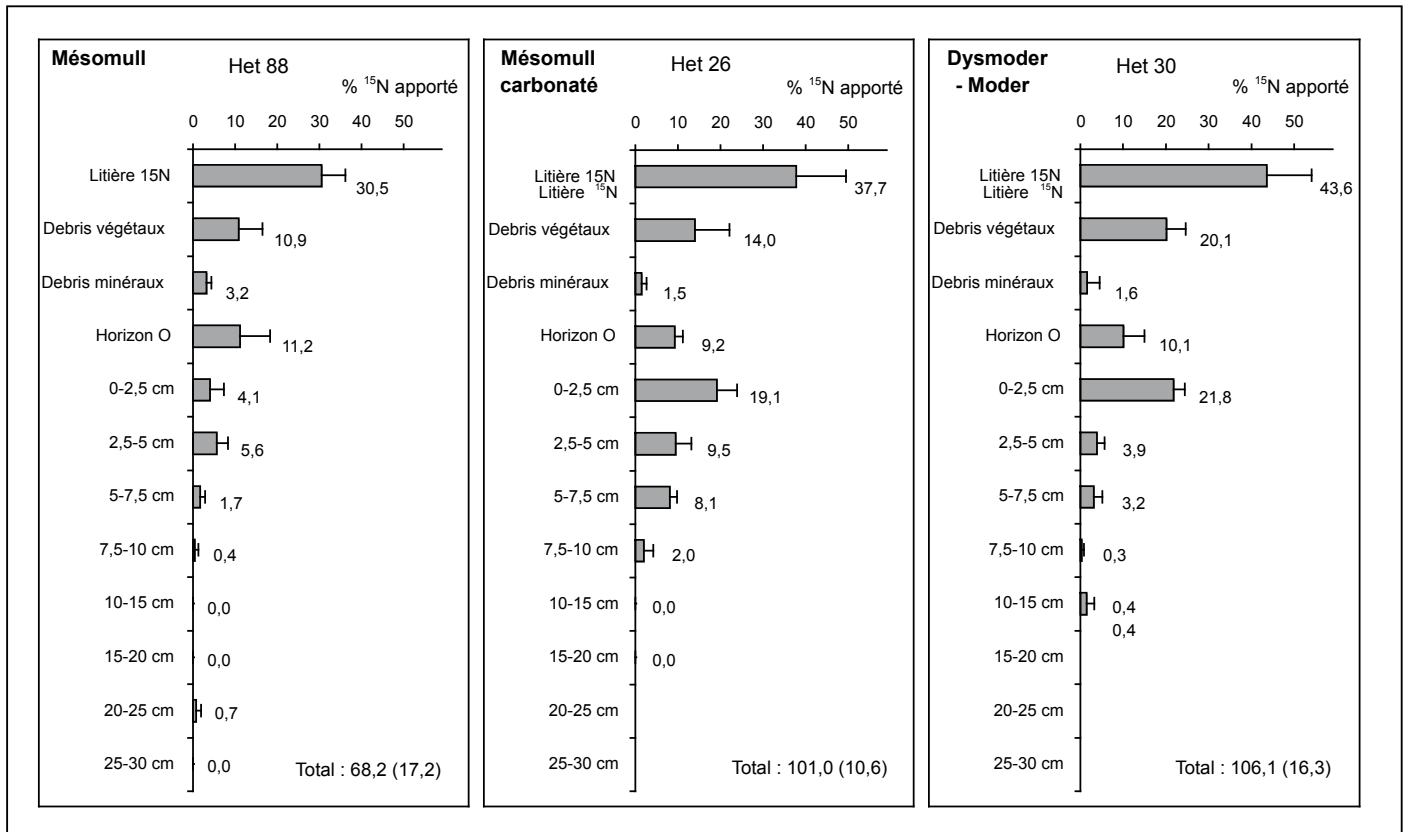
Het 30 > Het 02 > Het 26 > Het 25 > Het 88 > Het 60

En général, l'azote minéral produit est très majoritairement constitué d'ions nitrates sauf dans le site Het 88 où l'ion ammonium en représente 88 % en masse d'azote (tableau 3). En outre, il est intéressant de remarquer que, dans le seul horizon 0-5 cm, la quantité d'azote minéralisée est comprise entre 45 % et 65 % de la quantité totale d'azote minéralisée sur le profil, suivant les sites.

Figure 2b - Bilan de répartition du ^{15}N introduit sur les sites Het 88, Het 26 et Het 30.

Toutes les valeurs sont exprimées en pourcentage massique de l'apport initial de ^{15}N . Le terme «Horizon O» désigne toutes les matières extraites entre les cadres de litière posés et l'horizon A : horizons holorganiques (OF, OH) ou turricules de lombrics.

Les barres épaisses et les valeurs indiquées hors parenthèses correspondent aux moyennes entre répétitions. Les écarts types sont représentés en barres d'erreurs ou entre parenthèses pour les totaux.

Figure 2b - ^{15}N budget in Het 88, Het 26 and Het 30 sites.

Après incubation, la comparaison de l'abondance isotopique de l'azote minéral, comprenant notamment l'azote minéral initialement présent, et de l'azote total des sols permet de distinguer trois cas (figure 4).

- Dans les sites Het 25 et Het 26, l'abondance de l'isotope ^{15}N est moins forte dans la fraction minérale que dans l'azote total du sol.

- Dans les sites Het 02 et Het 88, on constate le contraire.

- Dans le site Het 30, la fraction minérale comprend moins de ^{15}N que l'azote total dans l'horizon O et plus de ^{15}N que l'azote total dans la couche de sol sous-jacente.

Concernant le site Het 60, aucune valeur n'est indiquée pour l'horizon O puisque celui-ci n'a pas été prélevé. Dans l'horizon 0-5 cm, les deux valeurs d'abondance isotopique sont très proches.

DISCUSSION

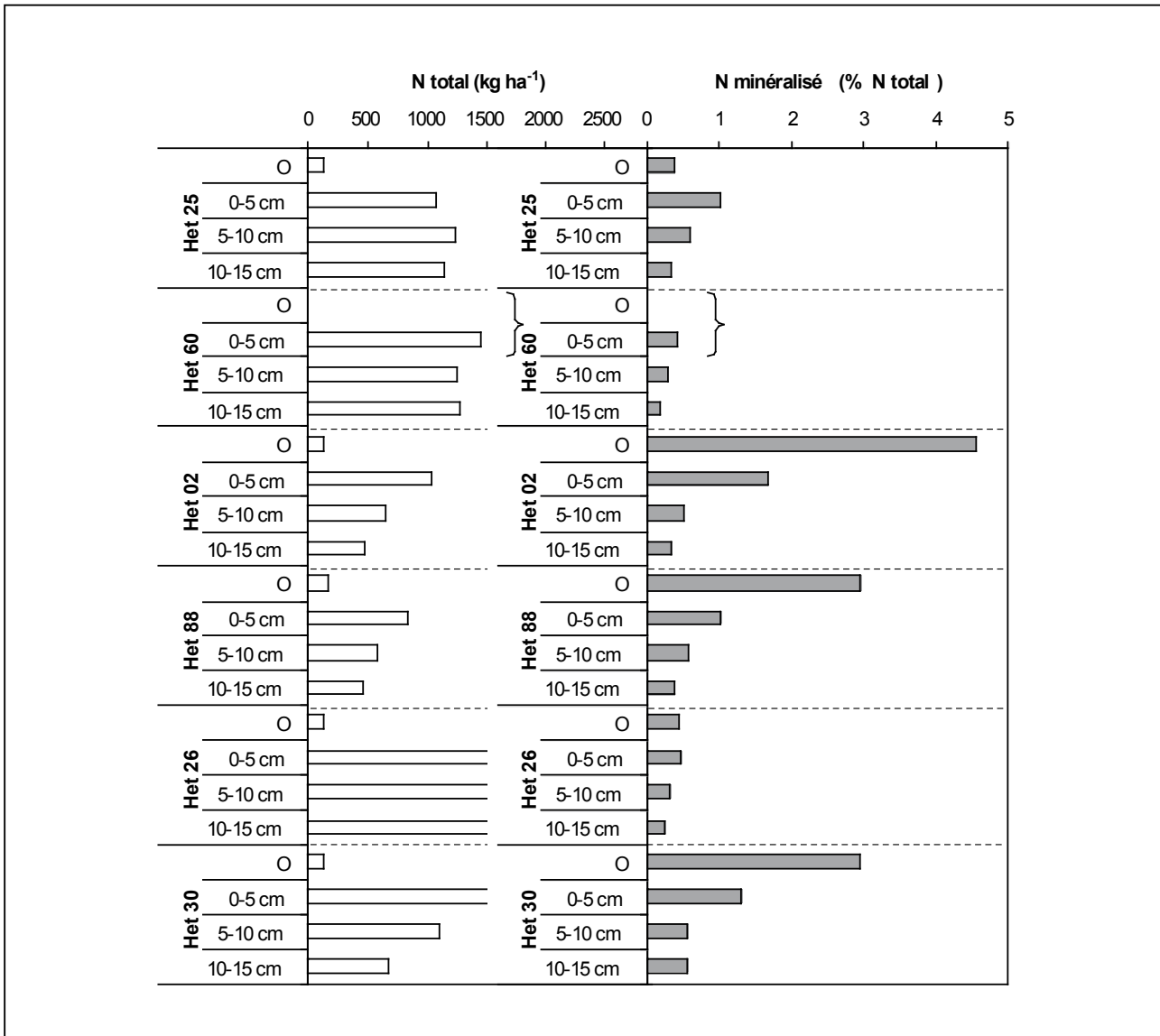
Décomposition de litière

Au cours du temps, les litières (feuilles, branches...) sont décomposées en particules de plus en plus fines jusqu'à ce que leur structure ne soit plus identifiable. Ce processus, à la fois biotique et abiotique, physique et biochimique, résulte de la combinaison de trois phénomènes: lixiviation, fragmentation et catabolisme. La lixiviation est surtout importante aux premiers stades de la décomposition, tant que les nutriments et les composés organiques solubles issus des cytoplasmes sont abondants. La fragmentation, liée à la faune du sol mais aussi à des facteurs physiques, augmente la surface de réaction des débris de la litière et accélère ainsi la lixiviation et le catabolisme

Figure 3 - Teneur en azote total et proportion d'azote minéralisé après six semaines d'incubation à 20 °C et humidité constante, dans les échantillons de sols compris entre l'horizon O et 15 cm de profondeur.

Les horizons O et 0-5 cm du site Het 60 n'ont pas été distingués lors des mesures : les valeurs indiquées pour l'horizon 0-5 cm correspondent aux deux horizons.

Figure 3 - Total nitrogen content and proportion of nitrogen mineralized after a six-week incubation of soil samples with 20 °C and constant moisture.



lié aux sécrétions enzymatiques des bactéries et champignons (Cotrufo *et al.*, 2000).

La rapidité de la disparition des litières marquées constatée dans les sites Het 25 et Het 60 (*figure 2*) peut être rapprochée de leur situation en moyenne et basse altitudes et de leur forme d'humus de type mull liée à la présence constatée de lombrics

anéciques et endogés (Vuillaume, 2004). A l'opposé, la lenteur de ce processus dans les sites Het 26 et Het 30 peut s'expliquer par des conditions hostiles à l'activité biologique: rudesse du climat montagnard, sécheresse estivale liée à la faible réserve utile maximale des sols.

En revanche, les sites Het 02 et Het 88, où la vitesse de décomposition est similaire, sont tous deux des sites de moyenne ou

Tableau 3 - Quantité d'azote minéralisée, après 6 semaines d'incubation à 20 °C et humidité constante, sur l'ensemble des échantillons de sol compris entre l'horizon O et 15 cm de profondeur .

Table 3 - Quantity of nitrogen mineralized, after 6 weeks of incubation with 20 °C and constant moisture, in the soil samples between the O layer and 15 cm depth.

		N total	N minéralisé		N nitrifié
		kgN ha ⁻¹	kgN ha ⁻¹	% N total	% N minéralisé
Het 25	Eumull	3586 (565)	22,6 (3,75)	0,63	80
Het 60	Oligomull	3975 (333)	12,4 (4,84)	0,31	100
Het 02	Hémimoder à Moder	2289 (409)	28,2 (4,73)	1,23	100
Het 88	Mésomull	2063 (435)	18,8 (2,95)	0,91	12
Het 26	Mésomull (carbonaté)	6933 (771)	25,7 (3,77)	0,39	100
Het 30	Moder à Dysmoder	3557 (1038)	35,0 (6,29)	0,97	78

kgN ha⁻¹ = kg d'azote ha⁻¹

Les valeurs de N total et N minéralisé en kg ha⁻¹ correspondent aux moyennes entre répétitions, les erreurs standards (= écart-type / racine du nombre d'échantillons) étant indiquées entre parenthèses.

basse altitude mais différent quant à leurs formes d'humus. Si la présence de lombrics et le mull peuvent classiquement expliquer la dégradation assez rapide de la litière sur le site Het 88, il est plus étonnant de constater la même vitesse sur le moder sans lombrics du site Het 02. En effet, en décrivant les formes d'humus forestiers, Toutain (1981) explique que dans le cas des moders la fragmentation des feuilles est lente et progressive. La rapide décomposition observée est probablement liée à l'activité de champignons saprophytes (« pourritures blanches ») abondants dans les cadres de litière relevés.

Concernant le dernier relevé effectué à l'automne 2004, il est très surprenant d'observer une faible évolution de la masse de litière restante dans les cadres du site Het 88, alors qu'à l'extérieur des cadres la litière semble décomposée en moins de deux ans. Ce phénomène pourrait être un biais de la manipulation : la maille de 0,5 cm des grilles des cadres utilisés a peut-être inhibé l'activité des vers de grande taille d'espèce *Nicodrilus velox* (Bouché, 1967) présents sur ce site (Vuillaume, 2004). Quoi qu'il en soit, la vraisemblable anomalie de cette observation est à prendre en compte dans l'interprétation des résultats.

La décomposition, c'est-à-dire la disparition, de la litière aérienne à la surface du sol est la première étape de la constitution des formes d'humus. L'étape suivante peut être interprétée à travers les transferts d'azote dans le sol.

Bilan de répartition du ¹⁵N apporté

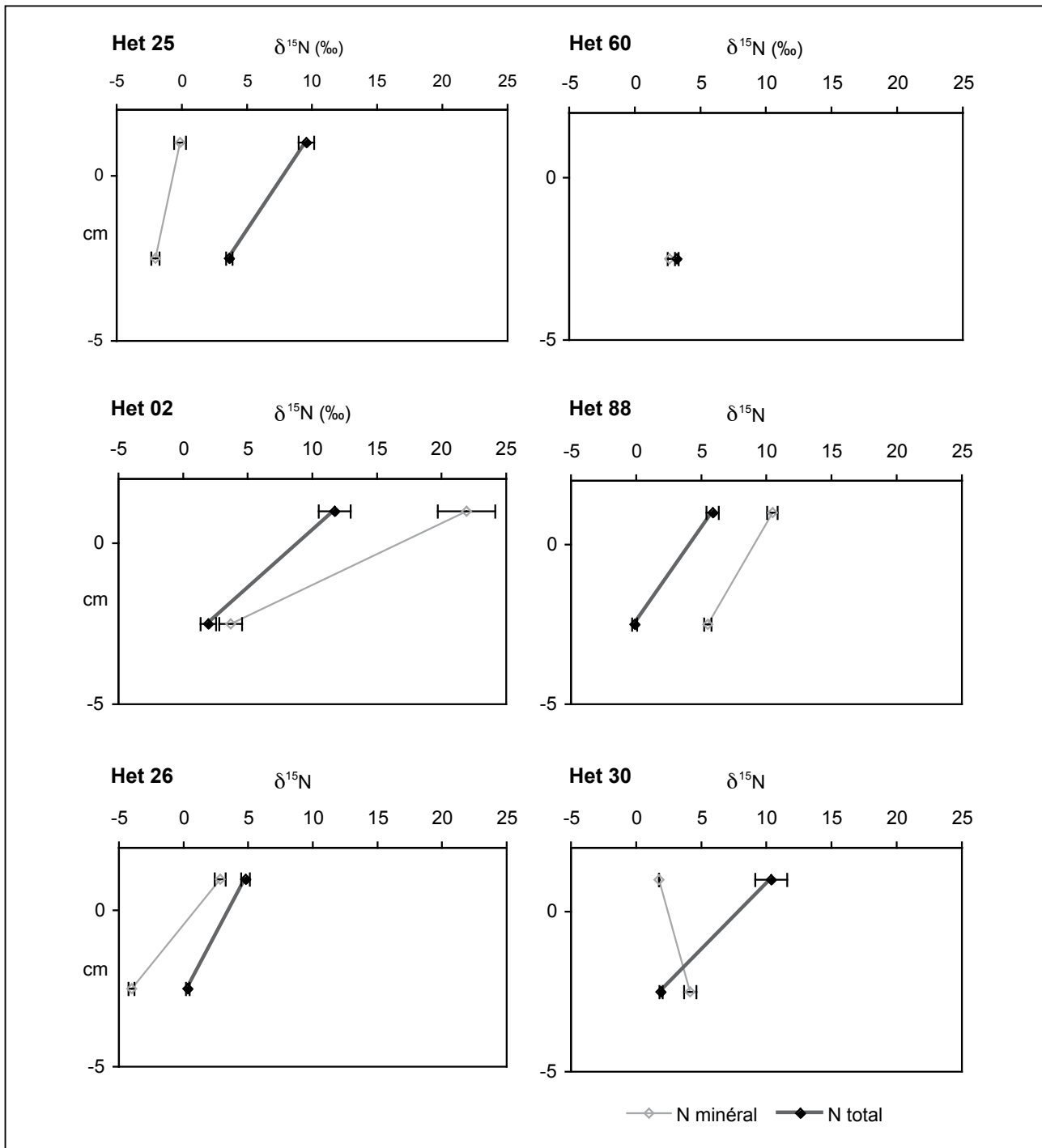
La méthode de traçage isotopique de l'azote permet une observation précise des transferts des résidus de la décomposition de la litière dans le sol organique et minéral qui caractérisent le fonctionnement réel des horizons superficiels (Zeller *et al.*, 2000).

On obtient ainsi des informations sur deux processus fondamentaux de la typologie des formes d'humus : la décomposition des matières organiques et leur incorporation aux horizons minéraux du sol.

Concernant la décomposition, les bilans de répartition du ¹⁵N (figures 2.a et 2.b) confirment tout d'abord les observations faites sur l'état de la litière contenue dans les cadres posés. Mis à part le site Het 88 où la masse de feuilles restantes dans les cadres présente une étrange stagnation, on constate que l'état de décomposition de la litière est proche entre le moder du site Het 02 et les mulls des sites Het 25 et Het 60. La proportion massique de ¹⁵N mesurée dans la litière est d'ailleurs proche de la proportion massique de litière restant dans les cadres, la concentration en ¹⁵N dans les feuilles ayant peu évolué. Toutefois, l'utilisation de l'isotope ¹⁵N permet aussi de comparer les quantités de résidus de décomposition présents sous forme de débris végétaux et minéraux. En sommant les stocks des compartiments « Litière ¹⁵N », « Débris végétaux » et « Débris minéraux », on s'aperçoit même que la proportion de ¹⁵N présente dans les cadres du site

Figure 4 - Abondance isotopique relative de l'azote minéral (trait fin) et de l'azote total (trait épais) dans les horizons O et 0-5 cm. Les abondances isotopiques relatives de chaque site ont été calculées par moyenne des valeurs mesurées sur les différentes répétitions. Concernant l'azote minéral, les moyennes ont été calculées à partir des valeurs obtenues au début, après trois semaines et après six semaines d'incubation. De plus, à chaque date, seules ont été prises en compte les répétitions pour lesquelles l'abondance de ^{15}N a pu être mesurée sur les deux pools d'ions nitrate et ammonium. L'abondance isotopique relative de l'azote minéral dans l'horizon O du site Het 30 n'a pu être définie qu'à partir d'une seule répétition. Les barres d'erreur correspondent à \pm erreurs standards entre répétitions (=écarts-type/racine du nombre d'échantillons).

Figure 4 - Relative ^{15}N abundance in mineral and total nitrogen in the O and 0-5 cm layers.



Het 02 (14,3 % ^{15}N apporté) est très voisine de celle des cadres du site Het 25 (16,4 % ^{15}N apporté). Même si les cadres du site Het 02 contiennent davantage de résidus végétaux, la quantité de ^{15}N exportée des cadres est donc similaire dans les deux cas.

Concernant l'incorporation des résidus de décomposition aux horizons minéraux des sols, les résultats correspondent bien aux formes d'humus décrites. Ainsi, sous l'eumull du site Het 25, la répartition très homogène du ^{15}N dans le profil indique une activité de brassage importante. Sous les oligomulls et mésomulls des sites Het 60, Het 88 et Het 26 l'incorporation de ^{15}N est moins forte mais nette. Enfin sous les moder et dysmoder des sites Het 02 et Het 30, le ^{15}N est fortement accumulé en surface et très peu présent en dessous de 2,5 cm de profondeur. Ces différences d'incorporation s'expliquent facilement par les différences d'abondance de lombrics anéciques (tableau 2). En effet, le site Het 25 abrite le plus grand nombre de lombrics tandis qu'ils sont presque absents des sites Het 02 et Het 30, les trois autres sites présentant des populations de tailles intermédiaires. La détermination des formes d'humus étant fortement basée sur l'activité des vers de terre (Jabiol *et al.*, 1995), leur correspondance avec l'incorporation constatée du ^{15}N aux horizons minéraux est tout à fait logique.

Finalement, le traçage isotopique permet de distinguer quatre cas suivant les deux critères de décomposition et d'incorporation de la litière aux matières minérales du sol :

- des mulls typiques, caractérisés par une décomposition rapide de la litière et une incorporation profonde des résidus (Het 25 et Het 60) ;
- un moder typique, présentant une décomposition lente de la litière et une accumulation des résidus en surface (Het 30) ;
- un mull très peu actif, où la décomposition des feuilles est lente mais où le brassage des matières organiques et minérales existe (Het 26) ;
- un moder très actif, où la décomposition de la litière est rapide mais dont les résidus s'accumulent en surface (Het 02).

Cette distinction montre notamment que la présence de vers de terre anéciques n'est ni suffisante (Het 26) ni nécessaire (Het 02) à la décomposition efficace de la litière. Celle-ci semble principalement limitée par des facteurs climatiques, l'activité de la faune contrôlant surtout l'incorporation des résidus organiques en profondeur.

Les taux de recouvrement de la masse initiale de ^{15}N dans les différents sites sont compris entre 61 % et 106 %. Ces valeurs sont proches des taux de recouvrement obtenus précédemment avec des méthodes similaires d'étude isotopique de l'azote (Clinton et Mead, 1993; Muñoz *et al.*, 2003; Monserié, 2004; Holub et Lajtha, 2004; Nadelhoffer *et al.*, 2004). Elles indiquent néanmoins une incertitude qui peut résulter de plusieurs facteurs. Tout d'abord les valeurs d'abondance naturelle en ^{15}N des sols, déterminées après la mise en place du dispositif expérimental, ont été mesurées sur des prélèvements réalisés à l'extérieur des placettes étudiées, à quelques dizaines de mètres d'écart.

La variabilité spatiale des sols peut donc expliquer une part de l'incertitude. De plus les bilans de ^{15}N ont été calculés à partir de teneurs en ^{15}N exprimées en mg m^{-2} , dépendantes de la densité de la terre fine prélevée dans chaque horizon. Aussi la présence d'éléments grossiers dans certains horizons a pu fausser les mesures de densité de terre fine des prélèvements à la tarière et donc les calculs d'abondance de ^{15}N . Pour éviter ce biais, le volume des éléments grossiers aurait dû être retranché du volume des échantillons.

En outre les faibles taux de recouvrements des sites Het 02 et Het 88 peuvent résulter d'exportations de ^{15}N hors des cadres de litière et des sols sous-jacents. Nous n'avons pas mesuré d'enrichissement des feuilles des arbres au pied desquels la litière enrichie a été déposée sur chaque site. Cependant le volume de ces arbres est important, ce qui entraîne une forte dilution du pool de ^{15}N qu'ils ont pu absorber. Des études précédentes, en forêt plus jeune et avec un enrichissement supérieur de la litière déposée, montrent que l'azote introduit est rapidement incorporé par les arbres (Zeller *et al.*, 2000; Zeller *et al.*, 2001). Ces mêmes études ont mis en évidence que les racines fines constituent la partie la plus enrichie en ^{15}N des arbres. Aussi des mesures d'abondance isotopique dans ce compartiment pourraient nous renseigner davantage. Toutefois, le ^{15}N introduit a pu être exporté vers d'autres puits. La grande quantité de plantes herbacées observée sur le site Het 02 (tableau 1) laisse supposer qu'une partie non négligeable du ^{15}N a pu être absorbée par le couvert herbacé (Baronnier, 2003). Quant au site Het 88, il est possible que l'activité des lombrics peu nombreux mais de grande taille y ait entraîné des transferts latéraux.

L'azote est assimilé par les arbres principalement sous forme minérale. Au bout de trois ans et demi, une partie plus ou moins importante de la litière introduite sur les sites a été décomposée puis incorporée au sol organique et minéral. La minéralisation est la seconde étape du processus de recyclage de l'azote organique des résidus. De sa vitesse dépend la quantité d'azote disponible pour les arbres. De plus l'équilibre biogéochimique du sol est influencé par la forme d'azote minéral produit, nitrique ou ammoniacale.

Teneur en azote des sols, minéralisation potentielle en laboratoire et contribution de l'azote des litières marquées

La minéralisation de l'azote dépend beaucoup des conditions de température et d'humidité (Jussy, 1998). Pour mesurer cette minéralisation en tenant compte des variations pédoclimatiques, l'idéal aurait été de réaliser des incubations *in situ* avec des relevés réguliers sur plusieurs années. Sur plusieurs sites dispersés sur le territoire français, de telles expérimentations auraient nécessité une logistique importante. La méthode d'incubation d'échantillons de sols en laboratoire ne permet pas de mesurer

la minéralisation réelle sur chaque site. Toutefois, la stabilité des conditions d'incubation permet de comparer l'activité potentielle de minéralisation des différents sols.

Concernant les transferts de ^{15}N dans le sol, des fractionnements isotopiques naturels ont été mis en évidence dans les processus de minéralisation de l'azote (Mariotti, 1982). Au cours de la nitrification, un fractionnement isotopique important a été décrit appauvrissant naturellement en ^{15}N la fraction d'ions NH_4^+ nitrifiée et enrichissant en conséquence le reste des ions ammonium. Cependant les données d'abondance isotopique de l'azote minéral indiquées dans les résultats (figure 4) sont toujours issues de moyennes pondérées entre deux valeurs d'enrichissement mesurées l'une sur la fraction d'ions ammonium et l'autre sur la fraction d'ions nitrate. A chaque date de mesure, les répétitions pour lesquelles l'une ou l'autre de ces deux valeurs n'a pu être obtenue n'ont pas été prises en compte. En outre, pendant l'étape d'ammonification de la matière organique, le fractionnement isotopique est très faible. Ainsi toute différence significative d'abondance isotopique entre l'azote total et sa fraction minérale est considérée comme résultant d'une dynamique indépendante de la composition isotopique de l'azote.

La faible proportion du stock d'azote minéralisé dans les sites Het 25, Het 60 et Het 26 (figure 3.b; tableau 3) révèle une stabilisation de l'azote. Cette observation est confirmée, pour les sites Het 25 et Het 26, par l'abondance isotopique plus faible mesurée dans l'azote minéral par rapport à celle mesurée dans l'azote total du sol (figure 4). Car cela suggère que la minéralisation touche un pool d'azote ancien, le ^{15}N récemment apporté étant très peu minéralisé.

Le sol du site Het 26 étant de type Rendosol, la stabilisation de l'azote sous des formes organiques peut s'expliquer par l'action des carbonates de calcium. D'ailleurs les fortes teneurs en azote total mesurées dans tous les horizons de ce sol (figure 3. a) témoignent de l'importance de ce phénomène. Concernant les sites Het 25 et Het 60, la stabilisation de l'azote pourrait résulter de plusieurs facteurs. D'une part, les complexes d'échange des sols de ces deux sites sont saturés d'ions Ca^{2+} qui peuvent ralentir la dégradation des matières organiques, en entraînant leur adsorption sur des argiles et en favorisant l'agrégation qui peut limiter leur accès aux microorganismes et enzymes extracellulaires (Gaiffe, 1987; Sollins *et al.*, 1996). D'autre part, McInerney et Bolger (2000) ont montré une stabilisation pendant plusieurs années des matières organiques dans les turricules de *Lumbricus terrestris L.*, espèce anécique à épianécique commune en Europe. La forte présence de vers de terre pourrait donc expliquer la très faible proportion d'azote minéralisée dans les horizons O riches en turricules de ces sols ainsi que la stabilisation sous forme organique du ^{15}N provenant de la litière introduite. Quoiqu'il en soit, malgré la faible proportion d'azote minéralisée, la quantité d'azote minéral produite est conséquente dans les sites Het 25 et Het 26, du fait de l'importance du stock d'azote total.

A l'inverse, dans les sites Het 88 et Het 02, la proportion

d'azote minéralisée est très forte (tableau 3), notamment dans les horizons de surface (figure 3.b). En outre l'abondance isotopique mesurée dans l'azote minéral est supérieure à celle relevée dans l'azote total du sol (figure 4): le ^{15}N apporté est, au moins en partie, minéralisé. La minéralisation touche donc le pool récent d'azote organique. Malgré un stock d'azote total réduit, cette forte activité permet une production d'azote minéral importante dans le site Het 02 (tableau 3). Bien que la forme d'humus y soit de type moder, cette production d'azote minéral est supérieure ou égale à celles de tous les sites où la forme d'humus est de type mull (Het 26, Het 25, Het 88 et Het 60). D'ailleurs, c'est sur ce site Het 02 que la plus importante production de biomasse est évaluée (tableau 1), ce qui confirme que la forme d'humus de type moder n'y constitue pas un facteur limitant de la nutrition azotée des arbres.

La plus forte production d'azote minéral est mesurée dans le site Het 30 (tableau 3), bien que la forme d'humus y soit de type Moder ou Dysmoder, en principe le moins actif au sein du panel des six placettes choisies. Cette production est réalisée à plus de 60 % dans l'horizon 0-5 cm. Or dans cet horizon, l'abondance isotopique de l'azote minéral est supérieure à celle de l'azote total (figure 4). Comme pour les sites Het 02 et Het 88, la minéralisation touche donc le pool récent d'azote organique.

L'activité potentielle de minéralisation de l'azote par unité de surface, à 20 °C et humidité constante, mesurée pour les deux sites à forme d'humus de type moder est donc supérieure ou égale à celle mesurée pour les quatre autres sites, tous à forme d'humus de type mull. Plus largement, il est intéressant de constater que les valeurs de minéralisation potentielle de l'azote les plus élevées sont mesurées dans des sols soumis à des contraintes temporaires importantes. En effet, les sites Het 30 et Het 26 sont soumis à un climat montagnard, où la période d'activité biologique est donc limitée par un long hiver rigoureux et éventuellement par une sécheresse estivale, et le sol du site Het 02 présente une contrainte d'engorgement importante (tableau 1). Il est possible que les cortèges de microorganismes de ces sites soient bien adaptés à des variations brutales des conditions environnementales et puissent compenser des phases d'inactivité par une activité intense lorsque la température et l'humidité s'y prêtent, comme pendant l'incubation que nous avons menée à 20 °C et humidité non limitante. Une caractérisation des microorganismes présents dans les différents sols nous éclairerait peut-être sur ce point.

CONCLUSION

La méthode employée de traçage isotopique de l'azote dans le sol permet de distinguer les phénomènes de décomposition de la litière et de brassage des horizons. Ainsi sur les sites Het 25 et Het 60 l'association d'une décomposition rapide de la litière et d'une incorporation profonde des résidus dans le sol correspond tout à fait aux caractères d'une forme d'humus de type mull. A l'inverse sur le site Het 30 la décomposition lente des feuilles et l'accumulation des matières organiques en surface caractérisent

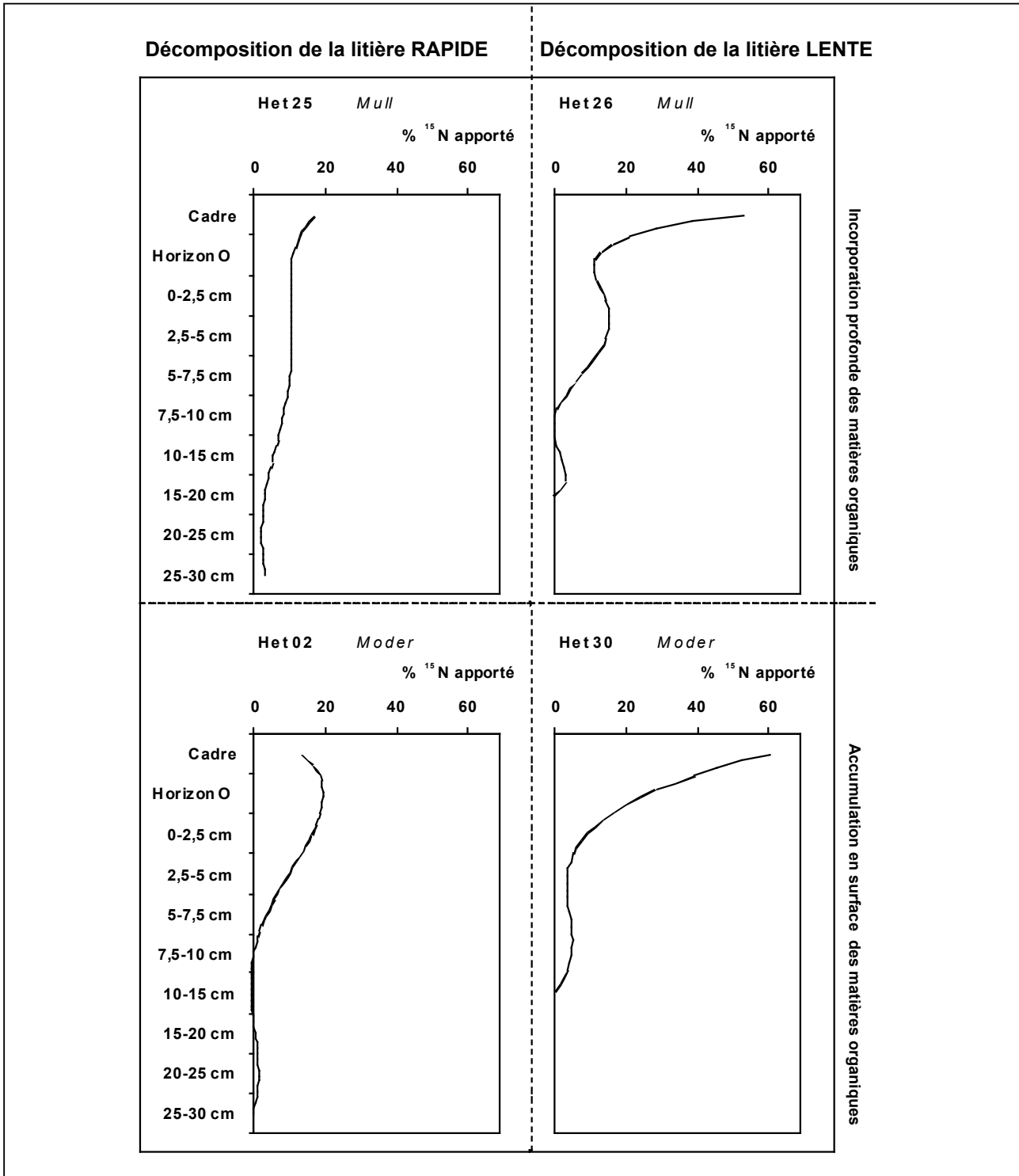
Figure 5 - Synthèse des quatre tendances de répartition dans le sol du ^{15}N introduit

La tendance du site Het 60 est proche de celle du site Het 25.

La tendance du site Het 88 est proche de celle du site Het 26.

Les valeurs d'abscisse sont représentées en pourcentage massique du ^{15}N apporté.

Figure 5 - Synthesis of the four tendencies of distribution in the soil of the introduced ^{15}N .



très bien une forme d'humus de type moder. Toutefois, entre ces deux modèles classiques et bien contrastés, deux fonctionnements intermédiaires ont également été observés (figure 5). De fait, la décomposition de la litière semble très influencée par les conditions climatiques tandis que l'incorporation des résidus de décomposition dans le sol est fortement contrôlée par l'activité de la faune. Ainsi sous climat montagnard mais en sol riche, on peut observer une décomposition lente de la litière et une incorporation profonde des résidus (Het 26). A l'inverse, sous climat océanique clément mais sur un sol hydromorphe acide, on peut observer une décomposition rapide de la litière et une accumulation des résidus en surface (Het 02).

De plus, l'étude de la minéralisation de l'azote en laboratoire permet la distinction de deux fonctionnements différents, observés chacun dans une moitié des sites étudiés :

- une stabilisation de l'azote organique avec des stocks importants d'azote incorporés en profondeur dans les sols riches (Het 25, Het 26, Het 60);
- une minéralisation rapide de l'azote organique avec des stocks d'azote plus faibles et surtout présents en surface dans les sols acides (Het 02, Het 30, Het 88).

Suivant ce schéma, la nutrition azotée des arbres sur sol riche dépendrait principalement d'un large réservoir d'azote total incorporé à la matière minérale alors que l'activité intrinsèque de minéralisation serait limitée. Inversement, sur sol acide, où les stocks d'azote total sont plus réduits, l'alimentation des arbres serait liée à une minéralisation rapide de l'azote organique, peu associé à la matière minérale.

REMERCIEMENTS

Nous remercions chaleureusement Manon Pasteur qui s'est investie dans les travaux de laboratoire. Nous remercions également Noël Le Goff et Patrick Vallet pour leur aide précieuse dans l'estimation des productions forestières, ainsi que Luc Croisé pour les données de chutes de litière du réseau RENECOFOR. Merci enfin à Bernard Jabiol et Laurent Caner pour leurs relectures attentives.

BIBLIOGRAPHIE

- Badoux E., 1967 - Tables de production pour le hêtre en Suisse, Birmensdorf, Institut Fédéral de Recherche Forestière, 41 p
- Baize D. (ed.), Girard M.-C. (ed.), 1995 - Référentiel pédologique 1995, Paris, Institut National de la Recherche Agronomique, 332 p
- Baronnier Y., 2003 - Etude isotopique de la nutrition azotée des plantes de hêtraies, Rapport de Brevet de Technicien Supérieur Agricole option gestion forestière de Mirecourt, Nancy, Institut National de la Recherche Agronomique, 25 p
- Binkley D., 1995 - The influence of tree species on forest soils: processes and patterns, in Mead D.J. (Ed.), Cornforth I.S. (Ed.), Proceeding of the trees and soil workshop, Canterbury, New Zealand, Lincoln University press, pp 1-34
- Bouché M.B., 1967 - Observations sur les Lombricidés, III *Eophila velox*, sp. Nov. (Oligochaeta Lumbricidae), description et écologie. Rev. écol. biol. sol., 4, pp 604-609
- Brêthes A. (coord.), Ulrich E. (coord.); Lanier M., Clausse M., Colombet M., Curt T., Delahaye-Panchout M., Dermaux B., Douzon G., Duthy X., Guittou J., Nouals D., Savoie J.-M., Sinet J.-F., Poulin F., Musch J., 1997 - RENECOFOR - Caractéristiques pédologiques des 102 peuplements du réseau, Fontainebleau, Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, 573 p
- Caner L., Zeller B., Dambrine E., Ponge J.-F., Chauvat M., Llanque C., 2004 - Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter, Soil Biology and Biochemistry, 36, pp 1861-1872
- Clinton P.W., Mead D.J., 1993 - Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. I. Recovery of ¹⁵N after one growing season, Canadian Journal of Forest Research, 24, pp 882-888
- Cluzeau C., Ulrich E., Lanier M., Garnier F., 1998 - RENECOFOR - Interprétation des mesures dendrométriques de 1991 à 1995 des 102 peuplements du réseau, Fontainebleau, Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, 309 p
- de Coligny F., Ancelin P., Cornu G., Courbaud B., Dreyfus P., Goreaud F., Gourlet-Fleury S., Meredieu C., Saint-André L., 2003 - CAPSIS: computer-aided projection for strategies in silviculture: advantages of a shared forest-modelling platform. in Modelling forest systems. Workshop on the interface between reality, modelling and the parameter estimation processes, Sesimbra, Portugal, 2-5 June 2002
- Cotrufo M.F., Miller M., Zeller B., 2000 - Litter decomposition, 21p, in Schultze E.-D (Ed.), Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems, Berlin, Heidelberg, Springer (Ecological Studies Vol. 142), pp 276-296
- Dobremez J.-F., Camaret S., Bourjot L., Ulrich E., Brêthes A., Coquillard P., Dumé G., Dupouey J.-L., Forgeard F., Gauberville C., Gueugnot J., Picard J.-F., Savoie J.-M., Schmitt A., Timbal J., Touffet J., Trémoières M., 1997 - RENECOFOR - Inventaire et interprétation de la composition floristique de 101 peuplements du réseau, Fontainebleau, Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, 513 p
- Duchaufour P., 1983 - Pédologie. Vol 1 - Pédogenèse et classification, Paris, Masson, 491 p
- Ellenberg H., 1986 - Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen, Stuttgart, Ulmer, 989 p
- Fotelli M.N., Rienks M., Rennenberg H., Geßler A., 2004 - Climate and forest management affect ¹⁵N-uptake, N balance and biomass of European beech seedlings, Trees, 18, pp 157-166
- Gaiffe M., 1987 - Processus pédogénétiques dans le Karst jurassien. Analyse de la complexation organo-minérale en ambiance calcaïque, Thèse de doctorat ès sciences naturelles de l'Université de Franche-Comté, Besançon, Université de Franche-Comté, 160 p
- Holub S.M., Lajtha K., 2004 - The fate and retention of organic and inorganic

- ¹⁵N-nitrogen in an old-growth forest soil in Western Oregon, *Ecosystems*, 7, pp 368-380
- Jabiol B., Brêthes A., Ponge J.-F., Toutain F., Brun J.-J., 1995 - L'humus sous toutes ses formes, Nancy, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, 63 p
- Jussy J.-H., 1998 - 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, Thèse de doctorat ès sciences de la terre de l'Université Henri Poincaré - Nancy I, Nancy, Université Henri Poincaré, 161 p
- Kelley K.R., Ditsch D.C., Alley M.M., 1991 - Diffusion and automated Nitrogen-15 analysis of low-mass ammonium samples, *Soil Science Society of America Journal*, 55, pp 1016-1020
- Mariotti A., 1982 - Apports de la géochimie isotopique à la connaissance du cycle de l'azote, Thèse de doctorat d'Etat ès sciences naturelles de l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, Paris, Université Pierre et Marie Curie, 500 p
- McInerney M., Bolger T., 2000 - Decomposition of *Quercus petraea* litter: influence of burial, comminution and earthworms, *Soil Biology and Biochemistry*, 32, pp 1989-2000
- Monserié M.-F., 2004 - Etude isotopique du devenir de l'azote de la litière lors de sa décomposition dans deux hêtraies, Rapport de DEA National de science du sol, Nancy, Institut National de la Recherche Agronomique, 20 p
- Muñoz G.R., Powell J.M., Kelling K.A., 2003 - Nitrogen budget and soil N dynamics after multiple applications of unlabeled or ¹⁵Nitrogen-enriched dairy manure, *Soil Science Society of America Journal*, 67, pp 817-825
- Nadelhoffer K.J., Colman B.P., Currie W.S., Magill A., Aber J.D., 2004 - Decadal-scale fates of ¹⁵N tracers added to oak and pine stands under ambient and elevated N inputs at the Harvard Forest (USA), *Forest Ecology and Management*, 196, pp 89-107
- Ponette Q., Ulrich E., Brêthes A., Bonneau M., Lanier M., 1997 - RENECOFOR - Chimie des sols des 102 peuplements du réseau, Fontainebleau, Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques, 427 p
- Ponge J.-F., 2003 - Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity, *Soil Biology and Biochemistry*, 35, pp 935-945
- Ponge J.-F., Delhaye L., 1995 - The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest, *Biology and Fertility of Soils*, 20, pp 24-32
- Ponge J.-F., Arpin P., Sondag F., Delecour F., 1997 - Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes, *Canadian Journal of Forest Research*, 27, pp 2053-2064
- Ponge J.-F., Vannier G., Arpin P., David J.F., 1986 - Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol - Intérêt sylvicole, *Revue Forestière Française*, 6, pp 509-516
- 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, pp 335-347
- Sollins P., Homann P., Caldwell, B.A., 1996 - Stabilisation and destabilisation of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*, 74, pp 65-105
- Sørensen P., Jensen E.S., 1991 - Sequential diffusion of ammonium and nitrate from soil extracts to a polytetrafluoroethylene trap for ¹⁵N determination, *Analytica Chimica Acta*, 252, pp 201-203
- Stevenson F.J., Cole M.A., 1999 - Cycles of soils: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients, New York, Wiley, 427 p
- Toutain F., 1981 - Les humus forestiers, structures et modes de fonctionnement, *Revue forestière française*, 6, pp. 449-477
- Van Praag H.J., 1971 - Contribution à l'étude de la disponibilité de l'azote et du soufre dans les sols forestiers oligotrophes de l'Ardenne, Dissertation présentée en vue de l'obtention du grade de Docteur en Sciences Agronomiques de la Faculté de Sciences Agronomiques de l'Etat, Gembloux, Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat, 278 p
- Vannièr B. (Ed.), 1984 - Tables de production pour les forêts françaises, Nancy, Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, 158 p
- Vuillaume J.-M., 2004 - Etude de l'activité des lombriciens dans différents types de hêtraies par marquage isotopique, Rapport de Brevet de Technicien Supérieur Agricole option gestion forestière de Mirecourt, Nancy, Institut National de la Recherche Agronomique, 21 p
- Zeller B., 1998 - Contribution à l'étude de la décomposition d'une litière de hêtre, la libération de l'azote, sa minéralisation et son prélèvement par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans une hêtraie de montagne du bassin versant du Strengbach, Thèse de doctorat ès sciences de la terre de l'Université Henri Poincaré - Nancy I, Nancy, Université Henri Poincaré, 146 p
- Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E., et Martin F., 2001 - Fate of nitrogen released from ¹⁵N-labeled litter in European beech forests, *Tree Physiology*, 21, pp 153-162
- Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E., Martin F., Bottner, P., 2000 - Decomposition of ¹⁵N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest, *Oecologia*, 123, pp 550-559

ANNEXE

Codification des niveaux de contrainte à l'enracinement (Brêthes et Ulrich, 1997)

0 : pas de contrainte majeure à l'enracinement avant 1 m de profondeur

1 : blocage relatif entre 50 cm et 1 m (charge en cailloux élevée ou hydromorphie contraignante ou horizon compact apparaissant à plus de 50 cm de profondeur)

2 : blocage relatif avant 50 cm de profondeur (charge en cailloux élevée ou hydromorphie contraignante apparaissant avant 50 cm de profondeur)

3 : blocage absolu entre 50 cm et 1 m de profondeur (dalle ou horizon rocheux ou arène)

4 : blocage du système racinaire avant 50 cm de profondeur

