



HAL
open science

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 (Haut-Rhin)

Bernhard Zeller

► **To cite this version:**

Bernhard Zeller. 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 (Haut-Rhin). Sciences de la Terre. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 1998. Français. NNT: 1998NAN10229 . tel-01747562

HAL Id: tel-01747562

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01747562>

Submitted on 29 Mar 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>



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

Bernhard ZELLER

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 (Haut-Rhin)

Soutenue publiquement le 22 Juin 1998 devant la Commission d'Examen :

MM.	J. BALESDENT	Examineur
	Directeur de Recherches au CEA, St-Paul-lès-Durance	
	J. BERTHELIN	Président
	Directeur de Recherches au CNRS-CPB, Nancy	
	B. BOTTNER	Rapporteur
	Directeur de Recherches au CNRS-CEFE, Montpellier	
	E. DAMBRINE	Examineur
	Directeur des Recherches à l'INRA, Nancy	
	E. GEORGE	Rapporteur
	Privatdozent à l'Université de Hohenheim	
	F. MARTIN	Examineur
	Directeur de Recherches à l'INRA, Nancy	
	J-F. PONGE	Examineur
	Professeur au Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris	

A ma petite famille, Cathy et Zoé et à mes parents

Remerciements

Cette thèse est l'aboutissement d'un travail de recherches accompli grâce à la collaboration, à l'aide et au soutien technique, financier ou affectif de nombreuses personnes. Je tiens à remercier tout particulièrement :

Feu le Professeur Horst MARSCHNER, (Université d'Hohenheim) pour son soutien attentif et ses conseils d'effectuer un stage de recherche au Centre INRA de Nancy dans le cadre de programme franco-allemand EUROSILVA.

Monsieur le Professeur A. HERBILLON, (Université de Nancy I) Directeur de la formation doctorale lors de mon arrivée, pour m'avoir accueilli dans l'Ecole Doctorale Sciences de la Terre.

Francis MARTIN, Responsable de l'Equipe de Microbiologie Forestière qui a accepté de superviser mon projet de thèse.

Jacques RANGER, Responsable de l'Equipe Cycles Biogéochimiques, pour m'avoir accueilli au sein de l'équipe.

Les chercheurs qui ont fait progresser mes connaissances :

Pierre BOTTNER (Directeur de Recherches au CNRS de Montpellier) dans le domaine des analyses isotopiques des extraits de sol.

Etienne DAMBRINE (Directeur de Recherches à l'INRA de Nancy) pour ses conseils linguistique, sa disponibilité sans faille, sa patience et son amitié.

Micheline COLIN-BELGRAND pour m'avoir accueilli, pour son aide et ses conseils.

Les membres du jury qui me font l'honneur d'examiner ce travail :

Messieurs Jérôme BALESSENT, Directeur de Recherches au CEA de Cadarache, Jacques BERTHELIN Directeur du CPB de Nancy, Pierre BOTTNER, Directeur de Recherches au CNRS de Montpellier, Etienne DAMBRINE, Directeur de Recherches à l'INRA de Nancy, Eckhard GEORGE, Privatdozent, Université d'Hohenheim, Francis MARTIN, Directeur de Recherches à l'INRA de Nancy et Jean-François PONGE, Professeur au Museum d'Histoire Naturelle de Paris.



L'Union Européenne qui a financé ce travail via les programmes NIPHYS et CANIF. EUROSILVA, NEW PHYTOLOGIST et l'INRA pour le soutien financier qu'ils m'ont accordé pendant ces années de thèse.

L'Office National des Forêts. La commune d'Aubure pour m'avoir permis de travailler dans la forêt communale, ainsi que Monsieur Karl SCHALL pour son soutien technique. Monsieur Claude ROBERT, Forestier travaillant dans la forêt domaniale de Puvenelle, pour ses renseignements et son soutien technique.

Les collaborateurs techniques de l'Equipe "Cycles biogéochimique" et "Microbiologie" et plus spécialement : Séverine BIENAIME pour les analyses d'azote et pour son aide pendant les nombreuses campagnes de ramassage de feuilles dans la forêt de Puvenelle, Maryse BITCH pour les analyses d'ergostérol, Claude BRECHET pour les analyses d'ergosterol et ses conseils techniques, Marie-Lise CLAUSSE pour son efficacité et sa bonne humeur lors des rentrées de terrain, Christine DELARUELLE pour les analyses d'acides aminés et d'ergosterol, Louissette GELHAYE pour les analyses de végétaux et le dosage de carbone, Dominique GELHAYE pour les photographies, Christelle HENNE, stagiaire à l'IUT du Montet, pour son *étude de la vitesse de décomposition d'une litière marquée ^{15}N de hêtre*, et Benoît POLLIER pour sa force physique sur le terrain et ses doigts de fée derrière les balances.

Tout le personnel de l'INRA-Nancy pour leur agréable compagnie de tous les jours.

Madame Marie-France JEDAR pour les corrections linguistiques qu'elle a bien voulu apporter à mon mémoire de thèse.

Toutes les personnes qui sont passées dans cette équipe ou qui ont partagé le même couloir, pour leur aide, pour les conseils et surtout pour leur amitié :

Laurent AUGUSTO, Vincent BADOIT, Mark BAKKER, Nadège BARROY, Saïd BELKACEM, Pascal BONNAUD, Maurice BONNEAU, Nicole CATANIA, André CLEMENT, Serge DIDIER, Ahlame EZZAIM, Jörg FICHTER, Jeannine GERARDOT,

Sophie GODDE, Paulette GUILLIEM, Daniel HIMBERT, Isabelle JAMES, Jean-Hugues de JUSSY, Michelle KAENNEL, Michel KARROUM, Marie KNIPPER, Guy LANDMANN, Yves LEFEVRE, Gérard LEVY, Claude NYS, Gilles NOURRISSON, Pierre MON PIED, Quentin PONETTE, Nathalie SCHWESTER, Marie-Beatrice TRIBOULOT, Marie-Pierre TURPAULT, Anne POSZWA, Pierre-André WAGNER, Pierre WERNERT et.....

Merci à toutes et à tous.

Résumé

Dans les régions tempérées, la chute annuelle des feuilles alimente la litière et constitue l'apport principal d'azote au sol dans les écosystèmes forestiers peu pollués. Cette litière est décomposée plus ou moins rapidement selon le type d'humus et l'azote libéré participe au cycle de l'azote. Il se distribue dans les différents compartiments biotiques et abiotiques du sol. Au stade ultime de la dégradation de la litière, l'azote inorganique est de nouveau accessible pour l'arbre. Notre objectif était de suivre et de caractériser le devenir de l'azote organique de la litière de hêtre, ainsi que la répartition des différentes formes d'azote dans les compartiments du sol et de la plante d'une hêtraie de montagne âgée de 50 ans, à Aubure (Haut-Rhin). Afin de suivre le flux d'azote de la litière dans les différents compartiments azotés, nous avons utilisé la méthode de traçage isotopique. Une quantité importante de litière de hêtre, enrichie en ^{15}N a été produite et ensuite distribuée sur le sol de cinq placettes expérimentales situées dans la hêtraie d'Aubure. Dans une phase initiale, la décomposition minérale des feuilles de hêtre, de la litière fraîche et de la litière en décomposition a été mesurée. La taille des différents compartiments azotés de la litière, du sol et du hêtre, ainsi que leur enrichissement isotopique ont été mesurés.

La dynamique de l'azote dans la litière en décomposition est, dès le dépôt de la litière, caractérisée par un apport d'azote exogène et, en même temps, par une libération continue de l'azote interne. Cette libération d'azote interne est parallèle à la perte de masse de la litière. L'azote libéré est rapidement minéralisé, incorporé dans la biomasse microbienne du sol, puis, prélevé par l'arbre. A l'issue de trois ans, la plus grande partie de l'azote de la litière décomposée s'est concentrée à l'interface entre le sol organique et minéral. Seuls 2 à 3% d'azote de la litière ont été prélevés par l'arbre. Ceci montre que dans le système étudié, la participation directe de la litière à la nutrition azotée de l'arbre est faible. La comparaison des signatures isotopiques des tissus de l'arbre et des différentes fractions azotées du sol, suggère que les mycorhizes forment leur azote structural à partir de l'azote organique du sol, tandis que l'arbre s'alimente principalement à partir de l'azote minéral de la solution du sol.

Cette analyse isotopique de la décomposition de la litière de hêtre dans la hêtraie d'altitude d'Aubure nous a permis d'identifier les principaux compartiments du sol alimentés par la dégradation de la litière. Elle participe d'une étude globale du cycle de l'azote dans la hêtraie vosgienne. Les données acquises seront utilisées pour alimenter les modèles mathématiques actuellement développés afin de comprendre le cycle des éléments minéraux dans la forêt caducifoliée.

Mots clés : décomposition, litière, ^{15}N , azote, hêtre

Summary

In temperate forests, annual litterfall is the main input to the litter layer and the principal input of nitrogen in non polluted forest ecosystems. This leaf litter decomposes more or less rapid depended on the humus type and the nitrogen from the litter become part of the N cycle. The litter nitrogen is distributed in the different biotic and non biotic compartments in the soil. At the end of the decomposition process, the inorganic litter nitrogen is available for tree uptake. Our objective was to follow and to characterise the fate of organic beech litter N in the different compartments in the soil and the tree in a 50-year-old beech stand located in the Vosges mountains at Aubure (Haut-Rhin). We traced litter released N in the different soil and plant compartment by the means of the stable isotope ^{15}N . A large amount of ^{15}N -labelled beech litter was produced and later distributed on the soil surface of five experimental plots located in the Aubure beech forest. We measured the evolution of mineral elements during litter decomposition in the beech leaves, in the fresh litter and in the decomposing beech litter. During litter decomposition, we determined the size of the different N pools supplied by the litter released N in the soil and the plant and we measured also their ^{15}N enrichment.

The N dynamic in the decomposing litter is, since the deposition on the soil surface, characterized by the incorporation of external N into the litter and at the same time by a continuous release of litter N. This release of litter N is parallel to litter mass loss. Litter released N is rapidly mineralised, incorporated in the microbial biomass of the soil and further taken up by the tree. At the end of the three years period, most litter released N is concentrated at the interface mineral soil - organic soil. Only 2 - 3% of the N originally from the decomposing litter had been taken up by the beech trees. Our results shows, that in the forest system under investigation, the direct participation of the litter for the N uptake of the trees is low. The comparison between the isotopic signature of the different trees compartments and the different N sources in the soil suggest that the mycorrhizas use the organic soil N to build up her structural N, whereas the trees were supplied by the mineral N in the soil solution.

This isotopic study of beech litter decomposition in the Aubure beech stand allowed us to identify the principal soil compartment which were supplied by litter released N. Our experiment take part of a general study on the N cycle in forest ecosystems of the Vosges mountains. The results will be used for modelling nitrogen and nutrient element fluxes in hardwood forest ecosystems.

Key words: litter decomposition, ^{15}N , nitrogen beech



TABLE DES MATIERES

Introduction générale.....	1
Chapitre I. Le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers.....	3
1.1 La fertilité des sols forestiers et la gestion durable des forêts.....	3
1.2 Le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers.....	5
1.3 La litière : composition et dégradation.....	7
1.3.1 La composition de la litière.....	7
1.3.2 La décomposition de la litière.....	9
1.4 La minéralisation de l'azote et son prélèvement par l'arbre.....	14
1.4.1 La minéralisation de l'azote.....	14
1.4.2 L'assimilation de l'azote minéral par l'arbre.....	16
1.5 Les dépôts azotés.....	20
1.6 Le lessivage et la dénitrification.....	21
1.7 Les objectifs de l'étude.....	22
Chapitre II. Matériel et méthodes.....	23
2.1 Localisation et situation géographique.....	23
2.2 Le climat.....	23
2.3 Les roches mères des sols.....	24
2.4 Sols et histoire quaternaire du bassin versant.....	24
2.5 Histoire du site et de l'aménagement, végétation forestière.....	25
2.6 Site d'étude et dispositif expérimental.....	28
2.7 ^{15}N comme traceur isotopique du cycle de l'azote.....	28
2.8 La production d'une litière enrichie en ^{15}N	28
Article A : ^{15}N partitioning and partition of ^{15}N-labelled litter in beech trees following	
[^{15}N]urea spray.....	30
Introduction.....	33
Material and Methods.....	34
^{15}N labelling.....	34
Sampling.....	34
Analyses.....	35
Results.....	35
Amino acid composition of beech leaves.....	35

¹⁵ N incorporation in leaves.....	36
¹⁵ N partitioning.....	37
Discussion.....	38
References.....	39
2.9 Les placettes expérimentales.....	41
2.10 Les prélèvements de la litière marquée.....	42
2.11 Les prélèvements de sols et de racines.....	44
2.12 Les prélèvements foliaires.....	45
2.13 Les pluviollessivats.....	45
2.14 Les solutions récoltées par les bougies poreuses.....	46
2.15 Les procédures analytiques.....	47
2.15.1 Les analyses minérales et isotopiques de la matière végétale.....	47
2.15.2 Les analyses d'azote dans le sol.....	48
2.15.3 Les analyses d'azote dans les pluviollessivats et dans la solution du sol.....	52
2.15.3 Mode de calcul de la composition isotopique.....	52
Chapitre III. Résultats et discussion.....	54
3.1 Teneurs en minéraux des feuilles et des litières et remobilisation des éléments nutritifs pendant la sénescence.....	54
3.1.1 Introduction.....	54
3.1.2 Résultats.....	55
3.1.3 Discussion.....	58
3.2 Dynamique des éléments minéraux dans la litière lors de la décomposition.....	60
3.2.1 Introduction.....	60
3.2.2 Résultats.....	61
Composition initiale en éléments minéraux dans les litières de hêtre.....	61
La perte en masse de la litière de hêtre.....	62
Evolution quantitative de la teneur en carbone de la litière.....	63
Evolution quantitative de la teneur en azote de la litière.....	63
Evolution quantitative de la teneur en soufre et en phosphore de la litière.....	63
Evolution quantitative de la teneur en potassium et en magnésium de la litière.....	64
Evolution quantitative de la teneur en calcium de la litière.....	64
Evolution des rapports N/S et N/P dans la litière.....	64
Evolution des rapports C/N, C/P et C/S dans la litière.....	65
Evolution entre les concentrations en N, S et P et la masse résiduelle de litière.....	66
Variation de la masse des éléments minéraux dans la litière au cours de la décomposition.....	66
Gains et pertes des éléments minéraux au cours de la décomposition de la litière.....	67

3.2.3 Discussion	68
3.3 Distribution de l'azote de la litière en décomposition dans la litière, le sol et les arbres.....	73
3.3.1 Dynamique de l'azote dans le sol et la solution du sol.....	73
3.3.1.1 Introduction.....	73
3.3.1.2 Résultats.....	73
L'humidité du sol.....	73
Teneur en N dans la fraction solide du sol.....	74
Teneur en N dans la biomasse microbienne.....	74
Teneur en N et ¹⁵ N minéral dans l'extrait et la solution du sol.....	75
Teneur en N organique soluble du sol.....	77
Les différentes fractions azotées dans le sol (0 à 10 cm).....	77
Discussion.....	78
3.3.2 Apport d'azote dans les pluviolessivats.....	83
3.3.2.1 Introduction.....	83
3.3.2.2 Résultats et discussion.....	83
3.3.3 Répartition de l'azote ¹⁵ N de la litière en décomposition dans la litière, le sol et l'arbre....	86
Article B : Recovery in the soil profile and trees of ¹⁵N from leaves decomposing in forest floor.....	86
Introduction.....	87
Material and Methods.....	89
Site description.....	89
Litter decomposition experiments.....	89
Litter sampling.....	91
Soil sampling and analysis.....	91
Root and tree biomass sampling.....	92
Chemical analysis.....	93
Results.....	94
Changes in litter mass and structural aspects.....	94
N and ¹⁵ N dynamics in decomposing beech litter.....	94
Fungal N in the litter.....	95
¹⁵ N in soil compartments.....	95
Incorporation of litter ¹⁵ N in trees.....	97
Total recovery of ¹⁵ N.....	97
Discussion.....	97
Conclusion.....	101
References.....	102
Résultats complémentaires à l'article B.....	105

Chapitre IV. Synthèse et discussion.....	107
4.1 Production de la litière marquée.....	107
4.1.1 Les possibilités et les limites de la technique du marquage.....	109
4.2 Evolution des différents éléments minéraux lors de la décomposition de la litière de hêtre..	112
4.2.1 Déperdition massique de la litière.....	112
4.2.2 Les mécanismes de la décomposition de la litière.....	113
4.3 La distribution du ¹⁵ N de la litière dans le sol et dans l'arbre.....	117
4.3.1 Les flux et la répartition de l'azote.....	117
4.4 Répartition de l'azote de la litière et le prélèvement de l'azote de la litière par l'arbre.....	119
4.4.1 Les pools azotés du sol et le prélèvement de l'azote par l'arbre.....	119
Perspectives.....	124
Bibliographie hors articles.....	126
Annexes	

Introduction générale

Avec le cycle des saisons, nous voyons tour à tour les arbres bourgeonner, se vêtir d'un habit vert qui deviendra jaune ou marron pour enfin disparaître. Mais cette disparition n'est pas une fin, puisque cette litière tombée va contribuer à la nutrition de l'arbre par l'apport et la libération d'éléments nutritifs. Un de ces éléments est l'azote, qui, comme le carbone, le phosphore et le soufre suit un cycle biogéochimique dans l'écosystème.

Le devenir de l'azote dans une hêtraie lors de la décomposition de la litière, puis, après sa disparition dans le sol est encore mal élucidé. L'idée générale admise est que pendant plusieurs années, la litière de hêtre, selon le type d'humus, ne participe pas à la nutrition azotée de l'arbre, car le contenu en azote reste proche du contenu initial. Une des manières de vérifier cette observation, pour la confirmer ou l'infirmer, est de suivre de façon précise le devenir de l'azote de la litière dans le sol et dans l'arbre. L'isotope stable ^{15}N est un traceur de l'azote, déjà utilisé dans des recherches en milieu agricole et forestier. Des expériences d'apport au sol d'azote minéral marqué ont été menées, mais les résultats sont inutilisables pour étudier les transformations de l'azote de la litière *in situ*. D'autres expériences ont été entreprises utilisant une litière enrichie en ^{15}N . Ces expériences ont fourni des informations sur l'évolution de l'azote des litières lors de leur décomposition.

Dans l'étude qui va être exposée, nous allons suivre grâce à une litière marquée en ^{15}N , le devenir de l'azote de la litière de hêtre dans une hêtraie de montagne âgée de 50 ans.

L'objectif principal de cette étude est de caractériser les différents compartiments de la litière, du sol et de l'arbre alimentés par l'azote issu de la dégradation de la litière de hêtre. Cette étude, réalisée sur trois ans, se propose également de mesurer les flux d'azote circulant entre les différents compartiments. Ce mémoire expose donc les données acquises sur la décomposition d'une litière de hêtre, la libération de l'azote, la minéralisation et le prélèvement par l'arbre dans une hêtraie de montagne du bassin versant du Strengbach (Aubure, Haut-Rhin).

Nous avons, dans un premier temps (**Chapitre 1**), entrepris une analyse bibliographique afin d'exposer l'état actuel des recherches sur le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers, la dégradation de la litière et le métabolisme de l'azote chez les arbres forestiers. Cette analyse bibliographique nous a permis de souligner les lacunes de nos connaissances sur le devenir de l'azote lors de la dégradation de la litière et, en particulier, sur la nature des sources d'azote prélevé par l'arbre. A l'issu de cet exposé, nous présenterons les objectifs spécifiques de notre projet de recherche.

Pour mener à bien cette étude de la décomposition de la litière, nous avons produit une masse importante de litière de hêtre enrichie en ^{15}N . Le protocole et les résultats de cette approche méthodologique originale sont consignés dans le **Chapitre 2**. Dans ce chapitre, nous décrirons également le dispositif expérimental mis en place dans la hêtraie montagnarde du bassin versant du Strengbach (Aubure, Haut-Rhin) ; afin d'étudier le devenir de l'azote 15 de la litière en décomposition, les modalités de dépôt de la litière, ainsi que les techniques utilisées afin de mesurer les différents compartiments azotés de la litière, du sol et de l'arbre. L'ensemble des résultats obtenus sur la décomposition de cette litière de hêtre, la libération de l'azote, la minéralisation et le prélèvement par l'arbre est présenté dans le **Chapitre 3**.

Les résultats acquis sont discutés dans le contexte des données actuelles dans une **Synthèse (Chapitre 4)**. Pour finir, les **Perspectives** dégagées par ce type d'étude, limitée dans le temps, sont esquissées.



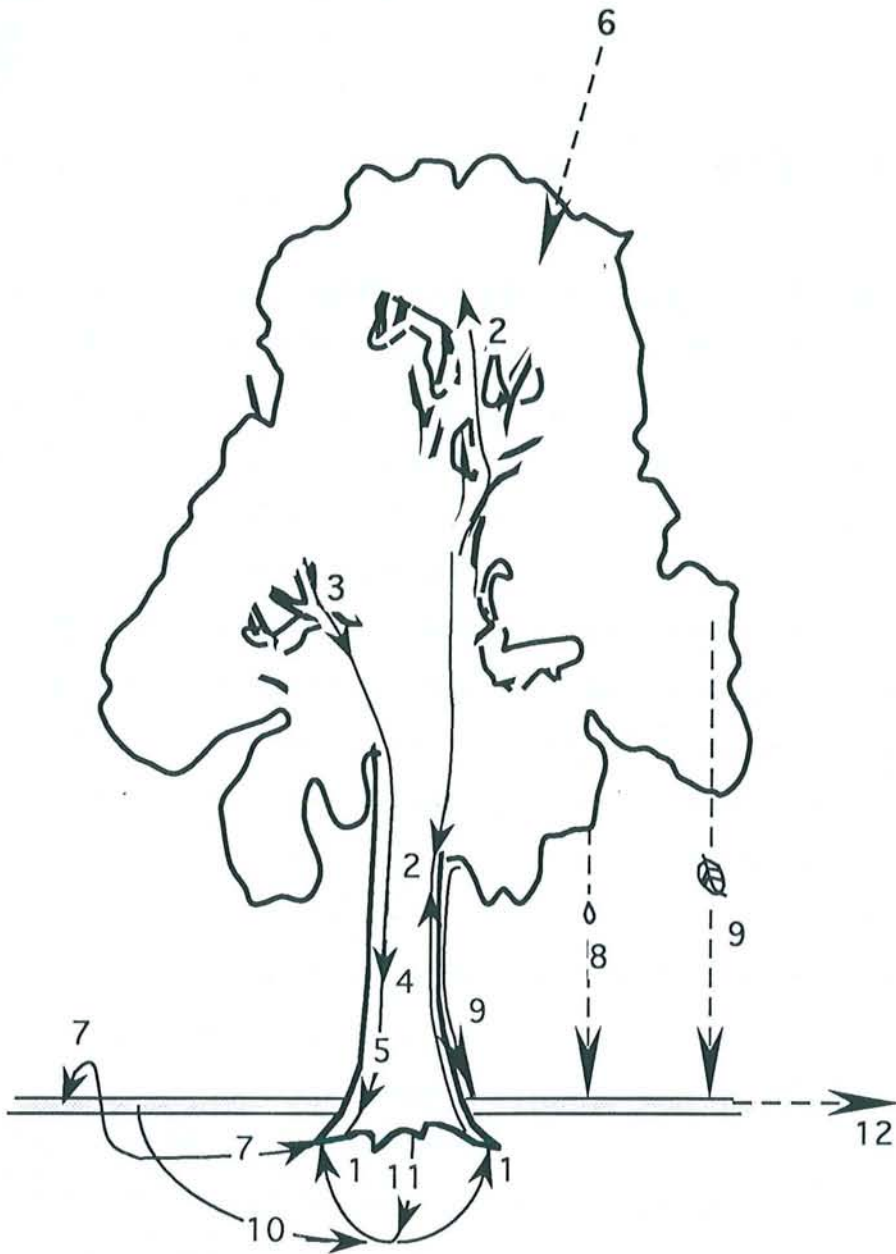
Chapitre 1 - Le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers.

Ce chapitre se propose de faire un compte rendu bibliographique des connaissances actuelles concernant le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers. Cette analyse bibliographique a plusieurs objectifs. Tout d'abord, elle permettra de définir les termes et les thèmes de notre projet de recherche. Ensuite, elle fera une synthèse des recherches actuelles en soulignant les points non encore étudiés ou à approfondir. Enfin, les expérimentations entreprises et les objectifs principaux de notre étude seront justifiés.

Il sera vu successivement dans ce chapitre : la bibliographie concernant le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers en général, puis, des aspects particuliers de ce cycle tels que les processus de formation de la litière, sa décomposition, la minéralisation et le prélèvement de l'azote, la nature et l'importance des dépôts atmosphériques, le lessivage et la dénitrification.

1.1 La fertilité des sols forestiers et la gestion durable des forêts

Gérer durablement la forêt implique la prise en compte des facteurs qui déterminent la production soutenue de biomasse. Il faut aussi prendre en compte les diverses fonctions de l'écosystème, en particulier celles qui concernent le maintien de la qualité de l'environnement. Parmi ces derniers, la pérennité de la fertilité du sol est très importante pour maintenir la production forestière sans épuisement de la réserve minérale du sol (Ranger, 1996). Quel que soit l'aménagement sylvicole mis en oeuvre, voire l'absence d'aménagement, le sol va évoluer et sa fertilité initiale va être modifiée. Ces modifications s'accroissent avec la demande de l'écosystème ou si des contraintes externes biotiques ou abiotiques apparaissent subitement. En effet, le développement de la végétation, le drainage de solutions même diluées, les récoltes de bois, les régénérations, conduisent à des pertes d'éléments, voire de matière (érosion), qui ont un caractère irréversible. La gestion durable va donc consister à faire que ces pertes soient le plus limitées possible ou qu'elles soient compensées. Elle nécessite une meilleure compréhension des mécanismes qui déterminent et modifient la fertilité du sol.



- | | |
|---------------------------------------|---|
| 1 - prélèvement | 8 - récréation |
| 2 - stockage provisoire | 9 - restitutions solides (litière) |
| 3 à 5 - immobilisation | 10 - minéralisation des humus |
| 6 - apports atmosphériques | 11 - minéralisation des racines |
| 7 - fixation atmosphérique (N) | 12 - pertes par drainage |

Figure 1.1 : Représentation schématique du cycle de l'azote en forêt (d'après Ranger, 1996)

La fertilité d'un sol forestier correspond à une somme de facteurs physiques, physico-chimiques, chimiques et biologiques déterminant son aptitude à soutenir une production. On peut distinguer deux composantes :

- la fertilité actuelle
- la fertilité à moyen et long terme

La fertilité chimique actuelle d'un sol est une donnée statique qui peut-être estimée à partir de l'interprétation des analyses chimiques de sol. La fertilité à long terme est une donnée dynamique correspondant au flux d'éléments libérés lentement par l'altération ou dégradation physique, chimique et biologique des constituants solides du sol. Ce flux va recharger le facteur "pool disponible" du sol. Pour mesurer la fertilité à long terme, il faut établir des bilans d'entrées-sorties. Des bilans corrects ne peuvent être établis que si l'on peut avoir une évaluation indépendante de tous les termes du bilan et en particulier du flux d'altération. La démarche en cours de validation consiste à établir des bilans d'entrées-sorties précis, à mesurer la désaturation du complexe absorbant du sol, à caractériser la stabilité du compartiment organique, à localiser les éléments nutritifs dans les phases minérales, à identifier les réactions d'altération actuelles, puis à modéliser les flux en fonction des paramètres physiques des sols.

Les forêts sont caractérisées par des essences longévives situées sur des sols dont les réserves minérales sont limitées. Dans ces conditions, un ensemble de mécanismes adaptatifs se sont mis en place, conduisant à des performances très intéressantes de ces végétaux, au plan de leur efficacité globale dans l'utilisation des éléments nutritifs pour produire de la biomasse végétale. Les besoins en nutriments des forêts pour élaborer leur biomasse annuelle sont importants, mais un ensemble de mécanisme de recyclage dans l'écosystème conduit à l'optimisation de l'utilisation du stock possible : c'est le cycle biologique ou biogéochimique des éléments nutritifs (Figure 1.1). On peut y distinguer une douzaine de processus majeurs (prélèvement, stockage, immobilisation, minéralisation, ...) qui sont interconnectés. Ce cycle biogéochimique des peuplements forestiers présente des caractéristiques uniques dont :

- Des besoins relativement élevés pour l'élaboration de la biomasse.
- Une double origine des éléments utilisés par l'arbre : une partie est prélevée au sol et une partie provient d'un recyclage interne, d'éléments provenant des tissus âgés drainés vers les organes en croissance. Certains éléments (N, P ou K) sont fortement recyclés dans l'arbre (parfois 50% des besoins totaux).
- La proportion des éléments prélevés au sol qui lui sont restitués est très importante (entre 50 et 80 %) via la litière en particulier.
- Les restitutions, sous forme essentiellement organique, constituent un pool inutilisable par les plantes ; la minéralisation des litières est donc capitale.
- Les apports externes participent au maintien de la fertilité mais sont, pour partie, perdus par drainage.
- La soustraction réelle des éléments au sol est constituée par l'immobilisation dans les parties ligneuses, le stockage dans la biomasse foliaire stable et l'accumulation dans la litière.
- Les pertes définitives imposées aux pools du sol sont constituées par les éléments exportés lors de récoltes et par les pertes dues au drainage (pendant la révolution et lors de la phase de récolte-régénération).

La pérennité d'un écosystème forestier repose donc sur la stabilité du cycle biogéochimique des éléments qui doit se traduire par des bilans entrées-sorties équilibrés, au moins sur le moyen terme. Une partie du cycle biogéochimique général, le cycle de l'azote, est décrit maintenant plus en détail.

1.2 Le cycle de l'azote dans les écosystèmes forestiers

Les sources bibliographiques concernant les différents aspects du cycle de l'azote dans la forêt sont nombreuses. Les résultats les plus importants, pour mieux comprendre le rôle et les transformations de l'azote, sont mentionnés dans cette section.

L'azote, comme le carbone, le phosphore et le soufre, suit un cycle biogéochimique dans l'écosystème et épouse les différents processus décrits précédemment (Figure 1.1). L'azote étant l'un des facteurs limitant la production forestière, le cycle de l'azote dans le sol occupe une place prépondérante dans le

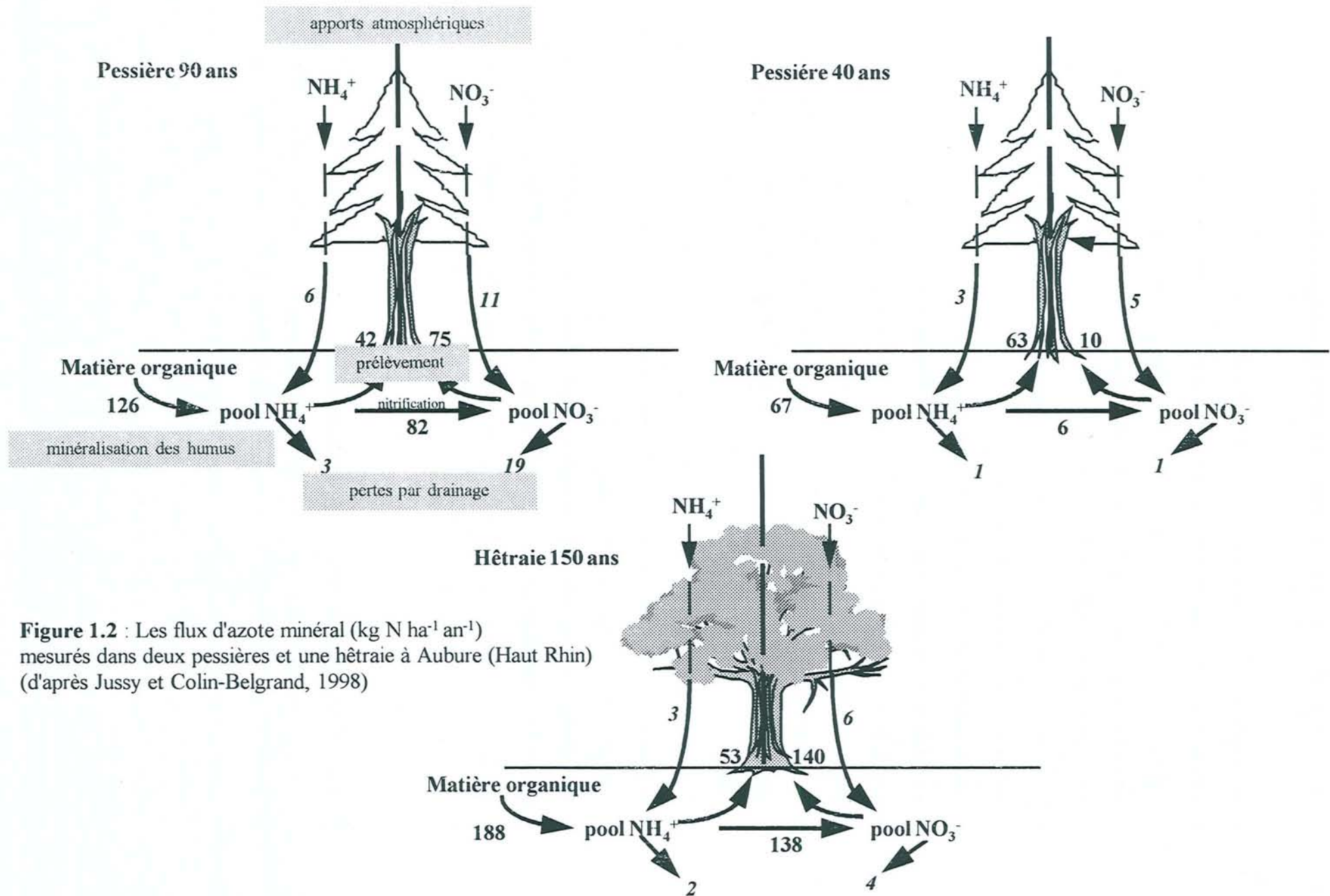


Figure 1.2 : Les flux d'azote minéral (kg N ha⁻¹ an⁻¹) mesurés dans deux pessières et une hêtraie à Aubure (Haut Rhin) (d'après Jussy et Colin-Belgrand, 1998)

fonctionnement de chaque écosystème. Un exemple de valeurs quantitatives des flux d'azote rencontrés dans la forêt tempérée est présenté dans la figure 1.2. Dans cette expérimentation, le flux d'azote entre les différents compartiments a été mesuré pour trois peuplements (épicéa de 40 et 90 ans, hêtre de 150 ans) situés à Aubure (Haut Rhin) (Jussy et Colin-Belgrand, 1998). On notera l'importance relative des flux d'azote liés à : la minéralisation de la matière organique (67 à 188 kg N ha⁻¹ an⁻¹), au prélèvement par les racines et à l'immobilisation dans l'arbre (73 à 193 kg N ha⁻¹ an⁻¹), aux apports atmosphériques (6 à 14 kg N ha⁻¹ an⁻¹) et aux pertes par drainage (2 à 22 kg N ha⁻¹ an⁻¹).

Les formes d'azote dans le sol

Analysons plus en détail les principaux composants du cycle de l'azote dans un écosystème forestier. Dans le sol, la plus grande quantité d'azote (environ 90%) se trouve dans la matière organique. L'azote organique est constitué de fractions labiles et stables et de la biomasse microbienne. On trouve également dans le sol une fraction d'azote minérale (NO₃⁻/NH₄⁺), quantitativement modeste (1 à 5%), mais fondamentale, car elle constitue la source principale du prélèvement d'azote par les plantes.

La minéralisation réalisée par des micro-organismes assure la transformation de l'azote organique en azote minéral. Le processus inverse est l'immobilisation. Ce sont deux opérations majeures contrôlant le taux de renouvellement de l'azote dans le sol (Paul et Clark, 1989). La minéralisation de l'azote organique par des micro-organismes spécifiques fournit l'azote minéral. La première partie de cette transformation biochimique de l'azote organique, l'ammonification, conduit à l'accumulation de NH₄⁺. Cette procédure est principalement liée aux activités des micro-organismes hétérotrophes dans la hêtraie sur sol acide (Lang, 1986). La transformation de NH₄⁺ en NO₃⁻, c'est-à-dire la nitrification, est principalement le fait de deux groupes de bactéries autotrophes. *Nitrosomonas* transforme le NH₄⁺ en NO₂⁻ puis, *Nitrobacter* transforme le NO₂⁻ en NO₃⁻ (Marschner 1995).

Les apports d'azote

Les principaux apports d'azote dans un écosystème sont la pluie (NO₃⁻, NH₄⁺, HNO₃), les dépôts sous forme gazeuse (NH₃, NO_x) et la fixation biologique de N₂.

L'importance quantitative des différents apports d'azote est d'une grande importance pour le fonctionnement harmonieux de l'écosystème. En effet, des dépôts élevés d'azote (NO_3^- , NH_4^+ , HNO_3 , NH_3 , NO_x) peuvent entraîner les perturbations suivantes : l'acidification des sols, soit directement par HNO_3 , soit par nitrification de NH_4^+ , la pollution des nappes phréatiques par NO_3^- , l'augmentation de la croissance des arbres est suivie par un déséquilibre des autres éléments nutritifs, une évolution phytosociologique vers une végétation nitrophile et enfin, une biodiversité réduite (Ellenberg, 1977 ; Schulze, 1989 ; Thimonier *et al.*, 1992).

Les pertes d'azote

Les pertes de l'azote dans un écosystème sont dues : 1) au drainage surtout sous forme de NO_3^- et 2) aux pertes par dénitrification et volatilisation (N_2O , N_2 , NH_3). La dénitrification, c'est-à-dire la transformation de NO_3^- en NO_2^- puis, en N_2O par des micro-organismes spécifiques, est liée à plusieurs conditions. On peut identifier parmi elles : la présence de bactéries, une source d'électrons comme quelques composés de carbone organique, l'anaérobiose ou le manque de O_2 et un stock de NO_3^- ou NO_2^- . La dénitrification dépend aussi du pH du sol, de la température, de la présence d'une matière organique facilement dégradable et de l'humidité du sol.

1.3 La litière : composition et dégradation

1.3.1 La composition de la litière

La chute de la litière est l'un des principaux flux participant au recyclage des éléments nutritifs des écosystèmes forestiers. Elle se compose, en hêtraie, de feuilles, de branches mortes, de faines, de cupules, d'écales et de brindilles. L'apport principal de l'azote (60 à 70%) et de certains éléments nutritifs comme le calcium et le phosphore (75 à 95%) sont associés à la chute annuelle de la litière fraîche (Cole et Rapp, 1980 ; Nordén, 1994).

Pendant la sénescence, une grande partie de l'azote présent dans les feuilles (environ 60% d'après Staaf 1980) est mobilisée, puis, transférée sous la forme d'acides aminés dans différents tissus pérennes de l'arbre. Les acides aminés y sont alors stockés sous la forme

de glycoprotéines (Kato, 1986 ; Stepien *et al.*, 1995). Le brunissement de feuilles sénescentes résulte de la condensation oxydative de polyphénols entre eux et des constituants azotés pour former des hydro-polymères bruns ou noirs (Mangenot, 1980). Ces substances sont très abondantes dans la litière de hêtre (Nicolai, 1988).

La litière de hêtre contient entre 0,6% N et 1,3% N, selon le site forestier considéré (Tableau 1.1). Lors de la chute des feuilles, la concentration en N est plus forte dans les feuilles qui tombent en début de saison (Staaf, 1982). La teneur en azote dans la litière ainsi que son rapport C/N influent fortement sur sa décomposition et sa minéralisation ultérieure (Attivil and Adams, 1993). Il faut noter que la litière est riche en cellulose (40%), en tannins (30%) et en lignine (10%) (Toutain, 1981 ; Mellilo *et al.*, 1982).

Tableau 1.1 : Teneur en azote dans la litière de hêtre (a = *Fagus sylvatica*, b = *Fagus grandifolia*, c = *Nothofagus solandri*) prélevée sur quelques sites forestiers des régions tempérées.

Massif forestier	N (%)	type d'humus	Références
Hubbard Brook (Etats-Unis)	0,82	moder	Gosz <i>et al.</i> (1973) ^b
Scania (Suède)	1,05	mull ou moder	Nordén (1994) ^a
Solling (Allemagne)	1,30	moder	Bauhaus (1994) ^a
Göttingen (Allemagne)	1,21	mull	Joergensen et Meyer (1990) ^a
Hubbard Brook (Etats-Unis)	0,90	moder	Mellilo <i>et al.</i> (1982) ^b
Bear Brooks (Etats-Unis)	0,74	mull	Downs <i>et al.</i> (1996) ^b
Maruia Valley (Nouvelle Zélande)	0,79	moder	Ross et Tate (1993a) ^c

Dans une forêt de feuillus, la quantité de litière qui tombe en automne, dépend de l'âge du peuplement, de la densité et de la fertilité du sol (Nihlgard, 1972 ; Nihlgard et Lindgren, 1977 ; Lemée et Bichaut, 1973 ; Mangenot et Toutain 1980 ; Staaf et Berg 1981 ; Nordén, 1994 ; Pardo *et al.*, 1997). Par exemple, Bauhaus (1994) mesure une chute annuelle de 2,74 t ha⁻¹ an⁻¹ dans un peuplement de hêtre âgé de 148 ans. Dans trois sites

suédois répartis sur un gradient de sols allant de pauvre à riche, la chute annuelle se situe entre 2,96 à 3,35 t ha⁻¹ pour une forêt de feuillus âgés de 128 ans (Nordén, 1994).

La restitution solide via la litière est l'un des facteurs principaux contrôlant le recyclage des éléments nutritifs dans les forêts.

1.3.2 La décomposition de la litière

Un grand nombre d'auteurs ont publié leurs observations sur la décomposition des différents types de litière de feuillus et de résineux (Howard et Howard, 1974 ; Berg et collègues 1981 - 1996 ; Meentemeyer, 1978 ; Melillo *et al.*, 1982 ; Blair, 1988 ; Aber et Melillo, 1982 ; Aber *et al.*, 1990 ; Northup *et al.*, 1995 ; Dilly et Munch, 1996). Parmi les études concernant les différents aspects de la décomposition de litière de hêtraies on peut mentionner les études suivantes (Tableau 1.2).

Tableau 1.2 : Etudes menées sur les principaux processus accompagnant la décomposition de la litière de hêtraies.

Processus	Référence
Effet du type d'humus, âge des peuplements	Lemée et Bichaut (1973)
Vitesse de décomposition	Gloagen et Touffet (1980)
Flux des éléments minéraux	Staaf (1980)
Formation d'humus, faune du sol	Toutain (1981)
Flux des éléments minéraux	Joergensen et Meyer (1990)
Faune du sol	Stöckli (1991)
Perte en masse maximale	Berg <i>et al.</i> (1996)
Dépôt de NO ₃ ⁻	Downs <i>et al.</i> (1996)
Biomasse microbienne	Maraun et Scheu (1996)
Champignons (saprophytes et symbiotes)	Colpaert et van Tichelen (1996)

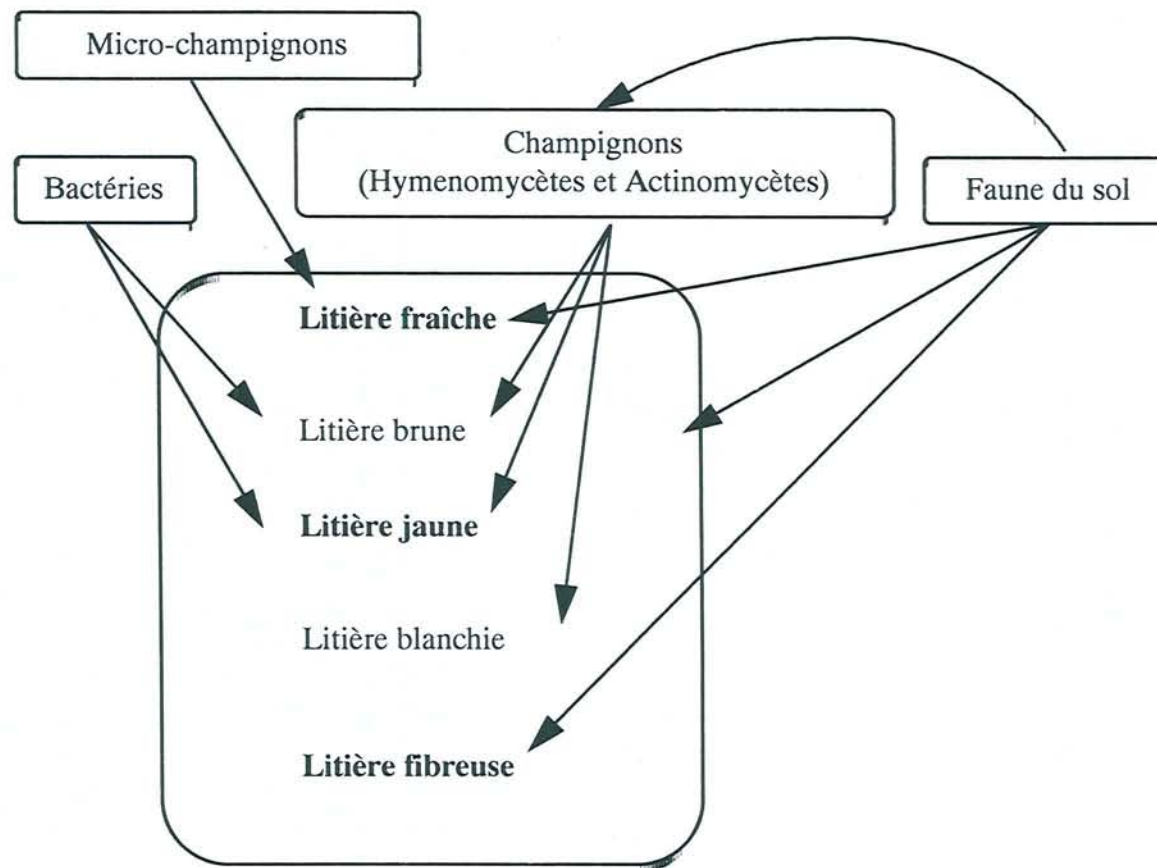


Figure 1.3 : L'interaction de la faune et de la flore du sol sur la décomposition d'une litière de hêtre (modifié d'après Saito, 1966)

La décomposition, c'est-à-dire la minéralisation ou transformation de la matière organique fraîche en humus, est un processus clé permettant le recyclage des éléments nutritifs dans la forêt. C'est également un processus clé dans l'évolution de la structure du sol. Après la chute annuelle de la litière, les feuilles sont successivement colonisées par des bactéries et des champignons saprophytes (Figure 1.3) (Saito, 1966). Parallèlement, les feuilles sont attaquées par la faune du sol qui les fragmente ou les digère. La fragmentation biologique de la litière augmente ainsi la surface accessible à la colonisation par les micro-organismes, les bactéries et les champignons. Ceux-ci utilisent différents composés : pectine, hemicellulose, cellulose, lignine, comme source de carbone, ainsi que des éléments nutritifs pour leur métabolisme. Une succession de cortèges microbiens se produisent pendant la décomposition de la litière. Cette succession de population variée de bactéries et de champignons est manifestement spécifique aux différents types de litière (Saito, 1966 ; Ponge, 1991).

Nous avons vu que la transformation de la litière en humus dépend surtout de l'activité de la faune et de la flore du sol, mais la vitesse de la décomposition d'une litière dans une forêt est influencée par plusieurs facteurs. Une mesure pour la vitesse de la décomposition de la litière est sa perte en masse. Les principaux facteurs qui déterminent la vitesse de la décomposition sont, pour les principaux :

- le climat ou plutôt le microclimat, comme la température et l'humidité (Olson, 1963 ; Meentemeyer, 1978 ; Berg, 1986 ; Meentemeyer et Berg, 1986).
- la composition initiale d'une litière, comme la concentration en N, le rapport C/N, la teneur en lignine et l'espèce d'arbre (Aber et Melillo, 1982 ; Mellilo *et al.*, 1982 ; Berg et Mc Clagherty, 1989 ; Aber *et al.*, 1990 ; Berg et Ekbohm, 1991).
- le type d'humus (Toutain, 1981 ; Prescott, 1997).

Il est évident que les conditions climatiques jouent un rôle majeur pour la vitesse de la décomposition d'une litière. D'abord, le type du sol, la couverture forestière, le type d'humus et l'activité de la flore et faune du sol sont fortement liés au climat local. L'interaction des ces facteurs influence le processus de la décomposition d'une litière. Certaines observations sont plus directement liées aux événements climatiques.

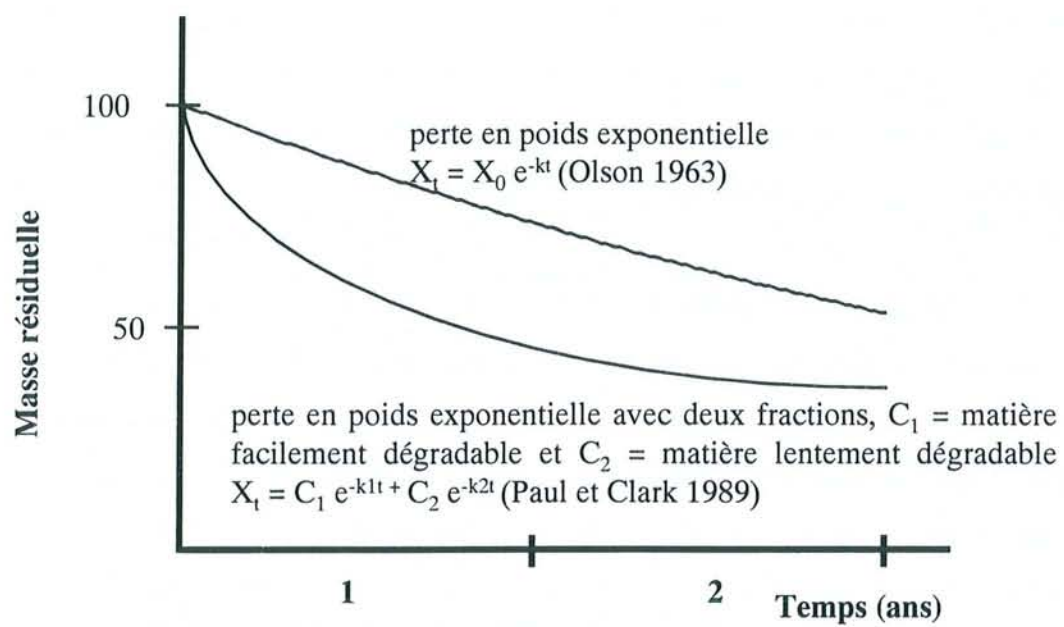


Figure 1.4 : Calcul du taux de décomposition k selon le modèle de Olson (1963) ou Paul et Clark (1989).

Par exemple, le total de la répartition des précipitations annuelles agissent directement sur la perte en masse par le lessivage des éléments minéraux (Blair, 1988). L'étude de Menntemeyer et Berg (1986) montre que la perte massique, pendant la première année, d'une litière de pin déposée dans des forêts suivant un gradient climatique, est liée à la somme de l'évapotranspiration ainsi qu'à la concentration initiale en N et P.

Ils montrent que sous des conditions sèches ou froides/sèches, la vitesse de la décomposition est très lente. Dans ces conditions, l'activité biologique du sol est réprimée. L'effet climatique est beaucoup moins important si l'on suit la décomposition d'une litière sur un site précis. Dans ce cas la variation annuelle agit très peu sur la vitesse de la décomposition, sauf dans les années extrêmes.

Pendant la décomposition de la litière, la perte massique, souvent assimilable à la perte en C, résulte d'un ensemble de processus biotiques et abiotiques. Elle obéit, dans la plupart des cas, à une fonction exponentielle négative (Figure 1.4) (Olson, 1963). Dans certains types de litière, la perte en masse est mieux caractérisée par un modèle tenant compte de la fraction soluble, de la teneur en cellulose et hemicellulose et de la fraction lentement dégradable (lignine) (Figure 1.4) (Paul et Clark, 1989). Au début, la perte en masse d'une litière est souvent liée à la concentration initiale de substances solubles (Blair, 1988). Plus tard, la vitesse de la décomposition est souvent contrôlée par la teneur en lignine.

En général, on peut distinguer trois phases (Figure 1.5) dans l'évolution de la teneur en azote, pendant la décomposition d'une litière (Berg et Staaf, 1981) : une première phase (I) marquée par le lessivage de composés solubles, une deuxième phase (II) où N s'accumule dans la litière, enfin, une troisième phase (III) qui correspond à la libération de N. Cependant, selon le type de litière, les phases I et II peuvent être très courtes ou inexistantes.

Berg *et al.* (1996) ont évalué le degré de décomposition finale d'une litière, à partir de plusieurs études à long terme, sur la décomposition des litières. Les valeurs maximales de décomposition obtenues sont variables selon le type de litière, elles varient entre 35 et 100%; la dégradation finale de la litière dépend surtout de la teneur en lignine.

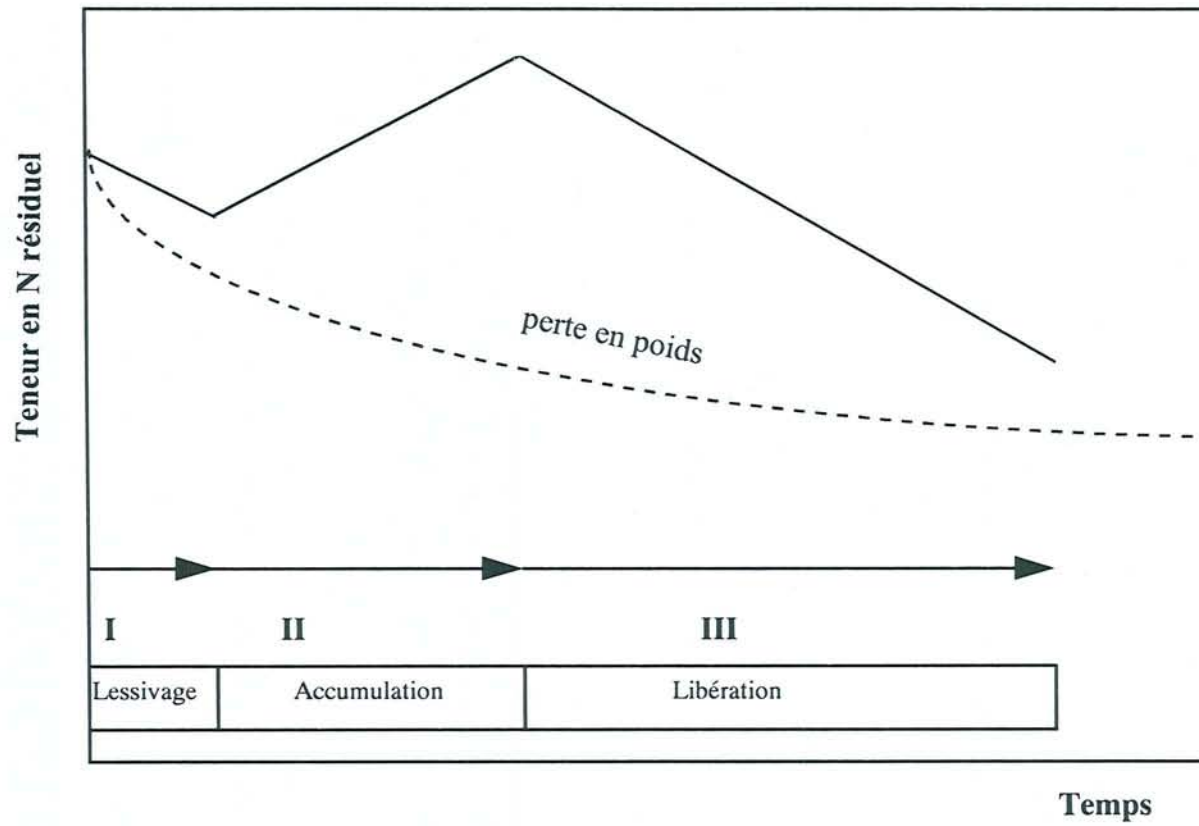


Figure 1.5 : Un modèle distinguant trois phases (lessivage, accumulation et libération) pour l'évolution de la teneur en N dans une litière en décomposition (d'après Berg et Staaf, 1981)

Pendant la décomposition avancée, une partie de N peut former des complexes difficilement dégradables avec des dérivés de lignine (Nömmik et Vahtras, 1982 ; Stevenson, 1982).

Dans la plupart des litières, on peut distinguer deux fractions azotées majeures, la fraction soluble (surtout des acides aminés) facilement dégradable et la fraction insoluble (protéines sous forme de polymères bruns) (Mangenot, 1980).

Par exemple, la plus grande partie (environ 80%) de l'azote des feuilles de hêtre fait partie de la fraction insoluble (Staaf, 1980). Suivant la composition chimique de la litière et surtout lorsque la concentration en N de la litière est faible, une immobilisation d'azote dans la litière en voie de décomposition est souvent observée (Staaf, 1980 ; Joergensen et Meyer, 1990 ; Berg et Cortina, 1995). L'apport d'azote extérieur augmente la concentration en N dans la litière et diminue en même temps le rapport C/N. Selon les écrits, l'azote immobilisé dans la litière provient : 1) soit du sol (surtout sous la forme de NH_4^+) qui est ensuite adsorbé aux parois foliaires, 2) soit d'une colonisation par les hyphes des champignons et 3) soit de l'adsorption d'azote des pluviollessivats (Figure 1.6) (Berg, 1988). D'après Berg et Axelsson (1988), la capacité de piégeage de $^{15}\text{NH}_4^+$ exogène par la litière de Pin (*Pinus sylvestris*) diminue au cours de sa décomposition. Selon ces auteurs, le piégeage de NH_4^+ dépend de la concentration initiale en N et surtout de la teneur en lignine dans la litière.

A partir d'une litière naturellement enrichie en ^{15}N , les différents processus caractérisant l'évolution de l'azote pendant la décomposition peuvent être étudiés plus précisément et sans perturbations artificielles de pools de N. D'après Berg (1988), lors de la décomposition d'une litière de Pin (*Pinus sylvestris*) enrichie en ^{15}N , il y a une libération de ^{15}N et en même temps, une immobilisation de N provenant du sol dans la litière. Peu d'études ont été réalisées pour mieux comprendre ces mécanismes complexes. Récemment, Preston et Mead (1995) ont suivi la distribution de ^{15}N provenant de la décomposition d'aiguilles de Douglas enrichies en ^{15}N dans le sol (orthic dystric brunisol) d'une plantation de Douglas, mais, sans prélèvement par les arbres. Downs *et al.* (1996) ont suivi la décomposition de différents types de litière (hêtre, érable, épicéa) pendant trois ans, en y ajoutant régulièrement du ^{15}N -nitrate. L'étude montre que la litière de hêtre immobilise le ^{15}N -nitrate et libère simultanément de l'azote non marqué. Cette expérience

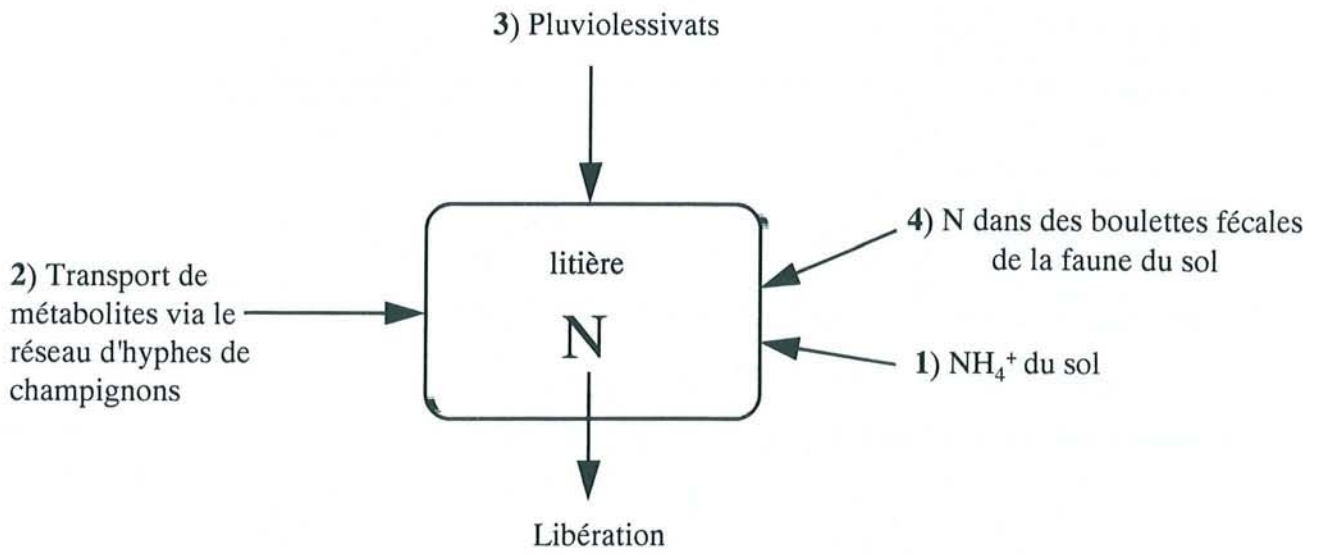


Figure 1.6 : Les différents flux d'azote contrôlant la taille du pool d'azote de la litière fraîche

confirme les résultats obtenus par Berg (1988). Récemment, Setälä *et al.* (1996) ont étudié l'influence de la faune du sol sur la décomposition d'une litière de Douglas enrichie en ^{15}N et le prélèvement de ^{15}N en provenance de la litière par de jeunes plants de peuplier. L'expérience s'est déroulée dans des conditions contrôlées dans des "rhizotrons". La décomposition y varie selon la composition de la faune du sol.

Après dix mois de décomposition, l'essentiel du ^{15}N est conservé dans la litière (71 à 84%), entre 5 à 16% dans l'horizon organique et entre 3 à 5% dans la plante. Leur expérience montre clairement la possibilité de suivre la répartition de ^{15}N dans un système sol-plante simplifié à partir de la décomposition d'une litière enrichie en ^{15}N .

Ces expériences réalisées sur la décomposition de litières marquées en ^{15}N montrent qu'une partie de N est libérée pendant la dégradation de la litière. Seulement, cette libération est masquée par une importation concomitante de N en provenance des compartiments extérieurs à la litière (Figure 1.6). Le devenir de N libéré pendant la décomposition de la litière, ainsi que sa disparition dans le système sol-plante en grande nature, ne sont actuellement pas connus.

Le type d'humus

L'humus, intégrant l'ensemble des conditions du milieu (climat, végétation, roche-mère) est stable dans les écosystèmes non perturbés par l'homme. On peut distinguer trois types d'humus : 1) **le mull** avec une forte activité des lombrics, une litière peu épaisse constituée de feuilles brunes entières ou fragmentées en morceaux de grande taille, 2) **le moder** avec une activité surtout de collemboles et enchytraéides, le moder type présente une couche L plus ou moins épaisse, une couche F assez épaisse et une couche H assez mince, 3) **le mor**, présentant un blocage de biodégradation qui se manifeste par l'accumulation de couches F et H (Schaeffer et Schachtschabel, 1984 ; Brêthes *et al.*, 1995).

Une feuille de hêtre qui tombe sur un sol aéré peut donc subir trois types de transformations (Figure 1.7) : la première, c'est la fragmentation et consommation par des vers de terre, ce qui favorise une dégradation très rapide de la litière, la seconde est due à la colonisation successive de la feuille par des champignons saprophytes (pourritures blanches), la troisième, c'est la fragmentation par les enchytraéides, un processus qui peut

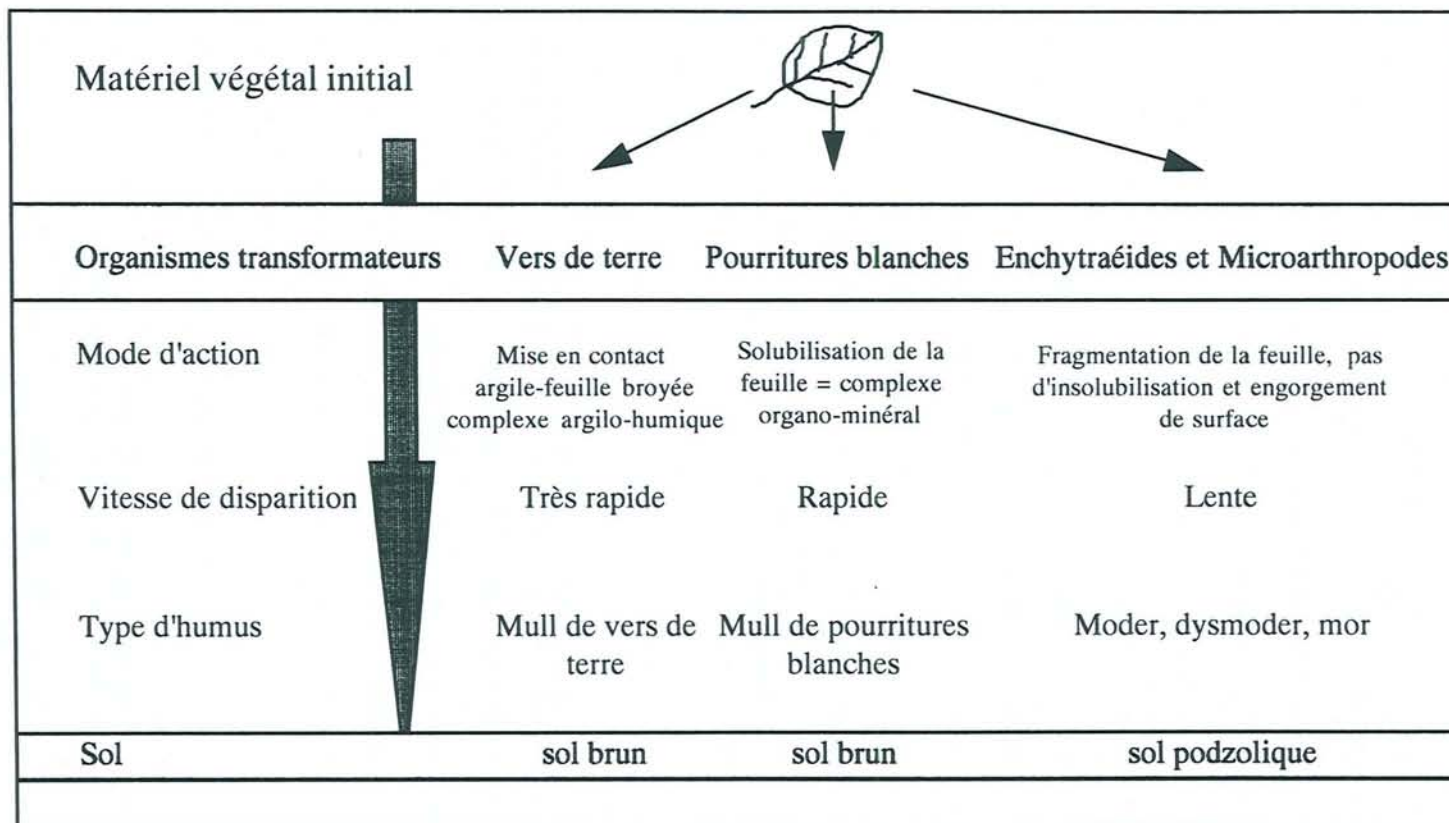


Figure 1.7 : Représentation schématique des divers modes de transformation d'une feuille de hêtre en milieu aéré (d'après Toutain, 1981)

être très long, de l'ordre de plusieurs années. La perte en masse d'une litière varie selon le type d'humus (Lemée et Bichaut, 1973 ; Prescott 1997). Ceci a des effets directs sur la minéralisation de l'azote. Dans un mull, le stock d'azote dans la litière est petit et la minéralisation d'azote est rapide.

Le mor se distingue de mull par la grande quantité d'azote stocké dans la litière et une minéralisation très lente. Le type d'humus permet une brève estimation de la vitesse de la minéralisation d'azote contenue dans la litière.

La décomposition de la litière par la faune et la flore du sol est essentielle pour maintenir un flux continu des éléments nutritifs dans l'écosystème.

1.4. La minéralisation de l'azote et son prélèvement par l'arbre

1.4.1 La minéralisation de l'azote

Le terme *minéralisation* décrit l'ensemble des mécanismes qui assurent la conversion de l'azote organique en provenance de la matière organique du sol, en nitrate (Stevenson, 1982). Elle inclut l'ammonification, c'est-à-dire la transformation de l'azote organique en NH_3 , et la nitrification, c'est-à-dire la transformation de NH_3 en NO_3^- . Ces processus sont liés à l'activité de différents groupes de micro-organismes. Ceux-ci comprennent des bactéries autotrophes ou hétérotrophes et des champignons (Remacle et Froment, 1972 ; Ingham *et al.*, 1986 ; Lang, 1986 ; Bauhaus, 1994).

Lors de la minéralisation, les micro-organismes (bactéries, champignons) dégradent une partie de la matière organique du sol (Witkamp, 1971). Pendant ce processus, l'azote organique est transformé en azote minéral (NO_3^- , NH_4^+). En général, dans les forêts tempérées, 1 à 2% de l'azote total du sol est minéralisé par an (Brown, 1982). Plusieurs facteurs déterminent l'importance quantitative de la minéralisation comme le rapport C/N, la température, l'humidité, le pH, ainsi que le type de la matière organique (Brown, 1982 ; Virzo de Santo *et al.*, 1982 ; Forster *et al.*, 1989).

Deux groupes de micro-organismes, les bactéries nitrifiantes chemoautotrophes (*Nitrosomonas*, *Nitrobacter*) et hétérotrophes (*Arthrobacter*) assurent l'essentiel de la nitrification. Les bactéries autotrophes sont peu adaptées au pH bas ; c'est pourquoi, en conditions acides, les organismes hétérotrophes sont plus compétitifs (Lang, 1986 ; Stroo

et al., 1986 ; Shah *et al.*, 1990). D'après Bauhaus (1994), les champignons hétérotrophes (*Aspergillus*, *Penicillium*) sont responsables de la plus grande partie de la nitrification dans une hêtraie sur sol acide (Solling). Ils peuvent utiliser soit l'ammonium, soit l'azote organique, comme substrat pour la nitrification (Killham, 1990).

Dans les hêtraies acidophiles, le nitrate constitue environ 50 % du total de l'azote minéralisé chaque année (Becquer *et al.*, 1990 ; Bauhaus 1994). La nitrification est plus forte dans la couche organique (O_h) et dans l'horizon A_h que dans les horizons profonds (Bauhaus, 1994). D'après Nadelhoffer (1984), le nitrate est donc une source d'azote importante pour la nutrition des arbres. Les études menées sur la minéralisation de l'azote dans différentes hêtraies sont très nombreuses ; quelques valeurs de taux de minéralisation sont rassemblées dans le Tableau 1.3. Dans les forêts tempérées, environ 110 kg N ha⁻¹ an⁻¹ sont minéralisés (Melillo, 1981).

Tableau 1.3 : Taux de minéralisation annuelle de l'azote (kg ha⁻¹ an⁻¹) enregistrés dans différentes hêtraies en Europe

Massif forestier	Age du peuplement	Minéralisation (kg N ha⁻¹ an⁻¹)	Horizon	Référence
Ardennes	130 ans	107	0-15 cm	van Praag <i>et al.</i> (1974)
Solling	125 ans	112	0-20 cm	Runge (1974)
Harz	100 ans	103	O _f et A _h	Glavacs et Koenies (1980)
Ardennes	100 ans	70	A ₁	Herbauts (1980)
Solling	145 ans	90	0-20 cm	Bauhaus (1994)
Vosges	110 ans	117	0-45 cm	Bequer <i>et al.</i> (1990)
Vosges	150 ans	188	0-15 cm	Jussy et Colin-Belgrand (1998)

1.4.2 L'assimilation de l'azote minéral par l'arbre

L'azote peut être prélevé par les racines non-mycorhizées et les ectomycorhizes sous la forme de NH_4^+ , de NO_3^- et parfois de $\text{N}_{\text{organique}}$ (Rygielwicz *et al.*, 1984a ; 1984b ; Nadelhoffer *et al.*, 1984 ; Marschner *et al.*, 1991 ; Gijssman, 1991 ; Peuke et Tischner, 1991 ; George et Marschner, 1996). D'après Abuzinadah et Read (1988), la dégradation et l'utilisation des différentes formes d'azote organique (acides aminés, protéines) peuvent être assurées par les champignons ectomycorhiziens.

On a longtemps considéré que les espèces ligneuses étaient bien adaptées à la nutrition ammoniacale, car dans les sols forestiers, l'ion NH_4^+ est souvent la forme d'azote minéral prépondérante, et, en absence de fertilisation, le rapport $\text{NH}_4^+/\text{NO}_3^-$ dans la solution du sol est généralement voisin de 10/1. Du fait de ces faibles concentrations en NO_3^- , il était communément admis que la production de NO_3^- par nitrification était inhibée dans la plupart des écosystèmes forestiers acides (Alexander, 1983). Cependant, des expériences de marquage *in situ*, effectuées en fournissant du ^{15}N à des sols de forêts de conifères, ont montré que la nitrification est très active, même lorsque le pH de ces sols est de 3,5 (Stark et Hart, 1997). Ces auteurs ont aussi montré que le nitrate produit par nitrification peut être aussitôt utilisé et immobilisé par la microflore présente dans ces sols, expliquant les très faibles concentrations mesurées dans la solution du sol. Cependant, les perturbations d'origine anthropologique peuvent changer ces équilibres et les vitesses de minéralisation de l'azote dans les sols forestiers. En particulier, les dépôts continus de nitrate à partir de l'acide nitrique atmosphérique peuvent contribuer à l'enrichissement de la solution du sol en NO_3^- (Attiwill et Adams, 1993). De fait, les mesures réalisées ces dernières années dans les hêtraies et pessières ont révélé que la concentration en nitrate de la solution du sol était voisine de celle de NH_4^+ (100 μM) ou même dix fois supérieure (Marschner *et al.*, 1991). D'autre part, toutes les perturbations simples, comme les coupes forestières, modifient de façon transitoire le cycle de l'azote en augmentant la vitesse de minéralisation et en particulier la nitrification (Attiwill et Adams, 1993). L'idée répandue que le NO_3^- ne constitue pas une source d'azote quantitativement importante pour les arbres et les champignons ectomycorhiziens doit donc être considérée comme une simplification. D'ailleurs, en culture pure, de nombreuses espèces de champignons ectomycorhiziens sont capables de croître

normalement sur NO_3^- comme unique source d'azote, bien que la majorité des espèces testées préfèrent le NH_4^+ .

Les vitesses d'absorption des deux formes d'azote minéral ont surtout été mesurées pour des conifères, mycorhizés ou non. En examinant les données de la bibliographie, on peut comprendre pourquoi en conditions contrôlées, l'ammonium favorise une meilleure croissance des espèces ligneuses que le nitrate : pour des concentrations équivalentes de chaque source d'azote dans le milieu d'incubation, les racines non mycorhizées des espèces étudiées absorbent l'ion NH_4^+ jusqu'à 20 fois plus vite que le NO_3^- (Plassard *et al.*, 1991 ; Kronzucker *et al.*, 1997). Cependant, même si les champignons cultivés sur milieu synthétique absorbent aussi NH_4^+ plus vite que NO_3^- , les vitesses mesurées sont du même ordre de grandeur que celles données pour les végétaux herbacés et 10 à 20 fois plus élevées que celles mesurées chez les arbres-hôtes (Plassard *et al.*, 1991). Compte tenu des propriétés des espèces fongiques, on peut donc s'attendre à ce que la présence d'un partenaire fongique stimule l'absorption des deux formes de N minéral par le système racinaire. Cet effet stimulateur a été effectivement observé pour l'absorption de NH_4^+ (France et Reid, 1983 ; Rygiewicz *et al.*, 1984a) ou de NO_3^- (France et Reid, 1983 ; Plassard *et al.*, 1994). Cependant, une étude détaillée de l'absorption de NO_3^- effectuée à l'aide de l'isotope ^{15}N sur des conifères de la côte Pacifique américaine (Douglas, Epicéa de Sitka, Pruche de l'Ouest), associés ou non à l'Hébelome échaudé (*Hebeloma crustuliniforme*), a aussi démontré que la stimulation de l'absorption de l'azote inorganique dépend de la plante-hôte considérée. La stimulation de l'absorption de NO_3^- ne s'observe que chez le Sapin de Douglas (Rygiewicz *et al.*, 1984b) révélant de profondes différences dans le comportement des espèces. Pour une même plante-hôte, l'amélioration de l'absorption de NO_3^- ou de NH_4^+ dépend aussi de l'espèce de champignon associé. L'ensemble de ces données suggère des interactions plante/champignon complexes dès la première étape de l'utilisation de l'azote minéral.

Les recherches sur les différents aspects de cycle de l'azote dans un écosystème forestier nécessitent une approche expérimentale. Le choix d'une méthodologie adaptée est primordiale pour répondre aux objectifs fixés au départ. Par exemple, la méthode d'incubation *in situ* a permis de quantifier les principaux flux d'azote dans trois peuplements à Aubure (Jussy et Colin-Belgrand, 1998). Par contre, les études plus

détaillées sur les flux d'azote dans le sol et les arbres reposent pour l'essentiel sur des expérimentations de traçage isotopique, faisant appel à l'azote 15 (Overrein, 1972 ; Nambiar *et al.*, 1986 ; Schimel et Firestone, 1989 ; Preston *et al.*, 1990 ; Buchmann *et al.* 1993 ; 1995 ; Nadelhoffer *et al.*, 1995 ; Downs *et al.*, 1996). En général, deux méthodes d'application des solutions enrichies en ^{15}N sont utilisées.

La première est une application ponctuelle d'une solution à faible teneur en azote enrichi ("pulse labelling") ; la seconde repose sur plusieurs applications d'azote 15 pour simuler un dépôt permanent. L'application de solutions de $^{15}\text{N-NH}_4^+$ et/ou de $^{15}\text{N-NO}_3^-$ en surface ou dans un horizon de sol précis, permet de suivre la répartition de ^{15}N dans les compartiments, sous observation (Buchmann *et al.*, 1995). Schimel et Firestone (1989) ont étudié la répartition de ^{15}N dans la couche organique et dans l'horizon A_h du sol d'une forêt de résineux, âgés de 60 ans. Un jour après l'application d'une solution de $^{15}\text{NH}_4^+$, 20 à 27% de l' ^{15}N appliqués font partie de la biomasse microbienne, entre 6 à 16% se trouvent dans la solution du sol et entre 16 à 41% dans le sol. Trente jours plus tard, la teneur en ^{15}N augmente dans les résidus organiques (racines et détritiques) et reste stable dans la fraction solide du sol. Ceci montre que les résidus organiques agissent comme un puits d'azote, l'apport se faisant via la biomasse microbienne et les champignons.

Chang *et al.* (1995) ont étudié le transfert de l'azote du sol vers l'arbre chez trois espèces de résineux (*Thuja plicata*, *Tsuga heterophylla*, *Picea sitchensis*). Après l'apport d'une fertilisation ammoniacale (200 kg N ha^{-1}), la proportion de ^{15}N mesurée dans l'arbre varie de 7,7 à 17,8%. L'essentiel du ^{15}N appliqué est retrouvé dans les différentes fractions d'azote du sol (45 à 67 %). Le recouvrement total de ^{15}N varie de 57 à 87% selon l'essence étudiée. Ces résultats indiquent donc que les arbres incorporent seulement une petite quantité de l'azote appliqué pendant les deux ans de l'expérimentation. Preston et Mead (1994) ont comparé le prélèvement d'azote par un pin (*Pinus contorta*) un an et huit ans après l'application d'une fertilisation azotée (urée, nitrate, ammonium) de 100 kg N ha^{-1} . La quantité d'azote incorporée dans l'arbre augmente peu avec le temps (6,8% au lieu de 5,8%). Ces résultats indiquent que l'azote marqué, une fois immobilisé dans le sol, est ensuite minéralisé très lentement.

Contrairement à l'ammonium, le nitrate est très mobile dans le sol. Si la teneur en nitrate dans le sol est plus forte que l'assimilation par la végétation et les micro-

organismes, le nitrate est lessivé. Dans une forêt mixte de feuillus (hêtre, érable, bouleau, épicéa), l'effet d'un apport permanent de ^{15}N -nitrate sur le fonctionnement de l'écosystème a été étudié pendant 3 ans (Nadelhoffer *et al.*, 1995). La rétention de nitrate dans cet écosystème, augmente avec la dépôt de celui-ci. Ce auteur montre que le ^{15}N -nitrate prélevé par les arbres pendant la période de végétation s'accumule surtout dans les feuilles (9,5% de ^{15}N appliqué) et moins dans le bois (3,5%). Une proportion significative de ^{15}N se trouve dans l'horizon O et A du sol (12% de ^{15}N appliqué). L'assimilation de nitrate par les micro-organismes et les champignons est de même ordre de grandeur que le prélèvement de nitrate par la végétation.

L'utilisation des solutions enrichies en ^{15}N a permis de suivre la répartition de N dans les différents compartiments azotés du sol. Les résultats obtenus lors d'une application d'azote minéral marqué sur le sol d'un écosystème forestier sont inutilisables pour étudier les transformations de l'azote de la litière *in situ*. En effet, l'apport de solution de $^{15}\text{NH}_4^+$ ou de $^{15}\text{NO}_3^-$ présente de nombreux inconvénients :

- perturbation des pools d'azote du sol
- précurseurs répartis de façon hétérogène
- court-circuit des processus naturels empêchant l'analyse de la dynamique de l'azote transitant au travers des différents compartiments

Au contraire, l'utilisation d'une litière naturellement enrichie en ^{15}N est un moyen élégant, permettant de suivre la répartition de l'azote dans un sol sans perturbation des processus.

La minéralisation de la matière organique du sol par les micro-organismes est essentielle pour la nutrition azotée de l'arbre. L'azote du sol se trouve essentiellement immobilisé sous forme organique, alors que l'azote minéral, source principale pour la nutrition des arbres, est peu abondant. C'est donc sa dynamique de production qui est la plus importante. Dans un écosystème forestier, la plus grande partie de l'azote minéral est prélevé par les racines des arbres.

1.5 Les dépôts azotés

Au niveau des écosystèmes forestiers, on peut distinguer :

- Les dépôts secs d'origine anthropique contenant de l'azote comme le NO_x qui viennent des poussières industrielles et urbaines et les aérosols.
- Les dépôts humides contenant de l'azote que l'on trouve dans la pluie sous forme de NO_3^- , NH_4^+ et HNO_3 .
- Les apports d'azote sous forme gazeuse comme le NH_3 provenant des exploitations agricoles.

Si la quantité totale d'azote apportée dans les forêts françaises sous forme de dépôts, s'échelonne entre 3 et 55 kg N ha⁻¹ an⁻¹ (Landmann, 1991), elle varie selon les régions. Dans les zones rurales (ex. Bretagne), l'élevage intensif de bétail ou de volailles amène une forte émission de NH_3 . Le NH_3 provient, soit directement des animaux, soit de l'épandage du lisier. Après l'épandage, les émissions de NH_3 peuvent atteindre jusqu'à 80% de l'azote ammoniacal dans le lisier selon les conditions climatiques et le temps d'exposition (Mannheim *et al.*, 1995).

L'origine des différentes formes d'azote dans les dépôts secs et humides est due essentiellement à l'automobile et à l'industrie. En moyenne, la quantité d'azote dans ces dépôts varie de 2,5 à 20 kg N ha⁻¹ an⁻¹ pour NH_x et de 2 à 27 kg N ha⁻¹ an⁻¹ pour NO_x (Landmann, 1991). Cependant, dans les régions polluées (ex. plaine d'Alsace), les apports atmosphériques d'azote anthropique sont parfois supérieurs aux besoins trophiques des peuplements forestiers. Ces apports excessifs peuvent alors avoir des conséquences néfastes comme :

- une toxicité directe au niveau foliaire (Skeffington et Wilson, 1988).
- une acidification du sol et l'augmentation de la toxicité aluminique ou un déséquilibre nutritif des arbres (Dambrine *et al.*, 1991 ; Godbold, 1991).
- une diminution de la diversité spécifique des ectomycorhizes (Devèvre *et al.*, 1993).
- une drainage accru des nitrates et de l'aluminium soluble (Boudot *et al.*, 1994).

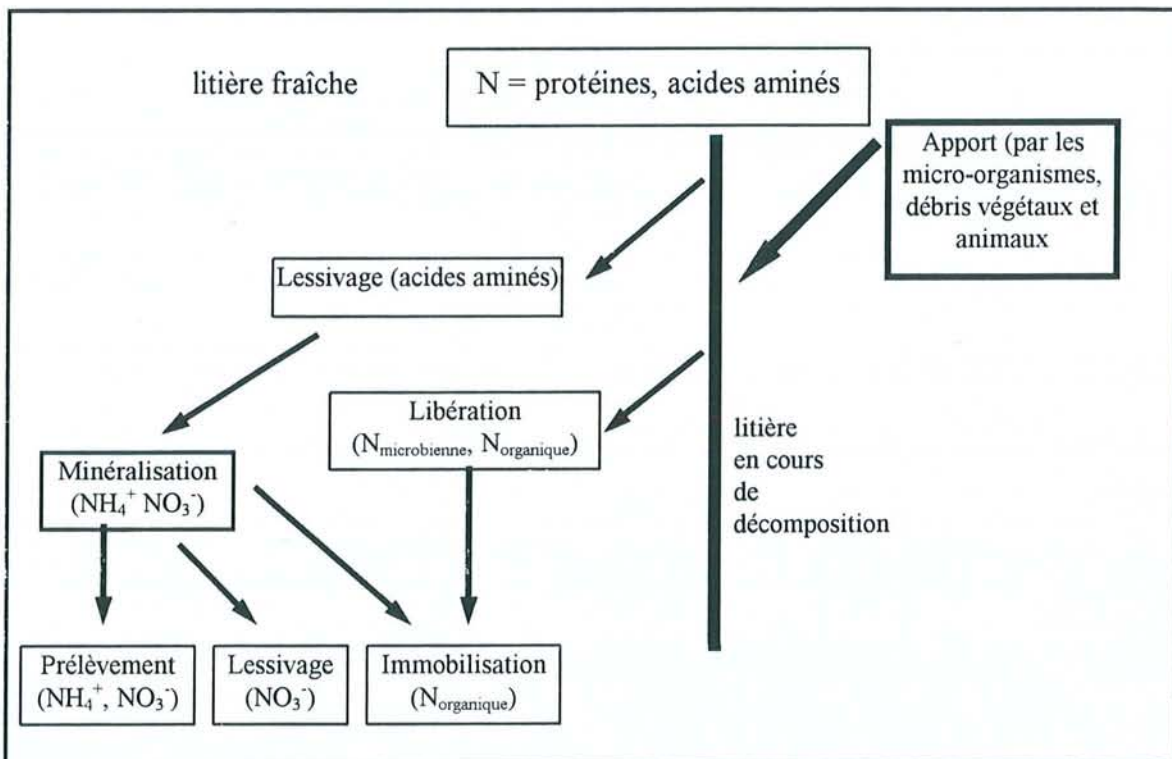
1.6 Le lessivage et la dénitrification

Contrairement à l'ion ammonium, le nitrate est très mobile dans la solution du sol. Le nitrate est donc facilement lessivable si le prélèvement par la végétation est faible. Dans les hêtraies européennes, la perte en azote par drainage se situe entre 6 et 28 kg ha⁻¹ an⁻¹ (Ulrich *et al.*, 1979 ; Nys, 1987 ; Van Breemen *et al.*, 1987 ; Jussy et Colin-Belgrand, 1998).

La dénitrification, c'est-à-dire la réduction de NO₃⁻ en N₂O et N₂ par les micro-organismes, est liée aux conditions anaérobiques du sol et d'autres facteurs comme : l'humidité, la température, la teneur en carbone, en nitrate et en oxygène.

La perte en azote par dénitrification est maximale au printemps (Groffman et Tiedje, 1989 ; Dörsch *et al.*, 1993 ; Brumme, 1994). Dans la hêtraie du Solling, la perte annuelle en N₂O se situe entre 1 et 2 kg N ha⁻¹ (Brumme, 1994).

Figure 1.8 : Représentation simplifiée du cycle de N dans le sol



1.7 Les objectifs de l'étude

Afin de caractériser les différents processus contrôlant le cycle de l'azote dans la hêtraie montagnarde du versant alsacien des Vosges et, en particulier, les mécanismes de décomposition de la litière dans cet écosystème, nous avons entrepris :

- 1) de produire une litière de hêtre enrichie en ^{15}N
- 2) d'étudier l'évolution des éléments minéraux de cette litière lors de sa décomposition dans une hêtraie de montagne du bassin versant du Strengbach (Aubure, Haut Rhin),
- 3) de déterminer la distribution de ^{15}N en provenance de la litière dans les différentes fractions azotées du sol et de l'arbre, et
- 4) de quantifier les formes et les flux d'azote provenant de la litière et prélevés par l'arbre.

L'acquisition de ces données expérimentales sur les compartiments azotés et le flux qui les relie, devrait fournir les données permettant de mieux comprendre la dynamique de l'azote dans l'écosystème forestier. Ces données serviront à développer des modèles fonctionnels de circulation des flux d'azote en forêt.

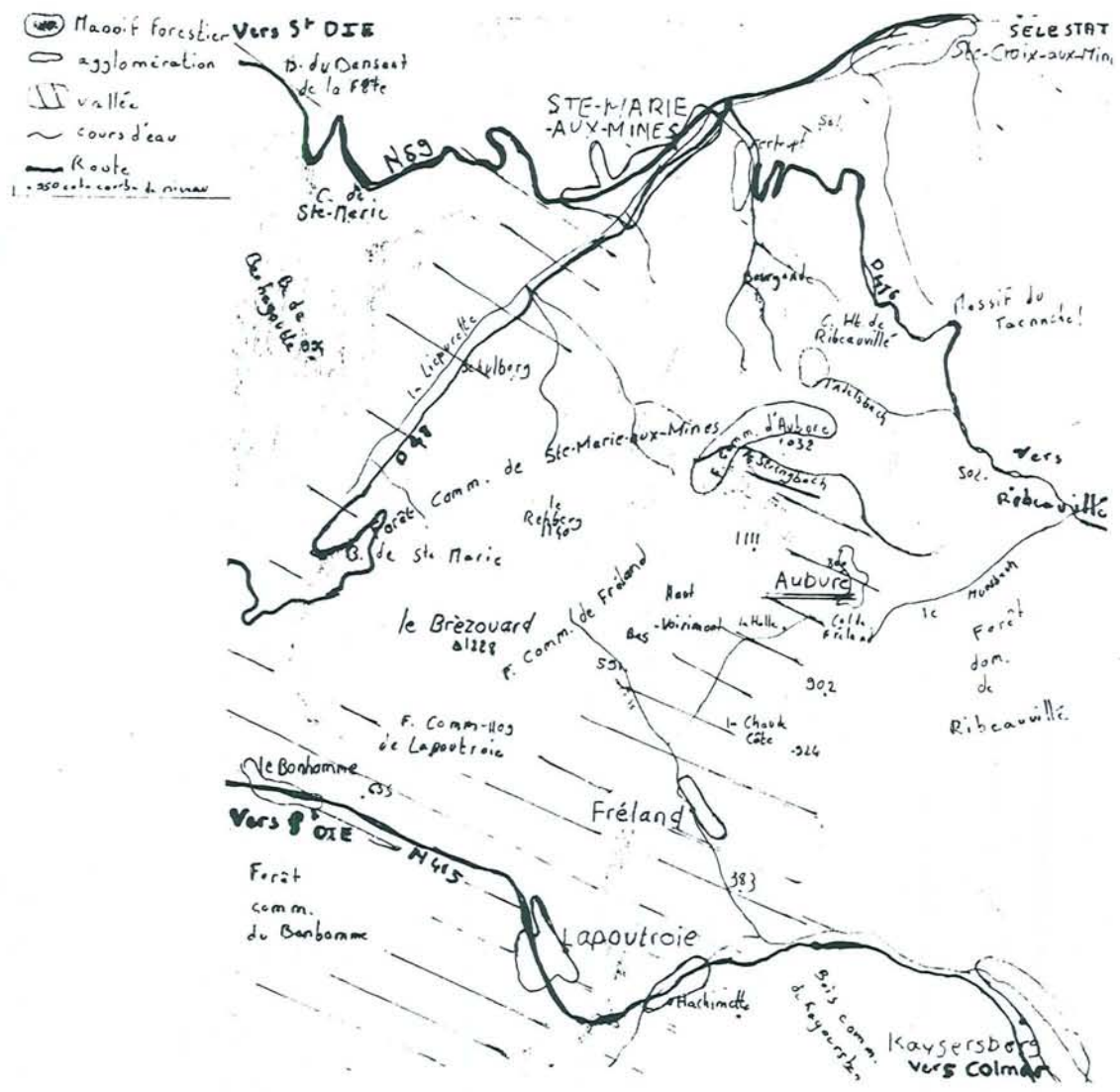
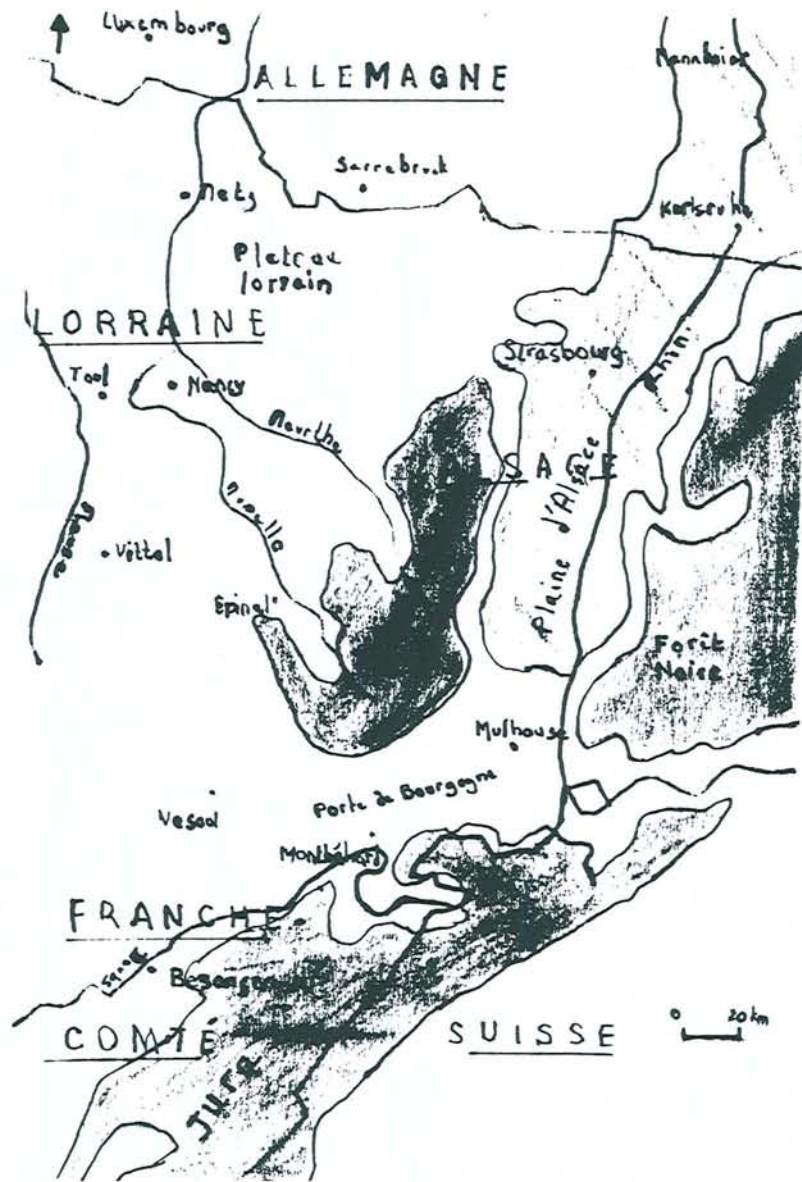


Figure 2.0 : Cartes de situation

Chapitre 2 - Matériel et Méthodes

2.1 Localisation et situation géographique

Le bassin versant du Strengbach est situé du côté alsacien des Vosges du sud, dans le nord-est de la France (48°12' N, 7°11' E). Il se trouve à 58 km au sud-ouest de Strasbourg sur le territoire de la commune d'Aubure, dans le département du Haut Rhin (Figure 2.0). Il est orienté vers l'est. Son altitude varie entre 883 et 1146 m. Sa surface est d'environ 80 ha. Un ruisseau, le Strengbach occupe une profonde "entaille" d'origine tectonique. Des processus périglaciaires ont remanié et émoussé le relief initial (Latron, 1990). La pente du versant exposé au nord-est est en moyenne proche de 10%. Le versant opposé est plus raide.

Depuis 1985, le bassin versant du Strengbach fait l'objet de recherches sur son fonctionnement hydrobiogéochimique (Viville *et al.*, 1987 ; Dambrine et Prevosto, 1988 ; Probst et Dambrine, 1988 ; Probst *et al.*, 1990 ; 1992b ; 1995; Dambrine *et al.*, 1991 ; 1995 ; Fichter *et al.*, 1997). Ces recherches se sont poursuivies par une étude approfondie sur la minéralisation de l'azote dans la pessière et dans la hêtraie (Jussy, en preparation) et sur le devenir et les flux de l'azote contenu dans la litière.

2.2 Le climat

Le climat est du type océanique à tendance montagnarde. Les vents d'ouest sont dominants. En moyenne, les précipitations annuelles varient entre 1300 et 1500 mm, toujours un peu plus faibles dans la partie du bassin versant exposée au sud. Elles sont également réparties sur toute l'année et le quart environ tombe sous forme de neige. Cependant, ces dernières années, une période de sécheresse automnale a été observée. L'enneigement s'étale généralement, de décembre à avril. La température moyenne annuelle est de 6 °C avec des températures moyennes mensuelles qui varient entre -2 et 14 °C. Pendant toute l'année, la pluviométrie moyenne mensuelle est supérieure à l'évapotranspiration (Probst *et al.*, 1990a ; 1991).

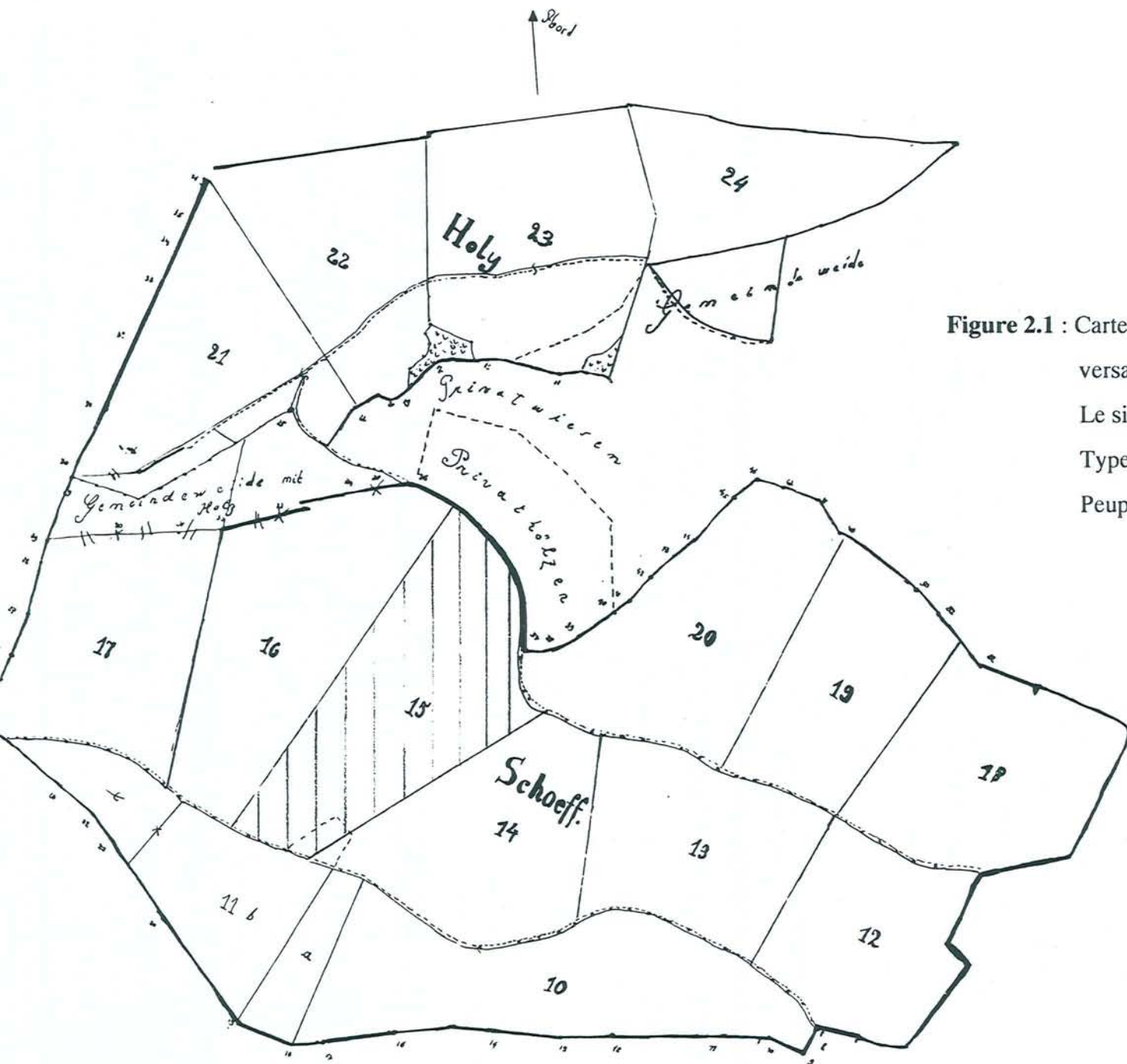


Figure 2.1 : Carte des parcelles forestières du bassin versant de Strengbach (de 1877).

Le site expérimental se trouve dans la parcelle n° 15.

Type du sol : Ocre podzolique (Lefèvre, 1988)

Peuplement : Hêtre 50 ans

2.3 Les roches mères des sols

Le granite du Brézouard affleure dans la plus grande partie du bassin versant du Strengbach (Dahire, 1988 ; El Gh'Mari, 1995). Un petit affleurement de gneiss à sillimanite de Sainte-Marie-aux-Mines est situé en partie sommitale du versant exposé au sud (von Eller, 1961 ; Fluck et Menillet, 1978). Un filon de microgranite coupe le granite du Brézouard au sommet de la pente nord.

Le granite du Brézouard fait partie des granites peralumineux de la chaîne varisque qui s'étend du Massif Central à la Bohême. Son intrusion dans des roches précambriennes des Vosges date du Westphalien (tardy-hercynien). C'est donc un des granites les plus jeunes du massif vosgien (Montigny *et al.*, 1983). Ce granite à grains grossiers s'étend entre le sommet du Brézouard et Bergheim (Blanalt et Vogt, 1972 ; von Eller, 1976 ; Fluck et Menillet, 1978).

2.4 Sols et histoire quaternaire du bassin versant

Dans tous les sols du bassin versant du Strengbach, la pauvreté chimique du granite du Brézouard se traduit par un caractère acide marqué. Les sols appartiennent en majorité, soit à la classe des sols brunifiés, soit à la classe des sols podzolisés. Dans le fond du vallon, une unité de Stagnogley de faible surface représente les sols hydromorphes (Figure 2.1) (Lefèvre, 1988). La tendance, soit à la brunification, soit à la podzolisation, dans le bassin versant, dépend principalement des propriétés du matériau d'origine, ainsi que de la topographie du terrain, par sa contribution au régime hydrique. De manière simplifiée, sur cette roche mère très pauvre en cations alcalino-terreux, les transformations minéralogiques induites par l'hydrothermalisme ont modifié la teneur en minéraux précurseurs des argiles des sols. Les sols plus argileux sont brunifiés et les sols plus sableux sont podzolisés. Différents profils intergrades (Duchaufour, 1993) entre les pôles des sols brunifiés et des sols podzoliques se sont développés. Leurs coefficients de redistribution de Fe et d'Al correspondent à peu près à la classification proposée par Souchier (1971).

En Europe Centrale, les sites de moyenne montagne ont été notablement marqués par les glaciations et les processus périglaciaires qui régnaient au cours du Pléistocène (Schröder et Fiedler, 1977 ; Semmel, 1985 ; Fiedler et Hofmann, 1992).

Le bassin versant du Strengbach ne fait pas exception (Latron, 1990). Une forte arénisation du granite à grains grossiers a eu lieu par gélification. Le matériau ameubli a été transféré et remanié en relation avec les conditions climatiques et l'importance des pentes, soit par solifluction, soit par cryoturbation, l'arénisation chimique a suivi. Les arènes, dans le bassin versant du Strengbach, peuvent atteindre une épaisseur de 10 m en bas des pentes, mais ne dépassent pas 2 m en haut de versant. La texture des arènes est plus grossière sur le versant exposé au sud que sur le versant nord (Latron, 1990). Les zones élevées où se trouve la placette expérimentale, ont été recouvertes d'un névé de faible extension. Aucune trace de pédogenèse tertiaire n'a été observée (Fichter, 1997).

Le site expérimental se trouve dans la parcelle 15 (Figure 2.1), dans une zone médiane de la pente exposée au nord, où se présentent des sols ocres podzoliques (selon la classification de la CPCS, 1967), Haplorthod selon la classification de la Soil Survey Staff (1975) (Soil Taxonomy). L'humus est de type moder (Lefèvre, 1988). L'horizon éluvial étant absent, on peut distinguer ce type de sol des sols podzoliques (Duchaufour, 1988). Le coefficient de redistribution du Fe et de l'Al est plus élevé que dans les sols brunifiés (Lefèvre, 1988).

2.5 Histoire du site et de l'aménagement, végétation forestière

Aubure, petit village de montagne, le plus haut d'Alsace, se situe dans l'arrondissement de Colmar et dans le canton de Sainte-Marie-aux-Mines depuis 1802. Son altitude est de 790 m, la superficie actuelle de cette commune est de 490 ha pour 353 ha de surface boisée, soit 68 % de forêt. Depuis 1890, le village était une station climatique pour le traitement de la tuberculose, reconvertie, il y a 35 ans, en centre de convalescence.

La décision, en vertu de laquelle les bois d'Aubure sont soumis au régime forestier, date du 4 décembre 1829. A cette date, des statistiques nous donnent la contenance totale des bois ou sol forestier (323,70 ha), l'étendue mise en réserve (156 ha), l'essence dominante : le sapin, l'aménagement en futaie sans mention de taillis, la longueur de la révolution (100 ans) et la contenance des coupes annuelles de futaie en massif (6,08 ha) (Archives Départementales Haut-Rhin 7P626) (Annexe 1).

La forêt du bassin versant du Strengbach appartient depuis la Révolution française

presque entièrement à la commune d'Aubure (Koerner, 1994). L'aménagement de la forêt communale d'Aubure est destiné aujourd'hui essentiellement à la production de bois d'oeuvre (Asaël, 1990). Les revenus fournis par la forêt représentent actuellement près de 60% des ressources totales de la commune (Le Goaster, 1989). Les forêts du bassin versant du Strengbach sont aménagées selon le régime strict de futaie régulière à groupe de régénération strict.

La couverture forestière dans le bassin versant du Strengbach est presque continue. Elle est simplement interrompue dans le fond de vallon par quelques petites prairies (3% de la surface du bassin). Le bassin versant est boisé aujourd'hui au deux tiers par des peuplements purs d'épicéas (*Picea abies* [L.] Karst.) d'âges différents. L'autre tiers est constitué, soit de peuplements adultes d'épicéa mélangé à du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.), soit de peuplements mélangés de hêtre (*Fagus sylvatica* L.) adulte et de sapin pectiné, soit de hêtre pur. La parcelle 15, où se trouve la placette expérimentale, est constituée d'un peuplement pur de hêtre, avec quelques épicéas et sapins pectinés. L'âge du peuplement est d'environ 50 ans. Dans le plan d'exploitation de la forêt communale de 1878, la parcelle 15 était constituée d'un peuplement de hêtres, âgés de 25 à 30 ans. Dans cette parcelle, on trouve également quelques vieux sapins, des pins, des épicéas et du bois tendre. La croissance du peuplement est satisfaisante (A.D.H.R. 8AL14 428).

L'association forestière naturelle dans le bassin versant du Strengbach est l'association acidophile de sapin et de hêtre (*Luzulo-Fagetum typicum*) ou *Luzulo-Fagetum vaccinietosum*, d'après Ellenberg (1986). L'épicéa n'est pas une espèce indigène dans le bassin versant, comme d'ailleurs dans la majorité des Vosges. La composition en espèces et la structure actuelle des forêts témoignent de l'influence humaine sur le paysage.

L'intensification de l'agriculture dans des régions plus favorables et l'utilisation d'énergies fossiles ont permis par la suite le reboisement de surface importantes. L'épicéa a été principalement planté, en raison de sa meilleure croissance. Cette essence a été préconisée, pour la forêt communale d'Aubure, dans les zones d'altitude depuis l'aménagement de 1878. L'objectif a été, entre autre, de pallier les difficultés de régénération de la sapinière (ONF, 1981). La hêtraie sur le versant exposé au nord (placette 16) est toujours restée plus proche de la végétation d'origine (Koerner, 1994).

Figure 2.2 : Description du profil du sol.

Localisation : bassin versant d'Aubure, dans la parcelle 15

Végétation : hêtraie d'environ 50 ans

Matériau au départ : granite de Brézouard

Type de sol : alocrisol (sol brun acide)

prof. (cm) désignation

L Feuilles sèches, entières avec des petites taches décolorées, épaisseur moyenne 1 cm (environ 5 à 7 feuilles), mais très variable

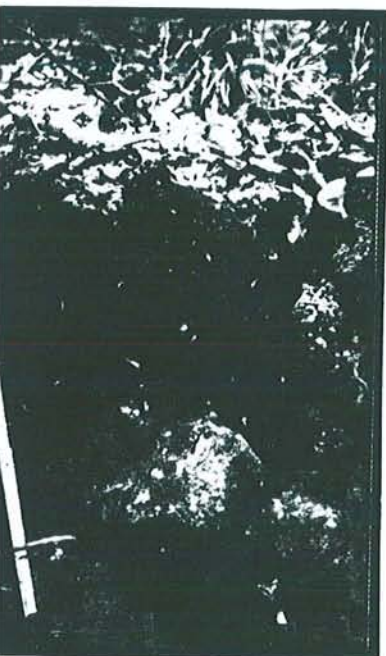
F Feuilles humides, partiellement fragmentées avec des petits trous d'environ 1 à 2 mm de diamètre, déjections et boulettes fécales. Les feuilles sont moins épaisses et plus fragiles que dans la couche L. Très peu de squelettes de feuilles et pas de mycélium des "pourritures blanches", sauf si la couche F est plus épaisse (3 cm). Dans ce cas, présence abondante de mycorhizes. L'épaisseur de la couche varie de 0,5 à 1,5 cm.

H Peu de feuilles fragmentées, la taille varie de 3 à 20 mm, trace d'activité des vers de terre, surtout sous la forme de déjections de 3 à 6 mm de diamètre, qui sont très abondants. Présence de mycorhizes (*Lactarius subdulcis*). L'épaisseur de la couche est très variable (0,5 cm) et disparaît par endroits pour laisser place à un lit de petits graviers blanchis.

0 - 11 A_h Couleur "7.5 yr 3/1" Texture sablo-limoneuse, quartz blanchis, éléments grossiers plus abondants. Structure polyédrique, peu stable. Activité biologique : non observé. Densité faible. Riche en racines fines et moyennes. Limite inférieure nette.

- 40 Bv Couleur "5 YR 4/6" Texture limono-sableuse. Structure polyédrique. Présence de blocs grossiers, d'une taille centimétrique à décimétrique. Activité biologique : non observée. Peu de racines fines. Densité moyenne. Limite inférieure diffuse.

> 40 BC Couleur "5 YR 5/6" Texture limono-sableuse. Présence de blocs grossiers. Structure polyédrique. Présence de blocs grossiers, d'une taille centimétrique à décimétrique. Structure polyédrique. Activité biologique : nulle. Peu de racines fines. Densité moyenne.



2.6 Site d'étude et dispositif expérimental

Pour mener à bien cette étude, deux sites expérimentaux ont été mis en place. Le premier à Pont-à-Mousson (54), dans la forêt de Puvenelle, afin de produire de la litière marquée en ^{15}N , le traceur utilisé dans nos expérimentations. Le second, dans la forêt d'Aubure, afin de suivre l'évolution de cette litière marquée, transférée de Puvenelle à Aubure sur le dispositif expérimental de la parcelle 15 et distribuée sur cinq placettes expérimentales. C'est sur ces cinq placettes que les expérimentations ont été menées avant le traitement des échantillons au laboratoire.

2.7 ^{15}N comme traceur isotopique du cycle de l'azote

Aux cours des dix dernières années, nos connaissances sur le cycle de l'azote dans les systèmes agricoles et forestiers, ont considérablement progressé. Par exemple, l'impact des résidus végétaux sur le cycle de l'azote, à partir de résidus enrichis en ^{15}N , a fait l'objet de plusieurs expériences à grande échelle (Wagger *et al.*, 1985 ; Jensen, 1994 ; 1996 ; Nicolardot *et al.*, 1995). Toutefois, plusieurs critères distinguent les sols agricoles des sols forestiers, par exemple, la vitesse de la minéralisation de la matière organique.

Les études effectuées en milieu agricole, montrent clairement que l'utilisation de l' ^{15}N permet l'étude de la décomposition et de la répartition de l'azote dans l'écosystème. L'isotope stable ^{15}N est un traceur efficace de l'azote et ses variations de concentration se détectent avec une grande précision par spectrométrie de masse. Deux types de démarches expérimentales sont classiquement utilisées : la première profite de l'existence d'une discrimination isotopique induite par les mécanismes de la distribution de l'abondance naturelle ($\delta^{15}\text{N}$) (Högberg, 1997) et la deuxième, qui est celle que nous avons choisie, met en oeuvre un enrichissement en ^{15}N . L'utilisation d'une source enrichie en ^{15}N est mieux adaptée pour suivre la dynamique de N (^{15}N) dans les différentes composantes d'un écosystème forestier.

2.8 La production d'une litière enrichie en ^{15}N

Pour étudier le devenir de l'azote à partir de la décomposition d'une litière, nous avons choisi de produire une litière fortement enrichie en ^{15}N . Pour obtenir cette litière, les feuilles de jeunes hêtres (10 ans), d'un peuplement situé dans la forêt de Puvenelle, ont

été pulvérisées avec de l'urée marquée (99,5% ^{15}N) à la fin du mois d'août pendant plusieurs années consécutives. Nous avons ainsi obtenu une litière de hêtre progressivement enrichie en ^{15}N . Cette démarche est originale, car elle permet une production rapide d'une grande quantité de litière marquée. Pour éviter les pertes d'urée par évaporation, la pulvérisation s'est faite le soir. Pour limiter des pertes dues au vent, le dispositif rassemblant les hêtres a été recouvert d'une bâche.

La première pulvérisation a eu lieu à la fin du mois d'août 1993, les deux autres, à la même période de l'année, en 1994 et 1995. La litière marquée a été collectée à la main à l'automne 1994. Puis, la litière a été distribuée sur les cinq placettes d'Aubure. Celle de l'automne 1995 a été utilisée pour produire les sachets de litière. Les protocoles utilisés pour la production de la litière marquée en ^{15}N et les caractéristiques de cette litière sont décrits en détail dans l'**article A** (Zeller *et al.*, 1998).

**Article A : ^{15}N partitioning and production of ^{15}N -labelled litter in beech trees
following [^{15}N]urea spray**

Bernd Zeller, Micheline Colin-Belgrand, Etienne Dambrine and Francis Martin

Annales des Sciences Forestières (55: 375-383)

Short title: ^{15}N partitioning in beech



Summary

The leaves of ten-year-old beech trees grown in a plantation were sprayed once in late summer in 1993, 1994 and 1995 with [^{15}N]urea, to determine the ^{15}N utilisation by beech (*Fagus sylvatica* L.) and to obtain homogeneous ^{15}N -labelled litter. One day after spraying, leaves had incorporated 42% (1993) to 55% (1995) of the applied [^{15}N]urea. The leaf amino acid content and N concentration increased shortly after application. During leaf senescence, approximately 88% of the incorporated ^{15}N was translocated and mainly stored in the above-ground biomass. After spraying, N concentration and ^{15}N enrichment of leaves were measured until abscission. In spring, trees were sampled and ^{15}N allocation in above-ground and below-ground organs were determined to assess ^{15}N partitioning. Buds and bark showed the highest ^{15}N enrichment, but the largest amounts of foliarly applied ^{15}N were stored in bark and wood. ^{15}N enrichment of fallen leaves (i.e. litter) increased after each ^{15}N urea spray, from 2.11% ^{15}N atom excess in 1993, to 2.97% ^{15}N in 1994 and 3.14% ^{15}N in 1995. Annual litter contained 4.7%, 7.3% and 7.8% of the sprayed ^{15}N . Soluble and insoluble N fractions showed an identical ^{15}N atom excess indicating a homogeneous distribution of ^{15}N in the labelled leaves as well as litter.

Key words: ^{15}N , urea, beech litter, forest, nitrogen

Répartition de ^{15}N dans le Hêtre et production d'une litière marquée après pulvérisation de [^{15}N]urée

Résumé

Afin de déterminer l'utilisation de l'azote par le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) et pour obtenir une litière homogène marquée au ^{15}N , de l'urée enrichie en ^{15}N a été pulvérisée en fin d'été 1993, 1994 et 1995 sur le feuillage de jeunes hêtres. Après la pulvérisation, les concentrations en N et ^{15}N dans les feuilles et la litière ont été mesurées jusqu'à l'abscission. Un jour après la pulvérisation, les feuilles ont incorporé entre 42% (1993) et 55% (1995) de l'urée [^{15}N]. Une brève augmentation de la teneur en acides aminés et de la concentration en N foliaire a eu lieu peu après l'application. Au printemps 1994, un prélèvement sur cinq arbres a été effectué, pour déterminer la répartition de ^{15}N dans les

organes aériens et souterrains des arbres. Pendant la sénescence des feuilles, 88% de l'azote incorporé est transféré dont la plus grande part est stockée dans les organes aériens des arbres. Les bourgeons et l'écorce sont les tissus les plus enrichis en ^{15}N , mais l'écorce et le bois accumulent l'essentiel de l'azote ^{15}N . L'enrichissement en ^{15}N des feuilles sénescentes (litière) augmente après chaque pulvérisation d' ^{15}N urée; l'excès isotopique ^{15}N mesuré en 1993 est de 2,11% et il atteint 3,14% en 1995. La chute annuelle de litière représente 4,7%, 7,3% et 7,8% de ^{15}N pulvérisé. Les composés azotés solubles et insolubles présentent des enrichissements identiques en ^{15}N , indiquant une distribution homogène de ^{15}N dans les feuilles et également dans la litière.

Mots clés: ^{15}N , urée, litière, hêtre, forêt, azote

Introduction

Little is known on the dynamics of leaching, accumulation and release of N in decomposing forest litter in beech ecosystems. A major aim of the current investigations was to study the mechanisms involved in the uptake and release of N from litter. The determination of the sizes of the N pools involved and estimates of their turnover in litter and soil had been efficiently obtained by ^{15}N tracer experiments (Berg, 1988; Bottner et al, 1997). Plant residues enriched in ^{15}N have been widely used as tracers in N-cycling experiments in agricultural systems (Norman et al, 1990; Jordan et al, 1993). In forest ecosystems, ^{15}N -labelled corn straw was used as a source of N and C in studies on N mineralisation (Bottner et al, 1997). However, replacing of straw from herbaceous species by labelled litter from the species under investigation (e.g. beech) would make it possible to quantify the decomposition and mineralisation of litter with few modifications to the litter layer. ^{15}N -labelled needle litter has been used in several studies on N decomposition and mineralisation in conifer ecosystems (Berg, 1988; Preston and Mead, 1995). This approach is, however, limited by the production of large amounts of ^{15}N -labelled litter for the species under investigation. In horticulture, massive labelling of trees has successfully been achieved by urea spraying (Oland, 1960; Shim et al, 1972; Shim et al, 1973). Uptake of urea N by leaves is much faster than for $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ (Coker et al, 1987), and this compound is rapidly converted into amino acids (Karasuyama et al, 1985) and later to proteins.

In the present study, a field experiment was conducted to determine the ^{15}N utilisation by beech (*Fagus sylvatica* L.) of ^{15}N -urea sprayed on leaves and to obtain homogeneous ^{15}N -labelled beech litter. The major aims of this study were to ascertain (i) that N originating from ^{15}N leaf labelling was properly distributed into beech organs and (ii) that fallen leaves (i.e. litter) exhibited homogeneous ^{15}N labelling.

Material and Methods

¹⁵N labelling

A field experiment was conducted on a calcareous brown earth soil (Calcisol) in a large natural regeneration area at Puvenelle near Pont-à-Mousson (France). The ten-year-old beech trees selected for the ¹⁵N labelling experiment, had a mean height of 1.25 m. A 25 m² plot containing 350 trees was carefully cleaned of understorey vegetation and litter from previous years. During late summer, tree shoots were sprayed in the evening with a 50 mM aqueous solution of [¹⁵N]urea (99.5% ¹⁵N) (pH 6.2) using a hand-sprayer. The urea solution (3.0 g urea l⁻¹) was sprayed as a fine mist, which limited the formation of drops and consequently the contamination of the soil surface. Nevertheless, the uptake of ¹⁵N by the roots could not be excluded. The following amounts of ¹⁵N were applied per tree: 56.6 mg ¹⁵N on September 1, 1993, 26.9 mg ¹⁵N on August 22, 1994 and 58.2 mg ¹⁵N on August 30, 1995. In 1994 and 1995, plots were covered with a plastic sheet during spraying and for the following 36 hours to avoid volatilisation of ¹⁵N, whereas in 1993 they were not covered. The highest application dose on one hectare corresponded to 8.0 kg N.

Sampling

Fifteen leaves from the upper, inner and lower crowns were randomly taken from different trees at regular intervals (weekly and fortnightly in 1993; monthly in spring 1994 and 1995) and before and after the application of [¹⁵N] urea. From mid September until November, senescent brown leaves (hereafter referred to as litter) were collected weekly just before abscission. In February 1994, five trees were harvested and separated into the following compartments: buds, bark (1993 = year of growth), wood (1993), bark (1991-1992), wood (1991-1992), bark and wood (branches), bark (1991 and earlier), wood (1991 and earlier), roots (< 1 mm), roots (> 1 mm), roots (> 3 mm). Soil samples (n = 5) were taken at a depth of 0 - 5 cm and 5 - 20 cm within the plot.

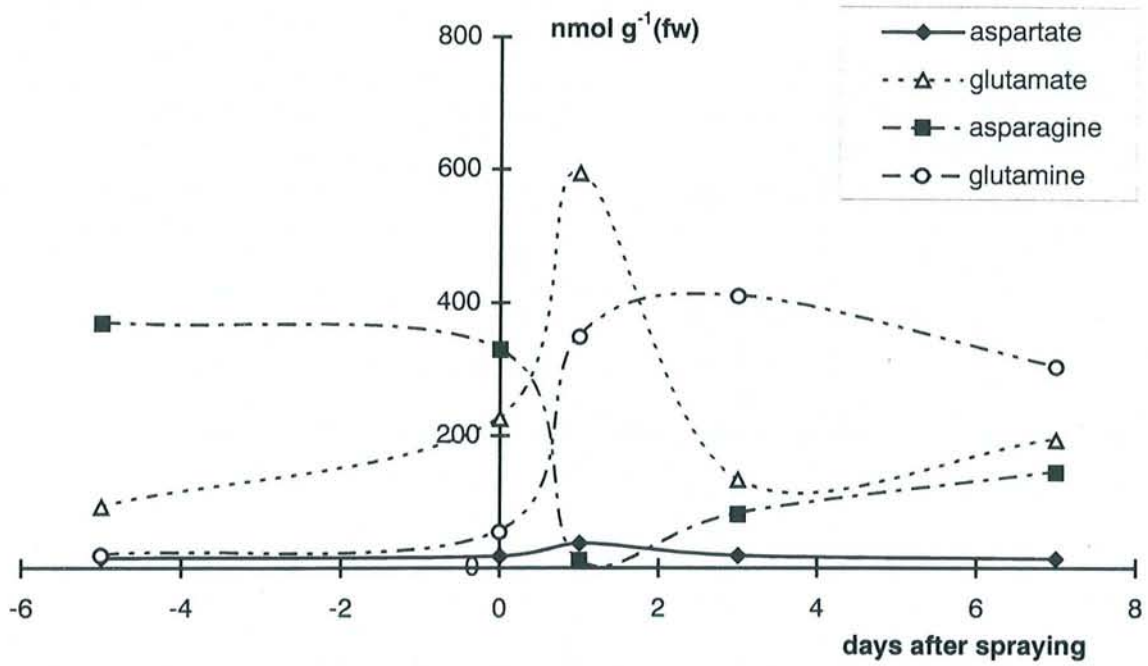


Figure 1 : Concentration of major free amino acids in beech leaves before and after spraying with an aqueous solution containing 50 mM urea. The treatment was applied on September 1, 1993.

Analyses

Sampled leaves were rinsed twice with distilled water and weighed. One subsample was dried at 65°C until constant mass. In 1993, the fresh leaves from the other subsample were stored at -20°C and used later to determine the free amino acid composition after extraction in methanol/water (70/30, v/v) as described by Genetet et al. (1984). Fallen leaves (i.e. leaf litter) collected weekly in autumn were air-dried and stored for further use as substrate for N decomposition studies (Zeller et al, unpublished results). A composite litter sample from each harvest was dried at 65°C.

All tree and soil samples were weighed and dried at 65°C. After dry weight determination, all samples (tree organs, litter, leaf, soil) were milled using a ball mill (Fritsch Pulverisette 6) to pass a 100 µm mesh. For N concentration and ¹⁵N analyses of litter, tree and soil samples, about 6 to 10 mg of each sample was weighed in silver cups and carefully closed. Samples were then combusted, N reduced to N₂ and the ¹⁴N/¹⁵N ratio measured on a Finnegan MAT Delta S mass spectrometer at the Service Central d'Analyse (CNRS, Vernaison, France). The incorporation of [¹⁵N]urea into beech leaves was calculated on a tree basis as the difference between sprayed ¹⁵N and the total amount of new ¹⁵N in all leaves one day after spraying. $^{15}\text{N excess} = \text{atom \% } ^{15}\text{N sample} - 0.3663 \text{ atom \% } ^{15}\text{N}$

Results

Amino acid composition of beech leaves

During late summer, the most abundant free amino acids in leaves (lower crown) of 10-year-old beech trees was asparagine (about 400 nmol g⁻¹ fwt) followed by glutamate and glutamine (Figure 1). After application of [¹⁵N]urea, asparagine concentration in leaves dramatically decreased, whereas glutamine and glutamate concentrations drastically increased (Figure 1). Glutamate concentration reached a peak (600 nmol g⁻¹ fwt) one day after spraying and then rapidly decreased to its initial concentration. Glutamine concentration increased until day 3 after spraying to reach 400 nmol g⁻¹ fwt and then levelled off. Increased glutamate and glutamine concentrations after urea application indicate a rapid assimilation of NH₄⁺ produced by urea catabolism.

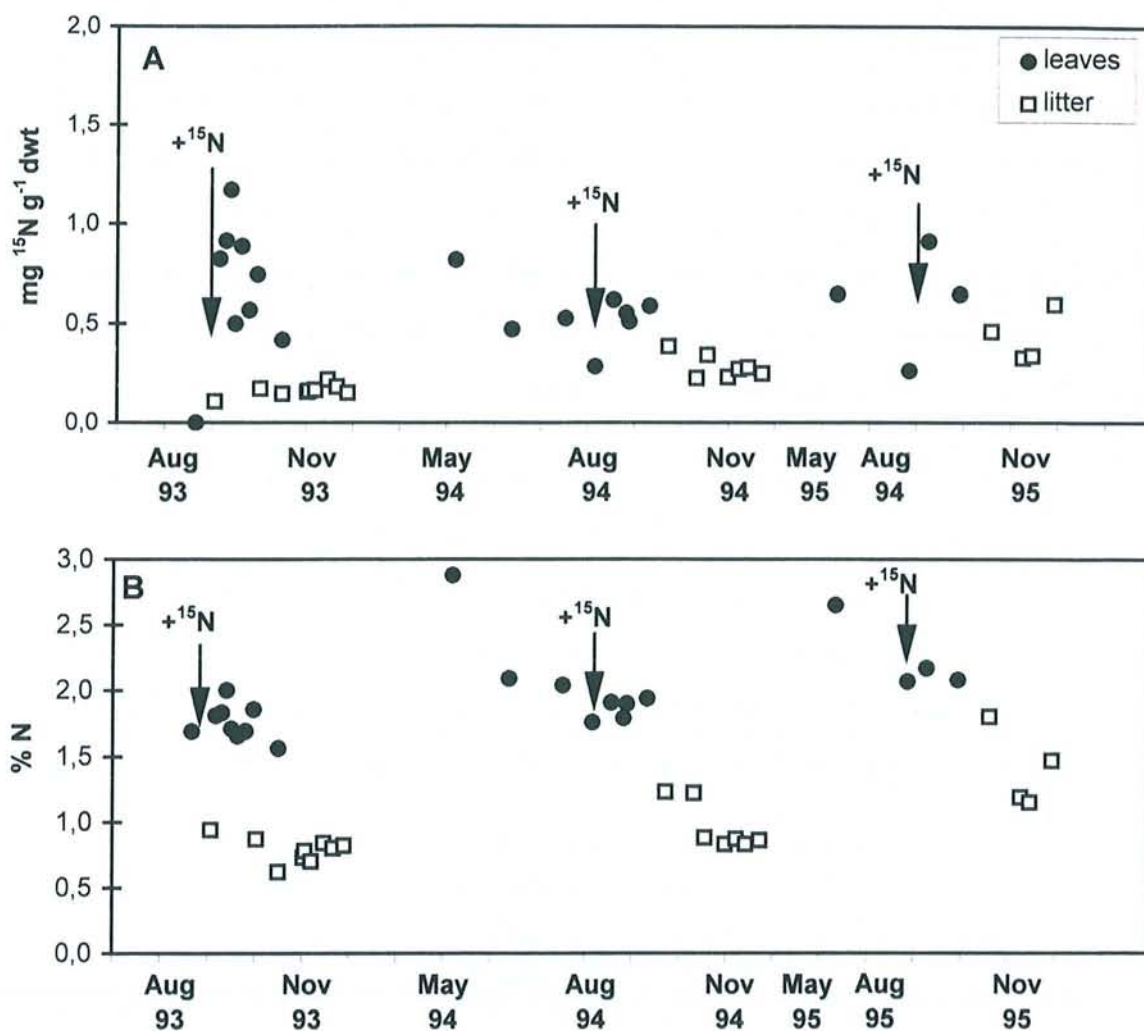


Figure 2 : Concentration of ^{15}N , as $\mu\text{g g}^{-1}$ dry weight, (A) and of total N (in %) (B) in leaves and leaf litter of 10-year-old beech trees sprayed with 50 mM [^{15}N]urea (99.5% ^{15}N). The amounts of ^{15}N applied per tree were as follows: 56.6 mg on September 1, 1993, 26.9 mg on August 22, 1994 and 58.2 mg on August 29, 1995. Total N and ^{15}N were measured in leaves at regular intervals between autumn 1993 and November 1995.

¹⁵N incorporation in leaves

Nitrogen-15 concentration in leaves sharply increased after [¹⁵N]urea application and then rapidly decreased during the following weeks (Figure 2A) suggesting that a significant part of the applied ¹⁵N was rapidly translocated to other tree parts and/or lost by leaching. One day after spraying, leaves had incorporated 42% (1993) to 55% (1995) of the applied [¹⁵N]urea, whereas 32.1% of the applied ¹⁵N reached the soil (1993). The difference (27.4%) was most probably due to volatilisation of NH₃ (Table I). After the first [¹⁵N]urea application in 1993, leaf ¹⁵N concentration showed a high difference (Figure 2A) resulting from a large variability in ¹⁵N incorporation between upper- and lower-crown leaves (0.37 and 1.01 mg ¹⁵N g⁻¹ dwt, respectively). ¹⁵N enrichment of leaves from the upper crown was approximately twice lower than in leaves of the inner and lower crowns (2.21 vs. 6.12 excess % ¹⁵N). Foliar uptake of [¹⁵N]urea increased with leaf biomass as suggested by the increased urea incorporation from 1993 to 1995 (Table I).

Table I. Partitioning of incorporated ¹⁵N in beech trees after spraying leaves with [¹⁵N]urea for three subsequent years. Results were expressed as mg ¹⁵N per tree and % of sprayed ¹⁵N found in the different compartments. The N incorporated in the leaves was measured 1 day after the spraying. The amounts of ¹⁵N applied per tree were as follows: 56.6 mg on September 1, 1993, 26.9 mg on August 22, 1994 and 58.2 mg on August 29, 1995.

	1993		1994		1995	
	mg ¹⁵ N tree ⁻¹	%	mg ¹⁵ N tree ⁻¹	%	mg ¹⁵ N tree ⁻¹	%
Sprayed N	56.6	100	26.9	100	58.2	100
N incorporated in leaf	23.5	41.5	12.8	47.6	32.4	55.6
N in litterfall	2.7	4.7	6.1	7.3	11.1	7.8
Stored N	20.8	36.8	27.5	32.9	48.8	34.4
Soil N		32.1		nd		nd

* nd = not determined

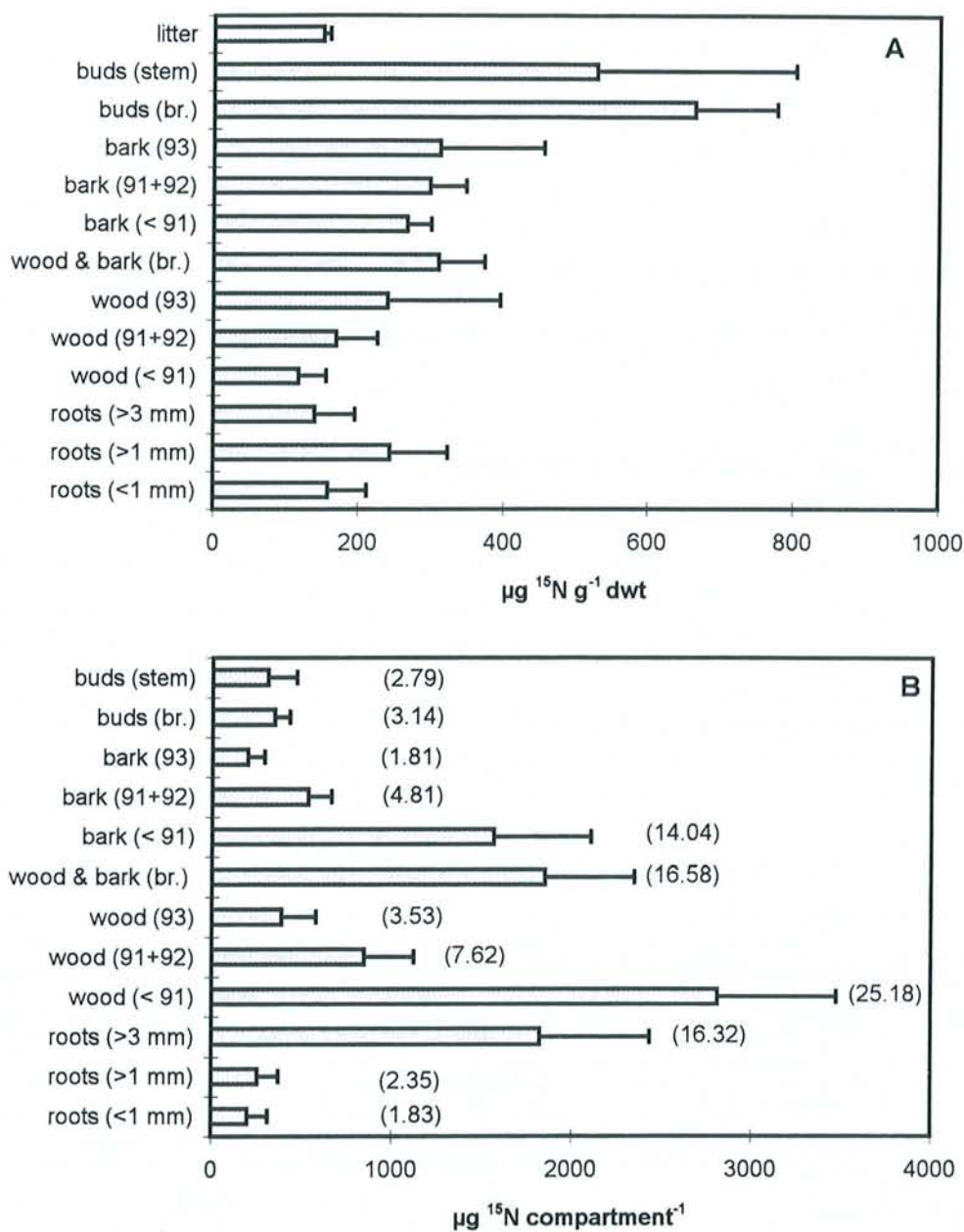


Figure 3 : Concentration of ^{15}N as $\mu\text{g g}^{-1}$ dry weight (A) and ^{15}N amounts as $\mu\text{g g}^{-1}$ compartment (B) in perennial tissues of 10-year-old beech trees sprayed with 50 mM [^{15}N]urea (99.5% ^{15}N ; 56.6 mg ^{15}N per tree) in September 1993. Labelled trees were harvested in February 1994 and ^{15}N analysis conducted on fallen leaves, buds, wood and bark tissues of different ages, and various types of roots. In (B), the numbers in brackets indicate the percentage of total incorporated ^{15}N in the various compartments. Values are the means of 5 replicates. br, branches; 91, 92 and 93, year of growth.

¹⁵N partitioning

Leaf senescence began in mid September by the upper crown and was spread to the whole tree crown approximately three weeks later. During leaf senescence, 88% of the ¹⁵N incorporated in leaves was allocated to perennial tissues of beech trees, whereas the remaining part was found in fallen leaves. ¹⁵N distribution in the different perennial parts of trees harvested in February 1994 is presented in Figure 3. Nitrogen-15 from urea incorporated by leaves was allocated to the various organs of beech. The buds formed in 1993 showed the highest ¹⁵N concentration of all plant parts (approximately 700 µg ¹⁵N g⁻¹ dwt). Bark and wood tissues of various ages showed similar ¹⁵N concentrations, whereas roots presented slightly lower ¹⁵N concentrations. The highest amount of ¹⁵N (25.2%) was accumulated in wood (< 1991), the largest compartment of beech, followed by wood + bark of branches (16.6%), bark (< 1991) (14.0%) and coarse roots (16.3%).

In May 1994, the ¹⁵N stored in perennial tissues was remobilised and transported to the growing leaves, where the ¹⁵N concentration reached the values observed after urea application (Figure 2A). In August, the ¹⁵N content of leaves drastically decreased indicating an active internal N cycling within the tree. The decrease in ¹⁵N was stronger (- 65%) than the decrease in total leaf N (- 40%) suggesting that a large part of ¹⁵N labelled compounds corresponded to easily catabolized metabolites, such as amino acids.

Five to 8% of the applied ¹⁵N was found in fallen leaves, i.e. litterfall (Table I). In these leaves, the ¹⁵N enrichment of total N and insoluble N (i.e. protein and lignin N) was identical (2.06 and 2.11 excess % ¹⁵N). Unlike the high variability of ¹⁵N enrichment in the leaves, the ¹⁵N enrichment of litterfall remained nearly constant in autumn (1993). In 1993, leaf litter showed a mean enrichment of 2.11% excess ¹⁵N. In autumn 1994 and 1995, a higher enrichment (2.97 and 3.14% excess ¹⁵N, respectively) was measured in this litter as a result of successive [¹⁵N]urea applications. During the course of this labelling experiment, 4.9, 7.3, and 8.5 kg of ¹⁵N-labelled beech litter were produced in 1993, 1994 and 1995, respectively.

Discussion

Under field conditions, urea uptake by leaves of 10-year-old beech trees was efficient and a large and increasing proportion (42 to 55%) of the applied [^{15}N]urea was incorporated into plant tissues. This increasing incorporation probably resulted from the increase in leaf biomass, as indicated by the amount of litter. Even higher rates of incorporation (60 to 80%) have been reported for apple trees (Hill-Cottingham and Lloyd-Jones, 1975; Han et al, 1989). Several reasons can be suggested to explain the lower urea incorporation in sun (upper)-crown leaves after the first spraying in 1993. Enhanced urea volatilisation from upper leaves can be ruled out for the following years because the plot was covered with a plastic sheet. Higher application of urea on the lower crown leaves, was observed due to the fall of urea droplets from the upper crown to the lower crown. This is suggested by the soil contamination as measured in 1993. Lower urea incorporation in the upper crown was presumably due to a lower metabolic activity of these leaves senescing earlier than the leaves of lower crowns. The dramatic increase of free glutamate and glutamine in sprayed leaves (Figure 1) suggests that the catabolism of incorporated urea is rapid and the released ammonium N is assimilated into glutamate and glutamine. The efficiency of the foliar uptake of sprayed [^{15}N]urea by beech trees grown in forest plantations depends on leaf density.

Remobilisation of leaf N in senescent leaves allowed an efficient translocation of incorporated ^{15}N to perennial tissues of beech trees. About 88% of incorporated ^{15}N was found in buds, bark, wood and roots. The buds of branches exhibited the highest ^{15}N excess, but most (>80%) of the ^{15}N was found in bark and wood tissues. This partitioning is in agreement with that found in other deciduous trees (Stepien, 1993). In other tree species, retranslocated N is stored mostly in a specific family of glycoproteins, called vegetative storage proteins, in buds, bark, wood and roots (Kang and Titus, 1980; Kato, 1986; Stepien et al, 1995). Despite an efficient translocation of applied ^{15}N to perennial tissues, a significant proportion of ^{15}N was measured in fallen leaves and litter. As a result of [^{15}N] urea application during late summer, N translocation to other plant parts was limited to the remobilisation processes taking place during leaf senescence with little dilution and transfer of ^{15}N by import/export mechanisms characterising the developing

leaves. After the first year of [^{15}N]urea application, 4.7% of the ^{15}N sprayed was found in litter (Table I), and this proportion increased to 7.3% in 1994 and to 7.8% in the last year (1995) of urea application. In 1995, the excess % ^{15}N of the harvested litter reached 3.14 and the incorporated ^{15}N was homogeneously distributed in the soluble and insoluble N fractions.

In summary, spraying [^{15}N]urea on leaves of beech trees grown in the forest during late summer readily generate large amounts of ^{15}N -labelled litter. Since incorporated ^{15}N is homogeneously distributed between the different leaf N fractions, the harvested litter produced could potentially be used to investigate uptake, leaching and mineralisation of beech litter in forest ecosystems.

Acknowledgements

This work was supported by a research grant from the EC (NiPhys, ENV4.CT.950053). The ONF (Office National de la Forêt, France) and Mr Claude Robert are gratefully acknowledged for the possibility to work in the forest of Puvenelle. We would like to thank our colleagues of the "Equipe Cycles Biogéochimiques" for their assistance in the field or in the laboratory.

References

- Berg B (1988) Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VI Can J Bot 66, 1539-1546
- Bottner P, Austrui F, Cortez J, Billes G, Couteaux MM (1997) Decomposition of ^{14}C and ^{15}N labelled plant material, under controlled conditions, in coniferous forest soils from a North-South climatic sequence in Western Europe. Soil Biol Biochem (in press)
- Coker A, Court D, Sylvester WB (1987) Evaluation of foliar urea applications in the presence and absence of surfactant on the nitrogen requirements of conditioned *Pinus radiata* seedlings. New Zealand J For Sci 17, 51-66
- Genetet I, Martin F, Stewart G (1984) Nitrogen assimilation in mycorrhizas. Ammonium assimilation in the N-starved ectomycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme*. Plant Physiol 76, 395-399
- Han Z, Zeng X, Wang F (1989) Effects of autumn foliar application of ^{15}N -urea on nitrogen storage and reuse in apple. J Plant Nutrition 12, 675-685

- Hill-Cottingham DG, Lloyd-Jones CP (1974) Nitrogen-15 in apple nutrition investigations. *J Sci Fd* 26, 165-173
- Jordan D, Rice CW, Tiedje JM (1993) The effect of suppression treatments on the uptake of ^{15}N by intercropped corn from labelled alfalfa (*Medicago sativa*). *Biol Fertil Soils* 66, 221-226
- Kang SM, Titus JS (1980) Qualitative and quantitative changes in nitrogenous compounds in senescing leaf and bark tissues of the apple. *Physiol Plant* 50, 285-290
- Kato T (1986) Nitrogen metabolism and utilisation in *Citrus*. *Hortic Rev* 8, 181-216
- Karasuyama M, Yoneyama T, Kobayashi H (1985) ^{15}N study on the fate of foliarly applied urea nitrogen in tea plant. *Soil Sci Plant Nutr* 31, 123-131
- Norman RJ, Gilmour JT, Wells BR (1990) Mineralization of nitrogen from nitrogen-15 labeled crop residues and utilization by rice. *Soil Sci Soc Am J* 54, 1351-1356
- Oland K (1960) Nitrogen feeding of apple trees by post harvest urea sprays. *Nature* 185, 857
- Preston CM, Mead DJ (1995) Long-term recovery in the soil profile of ^{15}N from Douglas-fir needles decomposing in the forest floor. *Can J For Res* 25, 833-837
- Shim KK, Titus JS, Splittstoesser WE (1972) The utilisation of post-harvest urea sprays by senescing apple leaves. *J Amer Soc Hort Sci* 97, 592-596
- Shim KK, Titus JS, Splittstoesser WE (1973) The fate of carbon and nitrogen from urea applied to foliage of senescing apple trees. *J Amer Soc Hort Sci* 98, 360-366
- Stepien V (1992) Contribution à l'étude des protéines de réserve végétatives du Peuplier (*Populus x euramericana*). Université de Nancy I
- Stepien V, Sauter JJ, Martin F (1994) Vegetative storage proteins in woody plants. *Plant Physiol Biochem* 32, 185-192

Aubure (Haut-Rhin), bassin versant du Strengbach

Parcelle 15 : 12 ha, hêtre de 50 ans, hauteur 13,4 m, circonférence 49,7 cm

Site expérimental : 0,06 ha, 162 arbres (2700 arbres ha⁻¹)

cinq placettes expérimentales de 4 m²

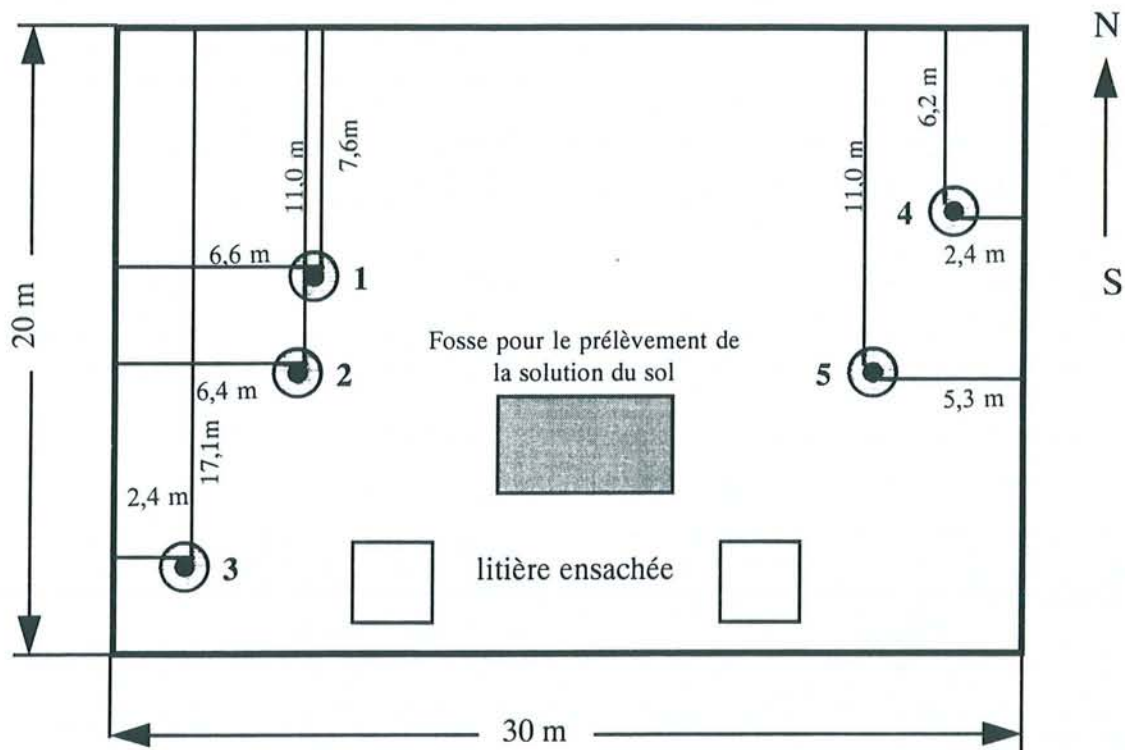


Figure 2.3 : Le dispositif expérimental mis en place afin d'étudier la décomposition de la litière enrichie en ¹⁵N. Ce dispositif est centré sur cinq placettes concentriques entourant des hêtres de 50 ans dans la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure.

2.9 Les placettes expérimentales

Pour suivre la décomposition de la litière enrichie en ^{15}N , un site expérimental (Figure 2.3) a été mis en place dans la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure (Figure 2.1). Cette expérience a été mise en place en Octobre 1994. Le dispositif expérimental se trouve sur la parcelle 15, environ 30 m au-dessous du chemin forestier (Figure 2.3). Le site expérimental, de 1000 m^2 , a été clôturé par un grillage. La couverture forestière y est constituée en majorité de hêtres (âgés d'environ 50 ans), mélangés de quelques rares sapins pectinés et d'épicéas. La densité du peuplement est de $2700\text{ arbres ha}^{-1}$. Le diamètre moyen mesuré à $1,30\text{ m}$ est de $10,6\text{ cm}$ ($\pm 4,4\text{ cm}$) (Figure 2.4).

Sur ce site, nous avons choisi cinq arbres (Figure 2.3). Ce sont des hêtres co-dominants, sans arbres voisins dans un rayon de 2 à 3 m. Autour de chaque arbre, une tranchée a été creusée suivant un cercle délimitant une surface intérieure de 4 m^2 , isolée du reste de la parcelle. Dans cette tranchée, nous avons placé une bande de P.V.C. souple (épaisseur 2 mm) enterrée dans le sol jusqu'à 30 cm de profondeur. Ce cercle permet d'isoler la majorité du système racinaire de l'arbre dans la placette. La surface et les arbres du site situés en dehors des cercles ont été utilisés comme référence.

Pendant l'automne 1994, nous avons collecté, puis pesé, toutes les deux semaines, la quantité de litière tombée sur la surface des placettes recouvertes d'un filet (maille 1,5 cm). En novembre 1994, une quantité de litière enrichie en ^{15}N , équivalente à la masse de feuilles tombées annuellement sur chacune des cinq placettes, a été disposée sur chacune des cinq placettes. La mise en place de la litière marquée est décrite dans la Figure 2.5.

La litière, marquée en ^{15}N , a été collectée régulièrement pendant tout l'automne 1994, sur le site de Puvénelle (article A). Nous avons fait un mélange des différents prélèvements de litière afin d'obtenir la quantité nécessaire pour recouvrir les cinq placettes. Ce mélange a été effectué afin que la composition de notre litière (Figure 2.6) respecte les variations observées dans la composition biochimique des feuilles pendant la période de la chute annuelle de la litière, de la taille des feuilles et de la concentration en N (Staaf 1980). La concentration en N dans la litière se situe entre 0,85% et 0,89% N et entre 3,419% et 3,828% ^{15}N .

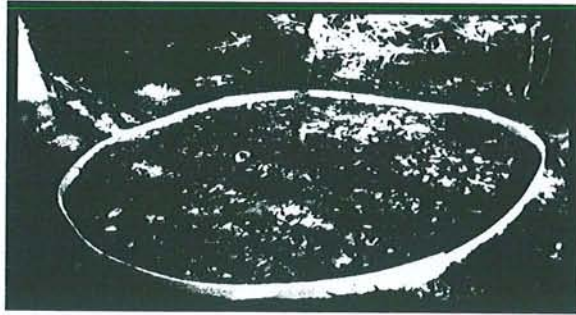
Pour éviter le mélange de la litière marquée avec de la litière préexistante et pour accélérer artificiellement le processus de décomposition, la couche L et les branches



Figure 2.4 : Vue générale du peuplement étudié sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure.

Figure 2.5 : Mise en place de la litière enrichi en ^{15}N sur une placette de la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure

A



Surface encadrée d'une des placettes expérimentales avec la litière d'origine

B



Placette expérimentale après le ramassage de la litière d'origine

C



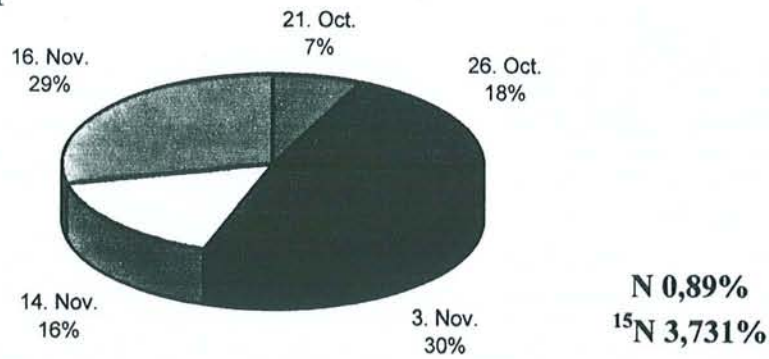
Placette expérimentale après le dépôt de la litière marquée

D

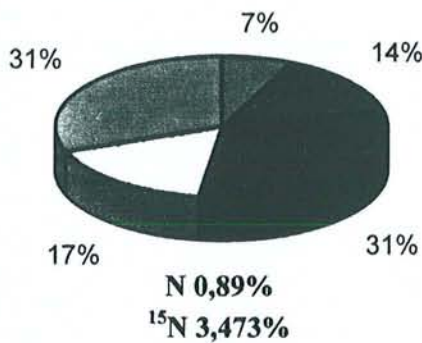


Placette expérimentale avec un filet de protection posé sur la litière marquée

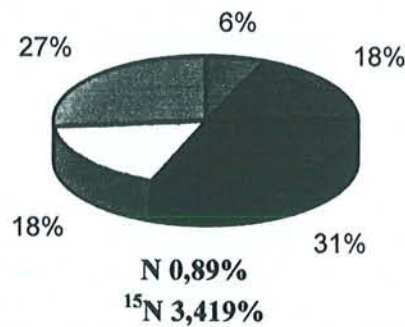
placette n° 1



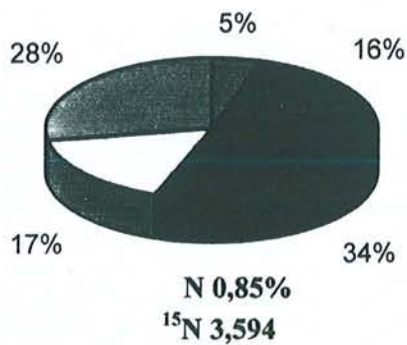
placette n° 2



placette n° 3



placette n° 4



placette n° 5

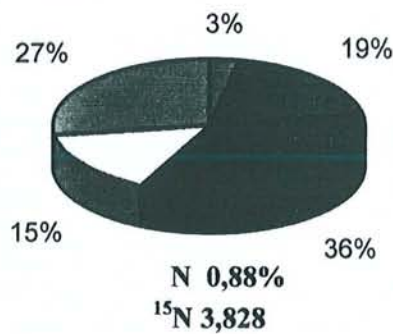


Figure 2.6 : Composition de la litière marquée en ¹⁵N et les teneurs moyennes en N(%) et ¹⁵N(atom %). La litière marquée en ¹⁵N provenant de hêtres marqués par pulvérisation d'urée ¹⁵N et cultivés sur un dispositif expérimental dans la forêt de Puvenelle (cf. Zeller *et al.*, 1998). La litière distribuée à Aubure est constituée d'un mélange de litières marquées, collectées tous les 15 jours pendant l'automne 1994.

mortes ont été éliminées. Pour empêcher les pertes dues aux intempéries, les dégâts causés par les animaux et le mélange avec de la litière non marquée, la litière marquée a été maintenue au sol à l'aide d'un filet (maille 1,5 cm).

Tableau 2.1 : Date de prélèvement des échantillons de litière, du sol et de tissus végétaux et nombre d'échantillons pour l'ensemble des cinq placettes expérimentales

Date	litière ¹⁵N	sol (0 à 10cm)	sol (10 à 30cm)	racines mycorhizées	racines fines	feuilles
04 avril 1995	20	20		5	5	
16 mai 1995	20	20		5	5	
18 juin 1995						10
04 juillet 1995	20	20		5	5	
25 août 1995	20	20		5	5	
06 septembre 1995						10
13 octobre 1995	20	20	10	5	5	
09 avril 1996	20	20		5	5	
14 mai 1996	20	20		5	5	
04 juin 1996						10
18 juin 1996	20	20		5	5	
02 juillet 1996						10
30 juillet 1996	20	20		5	5	10
27 août 1996	20	20		5	5	10
24 septembre 1996	20	20		5	5	
05 novembre 1996	20	20	10	5	5	
02 avril 1997	20	20		5	5	
28 mai 1997						10
04 juin 1997	20	20		5	5	
10 juillet 1997						10
04 août 1997	20	20	10	5	5	10
09 septembre 1997						10
22 octobre 1997	20	20		5	5	

2.10 Les prélèvements de la litière marquée

Pour déterminer la dynamique de l'azote et la quantité d'éléments nutritifs présents dans la litière marquée, des prélèvements de litière ont été effectués régulièrement durant les trois ans de l'expérience (Tableau 2.1). Pendant l'année 1995, les

prélèvements ont été faits à cinq dates, échelonnées du mois d'avril à octobre. En 1996, les prélèvements ont été effectués à sept dates, d'avril à novembre. En 1997, les prélèvements ont été effectués à quatre dates, d'avril à octobre.

A chaque date de prélèvement et dans chaque placette circulaire, nous avons collecté quatre sous-échantillons de litière, chacun sur une surface d'environ 100 cm² (Figure 2.7). Au total, vingt échantillons ont été collectés par date de prélèvement. Le matériel prélevé a été mis à sécher à l'étuve à 65 °C. Ensuite, la litière a été soigneusement triée pour séparer la litière ¹⁵N de tous les débris minéraux et organiques, par exemple les écailles des bourgeons ou les déjections fécales.

Nous nous sommes rendus compte, dès la première année de prélèvement, qu'il était impossible de mesurer la perte en masse de la litière marquée distribuée sur les placettes, du fait de sa distribution irrégulière et de la difficulté de prélever une surface précisément mesurée. Pour estimer la vitesse de décomposition de la litière marquée, un autre mode de dépôt a donc été utilisé. Il s'agit de l'installation, sur le même site (parcelle 15), de petits sachets de litière (Staaf, 1980), de taille identique (100 cm²) et contenant la même quantité de litière marquée (2 g). Ce dispositif complémentaire a été mis en place en 1996, car la quantité de litière marquée produite sur le site de Puvénelle en 1994, n'était pas suffisante pour alimenter les deux expériences. La litière marquée, prévue pour l'étude de perte en masse, a été prélevée en automne 1995 sur la placette expérimentale située dans la forêt de Puvénelle. Comme la pulvérisation d'urée s'est faite pendant trois années successives, la concentration en N et ¹⁵N de la litière contenue dans les sachets est supérieure à celle de la litière distribuée autour des cinq arbres. La concentration en N dans la litière des sachets est très proche de celle de la litière d'Aubure.

La méthode des sachets de litière (Staaf, 1980) permet de mesurer précisément la perte en masse d'une litière et d'établir ainsi un modèle mathématique permettant d'estimer cette diminution sur les cinq placettes. Bien que cette méthode ne prenne pas en compte tous les effets de la faune du sol (Wieder et Lang, 1982). Au total, 162 sachets ont été installés, chacun contenant 2,0 g de litière marquée (Figure 2.8). La quantité de

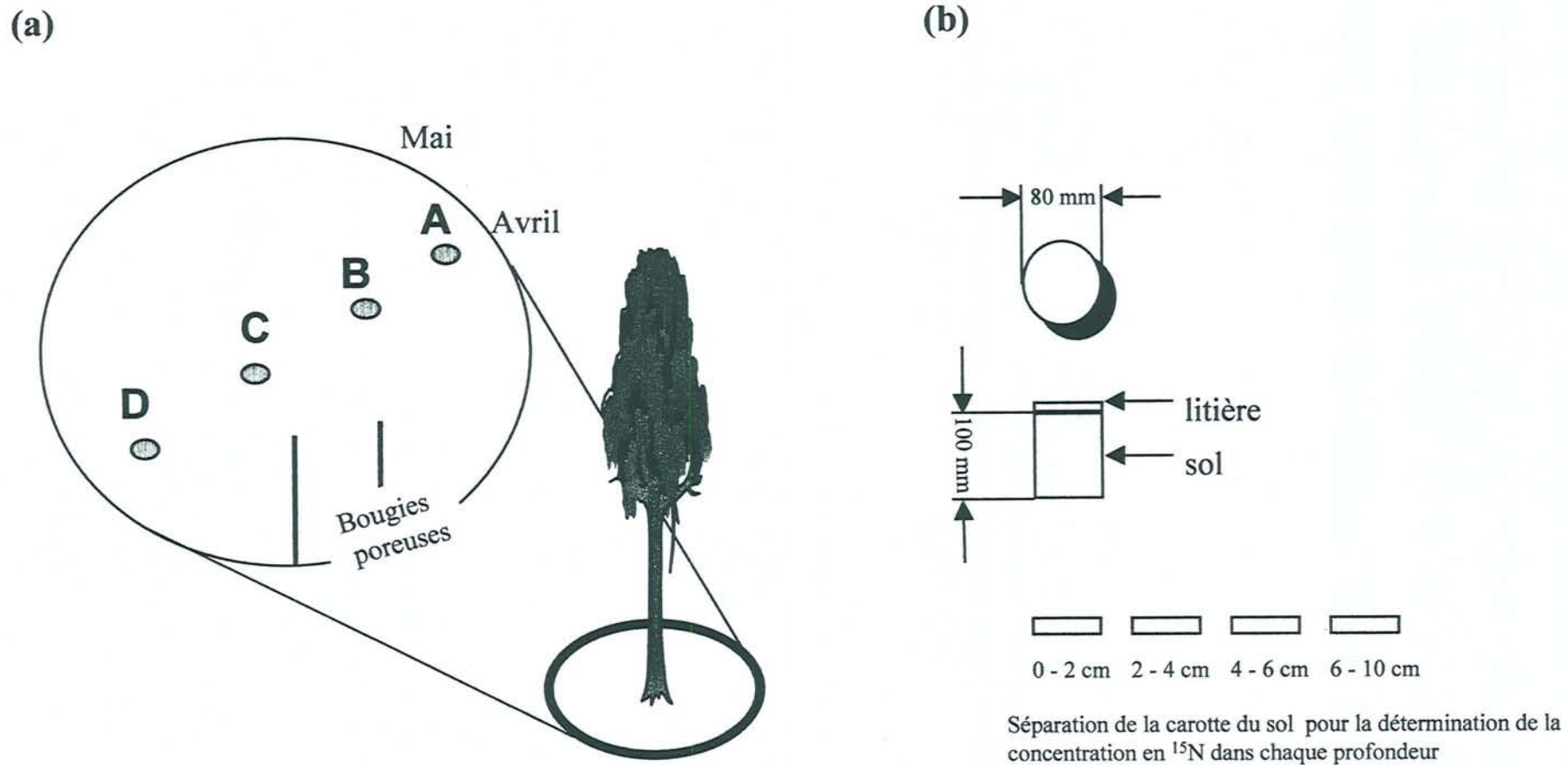


Figure 2.7 : (a) Schéma de prélèvement de la litière ^{15}N et des carottes du sol (0 - 10 cm) dans les placettes expérimentales et (b) dimensions des carottes du sol

litière marquée dans le sachet est égale à la chute annuelle de litière, par unité de surface, dans le peuplement étudié. Les sachets couvrent une surface de 100 cm² (maille 1,5 mm). Ils ont été déposés à deux endroits différents du site expérimental (Figure 2.3).

En 1996, nous avons prélevé mensuellement neufs sachets ; en 1997 le prélèvement s'est effectué tous les quatre mois pour un nombre équivalent de sachets. Les sachets ont été mis à sécher à 65 °C, puis tous les débris ont été retirés et la litière restante a été pesée.

2.11 Les prélèvements de sol et des racines

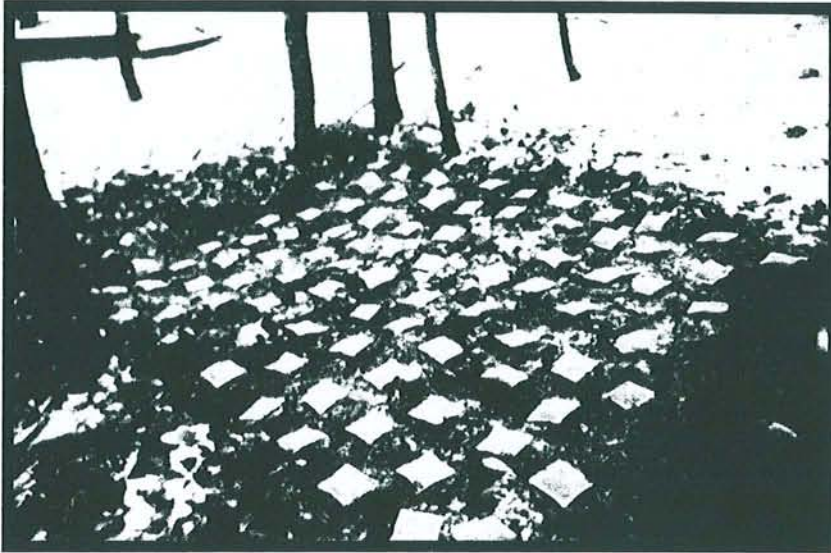
Nous avons effectué des prélèvements de sol dans chacune des cinq placettes, afin de mesurer la répartition de l'azote marqué dans les différentes fractions de l'azote du sol. L'échantillonnage du sol s'est fait aux mêmes endroits et aux mêmes dates que pour les prélèvements de litière marquée (Tableau 2.1). Le prélèvement de sol a été effectué à l'aide d'un carottier manuel (\varnothing 80 mm) jusqu'à 10 cm de profondeur (Figure 2.7). La carotte extraite de la tarière est transférée entièrement dans une boîte. En 1996 et 1997, pour mieux suivre l'évolution de ¹⁵N selon la profondeur et limiter la surestimation de ¹⁵N dans le sol due aux fragments de la litière marquée, un prélèvement plus détaillé a été fait. Sur deux carottes prélevées par placette, une petite quantité de sol, tous les deux centimètres, a été retirée afin d'être analysée (Figure 2.7). En octobre de chaque année, un prélèvement de sol profond, jusqu'à 30 cm, a été effectué. Au total, nous avons prélevé vingt-huit échantillons par date, dont vingt échantillons sur les cinq placettes et huit échantillons dans la zone témoin.

Les sols, une fois prélevés, sont tamisés (4 mm) et toutes les racines sont soigneusement collectées. Sols et racines sont mis dans une boîte pour leur transport au laboratoire. Les racines sont nettoyées, triées et séparées en deux catégories : les racines mycorhizées et les racines fines (\varnothing 1 à 3 mm). Celles-ci sont presque toutes mycorhizées (Taylor et Read, 1994). La quasi-totalité des racines sont des racines fines (environ 80 % de la masse totale prélevée).

Les différents types de mycorhizes n'ont pas été séparés selon les différents morphotypes à cause d'une quantité très variable de ceux-ci dans le sol prélevé. Taylor et Read. (1994) ont réalisé un inventaire des espèces fongiques ectomycorhiziennes

Figure 2.8 : Sachets de litière de hêtre, enrichie en ^{15}N , mise en place sur les placettes expérimentales de la parcelle 15. (A) mise en place des sachets ; (B) sachets de litière recouverts par la litière du site.

A



B



présentes dans la hêtraie d'Aubure (parcelle 16) et de la distribution des morphotypes ectomycorhiziens (voir Annexe 2). L'analyse isotopique ^{15}N s'est faite sur un échantillon moyen de racines et de mycorhizes par placette et par date de prélèvement.

2.12 Les prélèvements foliaires

L'enrichissement isotopique de ^{15}N dans les feuilles de hêtre a été déterminé à partir d'un échantillonnage de feuilles exposées à la lumière. En 1995, le prélèvement foliaire a été effectué en juin et au début du mois de septembre. En 1996 et 1997, le prélèvement s'est fait toutes les quatre semaines, à partir de juin jusqu'à septembre (Tableau 2.1). Les feuilles du dernier prélèvement, au mois de septembre, ont été utilisées pour les analyses minérales totales. Tous les échantillons ont été séchés à l'étuve à 65 °C. Dès l'automne 1995, le houppier de chaque arbre a été inséré dans un filet pour collecter la totalité de la chute annuelle de feuilles (Figure 2.9). Un filet (maille 1.0 cm) a été cousu autour de chaque arbre et ensuite monté avec des perches afin d'entourer l'arbre comme une grande "chaussette". Un fil a permis de fermer le filet en haut puis, en bas. Après la chute annuelle de la litière, vers le début du mois de novembre, les feuilles mortes accumulées au fond du filet ont été prélevées, puis le filet retiré. Les feuilles récupérées ont été mises à sécher à 65 °C. Cette opération a été renouvelée à l'automne 1996 et 1997.

Aux mois de février 1995, 1996 et 1997, deux branches par arbre ont été prélevées afin de connaître la répartition de ^{15}N dans les différents tissus. La branche a été disséquée en séparant les bourgeons, l'écorce de l'année, le bois de l'année, l'écorce de l'année précédente, le bois de l'année précédente et le reste. Tous les échantillons ont été séchés à 65 °C.

2.13 Les pluvioléssivats

Afin de mesurer l'apport d'azote au sol par les pluvioléssivats, nous avons installé des collecteurs pour en récupérer une partie. Nous avons ainsi fixé un entonnoir ($\varnothing 27$ cm) à 1,5 m de hauteur sous chaque arbre des cinq placettes (Figure 2.10). Dans le peuplement témoin, trois gouttières (longueur 1,5 m, largeur 0,2 m) ont été installées. Les pluvioléssivats ont été récupérées dans des bidons, de manière régulière. Le volume de

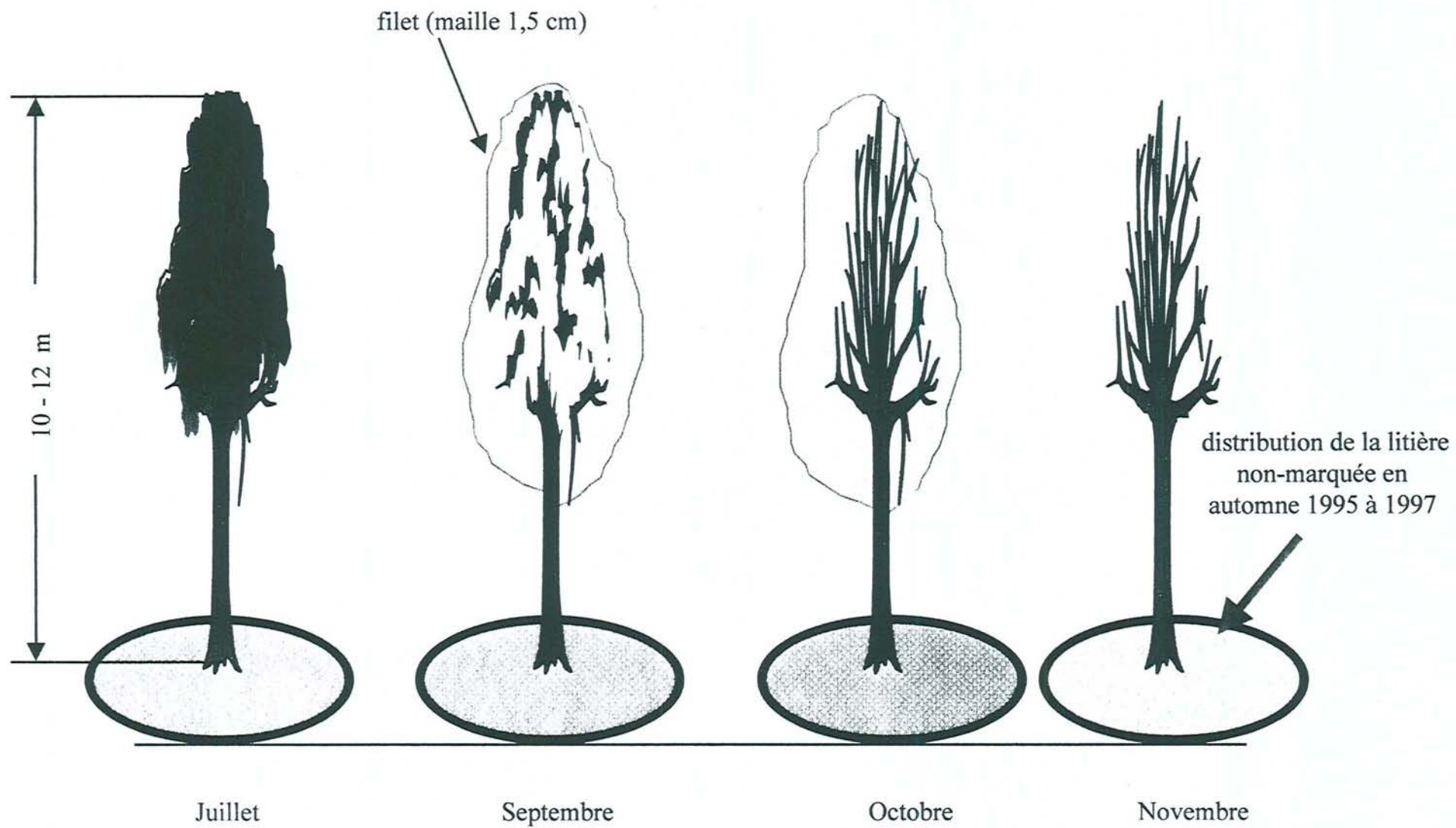


Figure 2.9: Installation d'un filet autour de l'arbre pour un prélèvement exhaustif de la chute annuelle des feuilles.

pluvioléssivats a été mesuré pour chaque arbre, ainsi que leur concentration en NO_3^- et NH_4^+ .

2.14 Les solutions récoltées par les bougies poreuses

Un système de lysimètres avec tension (bougies poreuses) a été installé dans le but de mesurer la concentration en NO_3^- et NH_4^+ (Marques *et al.*, 1996) ainsi que l'enrichissement isotopique des eaux du sol. Ceci permet de suivre la répartition et le flux de ^{15}N dans ce compartiment.

En octobre 1994, ces bougies poreuses ont été installées dans trois des cinq placettes, ainsi qu'à deux autres endroits du site. Nous avons installé deux bougies à -15 et -30 cm de profondeur, horizontalement, à partir de l'extérieur des placettes, soit au total vingt bougies sur le site. La zone poreuse de ces bougies est de 2 cm de diamètre et de 5,5 cm de longueur. Le système lysimétrique est soumis à une dépression d'environ 700 mbar fournie par une pompe à vide manuelle. La dépression permet de collecter l'eau du sol pendant un laps de temps variant entre 4 et 10 heures. Le volume d'eau collecté pendant la journée de prélèvement est mesuré et prélevé.

Le prélèvement des solutions de sol par les bougies poreuses a posé quelques problèmes pratiques. Plusieurs bougies n'ont pas fonctionné, certainement en raison de la texture très grossière du sol. De plus, le prélèvement de la solution s'est fait une ou deux fois par mois, de sorte que les pertes d'azote par drainage ne peuvent pas être précisément mesurées par cette technique. La solution récoltée par les bougies est un mélange des eaux libres et des eaux liées, car la dépression appliquée (- 700 mbar) diminue au cours du prélèvement. L'installation de plaques sans tension était une autre alternative pour mesurer les pertes d'azote par drainage. Mais la présence abondante de roches posait trop de difficultés techniques, et, de plus, cette installation aurait trop perturbée la structure initiale du sol. Pour compenser le manque d'information sur les pertes de l'azote par drainage, un prélèvement d'eau a été effectué une fois par mois dans une source située en bas du site.

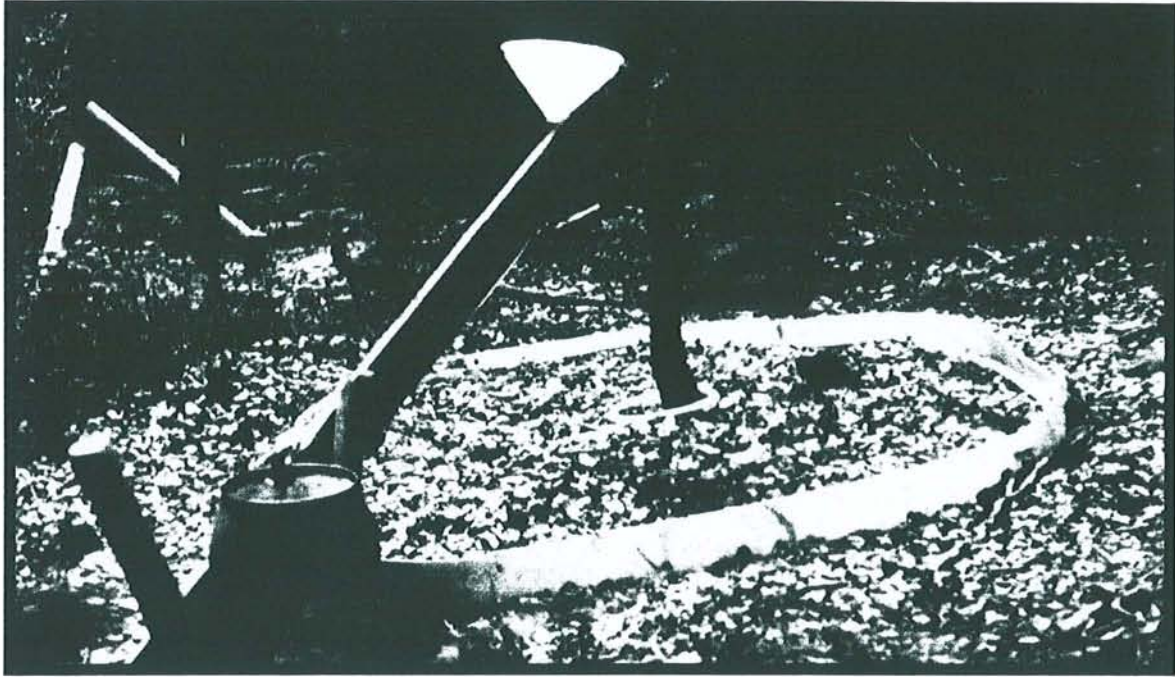


Figure 2.10 : Placette expérimentale avec un pluviomètre.

2.15 Les procédures analytiques

2.15.1 Les analyses minérales et isotopiques de la matière végétale

Tous les échantillons (feuilles, litière de l'année, litière ^{15}N , bourgeons, écorce et bois) sont séchés à 65 °C. Ensuite, les échantillons sont broyés, d'abord dans un "moulin à café" puis, dans un broyeur à billes (Fritsch Pulverisette). L'utilisation d'un broyeur à billes a permis d'obtenir un broyage très fin et homogène des échantillons, ce qui est indispensable pour les analyses ^{15}N . La concentration de l'azote total et de ^{15}N dans les échantillons est analysée par un analyseur élémentaire (Carlo Erba) couplé avec un spectromètre de masse (Casabianca, 1994). Les analyses isotopiques ont été faites, soit au laboratoire du Service Centrale d'Analyses du CNRS à Lyon, avec un spectromètre de masse FINNEGAN Delta Mat, soit à l'Atelier des Isotopes Stables de l'INRA à Montpellier avec un spectromètre de masse EUROPA SCIENTIFIC. Afin d'atteindre une précision correcte des mesures, la quantité d'azote total des échantillons analysés est comprise entre 50 et 100 $\mu\text{g N}$. La quantité d'échantillon pesée dans des capsules en étain a été déterminée à partir de la concentration en N.

Les analyses minérales (S, P, Mg, Al, Ca et K) ont été faites suivant le protocole décrit par Clément (1977). L'échantillon broyé (0,5 g) est mis en contact avec 10 ml de H_2O_2 pour être digéré, puis on y ajoute 10 ml d'acide perchlorique. Le mélange est chauffé jusqu'à la minéralisation totale de la matière organique. La solution diluée (milieu HClO_4 N/10) est analysée par le spectromètre d'émission ICP (JY 38⁺) pour S, P, K, Mg, Al et Ca. La concentration en N a été analysée par la méthode de Kjeldahl pour les échantillons non analysés par spectrométrie de masse. La minéralisation a été effectuée en milieu sulfurique en présence d'un catalyseur (Se + K_2SO_4). Le dosage est réalisé par colorimétrie automatique sur Autoanalyseur Technicon II. La concentration en carbone dans la litière ^{15}N a été mesurée sur un appareil SHIMADZU TOC 5050. Le CO_2 dégagé après combustion du carbone est dosé par absorption infrarouge.

2.15.2 Les analyses d'azote dans les sols

La concentration de N et de ^{15}N mesurée dans les différentes fractions d'azote du sol sont :

- N_{total} dans la phase solide (0 à 2 cm, 2 à 4 cm, 4 à 6 cm, 6 à 10 cm de profondeur)
- N_{Total} dans un extrait K_2SO_4 0,05M
- N_{Total} dans un extrait K_2SO_4 0,05M, après fumigation du sol
- NO_3^- et NH_4^+ dans un extrait KCl 1N
- NO_3^- et NH_4^+ dans un extrait K_2SO_4 0,05M

La concentration de ^{15}N dans la fraction solide du sol a été mesurée d'après le protocole suivant (Nadelhoffer *et al.*, 1995). Les échantillons sont mis à sécher à 65 °C. Le sol sec est alors homogénéisé, trié manuellement, c'est-à-dire débarrassé des graviers et des quelques morceaux de litière présents. Ensuite, le sol est broyé avec un broyeur à billes (Fritsch Pulverisette). L'analyse de la concentration en N et ^{15}N a été effectuée au laboratoire du Service Central d'Analyses du CNRS à Lyon. En 1995, vingt échantillons (0-10 cm de profondeur) ont été analysés pour chacun des prélèvements, en 1996 et 1997, c'est un total de quarante échantillons (cf. paragraphe 2.5) par prélèvement qui a été analysé.

Pour déterminer la concentration en azote minéral du sol, nous avons effectué une extraction par KCl. L'extraction de l'azote minéral en milieu KCl est la méthode utilisée sur les autres sites étudiés de bassin versant du Strengbach, permettant ainsi de comparer la teneur en azote minéral entre les différents peuplements. Sur le terrain, les échantillons prélevés sont tamisés (4 mm) et placés dans des flacons contenant du KCl 1N (rapport poids humide/volume : 40/200). Les flacons sont ensuite transportés dans une glacière jusqu'au laboratoire, où ils sont stockés en chambre froide à +1 °C. Le lendemain du prélèvement, l'azote minéral des échantillons de sol solubilisé par KCl est extrait par agitation pendant 1 heure, puis les extraits sont filtrés. La concentration en NO_3^- et NH_4^+ dans l'extrait KCl a été mesurée par colorimétrie automatique sur Autoanalyseur Technicon II. La teneur en eau de chaque échantillon est déterminée par séchage à 105 °C d'une aliquote.

La teneur en N et la quantité de ^{15}N dans le sol ont été étudiées dans les fractions

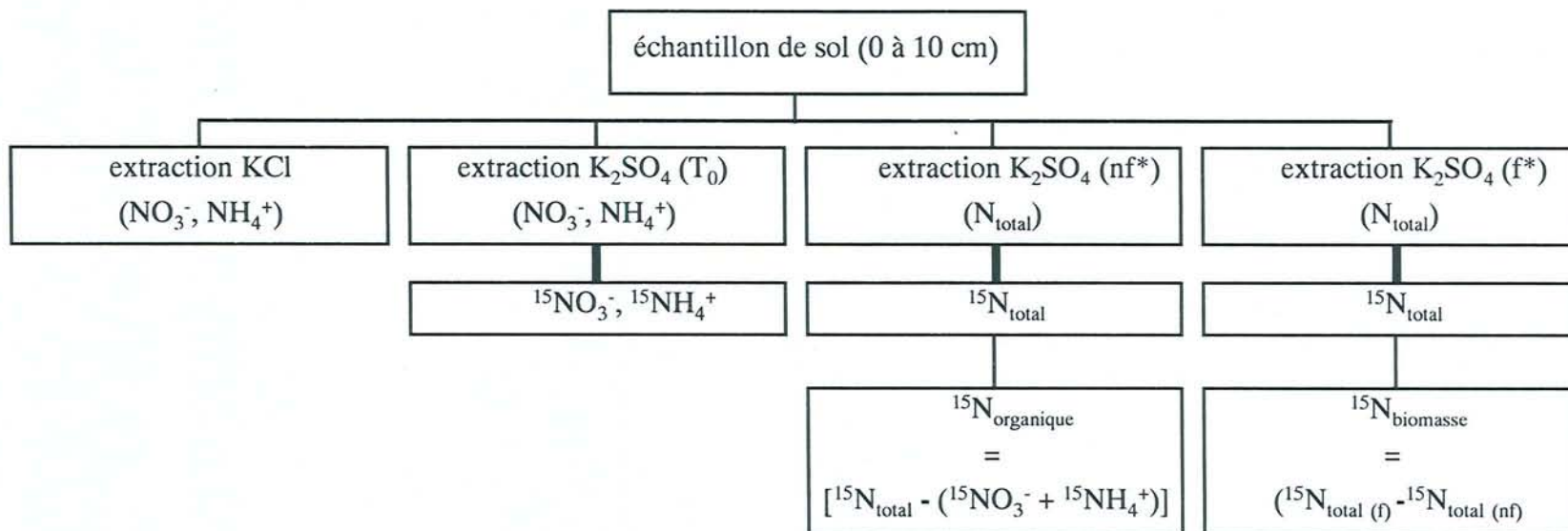


Figure 2.11 : Les fractions azotées analysées dans les échantillons du sol (*nf = sol non fumigé, *f = sol fumigé)

suivantes : NO_3^- , NH_4^+ , N de la biomasse microbienne et N organique dans l'extrait K_2SO_4 (Figure 2.11). L'extraction de l'azote minéral (NO_3^- , NH_4^+) a été faite à l'aide d'une solution de K_2SO_4 0,05M (Bottner *et al.*, 1997). Le sol tamisé est placé dans des flacons contenant du K_2SO_4 (rapport poids humide/volume : 40/200), la suspension de sol est agitée (1 heure), puis filtrée. La concentration de NO_3^- et NH_4^+ dans l'extrait est mesurée par colorimétrie automatique sur Autoanalyseur Technicon II.

La biomasse microbienne est fortement liée à la transformation de l'azote dans le sol. Elle est constituée de champignons, de bactéries, d'actinomycètes et d'algues (Bauhaus, 1994). Pour la détermination de la biomasse microbienne et surtout de la teneur en C et N, plusieurs méthodes sont utilisées (Domsch *et al.*, 1979 ; Chaussod *et al.*, 1987 ; Jenkinson, 1988). La fumigation du sol avec du chloroforme permet de tuer les micro-organismes, ainsi, la concentration de l'azote soluble (N minérale et N organique) dans le sol s'en trouve augmentée. Pour mesurer la quantité d'azote provenant de la biomasse microbienne, on compare la concentration d'azote dans un extrait de sol fumigé avec celle du même extrait de sol non fumigé. Nous avons appliqué la méthode de fumigation - incubation (Jenkinson et Powlson, 1976a ; Shen *et al.*, 1984) sur les échantillons prélevés en 1995 et la méthode de fumigation - extraction (Vance *et al.*, 1987 ; Wu *et al.*, 1990) sur ceux collectés en 1996 et 1997.

Voici une brève description de la méthode utilisée :

- Fumigation - incubation : fumigation de 40g de sol en présence de 30 ml de chloroforme pendant 24 heures dans un dessiccateur mis dans l'obscurité, à température ambiante. Le sol fumigé est inoculé avec 5 g de sol frais. Le sol fumigé ainsi que le traitement témoin sont incubés dans un étuve à 30 °C, pendant dix jours. Ensuite, l'azote du sol est extrait par une solution de K_2SO_4 0,05M.

- Fumigation - extraction : 40g de sol est fumigé en présence de 30 ml de chloroforme pendant 24 heures dans un dessiccateur mis dans l'obscurité. Puis, l'azote est immédiatement extrait du sol fumigé et du sol non fumigé, à l'aide d'une solution de K_2SO_4 0,05M. Le protocole de cette extraction est le même que pour l'extraction de l'azote minéral. L'azote de la biomasse microbienne est égale à la différence entre la teneur totale en azote dans le sol fumigé et celle du sol non fumigé.

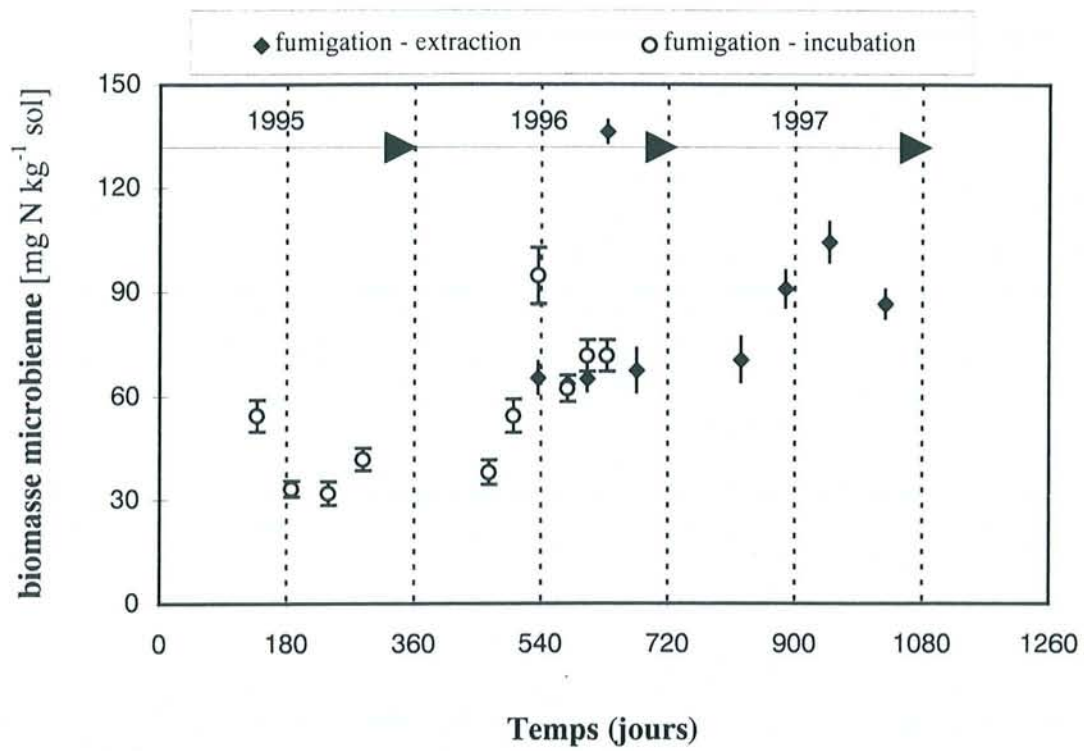


Figure 2.12 : Comparaison de la technique de la fumigation - extraction et de la fumigation - incubation pour mesurer la concentration en N dans la biomasse microbienne. Les barres verticales représentent l'erreur standard (n = 20).

Cependant, l'extraction d'azote de la biomasse microbienne n'est pas complète. Il faut appliquer un facteur correctif k pour calculer la concentration d'azote provenant de la biomasse microbienne. Le facteur k varie avec le type du sol étudié. La détermination d'un k spécifique pour le sol d'Aubure demandant trop de temps, nous avons utilisé un $k = 0,68$ proposé par Bauhaus (1994) pour les hêtraies sur sol acide.

D'après Vance *et al.* (1987), la méthode de fumigation-extraction est mieux adaptée pour déterminer la biomasse microbienne dans les sols acides. L'extraction de sol, suite à la fumigation, évite l'immobilisation de l'azote pendant l'incubation ; ce phénomène est particulièrement intense dans le cas des sols acides. Pendant l'incubation du sol, nous avons observé une forte colonisation par des champignons : une immobilisation d'une partie de l'azote microbienne est donc possible. Pour éviter ces effets parasites, la méthode de fumigation - extraction a été préférée en 1996.

Une comparaison des deux méthodes a été effectuée sur six prélèvements pendant l'année 1996 (Figure 2.12). La concentration en N mesurée dans la biomasse microbienne varie en fonction de la méthode utilisée. Une grande différence (30 contre 90 mg N kg⁻¹ sol) de la concentration en N a été observée entre les deux méthodes pour deux dates de prélèvements, tandis que pour les autres prélèvements, les valeurs obtenues sont presque identiques. La méthode de la fumigation - incubation sous-estime la biomasse microbienne si l'azote minéralisé est rapidement immobilisé pendant l'incubation (Brookes *et al.*, 1985). Ceci pourrait expliquer la différence des résultats obtenus. La mesure de l'azote de la biomasse microbienne du sol mesurée par fumigation - extraction, montre une faible variation pour six des sept prélèvements effectués en 1996. Cette homogénéité dans les résultats est conforme à ceux de la bibliographie (Bauhaus 1994).

La détermination de l'azote total s'est faite selon la méthode de Kjeldal, modifiée pour la minéralisation des extraits K₂SO₄ provenant des sols fumigés et non fumigés. La minéralisation de l'azote total dans les extraits de sol (nf = non fumigés, f = fumigés) est réalisée sur 100 ml d'extrait. L'extrait est versé dans des tubes à minéralisation (volume 300 ml), on y ajoute 10 ml de H₂SO₄ 36N, une pincée de Zn et un catalyseur (le réactif de Wieninger). Le tout est mis à évaporer à 115 °C pendant 24 heures.

Cette manipulation est suivie par la minéralisation de l'azote à 330 °C pendant 4 heures.

Le dosage de ¹⁵N par spectrométrie de masse nécessite le passage de l'azote dans une

phase solide. L'étape suivante a été la distillation à la vapeur de l'azote minéralisé. Pour cela, on a dilué le minéralisat acide avec 100 ml d'eau, puis, la solution est versée dans des tubes "jumbo" (800 ml) pour la distillation à la vapeur à l'aide de l'unité de distillation "Kjeltec Systems Distilling Unit". La distillation de l'azote se fait en milieu alcalin. La soude à 50% est ajoutée automatiquement par l'appareil afin de neutraliser la solution acide et transformer l'azote $[(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$ en NH_3 . Ce dernier est ensuite piégé dans une fiole jaugée de 150 ml contenant 25 ml d'acide sulfurique (H_2SO_4 0,05N). Le volume de la solution "piège" est alors complété à 150 ml avec de l'eau déminéralisée. 10 ml environ sont prélevés pour la détermination de la concentration en N. Le contenu est versé dans un becher et le pH de la solution est ajusté au pH 4 par addition de soude (NaOH 1N). Les solutions sont mises à évaporer dans une étuve à 60 °C. Le résidu sec est récupéré dans des microtubes et sa concentration en N et ^{15}N est déterminée.

Pour déterminer l'abondance isotopique du nitrate et de l'ammonium, il faut procéder à une séparation de ces deux formes d'azote présent dans l'extrait du sol. Globalement, il y a deux approches différentes, la séparation par diffusion (comme le décrivent Sorensen et Jensen, 1992) ou une distillation en deux étapes. Nous avons d'abord essayé la méthode la diffusion, mais les résultats se sont révélés peu satisfaisants : le taux de recouvrement se montre assez faible pour le nitrate ainsi que pour l'ammonium. Suite à ces problèmes, nous avons choisi la méthode de la distillation qui se montre plus fiable et plus adaptée.

Pour déterminer la concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ dans l'extrait du sol, il est nécessaire de séparer chacun des ions par distillation à la vapeur. L'extrait du sol (100 ml) est versé dans un tube "jumbo", ensuite un catalyseur (0,4g MgO) y est ajouté et la distillation est effectuée. La magnésie transforme NH_4^+ en NH_3 et ce dernier est récupéré dans une solution d'acide sulfurique (H_2SO_4 0,05N). Une deuxième distillation est effectuée sur le résidu de distillation pour récupérer l'azote nitrique. NO_3^- est préalablement réduit en NH_3 par 0,2g d'alliage de Devarda et NH_3 produit est alors piégé par de l'acide sulfurique dans une deuxième fiole. La préparation des échantillons pour l'analyse ^{15}N par spectrométrie de masse est effectuée comme pour les échantillons d'azote total (cf. paragraphe 2.15.2).

2.15.3 Les analyses d'azote dans les pluviollessivats et dans la solution du sol

Les échantillons d'eau sont filtrés (45 µm), puis, la concentration d'azote minéral est déterminée par colorimétrie automatique sur Autoanalyseur Technikon II. L'analyse de la concentration de ^{15}N a été effectuée après la distillation à la vapeur (cf. paragraphe 2.15.2). La distillation de NO_3^- et NH_4^+ est effectuée simultanément, car la concentration de NH_4^+ , dans la plupart des échantillons, est très faible.

2.15.4 Mode de calcul de la composition isotopique

L'abondance naturelle

L'abondance naturelle d'un échantillon est exprimés en unité delta pour mille. Elle exprime la composition de l'échantillon par comparaison à celle de standards conventionnels et est définie par la relation suivante ou $R_{\text{éch}}$ et R_{std} représentent respectivement les rapports isotopiques de l'échantillon analysé et du standard de référence. Nous avons utilisé cette formule pour calculer un Δ , à partir d'un témoin non marqué. Ce Δ correspond à l'enrichissement isotopique de l'échantillon en pour mille.

$$\delta^{15}\text{N} = \frac{R_{\text{éch}} - R_{\text{std}}}{R_{\text{std}}} \times 1000$$

$$\Delta^{15}\text{N} = \frac{R_{\text{éch}} - R_{\text{Té moin}}}{R_{\text{Té moin}}} \times 1000$$

L'abondance isotopique (A%)

L'abondance isotopique, qui exprime la richesse de l'échantillon en isotope lourd par rapport aux isotopes totaux.

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

L'excès isotopique

L'excès isotopique qui traduit la proportion d'isotope lourd incorporé dans l'échantillon lors de l'enrichissement est calculé à partir de l'abondance de l'échantillon à laquelle est soustraite l'abondance naturelle d'un témoin non soumis à l'enrichissement.

$$^{15}\text{N}(\text{excès}) = ^{15}\text{N} \%(\text{éch. enrichi}) - ^{15}\text{N} \%(\text{éch. non enrichi})$$

Chapitre 3 - Résultats et Discussion

Ce chapitre débute par une étude portant sur la remobilisation des éléments minéraux et des composés azotés au cours de la sénescence des feuilles de hêtre. Puis, nous exposons les données acquises sur l'évolution des éléments minéraux de la litière en décomposition. Nous présentons ensuite une analyse détaillée de l'évolution des compartiments azotés dans le sol et la solution du sol, ainsi qu'une analyse sur les apports d'azote par les pluviollessivats au sol. Enfin, nous concluons ce chapitre par une étude portant sur l'évolution des compartiments azotés de la litière en décomposition, ainsi que sur le devenir de l'azote dans le sol et les arbres de la placette.

3.1 Teneurs en minéraux des feuilles et des litières et remobilisation des éléments nutritifs pendant la sénescence

3.1.1 Introduction

Nous avons étudié le transfert des éléments minéraux chez le hêtre pendant la période de sénescence des feuilles. Une des caractéristiques des plantes pérennes, est le recyclage interne d'une partie des éléments nutritifs (Ranger, 1996). Ce processus permet de stocker dans l'arbre environ 50% des besoins totaux de N, P et K nécessaires à la croissance de l'arbre (Ranger, 1996). Pendant la phase de sénescence foliaire, une grande partie des éléments nutritifs (N, P, K, Mg, S), présents dans les feuilles est mobilisée, transférée puis stockée dans les différents tissus (écorce rayons ligneux, racines) de l'arbre (Dickson, 1989). Ce transfert des éléments nutritifs en provenance des feuilles vers les organes pérennes de l'arbre, est décrit par le terme : remobilisation. L'intensité de ce processus est calculée en soustrayant la quantité d'éléments composant le feuillage à celle contenue dans la litière fraîche. Le lessivage d'un élément pendant la période de sénescence n'est pas inclus dans ce calcul. Le stockage des nutriments dans les organes pérennes au cours de l'hiver permet le développement rapide de la masse foliaire au printemps (Stepien *et al.*, 1994). Une forte remobilisation d'azote et de phosphore a été observée chez de nombreuses espèces d'arbres (Gosz, 1981 ; Staaf 1982). Le taux de remobilisation pour chaque élément peut être lié à la fertilité du site. Selon Stachurski et

Zimka (1975), la remobilisation est plus forte dans l'arbre sur sol pauvre. Par contre, Staaf (1982) montre que pour 24 hêtraies suédoises, la remobilisation de N et P est identique pour tous les arbres, quelque soit la richesse du sol en éléments nutritifs. Cependant, pour Mg, une corrélation entre le pH du sol et la remobilisation a été démontrée (Staaf, 1982).

Nous avons mesuré la remobilisation de N, ^{15}N , P, S, Mg, K et Ca pour chacun des arbres des cinq placettes expérimentales de la hêtraie d'Aubure, au cours de quatre ans de l'étude (1994 à 1997). Les résultats acquis ont été comparés à ceux obtenus sur les hêtraies suédoises par Staaf (1982) et Norden (1994).

3.1.2 Résultats

La chute des feuilles dans la hêtraie d'Aubure est terminée début novembre. La quantité totale de litière fraîche récoltée annuellement s'échelonne entre 60 et 520 g litière arbre⁻¹ (Tableau 3.1). Nous avons observé des valeurs extrêmes pour l'arbre n° 5 qui produit une très faible quantité de litière et l'arbre n° 3 qui produit la plus grande masse de litière. Sur les trois ans de notre étude, la quantité de litière produite par arbre a peu varié. En effet, ce peuplement est dense et n'a pas fait l'objet d'éclaircies.

Tableau 3.1 : Chute annuelle des feuilles, exprimée en g de matière sèche par arbre, pour la période 1995 à 1997

	arbre 1	arbre 2	arbre 3	arbre 4	arbre 5
année	(g matière sèche)				
1995	374,65	327,17	487,40	324,51	77,13
1996	312,80	343,50	426,50	276,60	57,20
1997	320,05	369,82	516,05	320,79	58,45

La moyenne annuelle de la concentration en éléments nutritifs de la litière, pour les cinq arbres, présente aussi une faible variation inter-annuelle (Tableau 3.2). Seule la

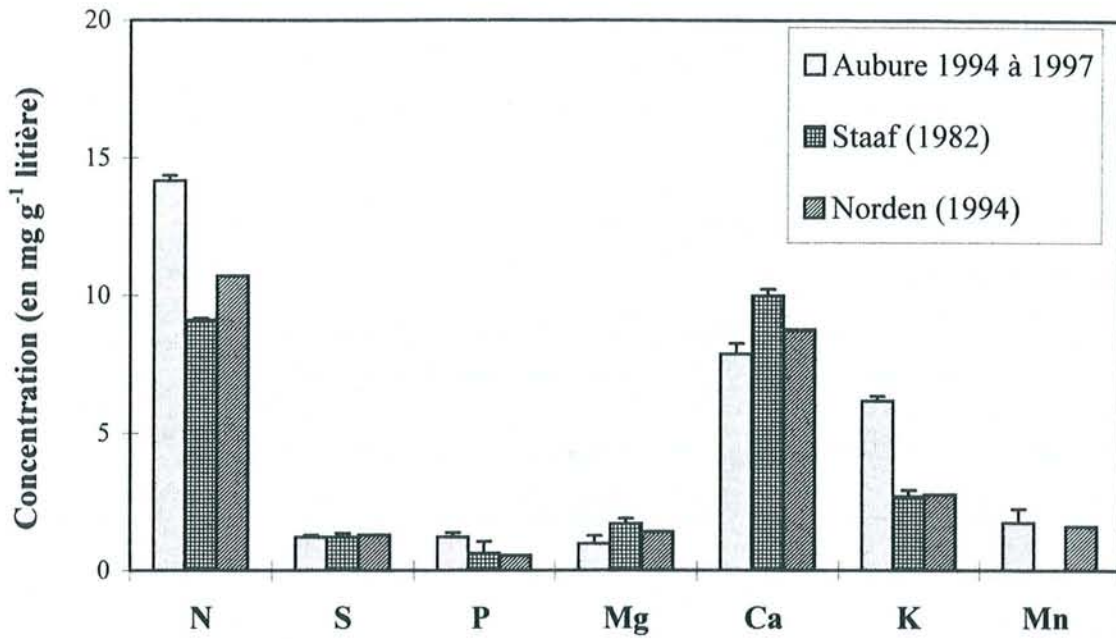


Figure 3.1 : Concentration des éléments nutritifs dans la litière de hêtre. Comparaison de la litière d'Aubure (1994 à 1997) avec celle de deux expériences en Suède (Staaf, 1982 ; Norden, 1994). Pour Aubure (n = 40). Les barres horizontales représentent l'erreur standard.

teneur en Mg, pour l'année 1994, une année très pluvieuse, est significativement ($p < 0,001$) plus faible. La concentration en Ca se montre légèrement plus variable, c'est le cas pour la litière de l'arbre n° 2 qui est plus riche en Ca. Cette constance dans les concentrations permet d'avoir une mesure fiable de la remobilisation foliaire.

Nous avons comparé la concentration des éléments nutritifs de la litière d'Aubure, avec celle des sites suédois étudiés par Staaf (1982) et Norden (1994) (Figure 3.1). Cette comparaison permet d'évaluer la qualité de la litière d'Aubure. La concentration en N et P est plus forte (environ 40%) dans la litière d'Aubure que dans celle des autres sites. Par contre, la concentration en Mg dans la litière d'Aubure est 20 à 30% inférieure à celle des autres sites. Pour S, Ca, K et Mn, les concentrations sont presque identiques dans les différentes litières de hêtre.

Tableau 3.2 : Concentration moyenne ($n = 10$) des éléments nutritifs (N, S, P, Mg, K et Ca) des feuilles matures et des feuilles mortes tombées annuellement dans la hêtraie d'Aubure.

	année	précip.	N	S	P	Mg	K	Ca
		mm	(mg g ⁻¹)					
F. matures	1994	1629	23,85	1,82	2,40	1,16	10,41	6,37
F. mortes			13,21	1,09	1,24	0,68	5,45	8,31
F. matures	1995	1429	23,90	1,65	1,81	0,93	8,49	4,90
F. mortes			15,01	1,23	1,29	1,13	5,43	7,00
F. matures	1996	1007	26,54	1,73	1,80	0,99	8,81	5,00
F. mortes			13,98	1,27	1,14	1,07	5,77	7,69
F. matures	1997		26,34	1,99	2,14	1,06	10,21	7,29
F. mortes			14,45	1,23	1,21	1,03	8,07	8,63

Dans la figure 3.2, la concentration d'un élément dans les feuilles matures, collectée sur l'arbre fin août est mise en relation avec la concentration de cet élément dans la litière fraîche, après chute des feuilles. Pour N, comme pour les autres éléments, nous avons constaté une faible variation quantitative annuelle et inter-arbres. Nous pouvons, dans un premier temps, séparer les éléments en trois groupes selon leur

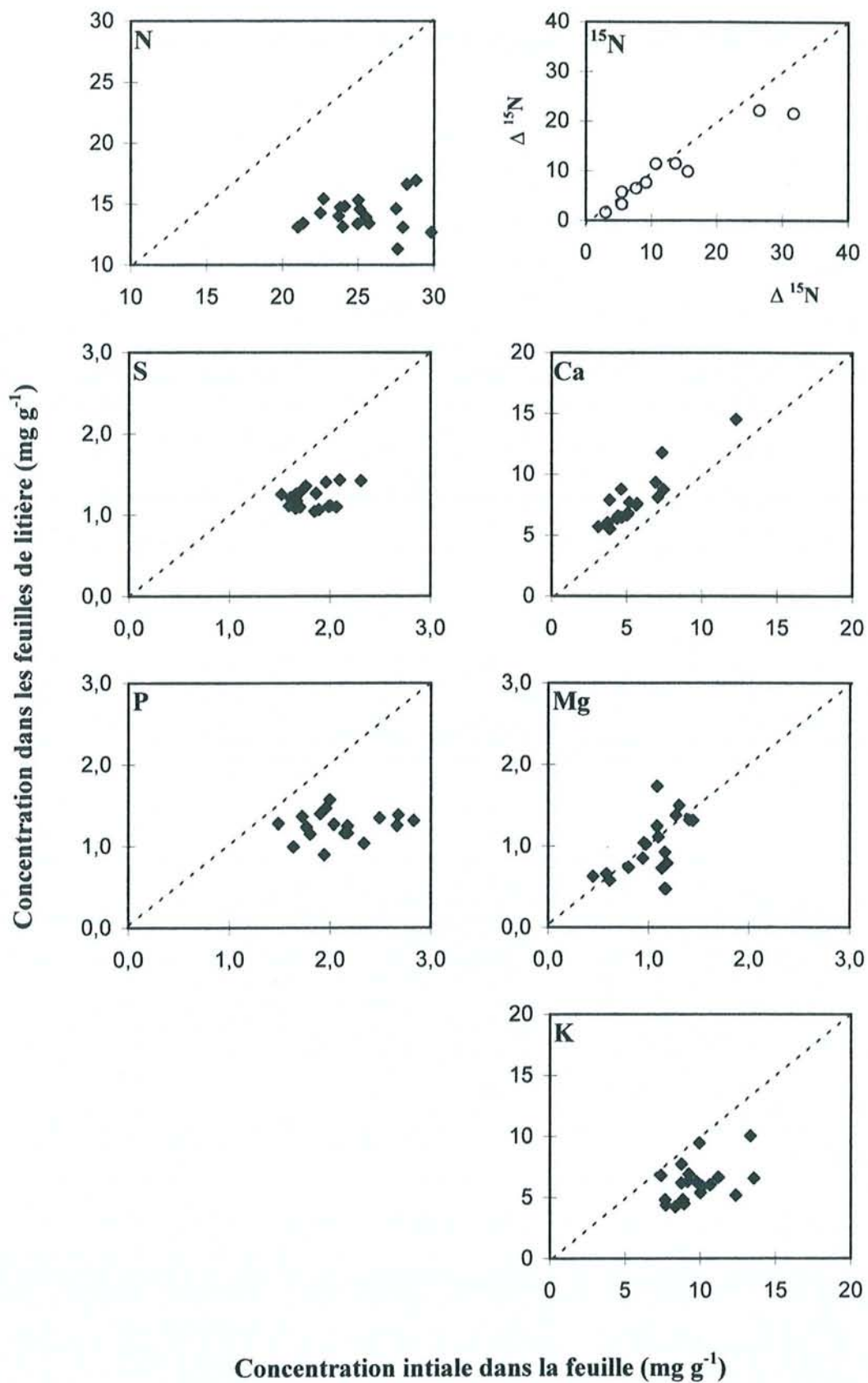


Figure 3.2 : Relation entre la concentration foliaire de N, P, S, Ca, Mg et K et la concentration de ces éléments dans les feuilles de litière. Pour ¹⁵N les valeurs sont exprimées en $\Delta^{15}\text{N}$. Les prélèvements foliaires ont été effectués en août 1994 à 1997, les prélèvements des feuilles de litière en novembre 1994 à 1997.

comportement. Dans le premier groupe, comprenant Ca, les valeurs sont légèrement au-dessus de la ligne 1:1. Ceci révèle une augmentation de la concentration en Ca dans la litière. La concentration en Ca dans les feuilles et dans la litière est fortement corrélée ($r^2 = 0,7$, $p < 0,001$). Cette distribution est typique pour le Ca, car cet élément est très peu redistribué dans l'arbre au cours de la remobilisation automnale (Marschner, 1995). En effet, le Ca n'est pas mobile dans le phloème (Marschner, 1995). Ce gain de Ca dans la litière permet une estimation de la perte en masse de la feuille pendant sa sénescence.

La perte en masse calculée à partir de la différence de concentration s'élève à environ 35%. Dans le deuxième groupe, comprenant Mg, les valeurs mesurées oscillent autour de la ligne 1:1. Il y a soit un gain, soit une perte de Mg, pendant la sénescence. Les valeurs les plus basses ont été mesurées durant l'année 1994, pendant laquelle les précipitations ont été supérieures à la moyenne. Pour les autres années étudiées, la perte de Mg pendant la sénescence est quasi-inexistante.

Dans le troisième groupe, comprenant N, S, P, et K, les valeurs sont au-dessous de la ligne 1:1. Il y a une perte de ces éléments pendant la période de sénescence. Cette perte est principalement due à la remobilisation vers les organes pérennes de l'arbre ou au lessivage de l'élément. Indépendamment de la concentration en N dans les feuilles, la concentration en N dans la litière fraîche s'approche d'une valeur limite voisine de 14 mg N g⁻¹ litière. C'est-à-dire que la remobilisation de N s'accroît si la concentration en N dans la feuille est plus élevée. En moyenne, la baisse de la concentration en N a été de 43,5%. Pour P, nous avons mesuré dans la litière fraîche une forte diminution de la concentration foliaire. Comme pour l'azote, la baisse de P dans la litière fraîche est d'autant plus importante que la concentration en P est forte dans les feuilles matures, la concentration en P dans la litière s'approche d'une valeur limite de 1,2 mg P g⁻¹ litière. Nous avons mesuré une diminution moyenne de la concentration dans les feuilles sénescents de 40%. La perte en N et P est donc supérieure à celle des autres éléments étudiés.

Pour S et K, il y a aussi une diminution de leur concentration dans la litière fraîche. Le comportement du S ressemble fortement à celui de N et P. Comme ces derniers, la concentration en S dans la litière fraîche atteint une limite, indépendamment de sa concentration foliaire. En moyenne, la concentration foliaire en S a diminué d'environ 33%. La baisse de concentration en K n'est pas en relation avec sa

concentration foliaire. La concentration en K a diminué d'environ 35%. La sénescence foliaire rend les membranes des cellules plus perméables (Staaf, 1982), ce qui se traduit par un lessivage accéléré de certains éléments nutritifs comme K et S.

L'enrichissement isotopique, de la litière fraîche exprimé en $\Delta^{15}\text{N}$ est juste au-dessous de la ligne 1:1 (Figure 3.2). Contrairement à la forte baisse de la concentration en N, le $\Delta^{15}\text{N}$ a peu diminué dans la litière. Cette différence de comportement pourrait s'expliquer par le fait que le $\Delta^{15}\text{N}$ dans les feuilles et la litière a été différent pour chaque arbre, les valeurs obtenues dans la litière s'échelonnent entre 2 et 22. En moyenne, le $\Delta^{15}\text{N}$ a diminué de 27%. Cette diminution est en relation avec le $\Delta^{15}\text{N}$ dans les feuilles, c'est pourquoi nous avons observé différemment cette distribution de $\Delta^{15}\text{N}$. En effet, les valeurs se trouvent sur une ligne droite. Malgré cela, la remobilisation de ^{15}N est plus faible que celle de N.

3.1.3 Discussion

La biomasse foliaire produite par chacun des arbres de la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure n'a pas ou a très peu augmentée, pendant les trois ans de notre étude. En effet, la croissance de cette hêtraie est faible ; elle se trouve dans la classe III de la table de production établie d'après Schober (1967). Les analyses foliaires effectuées n'ont pas révélé de carence en éléments minéraux. Les valeurs des nutriments se trouvent bien au-dessus des valeurs indiquant une carence (Bergmann, 1986 ; Bonneau, 1988.). La croissance du hêtre sur ce site est plutôt limitée par le climat. Cependant, d'après Ellenberg (1986), la hêtraie est la végétation naturelle des sommets des Vosges.

Une remobilisation efficace des éléments nutritifs au profit des organes de réserve pendant la période de sénescence est typique pour un écosystème forestier. Le taux de transfert est spécifique pour chaque élément. Par exemple, une forte translocation de N et P a été observée pour le hêtre (Staaf, 1982). La différence entre la teneur foliaire d'un élément et la teneur dans la litière fraîche est principalement due à deux mécanismes différents : 1) la remobilisation et l'exportation vers les organes pérennes (processus actif) et 2) le lessivage passif des composés foliaires (Staaf, 1982 ; Nordet, 1994). Nous n'avons pas distingué les deux processus, c'est pourquoi nous avons préféré utiliser le terme "perte". Les pertes en K et S par lessivage foliaire sont considérables, elles peuvent

atteindre plus de 30% du stock dans les feuilles (Ulrich, 1979). Pour les autres éléments, les pertes par lessivage sont beaucoup moins importantes. Dans la hêtraie de Solling, en Allemagne, les pertes par lessivage sont d'environ 15% pour Ca, de 5% pour Mg et de 0,5% pour N (Ulrich, 1979). Dans trois hêtraies, en Suède, les pertes par lessivage des éléments majeurs, sont du même ordre de grandeur que dans la hêtraie de Solling (Nordet 1994). Une grande partie de la perte en K et S observée pendant la sénescence (Figure 3.2) est très probablement due au lessivage et elle est donc une fonction des précipitations ; les conditions climatiques sur le site expérimental agissent donc sur la perte annuelle en S et K. A Aubure, les précipitations annuelles varient entre 1300 et 1600 mm et elles sont également réparties sur toute l'année. Sous ces conditions, les pertes par lessivage sont probablement plus accentuées que dans la hêtraie de Solling (800 mm).

La litière d'Aubure est relativement riche en P et N par rapport à la litière d'autres hêtraies en Europe (Figure 3.1). Cette tendance s'exprime aussi dans la forte concentration en N dans les feuilles. La remobilisation de ces éléments peut être en relation avec la fertilité du site, comme c'est le cas pour d'autres feuillus (Stachurski et Zimka, 1975). Par contre, la fertilité du sol est sans effet sur les teneurs en N et P dans la litière des hêtraies suédoises (Norden, 1994). Un autre facteur pourrait expliquer ce comportement spécifique. Etant donné que nous nous trouvons dans une hêtraie montagnarde, la période de remobilisation est souvent limitée par le gel précoce. De plus, la croissance des arbres est faible et les réserves en N et en P dans le sol ne sont pas limitantes pour celle-ci. Ceci peut expliquer les fortes concentrations en N et P dans les feuilles et ensuite dans la litière. Par contre, l'âge du peuplement ne permet pas d'expliquer la richesse de la litière en P et N, car les valeurs de P et N dans la litière d'un peuplement âgé de dix ans, dans la forêt de Puvenelle, sont plus basses. Le taux de l'exportation de N et P est inférieur aux valeurs mesurées par Staaf (1982). Cet auteur a mesuré une perte en masse de 33% pendant la sénescence des feuilles. Nous avons estimé une perte en masse d'environ 35% à partir du changement de la concentration en Ca dans les feuilles.

3.2 Dynamique des éléments minéraux dans la litière lors de la décomposition

3.2.1 Introduction

Le retour d'éléments nutritifs au sol via la chute annuelle des feuilles est essentiel pour le fonctionnement des écosystèmes forestiers, ainsi que pour le maintien de leur fertilité. D'après Cole et Rapp (1980), environ 80% de l'azote prélevé par l'arbre retourne au sol par la litière. Suite à la décomposition et à la minéralisation de la litière, les nutriments redeviennent accessibles et peuvent être prélevés par la végétation (arbres, arbustes et herbes). Selon l'activité biologique du sol, les facteurs climatiques et édaphiques, la décomposition est plus ou moins rapide (Meentemeyer, 1978 ; Berg et Staaf 1980), ce qui se traduit par la formation de différents types d'humus (Mangenot, 1980).

La composition initiale de la litière influence la perte en masse, l'immobilisation ou la libération d'un élément nutritif pendant la décomposition. La variation de la relation relative du carbone et des éléments nutritifs (N, S, P) dans la litière en voie de décomposition indique s'il y a immobilisation ou libération préférentielle d'un élément (Gosz, 1973).

Suivant la forme chimique de l'élément et le mécanisme responsable de sa libération, on peut distinguer deux groupes ; 1) les éléments essentiellement sous forme soluble dans les feuilles et aisément lessivables comme K, Na et dans une certaine mesure Mg, et, 2) les éléments fortement liés aux constituants carbonés de la feuille, progressivement extraits de la litière par l'activité de la faune et de la microflore du sol, comme Ca, S, P et N (Berg, 1980).

Dans la parcelle 15 du dispositif expérimental d'Aubure, nous avons suivi la décomposition d'une litière marquée de hêtres, produite au cours de deux années successives par un jeune peuplement de hêtres se développant sur sol calcaire (Zeller *et al.*, 1998). La litière collectée en 1994, a été déposée, à même le sol, dans les cinq placettes circulaires expérimentales (litière non ensachée) (Figure 2.3). La litière marquée produite en 1995 a été déposée sur le même site en décembre 1995, mais en l'ayant préalablement introduite dans des sachets de litière (litière ensachée) (Staaf, 1980). L'expérience utilisant la litière ensachée a été mise en place pour mesurer quantitativement la perte en masse et en déduire un modèle applicable aux litières

déposées à même le sol (cf. paragraphe 2.10).

L'étude qui suit, a, pour objectif principal, de comparer la dynamique relative des éléments minéraux des litières ensachées à celle des litières non ensachées, et, pour second objectif, d'évaluer la vitesse relative de libération ou d'immobilisation des éléments minéraux dans les litières.

3.2.2 Résultats

Composition initiale en éléments minéraux dans les litières de hêtre

La concentration initiale en C, S, Al, Mg et K des litières utilisées lors des deux modalités de suivi de la décomposition sont identiques (Tableau 3.3). Par contre, la litière produite à Puvenelle en 1995 est plus riche en azote, de telle sorte que sa teneur se rapproche de celle de la litière naturelle de la parcelle 15 du site d'Aubure. Elle est également plus riche en P. Les litières produites sur sol calcaire (site de Puvenelle) sont naturellement beaucoup plus riches en Ca que celles produites sur sol acide (site d'Aubure) (Nicolai, 1988). Ces différences initiales des concentrations initiales en éléments minéraux majeurs pourraient avoir une influence sur les processus de la décomposition de la litière et devront être prise en compte dans l'évaluation de nos résultats.

Tableau 3.3 : Concentration initiale en éléments nutritifs majeurs dans la litière de hêtre prélevée sur la parcelle 15 à Aubure et dans la litière de hêtre produite à Puvenelle (Zeller *et al.*, 1998).

Type de litière	Eléments minéraux (en mg g ⁻¹ litière)							
	¹⁵ N _(excès)	N	S	P	Al	Mg	Ca	K
litière non ensachée (Puvenelle 1994)	0,29	8,69	1,08	0,30	0,15	1,16	15,10	3,09
litière ensachée (Puvenelle 1995)	0,51	15,30	1,14	0,61	0,13	1,31	14,69	2,84
litière parcelle 15 Aubure 1994-97	0	14,16	1,21	1,23	0,13	0,96	7,77	2,88

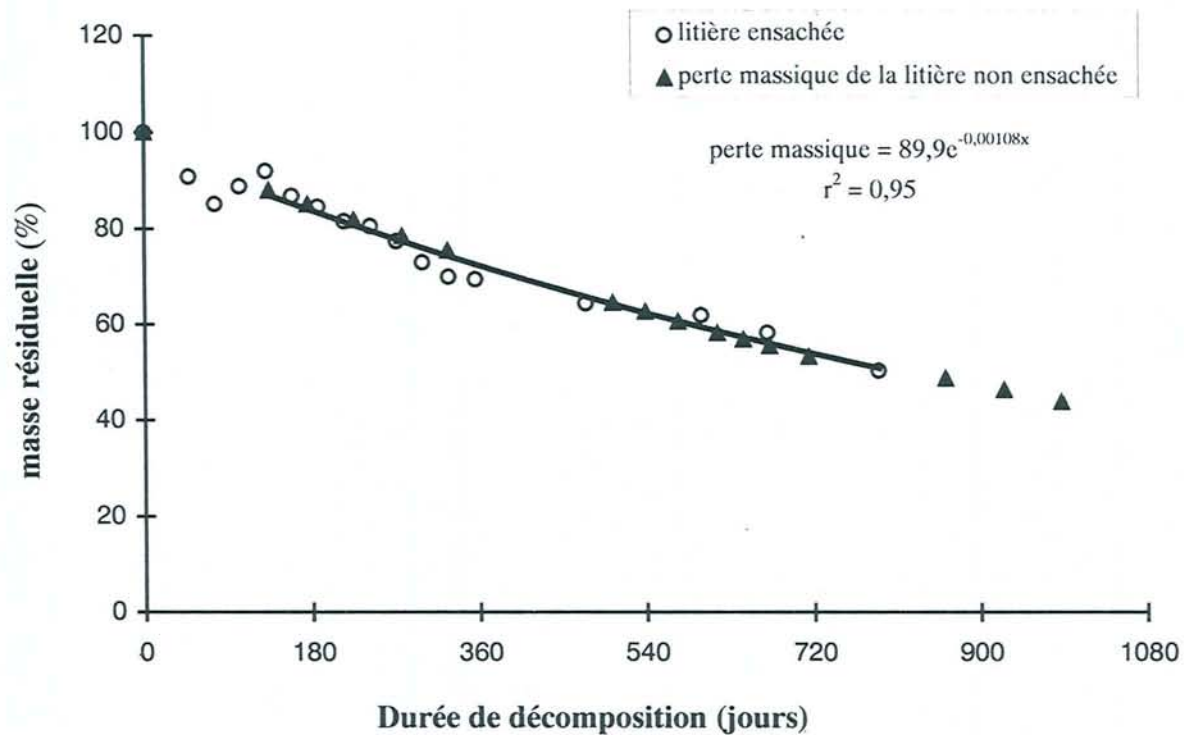


Figure 3.3 : Perte massique de la litière ensachée distribuée sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure. La perte en masse de la litière non ensachée a été modélisée par une fonction exponentielle négative, $y = e^{-kt}$ (Olson, 1963)

La perte en masse de la litière de hêtre

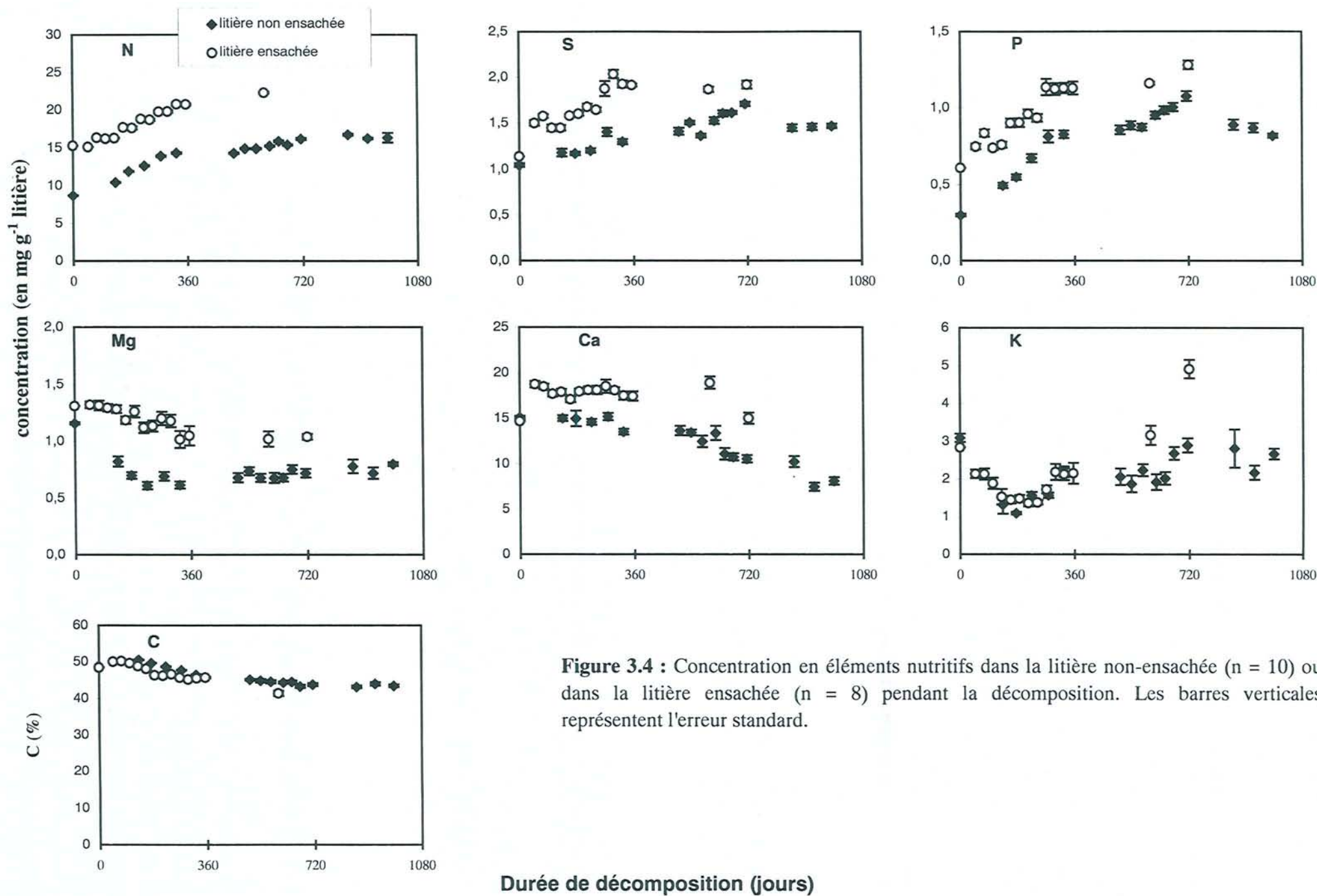
La perte en masse de la litière ensachée déposée sur le site expérimental en 1995 s'élève à 42% après deux ans de décomposition (Figure 3.3). Pendant les trois premiers mois, la litière a perdu très rapidement environ 15% de sa masse initiale. Cette perte a été plus prononcée durant la première année (30%) que durant la deuxième année (12%). Une fonction exponentielle négative ($y = 89,95e^{-0,00108x}$) permet de modéliser cette perte en masse de la litière si on exclu les trois premiers mois après le dépôt. Les mesures effectuées sur la litière non ensachée n'ont commencé qu'à partir du cinquième mois, c'est pourquoi nous n'avons pas pris en compte la perte initiale de masse dans le modèle. Le calcul de la perte en masse de la litière non ensachée, à partir du modèle utilisé, est très proche des valeurs expérimentales mesurées.

Le calcul du coefficient de décomposition k de Olson (Olson, 1963) nous permet de comparer la vitesse de décomposition de la litière de hêtre sur le dispositif d'Aubure, avec les résultats obtenus dans d'autres hêtraies (Tableau 3.4). Le coefficient de décomposition pour la litière ensachée est $k = -0,27$ pour l'ensemble de la période. Cette valeur est plus basse que les valeurs de k obtenues pour le même type d'humus dans des hêtraies de plaine. Il faut 2,6 ans pour que la perte atteigne 50% de la masse initiale sur le site d'Aubure.

Tableau 3.4 : Valeurs comparées du coefficient de décomposition k de la litière et durée de demi-vie ($t_{0,5}$) dans quelques hêtraies françaises.

sites	type d'humus	temps (année)	k	$t_{0,5}$
Aubure	moder	2,0	-0,27	2,6
Villacartier (1)	moder	3,2	-0,31	2,1
Fontainebleau (2)	mull	2,0	-0,43	1,6
	moder	2,0	-0,43	1,6
	mor	2,0	-0,23	3,0

Références : (1) Gloagen et Touffet (1980), (2) Lemée et Bichaut (1973)



Evolution quantitative de la teneur en carbone de la litière

La concentration en C de la litière reste stable au cours des six premiers mois suivant le dépôt, puis diminue d'environ 10% au cours de l'année et demie suivante (Figure 3.4). Cette baisse se poursuit pendant la troisième année (1997). Il n'existe pas de différence significative entre les deux modalités de dépôt quant à l'évolution de la concentration en C pendant la décomposition.

Evolution quantitative de la teneur en azote de la litière

La concentration initiale en N dans la litière non ensachée ($0,9 \text{ mg N g}^{-1}$ litière) est inférieure à celle de la litière ensachée ($1,5 \text{ mg N g}^{-1}$ litière). Néanmoins, la concentration en N des litières ensachées et non ensachées augmentent linéairement et fortement au cours de la première année, avec des pentes comparables (Figure 3.4). Pendant la deuxième année suivant le dépôt, la concentration en N augmente faiblement et elle se stabilise durant la troisième année (1997). La concentration maximale atteinte dans la litière non ensachée et ensachée est respectivement de $1,6 \text{ mg N g}^{-1}$ litière et $2,2 \text{ mg N g}^{-1}$ litière. Une analyse détaillée de l'évolution des différents compartiments azotés du sol et de la litière est présentée dans l'article B.

Evolution quantitative de la teneur en soufre et en phosphore de la litière

La concentration en S de la litière ensachée augmente fortement pendant la première année (1996) puis elle se stabilise à une valeur voisine de $2,0 \text{ mg S g}^{-1}$ litière. Celle de la litière non ensachée augmente régulièrement pendant deux ans avant de se stabiliser ($1,4 \text{ mg S g}^{-1}$ litière) au cours de la troisième année (1997). La concentration maximale atteinte dans les deux modalités au cours de la deuxième année est identique, $1,7 \text{ mg S g}^{-1}$ litière (Figure 3.4).

La concentration initiale en P de la litière non ensachée ($0,30 \text{ mg P g}^{-1}$ litière) est nettement plus faible que celle de la litière ensachée ($0,61 \text{ mg P g}^{-1}$ litière). Indépendamment de cette différence initiale, la concentration en P augmente parallèlement dans les deux modalités de dépôt de la litière pendant la première année (Figure 3.4). Cette augmentation de concentration au cours de la deuxième année se maintient uniquement dans les litières non ensachées, dont la concentration initiale était la plus

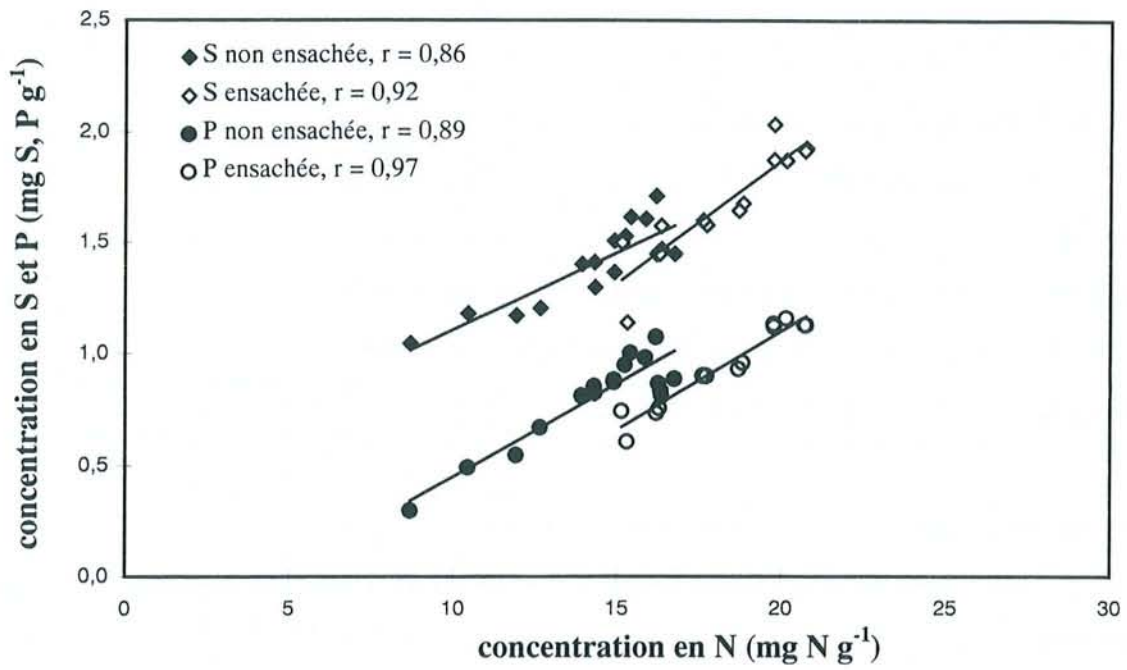


Figure 3.5 : Relation entre la concentration en N et la concentration en S et P dans la litière de hêtre non-ensachée (temps de décomposition = 3 ans) et ensachée (temps de décomposition = 2 ans) au cours de leur décomposition sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure.

faible. La concentration maximale atteinte dans les deux modalités au cours de la deuxième année est identique, 1,1 mg P g⁻¹ litière.

Evolution quantitative de la teneur en potassium et en magnésium de la litière

Une forte diminution de la concentration en K de la litière se, immédiatement après la distribution des litières au sol produit quelque soit la modalité de dépôt (Figure 3.4) ; cette baisse se poursuit pendant toute la période hivernale. La concentration la plus basse, qui représente moins de 50% de la concentration initiale, est atteinte au printemps. Puis, la concentration en K des litières remonte lentement, jusqu'à atteindre, au cours de la deuxième année, la concentration initiale.

Le comportement de Mg diffère beaucoup dans chacune des deux modalités de dépôt. La concentration en Mg de la litière non ensachée baisse rapidement au cours de l'hiver (1995) et atteint un plateau d'environ 0,6 mg Mg g⁻¹ litière. La concentration en Mg de la litière ensachée diminue lentement et progressivement au cours de la première année, pour se stabiliser à une valeur d'environ 1 mg Mg g⁻¹ litière. La concentration en Mg des litières ensachées est plus variable.

Evolution quantitative de la teneur en calcium de la litière

Dans les deux expériences, la concentration en Ca de la litière varie peu pendant la première année suivant le dépôt, exception faite d'une brève mais durable augmentation de la concentration dans la litière ensachée au début de sa décomposition (Figure 3.4). La concentration de la litière ensachée ne varie pas au cours de la deuxième année. Par contre, celle de la litière non ensachées diminue progressivement au cours des deuxième et troisième années. A la fin de la deuxième année, la concentration en Ca est de 10,5 mg Ca g⁻¹ litière pour la litière non ensachée et de 18,9 mg Ca g⁻¹ litière dans la litière ensachée.

Evolution des rapports N/S et N/P dans la litière

L'évolution des concentrations en N, S et P des litières de hêtre non ensachées et ensachées sont positivement corrélées suivant une pente générale des rapports N/S=10 et N/P=20 (Figure 3.5). Les pentes du rapport C/P sont similaires pour les deux modalités

de dépôt. Par contre, la pente du rapport C/S est plus forte pour la litière ensachée. Pendant des 2 à 3 ans de décomposition de la litière pendant lesquelles nous avons suivi la concentrations en N, S et P ont donc le même comportement.

Evolution des rapports C/N, C/P et C/S dans la litière

Quatre mois après le début de la décomposition, les rapports C/N, C/P et C/S sont respectivement de 55, 1615 et 463 dans la litière non ensachée et de 32, 783 et 419 dans la litière ensachée (Tableau 3.5).

Tableau 3.5 : Evolution des rapports C/N, C/S et C/P au cours de la décomposition de la litière de hêtre ensachée (t = 2 ans) et non ensachée (t = 3 ans) sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure.

Modalité de dépôt	jours	Rapports		
		C/N	C/S	C/P
litière ensachée	0	32	419	783
	131	30	337	642
	243	25	283	499
	356	22	239	405
	475	21	229	370
litière non ensachée	0	55	463	1615
	134	48	422	1008
	225	39	404	723
	326	32	355	558
	574	30	326	510
	714	27	256	407
	862	26	302	506
	987	26	296	529



masse résiduelle (en % de la masse initiale)

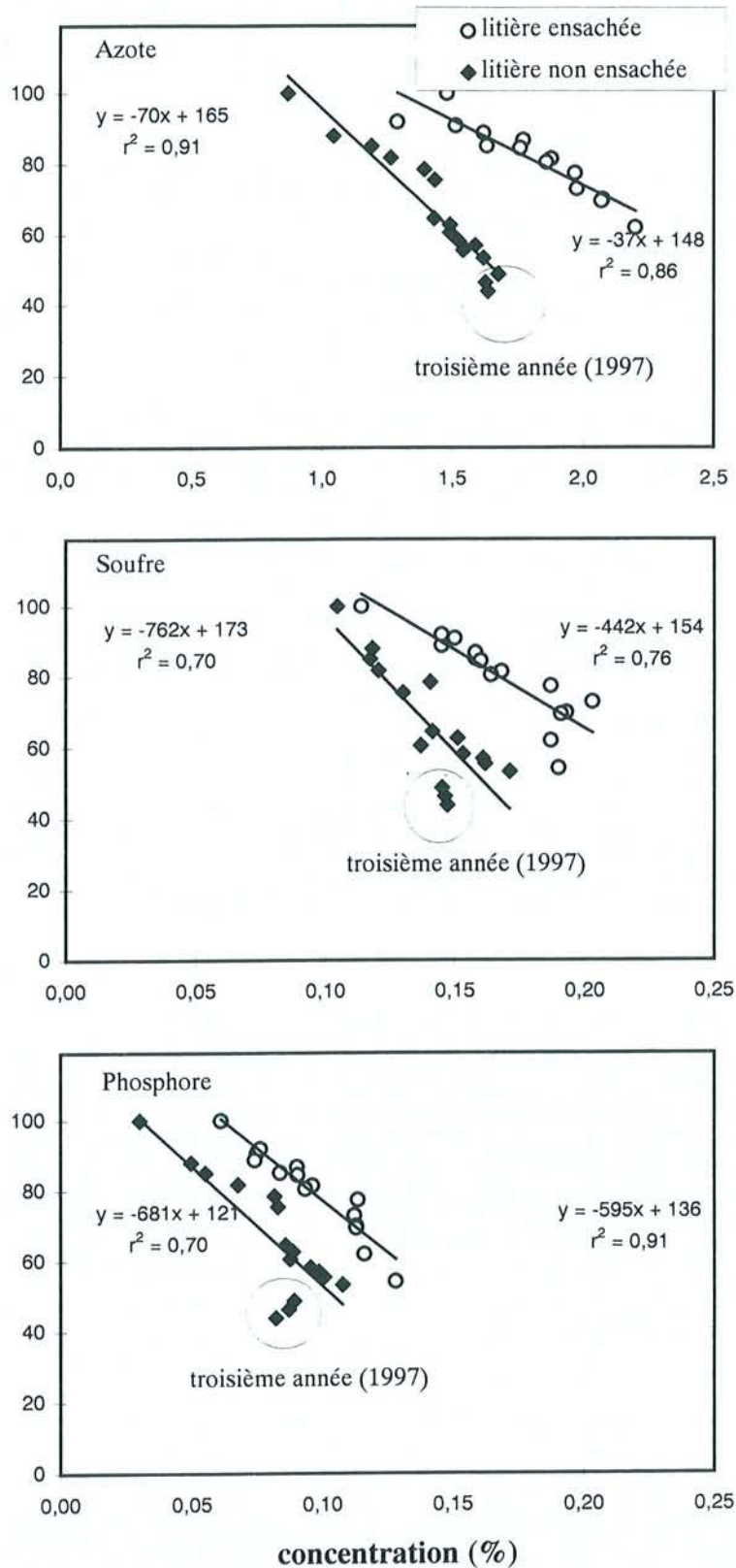


Figure 3.6 : Corrélation entre la concentration actuelle en N, P et S dans la litière ensachée et non ensachée et la masse résiduelle de la litière.

Cette différence provient de la faible concentration initiale en N et P des litières non ensachées. Ces valeurs sont supérieures aux valeurs seuil d'environ 15 à 33 pour C/N, 200 pour C/P et 200 à 400 pour C/S, signalées par Staaf (1980), comme autorisant le début de la minéralisation et la libération de ces éléments. Pendant la première année, une baisse continue des trois rapports se produit dans les deux expériences indépendamment des modalités de dépôt. Ces rapports atteignent les valeurs seuils à l'issue de la première année pour les litières ensachées, et à l'issue de la deuxième année pour les litières non ensachées. On constate que ces rapports se stabilisent, alors que la concentration des différents éléments décroît, indiquant leur libération simultanée.

Evolution entre les concentrations en N, S et P et la masse résiduelle de litière

Pour les deux modalités de dépôt, une corrélation linéaire négative a été observée entre la concentration en N, S, P et la masse de la litière résiduelle pendant la décomposition de la litière de hêtre (Figure 3.6). Cette relation négative a été observée jusqu'à une perte de masse d'environ 50%. Au-delà de cette valeur, elle existe toujours, mais elle n'est plus linéaire. La pente de cette droite de régression permet d'estimer combien de N, S et P sont incorporés dans la litière par unité de C minéralisé (perte en masse). Plus la pente est faible, plus on a d'éléments incorporés dans la litière. Les pentes de régression montrent que le comportement de N, P et S est peu différent pour les deux modalités de dépôt. Cependant, les concentrations en P et S, mesurées dans la litière pendant la troisième année, ne se trouvent plus sur la droite de régression. Ceci montre un changement radical du comportement de ces éléments. La concentration en N et P diminue alors plus vite que la perte en masse indiquant que ces éléments sont fortement libérés.

Variation de la masse d'éléments minéraux dans la litière au cours de la décomposition

La variation de la masse d'éléments minéraux dans la litière est le produit de l'évolution de la concentration par l'évolution de la masse de litière. La perte en masse des litières est, par hypothèse, considérée comme identique dans les deux modalités de dépôt. De façon à comparer les deux modalités de dépôt, les variations relatives en % de

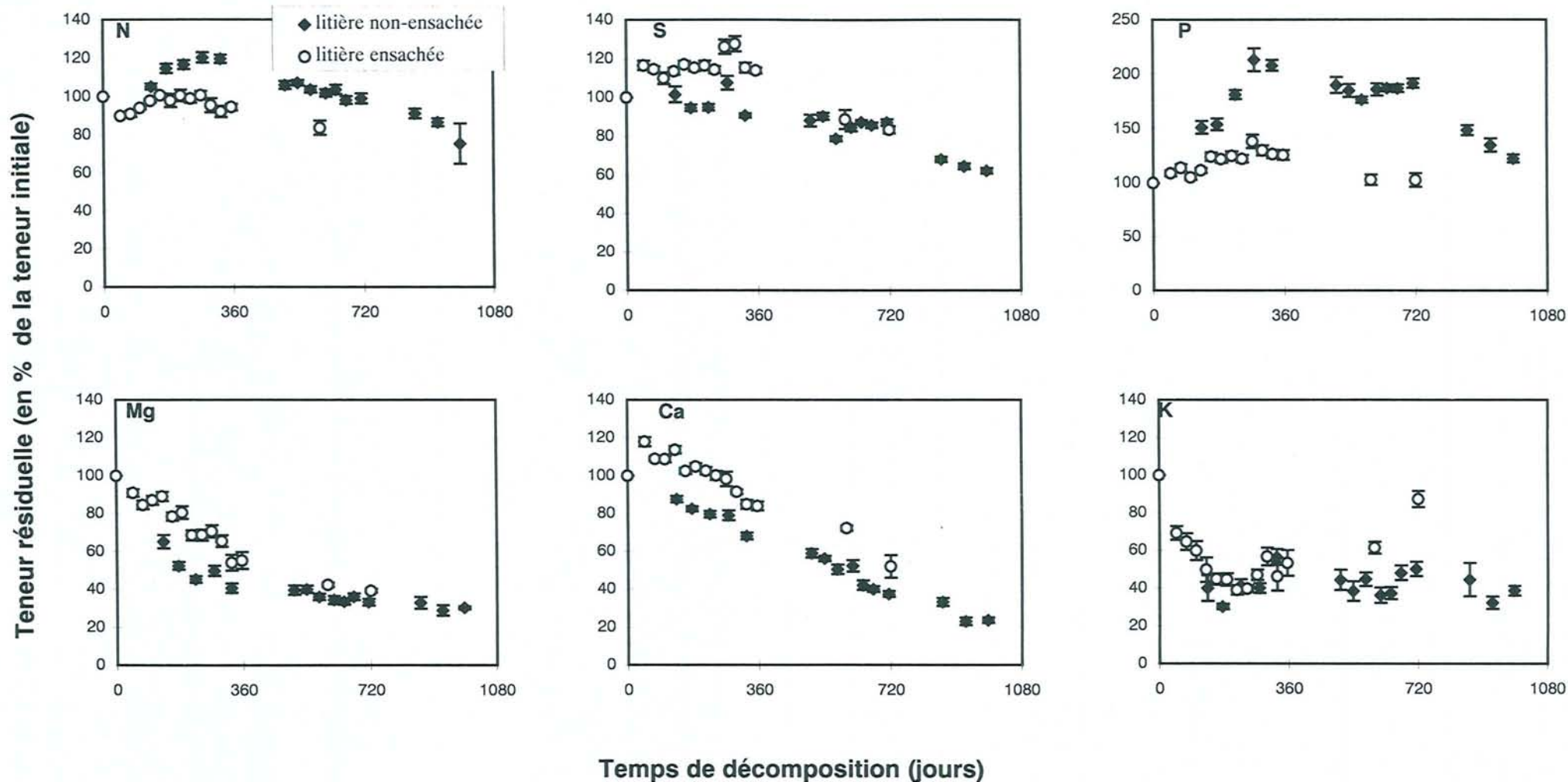


Figure 3.7 : Teneur en éléments minéraux majeurs dans la litière non ensachée (n = 10) et dans la litière ensachée (n = 8). Les barres verticales représentent l'erreur standard.

la masse initiale, ont été représentées dans la Figure 3.7. La masse de S dans la litière reste stable au cours de la première année, puis décroît à partir de la deuxième année de dépôt (Figure 3.7). La perte s'accélère pendant la troisième année pour atteindre 40% de la masse initiale.

La masse de P contenue dans la litière, augmente au cours de la première année, fortement dans la litière non ensachée dont les teneurs initiales sont faibles et plus faiblement la litière ensachée. Au cours de la deuxième année, la masse de P se stabilise au niveau maximal atteint, puis la masse décroît au cours de la troisième année. La masse de K diminue pendant l'hiver, d'environ 60%, dans les deux modalités de dépôt, puis elle se stabilise à environ 40% de la teneur initiale (Figure 3.7).

Dans les deux modalités de dépôt, la masse de Mg diminue rapidement au cours de la première année, puis beaucoup plus lentement (Figure 3.7). La litière ne contient plus qu'environ 40% de la masse initiale de Mg après deux ans. Mise à part l'augmentation initiale de Ca dans la litière ensachée, l'évolution de la masse de Ca suit celle de la masse de litière (Figure 3.7).

Gains et pertes des éléments minéraux au cours de la décomposition de la litière

Les gains et les pertes en éléments minéraux dans la litière non ensachée et ensachée sont comparés dans la Figure 3.8. Nous observons des pertes massives de K et Mg pour les deux modalités de dépôt, tandis que la perte de Ca est très proche de la perte en masse de la litière non ensachée. Dans la litière ensachée, la perte de Ca se manifeste plus lentement. Les pertes de K, Mg et Ca atteignent 65 à 75% à la fin de troisième année (Figure 3.8A). Des gains considérables en P (jusqu'à 100%) et N ont été mesurés dans la litière non ensachée pendant la première année. Par contre, le gain en P est plus faible dans la litière ensachée (Figure 3.8B). Pendant la troisième année, les intrants en N et P subissent une forte chute et les valeurs s'approchent de leur valeur initiale. Nous avons observé, pendant une période de deux ans, soit une faible perte en S dans la litière non ensachée, soit un faible gain dans la litière ensachée. Alors que la troisième année, nous ne distinguons plus qu'une perte pour S.

Le perte d'un élément est souvent interprétée comme une libération de cet élément, et, un gain, comme une immobilisation (Blair, 1988). Nous n'avons pas utilisé

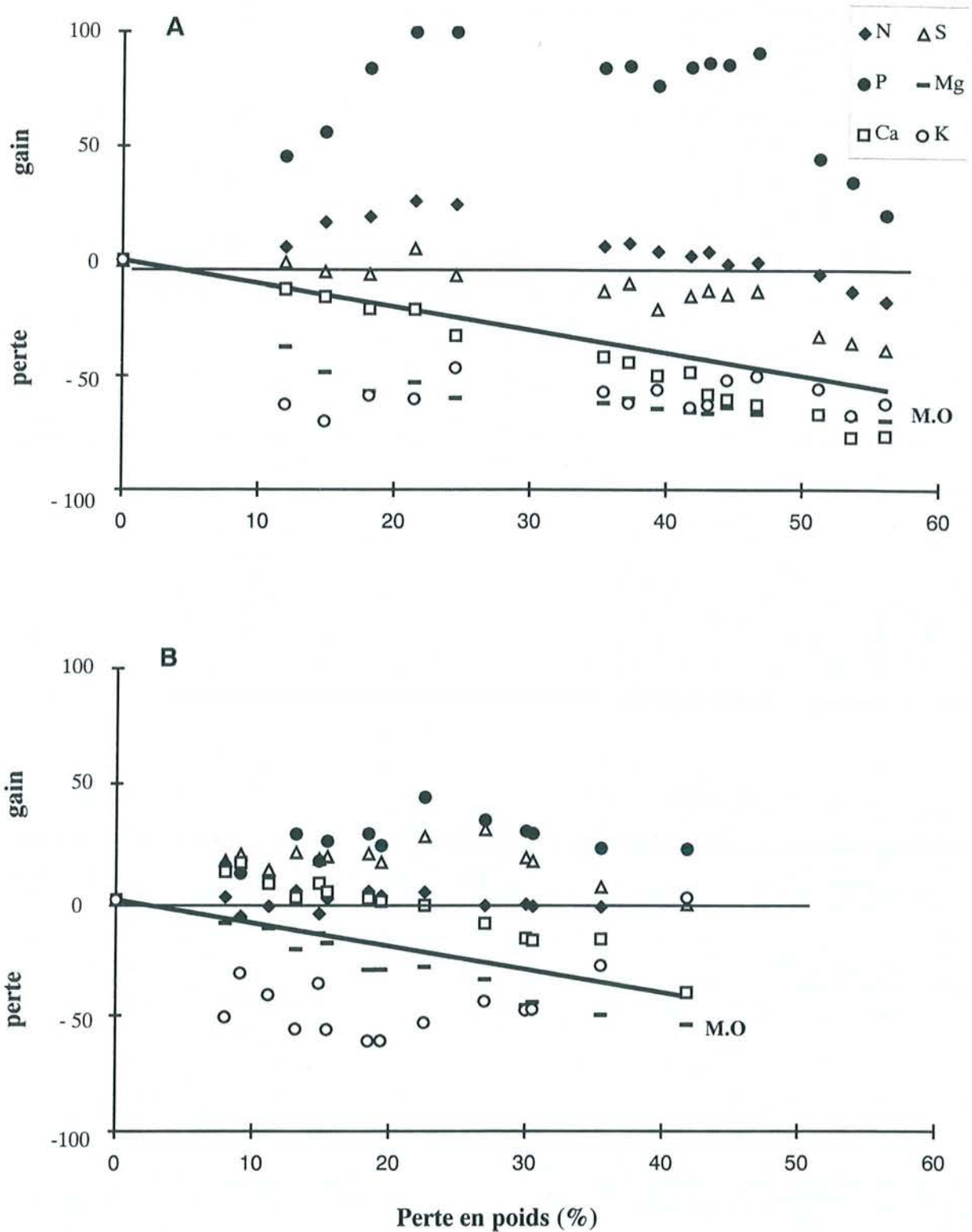


Figure 3. 8 : Gains et pertes des éléments minéraux majeurs pendant la décomposition de la litière de hêtre sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure. La litière de hêtre est distribuée dans les cinq placettes expérimentales (A = litière non ensachée) ou enfouie dans des sachets (B = litière ensachée). M.O = matière organique résiduelle.

ces termes pour éviter toute interprétation ou spéculation abusive.

3.2.3 Discussion

L'étude de l'évolution de la composition en éléments minéraux montre que la litière de hêtre perdent rapidement K, Mg et Ca, dès qu'elle est déposée au sol. Par contre, S, P et N s'accumulent transitoirement dans la litière pendant une durée variable allant de un à deux ans avant d'être libérés. L'intensité des efflux varie dans l'ordre $K > Mg > Ca$ et la masse perdue après trois ans dans l'ordre $Ca > Mg > K$. Cette libération rapide de cations a déjà été observée pour différents types de litière de feuillus (Lemée et Bichaut, 1973 ; Gosz *et al.*, 1973 ; Blair, 1988 ; Joergensen et Meyer, 1989). Après trois ans de décomposition de la litière, les pertes affectent tous les éléments avec une intensité décroissante suivante : $Ca > Mg > K > C > S > N > P$.

La chute rapide des concentrations et de quantités de K et Mg est liée à la proportion élevée de ces éléments présents sous forme soluble. La grande variabilité de la teneur en K dans la litière partiellement décomposée est très probablement liée aux apports de K par les pluviocessivats. L'apport de K au sol par les pluviocessivats est souvent supérieur à l'apport de K par la litière (Swank, 1986). La perte plus rapide de Mg de la litière non ensachées pourrait être due à un effet climatique (lessivage par la pluie).

Dans la litière, Ca se trouve surtout dans la paroi cellulaire sous forme d'oxalate et de pectate de calcium, ce qui explique que sa masse diminue comme celle du carbone (Staaf, 1980 ; Berg et Staaf, 1982). Il pourrait être exporté lié à des fragments de litière, par la micro- et la macrofaune du sol. En effet, les vers de terres (lombrics) sont capable de transporter du matériel biologique (ex. spores de champignons, Gange, 1993) à travers les différents horizons du sol (Scheu et Wolters, 1991). La libération plus faible de Ca dans la litière ensachée pourrait s'expliquer par l'exclusion de la macrofaune des sachets.

Le soufre se trouve essentiellement associé à l'azote dans les protéines et les polymères bruns. Ceux-ci sont dégradés plutôt par la biomasse fongique de la litière (Toutain, 1981). Suivant ce raisonnement, le soufre sera libéré après la dégradation des polymères bruns par les champignons. Dans les deux modalités de dépôt, la libération nette de soufre commence à partir de la deuxième année, puis s'accélère (Figure 3.8). Le rapport C/S initial dans la litière de hêtre se situe entre 420 et 460. La libération de S commence quand le rapport C/S s'approche de 200. Le même comportement a été

observé pendant la décomposition de la litière de chêne (Blair, 1988).

Une libération de P a souvent été constatée à partir d'un rapport C/P de 200 à 300 (Staaf, 1980 ; Blair, 1988). Ce rapport est de l'ordre de 800 à 1600 dans les litières au début de l'expérience réalisée dans la hêtraie d'Aubure, parce que la concentration en P de la litière apportée est très inférieure à celle de la litière autochtone. Ceci explique certainement la forte incorporation de P extérieur dans la litière. Néanmoins, une immobilisation de P dans la litière de hêtre en voie de décomposition a aussi été remarquée dans d'autres études (Lemée et Bichaut, 1973 ; Blair, 1988). L'incorporation massive de P et N exogènes dans la litière signifie que la décomposition est limitée par la faible teneur de ces éléments.

Nous avons estimé l'apport annuel des éléments minéraux étudiés par an et par unité de surface (Tableau 3.6). Les apports en éléments minéraux sont calculés à partir de résultats obtenus pour la décomposition de la litière non ensachée. La chute annuelle de litière (calculée à partir des feuilles mortes) dans le peuplement de hêtre à Aubure, est d'environ 2000 kg ha⁻¹ an⁻¹. Les apports de N et Ca sont les plus importants (Tableau 3.6). La perte en masse de la litière est de 1122 kg ha⁻¹ (56%) trois ans après le dépôt de la litière. La litière annuelle contient 17 kg N ha⁻¹ et seulement 4,3 kg ha⁻¹ de moins après trois ans ; cette baisse ne s'étant produite que pendant la troisième année. A l'issue de trois années de décomposition des litières non ensachées, le bilan du P libéré par la litière est nul. Cette particularité résulte de la faible teneur en P initialement présent. Elle est illustrée par l'incorporation relativement faible de P exogène dans la litière ensachée, dont la concentration initiale en P était plus élevée. La litière annuelle contient 2,1 S kg ha⁻¹. Près de 0,8 kg S ha⁻¹ ont été libérés après trois ans, dont la plus grande partie pendant la troisième année.

Tableau 3.6 : Estimation de la variation annuelle des éléments minéraux (N, S, P, Mg, Ca, K) contenus dans la litière de hêtre marquée, après un an, deux ans et trois ans de décomposition sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure. Les valeurs sont exprimées en kg ha⁻¹.

	Masse	N	S	P	Mg	Ca	K
Initiale	2000	17,4	2,1	0,7	2,2	30,2	6,2
1 an	-490,2	+3,4	-0,2	+0,8	-1,3	-9,7	-2,7
2 ans	-443,4	-3,6	-0,1	-0,1	-0,2	-9,2	-0,4
3 ans	-188,6	-4,1	-0,5	-0,5	-0,07	-4,1	-0,7
Total	-1122,2	-4,3	-0,8	+0,2	-1,57	-23,0	-3,8
Bilan (%)	(56,1%)	(24,7%)	(38,1)	(128,5%)	(71,4%)	(76,1%)	(61,3%)

Nous observons une évolution presque identique de N, P et S ; pendant environ deux ans : une libération faible, ou inexistante, de ces éléments. Au contraire, les litières s'enrichissent par apport exogène. Pour l'azote, on peut chiffrer les différentes sources de cet apport. Environ 35% de N sont incorporés dans la litière via les champignons, 5 à 10% de N sont incorporés via la biomasse microbienne et ce qui reste par l'apport de nitrate et d'ammonium dans les pluviollessivats (cf. article B). Nous avons estimé l'incorporation de N d'origine fongique dans la litière selon l'hypothèse que l'azote fongique provient exclusivement de l'extérieur. Il est également possible qu'une partie de l'azote fongique provienne directement de la litière en décomposition. N'ayant pas procédé à des analyses isotopiques de la biomasse fongique, nous ne pouvons pas affirmer ou infirmer cette supposition. L'origine de P extérieur incorporé dans la litière est probablement due à un apport par la biomasse fongique et microbienne, car les apports de P par les pluviollessivats sont beaucoup moins importants que pour N (Marques *et al.*, 1997).

L'apport de Ca par le biais de la chute de feuille annuelle est de 30 kg Ca ha⁻¹ ; environ 23 kg Ca ha⁻¹ ont été libérés pendant les trois ans de décomposition, dont la plus

grande partie (62% de l'apport initial) pendant les première et deuxième années. Seulement 14% de l'apport initial de Ca est libéré pendant la troisième année. Environ 1,3 kg Mg ha⁻¹ sont libérés pendant la première année, cette valeur est égale à 60% de l'apport de Mg dans la litière. Plus tard, seulement 10% de Mg sont libérés. L'apport de K est de 6,2 kg K ha⁻¹, environ 2,7 kg K ha⁻¹ ont été libérés pendant la première année, et, 3,8 kg K ha⁻¹ pendant les trois ans.

Les résultats obtenus indiquent que les cations K, Mg et Ca sont libérés rapidement pendant la première année de la décomposition de la litière. La libération continue pendant la deuxième année, avec une ampleur plus faible. Ces cations rapidement libérés peuvent ensuite être prélevés par l'arbre. Inversement, N, P et S sont immobilisés dans la litière pour au moins deux ans.

Lors de la décomposition de la litière de hêtre, l'évolution quantitative de Ca, Mg et K d'un côté et N, P et S de l'autre, se distingue de façon évidente. Dès la première année suivant le dépôt, la litière s'appauvrit en Ca, Mg et K, en laissant échapper ces éléments. Ce processus permet un recyclage rapide dans l'écosystème des éléments solubles comme K et Mg. La faune peut jouer un rôle déterminant dans la libération progressive de Ca par transport de fragments de litière. La teneur en N, P et S s'accroît de façon plus ou moins forte selon l'élément par un apport de l'extérieur. Cet apport de N et P exogène rend possible l'utilisation efficace des sources internes d'N par les micro-organismes. Les rapports C/N, C/P et C/S baissent progressivement pendant les trois ans de décomposition et atteignent les valeurs seuils déclenchant la libération nette de N, S et P au cours de la troisième année. L'ampleur de l'immobilisation de N et P dans la litière en décomposition dépend clairement de leur concentration initiale. Dans les expériences, réalisées sur la parcelle 15 de la hêtraie d'Aubure, les modalités de dépôt de la litière (ensachée, non ensachée) n'ont pas d'effet perceptible sur les processus étudiés, car l'apport de N et P se fait par la biomasse microbienne, les champignons et les pluviolessivats.

Dans la suite de notre étude, l'utilisation du marquage isotopique ¹⁵N va nous permettre de montrer que l'apparente rétention de l'azote par la litière correspond en fait

à une perte importante d'azote structural, compensée par une forte incorporation d'azote exogène (article B). La similitude de comportement entre N, S et P permet de penser qu'il en est de même pour ces autres éléments.

3.3 Distribution de l'azote de la litière en décomposition dans la litière, le sol et les arbres

3.3.1 Dynamique de l'azote dans le sol et la solution du sol

3.3.1.1 Introduction

La teneur en N dans le compartiment solide du sol est fortement liée à la quantité de matière organique, c'est-à-dire à l'humus du sol. La forme d'humus, souvent caractérisée par le rapport C/N, donne des informations spécifiques sur le fonctionnement du cycle d'azote. Dans le site étudié, le stock de matière organique est principalement alimenté par la chute annuelle des feuilles (Dambrine, comm. pers.). Selon la vitesse de la décomposition, la quantité de matière organique facilement dégradable varie ; elle est utilisée comme source de carbone et d'éléments minéraux par les micro-organismes du sol. L'azote de la matière organique n'est pas directement accessible aux arbres qui utilisent de préférence de l'azote inorganique (NH_4^+ , NO_3^-) (Plassard *et al.*, 1997).

Cependant, la minéralisation de l'azote organique par les micro-organismes rend l'azote accessible aux arbres qui peuvent alors le prélever. La minéralisation comprend deux étapes, l'ammonification et la nitrification avec une production, respectivement, de NH_4^+ et NO_3^- . L'azote minéral peut ensuite être prélevé par l'arbre ou être incorporé dans la biomasse microbienne du sol. Cette dernière contient jusqu'à 3% de l'azote total d'un sol (Bauhaus, 1994). Le sol contient aussi une fraction de l'azote organique soluble, composée d'acides aminés, de protéines et d'autres composés azotés.

La solution du sol reflète la disponibilité des éléments nutritifs pour le prélèvement par la plante. Plusieurs formes principales d'azote se trouvent dans la solution du sol, le nitrate, l'ammonium et l'azote organique soluble. Ces deux formes d'azote issues de la minéralisation de la matière organique du sol, constituent une source d'azote facilement assimilable pour les racines de l'arbre.

3.3.1.2 Résultats

L'humidité du sol

L'évolution de l'humidité pondérale dans les dix premiers centimètres du sol, mesurée aux dates des prélèvements (Tableau 2.1), est présentée dans la Figure 3.9.

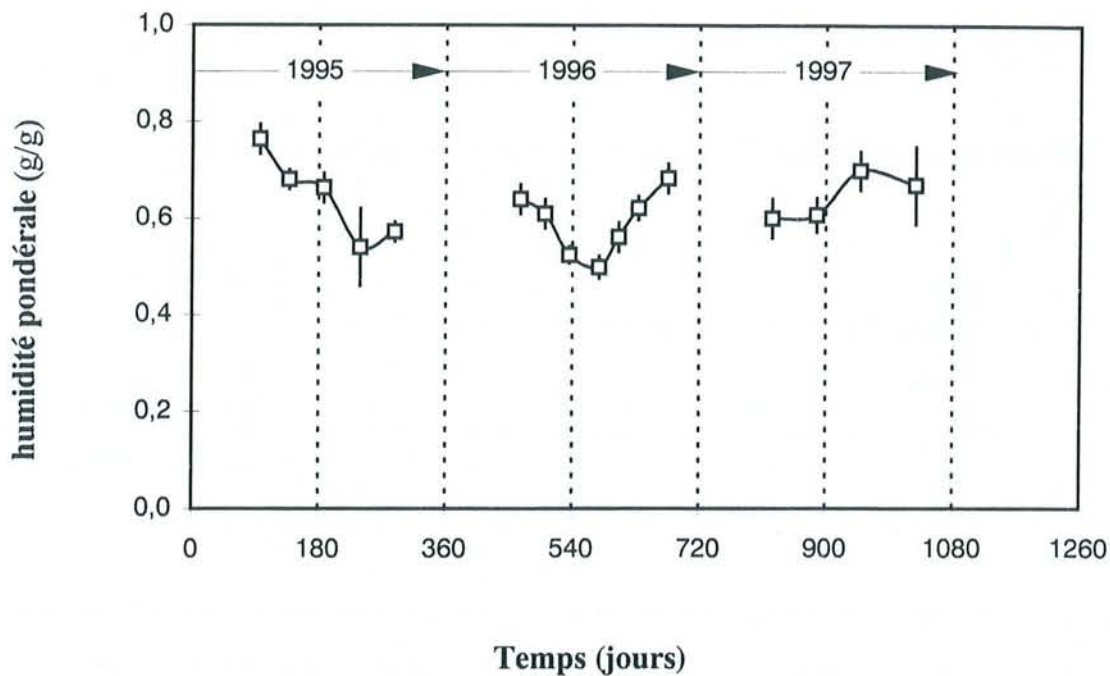


Figure 3.9 : Humidité pondérale (g/g) dans le sol (0 - 10 cm). Les barres verticales représentent l'erreur standard (n = 20).

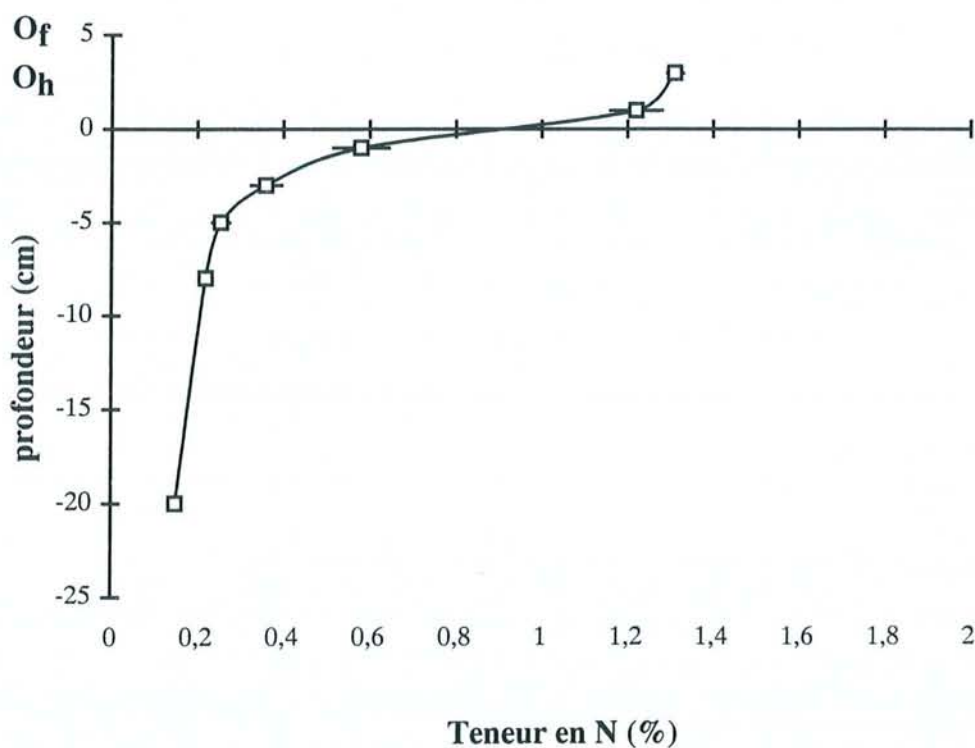


Figure 3.10 : Teneur en N dans la couche organique et dans le sol minéral jusqu'à 20 cm de profondeur. (n = 10 pour la couche organique et n = 140 pour le sol minéral). Les barres horizontales représentent l'erreur standard.

L'humidité pondérale, exprimée par rapport à la masse sèche du sol, varie de 0,5 à 0,8 (g/g) sur les trois ans. En 1995, l'humidité du sol diminue continuellement d'avril à octobre suite à la sécheresse estivale marquée. Le sol s'assèche progressivement au cours de l'été 1996. Par contre, en 1997, aucun effet saisonnier ne s'est manifesté, l'humidité a très peu varié entre les quatre prélèvements. En avril, le sol est souvent très humide suite à la fonte des neiges. Indépendamment de nos mesures, nous avons observé, à plusieurs occasions, que le sol du site expérimental était saturé d'eau.

Teneur en N dans la fraction solide du sol

Pendant les trois ans de l'étude, la quantité de N dans le compartiment solide du sol varie très peu. La distribution de l'azote dans le profil du sol est typique de la plupart des sols forestiers (Figure 3.10). Dans l'humus, la concentration en N est de 1,3% d'azote dans la couche F et de 1,2% d'azote dans la couche H. La transition entre la couche organique et le sol minéral est caractérisée par une forte baisse de la concentration en N, elle est de 0,6% d'azote entre 0 et 2 cm et de 0,22% d'azote entre 6 et 10 cm de profondeur. Cette diminution se poursuit avec une moindre ampleur dans les horizons plus profonds. Nous avons mesuré une concentration moyenne de 0,15% d'azote entre 10 et 30 cm de profondeur.

Teneur en N dans la biomasse microbienne

La biomasse microbienne du sol peut être exprimée par la teneur en N microbien (N_{mic}). Cette teneur est en effet proportionnelle à la biomasse microbienne (Vance *et al.*, 1987). En trois ans, la concentration en N_{mic} a progressivement augmenté (Figure 3.11). Nous n'avons pas constaté d'effet saisonnier marqué sur la concentration en N_{mic} , ni de relation avec la teneur en eau dans le sol. Cependant, en 1997, la biomasse microbienne a faiblement augmenté pendant l'été. En avril 1995 et 1996, la biomasse microbienne a été d'environ 20 à 40% supérieure à celle du reste de l'année. Nous avons mesuré une très forte augmentation de la cette biomasse en septembre 1996, mais, un mois plus tard, elle diminue et atteint le niveau précédent. Cette baisse ne se traduit pas par une augmentation de la concentration en nitrate et en ammonium dans l'azote extractible du sol suite à la minéralisation de N_{mic} . La variation de la biomasse microbienne n'a pas d'effets immédiats

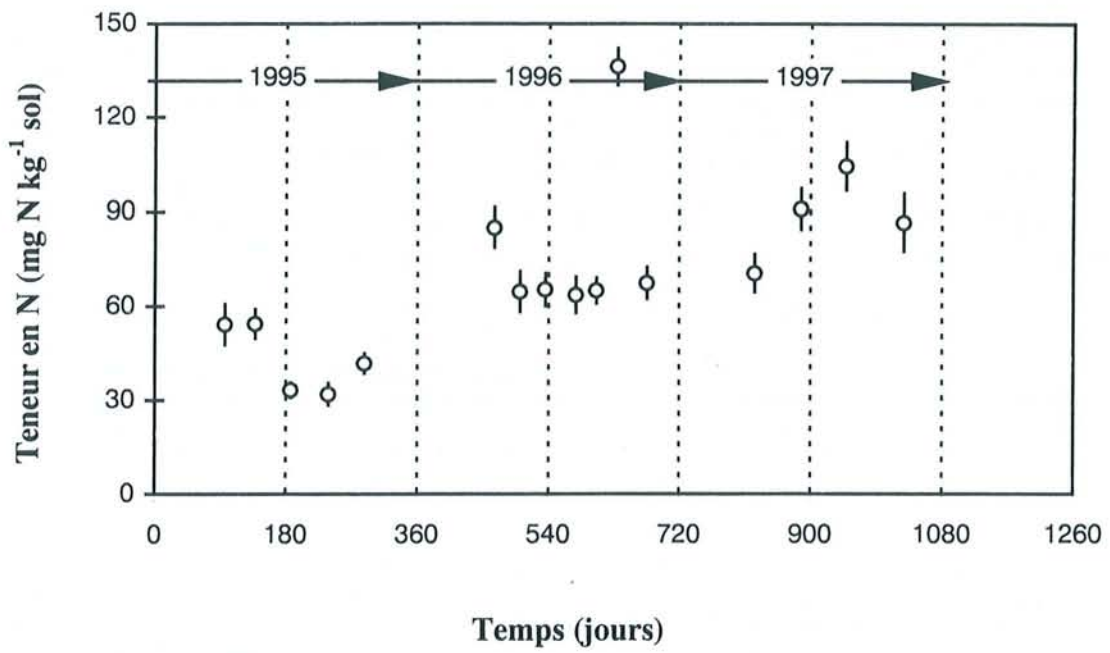


Figure 3.11 : Teneur en N dans la biomasse microbienne du sol (0 - 10 cm). Les barres verticales représentent l'erreur standard (n = 20).

sur la concentration en N minéral du sol (Bauhaus, 1984). Nous avons vu que les concentrations en nitrate et en ammonium augmentent pendant l'été, mais la biomasse microbienne varie très peu.

Teneur en N et ^{15}N minéral dans l'extrait et la solution de sol

La variation de la concentration en N minéral (NH_4^+ , NO_3^-) dans le sol (0 à 10 cm de profondeur), pendant les trois ans de l'étude, est présentée dans la Figure 3.12A. La moyenne des concentrations en nitrate et en ammonium baisse de 1995 à 1997. Les concentrations en nitrate et en ammonium varient suivant un cycle annuel. Elles sont toujours plus fortes en été qu'en automne. Pendant deux ans, la concentration en ammonium était supérieure à celle en nitrate. Par contre, les valeurs d'ammonium diminuent fortement au cours de la troisième année pour devenir inférieures ou égales à celles du nitrate. Pendant l'année 1995, les concentrations en nitrate et en ammonium varient beaucoup d'un prélèvement à l'autre, ainsi qu'entre les cinq placettes. En 1996 et 1997, cette variabilité était plus faible. En avril de chaque année, la concentration en nitrate est toujours faible et les valeurs mesurées sont presque identiques. Par contre, à la même date, la concentration en ammonium est jusqu'à dix fois supérieure à celle en nitrate. En quelques semaines, la concentration en ammonium diminue fortement dans la plupart des cas. Ceci montre une rapide utilisation de l'ammonium pour la nitrification, pour le prélèvement par l'arbre ou pour une immobilisation dans la biomasse microbienne.

La variation de la concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ dans le sol (0 à 10 cm de profondeur) est présentée dans la Figure 3.12B. La concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ dans le sol varie suivant un cycle annuel. L'enrichissement isotopique du nitrate et de l'ammonium est presque identique dans la plupart des prélèvements (Figure 3.12C). Nous avons mesuré une forte augmentation de la concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ dans le sol en juillet 1995 suite au dépôt de la litière ^{15}N en novembre 1994. La concentration en $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ est de 30% supérieure à celle en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$. Plus tard, la concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ diminue progressivement. En 1996, l'évolution de la concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ ressemble à celle mesurée l'année précédente avec un pic en juillet, mais la concentration en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ est supérieure à celle de $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$. Par contre, en 1997, les concentrations en $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ et $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ sont très faibles.

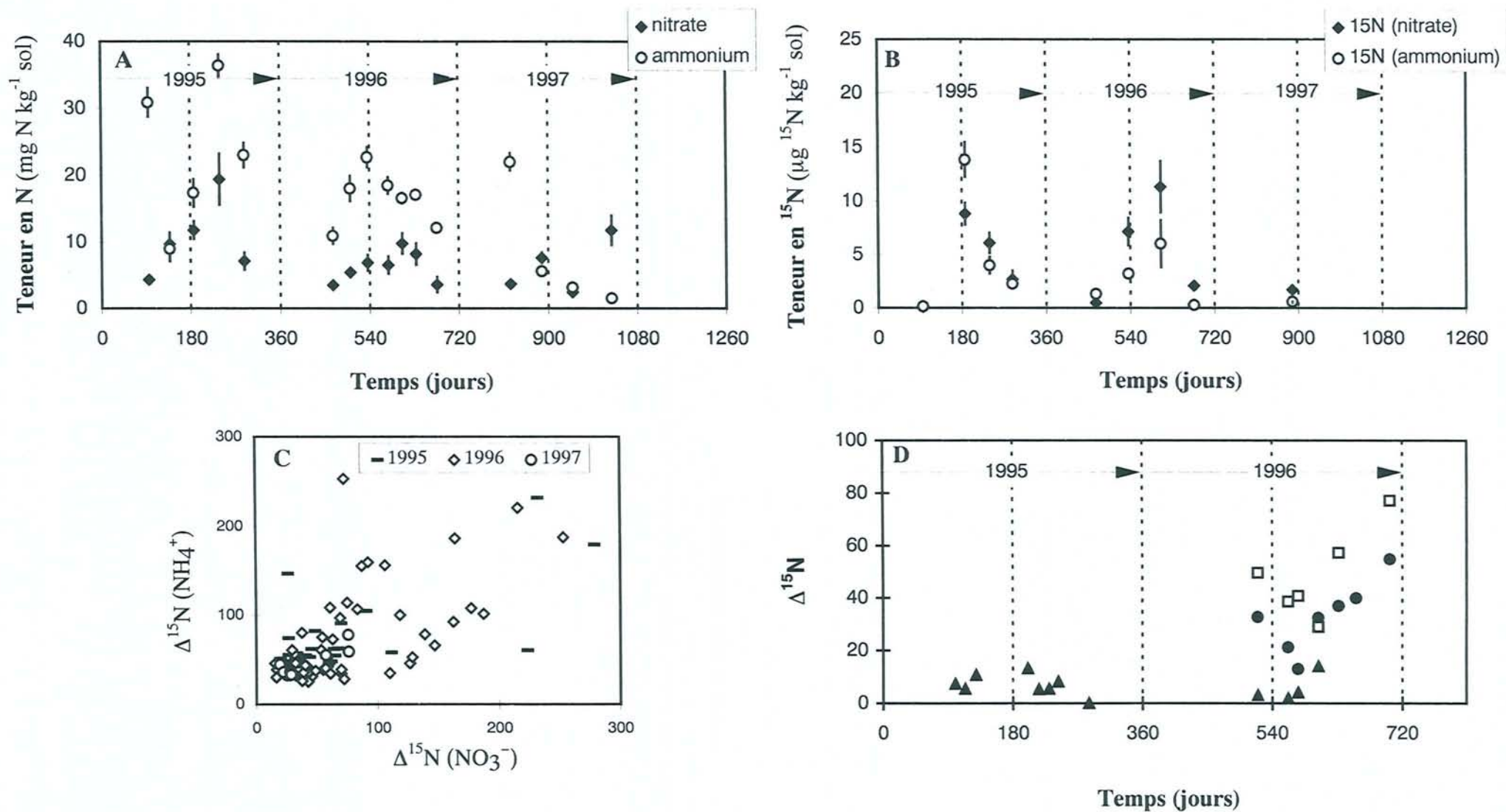


Figure 3.12 : (A) Variation de la concentration en NH_4^+ et en NO_3^- dans l'extrait de sol (0 - 10 cm). (B) Variation de la concentration en $^{15}\text{NH}_4^+$ et en $^{15}\text{NO}_3^-$ dans l'extrait de sol. (C) Relation entre $\Delta^{15}\text{N}(\text{NO}_3^-)$ et $\Delta^{15}\text{N}(\text{NH}_4^+)$ dans l'extrait de sol. (D) Variation de $\Delta^{15}\text{N}(\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+)$ dans la solution du sol prélevée à -15 cm (\square , \bullet) et à -30 cm (\blacktriangle) de profondeur. Les barres verticales représentent l'erreur standard ($n = 20$).

Indépendamment de la profondeur et de la date de prélèvement, la concentration en NO_3^- dans la solution du sol est toujours supérieure à celle en NH_4^+ (Tableau 3.7). Aucun gradient vertical de concentration n'a pu être détecté pour le nitrate ; sa concentration est presque égale à -15 cm et à -30 cm. En avril 1996, la concentration en nitrate, à -15 cm de profondeur, varie entre 0,4 et 2,9 mg $\text{N-NO}_3^- \text{ l}^{-1}$ suivant la placette expérimentale. En effet, l'écart de la concentration en nitrate entre la placette n°1 et n° 2 est de l'ordre de 2,5 mg $\text{N-NO}_3^- \text{ l}^{-1}$. Pour la même profondeur, les valeurs de l'ammonium s'échelonnent entre 0,03 à 0,2 mg $\text{N-NH}_4^+ \text{ l}^{-1}$, les écarts entre les trois parcelles sont de moindre ampleur pour l'ammonium. En juin 1996, la concentration en nitrate dans la solution du sol, pour chaque profondeur, est plus élevée qu'en avril, sauf pour la placette n° 2. La même tendance existe pour la concentration en ammonium.

Tableau 3.7 : Variation de la concentration en N-NO_3^- et N-NH_4^+ (mg l^{-1}) dans la solution du sol à -15 cm et à -30 cm de profondeur, sur trois placettes (n° 1, n° 2 et témoin). (n = 2).

avril 1996		placette n° 1	placette n° 2	témoin
-15 cm	N-NO_3^-	0,4	2,9	0,85
	N-NH_4^+	0,03	0,2	0,05
-30 cm	N-NO_3^-		0,35	0,65
	N-NH_4^+		0,04	0,03
juin 1996				
-15 cm	N-NO_3^-	0,3	4,3	1,0
	N-NH_4^+	0,02	0,07	0,09
-30 cm	N-NO_3^-		0,15	1,2
	N-NH_4^+		0,03	0,08

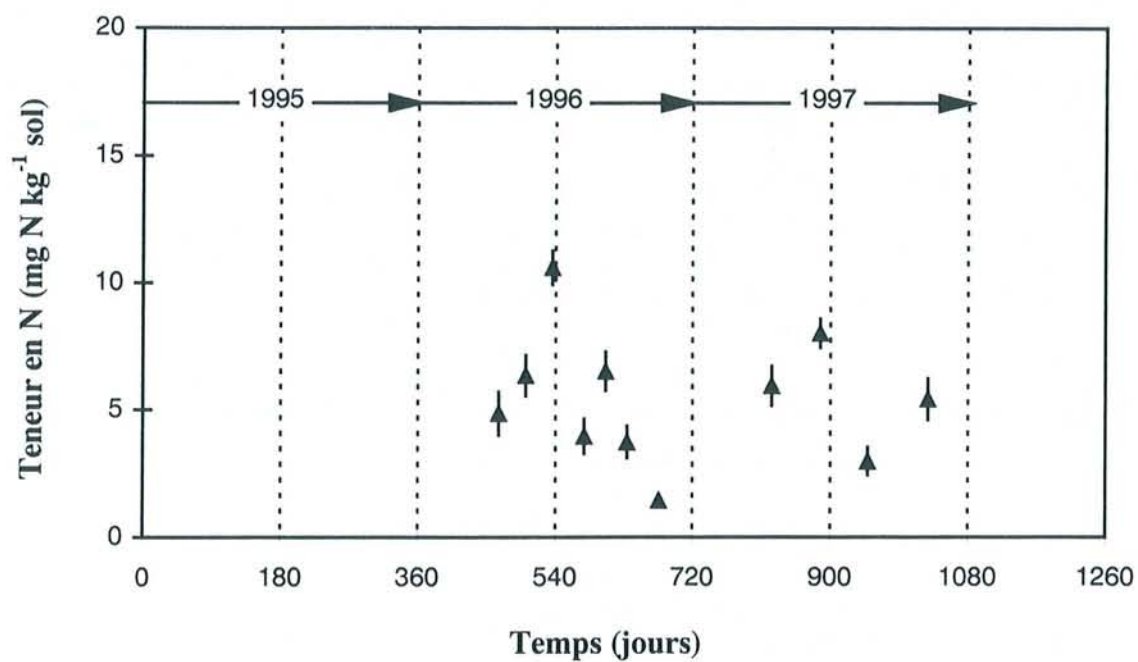


Figure 3.13 : Teneur en N organique soluble du sol (0 - 10 cm). Les barres verticales représentent l'erreur standard (n = 20).

L'enrichissement isotopique ($\Delta^{15}\text{N}$) de la fraction de l'azote minéral dans la solution du sol des horizons profonds est plus fort à -15 cm qu'à -30 cm de profondeur (Figure 3.12D). Les valeurs de $\Delta^{15}\text{N}$ varient suivant un cycle saisonnier. Ce cycle se manifeste surtout dans la solution du sol prélevée à -15 cm. Dans cet horizon, le $\Delta^{15}\text{N}$ diminue en été et augmente en automne. En 1996, les valeurs de $\Delta^{15}\text{N}$ s'échelonnent entre 13 et 57. En 1995, la plupart des valeurs de $\Delta^{15}\text{N}$, dans la solution du sol prélevée à -30 cm, est légèrement au-dessus de zéro, ce faible enrichissement varie peu pendant l'année, une baisse de $\Delta^{15}\text{N}$ est seulement remarquée en automne. Par contre, pendant l'année suivante, ces valeurs sont plus basses, excepté en automne où le $\Delta^{15}\text{N}$ augmente fortement. La distribution de $\Delta^{15}\text{N}$ dans la solution du sol, avec des valeurs plus élevées à -15 cm qu'à -30 cm, ressemble à celle de la fraction solide du sol (Figure B6).

Teneur en N organique soluble du sol

L'évolution de la concentration en N organique soluble (N_{OS}) du sol (0 à 10 cm de profondeur) est présentée dans la Figure 3.13. Nous n'avons pas obtenu de résultats pendant la première année, parce que la méthode de fumigation-incubation utilisée en 1995 ne permet pas de mesurer cette fraction. La concentration en N_{OS} varie suivant un cycle annuel. Elle augmente progressivement pendant le printemps et atteint un maximum en juin, ensuite, la concentration en N_{OS} diminue rapidement. Nous avons mesuré un deuxième pic de concentration en N_{OS} en août 1996 et en octobre 1997. Elle diminue ensuite rapidement durant l'automne 1996. La variation annuelle de la concentration en N_{OS} ressemble à celle des concentrations en nitrate et en ammonium. De plus, les valeurs de N_{OS} sont du même ordre de grandeur que les valeurs en nitrate.

Les différentes fractions azotées dans le sol (0 à 10 cm)

La variation des valeurs moyennes, ainsi que celle des minimales et maximales des différentes fractions de N dans le sol (0 à 10 cm de profondeur), exprimées en kg N ha^{-1} , sont présentées dans le Tableau 3.8. Chaque année, les concentrations moyennes, minimales et maximales de N dans chaque compartiment, ont été sélectionnées afin de les comparer. Le sol minéral (0 à 10 cm) de la hêtraie contient entre 2100 et 2400 kg N ha^{-1} . Ce stock d'azote varie peu pendant les trois années de l'expérience. Par contre, nous

avons mesuré une augmentation successive de N_{mic} , c'est-à-dire de la biomasse microbienne du sol. En 1995, la biomasse microbienne contenait en moyenne 26,3 kg N ha⁻¹, en 1996, 47,8 kg N ha⁻¹ et en 1997, 53,8 kg N ha⁻¹. La relation entre N_{mic} et le stock de l'azote dans le sol (N_{total}) a été de 0,9 à 1,5 en 1995, de 1,8 à 3,9 en 1996 et de 2,1 à 3,0 en 1997.

Les valeurs maximales pour le nitrate et l'ammonium ont été plus fortes la première année après la mise en place de l'expérience (respectivement 12 et 22 kg N ha⁻¹). En 1996 et 1997, les valeurs minimales et maximales de nitrate ammonium ont presque été similaires. Ceci a aussi été le cas pour les valeurs de N_{OS} . L'année 1995 se distingue des autres années par un comportement différent dans la plupart des compartiments azotés du sol.

Tableau 3.8 : Quantité (moyenne, minimale et maximale) de N (kg N ha⁻¹) dans les compartiments solides (N_{total} , N_{mic}) et liquides du sol (NO_3^- , NH_4^+ , N_{OS}), de 1995 à 1997, mesurée pendant la période d'avril à novembre.

compartiment azoté	1995			1996			1997		
	moy.	min.	max.	moy.	min.	max.	moy.	min.	max.
N_{total}	2406			2098			2157		
N_{mic}	26,3	19,5	33,2	47,8	38,9	83,1	53,8	43,1	63,7
$N(NO_3^-)$	6,4	2,7	11,9	3,8	2,2	5,0	3,9	2,3	7,3
$N(NH_4^+)$	14,2	5,5	22,2	10,1	6,7	13,8	4,9	0,9	13,4
N_{OS}				3,3	0,9	6,5	3,4	1,8	4,9

3.3.1.3 Discussion

Le dépôt de la litière de hêtre sur la surface des placettes s'est accompagné d'une perturbation de la couche organique du sol. En effet, avant de distribuer la litière marquée en ¹⁵N sur chacune des cinq placettes, nous avons dû collecter la litière partiellement décomposée et le bois mort des années précédentes. Cette perturbation de la couche

organique du sol explique certainement les teneurs plus élevées en nitrate et en ammonium observées dans la solution du sol durant l'année 1995 (Figure 3.12A). Pendant cette année, la variabilité des mesures de concentrations en nitrate et en ammonium est supérieure à celle des années suivantes. Par contre, la biomasse microbienne du sol en 1995 (Figure 3.11) est inférieure aux valeurs obtenues pendant les années suivantes. Il semble que la perturbation favorise la minéralisation d'azote organique par les micro-organismes du sol (Raison *et al.*, 1987 ; Stark et Hart, 1997). En 1997, nous avons observé une forte baisse des concentrations en nitrate et en ammonium en même temps qu'une augmentation de la biomasse microbienne. Une partie du nitrate et de l'ammonium est probablement immobilisée dans la biomasse microbienne dès sa libération (Blair *et al.*, 1992).

La biomasse microbienne du sol

La biomasse microbienne dans la hêtraie d'Aubure est proche de celle mesurée par Scholle *et al.* (1992) dans une hêtraie sur moder (Solling). La répartition verticale de la biomasse microbienne dans le profil du sol suit un gradient typique, les valeurs sont généralement plus élevées dans l'humus que dans le sol minéral (Gallardo et Schlesinger, 1990 ; Ross et Tate, 1993b). Cette répartition de la biomasse microbienne dans le profil du sol est fortement liée à la concentration en carbone dans chaque horizon (Badalucco *et al.*, 1990 ; Gallardo et Schlesinger, 1990). De plus, la répartition des enzymes qui digèrent la cellulose et les protéines, dans le profil du sol d'une hêtraie sur moder, ressemble à celle du carbone (Wirth, 1990 ; Mardulyn *et al.*, 1992). La valeur de la biomasse microbienne varie selon le pH du sol et selon la saturation en base échangeable (Wolters et Joergensen, 1991 ; Anderson et Domsch, 1993). Une réduction de la biomasse microbienne a été observée dans les sols acides ayant une forte teneur en aluminium échangeable (Vance *et al.*, 1987a). La biomasse microbienne contient 2 à 5% du stock de carbone et 1 à 5% du stock d'azote dans la plupart des écosystèmes (Smith et Paul, 1990). Joergensen et Wolters (1993) ont mesuré dans les sols (0 - 10 cm) de 38 forêts de feuillus, un rapport moyen de N_{mic}/N_{total} de 2,7%. Ce rapport est corrélé positivement avec le pH du sol. La valeur du rapport N_{mic}/N_{total} de 2,4%, mesuré en 1996 et 1997 dans le sol des cinq placettes expérimentales d'Aubure (Tableau 3.9) est très

proche des résultats mentionnés dans la bibliographie (Bauhaus, 1984) En 1995, ce rapport est proche de 1, ceci est très probablement lié au prélèvement de l'horizon F. En effet, les horizons L, F et H contiennent une grande partie de la biomasse microbienne du sol (Ross et Tate, 1993a ; Scholle *et al.*, 1992). Un an après la distribution de la litière marquée en ^{15}N , la biomasse microbienne du sol se rapproche des teneurs normales.

Tableau 3.9 : Variation et rapport de la concentration en N (kg N ha^{-1}) dans la biomasse microbienne (N_{mic}) et l'N total (N_{total}) du sol.

	N_{mic} (kg N ha^{-1})	N_{total} (kg N ha^{-1})	$N_{\text{mic}}/N_{\text{total}}$ (%)
1995	26,3	2406	1,1
1996	47,8	2098	2,3
1997	53,8	2157	2,5

Mise à part une valeur très élevée en août 1996, nous n'avons mesuré, au cours de l'année, qu'une faible variation de la biomasse microbienne dans le sol. La même tendance a été observée dans d'autres expériences (Patra *et al.*, 1990 ; Bauhaus, 1994). Cependant, la quantité de la biomasse microbienne peut varier selon la saison et le type de sol (Diaz-Ravina *et al.*, 1995). Cette constance de la biomasse microbienne du sol pourrait s'expliquer par l'existence d'un flux continu de carbone en provenance de la décomposition des racines (Bauhaus, 1994). Cette constance de la quantité de la biomasse microbienne ne permet pas de faire une liaison avec la minéralisation de l'azote. La teneur en ^{15}N dans la biomasse microbienne n'a pas varié au cours des trois ans. Ceci peut s'expliquer, soit par un recyclage de ^{15}N dans la biomasse microbienne même, soit par l'existence d'un équilibre isotopique (l'importation l'exportation). Par exemple, une minéralisation d'azote en provenance de la biomasse microbienne a été observée après une longue période de sécheresse (Sparling et Ross, 1988) et en fonction de la saison (Diaz-Ravina *et al.*, 1995).

Bauhaus (1994) montre que la quantité d'azote (90 kg ha^{-1}) contenue dans la

biomasse microbienne est proche de la minéralisation et du prélèvement annuel d'azote dans les forêts feuillues tempérées (Cole, 1981). Dans notre site expérimental, la biomasse microbienne contient environ 50 kg N ha⁻¹. Le prélèvement d'azote par les arbres est proche de cette quantité d'azote, sachant que la litière tombée contient environ 30 kg de N et que le taux de renouvellement racinaire est probablement aussi élevé. Le taux de renouvellement de l'azote de la biomasse microbienne varie entre 4 et 12 mois dans les forêts tempérées (Smith et Paul, 1990) et de 1 à 3 ans dans les écosystèmes agricoles (Patra *et al.*, 1990).

¹⁵N-nitrate et ¹⁵N-ammonium

En juin 1997, les concentrations en ¹⁵N-nitrate et en ¹⁵N-ammonium sont inférieures à celles de 1995 et 1996. Cette baisse est probablement la résultante de plusieurs processus. Premièrement, la minéralisation de ¹⁵N en provenance de la litière partiellement décomposée est faible. Deuxièmement, nous n'avons pas observé d'immobilisation de ¹⁵N dans la biomasse microbienne. Troisièmement, une partie de ¹⁵N minéral a été prélevée, car l'enrichissement isotopique a continuellement augmenté dans les feuilles des arbres pendant l'année 1997. Nous avons remarqué des faibles concentrations en N minéral dans le sol ainsi qu'un faible enrichissement isotopique. Il semble que la minéralisation de l'azote organique de la litière se fasse très lentement après un flux d'azote issu d'un lessivage de la fraction soluble. Scheu et Wolters (1991) ont montré que le carbone contenu dans des boulettes fécales est minéralisé plus lentement que celui de la litière en voie de décomposition. Selon ces auteurs, le mélange de la matière organique avec des minéraux du sol ralentit la minéralisation. Une explication possible de cette faible minéralisation est qu'il y a une polymérisation de composés azotés formant des acides humiques (Melillo et Aber, 1984).

Evolution de la teneur en N dans la solution du sol

Nous avons équipé de bougies poreuses trois placettes sur les cinq étudiées, ainsi que deux placettes témoins, afin de prélever la solution du sol. Malgré plusieurs tentatives pour améliorer le fonctionnement de ces bougies, seulement 10 sur 20 ont fonctionné plus ou moins régulièrement. La texture sableuse du sol ainsi que de nombreux graviers

empêchent un bon contact entre le sol et la céramique des bougies. Pour améliorer le contact, les trous ont été enduits de boue provenant du sol, mais ceci n'a pas modifié la circulation d'eau et un prélèvement de la solution du sol s'est révélé impossible. De plus, en été, suivant l'humidité du sol, seulement deux ou trois bougies permettent le prélèvement de la solution du sol et à certaines dates. La mise sous vide (- 0,7 bar) des bougies a permis de récolter la solution du sol pendant 4 à 8 heures, une fois toutes les deux semaines en 1995 ou une fois par mois en 1996 et 1997. Pendant les mois de décembre à mars, aucun prélèvement n'a été effectué à cause du gel hivernal. Une récolte permanente de la solution du sol se révèle donc impossible avec ce dispositif. Nous ne pouvons donc pas chiffrer les pertes d'azote par drainage, d'autant que la succion appliquée inclut l'extraction d'eau liée dans laquelle la solution du sol est plus concentrée (Marques *et al.*, 1997). Malgré ces problèmes, nous avons récolté quelques données sur l'évolution de la concentration en N et en ^{15}N dans ce compartiment liquide.

La rétention de nitrate apporté par les pluviollessivats dans l'humus et le sol minéral varie de 25 à 90% (Seely et Lajtha, 1997). Leur étude montre que la perte de nitrate par lessivage a été moins importante dans un sol limono-sableux (4%) que dans un sol sableux (40%).

Indépendamment de la profondeur, la concentration en nitrate est toujours supérieure à celle de l'ammonium dans la solution du sol. Le nitrate issu de la nitrification ou des apports atmosphériques est très mobile dans la solution du sol (Marschner, 1995). La concentration en nitrate a légèrement augmenté en été, une tendance similaire a été observée par Marques *et al.* (1996).

En 1995, les valeurs de $\Delta^{15}\text{N}$ à -30 cm de profondeur sont voisins de 8. Ce faible enrichissement isotopique indique qu'une petite partie de ^{15}N , probablement sous forme de nitrate, se déplace rapidement dans le profil du sol. En 1996, l'enrichissement isotopique dans la solution du sol était plus élevé à -15 cm qu'à -30 cm. Ce gradient montre que le ^{15}N libéré par la litière est ensuite minéralisé et plutôt recyclé sur place. L'augmentation de l'enrichissement isotopique en automne s'explique probablement par une baisse de prélèvement d'azote par les racines et/ou par un flux d'eau qui peut déplacer l'azote minéral dans le profil du sol.

3.3.2 Apport d'azote dans les pluvolessivats

3.3.2.1 Introduction

Après avoir caractérisé les différentes formes de composés azotés dans les différents compartiments du sol et la biomasse microbienne, nous avons mesuré l'apport d'azote au sol par les pluvolessivats. L'apport d'azote au sol par les précipitations et par les pluvolessivats, pendant la période de végétation, est de moindre ampleur que l'apport par la chute de litière (Cole et Rapp, 1981). Les apports azotés sous forme de nitrate et d'ammonium dans les pluvolessivats s'échelonnent entre 5 et 12 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans une hêtraie voisine, âgée de 160 ans (Jussy et Colin-Belgrand, 1998). Cette quantité d'azote est modeste comparée au dépôt d'azote dans certaines forêts, où les valeurs peuvent atteindre 100 kg ha⁻¹ an⁻¹ (in Landmann et Bonneau, 1995). Les apports azotés alimentent le pool d'azote minéral du sol, mais une partie de cet azote peut être incorporée dans la biomasse microbienne du sol, être adsorbée ou immobilisée par la litière en voie de décomposition (Söderström *et al.*, 1983 ; Schulze, 1989 ; Downs *et al.*, 1996). Dans une forêt dépérissante et saturée en azote, le nitrate contenu dans les pluvolessivats est en partie lessivé (Durka *et al.*, 1995).

3.3.3.2 Résultats et Discussion

Les principaux apports d'azote dans la hêtraie sont la chute annuelle de la litière (environ 28 kg ha⁻¹ an⁻¹) et les pluvolessivats (6 à 8 kg ha⁻¹ an⁻¹). Les concentrations et les flux d'azote dans les pluvolessivats ont été mesurés pendant 5 mois d'été en 1995 (de juin à octobre) et pendant 6 mois (d'avril à septembre) en 1996.

Les apports de nitrate et d'ammonium dans les pluvolessivats sont présentés dans la figure 3.14. La teneur en azote apporté au sol est fortement liée à la quantité des pluvolessivats, c'est pourquoi nous avons choisi quelques mois typiques, pendant les deux ans, pour la présentation. Dans les pluvolessivats, le rapport NO₃⁻/NH₄⁺ est d'environ 1 en avril. En mai, la teneur en ammonium dans les pluvolessivats diminue fortement. Pendant ce mois, les feuilles débourent, puis se développent. L'apparition des feuilles détermine un changement du rapport NO₃⁻/NH₄⁺ qui augmente à environ 3. Par contre, en août et septembre, la relation NO₃⁻/NH₄⁺ devient proche de 1. En conséquence,

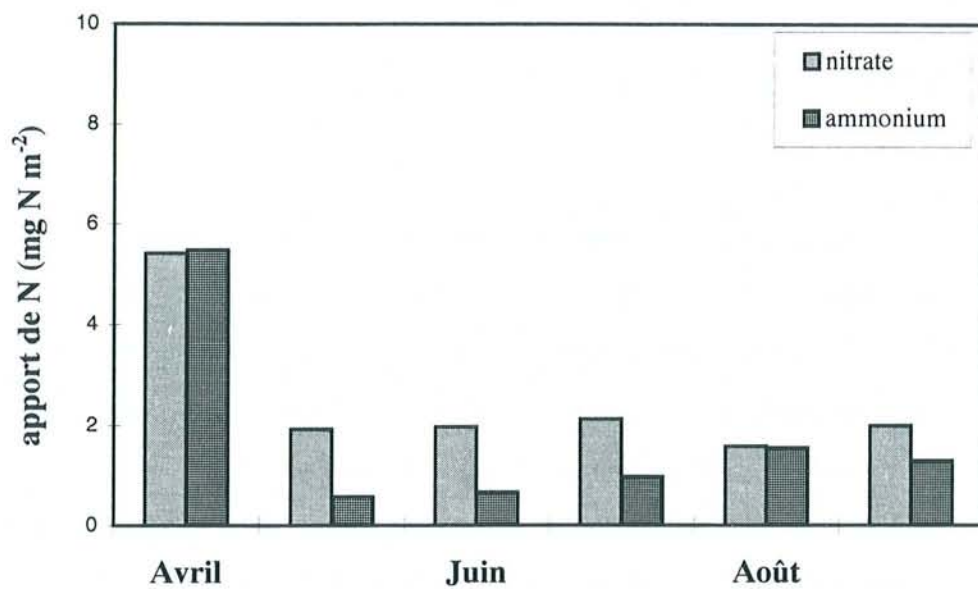


Figure 3.14 : Variations des apports mensuels en nitrate et en ammonium pendant la période d'avril à septembre de l'année 1995 à 1997. Les valeurs représentent la moyenne de cinq mesures.

l'apport de NO_3^- au sol est supérieur à celui de NH_4^+ . Une estimation approximative des apports azotés dans les pluviollessivats, par 6 mois et par unité de surface, a été effectuée, ils s'échelonnent entre 6 et 8 kg N ha^{-1} .

Le changement du rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ est probablement dû au prélèvement foliaire de l'ammonium. Plusieurs études montrent que les feuilles ou les aiguilles sont capables de prélever l'azote minéral contenu dans la pluie (Bowden *et al.*, 1988 ; Garten et Hanson, 1990). Le prélèvement foliaire de l'ammonium est supérieur à celui du nitrate (Coker *et al.*, 1987 ; Garten et Hanson, 1990 ; Garten, 1991). Les feuilles de hêtre incorporent très rapidement l'urée issue d'une pulvérisation (Zeller *et al.*, 1998). Selon l'apport atmosphérique, ce prélèvement foliaire d'azote ammoniacal peut améliorer la nutrition de l'arbre.

Pour certains types de litières comme la litière de hêtre, une incorporation de l'azote minéral des pluviollessivats dans la litière en voie de décomposition a été démontrée. Par exemple, Downs *et al.* (1996) ont mesuré une immobilisation de 1 à 1,5 kg N- NO_3^- ha^{-1} an^{-1} dans la litière de hêtre suite à un apport de 28 kg N ha^{-1} an^{-1} d'azote marqué. Cette rétention de nitrate correspond à 5% de l'apport annuel. Le mécanisme de cette rétention est très probablement l'incorporation de nitrate dans la biomasse microbienne ou fongique. La rétention dans la litière des nitrates contenus dans les pluviollessivats est généralement très faible, elle varie de 1 à 7% de l'apport dans la litière de chêne et de pin (Seely et Lajtha, 1997).

Joergensen et Meyer (1990) ont mesuré une diminution de la concentration en ammonium dans les pluviollessivats après un passage dans une couche de litière de hêtre. En plus d'une incorporation biologique de l'ammonium dans la litière (Emmet et Quarmby, 1992 ; van Vuuren et van der Erden, 1992), il a été observé une adsorption aux différents constituants de la litière, spécialement à la lignine (Axelsson et Berg, 1988 ; van Vuuren et van der Erden, 1992) et une polymérisation avec certains constituants de la litière en décomposition (Melillo et Aber 1984).

Pendant la décomposition d'une litière, la concentration en N augmente dans la plupart des cas (Berg et Staaf, 1981). Ce qui signifie que l'azote extérieur est incorporé dans la litière. Les pluviollessivats sont une des sources d'azote. Suivant la concentration en ammonium dans les pluviollessivats, les apports d'azote agissent différemment sur la

vitesse de décomposition de la litière de pin et de douglas (Koopmans *et al.*, 1998). Selon ces auteurs, un faible apport d'azote ammoniacal se traduit par une immobilisation d'environ 9% de N apporté dans la fraction facilement dégradable de la litière et par une forte minéralisation. En conclusion, la capacité de rétention de N, apporté par les pluviomessivats, dans la litière en voie de décomposition est faible pour NO_3^- mais plus élevée pour NH_4^+ .

3.3.3 Répartition de l'azote 15 de la litière en décomposition dans la litière, le sol et l'arbre

Article B : Recovery in the soil profile and trees of 15 N from beech leaves decomposing in forest floor

Bernd Zeller, Micheline Colin-Belgrand, Etienne Dambrine and Francis Martin

submitted to OECOLOGIA

Abstract: The decomposition and the fate of ^{15}N -labelled beech litter was monitored in a beech forest (Vosges mountains, France) during three years. Five circular plots (4 m², each) around 50-year-old beech trees were isolated from outstanding trees by trenching roots and inserting of a plastic sheet in the trench down to 0.3 m soil depth. After removal of the O_L-layer, an annual litterfall amount of ^{15}N -labelled litter was distributed on the soil. Samples (labelled litter, soil, fine roots, mycorrhizal root tips, leaves) were collected during the vegetation periods and analysed for total N and ^{15}N concentration. Mass loss of the ^{15}N -labelled litter was estimated by using mass loss data from a litterbag experiment set up at the field site.

An initial release of soluble litter N occurred until the start of litter decomposition and was balanced by an incorporation of external N to the litter. During 2 years, litter original N was continuously released and paralleled litter mass loss, while litter N was preferentially released during the third year. Fungal N accounted for approximately 35% of the N incorporation. Released N accumulated essentially at the soil surface. ^{15}N from the decomposing litter was rapidly (six months) detected in roots and beech leaves and its level increased regularly over the course of the decomposition experiment. After three years, about 3% of the original litter N was accumulated in the trees. ^{15}N budgets indicated that soluble N was the main source for soil microbial biomass and leaves, while soil organic N was the main source of mycorrhizal N.

Key words: Litter decomposition, N mineralisation, ^{15}N , N-uptake, beech

Introduction

Except in fertilised or heavily polluted areas, litter decomposition and mineralisation of organic matter are the major N sources for forest trees. Nitrogen is a critical element for forest growth, and is available in various forms in soils including organic nitrogen, ammonium (NH_4^+) and its nitrification product nitrate (NO_3^-). Roots can easily absorb mineral N while mycorrhizal associations increase their ability at degrading organic N (Read 1991). Uptake and conversion of N to plant or microbial N occur in most ecosystems but, the rate of each step is specific for each ecosystem (Eviner and Chapin 1997).

Little is known on the dynamics of leaching, accumulation and release of N in decomposing forest litter in beech ecosystems. A major aim of the current investigations was to study the mechanisms involved in the uptake and release of N from litter. The determination of the sizes of the N pools involved and estimates of their turnover in litter and soil had been efficiently obtained by ^{15}N tracer experiments (Berg 1988, Bottner et al. 1997). Plant residues enriched in ^{15}N have been widely used as tracers in N-cycling experiments in agricultural systems (Norman et al. 1990; Jordan et al. 1993). In forest ecosystems, ^{15}N -labelled corn straw was used as a source of N and C in studies on organic matter mineralisation (Bottner et al. 1997). However, replacing of straw from herbaceous species by labelled litter from the species under investigation (e.g. beech) would make it possible to quantify the decomposition and mineralisation of litter with few modifications to the litter layer. ^{15}N -labelled needle litter has been used in several studies on N decomposition and mineralisation in conifer ecosystems (Berg 1988, Preston and Mead 1995).

During leaf senescence, N compounds are either translocated into perennial parts, or ends in the leaf litter mainly as polyphenol-protein condensates. In beech, senescent leaves are composed of 45% cellulose and hemicellulose, 5 to 10% lignin and 25 to 35% brown polyphenol condensates which contain about 70% of the litter N (Berthelin et al. 1994). Beech litter, has a C/N ratio of 50-70 and evolves into soil organic matter, with a C/N ratio ranging from 10-30 depending on the humus type. Mull is characterized by the rapid invasion and bleaching of the annual litterfall by white rot fungi and the physical mixing of organic and mineral compounds by soil macrofauna. Intensive carbon mineralisation, rapid breakdown of N compounds, high mineralisation and nitrification rates lead to low values of the C/N ratio (< 20) in this humus form. On the other hand, moder is characterized by the accumulation of an undecomposed litter layer (L), fragmented litter layer (F) due to the activity of mesofauna especially oribatids and enchytraeids, and a humified layer (H), mainly composed of organic residues and faecal pellets of the fauna. Slow turnover of N, poor C mineralisation and nitrification rate, leading to high values of the C/N ratio (> 20) are generally recognised in this humus form. N is taken up by the trees mainly as ammonium or as organic N by mycorrhizas.

Although this distinction is widely accepted, little is known about the forms and rates of N

Table 1. Some soil chemical features of the experimental site at the Aubure beech forest. Sampling was carried out in 1994. Average mean (\pm SD) of 5 combined samples consisting of 20 single samples.

depth cm	pH (KCl)	C (%)	N (%)	org. matter (mg g ⁻¹)	bulk density (g cm ⁻³)	N (kg N ha ⁻¹)
O _{f-h}	2.85 (0.01)	25.1 (3.1)	1.20 (0.1)	430.7 (52.7)	0.018	59.1
0-10 cm	3.07 (0.40)	8.5 (3.2)	0.35 (0.05)	147.6 (55.6)	0.60 (0.12)	2100

Table 2. Nutrient content in the annual litterfall collected under 50-year-old beech at the Aubure experimental site and in the provided ¹⁵N labelled litter at beginning of the experiment.

Location	Nutrient concentration in mg g ⁻¹ litter dry weight					
	¹⁵ N	N	P	Mg	Ca	K
¹⁵N labelled litter						
experimental plots (non confined litter)	0.29	8.69	0.30	1.16	15.10	3.09
litterbag experiment (confined litter)	0.51	15.30	0.61	1.31	14.69	2.84
annual litterfall at Aubure						
1994 - 1997	n.d.	14.16	1.23	0.98	7.90	6.19

Note: ¹⁵N labelled litter were collected from a beech stand growing on a calcisol soil during autumn 1994 and 1995. n.d. = not determined

release by an annual litterfall and its contribution to tree N supply. The use of ^{15}N -labelled forest litter has recently opened new perspectives in this area (Berg 1988; Blair et al. 1992; Hart et al. 1993; Setälä et al. 1996).

In this study, we have used ^{15}N -labelled beech litter to analyse the rates of N release by beech litter, its fate in the soil and its contribution to adult tree supply in a beech ecosystem from the Vosges Mountains.

Material and Methods

Site description

An experimental site (0.1 ha) was enclosed by a fence in a dense 50 year-old beech stand located in the communal forest of Aubure (Strengbach catchment, Vosges mountains, North Eastern France, $48^{\circ}12' \text{ N}$, $7^{\circ}11' \text{ E}$) at an altitude of 1080 m above sea level. The site is exposed to the south east with an inclination of about 5° . Mean annual temperature is about 6°C . Mean annual precipitation is 1300 mm yr^{-1} and is rather evenly distributed over the year (Probst et al. 1990). The bedrock is a granite very poor in calcium and magnesium (El Gh'Mari 1995). The soil type varies between alocrisol and podzsol (AFES 1992) with a poorly developed moder type humus. The soil is acidic, sandy and rich in gravel with a low base saturation (Table 1). The humus layer is composed of a L-layer (2-3 cm), a F-layer (1 cm) and a H-layer (1 cm). Average height of the trees is 12 m, mean DBH is 11 cm (± 4 cm) and tree density is $2700 \text{ trees ha}^{-1}$. Five co-dominant trees of approximately the same DBH (8 cm) were selected for the experiment. The diameter class of the selected trees (6 to 10 cm) represented 32% of the stand. Herbs were only present in gaps.

Litter decomposition experiments

Non confined litter

A circular plot of 4 m^2 around each of the five selected beech trees was isolated from surrounding trees by trenching roots and insertion of a plastic ring down to 0.3 m soil depth (Figure 1). In the autumn of 1994, a nylon net was fixed on the experimental plot surface, annual litterfall was collected fortnightly, air dried and weighted. The total amount of collected litterfall was $200 \text{ g litter m}^{-2}$ ($\pm 25 \text{ g}$, $n = 5$).

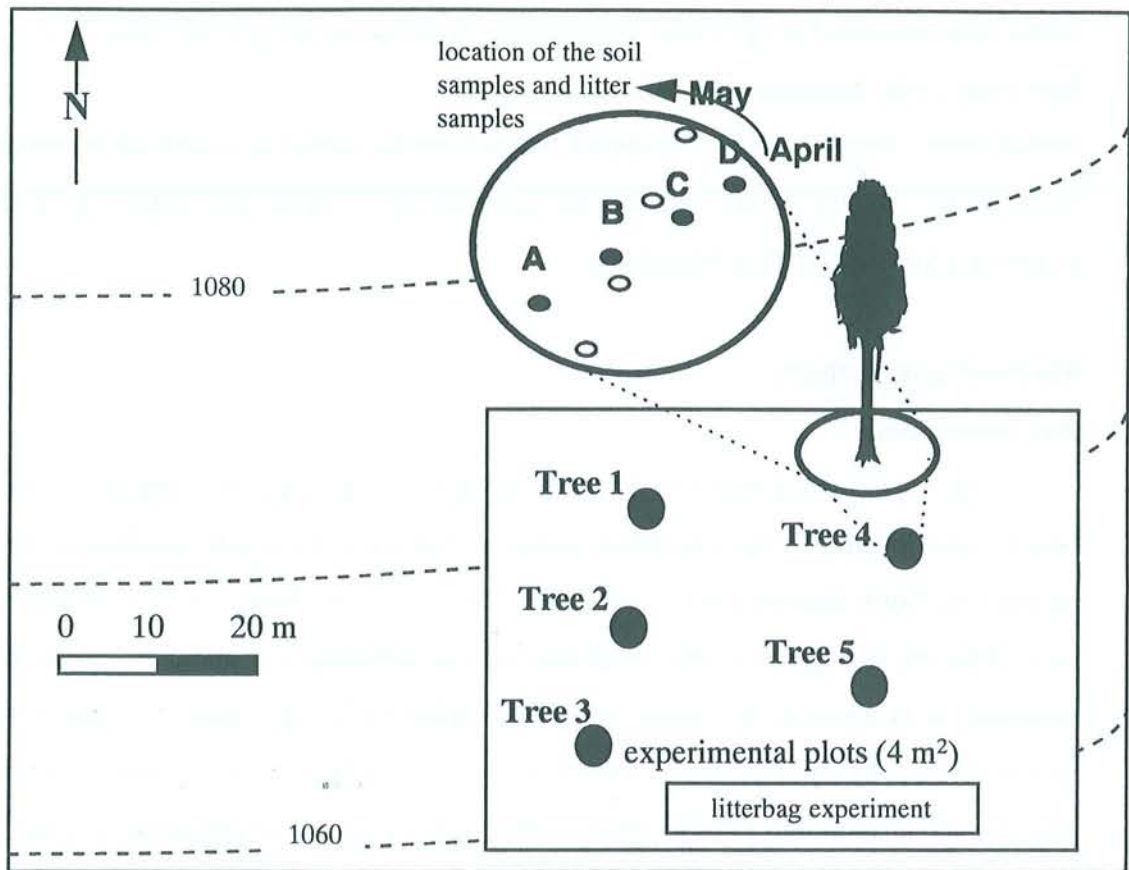


Figure B1 : Location of the site and the experimental plots

In November 1994, the L-layer was carefully removed from the plot surface, dried at 65°C, weighted and stored for chemical analysis. Removal of the L-layer was necessary to avoid confusion of partly decomposed litter with the added ^{15}N -labelled litter during the course of the experiment. The annual litterfall was replaced by an equivalent amount of ^{15}N labelled beech litter (0.9% N, 3.2% ^{15}N excess), produced as described by Zeller et al. (1998). The ^{15}N -labelled litter was produced in a beech stand growing on a calcisol. As a consequence the N, K and P concentrations were lower, whereas Ca concentration was higher than in the Aubure beech litter (Table 2).

The ^{15}N -labelled beech litter was evenly distributed on the F-layer and immediately wetted with collected throughfall solution. A nylon net with a mesh size of 1.5 cm was fixed above the ^{15}N -labelled litter to avoid wind dispersal and contamination of ^{15}N -labelled litter by non-labelled litter. In Autumn 1995 and 1996, non-labelled litter (200 g m⁻²) was similarly spread on the five experimental plots. The ^{15}N -labelled litter distributed in the experimental plots will be referred to as non confined litter

Confined litter

Because of the superposition of leaves in the experimental plots, it was not possible to measure precisely the area from which litter samples were collected. Therefore, one year after the distribution of ^{15}N labelled litter on the experimental plots, a litterbag experiment was set up (Figure 1) to assess litter mass loss. As the amount of ^{15}N labelled beech litter produced in 1994 was not sufficient to start both experiments at the same time, we used ^{15}N labelled beech litter produced in 1995. This litter had a higher initial N concentration (1.5% N, 3.3% ^{15}N excess) than that of the litter produced in 1994, but close to the litter of the Aubure beech stand. Litterbags (100 cm²) were made using a nylon net with a mesh size of 1.5 mm (Staaf 1980), which allowed the penetration of mesofauna and part of macrofauna. Two grams of air dried litter (200 g m⁻²) were introduced into each litterbag. In December 1995, the current year litterfall was removed from a site adjacent to the experimental plots, litterbags were randomly placed on the F-layer, and covered back with the annual litterfall. A nylon net was fixed on the litter layer to hold the litterbags on the ground and to avoid disturbance of the litter by wind.

Litter sampling

Non confined litter

On each sampling occasion, four litter samples per plot, from a soil surface of about 100 cm² each, (Figure 1) were collected resulting in a total of 20 litter samples per sampling date. Samples were harvested five times from April to October 1995, seven times from April to November 1996 and four times from April to August 1997. Collected litter samples were manually cleaned from adhering soil particles and plant residues, dried at 65°C to a constant mass and ground in a ball mill before chemical analysis. For determination of fungal biomass by ergosterol (Martin et al. 1990) and glucosamine (Plassard et al. 1982) assays, six combined litter samples, collected in May, August and October 1995, ten samples from each sampling occasions in 1996 and ten samples collected in April and August 1997, were cleaned and stored in a freezer at -20°C prior to analysis.

Confined litter

In 1996, nine litterbags were randomly sampled every month. In 1997, nine litterbags were harvested in April, August and December. Confined litter was cleaned from adhering soil and litter particles, dried at 65 °C and milled prior to chemical analysis. An exponential decay rate (Olson 1963) was fitted to the mass loss : $X_t = X_0 e^{-kt}$, where X_0 = initial litter mass, X_t = mass at a given time, k is the decay constant for a given period, and t is time measured in years. The half-life of decay matter, given by $t_{0.5} = \ln(0.5)/-k$, was also calculated. The decay rate was used for the estimation of the mass loss of non confined litter. In addition to weight loss measurement, the progressive decomposition of the litter was examined under the microscope.

Soil sampling and analysis

After collection of the ¹⁵N-labelled litter, 4 soil cores (0 - 10 cm soil depth) per experimental plot were sampled with an auger (ø 80 mm), exactly where the litter was sampled. At the last sampling occasion (November) of each year, four additional soil cores per plot down to 30 cm soil depth were taken. In 1995 to 1997, two soil cores (0 - 10 cm) per experimental plot and sampling occasion were cut in approximately 2 cm layers, about 10 g of undisturbed soil were taken from each layer, dried at 65 °C, roots

and gravels were removed and soil samples were ground prior to ^{15}N analysis. After the collection of all roots from each soil core, the layers from each soil core were combined and soil samples ($n = 20$) were sieved (4 mm) prior to the extraction of mineral N.

Nitrate and ammonium concentrations were measured in all soil samples by Flow Injection Analyser (Traax, Bran and Luebbe) after extraction of 40 g soil in 200 ml 0.05M K_2SO_4 . Microbial biomass was measured using the fumigation - extraction technique (Vance et al. 1987). Briefly, 40g fresh soil was fumigated over 24 hours, at room temperature, in darkness and soluble N was extracted using 200 ml 0.05M K_2SO_4 (Chaussod et al. 1987). The ^{15}N concentrations of fumigated and non fumigated extracts were measured after mineralisation of 100 ml of the extract (Kjeldahl method) followed by steam distillation and by evaporation of the $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ distillates adjusted to pH 4 (Bottner et al. 1997). The ^{15}N concentrations of nitrate and ammonium were measured after steam distillation of 100 ml of the extract. All distillates were adjusted to pH 4 and evaporated at 65 °C. Microbial N was calculated from the difference between fumigated and non fumigated extracts, using a correction factor $k_{\text{N}} = 0.68$ (Vance et al. 1987).

Root and tree biomass sampling

Roots, carefully collected from the soil samples were divided into mycorrhizal root tips and lignified fine roots ($\varnothing 1 - 3$ mm), these two root classes represented approximately 80% of the roots present in the soil samples. Samples were carefully cleaned from adhering soil and organic matter, dried at 65°C and stored for further analysis. All mycorrhizal root tips collected on a plot were combined to one composite sample before ^{15}N analysis.

Beech leaves (20 - 30) from the upper crown of each tree in the five plots were collected during the vegetation period from June to August, twice in 1995 and four times in 1996 and 1997. At the beginning of September, each tree crown was completely wrapped into a large nylon net (mesh size 10 mm) to collect the annual litterfall. After the end of the autumnal litterfall, all leaf litter was collected, separated from dead branches and weighted. In February 1995 to 1997, two branches from each tree were cut and divided into, buds, wood and bark of the twigs and remaining branches.

In December 1997, five bark and wood samples were cored from the stem of each tree.

All samples were dried at 65°C.

The biomass and mineral content of the stand were evaluated in the autumn of 1997. Three representative control trees were cut and the trunk, branches, shoots and buds were weighted and analysed for total N content.

Chemical analysis

All samples were milled with a ball mill to pass a 100 µm mesh. Concentration of ¹⁵N and total N were measured in all plant samples (¹⁵N-labelled litter, fine roots, mycorrhizal roots leaves and leaf litter) from the litter decomposition experiment and in composite samples (3 samples) from the litterbag experiment. The Ca concentration in the ¹⁵N-labelled litter samples was analysed by ICP after acid digestion. N and ¹⁵N concentration were measured using an elemental analyser (Carlo Erba NA 1500) coupled to a mass spectrometer (Finnigan Mat.) at the Service Central d'Analyse of CNRS (Vernaison, France) (Casabianca 1995). C in all ¹⁵N-labelled litter samples were measured with a total carbon analyser (Shimadzu TOC 5050). Ergosterol and chitin were determined according to Martin et al. (1990) and Plassard et al. (1982).

Values of ¹⁵N enrichment (atom % ¹⁵N excess) were calculated by subtracting ¹⁵N values from that of a control, composed of the average of five measurements. ¹⁵N enrichment of soil, mycorrhizas, fine roots, leaves, annual litter and buds was expressed as Δ¹⁵N.

$$\Delta^{15}\text{N} = \left[\frac{(\text{R}_{\text{sample}} - \text{R}_{\text{control}})}{\text{R}_{\text{control}}} \right] \times 1000 \quad (1)$$

$$\text{released N} = \frac{(\text{mass}^{15}\text{N}_{\text{T0}} - \text{mass}^{15}\text{N}_{\text{T1}}) - \text{R}_{\text{std}}(\text{massN}_{\text{T1}} - \text{massN}_{\text{T0}})}{\text{R}_{\text{litter}} - \text{R}_{\text{std}}} \quad (2)$$

$$\text{incorporated N} = \text{massN}_{\text{T1}} - (\text{massN}_{\text{T0}} + \text{massN}_{\text{released}}) \quad (3)$$

where,

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

The simultaneous release of litter N and the incorporation of external N into the litter was calculated according to equation (2) and (3).

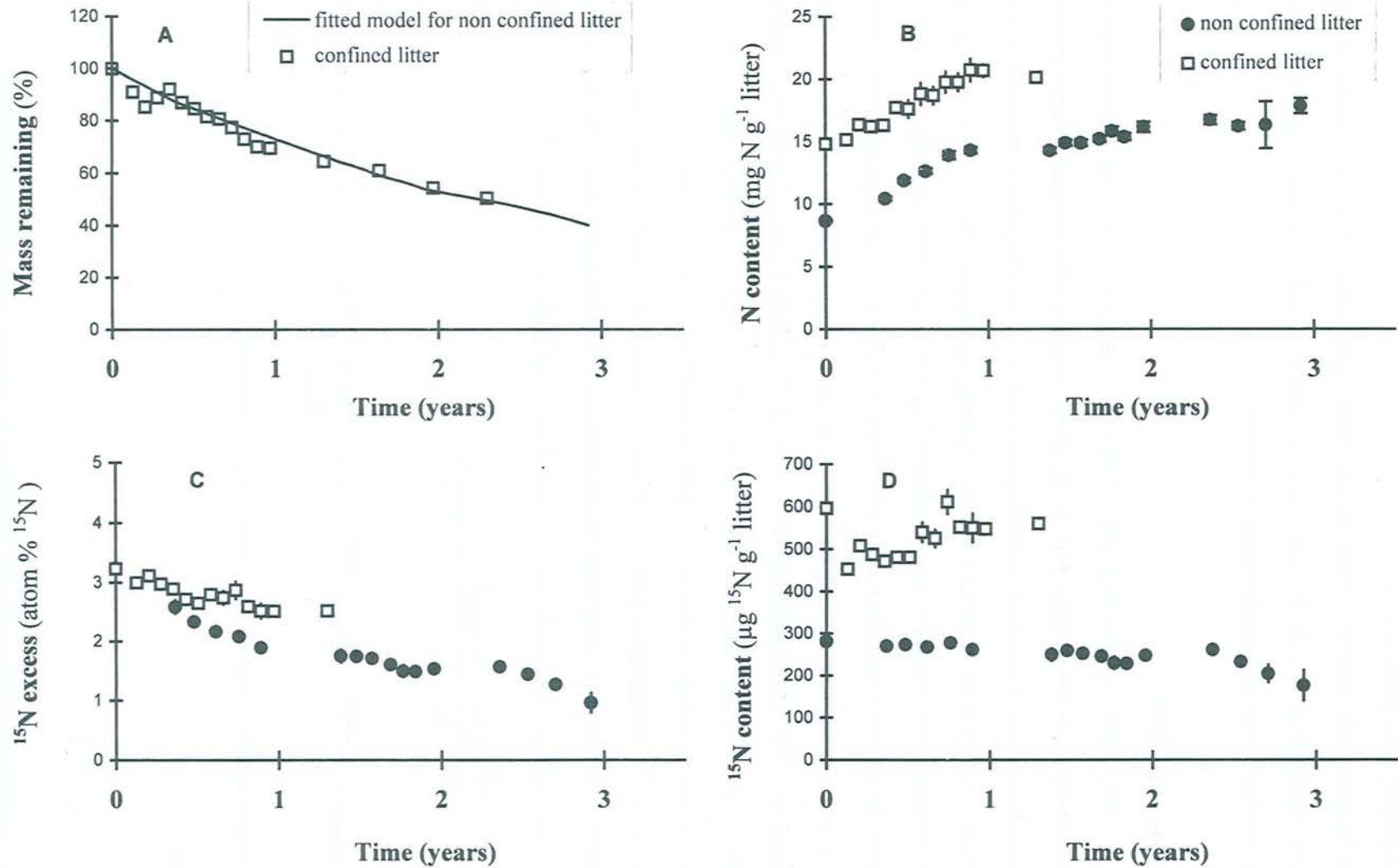


Figure B2 : Variation in remaining mass (A), N concentration (B) ^{15}N excess (C) and ^{15}N concentration (D) in confined and non confined ^{15}N labelled beech litter during litter decomposition. Error bars indicate standard errors of the mean (n = 10)

Results

Changes in litter mass and structural aspects

Within the first three months, a rapid mass loss (15%) occurred, corresponding roughly to the proportion of water soluble (13%) and alcohol soluble (7.5%) fractions in the beech litter (Zeller et al. 1998). The cumulated mass loss of the confined beech litter incubated in the litterbags was 42% after two years of litter decomposition (Figure 2A). A decay constant of $k = -0.27$ was estimated and, according to this value, a half-life of the decaying matter of 2.6 years was calculated. The decay constant were applied to estimate the mass loss of non confined litter in the experimental plots. During the first year, litter leaves showed some little discoloured spots, with further decomposing leaves became partly discoloured and fragmented. The presence of enchytraeids was frequently observed from the second year. At the end of the third year, leaves were nearly completely fragmented.

N and ^{15}N dynamics in decomposing beech litter

N concentration in the non confined litter increased from 8.93 to 17.9 mg N g litter⁻¹ after three years (Figure 2B). Litter N concentration increased sharply during the first year, slightly during the second year and levelled off in the third year, this pattern approximately follows a logarithmic function ($r^2 = 0.94$). A similar pattern was observed for the confined litter, although the initial N concentration in the confined litter was much higher. The C/N ratio in the non confined beech litter decreased drastically (from 56 to 33) during the first year, slightly during the second year and then, reached a ratio of about 27 (Figure 3). A similar but less pronounced trend was observed in the confined litter.

^{15}N excess of the non confined litter decreased following a logarithmic function ($r^2 = 0.91$). A similar pattern, although showing a lower amplitude, was measured for the confined litter, reflecting the weaker relative increase in N concentration (Figure 2C). The ^{15}N concentration in the non confined beech litter remained close to its initial value (approximately 300 $\mu\text{g g litter}^{-1}$) during 2 years and decreased to approximately 200 $\mu\text{g g}^{-1}$ litter at the end of the third year (Figure 2D). The ^{15}N concentration in the confined litter, which was monthly measured after litter deposition, decreased sharply from 600 to

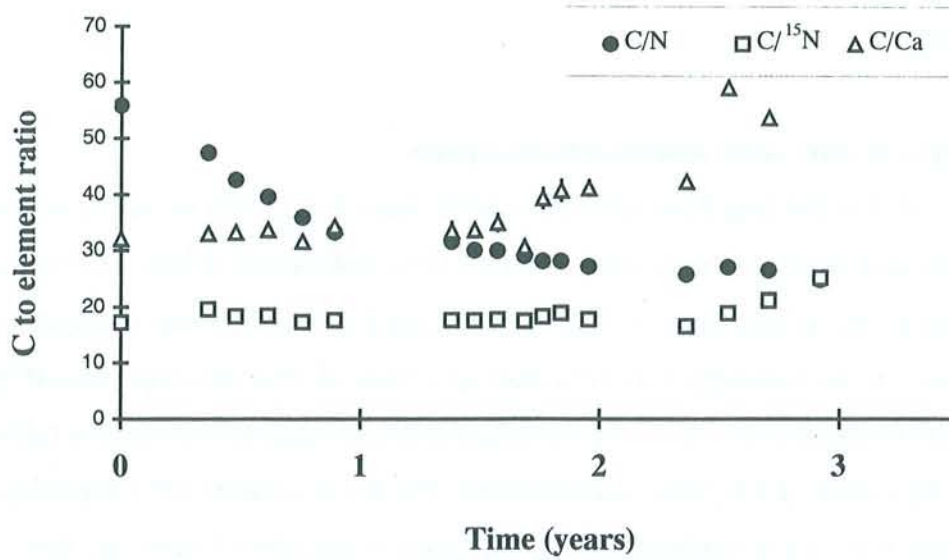


Figure B3 : Variation of C/N, C/¹⁵N and C/Ca ratios in the non confined beech litter. Error bars indicate standard errors of the mean (n = 10).

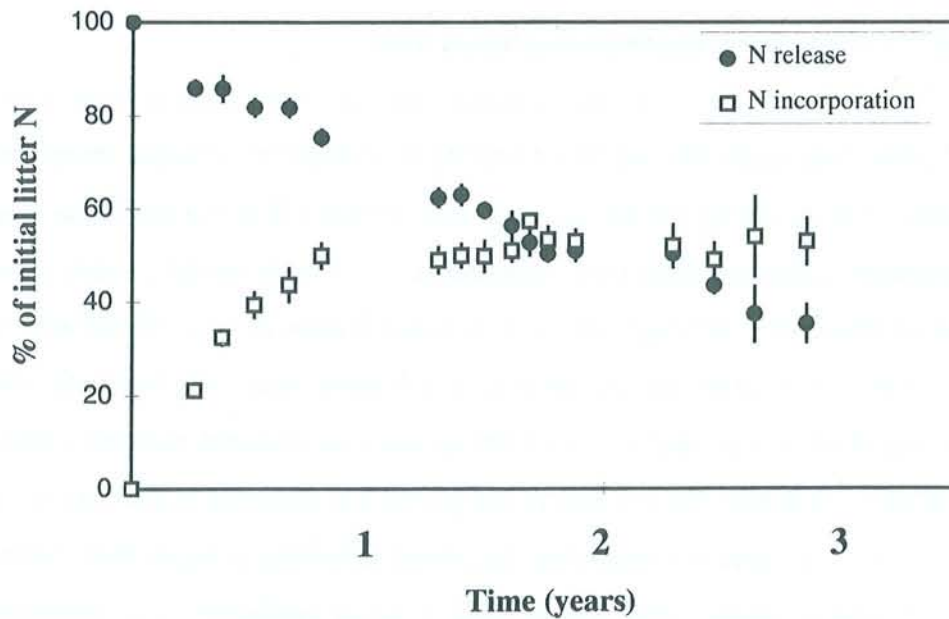


Figure B4 : Accumulated N incorporation and N release in the ¹⁵N-labelled litter during litter decomposition. Error bars indicate standard errors of the mean (n = 10).

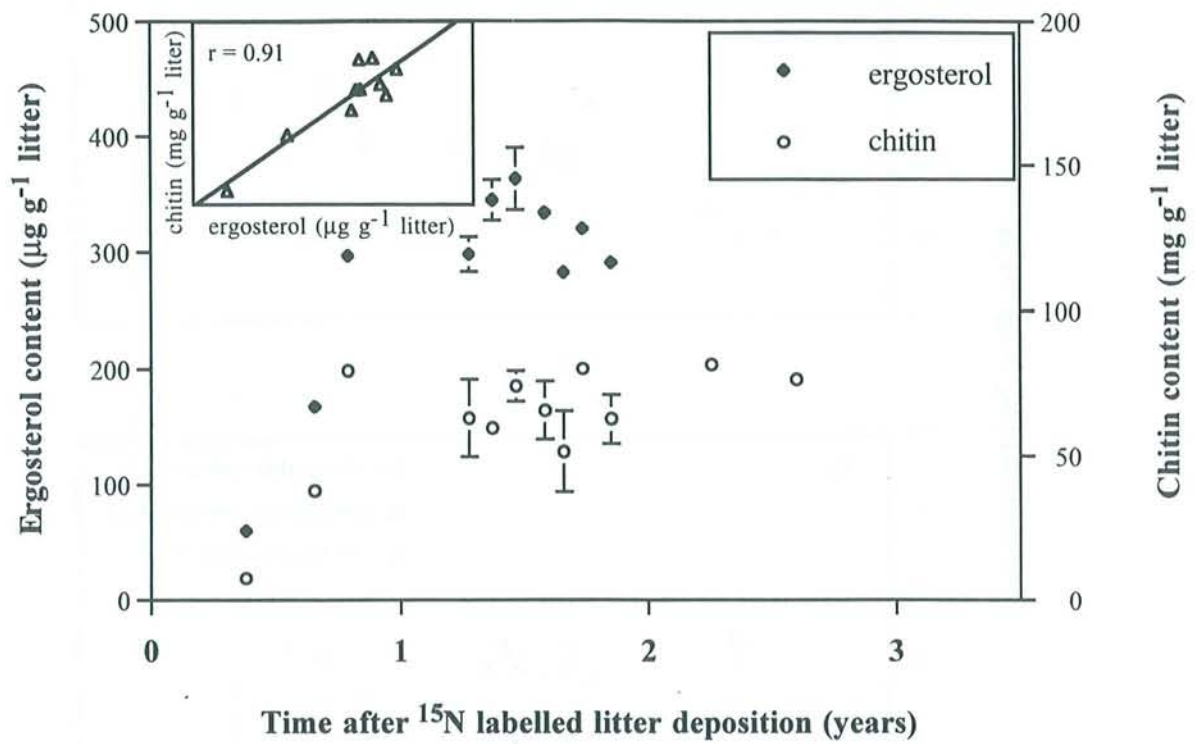
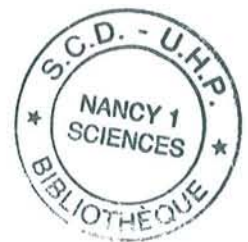


Figure B5: Variation of the ergosterol and the chitin content in the decomposing ^{15}N -labelled beech litter. Error bars indicate standard errors of the mean ($n = 10$). The linear relationship between ergosterol and chitin content is shown in the smaller figure.



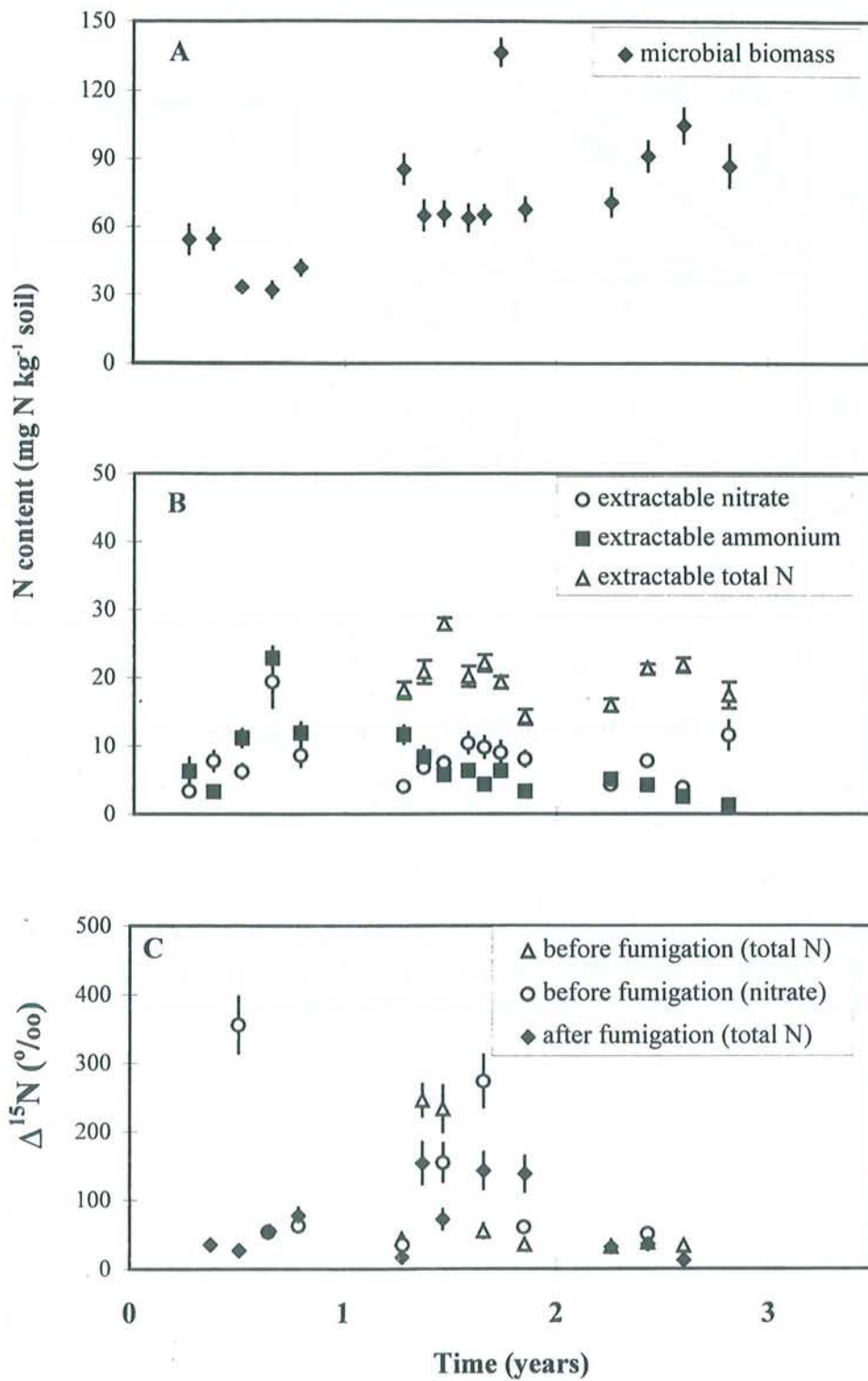


Figure B6 : Variation of the N content in the microbial biomass (A) extractable nitrate, ammonium and total extractable N (B). $\Delta^{15}\text{N}$ of nitrate, total extractable N before and after fumigation (C). Error bars indicate standard errors of the mean ($n = 20$)

500 $\mu\text{g g}^{-1}$ litter within the first month and stabilised between 500 and 600 $\mu\text{g g}^{-1}$ litter during the next two years. The C/ ^{15}N ratio remained stable during two years, and slightly increased at the end of the third year (Figure 3). Similarly, the C/Ca ratio remained close to the initial value for nearly two years and increased drastically during the third year.

Calculated according to Berg (1988), ^{15}N release was linearly correlated to the time of decomposition and mass loss ($r^2 = 0.97$, $p < 0.001$) (Figure 4). About 16%, 25 and 64% of the initial amount of litter N had been released after 4 months, a year and three years, respectively. While N was released from the litter, external N was simultaneously incorporated into the decomposing litter. Almost all external N was incorporated during the first year. Over a two year period, the incorporation of external N balanced the amount of N released from the litter. From the third year a net release of N from the litter occurred. N incorporation resulted in the decrease of the litter C/N ratio (Figure 3).

Fungal N in the litter

The chitin concentration in the beech litter increased continuously (from 8 to 63 $\mu\text{g g}^{-1}$ litter) during the first year and remained approximately at this level during three years (Figure 5). A similar pattern was observed for the ergosterol concentration in the litter. Ergosterol and chitin concentrations were closely correlated ($r = 0.91$ $P < 0.01$). An average fungal biomass of 61 mg g^{-1} litter was estimated using a mean ergosterol concentration of 5.1 mg g^{-1} mycelium (Djajakirana *et al.* 1996). An identical value was estimated using the mean chitin concentration of the litter. Using an average N concentration in fungal biomass of 3% (Plassard *et al.* 1982), we calculated that at the end of the first year, the fungal N biomass accounted for approximately 25% to 35% of the external N incorporated into the litter.

^{15}N in soil compartments

N in the microbial biomass increased almost two-fold from 45 to 90 mg N kg^{-1} soil over the three years (Figure 6A). K_2SO_4 -extractable nitrate and ammonium increased slightly during the first year and then decreased to reach very low levels. Ammonium concentration was always higher than nitrate. The content of total extractable N ($\text{NO}_3^- +$

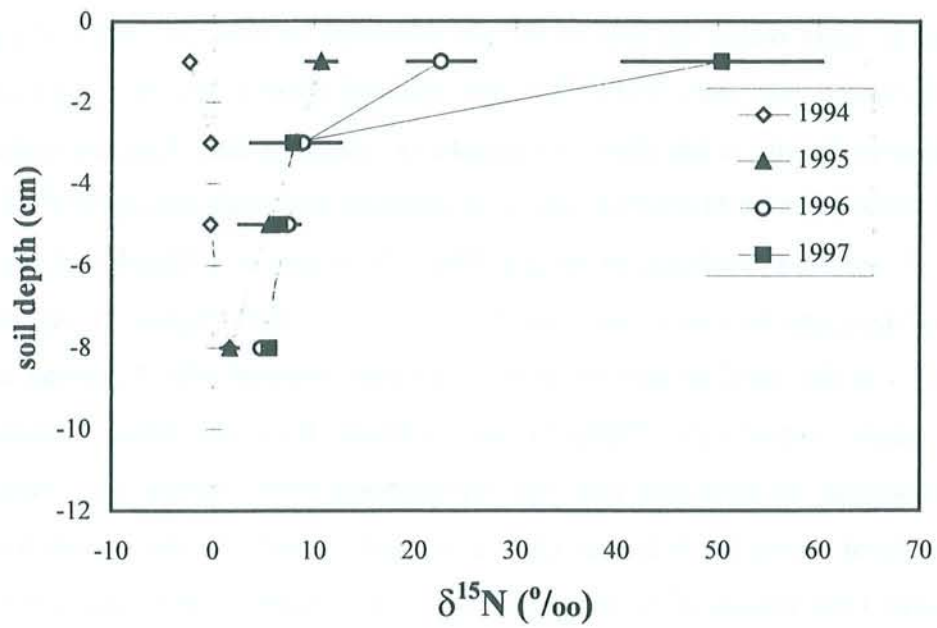


Figure B7 : Variation of the $\delta^{15}\text{N}$ in the soil profile before and after the deposition of ^{15}N labelled beech litter. Error bars indicate standard error of the mean (n = 40).

NH_4^+ + DON), which was not measured during the first year, remained stable during the two last years. DON accounted for about 30% of total extractable N (Figure 6B).

$\Delta^{15}\text{N}$ of extractable N increased rapidly after deposition of the ^{15}N -labelled litter, peaked during the second year, and decreased strongly during the third one (Figure 6C). $\Delta^{15}\text{N}$ values were highly variable, ranging from 35 to 355 for nitrate (mean value = 130 $\Delta^{15}\text{N}$) during the first two years. Highest $\Delta^{15}\text{N}$ values were observed in Summer. No systematic differences was noted between the $\Delta^{15}\text{N}$ before and after fumigation. Assuming the ^{15}N enrichment of the soluble N was similar to that of the litter, approximately 1 to 2% of the extractable ^{15}N and microbial biomass ^{15}N originated from the deposited litter ^{15}N .

In the control soil, $\delta^{15}\text{N}$ increased from -3 ‰ in the upper 0-2 cm layer to slightly positive values of +2 ‰ at 10 cm depth (Figure 7). Six month after ^{15}N labelled litter deposition $\delta^{15}\text{N}$ increased slightly in the upper 2 cm of the soil. $\delta^{15}\text{N}$ increased progressively during the three years especially in the upper horizon but also deeper in the soil profile. After three years, ^{15}N enrichment reached 50 ‰ in the upper 2 cm of the soil profile and almost 8 ‰ down to 10 cm soil depth. The variation of soil $\delta^{15}\text{N}$ was linearly correlated to the time of litter decomposition ($\text{soil}_{(0-2\text{ cm})} r^2 = 0.97$ and $\text{soil}_{(2-10\text{ cm})} r^2 = 0.54$).

Incorporation of litter ^{15}N in trees

^{15}N originating from the labelled litter was detected in mycorrhizal root tips and fine roots as early as 6 months after ^{15}N -labelled litter deposition (Figure 8) and then increased linearly, throughout the 3 years decomposition period, at a rate of about 18 ‰ and 10 ‰ year⁻¹, respectively. In Autumn (end of October) the $\Delta^{15}\text{N}$ of mycorrhizal root tips and roots decreased drastically suggesting a massive input of non-labelled N in these tissues. The variation in $\Delta^{15}\text{N}$ values of mycorrhizal root tips and the upper 2 cm of the soil were similar throughout the three years. A change in ^{15}N content of leaves from the upper crown was measured nine months after ^{15}N labelled litter deposition, indicating that litter-released ^{15}N was already translocated to the shoots. During the first year, $\Delta^{15}\text{N}$ increased in leaves, senescent leaves and buds at a rate of about 6 ‰ year⁻¹. After three years, average $\Delta^{15}\text{N}$ values of leaves was 20 ‰, a value much lower than root $\Delta^{15}\text{N}$. In

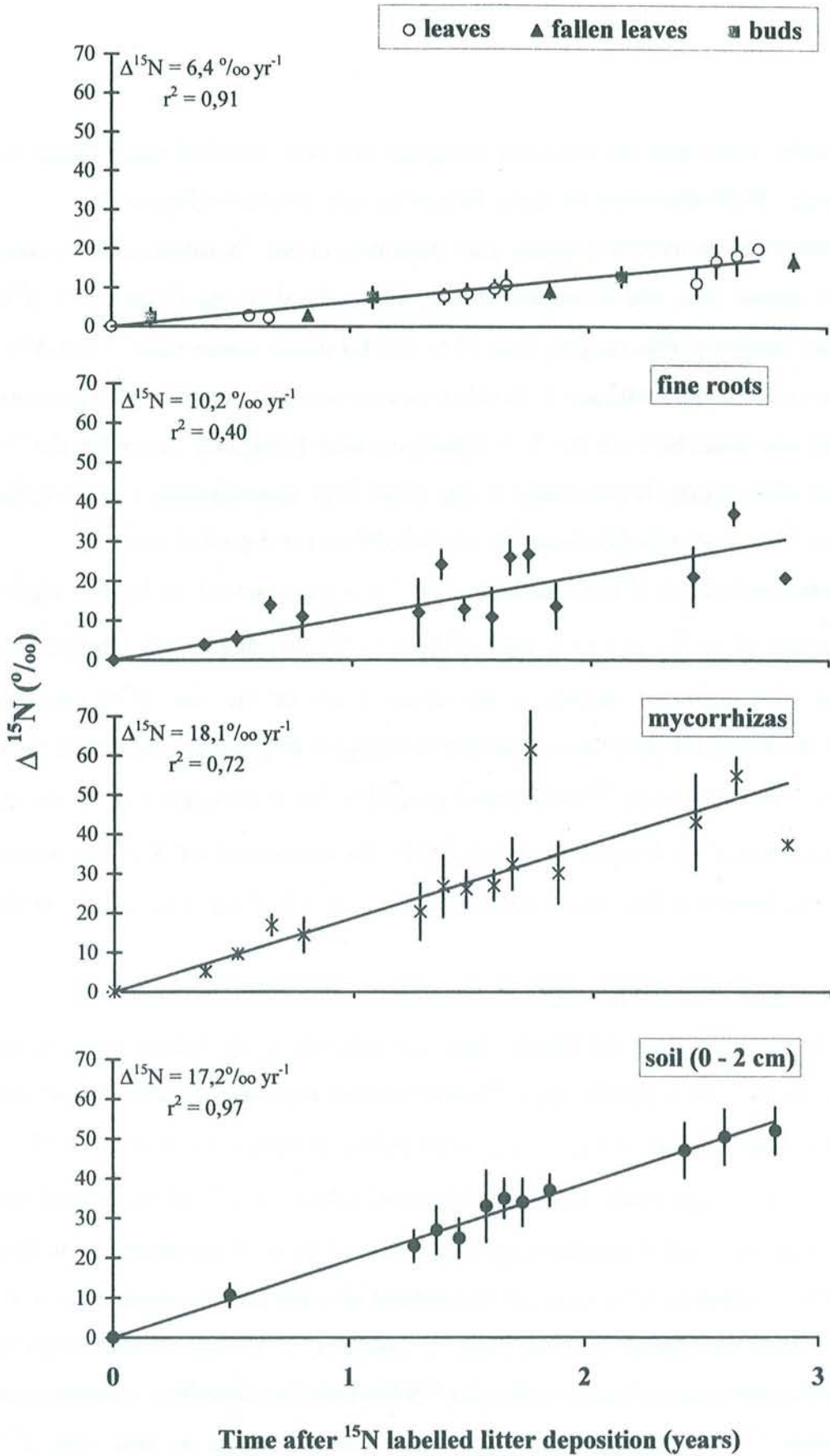


Figure B8 : Evolution of the ^{15}N enrichment in the upper soil layer (0 - 2 cm soil depth), mycorrhizal root tips, fine roots, leaves, leaf litter and buds during the three years period. Error bars indicate standard errors of the mean (n = 5, soil n = 10).

the Autumn of the second and third year, $\Delta^{15}\text{N}$ of fallen leaves was about 20% lower than mature leaf $\Delta^{15}\text{N}$, indicating a preferential retranslocation of ^{15}N -labelled compounds (i.e. amino acids) to buds and other perennial storage tissues. $\Delta^{15}\text{N}$ of buds was similar to that of the leaves after bud break.

Total recovery of ^{15}N

After three years of litter decomposition, the overall recovery of ^{15}N in the remaining ^{15}N -labelled beech litter, in the soil profile and in the tree biomass varied from 82 to 87% (Table 3). 42 to 49% of litter-released ^{15}N were found in the soil, about 36% remained in the ^{15}N -labelled beech litter and approximately 2 to 3% reached the tree. ^{15}N incorporated in mycorrhizal root tips (0.2 to 0.7%), fine roots (0.3 to 1.6%) and leaves (0.1 to 1.1%) varied strongly among the five experimental plots. The highest amounts of ^{15}N incorporated in mycorrhizal root tips were found in trees from plots (4 and 5) in which accumulation in aerial biomass was the lowest. ^{15}N incorporated in the aerial biomass varied between 0.6 - 1.7% of the initial litter ^{15}N . Most of the ^{15}N was stored in buds, twigs and branches, whereas only little ^{15}N was detected in the bark and the wood of the stem.

Discussion

In the present study, the fate of organic litter N in a beech ecosystems was monitored. During the first year after deposition, about 30% of the litter mass was lost ; a value similar to those obtained in other investigation on beech litter decomposition (Staaf 1987; Downs et al. 1996). The decay constant for the whole period ($k = -0.27$) obtained in the present study is in the range of reported values for beech litter decomposition on moder humus (-0.23 to -0.43) (Pardo et al. 1997). Litter mass loss was fitted ($r = 0.92$) to a simple exponential function described by Olson (1963). This function underestimated the rapid mass loss during the first 3 months (Hanchi 1994; Colpaert and van Tichelen 1996) due to the degradation of water soluble compounds which accounted for 13% of initial litter mass (Tietema and Wessel 1994). Litter mass loss after 6 months of litter decomposition was close to the concentration of ethanol soluble and total soluble compounds (Blair 1988; Tietema and Wessel 1994). As the confined litter used to

Table 3: Recovery of litter derived ^{15}N in the following compartments after three years of litter decomposition: ^{15}N labelled litter, soil (0 - 30 cm depth), mycorrhizal root tips, fine roots, leaves, aerial biomass and total recovery for each experimental plot.

	^{15}N in the litter	labelled litter	soil (0 -30 cm)	mycorrhizal root tips	fine roots	leaf litter	aerial biomass	total recovery
	mg ^{15}N plot ⁻¹	% of applied ^{15}N						
plot 1	239.94	35.2	49.1	0.3	0.7	0.3	1.3	86.9
plot 2	256.63	37.6	42.0	0.2	0.3	0.7	1.2	82.0
plot 3	217.19	35.2	45.7	0.2	0.5	1.1	1.7	84.4
plot 4	197.12	34.4	49.2	0.4	1.6	0.3	1.0	86.9
plot 5	267.14	35.6	45.4	0.7	0.9	0.1	0.6	83.3

calibrate litter mass loss was richer in N, we might have overestimated the non confined litter mass loss. In fact, Berg (1986) found that a low initial N concentration had a retarding effect on litter mass loss, but reported mass loss were quite similar after 3 years, whatever the initial N concentration. Therefore, this feature should not bias the present results.

N dynamics in decomposing beech litter was summed up in Figure 9. Incorporation of external N in decomposing litter was observed in studies on beech litter decomposition (Staaf 1980; Joergensen and Meyer 1989; Colpaert and van Tichelen 1996) and related to the initial N concentration (Mellilo et al. 1982). In the present study, large external N accumulation occurred in the confined and non confined beech litter, but the absolute N amount increased only in the non confined litter which initial N concentration was 0.9% N. In both litters, the ^{15}N amount decreased almost continuously, indicating a similar release of the initial litter N.

Simultaneous input and output of N from different litter types has been previously shown (Berg 1988; Blair et al. 1992; Hart et al. 1993; Setälä et al. 1997). In forests, possible mechanisms by which these N transfers occur and the form of N during these transfers are poorly known. External N incorporated in the litter may be provided by throughfalls (Downs et al. 1996; Koopmans et al. 1998), passive diffusion from the organic soil layer (Berg 1988; Axelsson and Berg 1988) and import of N through soil fauna, fungi and bacteria (Setälä et al. 1996).

Measurements of ergosterol content, which estimate the metabolically active fungal biomass (Martin et al. 1990; Djajakirana et al. 1996), and chitin content which is correlated with total fungal biomass (Ekblad et al. 1998), provided similar results. Litter degrading fungi (Colpaert and van Tichelen 1996) colonised the litter during the first year. Fungal biomass remained stable during the following years, accounting for 25 - 35% of the external N incorporated in the litter (Figure 9). Scholle et al. (1993) found nearly identical ergosterol concentrations ($250 - 300 \mu\text{g g litter}^{-1}$) in the L and F-layer of a beech forest with moder humus, whereas higher ergosterol concentrations were measured in a mull humus (Maraun and Scheu 1996).

Deposition of throughfall N on the litter layer in the beech stand varied between 6 to $8 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$, with about 40% as NH_4^+ . As throughfall nitrate and ammonium can be

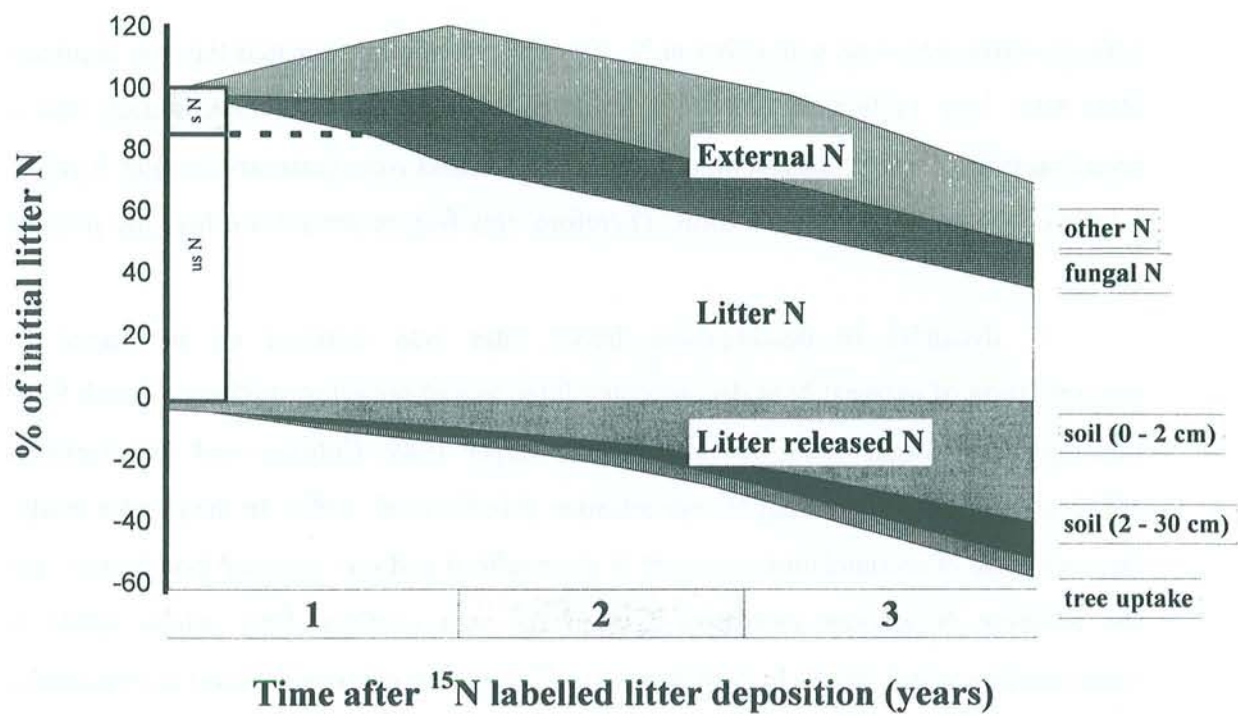


Figure B9 : Model for the N dynamics in beech litter decomposing on in a beech forest on moder humus. (sN = soluble N, unsN = unsoluble N).

incorporated at rates of approximately $1 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ in decomposing litter (Buchmann et al. 1995, Downs et al. 1996, Koopmans et al. 1998), throughfall N could account for approximately 30 - 50% of the external N incorporation. ^{15}N -labelled nitrate or ammonium applied to beech litter is incorporated mostly via biological processes into peptides and other compounds, as detected by ^{15}N NMR (Clinton et al. 1995). All together, fungal N, bacterial N and throughfall N could account for the external N incorporated in decomposing beech litter (Figure 9).

Possible mechanisms for the release of ^{15}N from the litter were: leaching of soluble litter N (Joergensen and Meyer 1989, Tietema and Wessel 1994), biochemical degradation by bacteria, saprophytic and symbiotic fungi and fragmentation and consumption by soil fauna (Setälä et al. 1997). After a rapid and early release of N during the first months, the release rate of ^{15}N from the labelled beech litter remained nearly constant and related to mass loss as shown for pine litter by Berg (1988). The C/ ^{15}N and C/Ca ratios remained constant over two years, showing that C, ^{15}N and Ca were released at similar rates. Ca is mainly located in cell walls as pectate and oxalate, whereas 70% of litter N is located in brown polyphenol protein granules (Berthelin et al. 1994). One explanation for this parallel behaviour of C, ^{15}N and Ca during the second year is the consumption of parenchyma cells by the soil fauna and their release into the external soil (Maraun and Scheu, 1996). In fact, observation of beech leaves in the second year of decomposition showed they were partly digested by enchytraeid activity (Toutain, pers. comm.). The soil fauna at the Aubure experimental sites largely dominated by microbial feeders belonging to the mesofauna (Enchytraeids, Collembola and Acarina) (Hülsmann, pers. comm.). But the role of the mesofauna in the decomposition of such litter was likely limited during the first year. Leaching of soluble N, mediated or not by microbial degradation, certainly played a major role. These N compounds leached from the litter were extractable from the soil and incorporated in soil microbial biomass nine months after ^{15}N labelled litter deposition. Soluble N release by microbes from easily degradable N compounds of the litter (or litter fragments) was the most likely source for the peak in extractable ^{15}N during the second year.

However, most of the litter N was released with litter fragments and faecal pellets, which mostly accumulated at the soil surface (0-2 cm) (Figure 9). During the third year, the rise

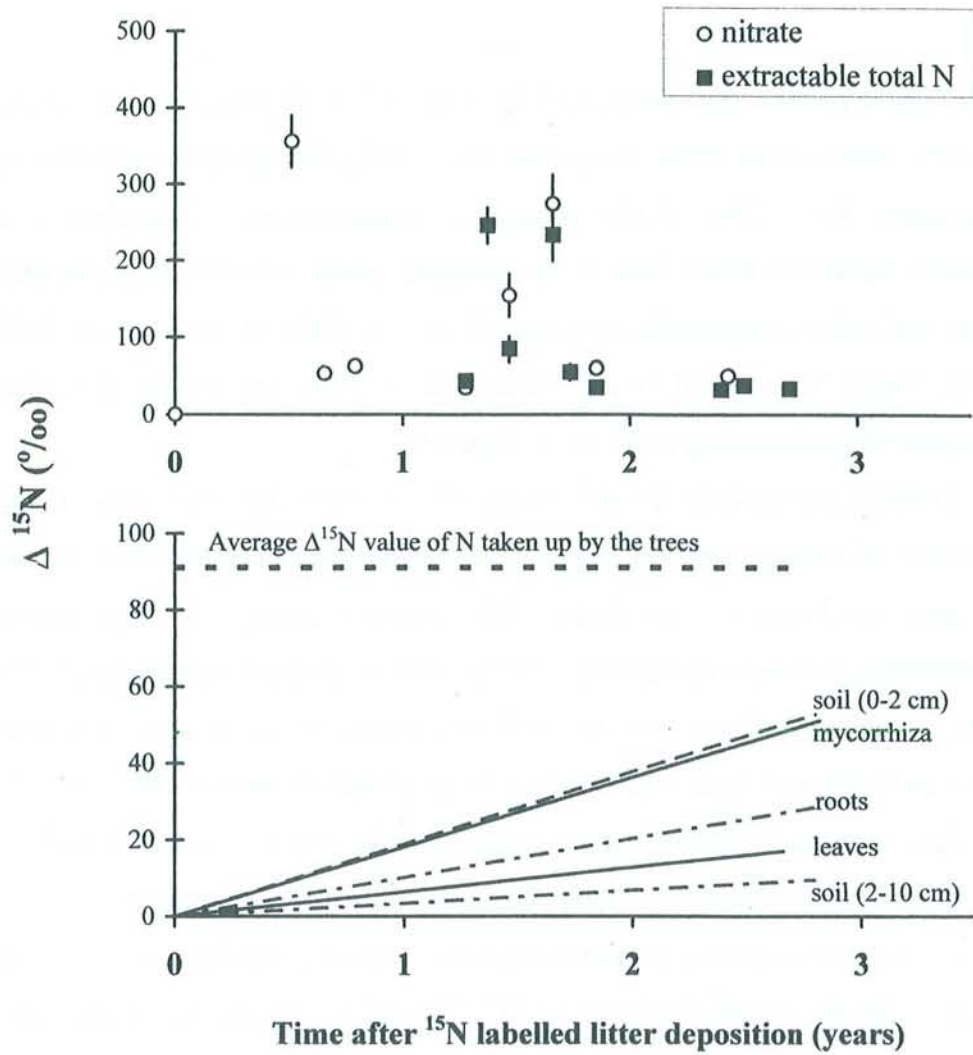


Figure B10 : Evolution of the $\Delta^{15}\text{N}$ of nitrate and extractable soil N during three years of beech litter decomposition in the experimental plots at Aubure. Values of $\Delta^{15}\text{N}$ were measured in different soil and plant compartments.

of the C/¹⁵N and C/Ca ratios in the litter might be due to the progressive invasion of the litter by fungi with high enzyme activities which degrade efficiently polyphenol proteins (Colpaert and van Laere 1996 ; Plassard et al. 1997). The decrease in soil extractable ¹⁵N concentration during the third year indicates that mineralisation of litter derived soil N was low compared to the flush of soluble N originating from the litter. During the third year almost 4% of litter released N was transported by soil fauna, probably earthworms, to deeper layers.

A few months after the deposition of ¹⁵N-labelled beech litter on the soil, ¹⁵N released from this litter was initially detected in soil microbial biomass, then in roots and later in leaves. The contribution of litter-derived N to total beech N increased linearly during litter decomposition (Figure 10). Mycorrhizal root tips, which were mainly located in the upper layer, were in isotopic equilibrium with the upper soil layer. This identical ¹⁵N pattern suggested that soil organic N was the main source of mycorrhizal N (Figure 10) as suggested by Read (1991) and Chalot and Brun (1998). During the whole experiment, mycorrhizal ¹⁵N enrichment remained about twice higher than that of fine roots and three times higher than that of leaves.

We calculated the average $\Delta^{15}\text{N}$ of the N taken up by the trees during the whole decomposition period as the ratio between the amount of ¹⁵N and total N incorporated in the trees. Three years uptake of N into woody biomass and leaves was calculated as:

$$\text{N uptake} = \text{mycorrhizal N} + [3 \times (\text{litter N} + \text{twigs N}/2 + \text{branch N}/25 + \text{stem N}/50)].$$

Based on this equation, we estimated that annual N immobilisation was between 6 - 7 g N tree⁻¹ year⁻¹ that is approximately 10% of total N content of the trees (63 g N tree⁻¹). Within three years about thirty percent of new N had been incorporated. Summing up the amount of ¹⁵N in three years litterfall, plus the final amounts in shoots, branches, trunk, fine roots and mycorrhiza, we calculated that 6.65 mg ¹⁵N excess had been immobilised. A $\Delta^{15}\text{N}$ of 90 was obtained as three years average of the available N taken up by the trees (Figure 10). This relatively high $\Delta^{15}\text{N}$ value is closer to that of extractable N than to mycorrhizal N, which indicated that mycorrhizal N was not the main N source for the tree. Mineral N taken up by mycorrhizal root tips was therefore mainly transferred to above ground parts (Figure 10). The low values of $\Delta^{15}\text{N}$ measured in tree organs reflected the dilution of incorporated ¹⁵N in the large tree N pool. These conclusions are

supported by Jussy and Colin-Belgrand (1998) and Bauer et al. (1997) who showed in a adjacent 150-year-old beech stand that nitrate, which was the main N source, was reduced in roots and leaves.

The amount of litter N taken up by beech trees after three years (3%) was much lower than that obtained in pot experiments, with poplar plants (17%) and with *Pinus contorta* seedlings (8.5%) (Setälä et al. 1997; Preston and Mead 1994).

Conclusion

It has been traditionally shown that N mineralisation in decaying litter occurs when the C/N ratio decreases below a value between 20 and 25. This has been stated on the basis of the stability of N amounts in decaying litter above this level. In this experiment, the use of labelled litter has shown that N release and mineralisation occurred since the beginning of litterfall. After the deposition of litter on the soil, the soluble N fraction of the litter is rapidly leached. A part of this soluble N fraction was immediately mineralised, reached the mineral soil and was taken up by trees. But the loss of soluble N by the decaying litter was immediately balanced by an accumulation of fungal, microbial and throughfall N. The level of N accumulation in the litter depended on the initial N concentration. During two years, C, ¹⁵N and Ca were continuously and simultaneously lost at a rate of about 20% of the original litter content per year, which suggested that cell walls and polyphenol proteins compounds were parallel attacked. Solubilization by fungi and bacteria activity and transport by the soil fauna was probably responsible for this parallelism. 2 years after litterfall, when a C/N ratio of 25 was reached, a preferential release of N occurred and litter N content began to decrease. This might be ascribed to the preferential release of N from brown polyphenols compounds, by white rot fungi. After three years, 62% of released N were recovered in the upper soil layer (0 - 2 cm) and only 12% in the deeper soil layer. This distribution is typical from moder type humus. Conversely, the H horizon contributed little to the soluble N fraction in the mineral soil. After 3 years of decomposition, trees had taken up about 3% of the initial litter N amount. N accumulated in mycorrhiza was essentially supplied by soil organic N while soluble N was mainly transported to growing organs.

Acknowledgements. This study received financial support from the EC through the

projects NIPHYS and CANIF (Coordinator ED Schulze).

References

- Abuzinadah RA, Read DJ (1989) The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. V. Nitrogen transfer in birch (*Betula pendula*) grown in association with mycorrhizal and non-mycorrhizal fungi. *New Phytol* 112: 61-68
- AFES (1992) Référentiel pédologique. Principaux sols d'Europe. INRA, Paris
- Axelsson G, Berg B (1988) Fixation of ammonia (^{15}N) to *Pinus sylvestris* needle litter in different stages of decomposition. *Scand J For Res* 3: 273-279
- Babel U (1971) Gliederung und Beschreibung des Humusprofils in mitteleuropäischen Wäldern. *Geoderma* 5: 297-324
- Bauer G, Schulze ED, Mund M (1997) Nutrient contents and concentrations in relation to growth of *Picea abies* and *Fagus sylvatica* along a European transect. *Tree Physiology* 17: 777-786
- Berg B (1986) Nutrient Release from Litter and Humus in Coniferous Forest Soils - a Mini Review. *Scand J For Res* 1: 359-369
- Berg B (1988) Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. Long-term decomposition in a Scots pine forest VI. *Can J Bot* 66: 1539-1546.
- Berthelin J, Leyval C, Toutain F (1994) Biologie des sols. Rôle des organismes dans l'altération et l'humification. In: Bonneau M et Souchier B (eds) *Pédologie 2. Constituants et propriétés du sol*. Masson, Paris, pp 143-237
- Blair JM (1988) Nitrogen, Sulphur and Phosphorus dynamics in decomposing deciduous leaf litter in the southern Appalachians. *Soil Biol Biochem* 20: 693-701
- Blair JM, Crossley Jr DA, Callaghan LC (1992) Effects of litter quality and microarthropods on N dynamics and retention of exogenous ^{15}N in decomposing litter. *Biol Fertil Soils* 12: 241-252
- Bottner P, Austrui F, Cortez J, Billes G, Couteaux MM (1998) Decomposition of ^{14}C and ^{15}N labelled plant material, under controlled conditions, in coniferous forest soils from a North-South climatic sequence in Western Europe. *Soil Biol Biochem* (in press)
- Buchmann N, Schulze ED, Gebauer G (1995) ^{15}N -ammonium and ^{15}N -nitrate uptake of a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Oecologia* 102: 361-370
- Casabianca H (1995) La spectrométrie de masse isotopique. Les couplages. La reproductibilité de la technique pour le carbone et l'azote. In: Maillard P and Bonhomme R (eds) *Utilisation des isotopes stables pour l'étude du fonctionnement des plantes*. Editions INRA, Paris,
- Chaussod R, Houot S, Guiraud G, Hetier JM (1987) Size and turnover of the microbial biomass in agricultural soils: laboratory and field experiments. In: Jenkinson DS and Smith KA (eds) *Nitrogen efficiency in agricultural soils*. Elsevier, Amsterdam, pp 323-338

- Clinton PW, Newman RH, Allen RB (1995) Immobilization of ^{15}N in forest litter studied by ^{15}N CPMAS-NMR spectroscopy. *European Journal of Soil Science* 46: 551-556
- Colpaert JV, van Laere A (1996) A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprophytic basidiomycete colonizing beech litter. *New Phytol* 133: 133-141
- Colpaert JV, van Tichelen KK (1996) Decomposition, nitrogen and phosphorus mineralisation from beech leaf litter colonized with ectomycorrhizal or litter decomposing basidiomycetes. *New Phytol* 134: 123-132
- Djakirana G, Joergensen RG, Meyer B (1996) Ergosterol and microbial biomass relationship in soil. *Biol Fertil Soils* 22: 299-304
- Downs M, Nadelhoffer K, Melillo JM, Aber JD (1996) Immobilization of a ^{15}N -labelled nitrate addition by decomposing forest litter. *Oecologia* 105: 141-150
- Ekblad A, Wallander H, Näsholm T (1998) Chitin and ergosterol combined to measure total and living fungal biomass in ectomycorrhizas. *New Phytol* 138: 143-149
- El Gh'Mari A (1995) Etude minéralogique, pétrophysique et géochimique de la dynamique d'altération d'un granite soumis aux dépôts atmosphériques acides (bassin versant du Strengbach, Vosges, France) Thesis, Université Louis Pasteur de Strasbourg, 199p
- Eviner VT, Chapin III FS (1997) Plant-microbial interactions. *Nature* 385: 26-27
- Hanchi A (1994) Cycle de l'eau et des éléments biogènes dans un bassin versant forestier : cas d'une hêtraie au Mont Lozère. Thesis, Université de Bourgogne, 216p
- Hart SC, Firestone MK, Paul EA, Smith JL (1993) Flow and fate of soil nitrogen in an annual grassland and a young mixed conifer-forest. *Soil Biol Biochem* 25: 431-442
- Joergensen RG, Meyer B (1989) Nutrient changes in decomposing beech leaf litter assessed using a solution flux approach. *Journal Soil Sci* 41: 279-293
- Jussy JH, Colin-Belgrand M (1998) Mineralisation, nitrification and nitrogen uptake in two spruce stands and one beech stand. (submitted)
- Koopmans CJ, Tietema A, Verstraten JM (1998) Effects of reduced N deposition on litter decomposition and cycling in two N saturated forests in the Netherlands. *Soil Biol Biochem* 30: 141-151
- Maraun M, Scheu S (1995) Influence of beech leaf litter fragmentation and glucose concentration on the microbial biomass in three different litter layers of a beechwood. *Biol Fertil Soils* 19: 155-158
- Maraun M, Scheu S (1996) Seasonal changes in microbial biomass and activity in leaf litter layers of beech (*Fagus sylvatica*) forests on a basalt - limestone gradient. *Pedobiologia* 40: 21-31
- Martin F, Delaruelle C, Hilbert J-L (1990) An improved ergosterol assay to estimate fungal biomass in ectomycorrhizas. *Mycological Research* 94: 1049-1064
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626

- Olson JR (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331
- Pardo F, Gil L, Pardos JA (1997) Field study of beech (*Fagus sylvatica* L.) and melojo oak (*Quercus pyrenaica* Willd.) leaf litter decomposition in the centre of the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 191: 89-100
- Plassard CS, Moussain DG, Salsac LE (1982) Estimation of mycelial growth of basidiomycetes by means of chitin determination. *Phytochemistry* 21: 345-348
- Preston CM, Mead DJ (1994) A bioassay of the availability of residual ^{15}N fertilizer eight years after application to a forest soil in interior British Columbia. *Plant and Soil* 160: 281-285
- Probst A, Dambrine E, Viville D, Fritz B (1990) Influence of acid atmospheric input on surface water chemistry and mineral fluxes in a declining spruce stand within a small granitic catchment (Vosges massif, France). *J of Hydrology* 11: 101-124
- Read DJ (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47: 376-396
- Ross DJ, Tate KR (1993) Microbial C and N in litter and soil of a southern Beech (*Nothofagus*) forest: Comparison of measurement procedures. *Soil Biol Biochem* 25: 467-475
- Scholle G, Jörgensen RG, Wolters V (1993) Mikrobieller Biomasse - Kohlenstoff und Ergosterol in einem natürlichen und gekalkten Moderprofil: "litterbag" Experiment zur Wirkung der Mesofauna. *Mitteilgn Dtsch Bodenkundl Gesellsch* 72: 627 - 630
- Saito T (1966) Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecological Review* 16: 245-254
- Setälä H, Marshall VG, Trofymow JA (1996) Influence of body size of soil fauna on litter decomposition and ^{15}N uptake by poplar in a pot trial. *Soil Biol Biochem* 28: 1661-1675
- Staaf H (1980) Release of plant nutrients from decomposing leaf litter in a South Swedish beech forest. *Holarctic Ecology* 3: 129-136
- Tietema A, Wessel WW (1994) Microbial activity and leaching during initial oak leaf litter decomposition. *Biol Fertil Soils* 18: 49-54
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) Microbial biomass measurements in forest soils: The use of the chloroform-fumigation-incubation method in strongly acid soils. *Soil Biol Biochem* 19: 697-702
- Zeller B, Colin-Belgrand M, Dambrine E, Martin F (1998) ^{15}N partitioning and production of ^{15}N -labelled litter in beech trees following [^{15}N]urea spray. *Ann Sci For* (55: 375-383)

Résultats complémentaires à l'article B

Absorption of inorganic nitrogen through excised and intact beech ectomycorrhizas (*Lactarius subdulcis*)

All experiments with excised and attached beech ectomycorrhizas were conducted with *Lactarius subdulcis*. This mycorrhiza forms yellow - orange structures with a diameter up to 1,5 mm. At the Aubure site (beech forest) this type of ectomycorrhiza was the most abundant. During 1993 and 1994 *Lactarius subdulcis* was collected under three 150 year old beech trees. After collecting, the mycorrhizas were carefully cleaned with collected throughfall water to separate them from organic material and soil particles. The attached mycorrhizas were treated in the same way.

A series of experiments was conducted either with ^{15}N labelled nitrate or ^{15}N labelled ammonium at two nitrogen concentrations (100 $\mu\text{mol } ^{15}\text{N}$, 1 mmol ^{15}N). In all uptake experiments the relation between nitrate and ammonium was 1:1. About 50 mg (dryweight) of the mycorrhiza were given into petri-dishes and 15 ml of the feeding solution were added. A large scale of uptake durations was tested. There were always two replicates. After the end of the uptake period, mycorrhizas were rinsed with a 10 mmol CaSO_4 solution, dried with paper and freeze-dried. After freeze-drying the samples were ground to a fine powder and the N and ^{15}N concentration was analysed with a masspectrometer.

At low nitrogen concentrations (100 $\mu\text{mol } ^{15}\text{N}$) no uptake of nitrate were measured, the mycorrhizas feed with ^{15}N labelled ammonium showed nearly the same ^{15}N enrichment after all uptake times. Even after 17 hours there was only a little increase of the ^{15}N concentration in the tissue. For further experiments a nitrogen concentration of 1 mmol $^{15}\text{NH}_4^+$ and uptake times of 10 seconds, 180 minutes and 360 minutes were used. Under this conditions the nitrogen incorporation was much higher between 10 seconds and 180 minutes than after 180 minutes and 360 minutes (Figure B11).

A variation of the ^{15}N concentration in the uptake solution from 100 μmol up to 2 mmol $^{15}\text{NH}_4^+$ showed a K_M value of 300 $\mu\text{mol } ^{15}\text{NH}_4^+$. During the vegetation period there were differences in the nitrogen uptake activity of *Lactarius subdulcis*. A higher ammonium uptake was measured in August than in May in the 150-year-old beech stand

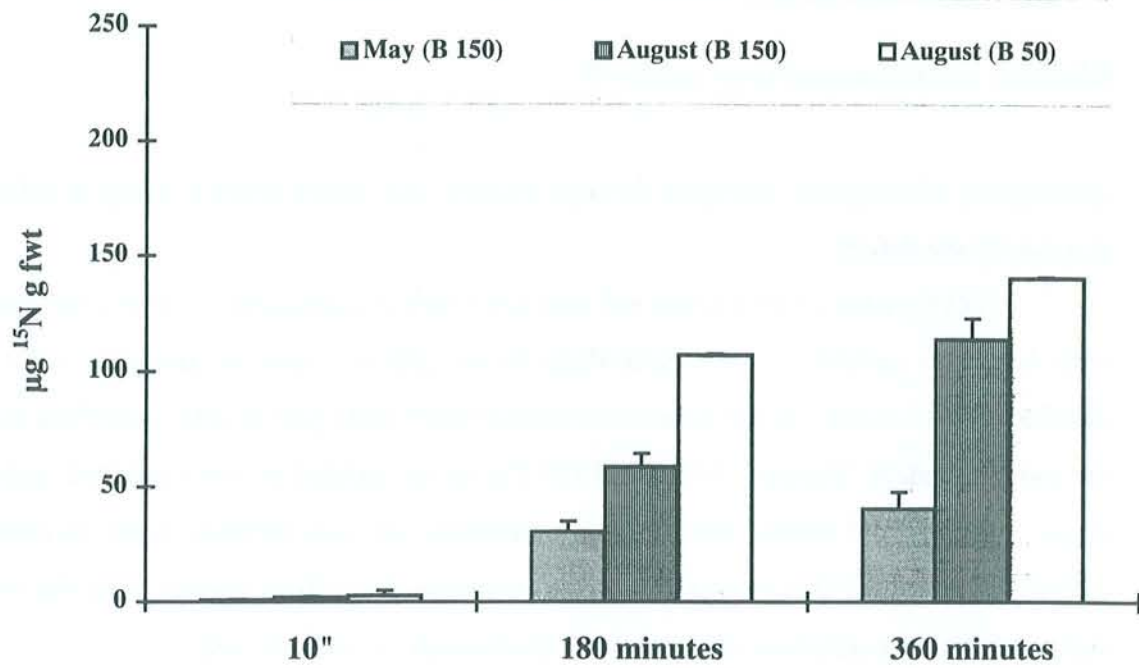


Figure B11: Uptake of $^{15}\text{NH}_4^+$ by attached *Lactarius subdulcis* ectomycorrhizas in two beech stands at Aubure. N uptake was measured in May and August. (B150 = 150-year-old beech stand and B50 = 50 year-old beech stand).

at Aubure. In August, the ammonium uptake of *Lactarius subdulcis* ectomycorrhizas was somewhat higher in the 50-year-old beech stand ($130 \mu\text{g } ^{15}\text{N g fw}$ in 360 minutes) than in the older stand (Figure B11).

At a nitrate to ammonium ratio of 1, the uptake of nitrate by *Lactarius* type ectomycorrhizas was very low. This preferential uptake of ammonium has been observed for mycorrhized and non mycorrhized roots of deciduous and coniferous trees (Plassard *et al.*, 1991 ; Kronzucker *et al.*, 1997). Gessler *et al.* (1998) showed that attached non mycorrhized beech roots absorbed ammonium but not nitrate from a feeding solution in which the nitrate to ammonium ratio (1:10) was the same than in the soil solution. The mean ammonium uptake rate of beech roots determined by this authors was twice lower than that measured for *Lactarius subdulcis* in the two beech stand at Aubure ($3 \mu\text{mol NH}_4^+ \text{ g}^{-1} \text{ f. wt h}^{-1}$). Uptake of mineral N by mycorrhizas was higher than for roots (Plassard *et al.*, 1991).

The uptake of ammonium and nitrate by mycorrhized and non mycorrhized beech roots depends on the nitrate to ammonium ratio in the soil solution. At equivalent nitrate and ammonium concentrations, only ammonium is absorbed by *Lactarius subdulcis*. The N uptake rate of mycorrhizas is higher than that of roots. It should be keep in mind that *Lactarius subdulcis* is mainly located at the interface organic - mineral soil, where high ammonium concentrations were measured (Bauhaus, 1994 ; Zeller, unpublished data). Nevertheless, due to the spatial distribution of this type of mycorrhiza it is difficult to extrapolate N uptake rates of *Lactarius subdulcis* for estimation of the N uptake in the upper soil layer (0 - 10 cm).

Chapitre 4 - Synthèse et Discussion

Cette étude s'inscrit dans le cadre du cycle des éléments minéraux, du cycle de l'azote dans la hêtraie et du suivi des flux d'azote, en provenance de la litière, dans le sol et dans l'arbre. Les objectifs de ce travail étaient, en particulier :

- 1) de produire une litière de hêtre enrichie en ^{15}N .
- 2) d'étudier l'évolution des éléments minéraux de cette litière lors de sa décomposition dans une hêtraie de montagne du bassin versant du Strengbach (Aubure, Haut Rhin).
- 3) de déterminer la distribution de ^{15}N en provenance de la litière dans les différentes fractions azotées du sol et de l'arbre.
- 4) de quantifier les formes et les flux d'azote provenant de la litière et prélevés par l'arbre.

4.1 Production de la litière marquée

Pour accomplir le premier objectif, nous avons cherché à produire une litière de hêtre :

- avec une composition chimique aussi proche que possible de celle du site d'étude,
- suffisamment marquée pour que les produits de décomposition soient identifiables dans le sol plusieurs années après la décomposition et sans que des fractionnements naturels puissent interférer,
- en grande quantité, de manière à pouvoir suivre cette décomposition et son influence à l'échelle de l'arbre entier,
- sans polluer le site d'étude.

L'utilisation de litière marquée de la même espèce que celle constituant le peuplement forestier étudié est un apport original de notre travail. En effet, à ce jour, l'essentiel des études réalisées l'a été avec des litières marquées provenant d'autres essences ou de substrats modèles (Berg, 1988 ; Setälä et al., 1996 ; Bottner *et al.*, 1998). Le choix original d'un marquage par pulvérisation foliaire de jeunes arbres en forêt s'est révélé extrêmement efficace.

Nous avons ainsi obtenu un enrichissement rapide des feuilles, donc des litières

pour un minimum de travail et surtout dans des conditions naturelles d'environnement. De plus, l'enrichissement progressif des arbres nous a permis de récolter des litières progressivement enrichies pendant plusieurs années. Deux années après l'arrêt des pulvérisations, le site continue de nous fournir une litière assez fortement marquée (1% de ^{15}N pour la litière de 1997). Des essais préalables, en pépinière, sur des jeunes arbres élevés sur tourbes, s'étaient révélés désastreux dans la mesure où la composition foliaire obtenue était très profondément déséquilibrée par rapport à celle du milieu naturel et que les quantités de litières produites étaient faibles. Le choix du site de pulvérisation est plus discutable. Ce choix résulte du fait que ce site devait se trouver à proximité de l'INRA, pour éviter des déplacements fastidieux lors des prélèvements journaliers ; le peuplement devait être le plus âgé possible, tout en permettant un prélèvement aisé du matériel marqué. Le site d'Aubure, qui présentait les caractéristiques idéales a été écarté pour deux raisons majeures : son éloignement géographique (150 km) et les risques de pollution isotopique du site expérimental. Ces craintes se sont révélées fondées dans la mesure où, lors de la pulvérisation, une part non négligeable de l'urée ^{15}N apportée est perdue par volatilisation. Le site de Puvénelle répondait ainsi à l'essentiel des critères, sauf celui de la composition foliaire, car il se trouve sur sol calcaire. La suite de l'étude a montré que la différence de composition foliaire, si elle a pu faire varier l'amplitude de certains processus comme l'accumulation d'azote exogène lors de la décomposition de la litière, n'a pas modifié qualitativement la dynamique générale de l'azote de la litière (article A, Figure 2).

L'expérience de marquage ^{15}N par pulvérisation a montré que plus de 80% de l'azote incorporé en fin d'été est immédiatement distribué dans les parties pérennes de l'arbre, tout particulièrement dans les bourgeons et l'écorce des dernières pousses, mais aussi dans le bois et les racines. Pendant les deux premières années de l'expérience, cette fertilisation azotée ne s'est pas traduite par une élévation des teneurs en azote total des feuilles et des litières, mais par une augmentation progressive de leur enrichissement isotopique. Ce marquage est apparu homogène : la concentration en ^{15}N de l'azote soluble et insoluble des feuilles, puis des litières, est restée identique.

Les teneurs n'ont augmenté qu'en fin de troisième année. Les litières récoltées lors de la

deuxième année de marquage (1994) ont été déposées en novembre 1994 dans les cinq placettes expérimentales d'Aubure. Ce choix de ne pas mettre en sachets les litières ^{15}N traduisait notre volonté de se rapprocher le plus possible des conditions naturelles et donc de ne pas écarter l'action d'une partie de la faune du sol. Ce choix nécessitait d'enlever préalablement la litière existante afin d'éliminer les problèmes de dilution isotopique et la création de pools hétérogènes sur le plan isotopique, dans le sol étudié. A l'usage, nous nous sommes rendu compte qu'il était impossible de prélever une surface précisément mesurée de litière marquée, du fait des recouvrements de feuilles, si nous ne voulions pas les découper. Or, le prélèvement précis de la litière est nécessaire pour établir sa perte en masse par unité de surface. C'est pour cette raison qu'une approche méthodologique complémentaire, la technique des sachets de litière, a été mise en place. Ces sachets de litière, ont été remplis avec une litière plus riche en azote, produite lors de la troisième année de marquage à l'urée ^{15}N à Puvenelle.

4.1.1 Les possibilités et les limites de la technique du marquage

Nous avons développé une technique qui permet de produire une litière de hêtre fortement enrichie en ^{15}N , cela, à partir d'une seule pulvérisation des feuilles avec de l'urée ^{15}N . L'urée est rapidement incorporée par les feuilles, puis, l'azote est assimilé en formant des acides aminés marqués en ^{15}N . Ceux-ci sont ensuite redistribués dans le plant, via les cycles endogènes. Une partie des acides aminés marqués fait partie des protéines (solubles, non solubles) présentes dans les feuilles. Pendant la sénescence des feuilles en automne, une partie des protéines est transformée en acides aminés, puis transportée vers les organes pérennes de l'arbre pour être stockée. La plupart des protéines restantes dans la feuille forment des complexes avec des composés phénoliques présents dans les feuilles sénescentes.

Suite à la première pulvérisation, nous avons obtenu un excès isotopique de 2,1% ^{15}N dans les feuilles mortes. L'excès isotopique a progressivement augmenté après les pulvérisations d'août 1994 et 1995. L'abondance isotopique exprimée en $\delta^{15}\text{N}$ unité de la litière est de 5760 ‰. Le marquage en ^{15}N de cette litière est assez fort pour tracer la distribution de cet azote, même fortement dilué dans le pool de l'azote du sol. Si le sol N pool contient environ 5000 kg N ha⁻¹ et 18,35 kg ^{15}N ha⁻¹, la litière apportera 0,21 kg ^{15}N

ha⁻¹ ; en conséquence de quoi, l'abondance isotopique augmente considérablement. Elle est d'environ 13 ‰.

L'enrichissement de l'urée utilisée

Nous avons utilisé de l'urée fortement enrichie (99% ¹⁵N), afin de réaliser un marquage des feuilles mortes suffisant, ceci nous a permis de réaliser l'étude sur la décomposition *in situ*. Ce fort enrichissement de l'urée a comme avantage d'obtenir un marquage suffisant et de minimiser les effets négatifs de cette fertilisation azotée. L'utilisation de l'urée avec un enrichissement plus faible implique une concentration de l'urée plus élevée dans la solution pulvérisée. Ceci a des conséquences non souhaitables comme une augmentation de la concentration en N dans les feuilles mortes et des brûlures des feuilles si la concentration en urée dépasse 2% (Kilian W, 1979).

Le nombre de pulvérisation

Dans une étude préliminaire, nous avons testé les effets qui pourraient résulter de plusieurs pulvérisations sur l'enrichissement de feuilles. Après deux pulvérisations à l'urée ¹⁵N, une en juin et l'autre en août, l'enrichissement isotopique dans les feuilles s'est révélé plus fort que s'il y avait eu qu'une seule pulvérisation. En effet, plusieurs pulvérisations pendant la période de végétation augmentent non seulement le marquage de façon considérable, mais aussi la concentration en N dans les feuilles.

Une autre alternative pour obtenir un marquage plus élevé était de pulvériser les arbres pendant quelques années de suite. Nous avons donc choisi cette option en pulvérisant les arbres pendant trois années de suite. Le marquage a donc progressivement augmenté, cependant, suite à la troisième pulvérisation, nous avons remarqué aussi une augmentation de la concentration en N dans les feuilles.

Une autre possibilité d'augmenter le marquage était d'augmenter l'incorporation de ¹⁵N dans la feuille. Nous avons ainsi remarqué une incorporation de ¹⁵N plus élevée après la mise en place d'une bâche permettant de limiter les pertes de ¹⁵N par évapotranspiration. L'utilisation d'un **surfactant** est une autre possibilité d'améliorer l'incorporation de ¹⁵N dans les feuilles. Il est évident que pendant la pulvérisation, les branches et la tige des arbres, en plus des feuilles, reçoivent une partie de la solution de l'urée. Par contre, il y a peu de solution qui arrive au sol, suite à la formation des gouttes. L'incorporation de ¹⁵N dans les feuilles, varie entre 50 et 60% de ¹⁵N pulvérisé. Il semble

qu'il soit difficile d'améliorer la technique pour obtenir un meilleur rendement.

Par contre, le pulvérisateur à main (Berthoud, F3) utilisé se montre bien adapté pour l'application de l'urée. Afin d'être sûr que chaque feuille reçoive une même quantité de solution, il est nécessaire que la pulvérisation se fasse à deux. La deuxième personne va intervenir en manipulant les branches des arbres afin d'être certain que chaque feuille soit pulvérisée.

Les feuilles de hêtre incorporent rapidement le ^{15}N contenu dans la solution pulvérisée. Selon la saison d'application, la translocation de ^{15}N incorporé par les cycles internes au plant varie peu. Après une pulvérisation début juin, nous avons mesuré un transfert de ^{15}N incorporé vers les pousses de l'année, incluant les feuilles nouvelles. Ceci a des conséquences sur l'homogénéité du marquage. D'après les résultats obtenus, nous considérons qu'il est préférable de procéder à une pulvérisation tardive, car à ce moment, toutes les feuilles sont matures et la translocation de ^{15}N s'oriente vers les organes pérennes de l'arbre. De plus, une grande partie du ^{15}N est stockée dans l'arbre et utilisée l'année suivante en partie pour l'élaboration de sa biomasse foliaire.

4.2 Evolution des différents éléments minéraux lors de la décomposition de la litière de hêtre

4.2.1 Déperdition massique de la litière

Afin d'évaluer les processus de dégradation de la litière de façon dynamique et quantitative, nous avons déterminé la perte de masse de la litière déposée sur le dispositif expérimental. Comme nous l'avons souligné dans le paragraphe précédent, cette mesure a été réalisée selon la méthode des sachets de litière (Lemée et Bichaut, 1973). Puis, le taux de déperdition en poids a été utilisé pour estimer la perte en masse de la litière non ensachée, en posant comme postulat que ces deux litières auraient le même comportement dynamique. Cette méthode est utilisée dans la plupart des études concernant la décomposition des litières, car elle permet de suivre la dégradation d'une quantité connue d'une litière (Wieder et Lang, 1982). Dans une litière ensachée, on peut également mesurer la biomasse microbienne et fongique, la respiration microbienne, la faune et l'évolution des éléments minéraux. Cependant, il reste certaines différences entre la décomposition d'une litière ensachée et non ensachée (Witkamp et Olson, 1973). Une de ces différences est qu'une partie de la faune est exclue des sachets et ne peut donc pas participer à la décomposition par fragmentation de la litière. En particulier, la perte en masse de la litière est sous-estimée si l'humus est de type mull, caractérisé par une forte activité des lombric (Scheu et Wolters, 1991). La litière ensachée est souvent plus compacte, car les feuilles composant la litière sont bien maintenues dans les sacs. Ceci permet le maintien d'une humidité élevée dans la litière ensachée et crée des conditions favorables pour sa colonisation par des champignons décomposeurs fortement impliqués dans sa dégradation. Une surestimation ou une sous-estimation de la perte en masse est alors possible. Pour prendre en compte ces effets possibles, nous avons régulièrement comparé la morphologie de la litière ensachée à celle de la litière non ensachée déposée sur le site d'Aubure. Nous avons remarqué, qu'en effet, vers la fin de la deuxième année, il y a eu une forte décomposition dans deux sachets parmi les neufs enfouis sur la parcelle expérimentale. Cette décomposition, liée à la présence de pourritures blanches, n'a pas été observée pour la litière non ensachée. En conséquence, nous avons exclu ces sacs dans le calcul de la perte en masse de la litière non ensachée.

La vitesse de décomposition d'une litière de hêtre dépend du type d'humus (mull,

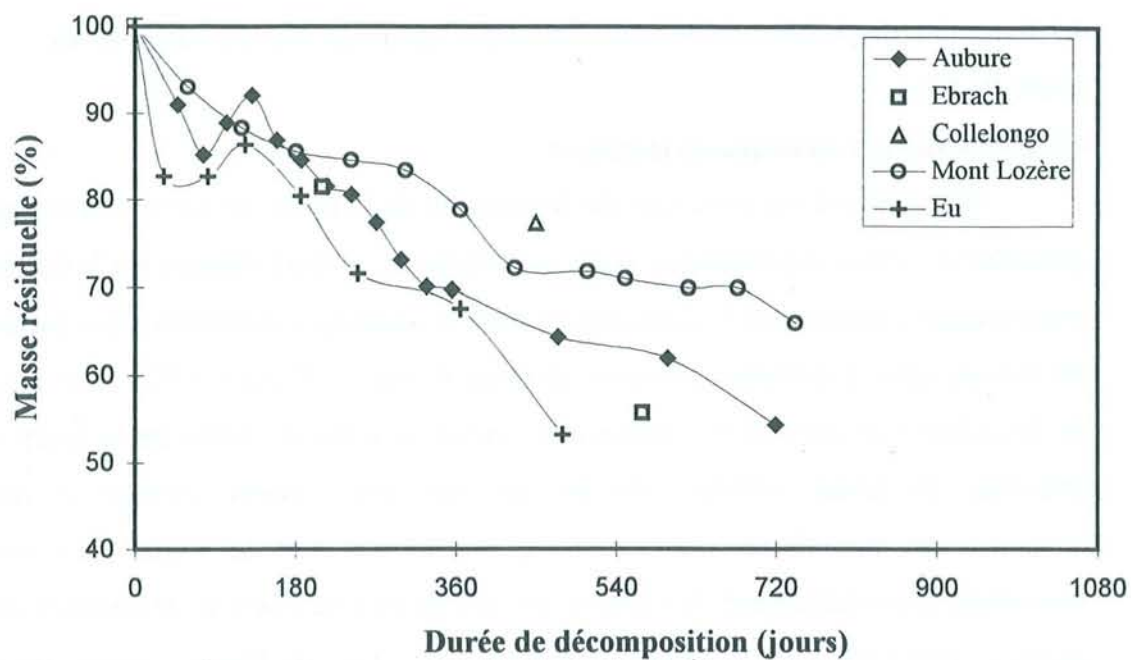


Figure 4.1 : Evolution de la masse résiduelle de la litière de hêtre pendant sa décomposition après le dépôt sous des hêtraies situées dans différentes régions climatiques. **Aubure** (Alsace, granite, 1080m, 1500mm, 6°C); **Ebrach** (Bavière, grès rose, 400m, 650mm, 8,0°C); **Collelongo** (Abruzzes, calcaire, 1600m, 1100mm, 7,0°C); **Mont Lozère** (Cévennes, granite, 1200m, 1711mm, 8°C, Hanchi, 1994) et **Eu** (Normandie, craie, 150m, 726mm, 10°C, Mourer, 1991).

moder ou mor) dans lequel elle se décompose indépendamment du type d'humus sur lequel elle a été produite (Herlizius et Herlizius, 1977 ; Staaf, 1987). Cette vitesse est aussi influencée par la teneur en N initiale dans la litière. En comparant la perte de masse des litières en fonction de la teneur en N initiale, Berg (1986) montre que la perte de masse est plus importante, au début de la décomposition, quand la teneur en N initiale est plus élevée. Cependant, après trois ans de dégradation, cet auteur montre que la perte de masse cumulée est indépendante de la concentration initiale en N. Ainsi, bien que la composition de notre litière marquée ait été différente de celle du site d'étude, on peut penser que la vitesse de décomposition a peu été influencée par cette différence.

Nous avons comparé l'évolution de la masse de matières résiduelles pendant la décomposition d'une litière de hêtre en fonction du site de dépôt (Figure 4.1). Sur les trois sites d'Aubure (Haut-Rhin), d'Eu (Seine Maritime) et d'Ebrach (Bavière, Allemagne) qui présentent le même type d'humus, nous avons enregistré une vitesse de décomposition presque identique durant la première année. Cependant, sur ces trois sites, cette vitesse de décomposition diffère au cours de la deuxième année.

On observe ainsi une vitesse de décomposition à Eu supérieure à celle d'Ebrach ; cette dernière étant supérieure à celle d'Aubure. Par contre, la décomposition est plus lente sur les sites de Mont Lozère (Cévennes) et de Collelongo (Abruzzes, Italie). Ces deux derniers sites sont caractérisés par une sécheresse estivale. Cette séquence de décomposition suit parfaitement celle établie par Meentemeyer et Berg (1987) qui montrent que la vitesse de la décomposition dépend fortement du climat. Le climat tempéré humide d'Eu s'oppose au climat froid et humide d'Aubure et à la sécheresse estivale du Mont Lozère et de Collelongo.

4.2.2 Les mécanismes de la décomposition de la litière

Nous connaissons les mécanismes de décomposition d'une litière suivant le type d'humus. Dans notre site expérimental, nous avons voulu relier ces connaissances à l'étude de l'évolution de la morphologie de la litière. L'humus de la hêtraie étudiée est caractérisé par une faible épaisseur des différentes couches organiques (L, F et H). La couche L est composée de feuilles intactes avec des petites tavelures blanches peu

abondantes. Au cours de l'année, les feuilles deviennent moins épaisses et se décolorent. Dans les endroits où la litière s'accumule (zones protégées du vent par les troncs d'arbres), nous avons observé la présence d'un mycélium blanc abondant dans la couche F. Hormis ces zones protégées, cette abondance de mycélium n'a pas été observée. La couche H est généralement peu épaisse et parfois, elle disparaît complètement. Par endroits, elle est composée de déjections fécales de vers de terre, de boulettes fécales, de débris végétaux et fongiques. La présence de vers de terre dans cette couche suggère qu'ils se nourrissent de la litière fragmentée (Scheu et Wolters, 1991).

Si l'on considère le rapport C/N, l'humus du site d'étude fait partie des moder. Cependant, on ne peut pas parler d'un moder typique à cause de sa faible épaisseur et de l'activité biologique des vers de terre, cet humus se situe plutôt entre mull et moder. D'après la classification de Brêthes *et al.* (1995) l'humus de la parcelle expérimentale analysée est un hemi-moder.

Plusieurs mécanismes interviennent, parallèlement ou successivement, dans la décomposition de la litière de hêtre. Ils traduisent différentes phases de l'évolution des feuilles mortes en matière organique. Ces mécanismes sont : 1) le lessivage des substances hydrosolubles, 2) la digestion de la matière facilement dégradante par la biomasse microbienne et/ou fongique, et, 3) la fragmentation et la bioturbation par la faune du sol (Staaf, 1980 ; Berg 1986 ; Scheu et Wolters, 1991). La chute annuelle de la litière est initialement redistribuée par le vent et ce processus explique la variation spatiale de l'épaisseur des couches organiques observée. Au cours de l'année, les feuilles subissent une altération physique modulée par des facteurs climatiques (changement d'humidité, variations de la température, gel). En conséquence, les constituants hydrosolubles des cellules lysées des feuilles constituant la litière sont rapidement lessivés (Nicolai, 1988). En même temps, la litière est progressivement colonisée par des micro-organismes, qui constituent la biomasse microbienne. Cette dernière est dominée par des champignons, car ils tolèrent généralement mieux l'acidité des sols forestiers que les bactéries (Scholle *et al.*, 1992). Sur le site d'Aubure, la concentration en ergostérol et en chitine a progressivement augmenté au cours de la première année, dans la litière marquée, pour ensuite se stabiliser (article B, Figure 5). Cette augmentation de composés fongiques traduit la colonisation de la litière par des champignons et l'accumulation de P (Figure

3.8) dans la litière, reflète probablement le même phénomène. La stabilité des populations fongiques suggère l'absence de fort stress hydrique. En effet, Scholle *et al.* (1992) a montré que la biomasse microbienne de la couche L variait durant l'année en fonction de l'humidité et baissait après une période de sécheresse. La colonisation des feuilles par des micro-organismes se traduit par un changement morphologique des feuilles, des décolorations blanchâtres apparaissent progressivement au cours de la première année suivant le dépôt. De plus, Nicolai (1988) a montré une dégradation rapide des composés phénoliques contenus dans la litière fraîche au cours de l'année. Ceci suggère que la fraction de la litière se dégradant facilement soit décomposée par la biomasse microbienne. La perte en masse (30%) observée à la fin de la première année (article B, Figure 2A) est certainement le résultat du lessivage et de la décomposition microbienne.

Au cours de la deuxième année suivant le dépôt, les feuilles de litière de hêtre deviennent moins épaisses et plus pâles, elles sont parfois fragmentées et des petites perforations apparaissent. Nous avons remarqué, par endroits, quelques déjections de vers de terre, des boulettes fécales plus abondantes, des enchytraéides et d'autres microarthropodes. Ce sont des traces de la faune du sol spécialisée dans la fragmentation et consommation de la litière (Toutain, 1981, Ponge *et al.*, 1997). Si la couche de la litière dépasse 3 à 4 cm d'épaisseur, il y a une forte décoloration par les pourritures blanches (*Clitocybe nebularis*, *Collybia butyracea*, *Agaricus silvicola*) (Toutain 1981). Le rapport C/Ca dans la litière marquée reste constant pendant presque deux ans et dans le même temps son poids diminue. La consommation de la litière par la mésofaune ainsi la dégradation des paroisses par les pourritures blanches est une raison plausible pouvant expliquer ce phénomène. Dans un moder, la mésofaune est généralement plus abondante que la macrofaune, mais le nombre d'espèces est inférieur à celui d'un mull (Schaefer et Sauermann, 1990 ; Ponge *et al.*, 1997). Le nombre d'espèces (2 à 7) et l'abondance de vers de terre dans un moder sont souvent très limités, ils se nourrissent plutôt de petits fragments de litière (Staaaf, 1987 ; Scheu et Wolters, 1991 ; Scholle *et al.*, 1992). L'activité de la faune du sol augmente considérablement l'accès de la biomasse microbienne aux réserves de carbone et d'éléments minéraux.

A la fin de la troisième année, les feuilles ont été transformées en petits fragments par l'activité de la faune et de la flore. Une partie a été digérée par les vers de terre puis

déplacée sous forme de déjections fécales dans la couche H. De nombreuses déjections fécales observées montrent que cette couche est fortement remaniée par l'activité des vers de terre. Selon nos observations sur le terrain, ces vers de terre sont rouges ou plus pâles et assez petits. D'après Toutain (1981), ce sont des vers de terre épigés et endogés. Scheu et Wolters (1991) montrent qu'il y a une baisse de la minéralisation du carbone dans les déjections de vers de terre. Le mélange intensif de sol minéral avec la litière stabilise la matière organique. De plus, la biomasse microbienne est plus faible dans cette couche (Scholle *et al.*, 1992, Stockfisch *et al.*, 1995). Nous avons observé dans la couche H et dans les deux premiers centimètres du sol minéral une forte accumulation du ^{15}N initialement présent dans la litière. La répartition de ^{15}N dans la litière résiduelle et la couche H démontre que la décomposition de la litière marquée alimente surtout la couche H.

L'évolution de la concentration en éléments minéraux, dans la litière ensachée et non ensachée, est caractérisée par la même dynamique (Figure 3.4, 3.6, 3.8). Au cours de la décomposition de ces litières, K, Mg et Ca sont rapidement ou progressivement libérés. C'est surtout le cas de K qui est très rapidement lessivé pendant la première année. Nous avons remarqué une forte immobilisation de P dans les deux types de litières qui dépend fortement de leur concentration initiale en P. L'apport de P dans la litière se fait essentiellement par voie biologique, car la concentration en P dans les pluviollessivats est négligeable (Marques, 1996). Ce sont surtout les champignons qui assurent le transport du phosphore, car ils sont capables de stocker une grande quantité de phosphore dans leurs hyphes sous forme de polyphosphates (Martin *et al.*, 1985). Cependant, l'accumulation de polyphosphates dans la biomasse fongique varie strictement selon la teneur en P dans le sol (Mac Fall *et al.*, 1995). Au cours de la troisième année, N et S sont progressivement libérés des litières déposées, par contre le bilan de P reste négatif.

En conclusion, nous avons montré que sur le site d'Aubure, les feuilles constituant la litière de hêtre sont rapidement envahies par les champignons, et, très probablement, par des bactéries, puis, progressivement fragmentées par des arthropodes. Les pourritures blanches n'apparaissent qu'accessoirement. Les produits de la décomposition rejoignent l'horizon H sous forme de matière organique fraîche, de déjections de vers de terre et de boulettes fécales. Ces changements morphologiques s'accompagnent d'une évolution de la

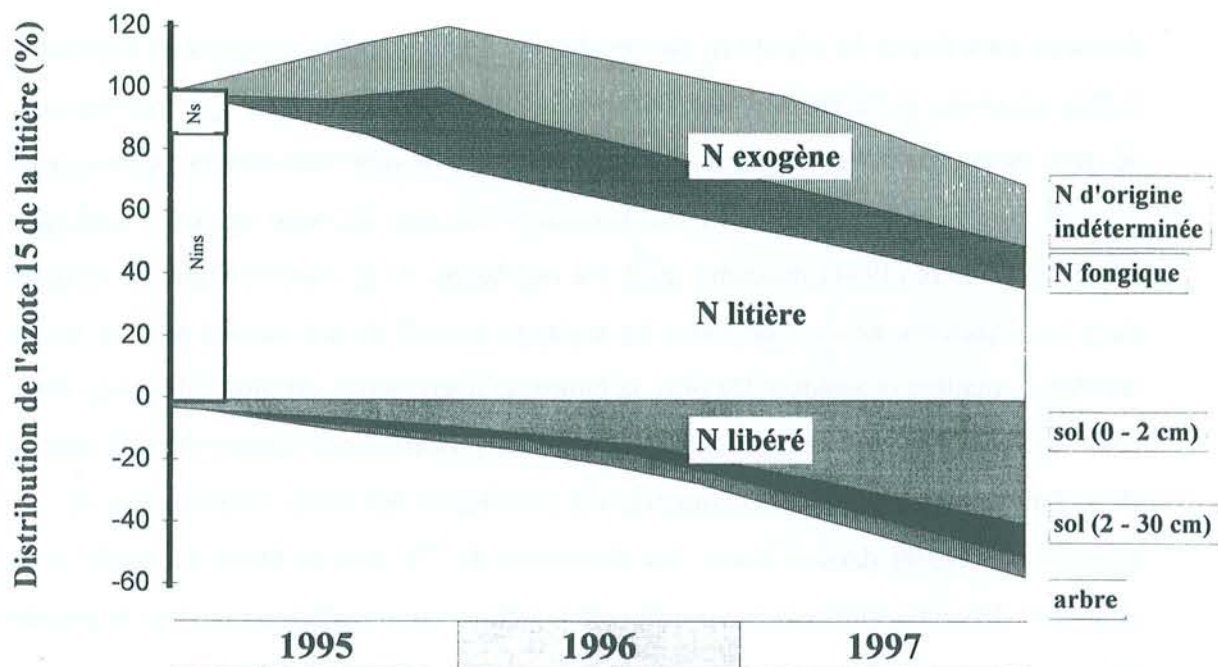


Figure 4.2 : Répartition de l'azote 15, fourni sous forme de litière au cours de sa décomposition dans la hêtraie d'Aubure. Ns = N soluble, Nins = N insoluble.

forme et du contenu en éléments minéraux. Cette évolution est caractéristique d'un humus de type moder, mais la présence de vers de terre empêche l'accumulation de matière organique de se produire.

4.3 La distribution de ^{15}N de la litière dans le sol et dans l'arbre

4.3.1 Les flux et la répartition de l'azote

Dès que la litière est déposée sur le sol, celle-ci commence à perdre progressivement une partie de sa masse initiale. Cette perte en masse peut être décrite par une fonction exponentielle négative (Olson, 1963). Par contre, la quantité absolue d'azote augmente au cours de la première année, traduisant l'existence d'un influx de composés azotés. Elle diminue faiblement au cours des deuxième et troisième années après le dépôt (Figure 4.2). Cette accumulation ou immobilisation de l'azote dans la litière en voie de décomposition est un phénomène connu depuis longtemps (ex. : Lemée et Bichaut, 1973). Toutefois, le suivi de la décomposition d'une litière enrichie en ^{15}N , dans une hêtraie, nous a permis de différencier les divers flux d'azote accompagnant ce processus. Notre expérience est la première étude réalisée en grandeur nature décrivant l'évolution dynamique, vers le sol et dans l'arbre, de l'azote contenu dans la litière. Dans le système étudié, la dynamique de l'azote dans la litière est caractérisée par une incorporation de l'azote exogène et par une libération concomitante de l'azote constituant de la litière. L'azote exogène à la litière est rapidement incorporé par voie biotique ou abiotique. Cette incorporation d'azote exogène est supérieure à la libération d'azote de la litière pendant les deux premières années de décomposition.

L'incorporation d'azote exogène est, soit actif par l'action de la biomasse microbienne et du mycélium des champignons, soit passif par une interaction abiotique entre des constituants de la litière et de l'azote ammoniacal ou nitrique contenus dans les pluviollessivats ou dans la solution du sol (Hart *et al.*, 1993). La mesure de la biomasse fongique par le dosage de composés cellulaires typiques des champignons, l'ergostérol et la chitine, nous a permis d'apprécier l'apport d'azote par cette biomasse microbienne. Elle apporte environ 35% de l'apport total d'azote au cours de la première année. Cet influx d'azote diminue faiblement durant la décomposition de la litière. Une autre partie de l'azote externe pourrait être apportée par les pluviollessivats. Par exemple, Melillo et

Aber (1984) ont observé une polymérisation de l'azote ammoniacal avec certains constituants de la litière, telle que la lignine. Une des conséquences de l'incorporation de N exogène est une baisse du rapport C/N de la litière. Ce rapport diminue fortement au cours des deux premières années, puis il se stabilise autour d'une valeur de 20 à 25. Cette baisse du rapport C/N en-dessous d'une valeur critique (entre 15 et 33) se traduit par une libération nette de l'azote de la litière (Black, 1968). Nous avons observé dans la litière ^{15}N déposée dans le site expérimental, une libération nette de l'azote au cours de la troisième année. Cette dynamique de l'azote est typique de la litière de hêtre et a été décrite par de nombreux auteurs (Staaf, 1980 ; Pardo *et al.*, 1997, entre autres). Par contre, nous avons démontré grâce au traceur isotopique qu'une libération de l'azote de la litière se produisait continuellement dès le dépôt de la litière au sol.

Nous avons montré que l'azote constituant des feuilles de la litière est continuellement libéré pendant les trois années d'étude (article B, Figure 4). Ceci suggère que dans une première étape, l'azote soluble est progressivement lessivé, puis, les autres composés azotés sont décomposés et libérés probablement par voie biotique. Les rapports C/Ca et C/ ^{15}N dans la litière ne varient pas pendant deux ans, suggérant que C, Ca et ^{15}N soient libérés par le même mécanisme ou à la même vitesse. Une explication possible du comportement de ces trois éléments est qu'ils sont transférés dans le sol extérieur par la faune du sol. C'est surtout la mésofaune qui peut assurer ce transfert, car elle domine largement la faune du sol étudié (Hülsmann, communication personnelle). De plus, les feuilles de litière montrent des traces d'activité des enchytraéides. Le contenu de ^{15}N de leurs boulettes fécales enrichit progressivement la matière organique du sol. Vers la fin de la troisième année, le rapport C/ ^{15}N augmente, c'est-à-dire que la quantité de ^{15}N diminue plus fortement que celle du carbone (article B, Figure 5). Une explication moins plausible de cette augmentation du rapport C/ ^{15}N , est que le carbone se trouve dans une fraction difficilement décomposable et conduisant ainsi à son accumulation. Dans le même temps, nous avons constaté le début de la libération nette de N. Il semble que cette libération accélérée d'azote est due à l'activité de la biomasse microbienne et fongique. Après trois années de décomposition, la litière ^{15}N a perdu environ 65% de son azote initial (Figure 4.2). Cette valeur est proche de la perte en masse de la litière (60%). Le parallélisme entre la perte en masse d'une litière et la libération d'azote structural est

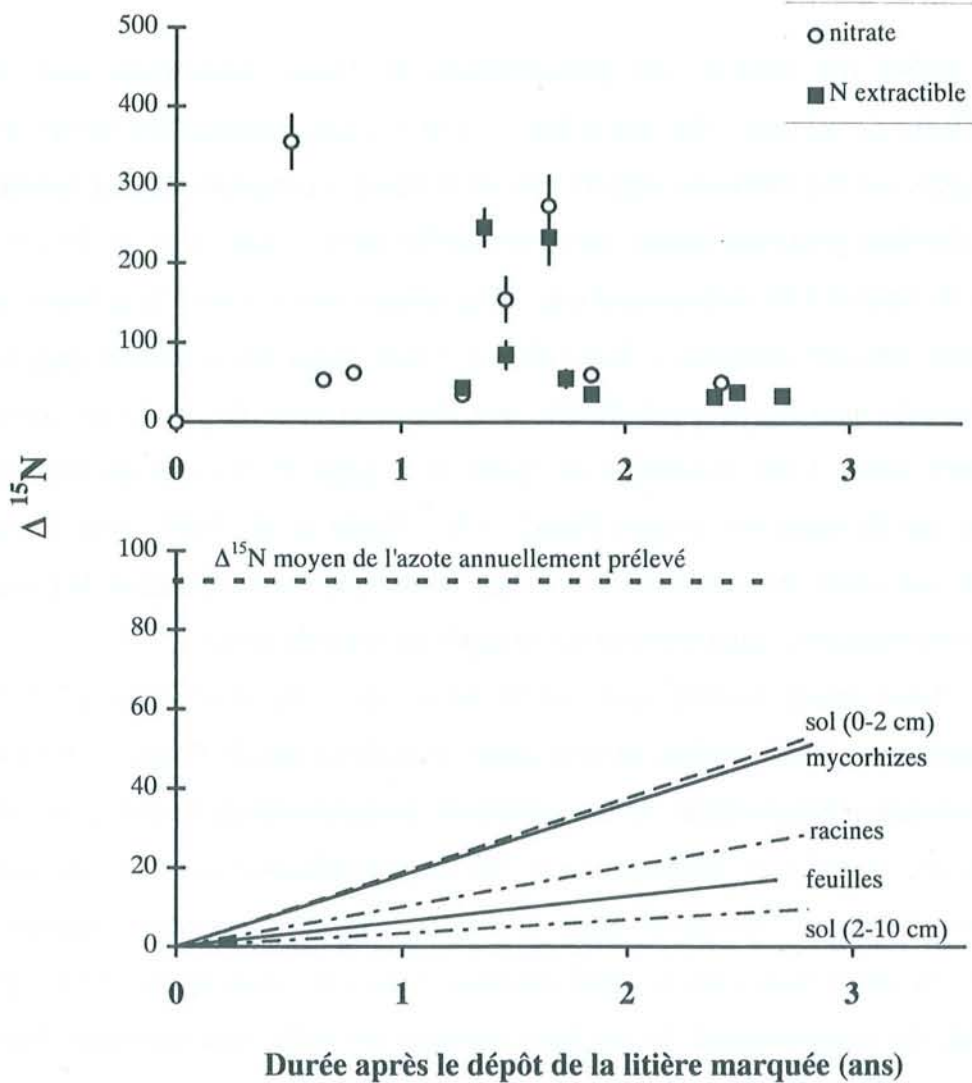


Figure 4.3 : Evolution du $\Delta^{15}\text{N}$ du nitrate et de N extractible du sol au cours des trois années de décomposition de la litière de hêtre sur le site d'Aubure. Les valeurs de $\Delta^{15}\text{N}$ présentées sont celles mesurées dans le sol et l'arbre.

confirmé par les résultats d'une étude portant sur la décomposition d'une litière de pin ensachée qui se décompose sur un mor (Berg, 1988). Suite à cette observation, nous proposons l'hypothèse suivante : la perte en masse d'une litière de hêtre se décomposant sur un moder pourrait indiquer une libération de l'azote structural.

La plus grande partie de l'azote contenu dans la litière se retrouve à la surface du sol, probablement sous forme d'azote organique dans des fragments de litière, de boulettes fécales et de débris fongiques (Figure 4.2). Au cours des trois années d'étude, une partie croissante de l'azote de la litière migre vers le sol minéral, soit sous forme de matière organique dissoute, soit sous forme d'azote minéral. Le transfert par des vers de terre des fragments de litière ou des boulettes fécales dans le sol minéral est l'explication la plus probable de cette distribution de l'azote dans le profil du sol. Cependant, le nombre de vers de terre anéciques qui vivent dans le sol et remontent à la surface pour consommer la litière est très réduit dans un moder (Staafl, 1987; Ponge *et al*, 1997).

En conclusion, l'azote de la litière est continuellement libéré pendant sa décomposition. Après trois ans, il se retrouve en grande partie à la surface et dans les deux premiers centimètres du sol minéral sous la forme d'azote organique. Le bilan effectué à partir des quantités d'azote mesurées dans les différents compartiments du sol et de la litière indique que l'arbre prélève une faible quantité d'azote (3%) contenue dans la litière pour sa nutrition azotée.

4.4 Répartition de l'azote de la litière et le prélèvement de l'azote de la litière par l'arbre

4.4.1 Les pools azotés du sol et le prélèvement de l'azote par l'arbre

Suite à la libération de l'azote marqué de la litière, les différents compartiments azotés du sol et des arbres situés sur la placette 15 sont progressivement enrichis (Figure 4.3). Ceci nous a permis de tracer l'azote dans ces différents compartiments et d'identifier la source principale de l'azote prélevé par le hêtre. Nous avons discuté dans le paragraphe précédent les mécanismes contrôlant cette libération d'azote. Initialement, l'azote soluble est lessivé, puis de l'azote organique est libéré, surtout par fragmentation et/ou digestion par la faune de la litière. Ce flux d'azote soluble se manifeste au cours des deux premières

années par un fort enrichissement isotopique du nitrate, de l'ammonium et de la biomasse microbienne (article B, Figure 6). Pendant la première année, il semble que ce soit surtout de l'azote soluble de la litière qui est rapidement minéralisé, puis incorporé dans la biomasse microbienne ou prélevé par l'arbre. L'augmentation de $\Delta^{15}\text{N}$ du nitrate et de l'azote extractible pendant l'été de la deuxième année (1996), suggère une minéralisation de l'azote en provenance de la litière. Par contre, pendant la troisième année (1997), le $\Delta^{15}\text{N}$ de l'azote extractible du sol reste très faible, indiquant une faible contribution des fractions azotées provenant de la litière à la minéralisation d'azote. Les fractions azotées restantes (complexes polyphénols/protéines) contenues dans des boulettes fécales et dans des fragments de litière sont ensuite décomposées. Leur décomposition se ferait surtout par des champignons spécialisés qui sont caractérisés par leur capacité à produire des protéases extracellulaires (Plassard *et al.*, 1997). La chute du $\Delta^{15}\text{N}$ dans les fractions de l'azote extractible du sol pendant la troisième année (1997) peut être expliquée par : 1) le mélange des boulettes fécales et des fragments de la litière avec la matière organique du sol induisant un effet de dilution isotopique ou/et, 2) une minéralisation plus lente résultant de la structure des complexes polyphénols protéines. Pendant les trois années qui ont suivi le dépôt de la litière, le $\Delta^{15}\text{N}$ des fractions azotées des solutions du sol a été supérieur à celui de la fraction solide. Ceci montre une minéralisation continue de l'azote de la litière, mais la vitesse de minéralisation est différente selon les fractions azotées de la litière.

Lors de la décomposition de la litière, l'azote organique s'accumule sous forme de boulettes fécales et de fragments de litière à la surface du sol et dans les deux premiers centimètres du sol minéral (article B, Figure 7). Au cours des trois années étudiées, le $\Delta^{15}\text{N}$ augmente linéairement dans le sol et dans les différents compartiments de l'arbre indiquant l'existence d'un équilibre isotopique entre les différents compartiments étudiés. Le $\Delta^{15}\text{N}$ des mycorhizes est identique à celui mesuré dans les deux premiers centimètres du sol démontrant un transfert rapide entre cet horizon et les racines mycorhizées. Ce sont surtout des ectomycorhizes de *Lactarius subdulcis* qui sont très abondants à l'interface entre l'horizon minéral et organique (Martin, comm. pers.). Cette mycorhize a une grande capacité à produire des protéases, ce qui lui permet d'exploiter efficacement l'azote organique du sol (Plassard *et al.*, 1997). De plus, l'activité des protéases fongiques

est stimulée par la présence des protéines de la litière (El-Badaoui et Botton, 1989). Ceci suggère que les mycorhizes prélèvent probablement une grande partie de leur N structural directement dans cet horizon du sol. Par contre, le $\Delta^{15}\text{N}$ des racines est environ 30% inférieur de celui des mycorhizes. Le diamètre des racines se situe entre 1 et 3 mm, elles sont lignifiées et absorbent elles-mêmes peu d'azote (Marschner et Eltrop, 1996). Elles sont alimentées en ^{15}N par leur extrémités généralement mycorhizées. La différence de $\Delta^{15}\text{N}$ observée entre les racines et les mycorhizes peut être expliquée par plusieurs mécanismes. Les mycorhizes ont été principalement prélevées dans les deux premiers centimètres du sol, tandis que les racines l'ont été dans les dix premiers centimètres. Or l'enrichissement isotopique décroît en profondeur. Cette explication est contredite par le fort marquage isotopique de l'azote extractible des dix premiers centimètres du sol. La différence isotopique entre mycorhizes et racines pourrait exprimer le fait que l'azote prélevé par les racines fines/mycorhizes et transféré à l'arbre n'a pas la même origine que celui utilisé par les mycorhizes pour bâtir leurs structures. Les racines sont connectées au cycle de l'azote interne à l'arbre, c'est-à-dire qu'une partie de l'azote foliaire est remobilisée puis stockée dans les racines (article A, Figure 3). Le $\Delta^{15}\text{N}$ des feuilles est environ 65% inférieur à celui des mycorhizes. Cette dilution de $\Delta^{15}\text{N}$ dans les feuilles, montre qu'une partie de l'azote des feuilles a comme origine les réserves azotées de l'arbre.

Compte tenu de la dilution de ^{15}N dans le pool d'azote dans l'arbre, nous avons calculé un $\Delta^{15}\text{N}$ moyen de l'azote absorbé par l'arbre. Ceci a nécessité quelques estimations et extrapolations. D'abord, nous avons estimé le prélèvement d'azote par l'arbre pendant les trois années de l'expérience de la façon suivante :

$$\text{N prélevé} = \text{N des mycorhizes} + [3 \times (\text{N de la litière annuelle} + \text{N de la pousse annuelle}/2 + \text{N des branches}/25 + \text{N du tronc}/50)]$$

Nous avons ainsi estimé que l'incorporation annuelle de l'azote prélevé dans l'arbre est voisine de $6,3 \text{ g N arbre}^{-1} \text{ an}^{-1}$. Ce prélèvement annuel d'azote est équivalent à 10% de l'azote total de l'arbre ($63 \text{ g N arbre}^{-1}$). Ensuite, nous avons calculé le rapport isotopique

moyen de l'azote prélevé durant les trois années de l'expérience. Nous obtenons une moyenne de 90 $\Delta^{15}\text{N}$ pour l'azote annuellement prélevé. Ce $\Delta^{15}\text{N}$ est proche de celui de l'azote extractible, du nitrate et de l'ammonium (Figure 4.3). Ceci indique que l'arbre prélève en très grande partie de l'azote minéral. Cependant, il est impossible de faire la différence entre la forme d'azote prélevé par les racines car le $\Delta^{15}\text{N}$ du nitrate est similaire à celui de l'ammonium. Cette conclusion est confirmée dans une hêtraie voisine de celle où nous avons conduit nos expérimentations ou Jussy et Colin-Belgrand (1998) montrent que le prélèvement d'azote minéral par les arbres se fait en majeure partie sous forme de nitrate. Dans cette hêtraie, Stober (communication personnelle) montre que le prélèvement de l'ammonium et du nitrate varie en fonction du rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ dans le sol. Si ce rapport est élevé, l'absorption du nitrate est dominante, mais elle baisse rapidement si le rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ diminue. Dans le sol de notre parcelle expérimentale, le rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ de l'azote extractible du sol est voisin de 1. Si l'on considère les résultats obtenus par Stober, nous pouvons dire que le prélèvement de nitrate et de l'ammonium par l'arbre, sur notre site, est presque identique.

Dans la litière, l'azote organique se trouve dans des composés hydrosolubles, des composés facilement dégradables et des complexes polyphénols protéines (Hanrion, 1974). Au cours de la décomposition, l'azote contenu dans les différentes fractions de la litière est successivement libéré (Figure 4.4). Au cours de la première année, c'est surtout l'azote hydrosoluble qui est d'abord lessivé et ensuite minéralisé, puis prélevé par l'arbre ou rapidement incorporé dans la biomasse microbienne. Au cours de la deuxième année, la minéralisation de N se manifeste dans l'augmentation de $\Delta^{15}\text{N}$ dans l'azote extractible du sol. Ceci suggère qu'une partie de l'azote structural (facilement dégradé) de la litière ait été minéralisée par les micro-organismes du sol. La faible valeur de $\Delta^{15}\text{N}$ dans la fraction de l'azote extractible et du nitrate pendant la troisième année, montre que l'azote de la litière accumulée à la surface du sol est une source d'azote difficilement utilisable par les bactéries. Certains types de mycorhizes sont capables de dégrader les polyphénols protéines. L'azote libéré enrichit progressivement les hyphes des champignons, mais cet azote ne constitue pas la principale source d'azote prélevé, car le $\Delta^{15}\text{N}$ moyen de l'azote prélevé par l'arbre est supérieur au $\Delta^{15}\text{N}$ des mycorhizes. Une explication possible pour cette répartition est que l'azote de la litière est dilué dans le pool d'azote du sol.

Tout se passe comme si les mycorhizes exploitaient l'azote organique de la partie supérieure du sol pour former leur azote structural mais que l'azote minéral prélevé était directement transféré à l'arbre. Ce résultat peut être rapproché de ceux obtenus par Gebauer et Dietrich (1993) et Högberg *et al.* (1996). Ces auteurs ont montré que l'abondance isotopique naturelle en ^{15}N des mycorhizes était différente de celle des racines. D'après Gebauer et Dietrich (1993) les mycorhizes utilisaient l'azote du sol à leur profit.

En conclusion, une petite partie de l'azote en provenance de la litière est rapidement libérée, minéralisée et prélevée par l'arbre. Au cours de trois ans de décomposition de la litière, la plus grande partie de l'azote est accumulée à la surface du sol. La minéralisation de l'azote atteint un maximum pendant la deuxième année et baisse fortement au cours de la troisième année. Les arbres prélèvent surtout de l'azote minéral. Les mycorhizes utilisent l'azote organique pour leur croissance.

Perspectives

Cette étude représente une des premières tentatives de quantification du devenir de l'azote des litières en conditions naturelles. C'était aussi, à l'INRA de Nancy, la première expérience de marquage isotopique à l'échelle de l'écosystème. Les résultats de cette expérience, détaillés au cours des chapitres précédents, se sont révélés extrêmement intéressants et novateurs. La prolongation de notre étude de la localisation des produits azotés issu des litières sera possible encore pendant quelques années et les résultats attendus présentent un intérêt certain. Dans cette optique, des fractionnements granulométriques ou chimiques pourront être tentés pour localiser plus précisément les compartiments azotés marqués et leur devenir. L'utilisation d'outils performants de localisation et d'analyse (RMN, chromatographie couplée au spectromètre de masse) pourrait permettre une identification des structures moléculaires dans lesquelles l'azote introduit se trouve (Clinton *et al.*, 1995). De même, l'étude du niveau de marquage ^{15}N de la faune du sol (ex. arthropodes) et des fructifications de champignons symbiotiques et saprophytes nous informera sur la digestibilité de l'azote des litières ingéré par ces organismes.

L'intérêt des résultats acquis est tel que la litière marquée sera utilisée dans l'avenir sur d'autres sites expérimentaux étudiés par notre équipe. Cependant, la nouveauté de la démarche nous a fait réaliser certaines erreurs que l'expérience acquise nous permettra à l'avenir de corriger.

La technique de marquage des feuilles à l'aide d'urée ^{15}N est efficace et le taux de marquage s'est révélé adéquat pour atteindre les objectifs assignés. Par contre, il est indispensable de localiser des sites de marquage dont les caractéristiques soient semblables à celles des sites d'utilisation. On recherchera donc des peuplements sur sols acides. L'idéal serait de prendre les sites de marquage des arbres à proximité immédiate du site d'utilisation de la litière, mais la contrainte d'une récolte des feuilles sénescents sur l'arbre impose une présence fréquente. Des activateurs de la chute des feuilles pourraient être expérimentés. L'utilisation d'enceintes de marquage étanches devrait permettre d'éviter des pertes de matériel marqué coûteuses et polluantes.

Enfin, le suivi de l'azote ^{15}N injecté dans le sol par les racines en décomposition

des jeunes peuplements marqués pourrait nous permettre de produire les premières mesures quantitatives du taux de renouvellement de l'azote racinaire. Ces données sont indispensables pour boucler les bilans d'azote (Jussy et Colin-Belgrand, 1998) et autoriseraient une modélisation d'ensemble du cycle de l'azote en forêt.

Le suivi en parallèle de litières ensachées et non ensachées est lourd et sujet à critique, il doit donc être évité. Plusieurs possibilités s'offrent. Des sachets de litière peuvent être disséminés directement sur le plateau de litières non ensachées, de façon à pouvoir être prélevés aisément. Cette technique est vraisemblablement la meilleure pour des forêts jeunes, et/ou la mésofaune joue un rôle mineur. Si la mésofaune est importante, des filets à mailles adaptées peuvent être utilisés. En forêt adulte, il est impossible de prévoir de telles expériences car les quantités de litière à produire pour couvrir une surface continue et significative à l'échelle de l'écosystème seraient trop importantes. Il faut alors imaginer le dépôt de sacs de litières marquées suivant une grille et des prélèvements suivant un protocole statistique.

Des doubles ou triples marquages isotopiques (^{15}N , ^{13}C , ^{34}S) des feuilles semblent maintenant techniquement possibles et apporteraient des renseignements considérables sur la dynamique relative des sucres et des protéines lors de la décomposition de la litière. Grâce à ce type d'expérience, plusieurs questions scientifiques d'ampleur pourraient trouver des solutions et en particulier :

- La quantification des grands modes d'humification en milieu naturel, conduisant aux principaux types d'humus, mull, moder, mor. Cette étude a d'ores et déjà été entreprise dans le cadre du projet CANIF, puisque les litières produites à Puvénelle ont été introduites sur d'autres sites européens (Collelongo en Italie et Ebrach en Allemagne).
- L'évolution de l'humification lors du vieillissement des peuplements forestiers.

Appliquée à ce thème de recherche, développée par Claude Nys à Fougères (Bretagne), cette méthode pourrait permettre d'analyser le processus de dégradation des humus dans les futaies âgées de hêtre.



Références bibliographiques (hors articles)

La présentation de la bibliographie suit les instructions des auteurs du journal "Oecologia"

- Aber J, Melillo JM, Mc Clagherty CA (1990) Predicting long-term patterns of mass loss, nitrogen dynamics, and soil organic matter formation from initial fine litter chemistry in temperate forest ecosystems. *Can J Bot* 68:2201-2208
- Aber J, Melillo JM (1982) Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Can J Bot* 60: 2263-2269
- Alexander IJ (1983) Ectomycorrhizas in the nitrogen cycle. In: Lee JA, Mc Neill S, IH Morison (eds) Nitrogen as an ecological factor. Blackwell, Oxford, pp 69-93
- Anderson TH, Domsch KH (1993) The metabolic quotient for CO₂ (qCO₂) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biol Biochem* 25: 393-395
- Asaël S (1990) Analyse structurale de quelques peuplements forestiers du bassin versant du Strengbach à Aubure (Haut-Rhin). DEA de biologie forestière, Université de Nancy I, pp 90
- Astrup M, Bülow-Olson A (1979) Nutrient cycling in two Danish beech forests growing on different soil types. *Holarctic Ecology* 1: 125-129
- Attivil PM, Adams MA (1993) Nutrient cycling in forests. *Transley review no. 50. New Phytol* 124: 561-582
- Axelsson G, Berg B (1988) Fixation of ammonia (¹⁵N) to *Pinus sylvestris* needle litter in different stages of decomposition. *Scand J For Res* 3: 273-279
- Badalucco L, Nannipieri P, Grego S (1990) Microbial biomass and anthrone-reactive carbon in soils with different organic matter contents. *Soil Biol Biochem* 22: 899-904
- Bauhaus J (1994) Stoffumsätze in Lochhieben. *Berichte des Forschungszentrums für Waldökosysteme, Reihe A, Bd 133, Göttingen*
- Bauhaus J, Bartsch N (1996) Fine-root growth in beech (*Fagus sylvatica*) forest gaps. *Can. J For Res* 26: 2153 - 2159
- Becquer T, Merlet D, Boudot JP, Rouiller J, Gras F (1991) Nitrification and nitrate uptake: leaching balance in a declined forest ecosystem in eastern France. *Plant and Soil* 125: 95-107
- Berg B (1986) Nutrient Release from litter and humus in coniferous forest soils - a mini review. *Scand J For Res* 1: 359-369
- Berg B, Cortina J (1995) Nutrient dynamics in some decomposing leaf and needle litter types in a *Pinus sylvestris* Forest. *Scand J For Res* 10: 1-11
- Berg B, Ekbohm G (1991) Litter mass loss and decomposition pattern in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest VII. *Can J Bot* 69: 1449-1456
- Berg B, Ekbohm G, Johansson MB, McLaugherty C, Rutigliano F, Virzo De Santo A (1996) Maximum decomposition limits of forest litter types: a synthesis. *Can J Bot* 74: 659 - 672

- Berg B, McClaugherty C (1989) Nitrogen and phosphorus release from decomposing forest litter in relation to the disappearance of lignin. *Can J Bot* 67: 1148-1156
- Berg B, Staaf H (1981b) Plant litter input to soil. In: Clark FT, Rosswall T (eds) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. *Ecol Bull* 33: 147-162 Stockholm
- Berg B, Staaf H, (1981a) Leaching, accumulation and release of nitrogen in decomposing forest litter. In: Clark FT, Rosswall T (eds) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. *Ecol Bull* 33: 163-178
- Berg B, Staaf H (1980) Decomposition rate and chemical changes of Scots pine litter II. The influence of chemical composition. In: Persson T (ed) *Structure and function of northern Coniferous forests. An ecosystem Study*. *Ecol Bull* 32: 373-390
- Blair JM (1988) Nitrogen, sulphur and phosphorus dynamics in decomposing deciduous leaf litter in the southern Appalachians. *Soil Biol Biochem* 20: 693-701
- Blair JM (1988) Nutrient release from decomposing foliar litter of three tree species with special reference to calcium, magnesium and potassium dynamics. *Plant and Soil* 110: 49-55
- Blanalt JG Vogt H (1972) Carte géologique de la France A 1/50000, Colmar Artolsheim XXXVII-18. BRGM Service Géologiques National, pp 50
- Bonneau M, (1995) Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. ENGREF pp 142-143
- Boudot JP, Becquer T, Merlet D, Pouiller J (1994) Aluminium toxicity in declining forests: a general overview with a seasonal assessment in a silver fir forest in the Vosges mountains (France). *Ann Sci For* 51: 27-51
- Bowden RD, Geballe GT, Bowden WB (1989) Foliar uptake of ^{15}N from simulated cloud water by red spruce (*Picea rubens*) seedlings. *Can J For Sci Res* 19: 382-386
- Brêthes A, Brun JJ, Jabiol B, Ponge J, Toutain F (1995) Classification of forest humus forms: a french proposal. *Ann Sci For* 52: 535-546
- Brown CM (1982) Nitrogen metabolism in soils and sediments. Chapter 9. In: Burns RG, Slater JH (eds) *Experimental microbial ecology*. Blackwell, Oxford, 154-163
- Brumme (1994) Mechanisms of carbon and nutrient release and retention within beech forest gaps. 3. Soil respiration and nitrous oxide losses. *Plant and Soil* 168:
- Chang SX, Preston CM, Weetman G (1995) Soil microbial biomass and microbial and mineralizable N in a clear-cut chronosequence on northern Vancouver Island, British Columbia. *Can J For Res* 25: 1595-1607
- Clément A (1977) Point 77 sur les analyses foliaires. Doc interne, Station des Sols Forestiers, INRA, Centre de Nancy, pp 30
- Clinton PW Mead DJ (1993) Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. I. Recovery of ^{15}N after one growing season. *Can J For Res* 24: 882 -888
- Clinton PW Mead DJ (1993) Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. II. Trends in plant and soil processes. *Can J For Res* 24: 889 -896

- Cole CV, Heil RD (1981) Phosphorous effects on terrestrial nitrogen cycling. In: Clark FE, Rosswall T (eds) Terrestrial nitrogen cycles. *Ecol Bull* 33: 363-374
- Cole DW, Rapp M (1980) Element cycling in forest ecosystems. In: Reichle DE (eds) Dynamic properties of forest ecosystems. International Biological Programme 23. Cambridge University Press,
- Dahire M (1988) Granites et leucogranites peralumineux du Brézouard et du Bilstein (Vosges moyennes): caractères pétrographiques et minéralogiques. Thèse, Université de Nancy I, pp 158
- Dambrine E, Bonneau M, Ranger J, Mohamed AD, Nys C, Gras F (1995) Cycling and budgets of acidity and nutrients in Norway spruce stands in North-eastern France and the Erzgebirge (Czech Republic) In: Landmann G, Bonneau M (eds) Forest decline and atmospheric deposition effects in the french mountains, Springer, Heidelberg, p 233-258
- Dambrine E, Le Goaster S, Ranger J (1991) 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 Oecologia* 112: 791-808
- Dambrine E, Prevosto B (1988) Flux des éléments minéraux dans un écosystème forestier d'altitude soumis à la pollution atmosphérique - relations avec le dépérissement. Rapport Scientifique, Programme DEFORPA, 8.2.1-8.2.42
- Devèvre O, Roquebert MF, Garbaye J (1993) Erste Resultate über den Effekt von Kalkung auf die Pilzpopulation (Saprophyten) im Ah-Horizont eines Fichtenwaldes in Frankreich (Vogesen). *Forstw Cbl* 112: 817-823
- Diaz-Ravina M, Acea MJ, Carballas T (1995) Seasonal changes in microbial biomass and nutrient flush in forest soils. *Biol Fertil Soils* 19: 220-226
- Dickson RE (1989) Carbon and nitrogen allocation. In: Dreyer E et al. (eds) Forest Tree Physiology. Elsevier/INRA, *Ann Sci For* 46: 631-647
- Dilly O Munch JC (1996) Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L) Gaertn.) forest. *Soil Biol Biochem* 8: 1073-1081
- Domsch KH, Beck T, Anderson JPE, Söderström B, Parkinson D, Trolldenier G (1979) A comparison of methods for soil microbial population and biomass studies. *Z Pflanzenernähr Bodenk* 142: 520-533
- Dörsch P, Flessa H, Beese F (1993) Jahreszeitliche N₂O-Emissionsspitzen nach Bodenfrost. *Mitteilg Dtsch Bodenkundl Gesellsch* 72: 495-498
- Duchaufour P (1988) Abrégé de pédologie. Deuxième Edition, Masson, Paris, pp 224
- Duchaufour P (1993) La typologie des sols forestiers: utilité d'un référentiel basé sur la pédogenèse. *Rev For Fr* 45: 417-724
- Durka W, Schulze ED, Gebauer G, Voerkelius S (1995) Effect of forest decline on uptake and leaching of deposited nitrate determined from ¹⁵N and ¹⁸O measurements. *Nature* 372: 765-767

- El-Badaoui K, Botton B (1989) Production and characterization of extracellular proteases in ectomycorrhizal fungi. *Ann Sci For* 46: 728-730
- Ellenberg H (1977) Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Oecol Plant* 12: 1-22
- Ellenberg H (1986) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer Verlag, Stuttgart, pp 987
- Emmet BA, Quarmby C (1992) The effect of harvesting intensity on the fate of applied ^{15}N -ammonium to the organic horizons of a coniferous forest in N. Wales. *Biogeochemistry* 15, 47-63
- 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, Université de Nancy I, pp 284
- Fiedler HJ, Hofmann W (1992) Soil characteristics of forest ecosystems developed within the formerly periglacial area of Central Europe. In: Teller A, Mathy P, Jeffers JNR (eds) *Reponse of forest ecosystems to environmental changes*, Elsevier, London, 76-84
- Fluck P, Menillet F (1978) *Carte géologique de la France A 1/50000, Gérardmer XXXVI-18*. BRGM Service Géologiques National, pp 73
- Forster NW, Hazlett PW, Nicholson JA, Morrison IK (1989) Ion leaching from a sugar maple forest in reponse to acidic deposition and nitrification. *Water, Air and Soil Pollution* 48: 251-261
- France RC, Reid CPP (1983) Interactions of nitrogen and carbon in the physiology of ectomycorrhizae. *Can J Bot* 61: 961-984
- Gallardo A, Schlesinger WH (1990) Estimating microbial biomass nitrogen using the fumigation-incubation and fumigation-extraction methods in warm-temperate forest soils. *Soil Biol Biochem* 22: 927-932
- Gange AC (1993) Translocation of mycorrhizal fungi by earthworms during early succession. *Soil Biol Biochem* 25: 1021-1026
- Garten CT (1991) Nitrogen isotope composition of ammonium and nitrate in bulk precipitation and forest throughfall. *Intern J Anal Chem* 47: 33-45
- Garten CT, Hanson PJ (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. *Environm Experim Bot* 30: 333-342
- Gebauer G, Dietrich P (1993) Nitrogen isotope ratios in different compartments of a mixed stand of spruce, larch and beech trees and of understorey vegetation including fungi. *Isotopenpraxis* 29: 35-44
- George E, Marschner H (1996) Nutrient and water uptake by roots of forest trees. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 159: 11-21

- 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
- Gijsman AJ (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: 616-624
- Glavacs V, Koenies H (1978) Vergleich der N-Nettomineralisation in einem Sauerhumus-Buchenwald (Luzulo-Fagetum) und einem benachbarten Fichtenforst am gleichen Standort vor und nach dem Kahlschlag. *Oecol Plant* 13: 219-226
- Gloagen JC, Touffet J (1980) Vitesse de décomposition et évolution minérale des litières sous climat atlantique, I. Le hêtre et quelques conifères. *Actaz Oecol/Oecol Plant* 1: 3-26
- Gloagen JC, Touffet J (1982) Evolution du rapport C/N dans les feuilles et au cours de la décomposition des litières sous climat atlantique. Le hêtre et quelques conifères. *Ann Sci For* 39: 219-230
- Godbold DL (1991) Aluminium decreases root growth and calcium and magnesium uptake in *Picea abies* seedlings. In Wright RJ et al. (eds) *Plant soil interactions at low pH*. Kluwer Acad Publ, p 747-753
- Gosz JR, Likens GE, Bormann FH (1973) Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecol Monogr* 43: 173-191
- Gosz JR (1981) Nitrogen cycling in coniferous ecosystems. In: Clark FT, Rosswall T (eds) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. *Ecol Bull* 33: 405-426
- Groffman PM, Tiedje JM (1989) Denitrification in north temperate forest soils: spatial and temporal patterns at the landscape and seasonal scales. *Soil Biol Biochem* 21: 613-620
- Hanrion M (1974) Contribution à l'étude de l'évolution des hydrosolubles organiques de hêtre en milieu acide. Thèse, Université de Nancy I, pp 78
- Herbauts J (1980) Disponibilité azotée et lessivage de l'azote dans un mull et un moder forestiers. *Ann Sci For* 37: 189-199
- Herlizius R, Herlizius H (1977) Streuabbau in Laubwäldern. Untersuchungen in Kalk- und Sauerhumusbuchenwäldern. *Oecologia* 30: 147-171
- Howard PJA, Howard DM (1974) Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter. 1. Weight loss and chemical composition of decomposing litter. *Oikos* 25: 341-352
- Högberg P (1997) ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytol* 95: 179-209
- Högberg P, Högbom L, Schinkel H, Högberg M, Johannison C, Wallmark H (1996) ^{15}N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. *Oecologia* 108: 207-214

- Ingham ER, Cambardella C, Coleman DC (1986) Manipulation of bacteria, fungi and protozoa by biocids in Lodgepole pine forest soil microcosms: effects on organism interactions and nitrogen mineralization. *Can J Soil Sci* 66: 261-272
- Jenkinson DS (1988) Determination of microbial biomass carbon and nitrogen in soil. In: Wilson JR (ed) *Advances in nitrogen cycling in agricultural ecosystems*. CAB International, Wallingford, UK, 368-386
- Jenkinson DS, Powlson DS (1976) The effect of biocidal treatments on metabolism in soil I. Fumigation with chloroform. *Soil Biol Biochem* 8: 167-177
- Jensen ES (1994) Availability of nitrogen in ¹⁵N-labelled mature pea residues to subsequent crops in the field. *Soil Biol Biochem* 26: 465-472
- Jensen ES (1996) Nitrogen acquisition by pea and barley and the effect of their crop residues on available nitrogen for subsequent crops. *Biol Fertil Soils* 23: 459-464
- Joergensen RG, Anderson TH, Wolters V (1995) Carbon and nitrogen relationships in the microbial biomass of soils in beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Biol Fertil Soils* 19: 141-147
- Joergensen RG, Kübler H, Meyer B, Wolters V (1995) Microbial biomass phosphorus in soils of beech (*Fagus sylvatica* L.) forests. *Biol Fertil Soils* 19: 215-219
- Joergensen RG, Meyer B (1989) Nutrient changes in decomposing beech leaf litter assessed using a solution flux approach. *Journal Soil Sci* 41: 279-293
- Joergensen RG, Wolters V (1993) Mikrobiell gebundener Stickstoff in Laubwald-Böden. *Mitteilgn Dtsch Bodenkundl Gesellsch* 71: 339-342
- Killham K (1990) Nitrification in coniferous forest soil. *Plant and Soil* 128: 31-44
- Koerner W (1994) *Histoire des parcelles forestières: d'un passé agricole à une fertilité actuelle du milieu*. DEA, Université de Paris I, pp 81
- Koopmans CJ, Tietema A, Verstraten JM (1998) Effects of reduced N deposition on litter decomposition and cycling in two N saturated forests in the Netherlands. *Soil Biol Biochem* 30: 141-151
- Kronzucker HJ, Siddiqi MY, Glass ADM (1997) Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature* 385: 59-61
- Landmann G, Bonneau M (eds) (1995) *Forest decline and atmospheric deposition effects in the French mountains*. Springer, Heidelberg, pp 461
- Landmann G, Ulrich E, Kaennel M (1991) *Les émissions d'ammoniac : leurs origines et leurs effets sur les écosystèmes forestiers*. Programme DEFORPA, 51p
- Lang E (1986) Heterotrophe und autotrophe Nitrifikation untersucht an Bodenproben von drei Buchenstandorten. *Göttinger Bodenkundl Ber* 89: p199
- Latron (1990) *Caractérisation géomorphologique et hydrologique du bassin versant du Strengbach (Aubure)*. Mémoire de Maîtrise, Université Louis Pasteur de Strasbourg, pp 96
- Le Goaster S (1989) *Influence de la croissance d'un peuplement sur le prélèvement en éléments*

- minéraux. Relations avec le dépérissement. Mémoire de troisième année, ENITEF
- Lefèvre Y (1988) Les sols du bassin d'Aubure (Haut-Rhin): caractérisation et facteurs de répartition. *Ann Sci For* 45: 417-422
- Lemée G, Bichaut N (1973) Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontaineblau. II. Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. *Oecol Plant* 2: 1973
- Mangenot F (1980) Les litières forestières. Signification écologique et pédologique. *Revue forestière française* 4: 339-355
- Mangenot F, Toutain F (1980) Les litières. In: Pesson P (ed) *Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune*. Gauthier-Villars, Paris, 3-59
- Mannheim T, Braschkat J, Marschner H (1996) Reduktion von Ammoniakemissionen nach Ausbringung von Rinderflüssigmist auf Acker und Grünlandstandorten. Vergleichende Untersuchungen mit Prallteller, Schleppschlauch und Injektion. *Zeitschrift Pflanzenernährung Bodenkunde* 6: 535-542
- Maraun M, Scheu S (1996) Seasonal changes in microbial biomass and activity in leaf litter layers of beech (*Fagus sylvatica*) forests on a basalt - limestone gradient. *Pedobiologia* 40: 21-31
- Mardulyn P, Godden B, Amiano-Echezarreta P, Penninckx M, Gruber W, Herbauts J (1992) Changes in the humus microbiological activity induced by the substitution of the natural beech forest by Norway spruce in the Belgian Ardennes. *Forest Ecology and Management* 59: 15-27
- Marques R (1996) Dynamique de fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) dans les monts de Beaujolais (France). Thèse, E.N.G.R.E.F. de Nancy, pp 240
- Marques R, Ranger J, Gelhaye D, Pollier B, Ponette Q, Goedert O (1996) Comparison of chemical composition of soil solutions collected by zero-tension plate lysimeters with those from ceramic-cup lysimeters in a forest soil. *Eur J Soil Sci* 47: 407-417
- Marques R, Ranger J, Vilette 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 Manag* 92: 167-197
- Marschner H (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. Second Edition, Academic Press, London
- 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
- Marschner H, Eltrop L (1996) Growth and mineral nutrition of non-mycorrhizal Norway spruce (*Picea abies*) seedlings grown in semi-hydroponic sand cultures. *New Phytol* 133: 469-478
- Martin F, Marchal J-P, Timinska A, Canet D (1985) The metabolism and physical state of polyphosphates in ectomycorrhizal Fungi. A ³¹P nuclear magnetic resonance study. *New Phytol* 101: 275-290
- Meentemeyer V (1978) Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59: 465-

- Meentemeyer V, Berg B (1986) Regional variation in rate of mass loss of *Pinus sylvestris* needle litter in Swedish pine forests as influenced by climate and litter quality. *Scand J For Res* 1: 167-180
- Melillo JM (1981) Nitrogen cycling in deciduous forests. In: Clark FT, Rosswall T (eds) *Terrestrial Nitrogen Cycles*. *Ecol Bull* 33, Stockholm, pp 427-442
- Melillo JM, Aber JD (1984) Nutrient immobilization in decaying litter: an example of carbon-nutrient interactions. In: Cooley JH, Golley FB (eds) *Trends in ecological research for the 1980's*. Plenum Press, New York, pp 193-215
- Melillo JM, Aber JD, Muratore JF (1982) Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621-626
- Montigny R, Schneider C, Royer JV (1983) K-AR dating of some plutonic rocks of the Vosges. *Terra cognita* 3: 201
- Mourer M. (1991) Effet des espèces forestières sur la décomposition des litières. Cas des peuplements purs et mélangés de la forêt d'Eu (Normandie). Rapport de Stage INRA, Nancy, 50p
- Nadelhoffer KJ, Aber J, Melillo JM (1984) Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems. *Plant and Soil* 80: 321-335
- Nadelhoffer KJ, Downs MR, Fry B, Aber JD, Magill A, Melillo JM (1995) The fate of ¹⁵N-labelled nitrate additions to a northern hardwood forest in eastern Maine, USA. *Oecologia* 103: 292-301
- Nambiar EKS, Bowen GD (1986) Uptake, distribution and retranslocation of nitrogen by *Pinus radiata* from ¹⁵N-labelled fertilizer applied to a podzolized sandy soil. *Forest Ecology and Management* 15: 292-301
- Nicolai V (1988) Phenolic and mineral content of leaves influences decomposition in European forest ecosystems. *Oecologia* 75: 575-579
- Nicolardot B, Denys D, Lagacherie B, Cheneby D, Mariotti M (1995) Decomposition of ¹⁵N-labelled catch-crop residues in soil: evaluation of N mineralization and plant-N uptake potentials under controlled conditions. *European Journal of Soil Science* 46: 115-123
- Nihlgård B (1972) Plant biomass, primary production and distribution of chemical elements in a beech and a planted spruce forest in South Sweden. *Oikos* 23: 69-81
- Nihlgård B, Lindgren L (1977) Plant biomass, primary production and bioelements of three mature beech forests in South Sweden. *Oikos* 28: 95-108
- Nömmik H, Vahtras K (1982) Retention and fixation of ammonium and ammonia in soil. In: Stevenson FJ (ed) *Nitrogen in agricultural soils*. *Agronomy Monographs* No 22. Agronomy Society of America, Madison, Wis. p 123-171
- Nordén U (1994) Leaf litterfall concentrations and fluxes of elements in deciduous tree species. *Scand J For Res* 9: 9-16

- Northup RR, Zengshou Y, Dahlgren RA, Vogt KA (1995) Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature* 377: 227-229
- Nys C (1987) Fonctionnement du sol d'un écosystème forestier : Etude des modifications dues à la substitution d'une plantation d'épicéas commun (*Picea abies*) à une forêt feuillue mélangée des Ardennes. Thèse, Université de Nancy I, INRA-CRF, Nancy, pp 207
- ONF, Centre de Ribeaupvillé (Subdivision de Sainte-Marie-aux-Mines) (1981) Procès verbal de révision d'aménagement de la forêt communale d'Aubure.
- Overrein LN (1970) Tracer studies on nitrogen immobilization-mineralization in forest raw humus. *Plant and Soil* 32: 478-500
- Pang PCK (1985) Distribution and recovery of ^{15}N after fertilization of Douglas-fir saplings with different nitrogen sources. *Plant and Soil* 84: 167-174
- Pardo F, Gil L, Pardos JA (1997) Field study of beech (*Fagus sylvatica* L.) and melojo oak (*Quercus pyrenaica* Willd) leaf litter decomposition in the centre of the Iberian Peninsula. *Plant and Soil* 191: 89-100
- Patra DD, Brookes PC, Coleman K, Jenkinson DS (1990) Seasonal changes of microbial biomass in an arable and a grassland soil which have been under uniform management for many years. *Soil Biol Biochem* 22: 739-742
- Paul EA, Clark FE (1989) *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press Inc, San Diego, pp 133
- Peuke AD, Tischner R (1991) Nitrate uptake and reduction in aseptically cultivated spruce seedlings, *Picea abies* (L.) Karst. *J Exp Bot* 42: 723-728
- Plassard C, Scheromm P, Mousain D, Salsac L (1991) Assimilation of mineral nitrogen and ion balance in the two partners of ectomycorrhizal symbiosis: data and hypothesis. *Experientia* 47: 340-349
- Plassard C, Barry D, Eltrop L, Mousain D (1994) Nitrate uptake in maritime pine (*Pinus pinaster*) and the ectomycorrhizal fungus *Hebeloma cylindrosporum*: effect of mycorrhizal symbiosis. *Can J Bot* 72: 189-197
- Plassard C, Chalot M, Botton B, Martin F (1997) Le rôle des ectomycorhizes dans la nutrition azotée des arbres forestiers. *Rev For Fr*, numéro spécial, 82-98
- Ponge JF (1991) Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant and Soil* 138: 99-113
- Ponge J-F, Arpin P, Sondag F, Delecour F (1997) Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes. *Can J For Res* 27: 2053-2064
- Prescott CE (1996) Influence of forest floor type on rates of litter decomposition in microcosms. *Soil Biol Biochem* 10/11: 1319-1325
- Preston CM, Mead DJ (1994) Growth response and recovery of ^{15}N -fertilizer one and eight growing seasons after application to lodgepole pine in British Columbia. *Forest Ecology and*

- Preston CM, Mead DJ (1995) Long-term recovery in the soil profile of ^{15}N from Douglas-fir needles decomposing in the forest floor. *Can J For Res* 25: 833-837
- Probst A, Dambrine E (1988) Fonctionnement et bilans hydrogéochimiques comparés des bassins versants d'Aubure (Vosges) et du Mont Lozère (Massif-Central). Colloque DEFORPA, Nancy
- Probst A, Dambrine E, Viville D, Fritz B (1990) Influence of acid atmospheric inputs on surface water chemistry and mineral fluxes in a declining spruce stand within a small granitic catchment (Vosges massif, France). *J of Hydrology* 116: 101-124
- Probst A, Fritz, Viville D (1995) Mid-term trends in acid precipitation streamwater chemistry and element budgets in the Strengbach catchment (Vosges Mountains, France). *Water, Air, Soil Pollut* 79: 39-59
- Probst A, Viville D, Ambroise B, Fritz B (1991) Bilan hydrogéochimique d'un petit bassin versant forestier des Vosges granitiques en Alsace - le bassin versant du Strengbach à Aubure (Haut-Rhin). Rapport final, Période 1985-1991, Programme DEFORPA, pp 25
- Probst A, Viville D, Fritz B, Ambroise B, Dambrine E (1992) Hydrochemical budgets of a small forested catchment exposed to acid deposition: The Strengbach catchment case study (Vosges massif, France); *Water, Air, Soil Pollut* 62: 337-347
- Raison RJ, Connel MJ, Khanna PK (1987) Methodology for studying fluxes of soil mineral N *in situ*. *Soil Biol Biochem* 19: 521-530
- Ranger J (1996) La fertilité des sols des forêts est-elle durable? Les dossiers de l'Association Française des Eaux et Forêts 12: 26-31
- Remacle J, Froment A (1972) Teneurs en azote minéral et numération microbiologiques dans la chênaie calcicole de Virelles (Belgique). *Oecologia Plantarum* 7: 69-78
- Ross DJ, Tate KR (1993a) Microbial C and N in litter and soil of a southern Beech (*Nothofagus*) forest: Comparison of measurement procedures. *Soil Biol Biochem* 25: 467-475
- Ross DJ, Tate KR (1993b) Microbial C and N, and respiratory activity in litter and soil of a southern Beech (*Nothofagus*) forest: Distribution and properties. *Soil Biol Biochem* 25: 477-483
- Runge M (1974) Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. II Die Nitratproduktion. *Oecologia Plantarum* 9: 219-230
- Rygiewicz. PT, Bledseo CS, Zasoski RJ (1984a) Effects of ectomycorrhizae and solution pH on ^{15}N nitrate uptake by coniferous seedlings. *Can J For Res* 14: 893-899
- Rygiewicz. PT, Bledseo CS, Zasoski RJ (1984b) Effects of ectomycorrhizae and solution pH on ^{15}N ammonium uptake by coniferous seedlings. *Can J For Res* 14: 885-892
- Scheu S, Wolters V (1991) Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ^{14}C -labelled beech leaf litter. *Soil Biol Biochem* 23: 1029-1034
- Schimmel JP, Firestone MK (1989) Inorganic N incorporation by coniferous forest floor material. *Soil Biol*

Biochem 21: 41-46

- Scholle G, Wolters V, Joergensen RG (1992) Effects of mesofauna exclusion on the microbial biomass in two moder profiles. *Biol Fertil Soils* 12: 253-260
- Schröder H, Fiedler HJ (1977) Beitrag zur Kenntnis der periglazialen Deckschichten des östlichen Harzes. Teil 2. Genese, stratigraphische Bedeutung und Parallelisierung der periglazialen Deckschichten. *Z Geol Wiss, Berlin* 5: 1083-1104
- Schulze ED (1989) Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science* 244: 776-783
- Seely B, Laytha K (1997) Application of a ^{15}N 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
- Semmel A (1985) Periglazialmorphologie - Erträge der Forschung Band 231, Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt pp 116
- Shah Z, Adams WA, Haven CD (1990) Composition and activity of the microbial population in an acidic upland soil and effects of liming. *Soil Biol Biochem* 22/2: 257-263
- Shen SM, Pruden G, Jenkinson DS (1984) Mineralization and immobilization of nitrogen in fumigated soil and the measurement of microbial biomass nitrogen. *Soil Biol Biochem* 16: 437-444
- Skeffington RA, Wilson EJ (1988) Excess nitrogen deposition: Issues for consideration. *Environ Pollut* 54: 159-184
- Smith JL, Paul EA (1990) The significance of soil microbial biomass estimations. In: Bollag JM, Stotzky (eds) *Soil Chemistry Volume 6*, Marcel Dekker, New York p 357-396
- Söderström B, Baath E, Lundgren B (1983) Decrease in soil microbial activity and biomasses owing to nitrogen amendments. *Can J Microbiol* 29: 1500-1506
- Souchier B (1971) Evolution des sols sur roches cristallines a l'étage montagnard (Vosges). Thèse, Université Nancy I, pp 130
- Sparling GP, Ross DJ (1988) Microbial contributions to the increased nitrogen mineralization after air-drying of soils. *Plant and Soil* 105: 163-167
- Staaf H (1982) Plant nutrients changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum* 3: 8-17
- Staaf H (1987) Foliage litter turnover and earthworm populations in three beech forests of contrasting soil and vegetation types. *Oecologia* 72: 58-64
- Staaf H, Berg B (1981) Plant litter input to soil. In: Clark FE, Rosswall T (eds) *Terrestrial nitrogen cycles*. *Ecol Bull* 33: Stockholm, pp 147-162
- Stachurski A, Zimka JR (1975) Methods of studying forest ecosystems: leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees. *Ecol Pol* 23: 637-648
- Stark JM, Hart SC (1997) High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous

- forests. *Nature* 385: 61-64
- Stevenson FJ (1982) *Humus chemistry. Genesis, composition, reactions.* John Wiley and Sons, New York
- Stockfisch N, Joergensen RG, Wolters V, Klein T, Eberhardt U (1995) Examination of microbial biomass in beech forest moder profiles. *Biol Fertil Soils* 19: 209-214
- Stöckli H (1991) Influence of stemflow upon the decomposing system in two beech stands. *Rev Ecol Sol* 28: 265-286
- Stroo HF, Klein TM, Alexander M (1986) Heterotrophic nitrification in high elevation forests of the Appalachians. I Regional pattern in southern spruce-fir forests. *Biogeochemistry* 7: 131-145
- Swank WT (1986) Biological control of solute losses from forest ecosystems. In: Trudgill ST (ed) *Solute processus.* Wiley and Sons, New York, pp 85-139
- Taylor AFS, Read DJ (1994) A European North-South Survey of ectomycorrhizal populations on spruce. European Commission Report, EUR 16728
- Thimonier A, Dupouey JL, Timbal J (1992) Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *For Ecol Manag* 55: 149-167
- Thimonier A, Dupouey JL, Bost F, Becker M (1994) Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytol* 126: 533-539
- Toutain F (1981) Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue forestière française* 6: 449-477
- Ulrich B, Mayer R, Khanna PK (1979) *Deposition von Luftverunreinigungen und ihre Auswirkungen auf Waldökosysteme im Solling.* Schriften Forstl Fak Univ Göttingen, Sauerländer Verlag, Frankfurt, 58
- Van Breemen N, van Dijk HFG (1988) Ecosystem effects of atmospheric deposition of nitrogen in the Netherlands. *Environmental Pollution* 54: 249-274
- Van Praag HJ, Weissen F, Brigode N Dufour J (1974) Evaluation de la quantité d'azote minéralisé par an, dans un sol de hêtraie ardennaise. *Bull Soc R Bot Belg* 107: 137-145
- Van Vuuren MMI, van der Eerden (1992) Effects of three rates of atmospheric nitrogen deposition enriched with ¹⁵N on litter decomposition in a heath-land. *Soil Biol Biochem* 24: 527-532
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987a) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biol Biochem* 19: 70-707
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987b) Microbial biomass measurements in forest soils: Determination of *k_c* values and tests of hypotheses to explain the failure of the chloroform-fumigation-incubation method in acid soils. *Soil Biol Biochem* 19: 689 - 696
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987c) Microbial biomass measurements in forest soils: The use of the chloroform-fumigation-incubation method in strongly acid soils. *Soil Biol Biochem* 19: 697-702

- Virzo de Santo A, Alfani A, Fioretto A (1982) Nitrogen mineralization in southern beech forests. *Pedobiologia* 23: 348-357
- Viville D, Ambroise B, Probst A, Fritz B, Gelhaye D, Delezoed C (1987) Programme DEFORPA: I. Equipement climatique, hydrologique, hydrochimique. Symposium sur les effets de la pollution de l'air sur les écosystèmes terrestres et aquatiques, Grenoble, 18-22
- von Eller JP (1961) Les gneiss de Sainte-Marie-aux-Mines et les séries voisines. *Mém Serv Carte Géol Alsace Lorraine* 19, pp 160
- Wagger MG, Kissel DE, Smith SJ (1985) Mineralization of nitrogen from nitrogen-15 labelled crop residues under field conditions. *Soil Sci Soc Am J* 49: 1220-1226
- Wieder RK, Lang GE (1982) A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* 63: 1636-1642
- Wirth S (1990) Entwicklung und Anwendung neuer Methoden zur Bestimmung von Enzymaktivitäten und zum Nachweis mikrobieller Populationsdichten der Horizontabfolge einer sauren Braunerde unter Buche. *Ber d Forschungszentrums Waldökosysteme, Göttingen, Reihe A, Bd 66*, pp 158
- Witkamp M. (1971) Soils as components of ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 85-110
- Wolters V, Joergensen RG (1991) Microbial carbon turnover in beech forest soils at different stages of acidification. *Soil Biol Biochem* 23: 897-902
- Wu J, Joergensen RG, Pommering B, Chaussod R, Brookes PC (1990) Measurement of soil microbial biomass C by fumigation-extraction-an automated procedure. *Soil Biol Biochem* 22: 1167-1169

Annexe 1

Aubure comptait en 1851, 353 habitants, il n'y en a plus que 278 en 1900, nombre qui remonte ensuite pour atteindre un pic de 428 habitants en 1931 et redescendre en 1982 à 293 (Encyclopédie d'Alsace, 1982).

En 1838, l'étendue des forêts communales d'Aubure était de 274 ha et celle des forêts particulières de 12 ha (A.D.H.R 7M4). En 1855, la surface totale de la forêt était de 319 ha dont 78 ha de vides et de parcours (A.D.H.R 7P674), en 1897-99, la superficie totale de la commune était de 488 ha pour 247 ha de forêt (Notice descriptive et statistique de l'Alsace, Ministère de la guerre). Aujourd'hui la forêt a repris le dessus. Ceci s'explique en partie par le fait qu'Aubure vivait essentiellement d'une agriculture de montagne. Les conflits entre la communauté et les services des eaux et forêts, deviennent nombreux à partir du milieu du XIXe siècle. Alors que les premiers prônent le défrichement et la conversion des parcelles forestières en pâtures, les seconds imposent le reboisement des vides. La lutte des habitants d'Aubure pour leurs pâturages, ne date pas du XIXe siècle.

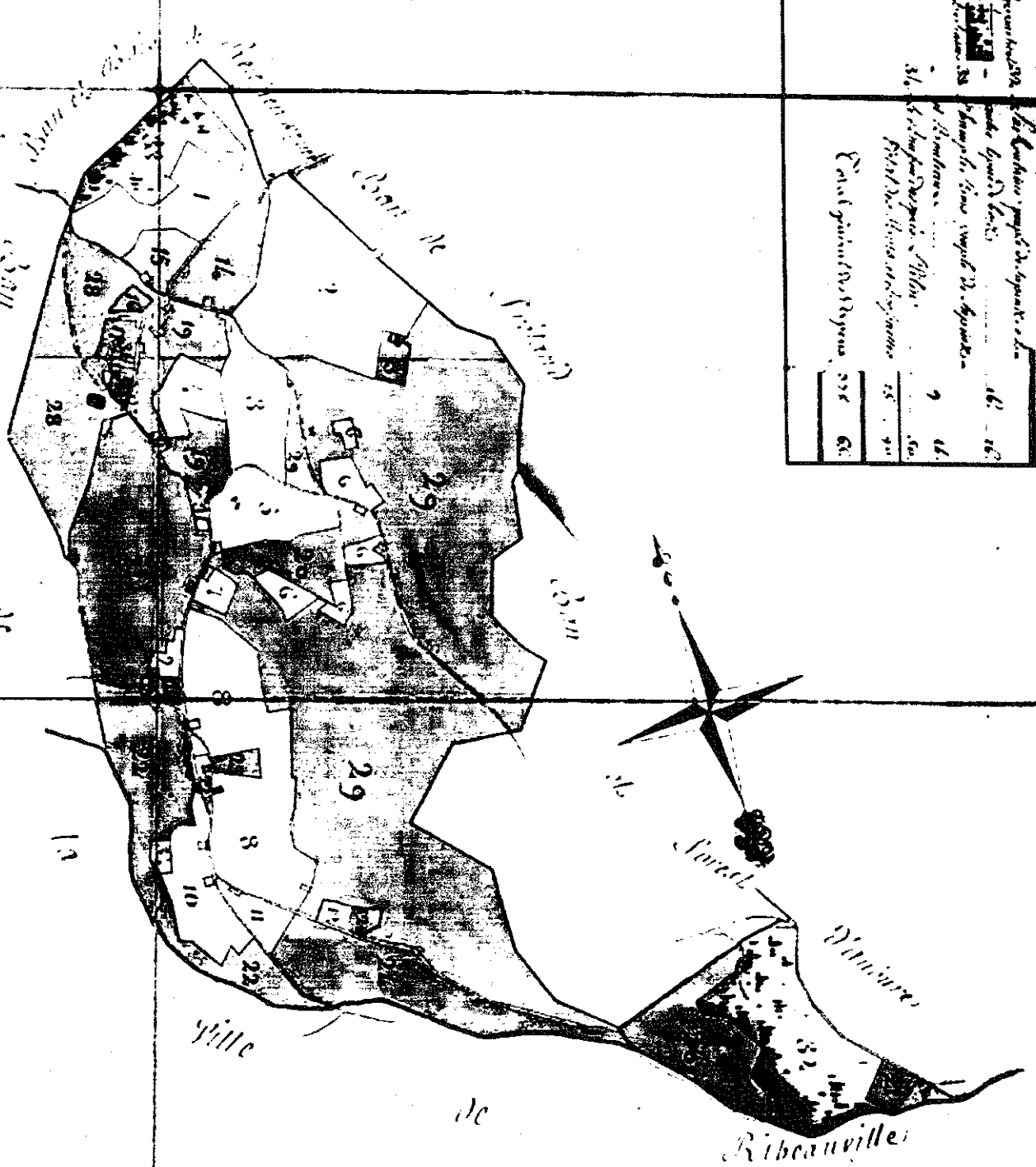
La première mention d'Aubure remonte au début du XIIIe siècle. C'est en effet dans la chronique de Richer de Senones, en 1206, que l'on voit apparaître le terme de *Alburii* (Metzenthin E., *Aubure et ses origines*. Bibliothèque Nationale, fonds latin n°10016, fol. 39). Le château de Bilstein est situé *in Aluriis*, traduit : aux sources, aux maisons blanches ("bur" maison ou source et "al" blanc) ou source de pâturage (Alp). Aubure n'est pas encore un village, on ne fait mention ni de *villa*, ni de *burg*. Mais, ce site à 800 m d'altitude, devait se composer de quelques habitations, dont le but était de surveiller la route impériale qui longeait la vallée du Strengbach et menait à Saint-Dié et à Sainte-Marie-aux-Mines.

Ce n'est qu'au XIVe siècle que l'on peut parler d'un village, il apparaît sous le nom *d'Altpur*. Aubure appartenait à la seigneurie de Riquewhir, seigneurie qui est passée ensuite dans les possessions des comtes de Horbourg. Ces derniers la vendent, en 1324, à leur oncle Ulrich, comte de Wurtemberg. En 1397, le duc Eberhardt-le-Jeune de Wurtemberg, joint ses possessions d'Alsace à celles du comté de Montbéliard, qui devient alors chef-lieu des terres du duc. On suit alors l'histoire d'Aubure à travers les urbaires (il s'agit d'un état des biens d'une seigneurie et des revenus y étant attachés). Dans celui de 1472, les 14 fermes d'Aubure sont données en fief aux sujets alsaciens de la seigneurie de Riquewhir (A.D.H.R E 184). Les lieux-dits français qui apparaissent à la fin du XIVe siècle sont : Quarre, Quani,

**Plan et arpentage Du Ban de la
Commune de Hattewitz et Hiltzre.
Canton de Ribeauville
Canton de Elmson &c.**

	arpens	perches
1 Champ de Mars	11	22
2 Champ de Mars	11	58
3 Champ de Mars	2	54
4 Champ de Mars	2	22
5 Champ de Mars	2	11
6 Champ de Mars	5	49
7 Champ de Mars	1	11
8 Champ de Mars	11	35
9 Champ de Mars	1	22
10 Champ de Mars	2	19
11 Champ de Mars	2	16
12 Champ de Mars	1	42
13 Champ de Mars	1	59
14 Champ de Mars	1	21
15 Champ de Mars	2	50
16 Champ de Mars	1	42
17 Champ de Mars	1	6
18 Champ de Mars	10	51
19 Champ de Mars	2	5
20 Champ de Mars	2	11
21 Champ de Mars	2	12
22 Champ de Mars	1	16
23 Champ de Mars	1	52
24 Champ de Mars	1	45
25 Champ de Mars	1	53
26 Champ de Mars	1	27
27 Champ de Mars	1	54
28 Champ de Mars	1	55
29 Champ de Mars	11	42
30 Champ de Mars	152	45
31 Champ de Mars	152	45
32 Champ de Mars	152	45
33 Champ de Mars	152	45
34 Champ de Mars	152	45

	arpens	perches
16	16	16
9	14	14
25	91	91
22	52	60



167 - 168
169 - 170
171 - 172
173 - 174
175 - 176
177 - 178
179 - 180
181 - 182
183 - 184
185 - 186
187 - 188
189 - 190
191 - 192
193 - 194
195 - 196
197 - 198
199 - 200
201 - 202
203 - 204
205 - 206
207 - 208
209 - 210
211 - 212
213 - 214
215 - 216
217 - 218
219 - 220
221 - 222
223 - 224
225 - 226
227 - 228
229 - 230
231 - 232
233 - 234
235 - 236
237 - 238
239 - 240
241 - 242
243 - 244
245 - 246
247 - 248
249 - 250
251 - 252
253 - 254
255 - 256
257 - 258
259 - 260
261 - 262
263 - 264
265 - 266
267 - 268
269 - 270
271 - 272
273 - 274
275 - 276
277 - 278
279 - 280
281 - 282
283 - 284
285 - 286
287 - 288
289 - 290
291 - 292
293 - 294
295 - 296
297 - 298
299 - 300
301 - 302
303 - 304
305 - 306
307 - 308
309 - 310
311 - 312
313 - 314
315 - 316
317 - 318
319 - 320
321 - 322
323 - 324
325 - 326
327 - 328
329 - 330
331 - 332
333 - 334
335 - 336
337 - 338
339 - 340
341 - 342
343 - 344
345 - 346
347 - 348
349 - 350
351 - 352
353 - 354
355 - 356
357 - 358
359 - 360
361 - 362
363 - 364
365 - 366
367 - 368
369 - 370
371 - 372
373 - 374
375 - 376
377 - 378
379 - 380
381 - 382
383 - 384
385 - 386
387 - 388
389 - 390
391 - 392
393 - 394
395 - 396
397 - 398
399 - 400
401 - 402
403 - 404
405 - 406
407 - 408
409 - 410
411 - 412
413 - 414
415 - 416
417 - 418
419 - 420
421 - 422
423 - 424
425 - 426
427 - 428
429 - 430
431 - 432
433 - 434
435 - 436
437 - 438
439 - 440
441 - 442
443 - 444
445 - 446
447 - 448
449 - 450
451 - 452
453 - 454
455 - 456
457 - 458
459 - 460
461 - 462
463 - 464
465 - 466
467 - 468
469 - 470
471 - 472
473 - 474
475 - 476
477 - 478
479 - 480
481 - 482
483 - 484
485 - 486
487 - 488
489 - 490
491 - 492
493 - 494
495 - 496
497 - 498
499 - 500
501 - 502
503 - 504
505 - 506
507 - 508
509 - 510
511 - 512
513 - 514
515 - 516
517 - 518
519 - 520
521 - 522
523 - 524
525 - 526
527 - 528
529 - 530
531 - 532
533 - 534
535 - 536
537 - 538
539 - 540
541 - 542
543 - 544
545 - 546
547 - 548
549 - 550
551 - 552
553 - 554
555 - 556
557 - 558
559 - 560
561 - 562
563 - 564
565 - 566
567 - 568
569 - 570
571 - 572
573 - 574
575 - 576
577 - 578
579 - 580
581 - 582
583 - 584
585 - 586
587 - 588
589 - 590
591 - 592
593 - 594
595 - 596
597 - 598
599 - 600
601 - 602
603 - 604
605 - 606
607 - 608
609 - 610
611 - 612
613 - 614
615 - 616
617 - 618
619 - 620
621 - 622
623 - 624
625 - 626
627 - 628
629 - 630
631 - 632
633 - 634
635 - 636
637 - 638
639 - 640
641 - 642
643 - 644
645 - 646
647 - 648
649 - 650
651 - 652
653 - 654
655 - 656
657 - 658
659 - 660
661 - 662
663 - 664
665 - 666
667 - 668
669 - 670
671 - 672
673 - 674
675 - 676
677 - 678
679 - 680
681 - 682
683 - 684
685 - 686
687 - 688
689 - 690
691 - 692
693 - 694
695 - 696
697 - 698
699 - 700
701 - 702
703 - 704
705 - 706
707 - 708
709 - 710
711 - 712
713 - 714
715 - 716
717 - 718
719 - 720
721 - 722
723 - 724
725 - 726
727 - 728
729 - 730
731 - 732
733 - 734
735 - 736
737 - 738
739 - 740
741 - 742
743 - 744
745 - 746
747 - 748
749 - 750
751 - 752
753 - 754
755 - 756
757 - 758
759 - 760
761 - 762
763 - 764
765 - 766
767 - 768
769 - 770
771 - 772
773 - 774
775 - 776
777 - 778
779 - 780
781 - 782
783 - 784
785 - 786
787 - 788
789 - 790
791 - 792
793 - 794
795 - 796
797 - 798
799 - 800
801 - 802
803 - 804
805 - 806
807 - 808
809 - 810
811 - 812
813 - 814
815 - 816
817 - 818
819 - 820
821 - 822
823 - 824
825 - 826
827 - 828
829 - 830
831 - 832
833 - 834
835 - 836
837 - 838
839 - 840
841 - 842
843 - 844
845 - 846
847 - 848
849 - 850
851 - 852
853 - 854
855 - 856
857 - 858
859 - 860
861 - 862
863 - 864
865 - 866
867 - 868
869 - 870
871 - 872
873 - 874
875 - 876
877 - 878
879 - 880
881 - 882
883 - 884
885 - 886
887 - 888
889 - 890
891 - 892
893 - 894
895 - 896
897 - 898
899 - 900
901 - 902
903 - 904
905 - 906
907 - 908
909 - 910
911 - 912
913 - 914
915 - 916
917 - 918
919 - 920
921 - 922
923 - 924
925 - 926
927 - 928
929 - 930
931 - 932
933 - 934
935 - 936
937 - 938
939 - 940
941 - 942
943 - 944
945 - 946
947 - 948
949 - 950
951 - 952
953 - 954
955 - 956
957 - 958
959 - 960
961 - 962
963 - 964
965 - 966
967 - 968
969 - 970
971 - 972
973 - 974
975 - 976
977 - 978
979 - 980
981 - 982
983 - 984
985 - 986
987 - 988
989 - 990
991 - 992
993 - 994
995 - 996
997 - 998
999 - 1000

Quiry, Kar Ey, les lieux-dits allemands sont : le Schluck, l'Ecklin et le Schoeff. Deux lieux-dits apparaissent dans l'urbair de 1472 dont "la Rouline" qui est l'équivalent du "Newland", soit, terre défrichée.

Le Strengbach, ruisseau qui coule depuis Aubure, se nommait primitivement le Weissbach, où se situerait la première scierie d'Aubure, grâce à laquelle les premiers défrichements commencèrent (Metzenthin, *op. cit.*).

Au XVIIe siècle, les localités d'Aubure-Ostheim, furent érigées en seigneuries particulières par le duc George de Wurtemberg-Montbéliard. Le duc la céda à sa fille, Anne.

On peut suivre l'histoire d'Aubure à travers les conflits liés aux droits de pâture. Au milieu du XVIe siècle, les seigneurs de Ribeaupierre autorisent les bergers de Fertrupt, Echery, Brehagoutte, Freland et Lapoutroie, à conduire leurs bêtes à cornes aux sommets du Brezouard. Les conflits entre les Ribeaupierre, les ducs de Wurtemberg et les habitants d'Aubure sont permanents au sujet des pâtures (A.D.H.R E1522, E1903 à 1905). On apprend aussi que les anabaptistes des métairies des Ribeaupierre aux fermes du Muesbach et du Muesberg, devaient veiller à ce que les bêtes des habitants d'Aubure ne viennent pas pâturer sur les terres seigneuriales (Knittel M., 1996).

Les conflits se poursuivent au XIXe siècle. En 1841, le projet de conversion en bois du pâturage boisé dit "le champ du diable" est abandonné au profit du canton dit "Sollplatz" (composé de 5 ha de terrain, entouré par la forêt communale au nord et à l'ouest, par un terrain de parcours au sud et à l'est. Quelques arbres épars de bonne veine, terrain favorable au reboisement. Epicéas ou pins, A.D.H.R 7P674). En 1857, le maire et les habitants d'Aubure se battent pour éviter le repeuplement d'un vieux pâturage boisé appelé "le champ du diable". Les arguments du maire sont que la communauté vie essentiellement de l'élevage de bétail. En réduisant les droits de parcours, on réduit le nombre de bête (A.D.H.R 7P238).

En 1862-64, un litiges oppose le maire d'Aubure et l'administration des forêts, à propos du reboisement autoritaire des vides et pâturages des cantons de Reinschluckhantz et Reinschluck (dit Haut Lit), pâture depuis plus de deux siècles. Ils ont déjà été reboisé sur 15 à 20 ha, si bien que le pâturage perdu a fait baisser le nombre de vaches sur le parcours (de

160 il est passé à 110). Le maire, demande la délimitation générale des droits de parcours, afin de limiter le reboisement.(7P238 et 7P648)

En 1855, le maire d'Aubure demande de faire défricher 3 parcelles (une de 2 ha 89, une de 40 ares et une de 94 ares) de terrains communaux, de 4 ha 23 ares, pour les convertir en prés. L'administration des forêt refuse car selon elle: *"il résulte que par nature, l'humidité et la déclivité du sol, les parcelles de terrains sont exposées à des éboulements, renferment des sources donnant naissance à la rivière du Strengbach qui alimente les nombreuses et importantes usines de Ribeauviller. Au lieu de les convertir en prairies, il importe au contraire, de les reboiser pour assurer la régulière distribution des eaux.*

Ce bois repose sur un sol argileux dont la base minéralogique est l'argilite et a des profondeurs diverses, mais propre à la futaie.

La parcelle de 2 ha 89 est contiguë à l'ouest à la forêt communale de Sainte-Marie-Aux-Mines, au canton Jungfrauplatz, et aux autres, elle est entourée de la forêt d'Aubure. Elle fait partie des cantons Haut-Lit dit Schoeff et Brensauver. Les deux autres parcelles sont situées au même canton Haut-Lit et sur sa limite sud, contre des propriétés particulières d'Aubure. Situées en montagne, sur les versants d'une déclivité de 20 à 35 %, leur élévation moyenne au-dessus de la mer est de 1000 m. Ces trois parcelles (vides) renferment des sources qui forment la naissance de la rivière qui passent par la ville de Ribeauviller. Les eaux sont utilisées à l'irrigation de nombreux prés et à faire mouvoir les machines d'établissements importants. Leur déboisement prouve que ces sources persistent et que, couvertes d'arbres, elles ne pourraient qu'augmenter leur volume d'eau. Ces vides sont susceptibles de reboisement et d'une bonne végétation. La forêt d'Aubure est portée sur l'état d'assiette pour une contenance de 319 ha. Le cadastre porte des vides ou parcours, compris dans cette étendue, à 78 ha 278 ares et dans lesquels ne sont pas compris les vides dont on demande la destruction du sol forestier. Il ressort qu'à l'époque de la confection du cadastre ces vides étaient boisés, ceci est prouvé par ailleurs par quelques sapins dont deux d'un volume de 5 stères et de quelques gaules qui existent encore sur la parcelle de 2 ha 89. La possibilité annuelle de cette forêt est fixée à 786 stères délivrés à titre de coupe affouagère. Le nombre des affouages varie de 60 à 65. La portion d'affouage est de 6 à 8 stères et de 25 à 30 fagots. Par reboisement, ces terrains sont susceptibles de produire, à une révolution de 120 ans, 3 400 stères.

Le territoire d'Aubure comprend 59 ha 46 ares de terre arables seulement, contre 70 ha 27 de prés naturels; plus 78 ha de vides dont les habitants profitent actuellement comme parcours. En considérant la faible population (350 âmes), la proportion qui existe entre l'étendue des terres arables et les prés, ne justifie nullement les besoins d'augmentation de ces derniers."

En effet, à côté du besoin permanent des habitants d'Aubure de défricher pour augmenter les pâturages, l'administration des forêts oppose un reboisement des sols forestiers. Le 23 novembre 1846, il est alloué à la commune d'Aubure, 11 000 francs, pour la plantation de jeunes hêtres (11 000). En 1847, autorisation d'un paiement de 81,95 francs, pour main d'oeuvre et ramassage de graines de sapins et de faines. En 1869, reboisement du canton dit "tête de Moraine", coupe d'ensemencement avec prévision d'un repeuplement artificiel de pins sylvestres. *Les pépinières ayant été dégarnies ...il devient nécessaire de les ensemercer afin d'assurer le service des plantations (30 kg de graines de sapin et 30 kg de graines d'épicéas)*. En 1868, repiquage de 30 000 épicéas et sapins dans les coupes de 63-64, au canton de Schacht. En 1866, on trouve un état des ouvriers employés aux travaux de semis imposés sur les coupes n° 11 et 12 de l'exercice de 1866, aux cantons Schoeff de la forêt communale d'Aubure. *Procès-verbal de reconnaissance pour ces semis (12 juillet 1867): semis par godets de 85 kg de graines d'épicéa ont été imposés sur les coupes ordinaires et extraordinaires*. En 1832, au même canton il y avait déjà des travaux d'amélioration avec extraction des souches, semis de pins sylvestres et coupe de bouleaux.

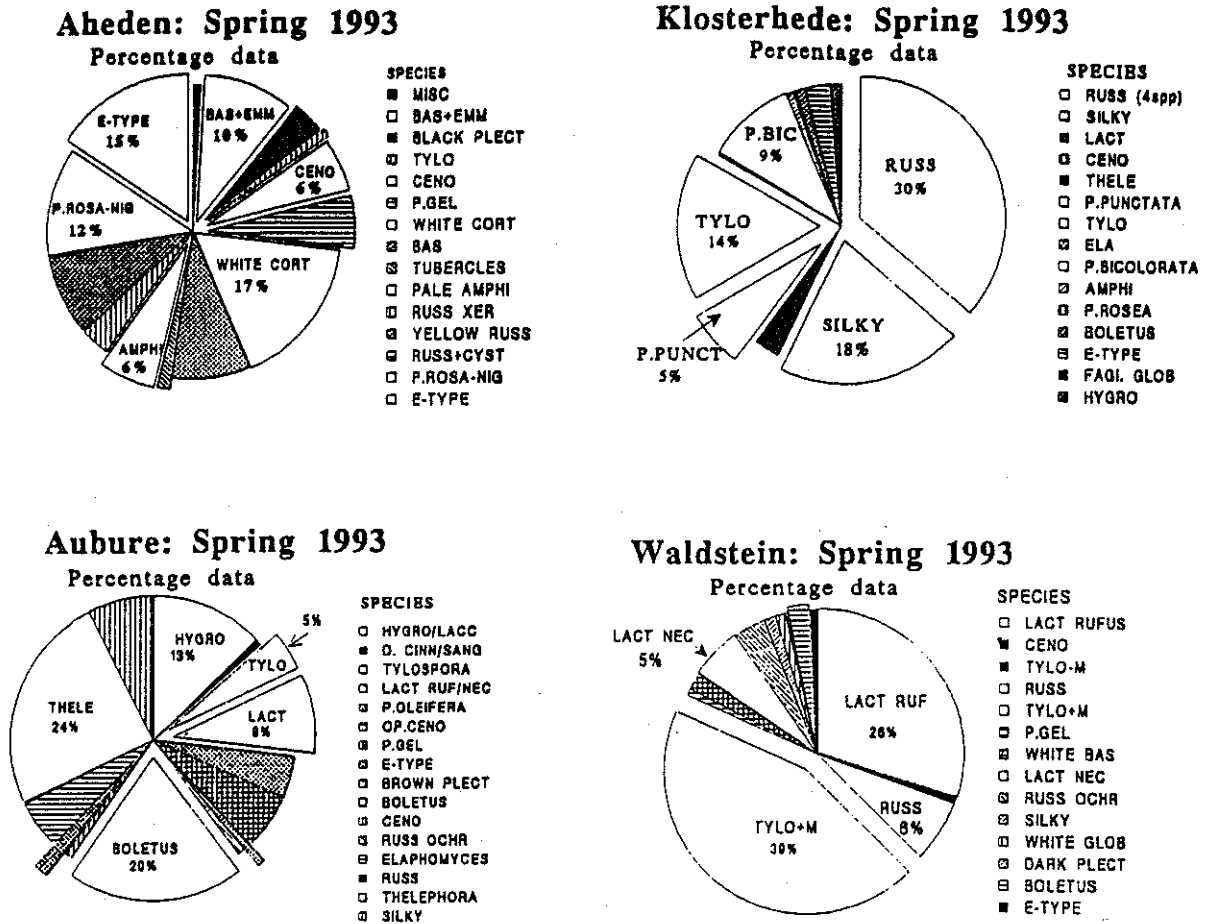


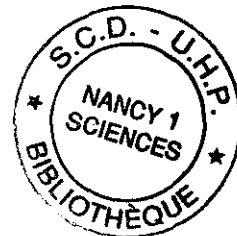
Figure 1. Species composition of the ectomycorrhizal populations at each of four study sites along a north-south European transect. Key:- AMPHI-Amphinema, BAS-Unknown basidiomycete, CENO-Cenococcum, FAGI-Fagirhiza globulifera, HYGRO-Hygrophorus, LACT-Lactarius, P-Piceirhiza, PLECT-Unknown plectynchymatous, RUSS-Russula, SILKY-Unknown, TYLO-Tylospora.

Table III shows the results of growing the isolates on Gliadin agar. When glucose was added to the medium, 94% or 16 out of the 17 species isolated from the Åheden site could utilise the gliadin. In contrast to this, none of the isolates from the Waldstein site could use the protein and on the other two sites between 55 and 70% of the species could use the gliadin as a nitrogen source. In the absence of glucose (data not shown) the numbers of species which could use the gliadin was markedly reduced but the species from Åheden had the greatest ability to use the gliadin both as a source of nitrogen and carbon.

Table III. Growth of ectomycorrhizal fungal isolates on the plant protein gliadin.

Growth on gliadin agar in the presence of glucose ⁺			
Site (No. of species isolated)	No growth	Growth with clearing	Growth without clearing
Åheden (17)	5.8%	76.5%	17.6%
Klosterhede (9)	44.4%	44.4%	11.1%
Waldstein (5)	100%	0%	0%
Aubure (7)	28.2%	57.1%	14.3%

⁺ growth of isolates expressed as a percentage of the total number of species on each site



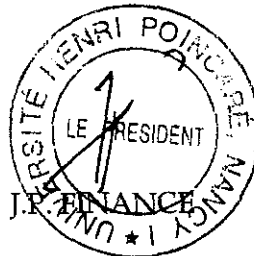
Monsieur ZELLER Bernhard

DOCTORAT de l'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY-I
en SCIENCES DE LA TERRE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 6 juillet 1998 n° 44

Le Président de l'Université



Résumé

Dans les régions tempérées, la chute annuelle des feuilles alimente la litière et constitue l'apport principal de l'azote dans les écosystèmes forestiers non pollués. Cette litière est décomposée plus ou moins rapidement selon le type d'humus et l'azote libéré participe au cycle de l'azote. Il se distribue dans les différents compartiments biotiques et abiotiques du sol. Au stade ultime de la dégradation de la litière, l'azote inorganique est de nouveau accessible pour l'arbre. Notre objectif était de suivre et de caractériser le devenir de l'azote organique de la litière de hêtre, ainsi que la répartition des différentes formes d'azote dans les compartiments du sol et de la plante dans une hêtraie de montagne âgée de 50 ans, à Aubure (Haut-Rhin). Afin de suivre le flux d'azote de la litière dans les différents compartiments azotés, nous avons utilisé la méthode de traçage isotopique. Une quantité importante de litière de hêtre enrichie en ^{15}N a été produite et ensuite distribuée sur le sol de cinq placettes expérimentales situées dans la hêtraie d'Aubure. Dans une phase initiale, la décomposition minérale des feuilles de hêtre, de la litière fraîche et de la litière en décomposition a été mesurée. La taille des différents compartiments azotés de la litière, du sol et du hêtre, ainsi que leur enrichissement isotopique ont été mesurés.

La dynamique de l'azote dans la litière en décomposition est, dès le dépôt de la litière, caractérisée par un apport d'azote exogène et, en même temps, par une libération continue de l'azote interne. Cette libération d'azote interne est parallèle à la perte de masse de la litière. L'azote libéré est rapidement minéralisé, incorporé dans la biomasse microbienne du sol, puis, prélevé par l'arbre. Après trois ans d'étude, la plus grande partie de l'azote de la litière décomposée se concentre à l'interface, entre le sol organique et minéral. Seuls 2 à 3% d'azote de la litière ont été prélevés par l'arbre. Ceci montre que dans le système étudié, la participation directe de la litière à la nutrition azotée de l'arbre est faible. La comparaison des signatures isotopiques des tissus de l'arbre et des différentes fractions azotées du sol, suggère que les mycorhizes forment leur azote structural à partir de l'azote organique du sol, tandis que l'arbre s'alimente principalement à partir de l'azote minéral de la solution du sol.

Cette analyse isotopique de la décomposition de la litière de hêtre dans la hêtraie d'altitude d'Aubure nous a permis d'identifier les principaux compartiments du sol alimentés par la dégradation de la litière. Elle participe d'une étude globale du cycle de l'azote dans la hêtraie vosgienne. Les données acquises seront utilisées pour alimenter les modèles mathématiques actuellement développés afin de comprendre le cycle des éléments minéraux dans la forêt caducifoliée.

Mots clés : décomposition, litière, ^{15}N , azote, hêtre