



HAL
open science

Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : Effet du type de sol et de l'essence forestière

Hasaina Sitraka Andrianarisoa

► **To cite this version:**

Hasaina Sitraka Andrianarisoa. Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : Effet du type de sol et de l'essence forestière. Sciences agricoles. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2009. Français. NNT : 2009NAN10007 . tel-01748509

HAL Id: tel-01748509

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01748509>

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>

THÈSE

En vue d'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ, NANCY I
Ecole doctorale : Ressources Procédés Produits Environnement
Spécialité : Géosciences

Par

ANDRIANARISOA Kasaina Sitraka

Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : effet du type de sol et de l'essence forestière

Présentée et soutenue publiquement le 11 Février 2009 à 13h30

Jury

DIZENGREMEL Pierre	Professeur Nancy Université	Président du Jury
HARMAND Jean Michel	Directeur de recherche, CIRAD Montpellier	Rapporteur
GESSLER Arthur	Habilité à Diriger de Recherche, University of Freiburg	Rapporteur
GEGOUT Jean Claude	Professeur en écologie forestière, AgroParisTech	Examineur
HÄTTENSCHWILER Stephan	ENGREF	Examineur
DAMBRINE Etienne	Directeur de recherche, CEFE-CNRS Montpellier	Directeur de thèse
ZELLER Bernd	Directeur de recherche, INRA Nancy	Co-directeur de thèse
	Ingénieur de recherche, INRA Nancy	

Cofinancement : ONF (¹/₂) et région lorraine (¹/₂)

« Misaora an'i Jehovah ry fanahiko ary izay rehetra ato
anatiko misaora ny anarany masina. »
Salamo 103 :1

Kasaina Sitraka ANDRIANARISOA

Thèse effectuée à l'UNIVERSITE Henri Poincaré, NANCY I

Ecole doctorale : RP2E

Directeur de l'Ecole Doctorale : Michel Buès

Laboratoire d'accueil : INRA, UR Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux

Directeur du Laboratoire et Directeur de thèse: Etienne DAMBRINE (Directeur de recherche)

Co-Encadrant de la thèse : Bernd ZELLER (Ingénieur de Recherche)

Technicienne accompagnante : Séverine BIENAIME (Assistante Ingénieur)

Contributions des auteurs

Jean Luc DUPOUEY, Directeur de Recherche
UMR INRA-UHP, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, 54280 Champenoux, France
Email : dupouey@nancy.inra.fr

Jacques RANGER, Directeur de Recherche
Responsable du site atelier de Breuil
UR 1138 INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux
Mail : ranger@nancy.inra.fr

Etienne DAMBRINE, Directeur de recherche
UR INRA 1138 Biogéochimie des écosystèmes forestiers, 54280 Champenoux, France
Mail : dambrine@nancy.inra.fr

Franck POLY, Chargé de recherche,
UMR 5557 CNRS, Laboratoire d'Ecologie Microbienne
Bât. G. Mendel, 43 bd du 11 Novembre 1918, 69100 Villeurbanne, France.
Mail : poly@biomserv.univ-lyon1.fr

Bernd ZELLER, Ingénieur de recherche
UR INRA 1138 Biogéochimie des écosystèmes forestiers, 54280 Champenoux, France
Mail : zeller@nancy.inra.fr

Séverine BIENAIME, Assistante Ingénieur
UR 1138 INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux
Mail : sbienaim@nancy.inra.fr

Henri SIEGENFUHR, Etudiant en Master de Forêt Agronomie Gestion de l'Environnement
Université de Nancy I
Mail : henrisiegenfuhr@yahoo.fr

Contributions aux mises en place des expérimentations, aux prélèvements et aux analyses des sols

Prélèvements des sols dans les hêtraies du Nord Est de la France

Patrick BEHR : UMR INRA-UHP, Ecologie et Ecophysiologie Forestières
Séverine BIENAIME et Benoit POLLIER : UR 1138 INRA Biogéochimie des Ecosystèmes
Forestiers, 54280 Champenoux

Mise en place des expérimentations à Breuil (Morvan, France)

Etienne DAMBRINE, Bernd ZELLER, Pascal BONNAUD, Dominique GELHAYE, Gilles
NOURISSON, Serge DIDIER, Jean Pierre CALMET, Fabien LAMOUR, Ju Xiu LIU,
Manuel NICOLAS et Severine BIENAIME :
UR 1138 INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux

Prélèvements des sols à Breuil (Morvan, France)

Séverine BIENAIME, Benoit POLLIER et Henri SIEGENFHUR :
UR 1138 INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux

Mesure de carbone et azote total dans la solution du sol

Louissette GELHAYE, Séverine BIENAIME, Carine CLEMENT, Jacqueline MARCHAND et
Henri SIEGENFHUR :
UR 1138 INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux

Mesure des activités enzymatiques

Marc BUÉE et Cyrille BACH :
UMR INRA-UHP, Interaction Arbre Microorganisme, 54280 Champenoux, France

Avant-propos

Avant de rentrer dans le vif du sujet, j'aimerais, mes chers lecteurs, vous raconter comment je suis arrivé jusqu'à cette thèse.

Après mon diplôme d'ingénieur Agronome à l'École Supérieure des Sciences Agronomiques d'Antananarivo (Spécialisation Agriculture) en Juillet 2004, j'ai obtenu une bourse de formation initiale de l'Agence Universitaire de la Francophonie (AUF) pour continuer mes études en France. Je me suis inscrit à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier afin de suivre le DEA National en Science du sol sous la responsabilité de Jacques BERTHELIN (Directeur de recherche au CNRS UHP Nancy). Mr Benoit JAILLARD (Directeur de recherche à l'INRA Montpellier) m'a beaucoup aidé pour toutes les démarches nécessaires. Nous avons été la dernière promotion avec Matthieu BRAVIN, Emmanuelle QUILLEROU, Sébastien POIRRIER, Clémence LEFORD, Cedric LAVEUF, Manuel NICOLAS, Fabien HUBERT, Marion CHATELIER, Alain SANON (Burkinabais), Luc Maille (Haïtien), Thyam ABDA (Sénégalais), Jeanne BONGOUA AFFI (Ivoirienne), Emile BOLOU BI BOLOU (Ivoirien) et Ghali LAZRAC (Marocain).

A la fin de mon stage de DEA à Montpellier avec Mme Angela BOSCH (Universitat de Lleida) et Monsieur Benoit JAILLARD, j'ai pris goût à la recherche et je voulais absolument continuer en thèse. J'ai soumis un projet de thèse à l'AUF avec Mr Jean Jacques DREVON (Directeur de recherche à l'INRA Montpellier) et Mme Lilia RABEHARISOA (Docteur-ès-Science à l'Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques d'Antananarivo) mais j'ai été refusé. Donc, j'ai décidé de faire appel à la liste de l'AFES « Association Française des études

des Sols ». Le Mardi 12 Juillet 2005 19h18mn 30s, j'ai envoyé un mail à la liste dont voici le contenu :

« Bonjour à tous,

Je suis un étudiant malgache titulaire du DEA National Science du sol de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier. Mon mémoire a été soutenu le 05 juillet 2005 avec une mention assez bien (d'une moyenne de 13.9 sur 20) devant le jury composé de : BERTHELIN J, Université Henri Poincaré-Nancy I ; BRESSON LM, Institut National Agronomique Paris-Grignon ; JAILLARD B, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier ; MOREL JL, Institut National Polytechnique de Lorraine ; WALTER C, Agrocampus Rennes.

Je suis à la recherche d'un sujet de thèse que ce soit en France ou ailleurs. Si quelqu'un peut m'indiquer un sujet correspondant à mon profil, je suis intéressé.

Mon CV est en pièce jointe et mon téléphone est 06 16 57 12 27.

Cordialement.»

Monsieur Etienne DAMBRINE m'a répondu :

« Bonjour, on a une demi-bourse et très probablement une bourse complète sur le thème du contrôle du cycle de l'azote par les essences forestières, ça vous intéresserait ? »

Alors j'ai accepté et Mr Jacques RANGER (Directeur de recherche à l'INRA Nancy) m'a appelé pendant que j'étais aux vendanges pour dire qu'ils ont évalué mon dossier et ont décidé de m'auditionner. Parallèlement, j'ai été pris à Rennes, dans l'équipe de Vincent Hallaire, pour faire une thèse sur « L'impact du 'non-labour' et des apports d'effluents sur la qualité des sols cultivés : rôle des processus biologiques ». Je voulais partir à Rennes mais pas de chance, je suis tombé sur Marie Pierre TURPAULT (Chargé de recherche à l'INRA Nancy) un jour où les autres étaient absents. Elle m'a convaincu de rester à Nancy et d'honorer la signature que j'ai faite. Et c'est ainsi que je me suis retrouvé à Nancy.

Actuellement, je suis fier d'avoir effectué ma thèse au laboratoire Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers et d'avoir été encadré par Etienne DAMBRINE et Bernd Zeller qui sont vraiment des gens très sympathiques et des passionnés de la recherche.

Remerciements

Je ne saurais me taire et ignorer toutes les bonnes choses et bons moments que j'ai vécu pendant ces trois années. C'est pour cela que j'ai envie d'exprimer ma joie, tout en adressant ici bas mes remerciements à tous ceux qui ont rendu cette thèse possible.

Je remercie la région lorraine et l'ONF d'avoir soutenu financièrement cette thèse.

Je remercie les membres de jury d'avoir voulu ausculter cette thèse. Je tiens donc à exprimer ma reconnaissance à Monsieur Arthur GESSLER, Mr Jean Claude GEGOUT, Mr Pierre DIZENGREMEL, Mr Jean Michel HARMAND et Mr Stephane HÄTTENSCHVILLER.

Mes remerciements vont de tout cœur à Etienne DAMBRINE mon directeur de thèse pour tous ses enseignements, ses directives et ses bonnes idées. Merci de m'avoir accueilli dans votre laboratoire et de m'avoir sélectionné pour mener cette thèse. Merci pour toutes les heures tardives et les weekends que tu m'as consacrés malgré tes devoirs de père. Je remercie également Mme Naima DAMBRINE d'avoir accepté ma présence fréquente chez eux très tard le soir. Merci pour les bonnes soupes et pour le riz que vous préparez spécialement pour moi (Miam !!!).

Merci Bernd ZELLER pour ton encadrement constant le long de cette thèse, pour ton omniprésence aux moindres soucis car sans cela, cette thèse n'aurait pas abouti à terme. Merci pour ta gentillesse, rien n'est grave avec toi. Merci pour tes enseignements car j'ai appris à mieux m'organiser dans mes expérimentations !!! Merci pour les encouragements quand je stresse pour discuter avec Etienne !!! Merci d'avoir voulu corriger mon manuscrit. Merci mille fois Bernd, toujours Super !!! Génial !!! Excellent !!!

Merci à Severine BIENAIME grâce à laquelle toutes les expériences ont été réalisées dans de bonnes conditions. Toutes les expérimentations se sont déroulées à merveille grâce à ta présence et à tes conseils instructifs. Excuse-moi pour toutes les bêtises que j'ai pu faire (hihihi).

Merci à Henri SIEGENFUHR d'avoir voulu passer ces stages de Licence et de Master I avec moi malgré la dureté des expériences. Merci Henri, je te passe le relais maintenant !!!

Je remercie également toutes les personnes qui ont bien voulu accepter d'être dans le comité de pilotage de cette thèse notamment : Mr Jacques RANGER, Mr Franck POLY, Mr Jean Luc DUPOUEY, Mr Marc BUEE, Mr François Le TACON, Mme Linda PARDO.

Merci aux techniciens qui ont bien voulu m'aider pour les installations des dispositifs expérimentaux, pour les prélèvements de sol et pour les analyses au laboratoire, en particulier Pascal BONNAUD, Dominique GELHAYE, Gilles NOURISSON, Benoit POLLIER, Jean Pierre CALMET, Fabien LAMOUR, Louissette GELHAYE, Jacqueline MARCHAND.

Merci à Nathalie SCHVESTER pour les aides à la recherche bibliographique, merci d'avoir voulu héberger mon Papa qui venait de Madagascar pour assister à la soutenance de cette thèse.

Merci à ceux qui ont contribué à faire de ces trois années une période forte en émotions :

Merci Delphine DERRIEN pour la bonne ambiance quotidienne au bureau. Merci pour ton sourire constant, tes conseils et ton soutien. Merci d'avoir voulu partager ton bureau avec moi pendant les 2 dernières années de ma thèse. Merci pour le weekend que tu m'as consacré quand je devais partir à Vienne. Je m'excuse d'y avoir pris au dernier moment. Merci d'avoir corrigé ce mémoire.

Merci Manuel NICOLAS pour les conseils que tu m'as donnés le long de ces trois années. Merci spécialement pour le samedi que tu m'as consacré avec Delphine quand je devais partir à Vienne.

Merci à Isabelle MARTIN d'avoir préparé mon dossier pour que je puisse être accueilli à l'INRA. Merci parce que sans toi, je n'ai pas de paie tous les mois !!!

Merci Marie Pierre TURPAULT car sans toi, je ne suis pas là aujourd'hui, tu m'as convaincu de rester lors de ma première venue à l'INRA.

Merci à tous les thésard(e)s et les stagiaires qui m'ont accompagné dans le laboratoire pendant mon séjour. Merci Arnaud, Louis et Valérie, Christelle, Bruno, Dimitri et Noemie pour vos conseils et vos encouragements.

Merci à tous les Malgaches qui viennent partager quelques petits moments de détente avec moi certains mercredi soir !!! Spécialement Malala, Rado, Tovonasy, Sosoa, Mamyanja, Bruno !!!

Merci à tous ceux qui m'ont aidé à préparer le pot de thèse et la soirée qui suivait. Merci spécialement à Jeanine RAMAROSON, Mr et Mme RAZAFINDRAZAKA et aux personnes de l'Eglise protestante Malgache de Nancy.

Mes remerciements s'adressent tout spécialement à Sariaka, pour son soutien moral et affectif. Pour ses soins, et son amour. Merci car sans toi, je n'ai pas pu tenir jusqu'à la fin.

Un grand merci à mes parents qui m'a fait voir ce que ce je suis entrain de vivre aujourd'hui. Merci à mon Papa d'être venu spécialement de Madagascar pour assister à la thèse.

Merci à ma sœur et son mari de m'avoir soutenu moralement même par téléphone !!! Merci pour vos encouragements et votre amour !!! Sans oublier mon petit neveu Yohann !!! Qui a fait de moi un nouveau tonton (hihihi, moi Tonton !!!).

Et pour tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à la réalisation de ce mémoire.

Un grand merci à tous du fond de mon cœur !!!

Et enfin, merci mon Dieu pour tout ce bonheur qui se présente à moi !!!

Maintenant, assez de bavardage, au travail !!!

Sommaire

Contributions des auteurs	i
Contributions aux mises en place des expérimentations, aux prélèvements et aux analyses des sols.....	ii
Avant-propos	iii
Remerciements	v
Sommaire	viii
Liste des figures	xii
Liste des tableaux	xix
Liste des annexes.....	xx
Résumé étendu	xxi
Abstract	xxii

Chapitre 1. Introduction générale : synthèse bibliographique

1. L'azote.....	2
2. Cycle de l'azote en milieu forestier tempéré.....	3
2.1. Les apports atmosphériques	5
2.2. L'absorption foliaire et la récréation.....	6
2.3. L'absorption racinaire de l'azote.....	7
2.3.1. Les nitrates	7
2.3.2. L'ammonium.....	10
2.3.3. Préférence d'absorption d'ammonium ou de nitrate	11
2.3.4. L'absorption des acides aminés.....	12
2.4. La translocation	13
2.5. La chute et la décomposition de la litière.....	13
2.5.1. La litière et les types d'humus.....	13
2.5.2. Les activités enzymatiques	14
2.6. Les matières organiques particulières (MOP).....	16
2.7. La minéralisation de l'azote	17
2.7.1. Potentiel brut et net de minéralisation et d'immobilisation de l'azote.....	19
2.7.2. Les méthodes de mesure de la minéralisation de l'azote	20
2.7.3. Les facteurs influençant la minéralisation de l'azote	21
2.8. La nitrification.....	22
2.8.1. Les méthodes de mesures de la nitrification	24
2.8.2. Les facteurs qui influencent la nitrification.....	25
2.9. Les pertes d'azote.....	27
3. La disponibilité de l'azote dans les sols forestiers	29
3.1. La compétition plante microorganismes pour l'azote	29
3.2. Les indices de disponibilité en azote.....	30
4. Effets des essences forestières sur la disponibilité de l'azote	31
5. Objectifs de notre étude.....	34
6. Approches.....	35
6.1. Enquêtes territoriales et analyses des données pour comparer les différents indicateurs de disponibilité d'azote dans une large gamme de sol.....	35
6.2. Approches expérimentales	37
6.2.1. Présentation du site de Breuil.....	37
6.2.2. Les expérimentations effectuées	41
Références	44

Chapitre 2. Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France

Abstract	58
1. Introduction	59
2. Materials and methods	63
2.1. Study site and soil types	63
2.2. Soil sampling and analysis	64
2.3. Species composition and vegetation-based indicators values for N availability	67
2.4. Statistical analyses.....	69
3. Results	72
3.1. Soil main characteristics.....	72
3.1.1. Forest floor	72
3.1.2. Mineral soil 0-5 cm	72
3.2. N mineralization, percent nitrification and C respiration.....	73
3.3. N mineralization, percent nitrification and $\delta^{15}\text{N}$	75
3.4. N mineralization, percent nitrification and vegetation based indices of N availability	78
3.5. N mineralization-nitrification and plant species distribution	81
4. Discussion	84
4.1. N mineralization, percent nitrification and soil properties.....	84
4.2. N mineralization, percent nitrification and species composition of the vegetation	88
5. Conclusions	92
Acknowledgements	92
References	93
Sous chapitre 2.....	99
Les Matières Organiques Particulaires et le potentiel net de minéralisation de l'azote.....	99
Références	104

Chapitre 3. Dynamic control of nitrification by tree species

Abstract	106
1. Introduction	108
2. Materials and methods	111
2.1. Study site description	111
2.2. Litterfall, throughfall and soil solution collect and analyses.....	113
2.3. Experimental design and soil sampling	114
2.4. Soil and forest floor analyses	115
2.5. Statistical analysis	116
3. Results	117
3.1. Stand characteristics	117
3.1.1. Summary of data collected over several years	117
3.1.2. Stand characterization from undisturbed soil cores collected in June 2007 and May 2008.....	119
3.2. Results of soil cores exchanges experiment.....	123
3.2.1. Nitrate concentration of interchanged soil cores (mineral soil samples 0 – 15 cm)	124
3.2.2. Potential net nitrification of interchanged soil cores (mineral soil 0 – 15 cm)	126
3.3. Results of reciprocal transfer of forest floor between Douglas fir and native forest	128
3.3.1. Nitrate concentration	128
3.3.2. Ammonium concentration.....	130

3.3.3. Potential net N mineralization and nitrification (mineral soil 0-15cm depth)	130
4. Discussion	131
4.1. Tree species affect nitrate cycling in soil	131
4.2. Role of Forest floor on the control of soil nitrification	133
4.3. Resistance and resilience of underground tree species effect on nitrification	134
5. Conclusions	136
References	137

Chapitre 4. Root colonization and nitrate availability in forest soils

Abstract	143
1. Introduction	144
2. Materials and methods	147
2.1. Study site description	147
2.2. Experimental design and soil sampling	149
2.3. Roots collect and soil analyses	150
2.4. Statistical analyses	151
3. Results	153
3.1. Fine root biomass and percent nitrification in undisturbed soil cores	153
3.2. Root colonization in disturbed soil cores	154
3.3. Response of percent nitrification to soil cores transfer	157
3.4. Timing of fine root colonization and percent nitrification evolution	159
4. Discussion	160
5. Conclusions	162
References	163

Chapitre 5. La coupe à blanc masque l'effet de l'essence forestière sur la nitrification durant le jeune âge

Résumé	168
1. Introduction	169
2. Matériels et méthodes	171
2.1. Site d'étude et dispositif expérimental	171
2.2. Prélèvements et analyses de sol	172
2.3. Analyses statistiques	176
3. Résultats	176
3.1. Teneur en azote et carbone du sol	176
3.2. Evolution de la teneur en nitrate et ammonium après la coupe	177
3.3. Effet de la coupe sur le potentiel de minéralisation et de nitrification de l'azote du sol	179
3.4. Effet des jeunes peuplements sur la concentration en nitrate et ammonium des sols	182
4. Discussion	184
4.1. Dynamique de l'azote après la coupe	184
4.2. Concentration en azote minéral du sol sous les jeunes plantations	186
5. Conclusions	188
Remerciements	188
Références	189

Chapitre 6. Discussion générale

1. Variation de la minéralisation de l'azote et de la nitrification le long d'un gradient de fertilité lié à la géochimie du sol.	193
2. Rôle de la végétation sur la disponibilité en azote du sol	198
3. Effet des essences forestières sur la nitrification	199
4. Vitesse de contrôle de la nitrification par les essences forestières.....	205
5. Effet de la coupe et des jeunes plantations d'arbres.....	206
6. Effet de la croissance racinaire sur le pourcentage de nitrification des sols	208
7. Schéma général en terme d'écologie.....	211
8. Conclusions et perspectives	214
Références	217
Annexes	220
Références	250
Mon Curriculum Vitae	251

Liste des figures

Chapitre 1. Introduction générale : synthèse bibliographique

Figure 1.

Cycle de l'azote (modifiée de Bonneau, 1995)

Figure 2.

Cinétique d'assimilation du nitrate : (a) système à haute affinité (HATS) et (b) système à basse affinité (LATS) (modifiée de Morot-Gaudry et al., 2006)

Figure 3.

Représentation schématique du métabolisme des nitrates dans la racine : P : ATPase ; AA : acides aminés ; NiR : nitrite reductase ; NR : nitrate reductase ; T : transporteur (modifiée de Grignon et al., 1998).

Figure 4.

Influx de NH_4^+ dans la racine en fonction de la concentration en ammonium dans le milieu : (a) sur des faibles concentrations, et (b) sur des fortes concentrations. Les valeurs sont des moyennes (n=9) (Kronzucker et al., 1996).

Figure 5.

Transformation de l'azote dans le sol (traduite de Norton, 2000)

Figure 6.

Représentation schématique simplifiée de l'oxydation de l'ammonium en nitrite : AMO ammoniac monooxygénase ; HAO hydroxylamine oxydoréductase ; Cyt : cytochrome (modifiée de Prince et George, 1997).

Figure 7.

Localisation des 50 placettes sélectionnées dans le réseau des hêtraies du Nord Est de la France (modifiée de Thimonier, 1994)

Figure 8.

Localisation du site expérimental de Breuil-Chenu. Les cartes ont été copiées à partir du site <http://www.mappy.fr>

Figure 9.

Plan du dispositif expérimental du site expérimental de Breuil (Morvan, France).

Figure 10.

Expérience d'échange de cylindre de sol entre différents peuplements à Breuil : (a) prélèvement à la tarière ; (b) transfert des cylindres de sol vers un autre peuplement ; (c) représentation de l'ensemble du dispositif à l'exemple du Douglas au moment du prélèvement (après 16 mois).

Chapitre 2. Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France

Figure 1.

Soil characteristics (0-5 cm depth) at 50 beech stands in northeastern France: (a) soil pH; (b) Organic C (%); (c) Organic N (%); (d) Soil C/N; (e) Microbial biomass C (mg C g⁻¹ soil); (f) Microbial biomass N (mg N g⁻¹ soil); (g) Microbial C/N; (h) Potential net N mineralization (PNM_{0-5cm}) in 0-5 cm layer (mg N kg⁻¹ d⁻¹); (i) Potential net N mineralization in O and 0-5cm layer (PNM_{O+A}) (mg N m⁻² d⁻²); (j) Potential C mineralization (PCM_{0-5cm}) in 0-5cm layer (mg C kg⁻¹ soil d⁻¹); (k) Ratio PCM/PNM; (l) Percent nitrification; (m) Soil δ¹⁵N (‰); (n) Foliar N (%); (o) Ellenberg index of N value. Values are means and error bars are standard deviations. PCM_{0-5cm} values measured in calcareous soils were removed because it may be distorted by carbonate contribution. Soil groups were ranked in ascending order of soil pH: **1** Cambisol ; **2** Entic Podzol; **3** Dystric Cambisol; **4** Cambisol; **5** Luvisol ; **6** Eutric Cambisol ; **7** Luvisol to Calcaric Cambisol ; **8** Colluviosol and Calcaric Cambisol ; **9** Calcaric Cambisol ; **10** Calcaric Leptosol.

Figure 2.

Relationships between potential net N mineralization (mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) in 0-5 cm layer (PNM_{0-5 cm}) and (a) soil pH (solid line is regression when all data are considered; dash-dot line is linear regression when high elevation sites are excluded for analyses); (b) organic N (dash-dot line is linear regression for acidic sites and dotted line for neutral and calcareous sites); (c) soil C/N; (d) microbial C/N (solid line is linear regression relating variables); (e) potential C mineralization (mg C kg⁻¹ soil d⁻¹) in 0-5cm layer (PCM_{0-5cm}); (f) foliar N (solid line is linear regression relating variables); (g) soil δ¹⁵N; (h) foliar δ¹⁵N; (i) Ellenberg index of N value and (j) Ecoplant C/N. The symbol *** indicates a significant R² (p<0.001), ns is not significant.

Figure 3.

Relationships between percent nitrification and: (a) soil pH; (b) Soil C/N; (c) Soil δ¹⁵N (‰); (d) Foliar δ¹⁵N (‰); (e) Ellenberg index of N value and (f) Ecoplant C/N. Soil parameters were measured on 0–5 cm depth. Percent nitrification was calculated as: %Nitrif = [(N-NO₃⁻ final - N-NO₃⁻ initial)]/ [(N-NO₃⁻ + N-NH₄⁺) final - (N-NO₃⁻ + N-NH₄⁺) initial] after *in vitro* incubation (20°C, 42 days). Solid lines are linear regressions. Asterisks indicate significant R²: ** for p<0.01, *** for p<0.001 and ns for not significant. Ecoplant is a phytoecological database (established in French forests) in which each plant species is represented by the maximum of C/N ratio of soil in all plots where this plant species was noted. In this study, Ecoplant C/N was calculated for each plot as the mean of Ecoplant C/N for all plant species inventoried within each plot.

Figure 4.

Mean soil δ¹⁵N, forest floor δ¹⁵N and leaf δ¹⁵N across soil groups. Values are means and errors bars are standard deviations (only the positive part is presented in order to clarify the graphic reading). Values for leaves were measured from 1996's samples. Forest floor are composed of L (=Oi), F (=Oe) and H (=Oa) layers. Values for mineral soil layer were measured on 0-5 cm depth. Soil groups were ranked in ascending order of soil pH (0-5cm): **1** Cambisol ; **2** Entic Podzol; **3** Dystric Cambisol; **4** Cambisol; **5** Luvisol ; **6** Eutric Cambisol ; **7** Luvisol to Calcaric Cambisol ; **8** Colluviosol and Calcaric Cambisol ; **9** Calcaric Cambisol ; **10** Calcaric Leptosol.

Figure 5.

Relationship between potential net N mineralization (mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) in 0-5 cm layer (PNM_{0-5cm}) and class of cover-abundance of (a) *Fissidens taxifolius*, and (b) *Rubus idaeus* and between percent nitrification (%Nitrif) and class of cover-abundance of (c) *Fissidens taxifolius* and (d) *Scrophularia nodosa*. Data are means and error bars are standard deviations. "n" is the number of plot for each class of cover-dominance. The initial Braun-Blanquet scale for class of species abundance was recoded: 0 (absent); 1 = very low number of individuals and less than 5% cover; 2 = medium number of individuals and less than 5% cover; 3 = large number of individuals or more than 5% cover; 4 = 25 to 50% cover, whatever the number of individuals; 5 = 50 to 75% cover, whatever the number of individuals; 6 = 75 to 100% cover, whatever the number of individuals. Only species on herbaceous layer were considered.

Sous chapitre 2. Les Matières Organiques Particulaires et le potentiel net de minéralisation de l'azote

Figure 1.

Teneur en carbone et d'azote de la matières organiques particulaires (MOP) des différents types de sol des 50 hêtraies du Nord Est de la France : (I) teneur en C et en N des MOP (>2000mm) exprimée soit par kg de sol ((a) et (b)) soit par 100 g de C (c) ou de N (d); (II) teneur en C et en N des MOP (2000-200mm) exprimée soit par kg de sol (e) et (f) soit par 100 g de C (g) ou de N (h). Les points sont des moyennes et les barres sont les erreurs standards. Les mesures ont été effectuées sur la couche 0-5cm par la méthode de flottaison et tamisage (Besnard et al., 1996).

Les groupes de sol ont été rangés dans l'ordre décroissant du pH :: **1** Cambisol ; **2** Entic Podzol; **3** Dystric Cambisol; **4** Cambisol; **5** Luvisol ; **6** Eutric Cambisol ; **7** Luvisol to Calcaric Cambisol ; **8** Colluviosol and Calcaric Cambisol ; **9** Calcaric Cambisol ; **10** Calcaric Leptosol.

Figure 2.

Distribution des effectifs du rapport C/N de la matière organique particulaire dans les 50 hêtraies du Nord Est de la France.

Figure 3.

Rapport C/N des matières organiques particulaires (MOP) en fonction des différents types de sol. Les histogrammes sont des moyennes et les barres sont les erreurs standards.

Chapitre 3. Dynamic control of nitrification by tree species

Figure 1.

Nitrate ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1}$) and ammonium ($\text{mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1}$) concentration in (a) forest floor and (b) mineral soil (0-15 cm) of six different stands for two sampling date in Breuil experimental site. Histograms are means ($n=5$) and error bars are standard deviations. Symbol * indicates a significant difference ($p<0.05$) between two sampling dates for a given stand; ** for $p<0.01$, *** for $p<0.001$ and ns for not significant. Tables under each graphic summarize the result of Tukey's test done between each stand for a given sampling date. A different letter indicates a significant difference between modalities.

Figure 2.

Potential net N mineralization (PNM, $\text{mg N kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$) (a) and potential net nitrification (PNN, $\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$) (b) in different stands at Breuil experimental site (Morvan, France). Histograms are means and error bars are standard deviations. Symbol * indicates a significant difference ($p<0.05$) between two sampling dates for a given stand; ** for $p<0.01$, *** for $p<0.001$ and ns for not significant. Tables following each graphic summarize the result of Tukey's test done between each stand for a given sampling date. A different letter indicates a significant difference between modalities.

Figure 3.

Definition of different groups established for the best description of principal results. The H letter is for "High nitrifying stands"; L for "Low nitrifying stands"; HH for soil cores from high nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; LH for soil cores from low nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; HL for soil cores from high nitrifying stands transferred to low nitrifying stands and LL for soil cores from low nitrifying stands transferred to low nitrifying stands.

Figure 4.

Nitrate concentration ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ soil}$) in mineral soil samples (0-15 cm) after (a) 16 months, (b) 28 months of field incubation and (c) summary of ANOVA analysis between the two sampling dates. Values are means ($n=5$). Letters in superscript are Tukey's groups for comparison of means within each line; Letters in brackets are Tukey's groups for comparison of mean within each column. Means with same letters are not significantly different.

Figure 5.

Potential net nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$) of mineral soil samples (0-15 cm) measured in the laboratory (20°C , 42 days) after (a) 16 months and (b) 28 months of field incubation and (c) summary of ANOVA analysis between the two sampling dates. Values are means ($n=5$).

Letters in superscript are Tukey's groups for comparison of means within each line; Letters in brackets are Tukey's groups for comparison of mean within each column. Means with same letters are not significantly different.

Figure 6.

Results of reciprocal exchange of forest floor between Douglas fir plantation and native forest stand after 6 months of the experiment set up: (a) $[\text{NO}_3^-]$ and $[\text{NH}_4^+]$ of forest floor ; (b) $[\text{NO}_3^-]$ and $[\text{NH}_4^+]$ of mineral soil (0-15cm); (c) Potential net N mineralization (PNM) and nitrification (PNN) of mineral soil (0-15cm). Different treatments were presented in the x-axis: “**removed**” when forest floor was removed; “**undisturbed**” when forest floor was not disturbed; “**disturbed**” when forest floor was raised and put back in its original place and “**replaced**” when forest floor was removed and replaced by forest floor from the other plantation. Histograms are means ($n = 18$) and bars are standard errors. Means with same letters were not significantly different.

Chapitre 4. Root colonization and nitrate availability in forest soils

Figure 1.

Definition of different groups established for the best description of principal results. The H letter is for “High nitrifying stands”; L for “Low nitrifying stands”; HH for soil cores from high nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; LH for soil cores from low nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; HL for soil cores from high nitrifying stands transferred to low nitrifying stands and LL for soil cores from low nitrifying stands transferred to low nitrifying stands.

Figure 2.

Fine root biomass (t ha^{-1}) (a) and percent nitrification (b) of mineral soil (0-15 cm) samples for 6 different stands at Breuil experimental site (Morvan, France). Histograms are means ($n = 5$) and error bars are standard deviations. Symbol * indicates a significant difference ($p < 0.05$) between two sampling dates for a given stand and ‘ns’ means not significant. Tables under each graphic summarize the result of Tukey's test done between each stand for a given sampling date. Means with the same letter are not significantly different.

Figure 3.

Fine root colonization (t ha^{-1}) in the mineral soil samples (0-15 cm) after 16 months (a) and 28 months (b) of field incubation. Values are means ($n=5$). Letters in superscript are Tukey's groups for comparison of means within each line; letters in brackets are Tukey's groups for comparison of means within each column. Means with the same letter are not significantly different.

Figure 4.

Percent nitrification of transferred soil cores (0-15 cm) after (a) 16 months and (b) 28 months of field incubation and (c) summary of ANOVA analysis between the two sampling dates. Values are means ($n=5$). Letters in superscript are tukey's groups for comparison of means within each line; Letters in brackets are Tukey's groups for comparison of mean within each column. Means with the same letter are not significantly different.

Figure 5.

Relationship between fine root colonization (t ha^{-1}) and percent nitrification from soil cores exchange experiment. Symbols are means of different groups ($n = 45$ for grey and white symbols and $n = 30$ for black symbols). Error bars are standard deviations. The HH code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; the HL code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”; the LH code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; the LL code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”. Solid line is linear regression.

Chapitre 5. La coupe à blanc masque l'effet de l'essence forestière sur la nitrification durant le jeune âge

Figure 1.

Dispositif expérimental pour les jeunes plantations d'essences forestières à Breuil (Morvan, France). La figure n'est pas à l'échelle.

Figure 2.

Quelques photos du dispositif expérimental de la coupe à blanc et de la plantation de jeunes essences forestières : (a) coupe à blanc de la forêt native ; (b) délimitation d'une parcelle de 41 x 41m pour nettoyage à la main ; (c) exemple d'une parcelle (Epicéa).

Figure 3.

Concentration en nitrate ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ soil}$) (a), en ammonium ($\text{mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1} \text{ soil}$) (b) et humidité (%) (c) des sols deux ans après la coupe rase d'un peuplement de TSF (Taillis sous futaie). Les valeurs sont des moyennes ($n = 5$) et les barres sont les erreurs standards.

Figure 4.

Potentiel net de nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) (a), potentiel net de minéralisation de l'azote ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) et pourcentage de nitrification (c) des sols après une coupe rase d'un taillis sous futaie (TSF) de hêtre et de chêne. Les valeurs sont des moyennes et les barres sont les erreurs standards. L'axe des abscisses représente le temps après la coupe sur un pas de temps de deux mois.

Figure 5.

Relation entre le potentiel net de nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) et (a) le potentiel net de minéralisation nette de l'azote ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) et (b) le pourcentage de nitrification. Les points sont des moyennes ($n = 5$). Les lignes continues représentent les régressions linéaires pour la coupe à blanc (cercle blanc) et la ligne discontinue pour le TSF (cercle noir).

Figure 6.

Relation entre l'humidité du sol (%) et la disponibilité en azote du sol d'un taillis sous futaie (TSF) (cercle noir) comparé à la coupe à blanc (cercle blanc). Les valeurs sont des moyennes ($n = 5$). Les lignes continues représentent les régressions linéaires construite à partir des valeurs moyennes entre les deux variables pour la coupe à blanc et les lignes discontinues pour le TSF.

Figure 7.

Concentration en nitrate ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ sol}$) (a), en ammonium ($\text{mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1} \text{ sol}$) (b) et humidité pondérale des sols au moment du prélèvement. Les valeurs sont des moyennes ($n = 5$) et les barres sont les erreurs standards. Les moyennes avec des même lettres ne sont pas significativement différentes. Le signe 'n s' signifie non significatif et 'n d' non déterminés.

Chapitre 6. Discussion générale

Figure 1.

Position du peuplement de taillis sous futaie (TSF) par rapport aux 50 hêtraies du Nord Est de la France : (a) pH du sol ; (b) N organique (%) ; (c) N microbien (mg N g^{-1} sol) ; (d) Rapport C/N ; (e) Concentration en nitrate du sol ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1}$ sol) ; (f) Concentration en ammonium du sol ($\text{mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1}$ sol) ; (g) C/N microbien ; (h) Potentiel net de minéralisation de l'azote ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ sol j}^{-1}$), (i) Potentiel net de nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ sol j}^{-1}$) ; (j) Pourcentage de nitrification ; (k) N foliaire (%) ; (l) Biomasse racinaire fine ($<2\text{mm}$) (t ha^{-1}). La biomasse racinaire du TSF a été divisée par trois car elle a été quantifiée dans la couche 0-15cm alors que dans les hêtraies du Nord Est elle a été quantifiée dans la couche 0-5cm.

Figure 2.

Relation entre la teneur en azote du sol (g N kg^{-1} sol) et (a) le potentiel net de minéralisation de l'azote (résultat de cet étude), (b) et (c) la minéralisation brute de l'azote (d'après Booth et al. 2005 et Wang et al., 2001 respectivement).

Figure 3.

Représentation des différents flux d'azote dans les différentes essences forestières à Breuil (Morvan, France) : (a) Pluie ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (b) Pluiolessivats ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (c) Restitution d'azote par la litière (kg N ha^{-1}) ; (d) Prélèvement d'azote dans le sol ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), (e) Stock d'azote (kg N ha^{-1}), ; (f) et (g) Potentiel net de minéralisation et de nitrification de l'azote dans 0-15cm ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (h) Immobilisation d'azote par l'arbre ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (i) Drainage de nitrates à 15 cm de profondeur ($\text{mg N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$ solution de sol) ; (j) Drainage de nitrates à 30cm ; (k) Rapport C/N du sol ; (l) Biomasse racinaire (kg ha^{-1}) ; (m) Colonisation racinaire pendant 28 mois (kg ha^{-1}). NH_4^+ et NO_3^- sont les concentrations actuelles d'ammonium et de nitrate dans le sol (kg N ha^{-1}). La formule de Persson et al. (2000) a été utilisée pour transformer la minéralisation potentielle nette mesurée au laboratoire en flux annuel par hectare.

Figure 4.

Teneur en azote des feuilles (%), de la litière (%), du sol minéral (0-15cm) (%) et pourcentage de nitrification. Les valeurs sont des moyennes.

Figure 5.

Rapport C/N des feuilles, de la litière, de la restitution, du sol minéral (0-15cm) et le pourcentage de nitrification. 'nd' signifie non déterminé.

Figure 6.

Relationship between nitrate concentration of soil ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1}$ dry soil) and potential net nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1}$ dry soil d^{-1}) from soil cores exchange experiment. Symbols are means of different groups ($n = 45$ for grey and white symbols and $n = 30$ for black symbols). Error bars are standard deviations. The HH code indicates soil cores from "High nitrification stands" transferred to "High nitrification stands"; The HL code indicates soil cores from "High nitrification stands" transferred to "Low nitrification stands"; The LH code indicates soil cores from "Low nitrification stands" transferred to "High nitrification stands"; The LL code indicates soil cores from "Low nitrification stands" transferred to "Low nitrification stands". Solid line represents the linear regression.

Figure 7.

Representation des différents flux d'azote dans un taillis sous futaie (TSF) de hêtre et de chêne avant et après la coupe à blanc : (a) Pluie ($\text{kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (b) Pluiolessivats ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (c) Restitution d'azote par la litière (kg N ha^{-1}) ; (d) Stock d'azote dans le sol (kg N ha^{-1}) ; (e) et (f) Potentiel net de minéralisation et nitrification de l'azote dans 0-10cm ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). NH_4^+ et NO_3^- sont les concentrations actuelles d'ammonium et de nitrate dans le sol (kg N ha^{-1}). La formule de Persson et al. (2000) a été utilisée pour transformer la minéralisation potentielle nette mesurée au laboratoire en flux annuel par hectare.

Figure 8.

Relation entre quantité de racine (t ha^{-1}) et pourcentage de nitrification. La ligne représente la régression linéaire entre les deux variables excluant les sites calcaires.

Figure 9.

Relationship between root weight ($t\ ha^{-1}$) and percent nitrification from soil cores exchange experiment. Symbols are means of different groups ($n = 45$ for grey and white symbols and $n = 30$ for black symbols). Error bars are standard deviations. The HH code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; The HL code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”; The LH code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; The LL code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”. Solid line represents the linear relationship between variables.

Figure 10.

Bilan du fonctionnement des écosystèmes forestiers à Breuil (Morvan, France). Le symbol - indique les valeurs faible, + indique les valeurs moyennes, ++ pour les valeurs fortes et +++ pour les valeurs très fortes. ‘nd’ signifie non déterminé.

Figure 11.

Potentiel net de minéralisation de l’azote ($mg\ N\ kg^{-1}\ sol\ j^{-1}$), potentiel net de nitrification ($mg\ N-NO_3\ kg^{-1}\ sol\ j^{-1}$) et pourcentage de nitrification entre les peuplements fertilisés et non fertilisés dans le site atelier de Breuil (Morvan, France). Les histogrammes sont des moyennes ($n = 5$) et les barres sont les erreurs standards.

Annexe V. Enzymatic activities measurements

Figure 1.

Forest floor and mineral soil enzyme activities under different stands at Breuil experimental site. Histograms are means ($n = 5$) and error bars are standard deviations. One unit of enzyme activity was defined as absorbance of umbelliferone (produced from degradation of methylumbelliferone after incubation with soil solution) per min.

Figure 2.

Relationship between percent nitrification and (a) laccase activity, (b) chitinase activity, (c) β -glucosidase activity, (d) Xylosidase activity. Solid lines are simple regressions. Symbol *** indicates a significant correlation coefficient $p < 0.001$, ** for $p < 0.01$ and * for $p < 0.05$.

Liste des tableaux

Chapitre 2. Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France

Table 1.

Summary of site characteristics by soil group for 50 beech stands.

Table 2.

Probability of presence of plant species using chi-square tests on logistic regression model with (a) potential net N mineralization only (PNM_{0-5cm}), (b) with both pH and PNM_{0-5cm}, (c) with percent nitrification (%Nitrif) only, and (d) with both pH and %Nitrif in 45 beech forests (altitude less than 800m) in northeastern France.

Chapitre 3. Dynamic control of nitrification by tree species

Table 1.

Summary of stand characteristics in Breuil experimental site.

Table 2.

Results of ANOVA analysis of the [NO₃] of forest floor exchanged or not between Douglas fir and native forest after 6 months of field incubation. Means with same letters were not significantly different.

Chapitre 4. Root colonization and nitrate availability in forest soils

Table 1.

Selected chemical properties of stands

Chapitre 6. Discussion générale

Table 1.

Soil fertility, N availability and fine root growth and turnover: a review

Annexes

Annexes III.

Caractéristiques des 50 parcelles choisies dans le réseau de hêtraies du Nord Est de la France (D'après le Tacon et Timbal, 1972; Thimonier, 1994 et cette étude)

Annexes IV.

Liste des espèces de plantes inventoriées dans 50 hêtraies du Nord Est de la France. Les relevés floristiques ont été réalisés par Thimonier en 1991 (Thimonier, 1994).

Liste des annexes

Annexe I.

Protocole de mesure de l'azote minéral du sol

Annexe II.

Protocole de mesure de la biomasse microbienne utilisé dans cette étude (Brookes et al., 1985; Vance et al., 1987).

Annexes III.

Caractéristiques des 50 parcelles choisies dans le réseau de hêtraies du Nord Est de la France (D'après le Tacon et Timbal, 1972; Thimonier, 1994 et cette étude).

Annexes IV.

Liste des espèces de plantes inventoriées dans 50 hêtraies du Nord Est de la France. Les relevés floristiques ont été réalisés par Thimonier en 1991 (Thimonier, 1994).

Annexe V.

Enzymatic activities measurements

Résumé étendu

La minéralisation de l'azote et la nitrification sont deux processus essentiels dans les écosystèmes forestiers à faible intrant. L'objectif de cette thèse était d'identifier les principaux indicateurs de disponibilité de l'azote dans les sols forestiers et ensuite de déterminer les mécanismes impliqués dans le contrôle de la minéralisation de l'azote et de la nitrification par différents types d'essences forestières.

Différents indicateurs de la disponibilité en azote des sols ont été comparés sur 50 placettes des hêtraies du Nord Est de la France représentant une large gamme de type de sol (allant de la rendzine aux sols ocre podzoliques). Puis, l'effet de l'essence forestière a été étudié sur un Cambisol hyperdystric acide ($4 < \text{pH} < 4.5$) dans le site expérimental de Breuil Chenue (Morvan, France).

Les principaux résultats sont les suivants :

Le potentiel net de minéralisation (PNM) est corrélé négativement avec le pH du sol et positivement avec le rapport C/N microbien. Il n'est corrélé ni avec la teneur en azote organique du sol, ni avec le rapport C/N du sol, ni avec le $\delta^{15}\text{N}$ du sol ou des feuilles, ni avec les indices de disponibilité d'azote basées sur la composition de la végétation. Cependant, la variation du pourcentage de nitrification sur l'ensemble de la gamme des sols est fortement corrélée à la variation du pH et du rapport C/N du sol. Elle est aussi fortement corrélée à la composition de la végétation, décrite par les indices d'acidité et d'azote d'Ellenberg (R et N) ou par le ratio C/N Ecoplant.

La comparaison des propriétés des sols acquises sous différentes essences forestières montre que le potentiel net de nitrification du sol (PNN) est élevé sous les plantations de hêtre (*Fagus sylvatica*), de pin laricio (*Pinus laricio*) et de douglas (*Pseudotsuga menziesii*) tandis qu'il est très faible sous un vieux peuplement de taillis sous futaie à base de hêtre et de chêne et sous les plantations de Sapin (*Abies nordmanianna*) et d'Épicéa (*Picea abies*). Sous la plantation de Douglas, la forte concentration d'azote dans les pluviollessivats pourrait expliquer le fort potentiel net de nitrification du sol mais ce n'est pas le cas pour les autres peuplements. Par contre, le rapport C/N des litières et le type d'humus semblaient être des bons indicateurs du potentiel net de nitrification du sol sous ces différentes essences.

La permutation des sols entre les différents peuplements dans le site de Breuil montre que sous les peuplements forts nitrifiants, le potentiel net et le pourcentage de nitrification sont stimulés très rapidement, la colonisation racinaire est lente et les activités enzymatiques fongiques sont faibles. Sous les peuplements peu nitrifiants, le potentiel net de nitrification des sols ne change pas, le pourcentage de nitrification des sols se réduit progressivement, la colonisation racinaire est très rapide et les activités enzymatiques fongiques sont élevées.

L'étude d'une très jeune plantation comparative montre que les teneurs en nitrate des sols ne sont pas significativement différentes entre les jeunes essences, mais la tendance est la même que chez les vieux peuplements.

Enfin, le potentiel net de nitrification est très rapidement stimulé dans une coupe à blanc du vieux taillis sous futaie.

L'ensemble de ces résultats converge vers un contrôle fort du cycle de l'azote par les racines, mais le(s) mécanisme(s) exact(s) reste(nt) inconnu(s).

Abstract

Mineralization and nitrification of soil organic nitrogen (N) are two major processes in extensive forest ecosystems. The aim of this thesis was to identify the main indicators of N availability in forest soils and thereafter to determine mechanisms by which tree species control soil N mineralization and nitrification.

Various indicators of N availability were compared within 50 beech forests in northeastern France characterized by a wide range of soil types (from calcareic Leptosol to entic Podzol). Thereafter, the effect of six tree species was studied in an acidic Cambisol hyperdystric (pH<4.5) at the experimental site of Breuil (Morvan, France).

Potential net N mineralization (PNM) was negatively correlated with soil pH and positively with microbial C/N ratio. It was neither correlated with soil organic N, nor with soil C/N, soil $\delta^{15}\text{N}$, and vegetation based indices of N availability. However, percent nitrification was strongly correlated with the combination of soil pH and soil C/N or with the combination of Ellenberg's indices of N availability or Ecoplant C/N and Ellenberg's indices of acidity (R) based on the vegetation community composition.

The comparison of soil properties under different tree species showed that the soil potential net nitrification (PNN) was high in beech (*Fagus sylvatica*), Corsican pine (*Pinus laricio*) and Douglas fir plantations (*Pseudotsuga menziesii*) whereas it was very low in the native forest stand (old coppice with standard) dominated by beech and oak (*Quercus robur*) and in the Nordmann fir (*Abies nordmanianna*) and spruce plantations (*Picea abies*). In the Douglas fir plantation, the high concentration of N in throughfall might explain the high soil potential net nitrification. But that was not the case in the other plantations. In contrast, litterfall C/N and humus type seemed to be good indicators of soil potential net nitrification under these ecosystems.

The exchange of soil cores between stands showed that under the « *High nitrifying stands* », potential net and percent nitrification were quickly stimulated, while root colonization and fungal enzymatic activities were low. In « *Low nitrifying stands* », potential net nitrification did not change, percent nitrification decreased slowly, while root colonization was very quick and fungal enzymatic activities were high.

The comparison of soil properties in plantations showed that soil nitrate concentration was not significantly different between species but the tendency was the same as in the old stands.

Finally, potential net nitrification was quickly stimulated by clear felling of the native forest. Our results converge toward a strong influence of roots on the nitrogen cycle in forest ecosystems but it needs further efforts to identify the mechanism(s).

Chapitre 1.

Introduction générale

Chapitre 1.

Introduction générale

1. L'azote

Dans le sol, l'azote (N) est essentiellement sous forme organique. [Söderlund et Svensson \(1976\)](#) ont estimé que l'azote organique du sol compte 95% du pool d'azote total du sol. Dans les sols riches en argiles capables de fixer l'ammonium (ex. Illite), environ 90% de l'azote du sol est contenu dans les structures organiques, 8% est sous forme d'ammonium (NH_4^+) fixé et 1 à 3% peut se trouver sous forme inorganique ([Baldock et Nelson, 2000](#)). Dans les sols à faible capacité de fixation d'ammonium, l'azote organique représente une proportion > 97% et l'azote inorganique 1-3%.

Généralement, les plantes absorbent l'azote sous forme d'ions nitrate (NO_3^-) ou d'ions ammonium (NH_4^+) plutôt que des acides aminés (ou d'autres monomères) sauf dans les écosystèmes où la minéralisation de l'azote est très faible. Dans ce cas, les ectomycorhizes jouent un rôle essentiel dans la dépolymérisation des protéines ([Abuzinadah et Read, 1986a](#)) pour libérer les acides aminés.

Les teneurs en azote dans le sol sont généralement plus élevées en sols forestiers qu'en sols agricoles (~ 0.1‰ dans l'horizon organo-minéral). Dans les 102 peuplements du réseau

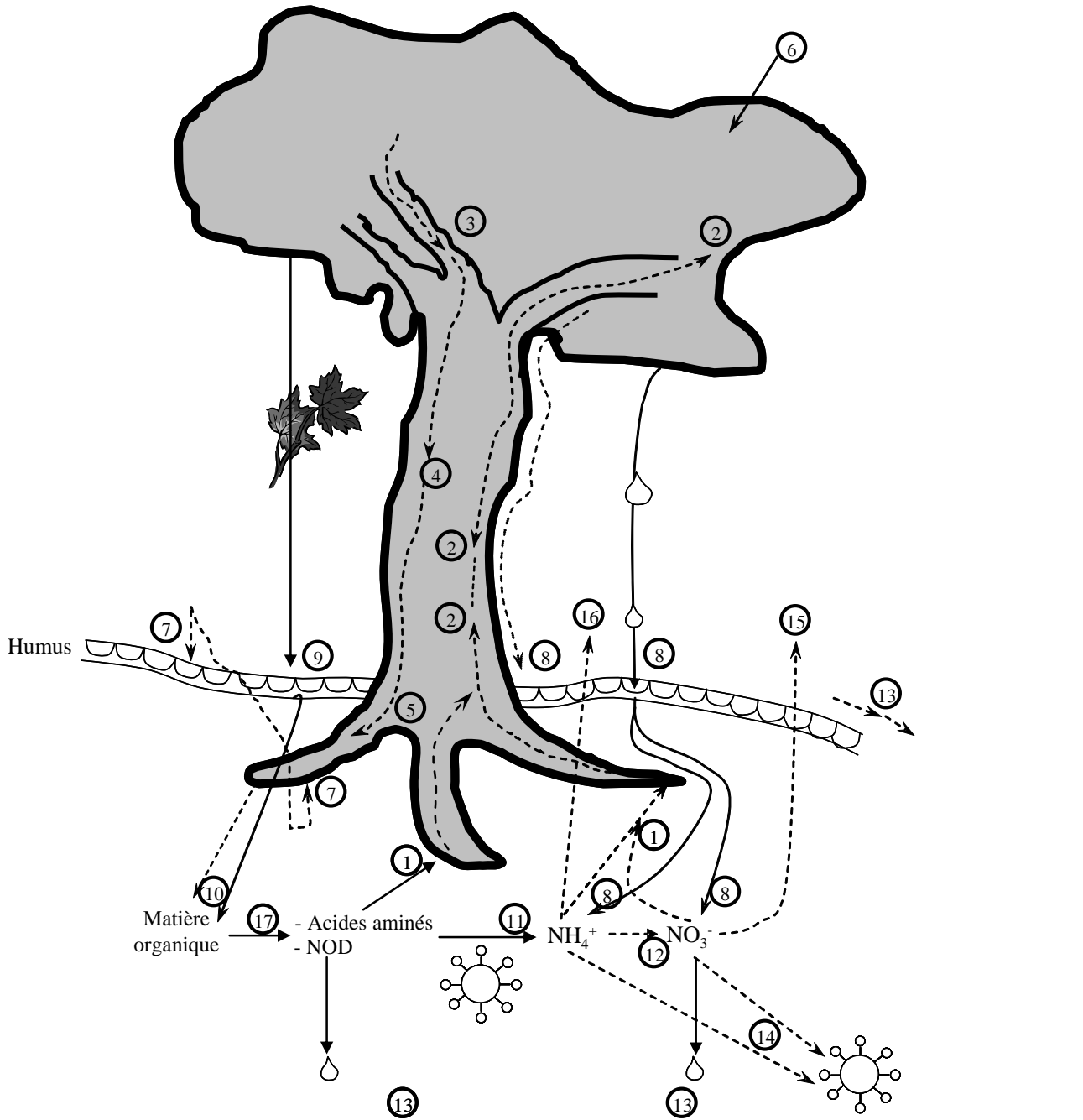
RENECOFOR (REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers), la teneur moyenne en azote est de 2.2‰ pour l'horizon 0-10cm (Ponette et al., 1997). Cette teneur est plus élevée dans les sols bruns acides et les sols bruns ocreux (2.4 ‰ et 2.3‰) que dans les podzols (1.6‰).

La pérennité de l'alimentation en azote des peuplements forestiers est principalement dépendante de flux (apports, minéralisation, nitrification, prélèvements, etc...) et de la forme prise par ces flux.

2. Cycle de l'azote en milieu forestier tempéré

Le cycle de l'azote en forêt tempérée peut se résumer en un certain nombre de flux au niveau de l'arbre et du sol : absorption et récrétion foliaire, immobilisation ligneuse, accroissement annuel et translocations internes (Figure 1). Ces transformations se répercutent au niveau du sol par un apport de matière organique fraîche azotée (chute de litières) et par les pluviolessivats (précipitations après le passage par la canopée). D'autres transformations se déroulent en même temps dans le sol : la décomposition et la minéralisation de la matière organique, la nitrification, l'humification et l'immobilisation microbienne. Le sol agit en retour sur le peuplement en fournissant une quantité d'azote disponible pour le prélèvement racinaire. Enfin, le cycle comporte aussi un certain nombre de sorties, par l'intermédiaire des eaux de drainage, des pertes gazeuses, auxquelles il faut rajouter les éventuelles exportations humaines via les récoltes du bois.

Dans ce paragraphe, nous allons exposer les différentes étapes du cycle de l'azote dans un écosystème forestier tempéré. A chaque étape, les points qui sont traités ou non dans cette étude ont été soulignés.



Microorganismes

NOD: N organique dissout

① Prélèvement

② Stockage provisoire (feuilles, graines)

③ ④ ⑤ Immobilisation (rameaux, branches, tronc)

⑥ Dépôt humides, secs et occultes

⑦ Fixation d'azote atmosphérique (symbiotique ou non)

⑧ Retour au sol par les eaux de pluie

⑨ Retour d'élément au sol par chute des litières

⑩ Racines mortes ou exsudats racinaires

⑪ Ammonification

⑫ Nitrification

⑬ Pertes par drainage de nitrates

⑭ Immobilisation microbienne

⑮ ⑯ Perte par dénitrification ou par volatilisation

⑰ Dépolymérisation des protéines

Figure 1.

Cycle de l'azote (Modifié de Bonneau, 1995)

2.1. Les apports atmosphériques

On peut distinguer deux formes d'apport : les apports actifs via la fixation symbiotique ou non de l'azote atmosphérique et les apports passifs d'azote minéral via les dépôts humides (sous forme de NO_3^- , NH_4^+ et HNO_3 des pluies et de la neige), les dépôts secs (NH_3 et NO_x sous formes gazeuses, poussières atmosphériques) et les dépôts occultes (dans la brume et le brouillard).

L'origine des dépôts secs et humides d'azote est essentiellement la pollution automobile, l'industrie et l'élevage. Dans les forêts françaises, la quantité totale d'azote apportée sous forme de dépôts varie en moyenne entre 2,5 à 20 kg N ha⁻¹ an⁻¹ pour NH_x et entre 2 à 27 kg N ha⁻¹ an⁻¹ pour le NO_x (Landmann et al., 1991). Dans les régions polluées, les apports d'azote atmosphérique sont parfois supérieurs aux besoins des peuplements forestiers. Ces apports excessifs peuvent avoir des conséquences néfastes telles que la toxicité directe au niveau des feuilles (Skeffington et Wilson, 1988); l'acidification du sol (Dambrine et al., 1991; Godbold, 1991); la diminution de la diversité floristique (Bobbink et al., 1998; Sala et al., 2000; Bobbink et Lamers, 2002; Stevens et al., 2004; Phoenix et al., 2006) et faunistique (Devèvre et al., 1993) et le drainage accru des nitrates et de l'aluminium soluble (Boudot et al., 1994).

Dans notre étude, le flux d'azote rapporté annuellement par les pluviollessivats a été calculé sous différentes essences forestières dans le site expérimental de Breuil (Morvan, France).

2.2. L'absorption foliaire et la récrétion

Les apports d'azote mesurés hors couvert sont souvent différents des apports mesurés sous couvert (Garten et Hanson, 1990). Des études montrent que le flux d'azote des pluies incidentes augmente ou diminue quand il passe à travers la canopée (Van Miegroet et Cole, 1985; Parker, 1993). Des flux d'azote plus élevés dans les pluies sous couvert comparés aux pluies hors couvert peuvent s'expliquer par la dissolution et le lessivage des dépôts secs sur la canopée. Par contre, des flux d'azote moins élevés dans les pluies sous couvert comparés aux pluies hors couvert peuvent suggérer l'absorption par la canopée d'une partie de l'azote des pluies. Les formes réduites et oxydées de l'azote peuvent être absorbées par la canopée sous forme d'ions dans les dépôts humides à travers les macropores hydratées dans la cuticule (Riederer, 1989) ou bien sous des formes gazeuses par l'intermédiaire des stomates ou de la cuticule (Sutton et al., 1995; Gessler, 2001; Gessler et al., 2002). En Europe, Schulze (2000) a montré dans des peuplements d'Epicéa que 40–65% du dépôt d'azote atmosphérique est retenu par la canopée et que celui ci représente 15 à 40% du besoin annuel en N de l'arbre pour la croissance. Tomaszewski et al. (2003) ont montré sur des plantations d'Epicéa dans la forêt subalpine (Colorado) que l'absorption foliaire contribue 10 à 15% du besoin en azote des feuilles pour la croissance de la canopée. Des expériences de marquage au laboratoire sur des conifères montraient que l'absorption s'effectue au niveau des feuilles, aiguilles et branches (Wilson et Tiley, 1998; Gomez-Guerrero et al., 2008).

L'absorption foliaire de NH_4^+ est accompagnée de la récrétion d'ions alcalins et alcalino terreux (Bonneau et al., 1991) et l'absorption foliaire des NO_3^- (Marques, 1996; Chavez-Aguilar et al., 2006; Sievering et al., 2007) est suivie d'une récrétion de OH^- .

Ni l'absorption ni la récrétion foliaire n'a été quantifié pendant cette étude.

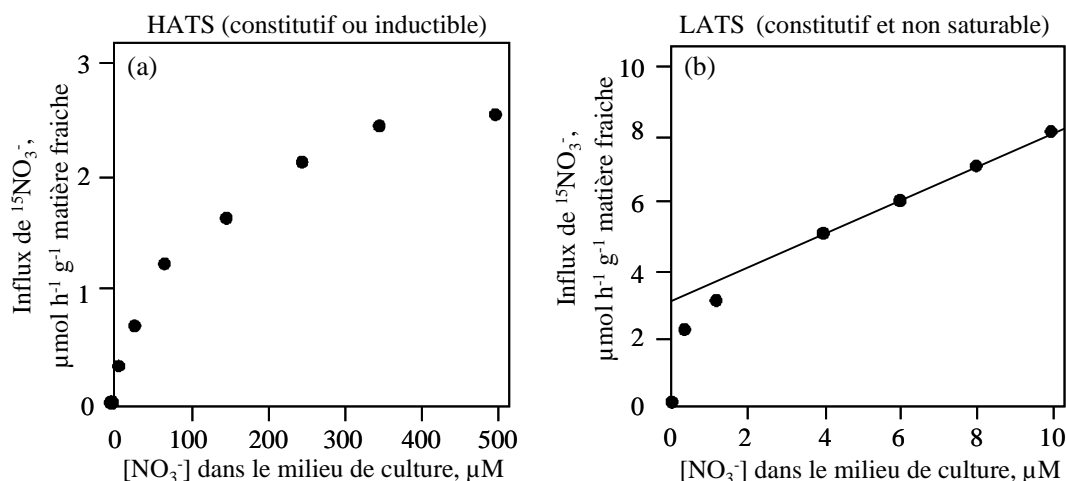
2.3. L'absorption racinaire de l'azote

2.3.1. Les nitrates

2.3.1.1. L'absorption des nitrates

Les nitrates sont absorbés au niveau des cellules de l'épiderme racinaire ou rhizoderme, par un système de transport actif, c'est-à-dire qui se réalise dans le sens des potentiels électrochimiques croissants. Ils diffusent ensuite passivement dans le sens des potentiels électrochimiques décroissants entre les différentes assises cellulaires du cortex racinaire. Des *pompes à protons* ($H^+/ATPase$) fournissent l'énergie nécessaire à cette absorption par l'hydrolyse de l'ATP couplé par l'exportation des protons vers l'apoplasme ou la vacuole. Cela contribue à la création et au maintien d'un gradient de protons et d'une différence de potentiel électrique de chaque côté de la membrane. Cette différence, appelée *gradient de potentiel électrochimique transmembranaire de H^+* , énergise la membrane et détermine le transport d'ions.

Selon les différentes concentrations rencontrées dans le milieu, les plantes ont différents systèmes d'absorption pour les nitrates. Pour les faibles concentrations, l'influx de nitrate est essentiellement assuré par un système de transport dit à haute affinité (HATS), saturable au-delà de 200 μM (Figure 2a) (Grignon et al., 1998). Ce système présente deux composantes : l'une constitutive et l'autre inductible. La composante constitutive est caractérisée par une très forte affinité pour le nitrate mais une faible capacité de transport (Morot-Gaudry et al., 2006) alors que la composante inductible est caractérisée par une affinité plus faible pour le nitrate mais une capacité de transport supérieure. Au-delà de 200 μM de nitrate dans le milieu externe, un système de transport dit à faible affinité (LATS) entre en jeu (Figure 2b).

**Figure 2.**

Cinétique d'assimilation du nitrate : (a) système à haute affinité (HATS) et (b) système à basse affinité (LATS) (modifiée de Morot-Gaudry et al., 2006)

Ce système est non saturable jusqu'à 50 mM de nitrate. Il est quantitativement majoritaire pour l'absorption du nitrate à partir de 1 mM. Il peut être considéré comme non inductible par le nitrate, mais est cependant sujet à certaines régulations (Tourraine et al., 2001).

L'absorption du nitrate entraîne en général une alcalinisation du milieu extérieur, ce qui suggère que des protons pénètrent dans la cellule en même temps que les ions NO_3^- , ou bien que ces derniers sont échangés contre des ions OH^- .

2.3.1.2. L'assimilation des nitrates

Le nitrate absorbé est soit exporté dans le xylème vers la partie aérienne, soit stocké dans la vacuole, soit rejeté dans le milieu, soit assimilé au niveau de la racine (Figure 3) (Faure et al., 1998). L'assimilation des nitrates consiste à la réduction du nitrate en nitrite par le nitrate réductase (localisé dans le cytoplasme), puis la réduction de nitrites en ammonium par le nitrite réductase (localisé dans les chloroplastes des feuilles et dans les proplastides des racines ou des organes non verts).

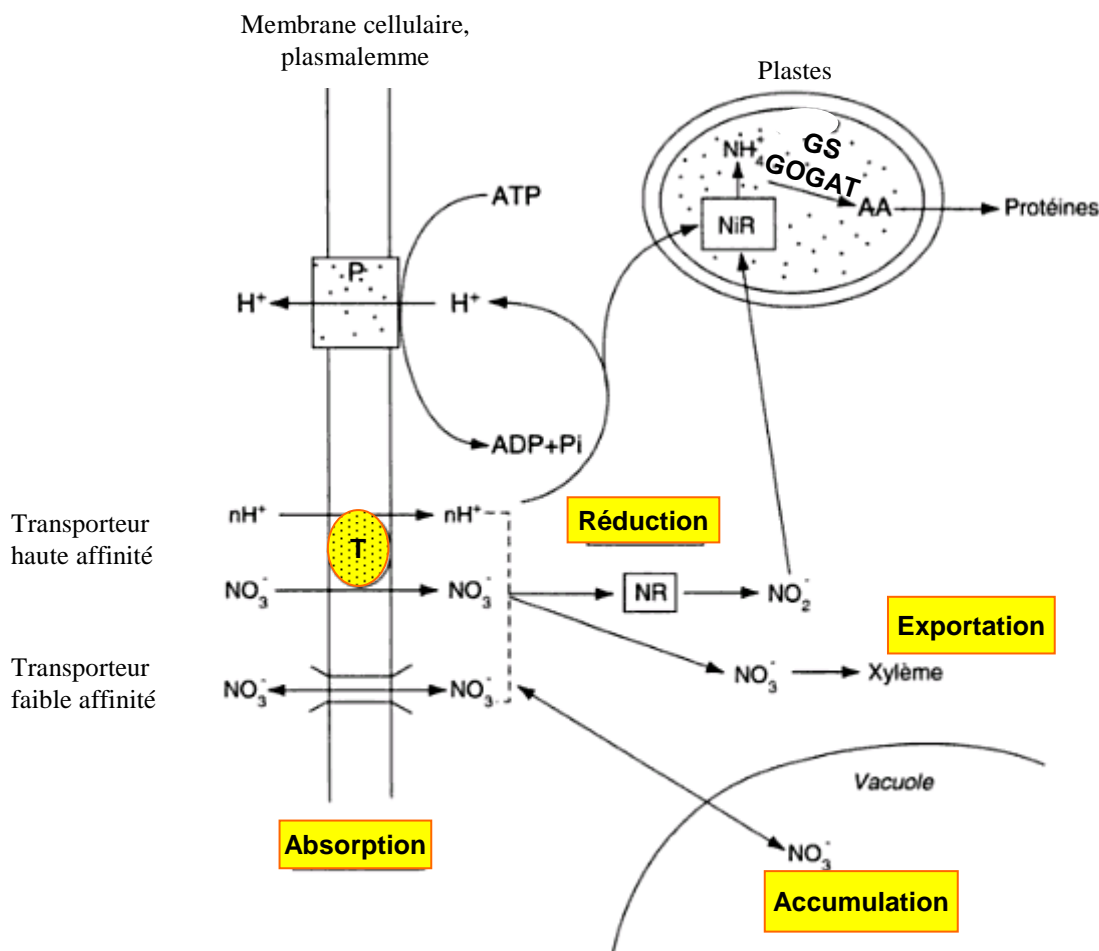


Figure 3.

Représentation schématique du métabolisme des nitrates dans la racine : P : ATPase ; AA : acides aminés ; NiR : nitrite reductase ; NR : nitrate reductase ; T : transporteur (modifiée de Grignon et al., 1998).

Les racines peuvent réduire entre 5 à 95% des nitrates absorbés. Quand l'apport de nitrate externe est faible, une grande proportion de nitrate est réduite au niveau de la racine, quand l'apport de nitrate externe est élevé, la capacité de réduction des nitrates par les racines devient un facteur limitant et la proportion de l'azote total transférée aux bourgeons sous forme de nitrate augmente. Le site préférentiel pour la réduction des nitrates (racines ou feuilles) peut avoir un impact important sur l'économie de carbone des plantes. La réduction et l'assimilation des nitrates nécessitent de l'énergie et deviennent coûteuses quand elles sont effectuées au niveau de la racine. Au niveau des feuilles, l'énergie nécessaire pour la

réduction des nitrates peut être directement fournie par le photosystème I et par l'ATP provenant de la phosphorylation.

2.3.2. L'ammonium

L'influx de NH_4^+ dans les racines en fonction de sa concentration dans le milieu suit une allure biphasique. Aux faibles teneurs en NH_4^+ dans le milieu, un système de transport saturable s'opère alors qu'aux fortes teneurs en NH_4^+ dans le milieu, une composante linéaire de simple diffusion apparaît (Figure 4). La composante saturable de l'influx met en jeu un système de transport à haute affinité (HATS) ayant une faible capacité (Wang et al., 1994). Ce système est constitutif mais peut être aussi en partie inductible par l'ammonium. La composante linéaire correspond à un système de transport ayant une forte capacité mais une faible affinité pour le NH_4^+ (LATS). Ce système est constitutif et il n'est pas saturé pour des concentrations en ammonium aussi élevées (Wang et al., 1993).

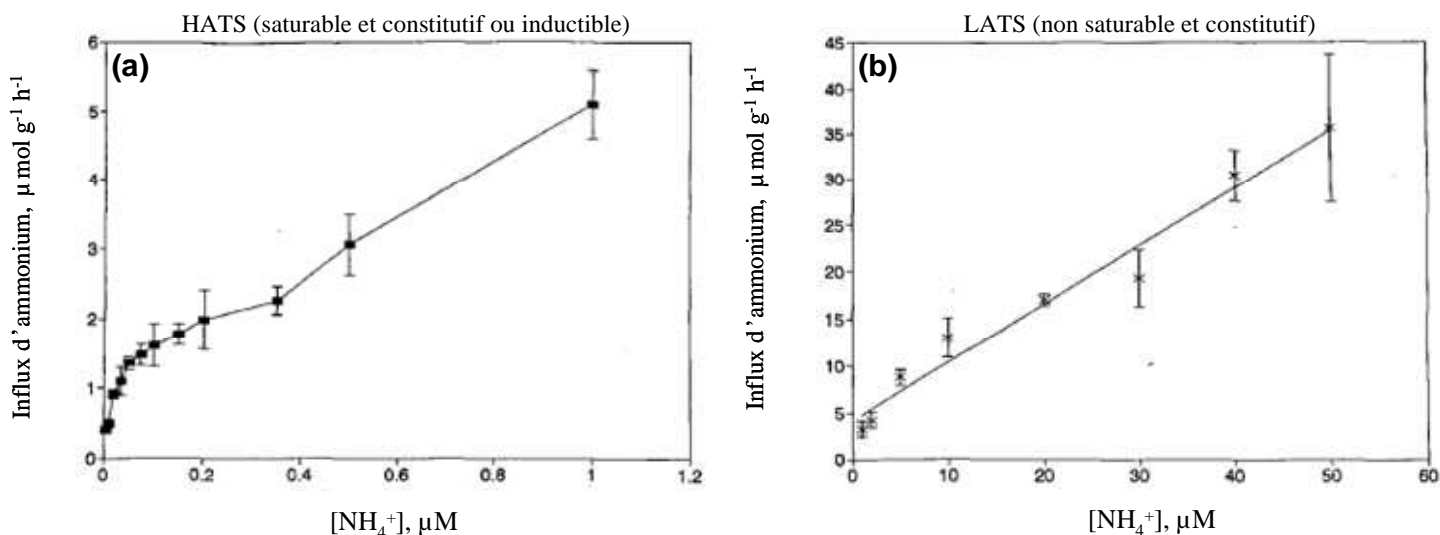


Figure 4.

Influx de NH_4^+ dans la racine en fonction de la concentration en ammonium dans le milieu : (a) sur des faibles concentrations, et (b) sur des fortes concentrations. Les valeurs sont des moyennes ($n=9$) (Kronzucker et al., 1996).

L'ammonium est un composé toxique pour la plante même à faible concentration, il ne peut pas s'accumuler dans les cellules. Presque la totalité de l'ammonium absorbé est directement assimilé au niveau de la racine. L'assimilation du NH_4^+ produit un proton qui doit être excrété dans le milieu externe pour compenser la charge. La voie d'assimilation de l'ammonium par les plantes fait intervenir d'une façon combinée la glutamine synthétase et le glutamate synthase. L'ammonium réagit avec le glutamate et forme la glutamine sous l'action de la glutamine synthétase. La glutamine transfère ensuite son groupement amide vers l' α -cétoglutarate sous l'action du glutamate synthase. La réaction produit deux molécules de glutamate : l'une est nécessaire pour maintenir le cycle d'assimilation de l'ammonium et l'autre est source d'azote organique pour les réactions de transamination qui aboutissent à la synthèse de l'ensemble des acides aminés. Dans le cas d'un apport élevé en ammonium, l' α -cétoglutarate se combine directement avec l'ammonium et forment du glutamate sous l'action du glutamate déshydrogénase.

L'azote assimilé est transporté dans le xylème jusqu'aux feuilles sous forme d'acides aminés ou d'amides.

2.3.3. Préférence d'absorption d'ammonium ou de nitrate

La préférence d'absorption d'ammonium ou de nitrate dépend de l'espèce de plante. D'une manière générale, les espèces calcifuges et celles adaptées aux sols avec un faible potentiel redox ont une préférence pour l'ammonium. Par contre, les plantes calcicoles utilisent préférentiellement les nitrates. L'ammonium est la forme préférée des espèces ligneuses (Finlay et al., 1989; Marschner et al., 1991; Plassard et al., 1991; Flaig et Mohr, 1992; Kronzucker et al., 1996; Gessler et al., 1998) en particulier les conifères (Kronzucker et al.,

1997). Par exemple, l'épicéa absorbent essentiellement l'ammonium (Kronzucker et al., 1995a; Kronzucker et al., 1995d, c, e, b, 1996; Gessler et al., 1998).

Dans cette étude, la caractérisation des préférences d'absorption des deux formes d'azote minéral pour les différentes essences forestières étudiées n'a pas été réalisée même si ceci pourrait être un facteur déterminant pour comprendre le fonctionnement de l'écosystème vis-à-vis de l'azote.

2.3.4. L'absorption des acides aminés

Dans des conditions où la minéralisation de l'azote est faible, les plantes développent une capacité spéciale à absorber l'azote organique. Jusqu'à présent, la capacité d'absorption d'azote organique a été observée chez les plantes alpines (Lipson et Monson, 1998; Raab et al., 1999), les plantes boréales (Näsholm et al., 1998; Jones et Kielland, 2002), les plantes de la toundra arctique (Chapin et al., 1993; Kielland, 1994; Schimel et Chapin, 1996), les plantes carnivores, les broméliées, les orchidées et quelques plantes agricoles. Quelques études montrent que certaines plantes mycorhizées sont capables d'utiliser les acides aminés (Finlay et al., 1992), les peptides (Abuzinadah et Read, 1989), les sucres aminés (Kerley et Read, 1995), les protéines (Abuzinadah et Read, 1986b; Finlay et al., 1992) ou même la chitine (Kerley et Read, 1995) comme source d'azote. Ainsi, il devient progressivement plus apparent que l'utilisation de l'azote organique par les plantes est un phénomène commun au moins dans les systèmes où les apports d'azote sont limités. Mais peu d'études ont tenté de quantifier la part des formes d'azotes organiques et inorganiques dans l'absorption de N par les plantes (Leadley et al., 1997).

2.4. La translocation

Pendant la sénescence, une grande partie de l'azote présent dans les feuilles est remobilisée, puis transférée sous forme d'acides aminés dans différents tissus pérennes de l'arbre. Les acides aminés y sont stockés sous forme de glycoprotéines. Le brunissement des feuilles sénescentes résulte de la condensation oxydative de polyphénols et des constituants azotés pour former des hydropolymères bruns ou noirs (Mangenot, 1980). Selon le site forestier considéré, la litière de hêtre contient entre 0,8% à 1,3% d'azote (Gosz et al., 1973; Melillo et al., 1982; Ross and Tate, 1993; Bauhus, 1994; Norden, 1994b). Lors de la chute des feuilles, la concentration en N est plus forte dans les feuilles qui tombent précocement par rapport à celles qui tombent tardivement (Staaf, 1982).

2.5. La chute et la décomposition de la litière

2.5.1. La litière et les types d'humus

La chute de la litière est un des principaux flux participant au recyclage des éléments nutritifs des écosystèmes forestiers. La litière se compose de feuilles, de branches mortes, de faines, de cupules, d'écales et de brindilles. La litière est riche en cellulose (40%), en tannin (30%) et en lignine (10%) (Toutain, 1981; Melillo et al., 1982). Une feuille qui tombe sur un sol aéré subit différents types de transformations: la première 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 des feuilles par des champignons (Zeller et al., 2000) et des bactéries, la troisième est la fragmentation par les Enchytraéides, un processus qui peut durer plusieurs années. On distingue ainsi trois types d'humus : (i) le **mull** avec une litière peu épaisse

constituée de feuilles brunes entières ou fragmentées en morceaux de grande taille et une forte activité de lombriciens, (ii) **le moder** avec une couche L plus ou moins épaisse, une couche F assez épaisse et une couche H assez mince et une activité surtout de Collemboles et d'Enchytraéides, (iii) **le mor** avec une épaisse couche F et H présentant un blocage de la biodégradation. Le type d'humus permet de faire une brève estimation de la vitesse de la minéralisation de l'azote des litières annuelles. Elle est rapide dans un Mull alors qu'elle est lente dans un Mor (Bottner et al., 1998)

La transformation de la litière en humus dépend de l'activité de la faune et des microorganismes du sol mais aussi de la composition initiale de la litière (teneur en N et en lignine, rapport C/N, les polyphénols) (Attvil et Adams, 1993), du type d'humus (Toutain, 1981) et du climat. Lorsque la concentration en N de la litière est faible, une immobilisation d'N est souvent observée (Berg et Cortina, 1995).

2.5.2. Les activités enzymatiques

La décomposition de la litière résulte non seulement de l'action mécanique des organismes invertébrés du sol mais aussi et essentiellement des réactions biochimiques impliquant différentes enzymes produites principalement par les bactéries et les champignons. On peut distinguer deux types d'enzymes : les enzymes dont la synthèse et l'activité sont contrôlées par la cellule et qui sont actuellement situées dans la cellule (enzymes cellulaires ou endoenzymes) et les enzymes qui ont quitté la cellule ou les organismes qui les ont produites (enzymes extracellulaires ou exoenzymes). Dans le dernier cas, soit l'enzyme est secrétée dans le milieu par la cellule vivante qui en contrôle la synthèse, soit l'enzyme est libérée par la lyse de la cellule (phénomène non contrôlé par l'organisme producteur de l'enzyme) (Gobat et al., 1998).

Les enzymes du sol peuvent être des enzymes constitutives (présentes dans le sol en l'absence actuelle de leur substrat) ou des enzymes inductibles (apparaissant après l'introduction du substrat correspondant). Suite à l'introduction d'un substrat, les enzymes constitutives commencent la dégradation. Les produits de cette dégradation peuvent être nécessaire pour certains microorganismes présents et induisent alors la synthèse d'une quantité considérable d'enzyme (Gobat et al., 1998).

Parmi les enzymes on peut distinguer trois catégories fonctionnelles (Schinner et Sonnleitner, 1996) :

1- Les dépolymérase (chitinases, les amylases, les cellulases etc...) qui sont des enzymes extracellulaires, responsables de la scission des biopolymères en unités monomériques ou oligomériques. Les microorganismes ne pouvant pas ingérer directement ces polymères sont bien obligés de passer par cette voie.

2- Les monomères résultant de l'activité des dépolymérase, subissent encore des transformations avant d'être absorbé par les microorganismes. Ce sont les enzymes constitutives du sol qui font le travail.

3- Les phénol-oxydases réalisent la transformation oxydative des composés phénoliques (lignine, melanine etc...) (Filip et Preusse, 1985). Ce sont des enzymes extracellulaires. On peut distinguer les laccases (chez les plantes et les champignons), les peroxydases, les tyrosinases etc...

Dans cette étude nous avons pu mesurer l'activité de certaines enzymes du sol et comparer leurs activités dans différents peuplements forestiers.

2.6. Les matières organiques particulières (MOP)

Les matières organiques particulières ou MOP sont une fraction labile de la matière organique du sol. Elles sont composées essentiellement des résidus de plantes et d'animaux dont les structures sont encore reconnaissables. Elles incluent des spores, des hyphes de champignons, et du charbon de bois (Compton et Boone, 2002). La dénomination MOP est souvent attribuée aux particules de matières organiques supérieures à 53 μm . Les MOP représentent 2 à 30% de la matière organique du sol. Les MOP peuvent être estimées par la méthode de séparation par taille ($>53 \mu\text{m}$) ou par la méthode de séparation par densité ($<1,6 \text{ g cm}^{-3}$).

La méthode de séparation par taille consiste à disperser mécaniquement une certaine quantité de sol sec (tamisé à 2 mm) par agitation dans l'eau avec des billes de verre. La boue sera alors passée à travers des séries de tamis selon la taille voulue (2000, 200 et 53 μm). Pour chaque fraction récupérée, la matière organique est séparée de la matière minérale par flottaison (Besnard et al., 1996).

Les MOP sont chimiquement et biologiquement actives. C'est un site où la sorption chimique et biologique est concentrée. Alvarez et Alvarez (2000), montraient que la quantité de C respiré par les microorganismes est fortement lié à la quantité de C dans les MOP et à la quantité de carbone de la biomasse microbienne. Ils ont aussi trouvé une forte corrélation entre le carbone dans la biomasse microbienne et le carbone des MOP.

Dans de nombreuses études, la principale source d'azote minéralisé semble être la fraction fine de la matière organique $<50\mu\text{m}$ (Boone, 1994; Whalen et al., 2000; Compton et Boone, 2002), bien que d'autres suggèrent que ce sont plutôt les MOP qui constituent la principale source d'azote minéralisé (Janzen et al., 1992). Les MOP sont plus généralement considérées comme un puit d'N (Compton et Boone, 2002). Cette conception s'appuie souvent sur le rapport C/N plus élevé des MOP. Les MOP pourraient se comporter comme les litières

fraîches en incorporant de l’N jusqu’à une valeur seuil du rapport C/N avant de libérer de l’azote.

La relation entre la quantité et la qualité des MOP et minéralisation de l’azote du sol est donc un point qui n’est pas tout à fait clair. Dans cette étude, nous avons essayé de corréler la minéralisation potentielle nette du sol avec la quantité de MOP dans différents types de sol.

2.7. La minéralisation de l’azote

Par définition la minéralisation de l’azote est la conversion biologique de l’azote organique en azote inorganique principalement NH_4^+ et NO_3^- . L’ammonification est la conversion de l’azote organique en NH_4^+ et la nitrification est la conversion des NH_4^+ en NO_3^- et l’immobilisation est l’assimilation de l’azote inorganique par les microorganismes.

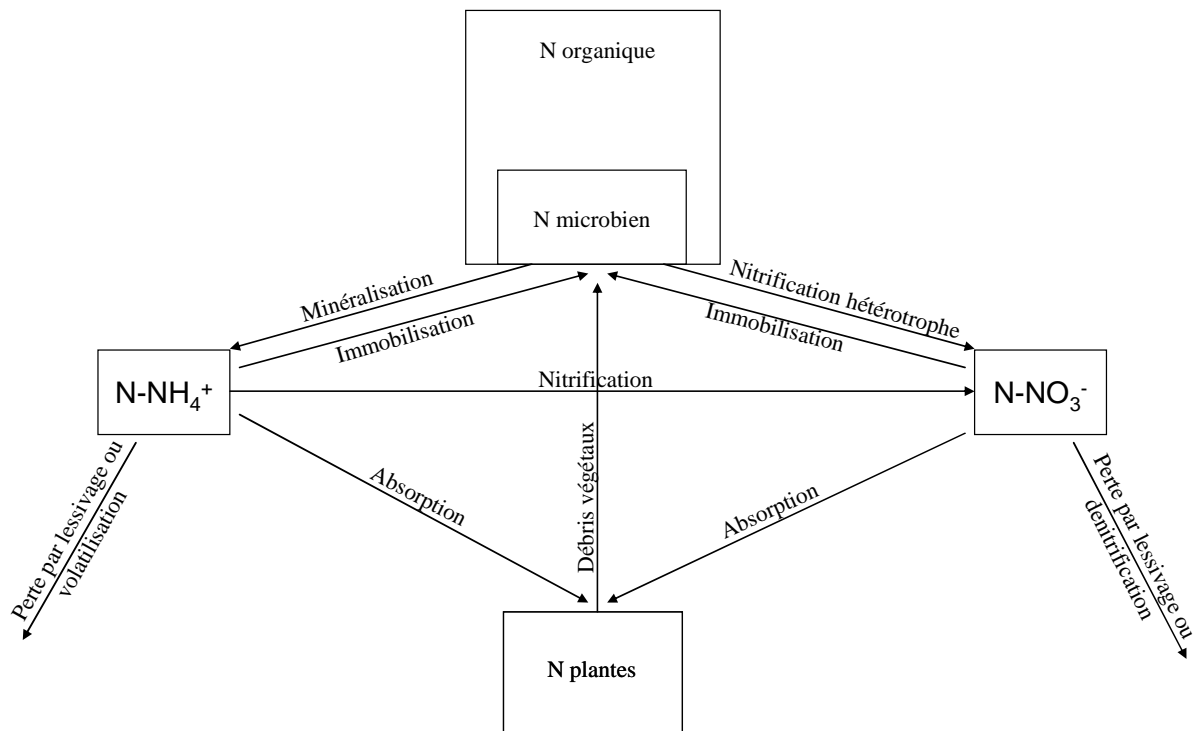


Figure 5. Transformation de l’azote dans le sol (traduite de Norton, 2000)

L'azote organique est assimilé par la biomasse microbienne. L'azote en excès par rapport aux besoins microbiens est alors libéré sous forme NH_4^+ . Cependant, l'ammonium peut être aussi libéré à partir de l'azote organique, sans avoir été assimilé par les microbes, par l'action des enzymes extracellulaires (essentiellement d'origine microbienne).

Les substrats pour la minéralisation sont très divers : les protéines, les constituants des cellules microbiennes (les sucres aminés et leur polymère, la chitine et le peptidoglycane), les acides nucléiques et l'azote hétérocyclique et phénolique.

Les microorganismes responsables de la minéralisation de l'azote sont très nombreux, généralement hétérotrophes (bactéries, champignons et actinomycètes). La matière organique leur sert à la fois de source de carbone et d'énergie. La minéralisation de l'azote organique du sol n'est donc pas limitée par le manque de microorganismes, mais elle peut être retardée par les facteurs qui diminuent leurs activités.

Une fois produit, il y a deux principaux destins pour l'ammonium (dans un système sans plante): l'assimilation par les microorganismes (immobilisation) ou l'oxydation en nitrate par les organismes nitrifiants. Les facteurs qui contrôlent l'assimilation de l'azote inorganique pourraient être la même que ceux de la minéralisation parce que la biomasse microbienne est responsable à la fois de l'immobilisation et de la libération des nutriments.

La quantité d'azote produite par minéralisation est le facteur majeur qui contrôle la disponibilité en azote des plantes surtout dans des systèmes non fertilisés (Binkley et Hart, 1989; Powlson et Barraclough, 1993; Mengel, 1996; Robertson et al., 1997). Des études ont montré que la production primaire annuelle d'un peuplement est positivement liée à la minéralisation de l'azote dans le sol (Reich et al., 1997; Reich et al., 2001). En milieu forestier, la minéralisation de l'azote se passe surtout dans les horizons de surface (Jussy et al., 2000; Persson et al., 2000) et elle peut entraîner la perte d'azote de l'écosystème

(Vitousek et al., 1982). La minéralisation de l'azote concerne environ 1 à 4% de l'azote total du sol chaque année (Weissen et al., 1990).

2.7.1. Potentiel brut et net de minéralisation et d'immobilisation de l'azote

Le terme commun utilisé, taux de minéralisation de l'azote inclut au moins deux définitions différentes :

Le potentiel net de minéralisation de l'azote est le taux d'accumulation de NH_4^+ et de NO_3^- qui est la différence entre le taux de conversion et de consommation de l'azote organique en $\text{NH}_4^+/\text{NH}_3$ et en NO_3^- . La minéralisation nette se réfère au cas où le pool d'azote minéral augmente avec le temps à cause d'un taux de minéralisation brute plus élevé que l'immobilisation brute. La minéralisation nette de l'azote au champ a été estimée à environ 50 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans des sols dysmoder sous l'épicéa (Horizon O) où 80% des radicelles sont présentes et environ 100 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans des sols sous le hêtre jusqu'à 15 cm de profondeur contenant 70% des racines fines (Weissen et al., 1990). La minéralisation nette est discutée comme un « indice » plutôt que comme une « mesure » de la disponibilité de l'azote pour la plante (Hart et al., 1994; Neill et al., 1999) : *“Net N mineralization provides an index of plant available N in many systems (Nadelhoffer et al., 1983), but does not reflect the total amount of N cycling between organic matter and soil inorganic N. (Neill et al., 1999)”*

Le taux brut de minéralisation est le taux réel de conversion de l'azote organique en $\text{NH}_4^+/\text{NH}_3$. C'est la somme du taux d'accumulation et de consommation de NH_4^+ . La détermination du taux brut de minéralisation nécessite l'utilisation des isotopes de l'azote pour séparer simultanément production et consommation. L'azote organique du sol est le

principal facteur qui contrôle le taux brut de minéralisation (Wang et al., 2001; Booth et al., 2005).

L'immobilisation est définie comme l'assimilation de l'azote inorganique dans la biomasse microbienne. L'immobilisation nette se réfère au cas où le pool d'azote inorganique diminue avec le temps à cause d'un taux brut d'immobilisation plus élevé que la minéralisation. L'assimilation microbienne de l'azote est positivement liée à la teneur en carbone du sol Booth et al.(2005). L'immobilisation brute est seulement une proportion de la consommation totale en NH_4^+ qui inclut aussi la nitrification et l'absorption par la racine. La consommation d'azote inorganique inclue l'immobilisation de l'ammonium et des nitrates par les microorganismes hétérotrophes, l'absorption racinaire, le drainage des nitrates et la dénitrification.

2.7.2. Les méthodes de mesure de la minéralisation de l'azote

Les expériences d'incubation au laboratoire ont été le plus souvent utilisées pour déterminer le potentiel net de minéralisation de l'azote en absence d'absorption racinaire et sous les conditions qui minimisent les pertes gazeuses ou les pertes par drainage (Stanford et Smith, 1972). Avant l'incubation, le sol est tamisé et homogénéisé et la teneur initiale en azote minéral est mesurée. Le sol est ensuite incubé sous un régime de température et d'humidité définie. Le potentiel net de minéralisation est calculé comme la différence entre la teneur finale et la teneur initiale en azote minéral divisée par le nombre de jour d'incubation.

Le potentiel d'ammonification de l'arginine a été particulièrement utilisé, notamment comme un indicateur au laboratoire de la capacité du sol à minéraliser l'azote organique. La libération d'ammonium provenant de l'arginine est mesurée sur une incubation de boue agitée pendant une courte période.

La minéralisation nette de l'azote peut également se mesurer au champ par les méthodes de sacs enterrés « buried bag » ou par les méthodes de cylindres de sols fermés (Lemée, 1967; Distefano et Gholz, 1986; Raison et al., 1987; Hübner et al., 1991; Boone, 1992; Hart et al., 1994b; Jussy, 1998).

La minéralisation brute de l'azote se mesure soit par les méthodes de traçage dans lesquelles le ^{15}N est ajouté comme substrat soit par la méthode de dilution dans laquelle ^{15}N est ajouté au pool de produit de la transformation étudiée.

Dans cette étude, nous avons mesuré essentiellement la minéralisation nette par la méthode d'incubation en conditions contrôlées au laboratoire (Annexe I), sachant que c'est une mesure d'activité potentielle de minéralisation en absence des racines.

2.7.3. Les facteurs influençant la minéralisation de l'azote

La quantité et la qualité de la matière organique sont deux facteurs essentiels qui déterminent la variation de la minéralisation de l'azote dans les sols forestiers. Des études ont montré que la minéralisation brute de l'azote est corrélée positivement à la teneur en azote organique du sol (Wang et al., 2001; Booth et al., 2005), à la teneur en carbone du sol (Barrett et Burke, 2000), au rapport C/N du sol (Bengtsson et al., 2003) et à la minéralisation du carbone (Hart et al., 1994a; Scott et al., 1998).

Il existe de nombreux paramètres qui influencent la minéralisation nette de l'azote. La température et l'humidité du sol (Nadelhoffer et Fry, 1988; Nadelhoffer et al., 1991; Sierra, 1997; Jussy, 1998; Joshi et al., 2003), la concentration en azote organique dans l'humus (Pastor et al., 1984; Van Cleve et al., 1993; Vervaet et al., 2002), et le pH (Falkengren-Grerup et al., 1998; Li et al., 2007; Pietri et Brookes, 2008) sont des paramètres qui influencent

positivement la minéralisation nette de l'azote. Par contre, le ratio lignine/N de la litière (Van Cleve et al., 1993; Scott et Binkley, 1997; Joshi et al., 2003) ainsi que le ratio C/N du sol (Janssen, 1996; Côté et al., 2000) influence négativement la minéralisation nette de l'azote.

Les espèces de plantes aussi peuvent influencer la minéralisation de l'azote par la sécrétion des composés spécifiques par les feuilles (Northup et al., 1995; Hättenschwiler et Vitousek, 2000) ou par les racines (Subbarao et al., 2007).

Malgré ces différentes corrélations qui existent entre la minéralisation de l'azote et les paramètres environnementaux, il manque toujours un modèle général qui permet de prédire la minéralisation de l'azote dans les sols forestiers sur une échelle régionale. Ce point a été largement étudié dans le chapitre 2 de cette thèse.

2.8. La nitrification

La nitrification est définie comme la conversion biologique de l'azote minéral réduit (NH_3 ou NH_4^+) en azote minéral oxydé sous forme NO_2^- ou NO_3^- . L'ammoniac (Suzuki et al., 1974) est en premier lieu oxydé en hydroxylamine ($\text{NH}_3 + \text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- \rightarrow \text{NH}_2\text{OH} + \text{H}_2\text{O}$) sous l'action de l'enzyme ammoniac monooxygénase (AMO). C'est un enzyme liée à la membrane externe de la bactérie (Hyman et Arp, 1992; Arp et al., 1996; Norton et al., 2002) (Figure 6). L'hydroxylamine est ensuite oxydée en nitrite ($\text{NH}_2\text{OH} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NO}_2^- + 4\text{e}^- + 5\text{H}^+$) sous l'action de l'hydroxylamine oxydoréductase (HAO) (Prince et George, 1997; Arp et al., 2002). C'est un enzyme periplasmique situé entre la membrane cytoplasmique et la membrane externe (Hooper et al., 1997). Le NO_2^- est ensuite oxydé en NO_3^- sous l'action du nitrite déshydrogénase ($\text{HNO}_2 + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{H}^+ + \text{NO}_3^-$).

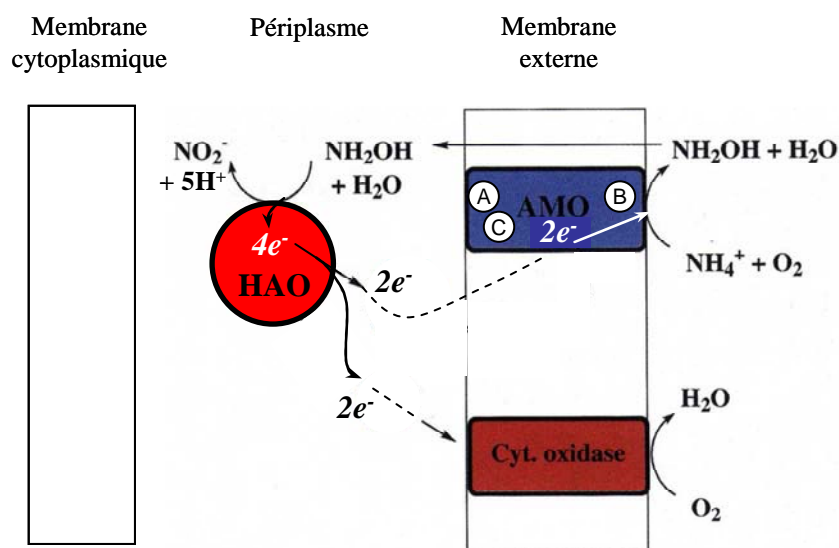


Figure 6. Représentation schématique simplifiée de l'oxydation de l'ammonium en nitrite : AMO ammoniac monooxygénase ; HAO hydroxylamine oxydoréductase ; Cyt : cytochrome (modifiée de Prince et George, 1997).

La nitrification est conduite par des bactéries autotrophes qui obtiennent leur énergie à partir de l'oxydation des sels inorganiques et utilisent le gaz carbonique comme source de carbone. Deux groupes très spécialisés de bactéries sont impliqués. La conversion du NH_4^+ en NO_2^- est largement provoquée par des bactéries du sous groupes β et γ des procaryotes (Purkhold et al., 2000). En sols agricoles, les genres *Nitrosospira* et *Nitrosomonas* sont les plus représentés (Haynes, 1986). L'existence des microsites, différents au niveau de la concentration en substrat, du pH, de l'humidité, permet la coexistence de diverses populations de bactéries qui oxydent l'ammoniac dans des niches écologiques multiple du sol. Des études montrent que les archées (procaryotes, unicellulaires) aussi sont des nitrifiants potentiels dans le sol (Treusch et al., 2005; Leininger et al., 2006; Nicol et Schleper, 2006; He et al., 2007; Mincer et al., 2007; Nicol et al., 2008; Tourna et al., 2008).

L'oxydation de NO_2^- en NO_3^- est provoquée par les *Nitrobacters* et les *Nitrospira* (Abeliovich, 2006; Knapp et Graham, 2007).

Dans les sols acides, la nitrification peut être réalisée par des organismes hétérotrophes (champignons, les actinomycètes et les bactéries). Ces organismes oxydent les composés azotés réduits (incluant l'azote organique) en NO_3^- . Dans les sols forestiers, les champignons ont été identifiés comme les principaux acteurs dans la nitrification hétérotrophe (Killham, 1990).

2.8.1. Les méthodes de mesures de la nitrification

Le taux d'accumulation de NO_3^- est égal au taux de conversion du $\text{NH}_4^+/\text{NH}_3$ en NO_3^- moins la consommation de NO_3^- . Le taux brut est le taux réel de conversion et est égal à la somme du taux net de nitrification et du taux de consommation des nitrates.

La mesure du taux net de nitrification est semblable à celle de la minéralisation (Cf paragraphe 2.7.2). L'accumulation de NO_3^- est mesurée sur un pas de temps d'incubation et interprétée comme le potentiel net de nitrification (Hart et al., 1994b). Il existe aussi la méthode d'ajout de substrat et la détermination rapide de l'oxydation de NH_3 par la méthode d'agitation rapide (200 tr min^{-1}) de la boue. Le substrat est ajouté en excès pour réaliser le taux maximum d'oxydation de NH_4/NH_3 sous des conditions spécifiques de température et de pH.

Comme pour la minéralisation, la nitrification peut aussi se mesurer au champ. Ces mesures au champ peuvent être combinées avec l'utilisation du C_2H_2 pour bloquer la nitrification autotrophe. La différence entre les flux nets de NO_3^- avec et sans C_2H_2 est une estimation de la nitrification brute (Stark et Hart, 1997). La nitrification brute est généralement mesurée par la méthode de traçage à l' ^{15}N ou par la méthode de dilution (Hart et al., 1994b).

Dans cette étude, nous avons essentiellement mesuré le potentiel net de nitrification par incubation de sol au laboratoire.

2.8.2. Les facteurs qui influencent la nitrification

La nitrification est contrôlée essentiellement par la disponibilité de l'ion NH_4^+ pour les organismes nitrifiants. La disponibilité de l'ion NH_4^+ dépend de la minéralisation de l'azote (qui produit de l'ion NH_4^+) et de l'assimilation microbienne ou racinaire (qui consomme de l'ion NH_4^+). Il a été démontré que la nitrification est fortement corrélée avec la minéralisation de l'azote (Hart et al., 1997; Booth et al., 2005). L'assimilation microbienne d' NH_4^+ diminue la disponibilité de l'ion NH_4^+ pour les nitrifiants et donc réduit la nitrification brute. L'assimilation microbienne des NO_3^- réduit l'accumulation des nitrates dans le sol et réduit ainsi la nitrification nette. L'assimilation microbienne de l'ammonium ou des nitrates dépend de la disponibilité du carbone et du rapport C/N du sol. Des études montrent que la nitrification est inversement liée au rapport C/N du sol (Persson et al., 2000; Goodale et Aber, 2001; Joshi et al., 2003) ou au ratio lignine/N de la litière (Van Cleve et al., 1993; Scott et Binkley, 1997; Joshi et al., 2003).

La nitrification est sensible à la température et se produit la plupart du temps entre 5 à 40°C. La température idéale est habituellement entre 25°C et 35°C (Haynes, 1986). La nitrification hétérotrophe peut continuer jusqu'à 50 à 60°C, par contre, la température maximale limite est de 40°C pour la nitrification autotrophe. Jussy (1998) sur des incubations de sols *in situ* a montré une relation très significative entre la température et la nitrification.

En général, le maximum du taux de nitrification se produit à un potentiel hydrique -10 à -33 kPa (pF 2 à 2.5) (Malhi et McGill, 1982). A 0 kPa, la nitrification est absente (Malhi et McGill, 1982) ou très faible à cause de la manque d'oxygène (O_2) causée par l'excès d'eau. La nitrification diminue quand le potentiel hydrique diminue. En dessous d'un potentiel hydrique de -15000 kPa (très sec), l'activité des organismes nitrifiants est inhibée. Quand le sol est réhumidifié, il y a une augmentation soudaine de la minéralisation et de la nitrification.

Les organismes nitrifiants ont besoin d'O₂. Pour cette raison, la nitrification est sensible à la structure et à la teneur en eau du sol.

Le pH du sol influence beaucoup la nitrification. Des études montrent que la nitrification augmente quand le pH du sol augmente (Herbauts, 1974; Le Tacon, 1976; Falkengren-Grerup et al., 1998; Li et al., 2007; Pietri et Brookes, 2008). Le pH affecte la forme chimique, la concentration et la disponibilité du substrat (Kemmitt et al., 2006), la croissance et l'activité des cellules ainsi que la diversité et la structure de la communauté bactérienne sur une échelle globale (Fierer et Jackson, 2006). Il a été souvent rapporté que la nitrification est faible à pH acide (De Boer et Kowalchuk, 2001) car les nitrifiants sont sensibles à l'acidité. Certains auteurs montrent l'existence des microorganismes nitrifiants qui tolèrent l'acidité tels que les hétérotrophes (Killham, 1990; De Boer et al., 1992) ou des bactéries acidiphiles (Stephen et al., 1996; Kowalchuk et al., 1998; Nugroho et al., 2007). Des études récentes montrent l'importance des archées sur la nitrification dans les sols acides (Leininger et al., 2006; Nicol et al., 2008; Tourna et al., 2008). Le pH optimum pour la nitrification est de 6.6 à 8. Néanmoins dans les sols à pH > 7.5, un niveau toxique de NH₃ peut entraîner une inhibition de l'activité des *Nitrobacters* et une accumulation de NO₂⁻.

La nitrification peut être inhibée par des substances contenues dans les feuilles ou les aiguilles, dans l'humus ou secrétées par les racines telles que les tannins condensés, les acides phénoliques et les terpènes (White, 1986; Suominen et al., 2001; Kraus et al., 2003; Kraus et al., 2004; Smolander et al., 2005; Kanerva et al., 2006; Subbarao et al., 2007). Ces composés semblent bloquer l'activité de l'ammoniac monooxygénase et de l'hydroxylamine oxydoréductase (Ward et al., 1997; Subbarao et al., 2007).

La compétition entre les racines (mycorhizées) de la plante, les microorganismes du sol et les nitrifiants est un facteur qui détermine la disponibilité de l'ion NH₄⁺ pour les organismes nitrifiants. Les nitrifiants sont généralement de pauvres compétiteurs contre les hétérotrophes

pour l'ammonium. Il semble alors possible que les mycorhizes puissent agir comme agent de contrôle biologique de la nitrification.

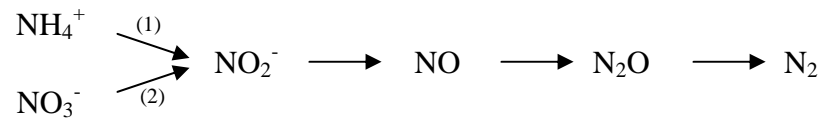
La production des substances carbonées dans la rhizosphère des herbes (poils racinaires morts, cellules racinaires mortes, excréments racinaires) favorise l'immobilisation nette de l'azote et laisse peu d'ammonium disponible pour la nitrification. Cependant, des études montrent que la nitrification est plus élevée dans la rhizosphère que dans le sol global (Schöttelndreier et Falkengren-Grerup, 1999; Colin-Belgrand et al., 2003).

Malgré tous ces différents facteurs qui influencent la nitrification dans le sol, les indicateurs de la disponibilité en nitrate dans le sol et le mécanisme impliqué dans le contrôle de la nitrification par les essences forestières restent encore assez flous. Dans cette étude, nous avons essayé d'élucider ces questions par l'intermédiaire des expérimentations aux champs.

2.9. Les pertes d'azote

Les pertes par drainage représentent un mode de perte d'azote dans le sol. Elles peuvent se dérouler sous forme de composés organiques dissouts (Van Breemen, 2002) ou sous forme d'azote minéral. Comme l'ammonium est peu mobile par rapport au nitrate (Binkley et Hart, 1989), les pertes par drainage ont généralement lieu sous forme de nitrate (Nohrstedt et al., 1996; Jussy et al., 2000; Jussy et al., 2004). Les pertes par drainage sont fonction de la quantité des apports atmosphériques et du ratio C/N de l'humus (Gundersen et al., 1998), de l'intensité de la minéralisation, nitrification et immobilisation microbienne de l'azote, et des besoins en azote des peuplements (Jussy et al., 2000). Elles sont donc fonction de la saturation en azote du système (Van Breemen et al., 1987).

La dénitrification est aussi une voie de perte de l'azote du sol. C'est la réduction des nitrates en gaz N_2O ou N_2 :



(1) dénitrification par les organismes nitrifiants ; (2) dénitrification par voie normale

En absence d'oxygène (conditions anoxiques), les bactéries utilisent les nitrates comme accepteur final d'électron dans la respiration cellulaire. Les principaux facteurs qui affectent l'activité des bactéries dénitrifiantes sont surtout: la concentration en nitrate (Fillery, 1983; Sigunga et al., 2002), la teneur en matière organique du sol (Brettar et Höfle, 2002), l'humidité et la température du sol (Mahli et al., 1990; Weier et al., 1993; Dannenmann et al., 2008), la concentration en oxygène (Pesek et al., 1971; Fillery, 1983) et le pH (Pesek et al., 1971; Müller et al., 1980; Dannenmann et al., 2008). Sur le champ, ces facteurs tendent à agir ensemble et il est difficile de séparer leur effet individuel.

Outre la dénitrification, des pertes en azote se font aussi par volatilisation de NH_3 , en sol basique. Il y a aussi les pertes par les exportations humaines via les collectes de litière et du bois.

Ni la dénitrification, ni la volatilisation ni les récoltes de litière ou du bois n'ont été mesurés dans le cadre de cette étude.

3. La disponibilité de l'azote dans les sols forestiers

3.1. La compétition plante microorganismes pour l'azote

La compétition entre les plantes et les microorganismes pour l'azote minéral est un phénomène commun dans le sol. Il a été souvent démontré que les microorganismes sont beaucoup plus compétiteurs par rapport aux plantes pour l'azote minéral dans le sol (Jackson et al., 1989). Les microbes ont l'avantage d'avoir une affinité plus élevée avec le substrat, un plus large rapport surface/volume et un plus rapide taux de croissance (Hodge et al., 2000).

Ceci étant, « Comment les plantes peuvent elles concurrencer avec succès contre les microbes pour l'azote du sol ? », si elles sont des pauvres compétiteurs individuellement ou à l'échelle locale comment réussissent elles dans une échelle plus large de l'ensemble du sol ?

Deux explications peuvent être fournies :

Les mycorhizes agissent comme des mercenaires microbiens : (i) elles augmentent les surfaces d'absorption de la racine des plantes et par conséquent l'absorption des éléments minéraux ; (ii) elles ont un rôle direct dans la décomposition et dans l'absorption des nutriments organiques. Donc, les mycorhizes permettent aux plantes partenaires d'être un bon compétiteur contre les microorganismes saprophytes.

La seconde est l'amélioration de la compréhension des dynamiques des microsites dans le sol (Hodge et al., 2000; Korsaeath et al., 2001). Ils existent des microsites où c'est la minéralisation nette qui domine et d'autres où c'est l'immobilisation qui domine (Jackson et al., 1989; Burger et Jackson, 2003). L'azote (organique ou inorganique) disponible diffuse entre ces sites et est disponible pour l'organisme qui le rencontre en premier. Ce mécanisme permet à la racine des plantes et aux mycorhizes l'accès à l'azote qui pourrait être absorbé par les microorganismes libres vivants.

Puisque la plante retient l'azote pour un temps plus ou moins long, alors que le turnover microbien est plus rapide, même si la plante a seulement accès à une petite fraction de l'azote biodisponible dans le sol, quand on intègre le temps, les plantes deviennent plus compétitives (Kaye et Hart, 1997).

3.2. Les indices de disponibilité en azote

Nombreux sont les paramètres liés aux sols et à l'arbre qui ont été utilisés pour caractériser la disponibilité en azote dans les sols. La méthode la plus adéquate et la plus précise est la mesure de minéralisation potentielle au laboratoire ou sur le terrain. Cependant, cette méthode est biaisée par l'absence de la racine des plantes.

Le type d'humus (Bonneau, 1995), la teneur en C et N du sol, le rapport C/N du sol (Janssen, 1996; Coté et al., 2000), des feuilles et de l'humus, la teneur en azote foliaire, la minéralisation brute et nette de l'azote, le $\delta^{15}\text{N}$ (Pardo et al., 2002; Pörtl et al., 2007; Templer et al., 2007), la biomasse (Tripathi et Singh, 2007) et l'activité microbienne, le pH du sol (Falkengren-Grerup et al., 1998; Li et al., 2007; Pietri et Brookes, 2008), la biomasse racinaire, la concentration en azote des racines et de la végétation ont été utilisés dans de nombreuses études comme indicateurs de la disponibilité en azote dans les sols forestiers.

Certaines espèces végétales ont aussi été longuement utilisées comme indicatrices de la disponibilité en azote des sols. Notamment, Rameau et al. (1989), Ellenberg et al. (1992) et Gégout et al. (2005) ont caractérisé les espèces selon leurs préférences pour des sites riches ou des sites pauvres en azote. Il existe des espèces qui ont une préférence pour l'ammonium et d'autres pour les nitrates (Bogner, 1968). Les espèces qui indiquaient, par leur présence et leur abondance, la disponibilité en azote du sol ont été souvent nommées les espèces

nitrophiles. D'autres études montrent que la probabilité de présence des espèces est liée à la minéralisation ou à la nitrification dans le sol (Falkengren-Grerup et Schottelndreier, 2004).

Dans cette étude, nous avons essayé de comparer ces différents indicateurs de disponibilité de l'azote dans une large gamme de type de sol.

4. Effets des essences forestières sur la disponibilité de l'azote

Des études ont montré que la minéralisation de la matière organique et la nitrification sont influencées par l'essence forestière (Gower et Son, 1992; Son et Lee, 1997; Compton et al., 1998; Ste-Marie et Paré, 1999; Coté et al., 2000; Augusto et al., 2002). Le contrôle s'effectue à différents niveaux : de la canopée à l'interface racine-sol.

L'arbre peut créer des conditions spécifiques de microclimat en influençant la pénétration de la lumière (Bolstad et Gower, 1990; Canham et al., 1994; Ranger et al., 2004), l'interception des pluies (Augusto et al., 2002), et l'évapotranspiration qui en retour conditionne la température (Barg et Edmonds, 1999), l'humidité du sol (Augusto et Ranger, 2001) et la composition de la végétation de sous bois (Kirby, 1988; Klinka et al., 1996; Dzwonko et Loster, 1997; Augusto et al., 2003). Les dépôts occultes des composés azotés sont plus élevés sous les espèces à feuillages permanents et avec un LAI élevé (Lovett et Lindberg, 1986).

La quantité et la qualité (lignin/N et ratio C/N) des retombées de litière varient en fonction des différentes espèces (Prescott et Preston, 1994; Giardina et al., 2001; Augusto et al., 2002; Nugroho et al., 2006). Magenot et Toutain (1980) a montré que les retombées de litière sous *Picea abies* sont constituées à 85% des aiguilles alors que sous le *Quercus petraea*, elles sont constituées à 55% de feuilles, 30% d'écorce et de brandilles, 15% d'écailles, de fleurs, des graines, des portes graines et autres. Les différences de quantité et de qualité de retombées de

litières sous différents peuplements influencent le taux de décomposition de la litière, la taille et la structure de la communauté microbienne (Templer et al., 2002; Lejon et al., 2005; Zhong et Makeschin, 2006; Kubartova et al., 2007), le taux de minéralisation et de nitrification de l'azote (Scott et Binkley, 1997; Persson et al., 2000) et la composition et l'abondance de la microfaune du sol (Ponge et al., 1986).

En conséquence l'apport de litières et le type de l'humus peuvent être différents indépendamment du type de sol sous différentes espèces. Par exemple, dans le site atelier de Breuil (Morvan, France), Moukoui (2006) a montré que l'humus est de type Mull sous *Pseudotsuga menziesii* et Moder sous *Picea abies* alors que les deux peuplements se trouvent sur un même type de sol. Ces différences au niveau du type d'humus peuvent entraîner des différences au niveau de la minéralisation de l'azote et de la nitrification (Bonneau, 1995; Bottner et al., 1998; Hirobe et al., 2003). La présence de certaines substances inhibitrices de la nitrification dans les feuilles et dans l'humus (cf paragraphe 2.8.3) peut être à l'origine de la faible nitrification dans certains types d'humus. Howard et Howard (1991), en conditions contrôlées, ont classé l'Épicéa, le douglas, le pin et le hêtre dans l'ordre décroissant de leur capacité à inhiber la nitrification par des extraits aqueux de feuillage.

Les essences peuvent aussi influencer le pH du sol surtout dans les premiers 10 cm du sol (Norden, 1994a; Augusto et al., 2003). Par exemple, Augusto et al. (2002) ont montré que le pH du sol sous *Picea abies* et sous *Pinus sylvestris* est plus faible que sous *Fagus sylvatica* ou sous *Quercus petraea*.

Les racines de l'arbre exercent aussi une influence considérable sur la disponibilité en azote dans le sol à cause de l'appauvrissement en eau et en nutriment dans la rhizosphère ainsi que la sécrétion des protons, des enzymes et des composés carbonés provenant de l'exsudation racinaire. Des études montrent que la minéralisation de l'azote est plus élevée dans la rhizosphère que dans le sol global (Norton et Firestone, 1996; Reydellet et al., 1997; Priha et

al., 1999; Whalen et al., 2000; Colin-Belgrand et al., 2003). En outre, les exsudats racinaires peuvent aussi contenir des substances inhibitrices pour les organismes nitrifiants (Subbarao et al., 2006; Subbarao et al., 2007).

Les racines influencent aussi la nitrification par l'absorption de l'ammonium qui diminue sa disponibilité pour les organismes nitrifiants. La distribution de l'azote minéral entre les plantes et les microorganismes peut être influencée par la mobilité des ions NO_3^- contre les ions NH_4^+ (Binkley et Hart, 1989), par la préférence d'absorption (Jackson et al., 1989; Harrison et al., 2007) et par la disponibilité du carbone ou de l'azote. Hawkins et al. (2008) ont montré que chez les jeunes plants de Douglas, la moyenne de l'absorption de nitrate est plus élevée que la moyenne d'absorption d'ammonium.

Il apparaît donc clairement que la minéralisation de l'azote et la nitrification sont liées aux paramètres du sol et de la plante. Cependant, malgré tout ce qui est connu sur la disponibilité de l'azote en milieu forestier, les facteurs déterminants la variation de la minéralisation de l'azote et de la nitrification en fonction du type de sol restent à élucider. Nombreux sont les paramètres qui ont été utilisés comme indicateur de la disponibilité en azote du sol mais on ne sait pas encore exactement, quels sont les meilleurs paramètres les plus pertinents permettant de caractériser la disponibilité de l'azote dans différents types de sol ?

On sait aussi que la minéralisation de l'azote et la nitrification sont fortement influencées par l'essence forestière et les facteurs pouvant être à l'origine de ces variations sont assez bien identifiés. Seulement, les mécanismes du contrôle de la minéralisation et de la nitrification par les essences restent encore assez flous.

Ce travail a été donc réalisé afin d'élucider ces points qui sont encore obscurs.

5. Objectifs de notre étude

Le but de ce travail était de répondre aux questions suivantes :

- Comment varie la minéralisation et la nitrification nette de l'azote en fonction des différents types de sol ?
- Comment les essences forestières contrôlent-elles la minéralisation et la nitrification de l'azote ?

Le premier de nos objectifs était de comparer différents indicateurs de disponibilité de l'azote dans le sol sous une seule essence forestière (le hêtre) sur une large gamme de type de sol allant des sols acides d'altitude aux sols calcaires de plaine. Nous avons alors : (i) mesuré le potentiel net de minéralisation de l'azote et de nitrification ainsi que d'autres paramètres tels que le pH du sol, la teneur en N et C du sol, la biomasse microbienne, la respiration du sol, la biomasse racinaire fine et le $\delta^{15}\text{N}$ (humus, sol); (ii) fabriqué des indices de disponibilité d'azote, basées sur la végétation, en particulier le coefficient N d'Ellenberg (Ellenberg et al., 1992) et le C/N de Ecoplant (Gégout et al., 2005) à partir des relevés floristiques réalisés par Thimonier (1994); (iii) effectué des analyses statistiques afin de comparer ces différents indicateurs de disponibilité d'azote.

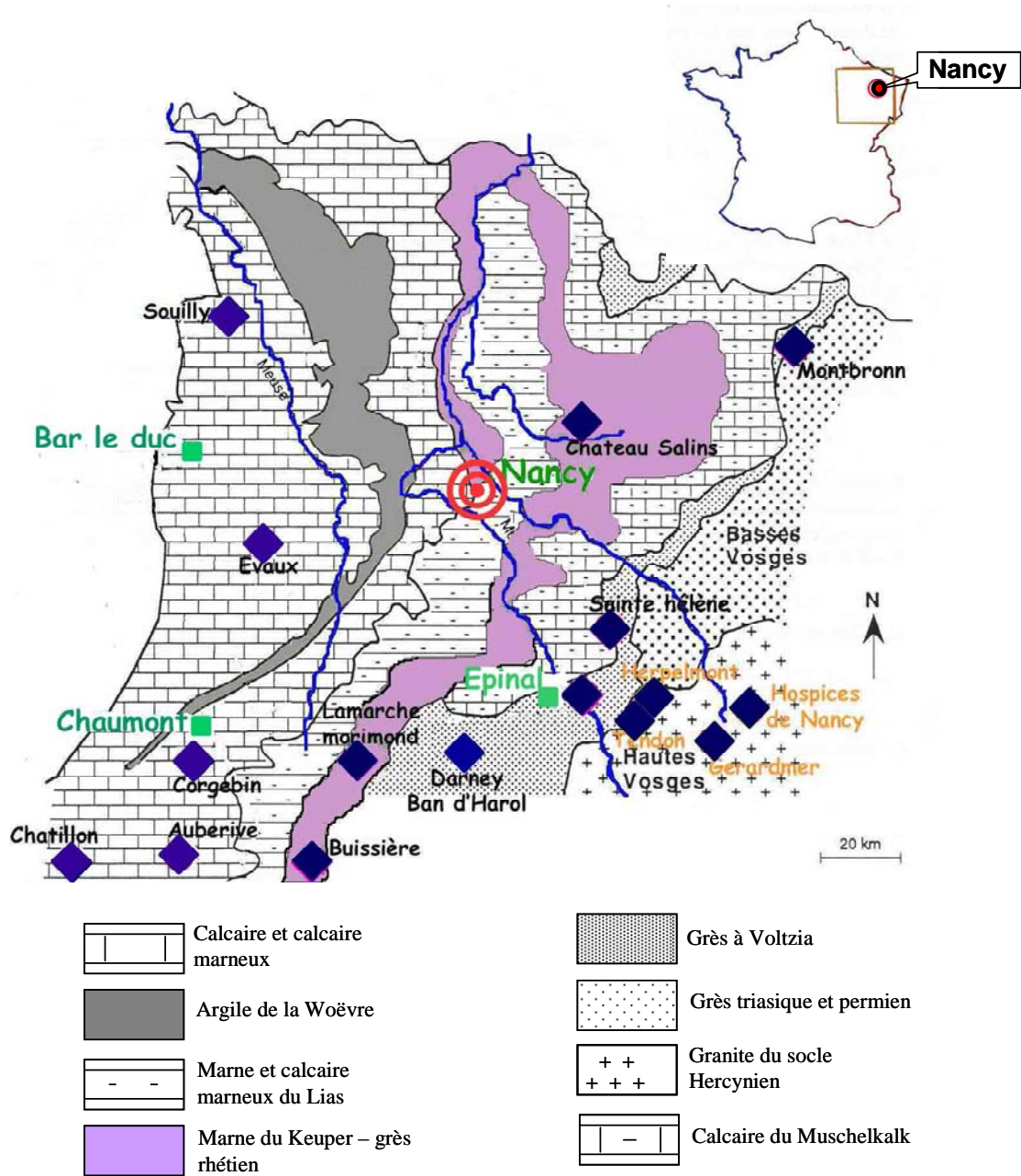
Notre deuxième objectif était de comprendre le contrôle de la nitrification par les essences forestières. Suite à des observations répétées sur la différence de nitrification sous différentes espèces plantées sur un site homogène à Breuil dans le Morvan, nous avons décidé d'interchanger des carottes de sol entre les peuplements afin de confirmer le contrôle de la nitrification par l'essence et de comprendre ainsi le mécanisme. Ensuite, nous avons entrepris des expériences pour déterminer le rôle de l'humus et de la racine sur ce contrôle.

6. Approches

6.1. Enquêtes territoriales et analyses des données pour comparer les différents indicateurs de disponibilité d'azote dans une large gamme de sol.

L'objectif de cette première partie était de comparer différents indicateurs de disponibilité de l'azote, incluant les paramètres du sol et des plantes (pH et le rapport C/N, la biomasse microbienne, $\delta^{15}\text{N}$ du sol et des feuilles, l'azote foliaire) ou des indicateurs basés sur la végétation, avec le potentiel net de minéralisation et de nitrification à travers une large gamme de sol. Nous avons émis l'hypothèse qu'en utilisant une large gamme de type de sol, on sera capable de fournir des relations statistiques significatives entre les différents indicateurs de disponibilité en azote et d'interpréter ces corrélations en terme de processus écologique.

Nous avons choisi 50 placettes de hêtre parmi les 122 placettes du réseau de hêtraie du Nord Est de la France qui s'étendent sur une surface de 144 x 183 km² (de latitude 47°45' à 49°05' N et de longitude 4°43' à 7°17'E). Le réseau de hêtraies du Nord Est a été installé en 1969 par Le Tacon and Timbal du Centre National de Recherche Forestière (CNRF) de Nancy. Ces placettes couvrent toute la gamme de sols et d'associations végétales du Nord-Est de la France. Les hêtraies du Nord Est de la France peuvent se subdiviser de la manière suivante selon la direction Ouest-Est ([Le Tacon et Timbal, 1972](#)) : les hêtraies de l'Argonne sur gaize; les hêtraies des plateaux calcaires jurassique ; les hêtraies de la plaine lorraine ; les hêtraies des collines sous-vosgiennes et des basses –Vosges sur grés triasique ; les hêtraies de moyenne altitude entre 500 et 900m sur cristallin ; et les hêtraies sommitales des Vosges entre 900 et 1250m d'altitude sur le cristallin des hautes-Vosges (Figure 7). Les détails sur les hêtraies du Nord Est se trouvent dans la thèse de [Thimonier \(1994\)](#) et de [Duquesnay \(1998\)](#).



Plateaux calcaires:
Souilly, Evaux, Corgebin, Auberive et Chatillon

Lorraine non calcaire:
Chateau-Salins

Basses-Vosges gréseuses:
Buisnières, Lamarche-Morimond, Sainte-Hélène,
Epinal, Darney et Ban d'Harol et Montbronn.

Vosges granitiques centrales:
Le Tendon et Herpumont

Hautes-Vosges cristallines:
Les Hospices de Nancy et Gérardmer

Figure 7.
Localisation des 50 placettes sélectionnées dans le réseau des hêtraies du Nord Est de la France (modifiée de Thimonier, 1994)

Nous avons prélevé des échantillons d'humus et de sol minéral dans chaque placette. Nous avons mesuré le pH du sol, la teneur en C et N du sol, la biomasse microbienne et la respiration du sol, le potentiel net de minéralisation de l'azote et de nitrification du sol, le $\delta^{15}\text{N}$ des feuilles, de l'humus et du sol minéral et l'azote foliaire. A partir des relevées floristiques effectuées par Thimonier (1994), nous avons pu calculer différentes indices de disponibilité d'azote tels que le N Ellenberg (Ellenberg et al., 1992) et le C/N de l'Ecoplant (voir chapitre 2).

Par la suite, des calculs de moyenne, des analyses de variances, des analyses de corrélation, des analyses de régressions simples, multiples et logistiques ont été réalisés.

6.2. Approches expérimentales

Cette deuxième partie a pour objectif d'étudier l'effet des essences forestières sur la minéralisation de l'azote et la nitrification. Des expériences d'échange de sol ont été installées au début de la thèse dans le site expérimental de Breuil (Morvan) pour essayer de mettre en évidence les paramètres qui font varier la minéralisation de l'azote et la nitrification sous des différentes essences forestières installées sur un même type de sol.

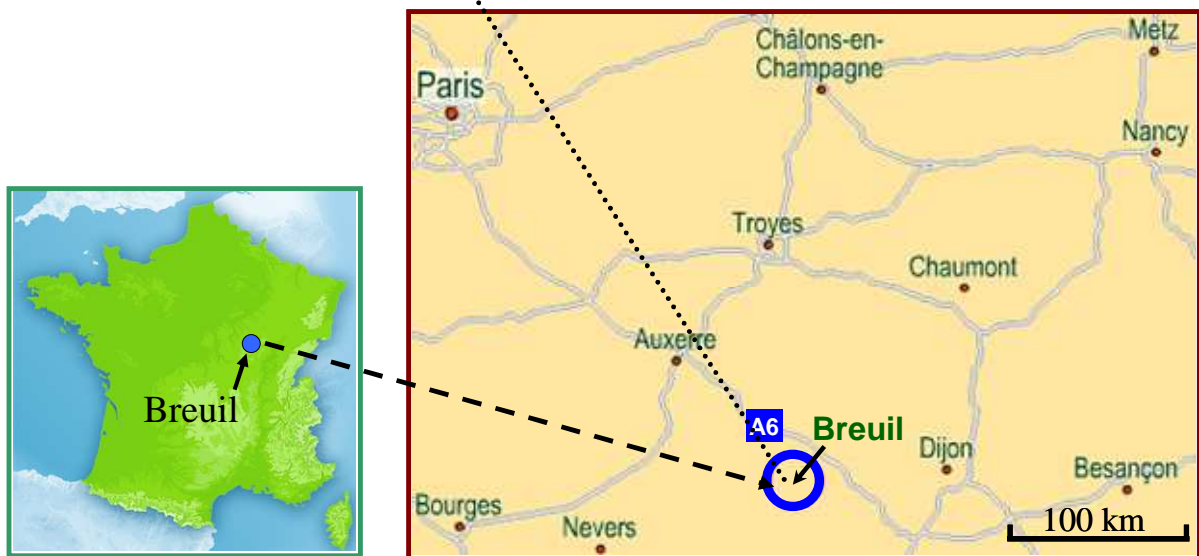
6.2.1. Présentation du site de Breuil

Le dispositif expérimental de Breuil est situé à environ 200 km à l'ouest de Dijon au sein du parc naturel régional du Morvan (Figure 4), dans les parcelles 7 et 8 de la forêt domaniale de Breuil-Chenué (Nièvre-Morvan) (coordonnées lat. $47^{\circ} 18' 10''$, Long. $4^{\circ} 4' 44''$). L'altitude est de 638 m légèrement incliné vers le sud. Les détails concernant les données climatiques et

géologiques ont été largement décrits par Ranger et al. (2004) ainsi que dans la thèse de Mareschal (2008).



Source: <http://www.mappy.fr>



Source: <http://www.mappy.fr>

Figure 8. Localisation du site expérimental de Breuil-Chenue. Les cartes ont été copiées à partir du site <http://www.mappy.fr>

Le dispositif a été installé en 1976. Il s'agit d'un dispositif en deux 'faux' blocs (Figure 9). Dans le bloc I, les rémanents de la coupe ont été andainés alors que dans le bloc II les rémanents ont été ramassés et brûlés. Chaque faux bloc comprend :

- Une parcelle représentant la forêt initiale : taillis sous futaie (TSF) à base de hêtre et de chêne.
- Des parcelles (~ 25 ares) plantées en hêtre (*Fagus sylvatica*), chêne (*Quercus sessiliflora* Smith), Épicéa (*Picea abies* Karst.), Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco), Sapin de Nordmann (*Abies nordmanniana* Spach.) et Pin laricio (*Pinus nigra* Arn. ssp *laricio* Poiret var *corsicana*). La densité de plantation est de 15000 plants ha⁻¹ pour les feuillus et 1600 plants ha⁻¹ pour les résineux. Le chêne n'est pas présent dans le bloc 2 par cause de mortalité juvénile.
- Des parcelles supplémentaires de résineux fertilisées et amendées dès la plantation. Les apports d'amendements et fertilisation sont les suivants : en 1979 (37 g de P₂O₅, 15 g de K₂O, 3,4 g de N appliqués par plant sous forme de superphosphate triple à 45 %, sulfate de potasse et ammonitrate) et en 1983 épandage de 160 kg ha⁻¹ de P₂O₅ et 1120 kg ha⁻¹ de CaO sous forme de recalcit compacté (calcaire broyé, phosphaté).

Avant la coupe du peuplement natif (TSF), 8 profils de sol ont été échantillonnés et analysés. L'homogénéité du site, révélée par ces analyses, a confirmé la robustesse du dispositif expérimental.

Des installations diverses pour l'évaluation de retombées de litière et pour la collecte de pluviollessivats, ont été installées dans le bloc I (Ranger et al., 2004). La base de données existe à l'heure actuelle pour des relevés effectués à partir de l'année 2001.

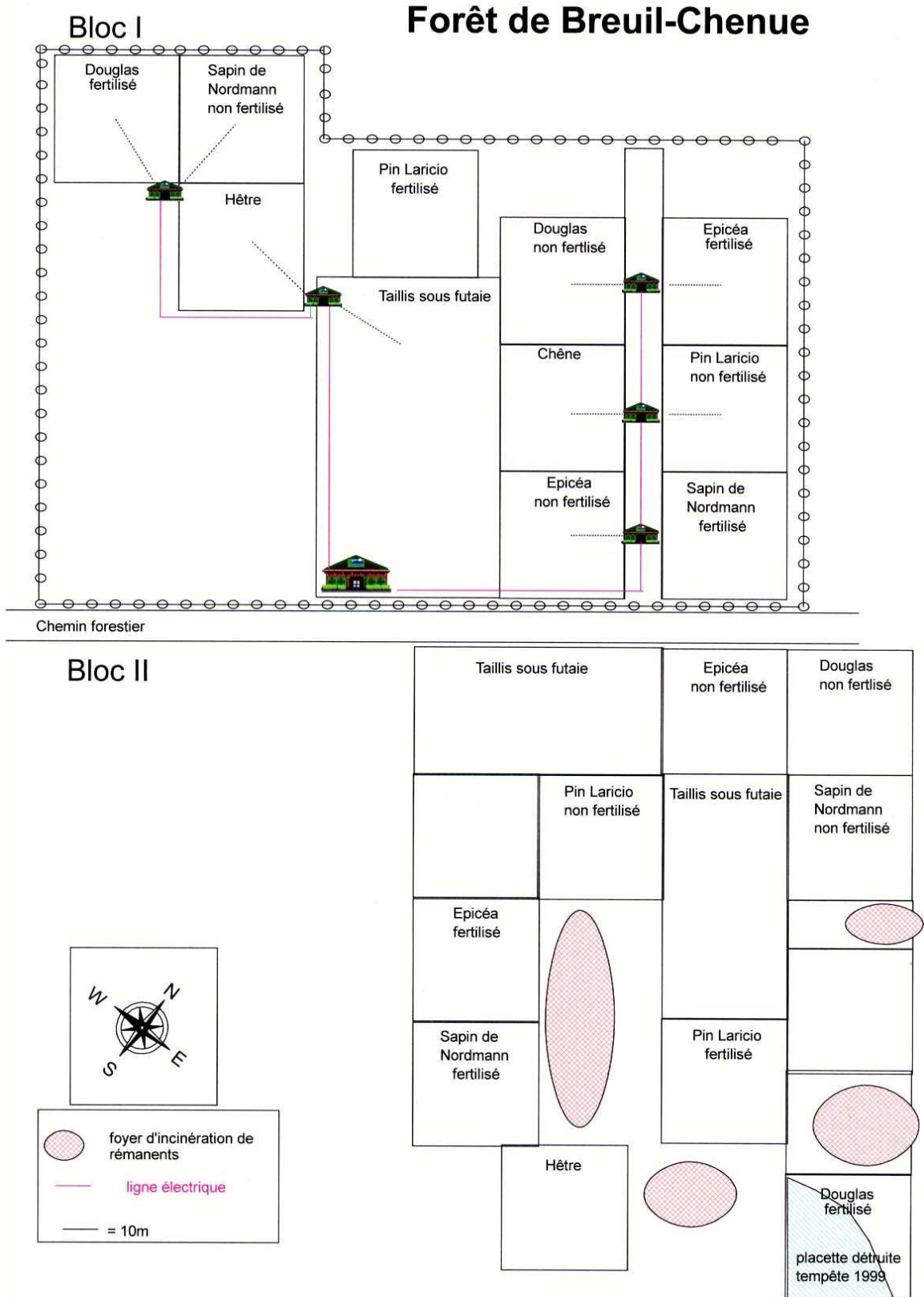


Figure 9. Plan du dispositif expérimental du site expérimental de Breuil (Morvan, France).

6.2.2. Les expérimentations effectuées

6.2.2.1. Echanges de cylindre de sol entre les différents peuplements

Il a été observé d'une manière répétée que la nitrification est élevée sous le peuplement de Hêtre, Pin et de Douglas et très faible sous le TSF, le Sapin et l'Épicéa. Afin de mieux comprendre les phénomènes à l'origine de ces différences, nous avons interchangé des cylindres de sol entre ces six peuplements dans les parcelles non fertilisées. Nous avons pensé que le peuplement via l'humus, le microclimat et la croissance racinaire influence la nitrification. Pour ce faire, 60 carottes de sol (8 cm de diamètre et 15 cm de profondeur), incluant la couche holorganique, ont été échantillonnées à la tarière (Figure 10a) le long de deux lignes parallèles situées entre deux rangés d'arbre. Les deux lignes sont distancées de 1m et se trouvaient à 50 m d'un arbre (Figure 10c). Les cylindres de sol ont été enveloppés dans une moustiquaire. Les dix premiers cylindres de sol ont été remis en place alors que les 50 autres ont été distribués 10 par 10 dans les autres peuplements. Les cylindres de sol ont été disposés complètement au hasard dans chaque trou à l'intérieur de chaque ligne (Figure 10b). Les cylindres de sol dans la première ligne ont été récoltés après 16 mois et ceux de la deuxième ligne après 28 mois. Les sols ont été subdivisés en deux parties : la couche organique (résiduelle + litière nouvellement tombée) et la couche organo-minérale (0 – 15cm). Les racines fines <2mm dans les échantillons ont été récoltées à la main.

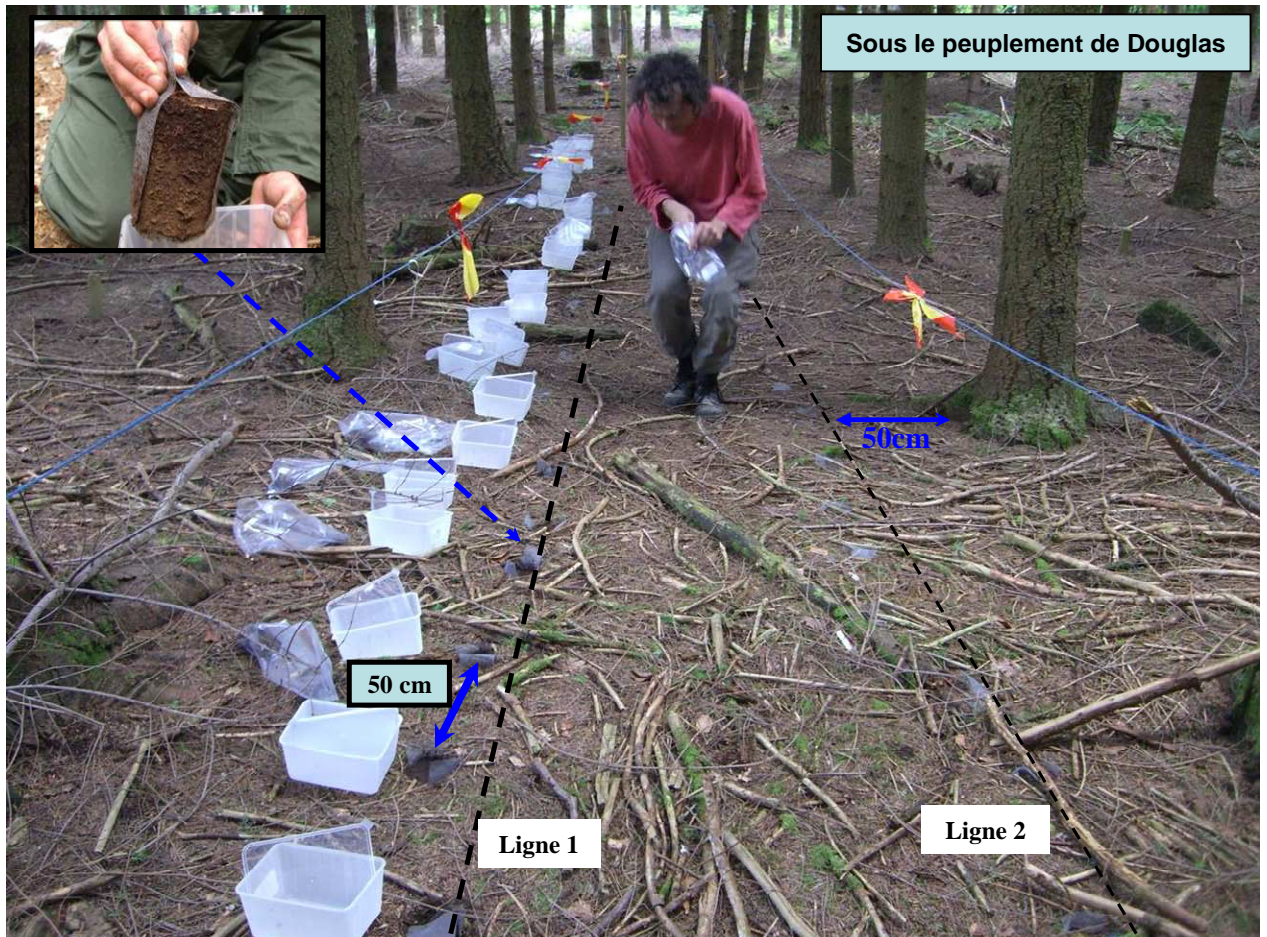
(a)



(b)



(c)



Cliché de l'auteur

Figure 10.

Expérience d'échange de cylindre de sol entre différents peuplements à Breuil : (a) prélèvement à la tarière ; (b) transfert des cylindres de sol vers un autre peuplement ; (c) représentation de l'ensemble du dispositif à l'exemple du Douglas au moment du prélèvement (après 16 mois).

6.2.2.2. Coupe à blanc et plantation des jeunes arbres

Afin de mieux comprendre l'origine des différences de nitrification entre les peuplements de différentes espèces à Breuil, nous avons reconstitué la même situation qu'en 1976 avec des jeunes plants des mêmes espèces. Nous avons coupé à blanc une partie d'un peuplement de TSF se trouvant à 2 km du site décrit précédemment. Sur une placette de 41m x 41m à l'intérieur de cette coupe, les rémanents ont été retirés à la main (voir chapitre 5). Des jeunes plants de Hêtre, Chêne, Pin, Douglas, Sapin et Epicéa ont été plantés d'une manière dense dans des parcelles de 3 x 3 m à raison de trois parcelles par essence. L'effet de la coupe sur la nitrification a été suivi grâce à des prélèvements de cylindres de sol dans le TSF et dans la coupe à blanc pendant les trois ans suivant la coupe. L'effet des jeunes essences sur la nitrification a été suivi grâce à des prélèvements des sols ($n = 5$) dans chaque parcelle.

Références

- Abeliovich, A., 2006. The Nitrite Oxidizing Bacteria. . In: Dworkin, M.e.a. (Ed.), The Prokaryotes. Springer-Verlag, New York, pp. 861-872.
- Abuzinadah, R.A., Read, D.J., 1986a. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilisation of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New phytologist* 103, 481-493.
- Abuzinadah, R.A., Read, D.J., 1986b. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. III. Proteins by *Betula*, *Picea* and *Pinus* in mycorrhizal association with *Hebeloma crustuliniforme*. *New phytologist* 103, 507-514.
- Abuzinadah, R.A., Read, D.J., 1989. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. IV. The utilization of peptides by birch (*Betula pendula* L.) infected with different mycorrhizal fungi. *New phytologist* 112, 55-60.
- Alvarez, R., Alvarez, C.R., 2000. Soil Organic Matter Pools and Their Associations with Carbon Mineralization Kinetics. *Soil Science Society of America Journal* 64, 184-189.
- Arp, D.J., Hommes, N.G., Hyman, M.R., Juliette, L.Y., Keener, W.K., Russel, S.A., Sayavedra-Soto, 1996. Ammonia monooxygenase from *Nitrosomonas europaea*. In: Lidstrom, M.E., Tabita, F.R. (Eds.), *Microbial growth on C1 compounds*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp. 159-166.
- Arp, D.J., Sayavedra-Soto, L.A., Hommes, N.G., 2002. Molecular biology and biochemistry of ammonia oxidation by *Nitrosomonas europaea*. *Archives of Microbiology* 178, 250-255.
- Attivil, P.M., Adams, M.A., 1993. Nutrient cycling in forests. *Transley review no. 50*. *New phytologist* 124, 561-582.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J., 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60, 823-831.
- Augusto, L., Ranger, J., 2001. Impact of tree species on soil solutions in acidic conditions. *Annals of Forest Science* 58, 47-58
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* 59, 233-253.
- Baldock, J.A., Nelson, P.N., 2000. Soil organic matter. In: Sumner, M.E. (Ed.), *Handbook of soil science*. CRC PRESS, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- Barg, A.K., Edmonds, R.L., 1999. Influence of partial cutting on site microclimate soil nitrogen dynamics, and microbial biomass in Douglas-fir stands in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 705-713.
- Barrett, J.E., Burke, I.C., 2000. Potential nitrogen immobilization in grassland soils across a soil organic matter gradient. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 1707-1716.
- Bauhus, J., 1994. *Stoffumsätze in Lochhieben*. *Berichte des Forschungszentrums für Waldökosysteme, Reihe A, Bd 133*, Göttingen.
- Bengtsson, G., Bengtson, P., Mansson, K.F., 2003. Gross nitrogen mineralization-, immobilization-, and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 143-154.
- Berg, B., Cortina, J., 1995. Nutrient dynamics in some decomposing leaf and needle litter types in a *Pinus sylvestris* Forest. *Scandinavian Journal of Forest Research* 10, 1-11.
- Besnard, E., Chenu, C., Balesdent, J., Puget, P., Arrouays, D., 1996. Fate of particulate organic matter in soil aggregates during cultivation. *European Journal of Soil Science* 47, 495-503.

- Binkley, D., Hart, S.C., 1989. The components of nitrogen availability assessments in forest soils. *Advances of Soil Science* 10, 57-112.
- Bobbink, R., Hornung, M., Roelofs, J.M., 1998. The effects of airborne pollutants on species diversity in natural and seminatural European vegetation. *Journal of Ecology* 86, 717-738.
- Bobbink, R., Lamers, L.P.M., 2002. Effects of increased nitrogen deposition. In: Bell, J.N.D., Treshow, M. (Eds.), *Air Pollution and Plant Life*. 2nd edn. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, UK.
- Bogner, 1968. Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die form der Stickstoff-Ernährung. *Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung* 18, 3-45.
- Bolstad, P.V., Gower, S.T., 1990. Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. *Tree Physiology* 7, 115-124.
- Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. ENGREF, Nancy.
- Bonneau, M., Dambrine, E., Nys, C., Ranger, J., 1991. Apports acides et cycle des cations dans des pessières du Nord-Est. Interet de bilans saisonniers. *Science du Sol* 29, 125-145.
- Boone, R., 1994. Light-fraction soil organic matter. Origin and contribution to net nitrogen mineralization. *Soil Biology & Biochemistry* 4, 219-224.
- Boone, R.D., 1992. Influence of sampling and substrate on nitrogen mineralization: comparison of laboratory-incubation and buried-bag methods for two Massachusetts. *Canadian Journal of Forest Research* 22, 1895-1900.
- Booth, M.S., Stark, M.J., Rastetter, E., 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs* 75, 139-157.
- Bottner, P., Austrui, J., Cortez, J., Billes, G., Couteaux, M.M., 1998. Decomposition of ¹⁴C and ¹⁵N labelled plant material, under controlled conditions, in coniferous forest soils from a North-South climatic sequence in western Europe. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 597 - 610.
- Boudot, J.P., 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). *Annales des Sciences Forestières* 51, 27-51.
- Brettar, I., Höfle, M.G., 2002. Close Correlation Between the N elimination Rate by Denitrification and the Organic Matter Content in Hardwood Forest Soils of the Upper Rhine Floodplain (France). *Wetlands* 22, 214-224.
- Burger, M., Jackson, L.E., 2003. Microbial immobilization of ammonium and nitrate in relation to ammonification and nitrification rates in organic and conventional cropping systems. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 29-36.
- Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W., Burbank, D.H., 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Ecology* 75, 337-349.
- Chapin, F.S., III., Moilanen, L., Kielland, K., 1993. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361, 150 - 153.
- Chavez-Aguilar, G., Fenn, M.E., Gomez-Guerrero, A., Vargas-Hernandez, J., Horwath, W.R., 2006. Foliar nitrogen uptake from simulated wet deposition in current-year foliage of *Abies religiosa* (H. B. K.) Schl. et Cham. *Agrociencia (Montecillo)* 40, 373-381.
- Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Bienaime, S., Nys, C., Turpault, M.P., 2003. Influence of tree roots on nitrogen mineralization. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18, 260-268.
- Compton, J.E., Boone, R.D., 2002. Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 933-943.

- Compton, J.E., Boone, R.D., Motzkin, G., Foster, D.R., 1998. Soil carbon and nitrogen in a pine-oak sand plain in central Massachussets: Role of vegetation and land-use history. *Oecologia* 116, 536-542.
- Coté, L., Brown, S., Paré, D., Fyles, J., Bauhus, J., 2000. Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixedwood. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 1079-1090.
- Dambrine, E., Le Goaster, S., Ranger, J., 1991. Croissance et nutrition minérale d'un peuplement d'écépicea sur sol pauvre. II Prélèvement racinaire et translocation d'éléments minéraux au cours de la croissance. *Acta Oecologia* 112, 791-808.
- Dannenmann, M., Butterbach-Bahl, K., Gasche, R., Willibald, G., Papen, H., 2008. Dinitrogen emissions and the N₂:N₂O emission ratio of a Rendzic Leptosol as influenced by pH and forest thinning. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 2317-2323.
- De Boer, W., Kowalchuk, G.A., 2001. Nitrification in acid soils: micro-organisms and mechanisms. 33, 853-866.
- De Boer, W., Tietema, A., Klein Gunnewiek, P.J.A., Laanbroek, H.J., 1992. The chemolithotrophic ammonium oxidizing community in a nitrogen-saturated acid forest soil in relation to pH-dependent nitrifying activity. *Soil Biology & Biochemistry* 24, 229-234.
- Devèvre, O., Roquebert, M.F., Garbaye, J., 1993. Erste Resultate über den Effekt von Kalkung auf die Pilzpopulation (Saprophyten) im Ah-Horizont eines Fichtenwaldes in Frankreich (Vogesen). 112, 817-823.
- Distefano, J.F., Gholz, H.L., 1986. A proposed use of ion exchange resins to measure nitrogen mineralization and nitrification in intact soil cores. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 17, 989-998.
- Duquesnay, A., 1998. Changement de la composition foliaire et de la productivité des hêtraies dans le quart Nord-Est de la France. In: Université Henri Poincaré Nancy I, Nancy, p. 221.
- Dzwonko, Z., Loster, S., 1997. Effect of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition on secondary communities in Southern Poland. *Journal of Applied Ecology* 34, 861-870.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd Ed. *Scripta Geobotanica* 18, 1-258.
- Falkengren-Grerup, U., Brunet, J., Diekmann, M., 1998. Nitrogen mineralization in deciduous forest soils in south Sweden in gradients of soil acidity and deposition. *Environmental Pollution* 102, 415-420.
- Falkengren-Grerup, U., Schottelndreier, M., 2004. Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils. *Plant Ecology* 172, 51-62.
- Faure, J.-D., Meyer, C., Caboche, M., 1998. Assimilation du nitrate: nitrate et nitrite réductases. In: Morot-Gaudry, J.-F. (Ed.), *Assimilation de l'azote chez les plantes*. INRA, p. 422.
- Fierer, N., Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 626-631.
- Filip, Z., Preusse, T., 1985. Phenoloxidierende Enzyme - Ihre Eigenschaften und Wirkungen im Boden. *Pedobiologia* 28, 133-142.
- Fillery, I.R.P., 1983. Biological Denitrification. In: Freney, J.R., Simpson, J.R. (Eds.), *Gaseous loss of Nitrogen from Plant-Soil Systems*. Marinus Nijhoff, Boston, MA, pp. 33-64.
- Finlay, R.D., Ek, H., Odham, G., Söderström, B., 1989. Uptake translocation and assimilation of nitrogen from ¹⁵N-labelled ammonium and nitrate sources by internal

- ectomycorrhizal system of *Fagus sylvatica* infected with *Paxillus involutus*. *New phytologist* 113, 47-55.
- Finlay, R.D., Frostegard, A., Sonnerfeldt, A.M., 1992. Utilization of organic and inorganic nitrogen sources by ectomycorrhizal fungi in pure culture and in symbiosis with *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. *New phytologist* 120, 105-115.
- Flaig, H., Mohr, H., 1992. Assimilation of nitrate and ammonium by Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings under conditions of high nitrogen supply. *Physiologia Plantarum* 84, 568-576.
- Garten, C.T., Hanson, P.J., 1990. Foliar retention of ¹⁵N-nitrate and ¹⁵N-ammonium by red maple (*Acer rubrum*) and white oak (*Quercus alba*) leaves from simulated rain. *Environmental and experimental botany* 30, 333-342.
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. Ecoplant: a forest site database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of Vegetation Science* 16, 257-260.
- Gessler, A., 2001. Nitrogen balance of beech trees in a nitrogen saturated forest ecosystem. *Forstarchiv* 72, 118-122.
- Gessler, A., Rienks, M., Rennenberg, H., 2002. Stomatal uptake and cuticular adsorption contribute to dry deposition of NH₃ and NO₂ to needles of adult spruce (*Picea abies*) trees. *New phytologist* 156, 179-194.
- Gessler, A., Schneider, S., Sengbusch, D.v., Weber, P., Hanemann, U., Huber, C., Rothe, A., Kreuzer, 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 phytologist* 138, 275-285.
- Giardina, C.P., Ryan, M.G., Hubbard, R.M., Binkley, D., 2001. Tree species and soil textural controls on carbon and nitrogen mineralization rates. *Soil Science Society of America Journal* 65, 1272-1279.
- Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W., 1998. *Le sol vivant. Bases de pédologie et de Biologie des sols*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Lausanne.
- Godbold, D.L., 1991. Aluminium decreases root growth and calcium and magnesium uptake in *Picea abies* seedlings. In: Wright, e.a. (Ed.), *Plant soil interactions at low pH*. Kluwer Acad Publ, pp. 747-753.
- Gomez-Guerrero, A., Chavez-Aguilar, G., Fenn, M.E., Vargas-Hernandez, J., Horwath, W.R., 2008. Foliar nitrogen uptake in simulated wet deposition in *Abies religiosa*. *INTERCIENCIA* 33, 429-434.
- Goodale, C.L., Aber, J.D., 2001. The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11, 253-267.
- Gosz, J.R., Likens, G.E., Bormann, F.H., 1973. Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook Forest, New Hampshire. *Ecological Monographs* 43, 173-191.
- Gower, S.T., Son, Y., 1992. Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations. *Soil Science Society of America Journal* 56, 1959-1966.
- Grignon, C., Thibaud, J.B., Lamaze, T., 1998. Transport du nitrate par la racine. In: Morot-Gaudry, J.-F. (Ed.), *Assimilation de l'azote chez les plantes*. INRA, p. 422.
- Gundersen, P., Emmett, B.A., Kjonaas, O.J., Koopmans, C.J., Tietema, A., 1998. Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management* 101, 37-55.
- Harrison, K.A., Bol, R., Bardgett, R.D., 2007. Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology* 88, 989-999.

- Hart, S.C., Binkley, D., Perry, D.A., 1997. Influence of red alder on soil nitrogen transformations in two conifer forests of contrasting productivity *Soil Biology & Biochemistry* 29, 1111-1123.
- Hart, S.C., Nason, G.E., Myrold, D.D., Perry, D.A., 1994a. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75, 880-891.
- Hart, S.C., Stark, J.M., Davidson, E.A., Firestone, M.K., 1994b. Nitrogen mineralization, immobilization and nitrification. In: Weaver, R.W. (Ed.), *Methods of soil analysis: microbiological and biochemical properties*. Soil Science Society of America, Madison, WI, pp. 985-1018.
- Hättenschwiler, S., Vitousek, P.M., 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 238-243.
- Hawkins, B.J., Boukcim, H., Plassard, C., 2008. A comparison of ammonium, nitrate and proton net fluxes along seedling roots of Douglas-fir and lodgepole pine grown and measured with different inorganic nitrogen sources. *Plant, Cell and Environment* 31, 278-287.
- Haynes, R.J., 1986. *Mineral nitrogen in the plant-soil system*. Academic press, Orlando San Diego New York Austin Boston London Tokyo Toronto.
- He, J., Shen, J., Zhang, L., Zhu, Y., Zheng, Y., Xu, M., Di, H.J., 2007. Quantitative analyses of the abundance and composition of ammonia-oxidizing bacteria and ammonia-oxidizing archaea of a Chinese upland red soil under long-term fertilization practices. *Environmental Microbiology* 9, 2364-2374.
- Herbauts, J., 1974. Evaluation de la disponibilité potentielle en azote minéral dans différents types forestiers lorrains. In: Université de Nancy I, Nancy, p. 66.
- Hirobe, M., Koba, K., Tokuchi, N., 2003. Dynamics of the internal soil nitrogen cycles under moder and mull forest types on a slope in a *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *Ecological Research* 18, 53-64.
- Hodge, A., Robinson, D., Fitter, A., 2000. Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen? *Trend in Plant Science* 5, 304-308.
- Hooper, A.B., Vannelli, T., Bergmann, D.J., Arciero, D.M., 1997. Enzymology of the oxidation of ammonia to nitrite by bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek* 71, 59-67.
- Howard, P.J.A., Howard, D.M., 1991. Inhibition of nitrification by aqueous extracts of tree leaf litters. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 28, 255-264.
- Hübner, C., Redl, G., Wurst, F., 1991. In situ methodology for studying N mineralization in soils using anion exchange resins. *Soil Biology & Biochemistry* 23, 701-702.
- Hyman, M.R., Arp, D.J., 1992. $^{14}\text{C}_2\text{H}_2$ and $^{14}\text{CO}_2$ -labeling studies of the de novo synthesis of polypeptides by *Nitrosomonas europaea* during recovery from acetylene and light inactivation of ammonia monooxygenase. *Journal of Biological Chemistry* 267, 1534-1545.
- Jackson, L.E., Schimel, J.P., Firestone, M.K., 1989. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 21, 409-415.
- Janssen, B.H., 1996. Nitrogen mineralization in relation to C:N ratio and decomposability of organic materials. *Plant and Soil* 181, 39-45.
- Janzen, H.H., Campbell, C.A., Brandt, S.A., Lafond, G.P., Townley-Smith, L., 1992. Light-fraction organic matter in soils from long-term crop rotations. *Soil Science Society of America Journal* 56, 1799-1806.
- Jones, D., Kielland, K., 2002. Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 209-219.

- Joshi, A.B., Vann, D.R., Johnson, A.H., Miller, E.K., 2003. Nitrogen availability and forest productivity along a climosequence on Whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1880-1891.
- Jussy, J.H., 1998. Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement racinaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide. Effet de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols. In. Université Henri Poincaré, Nancy - I, p. 161.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B., Bienaimé, S., 2004. N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry* 69, 241-262.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Ranger, J., 2000. Production and root uptake of mineral nitrogen in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Beaujolais Mounts. *Forest Ecology and Management* 128, 197-209.
- Kanerva, S., Kitunen, V., Kiikkilä, O., Loponen, J., Smolander, A., 2006. Response of soil C and N transformations to tannin fractions originating from Scots pine and Norway spruce needles. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 1364-1374.
- Kaye, J.P., Hart, S.C., 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 139-143.
- Kemmitt, S.J., Wright, D., Goulding, K.W.T., Jones, D.L., 2006. pH regulation of carbon and nitrogen dynamics in two agricultural soils. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 898-911.
- Kerley, S.J., Read, D.J., 1995. The biology of mycorrhizal in the Ericaceae. XVIII. Chitin degradation by *Hymenoscyphus ericae* and transfer of chitin-nitrogen to the host plant. *New phytologist* 131, 369-375.
- Kielland, K., 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* 75, 2373-2383.
- Killham, K., 1990. Nitrification in coniferous forest soil. *Plant and Soil* 128, 31-44.
- Kirby, K.J., 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry* 61, 317-338.
- Klinka, K., Chen, H.Y.H., Wang, Q., De Montigny, L., 1996. Forest canopies and their influence on understory vegetation in early-seral stands on West Vancouver island. *Northwest Science* 70, 193-200.
- Knapp, C.W., Graham, D.W., 2007. Nitrite-oxidizing bacteria guild ecology associated with nitrification failure in a continuous-flow reactor. *FEMS Microbiology Ecology* 62, 195 - 201.
- Korsaeth, A., Molstad, L., Bakken, L.R., 2001. Modelling the competition for nitrogen between plants and microflora as a function of soil heterogeneity. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 215-226.
- Kowalchuk, G.A., Bodelier, P.L.E., Heilig, H.J.G., Stephen, J.R., Laanbroek, H.J., 1998. Community analysis of ammonia-oxidising bacteria, in relation to oxygen availability in soils and root-oxygenated sediments, using PCR, DGGE and oligonucleotide probe hybridisation. *FEMS Microbiology Ecology* 27, 339-350.
- Kraus, T.E.C., Dahlgren, R.A., Zasoski, R.J., 2003. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems, a review. *Plant and Soil* 256, 41 - 66.
- Kraus, T.E.C., Zasoski, R.J., Dahlgren, R.A., Horwath, W.T., Preston, C.M., 2004. Carbon and nitrogen dynamics in a forest soil amended with purified tannins from different plant species. *Soil Biology & Biochemistry* 36, 309 - 321.
- Kronzucker, H.J., Glass, A.D.M., Siddiqi, M.Y., 1995a. Nitrate induction in spruce: an approach using compartmental analysis. *Planta* 196, 683-690.

- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1995b. Analysis of $^{13}\text{NH}_4^+$ efflux in spruce roots: a test case for compartment identification in efflux analysis. *Plant Physiology* 109, 481-490.
- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1995c. Compartmentation and flux characteristics of ammonium in spruce. *Planta* 196, 691-698.
- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1995d. Compartmentation and flux characteristics of nitrate in spruce. *Planta* 196, 674-682.
- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1995e. Kinetics of NO_3^- influx in spruce. *Plant Physiology* 109, 319-326.
- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1996. Kinetics of NH_4^+ Influx in Spruce. *Plant Physiology* 110, 773-779.
- Kronzucker, H.J., Siddiqi, M.Y., Glass, A.D.M., 1997. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature* 385, 59-61.
- Kubartova, A., Moukoui, J., Beguiristain, T., Ranger, J., Berthelin, J., 2007. Microbial diversity during cellulose decomposition in the different forest stands: I. Microbial communities and environmental conditions. *Microbial Ecology* 54, 393-405.
- Landmann, G., Ulrich, E., Kaennel, M., 1991. Les émissions d'ammoniac: leurs origines et leur effet sur les écosystèmes forestiers. Rapport programme DEFORPA.
- Le Tacon, F., 1976. La présence de calcaire dans le sol influence sur le comportement de l'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link.) et du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra nigricans* HOST.). In: Institut National Polytechnique de Lorraine, [Nancy], p. 214.
- Le Tacon, F., Timbal, J., 1972. A propos des conditions écologiques des hêtraies dans le Nord-Est et le Nord-Ouest de la France. *Revue Forestière Française* 3, 187-200.
- Leadley, P., Reynolds, J., Chapin III, F.S., 1997. A model of nitrogen uptake by *Eriophorum vaginatum* roots in the field: ecological implications. *Ecological Monographs* 67, 1-22.
- Leininger, S., Urich, T., Schloter, M., Schwark, L., Qi, J., Nicol, G.W., Prosser, J.I., Schuster, S.C., Schleper, C., 2006. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 442, 806-809.
- Lejon, D.P.H., Chaussod, R., Ranger, J., Ranjard, L., 2005. Microbial community structure and density under different tree species in an Acid Forest Soil (Morvan, France). *Microbial Ecology* 50, 614-625.
- Lemée, G., 1967. Investigation sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers in situ. *Oecologia Plantarum* 2, 285-324.
- Li, X.-G., Rengel, Z., Mapfumo, E., Singh, B., 2007. Increase in pH stimulates mineralization of 'native' organic carbon and nitrogen in naturally salt-affected sandy soils. *Plant and Soil* 290, 269-282.
- Lipson, D., Monson, R., 1998. Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra. *Oecologia* 113, 406-414.
- Lovett, G.M., Lindberg, S.E., 1986. Dry deposition of nitrate to a deciduous forest. *Biogeochemistry* 2, 137-148.
- Magenot, F., Toutain, F., 1980. Les litières. In: Pesson, P. (Ed.), *Actualités d'écologie forestière. Sol, flore, faune*. Gauthier-villars, Bordas, Paris, pp. 3-59.
- Mahli, S.S., McGill, W.B., Hyborg, M., 1990. Nitrate Losses in Soil: Effect of Temperature, Moisture and Substrate Concentration. *Soil Biology & Biochemistry* 22, 773-787.
- Malhi, S.S., McGill, W.B., 1982. Nitrification in three Alberta soils: effect of temperature, moisture and substrate concentration. *Soil Biology & Biochemistry* 14, 393-399.
- Mangenot, F., 1980. Les litières forestières. Signification écologique et pédologique. *Revue Forestière Française* 4, 339-355.

- Mareschal, L., 2008. Effet des substitutions d'essences forestières sur l'évolution des sols et de leur minéralogie : bilan après 28 ans dans le site expérimental de Breuil (Morvan). In. UHP, Nancy, p. 329.
- Marques, R., 1996. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas (*Pseudotsuga menziessii* (Mirb.) Franco) dans les Monts du Beaujolais (France). In. ENGREF, Nancy, p. 240.
- 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.
- Melillo, J.M., Aber, J.D., Muratore, J.F., 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63, 621-626.
- Mengel, K., 1996. Turnover of organic nitrogen in soils and its availability to crops. *Plant and Soil* 181, 83-93.
- Mincer, T.J., Church, M.J., Taylor, L.T., Preston, C., Karl, D.M., DeLong, E.F., 2007. Quantitative distribution of presumptive archaeal and bacterial nitrifiers in Monterey Bay and the North Pacific Subtropical Gyre. *Environmental Microbiology* 9, 1162-1175.
- Morot-Gaudry, J.-F., Orsel, M., Diaz, C., Daniel-Vedele, F., Masclaux-Daubresse, C., 2006. Absorption et assimilation du nitrate et recyclage de l'azote organique chez les plantes : intérêt pour le colza. *Oléagineux corps gras lipides* 13, 393-402.
- Moukoui, J., 2006. Effet des essences forestières sur la biodégradation des matières organiques: impact sur la dynamique et le cycle du carbone, de l'azote et des éléments minéraux. In. Université Henri Poincaré, Nancy, p. 255.
- Müller, M.M., Sundman, V., Skujins, 1980. Denitrification in low pH spodosols and peats determined with the acetylene inhibition method. 40, 235-239.
- Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D., Melillo, J.M., 1983. Leaf litter production and soil organic matter dynamics along a nitrogen-availability gradient in Southern Wisconsin (USA). *Canadian Journal of Forest Research* 13, 12-21.
- Nadelhoffer, K.J., Fry, B., 1988. Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal* 52, 1633-1640.
- Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Shaver, G.R., Laundre, J.A., 1991. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology* 72, 242-253.
- Näsholm, T., Ekblad, A., Nordin, A., Giesler, R., Höglberg, M., Höglberg, P., 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen. *Nature* 392, 914-916.
- Neill, C., Piccolo, M.C., Melillo, J.M., Steudler, P.A., Cerri, C.C., 1999. Nitrogen dynamics in Amazon forest and pasture soils measured by ¹⁵N pool dilution. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 567-572.
- Nicol, G.W., Leininger, S., Schleper, C., Prosser, J.I., 2008. The influence of soil pH on the diversity, abundance and transcriptional activity of ammonia oxidizing archaea and bacteria. *Environmental Microbiology* 10(11), 2966-2978.
- Nicol, G.W., Schleper, C., 2006. Ammonia-oxidising Crenarchaeota: important players in the nitrogen cycle? *Trends in Microbiology* 14, 207-212.
- Nohrstedt, H.O., Sikström, U., Ring, E., Näsholm, T., Höglberg, P., Persson, T., 1996. Nitrate in soil water in three Norway spruce stands in southwest Sweden as related to N-deposition and soil, stand and foliage properties. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 836-848.
- Norden, U., 1994a. Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9, 1-8.
- Norden, U., 1994b. Leaf litterfall concentrations and fluxes of elements in deciduous tree species. *Scandinavian Journal of Forest Research* 9, 9-16.

- Northup, R.R., Yu, Z.S., Dahlgren, R.A., Vogt, K.A., 1995. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature* 377, 227-229.
- Norton, J.M., 2000. Nitrogen mineralization Immobilisation Turnover. In: Sumner, M.E. (Ed.), *Handbook of Soil science*. CRC PRESS, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C., pp. C148-C180.
- Norton, J.M., Alzerreca, J.J., Suwa., Y., Klotz, M.G., 2002. Diversity of ammonia monooxygenase operon in autotrophic ammonia-oxidizing bacteria *Archives of Microbiology* 177, 139-149.
- Norton, J.M., Firestone, M.K., 1996. N dynamics in the rhizosphere of *Pinus ponderosa* seedlings. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 351-362.
- Nugroho, R.A., Röling, W.F.M., Laverman, A.M., Verhoef, H.A., 2006. Net nitrification rate and presence of Nitrosospira cluster 2 in acid coniferous forest soils appear to be tree species specific. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 1166-1171.
- Nugroho, R.A., Röling, W.F.M., Laverman, A.M., Verhoef, H.A., 2007. Low nitrification rates in acid Scots pine forest soils are due to pH-related factors. *Microbial Ecology* 53, 89-97.
- Pardo, L.H., Hemond, H.F., Montoya, J.P., Fahey, T.J., Siccama, T.G., 2002. Response of the natural abundance of ^{15}N in forest soils and foliage to high nitrate loss following clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1126-1136.
- Parker, G.G., 1993. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Advances in Ecological Research* 13, 58-135.
- Pastor, J., Aber, J.D., McClaugherty, C.A., Melillo, J.M., 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65, 256-268.
- Persson, T., Rudebeck, A., Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Priemé, A., Dambrine, E., Karlsson, P.S., Sjöberg, R.M., 2000. Soil nitrogen turnover - Mineralisation, nitrification and denitrification in European forest soils. In: Schulze, E.D. (Ed.), *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 297-331.
- Pesek, J., Stanford, G., Case, N.L., 1971. Nitrogen Production and Use. In: Olson, R.A. (Ed.), *Fertilizer Technology and Use*. Soil Sci. Soc. am., Madison, WI, pp. 217-269.
- Phoenix, G.K., Hicks, W.K., Cinderby, S., Kuylenstierna, J.C.I., Stock, W.D., Dentener, F.J., Giller, K.E., Austin, A.T., Lefroy, R.D.B., Gimeno, B.S., Ashmore, M.R., Ineson, P., 2006. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology* 12, 470-476.
- Pietri, J.C.A., Brookes, P.C., 2008. Nitrogen mineralization along a pH gradient of a silty loam UK soil. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 797-802.
- 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.
- Ponette, Q., Ulrich, E., Brethes, A., Bonneau, M., Lanier, M., 1997. RENECOFOR, Chimie des sols dans 102 peuplements du réseau. Office National des Forêts, Département des Recherches Techniques.
- Ponge, J.F., Vannier, G., Arpin, P., David, J.F., 1986. Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. Intérêt sylvicole. *Revue Forestière Française* 38, 509-516.
- Pörtl, K., Zechmeister-Boltenstern, S., Wanek, W., Ambus, P., Berger, T.W., 2007. Natural ^{15}N abundance of soil N pools and N_2O reflect the nitrogen dynamics of forest soils. *Plant and Soil* 295, 79-94.

- Powlson, D.S., Barraclough, 1993. Mineralization and assimilation in soil-plant systems. In: Knowles, R., Blackburn, T.H. (Eds.), Nitrogen Isotope techniques. Academic Press, San Diego, CA., pp. 209-242.
- Prescott, C.E., Preston, C.M., 1994. Nitrogen mineralization and decomposition in forest floors in adjacent plantations of western red cedar, western hemlock, and douglas-fir. 24, 2424-2431.
- Priha, O., Hallantie, T., Smolander, A., 1999. Comparing microbial biomass, denitrification enzyme activity, and numbers of nitrifiers in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings by microscale methods. Biology and Fertility of Soils 30, 14-19.
- Prince, R.C., George, G.N., 1997. The remarkable complexity of hydroxylamine oxidoreductase. Nature Structural Biology 4, 247-250.
- Purkhold, U., Pommerening-Röser, A., Juretschko, S., Schmid, M.C., Koops, H.-P., Wagner, M., 2000. Phylogeny of All Recognized Species of Ammonia Oxidizers Based on Comparative 16S rRNA and amoA Sequence Analysis: Implications for Molecular Diversity Surveys. Applied and Environmental Microbiology 66, 5368-5382.
- Raab, T., Lipson, D., Monson, R., 1999. Soil amino acid utilization among species of the Cyperaceae: plant and soil processes. Ecology 78, 335-347.
- Raison, R.J., Connell, M.J., Khanna, P.K., 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N in situ. Soil Biology & Biochemistry 19, 521-530.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecoite, A., Dupont, P., Keller, R., 1989. Flore forestière française. Guide écologique illustré. Institut pour le développement Forestier, Paris.
- Ranger, J., Andreux, F., Bienaimé, S., Berthelin, J., Bonnaud, P., Boudot, J.P., Bréchet, C., Buée, M., Calmet, J.P., Chaussod, R., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gerard, F., Jaffrain, J., Lejon, D., Le Tacon, F., Lévêque, J., Maurice, J.P., Merlet, D., Moukoumi, J., Munier-Lamy, C., Nourisson, G., Pollier, B., Ranjard, L., Simonsson, M., Turpault, M.P., Vairelles, D., Zeller, B., 2004. Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier, sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). In. INRA, Nancy, p. 201.
- Reich, P.B., Grigal, D.F., Aber, J.D., Gower, S.T., 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. Ecology 78, 335-347.
- Reich, P.B., Peterson, D.W., Wedin, D.A., Wrage, K., 2001. Fire and vegetation effects on productivity and nitrogen cycling across a forest-grassland continuum. Ecology 82, 1703-1719.
- Reydellet, I., Laurent, F., Olivier, R., Siband, P., Ganry, F., 1997. Quantification par méthode isotopique de l'effet de la rhizosphère sur la minéralisation de l'azote (cas d'un sol ferrugineux tropical). Agronomie 320, 843-847.
- Riederer, M., 1989. The cuticles of conifers: structure, composition and transport properties. In: Schulze, E.D., Lange, O.L., Oren, R. (Eds.), Forest decline and air pollution. A study of Spruce on acid soils. Springer, Berlin, pp. 157-188.
- Robertson, G.P., Klingensmith, K.M., Klug, M.J., Paul, E.A., Crium, J.R., Ellis, B.G., 1997. Soil resources, microbial activity, and primary production across an agricultural ecosystem. Ecological Applications 7, 158-170.
- Ross, D.J., Tate, K.R., 1993. Microbial C and N in litter and soil of a southern Beech (*Nothofagus*) forest: Comparison of measurement procedures. Soil Biology & Biochemistry 25, 467-475.
- Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M.,

- Mooney, H.A., Osterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Schimel, J.P., Chapin, F.S.I., 1996. Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen *in situ*: Plant compete well for amino acid N. *Ecology* 77, 2142-2147.
- Schinner, F., Sonnleitner, R., 1996. *Bodenökologie: Mikrobiologie und Bodenenzymatik, Band I: Grundlagen, Klima, Vegetation und Bodentyp*. Springer Verlag, Berlin.
- Schöttelndreier, M., Falkengren-Grerup, U., 1999. Plant induced alteration in the rhizosphere and the utilisation of soil heterogeneity. *Plant and Soil* 209, 297-309.
- Schulze, E.D., 2000. *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems*. Springer, Berlin.
- Scott, N.A., Binkley, D., 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111, 151-159.
- Scott, N.A., Parfitt, R.L., Ross, D.J., Salt, G.J., 1998. Carbon and nitrogen transformations in New Zealand plantation forest soils from sites with different N status. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 967-976.
- Sierra, J., 1997. Temperature and soil moisture dependence of N mineralization in intact soil cores. *Soil Biology & Biochemistry* 9/10, 1557-1563.
- Sievering, H., Tomaszewski, T., Torizzo, J., 2007. Canopy uptake of atmospheric N deposition at a conifer forest: Part I - Canopy N budget, photosynthetic efficiency and net ecosystem exchange. *TELLUS B* 59, 483-492.
- Sigunga, D.O., Janssen, B.H., Oenema, O., 2002. Denitrification Risks in Relation to Fertilizer Nitrogen Losses from Vertisols and Phaeozems. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 33, 561-578.
- Skeffington, R.A., Wilson, E.J., 1988. Excess nitrogen deposition: Issues for consideration. *Environmental Pollution* 54, 159-184.
- Smolander, A., Loponen, J., Suominen, K., Kitunen, V., 2005. Organic matter characteristics and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Betula pendula* and *Picea abies*. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1309 - 1318.
- Söderlund, R., Svensson, B.H., 1976. The global nitrogen cycle. *Ecological Bulletins* 22, 23-73.
- Son, Y., Lee, I.K., 1997. Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and oak in central Korea. *Annales des Sciences Forestières* 54, 1-8.
- Staaf, H., 1982. Plant nutrients changes in beech leaves during senescence as influenced by site characteristics. *Acta Oecologia* 3, 8-17.
- Stanford, G., Smith, S.J., 1972. Nitrogen mineralization potential of soils. *Soil Science Society of America Proceeding* 38, 103-107.
- Stark, J.M., Hart, S.C., 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* 358, 61-64.
- Ste-Marie, C., Paré, D., 1999. Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology & Biochemistry* 31, 1579-1589.
- Stephen, J.R., McCaig, A.E., Smith, Z., Prosser, J.I., Embley, T.M., 1996. Molecular diversity of soil and marine 16S rRNA gene sequences related to b-subgroup ammonia-oxidizing bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 62, 4147-4154.
- Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O., Gowing, D.J., 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* 303, 1876-1879.
- Subbarao, G.V., Ishikawa, T., Ito, O., Nakahara, K., Wang, H.Y., Berry, W.L., 2006. A bioluminescence assay to detect nitrification inhibitors released from plant roots; case study with *Brachiaria humidicola* *Plant and Soil* 288, 101 -112.

- Subbarao, G.V., Rondon, M., Ito, O., Ishikawa, T., Rao, I.M., Nakahara, K., Carlos Lascano, Berry, W.L., 2007. Biological nitrification inhibition (BNI) - is it a widespread phenomenon ? *Plant and Soil* 294, 5-18.
- Suominen, K., Kitunen, V., Kotiaho, T., Ketola, R., Smolander, A., 2001. Concentrations of volatile monoterpenes in forest soil microair under *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, and *Betula pendula*. In: Weber, J., Jamroz, E., Drozd, J., Karczewska, A. (Eds.), *Biochemical processes and cycling of elements in the environment*. Polish society for humic substances, Wroclaw, Poland, pp. 371-372.
- Sutton, M.A., Schjorring, J.K., Wyers, G.P., 1995. Plant-atmosphere exchange of ammonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 351, 261-278.
- Suzuki, I., Dular, U., Kwok, S.C., 1974. Ammonia or ammonium ions as substrates for oxidation by *Nitrosomonas europaea* cells and extracts. *Journal of Bacteriology* 120, 556-558.
- Templer, P., Findlay, S., Lovett, G., 2002. Soil microbial biomass and nitrogen transformations among five tree species of the Catskill Mountains, New York, USA. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 607 - 613.
- Templer, P.H., Arthur, M.A., Lovett, G.M., Weathers, K.C., 2007. Plant and soil natural abundance $\delta^{15}\text{N}$: indicators of relative rates of nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Oecologia* 153, 399-406.
- Thimonier, A., 1994. Changement de la végétation et des sols en foret tempérée Européenne au cours de la période 1970 - 1990. In: Université Paris XI Orsay, Paris, p. 178.
- Tomaszewski, T., Boyce, R.L., Sievering, H., 2003. Canopy uptake of atmospheric nitrogen and new growth nitrogen requirement at a Colorado subalpine forest. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 2221-2227.
- Tourna, M., Freitag, T.E., Nicol, G.W., Prosser, J.I., 2008. Growth, activity and temperature responses of ammonia oxidising archaea and bacteria in soil microcosms. *Environmental Microbiology* 10, 1357-1364.
- Tourraine, B., Daniel-Vedele, F., Forbe, B., 2001. Nitrate uptake and its regulation. In: Lea, P., Morot-Gaudry, J.F. (Eds.), *Plant Nitrogen*. INRA Springer Verlag, pp. 1-36.
- Toutain, F., 1981. Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Revue Forestière Française* 6, 449-477.
- Treusch, A.H., Leininger, S., Kietzin, A., Schuster, S.C., Klenk, H.-P., Schleper, C., 2005. Novel genes for nitrite reductase and Amo-related proteins indicate a role of uncultivated mesophilic crenarchaeota in nitrogen cycling. *Environmental Microbiology* 7, 1985-1995.
- Tripathi, N., Singh, R.S., 2007. Cultivation impacts nitrogen transformation in Indian forest ecosystems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 77, 233-243.
- Van Breemen, N., 2002. Nitrogen cycle: Natural organic tendency. *Nature* 415, 381 - 382.
- Van Breemen, N., Mulder, J., Van Grisven, J.J.M., 1987. Impacts of acid atmospheric deposition on woodland soils in the Netherlands: II. Nitrogen transformations. *Soil Science Society of America Journal* 51, 1634-1640.
- Van Cleve, K., Yarie, J., Erickson, R., Dyrness, C.T., 1993. Nitrogen mineralization and nitrification in successional ecosystems on the tanana River floodplain, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 970-978.
- Van Miegroet, H., Cole, D.W., 1985. Acidification sources in red Alder and Douglas fir Soils-Importance of Nitrification. *Soil Science Society of America Journal* 49, 1274-1279.
- Vervaet, H., Massart, B., Boeckx, P., 2002. Use of principal component analysis to assess factors controlling net N mineralization in deciduous and coniferous forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 36, 93-101.

- Vitousek, P.M., Gosz, J.R., Grier, C.C., Mellilo, J.M., Reiners, W.A., 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs* 52, 155-177.
- Wang, M.Y., Glass, A.D.M., Shaff, J.E., Kochian, L.V., 1994. Ammonium uptake by rice roots III. *Plant Physiology* 104, 899-906.
- Wang, M.Y., Siddiqi, M.Y., Ruth, J.J., Glass, A.D.M., 1993. Ammonium uptake by rice roots II. *Plant Physiology* 103, 1259-1267.
- Wang, W.J., Smith, C.J., Chalk, P.M., Chen, D.L., 2001. Evaluating chemical and physical indices of nitrogen mineralization capacity with an unequivocal reference. *Soil Science Society of America Journal* 65, 368-376.
- Ward, B.B., Courtney, K.J., Langenheim, J.H., 1997. Inhibition of *Nitrosomonas europaea* by monoterpenes from coastal redwood (*Sequoia sempervirens*) in whole-cell studies. *Journal of Chemical Ecology* 23, 2583-2598.
- Weier, K.L., Doran, J.W., Power, J.F., Walters, D.T., 1993. Denitrification and the Dinitrogen/nitrous Oxide Ratio as Affected by Soil Water, Available Carbon, and Nitrate. *Soil Science Society of America Journal* 57, 66-72.
- Weissen, F., Hambuckers, A., Van Praag, H.J., Remacle, J., 1990. A decennial control of N-cycle in the Belgian Ardenne forest ecosystems. *Plant and Soil* 128, 59-66.
- Whalen, J.K., Bottomley, P.J., Myrold, D.D., 2000. Carbon and nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction additions to soil. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 1345-1352.
- White, C., 1986. Volatile and water-soluble inhibitors of nitrogen mineralization and nitrification in a ponderosa pine ecosystem. *Biology and Fertility of Soils* 2, 97 - 104.
- Wilson, E.J., Tiley, C., 1998. Foliar uptake of wet-deposited nitrogen by Norway spruce: an experiment using ¹⁵N. *Atmospheric Environment* 32, 513-518.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., Bottner, P., 2000. Decomposition of ¹⁵N-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* 123, 550-559.
- Zhong, Z., Makeschin, F., 2006. Differences of soil microbial biomass and nitrogen transformation under two forest types in central Germany. *Plant and Soil* 283, 287-297.

Chapitre 2.

**Comparing indicators of N status of 50 beech forests
(*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France**

Kasaina Sitraka Andrianarisoa^a, Bernd Zeller^a, Jean Luc Dupouey^b, Etienne Dambrine^a

Published in « Forest Ecology and Management »: doi:10.1016/j.foreco.2009.02.037

^aINRA Nancy, UR 1138, Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux, France

^bINRA-UHP, UMR, Ecologie et Ecophysiologie Forestières, 54280 Champenoux, France

Abstract

We compared different potential indicators of nitrogen (N) availability across 50 beech forests growing on a wide range of soils in northeastern France. Among the 50 sites measured, high elevation acidic soils had the highest potential net N mineralization in the A horizon ($\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$), while low elevation neutral and calcareous soils had the lowest potential net N mineralization. We found that $\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$ was negatively correlated with soil pH ($R^2 = 0.47^{***}$) and positively correlated with microbial C/N ($R^2 = 0.34^{***}$). However, when high elevation sites were excluded from analyses, the relationship between $\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$ and soil pH as well as microbial C/N became weaker ($R^2 = 0.23^{***}$ for both variables). We found no relationship between $\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$ and organic N concentration, soil C/N, or vegetation-based indices for N availability (Ellenberg N and Ecoplant C/N). Bivariate linear regression analyses showed that 69% of the variability in percent nitrification (%Nitrif) was explained by both soil pH (0-5 cm) and soil C/N. Percent nitrification was strongly correlated with vegetation-based indices for N availability. The Ellenberg N and R (pH index) values together explained 74% of the variation in %Nitrif. No relationship was found between %Nitrif and soil $\delta^{15}\text{N}$. Of the 76 plant species evaluated, the probability of presence of 61 plant species was significantly correlated with %Nitrif while the probability of presence of 27 plant species only was correlated with $\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$.

Keywords: Potential net N mineralization; Percent nitrification; pH; soil C/N; microbial biomass; $\delta^{15}\text{N}$; Ellenberg N; Ecoplant C/N; Species distributions.

Chapitre 2.

Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France

1. Introduction

Nitrogen (N) mineralization of organic matter provides ammonium (NH_4^+) and nitrate (NO_3^-) for plants in forest ecosystems with low N inputs. Several environmental factors have been shown to influence net N mineralization and nitrification. Net N mineralization is positively correlated with soil temperature and moisture (Nadelhoffer and Fry, 1988; Nadelhoffer et al., 1991; Jussy, 1998; Joshi et al., 2003), organic N concentration in O horizons (Pastor et al., 1984; Van Cleve et al., 1993; Vervaet et al., 2002) and N content in the entire soil profile (Persson et al., 2000). Net N mineralization is negatively correlated with litter lignin/N ratio (Van Cleve et al., 1993; Scott and Binkley, 1997; Joshi et al., 2003), soil C/N (Janssen, 1996; Côté et al., 2000) and soil pH (Falkengren-Grerup et al., 1998; Li et al., 2007; Pietri and Brookes, 2008). Species identity in plant communities may also directly influence N mineralization and nitrification through specific compounds in their leaf litter, such as pine polyphenols (Northup et al., 1995; Hättenschwiler and Vitousek, 2000) or root exudates (Subbarao et al., 2007).

However, considerable uncertainty remains about the factors that regulate N mineralization. To date, no generalized predictive model using soil properties and environmental parameters has been validated, in part, because the relative influence of the different factors varies by site and, in part, because N mineralization itself is difficult to quantify. Measuring potential net N mineralization (PNM) using a short term laboratory incubation (Stanford et al., 1973; Bonneau, 1980) is easy and allows comparison of many soils under standard conditions (25-28 °C, field capacity). However, laboratory and field conditions may be rather different and the laboratory method does not take into account the effect of field conditions on microorganism activity. Measuring net mineralization and nitrification *in situ* (Lemée, 1967; Raison et al., 1987) is complex and time demanding but takes into account environmental parameters such as temperature and moisture and provides good estimates under field conditions. Temperature and moisture effects on N mineralization have been successfully modelled in various stands in Australia (O'Connell and Rance, 1999; Paul et al., 2002). However, these methods suffer from the bias of removing the influence of plant roots (Jussy et al., 2002). Roots may directly or indirectly influence N mineralization (Van Der Krift and Berendse, 2001; Herman et al., 2006). Removing roots may change the competition between plants and microbes (Kaye and Hart, 1997) and hence mineralization fluxes. An alternative could be the measurement of gross mineralization and gross immobilization fluxes over very short time periods, but this may not eliminate the bias associated with the absence of plants (Tietema, 1998; Zeller et al., 2007). In recent studies, researchers have made measurements of gross mineralization in the presence of plant roots (Templer et al., 2008), but it is not commonly done and therefore not yet possible to assess patterns across soil types. Furthermore, measuring gross fluxes is extremely time consuming and expensive, and often cannot be applied to a large soil set. In addition, possibly because of methodological bias (Watson et al., 2000), the ecological interpretation of such measures might be difficult

(Verchot et al., 2001). Thus, research on practical, simple indicators which could be used to characterize N availability in soil is still justified.

Several simple indicators for N availability have been suggested. Morphological examination of humus or/and measurement of humus C/N ratio is historically used by foresters. Lower mineralization has often been attributed to moder humus types compared to mull humus (Bonneau, 1995) although this view has been challenged (Nicolas et al., 2006).

Microbial biomass, which may represent 1-2% of total soil N, has also been considered a major source of mineralizable N in soil (Paul and Clark, 1996). A linear relationship between microbial biomass N and N mineralization or nitrification has been shown in tropical Indian forest ecosystems (Tripathi and Singh, 2007). Microbial elemental composition and microbial respiration (Hart et al., 1994a) may be used to characterize the soil N dynamics because most N transformations are mediated by micro-organisms.

The isotopic composition of soil or plant N may potentially be used as a natural integrator and tracer of N dynamics in soils (Pardo et al., 2002; Pörtl et al., 2007; Templer et al., 2007). Nitrification commonly discriminates against ^{15}N and leads to NO_3^- that is depleted in ^{15}N relative to the original substrate (Mariotti et al., 1981; Högberg, 1997). If the NO_3^- produced during nitrification exceeds microbial and plant demand and is leached out or lost by denitrification, the residual organic matter pool may become ^{15}N enriched (Nadelhoffer and Fry, 1988; Piccolo et al., 1996). Hence, net N mineralization and/or nitrification has been positively correlated to soil $\delta^{15}\text{N}$ (Jussy et al., 2002; Pardo et al., 2002; Templer et al., 2007), foliar $\delta^{15}\text{N}$ (Garten and VanMiegroet, 1994; Pardo et al., 2006) and to the enrichment factor, $\delta^{15}\text{N}_{\text{Foliar}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Soil}}$ (Garten and VanMiegroet, 1994; Emmett et al., 1998).

The presence of certain plant species has long been used as indicators of the nutrient availability in soils. Indicator values of N availability have been assigned for central European plant species by Ellenberg (1974) and have been widely used by ecologists and foresters in a

much wider geographical zone. These bioindicator values were partly based on field measurements of net mineralization and nitrification in various ecosystems (Ellenberg, 1977) or fertilization experiments, partly on laboratory experiments (Bogner, 1968) but most often, they were extrapolated from these previous measurements using phytosociological relationships between species in plant communities (Ellenberg et al., 1992). More recently, new set of values were published for France based on plant species-soil C/N relationships assessed in a large database of forest ecological parameters (Gégout et al., 2005). The variation of N mineralization and nitrification has been correlated with Ellenberg indicator value in forest (Diekmann et al., 1999; Schaffers and Sykora, 2000; Falkengren-Grerup and Schottelndreier, 2004) and in roadside soils (Schaffers and Sykora, 2000). Furthermore, the Ellenberg N value has also been correlated with the nitrate content and nitrate reductase activity of plants (Gebauer et al., 1988).

The aim of this study was to compare different indicators of N availability including soil and plant parameters (pH and C/N, microbial biomass, soil and foliar $\delta^{15}\text{N}$, foliar N content) or vegetation indicators with soil potential net N mineralization and nitrification across a wide set of sites formerly studied for their vegetation composition (Thimonier et al., 1992; Duquesnay, 1998). Our hypothesis was that using this very large dataset, we would be able to highlight some statistical relationship which could be interpreted in term of processes. In order to exclude any effect of varying dominant tree species and thus to simplify the ecological analysis of the data, we used only beech forest plots from northeastern France on acidic to calcareous soils. Most of sites were chosen for similar climatic conditions at low elevation but a few higher elevation sites were also included.

2. Materials and methods

2.1. Study site and soil types

The study is based on 50 plots of beech forests (*Fagus sylvatica* L.) chosen within a network of 122 beech forests distributed throughout northeastern France. Stands selected were: closed canopy, and cover a large range of soil types (Timbal, 1974). Beech represented more than 80% of the total basal area and was mixed with sessile oak (*Quercus petraea*) and hornbeam (*Carpinus betulus*) mainly. The plot size was 100 to 3000 m² (Thimonier et al., 2000), depending on tree density, in order to include 5 or 6 dominant trees per plot. Stand age varied between 80 and 200 years in 1995 (with a median of 115 years). Elevation ranged from 300 to 1250 m. The climate was intermediate between Atlantic and continental. Mean annual temperature ranged from 6.6 to 9.1 °C and mean annual rainfall from 900 to 1900 mm. The period of snow cover, on average, ranged from a few days at 300 m and to about 3 months at 1000 m. Wet N deposition was homogeneous across the whole of the studied area, about 10 kg N ha⁻¹ yr⁻¹ (Croisé et al., 2002).

Soil and humus type are determined primarily by parent material composition and by climatic factors (Le Tacon and Timbal, 1972). The 50 plots were classified into 10 different soil groups from acidic to calcareous soils (Table 1). High elevation soils developed from granite (Soil group 1, above 900m) were the most acidic soils. Low elevation soils (below 600m) were divided into three subgroups based on pH: acidic soils (Soil groups 2 to 5) developed from granite and sandstone; neutral soils (Soil groups 6 to 8) developed from marly-sandstone; and calcareous soils (Soil groups 9 to 10) developed from hard limestone (Table 1). Soil groups 1 to 3 presented the highest amount of sand (>45%); soil groups 4, 5, 6 and 10

presented the highest amount of silt (>39%) and soil groups 8 and 9 had the highest amount of clay (>58%).

2.2. Soil sampling and analysis

In April 2006, three dominant trees were selected within each plot. Samples of forest floor L(= Oi), F (= Oe) and H(= Oa) layers and mineral soil (8 cm diameter and 0-5 cm depth) were collected in three sampling points (31.6 x 31.6 cm) randomly chosen 2m away from each selected trunk. The three samples collected around each tree were pooled in order to produce one composite sample per layer. The three composite samples per layer were separately transported to laboratory, sieved at 4 mm and stored at 4°C in the dark before analysis. Roots were collected, oven dried at 65°C for 48h and weighted. Moisture was determined by drying aliquots of forest floors and mineral soil for 48h at 65°C and 105°C respectively. Soil pH was measured in deionized water (soil:water ratio 1:10 for forest floors, 1:5 for mineral soil) with a glass electrode. Total C and N were determined by dry combustion (elemental analyzer Carlo Erba NA 1500, Italy) of an aliquot of soil finely ground. The CaCO₃ content of mineral soil samples with pH > 7 was measured using a calcimeter (Duchaufour, 1983). Organic C was computed from the difference between total C and CaCO₃ - C. Organic N was considered as equal to total N because inorganic N (measured as below) represented a very small proportion (0.75%) of total N. Microbial biomass C and N were determined for mineral soil samples (0–5cm) using the chloroform fumigation-extraction method ([Brookes et al., 1985](#); [Vance et al., 1987](#)) (Annexe V). No correction factor was used.

Table 2. Summary of site characteristics by soil group for 50 beech stands.

Soil group	Soil type		Parent material	Mean elevation (m)	Mean annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)	^(†) pH	Number of plots
	^(*) WRB Classification	^(#) CPCS Classification						
High elevation sites								
<i>Most acidic sites</i>								
1	Cambisol umbric	Sol brun humifère d'altitude	Granite	1130	1870	6.6	3.7	5
	Cambisol dystric	Sol acide à mull d'altitude						
	Umbrisol	Brun ocreux						
	Entic Podzol umbric	Ocre podzologique humifère d'altitude						
Low elevation sites								
<i>Acidic sites</i>								
2	Entic Podzol	Sol ocre podzologique	Granite	490	1120	8.7	3.9	5
3	Cambisol dystric	Sols brun acide	Sandstone	400	1070	8.9	4.3	11
4	Cambisol	Sols bruns (calcique ou marmorisé)	Sandstone	410	1150	8.9	4.6	12
5	Luvisol	Sols bruns lessivé	Limestone - Sandstone	380	900	9.1	4.8	7
<i>Neutral sites</i>								
6	Eutric Cambisol	Pelosol vertique	Marl - sandstone	460	940	8.8	5.5	1
7	Luvisol to Calcaric Cambisol	Sols lessivé – rendzine brunifiée	Limestone - marly limestone	320	1080	9.0	6.0	2
8	Colluviosol and Calcaric Cambisol	Sol brun colluvial et Rendzine brunifiée	Limestone - marly limestone	350	1000	9.0	6.5	3
<i>Calcareous sites</i>								
9	Calcaric Cambisol	Rendzine brunifiée	Limestone - marly limestone	380	1020	8.9	7.1	2
10	Calcaric Leptosols	Rendzine	Limestone	430	930	9.0	7.2	2

^(†) Soil types were ranked in ascending order of mineral soil (0–5cm) pH

^(*) WRB: word reference base for soil resources (IUSS Working Group WRB, 2006)

^(#) French classification 1995 (Arrouays et al., 1995).

Natural abundance of ^{15}N in forest floor and mineral soil samples collected in 2006 was measured with a system combining a continuous flow elemental analyser (Carlo Erba NA 1500, Italy) and an isotope ratio mass spectrometer with a dual inlet system (Delta S, ThermoFinnigan, Bremen, Germany) at the laboratory of INRA Champenoux. The accuracy of results was checked using two international standards provided by the IAEA, Vienna: N1 (Ammonium sulphate, $\delta^{15}\text{N} = 0.4\text{‰}$) and NO-3 (Potassium nitrate, $\delta^{15}\text{N} = 4.7\text{‰}$). Results are expressed as parts per mil differences from the standard isotope ratio (N_2 in the air) according to the equation:

$$\delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3, \text{ where } R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N} \text{ and standard is the atmosphere.}$$

Beech leaves from the upper crown of six of the largest DBH trees per plot (Duquesnay et al., 2000) were collected in 1996, but not in 2006. Foliar N and $\delta^{15}\text{N}$ were measured in 2003 on the archived samples collected in 1996. Measurements were made with the same equipment as for soil. The enrichment factor, defined as $\epsilon = \delta^{15}\text{N}_{\text{leaf}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{soil}}$ was computed as a method of normalizing for the spatial heterogeneity in mineral soil (Garten, 1993).

Potential net N mineralization of forest floor (PNM_0) and mineral soil ($\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$) were measured by 42-days laboratory incubation period at 20°C and water content close to field capacity. Inorganic N was extracted at the beginning and at the end of the incubation by shaking 10g of forest floor or 20g of mineral soil with 100ml of K_2SO_4 0.05M solution for 1h. We used this concentration because the 0.5M K_2SO_4 extractant is too concentrated for the determination of soluble C and N (by Shimadzu TOC-V CSN Carbon Analyzer) of soil extracts from fumigated samples. NH_4^+ and NO_3^- concentrations of extracts were determined using continuous flow colorimetry (TRAACS, Bran and Luebbe). During a preliminary study of three sites from Cambic Podzol to Calcaric Cambisol, we compared the ammonium and nitrate content extracted with K_2SO_4 0.05M and KCl 1M and found a significant relationship independent of soil type: $\text{N-NO}_3^- (\text{K}_2\text{SO}_4 \text{ 0.05M}) = \text{N-NO}_3^- (\text{KCl 1M})$; and $\text{N-NH}_4^+ (\text{K}_2\text{SO}_4$

$0.05M) = 0.87 \times N-NH_4^+ (KCl\ 1M) - 0.98$ ($R^2 = 0.95$; $p < 0.001$; $n = 120$). Values of $N-NH_4^+$ were corrected according to this last equation. Potential net N mineralization is given as the amount of total inorganic N accumulated during the incubation period calculated as $mg\ N\ kg^{-1}\ soil\ d^{-1}$. Potential net N mineralization from O + A horizon (PNM_{O+A}) was calculated as the sum of PNM_O and PNM_{0-5cm} and was expressed as $mg\ N\ m^{-2}\ d^{-1}$. The percent nitrification (%Nitrif) is the percentage of the total mineralized N as NO_3^- . It may take a value greater than 100 if $NH_4^+_{final} < NH_4^+_{initial}$.

Potential carbon mineralization of mineral soil samples (PCM_{0-5cm}) was measured during the 5th week of incubation. CO_2 produced by soil respiration was trapped in 15ml 1M NaOH solution during 2 days and was determined by titration. PCM_{0-5cm} was calculated as $mg\ C\ kg^{-1}\ soil\ d^{-1}$.

All data about parameters which were measured or used in this study were presented in Annexe III.

2.3. Species composition and vegetation-based indicators values for N availability

An inventory of all phanerogams, vascular cryptogams and terricolous or humicolous bryophytes (Annexe IV) was made by Thimonier in 1991 (Thimonier, 1994). Four different vertical strata were distinguished: dominant trees, suppressed trees, shrubs and herbaceous. Individual species 'cover-abundance' was separately assessed in each stratum using the ordinal Braun-Blanquet scale: + = very low number of individuals and less than 5% cover; 1 = medium number of individuals and less than 5% cover; 2 = large number of individuals or more than 5% cover; 3 = 25 to 50% cover, whatever the number of individuals; 4 = 50 to 75% cover, whatever the number of individuals; 5 = 75 to 100% cover, whatever the number of individuals. The nomenclature of species follows that of Tutin et al. (1964 -1980).

From the previous floristic inventories, two indices for N availability were calculated for each plot (Thimonier et al., 1992) based on the mean Ellenberg N indicator values (Ellenberg et al., 1992) and EcoPlant C/N indicator values of individual plant species. Ellenberg index of N expresses the affinity of each plant species for N along an ordinal scale, from 1 (low N demanding species) to 9 (nitrophilous species). In the same way, the average Ellenberg R index for acidity was also calculated. It expresses the sensitivity to soil acidity from 1 (acidophilous species) to 9 (calcicolous species). EcoPlant is a phytoecological database, which stores a complete floristic inventory and soil chemical analyses for 4000 sites across France, gathered from hundreds of previous ecological surveys conducted during the second half of the XXth century. For each of the 557 species with more than 10 occurrences in EcoPlant database, an ecological response curve was computed with simple logistic regression models, and a C/N indicator values was derived as the C/N ratio that maximizes the presence probability of the species. Only the upper organo-mineral layer (A1) was taken into account in this calculation (Gégout, 2001; Gégout et al., 2005; Pinto and Gégout, 2005). For the three previous indicator values, we calculated an average for each of our plots, based on presence-absence of species in the herbaceous and shrub strata pooled together:

Average plot indicator value = $\sum_{i=1,n} (\text{species indicator value})/n$.

“n” being the total number of species noted within the herbaceous or shrub strata, and the indicator value being Ellenberg N, Ellenberg R or EcoPlant C/N. Only the herbaceous and shrub strata were taken into account in this analysis because the presence of species in the above strata is usually strongly controlled by silvicultural treatment.

2.4. Statistical analyses

For each site, the mean of the three composite samples of forest floor or mineral soil was calculated and used in subsequent data analyses. The relationships between soil and plant elemental and isotopic composition were examined across all sites (50 plots) using Pearson correlation analysis. Bivariate linear regression analyses were used to investigate the relationships between PCM_{0-5cm} , PNM_{O+A} , PNM_{0-5cm} , %Nitrif or foliar $\delta^{15}N$ and the potential explanatory variables soil pH, organic C, soil C/N, microbial C/N, Ellenberg N and R values and Ecoplant C/N. The PCM_{0-5cm} values of soil group 9 and 10 were removed for data analysis because carbonates dissolution may contribute to soil CO_2 production and lead to an overestimation of C mineralization measure (Bertrand et al., 2007).

Logistic regression analyses were used to identify species whose distribution depended on potential net N mineralization or percent nitrification. In a first step, we built univariate models of presence-absence of each species (all strata pooled) including either PNM_{0-5cm} or %Nitrif as explanatory variables and tested their significance by a chi2 test of the likelihood ratio. In a second step, a bivariate model including pH as additional variable was fitted. This was done to identify cases in which pH ($p < 0.05$) and not PNM_{0-5cm} or %Nitrif ($p > 0.05$) was the main factor which influenced species distribution. In all these regressions, we used a logistic link function and a binomial distribution for errors. Plant species which were present or absent in less than 5 plots were omitted from the analyses. Five high elevation sites were removed because they were outlier values for potential net N mineralization and because vegetation composition may be strongly influenced by cold climate.

Next, we determined the understory species which presented a relationship between their abundance-dominance coefficient and PMN_{0-5cm} or %Nitrif, using Pearson's correlation

analysis. The initial Braun Blanquet scale was recoded from 0 (absence) to 6 (75 to 100% cover).

In the result section, a symbol *** was used to indicate a significant correlation coefficient at $p < 0.001$ level, a symbol ** for $p < 0.01$ level and a symbol * for $p < 0.05$ level. All statistical data analysis was performed using SAS software version 9.00 (SAS 2002, SAS Institute Inc., Cary, NC, USA).

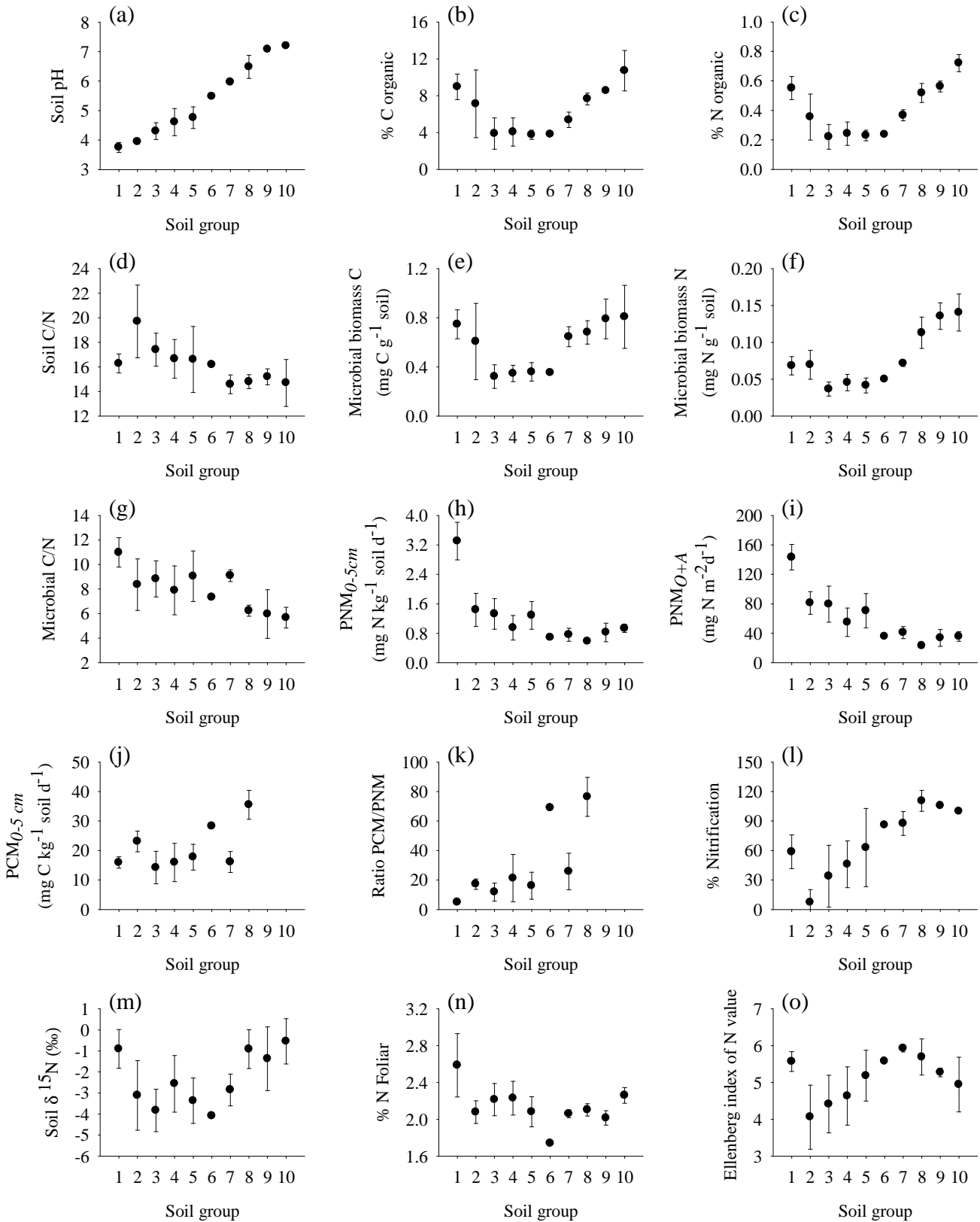


Figure 1.

Soil characteristics (0-5 cm depth) at 50 beech stands in northeastern France: (a) soil pH; (b) Organic C (%); (c) Organic N (%); (d) Soil C/N; (e) Microbial biomass C (mg C g^{-1} soil); (f) Microbial biomass N (mg N g^{-1} soil); (g) Microbial C/N; (h) Potential net N mineralization ($\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$) in 0-5 cm layer ($\text{mg N kg}^{-1} \text{d}^{-1}$); (i) Potential net N mineralization in O and 0-5cm layer (PNM_{O+A}) ($\text{mg N m}^{-2} \text{d}^{-2}$); (j) Potential C mineralization ($\text{PCM}_{0-5\text{cm}}$) in 0-5cm layer ($\text{mg C kg}^{-1} \text{soil d}^{-1}$); (k) Ratio PCM/PNM; (l) Percent nitrification; (m) Soil $\delta^{15}\text{N}$ (‰); (n) Foliar N (%); (o) Ellenberg index of N value. Values are means and error bars are standard deviations. $\text{PCM}_{0-5\text{cm}}$ values measured in calcareous soils were removed because it may be distorted by carbonate contribution. Soil groups were ranked in ascending order of soil pH: **1** Cambisol ; **2** Entic Podzol; **3** Dystric Cambisol; **4** Cambisol; **5** Luvisol ; **6** Eutric Cambisol ; **7** Luvisol to Calcaric Cambisol ; **8** Colluviosol and Calcaric Cambisol ; **9** Calcaric Cambisol ; **10** Calcaric Leptosol.

3. Results

3.1. Soil main characteristics

3.1.1. Forest floor

Humus types varied from Moder at high altitude sites (Soil group 1), Mor (Entic Podzol, group 2), Oligotrophic and Mesotrophic Mull (Dystric Cambisol and Luvisol, groups 3 to 5), eutrophic Mull (Eutric Cambisol and Colluviosol, groups 6 to 8) and calcic Mull (groups 9 and 10). Mean forest floor C/N was ~ 29 in Calcic, Eutrophic and Mesotrophic Mull where only leaf litter was present and varied between 20 and 25 in Oligotrophic Mull, Moder and Mor. Mean forest floor mass across humus types ranged from $0.8 \text{ kg dry matter m}^{-2}$ in Eutrophic Mull to $3.6 \text{ kg dry matter m}^{-2}$ in Mor.

3.1.2. Mineral soil 0-5 cm

Mean soil pH ranged from 3.7 to 7.2 (Table 1) across soil groups; soils at high elevation sites were the most acidic (Figure 1a). Mean soil organic C ranged from 3.7 to 10.7% and mean soil organic N from 0.2 to 0.7% across soil groups (Figure 1b-c). Soil organic C and N concentrations were high in the calcareous soils, Colluviosol and strongly acidic soils (low

elevation Entic Podzol and high elevation sites). Mean soil inorganic N across soil groups varied between 0.001 and 0.005 % and represented 0.4 to 1% of total N (data not shown). Soil C/N was the highest in Entic Podzol and the lowest in neutral and calcareous soils (Figure 1d). Mean microbial biomass C varied between 0.3 and 0.8 mg g⁻¹ across soil groups (Figure 1e) and represented 0.8 to 1.2% of soil organic C. Mean microbial biomass N ranged from 0.04 to 0.14 mg g⁻¹ across soil groups (Figure 1f) and represented 1.3 to 2.4% of soil organic N. Microbial biomass was highest in the very acidic soils (high elevation soils and low elevation Entic Podzol) and at the other end of the pH range in calcareous soils. Microbial biomass C was positively correlated with soil organic C ($R^2 = 0.81^{***}$, $n = 50$) and microbial biomass N was positively correlated with soil organic N ($R^2 = 0.74^{***}$, $n = 50$). Mean microbial C/N decreased from 11 in high elevation soils to 5.7 in Calcaric Leptosols (Figure 1g). Microbial C/N was negatively correlated with soil pH ($R^2 = 0.30^{***}$, $n = 50$).

3.2. N mineralization, percent nitrification and C respiration

Mean potential net N mineralization of mineral soil (0-5cm) across soil groups ranged from 0.58 in the Colluviosol and Calcaric Cambisol (Soil group 8) to 3.30 mg kg⁻¹soil d⁻¹ in high elevation soils (Soil group 1) (Figure 1h). Potential net N mineralization (PNM_{0-5cm}) was negatively correlated with soil pH ($PNM = 8556 \cdot 10^{-pH} + 0.9$; $R^2 = 0.47^{***}$; Figure 2a) and positively with microbial C/N ($R^2 = 0.34^{***}$; Figure 2d). Bivariate linear regression analysis showed that soil $[H^+]$ ($=10^{-pH}$) and microbial C/N explained 57% ($p < 0.0001$) of the variation in PNM_{0-5cm} . When high elevation sites were excluded from analyses, the relationship between PNM_{0-5cm} and soil pH as well as with microbial C/N became weaker ($R^2 = 0.23^{***}$ for both individual variables and $R^2 = 0.30^{***}$ when combined in a bivariate linear regression analysis).

Potential net N mineralization was correlated neither with organic N nor with soil C/N (Figure 2b-2c). For acidic soils only (Soil groups 1 to 5), PNM_{0-5cm} was positively correlated with organic N ($R^2 = 0.47^{***}$) when high elevation sites were included; when they were removed there was no significant correlation. Potential net N mineralization of the O+A horizons (PNM_{O+A}) was positively correlated with PNM_{0-5cm} ($R^2 = 0.85^{***}$) and with $[H^+]$ ($R^2 = 0.44^{***}$). The PNM_{O+A} was highest at high elevation sites and in low elevation acidic soils (where the O layer is the thicker) and lowest on neutral soils (Figure 1i). The percentage means of PNM_{0-5cm} on PNM_{O+A} across soil groups ranged between 73% (Soil group 2) to 106% (Soil group 8). The percentage of PNM_{0-5cm} on PNM_{O+A} increased with increasing pH. Percent nitrification (%Nitrif = the fraction of mineralized N that was converted to NO_3^-) was greater than 85% in neutral and calcareous soils. It was lowest in the Entic Podzol (7%), intermediate in acidic soils and at high elevation sites and highest in calcareous soils. Percent nitrification was positively correlated with soil pH (Figure 3a, $R^2 = 0.54^{***}$) and negatively correlated with soil C/N ($R^2 = 0.51^{***}$, Figure 3b). For similar pH values, %Nitrif was higher at high elevation sites, where the soil C/N was lower. Nitrification was almost absent above a soil C/N of 20. Percent nitrification was correlated neither with soil organic N nor with microbial C/N. Percent nitrification was significantly correlated with the mass of the forest floor ($R^2 = 0.31^{***}$). Bivariate linear regression analysis showed that 69% ($p < 0.0001$) of the variation of %Nitrif was explained by soil pH and soil C/N.

Mean potential C mineralization of mineral soil (0-5cm) was highest in calcareous soils (51 $mg\ C\ kg^{-1}\ soil\ d^{-1}$ for Calcaric Cambisols and 47 $mg\ C\ kg^{-1}\ soil\ d^{-1}$ for Calcaric Leptosols). For the remaining soil groups, mean potential C mineralization ranged from 14 to 35 $mg\ kg^{-1}\ soil\ d^{-1}$ respectively for soil group 1 and 8 (Figure 1j). Potential C mineralization (PCM_{0-5cm}) was positively correlated with organic C ($R^2 = 0.14^{**}$), soil pH ($R^2 = 0.23^{***}$) and microbial biomass N ($R^2 = 0.46^{***}$). PCM_{0-5cm} was correlated neither with soil C/N nor with %Nitrif.

Organic C and pH explained 45% of the variation in PCM_{0-5cm} . When PCM_{0-5cm} was expressed per unit of organic C, the only significant differences were between high elevation sites and the Eutric Cambisol.

No simple relationship was found between PCM_{0-5cm} and PNM_{0-5cm} (Figure 2e). In neutral soils, PCM_{0-5cm} was high while PNM_{0-5cm} was low. Conversely at high elevation sites, PCM_{0-5cm} was low while PNM_{0-5cm} was high. However, PCM_{0-5cm} had intermediate values in Entic Podzols. The ratio PCM_{0-5cm}/PNM_{0-5cm} was high in neutral soils, intermediate in low elevation acidic soils and low at high elevation sites (Figure 1k). The ratio PCM_{0-5cm}/PNM_{0-5cm} was positively correlated with soil pH ($R^2 = 0.64^{***}$) and negatively correlated with microbial C/N ($R^2 = 0.39^{***}$). Neutral soils with low microbial C/N mineralized less N per unit of C mineralized than high elevation sites.

3.3. N mineralization, percent nitrification and $\delta^{15}N$

Across soil groups, mean $\delta^{15}N$ values ranged from -5.6 to -3.8 ‰ for beech foliage, from -4.5 to -2.5 ‰ for the forest floor and from -4.1 to -0.5 ‰ for mineral soil (0-5cm). Leaves were significantly ^{15}N -depleted compared to forest floor which were significantly more depleted than A horizons ($p < 0.0001$) across all sites. Foliar and forest floor $\delta^{15}N$ values were correlated ($\delta^{15}N_{hum} = 0.6 \delta^{15}N_{leaf} - 0.6$, $R^2 = 0.4^{***}$). Foliar $\delta^{15}N$ increased with increasing %Nitrif in A horizons (Figure 3d, $R^2 = 0.19^{**}$) and decreased with increasing soil C/N ($R^2 = 0.22^{***}$). However, together, %Nitrif and soil C/N explained only 23% of foliar $\delta^{15}N$ variability.

Soil $\delta^{15}N$ values (0-5cm) increased significantly with increasing soil organic N across all sites ($R^2 = 0.43^{***}$). Soil $\delta^{15}N$ values were not correlated with pH, PNM_{0-5cm} , or %Nitrif. Soil $\delta^{15}N$ values were higher than forest floor $\delta^{15}N$ at high elevation sites and in neutral soils (Calcaric

Leptosol, Calcaric Cambisol and Colluviosol; Figure 4) where %Nitrif was highest. The enrichment factor ($\epsilon = \delta^{15}\text{N}_{leaf} - \delta^{15}\text{N}_{soil}$) was negatively correlated with organic N in the A horizon ($R^2 = 0.40^{***}$). The enrichment factor was correlated neither with PNM_{0-5cm} nor with %Nitrif.

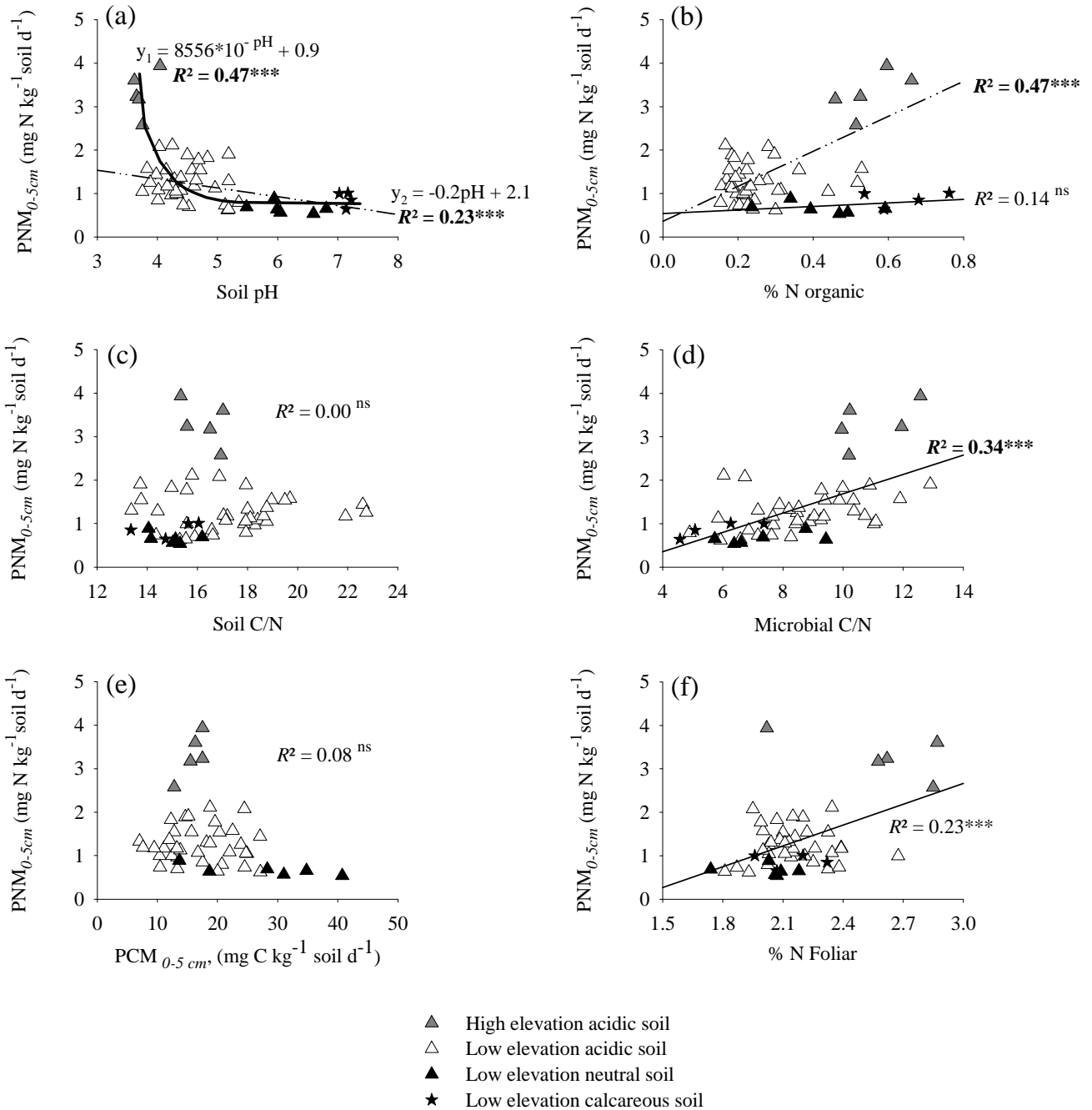


Figure 2.

Relationships between potential net N mineralization (mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) in 0-5 cm layer (PNM_{0-5cm}) and (a) soil pH (solid line is regression when all data are considered; dash-dot line is linear regression when high elevation sites are excluded for analyses); (b) organic N (dash-dot line is linear regression for acidic sites and dotted line for neutral and calcareous sites); (c) soil C/N; (d) microbial C/N (solid line is linear regression relating variables); (e) potential C mineralization (mg C kg⁻¹ soil d⁻¹) in 0-5cm layer (PCM_{0-5cm}); (f) foliar N (solid line is linear regression relating variables); (g) soil δ¹⁵N; (h) foliar δ¹⁵N; (i) Ellenberg index of N value and (j) Ecoplant C/N. The symbol *** indicates a significant R² (p<0.001), ns is not significant.

3.4. N mineralization, percent nitrification and vegetation based indices of N availability

Foliar N concentration was highest at high elevation sites and lowest in the Eutric Cambisol (Figure 1n). Foliar N was positively correlated with PNM_{0-5cm} ($R^2 = 0.23^{***}$) and negatively correlated with PCM_{0-5cm} ($R^2 = 0.43^{***}$). Foliar N was not correlated with soil organic C and N, microbial biomass C and N or %Nitrif.

The Ellenberg N indicator value was highest in neutral soils and in high elevation sites and lowest on Entic Podzols. The Ellenberg N value was negatively correlated with soil C/N ($R^2 = 0.47^{***}$) and positively correlated with soil pH ($R^2 = 0.18^{**}$). The Ellenberg N value was not correlated with PNM_{0-5cm} but was positively correlated with %Nitrif (Figure 3e, $R^2 = 0.51^{***}$). The Ellenberg R value was correlated with pH ($R^2 = 0.61^{***}$) and explained 70% of the variation in %Nitrif. Bivariate linear regression analysis showed that Ellenberg N and R values together explained 74% of the variation in %Nitrif.

The Ecoplant C/N was positively correlated with soil C/N ($R^2 = 0.56^{***}$) and negatively correlated with pH ($R^2 = 0.42^{***}$). The Ecoplant C/N was not correlated with PNM_{0-5cm} , but was strongly correlated with %Nitrif (Figure 3f, $R^2 = 0.66^{***}$). Bivariate linear regression analysis showed that Ecoplant C/N and pH value together explained 74% of the variation in %Nitrif.

Table 2.

Probability of presence of plant species using chi-square tests on logistic regression model with (a) potential net N mineralization only (PNM_{0-5cm}), (b) with both pH and PNM_{0-5cm}, (c) with percent nitrification (%Nitrif) only, and (d) with both pH and %Nitrif in 45 beech forests (altitude less than 800m) in northeastern France. Data about floristic relevés were presented in Annexe IV.

Species	†n	(a) Model 1		(b) Model 2		(c) Model 3		(d) Model 4		Ellenberg N
		PNM _{0-5cm}		pH	PNM _{0-5cm}	%Nitrif		pH	%Nitrif	
<i>Abies alba</i>	10	ns		--	ns	ns		--	+	
<i>Acer campestre</i>	15	--		+++	ns	+++		+++	+++	6
<i>Acer pseudoplatanus</i>	17	ns		+++	++	+++		+++	ns	7
<i>Ajuga reptans</i>	8	ns		ns	ns	+		ns	+	6
<i>Anemone nemorosa</i>	24	ns		+++	+++	+++		+++	ns	
<i>Arum maculatum</i>	13	---		+++	-	+++		+++	ns	8
<i>Athyrium filix-femina</i>	14	ns		ns	ns	ns		ns	+++	6
<i>Atrichum undulatum</i>	24	ns		---	ns	-		---	ns	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	10	ns		+++	ns	+++		+++	+	6
<i>Cardamine pratensis</i>	5	-		ns	-	++		ns	+++	
<i>Carex digitata</i>	7	---		+++	-	+++		+++	ns	4
<i>Carex flacca</i>	8	ns		+++	ns	+++		+++	+	4
<i>Carex pilulifera</i>	21	++		---	ns	---		---	ns	3
<i>Carex sylvatica</i>	18	ns		+	ns	+++		-	+++	5
<i>Carpinus betulus</i>	21	ns		+	ns	++		-	+	
<i>Circaea lutetiana</i>	9	ns		ns	ns	++		ns	+	7
<i>Convallaria majalis</i>	11	ns		+++	ns	++		+++	ns	4
<i>Cornus mas</i>	5	--		+++	ns	++		+++	ns	4
<i>Cornus sanguinea</i>	6	--		+++	ns	+++		+++	ns	
<i>Corylus avellana</i>	17	-		+++	ns	+++		+++	ns	5
<i>Crataegus laevigata</i>	18	---		+++	ns	+++		+++	ns	5
<i>Crataegus monogyna</i>	9	--		+++	ns	+++		+++	+	4
<i>Deschampsia cespitosa</i>	11	ns		ns	ns	++		ns	+++	3
<i>Deschampsia flexuosa</i>	11	ns		---	ns	---		---	ns	
<i>Dicranella heteromalla</i>	19	ns		---	ns	---		---	ns	
<i>Dicranum scoparium</i>	6	ns		---	ns	---		---	ns	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	10	ns		ns	ns	++		ns	+	6
<i>Epilobium montanum</i>	5	ns		ns	ns	+		ns	+	6
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	17	ns		+++	ns	+++		+++	+	5
<i>Eurhynchium striatum</i>	10	--		ns	---	ns		ns	ns	
<i>Fissidens taxifolius</i>	15	---		+	---	+++		-	++	
<i>Fragaria vesca</i>	5	ns		ns	ns	++		ns	++	6
<i>Fraxinus excelsior</i>	19	ns		+++	ns	+++		+++	ns	7
<i>Galeopsis tetrahit</i>	10	ns		ns	ns	ns		ns	ns	6
<i>Galium odoratum</i>	19	-		+++	ns	+++		+++	ns	5
<i>Geum urbanum</i>	6	ns		ns	ns	++		ns	++	7
<i>Hedera helix</i>	30	ns		+++	+	+++		+++	ns	
<i>Ilex aquifolium</i>	6	ns		--	ns	-		--	ns	5
<i>Juncus sp</i>	6	ns		ns	ns	ns		ns	ns	
<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	13	ns		+	ns	+++		-	+++	5
<i>Lathyrus montanus</i>	5	--		+++	ns	++		+++	ns	2
<i>Ligustrum vulgare</i>	7	---		+++	-	+++		+++	ns	3
<i>Lonicera periclymenum</i>	5	ns		ns	ns	ns		ns	ns	4
<i>Lonicera xylosteum</i>	6	ns		+++	ns	+++		+++	ns	6

Table 2. Continuation

Species	(†)n	(a) Model 1		(b) Model 2		(c) Model 3	(d) Model 4		Ellenberg N
		PNM _{0-5cm}		pH	PNM _{0-5cm}	%Nitrif	pH	%Nitrif	
<i>Luzula luzuloides</i>	24	++		---	ns	---	---	ns	4
<i>Luzula pilosa</i>	6	ns		ns	ns	+	ns	+++	4
<i>Melica uniflora</i>	9	ns		ns	ns	+++	ns	+++	6
<i>Milium effusum</i>	18	ns		ns	ns	++	ns	++	5
<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	6	--		+++	ns	+++	+++	ns	5
<i>Oxalis acetosella</i>	8	ns		ns	ns	ns	ns	ns	6
<i>Paris quadrifolia</i>	8	ns		++	ns	++	++	ns	7
<i>Phyteuma spicatum</i>	6	ns		ns	ns	++	ns	++	5
<i>Poa nemoralis</i>	10	ns		ns	ns	ns	ns	+	4
<i>Polygonatum multiflorum</i>	16	+		ns	++	ns	ns	ns	5
<i>Polytrichum formosum</i>	25	+		---	ns	---	---	ns	
<i>Potentilla sterilis</i>	6	ns		ns	ns	+	ns	++	6
<i>Prunus avium</i>	18	ns		ns	ns	ns	ns	ns	5
<i>Prunus spinosa</i>	7	ns		ns	ns	++	ns	+	
<i>Pteridium aquilinum</i>	9	ns		-	ns	--	+	ns	3
<i>Quercus petraea</i>	33	+		ns	ns	--	ns	-	
<i>Ranunculus ficaria</i>	10	ns		ns	ns	+++	ns	+++	7
<i>Rosa arvensis</i>	16	---		+++	ns	+++	+++	++	5
<i>Rubus fruticosus</i>	36	ns		ns	ns	ns	ns	++	
<i>Rubus idaeus</i>	8	+		ns	+	ns	ns	ns	6
<i>Sambucus racemosa</i>	9	++		ns	++	ns	ns	ns	8
<i>Scrophularia nodosa</i>	10	ns		ns	ns	+++	ns	+++	7
<i>Sorbus aria</i>	5	-		+++	ns	++	+++	ns	3
<i>Sorbus aucuparia</i>	5	ns		-	ns	-	-	ns	
<i>Sorbus torminalis</i>	5	ns		+	ns	+	+	ns	4
<i>Stachys sylvatica</i>	5	ns		ns	ns	+	ns	++	7
<i>Thuidium tamariscinum</i>	8	ns		ns	ns	ns	ns	ns	
<i>Veronica officinalis</i>	6	ns		ns	ns	ns	ns	ns	4
<i>Viburnum lantana</i>	5	---		+++	-	+++	+++	ns	4
<i>Viburnum opulus</i>	9	---		+++	ns	+++	+++	ns	6
<i>Vicia sepium</i>	15	-		+++	ns	+++	+++	+++	5
<i>Viola reichenbachiana</i>	16	ns		+	ns	++	-	ns	6

† n is the number of plot where species were observed

(a) Model 1 was $\text{Logit}(p) = \log(p/p-1) = \alpha + \beta \text{PNM}_{soil}$, where p is the probability of presence of plant species.

(b) Model 2 was $\text{Logit}(p) = \log(p/p-1) = \alpha + \beta \text{pH} + \gamma \text{PNM}_{soil}$

(c) Model 3 was $\text{Logit}(p) = \log(p/p-1) = \alpha + \beta \% \text{Nitrif}$

(d) Model 4 was $\text{Logit}(p) = \log(p/p-1) = \alpha + \beta \text{pH} + \gamma \% \text{Nitrif}$

Significance of variables was evaluated with chi-square test (Type1 analysis). The + or - sign indicates the direction of the relationship: (+++) or (---) for $p < 0.001$, (++) or (--) for $p < 0.01$, (+) or (-) for $p < 0.05$ and ns for not significant.

3.5. N mineralization-nitrification and plant species distribution

Of the 164 plant species reported in the 45 study plots (excluding high elevation sites), we evaluated 76 plant species which were noted on more than 5 plots. For the 76 species evaluated, a significant relationship was found between probability of presence and PNM_{0-5cm} for 27 species (Table 2, model 1). When both pH and PNM_{0-5cm} were introduced into the model, 10 species (13% of tested species) were still significantly correlated with PNM_{0-5cm} and 2 species became significantly correlated with PNM_{0-5cm} (*Acer pseudoplatanus* and *Hedera helix*). For all values of soil pH, *Polygonatum multiflorum*, *Rubus idaeus* and *Sambucus racemosa* skewed towards sites with high PNM_{0-5cm} whereas *Cardamine pratensis* and *Eurhynchium striatum* skewed towards sites with low PNM_{0-5cm} ; *Arum maculatum*, *Carex digitata*, *Fissidens taxifolius*, *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana* were present at sites with low PNM_{0-5cm} and high pH (Table 2, model 2).

For 76 species evaluated, a significant relationship was found between probability of presence and %Nitrif for 61 species (Table 2, model 3). When both pH and %Nitrif were introduced into the model, 29 species (38% of tested species) were still correlated with %Nitrif and 4 species became significantly correlated with %Nitrif (*Abies alba*, *Athyrium filix-femina*, *Poa nemoralis* and *Rubus fruticosus*). For all values of soil pH, *Ajuga reptans*, *Athyrium filix-femina*, *Cardamine pratensis*, *Circaea lutetiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Fragaria vesca*, *Geum urbanum*, *Luzula pilosa*, *Melica uniflora*, *Milium effusum*, *Phyteuma spicatum*, *Poa nemoralis*, *Potentilla sterilis*, *Prunus spinosa*, *Ranunculus ficaria*, *Rubus fruticosus*, *Scrophularia nodosa* and *Stachys sylvatica* were present at sites with high %Nitrif and *Quercus petraea* was present at sites with low %Nitrif. *Acer campestre*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex flacca*, *Crateagus monogyna*, *Euphorbia amygdaloides*, *Rosa arvensis* and *Vicia sepium* were present at sites with high %Nitrif and

high pH whereas *Abies alba*, *Carex sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Fissidens taxifolius* and *Lamiastrum galeobdolon* were indicators of sites with high %Nitrif and low pH (Table 2, model 4).

‘Cover-abundance’ of species was also examined with PNM_{0-5cm} and %Nitrif using linear regression analysis. The abundance of *Fissidens taxifolius* indicated a low PNM_{0-5cm} and the abundance of *Rubus idaeus* indicated a high PNM_{0-5cm} (Figure 5a-b). The abundance of *Fissidens taxifolius* and *Scrophularia nodosa* was positively correlated with %Nitrif (Figure 5c-d).

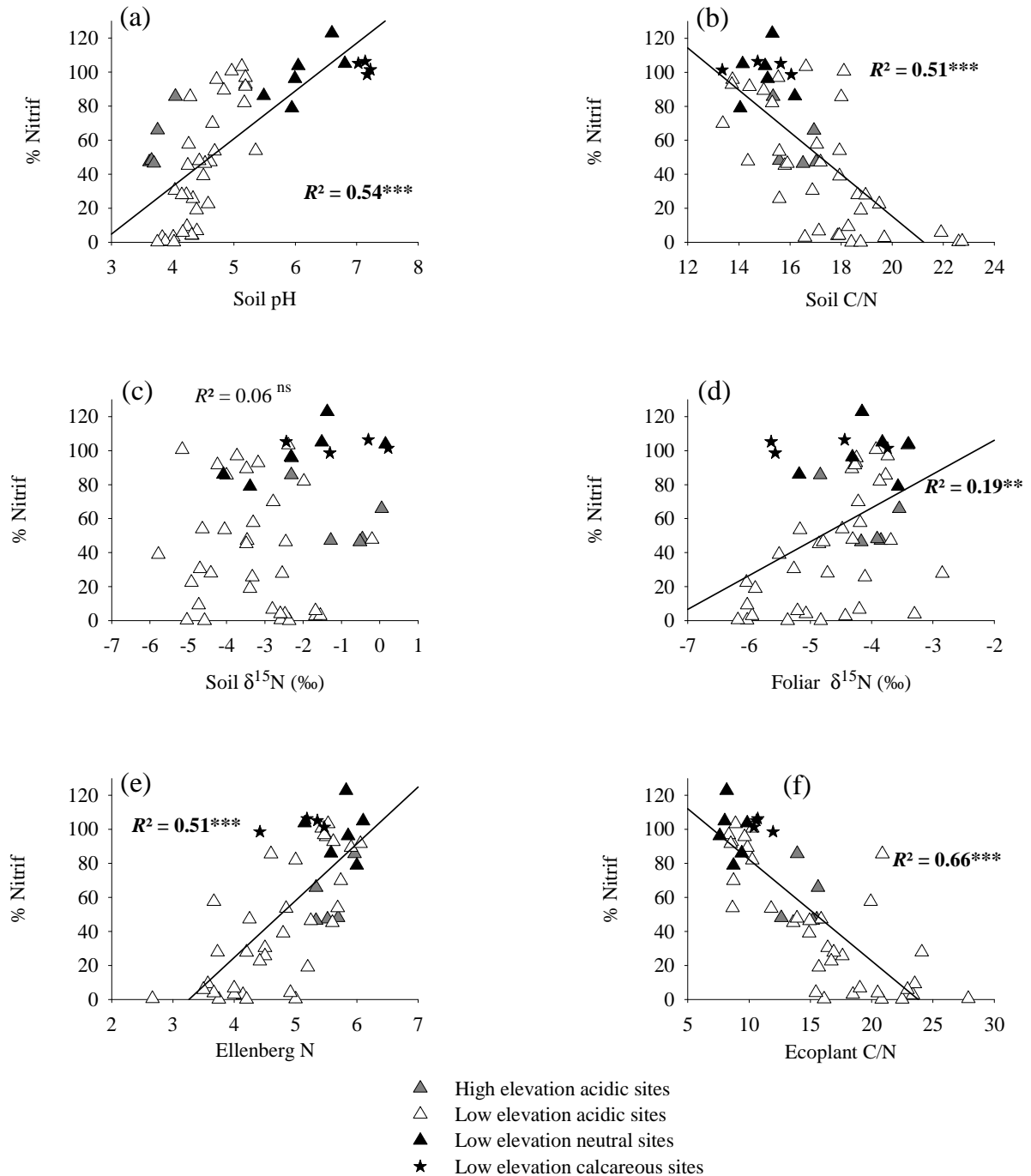


Figure 3.

Relationships between percent nitrification and: (a) soil pH; (b) Soil C/N; (c) Soil $\delta^{15}\text{N}$ (‰); (d) Foliar $\delta^{15}\text{N}$ (‰); (e) Ellenberg index of N value and (f) Ecoplant C/N. Soil parameters were measured on 0–5 cm depth. Percent nitrification was calculated as: $\% \text{Nitrif} = \frac{[(\text{N-NO}_3^-)_{\text{final}} - (\text{N-NO}_3^-)_{\text{initial}}]}{[(\text{N-NO}_3^- + \text{N-NH}_4^+)_{\text{final}} - (\text{N-NO}_3^- + \text{N-NH}_4^+)_{\text{initial}}]}$ after *in vitro* incubation (20°C, 42 days). Solid lines are linear regressions. Asterisks indicate significant R^2 : ** for $p < 0.01$, *** for $p < 0.001$ and ns for not significant. Ecoplant is a phytocological database (established in French forests) in which each plant species is represented by the maximum of C/N ratio of soil in all plots where this plant species was noted. In this study, Ecoplant C/N was calculated for each plot as the mean of Ecoplant C/N for all plant species inventoried within each plot.

4. Discussion

4.1. N mineralization, percent nitrification and soil properties

We found that potential net N mineralization decreased significantly with increasing soil pH and increased with increasing soil microbial C/N. We did not find additional strong relationships with other simple soil properties.

At high elevation sites, low temperatures limit organic matter decomposition and tree growth (Duchaufour, 1983). Thus, soils had high organic matter and N content with low C/N and beech leaves had high N concentration (Figure 1). The large pool of organic N accumulated in soils may supply the large potential net N mineralization flux in these sites. Garten and VanMiegroet, (1994) also observed an increase in potential N mineralization with altitude (and precipitation) at an acidic site (Great Smoky Mountains National Park). Nevertheless, for high elevation soils, potential net N mineralization measurements in the laboratory likely overestimate actual rates of *in situ* field N mineralization, which may be limited by the low temperature (Jussy, 1998).

At low elevation sites, the significant decrease of potential net N mineralization along a gradient of increasing soil pH ($R^2 = 0.23^{***}$) confirms the findings of previous studies (Falkengren-Grerup et al., 1998; Moares et al., 2001; Hobbie et al., 2002; Pietri and Brookes, 2008). Hobbie et al. (2002) in Alaska and Khalil et al. (2005) in Bangladesh also showed that acidic soils mineralized more N than neutral or calcareous soils. However, the relationship between PNM_{0-5cm} and pH is weak. Using a very large soil dataset (pH_{KCl} from 3 to 8), Falkengren-Grerup et al. (1998) also showed that soil pH explained 20% and soil C/N explained <10% of PNM.

In agricultural soils where properties are buffered by ploughing, liming and fertilization, soil N mineralization was strongly related to soil N content (Wang et al., 2001). In forests, soil properties are much more diverse. Nitrogen mineralization results from complex interactions between environmental parameters, soil chemical and physical properties and microbial populations. Over the whole pH range, no relationship was found between N mineralization and soil organic N or soil C/N. But a significant relationship was observed between PNM_{0-5cm} and organic N when acidic sites (Soil groups 1 to 5) only were considered. Across a north-south European transect, Persson et al. (2000) showed that soil N mineralization was best related to the soil total N content down to 60cm depth. In fact, nitrogen is mineralized in the entire soil profile and not only in the upper soil layers. In soils with mull type humus, earthworm activity leads to deeper incorporation of organic matter in the soil profile, which increases N mineralization over the whole soil profile. The relationship of PNM, pH and organic N is complicated because factors which control the mineralization of the organic matter are pH dependant.

In acidic soil, organic matter accumulation in the upper A horizon is enhanced by low earthworm activity caused by soil acidity, low clay content and/or low temperature. This leads to large pools of particulate organic matter. This organic matter may be rapidly mineralized under optimal conditions. The high microbial C/N observed in these soils suggests that microflora were dominated by fungi, which have low N requirements relative to their C/N ratio and therefore release more net mineral N. At neutral pH, organic matter incorporation by earthworms and binding by calcium ions leads to organic matter accumulation (Le Tacon, 1976; Sollins et al., 1996; Grunewald et al., 2006). The low microbial C/N suggests that microflora were dominated by bacteria (Baath and Anderson, 2003), which have high N requirements for their cell walls (Paul and Clark, 1996; Six et al., 2006). Net N mineralization in upper horizons was reduced but gross N mineralization may not have been. In fact,

Dannenmann et al. (2006) showed that the very low net mineralization in a Rendzic Leptosol resulted from the immediate immobilization of the NH_4^+ produced rather than from a low rate of gross ammonification. Indeed, the high C mineralization, soil organic N concentration, microbial biomass N and low net N mineralization observed in our neutral and calcareous sites suggested high gross N mineralization followed by high immobilization of NH_4^+ (Booth et al., 2005). Net NH_4^+ production is the step limiting net N nitrification in neutral and calcareous soils as shown, for example, by Moares et al. (2001) using NH_4^+ additions. Hence, the low NO_3^- concentration coupled with high %Nitrif in these soils should reflect the rapid immobilization of NH_4^+ by a bacteria-dominated microbial community rich in N.

The high microbial biomass observed in soils rich in organic matter (high elevation and calcareous sites) is in agreement with previous findings (Woods and Schuman, 1986; Tracy and Frank, 1998). The positive correlation between $\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$ and microbial C/N may reflect the change in microbial community discussed above. In addition, De Boer et al. (1996) demonstrated that chitin-N mineralization by a chitinolytic bacterium was much slower than by a fungus (*Mortierella verticillata*) and the bacterium immobilized more N than the fungus (60 versus 40%). In contrast to N mineralization, we demonstrated that percent nitrification was significantly correlated with soil pH, soil C/N and vegetation based indices. It is known that %Nitrif is high in calcareous and neutral soils and decreases as soil pH decreases (Herbauts, 1974; Le Tacon, 1976; Falkengren-Grerup et al., 1998). Neutral or slightly alkaline pH is optimal for nitrifying microorganisms (Paul and Clark, 1996). The negative relationship between %Nitrif and soil C/N, observed in this study, have been also previously reported (Persson et al., 2000; Goodale and Aber, 2001; Joshi et al., 2003).

Previous studies on acidic soils have shown a relationship between nitrification rate and soil $\delta^{15}\text{N}$ values (Templer et al., 2007). We were not able to detect this relationship. However, our results showed that soil $\delta^{15}\text{N}$ were also the highest in soils where %Nitrif was the highest.

Several explanations may be given. Soil $\delta^{15}\text{N}$ should be positively related with the cumulative losses of ^{15}N depleted NO_3^- . However, except at sites where nitrification is absent, NO_3^- losses are not necessarily related to nitrification rate (Jussy et al., 2004). At high elevation sites (which also receive high precipitation) $\text{PNM}_{0-5\text{cm}}$ was high as was %Nitrif so that N leaching might occur. In addition, high elevation sites might have been deforested in the past. Deforestation and grazing increase soil $\delta^{15}\text{N}$ (Koerner et al., 1999; Jussy et al., 2002; Pardo et al., 2002).

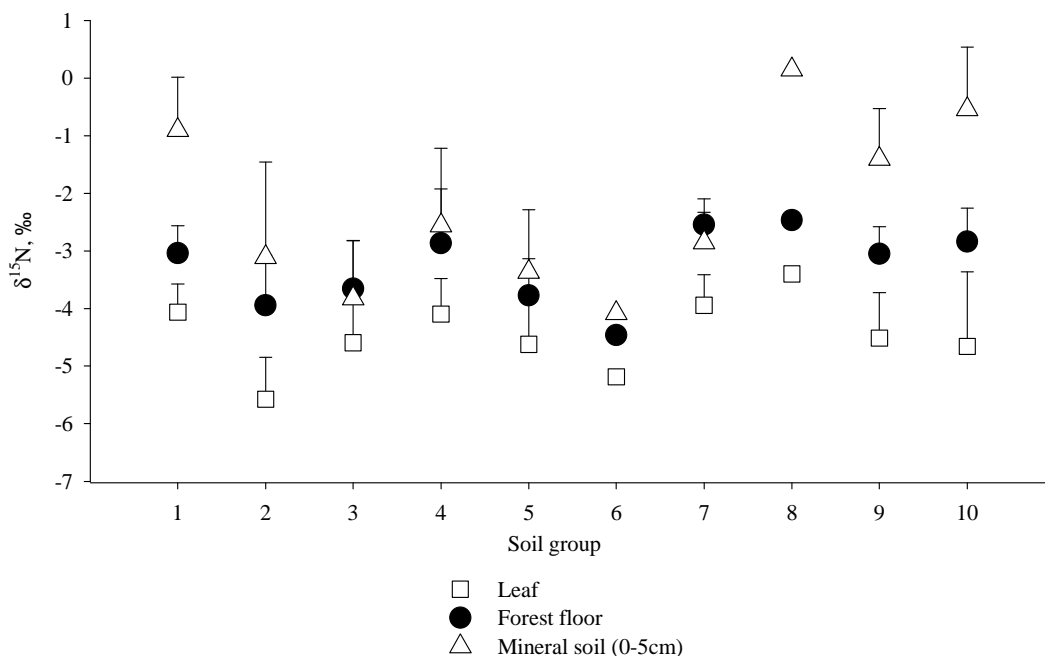


Figure 4.

Mean soil $\delta^{15}\text{N}$, forest floor $\delta^{15}\text{N}$ and leaf $\delta^{15}\text{N}$ across soil groups. Values are means and errors bars are standard deviations (only the positive part is presented in order to clarify the graphic reading). Values for leaves were measured from 1996's samples. Forest floor are composed of L (=Oi), F (=Oe) and H (=Oa) layers. Values for mineral soil layer were measured on 0-5 cm depth. Soil groups were ranked in ascending order of soil pH (0-5cm): **1** Cambisol ; **2** Entic Podzol; **3** Dystric Cambisol; **4** Cambisol; **5** Luvisol ; **6** Eutric Cambisol ; **7** Luvisol to Calcaric Cambisol ; **8** Colluviosol and Calcaric Cambisol ; **9** Calcaric Cambisol ; **10** Calcaric Leptosol.

At colluvial and calcareous soils, the soils were very porous due to high stone content and the mineral N produced during organic matter mineralization was mainly NO_3^- (Figure 11). The high soil $\delta^{15}\text{N}$ could suggest that ^{15}N -depleted NO_3^- losses might occur, although NO_3^- concentrations are low. Another possible explanation of high $\delta^{15}\text{N}$ may be losses of ^{15}N -

depleted NH_3 at microsites of high pH, such as the limestone-soil interface. Ammonia volatilization is a strongly fractionating process (Mariotti, 1982). Conversely, the similarity between soil and forest floor $\delta^{15}\text{N}$ in Cambisols could result from an intense burrowing activity of earthworms and negligible NO_3^- losses.

Beech leaf $\delta^{15}\text{N}$ (sampled and measured in 1996) and forest floor $\delta^{15}\text{N}$ (sampled and measured in this study) differed by approximately 1‰, for all the sites. This could suggest that forest floor $\delta^{15}\text{N}$ was stable in time and was derived from litter $\delta^{15}\text{N}$, and was strongly influenced by the species composition of individual plots (Pardo et al., 2007). In a clear-cut watershed at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, Pardo et al. (2002) observed steady values of foliar $\delta^{15}\text{N}$ over 10 years. Thimonier et al. (1994) and Duquesnay et al. (2000) observed an eutrophication of these forests during the last decades. Unfortunately, foliar $\delta^{15}\text{N}$ were not monitored so that we cannot investigate its relation to the eutrophication process.

4.2. N mineralization, percent nitrification and species composition of the vegetation

The species composition of the vegetation community as well as N availability indices (Ellenberg N and Ecoplant C/N) were strongly correlated with %Nitrif, but were not correlated with potential net N mineralization. Schaffers and Sykora (2000) also observed that Ellenberg N values calculated by site were better correlated with %Nitrif ($R^2 = 0.43$) and soil C/N ($R^2 = 0.29$) than with N mineralization ($R^2 = 0.15$). In addition, Ellenberg N values of individual species have been correlated with %Nitrif at sites where the species occur (Diekmann et al., 1999; Falkengren-Grerup and Schottelndreier, 2004). Basically this was already considered by Ellenberg on the basis of Bogner's experiment (1968). Thus our work confirms that the N index of Ellenberg is most strongly related to percent nitrification.

Recently, [Hofmeister et al. \(2002\)](#) and [Gebauer et al. \(1988\)](#) also confirmed that nitrophilic plant required for their development a readily available supply of NO_3^- .

We observed that Ellenberg N and R values together or Ecoplant C/N and pH together explained 74% of the variation in %Nitrif. Ecoplant C/N defined as the value of soil C/N ratio that maximises the presence probability of plant species in French forests is more strongly correlated with pH ($R^2 = 0.42^{***}$) compared to Ellenberg N ($R^2 = 0.18^{**}$). The use of pH as co-variable with Ecoplant C/N did not improve the rate of explanation of %Nitrif variability. Ellenberg N needed to be combined with acidity variables such as pH or Ellenberg R to be better predictor.

We found many more plant species indicators of high %Nitrif than of N mineralization which suggested that species were more able to reflect a change in NO_3^- availability in the soil than in $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$ availability. In deciduous forest in southern Sweden, the same patterns were observed: more plant species were indicators of %Nitrif than PNM ([Falkengren-Grerup and Schottelndreier, 2004](#)).

The question remains why field ecologists and foresters have for decades used plant indices of NO_3^- availability and consider them as indices of N availability. A possible explanation may be suggested. Microbial uptake is a major factor controlling mineral N availability to plants because microbes cycle much larger amounts of mineral N than plants. However, microbes are better competitors for NH_4^+ while plants compete better for NO_3^- ([Jackson et al., 1989](#)). During the measurement of PNM, microbial N uptake is not quantified and plant is removed which obscures the mineralization flux. However, NO_3^- is only produced if a significant amount of NH_4^+ is left over for nitrifiers, that is if the balance between NH_4^+ production and NH_4^+ immobilization is in favour of the production. Hence, %Nitrif should be an indicator of lower microbial competition for NH_4^+ and therefore an indicator of global mineral N

availability for plants. This could be the reason why plant species were better indicators of %Nitrif than of PNM.

If the plant community composition is strongly influenced by percent nitrification, individual plant species may directly influence net nitrification in the rhizosphere (Olsson and Falkengren-Grerup, 2000). As an illustration, let's focus now on species which were indicators of high %Nitrif at low pH. These species were called “*conservative indicators*” by Falkengren-Grerup and Schottelndreier (2004). Since high elevation sites with high %Nitrif were removed from the analysis, %Nitrif was low or insignificant. Therefore, indicators of %Nitrif such as *Lamiastrum galeobdolon* would likely favour nitrifying activity, as suggested by Diekmann et al.(1999) and Falkengren-Grerup and Schottelndreier (2004).

In a previous study at the same sites, Thimonier (1994) showed that the frequency of 44 plant species had increased between 1970 and 1990. Among these species, 10 were indicators of high %Nitrif and 2 were indicators of high potential net N mineralization, which confirms the ongoing eutrophication of these forests (Thimonier et al., 1992; Thimonier et al., 1994).

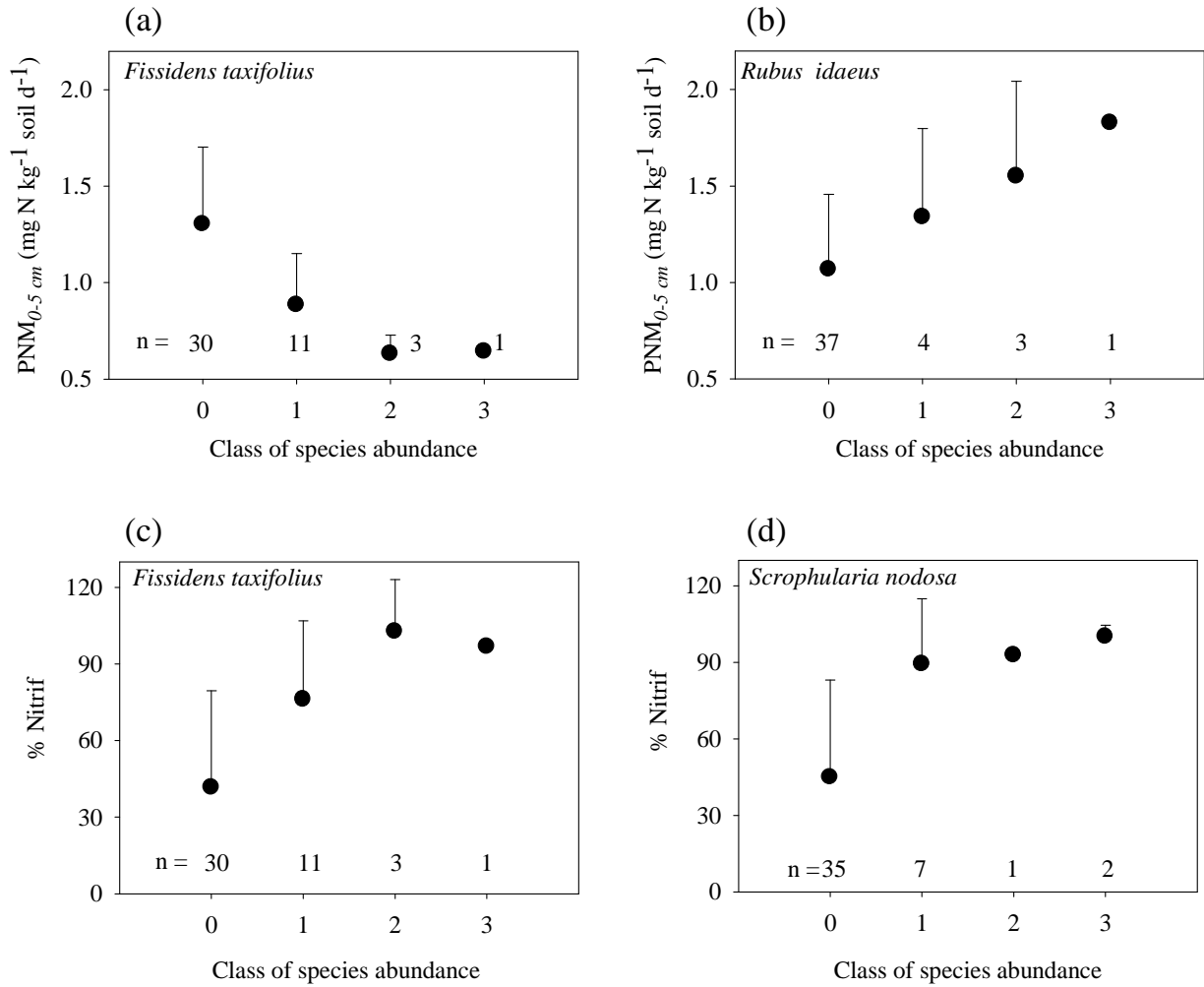


Figure 5.

Relationship between potential net N mineralization (mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) in 0-5 cm layer (PNM_{0.5cm}) and class of cover-abundance of (a) *Fissidens taxifolius*, and (b) *Rubus idaeus* and between percent nitrification (%Nitrif) and class of cover-abundance of (c) *Fissidens taxifolius* and (d) *Scrophularia nodosa*. Data are means and error bars are standard deviations. “n” is the number of plot for each class of cover-dominance. The initial Braun-Blanquet scale for class of species abundance was recoded: 0 (absent); 1 = very low number of individuals and less than 5% cover; 2 = medium number of individuals and less than 5% cover; 3 = large number of individuals or more than 5% cover; 4 = 25 to 50% cover, whatever the number of individuals; 5 = 50 to 75% cover, whatever the number of individuals; 6 = 75 to 100% cover, whatever the number of individuals. Only species on herbaceous layer were considered.

5. Conclusions

The aim of this study was to compare various indicators of N availability across a large range of forest soils. We found that potential net N mineralization decreased with increasing soil pH and increased with decreasing microbial biomass C/N. Plant community composition was not correlated with potential net N mineralization but was strongly related to percent nitrification and a combination of soil pH and soil C/N. Because plant community composition is most likely to reflect the form and availability of N in the field, when moisture, light and other environmental factors were homogeneous, we believe that the use of plant community composition or the combination of soil pH and C/N are robust indicators of N availability.

Acknowledgements

We acknowledge “Region Lorraine” and “Office National des Forêts” for financial support of this study. We sincerely thank Patrick Behr, Severine Bienaimé, and Benoit Poillier for their assistance in the field and laboratory. We are grateful to Linda Pardo from the USDA Burlington for thoughtful reviews of the manuscript, to Anne Thimonier for floristic relevés data and to all the staff of UR “Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers” of INRA Nancy for technical support.

References

- Arrouays, D., Aubert, G., Aubrun, A., Arousseau, P., Baize, D., Beaudou, A., Bornand, M., Boulaine, J., Bresson, L.M., Brethes, A., Chrétien, J., Favrot, J.-C., Girard, M.-C., Jabiol, B., Jamagne, M., Kaloga, B., Laplace-Dolonde, A., Loyer, J.-Y., Lupascu, G., Ninov, N., Marius, C., Podwojewski, P., Pouget, M., Quantin, P., Righi, D., Rossignol, J.-P., Ruellan, A., Van Vliet, B., Vizier, J.-F., 1995. Référentiel Pédologique, Paris.
- Baath, E., Anderson, T.H., 2003. Comparison of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA-based techniques. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 955-963.
- Bertrand, I., Delfosse, O., Mary, B., 2007. Carbon and nitrogen mineralization in acidic, limed and calcareous agricultural soils: Apparent and actual effects. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 276-288.
- Bogner, 1968. Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoff-Ernährung. *Mitteilungen des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung* 18, 3-45.
- Bonneau, M., 1980. Production d'azote minéral dans divers types de Landes du massif central. *Annales des Sciences Forestières* 37, 173-188.
- Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés. ENGREF, Nancy.
- Booth, M.S., Stark, M.J., Rastetter, E., 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs* 75, 139-157.
- Brookes, P.C., Landman, A., Pruden, G., Jenkinson, D.S., 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 17, 837-842.
- Coté, L., Brown, S., Paré, D., Fyles, J., Bauhus, J., 2000. Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixedwood. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 1079-1090.
- Croisé, L., Ulrich, E., Duplat, P., Jaquet, O., 2002. RENECOFOR - Deux approches indépendantes pour l'estimation et la cartographie des dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier sur le territoire Français. Office National des Forêts, Département Recherche et Développement, [Fontainebleau].
- Dannenmann, M., Gasche, R., Ledebuhr, A., Papen, H., 2006 Effects of forest management on soil N cycling in beech forests stocking on calcareous soils. *Plant and Soil* 287, 279-300.
- De Boer, W., Gunnewiek, P.J.A.K., Parkinson, D., 1996. Variability of N mineralization and nitrification in a simple, simulated microbial forest soil community. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 203-211.
- Diekmann, M., Brunet, J., Rühling, A., Falkengren-Grerup, U., 1999. Effects of nitrogen deposition: results of a temporal-spatial analysis of deciduous forests in South Sweden. *Plant Biology* 1, 471-481.
- Duchaufour, P., 1983. Pédologie. Masson, Paris New York Barcelone Milan Mexico Sao Paulo.
- Duquesnay, A., 1998. Changement de la composition foliaire et de la productivité des hêtraies dans le quart Nord-Est de la France. In. Université Henri Poincaré Nancy I, Nancy, p. 221.
- Duquesnay, A., Dupouey, J.L., Clement, A., Ulrich, E., Le Tacon, F., 2000. Spatial and temporal variability of foliar mineral concentration in beech (*Fagus sylvatica*) stands in northeastern France. *Tree Physiology* 20, 13-22.
- Ellenberg, H., 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Scripta Geobotanica*, Bd 9. Goltze, Göttingen.

- Ellenberg, H., 1977. Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. *Oecologia Plantarum* 12, 1-22.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulißen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2nd Ed. *Scripta Geobotanica* 18, 1-258.
- Emmett, B.A., Kjonaas, O.J., Gundersen, P., Koopmans, C., Tietema, A., Sleep, D., 1998. Natural abundance of ^{15}N in forests across a nitrogen deposition gradient. *Forest Ecology and Management* 101, 9-18.
- Falkengren-Grerup, U., Brunet, J., Diekmann, M., 1998. Nitrogen mineralization in deciduous forest soils in south Sweden in gradients of soil acidity and deposition. *Environmental Pollution* 102, 415-420.
- Falkengren-Grerup, U., Schottelndreier, M., 2004. Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils. *Plant Ecology* 172, 51-62.
- Garten, C.T., VanMiegroet, H., 1994. Relationships between soil nitrogen dynamics and natural ^{15}N abundance in plant foliage from Great Smoky Mountains National Park. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 1636-1645.
- Garten, C.T.J., 1993. Variation in foliar ^{15}N abundance and the availability of soil nitrogen on Walker Branch watershed. *Ecology* 74, 2098-2113.
- Gebauer, G., Rehder, H., Wollenweber, B., 1988. Nitrate, nitrate reduction and organic nitrogen in plants from different ecological and taxonomic groups of Central Europe. *Oecologia* 75, 371-385.
- Gégout, J.-C., Coudun, C., Bailly, G., Jabiol, B., 2005. Ecoplant: a forest site database to link floristic data with soil resources and climatic conditions. *Journal of Vegetation Science* 16, 257-260.
- Gégout, J.C., 2001. Création d'une base de données phytoécologiques pour déterminer l'autécologie des espèces de la flore forestière de la France. *Revue Forestière Française* 53, 397-403.
- Goodale, C.L., Aber, J.D., 2001. The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11, 253-267.
- Grünwald, G., Kaiser, K., Jahn, R., Guggenberger, G., 2006. Organic matter stabilization in young calcareous soils as revealed by density fractionation and analysis of lignin-derived constituents. *Organic Geochemistry* 37, 1573-1589.
- Hart, S.C., Nason, G.E., Myrold, D.D., Perry, D.A., 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75, 880-891.
- Hättenschwiler, S., Vitousek, P.M., 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 15, 238-243.
- Herbauts, J., 1974. Evaluation de la disponibilité potentielle en azote minéral dans différents types forestiers lorrains. In: Université de Nancy I, Nancy, p. 66.
- Herman, D.J., Johnson, K.K., Jaeger, C.H., Schwartz, E., Firestone, M.K., 2006. Root influence on nitrogen mineralization and nitrification in *Avena barbata* rhizosphere soil. *Soil Science Society of America Journal* 70, 1504-1511.
- Hobbie, S.E., Miley, T.A., Weiss, M.S., 2002. Carbon and nitrogen cycling in soils from acidic and nonacidic tundra with different glacial histories in Northern Alaska. *Ecosystems* 5, 761-774.
- Hofmeister, J., Mihaljevic, M., Hosek, J., Sádlo, J., 2002. Eutrophication of deciduous forests in the Bohemian Karst (Czech Republic): the role of nitrogen and phosphorus. *Forest Ecology and Management* 169, 213-230.
- Högberg, P., 1997. Tansley Review No. 95. ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist* 137, 179-203.

- Jackson, L.E., Schimel, J.P., Firestone, M.K., 1989. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 21, 409-415.
- Janssen, B.H., 1996. Nitrogen mineralization in relation to C:N ratio and decomposability of organic materials. *Plant and Soil* 181, 39-45.
- Joshi, A.B., Vann, D.R., Johnson, A.H., Miller, E.K., 2003. Nitrogen availability and forest productivity along a climosequence on Whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1880-1891.
- Jussy, J.H., 1998. Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement racinaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide. Effet de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols. In. Université Henri Poincaré, Nancy - I, p. 161.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B., Bienaimé, S., 2004. N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry* 69, 241-262.
- Jussy, J.H., Koerner, W., Dambrine, E., Dupouey, J.L., Benoit, M., 2002. Influence of former agricultural land use on net nitrate production in forest soils. *European Journal of Soil Science* 53, 367-374.
- Kaye, J.P., Hart, S.C., 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 139-143.
- Khalil, M.I., Hossain, M.B., Schmidhalter, U., 2005. Carbon and nitrogen mineralization in different upland soils of the subtropics treated with organic materials. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1507-1518.
- Koerner, W., Dambrine, E., Dupouey, J.L., Benoit, M., 1999. $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use. *Oecologia* 121, 421-425.
- Le Tacon, F., 1976. La présence de calcaire dans le sol influence sur le comportement de l'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link.) et du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra nigricans* HOST.). In. Institut National Polytechnique de Lorraine, [Nancy], p. 214.
- Le Tacon, F., Timbal, J., 1972. A propos des conditions écologiques des hêtraies dans le Nord-Est et le Nord-Ouest de la France. *Revue Forestière Française* 3, 187-200.
- Lemée, G., 1967. Investigation sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans des humus forestiers *in situ*. *Oecologia Plantarum* 2, 285-324.
- Li, X.-G., Rengel, Z., Mapfumo, E., Singh, B., 2007. Increase in pH stimulates mineralization of 'native' organic carbon and nitrogen in naturally salt-affected sandy soils. *Plant and Soil* 290, 269-282.
- Mariotti, A., 1982. Apports de la géochimie isotopique à la connaissance du cycle de l'azote. In. Université Pierre et Marie Curie, Paris 6, p. 476.
- Mariotti, A., Germon, J.C., Hubert, P., Kaiser, P., Letolle, R., Tardieux, A., Tardieux, P., 1981. Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: some principles; illustration for the denitrification and nitrification processes. *Plant and Soil* 62, 413-430.
- Moares, C., Sciama, D., Dambrine, E., Dupouey, J.L., Gegout, J.C., Brechet, C., 2001. Evolution des stocks de carbone et de la disponibilité de l'azote lors de la dynamique de recolonisation des prairies abandonnées du Jura. *Etude et Gestion des Sols* 8, 119-134.
- Nadelhoffer, K.J., Fry, B., 1988. Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in forest soil organic matter. *Soil Science Society of America Journal* 52, 1633-1640.
- Nadelhoffer, K.J., Giblin, A.E., Shaver, G.R., Laundre, J.A., 1991. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils. *Ecology* 72, 242-253.

- Nicolas, M., Zeller, B., Dambrine, E., Bienaimé, S., Ulrich, E., 2006. Etude isotopique du devenir de l'azote des litières dans les sols de six hêtraies du réseau RENECOFOR. *Etude et Gestion des Sols* 13, 33-51.
- Northup, R.R., Yu, Z.S., Dahlgren, R.A., Vogt, K.A., 1995. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature* 377, 227-229.
- O'Connell, A.M., Rance, S.J., 1999. Predicting nitrogen supply in plantation eucalypt forests. *Soil Biology & Biochemistry* 31, 1943-1951.
- Olsson, M.O., Falkengren-Grerup, U., 2000. Potential nitrification as an indicator of preferential uptake of ammonium or nitrate by plants in an Oak woodland understory. *Annals of Botany* 85, 299-305.
- Pardo, L.H., Hemond, H.F., Montoya, J.P., Fahey, T.J., Siccama, T.G., 2002. Response of the natural abundance of ^{15}N in forest soils and foliage to high nitrate loss following clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1126-1136.
- Pardo, L.H., Hemond, H.F., Montoya, J.P., Pett-Ridge, J., 2007. Natural abundance ^{15}N in soil and litter across a nitrate-output gradient in New Hampshire. *Forest Ecology and Management* 251, 217-230.
- Pardo, L.H., Templer, P.H., Goodale, C.L., Duke, S., Groffman, P.M., Adams, M.B., Boeckx, P., Boggs, J., Campbell, J., Colman, B., Compton, J., Emmett, B., Gundersen, P., Kjønnaas, J., Lovett, G., Mack, M., Magill, A., Mbila, M., Mitchell, M.J., McGee, G., McNulty, S., Nadelhoffer, K., Ollinger, S., Ross, D., Rueth, H., Rustad, L., Schaberg, P., Schiff, S., Schlei, P., Spoelstra, J., Wessel, W., 2006. Regional assessment of N saturation using foliar and root $\delta^{15}\text{N}$. *Biogeochemistry* 80, 143-171.
- Pastor, J., Aber, J.D., McLaugherty, C.A., Melillo, J.M., 1984. Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology* 65, 256-268.
- Paul, E.A., Clark, F.E., 1996. *Soil microbiology and Biochemistry*. Academic Press.
- Paul, K.I., Polglase, P.J., O'Connell, A.M., Carlyle, J.C., Smethurst, P.J., Khanna, P.K., 2002. Soil nitrogen availability predictor (SNAP): a simple model for predicting mineralisation of nitrogen in forest soils. *Australian Journal of Soil Research* 40, 1011-1026.
- Persson, T., Rudebeck, A., Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Priemé, A., Dambrine, E., Karlsson, P.S., Sjöberg, R.M., 2000. Soil nitrogen turnover - Mineralisation, nitrification and denitrification in European forest soils. In: Schulze, E.D. (Ed.), *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 297-331.
- Piccolo, M.C., Neill, C., Melillo, J.M., Cerri, C.C., Steudler, P.A., 1996. ^{15}N natural abundance in forest and pasture soils of the Brazilian Amazon Basin. *Plant and Soil* 182, 249-258.
- Pietri, J.C.A., Brookes, P.C., 2008. Nitrogen mineralization along a pH gradient of a silty loam UK soil. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 797-802.
- Pinto, P.E., Gégout, J.C., 2005. Assessing the nutritional and climatic response of temperate tree species in the Vosges Mountains. *Annals of Forest Science* 62, 761-770.
- Pörtl, K., Zechmeister-Boltenstern, S., Wanek, W., Ambus, P., Berger, T.W., 2007. Natural ^{15}N abundance of soil N pools and N_2O reflect the nitrogen dynamics of forest soils. *Plant and Soil* 295, 79-94.
- Raison, R.J., Connell, M.J., Khanna, P.K., 1987. Methodology for studying fluxes of soil mineral-N *in situ*. *Soil Biology & Biochemistry* 19, 521-530.
- Schaffers, A.P., Sykora, K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11, 225-244.

- Scott, N.A., Binkley, D., 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111, 151-159.
- Six, J., Frey, S.D., Thiet, R.K., Batten, K.M., 2006. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in Agroecosystems. *Soil Science Society of America Journal* 70, 555-569.
- Sollins, P., Homann, P., Caldwell, B.A., 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* 74, 65-105.
- Stanford, G., Carter, J.N., Simpson, J.R., Schwaninger, D.E., 1973. Nitrate determination by a modified Conway microdiffusion method. *Journal of the Association of Official Analytical Chemists* 56, 1365-1368.
- Subbarao, G.V., Rondon, M., Ito, O., Ishikawa, T., Rao, I.M., Nakahara, K., Lascano, C., Berry, W.L., 2007. Biological nitrification inhibition (BNI) - is it a widespread phenomenon? *Plant and Soil* 294, 5-18.
- Templer, P.H., Arthur, M.A., Lovett, G.M., Weathers, K.C., 2007. Plant and soil natural abundance $\delta^{15}\text{N}$: indicators of relative rates of nitrogen cycling in temperate forest ecosystems. *Oecologia* 153, 399-406.
- Templer, P.H., Silver, W.L., Pett-Ridge, J., DeAngelis, K.M., Firestone, M.K., 2008. Plant and microbial controls on nitrogen retention and loss in a humid tropical forest. *Ecology* 89 3030-3040.
- Thimonier, A., 1994. Changement de la végétation et des sols en forêt tempérée Européenne au cours de la période 1970 - 1990. In. Université Paris XI Orsay, Paris, p. 178.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Bost, F., Becker, M., 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist* 126, 533-539.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Le Tacon, F., 2000. Recent Losses of Base Cations from Soils of *Fagus sylvatica* L. Stands in Northeastern France. *Ambio* 29, 314-321.
- Thimonier, A., Dupouey, J.L., Timbal, J., 1992. Floristic changes in the herb-layer vegetation of a deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. *Forest Ecology and Management* 55, 149-167.
- Tietema, A., 1998. Microbial carbon and nitrogen dynamics in coniferous forest floor material collected along a European nitrogen deposition gradient. *Forest Ecology and Management* 101, 29-36.
- Timbal, J., 1974. Contribution à l'étude des associations forestières de la forêt de Ste-Hélène (Vosges). In. Université de Paris : Faculté des sciences - Centre d'ORSAY, Paris, p. 103.
- Tracy, B.F., Frank, D.A., 1998. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia* 114, 556-562.
- Tripathi, N., Singh, R.S., 2007. Cultivation impacts nitrogen transformation in Indian forest ecosystems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 77, 233-243.
- Tutin, T.G., Heywood, V.G., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., 1964 -1980. *Flora Europaea*, Vol 1-5, Cambridge University press, Cambridge.
- Van Cleve, K., Yarie, J., Erickson, R., Dyrness, C.T., 1993. Nitrogen mineralization and nitrification in successional ecosystems on the Tanana River floodplain, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 970-978.
- Van Der Krift, T.A., Berendse, F., 2001. The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology* 89, 555-561.
- Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry* 19, 703-707.
- Verchot, L.V., Holmes, Z., Mulon, L., Groffman, P.M., Lovett, G.M., 2001. Gross vs net rates of N mineralization and nitrification as indicators of functional differences between forest types. *Soil Biology & Biochemistry* 33, 1889-1901.

- Vervaeet, H., Massart, B., Boeckx, P., Van Cleemput, O., Hofman, G., 2002. Use of principal component analysis to assess factors controlling net N mineralization in deciduous and coniferous forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 36, 93-101.
- Wang, W.J., Smith, C.J., Chalk, P.M., Chen, D.L., 2001. Evaluating chemical and physical indices of nitrogen mineralization capacity with an unequivocal reference. *Soil Science Society of America Journal* 65, 368-376.
- Watson, C.J., Travers, G., Kilpatrick, D.J., Laidlaw, A.S., O'Riordan, E., 2000. Overestimation of gross N transformation rates in grassland soils due to non-uniform exploitation of applied and native pools. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 2019-2030.
- Woods, L.E., Schuman, G.E., 1986. Influence of soil organic matter concentrations on carbon and nitrogen activity. *Soil Science Society of America Journal* 50, 1241-1245.
- WRB, I.W.G., 2006. World reference base for soil resources 2006. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome.
- Zeller, B., Recous, S., Kunze, M., Moukouri, J., Colin-Belgrand, M., Bienaime, S., Ranger, J., Dambrine, E., 2007. Influence of tree species on gross and net N transformations in forest soils. *Annals of Forest Science* 64, 151-158.

Sous chapitre 2.

Les Matières Organiques Particulaires et le potentiel net de minéralisation de l'azote

Les matières organiques particulières (MOP) sont une fraction labile de la matière organique du sol qui sont composées essentiellement des résidus de plantes et d'animaux dont les structures sont encore reconnaissables. Elles représentent 2 à 30% de la matière organique du sol. Les MOP peuvent être mesurées soit par la méthode de séparation par taille ($>53 \mu\text{m}$), soit par la méthode de séparation par densité ($1.4 - 2.2 \text{ g cm}^{-3}$) soit par la combinaison des deux. Les MOP jouent un rôle non négligeable dans la formation des agrégats et la stabilisation de la matière organique. De nombreuses études montraient que la principale source d'azote disponible pour la minéralisation est la fraction de la matière organique non particulaire (Boone, 1994; Whalen et al., 2000; Compton et Boone, 2002). Les MOP sont plus généralement considérées comme puits d'azote. Cette conception s'appuie souvent sur leur rapport C/N plus élevé. Les MOP sont peu décomposées et peu mélangées au sol minéral. Elles se comportent comme les litières fraîches et incorporent de l'azote (Compton et Boone, 2002) jusqu'à une valeur seuil du rapport C/N avant de libérer du N.

Dans cette étude, nous avons espéré trouver une relation entre le potentiel net de minéralisation de l'azote et quantités et qualités des MOP dans le sol. Nous avons alors réalisé une séparation par taille (>2000mm ; 2000-200mm ; 200-50mm ; <50mm) de la matière organique particulaire du sol par la méthode de flottaison et de tamisage (Besnard et al., 1996). Comme cette séparation consomme beaucoup de temps, on a choisi de ne faire qu'un seul échantillon parmi les trois prélevés par placette (soit 50 échantillons). Par erreur de manipulation, nous n'avons pas pu quantifier les MOP 200-50mm ni les matières organiques fines de taille inférieure à 50mm. Les teneurs en carbone (C) et en azote (N) de chaque fraction granulométrique ont été déterminées à l'autoanalyseur élémentaire (Carlo Erba NA 1500, Italy).

Les teneurs en C et N sous forme de MOP >2000mm (Figure 1a et 1b) sont les plus élevées dans les sols calcaires. Les teneurs en C et N sous forme de MOP 2000-200mm (Figure 1e et 1f) sont élevées à la fois dans les sols calcaires et dans les sols acides. Elles sont faibles dans les cambisols et les luvisols. En additionnant les deux fractions de MOP, on observe que les teneurs en C et en N sous forme de MOP >200 mm sont élevées à la fois dans les sols acides et dans les sols calcaires. Ces teneurs sont corrélées positivement à la teneur en N et en C total du sol. Les MOP (>200mm) représentait en moyenne 15% du carbone (3% pour les MOP >2000mm et 12% pour les MOP 2000-200mm) et 9.8% de l'azote total du sol (1.4% pour les MOP >2000mm et 8.4% pour les MOP 2000-200mm). La proportion de C total ou de N total du sol sous forme de MOP>2000mm est très variable en fonction des différents types de sol (Figure 1c et 1d). Par contre la proportion de N ou de C total du sol sous forme de MOP 2000-200mm est plus élevée dans les sols acides que dans les sols calcaires (Figure 1g et 1h). Le rapport C/N des MOP diminue au fur et à mesure que la taille des particules diminue (Figure 2). Le C/N des MOP >2000mm sont les plus faibles dans les sites d'altitudes (Figure 3). Il est négativement lié au potentiel net de minéralisation de l'azote du sol ($r = -0.53^{***}$). Le C/N

des MOP 2000-200mm et des MOP 200-50mm sont très variables en fonction des différents types de sol (Figure 3). Le rapport C/N du sol global est significativement corrélé avec le rapport C/N de la matière organique très fine (<50mm) ($r = 0.77^{***}$). Il n'existe aucune relation entre le pourcentage de nitrification et le rapport C/N des MOP (>2000mm, ou 2000-200mm).

Nos résultats montrent alors qu'il n'y a aucune relation entre la teneur en C et N sous forme de MOP dans le sol ni avec le potentiel net de minéralisation, ni avec le pourcentage de nitrification. Dans les sites d'altitudes, le potentiel net de minéralisation du sol est élevé et le C/N des MOP>2000mm est faible. La forte teneur en azote des feuilles dans ces sites, ramenant au sol de la litière plus riche en azote est probablement à l'origine de ces résultats.

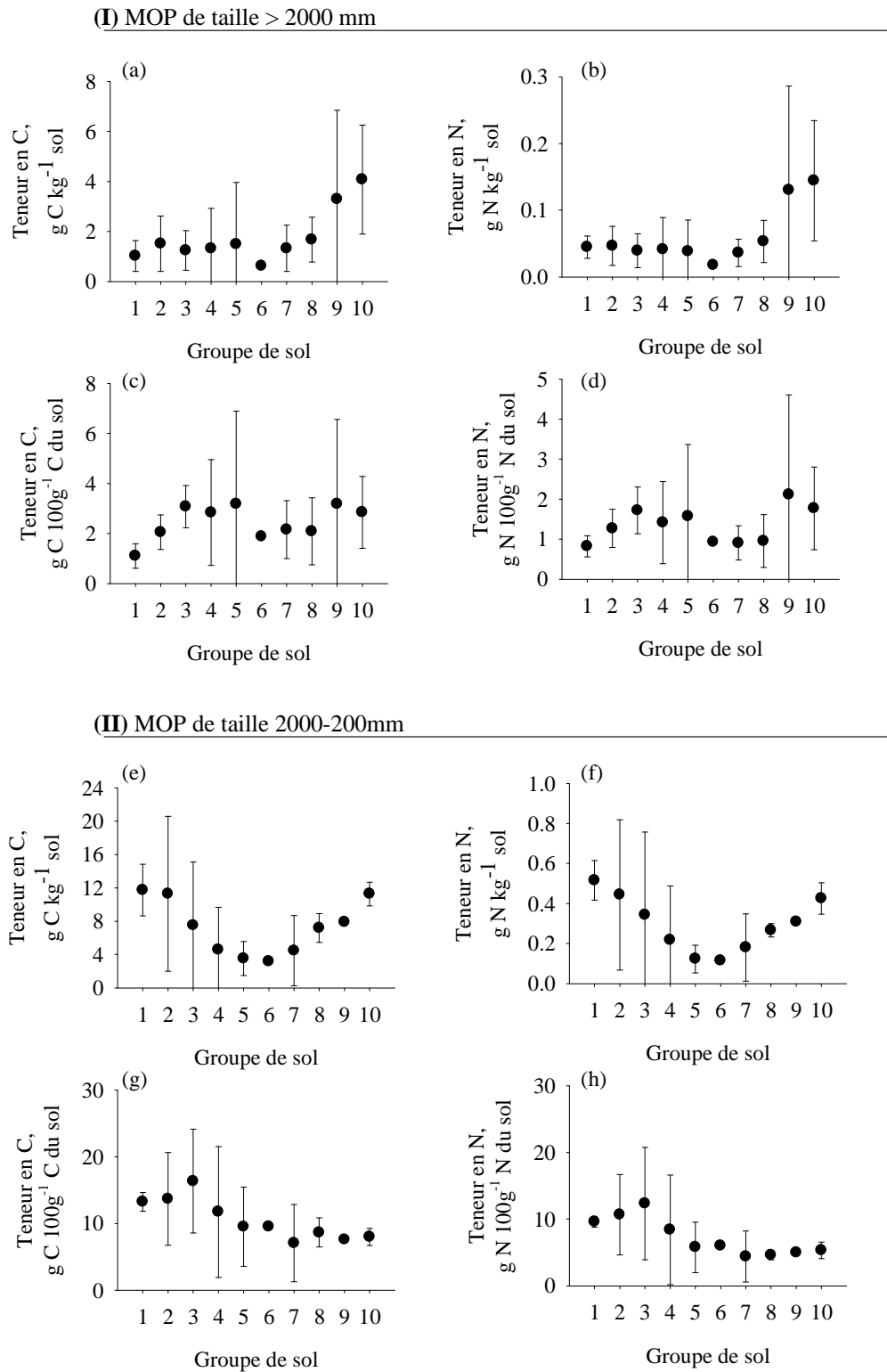


Figure 1.

Teneur en carbone et d'azote de la matières organiques particulaires (MOP) des différents types de sol des 50 hêtraies du Nord Est de la France : (I) teneur en C et en N des MOP (>2000mm) exprimée soit par kg de sol ((a) et (b)) soit par 100 g de C (c) ou de N (d); (II) teneur en C et en N des MOP (2000-200mm) exprimée soit par kg de sol (e) et (f) soit par 100 g de C (g) ou de N (h). Les points sont des moyennes et les barres sont les erreurs standards. Les mesures ont été effectuées sur la couche 0-5cm par la méthode de flottaison et tamisage (Besnard et al., 1996).

Les groupes de sol ont été rangés dans l'ordre décroissant du pH : **1** Cambisol ; **2** Entic Podzol; **3** Dystric Cambisol; **4** Cambisol; **5** Luvisol ; **6** Eutric Cambisol ; **7** Luvisol to Calcaric Cambisol ; **8** Colluviosol and Calcaric Cambisol ; **9** Calcaric Cambisol ; **10** Calcaric Leptosol.

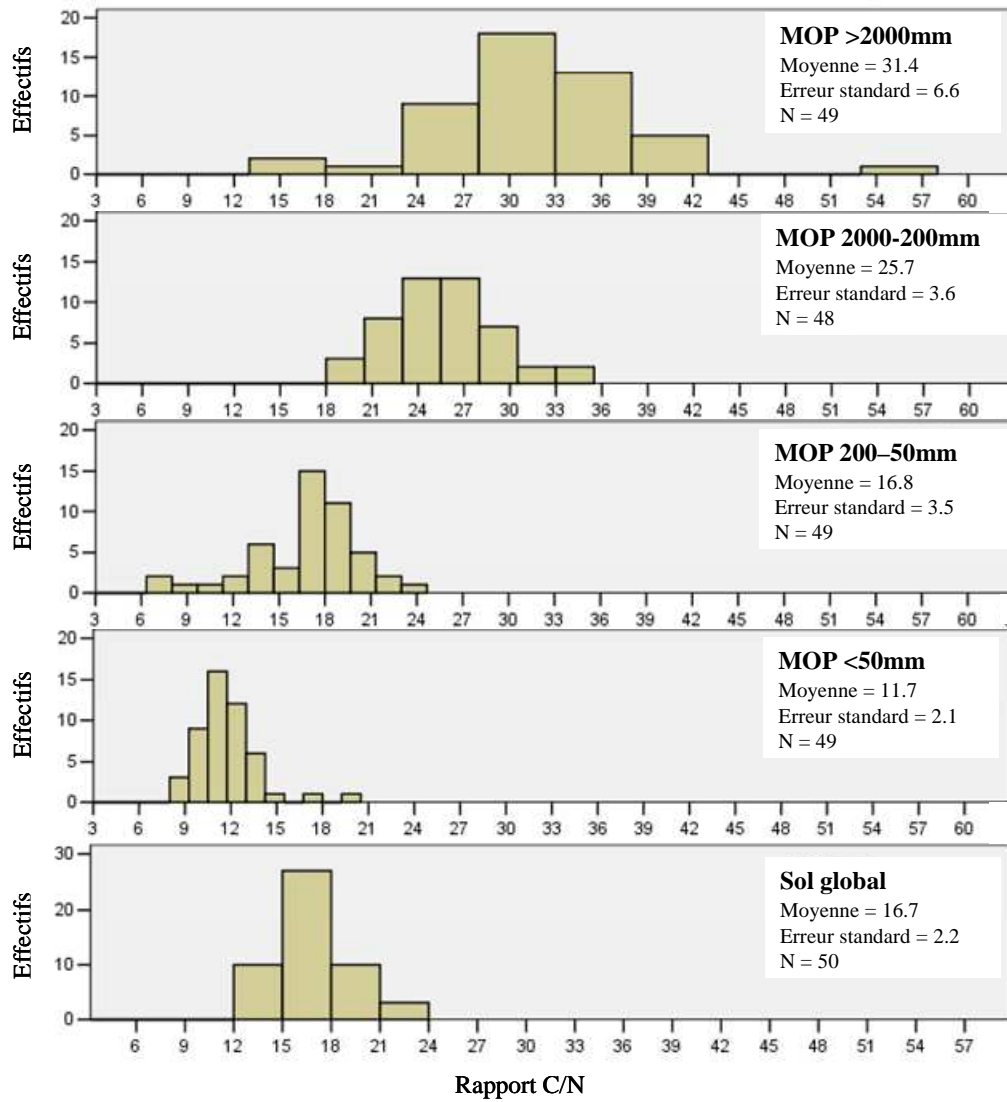


Figure 2. Distribution des effectifs du rapport C/N de la matière organique particulaire dans les 50 hêtraies du Nord Est de la France.

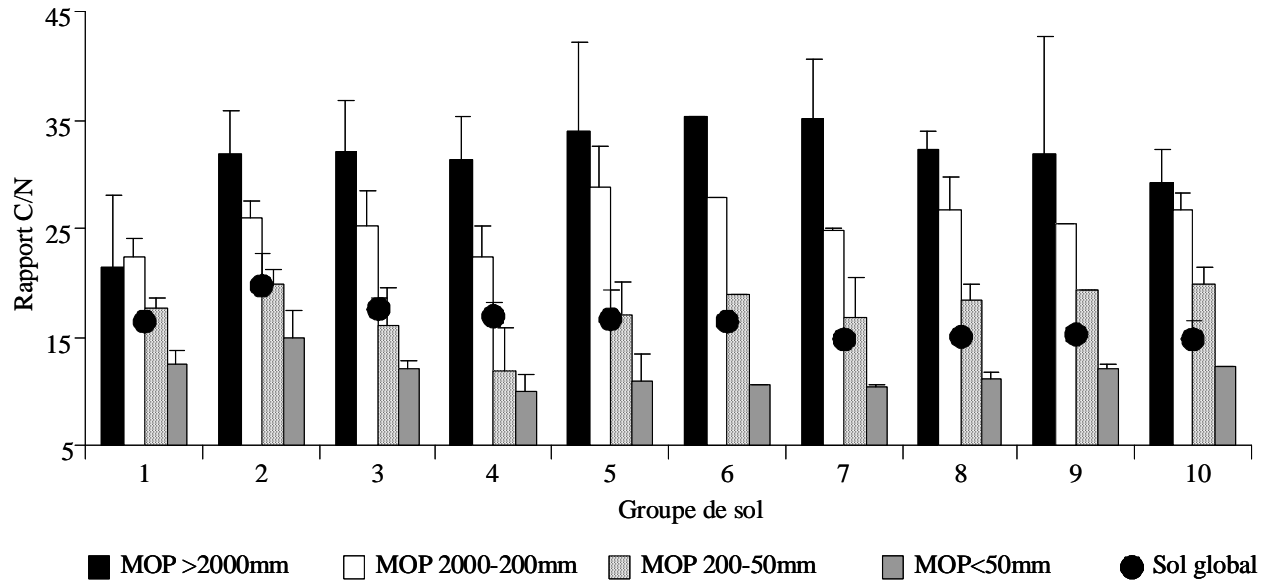


Figure 3. Rapport C/N des matières organiques particulières (MOP) en fonction des différents types de sol. Les histogrammes sont des moyennes et les barres sont les erreurs standards.

Références

- Besnard, E., Chenu, C., Balesdent, J., Puget, P., Arrouays, D., 1996. Fate of particulate organic matter in soil aggregates during cultivation. *European Journal of Soil Science* 47, 495-503.
- Boone, R., 1994. Light-fraction soil organic matter. Origin and contribution to net nitrogen mineralization. *Soil Biology & Biochemistry* 4, 219-224.
- Compton, J.E., Boone, R.D., 2002. Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 34, 933-943.
- Whalen, J.K., Bottomley, P.J., Myrold, D.D., 2000. Carbon and nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction additions to soil. *Soil Biology & Biochemistry* 32, 1345-1352.

Chapitre 3.

Dynamic control of nitrification by tree species

**Kasaina Sitraka Andrianarisoa^a, Bernd Zeller^a, Frank Poly^b, Severine Bienaimé^a,
Jacques Ranger^a, Henri Siegenfuhr and Etienne Dambrine^a**

^aINRA, UR Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux

^bINRA, CNRS, Université Lyon 1, UMR 5557, USC 1193, Ecologie Microbienne Université de Lyon, bat. G.
Mendel, 43 boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne, France

Abstract

We studied how tree species affect nitrification at a site where five tree species were planted 30 years ago in a clear cut within a coppice with standards (native forest) dominated by beech and oak. The potential net nitrification (PNN) of soil was high in Beech, Corsican Pine and Douglas fir plantations (referred to as “*High nitrifying stands*”) (H) and very low in the native forest, Nordmann fir and Spruce stands (referred to as “*Low nitrifying stands*”) (L). Two experiments were started in 2006. The cores permutation experiment consisted in an exchange of soil cores (O + A horizons, 8cm diameter and 15cm depth) between all stands with the aim to estimate the resistance and the resilience of tree species on nitrification. After 16 and 28 months, soil cores were collected from all plots, and incubated *in vitro* to measure PNN. Potential net nitrification was high in soil cores from H transferred to H. The transfer of soil cores from H to L did not modify the PNN of the soil. Potential net nitrification strongly increased considerably in soil cores from L transferred to H. Finally, PNN remained low in soil cores from L transferred to L. Therefore, we demonstrated that Beech, Pine and Douglas fir stands quickly stimulate the activity of nitrifiers (<16 months). Conversely, inhibition of nitrification by Nordmann fir and Spruce plantations as well as by the native forest stands was slower (>28 months). In the Douglas fir plantation, the high concentration of nitrogen in throughfall could be an indicator of the high PNN. But that was not the case in the other plantations. In contrast, litterfall C/N and humus type seemed to be good indicators of PNN under these ecosystems.

The forest floor experience consisted in an exchange of O layer subplots between native forest and Douglas fir plantations, in the aim to estimate the role of the forest floor in the control of nitrification. The transfer of O layer from the native forest stand to the Douglas fir plantation increased soil nitrate concentration and PNN in the soil of Douglas fir plantations. The

transfer of O layer from the Douglas fir plantation to native forest stand did not affect the nitrate concentration in the native forest soil. As the nitrification process did not seem to be controlled by the humus layer alone, we suggest an additional control by root.

Keywords: Nitrate concentration, Potential net nitrification, soil cores exchanges, tree species.

Chapitre 3.

Dynamic control of nitrification by tree species

1. Introduction

In most ecosystems, mineralization and subsequent nitrification of organic nitrogen (N) are essential for the N supply of plants. Plants take up preferentially mineral N (NH_4^+ and NO_3^-) rather than amino acids (or other monomers) except in ecosystems where N mineralization is very low (Schimel and Chapin, 1996). The rate of nitrification determines the form of N present in the soil and therefore how N is absorbed, utilized or dispersed into the environment.

Nitrification is sensitive to climatic conditions (soil temperature and moisture) and varies depending on soil types (Andrianarisoa et al., 2009), soil pH (Herbauts, 1974; Le Tacon, 1976; Falkengren-Grerup et al., 1998; Li et al., 2007; Pietri and Brookes, 2008), litter lignin/N ratio (Van Cleve et al., 1993; Scott and Binkley, 1997; Joshi et al., 2003), soil C/N (Persson et al., 2000; Goodale and Aber, 2001; Joshi et al., 2003) and plant species (Schaffers and Sykora, 2000; Falkengren-Grerup and Schottelndreier, 2004; Andrianarisoa et al., 2009).

Tree species may strongly influence nitrification (Gower and Son, 1992; Son and Lee, 1997; Berendse, 1998; Priha et al., 1999; Augusto and Ranger, 2001; Brierley et al., 2001; Templer

et al., 2002; Moukoui et al., 2006; Russell et al., 2006; Zeller et al., 2007). For example, it has repeatedly been shown that net nitrification is higher under beech stands than under Norway spruce stands (Wedraogo et al., 1993; Jussy et al., 2004; Zhong and Makeschin, 2004, 2006).

Nitrification may be controlled by several processes acting at different levels from the canopy to the root-soil interface.

Tree species and forest management create specific microclimate conditions by influencing light (Ranger et al., 2004), rainfall interception and evapotranspiration which in turn change soil temperature (Barg and Edmonds, 1999), moisture (Augusto and Ranger, 2001) and composition of understory vegetation (Augusto et al., 2003). Occult deposition of N compounds is higher on tree species which have a permanent foliage and a high leaf area index (Lovett and Lindberg, 1986). For instance, Schrijver et al. (2007) showed that deciduous forests contained less N in throughfall than conifer forests.

Leaf litter quantity and quality (lignin-to-N and C-to-N ratio) vary with tree species (Prescott and Preston, 1994; Nugroho et al., 2006) and influence the rate of litter decomposition and N mineralization and nitrification in forest ecosystems (Scott and Binkley, 1997; Persson et al., 2000). As a result of differences in litter breakdown, tree species strongly influence humus types. Nitrification is higher in mull humus rather than in Moder humus (Bottner et al., 1998).

The presence of natural substances from leaves, needles or humus such as polyphenolic compounds (Northup et al., 1995; Paavolainen et al., 1998), phenols, tannins (Kraus et al., 2003; Kraus et al., 2004; Smolander et al., 2005; Kanerva et al., 2006) and terpenoids (White, 1986) may also inhibit nitrification in forest ecosystems.

Tree species may also influence the microbial community size and structure. For instance, Zhong and Makeschin (2006) and Templer et al. (2002) showed that microbial biomass N was high under beech compared to other species.

Tree roots exert considerable influence on soil N transformation and on soil microbial communities through the depletion of nutrient and water in the rhizosphere and the secretion of protons, enzymes and carbon compounds from root surfaces. It has been demonstrated that N mineralization and microbial biomass were higher in the root-associated soil compared to bulk soil (Norton and Firestone, 1996; Reydellet et al., 1997; Priha et al., 1999; Whalen et al., 2001; Colin-Belgrand et al., 2003).

Plant root exudates may contain stimulator or inhibitor compounds for microbial activity. Carbon (C) availability increases microbial and microfaunal activity in the rhizosphere. Small amounts ($10\mu\text{C g}^{-1}$ soil) of root exudates may cause the activation of microbial population (Jackson et al., 2008). In contrast, nitrification-inhibiting exudates may be released by plant roots (Subbarao et al., 2006; Subbarao et al., 2007).

Tree roots have to compete for ammonium with nitrifiers. The partitioning of mineral N between plants and microorganisms is influenced by the relative importance of NH_4^+ against NO_3^- in soil; by the spatial compartmentalization of available C and N in the rhizosphere (Schimel et al., 1989); by the plant and microbial preferences for NH_4^+ against NO_3^- (Jackson et al., 1989; Harrison et al., 2007) and by the differences in ionic mobility. Microorganisms take up substantially more NH_4^+ and NO_3^- than plants (Jackson et al., 1989; Stark and Hart, 1997).

Our aim was to investigate how and at which level tree species control nitrification, using a tree plantation trial. At Breuil experimental site, Moukoui et al. (2006) and Zeller et al. (2007) repeatedly showed that soil potential net nitrification was high under Beech, Corsican Pine and Douglas fir plantations (hereafter referred as “*High nitrifying stands*” = H) and low under Spruce and Nordmann fir stands (hereafter referred as “*Low nitrifying stands*” = L). These differences may be related to differences in N deposition, litter quality (above and belowground), humus type and root-soil interactions. We hypothesized that tree species

would promote or inhibit nitrification within a few years and that this changes could be related to changes in environmental factors. Here, we assembled data on N deposition, litter quality and quantity and humus type and reported the results of a soil cores and forest floor permutation experiment in order to answer the following questions (i) How fast is soil nitrification stimulated or inhibited by the different stands? (ii) Does the forest floor play a key role in the control of nitrification?

2. Materials and methods

2.1. Study site description

The study site is located in the Breuil-Chenue experimental forest in the Morvan highlands (Central France, altitude 650 m, latitude 47°18'10''N and longitude 4°44'44''E). The climate is continental. Each winter, snow covers the soil during about one month each year. Mean annual temperature is 9°C and mean annual precipitation is 1280mm. Open field deposition, monitored during 6 years was 15.2 kg N ha⁻¹ y⁻¹ (NO₃⁻: 3.9 kg ha⁻¹ y⁻¹; NH₄⁺: 7.5 kg ha⁻¹ y⁻¹ and DON: 3.8 kg ha⁻¹ y⁻¹) and 40 kg C ha⁻¹ y⁻¹ of DOC. The native forest is an old coppice (now 150 years old) dominated by European beech (*Fagus sylvatica*) with some sessile oaks (*Quercus petraea*). A flat 10 hectares area was clear-cut in 1976, bole wood and large branches were harvested. The area was planted in rows by monospecific plantations (1000 m²) of: Beech (*Fagus sylvatica*), Corsican Pine (*Pinus laricio*), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), Nordmann fir (*Abies nordmanianna*) and Spruce (*Picea abies*) in a block design (two blocks), in order to compare the growth of different tree species. A part of the original forest was kept as reference plot. The humus of the native forest is a dysmoder with a thin H layer. The soil is a coarse-textured acid Cambisol hyperdystric (pH 4 to 4.5) (WRB, 2006),

developed from granite and presenting morphological traits of crypto-podzolisation in the upper layers (Ranger et al., 2004). This experimental forest was selected for its soil homogeneity. In 2000, Ranger et al. (2004) checked soil homogeneity by a systematic soil sampling ($n = 1150$) and analysis of all relevant soil chemical parameters. They performed an ANOVA for soil parameters and observed significant differences for the C and N content between stands only in the upper horizon (forest floor and A1 horizons). These layers were strongly influenced by the dominant effect of litter restitution, the organic matter decomposition and the localised uptake within the maximal rooting zone. Mareschal (2008) showed that the soils below the native forest and the Douglas plantation were the most acidic and those below Spruce and Nordmann fir were the less. Base saturation was low, the highest under Beech (13%), and the lowest under Spruce (9%) and native forest stands (10%). The humus accumulated since the plantation was Mull type humus formed of thin L layers under Beech, Corsican Pine and Douglas fir stands. Under Nordmann fir and Spruce plantations humus type was moder with an F (~ 1cm thick) and H (1-3.5cm thick) layer (Ranger et al., 2004; Moukoui, 2006). In the A horizon, the content of C and N were the highest in Beech and the lowest in Spruce. The soil C/N was the lowest in Beech (18.2) and Corsican Pine (18.1) plantations, the highest in the native forest (19.6) and Nordmann fir (20) stands and intermediate in Douglas fir and Spruce plantations (Table 1).

2.2. Litterfall, throughfall and soil solution collect and analyses

In 2000, for monitoring the biogeochemical cycle of major elements, all stands were equipped with collectors of litterfall, rainfall, throughfall, and soil solutions. Litterfall was collected every three months within 5 baskets (0.5m²). Leaves or needles, branches and others were separated, oven dried (65°C) and weighted. Total C and N were determined by dry combustion (elemental analyzer Carlo Erba NA 1500, Italy). In this study, the mean annual of C and N restitution from litterfall (kg ha⁻¹ y⁻¹) was calculated for a period of 3 years (from august 2002 to august 2005).

Throughfall was collected using four replicates of two-meter long polyethylene gutters and soil solutions were collected by means of ceramic cups under constant suction installed at 15, 30 and 60 cm depths. Solutions were recovered every four weeks. Between two samplings, all the solutions were stored underground in order to limit biological activity. Total C and N were determined by dry combustion using total organic carbon Analyzer (TOC-V_{CSN}, Shimadzu Corporation). Mineral N concentration (NH₄⁺ and NO₃⁻) were measured by continuous flow colorimetry (TRAACS, Bran and Luebbe). In this study, the mean annual of N flux in throughfall was calculated for a period of 6 years (from January 2002 to December 2007).

From February 2006 and July 2008, volumetric soil water content in Douglas fir, Spruce and Beech plantations was measured at 15 cm depth every 2 hours using time domain reflectometry technique (TDR system TRASE BE soil moisture). In the same plantations, air temperature (at 130 cm) and soil temperature (at 15cm depth) were measured every hour in each stand using a probe connected to a data acquisition system.

2.3. Experimental design and soil sampling

Experiment 1: exchanges of soil cores between stands.

In February 2006, soil cores were taken along two lines, parallel to tree rows, 0.5 m from the rows in the plantations of, Nordmann fir, Douglas fir, Corsican pine and Beech and in the native forest stand. Sixty undisturbed soil cores, 8 cm diameter and 15 cm depth (including the forest floor layer), evenly spaced at 40 cm intervals were collected along these lines with an auger. Thereafter, cores were wrapped into mesh bags (mesh size: 2 mm). Ten were put back in their original place (remaining soil cores) and the 50 others were distributed equitably into the assigned holes in the core field of the five other plantations. In each stand, half (30 = 5 x 6) of the soil cores were recovered after 16 months (in June 2007) and the remaining after 28 months (May 2008). In addition, both in June 2007 and May 2008, five soil cores in each stand were taken in an undisturbed area (0.5 m from the rows) to serve as a control.

The day of sampling, before removing soil cores from their specific locations in the core field, the remains of original O layers with newly fallen litter from hosting stand were separately collected. Soil cores were sieved to 4 mm, and all live roots were recovered. Forest floors and mineral soils samples were brought back to the laboratory and stored in a cold room (4°C) before analysis.

Experiment 2: reciprocal transfer of forest floor between Douglas fir and native forest

In March 2007, an exchange of humus layer was performed between the Douglas fir plantation and the native forest. An area of 1.5 x 1.8 m was chosen in the two stands and subdivided into 18 equal parts (0.3 m²). Three treatments were made: (1) exchange: the forest floor (O_i = L, O_e = F and O_a = H) was carefully scraped and transferred to the other stand; (2) disturbance: the forest floor was scarpred, raised and put back in its original place within the

same stand; (3) removal: the forest floor was removed. These three treatments were randomly divided among the 18 rectangles (6 repetitions of each) within each sub-plot. After 6 months, three soil cores were collected from each experimental rectangle with an auger (8 cm diameter and 15 cm depth). In addition, 9 soil cores were taken in each stand around the experimental area in undisturbed forest floor to serve as control. The forest floor was separated from the underlying mineral soil. Samples were sieved at 4 mm and roots were removed. Samples were transported to the laboratory and kept at 4°C before analysis.

2.4. Soil and forest floor analyses

Aliquots were oven dried at 105°C during 48h to determine the soil humidity. Three days after sample collection, the whole of wet forest floor samples and 20 g of sieved mineral soil samples were shaken in KCl 1M (300 ml and 100 ml respectively). The NO_3^- and NH_4^+ concentration of extracts were measured using continuous flow colorimetry (TRAACS, Bran and Luebbe). Potential net N mineralization and potential net nitrification (PNN) were measured only in mineral soil samples. Aliquots of mineral soil (200g) at sampling moisture (close to field capacity) was placed into 2l jars with airtight lids and incubated at 20°C in the dark during 42 days. Inorganic N (NH_4^+ and NO_3^-) was extracted at the beginning and at the end of the incubation by shaking 20g of mineral soil with 100ml of KCl 1M for 1h. Ammonium and nitrate concentrations of extracts were determined as above. Potential net N mineralization was the amount of total inorganic N accumulated during the incubation period whereas PNN was the amount of NO_3^- accumulated. Both were calculated as $\text{mg N kg}^{-1} \text{ soil d}^{-1}$. In experiment 2, NH_4^+ and NO_3^- concentrations of forest floor and mineral soil were measured in the same way as describe above. Potential net nitrification was measured only for mineral soil by soil incubation at 20°C during 42 days.

2.5. Statistical analysis

➤ *In the soil cores exchange experiment*

For undisturbed soils, a one way ANOVA followed by Tukey's test was performed to compare the nitrate and ammonium concentrations, and the potential net N mineralization and nitrification between stands for each date of sampling. Thereafter, within each stand, mean values of the nitrate and ammonium concentrations, and the potential net N mineralization and nitrification were compared between the two sampling dates with a one way ANOVA.

For disturbed soil cores, we realised the following test for the soil nitrate concentration and the potential net nitrification: (i) within each receiving stands, a one way analysis of variance followed by Tukey's test was used to compare means of the origin of soil cores for each sampling date; (ii) For a given origin of soil cores, a one way ANOVA was done to compare the different receiving stands for each sampling date; (iii) The mean for a given set of soil cores (whatever the origin or the receiving stand) was compared one by one between the two dates using *t*-test of Student.

For all data (excluding undisturbed soil cores), the relationships between variables were examined using Pearson correlation analysis.

➤ *In the reciprocal exchange of forest floor between the Douglas fir plantations and native forest stand*

We performed the following test: (i) under each stand, the mean of nitrate and ammonium concentration and the potential net N mineralization and nitrification of different treatments was compared using one way ANOVA followed by Tukey's test; (ii) A two way ANOVA was realised with receiving stand and treatment as dependant variable. The comparison of the mean for the interaction of the two variables was done with a Tukey's test.

3. Results

3.1. Stand characteristics

3.1.1. Summary of data collected over several years

Nitrate and ammonium concentration in throughfall collected under Douglas fir was high compared to all other species and compared to nitrate and ammonium concentration in rainfall. The mean annual of $[\text{NO}_3^-]$ in soil solutions at 15 cm depth were very high under Douglas fir and Corsican Pine plantations and very low under native forest, Spruce, Beech and Nordmann fir stands (Table 1). However, it was very variable with time.

Nitrogen return by litterfall was very high in the native forest stand, high in Spruce and Douglas fir plantations and lower in the other stands. The average C/N ratio of total litterfall (leaves + branches + fruits and buds) was higher in the native forest, spruce, Nordmann fir and Corsican pine stands (46-49) than in Beech and Douglas fir plantations (40-35). The value is probably overestimated for the Corsican pine stand which soil was covered by spots of *Deschampsia flexuosa*, *Rubus fruticosus*, and *Pteridium aquilinum*. Below the other stands, the understory vegetation was very sparse. Unfortunately, the biomass and return of the understory vegetation was not precisely measured.

For the period between February 2006 and June 2008, the mean of air temperature was not significantly different between stands. The mean of soil temperature at 15 cm depth was not significantly different between Douglas fir (9°C) and Spruce (8.8°C) stands but was higher in Beech (10.8°C). The mean of daily volumetric soil water content was lower in Douglas fir (16.8 cm³/cm³) than Beech (19.7 cm³/cm³) and Spruce (20.6 cm³/cm³) stands.

In June 2007, the soil humidity (% dry weight) was significantly higher under beech (41.8%) and was not significantly different between other stands. In May 2008, soil humidity was high in Beech (46%) and native forest (41.5%), low in spruce (31.1%) and Nordmann fir (33.4%) and intermediate in Douglas fir (37.7%) and Corsican pine (36.2%).

Table 1.
Summary of stand characteristics in Breuil experimental site.

Variables	Beech	Corsican pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce
<i>Forest floor characteristic</i>						
⁽¹⁾ Humus type	Mull	Mull	Mull	Moder	Moder	Moder
⁽¹⁾ L layer thickness (cm)	0.5 – 1.0	n d	1.0 -1.5	1.0 – 2.0	n d	0.0 – 1.0
⁽¹⁾ F layer thickness (cm)	0	0	0	1.0	n d	1.0
⁽¹⁾ H layer thickness (cm)	0	0	0	1.0 - 2.5	n d	2.0 – 3.5
<i>Soil parameters (0-15 cm)</i>						
⁽¹⁾ pH	4.2	4.2	4.1	4.2	4.3	4.4
⁽²⁾ N content (%)	0.28	0.26	0.22	0.25	0.25	0.22
⁽²⁾ C content (%)	5.1	4.7	4.2	4.9	5	4.2
⁽²⁾ C/N	18.2	18.1	19.1	19.6	20	19.1
⁽³⁾ Soil humidity (% dry soil)						
June 2007 samples	41.8a	32.2b	30b	33b	30b	29.6b
May 2008 samples	46.1a	36.2bc	37.7abc	41.5ab	33.4bc	31.1c
<i>*Litterfall characteristics</i>						
N restitution (kg N ha ⁻¹ y ⁻¹)	45	42.8	54.6	65	42.4	52.7
C restitution (kg C ha ⁻¹ y ⁻¹)	1817	2014	1948	3123	1950	2564
C/N restitution	40.4	47	35.7	48	46	48.7
<i>*Throughfall characteristic</i>						
NO ₃ ⁻ flux (kg N-NO ₃ ha ⁻¹ y ⁻¹)	3.2	2.5	10.8	4.3	2.4	4
NH ₄ ⁺ flux (kg N-NH ₄ ha ⁻¹ y ⁻¹)	3.2	2.5	10	4.5	2.5	4.3
DON flux (kg N ha ⁻¹ y ⁻¹)	1	2.2	1.8	2.2	3.2	3.3
<i>Nitrate leaching 15 cm depth (ppm)</i>						
⁽²⁾ Annual mean	1.6	25.7	28.2	0.1	0.5	2.7
⁽⁴⁾ June 2007	0.98	11.46	0.22	0.006	0.03	5.33
⁽⁴⁾ Mai 2008	1.2	2.8	17.8	0.04	0.07	5

⁽¹⁾ Data from Moukoumi, 2006

⁽²⁾ Data from Ranger et al., 2004

⁽³⁾ Data calculated from this study

⁽⁴⁾ Extracted from Breuil database

*The annual flux of element in litterfall and throughfall was calculated for 2002 to 2006 period. Litterfall was collected every three months within 5 baskets (0.5m²); Throughfall was collected using four replicates of two-meter long polyethylene gutters.

n d means not determined

3.1.2. Stand characterization from undisturbed soil cores collected in June 2007 and May 2008

3.1.2.1. Nitrate and ammonium concentrations

➤ Forest floor

In June 2007, nitrate concentration of forest floor was low in all stands, but significantly higher in Corsican Pine (22.2 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter), Beech (10.9 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) and Douglas fir plantation (13.8 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter). It was negligible in spruce (0.6 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) and zero in Nordmann fir and native forest stands. In May 2008, nitrate concentration of forest floor was high in Corsican Pine (49.8 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter), Beech (30.3 N-NO₃ mg kg⁻¹ dry matter) and Douglas fir (83.7 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) and low in the native forest (5.55 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter), Nordmann fir (5.53 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) and Spruce (3 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter). The comparison between the two sampling date showed that the nitrate concentration of the forest floor was higher in 2008 than in 2007 except for beech (Figure 1a).

The ammonium concentration of forest floor was highly variable between replicates but it was higher than the nitrate concentration for both sampling date. In 2007, the ammonium concentration of forest floor was high in Douglas fir plantation (149.3 mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ dry matter), low in native forest stand (36.0 mg N-NH₄⁺ kg⁻¹ dry matter) and intermediate in the other plantations. In May 2008, the ammonium concentration of forest floor was not significantly different between stands. The comparison between the two sampling dates showed that the ammonium concentration of forest floor was higher in May 2008 than in June 2007 except in beech and in Corsican Pine plantation (Figure 1a).

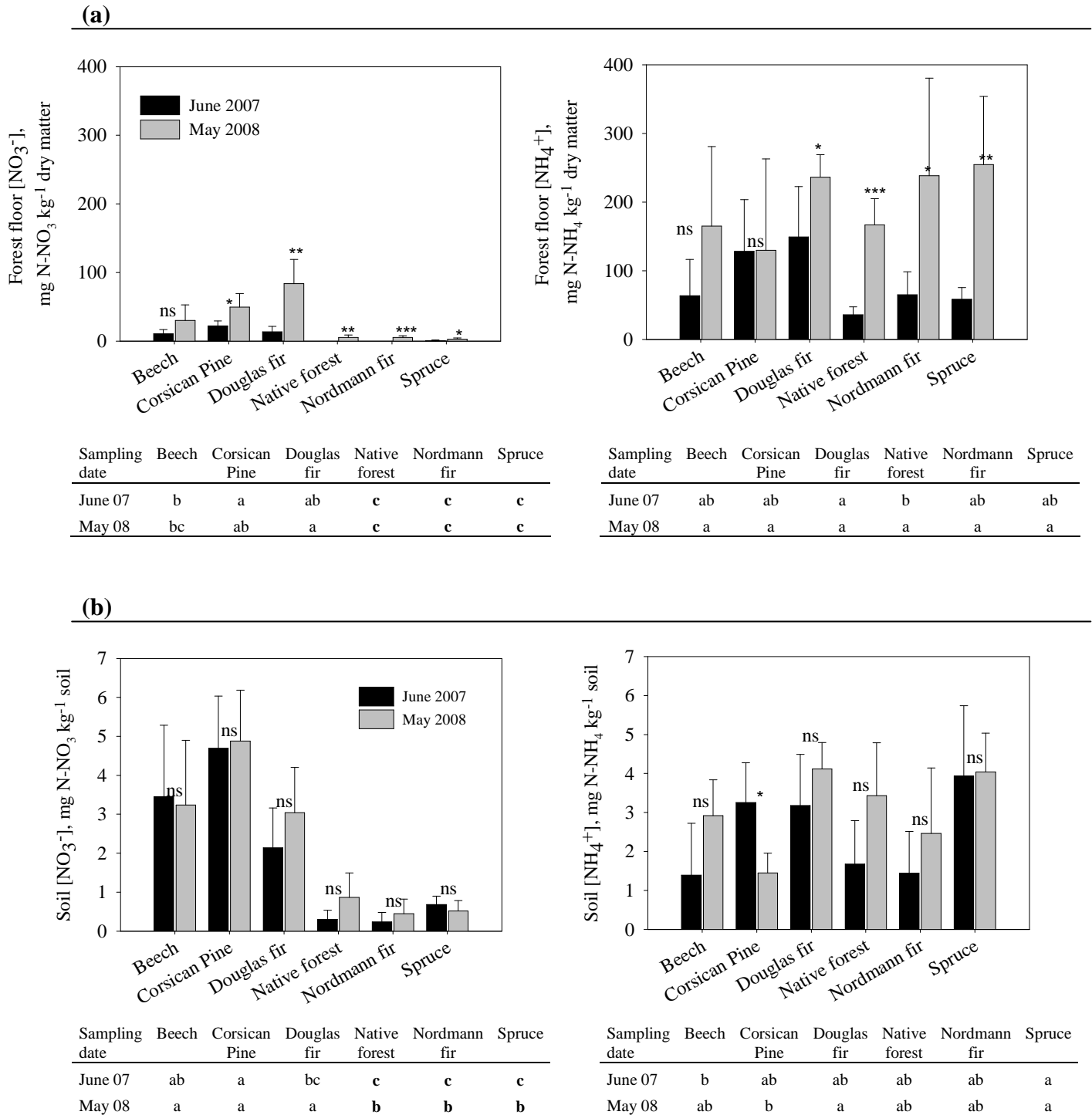


Figure 1. Nitrate (mg N-NO₃ kg⁻¹) and ammonium (mg N-NH₄ kg⁻¹) concentration in (a) forest floor and (b) mineral soil (0-15 cm) of six different stands for two sampling date in Breuil experimental site. Histograms are means (n=5) and error bars are standard deviations. Symbol * indicates a significant difference (p<0.05) between two sampling dates for a given stand; ** for p<0.01, *** for p<0.001 and ns for not significant. Tables under each graphic summarize the result of Tukey's test done between each stand for a given sampling date. A different letter indicates a significant difference between modalities.

➤ *Mineral soils (0 – 15 cm).*

For the two sampling date, the nitrate concentration of mineral soil was at least 3 times higher in Beech, Corsican pine, and Douglas fir plantation than in the native forest, Nordmann fir and spruce stands (Figure 1b).

The ammonium concentration of mineral soil was very variable between stands. In June 2007, the ammonium concentration of mineral soil was the highest in Spruce plantation (3.9 mg kg^{-1}), the lowest in beech plantation ($1.4 \text{ mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1}$) and intermediates in the other stands. In May 2008, the ammonium concentration of mineral soil was the highest in Douglas fir ($4.1 \text{ mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1}$) and spruce plantations ($4.0 \text{ mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1}$) and the lowest in Corsican Pine plantation ($1.5 \text{ mg N-NH}_4 \text{ kg}^{-1}$). The comparison between the two sampling dates showed that the ammonium concentration of mineral soil was not significantly different in all stands except in Corsican Pine plantation (Figure 1b).

3.1.2.2. Potential net N mineralization and nitrification

In June 2007, potential net N mineralization was the highest in beech plantation ($0.8 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$) and the lowest in the Nordmann fir plantation ($0.3 \text{ mg N kg}^{-1} \text{ d}^{-1}$). In May 2008, potential net N mineralization of the mineral soil was not significantly different between stands. Potential net N mineralization was significantly higher in May 2008 than in June 2007 except for beech and Corsican pine plantations (Figure 2a).

Potential net nitrification of mineral soil was significantly high in Beech, Corsican Pine and Douglas fir plantations whereas it was significantly low in native forest, Nordmann fir and spruce stands, this result was confirm at the both dates. Potential net nitrification was not significantly different between the two sampling dates (Figure 2b) except for Douglas fir where potential net nitrification was higher in June 2007 than in May 2008.

Consequently, in the following text, Beech, Corsican pine and Douglas fir stands were named “High nitrifying stands” (H) and native forest, Nordmann fir and spruce stands were named “Low nitrifying stands” (L).

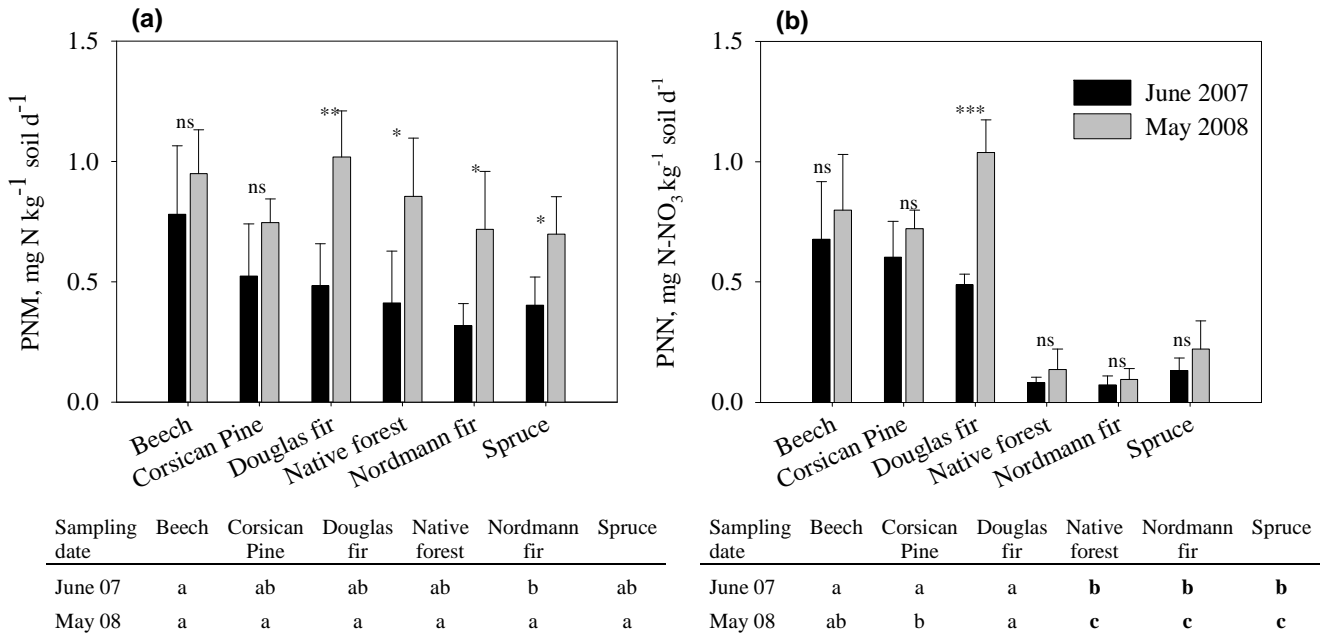


Figure 2. Potential net N mineralization (PNM, mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) (a) and potential net nitrification (PNN, mg N-NO₃ kg⁻¹ soil d⁻¹) (b) in different stands at Breuil experimental site (Morvan, France). Histograms are means and error bars are standard deviations. Symbol * indicates a significant difference (p<0.05) between two sampling dates for a given stand; ** for p<0.01, *** for p<0.001 and ns for not significant. Tables following each graphic summarize the result of Tukey’s test done between each stand for a given sampling date. A different letter indicates a significant difference between modalities.

3.2. Results of soil cores exchanges experiment

For the best description of results, we decided to make four groups of transfer (Figure 3). The HH group indicates the soil cores transferred from ‘*High nitrifying stands*’ (H = Beech, Corsican pine and Douglas fir stands) to ‘*High nitrifying stands*’; The LH group indicates the soil cores transferred from ‘*Low nitrifying stands*’ (L = native forest, Nordmann fir and Spruce stands) to ‘*High nitrifying stands*’; The HL group indicates the soil cores transferred from ‘*High nitrifying stands*’ to ‘*Low nitrifying stands*’ and the LL group indicates the soil cores transferred from ‘*Low nitrifying stands*’ to ‘*Low nitrifying stands*’. These groups were used along the following sections.

		Soil cores from (H→)			Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce	
Soil cores into (→H)	Beech	HH			LH			H “ <i>high nitrifying stands</i> ”
	Corsican Pine							
	Douglas fir							
Soil cores into (→L)	Native forest	HL			LL			L “ <i>Low nitrifying stands</i> ”
	Nordmann fir							
	Spruce							

Figure 3.

Definition of different groups established for the best description of principal results. The H letter is for “High nitrifying stands”; L for “Low nitrifying stands”; HH for soil cores from high nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; LH for soil cores from low nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; HL for soil cores from high nitrifying stands transferred to low nitrifying stands and LL for soil cores from low nitrifying stands transferred to low nitrifying stands.

3.2.1. Nitrate concentration of interchanged soil cores (mineral soil samples 0 – 15 cm)

Nitrate concentrations of soil cores which were raised and put back in their original place (remaining soil cores) are represented in the diagonal of figures 4a and 4b. For the two sampling dates, diagonal values were not significantly different from the undisturbed soil at the same date. Therefore, there was no effect of disturbance on $[\text{NO}_3^-]$ of mineral soils (0 – 15 cm).

In June 2007, 16 months after the onset of the experiment, nitrate concentrations were higher than 3 mg kg^{-1} in most soil cores of HH group (Figure 4a). Nitrate concentrations were variables but most of them $< 3 \text{ mg kg}^{-1}$ in soil cores of HL and LH groups. Finally, nitrate concentrations were lower than 1 mg kg^{-1} in soil cores of LL group (originating from “*Low nitrifying stands*” and transferred to “*Low nitrifying stands*”). Soil cores originating from the native forest had most of them the lowest nitrate concentrations. Whatever their origin, soil cores incubated in the Corsican pine had most of the time the highest nitrate concentrations.

In May 2008, 28 months after the onset of the experiment, soil cores transferred to Beech and Corsican Pine presented high values of nitrate concentration independently of their origin. Among the soil cores transferred into Douglas fir, those originating from high nitrification stands (Beech, Corsican Pine and Douglas fir) had high concentrations, while those originating from low nitrification stands were variable. As in 2007, soil cores in HL group had variable nitrate concentrations, while soil cores in LL group had low nitrate concentrations.

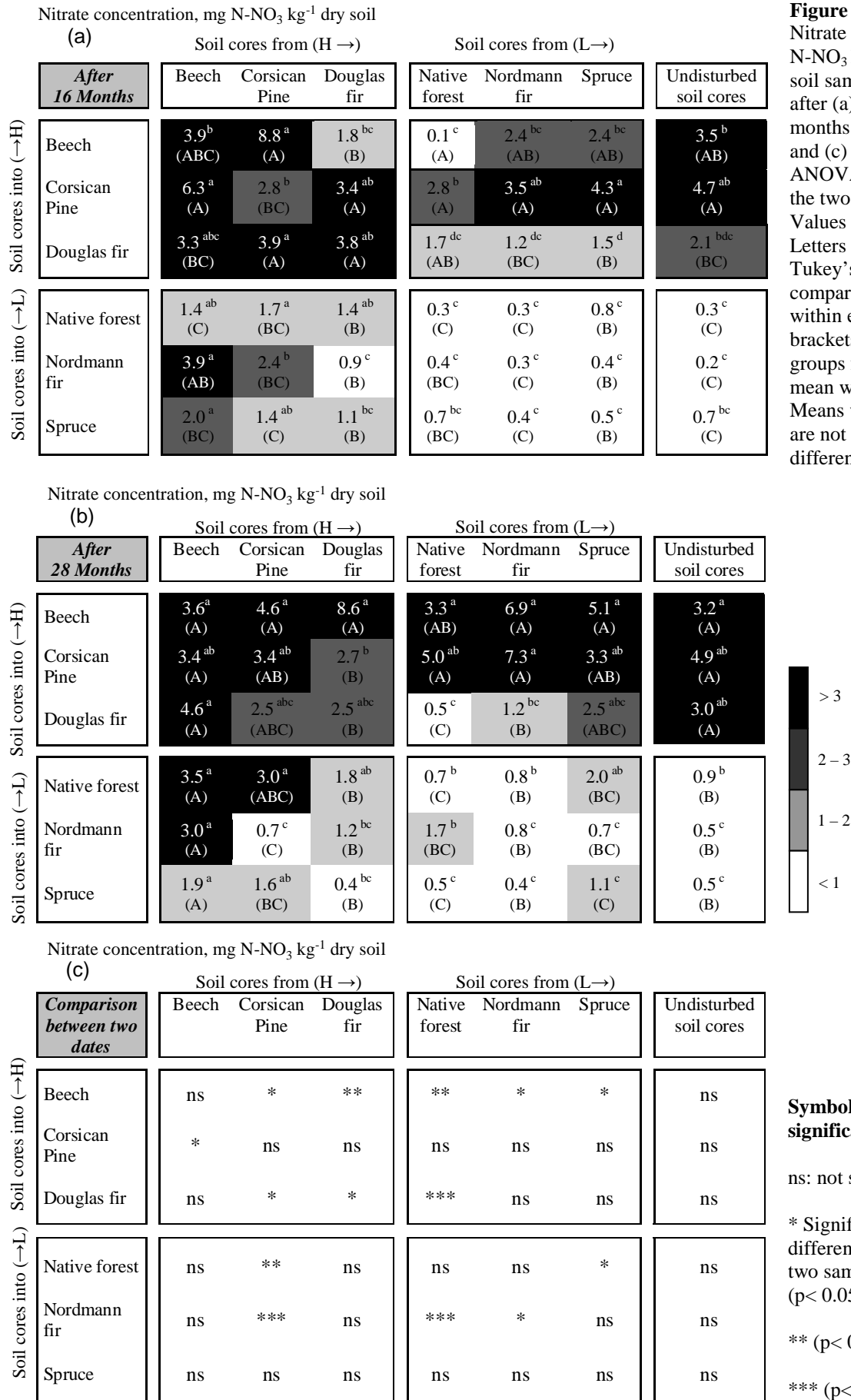


Figure 4. Nitrate concentration (mg N-NO₃ kg⁻¹ soil) in mineral soil samples (0-15 cm) after (a) 16 months, (b) 28 months of field incubation and (c) summary of ANOVA analysis between the two sampling dates. Values are means (n=5). Letters in superscript are Tukey's groups for comparison of means within each line; Letters in brackets are Tukey's groups for comparison of mean within each column. Means with same letters are not significantly different.

3.2.2. Potential net nitrification of interchanged soil cores (mineral soil 0 – 15 cm)

Potential net nitrification varied between 0.1 and 1.4 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹ (Figure 5). There was no effect of disturbance on potential net nitrification for the two sampling dates. Diagonal values which represent PNN of soil cores transferred to itself were not significantly different of control values (Figure 5a and b; Superscript letters) except for Douglas fir in 2007 (after 16 months).

In 2007, PNN of most soil cores in HH, HL and LH group was high. Potential net nitrification was low in soil cores of LL group. The order of mean values was: HL (0.9 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹) = HH (0.6 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹) = LH (0.6 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹) > LL (0.2 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹). In 2008, the tendency was the same, but the PNN of LH group increased and those of HL group decreased but not significantly. The order of mean values was: HH (1 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹) = LH (1.1 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹) = HL (0.7 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹) > LL (0.2 mg N-NO₃ kg⁻¹ d⁻¹).

Potential net nitrification was positively correlated with the [NO₃⁻] of the forest floor ($r = 0.4^{***}$ in 2007 and $r = 0.5^{***}$ in 2008; $n = 180$) and the mineral soil ($r = 0.6^{***}$ in 2007 and $r = 0.4$ in 2008; $n = 180$) and with PNM ($r = 0.4^{***}$ for both sampling dates; $n = 180$).

Potential net nitrification, mg N-NO₃ kg⁻¹ dry soil d⁻¹

(a)

	Soil cores from (H →)	Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores			
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir		Native forest	Nordmann fir	Spruce
After 16 Months								
Soil cores into (→H)		0.7 ^{ab} (C)	0.9 ^a (A)	0.7 ^{ab} (AB)	0.3 ^b (A)	0.6 ^{ab} (A)	0.8 ^a (A)	0.7 ^{ab} (A)
	Corsican Pine	1.1 ^a (AB)	0.7 ^b (A)	0.6 ^b (AB)	0.7 ^b (AB)	0.8 ^{ab} (A)	0.8 ^{ab} (AB)	0.6 ^b (A)
	Douglas fir	1.0 ^a (ABC)	0.9 ^{ab} (A)	1.0 ^a (A)	0.7 ^{abc} (A)	0.5 ^{bc} (A)	0.5 ^c (BC)	0.5 ^c (A)
Soil cores into (→L)								
	Native forest	0.8 ^a (BC)	1.0 ^a (A)	0.9 ^a (AB)	0.3 ^b (C)	0.2 ^b (B)	0.3 ^b (BC)	0.1 ^b (B)
	Nordmann fir	1.4 ^a (A)	0.9 ^a (A)	0.5 ^c (B)	0.1 ^d (C)	0.1 ^d (B)	0.2 ^d (BC)	0.1 ^d (B)
	Spruce	0.9 ^a (BC)	0.8 ^a (A)	0.8 ^a (AB)	0.1 ^b (C)	0.1 ^b (B)	0.1 ^b (D)	0.1 ^b (B)

Potential net nitrification, mg N-NO₃ kg⁻¹ dry soil d⁻¹

(b)

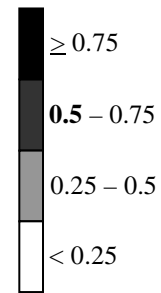
	Soil cores from (H →)	Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores			
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir		Native forest	Nordmann fir	Spruce
After 28 Months								
Soil cores into (→H)								
	Beech	0.8 ^a (B)	0.9 ^a (A)	1.0 ^a (A)	1.1 ^a (A)	0.8 ^a (A)	1.2 ^a (A)	0.8 ^a (AB)
	Corsican Pine	1.3 ^a (A)	0.9 ^{ab} (A)	1.1 ^{ab} (A)	1.1 ^{ab} (A)	1.0 ^{ab} (A)	1.2 ^{ab} (A)	0.7 ^b (B)
	Douglas fir	0.8 ^{bc} (AB)	0.9 ^{abc} (A)	1.2 ^{ab} (A)	0.7 ^c (AB)	1.1 ^{abc} (A)	1.3 ^a (A)	1.0 ^{abc} (A)
Soil cores into (→L)								
	Native forest	0.8 ^a (B)	1.0 ^a (A)	0.7 ^a (A)	0.1 ^b (C)	0.1 ^b (B)	0.2 ^{ab} (B)	0.1 ^b (C)
	Nordmann fir	0.6 ^{ab} (B)	0.7 ^a (A)	0.8 ^a (A)	0.3 ^{ab} (BC)	0.1 ^b (B)	0.3 ^{ab} (B)	0.1 ^b (C)
	Spruce	0.7 ^a (B)	0.6 ^{ab} (A)	0.6 ^{ab} (A)	0.1 ^c (C)	0.1 ^c (B)	0.7 ^a (B)	0.2 ^{bc} (C)

Potential net nitrification, mg N-NO₃ kg⁻¹ dry soil d⁻¹

(c)

	Soil cores from (H →)	Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores			
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir		Native forest	Nordmann fir	Spruce
Comparison between two dates								
Soil cores into (→H)								
	Beech	ns	ns	*	**	ns	*	ns
	Corsican Pine	ns	*	***	ns	ns	**	ns
	Douglas fir	ns	ns	ns	ns	**	***	***
Soil cores into (→L)								
	Native forest	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Nordmann fir	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Spruce	ns	ns	ns	ns	ns	*	ns

Figure 5. Potential net nitrification (mg N-NO₃ kg⁻¹ soil d⁻¹) of mineral soil samples (0-15 cm) measured in the laboratory (20°C, 42 days) after (a) 16 months and (b) 28 months of field incubation and (c) summary of ANOVA analysis between the two sampling dates. Values are means (n=5). Letters in superscript are Tukey's groups for comparison of means within each line; Letters in brackets are Tukey's groups for comparison of mean within each column. Means with same letters are not significantly different.



Symbol signification:

ns: not significant
 * Significant difference between two sampling date (p< 0.05)
 ** (p< 0.01)

3.3. Results of reciprocal transfer of forest floor between Douglas fir and native forest

3.3.1. Nitrate concentration

Nitrate concentration was high in undisturbed forest floor of Douglas fir plantation (35.8 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) and low in undisturbed forest floor of native forest stand (3.4 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter). After 6 months of *in situ* incubation, disturbance had no effect on [NO₃⁻] in the forest floor of both stands. Nitrate concentration in the forest floor of Douglas fir trended to decrease when it was transferred to native forest (from 35.8 to 21.7 mg kg⁻¹ dry matter). However, this decrease was not significant. Nitrate concentration in the forest floor of the native forest increased strongly (from 3.4 to 56.5 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) when it was transferred to Douglas fir (Figure 6a; Table 3).

Nitrate concentration of the mineral soil (0 -15 cm) in undisturbed soil cores in Douglas fir plantation was much higher (5.2 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry matter) than in undisturbed soil cores in native forest (0.68 mg N-NO₃ kg⁻¹ dry soil).

Under Douglas fir, disturbance of above lying forest floor had no effect (5.2 mg N-NO₃ kg⁻¹ soil) on [NO₃⁻] of the underlying mineral soil. Removing forest floor decreased [NO₃⁻] of mineral soil (2.5 mg N-NO₃ kg⁻¹ soil) although this decrease was not significant. Replacing the forest floor of Douglas fir by that of the native forest increased 3 times (15 mg N-NO₃ kg⁻¹ soil) the [NO₃⁻] in the underlying mineral soil.

Under the native forest, disturbance of the forest floor, removal of the forest floor or exchange of the native forest floor by the forest floor from Douglas fir did not significantly change the [NO₃⁻] of the underlying mineral soil (0.66, 0.75 and 1.04 mg N-NO₃ kg⁻¹ soil respectively).

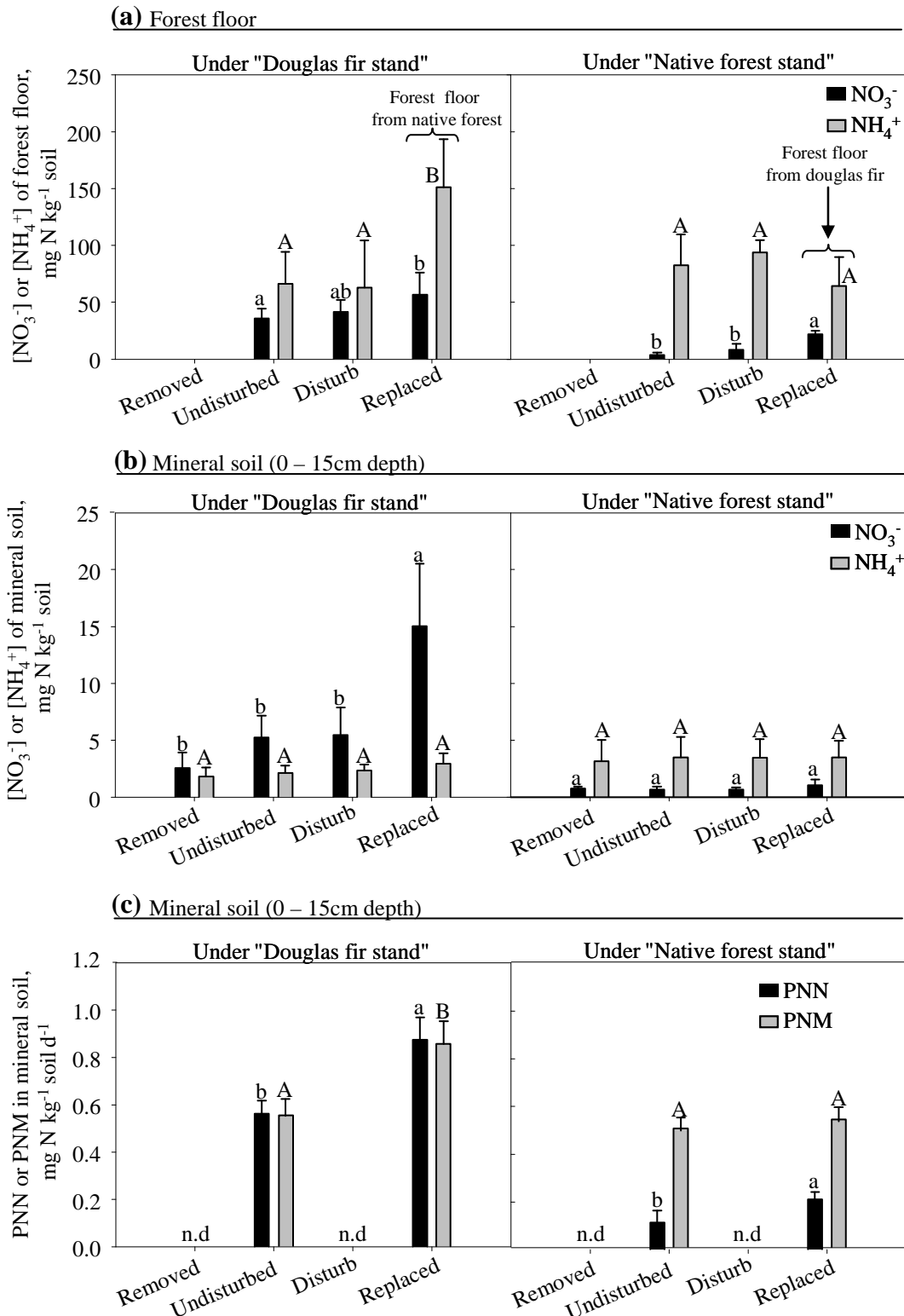


Figure 6. Results of reciprocal exchange of forest floor between Douglas fir plantation and native forest stand after 6 months of the experiment set up: (a) $[NO_3^-]$ and $[NH_4^+]$ of forest floor ; (b) $[NO_3^-]$ and $[NH_4^+]$ of mineral soil (0-15cm); (c) Potential net N mineralization (PNM) and nitrification (PNN) of mineral soil (0-15cm). Different treatments were presented in the x-axis: “**removed**” when forest floor was removed; “**undisturbed**” when forest floor was not disturbed; “**disturbed**” when forest floor was raised and put back in its original place and “**replaced**” when forest floor was removed and replaced by forest floor from the other plantation. Histograms are means ($n = 18$) and bars are standard errors. Means with same letters were not significantly different.

3.3.2. Ammonium concentration

In the forest floor, the $[\text{NH}_4^+]$ of undisturbed forest floor was not significantly different between Douglas fir (66.4 mg N-NH₄ kg⁻¹ dry matter) and native forest (82.5 mg N-NH₄ kg⁻¹ dry matter). The disturbance had no effect on the $[\text{NH}_4^+]$ in both Douglas and native forest stands. Under Douglas fir, the $[\text{NH}_4^+]$ of the forest floor from native forest was 1.8 times higher than original forest floor staying in native forest. Under native forest, $[\text{NH}_4^+]$ of the forest floor from Douglas fir was not different of $[\text{NH}_4^+]$ of the same staying under Douglas fir.

In the mineral soil layer, $[\text{NH}_4^+]$ was not significantly different between all treatments in both Douglas fir and native forest stands.

3.3.3. Potential net N mineralization and nitrification (mineral soil 0-15cm depth).

In the undisturbed soils, PNM was not significantly different between Douglas fir (0.55 mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) and native forest (0.5 mg N kg⁻¹ soil d⁻¹) stands. In contrast, PNN was higher in Douglas fir (0.56 mg N-NO₃ kg⁻¹ soil d⁻¹) than in the native forest (0.11 mg N-NO₃ kg⁻¹ soil d⁻¹).

Under Douglas fir, the PNM under forest floor from native forest was significantly higher than the PNM under undisturbed forest floor. Under native forest, the PNM under forest floor from Douglas fir was not significantly different of PNM under undisturbed forest floor.

Under both stands, replacing the original forest floor by the forest floor from the other stand increased PNN (1.5 fold in Douglas fir and 2 fold in native forest; Figure 6c).

Table 2.

Results of ANOVA analysis of the [NO₃] of forest floor exchanged or not between Douglas fir and native forest after 6 months of field incubation. Means with same letters were not significantly different.

		Nitrate concentration of forest floor (mg kg ⁻¹)	Tukey's group
Under 'Douglas fir stand'	Undisturbed forest floor	35.8	bc
	Disturbed forest floor	41.7	ab
	Forest floor from native forest	56.5	a
Under 'Native forest stand'	Undisturbed forest floor	3.4	e
	Disturbed forest floor	7.9	de
	Forest floor from Douglas fir	21.7	dc

4. Discussion

4.1. Tree species affect nitrate cycling in soil

At Breuil experimental site, our results confirmed in Block 2, the observations previously made by [Moukoui et al. \(2006\)](#) and [Zeller et al. \(2007\)](#) in Block 1. There were two main groups of stands with regards to the functioning of nitrate cycling in soil, evaluated by the amount of nitrate in the soil, as well as by the PNN. In Beech, Corsican pine and Douglas fir plantations, PNN and [NO₃⁻] were high and in the Nordmann fir and the spruce plantations as well as in the native forest, PNN and [NO₃⁻] were low. Nitrate concentration of soil at a given moment may result from the balance between sources (atmospheric deposition of N and soil nitrification) and sinks (plant uptake, microbial immobilization and NO₃⁻ leaching). The strong relationship between soil [NO₃⁻] and PNN measured in the laboratory suggests that in this ecosystem, soil nitrate was strongly controlled by microbial processes active during the laboratory experiment (immobilization, nitrification and denitrification) and weakly by N deposition and plant uptake (Table 1).

It's largely documented that microbial processes can be control by environmental factors such as temperature and humidity (Jussy, 1998), quantity and quality of soil organic matter (SOM) or root function.

Although tree species affect air temperature and soil humidity, at Breuil, the air temperature (daily mean) was not significantly different between stands. The soil humidity was lower under Douglas fir than under Beech while PNN was not significantly different. Both climatic variables do not discriminate among the stands.

The quality of soil organic matter broadly estimated by C/N ratio was largely reported to be negatively correlated to nitrification (Wedraogo et al., 1993; Persson et al., 2000; Goodale and Aber, 2001; Joshi et al., 2003; Lovett et al., 2004; Andrianarisoa et al., 2009). This correlation may explain few of our results for instance when we compare Beech plantation and native forest. The composition of beech leaves was close in both stands but the litterfall C/N was low in Beech plantation whereas it was quite higher in the native forest because of a large proportion of woody material. In the Douglas fir stand, PNN may be favoured by the low C/N of litterfall as well as by the large flux of N in throughfall. In the Corsican Pine stand, the high soil C/N ratio of litterfall should not be in favour of nitrification. Nevertheless, the abundance of *Deschampsia flexuosa* in the understorey herbaceous layer may contribute to enhance nitrification. Brierley et al. (2001) showed that addition of leached material from *Deschampsia flexuosa* increased significantly the NO_3^- and decreased the NH_4^+ amount accumulated in the soil.

Low nitrification under Spruce and Fir may be related to the high C/N ratio of the litterfall and the forest floor. Compounds either from litter decomposition or from root exudates may inhibit nitrifier's activity. It has been demonstrated that organic compounds, leached from spruce needles, reduced nitrification (Brierley et al., 2001). Volatile monoterpenes (α -pinene) were observed under spruce (Suominen et al., 2001). Smolander et al. (2005) showed low

nitrification under spruce and detected in the humus layer of spruce high concentration of proanthocyanidins (condensed tannins) and some phenolic acids (ferulic acid, p-coumaric acid) which may act as nitrification inhibitors.

In order to know if the tree species effect may result from the nature of forest floor by itself or from the stand characteristics (including understory microclimate, soil characteristic, nature of soil organic matter and root functions), 2 experiments were conducted: forest floor and soil cores transfers.

4.2. Role of Forest floor on the control of soil nitrification

The forest floor of Douglas fir stand was mull type, composed only by a L layer <1.5cm whereas the forest floor of native forest is composed of L (1 – 2cm), F (1cm) and H (1 – 2.5cm) layers (Moukoui, 2006). The $[\text{NO}_3^-]$ of the forest floor in the native forest was very low compared to those of Douglas fir (Figure 6a) whereas the $[\text{NH}_4^+]$ was the same.

We observed that the transfer of the forest floor of native forest to Douglas fir increased nitrate and ammonium concentration of the forest floor material and the underlying mineral soil. This increase suggests that the addition of forest floor from native forest increased strongly NH_4^+ availability, provides available mineral N for the nitrifier community and increase PNN of soil.

The removal of the forest floor in the native forest did not improve nitrification, which suggests that the forest floor material alone cannot explain the low nitrification under the native forest. On the other hand, as already shown by many authors, clear cutting rapidly initiated nitrification (Bormann and Likens, 1979; Duggin et al., 1991; Dahlgren and Discroll, 1994; Smolander et al., 1998), which suggests an additional control by roots, depending on tree age.

4.3. Resistance and resilience of underground tree species effect on nitrification

No change was observed in $[\text{NO}_3^-]$ or in PNN of soil cores in HH and LL groups. This result confirmed that the disturbance related to the soil core transfer was not significant as shown by [Bottomley et al. \(2004\)](#) and root cutting had no prolonged effect on nitrification because tree roots colonized quickly the cores.

PNN was weakly reduced after 28 months in soil cores from H transferred to L whereas it was strongly and quickly enhanced when soil cores from L was transferred to H. Hence, inhibition of nitrification was much slower than stimulation. In response to a reciprocal transfer of soil cores between meadow (high nitrifying stand) and forest (low nitrifying stand) in Oregon, [Bottomley et al. \(2004\)](#) also showed that soils from low nitrifying stand transferred to high nitrifying stand nitrified in the same level as high nitrifying stand. This stimulation was followed by an increase (10- to 100- fold) of ammonia oxidizing bacteria populations to values that were similar to those measured in the high nitrification stand.

Two processes might occur to explain the stimulation of nitrification in LH soil cores: either there was a colonization of soil cores by indigenous very active and competitive microorganisms implying different nitrifying communities between H and L stands, or there was an activation of existing nitrifiers until now inhibited. Measurements of gross nitrification by [Zeller et al. \(2007\)](#) showed that autotrophic nitrifiers were present in all plantations, whereas heterotrophic nitrification was suspected in the native forest. Mechanisms of bacterial colonization has been well explained by [Wertz et al. \(2007\)](#): (i) transport of bacteria by water flow (passive cell movements), (ii) bacterial motility (active cell movements) ([Alexandre et al., 1996](#); [Turnbull et al., 2001](#)) and (iii) bacterial growth. The activation theory is linked to the removal of inhibition and to the degradation of inhibitor substances from the originate stands. In addition, the supply of inhibitor substances from

needle leaching or root exudates was ceased since soil cores were transferred under high nitrifying stands. [White \(1994\)](#) affirmed that regardless of the mode of inhibition, it is evident that structure and relative concentration of inhibitor substances are primary factors controlling the magnitude of inhibition.

[Subbarao et al. \(2007\)](#) showed that the degree of inhibition on nitrification by inhibitor compounds in the soil is a function of the amount of biological nitrification inhibition (BNI) added to the soil. The accumulation of BNI over the time (between 16 and 28 months) could explain the slow increase of inhibition in cores from high nitrification stand transferred under low nitrifying stands. At low concentration (<100 mg/kg), phenolic acids may serve as a carbon source for some heterotrophic bacteria ([Blum and Shafer, 1988](#)). Microbial community within soil cores from high nitrification stand is experienced to well compete for NH_4^+ and used to live in conditions where they are the masters. Despite the hypothesis that colonisation of soil cores by indigenous microorganisms may occurs, originates microbes can be still present and active.

5. Conclusions

This study confirms previous findings showing a strong effect of tree species on nitrification. Globally, nitrification was related to the C/N ratio of litterfall. But controls were multifactorial and acted at different levels. For instance, in the native forest, low nitrification was related to the high C/N of woody litterfall and to the humus type. As removal of the forest floor in the native forest, did not increase nitrification, we believe that roots exert a strong influence on nitrification. On the other hand, high nitrification in Douglas fir was accompanied by a large flux of mineral N in throughfall, a low C/N of litter fall and a fast decomposition of the litter layer.

Within 16 months introduction of soils from low nitrification stands into high nitrification stands strongly increased nitrification, whereas the transfer of soils from highly nitrification stands into low nitrification stands partly reduced nitrification only after 28 months. These changes may be attributed to the activation or inhibition of nitrifiers by roots penetrating the cores or to a different supply of inhibitor substances from litter leaching or root exudates.

References

- Alexandre, G., Jacoud, C., Faure, D., Bally, R., 1996. Population dynamics of a motile and a non-motile *Azospirillum lipoferum* strain during rice root colonization and motility variation in the rhizosphere. *FEMS Microbiology Ecology* 19, 271-278.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Dupouey, J.L., Dambrine, E., 2009. Comparing indicators of N status in 50 beech forests (*Fagus sylvatica*) in Northeastern France. *Forest Ecology and Management*, doi:10.1016/j.foreco.2009.02.037.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Ranger, J., 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* 60, 823-831.
- Augusto, L., Ranger, J., 2001. Impact of tree species on soil solutions in acidic conditions. *Annals of Forest Science* 58, 47-58
- Barg, A.K., Edmonds, R.L., 1999. Influence of partial cutting on site microclimate soil nitrogen dynamics, and microbial biomass in Douglas-fir stands in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 705-713.
- Berendse, F., 1998. Effect of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry* 42, 73 - 88.
- Blum, U., Shafer, S.R., 1988. Microbial populations and phenolic acids in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 1077-1089.
- Bormann, F.H., Likens, G.E., 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York.
- Bottner, P., Austrui, J., Cortez, J., Billes, G., Couteaux, M.M., 1998. Decomposition of ¹⁴C and ¹⁵N labelled plant material, under controlled conditions, in coniferous forest soils from a North-South climatic sequence in western Europe. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 597 - 610.
- Bottomley, P.J., Taylor, A.E., Boyle, S.A., McMahon, S.K., Rich, J.J., Cromack, K., Myrold, D.D., 2004. Responses of nitrification and ammonia-oxidizing bacteria to reciprocal transfers of soil between adjacent coniferous forest and meadow vegetation in the Cascade Mountains of Oregon. *Microbial Ecology* 48, 500-508.
- Brierley, E.D.R., Wood, M., Shw, P.J.A., 2001. Influence of tree species and ground vegetation on nitrification in an acid forest soil. *Plant and Soil* 229, 97 - 104.
- Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Bienaimé, S., Nys, C., Turpault, M.P., 2003. Influence of tree roots on nitrogen mineralization. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18, 260 - 268.
- Dahlgren, R.A., Discroll, C.T., 1994. The effects of the whole-tree clear-cutting on soil processes at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, USA. *Plant and Soil* 158, 239-262.
- Duggin, J.A., Voigt, G.K., Bormann, F.H., 1991. Autotrophic and heterotrophic nitrification in response to clear-cutting northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 779-787.
- Falkengren-Grerup, U., Brunet, J., Diekmann, M., 1998. Nitrogen mineralization in deciduous forest soils in south Sweden in gradients of soil acidity and deposition. *Environmental Pollution* 102, 415-420.
- Falkengren-Grerup, U., Schottelndreier, M., 2004. Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils. *Plant Ecology* 172, 51-62.
- Goodale, C.L., Aber, J.D., 2001. The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11, 253-267.

- Gower, S.T., Son, Y., 1992. Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations. *Soil Science Society of America Journal* 56, 1959-1966.
- Harrison, K.A., Bol, R., Bardgett, R.D., 2007. Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology* 88, 989-999.
- Herbaults, J., 1974. Evaluation de la disponibilité potentielle en azote minéral dans différents types forestiers lorrains. In. Université de Nancy I, Nancy, p. 66.
- Jackson, L.E., Burger, M., Cavagnaro, T.R., 2008. Roots, Nitrogen transformations, and Ecosystem services. *Annual Review of Plant Biology* 59, 314 - 363.
- Jackson, L.E., Schimel, J.P., Firestone, M.K., 1989. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 21, 409-415.
- Joshi, A.B., Vann, D.R., Johnson, A.H., Miller, E.K., 2003. Nitrogen availability and forest productivity along a climosequence on Whiteface Mountain, New York. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1880-1891.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B., Bienaime, S., 2004. N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry* 69, 241-262.
- Kanerva, S., Kitunen, V., Kiikkilä, O., Loponen, J., Smolander, A., 2006. Response of soil C and N transformations to tannin fractions originating from Scots pine and Norway spruce needles. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 1364-1374.
- Kraus, T.E.C., Dahlgren, R.A., Zasoski, R.J., 2003. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems, a review. *Plant and Soil* 256, 41 - 66.
- Kraus, T.E.C., Zasoski, R.J., Dahlgren, R.A., Horwath, W.T., Preston, C.M., 2004. Carbon and nitrogen dynamics in a forest soil amended with purified tannins from different plant species. *Soil Biology & Biochemistry* 36, 309 - 321.
- Le Tacon, F., 1976. La présence de calcaire dans le sol influence sur le comportement de l'Épicéa commun (*Picea excelsa* Link.) et du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra nigricans* HOST.). In. Institut National Polytechnique de Lorraine, [Nancy], p. 214.
- Li, X.-G., Rengel, Z., Mapfumo, E., Singh, B., 2007. Increase in pH stimulates mineralization of 'native' organic carbon and nitrogen in naturally salt-affected sandy soils. *Plant and Soil* 290, 269-282.
- Lovett, G.M., Lindberg, S.E., 1986. Dry deposition of nitrate to a deciduous forest. *Biogeochemistry* 2, 137-148.
- Lovett, G.M., Weathers, K.C., Arthur, M.A., Schultz, J.C., 2004. Nitrogen cycling in a northern hardwood forest: Do species matter? *Biogeochemistry* 67, 289-308.
- Mareschal, L., 2008. Effet des substitutions d'essences forestières sur l'évolution des sols et de leur minéralogie : bilan après 28 ans dans le site expérimental de Breuil (Morvan). In. UHP, Nancy, p. 329.
- Moukoui, J., 2006. Effet des essences forestières sur la biodegradation des matières organiques: impact sur la dynamique et le cycle du carbone, de l'azote et des éléments minéraux. In. Université Henri Poincaré, Nancy, p. 255.
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Berthelin, J., Ranger, J., 2006. Effect of tree species substitution on organic matter biodegradability and mineral nutrient availability in a temperate topsoil. *Annals of Forest Science* 63, 763 - 771.
- Northup, R.R., Yu, Z.S., Dahlgren, R.A., Vogt, K.A., 1995. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature* 377, 227-229.
- Norton, J.M., Firestone, M.K., 1996. N dynamics in the rhizosphere of *Pinus ponderosa* seedlings. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 351-362.

- Nugroho, R.A., Röling, W.F.M., Laverman, A.M., Verhoef, H.A., 2006. Net nitrification rate and presence of *Nitrosospira* cluster 2 in acid coniferous forest soils appear to be tree species specific. *Soil Biology & Biochemistry* 38, 1166-1171.
- Paavolainen, L., Kitunen, V., Smolander, A., 1998. Inhibition of nitrification in forest soil by monoterpenes. *Plant and Soil* 205, 147 - 154.
- Persson, T., Rudebeck, A., Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Priemé, A., Dambrine, E., Karlsson, P.S., Sjöberg, R.M., 2000. Soil nitrogen turnover - Mineralisation, nitrification and denitrification in European forest soils. In: Schulze, E.D. (Ed.), *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 297-331.
- Pietri, J.C.A., Brookes, P.C., 2008. Nitrogen mineralization along a pH gradient of a silty loam UK soil. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 797-802.
- Prescott, C.E., Preston, C.M., 1994. Nitrogen mineralization and decomposition in forest floors in adjacent plantations of western red cedar, western hemlock, and douglas-fir. *24*, 2424-2431.
- Priha, O., Hallantie, T., Smolander, A., 1999. Comparing microbial biomass, denitrification enzyme activity and numbers of nitrifiers in the rhizospheres of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula pendula* seedlings by microscale methods. *Biology and Fertility of Soils* 30, 14-19.
- Ranger, J., Andreux, F., Bienaimé, S., Berthelin, J., Bonnaud, P., Boudot, J.P., Bréchet, C., Buée, M., Calmet, J.P., Chaussod, R., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gerard, F., Jaffrain, J., Lejon, D., Le Tacon, F., Lévêque, J., Maurice, J.P., Merlet, D., Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Nourisson, G., Pollier, B., Ranjard, L., Simonsson, M., Turpault, M.P., Vairelles, D., Zeller, B., 2004. Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier, sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). In: INRA, Nancy, p. 201.
- Reydellet, I., Laurent, F., Olivier, R., Siband, P., Ganry, F., 1997. Quantification par méthode isotopique de l'effet de la rhizosphère sur la minéralisation de l'azote (cas d'un sol ferrugineux tropical). *Agronomie* 320, 843-847.
- Russell, A.E., Raich, J.W., Valverde-Barrantes, O.J., Fisher, R.F., 2006. Tree species effects on soil properties in experimental plantations in tropical moist forest. *Soil Science Society of America Journal* 71, 1389-1397.
- Schaffers, A.P., Sykora, K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11, 225-244.
- Schimel, J.P., Chapin, F.S.I., 1996. Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen in situ: Plant compete well for amino acid N. *Ecology* 77, 2142-2147.
- Schimel, J.P., Jackson, L.E., Firestone, M.K., 1989. Spatial and temporal effects on plant-microbial competition for inorganic nitrogen in a California annual grassland. *Soil Biology & Biochemistry* 21, 1059-1066.
- Schrijver, A.D., Geudens, G., Augusto, L., Staelens, J., Mertens, J., Wuyts, K., Gielis, L., Verheyen, K., 2007. The effect of forest type on throughfall deposition and seepage flux: a review. *Oecologia* 153, 663-674.
- Scott, N.A., Binkley, D., 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111, 151-159.
- Smolander, A., Lojonen, J., Suominen, K., Kitunen, V., 2005. Organic matter characteristics and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Betula pendula* and *Picea abies*. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1309 - 1318.

- Smolander, A., Priha, O., Paavolainen, L., Steer, J., Mälkönen, E., 1998. Nitrogen and carbon transformations before and after clear-cutting in repeatedly N-fertilized and limed forest soil. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 477-490.
- Son, Y., Lee, I.K., 1997. Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and Oak in Central Korea. *Annals of Forest Science* 54, 1 - 8.
- Stark, J.M., Hart, S.C., 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* 385, 61 - 64.
- Subbarao, G.V., Ishikawa, T., Ito, O., Nakahara, K., Wang, H.Y., Berry, W.L., 2006. A bioluminescence assay to detect nitrification inhibitors released from plant roots; case study with *Brachiaria humidicola* *Plant and Soil* 288, 101 -112.
- Subbarao, G.V., Rondon, M., Ito, O., Ishikawa, T., Rao, I.M., Nakahara, K., Lascano, C., Berry, W.L., 2007. Biological nitrification inhibition (BNI) - is it a widespread phenomenon? *Plant and Soil* 294, 5-18.
- Suominen, K., Kitunen, V., Kotiaho, T., Ketola, R., Smolander, A., 2001. Concentrations of volatile monoterpenes in forest soil microair under *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, and *Betula pendula*. In: Weber, J., Jamroz, E., Drozd, J., Karczewska, A. (Eds.), *Biochemical processes and cycling of elements in the environment*. Polish society for humic substances, Wroclaw, Poland, pp. 371-372.
- Templer, P., Findlay, S., Lovett, G., 2002. Soil microbial biomass and nitrogen transformations among five tree species of the Catskill Mountains, New York, USA. *Soil Biology & Biochemistry* 35, 607 - 613.
- Turnbull, G.A., Morgan, J.A.W., Whipps, J.M., Saunders, J.R., 2001. The role of bacterial motility in the survival and spread of *Pseudomonas fluorescens* in soil and in the attachment and colonisation of wheat roots. *FEMS Microbiology Ecology* 36, 21-31.
- Van Cleve, K., Yarie, J., Erickson, R., Dyrness, C.T., 1993. Nitrogen mineralization and nitrification in successional ecosystems on the Tanana River floodplain, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research* 23, 970-978.
- Wedraogo, F.X., Belgy, G., Berthelin, J., 1993. Seasonal nitrification measurements with different species of forest litters applied to granite sand filled lysimeters in the field. *Biology and Fertility of Soils* 15, 28 - 34.
- Wertz, S., Czarnes, F., Bartoli, F., Renault, P., Commeaux, C., Guillaumaud, N., Clays-Josserand, A., 2007. Early-stage bacterial colonization between a sterilized remoulded soil clod and natural soil aggregates of the same soil. *Soil Biology & Biochemistry* 39, 3127-3137.
- Whalen, J.K., Bottomley, P.J., Myrold, D.D., 2001. Short-term nitrogen transformations in bulk and root-associated soils under ryegrass. *Soil Biology & Biochemistry* 33, 1937-1945.
- White, C., 1986. Volatile and water-soluble inhibitors of nitrogen mineralization and nitrification in a ponderosa pine ecosystem. *Biology and Fertility of Soils* 2, 97 - 104.
- White, C., 1994. Monoterpenes: their effects on ecosystem nutrient cycle. *Journal of Chemical Ecology* 20, 1381-1406.
- WRB, I.W.G., 2006. World reference base for soil resources 2006. 2nd edition. *World Soil Resources Reports No. 103*. FAO, Rome.
- Zeller, B., Recous, S., Kunze, M., Moukoui, J., Colin-Belgrand, M., Bienaime, S., Ranger, J., Dambrine, E., 2007. Influence of tree species on gross and net N transformations in forest soils. *Annals of Forest Science* 64, 151-158.
- Zhong, Z., Makeschin, F., 2004. Comparison of soil nitrogen dynamics under beech, Norway spruce and Scots pine in central Germany. *European Journal of Forest Research* 123, 29-37.

Zhong, Z., Makeshin, F., 2006. Differences of soil microbial biomass and nitrogen transformation under two forest types in central Germany. *Plant and Soil* 283, 287-297.

Chapitre 4

Root colonization and nitrate availability in forest soils

**Kasaina Sitraka Andrianarisoa, Bernd Zeller, Jacques Ranger, Henri Siegenfuhr,
Severine Bienaimé and Etienne Dambrine**

INRA, UR Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux

Abstract

In forests, disagreements remain about the relationship between root biomass, root growth and soil nitrogen (N) availability. In this study, we tested the effect of nitrate availability on root colonization, and the effect of root colonization on nitrate availability in an acidic Cambisol hyperdystric at Breuil experimental site. We interchanged intact soil cores between “*high nitrifying stands*” (Beech, Corsican pine and Douglas fir = H) and “*low nitrifying stands*” (Nordmann fir, Spruce and native forest = L) and we quantified the living fine root biomass in soil cores after 16 and 28 months of field incubation. Our results showed that root biomass and root colonization potential varied among species and was not simply dependant on the availability of nitrate and ammonium in the soil. In contrast, our results strongly suggest that root colonization reduced soil percent nitrification whatever the tree species. A high fine root biomass may be one strategy of trees to control nitrification. Together with other additional root parameters like exudates and root composition a given tree species exerts a strong control on nitrification in forest soils.

Keywords : Root colonization, percent nitrification, soil cores exchange, tree species

Chapitre 4.

Root colonization and nitrate availability in forest soils

1. Introduction

Fine root production and decomposition are major C and N fluxes in forest ecosystems (Keyes and Grier, 1981; McLaugherty et al., 1982).

Root production and turnover (annual production/biomass) vary with soil depth, stand age, among tree species (Nadelhoffer et al., 1985; Noguchi et al., 2007; Valverde-Barrantes et al., 2007), among sites of different fertility, and between biomes. Fine root production is concentrated in the upper soil horizons and decreases with soil depth (Persson and Ahlström, 1999; Stober et al., 2000; Schmid and Kazda, 2002; Bolte and Villanueva, 2006; Bakker et al., 2008). Fine root biomass increases in young stands, peaks at canopy closure and gradually declines in maturing stands (Idol et al., 2000). The relative proportion of fine roots to total biomass decreases with increasing age in deciduous stands (Helmisaari et al., 2002), as well as in conifers (Vogt et al., 1987; Vanninen and Mäkelä, 1999; Claus and George, 2005; Fujimaki et al., 2007). Fine root biomass and production depend on plant species (Fischer et al., 2006). For instance, Finer et al. (2007) and Stober et al. (2000) showed that the mean fine

root biomass was higher in beech (*Fagus sylvatica*) compared to Norway spruce (*Picea abies*).

Fine root production increases from high latitudes to the tropics (Vogt et al., 1996; Gill and Jackson, 2000). Root growth of forest trees is influenced by soil temperature (Pregitzer et al., 2000a; Lee et al., 2007), soil water conditions (Santantonio and Hermann, 1985; Meier and Leuschner, 2008), site productivity (Keyes and Grier, 1981) and soil fertility. Regarding soil fertility, most authors agree that fine root biomass is higher at low fertility sites. But there is a large debate about the effects of soil fertility and/or N availability on root growth and turnover. This debate is linked to the variety of experimental conditions studied and to the methods used to assess root production and turnover: sequential soil coring, ingrowth core measurements, direct observation in minirhizotrons (Vogt and Persson, 1991; Hahn and Marschner, 1998; Joslin and Wolfe, 1999; Stober et al., 2000; Majdi et al., 2005; Ostonen et al., 2005), N budgeting (Aber et al., 1985; Nadelhoffer et al., 1985; Hendricks et al., 2006), carbon (C) budgeting (Hendricks et al., 2006) and measurements of bomb-derived radiocarbon in root (Majdi et al., 2005). Increases of fine root production and turnover have been described along gradients of increasing fertility and N availability (Nadelhoffer et al., 1985; Pregitzer et al., 1995) or nitrate availability (Aber et al., 1985). In contrast, Fujimaki et al. (2004); Tateno et al. (2004) and Tingey et al. (2005) observed lower root production and turnover along gradients of soil fertility and N availability, and Hendricks et al. (2006) hypothesized that the relation between root growth and turnover and N availability was species dependant. Finally, Majdi and Öhrvik (2004) observed a reduction of root growth after N fertilization, Persson and Ahlstrom (2002) observed an improvement in root growth and a reduced turnover after N input removal, but Pregitzer et al. (2000b) described an increase in both root production and mortality after N fertilization.

In fact, they might not be a unique general response of root growth and turnover to increased N availability (Nadelhoffer, 2000; Hendricks et al., 2006).

Conversely, root biomass, production and turnover may also influence N availability and especially nitrification in soil (Singh et al., 2000; Van Der Krift and Berendse, 2001; Colin-Belgrand et al., 2003). This process has been less considered, although at some of the sites used to demonstrate an effect of N availability on root turnover, N and nitrate availability were probably regulated by tree species (Aber et al., 1985; Nadelhoffer et al., 1985). Carbon and N contents, ammonium availability and potential net N mineralization are higher in the rhizosphere of many trees species compared to the bulk soil (Schöttelndreier and Falkengren-Grerup, 1999; Colin-Belgrand et al., 2003). Using ^{15}N additions, Norton and Firestone (1996) showed that the presence of *Pinus ponderosa* roots reduced microbial consumption of added N by nitrifiers and heterotrophs. Olsson and Falkengren-Grerup (2000) showed that nitrification in the rhizosphere was enhanced compared to the bulk soil in understory species growing on nitrate rich soils. Besides, Jussy et al. (2004) showed that nitrate leaching was strongly and quickly enhanced after root trenching, suggesting that nitrification was strongly controlled by roots.

In this study, we tested the effects of nitrate availability and nitrification on root colonization, and the effects of root colonization on nitrate availability and nitrification. We hypothesized that during growth, root may intensively release C-rich compounds used by heterotrophic microorganisms; and that root uptake of NH_4^+ as well as immobilization of mineral N by heterotrophs would reduce the availability of NH_4^+ for nitrifiers, therefore reducing the population of nitrifiers and nitrification.

This study was conducted in the Morvan highlands in central France at the Breuil experimental site where monospecific stands of Beech, Corsican Pine, Douglas fir, Nordmann fir and Spruce was established in 1976 within a clear cut of old native forest (now 150 year

old) according to random block design. From former investigations, stands were grouped in relation to soil nitrate availability and potential net nitrification. Potential net nitrification was high in Beech, Corsican Pine and Douglas fir (hereafter referred to as “*High nitrifying stands*”) and low or zero in Spruce, Nordmann fir and native forest (hereafter referred to as “*Low nitrifying stands*”) (Moukoui et al., 2006; Zeller et al., 2007; Andrianarisoa et al., 2009b). Soil cores were taken from all stands and redistributed in all stands, and we studied root colonization in relation to N availability and mineralization after 16 and 28 months.

2. Materials and methods

2.1. Study site description

The study site was located in the Breuil-Chenue experimental forest site in the Morvan highlands (Central France, altitude 650 m, latitude 47°18'10''N and longitude 4°44'44''E) on a shelf at an elevation of 650 m with a slight slope and oriented at the NW. The climate is continental with a mean annual temperature 9°C and a mean annual rainfall 1280mm. The wet N deposition was 15.2 kg N ha⁻¹ y⁻¹. The native forest, a 150 yr-old coppice dominated by European beech (*Fagus sylvatica*) and some sessile oak (*Quercus petraea*.), was clear felled in 1976 and replaced with monospecific plantations plots (1000 m²) of Beech (*Fagus sylvatica* L.), Corsican Pine (*Pinus laricio*), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb), Nordmann fir (*Abies nordmanianna*) and Norway Spruce (*Picea abies* L. Karst). The soil is a cambisol hyperdystric (WRB, 2006) derived from a granitic arena with a sandy texture (60% sands) and had a pH of about 4 (the most acidic in native forest and Douglas fir stands and the less acidic in Spruce and Nordmann fir stands). The humus accumulated since the plantation was formed of thin L layers under Beech, Corsican Pine and Douglas fir stands but there was

a F (1cm thick) and H (2-3 cm thick) layer under Nordmann fir and Spruce stands (Ranger et al., 2004; Moukoui, 2006). In the native forest, humus type is dysmoder. There was a thin (1 cm) E horizon below the H horizon, enriched in quartz and a 2-3 cm thick dark brown Bh (7.5YR2.5/3). This sequence being often reported as a consequence of surface micropodzolisation (Ranger et al., 2004). In the A horizon, the content of C and N were the highest in Beech and the lowest in Spruce and in Douglas fir (Table 1). The soil C/N was low in Beech (18.2) and Corsican Pine (18.1) plantations, high in native forest (19.6) and Nordmann fir (20) stands, and intermediate in Douglas fir and Spruce plantations. The average C/N ratio of total litterfall (leaves + branches + fruits and buds) was lower in Beech and Douglas fir plantations than in others stands. The value is probably overestimated for the Corsican pine stand which soil was colonized by grasses (*Deschampsia flexuosa*), brambles (*Rubus fruticosus*) and ferns (*Pteridium aquilinum*). Unfortunately, the biomass of the understory vegetation was not measured. Below the other stands, the understory vegetation was very sparse.

According to Moukoui et al., (2006), Zeller et al., (2007) and Andrianarisoa et al., (2009b), soil nitrate concentration and potential net nitrification were higher under Douglas fir, Corsican Pine and Beech plantations than under native forest, Nordmann fir and Spruce stands. Potential net N mineralization was not significantly different among plantations.

Table 1.
Selected chemical properties of stands

Variables	Beech	Corsican pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce
<i>Forest floor</i>						
⁽¹⁾ Humus type	Mull	Mull	Mull	Moder	Moder	Moder
L layer depth (cm)	0.5 – 1.0		1.0 -1.5	1.0 – 2.0	n d	0.0 – 1.0
F layer depth (cm)	0	0	0	1.0	n d	1.0
H layer depth (cm)	0	0	0	1.0 - 2.5	n d	2.0 – 3.5
⁽³⁾ Humus weight (t ha ⁻¹)	6.5ab	6.1ab	4.9b	8.4ab	8.6ab	15.9a
⁽³⁾ NO ₃ ⁻ concentration (mg N-NO ₃ kg ⁻¹ dry matter)	21bc	36ab	52a	3c	3c	2c
⁽³⁾ NH ₄ ⁺ concentration (mg N-NH ₄ kg ⁻¹ dry matter)	114a	129a	193a	101a	151a	156a
<i>Mineral soil (0 – 15cm)</i>						
⁽²⁾ pH	4.2	4.2	4.1	4.2	4.3	4.4
⁽²⁾ C content (%)	5.1	4.7	4.2	4.9	5.0	4.2
⁽²⁾ N content (%)	0.28	0.26	0.22	0.25	0.25	0.22
⁽²⁾ C/N	18.2	18.1	19.1	19.6	20.0	19.1
⁽³⁾ NO ₃ ⁻ (mg N-NO ₃ kg ⁻¹ soil)	3.3b	4.8a	2.6b	0.6c	0.4c	0.6c
⁽³⁾ NH ₄ ⁺ (mg N-NH ₄ kg ⁻¹ soil)	2.2b	2.4ab	3.7ab	2.6ab	2.0b	4.0a
⁽³⁾ Potential net nitrification (mg N-NO ₃ kg ⁻¹ d ⁻¹)	0.74a	0.67a	0.80a	0.11b	0.08b	0.18b
⁽³⁾ Potential net N mineralization (mg N kg ⁻¹ d ⁻¹)	0.9a	0.6a	0.8a	0.6a	0.5a	0.6a

⁽¹⁾ From Moukoui (2006) and Trum (2004)

⁽²⁾ From Ranger et al. (2004)

Means with different letters are significantly different (p<0.05)

⁽³⁾ Values from this study, mean of values measured in 2007 (n=5) and 2008 (n=5)

2.2. Experimental design and soil sampling

In February 2006, soil cores were taken along two lines, parallel to tree rows, 0.5 m from the rows in Beech, Corsican pine, Douglas fir, Nordmann fir and Spruce plantations. In the native forest, lines were placed at 0.5 m from one dominant tree. Sixty undisturbed soil cores, 8 cm diameter and 15 cm depth (including the forest floor layer), evenly spaced at 40 cm intervals were collected along these lines with an auger. Thereafter, cores were wrapped into mesh bags made of window screen (mesh size: 2 mm). Ten were put back in their original place (remaining soil cores) and the 50 others were distributed equitably into the assigned holes in the core field of the five other plantations. In each stand, half (30 = 5x6) of the soil cores were recovered after 16 months (in June 2007) and the remaining after 28 months (May 2008). In

addition, both in June 2007 and May 2008, five soil cores in each stand were taken in an undisturbed area (0.5 m from the rows) to serve as control.

The day of sampling, the remains of original O layers with newly fallen litter from hosting stand were removed before removing soil cores from their specific locations in the core field. Soil cores were sieved to 4 mm, brought back to the laboratory and stored in a cold room (4°C) before analysis.

2.3. Roots collect and soil analyses

During soil sieving, all living roots <2mm diameter were collected based on morphological characteristic. We collected only living fine roots because we considered that living fine roots found within disturbed soil cores (transferred or remaining) after two years of *in situ* incubation were the entire roots newly produced by receiving stands during this period. Since we did not know the root longevity of different species, we were not able to differentiate the newly dead root from original dead root. We considered that dead roots were essentially from the stand origin, given that intact soil cores (including forest floor and root) instead of sieved soil (as usually used in ingrowth methods) was transferred. Living roots > 2mm in diameter and dead roots were discarded. Fine roots were oven dried at 65°C for 48h and weighted.

Three days after sample collection, 20 g of sieved soil samples were shaken in 100 ml KCl 1M. The $[\text{NO}_3^-]$ and $[\text{NH}_4^+]$ of extracts were measured using continuous flow colorimetry (TRAACS, Bran and Luebbe). Soil potential net N mineralization and nitrification was measured by soil incubation in the laboratory. Aliquots (200g) of soil at sampling moisture (close to field capacity) was placed into 2l jars with airtight lids and incubated at 20°C in the dark during 42 days. Inorganic N (NO_3^- and NH_4^+) was extracted at the beginning and at the end of the incubation by shaking 20g of soil with 100ml of KCl 1M solution for 1h.

Ammonium and nitrate concentrations of extracts were determined as above. The percent nitrification (%Nitrif) was calculated as the percentage of NO_3^- in the total inorganic N accumulated during the incubation period:

$\% \text{Nitrif} = (\text{N-NO}_3^-_{\text{final}} - \text{N-NO}_3^-_{\text{initial}}) \times 100 / [(\text{N-NO}_3^- + \text{N-NH}_4^+)_{\text{final}} - (\text{N-NO}_3^- + \text{N-NH}_4^+)_{\text{initial}}]$. It may take a value greater than 100 if $\text{NH}_4^+_{\text{final}} < \text{NH}_4^+_{\text{initial}}$.

2.4. Statistical analyses

Within each receiving stands, mean of five replicates by origin of soil cores was calculated for each sampling date.

In undisturbed soil cores, the significance of a simple linear model, which involves fine root biomass as dependent variable and tree species or percent nitrification as explanatory variable, was tested. Thereafter, a bivariate linear model including tree species and percent nitrification as co-variable was tested. It was done to explain the variability of fine root biomass at given tree species when percent nitrification varied.

In disturbed soil cores, values were analysed date by date. First, analysis of variance followed by Tukey's test was used to compare means of the origin of soil cores within each receiving stand for the root weight and percent nitrification. Undisturbed soil cores also were included in these comparisons. Secondly, an ANOVA was realised to compare fine root biomass or percent nitrification between receiving stands for a given soil cores origin. The mean of the percent nitrification and the root weight for a given soil cores origin in a given receiving stand was compared one by one between the two dates using Student's *t*-test. For the root weight variable, means by receiving stand whatever the origin of soil cores was compared by ANOVA analyses. Means by soil cores origin whatever the stand receiving was compared with the same way.

In the following text, the HH group indicates the soil cores transferred from ‘*High nitrifying stands*’ to ‘*High nitrifying stands*’; the LH group indicates the soil cores transferred from ‘*Low nitrifying stands*’ to ‘*High nitrifying stands*’; the HL group indicates the soil cores transferred from ‘*High nitrifying stands*’ to ‘*Low nitrifying stands*’ and the LL group indicates the soil cores transferred from ‘*Low nitrifying stands*’ to ‘*Low nitrifying stands*’ (Figure 1).

An ANOVA followed by tukey’s test was performed to compare means of different group for percent nitrification or root colonization. The rate of variation of percent nitrification or fine root colonization for different groups was calculated as the ratio of the final to the initial value minus 1 and multiplied by 100.

		Soil cores from (H→)			Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce	
Soil cores into (→H)	Beech	HH			LH			H “ <i>high nitrifying stands</i> ”
	Corsican Pine							
	Douglas fir							
Soil cores into (→L)	Native forest	HL			LL			L “ <i>Low nitrifying stands</i> ”
	Nordmann fir							
	Spruce							

Figure 1. Definition of different groups established for the best description of principal results. The H letter is for “High nitrifying stands”; L for “Low nitrifying stands”; HH for soil cores from high nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; LH for soil cores from low nitrifying stands transferred to high nitrifying stands; HL for soil cores from high nitrifying stands transferred to low nitrifying stands and LL for soil cores from low nitrifying stands transferred to low nitrifying stands.

3. Results

3.1. Fine root biomass and percent nitrification in undisturbed soil cores

In June 2007, fine root biomass in the mineral soil layer (0-15 cm) was the highest in the native forest stand (4.61 t ha^{-1}) and the spruce (4 t ha^{-1}) plantation, the lowest in the Corsican Pine plantation (0.78 t ha^{-1}) and intermediate in other plantations. Tree species explained 42.5% of the variability in fine root biomass ($p = 0.01$). In 2008, root biomass was still the highest in native forest (3.54 t ha^{-1}) and the lowest in Corsican Pine (0.92 t ha^{-1}) and there were no significant difference between others plantations (Figure 2a). Tree species explained 60% of the variability in fine root biomass ($p = 0.0003$). Fine root biomass was not significantly different between “*Low nitrifying stands*” and “*High nitrifying stands*”.

On average, fine root biomass was significantly higher in June 2007 (3.22 t ha^{-1}) than in May 2008 (1.81 t ha^{-1}) (Figure 3).

The comparison of the two sampling dates showed that root biomass did not change in Beech, Corsican Pine, Douglas fir and native forest stands but it decreased from June 2007 to May 2008 in Nordmann fir and Spruce plantations (Figure 2a).

Potential net N mineralization was not significantly different between stands (Table 1). However, the tendency was the following: Beech => Douglas => Corsican Pine = native forest = Spruce => Nordmann fir. In contrast, potential net nitrification was significantly higher in beech, Corsican pine and Douglas fir stands than in native forest, Nordmann fir and Spruce stands for both sampling dates (Table 1). Percent nitrification was high ($> 80\%$) in Beech, Corsican Pine and Douglas fir plantations and low ($< 40\%$) under native forest, Nordmann fir and Spruce stands (Figure 2b).

Fine root biomass was not correlated with potential net N mineralization but was negatively correlated with percent nitrification. Percent nitrification explained 13% and 29% of the variability in fine root biomass in 2007 and 2008 respectively. If all data were gathered (2007 and 2008), percent nitrification explained 14% of the variation in fine root biomass.

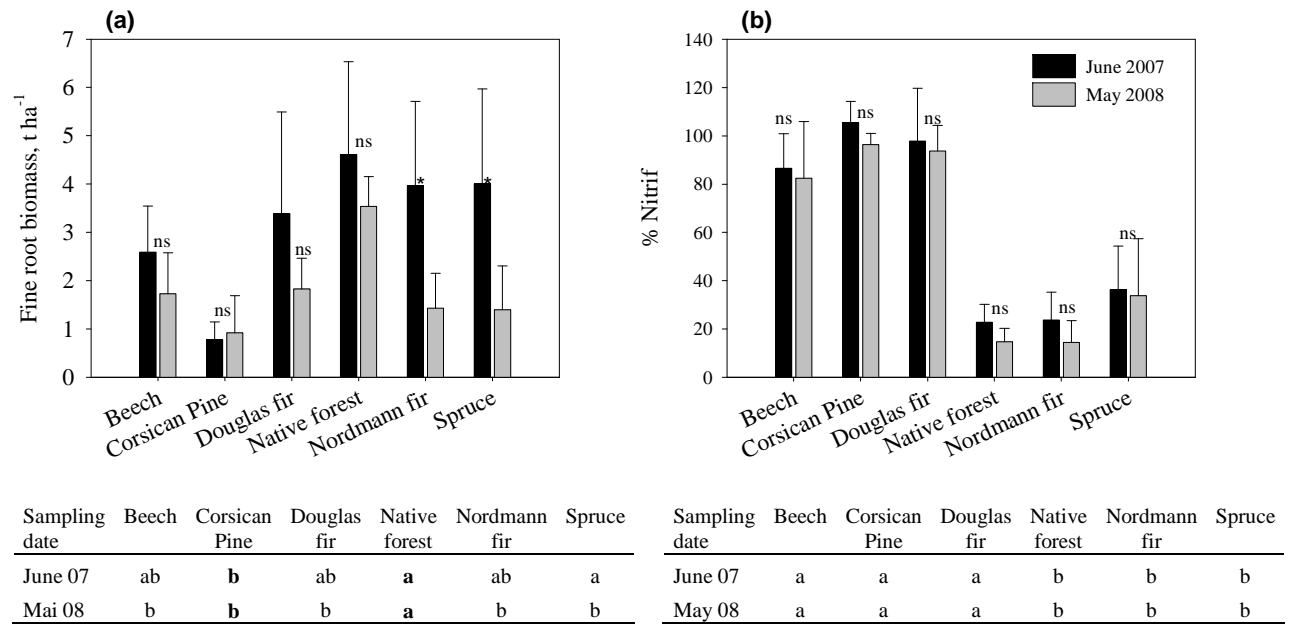


Figure 2. Fine root biomass (t ha⁻¹) (a) and percent nitrification (b) of mineral soil (0-15 cm) samples for 6 different stands at Breuil experimental site (Morvan, France). Histograms are means (n = 5) and error bars are standard deviations. Symbol * indicates a significant difference (p<0.05) between two sampling dates for a given stand and 'ns' means not significant. Tables under each graphic summarize the result of Tukey's test done between each stand for a given sampling date. Means with the same letter are not significantly different.

3.2. Root colonization in disturbed soil cores

Disturbance effect.

In 2007, the fine root colonization in soil cores which were raised and put back in their original place in each stand (values in the diagonal of figure 3a) was significantly lower than in the undisturbed soil, except in the native forest and the Corsican Pine plantation, where it was not different. In 2008, the fine root colonization in disturbed soil cores was not

significantly different from that in undisturbed soil cores (Figure 3b) except in Douglas fir plantations.

Root colonization of transferred soil cores

In 2007 (16 months after experiment set up), whatever the origin of soil cores, fine root colonization was the highest in native forest stand (3.68 t ha^{-1}) and the lowest in Corsican Pine plantations (0.43 t ha^{-1}) (Figure 3a). The mean of fine root colonization was not significantly different between groups of transfer. The mean of fine root colonization was 2 t ha^{-1} in soil cores from H transferred to L (HL); 1.7 t ha^{-1} in soil cores from L transferred to L; 0.77 t ha^{-1} in soil cores from L transferred to H and 0.75 t ha^{-1} in soil cores from H transferred to H.

In 2008 (28 months after experiment set up), the mean of fine root colonization in all exchanged soil cores (1.73 t ha^{-1}) was significantly higher than in 2007 (1.32 t ha^{-1}). Whatever the origin of soil cores, the mean of fine root colonization was the highest in native forest (2.99 t ha^{-1}) and Spruce (2.61 t ha^{-1}) stands and the lowest in Corsican Pine (0.66 t ha^{-1}) and Douglas fir plantations (0.85 t ha^{-1}) (Figure 3b). The mean of fine root colonization was significantly higher in HL (2.7 t ha^{-1}) and LL groups (2.4 t ha^{-1}) than in LH (1 t ha^{-1}) and HH groups (0.9 t ha^{-1}).

In both sampling date, soil cores originating from the beech and the native forest stands were the most colonized by roots (although not significantly).

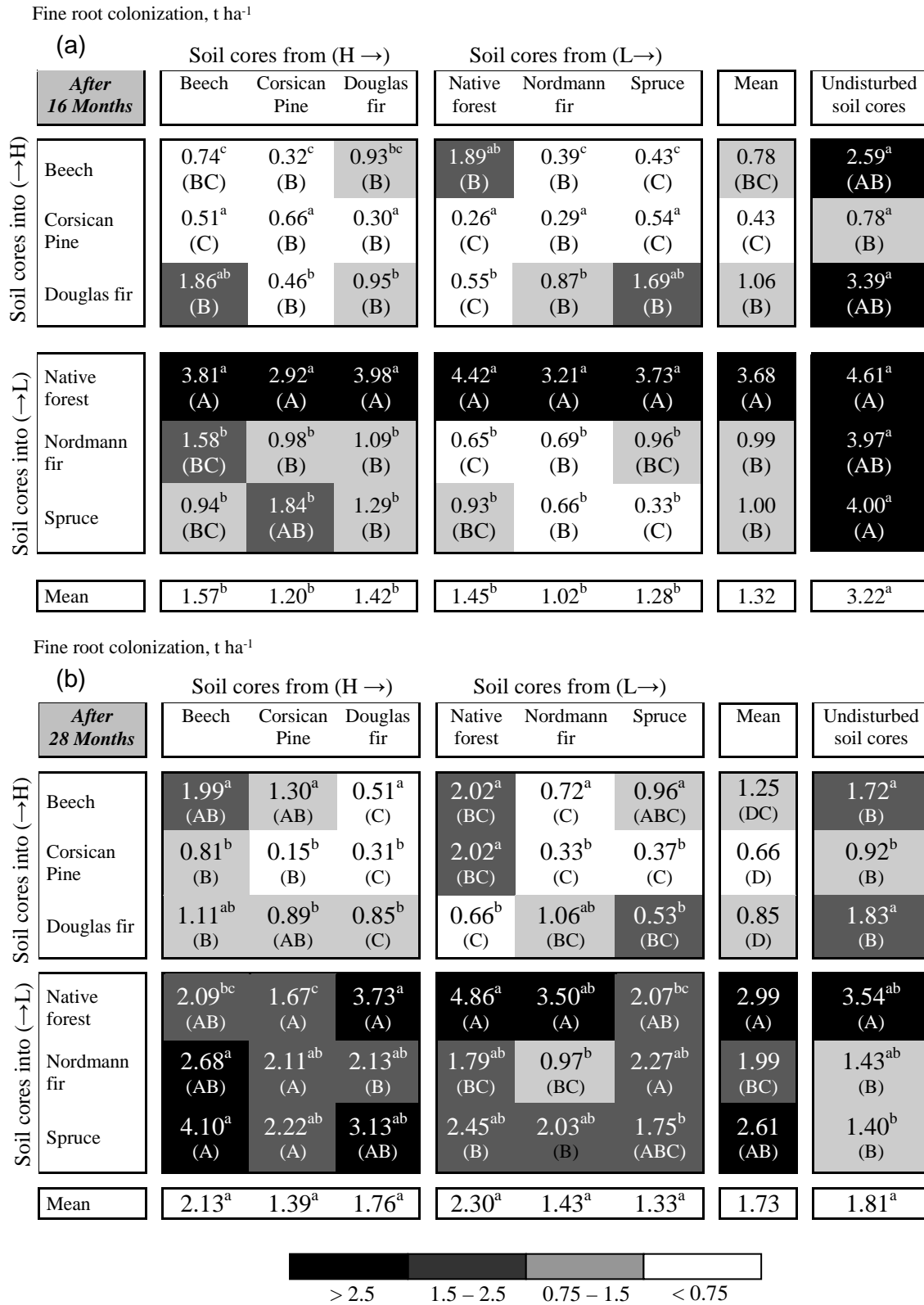


Figure 3. Fine root colonization (t ha⁻¹) in the mineral soil samples (0-15 cm) after 16 months (a) and 28 months (b) of field incubation. Values are means (n=5). Letters in superscript are Tukey's groups for comparison of means within each line; letters in brackets are Tukey's groups for comparison of means within each column. Means with the same letter are not significantly different.

Temporal change

Under Beech, Nordmann fir and Spruce plantation, fine root colonization within exchanged soil cores (whatever their origin) increased significantly between 2007 and 2008. The rate of increase of fine root colonization was 60% for beech plantation, 100% for Nordmann fir plantation and 160% for spruce plantation. Under native forest stand, fine root colonization within exchanged soil cores decreased significantly by 19% between 2007 and 2008. Under Corsican Pine and Douglas fir plantations, fine root colonization did not change between 2007 and 2008.

3.3. Response of percent nitrification to soil cores transfer

Disturbance had no effect in percent nitrification. The percent nitrification of soil cores which were raised and put back in their original place (diagonals in figures 4a and 4b) were not significantly different from that in undisturbed soil cores.

In 2007, the percent nitrification of soils was homogenous within HH group (black colour) and within LL group (white colour). The percent nitrification of soils was variable within HL group (black colour spotted with grey dark) and within LH group (grey dark colour spotted with black and white) (Figure 4a). The mean of percent nitrification was significantly different between groups ($p < 0.0001$). The order was the following: HH (99.1%) > HL (80.81%) > LH (67%) > LL (16.9%).

In 2008, the mean of percent nitrification of soils followed the same order as in 2007 except that the mean of percent nitrification in LH group became higher than those in HL group ($p < 0.0001$). The order was: HH with black colour (97.3%) > LH with black colour spotted with grey dark (80.7%) > HL with grey dark colour spotted with black and grey (58.6%) > LL with white colour spotted with grey (23%).

Percent nitrification
(a)

		Soil cores from (H →)			Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce	
After 16 Months								
Soil cores into (→H)	Beech	100.1 ^{ab} (AB)	104.1 ^a (A)	102.3 ^a (A)	56.1 ^c (ABC)	73.1 ^{abc} (AB)	69.3 ^{bc} (A)	86.6 ^{abc} (A)
	Corsican Pine	102.8 ^a (A)	96.0 ^a (AB)	100.2 ^a (A)	81.4 ^a (A)	88.3 ^a (A)	74.6 ^a (A)	105.4 ^a (A)
	Douglas fir	86.1 ^{ab} (ABC)	104.6 ^a (A)	96.3 ^a (AB)	59.6 ^{bc} (AB)	55.0 ^c (B)	45.8 ^c (AB)	97.8 ^a (A)
Soil cores into (→L)	Native forest	70.0 ^a (C)	78.1 ^a (B)	87.5 ^a (AB)	26.9 ^b (BDC)	18.3 ^b (C)	21.3 ^b (BC)	22.8 ^b (B)
	Nordmann fir	94.9 ^a (AB)	77.7 ^a (B)	70.7 ^a (AB)	14.3 ^b (DC)	12.4 ^b (C)	26.1 ^b (BC)	23.8 ^b (B)
	Spruce	80.5 ^a (BC)	80.8 ^a (B)	87.1 ^a (B)	9.7 ^b (D)	9.9 ^b (C)	13.2 ^b (C)	36.3 ^b (B)

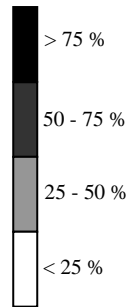
Percent nitrification
(b)

		Soil cores from (H →)			Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce	
After 28 Months								
Soil cores into (→H)	Beech	100.9 ^a (A)	101.0 ^a (A)	97.2 ^a (A)	83.5 ^a (A)	90.4 ^a (A)	89.1 ^a (A)	82.5 ^a (A)
	Corsican Pine	100.2 ^a (A)	92.2 ^a (AB)	101.3 ^a (A)	57.2 ^b (AB)	94.4 ^a (A)	81.7 ^a (A)	96.3 ^a (A)
	Douglas fir	98.3 ^a (A)	97.0 ^a (A)	87.2 ^{ab} (AB)	64.6 ^b (AB)	85.4 ^{ab} (A)	79.4 ^{ab} (A)	93.7 ^a (A)
Soil cores into (→L)	Native forest	64.3 ^a (B)	70.0 ^a (AB)	52.6 ^a (B)	13.3 ^b (C)	26.3 ^b (B)	15.9 ^b (B)	14.7 ^b (B)
	Nordmann fir	44.1 ^{ab} (B)	65.3 ^a (AB)	58.8 ^{ab} (AB)	35.0 ^{ab} (BC)	7.4 ^b (B)	18.4 ^{ab} (B)	14.5 ^{ab} (B)
	Spruce	61.3 ^a (B)	55.1 ^{ab} (B)	56.1 ^{ab} (AB)	8.0 ^c (C)	12.0 ^{bc} (B)	71.1 ^a (A)	33.8 ^{abc} (B)

Percent nitrification
(c)

		Soil cores from (H →)			Soil cores from (L→)			Undisturbed soil cores
		Beech	Corsican Pine	Douglas fir	Native forest	Nordmann fir	Spruce	
Comparison between two dates								
Soil cores into (→H)	Beech	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Corsican Pine	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Douglas fir	ns	*	ns	ns	*	**	ns
Soil cores into (→L)	Native forest	ns	ns	**	ns	ns	ns	ns
	Nordmann fir	***	ns	ns	ns	ns	ns	ns
	Spruce	ns	ns	ns	ns	ns	**	ns

Figure 4. Percent nitrification of transferred soil cores (0-15 cm) after (a) 16 months and (b) 28 months of field incubation and (c) summary of ANOVA analysis between the two sampling dates. Values are means (n=5). Letters in superscript are tukey's groups for comparison of means within each line; Letters in brackets are Tukey's groups for comparison of mean within each column. Means with the same letter are not significantly different.



Symbol signification:

ns: not significant

* Significant difference between two sampling date (p< 0.05)

** (p< 0.01)

*** (p< 0.001)

3.4. Timing of fine root colonization and percent nitrification evolution

The evolution along time of the mean fine root colonization and percent nitrification for the different groups is presented on figure 5. Fine root biomass was not measured in 2006, when we set up the experiment. Instead, we used the mean (2007 and 2008) fine root biomass in undisturbed soil cores. The mean fine root biomass was low in “*High nitrifying stands*” and high in “*Low nitrifying stands*”.

In the HH group, the mean of fine root colonization was low and percent nitrification was high. Contrastingly, in the LL group, the mean of fine root colonization was high and percent nitrification was low. In the LH group, the mean of percent nitrification increased significantly by 176% and the mean of fine root colonization decreased significantly by 76% in 2007. From 2007 to 2008, the mean of percent nitrification increased significantly by 20% and the mean of fine root colonization increased by 25% (not significantly). In the HL group, the mean of percent nitrification decreased by 13.8% and the mean of fine root colonization increased by 9.6% in 2007. From 2007 to 2008, the mean of percent nitrification decreased significantly by 27.5% and the mean of fine root colonization increased by 29.3% (not significant).

The fine root colonization was negatively correlated with percent nitrification when all data including exchanged soil cores and undisturbed soil cores ($n = 210$) were computed ($r = -0.28^{***}$ in 2007 and $r = -0.45^{***}$ in 2008). When only exchanged soil cores were analysed ($n = 180$), the relationship was still significant ($r = -0.20^{**}$ in 2007 and $r = -0.46^{***}$ in 2008).

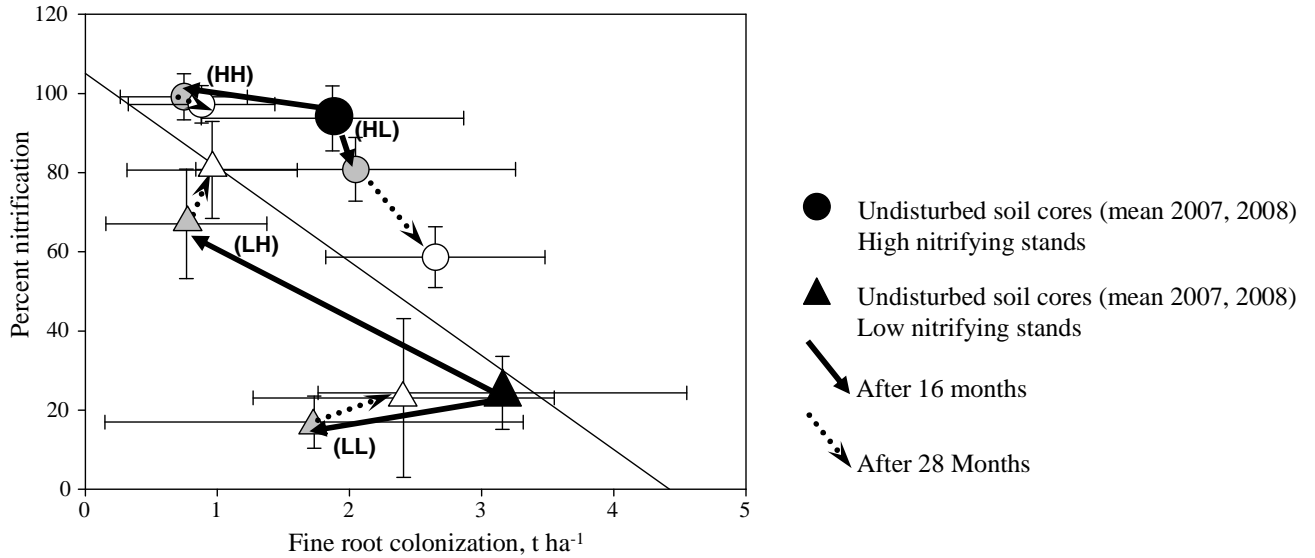


Figure 5. Relationship between fine root colonization ($t\ ha^{-1}$) and percent nitrification from soil cores exchange experiment. Symbols are means of different groups ($n = 45$ for grey and white symbols and $n = 30$ for black symbols). Error bars are standard deviations. The HH code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; the HL code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”; the LH code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; the LL code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”. Solid line is linear regression.

4. Discussion

Fine root biomass values in undisturbed soil cores ranged from 0.78 to $4.61\ t\ ha^{-1}$. These values are in the range of the data assembled by Vogt et al. (1996). At Breuil, fine root biomass was the lowest in Corsican Pine and the highest in the native forest and was not different between other plantations. Although Stober et al. (2000) and Bolte and Villanueva (2006) reported a larger root biomass in beech compared to spruce, we did not find such a difference. Our measurement of root colonization differs from root growth measurements. In fact, we measured a balance between root growth and death along long periods of time, which is obviously different from other study methods of root growth and turnover. However, our root colonization measurements should be related to root growth. Our result showed that root biomass and colonization potential varied among species and was not simply dependant on the availability of nitrate and ammonium. For instance, root biomass in Douglas fir was close

to that of Spruce and Nordmann fir, and root colonization in cores from Douglas fir, Spruce and Nordmann fir were close, although nitrate availability was quite different. We believe that, apart from methodological problems, some of the disagreements between this and other studies relating root biomass and turnover, and N availability are related to the different experimental setups: sites being natural soil fertility gradients with one or several species covering the whole of the site, N gradients induced by different tree species, and fertilizer experiments. In fact, the larger root biomass measured in the old beech coppice compared to the young beech plantation might be related to a shallower rooting of old stands, to the Moder humus form in the old beech coppice, and possibly to the fact that the dominant form of mineral N was ammonium in the old stand. In addition [Bloom et al. \(2003\)](#) have shown that NH_4^+ increases root cell division. The lower root mass in the beech plantation might be related to the availability and easy access for nitrate.

On the other hand, our results strongly suggest that root colonization reduced soil percent nitrification whatever the species. The most likely mechanism is that, in N limited systems, organic matter influx from plant roots and symbionts may favour both N mineralization ([Reydellet et al., 1997](#); [Colin-Belgrand et al., 2003](#)) and N immobilisation by heterotrophs ([Norton and Firestone, 1996](#); [Magill and Aber, 2000](#)). It has been many times demonstrated that some plant species may enhance nitrification in soils ([Olsson and Falkengren-Grerup, 2000](#); [Singh et al., 2000](#); [Van Der Krift and Berendse, 2001](#); [Colin-Belgrand et al., 2003](#)) and may be indicators of nitrate availability ([Falkengren-Grerup and Schottelndreier, 2004](#); [Andrianarisoa et al., 2009](#)). This work shows that root colonization may be one strategy of plant control over nitrification. How to concile the fact that root biomass were not significantly different between species, while nitrification was so different and negatively related to root colonization. It is clear that species may also influence nitrification by many other factors, pedoclimate, exudates and root composition.

5. Conclusions

In this work we studied the evolution of root growth and percent nitrification when soils differing by their nitrification potential were colonized by different tree species. As a result, root growth was mainly driven by the species, and not by soil nitrate availability, while soil percent nitrification was inversely related to root colonization. This close link between nitrification and root growth, or root activity, may explain the strong and sudden increase of potential net nitrification and N leaching when tree roots are cut. However, roots of different species may use different ways to influence positively or negatively nitrification: i.e. high C/N or emissions of monoterpenes.

References

- Aber, J.D., Melillo, J.M., Nadelhoffer, K.J., McClaugherty, C.A., Pastor, J., 1985. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia* 66, 317-321.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Dupouey, J.L., Dambrine, E., 2009a. Comparing indicators of N status in 50 beech forests (*Fagus sylvatica*) in Northeastern France. *Forest Ecology and Management*, doi:10.1016/j.foreco.2009.02.037.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Ranger, J., Bienaimé, S., Siegenfuhr, H., Dambrine, E., 2009b. Dynamic control of nitrification by tree species. In preparation.
- Bakker, M.R., Turpault, M.P., Huet, S., Nys, C., 2008. Root distribution of *Fagus sylvatica* in a chronosequence in western France. *Journal of Forest Research* 13, 176-184.
- Bloom, A.J., Meyerhoff, P.A., Taylor, A.R., Rost, T.L., 2003. Root development and absorption of ammonium and nitrate from the rhizosphere. *Journal of Plant Growth Regulation* 21, 416-431.
- Bolte, A., Villanueva, I., 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *European Journal of Forest Research* 125, 15 -26.
- Claus, A., George, E., 2005. Effect of stand age on fine-root biomass and biomass distribution in three European forest chronosequences. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1617-1625.
- Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Bienaime, S., Nys, C., Turpault, M.P., 2003. Influence of tree roots on nitrogen mineralization. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18, 260-268.
- Falkengren-Grerup, U., Schottelndreier, M., 2004. Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils. *Plant Ecology* 172, 51-62.
- Finer, L., Helmisaari, H.-S., Lohmus, K., Majdi, H., Brunner, I., Borja, I., Eldhuset, T., Godbold, D., Grebenc, T., Konopka, B., Kraigher, H., Mottonen, M.R., Ohashi, M., Oleksyn, J., Ostonen, I., Uri, V., Vanguelova, E., 2007. Variation in fine root biomass of three European tree species: Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Plant Biosystems* 141, 394-405.
- Fischer, D.G., Hart, S.C., Rehill, B.J., Lindroth, R.L., Keim, P., Whitham, T.G., 2006. Do high-tannin leaves require more roots? *Oecologia* 149, 668-675.
- Fujimaki, R., Tateno, R., Hirobe, M., Tokuchi, N., Takeda, H., 2004. Fine root mass in relation to soil N supply in a cool temperate forest. *Ecological Research* 19, 559-562.
- Fujimaki, R., Tateno, R., Tokuchi, N., 2007. Root development across a chronosequence in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *Journal of Forest Research* 12, 96-102.
- Gill, R.A., Jackson, R.B., 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New phytologist* 147, 13-31.
- Hahn, G., Marschner, H., 1998. Effect of acid irrigation and liming on root growth of Norway spruce. *Plant and Soil* 199, 11-22.
- Helmisaari, H.-S., Makkonen, K., Kellomäki, S., Valtonen, E., Mälkönen, E., 2002. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165, 317-326.
- Hendricks, J.J., Hendrick, R.L., Wilson, C.A., Mitchel, R.J., Pecot, S.D., Guo, D., 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *Journal of Ecology* 94, 40-57.

- Idol, T.W., Pope, P.E., Ponder, F., 2000. Fine root dynamics across a time sequence of upland temperate deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 127, 153-167.
- Joslin, J.D., Wolfe, M.H., 1999. Disturbances during minirhizotrons installation can affect root observation data. *Soil Science Society of America Journal* 63, 218 - 221.
- Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Ranger, J., Zeller, B., Bienaime, S., 2004. N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry* 69, 241-262.
- Keyes, M.R., Grier, C.C., 1981. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research* 11, 599-605.
- Lee, E.H., Tingey, D.T., Beedlow, P.A., Johnson, M.G., Burdick, C.A., 2007. Relating fine root biomass to soil and climate conditions in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 242, 195 - 208.
- Magill, A.H., Aber, J.D., 2000. Variation in net mineralization rates with dissolved organic carbon additions. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 597-601.
- Majdi, H., Öhrvik, J., 2004. Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Global Change Biology* 10, 182-188.
- Majdi, H., Pregitzer, K.S., Moren, A.S., Nylund, J.E., Agren, G.I., 2005. Measuring fine root turnover in forest ecosystems. *Plant and Soil* 276 1-8.
- McClaugherty, C.A., Aber, J.D., Melillo, J.M., 1982. The role of fine root in the organic matter and nitrogen budgets of two forest ecosystems. *Ecology* 63, 1481-1490.
- Meier, I.C., Leuschner, C., 2008. Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient *Global Change Biology* 14, 2081-2095.
- Moukoui, J., 2006. Effet des essences forestières sur la biodégradation des matières organiques: impact sur la dynamique et le cycle du carbone, de l'azote et des éléments minéraux. In. Université Henri Poincaré, Nancy, p. 255.
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Berthelin, J., Ranger, J., 2006. Effect of tree species substitution on organic matter biodegradability and mineral nutrient availability in a temperate topsoil. *Annals of Forest Science* 63, 763 - 771.
- Nadelhoffer, K.J., 2000. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New phytologist* 147, 131-139.
- Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D., Melillo, J.M., 1985. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology* 66, 1377-1390.
- Noguchi, K., Konôpka, B., Satomura, T., Kaneko, S., Takahashi, M., 2007. Biomass and production of fine roots in Japanese forests. *Journal of Forest Research* 12, 83-95.
- Norton, J.M., Firestone, M.K., 1996. N dynamics in the rhizosphere of *Pinus ponderosa* seedlings. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 351-362.
- Olsson, M.O., Falkengren-Grerup, U., 2000. Potential nitrification as an indicator of preferential uptake of ammonium or nitrate by plants in an Oak woodland understory. *Annals of Botany* 85, 299-305.
- Ostonen, I., Löhmus, K., Pajuste, K., 2005. Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: comparison of soil core and ingrowth core methods. *Forest Ecology and Management* 212, 264 - 277.
- Persson, H., Ahlstrom, K., 2002. Fine-root response to nitrogen supply in nitrogen manipulated Norway spruce catchment areas. *Forest Ecology and Management* 168, 29-41.

- Persson, H., Ahlström, K., 1999. Effect of nitrogen deposition on tree roots in boreal forests. In: Rastin, N., Bauhus, J. (Eds.), Going underground Ecological studies in forest soils. Research Signpost, Trivandrum, India, pp. 221 - 238.
- Pregitzer, K.S., King, J.S., Burton, A.J., Brown, S.E., 2000a. Responses of tree fine roots to temperature. *New phytologist* 147, 105 - 115.
- Pregitzer, K.S., Zak, D.R., Curtis, P.S., Kubiske, M.E., Teeri, J.A., Vogel, C., 1995. Atmospheric CO₂, soil nitrogen and turnover of fine roots. *New phytologist* 129, 579 - 585.
- Pregitzer, K.S., Zak, D.R., Maziasz, J., DeForest, J., Curtis, P.S., Lussenhop, J., 2000b. Interactive effects of atmospheric CO₂, and soil N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications* 10, 18 - 33.
- Ranger, J., Andreux, F., Bienaimé, S., Berthelin, J., Bonnaud, P., Boudot, J.P., Bréchet, C., Buée, M., Calmet, J.P., Chaussod, R., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gerard, F., Jaffrain, J., Lejon, D., Le Tacon, F., Lévêque, J., Maurice, J.P., Merlet, D., Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Nourisson, G., Pollier, B., Ranjard, L., Simonsson, M., Turpault, M.P., Vairelles, D., Zeller, B., 2004. Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier, sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). In: INRA, Nancy, p. 201.
- Reydellet, I., Laurent, F., Olivier, R., Siband, P., Ganry, F., 1997. Quantification par méthode isotopique de l'effet de la rhizosphère sur la minéralisation de l'azote (cas d'un sol ferrugineux tropical). *Agronomie* 320, 843-847.
- Santantonio, D., Hermann, R.K., 1985. Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas fir in western Oregon. *Annales des Sciences Forestières* 42, 113 - 142.
- Schmid, I., Kazda, M., 2002. Root distribution of Norway spruce in monospecific and mixed stands on different soils. *Forest Ecology and Management* 159, 37-47.
- Schöttelndreier, M., Falkengren-Grerup, U., 1999. Plant induced alteration in the rhizosphere and the utilisation of soil heterogeneity. *Plant and Soil* 209, 297-309.
- Singh, B., Tripathi, K.P., Jain, R.K., Behl, H.M., 2000. Fine root biomass and tree species effects on potential N mineralization in afforested sodic soils. *Plant and Soil* 219, 81-89.
- Stober, C., George, E., Persson, H., 2000. Root growth and response to nitrogen. In: Schulze, E.D. (Ed.), Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems. Springer, Berlin, pp. 99-121.
- Tateno, R., Hishi, T., Takeda, H., 2004. Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *Forest Ecology and Management* 193, 297-306.
- Tingey, D.T., Phillips, D.L., Johnson, M.G., Rygielwicz, P.T., Beedlow, P.A., Hogsett, W.E., 2005. Estimates of Douglas fir fine root production and mortality from minirhizotrons. *Forest Ecology and Management* 204, 359 - 370.
- Trum, F., 2004. Impact de l'essence sur la composition chimique des litières et de leurs percolats en conditions contrôlées. In: Université Catholique de Louvain, Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, p. 143.
- Valverde-Barrantes, O.J., Raich, J.W., Russell, A.E., 2007. Fine-root mass, growth and nitrogen content for six tropical tree species. *Plant and Soil* 290, 357-370.
- Van Der Krift, T.A., Berendse, F., 2001. The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology* 89, 555-561.
- Vanninen, P., Mäkelä, A., 1999. Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. *Tree Physiology* 19, 823-830.

- Vogt, K.A., Persson, H., 1991. Measuring growth and development of roots. In: Lassoie, J.P., Hinckley, T.M. (Eds.), Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. CRC Press, Boca Raton, pp. 477 - 501.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Moore, E.E., Fatuga, M.B., Redlin, M.R., Edmonds, R.L., 1987. Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests. *Journal of Ecology* 75, 857-870.
- Vogt, K.A., Vogt, D.J., Palmitto, P.A., Boon, P., O'Hara, J., Asbjornsen, H., 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* 187, 159-219.
- WRB, I.W.G., 2006. World reference base for soil resources 2006. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome.
- Zeller, B., Recous, S., Kunze, M., Moukouri, J., Colin-Belgrand, M., Bienaime, S., Ranger, J., Dambrine, E., 2007. Influence of tree species on gross and net N transformations in forest soils. *Annals of Forest Science* 64, 151-158.

Chapitre 5

La coupe à blanc masque l'effet de l'essence forestière sur la nitrification durant le jeune âge

Kasaina Sitraka Andrianarisoa, Bernd Zeller, Henri Siegenfuhr et Etienne Dambrine

INRA Nancy, UR 1138, Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, 54280 Champenoux, France

Résumé

En 1976, dans le site expérimental de Breuil (Morvan), des parcelles de Hêtre, de Pin laricio, de Douglas, de Sapin de Nordmann et d'Epicéa ont été plantées après la coupe à blanc d'un vieux (150 ans) taillis sous futaie (TSF) à base de hêtre et de chêne. Aujourd'hui, on constate que la nitrification est faible dans le sol sous TSF, Sapin de Nordmann et Epicéa et élevée sous Hêtre, Pin laricio et Douglas. L'objectif de ce travail est de comparer l'évolution de la nitrification dans le TSF et dans une coupe à blanc et de vérifier si le contrôle de la nitrification par l'essence commence dès la jeune plantation. Pour cela, une parcelle de TSF a été coupée et des jeunes arbres ont été plantés sur des placettes de 3 x 3 m suivant un dispositif en blocs. La concentration en nitrate, le potentiel net de minéralisation (PNM) de l'azote et de nitrification (PNN) du sol ont été mesurés dans le TSF et dans la coupe 2, 7, 10, 13, 15, 19, 22, 27, 30 et 35 mois après la coupe à blanc. Sous les jeunes plantations, la concentration en nitrate et en ammonium des sols ont été mesurées après 17, 25 et 29 mois de plantation. Les résultats montrent que la concentration en nitrate, le (PNN) et le pourcentage de nitrification (%Nitrif) du sol sont plus élevés dans la coupe rase dès les deux premiers mois suivant la coupe et que cette différence perdure après 35 mois, alors que la différence de concentration en ammonium du sol disparaît dès le 7ème mois. Par contre le PNM du sol n'a pas été modifié par la coupe. Les différences de PNN observées dans les plantations de 30 ans n'ont pas été constatées sous les jeunes arbres. Ces résultats suggèrent que la coupe à blanc du TSF entraîne une activation de la nitrification et montrent que la teneur en nitrate de sols n'est pas encore contrôlée par l'essence dans les jeunes plantations, malgré leur forte densité.

Mots clés : Coupe à blanc, potentiel net de minéralisation de l'azote, potentiel net de nitrification, jeunes plantations.

Chapitre 5.

La coupe à blanc masque l'effet de l'essence forestière sur la nitrification durant le jeune âge

1. Introduction

La coupe à blanc de la forêt entraîne une perturbation majeure du cycle biogéochimique des éléments dans les écosystèmes forestiers. Elle modifie les conditions physiques du sol tel que la température (Seastedt et Crossley, 1981; Yin et al., 1989; Dahlgren et Discroll, 1994; Jussy et al., 2004) et l'humidité (McColl, 1977; Barg et Edmonds, 1999; Holmes et Zak, 1999) et elle réduit l'apport de matière organique fraîche au sol. La coupe a des effets durables sur les dépôts de nutriments (incluant les dépôts secs et l'interaction avec la canopée), sur l'absorption par la végétation (arbres et herbacée), sur le retour de nutriments au sol par les chutes de litière, sur l'activité microbienne et sur la disponibilité des éléments (Entry et al., 1986). Les résidus de la coupe (détritus ligneux) contribuent à l'accumulation de matière organique dans l'humus et jouent un rôle de stockage des nutriments et d'eau pour les organismes décomposeurs.

L'augmentation du taux de décomposition de la matière organique après la coupe n'est pas systématique car elle peut dépendre du climat régional (Yin et al., 1989). L'effet de la coupe sur la minéralisation de l'azote et sur la nitrification varient selon les auteurs et les sites (Grenon et al., 2004). Smolander et al. (1998), Duggin et al. (1991), Dahlgren et Discroll (1994) et Bormann et Likens (1979) observent que la nitrification est stimulée après la coupe. Inversement, Pietikäinen et Fritze (1995), Prescott (1997), Barg et Edmonds (1999), Hope et al. (2003), Jerabkova et Prescott, (2007) observent que la nitrification ne change pas ou même diminue après la coupe (Grenon et al., 2004; Jussy et al., 2004). L'augmentation de la nitrification après la coupe peut être attribuée à une forte activité microbienne résultant d'une condition de température et d'humidité plus élevées (Frazer et al., 1990). Elle peut être suivie par des drainages de nitrates (Adamson et al., 1987) mais la croissance de la végétation adventice peut favoriser l'immobilisation microbienne (Lundgren, 1982; Entry et al., 1986). L'objectif de cette étude est de préciser comment et à quel moment se met en place le contrôle de la nitrification lors d'une coupe rase suivie d'une plantation de différentes essences forestières.

Cette étude a été réalisée dans le site expérimental de Breuil (Morvan) où un vieux peuplement (150 ans) de taillis sous futaie (TSF) à base de hêtre et de chêne a été coupé en 1976 et remplacé par des plantations monospécifiques de Hêtre, de Pin laricio, de Douglas, de Sapin de Nordmann et d'Épicéa. Sur ce site, il a été démontré que le PNN du sol est très faible voire même nul sous le peuplement de TSF, de Sapin de Nordmann et d'Épicéa alors qu'il est élevé sous le Hêtre, le Pin laricio et le Douglas (Moukoui et al., 2006; Zeller et al., 2007; Andrianarisoa et al., 2009).

Nos questions sont les suivantes : (i) quel est l'effet de la coupe à blanc sur le potentiel net de nitrification du sol sous le TSF ? et (ii) est ce que l'effet des essences sur la teneur en nitrate

des sols commence dès le jeune âge ? Pour cela nous avons suivi l'évolution de la minéralisation et de la nitrification de l'azote après une coupe à blanc d'un peuplement de TSF, et d'autre part, tenté de mettre en évidence l'effet des jeunes plantations sur la minéralisation et la nitrification de l'azote.

2. Matériels et méthodes

2.1. Site d'étude et dispositif expérimental

Le site expérimental se situe à Breuil Chenu (200 km à l'Ouest de Dijon) dans le parc naturel régional du Morvan au centre de la France (latitude 47°18'10'', longitude 4°4'44''). L'altitude est d'environ 650 m. La pluviométrie moyenne annuelle est de 1280 mm (dominante hivernale) et la température moyenne est de 9°C. Le substratum géologique est constitué par un granite leucocrate à gros grains et à deux micas. Le sol est acides ($4 < \text{pH} < 4.5$), désaturé ($S/T < 10\%$) de type Cambisol hyperdystrics (WRB, 2006). La texture est sablo-limoneuse en surface et plus argileuse en profondeur. La forêt native est un taillis sous futaie (TSF) vieilli (120 ans) à réserves de hêtre (*Fagus sylvatica* L.), de chêne (*Quercus sessiflora* Smith.) et de taillis de diverses essences (*Betula verrucosa* Ehrh. ; *Corylus avellana* L.). L'humus est de type Moder. En Novembre 2005, après la chute de la majeure partie des feuilles, tous les arbres d'une parcelle de (15 ha) de TSF ont été coupés, tandis que la bordure inférieure du peuplement a été conservée. Les grumes de bois ont été récoltés et les rémanents ont été laissés sur place. Après 4 mois, une placette de 41 x 41 m a été délimitée à l'intérieur de la coupe à blanc. Les souches n'ont pas été touchées mais les branches et les brindilles ont été retirées à la main, endainées et brûlées hors de la placette. En avril 2006, des placettes (3 x 3 m) homogènes de hêtre (*Fagus sylvatica*), de Chêne (*Quercus sessiflora* Smith), de Douglas

(*Pseudotsuga menzeisii*), de Pin (*Pinus laricio*), de sapin (*Abies nordmanianna*), et d'Epicéa (*Picea abies*), ont été plantés à raison de trois répétitions par essence, suivant un dispositif en blocs (Figure 1). L'âge des jeunes plantes à la plantation est de 4 ans pour le hêtre et le chêne, 3 ans pour l'Epicéa et le douglas et 2 ans pour le Pin et le Sapin. Les jeunes arbres ont été espacés de 50 cm, soit 49 arbres par parcelle (Figure 2). Les jeunes plantes de racines nues provenaient de la pépinière Naudet dans le Morvan. La hauteur moyenne des arbres était environ 20cm au moment de la plantation. Les parcelles ont été maintenues propres (sans mauvaises herbes) par désherbage manuel au début du printemps et à la fin de l'Automne. En été, de l'herbicide « Round up » a été appliquée sur les parcelles les plus infestées. Dans les espaces entre les parcelles, la végétation (ronciers, fougères, les graminées etc.. .) a été très dense donc on a eu recours à une débroussailleuse.

2.2. Prélèvements et analyses de sol

Des cylindres de sols de 8 cm de diamètre et de 10 cm de profondeur ont été prélevés 2, 7, 10, 13, 15, 19, 22, 27, 30 et 35 mois après la coupe à blanc. Dans la coupe, cinq carottes de sol ont été prises à chaque prélèvement sur un intervalle de 9 m. Cinq autres (humus exclus) ont été prélevés de la même manière dans le TSF (i.e. Taillis Sous Futaie). Pour les prélèvements de septembre 2007 (i.e. 22 mois après la coupe), de mai 2008 (i.e. 30 mois après la coupe) et de septembre 2008 (i.e. 35 mois après la coupe), outre les 10 cylindres de sols prélevés systématiquement dans le TSF et dans la coupe rase, cinq carottes de sols (humus exclus) ont été prélevés d'une manière aléatoire entre les jeunes arbres dans chaque placeau (i.e. $n = 5 \times 18 = 90$ échantillons). Les arbres avaient en moyenne 50 cm de hauteur au premier prélèvement et 75 cm au deuxième prélèvement (le douglas était le plus haut et le sapin était

le plus bas). Les échantillons ont été tamisés à 4 mm, transportés au laboratoire et stockés en chambre froide (4°C) avant toute analyse.

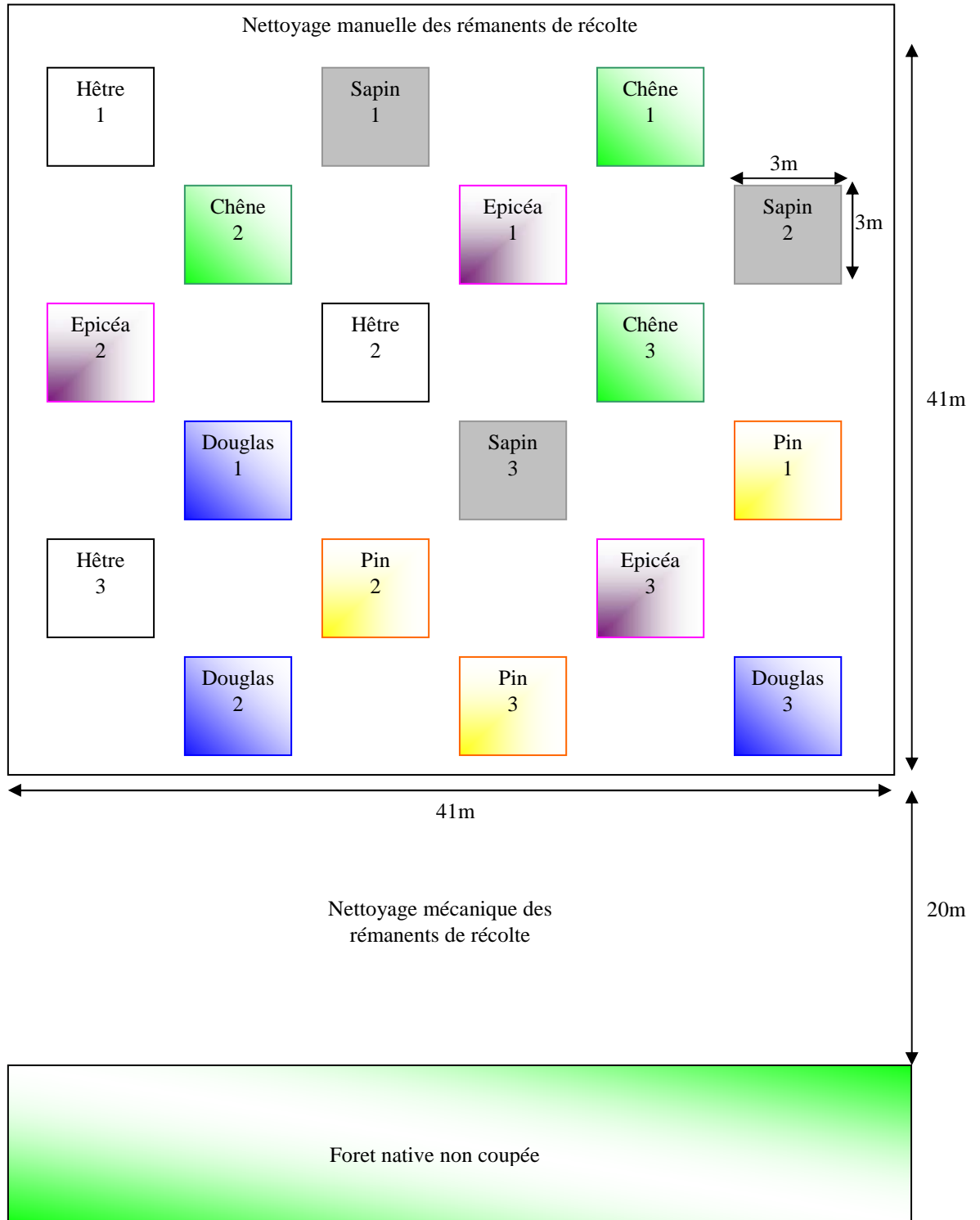


Figure 1. Dispositif expérimental pour les jeunes plantations d'essences forestières à Breuil (Morvan, France). La figure n'est pas à l'échelle.



Coupe rase du TSF



Délimitation d'une zone de 50 x 50m nettoyé à la main



Exemple d'une parcelle de jeunes plants d'épicéa

Figure 2. Quelques photos du dispositif expérimental de la coupe à blanc et de la plantation de jeunes essences forestières : (a) coupe à blanc de la forêt native ; (b) délimitation d'une parcelle de 41 x 41m pour nettoyage à la main ; (c) exemple d'une parcelle (Epicéa).

L'humidité a été mesurée par séchage à 105°C pendant 48h d'un aliquote du sol. Les teneurs en carbone et en azote du sol ont été déterminées à l'autoanalyseur élémentaire (Carlo Erba NA 1500, Italy) seulement pour les échantillons prélevés 2 mois après la coupe. Les ions nitrate et ammonium du sol ont été extraits par agitation de 20g de sol humide dans 100ml de KCl 1M pendant 1h. Après filtration (1µm), les teneurs en nitrate et ammonium des extraits ont été mesurées par colorimétrie à flux continu (TRAACS, Bran and Luebbe).

Le potentiel net de minéralisation de l'azote (PNM) et de nitrification (PNN) a été mesuré par incubation des sols en milieu contrôlé. Deux cent grammes de sol humide (proche de la capacité au champ) ont été mis dans un bocal étanche en verre (2l) et placés à l'obscurité à 20°C. Les bocaux ont été fréquemment ouverts pour permettre l'aération des sols. La concentration en nitrate et ammonium du sol a été mesurée, comme décrit précédemment, au début de l'incubation (C_0) et tous les 14 jours (C_1 , C_2 et C_3) pendant 42 jours. Le PNM ou le PNN sont la production journalière d'azote minéral ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$) ou nitrique (NO_3^-) pendant l'incubation. La concentration en azote minéral ou nitrique des sols durant l'incubation évoluait linéairement avec le temps:

$C_t = \lambda t + C_0$ où C_t est la concentration en azote minéral ou nitrique au temps t ; C_0 la concentration initiale et λ le potentiel net de minéralisation ou de nitrification de l'azote.

λ a été estimé en sachant les valeurs de C_0 , C_1 , C_2 et C_3 et a été exprimé en $\text{mg N kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$. Le pourcentage de nitrification a été calculé comme le ratio PNN/PNM multiplié par 100.

Les valeurs peuvent dépasser 100% si la concentration en ammonium au cours de l'incubation diminue.

2.3. Analyses statistiques

Pour comparer les valeurs d'humidité, les teneurs en NO_3^- et NH_4^+ , le PNM, le PNN et le pourcentage de nitrification entre le TSF et la coupe rase, une ANOVA a été réalisée suivie d'un test de Tukey. Les corrélations entre le PNM, le PNN, le pourcentage de nitrification et l'humidité ont été déterminées par une analyse de corrélation linéaire de Pearson. Le symbole * indique un test significatif avec une probabilité $p < 0.05$; ** pour $p < 0.01$; *** pour $p < 0.001$ et ns pour « non significatif ».

Pour comparer la teneur en nitrate, ammonium et l'humidité des sols entre les différentes espèces des jeunes plantations, un modèle linéaire emboîté comprenant l'espèce d'arbre et les parcelles comme co-variables explicatives a été testé. Le test a été suivi d'une comparaison multiple de Tukey.

Ces tests ont été réalisés à l'aide du logiciel SAS v9.

3. Résultats

3.1. Teneur en azote et carbone du sol

Deux mois après la coupe, la teneur en azote et en carbone sont significativement plus élevées dans le taillis sous futaie (N= 0.4% et C = 5.7%) que dans la coupe rase (N = 0.3% et C = 4.2%). Le rapport C/N n'est pas significativement différent entre le TSF et la coupe rase.

3.2. Evolution de la teneur en nitrate et ammonium après la coupe

La concentration en nitrate des sols varie entre 0.2 à 4.7 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec pour le TSF et entre 1.6 à 12.5 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec dans la coupe rase. En moyenne et pour la plupart des dates de prélèvement, la concentration en nitrate des sols est plus élevée dans la coupe rase (6.1 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec) par rapport au TSF (2.3 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec). Dans le TSF, la concentration en nitrate des sols est élevée en été (4.3 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec) et faible en hiver (1.3 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec) et au printemps (1.8 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec). Dans la coupe rase, la concentration en nitrate des sols est en moyenne plus élevée en été (11 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec) que pendant les autres saisons. La concentration en nitrate des sols est plus élevée durant les 7 mois suivant la coupe et diminue au fur et à mesure que la date de la coupe s'éloigne sauf en été où elle continue à être élevée. La concentration en ammonium du sol varie de 1.5 à 11 mg N-NH₄ kg⁻¹ sol sec dans le TSF et de 1 à 14 mg N-NH₄ kg⁻¹ sol sec dans la coupe rase. En moyenne, la concentration en ammonium du sol de TSF (7 mg N-NH₄ kg⁻¹ sol sec) est légèrement supérieure à celle de la coupe rase (4.7 mg N-NH₄ kg⁻¹ sol sec) mais cette différence n'est pas significative. La concentration en ammonium des sols n'est pas significativement différente entre les différentes saisons. La concentration en ammonium des sols n'est pas significativement différente entre le TSF et la coupe rase durant les 7 mois suivant la coupe. Ensuite, la concentration en ammonium des sols devient plus faible dans la coupe rase par rapport au TSF (Figure 1b).

L'humidité des sols n'est pas significativement différente entre le TSF et la coupe rase pour toutes les dates de prélèvement (Figure 1c). Elle varie entre 21.7% et 46.1%.

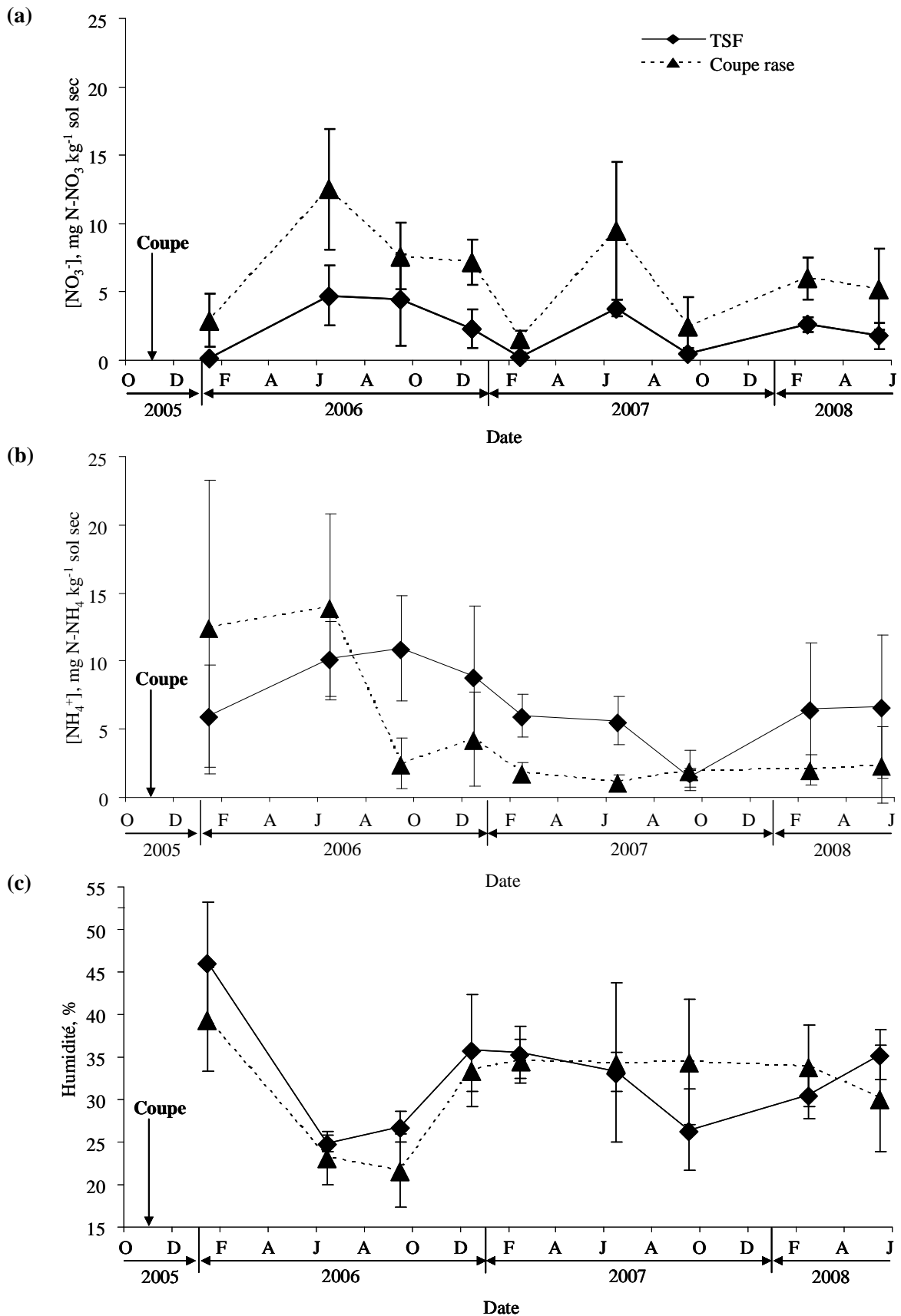


Figure 3. Concentration en nitrate (mg N- NO_3 kg^{-1} soil) (a), en ammonium (mg N- NH_4 kg^{-1} soil) (b) et humidité (%) (c) des sols deux ans après la coupe rase d'un peuplement de TSF (Taillis sous futaie). Les valeurs sont des moyennes ($n = 5$) et les barres sont les erreurs standards.

3.3. Effet de la coupe sur le potentiel de minéralisation et de nitrification de l'azote du sol

Le potentiel net de minéralisation de l'azote du sol n'est pas significativement différent entre le TSF et la coupe à blanc même 30 mois après la coupe. Il varie de 0.4 à 1.1 mg N kg⁻¹ sol sec j⁻¹ mais ne varie pas significativement entre les différentes saisons. Le potentiel net de minéralisation de l'azote du sol est positivement corrélé avec l'humidité du sol ($r = 0.65^{***}$; Figure 6).

Le potentiel net de nitrification varie entre 0.02 et 0.4 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹ dans le TSF et entre 0.4 et 1 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹ dans la coupe rase. On observe que le PNN du sol de la coupe rase est toujours significativement plus élevé par rapport au TSF hormis les prélèvements des mois de Juin (Figure 4a). En comparant la moyenne générale pour toutes les dates de prélèvement, le PNN est significativement plus élevée dans la coupe rase (0.7 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹) par rapport au TSF (0.2 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹). En comparant les mesures saisonnières, on constate que le PNN ne varie pas en fonction des différentes saisons dans la coupe rase alors que dans le TSF, il est élevé en été (0.32 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹), faible en hiver (0.13 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹) et intermédiaire au printemps. Le PNN est égal au PNM dans la coupe à blanc ($r = 0.97^{***}$) alors que cette corrélation n'est pas significative dans le TSF (Figure 5). Dans la coupe rase, le PNN du sol est positivement lié à l'humidité ($r = 0.7^{***}$) alors que dans le TSF cette corrélation est négative ($r = -0.7^*$) (Figure 6).

Le pourcentage de nitrification varie au cours du temps de 2.4% à 57.8% dans le TSF et de 87% à 103% dans la coupe rase. Le pourcentage de nitrification des sols est significativement plus élevé dans la coupe rase (92.7%) que dans le TSF (32.1%).

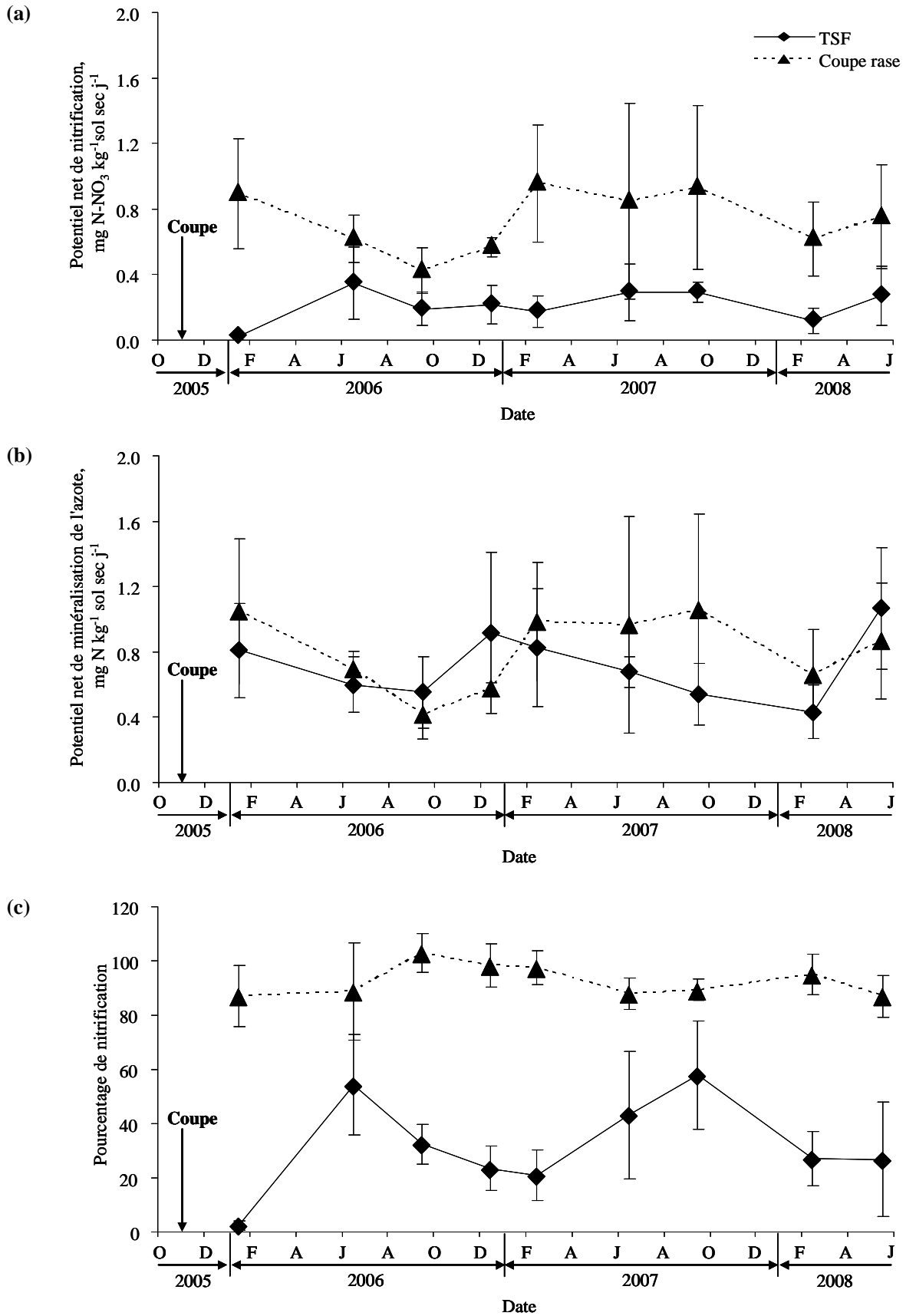


Figure 4. Potentiel net de nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) (a), potentiel net de minéralisation de l'azote ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ sol sec j}^{-1}$) et pourcentage de nitrification (c) des sols après une coupe rase d'un taillis sous futaie (TSF) de hêtre et de chêne. Les valeurs sont des moyennes et les barres sont les erreurs standards. L'axe des abscisses représente le temps après la coupe sur un pas de temps de deux mois.

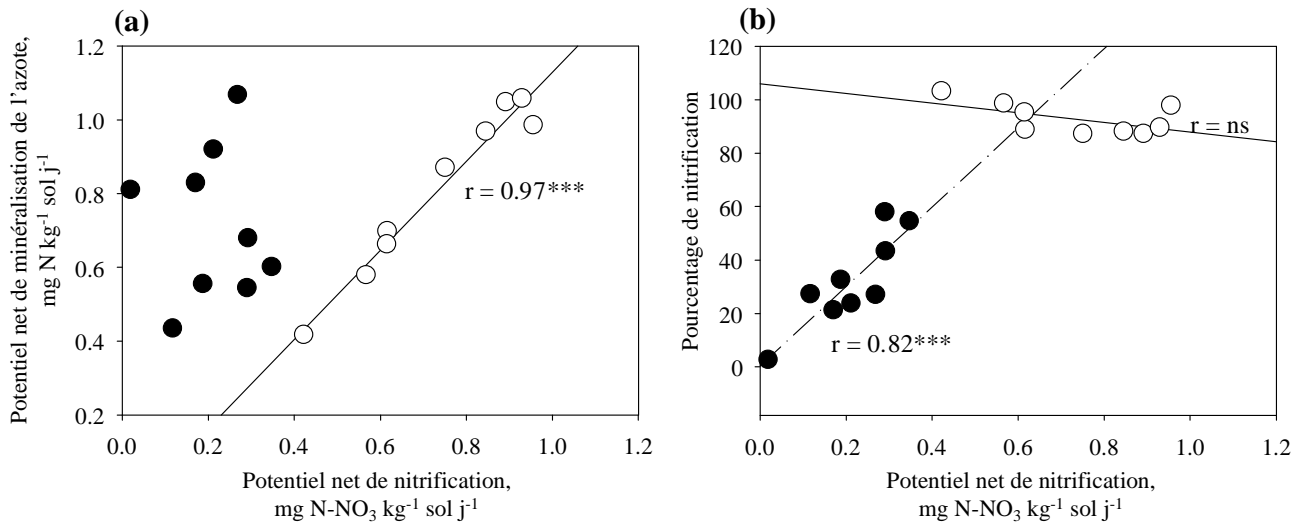


Figure 5. Relation entre le potentiel net de nitrification (mg N-NO₃ kg⁻¹ sol sec j⁻¹) et (a) le potentiel net de minéralisation nette de l'azote (mg N kg⁻¹ sol sec j⁻¹) et (b) le pourcentage de nitrification. Les points sont des moyennes (n = 5). Les lignes continues représentent les régressions linéaires pour la coupe à blanc (cercle blanc) et la ligne discontinue pour le TSF (cercle noir).

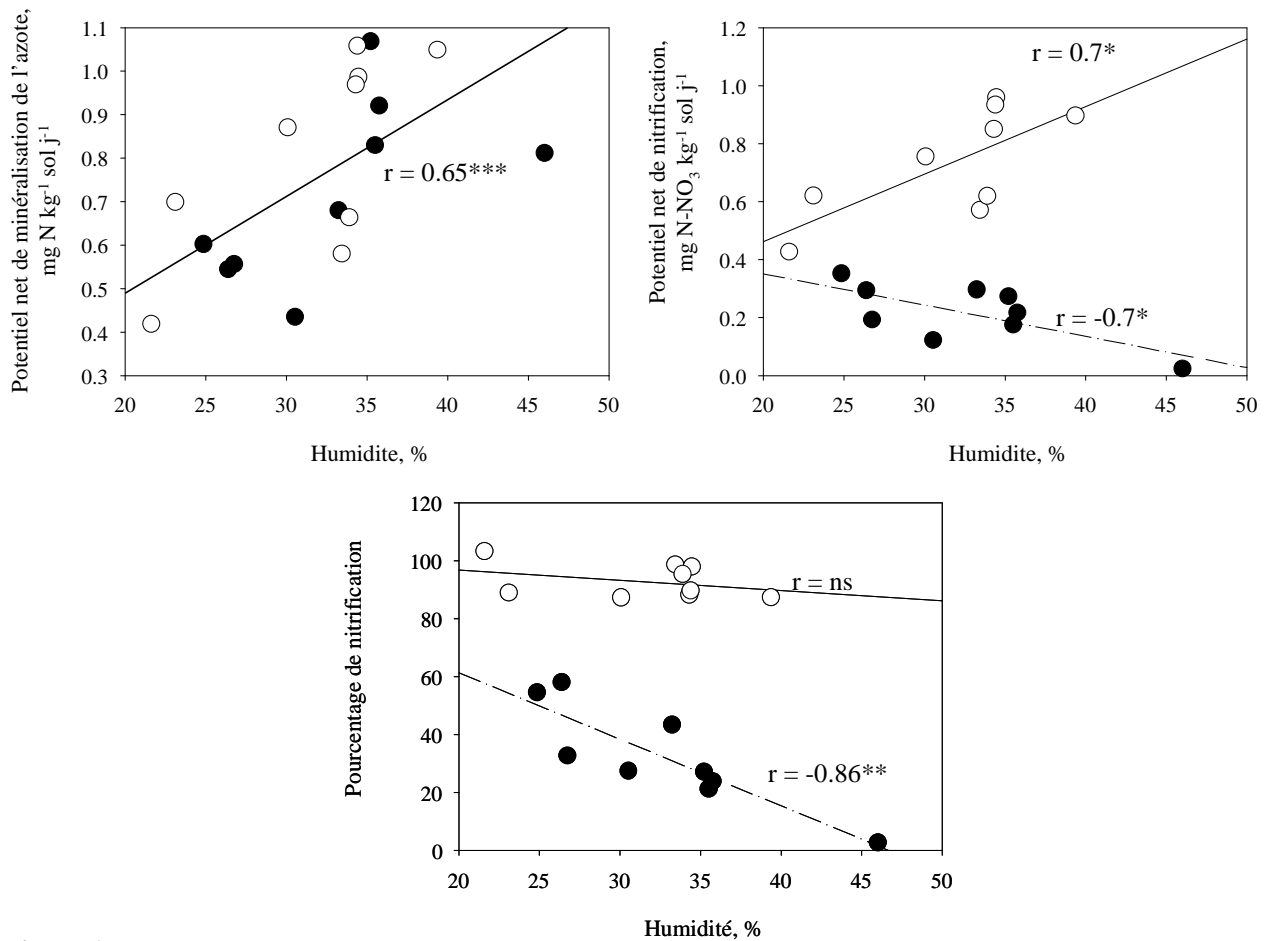


Figure 6. Relation entre l'humidité du sol (%) et la disponibilité en azote du sol d'un taillis sous futaie (TSF) (cercle noir) comparé à la coupe à blanc (cercle blanc). Les valeurs sont des moyennes (n = 5). Les lignes continues représentent les régressions linéaires construite à partir des valeurs moyennes entre les deux variables pour la coupe à blanc et les lignes discontinues pour le TSF.

Dans la coupe rase, le pourcentage de nitrification ne varie pas en fonction de la saison (Figure 4c) alors que dans le TSF, le pourcentage de nitrification est significativement plus élevé en été (48.7%), plus faible en hiver (18.5%) et intermédiaire en automne (45.1%) et au printemps (26.8%). Le pourcentage de nitrification, non corrélé à l'humidité dans la coupe rase, est négativement lié à l'humidité ($r = -0.86^{**}$) dans le TSF (Figure 6). Le pourcentage de nitrification n'est pas corrélé avec le PNN dans la coupe rase alors qu'il est positivement corrélé avec le potentiel net de nitrification dans le TSF (Figure 5).

3.4. Effet des jeunes peuplements sur la concentration en nitrate et ammonium des sols

Pour les trois dates de prélèvement (17, 25 et 30 mois après la plantation), l'humidité et la concentration en ammonium des sols ne sont pas significativement différentes entre les différentes espèces de plantation (Figure 7). En moyenne, la concentration en ammonium du sol est inférieure à la concentration en nitrate sous les jeunes peuplements.

En septembre 2007, la concentration en nitrate des sols est significativement plus élevée pour le groupe d'espèces « Hêtre-Pin laricio-Douglas » par rapport au groupe d'espèces « Sapin-Epicéa et dans la Coupe rase ». En mai 2008, il n'y a pas de différence significative entre les différentes espèces. En septembre 2008, la concentration en nitrate des sols est plus élevée dans la coupe rase, plus faible sous le Sapin et intermédiaire sous les autres espèces (Figure 7).

4. Discussion

4.1. Dynamique de l'azote après la coupe

Nos résultats montrent que la teneur en nitrate du sol, le potentiel net de nitrification et le pourcentage de nitrification sont considérablement plus élevés dans la coupe rase, dès les deux mois suivant la coupe. En l'absence de mesures préalables à la coupe, nous ne pouvons affirmer que cette différence est uniquement le produit de la coupe. Cependant ces résultats confirment, en ce qui concerne le TSF, les faibles teneurs en nitrate et le faible PNN mesuré dans un TSF identique à 2 km de ce site (Moukoui et al., 2006 ; Zeller et al., 2007). Les valeurs de concentration en nitrate, de PNN, et de pourcentage de nitrification sont cependant légèrement plus élevées comparativement aux valeurs mesurées sur cet autre peuplement de taillis sous futaie. Ceci peut s'expliquer par le fait que la parcelle de TSF que nous avons choisie ici forme la bordure inférieure de la coupe et est longée à l'aval par une route départementale. Le maintien du potentiel net de minéralisation de l'azote du sol après la coupe témoigne de l'absence de perturbation majeure des sols.

Dans la coupe à blanc, plus le sol minéralise de l'azote, plus la nitrification augmente, car tout l'ammonium produit est nitrifié, alors que dans le sol du TSF, le PNN augmente avec le pourcentage de nitrification. Ceci suggère que l'ammonium est le seul facteur limitant de la nitrification sous la coupe alors que sous le TSF, un contrôle autre que la disponibilité en azote minéral dirige la nitrification.

Nous avons vu aussi que le PNN est négativement corrélé avec l'humidité du sol sous le TSF et positivement sous la coupe à blanc. Dans les deux cas, la minéralisation de l'azote augmente avec l'augmentation de l'humidité du sol (Figure 6). L'humidité du sol pourrait favoriser le développement des symbiotes fongiques des racines dans le TSF et donc la

minéralisation mais aussi l'immobilisation de l'ammonium. A contrario, l'humidité favoriserait le développement des microorganismes hétérotrophes et des bactéries nitrifiantes dans la coupe.

L'effet d'une coupe rase sur la minéralisation de l'azote et la nitrification dépend beaucoup des caractéristiques du site (Grenon et al., 2004). La coupe augmente la minéralisation nette de l'azote dans les forêts feuillus (Smolander et al., 1998) alors qu'elle la diminue dans les forêts de conifères (Van Cleve et al., 1993; Kim et al., 1995). La stimulation de la nitrification après la coupe a été observée dans de nombreux écosystèmes forestiers (Duggin et al., 1991; Dahlgren et Discroll, 1994; Smolander et al., 1998). Mais il a été aussi démontré que la nitrification ne change pas (Prescott, 1997; Hope et al., 2003; Jerabkova et Prescott, 2007) ou même diminue après la coupe (Grenon et al., 2004; Jussy et al., 2004).

Nombreux sont les mécanismes qui ont été proposés comme limitants pour la nitrification : l'inhibition allelochimique, la compétition entre les microorganismes, la faible population des organismes nitrifiants et les conditions édaphiques défavorables aux nitrifiants autotrophes. Après la coupe à blanc, l'arrêt de toute activité racinaire combiné avec l'effet de la perturbation, et parfois l'apport massif de matière organique ainsi que des changements des conditions physiques du sol, peuvent contribuer à modifier la microflore. Bååth (1980) dans une pinède suédoise (*Pinus sylvestris*) montrait que deux ans après la coupe, la biomasse fongique sur l'ensemble du profil du sol diminuait à cause de l'arrêt de la croissance et de l'exsudation racinaire. Bååth et al. (1995) sur une forêt mixte d'Épicéa et de Pin sylvestre montraient que le ratio biomasse fongique/biomasse bactérienne est plus faible dans la coupe à blanc comparé au témoin. Le changement de la composition de la microflore du sol diminue la compétition entre les organismes hétérotrophes et les bactéries nitrifiantes pour l'ammonium et peut ainsi favoriser la nitrification.

L'infestation par les mauvaises herbes peut par contre réinjecter des exsudats dans le sol et donc un redéveloppement de la biomasse fongique. Dans notre cas, les herbes sont apparues durant le printemps suivant la coupe. En conséquence de l'augmentation de la nitrification après la coupe, certains auteurs montrent l'apparition d'espèces héliophiles ou nitrophiles (Hannerz and Hånell, 1997). Malheureusement, nous n'avons pas effectué d'inventaire des espèces présentes sous la coupe pour vérifier cela.

Beaucoup d'études ont décrit les modifications physiques des sols forestiers après la coupe à blanc correspondant à une augmentation de la température, de l'humidité, du pH et de la saturation en base du sol (Pietikäinen et Fritze, 1995). Pour McColl (1977), l'humidité du sol augmente après la coupe à cause de la diminution de l'évapotranspiration. Dans notre étude, les résidus de récolte ont été laissés sur le sol et le recru végétal n'a pas été contrôlé. Ce qui peut expliquer que l'augmentation de l'humidité n'a pas été observée. En hiver, le TSF perd ses feuilles et l'évapotranspiration est au même niveau que la coupe rase. Durant la saison de végétation, le recru de plantes herbacées et arbustives dans la coupe rase pourrait contribuer à diminuer la teneur en eau au même niveau que celle sous TSF. De la même manière, Jussy et al. (2004) sur une coupe à blanc de Douglas dans les montagnes du Beaujolais n'ont pas montré de modifications de la teneur en eau du sol après la coupe à blanc.

4.2. Concentration en azote minéral du sol sous les jeunes plantations

Nos résultats ne montrent aucune tendance significative entre les différentes espèces concernant les concentrations en nitrate, et en ammonium du sol. Seulement, on constate que la concentration en ammonium du sol est inférieure à la concentration en nitrate sous les jeunes peuplements. Ceci peut s'expliquer par le fait que nos études ont été réalisées dans les 10 premiers centimètres. Fujimaki et al. (2007) montraient que la plus grande proportion de

racines fines chez les jeunes plantations est surtout concentrée à 10 – 20 cm de profondeur. La nitrification sous les jeunes peuplements est encore sous l'effet de la coupe, c'est probablement pour cela qu'aucune tendance n'a été observée entre les différentes espèces contrairement aux vieux peuplements présentés dans le chapitre 3 ([Andrianarisoa et al., 2009](#)).

5. Conclusions

Nous avons démontré que la coupe à blanc du peuplement de taillis sous futaie augmente la concentration en nitrate, le potentiel net de nitrification et le pourcentage de nitrification du sol. Par contre, le potentiel net de minéralisation de l'azote n'a pas été modifié. Ces résultats suggèrent que le peuplement exerce un fort contrôle sur les populations nitrifiantes. Le ralentissement de la nitrification par le TSF n'est pas simplement lié à l'humus de type moder, puisque l'apport de litière fraîche à l'automne 2005 (moment de la coupe) a été peu modifié, tandis que la nitrification augmentait fortement. L'augmentation de la nitrification après la coupe, qui perdure après trois années, n'est pas due à une variation des teneurs en eau, ni à une modification de la température puisque cette augmentation a eu lieu en automne, quelques mois après la coupe. La nitrification est donc contrôlée par l'activité racinaire, et plusieurs mécanismes pourraient être impliqués : la préférence d'absorption de l'ammonium par les racines et les mycorhizes et/ou l'exsudation des composés carbonés favorables au développement des hétérotrophes qui favoriseraient l'immobilisation de l'ammonium et défavoriseraient le développement des organismes nitrifiants. Inversement l'interruption de la fourniture de carbone aux champignons mycorhiziens permettrait le développement des populations de champignons et bactéries hétérotrophes du sol ainsi que des nitrifiants.

Par contre, nous n'avons pas observé d'effet des jeunes espèces de plantation sur la teneur en nitrate des sols pendant cette étude. Néanmoins les potentiels de nitrification n'ont pas été mesurés.

Remerciements

Nos remerciements vont de tout cœur Benoit Poillier pour son aide constante sur le terrain et au laboratoire. Merci d'avoir supporté les moustiques pour la réalisation de cette étude.

Références

- Adamson, J.K., Hornung, M., Pyatt, D.G., Anderson, A.R., 1987. Changes in solute chemistry of drainage waters following the clearfelling of a Sitka Spruce plantation. *Forestry* 60, 165-177.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Ranger, J., Bienaimé, S., Siegenfuhr, H., Dambrine, E., 2009b. Dynamic control of nitrification by tree species. In preparation.
- Bååth, E., 1980. Soil fungal biomass after clear-cutting of a pine forest in central Sweden *Soil Biology & Biochemistry* 12, 495-500.
- Bååth, E., Frostegårda, Å., Pennanen, T., Fritze, H., 1995. Microbial community structure and pH response in relation to soil organic matter quality in wood-ash fertilized, clear-cut or burned coniferous forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 27, 229-240
- Barg, A.K., Edmonds, R.L., 1999. Influence of partial cutting on site microclimate soil nitrogen dynamics, and microbial biomass in Douglas-fir stands in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 705-713.
- Bormann, F.H., Likens, G.E., 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York.
- Dahlgren, R.A., Discroll, C.T., 1994. The effects of the whole-tree clear-cutting on soil processes at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, USA. *Plant and Soil* 158, 239-262.
- Duggin, J.A., Voigt, G.K., Bormann, F.H., 1991. Autotrophic and heterotrophic nitrification in response to clear-cutting northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry* 23, 779-787.
- Entry, J.A., Stark, N.M., Loewenstein, H., 1986. Effects of timber harvesting on microbial biomass fluxes in a northern Rocky Mountain forest soil. *Canadian Journal of Forest Science* 16, 1076-1081.
- Frazer, D.W., McColl, J.G., Powers, R.F., 1990. Soil nitrogen mineralization in a clearcutting chronosequence in a northern California conifer forest. *Soil Science Society of America Journal* 54, 1145-1152.
- Fujimaki, R., Tateno, R., Tokuchi, N., 2007. Root development across a chronosequence in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *Journal of Forest Research* 12, 96-102.
- Grenon, F., Bradley, R.L., Joannis, G., Titus, B.D., Prescott, C.E., 2004. Mineral N availability for conifer growth following clearcutting: responsive versus non-responsive ecosystems. *Forest Ecology and Management* 188, 305-316.
- Hannerz, M., Hånell, B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management* 90, 29-49.
- Holmes, W.E., Zak, D.R., 1999. Soil microbial control of nitrogen loss following clear-cut harvest in northern hardwood ecosystems. *Ecological Applications* 9, 202-215.
- Hope, G.D., Prescott, C.E., Blevins, L.L., 2003. Responses of available soil nitrogen and litter decomposition to openings of different sizes in dry interior Douglas-fir forests in British Columbia. *Forest Ecology and Management* 186, 33-46.
- Jerabkova, L., Prescott, C.E., 2007. Post-harvest soil nitrate dynamics in aspen- and spruce-dominated boreal forests. *Forest Ecology and Management* 242, 209-216.
- Jussy, J.H., Ranger, J., Bienaimé, S., Dambrine, E., 2004. Effects of a clear-cut on the in situ nitrogen mineralization and the nitrogen cycle in a 67-year-old Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) plantation. *Annals of Forest Science* 61, 397-408.

- Kim, C., Sharik, T.L., Jurgensen, M.F., 1995. Canopy cover effects on soil nitrogen mineralization in northern red oak (*Quercus rubra*) stands in northern lower Michigan. *Forest Ecology and Management* 76, 21-28.
- Lundgren, B., 1982. Bacteria in a pine forest soil as affected by clear-cutting. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 537-542.
- McCull, J.G., 1977. Retention of soil water following forest cutting. *Soil Science Society of America Journal* 41, 985-988.
- Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Berthelin, J., Ranger, J., 2006. Effect of tree species substitution on organic matter biodegradability and mineral nutrient availability in a temperate topsoil. *Annals of Forest Science* 63, 763 - 771.
- Pietikäinen, J., Fritze, H., 1995. Clear-cutting and prescribed burning in coniferous forest: Comparison of effects on soil fungal and total microbial biomass, respiration activity and nitrification. *Soil Biology & Biochemistry* 27, 101-109.
- Prescott, C.E., 1997. Effects of clearcutting and alternative silvicultural systems on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a coastal montane coniferous forest. *Forest Ecology and Management* 95, 253-260
- Seastedt, T.R., Crossley, D.A.J., 1981. Microarthropod response following cable logging and clear cutting in the southern Appalachians. *Ecology* 62, 126-135.
- Smolander, A., Priha, O., Paavolainen, L., Steer, J., Mälkönen, E., 1998. Nitrogen and carbon transformations before and after clear-cutting in repeatedly N-fertilized and limed forest soil. *Soil Biology & Biochemistry* 30, 477-490.
- Van Cleve, K.J., Yarie, J., Ericson, R., Dyrness, C.T., 1993. Nitrogen mineralization and nitrification in successional ecosystems in the Tana River floodplain, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Science* 23, 970-978.
- Yin, X., Perry, J.A., Dixon, R.K., 1989. Influence of canopy removal on oak forest floor decomposition. *Canadian Journal of Forest Research* 19, 204-214.
- Zeller, B., Recous, S., Kunze, M., Moukoui, J., Colin-Belgrand, M., Bienaime, S., Ranger, J., Dambrine, E., 2007. Influence of tree species on gross and net N transformations in forest soils. *Annals of Forest Science* 64, 151-158.

Chapitre 6.

Discussion générale

Kasaina Sitraka Andrianarisoa

Chapitre 6.

Discussion générale

L'objectif de ce travail était d'étudier la variation de la minéralisation de l'azote et de la nitrification le long d'un gradient de fertilité, d'une part lié à la géochimie des sols et d'autre part, provoquée par l'espèce. Deux types d'approche ont été utilisés :

- Dans un premier temps, les variations de la minéralisation de l'azote et de la nitrification ont été étudiées dans 50 hêtraies du Nord Est de la France couvrant une large gamme de type de sol. Le but était de comparer différents indicateurs de la disponibilité en azote : des paramètres du sol tels que le pH, la teneur en N et C du sol, le $\delta^{15}\text{N}$; des mesures d'activités tels que le potentiel net de minéralisation de l'azote et le pourcentage de nitrification ; des mesures de la biomasse microbienne et des indicateurs complexes telle que la composition de la végétation.

- Dans un deuxième temps, la variation de la minéralisation de l'azote et de la nitrification a été étudiée sous différentes essences forestières croissant sur un même sol de type cambisol hyperdystric (WRB, 2006) acide desaturé dans le site atelier de Breuil (Morvan).

Bref, nous avons étudié l'effet du type de sol sur la minéralisation de l'azote et la nitrification sous une seule essence qui est le hêtre et ensuite nous avons choisi une hêtraie de sol acide

(TSF), ayant subit partiellement une coupe et replantée par des jeunes arbres de différentes espèces pour étudier l'effet de l'essence sur la minéralisation de l'azote et la nitrification.

1. Variation de la minéralisation de l'azote et de la nitrification le long d'un gradient de fertilité lié à la géochimie du sol.

Dans chaque placette de 50 hêtraies du nord est de la France, couvrant une large gamme de types de sol : des sols très acides d'altitude aux sols calcaires de plaine, nous avons prélevé des échantillons d'humus et de sol minéral afin d'étudier la variabilité de la disponibilité en azote en fonction du type de sol. On a montré que le potentiel net de minéralisation de l'azote du sol (mesuré au laboratoire à 20°C pendant 42j) est négativement lié au pH et positivement lié au C/N microbien. La combinaison linéaire du pH et du C/N microbien explique 51% de la variabilité du potentiel net de minéralisation de l'azote.

Nous n'avons pas observé de relations simples entre le potentiel net de minéralisation de l'azote et la teneur en azote organique du sol. Dans les sols agricoles où le sol est homogénéisé par le labour, le chaulage et la fertilisation, la minéralisation de l'azote est fortement liée à l'azote organique, mais dans les sols forestiers et notamment en considérant un large éventail de types de sol, la minéralisation de l'azote est influencée par les paramètres physiques, chimiques et biologiques des sols. Si on se réfère aux résultats de [Booth et al. \(2005\)](#) et de [Wang et al. \(2001\)](#) qui ont montré que la minéralisation brute de l'azote est positivement corrélée avec la teneur en azote du sol (Figure 2), nos sols d'altitude et nos sols calcaires pourraient avoir une minéralisation brute équivalente car ils ont les mêmes teneurs en azote (Figure 1b).

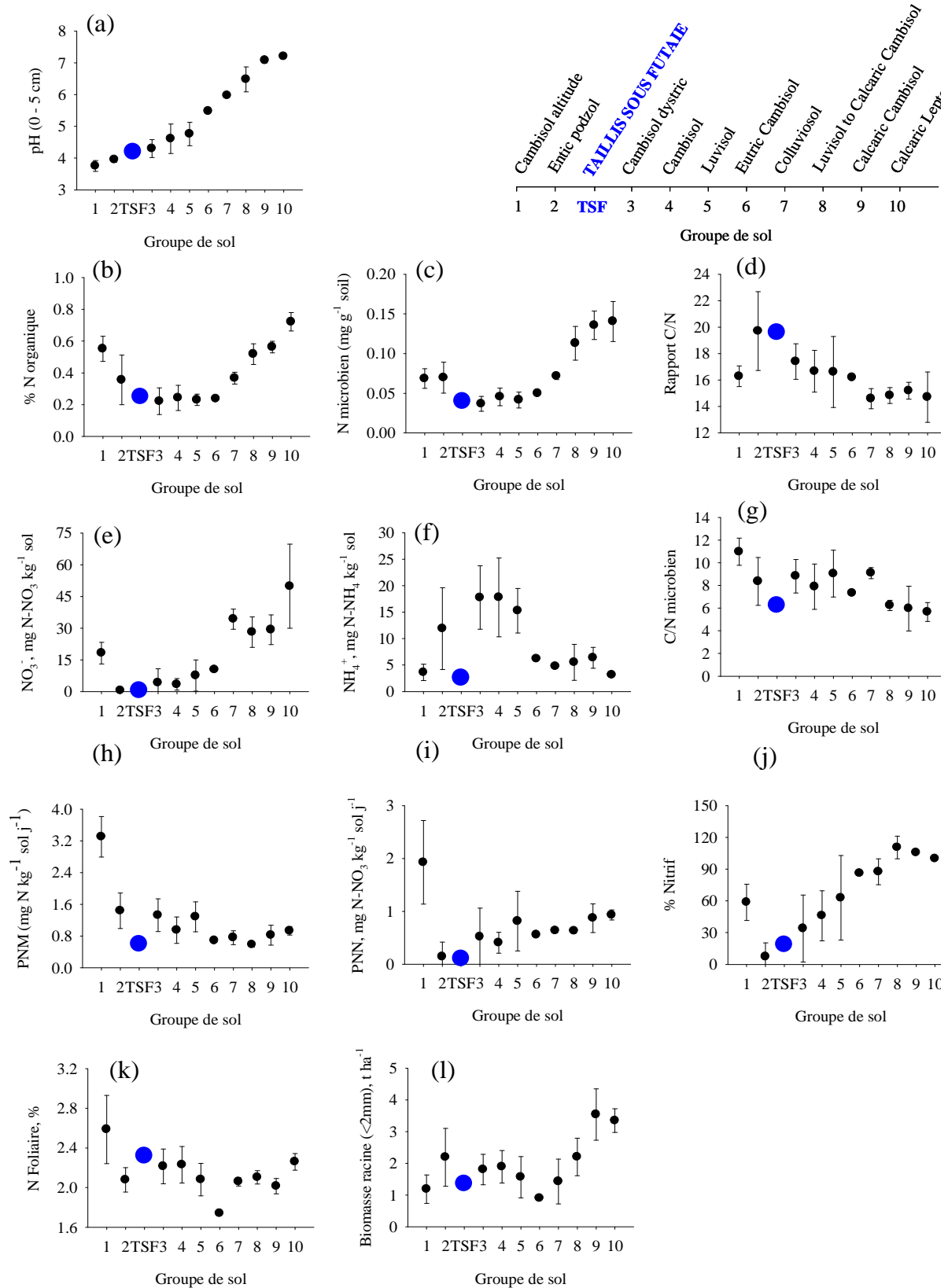


Figure 1.

Position du peuplement de taillis sous futaie (TSF) par rapport aux 50 hêtraies du Nord Est de la France : (a) pH du sol ; (b) N organique (%) ; (c) N microbien (mg N g⁻¹ sol) ; (d) Rapport C/N ; (e) Concentration en nitrate du sol (mg N-NO₃ kg⁻¹ sol) ; (f) Concentration en ammonium du sol (mg N-NH₄ kg⁻¹ sol) ; (g) C/N microbien ; (h) Potentiel net de minéralisation de l'azote (mg N kg⁻¹ sol j⁻¹), (i) Potentiel net de nitrification (mg N-NO₃ kg⁻¹ sol j⁻¹) ; (j) Pourcentage de nitrification ; (k) N foliaire (%) ; (l) Biomasse racinaire fine (<2mm) (t ha⁻¹). La biomasse racinaire du TSF a été divisée par trois car elle a été quantifiée dans la couche 0-15cm alors que dans les hêtraies du Nord Est elle a été quantifiée dans la couche 0-5cm.

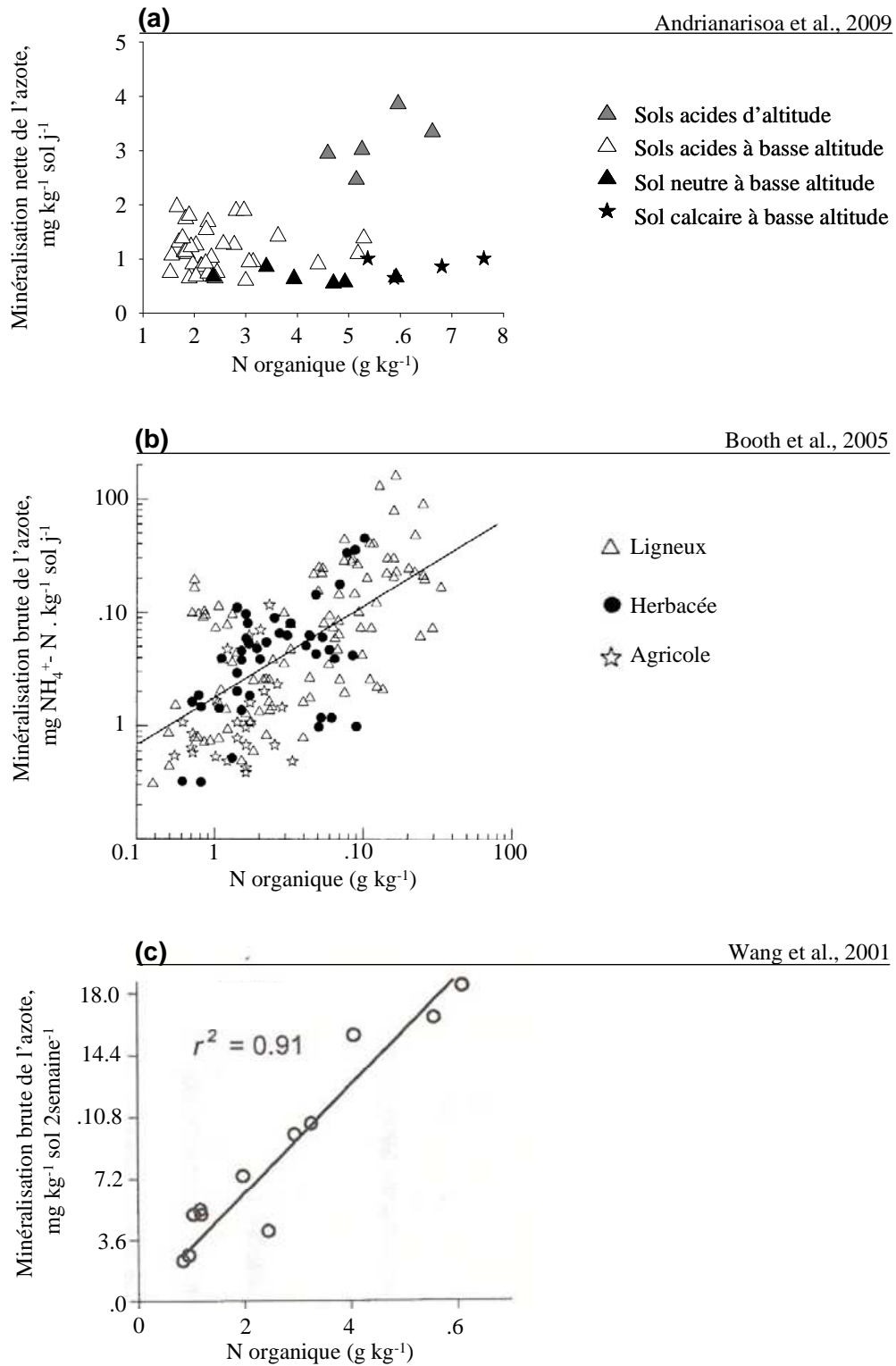


Figure 2. Relation entre la teneur en azote du sol ($\text{g N kg}^{-1} \text{sol}$) et (a) le potentiel net de minéralisation de l'azote (résultat de cet étude), (b) et (c) la minéralisation brute de l'azote (d'après Booth et al. (2005) et Wang et al. (2001) respectivement).

Le potentiel net de minéralisation de l'azote étant par définition la différence entre la minéralisation brute et l'immobilisation brute de l'azote, ceci suggère qu'il y a une forte immobilisation de l'azote dans nos sols calcaires comparés aux sols acides. Dans les sols calcaires, la biomasse microbienne est riche en azote et la respiration microbienne est élevée. [Hart et al. \(1994\)](#) et [Herrmann et Witter \(2008\)](#) ont montré que la minéralisation brute plutôt que la minéralisation nette de l'azote est positivement liée à la respiration. La forte respiration mesurée en sol calcaire suggère une forte minéralisation brute, suivie d'une forte immobilisation.

Nous n'avons pas pu trouver non plus de relation simple entre le potentiel de minéralisation de l'azote et la proportion de N et C du sol sous forme de matières organiques particulaires (MOP).

Le potentiel net de minéralisation de l'azote a été le plus élevé dans les sols acides d'altitude (Figure 1h). Dans ces sites d'altitude, la faible température moyenne annuelle (6°C) (Tableau 1 ; Chapitre 2) ralentit la décomposition de la matière organique et la croissance de l'arbre. Par conséquent, les feuilles sont enrichies en azote (N = 2.6%) (Figure 1k) et une fois retombées, elles fournissent au sol de la matière organique particulaire (taille >2000mm) à faible rapport C/N. Ramenés aux conditions optimums en laboratoire, ces sols se mettent à minéraliser énormément d'azote, ce qui pourrait surestimer les valeurs contrairement aux réalités sur le terrain. En plus, le rapport C/N élevé de la biomasse microbienne indique que dans ces sols, la microflore est dominée par des champignons connus pour être moins exigeant par rapport aux bactéries en terme de besoin en azote (Figure 1g).

Dans les sols acides de basse altitude, la teneur en azote, le potentiel net de minéralisation de l'azote, le pourcentage de nitrification et la teneur en nitrate des sols sont faibles. Seule la concentration en ammonium est élevée (Figure 1f). Dans ces sols, l'humus est de type moder

ou mull acide peu actif. L'acidité et le fort ratio C/N de la matière organique défavorise l'action des organismes nitrifiants et par conséquent, la nitrification est faible.

Dans les sols à pH neutre et dans les sols calcaires, une forte teneur en azote a aussi été enregistrée. L'accumulation de la matière organique dans ces sols est surtout liée à une incorporation profonde par les vers de terre associée à une protection chimique par des ions calcium. Dans ces sols, la proportion de matière organique sous forme particulaire est plus faible comparativement aux sols acides. Le faible ratio C/N de la biomasse microbienne suggère que la microflore est dominée par les bactéries qui ont moins besoin de carbone que d'azote pour vivre (Paul et Clark, 1996). La forte respiration mesurée, s'exerçant sur une matière organique à bas C/N, suggère l'idée d'une forte immobilisation microbienne de l'azote dans ces sols. Comme tout l'azote minéralisé est sous forme nitrique et que les nitrifiants sont des faibles compétiteurs pour l'ammonium vis-à-vis d'autres microorganismes ceci suggère que l'azote est plus disponible dans ces sols que ce que ne montre les faibles valeurs de minéralisation nette (Figure 1e).

En ce qui concerne le pourcentage de nitrification, nous avons démontré que la combinaison du pH et du rapport C/N explique 68% de la variabilité du pourcentage de nitrification. Le pourcentage de nitrification augmente avec l'augmentation du pH et diminue avec l'augmentation du C/N du sol. Les plus fortes valeurs du pourcentage de nitrification ont été enregistrées dans les sols calcaires et dans les sols d'altitude là où le $\delta^{15}\text{N}$ du sol est le plus élevé. La nitrification est un processus qui discrimine contre l'isotope lourd de l'azote (^{15}N). Le drainage hors du système des nitrates produits peut amener à augmenter le $\delta^{15}\text{N}$ du sol. Nous n'avons pas pu observer une corrélation entre le pourcentage de nitrification et le $\delta^{15}\text{N}$. Les fortes valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sous les sols calcaires et les sols d'altitude pourraient indiquer une perte des nitrates soit par drainage, soit par volatilisation.

Le C/N de la biomasse microbienne est négativement liée au pH du sol. Ce qui signifie qu'en sols acides, la communauté microbienne est dominée par des champignons alors qu'en sols neutres ou calcaires, elle est dominée par les bactéries. Ces résultats suggèrent alors que le pourcentage de nitrification est pratiquement élevé dans les parcelles où la communauté microbienne est dominée par des bactéries alors qu'il est faible quand il s'agit des champignons. Cependant, les sols d'altitudes font exception mais ceci n'est pas étonnant car le rapport C/N de la matière organique est très faible.

Bref, le pH, le rapport C/N et la composition de la communauté microbienne (bactéries ou champignon) déterminent pour l'essentiel la variation du pourcentage de nitrification dans le sol.

Et enfin, nous avons pu démontrer que la combinaison de l'indice d'acidité (R Ellenberg) et l'indice de disponibilité de l'azote (N Ellenberg) basé sur la composition floristique de la parcelle expliquent 74% de la variation du pourcentage de nitrification. Ce qui suggère que l'inventaire des espèces végétales présentes dans une parcelle peut renseigner sur la disponibilité en azote nitrique des sols. Cette relation peut être d'une importance pratique dans le cas où des inventaires de végétation sont disponibles alors que des mesures du pourcentage de nitrification manquent.

2. Rôle de la végétation sur la disponibilité en azote du sol

La composition de la végétation est très peu liée au potentiel net de minéralisation de l'azote mais par contre elle est très liée au pourcentage de nitrification et à une combinaison du pH et du rapport C/N du sol. Ça suggère que la végétation est un robuste indicateur de la présence de nitrate plutôt que de l'ammonium dans le sol.

Deux scénarios peuvent être suggérés : soit les espèces se distinguent par leur préférence ammoniacale ou nitrique ; soit les espèces se distinguent par leur compétitivité vis-à-vis des microorganismes du sol. Dans les systèmes où l'azote n'est pas limitant, la compétition entre la plante et les microorganismes est plus faible, ce qui permet aux nitrates de se former et aux plantes d'en profiter. Dans nos sols calcaires, le fort pourcentage de nitrification peut indiquer une grande disponibilité de l'azote malgré la forte immobilisation microbienne de l'ammonium suggérée plus haut.

Dans un contexte de sol donné, la coexistence de plantes nitrophiles ou non nitrophiles peut refléter la présence dans le sol de microsites favorables ou non à leur développement. Elle pourrait aussi refléter le fait que les différentes plantes favorisent la production d'ammonium ou de nitrates en fonction de leur préférence.

La question qui se pose est alors est ce que c'est la disponibilité en nitrate du sol qui implique la présence ou non d'une espèce sur une parcelle ? Ou est ce que c'est la plante elle-même, là où elle est, qui favorise la présence ou non des nitrates pour ses besoins ?

Notre prochaine étude a été alors axée sur l'influence des arbres sur la disponibilité des nitrates dans les sols.

3. Effet des essences forestières sur la nitrification

Dans le site atelier de Breuil, différentes essences ont été plantées il y a 30 ans sur une coupe à blanc d'un vieux taillis sous futaie à base de hêtre et de chêne. Ce vieux taillis sous futaie (150 ans) a les caractéristiques des groupes de sols acides des hêtraies du Nord Est de la France (Figure 1). Les parcelles de TSF et de Sapin ont été sélectionnées dans les peuplements non fertilisés de Bloc I et les parcelles de Hêtre, Pin, Douglas et Epicéa ont été choisies dans les peuplements non fertilisés du bloc II. Nous nous sommes permis de faire ce

choix car d'après une étude préliminaire (Pasteur, 2005), le potentiel net de minéralisation et de nitrification des sols ne sont pas différents entre les parcelles du bloc I et du bloc II même si Mareschal (2008) a montré que la teneur en azote des sols est légèrement plus élevée dans le bloc II que dans le Bloc I.

Nous avons confirmé dans le bloc II ce que Zeller et al. (2007) et Moukoui et al. (2006) ont montré dans le Bloc I : le potentiel net de nitrification et le pourcentage de nitrification du sol sont élevés sous les plantations de Hêtre, Pin et Douglas alors qu'ils sont très faibles sous les plantations de Sapin et d'Epicéa ainsi que sous le peuplement de TSF (Figure 2 ; Chapitre 3). Le sol étant homogène au départ avant la plantation dans le site expérimental de Breuil (Ranger et al., 2004), les différences que nous observons en termes de nitrification sont essentiellement dues à l'espèce.

Pour essayer d'expliquer les facteurs qui contrôlent ces différences au niveau du peuplement, de nombreux paramètres du sol et du peuplement ont été testés.

1- La température et l'humidité influencent la nitrification dans les sols forestiers (Jussy, 1998). La température n'est pas significativement différents sous nos différents peuplements. Quant à l'humidité, nous avons vu que le sol sous hêtre et sous le TSF sont les plus humides (Tableau 1 ; Chapitre 3) alors que la nitrification est plus élevée sous le hêtre que sous le TSF. Donc les différences inter-peuplement de température et d'humidité n'expliquent pas directement les différences de nitrification sous ces peuplements.

2- La quantité moyenne annuelle en azote ($\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ + azote organique dissout) apportée par les pluviollessivats a été quantifiée dans chaque peuplement pour la période entre 2002 et 2007. La quantité d'azote apportée au sol par les pluviollessivats est très élevée sous le Douglas ($23 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) et n'est pas significativement différent entre les autres peuplements (Figure 3). Sous le Douglas, la forte teneur en azote dans les pluviollessivats peut être un indicateur de la forte nitrification et contribuer à la teneur élevée en nitrate des

solutions de sol. Dans les autres peuplements, la teneur en nitrate des pluviollessivats n'est pas un indicateur de la différence de nitrification.

3- La qualité et la quantité de l'humus ont un rôle important sur la nitrification. Il a été démontré que la nitrification est plus élevée sous les humus de type mull que sous les moder (Aber et al., 1985; Bottner et al., 1998; Hirobe et al., 2003). Le ratio lignin/N ou le ratio C/N de l'humus influence la nitrification (McNulty et al., 1991; Scott et Binkley, 1997; Finzi et al., 1998; Persson et al., 2000). Dans les sols des peuplements qui nitrifient beaucoup, l'accumulation de litière est plus faible, l'humus est de type mull alors que dans les sols des peuplements qui nitrifient peu, la litière tend à s'accumuler et l'humus est de type moder (Figure 3).

De ce fait nous avons eu l'idée d'interchanger la couche d'humus entre un peuplement qui nitrifie peu (TSF) et un peuplement qui nitrifie beaucoup (Douglas). On a conclu que l'humus seul ne suffit pas à contrôler la nitrification: la nitrification augmente énormément en remplaçant l'humus de Douglas par celui du TSF, par contre la nitrification augmente très peu en remplaçant l'humus du TSF par un humus de douglas ou en enlevant l'humus. Trum (2004) dans le site de Breuil montrait que sous le Douglas, la forte nitrification est observée dès la couche O_{lv} (litière vieille).

Nous avons calculé la moyenne annuelle des apports d'azote et de carbone par la litière pendant la période 2002 et 2004. La teneur en azote des feuilles et la retranslocation de l'azote des feuilles avant la sénescence sont plus élevées sous les feuillus que sous les résineux (Figure 4). Le ratio C/N des litières semble être un bon facteur indicatif de la nitrification car il est fort sous les peuplements peu nitrifiant et faible sous les peuplements nitrifiants à l'exception du pin. Mais même si le C/N des aiguilles de Pin est élevé (Figure 5), au final, avec l'abondance des *Deschampsia flexuosa* et du *Ptéridium aquilinum* ramenant de la litière à faible C/N, le C/N de la litière arrivant au sol sous le pin devrait être plus faible.

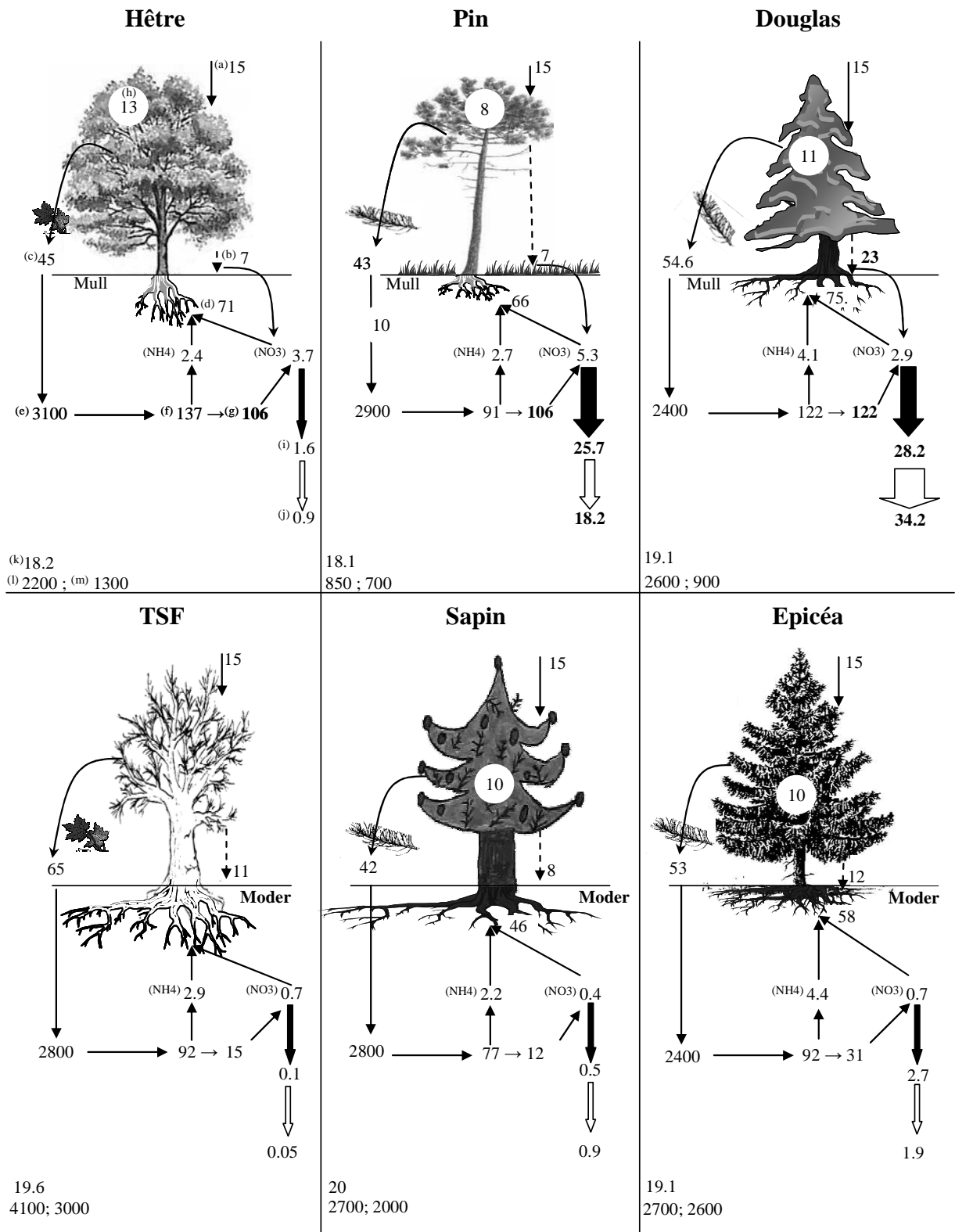


Figure 3.

Représentation des différents flux d'azote dans les différentes essences forestières à Breuil (Morvan, France) : (a) Pluie ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (b) Pluiolessivats ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (c) Restitution d'azote par la litière (kg N ha^{-1}) ; (d) Prélèvement d'azote dans le sol ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$), (e) Stock d'azote (kg N ha^{-1}), (f) et (g) Potentiel net de minéralisation et de nitrification de l'azote dans 0-15cm ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (h) Immobilisation d'azote par l'arbre ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) ; (i) Drainage de nitrates à 15 cm de profondeur ($\text{mg N-NO}_3 \text{ l}^{-1}$ solution de sol) ; (j) Drainage de nitrates à 30cm ; (k) Rapport C/N du sol ; (l) Biomasse racinaire (kg ha^{-1}) ; (m) Colonisation racinaire pendant 28 mois (kg ha^{-1}). NH_4^+ et NO_3^- sont les concentrations actuelles d'ammonium et de nitrate dans le sol (kg N ha^{-1}). La formule de Persson et al. (2000) a été utilisée pour transformer la minéralisation potentielle nette mesurée au laboratoire en flux annuel par hectare.

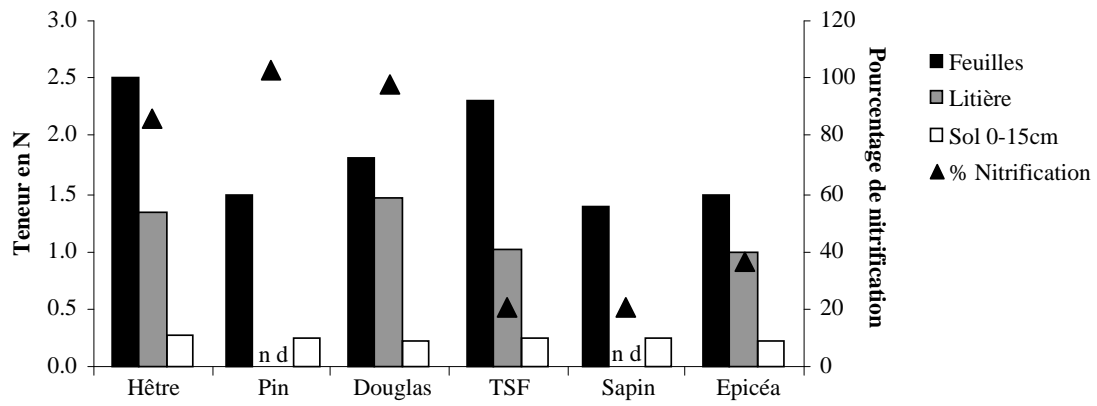


Figure 4. Teneur en azote des feuilles (%), de la litière (%), du sol minéral (0-15cm) (%) et pourcentage de nitrification. Les valeurs sont des moyennes.

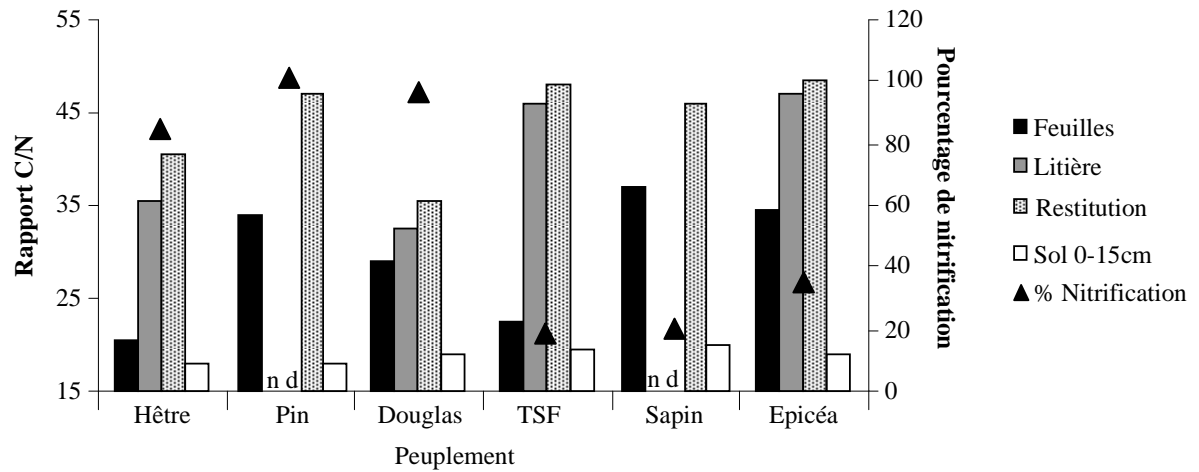


Figure 5. Rapport C/N des feuilles, de la litière, de la restitution, du sol minéral (0-15cm) et le pourcentage de nitrification. 'nd' signifie non déterminé.

4- Nous avons quantifié les activités enzymatiques (la laccase, le chitinase, le β -glucosidase et le xylosidase) dans la couche organique et dans la couche minérale sous les différents peuplements (Annexe V). Le chitinase et le laccase sont des enzymes secrétés essentiellement par des champignons (Gooday, 1994; Baldrian, 2006, 2008). La laccase dégrade la lignine alors que le chitinase hydrolyse la liaison gucosidique de la chitine qui est un constituant majeur des champignons et de l'exosquelette des arthropodes (Gooday, 1994; Paul et Clark, 1996). Le β -glucosidase et xylosidase sont des enzymes celullolitiques. Les résultats montrent que l'activité laccase est particulièrement élevée sous le taillis sous futaie. Le pourcentage de nitrification est négativement corrélé avec les activités chitinases et laccases. Ceci peut suggérer l'existence d'une forte activité fongique sous ces peuplements peu nitrifiants. Des inventaires de carpophores de champignons ont été réalisés à Breuil (Buée ; communication personnelle) et montrent que le nombre d'espèce fongique est élevé sous le TSF, le hêtre, le Sapin et l'Epicéa (105 à 186) alors qu'elle est très faible sous le Douglas et le Pin (~ 70). L'activité de ces microorganismes, combinée avec l'absorption racinaire, augmente la concurrence pour l'ammonium et diminue sa disponibilité pour les nitrifiants.

5- Les tannins condensés, les acides phénoliques, et les terpènes contenus dans les feuilles (ou aiguilles), dans l'humus ou secrétés par les racines sont des inhibiteurs potentiels de la nitrification (Ward et al., 1997; Brierley et al., 2001; Suominen et al., 2001; Kraus et al., 2003; Kraus et al., 2004; Smolander et al., 2005). Malheureusement, dans cette étude, nous n'avons pas pu quantifier l'importance de ces composées donc nous ne pouvons pas conclure sur leur implication dans le contrôle de la nitrification dans nos parcelles.

6- La différence de nitrification sous nos différentes essences peut tout simplement signifier que les essences dans lesquelles la nitrification est forte (Hêtre, Pin et Douglas) sont des nitrophiles (aiment les nitrates) et créent des conditions favorables à la production de nitrates pour leur bon développement. Cependant, les travaux de Siegenfuhr (2009 ; communication

personnelle) sur des expériences de marquage à l'azote 15 ont montré que toutes les espèces préfèrent l'ammonium.

Bref, beaucoup de facteurs peuvent être à l'origine des différences de nitrification sous nos différentes espèces. Pour essayer de donner un peu plus d'explication, nous avons décidé d'interchanger des cylindres de sol entre tous les peuplements.

4. Vitesse de contrôle de la nitrification par les essences forestières

Après 16 mois et 28 mois d'incubation sur le terrain, le potentiel net de nitrification et la concentration en nitrate des sols sont peu modifiés pour les sols provenant des peuplements peu nitrifiants transférés sous des peuplements peu nitrifiants ainsi que pour les sols provenant des peuplements fort nitrifiants transférés sous les peuplements forts nitrifiants. Le potentiel net de nitrification et la concentration en nitrate des sols provenant des peuplements peu nitrifiants transférés sous les peuplements forts nitrifiants augmentent énormément (Figure 6). Par contre, pour les sols provenant des peuplements forts nitrifiants transférés sous les peuplements peu nitrifiants, le potentiel net de nitrification change très peu mais la concentration en nitrate diminue légèrement. Ce qui signifie que les peuplements forts nitrifiants (hêtre, pin et Douglas) stimulent très rapidement l'activité nitrificatrice soit par l'activation des communautés jusqu'ici inactive soit par la colonisation des carottes de sol par des microorganismes extérieurs, soit par une levée d'inhibition. Par contre, l'inhibition du potentiel net de nitrification sous les peuplements peu nitrifiants (TSF, sapin et épicéa) est très lente.

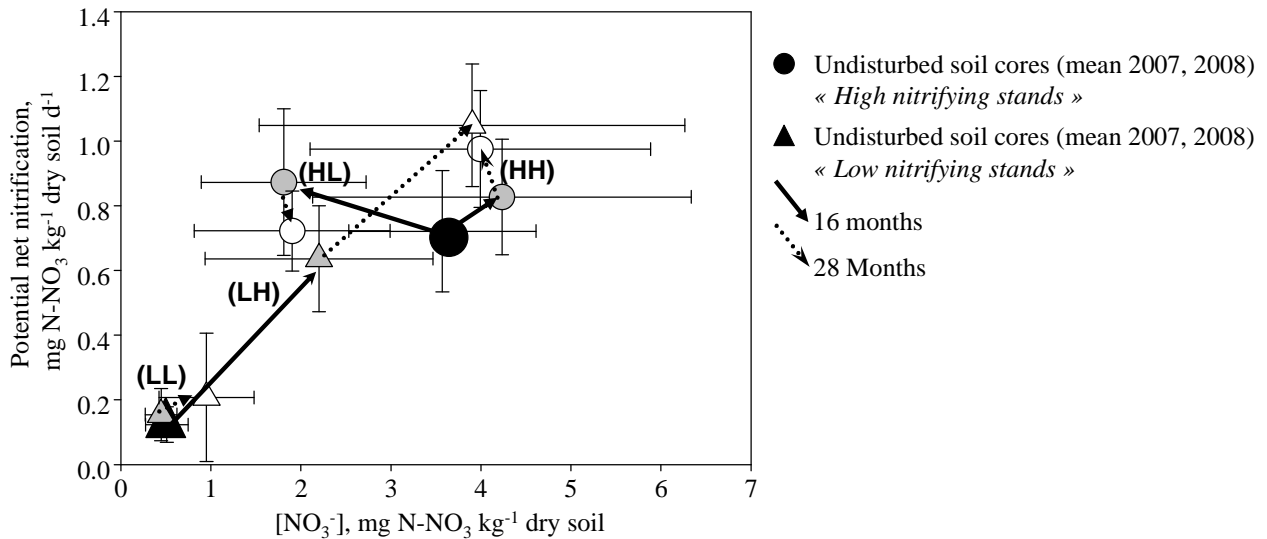


Figure 6.

Relationship between nitrate concentration of soil ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1}$ dry soil) and potential net nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1}$ dry soil d^{-1}) from soil cores exchange experiment. Symbols are means of different groups ($n = 45$ for grey and white symbols and $n = 30$ for black symbols). Error bars are standard deviations. The HH code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; The HL code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”; The LH code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; The LL code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”. Solid line represents the linear regression.

Ces résultats suggèrent que le contrôle de la nitrification par les essences est multifactoriel. Mais comme tout ceci se passe dans le sol, nous soupçonnons que l’activité racinaire devrait jouer un rôle prépondérant. Nous avons donc coupé à blanc un peuplement de TSF et nous avons cultivé d’une manière très dense des jeunes plants de hêtre, pin, douglas, sapin et Epicéa. Nous avons espéré que la plantation très dense des jeunes arbres nous aurait conduite aux mêmes résultats que chez les vieux peuplements pour ce qui concerne la nitrification.

5. Effet de la coupe et des jeunes plantations d’arbres

Nous avons démontré que la coupe à blanc entraîne une augmentation du potentiel de nitrification (Figure 7) et de la teneur en nitrate des sols dès le 2^e mois suivant la coupe et jusqu’au 35 mois. Ceci peut être lié à l’arrêt de l’activité racinaire entraînant la diminution de l’activité mycorhizienne. Les nitrifiants se développent car la concurrence pour l’ammonium

diminue. Quant aux jeunes plantations, on n'a pas pu trouver les mêmes tendances que chez les vieux peuplements concernant la concentration en nitrate dans les sols. Nous pensons que l'effet de la coupe est plus fort par rapport à l'effet de l'arbre surtout que l'enracinement n'est probablement pas concentré sur les premiers 10 cm.

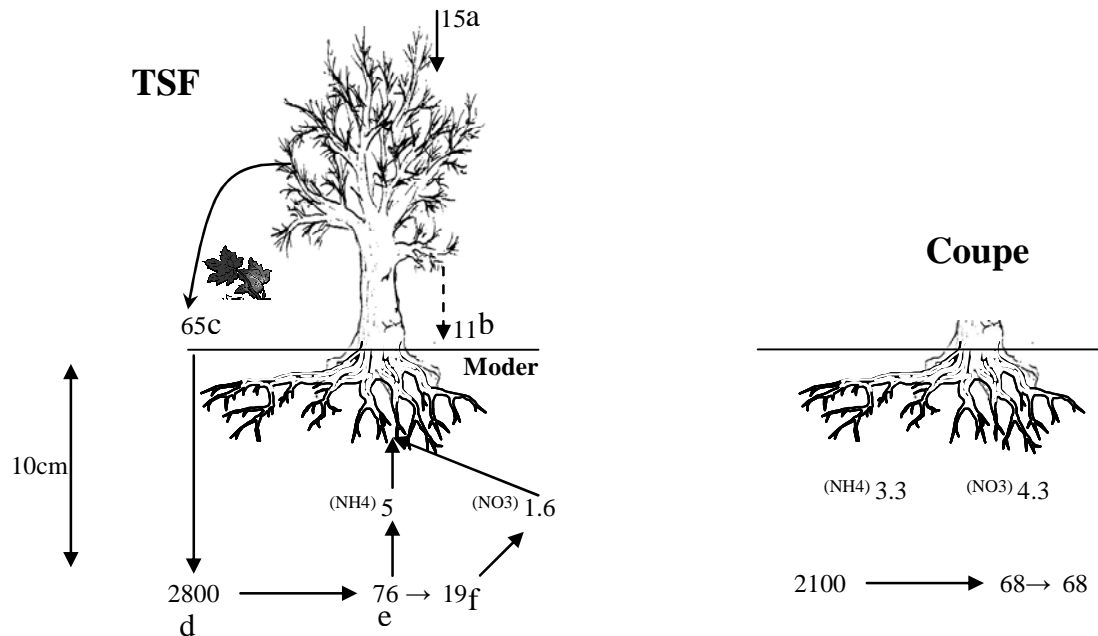


Figure 7. Représentation des différents flux d'azote dans un taillis sous futaie (TSF) de hêtre et de chêne avant et après la coupe à blanc : (a) Pluie ($\text{kg ha}^{-1} \text{an}^{-1}$) ; (b) Pluviollessivats ($\text{kg N ha}^{-1} \text{an}^{-1}$) ; (c) Restitution d'azote par la litière (kg N ha^{-1}) ; (d) Stock d'azote dans le sol (kg N ha^{-1}) ; (e) et (f) Potentiel net de minéralisation et nitrification de l'azote dans 0-10cm ($\text{kg N ha}^{-1} \text{an}^{-1}$). NH_4^+ et NO_3^- sont les concentrations actuelles d'ammonium et de nitrate dans le sol (kg N ha^{-1}). La formule de [Persson et al. \(2000\)](#) a été utilisée pour transformer la minéralisation potentielle nette mesurée au laboratoire en flux annuel par hectare.

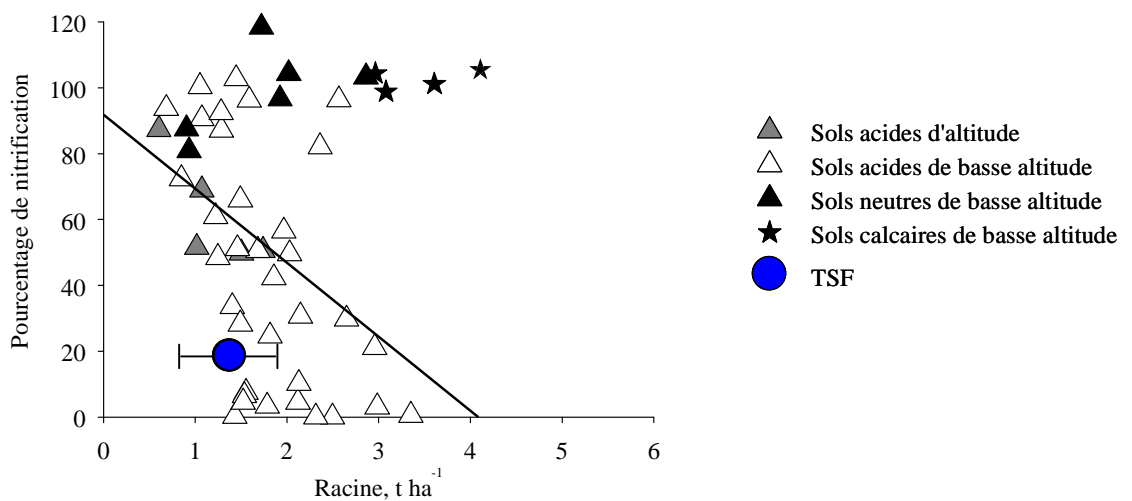


Figure 8. Relation entre quantité de racine (t ha^{-1}) et pourcentage de nitrification. La ligne représente la régression linéaire entre les deux variables excluant les sites calcaires.

6. Effet de la croissance racinaire sur le pourcentage de nitrification des sols

De très grand débat existe dans la littérature sur la relation entre la biomasse, la croissance et le turnover racinaire et la disponibilité en azote des sols (Tableau 1). Une partie de cette discussion est liée à la méthode utilisée pour mesurer la biomasse racinaire et une autre partie provient des dispositifs expérimentaux. Certains auteurs travaillant sur la variation de la croissance racinaire le long d'un gradient naturel de fertilité de sol montrent que la biomasse, la croissance ou le turnover racinaire est faible quand la disponibilité en azote des sols est élevée (Keyes et Grier, 1981; Burton et al., 2000; Fujimaki et al., 2004; Tateno et al., 2004; Tingey et al., 2005; Lee et al., 2007; Noguchi et al., 2007). D'autres auteurs travaillant sur un gradient de minéralisation d'azote provoqué par les différentes espèces d'arbre montrent que la biomasse racinaire est faible quand la disponibilité en azote du sol est élevée (Aber et al., 1985; Nadelhoffer et al., 1985). Certains auteurs sur des expériences de fertilisation montrent que la croissance racinaire peut être élevée ou faible dans un sol où la disponibilité en azote est élevée (Pregitzer et al., 2000a; Espeleta et Donovan, 2002; Persson et Ahlstrom, 2002; Majdi et Öhrvik, 2004). Nous avons montré que le long d'un gradient de fertilité lié à la géochimie dans les hêtraies du Nord Est de la France, la biomasse racinaire est faible quand le pourcentage de nitrification est élevé sauf dans les sols calcaires (Figure 8). Dans ce gradient de fertilité, le TSF présente une biomasse racinaire moyenne avec un pourcentage de nitrification faible. La plantation comparative de Breuil montre que, la biomasse et la croissance racinaire sont manifestement des traits liés à l'espèce. La disponibilité en azote n'influence pas la croissance racinaire, par contre, la croissance racinaire diminue le pourcentage de nitrification (Figure 9).

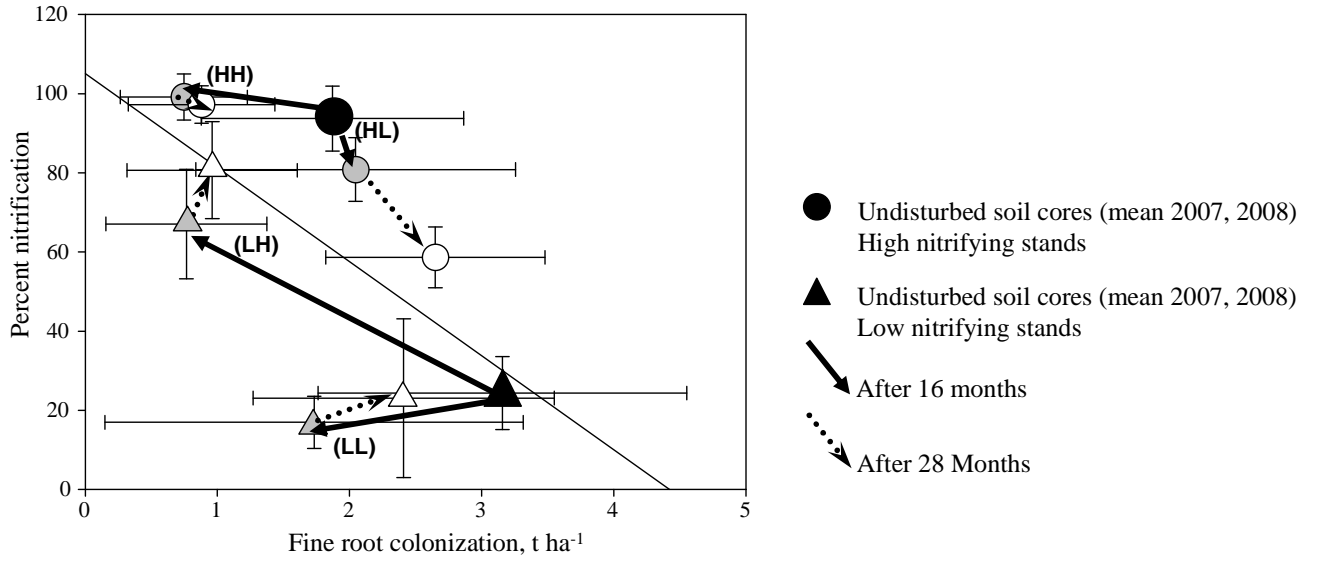


Figure 9. Relationship between root weight ($t\ ha^{-1}$) and percent nitrification from soil cores exchange experiment. Symbols are means of different groups ($n = 45$ for grey and white symbols and $n = 30$ for black symbols). Error bars are standard deviations. The HH code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; The HL code indicates soil cores from “High nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”; The LH code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “High nitrification stands”; The LL code indicates soil cores from “Low nitrification stands” transferred to “Low nitrification stands”. Solid line represents the linear relationship between variables.

Table 1. Soil fertility, N availability and fine root growth and turnover: a review

Experimental set up	Tree species	Methods	Results	Author
Variation in root growth along natural gradient of fertility	<i>Fagus crenata</i> Blume and <i>Quercus crispula</i> (mixed plantation)	Soil coring	- High N availability leads to low fine root biomass and low root production.	Fujimaki et al. (2004) ; Tateno et al. (2004) ; Lee et al. (2007)
	<i>Acer saccharum</i> Marsh	Minirhizotron	- High N availability and high fertility lead to low fine root turnover. - High fertility leads to low fine root biomass, low root growth. - High fertility lead to low root production.	Burton et al. (2000) Noguchi et al. (2007) Keyes and Grier (1981)
	<i>Pseudotsuga menziesii</i>	Minirhizotron	- High fertility lead to low root production, low biomass and low turnover.	Tingey et al. (2005)
		Many methods	No relationship between fine root production and N availability	Hendricks et al. (2006)
Greenhouse experiment	<i>Geum urbanum</i> , <i>Deschampsia flexuosa</i>		- Plant species control nitrification in the rhizosphere	Van Der Krift and Berendse (2001) ; Olsson and Falkengren (2000)
Comparison of tree species			- High N availability leads to low fine root biomass	Aber et al. (1985) ; Nadelhoffer et al. (1985)
Fertilization experiment	<i>Pinus palustris</i> Mill. (general), <i>Quercus marilandica</i> Muenchh. (Mesic), <i>Quercus laevis</i> Walt (Xeric) <i>Picea abies</i>	Seedlings (Laboratory) Minirhizotrons	- Low resource (Xeric vs Mesic) leads to low fine root growth - Fertilisation reduces the fine root growth - High N availability leads to high fine root production, high mortality and high turnover.	Espeleta and Donovan (2002) Majdi and Öhrvik (2004) Pregitzer et al. (2000b)
Fertilization experiment	<i>Picea abies</i> L Karst. with inclusions of <i>Pinus sylvestris</i> L.	Soil coring	- Low N availability lead to increase of the ratio live fine root/ dead fine root and therefore decrease root turnover but increase root growth.	Persson et Ahlström (2002)

En poussant, la racine devient un compétiteur potentiel pour l'ammonium vis-à-vis des organismes nitrifiants soit directement par l'absorption, soit indirectement par l'exsudation des composés carbonés favorisant le développement des microorganismes hétérotrophes immobilisateurs. Des études montraient que dans la rhizosphère, la plante est capable de favoriser ou non la minéralisation de l'azote et la nitrification (Olsson et Falkengren-Grerup, 2000; Singh et al., 2000; Van Der Krift et Berendse, 2001; Colin-Belgrand et al., 2003).

7. Schéma général en terme d'écologie

Le contrôle de la nitrification par l'essence est multifactoriel mais on voit que les racines jouent un rôle essentiel.

Sous le TSF, le sapin et l'Epicéa, le fort rapport C/N de la litière favorise l'accumulation d'un humus de type moder. La biomasse et la croissance racinaire sont élevées et sont accompagnées par une activité fongique importante. Sous le TSF, la nitrification autotrophe brute est nulle (Zeller et al., 2007). Comme la coupe à blanc permet rapidement aux nitrifiants hétérotrophes de se développer, c'est que les populations sont présentes mais que leur activité est inhibée par l'activité des racines. Dans les plantations d'epicéa et de Sapin, on peut faire l'hypothèse d'une inhibition par des composés phénoliques. Lorsque l'on place des sols nitrifiants dans ces peuplements, l'inhibition de l'activité nitrificatrice est lente.

Sous le hêtre, le C/N de la litière est faible et favorise le développement d'un humus de type Mull. La diversité fongique est élevée mais leur activité est plus faible comparée aux peuplements précédents. La croissance racinaire est faible, la nitrification est très développée mais paradoxalement, le drainage des nitrates est très faible. Donc la question qui se pose c'est que le hêtre doit préférer essentiellement les nitrates et absorbe tous les nitrates produit

(ce qui n'est pas le cas d'après les résultats de Siegenfuhr, communication personnelle), soit les exsudats racinaires du hêtre favorisent l'immobilisation des nitrates au moins à court terme. Sous le Pin, le C/N de la litière (aiguille et branches) est élevée mais la présence des herbacées peut le diminuer. L'humus est de type mull, la nitrification est élevée, le drainage des nitrates est faible. Par rapport aux autres essences, le Pin est l'essence qui consommait le plus facilement le nitrate (Siegenfuhr, communication personnelle). L'augmentation du drainage de nitrate peut donc suggérer une saturation en azote du sol sous pin.

Sous le Douglas, l'humus est de type mull et le C/N des restitutions par la litière est faible. La diversité fongique ainsi que la croissance racinaire est faible. C'est une essence qui favorise la nitrification. Le très fort drainage de nitrate, combiné avec une forte concentration en nitrate dans les pluviolessivats suggère qu'il y a une saturation en azote sous la plantation de Douglas.

Le résumé de ce paragraphe est présenté par la figure 10.

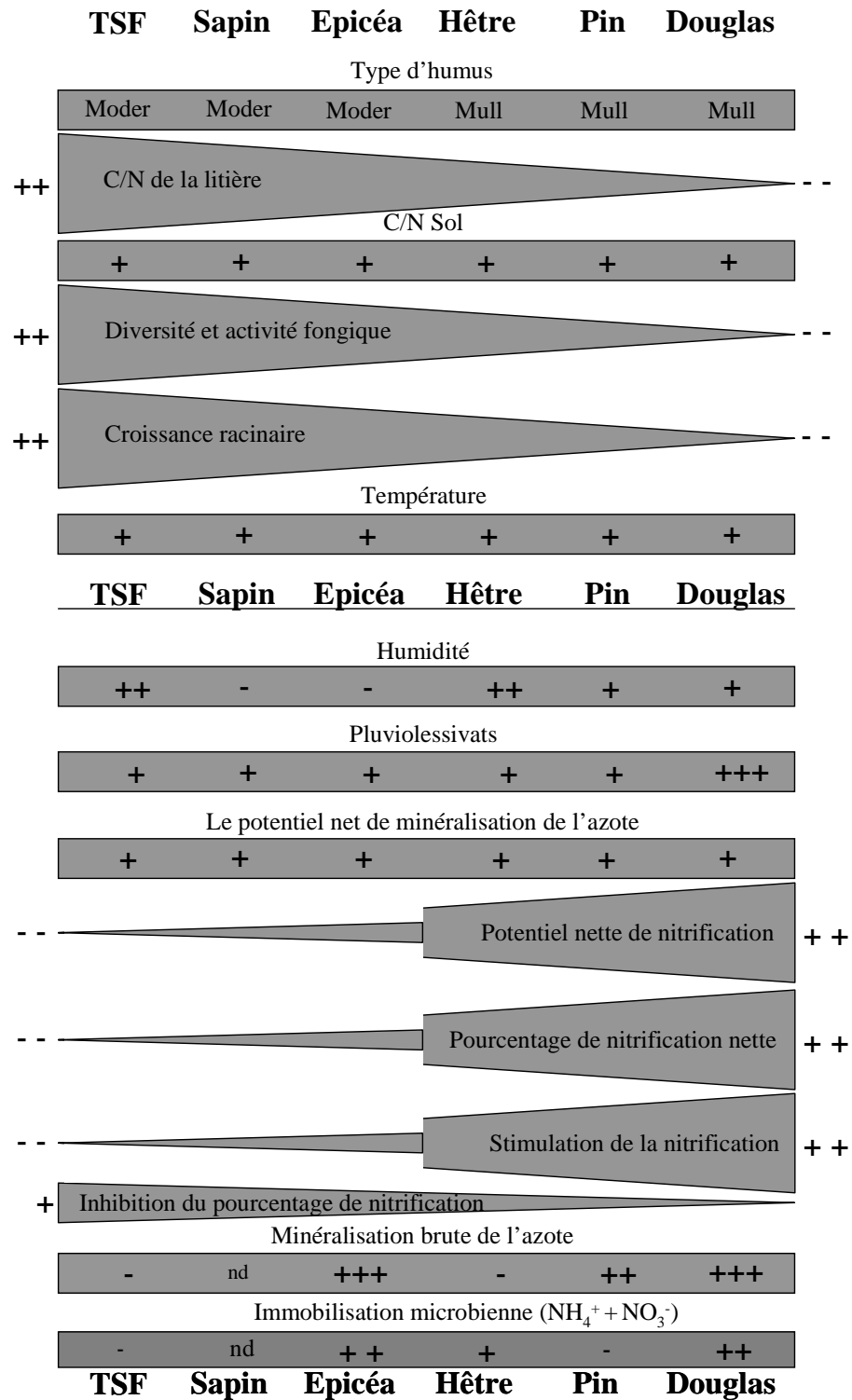


Figure 10.

Bilan du fonctionnement des écosystèmes forestiers à Breuil (Morvan, France). Le symbol - indique les valeurs faible, + indique les valeurs moyennes, ++ pour les valeurs fortes et +++ pour les valeurs très fortes. 'nd' signifie non déterminé.

8. Conclusions et perspectives

On a montré dans cette étude que la minéralisation de l'azote et la nitrification varient beaucoup en fonction du type de sol et du type d'essence. Le potentiel net de minéralisation est élevé dans les sites acides d'altitude caractérisés par une communauté microbienne à dominance fongique. La minéralisation de l'azote diminue ensuite avec l'augmentation du pH et la communauté bactérienne prend le dessus. Contrairement à d'autres auteurs, nous n'avons pas pu obtenir une relation simple entre le potentiel net de minéralisation de l'azote et la teneur en azote du sol, le rapport C/N ou le $\delta^{15}\text{N}$.

L'absence de relation simple n'est pas décourageante. Elle signifie probablement que les facteurs contrôlant la minéralisation nette de l'azote ne sont pas les mêmes d'un bout à l'autre de la gamme de sols étudiés. La poursuite de cette recherche nécessiterait la mesure de flux bruts de façon à quantifier l'immobilisation microbienne. Nous n'avons pas mis en relation nos mesures de minéralisation/nitrification et la croissance forestière. Même si le hêtre est réputé plus sensible au régime hydrique qu'à l'alimentation minérale, il serait intéressant de confronter ces données pour produire un modèle de croissance intégrant la nutrition azotée.

Nous avons mis en évidence que le pourcentage de nitrification est bien prédit par la combinaison du pH avec le rapport C/N du sol ainsi que par la composition floristique de la placette. On a montré que les espèces végétales sont indicatrices de la disponibilité en nitrate des sols. La bonne corrélation que nous avons pu établir entre les indices d'acidité et les indices de disponibilité en azote des sols basées sur la composition de la végétation et le pourcentage de nitrification peut permettre d'établir une carte de la disponibilité en azote nitrique des sols.

Dans un contexte de sol donné, la plante peut orienter la transformation de l'azote de manière à ce qu'elle soit favorable à son développement. D'après nos résultats, le contrôle de la nitrification par les espèces se développant sur un même type de sol est multifactoriel. Sous les essences où la nitrification est élevée, la stimulation de la nitrification se fait assez rapidement alors que sous les essences où la nitrification est faible, l'inhibition de la nitrification est très lente vraisemblablement à cause de la résistance à l'inhibition de la communauté nitrifiante d'origine. Comme le phénomène se passe dans le sol, nous avons montré que la racine joue un rôle prépondérant dans le contrôle de la nitrification. L'augmentation de la nitrification sous le TSF, 2 mois seulement après une coupe à blanc, en témoigne. En étudiant la croissance racinaire, nous avons réussi à montrer qu'elle ralentit la nitrification.

[Ranger et al., 2004](#) ont montré que le drainage des nitrates est énorme sous les plantations de Douglas et de Pin et non pas sous le hêtre alors que la nitrification est la même sous les trois peuplements. D'après les études de [Siegenfuhr \(2009\)](#) (communication personnelle) sur le même site et les mêmes peuplements, ces trois espèces préfèrent plutôt l'ammonium aux nitrates comme source d'azote. On peut donc comprendre que sous le Pin, la production de nitrate excède le besoin de la plante et se perd ensuite par drainage. Sous le Douglas, nous avons démontré que le drainage est faible sous le peuplement fertilisé alors que la nitrification est la même que dans le peuplement non fertilisé (Figure 11). Ceci suggère que le chaulage favorise l'immobilisation microbienne des nitrates sous le douglas et limite ainsi les pertes par drainage. Des études ont montré dans des écosystèmes boréaux que la croissance des arbres ([Andersson et Persson, 1988](#)) décroît après le chaulage suite à une diminution de la minéralisation de l'azote.

Pour le Douglas, il sera donc nécessaire de vérifier à une échelle plus vaste si la forte circulation des nitrates entre la partie aérienne et le sol est un cas généralisable.

Sous le hêtre, on n'a pas encore bien compris ce qui se passe par rapport à l'absorption et l'immobilisation des nitrates. Nous pensons que l'arbre exsude des composés carbonés forts appréciés par les microorganismes qui par la suite vont immobiliser les nitrates produits. Ce qui évite la perte par drainage. Tout ceci pourra se vérifier par des expériences de double marquage ^{13}C et ^{15}N afin de suivre l'évolution du carbone via la partie aérienne et celle de l'azote via la partie sous terrainne.

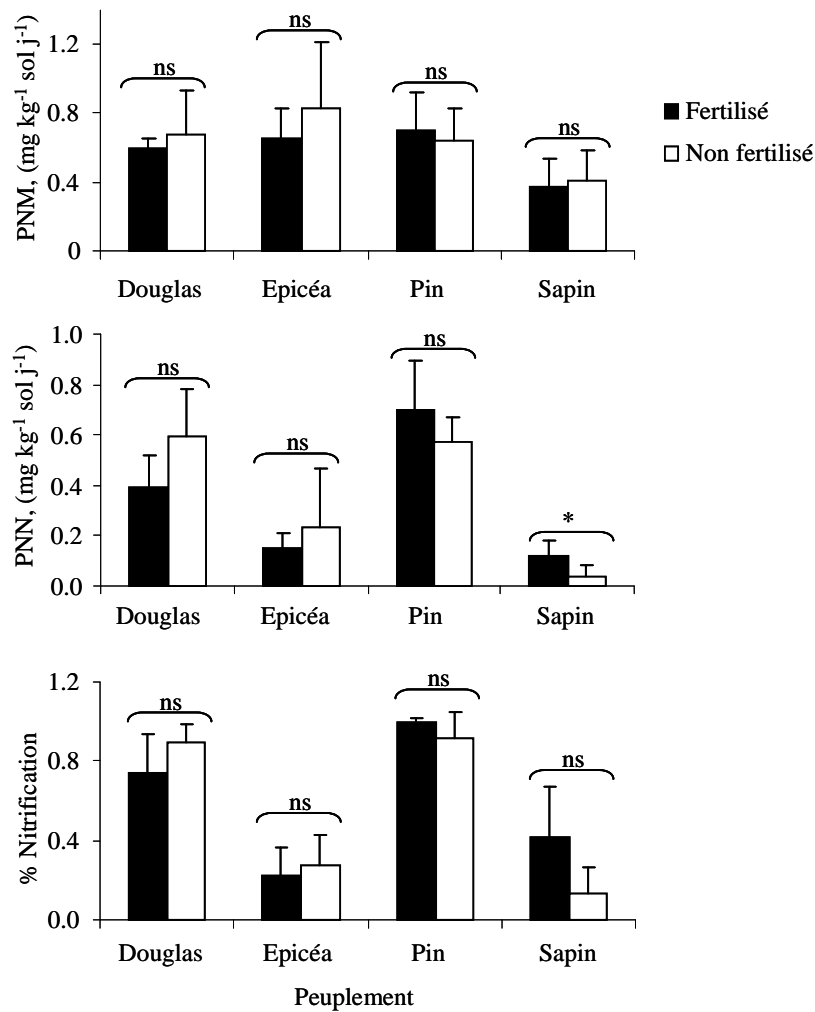


Figure 11. Potentiel net de minéralisation de l'azote ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ sol j}^{-1}$), potentiel net de nitrification ($\text{mg N-NO}_3 \text{ kg}^{-1} \text{ sol j}^{-1}$) et pourcentage de nitrification entre les peuplements fertilisés et non fertilisés dans le site atelier de Breuil (Morvan, France). Les histogrammes sont des moyennes ($n = 5$) et les barres sont les erreurs standards.

Références

- Aber, J.D., Melillo, J.M., Nadelhoffer, K.J., McClaugherty, C.A., Pastor, J., 1985. Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia* 66, 317-321.
- Andersson, F., Persson, T., 1988. Liming as a measure to improve soil and tree condition in areas affected by air pollution. In: National Swedish Environmental Protection Board, Solna, Sweden, p. 131.
- Baldrian, P., 2006. Fungal laccases-occurrence and properties. *FEMS Microbiology Review* 30, 215-242.
- Baldrian, P., 2008. Enzymes of Saprotrophic Basidiomycetes. In: Boddy, L., Frankland, J.C., Van West, P.C. (Eds.), *Ecology of saprotrophic basidiomycetes*. Elsevier, New York, pp. 19-41.
- Booth, M.S., Stark, M.J., Rastetter, E., 2005. Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs* 75, 139-157.
- Bottner, P., Austrui, J., Cortez, J., Billes, G., Couteaux, M.M., 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 Biology & Biochemistry* 30, 597 - 610.
- Brierley, E.D.R., Wood, M., Shw, P.J.A., 2001. Influence of tree species and ground vegetation on nitrification in an acid forest soil. *Plant and Soil* 229, 97 - 104.
- Burton, A.J., Pregitzer, K.S., Hendrick, R.L., 2000. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia* 125, 389-399.
- Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Bienaime, S., Nys, C., Turpault, M.P., 2003. Influence of tree roots on nitrogen mineralization. *Scandinavian Journal of Forest Research* 18, 260-268.
- Espeleta, J.F., Donovan, L.A., 2002. Fine root demography and morphology in response to soil resource availability among xeric and mesic sandhill tree species. *Functional Ecology* 16, 113-121.
- Finzi, A.C., Breemen, N., Van Canham, C.D., 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* 8, 440-446.
- Fujimaki, R., Tateno, R., Hirobe, M., Tokuchi, N., Takeda, H., 2004. Fine root mass in relation to soil N supply in a cool temperate forest. *Ecological Research* 19, 559-562.
- Gooday, G.W., 1994. Physiology and microbial degradation of chitin and chitosan. In: Ratledge, C. (Ed.), *Biochemistry of Microbial Degradation*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp. 279-312.
- Hart, S.C., Nason, G.E., Myrold, D.D., Perry, D.A., 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75, 880-891.
- Hendricks, J.J., Hendrick, R.L., Wilson, C.A., Mitchel, R.J., Pecot, S.D., Guo, D., 2006. Assessing the patterns and controls of fine root dynamics: an empirical test and methodological review. *Journal of Ecology* 94, 40-57.
- Herrmann, A.M., Witter, E., 2008. Predictors of gross N mineralization and immobilization during decomposition of stabilized organic matter in agricultural soil. *European Journal of Soil Science* 59, 653-664.
- Hirobe, M., Koba, K., Tokuchi, N., 2003. Dynamics of the internal soil nitrogen cycles under moder and mull forest types on a slope in a *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *Ecological Research* 18, 53-64.

- Jussy, J.H., 1998. Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement racinaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide. Effet de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols. In: Université Henri Poincaré, Nancy - I, p. 161.
- Keyes, M.R., Grier, C.C., 1981. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research* 11, 599-605.
- Kraus, T.E.C., Dahlgren, R.A., Zasoski, R.J., 2003. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems, a review. *Plant and Soil* 256, 41 - 66.
- Kraus, T.E.C., Zasoski, R.J., Dahlgren, R.A., Horwath, W.T., Preston, C.M., 2004. Carbon and nitrogen dynamics in a forest soil amended with purified tannins from different plant species. *Soil Biology & Biochemistry* 36, 309 - 321.
- Lee, E.H., Tingey, D.T., Beedlow, P.A., Johnson, M.G., Burdick, C.A., 2007. Relating fine root biomass to soil and climate conditions in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management* 242, 195 - 208.
- Majdi, H., Öhrvik, J., 2004. Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Global Change Biology* 10, 182-188.
- Mareschal, L., 2008. Effet des substitutions d'essences forestières sur l'évolution des sols et de leur minéralogie : bilan après 28 ans dans le site expérimental de Breuil (Morvan). In: UHP, Nancy, p. 329.
- McNulty, S.G., Aber, J.D., Boone, R.D., 1991. Spatial changes in forest floor and foliar chemistry of spruce-fir forests across New England. *Biogeochemistry* 14, 13-39.
- Moukouri, J., Munier-Lamy, C., Berthelin, J., Ranger, J., 2006. Effect of tree species substitution on organic matter biodegradability and mineral nutrient availability in a temperate topsoil. *Annals of Forest Science* 63, 763 - 771.
- Nadelhoffer, K.J., Aber, J.D., Melillo, J.M., 1985. Fine roots, net primary production, and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology* 66, 1377-1390.
- Noguchi, K., Konôpka, B., Satomura, T., Kaneko, S., Takahashi, M., 2007. Biomass and production of fine roots in Japanese forests. *Journal of Forest Research* 12, 83-95.
- Olsson, M.O., Falkengren-Grerup, U., 2000. Potential nitrification as an indicator of preferential uptake of ammonium or nitrate by plants in an Oak woodland understorey. *Annals of Botany* 85, 299-305.
- Pasteur, M., 2005. Effet de l'essence forestière sur le cycle de l'azote. In: INRA Nancy, Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers: Rapport du stage de 3ème année de l'IUP-GE [Institut Universitaire Professionnel-Génie de l'environnement] de l'Université de Metz, p. 36.
- Paul, E.A., Clark, F.E., 1996. *Soil microbiology and Biochemistry*. Academic Press.
- Persson, H., Ahlstrom, K., 2002. Fine-root response to nitrogen supply in nitrogen manipulated Norway spruce catchment areas. *Forest Ecology and Management* 168, 29-41.
- Persson, T., Rudebeck, A., Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Priemé, A., Dambrine, E., Karlsson, P.S., Sjöberg, R.M., 2000. Soil nitrogen turnover - Mineralisation, nitrification and denitrification in European forest soils. In: Schulze, E.D. (Ed.), *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 297-331.
- Pregitzer, K.S., King, J.S., Burton, A.J., Brown, S.E., 2000a. Responses of tree fine roots to temperature. *New phytologist* 147, 105 - 115.
- Pregitzer, K.S., Zak, D.R., Maziasz, J., DeForest, J., Curtis, P.S., Lussenhop, J., 2000b. Interactive effects of atmospheric CO₂, and soil N availability on fine roots of *Populus tremuloides*. *Ecological Applications* 10, 18 - 33.

- Ranger, J., Andreux, F., Bienaimé, S., Berthelin, J., Bonnaud, P., Boudot, J.P., Bréchet, C., Buée, M., Calmet, J.P., Chaussod, R., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gerard, F., Jaffrain, J., Lejon, D., Le Tacon, F., Lévêque, J., Maurice, J.P., Merlet, D., Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Nourisson, G., Pollier, B., Ranjard, L., Simonsson, M., Turpault, M.P., Vairelles, D., Zeller, B., 2004. Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier, sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). In. INRA, Nancy, p. 201.
- Scott, N.A., Binkley, D., 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: comparison across North American forest sites. *Oecologia* 111, 151-159.
- Singh, B., Tripathi, K.P., Jain, R.K., Behl, H.M., 2000. Fine root biomass and tree species effects on potential N mineralization in afforested sodic soils. *Plant and Soil* 219, 81-89.
- Smolander, A., Lojonen, J., Suominen, K., Kitunen, V., 2005. Organic matter characteristics and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Betula pendula* and *Picea abies*. *Soil Biology & Biochemistry* 37, 1309 - 1318.
- Suominen, K., Kitunen, V., Kotiaho, T., Ketola, R., Smolander, A., 2001. Concentrations of volatile monoterpenes in forest soil microair under *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, and *Betula pendula*. In: Weber, J., Jamroz, E., Drozd, J., Karczewska, A. (Eds.), *Biochemical processes and cycling of elements in the environment*. Polish society for humic substances, Wroclaw, Poland, pp. 371-372.
- Tateno, R., Hishi, T., Takeda, H., 2004. Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. *Forest Ecology and Management* 193, 297-306.
- Tingey, D.T., Phillips, D.L., Johnson, M.G., Rygielwicz, P.T., Beedlow, P.A., Hogsett, W.E., 2005. Estimates of Douglas fir fine root production and mortality from minirhizotrons. *Forest Ecology and Management* 204, 359 - 370.
- Trum, F., 2004. Impact de l'essence sur la composition chimique des litières et de leurs percolats en conditions contrôlées. In. Université Catholique de Louvain, Faculté d'ingénierie biologique, agronomique et environnementale, p. 143.
- Van Der Krift, T.A., Berendse, F., 2001. The effect of plant species on soil nitrogen mineralization. *Journal of Ecology* 89, 555-561.
- Wang, W.J., Smith, C.J., Chalk, P.M., Chen, D.L., 2001. Evaluating chemical and physical indices of nitrogen mineralization capacity with an unequivocal reference. *Soil Science Society of America Journal* 65, 368-376.
- Ward, B.B., Courtney, K.J., Langenheim, J.H., 1997. Inhibition of *Nitrosomonas europaea* by monoterpenes from coastal redwood (*Sequoia sempervirens*) in whole-cell studies. *Journal of Chemical Ecology* 23, 2583-2598.
- WRB, I.W.G., 2006. World reference base for soil resources 2006. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome.
- Zeller, B., Recous, S., Kunze, M., Moukoui, J., Colin-Belgrand, M., Bienaime, S., Ranger, J., Dambrine, E., 2007. Influence of tree species on gross and net N transformations in forest soils. *Annals of Forest Science* 64, 151-158.

Annexes

Annexe I. Protocole de mesure de l'azote minéral du sol**1. Commencer par mesurer l'humidité du sol**

- Peser à vide un pilulier en verre de 100 ml de capacité (P_v).
- Peser 40 g de sol humide dans le pilulier précédent (P_h).
- Mettre à l'étuve 105°C jusqu'à poids constant (~ 48h après que l'étuve ait atteint 105°C) et peser (P_s).

L'humidité se calcul par la formule suivante :

$$H(\%) = (P_h - P_s) * 100 / (P_s - P_v)$$

2. Mesure de l'azote minéral (NO_3^- et NH_4^+) pour de grosse série d'échantillon (120 j⁻¹)

- Peser 20 g de sol humide dans des piluliers en plastique de 250 ml de capacité.
- Préparer une solution de KCl 1M.
- Ajouter 100ml de KCl 1M dans le pilulier précédemment préparer.
- Agiter pendant 1h.
- Laisser décanter pendant 1h afin de séparer le surnageant du culot.
- Filtrer le surnageant avec un papier filtre sans cendre de 45µm
- Récupérer 50ml d'extrait et doser la concentration en NO_3^- et NH_4^+ par colorimétrie à flux continu (TRAACS Bran and Luebbe).

Annexe II. Protocole de mesure de la biomasse microbienne utilisé dans cette étude (Brookes et al., 1985; Vance et al., 1987)

- Peser 20g de sol humide et mettre dans un pilulier en verre.
- Disposer les piluliers contenant les sols dans un dessiccateur à robinet pour faire le vide.
- Poser un pilulier en verre contenant du chloroforme ($CHCl_3$) au fond du dessiccateur.
- Fermer le dessiccateur et faire le vide à l'aide d'une pompe jusqu'à ce que le chloroforme se mette à bouillir.
- Laisser incuber à l'obscurité pendant 24h.
- Extraire l'ammonium et le nitrate des sols fumigés au K_2SO_4 0.05M.
- Extraire l'ammonium et le nitrate sur 20g de sol non fumigé.
- Doser la teneur en C et N total des extraits fumigés et non fumigés (Shimadzu TOC-V_{CSN} Carbon Analyzer).
- Le carbone et azote microbien se calcul comme suit :

$$C_{mic} = C_{fumigé} - C_{nonfumigé}$$

$$N_{mic} = N_{fumigé} - N_{nonfumigé}$$

- Ramener les valeurs au poids du sol sec en sachant l'humidité du sol.

Annexe III.

Caractéristiques des 50 parcelles choisies dans le réseau de hexaèdes du Nord Est de la France (D'après le Tacon et Timbal, 1972; Thimmonier, 1994 et cette étude)

N° Plac	Lieu	Longitude	Latitude	*Type de sol (CPCS)	Type d'humus	Groupe de sol	Altitude (m)	T° (°C)	Pluie (mm)	pH ⁽¹⁾	⁽¹⁾ C organique (%)	⁽¹⁾ N totale (%)	⁽¹⁾ C/N Sol
4	Corgebin	5° 06' 55"	48° 03' 18"	Sol brun calcique	Mull eutrophe	4	355	9.3	914	5.2	4.6	0.30	15.3
5		5° 06' 47"	48° 03' 18"	Sol brun lessivé	Mull eutrophe	5	355	9.3	914	5.1	3.8	0.23	16.6
6		5° 06' 58"	48° 03' 10"	Sol lessivé légèrement marmorisé	Mull eutrophe	5	355	9.3	914	5.2	3.7	0.24	15.5
36	Auberive Est	.	.	Sol brun colluvial	Mull eutrophe	8	440	8.7	958	6.0	7.4	0.49	15.0
37		5° 10' 08"	47° 47' 20"	Rendzine colluviale	Mull calcique	10	450	8.7	958	7.2	9.2	0.68	13.4
38		.	.	Rendzine brunifiée	Mull calcique	9	460	8.7	958	7.1	8.7	0.59	14.7
39	Auberive Ouest	.	.	Sol brun lessivé	Mull eutrophe	5	470	8.9	917	5.0	3.3	0.18	18.1
45	Lamarche	6° 33' 02"	48° 23' 37"	Sol lessivé à pseudogley	Mull moder	5	485	8.8	941	4.4	3.6	0.19	18.8
47		5° 45' 36"	48° 03' 13"	Sol brun acide à cryptopodzolique marmorisé	Moder	2	460	8.8	941	4.0	4.6	0.20	22.6
48		5° 45' 38"	48° 03' 18"	Pélosol vertique	Mull eutrophe	6	460	8.8	941	5.5	3.8	0.24	16.2
49		5° 45' 28"	48° 03' 19"	Sol brun (eutrophe) marmorisé	Mull eutrophe	4	460	8.8	941	5.4	2.7	0.15	17.9
52	Morimont	.	.	Sol brun acide à tendance cryptopodzolique	Moder	2	430	8.9	914	4.0	4.0	0.24	16.6
53		5° 42' 36"	48° 03' 14"	Sol brun acide à tendance cryptopodzolique	Moder	2	425	8.9	914	4.0	4.7	0.28	16.9
54		.	.	Sol brun lessivé ou sol lessivé	Mull eutrophe	5	425	8.9	914	4.6	3.7	0.28	13.4
55		.	.	Sol brun lessivé ou lessivé	Mull eutrophe	5	410	8.9	914	4.7	3.5	0.23	15.6
56	Souilly	.	.	Sol lessivé complexe	Mull eutrophe	5	320	9.1	1077	5.2	3.7	0.26	14.4
57		.	.	Très hétérogène (lessivé à rendzine brunifiée)	n d	7	320	9.1	1077	5.9	4.8	0.34	14.1
58		.	.	Très hétérogène (lessivé à rendzine brunifiée)	n d	7	320	9.1	1077	6.0	6.0	0.39	15.1
59		.	.	Rendzine brunifiée humifère	Mull calcique	9	310	9.1	1077	7.0	8.4	0.54	15.6
62	St Hélène	6° 39' 10"	48° 18' 33"	Sol lessivé ou brun lessivé	Mull moder	5	320	9.2	953	4.2	5.1	0.23	21.9
66	Epinal	.	.	Sol brun acide	Mull acide	3	415	9.0	1195	4.3	3.8	0.21	17.9
67		6° 32' 43"	48° 09' 34"	Sol brun marmorisé	Mull acide	4	420	9.0	1195	4.2	6.8	0.36	19.0
68		.	.	Sol brun acide	Mull acide	3	435	9.0	1195	4.3	3.1	0.17	18.0
69		.	.	Sol brun acide	Mull moder	3	425	9.0	1195	4.2	2.9	0.16	18.7
70	Buissière	.	.	Sol brun lessivé	Mull acide	5	375	9.3	865	4.6	3.4	0.18	19.5
71		5° 31' 34"	47° 45' 51"	Sol lessivé marmorisé ou à pseudogley	Mull acide	5	375	9.3	865	4.3	3.9	0.22	17.9
72		5° 32' 32"	47° 45' 58"	Sol brun acide	Mull moder	3	375	9.3	865	4.5	3.3	0.18	17.9
73		5° 32' 15"	47° 45' 58"	Sol brun acide à mésotrophe	Mull eutrophe	3	365	9.3	865	4.8	2.8	0.19	15.0
80	Darney	6° 09' 09"	48° 03' 50"	Sol brun acide	Mull acide	3	430	8.8	1078	4.6	3.2	0.19	17.2
81		6° 09' 24"	48° 03' 58"	Sol brun sur ancien Bt ou sol brun lessivé	Mull acide	4	440	8.8	1078	4.3	3.1	0.18	17.1
82		6° 09' 19"	48° 04' 07"	Sol brun	Mull acide	4	405	8.8	1078	4.4	5.3	0.31	17.1
88		6° 07' 41"	48° 02' 33"	Sol brun acide	Mull acide	3	430	8.5	1154	4.0	5.8	0.31	18.4
89		6° 07' 40"	48° 02' 29"	Sol brun acide	Mull moder	3	435	8.5	1154	3.8	8.3	0.44	18.8
90		6° 05' 20"	48° 01' 41"	Sol brun marmorisé	Mull eutrophe	4	400	8.7	1087	4.5	3.0	0.19	15.9
92		6° 05' 31"	48° 01' 34"	Sol brun	Mull eutrophe	4	390	8.7	1087	4.4	2.9	0.20	14.4
93		6° 05' 24"	48° 02' 00"	Sol brun acide à mésotrophe	Mull eutrophe	3	400	8.7	1087	4.3	3.0	0.20	15.6
99	Hospice de Nancy	.	.	Sol brun ocreux	Moder à caractère pseudoalpin	1	1135	6.3	1674	3.7	8.2	0.53	15.6
100		.	.	Sol brun humifère d'altitude	Mull d'altitude	1	1125	6.3	1674	3.7	7.6	0.46	16.5
101	Gerardmer	.	.	Sol ocre podzolique humifère d'altitude	Moder à caractère pseudoalpin	1	1210	6.7	1992	3.6	11.2	0.66	17.0
102		.	.	Sol ocre podzolique humifère d'altitude	Moder à caractère pseudoalpin	1	1220	6.7	1992	3.8	8.7	0.51	16.9
103		.	.	Sol brun acide à mull d'altitude	Mull d'altitude	1	960	6.7	1992	4.0	9.2	0.60	15.3
104	Herpeltmont	.	.	Sol brun ocreux humifère	Moder	2	590	8.6	1355	3.8	10.4	0.53	19.7
106	Evau	.	.	Rendzine brunifiée	Mull calcique	8	310	9.1	1028	6.8	8.4	0.59	14.2
107		.	.	Rendzine brunifiée	Mull calcique	8	300	9.1	1028	6.6	7.2	0.47	15.3
112	Château Salins	6° 29' 34"	48° 51' 13"	Sol brun lessivé ou lessivé marmorisé	Mull eutrophe	5	355	9.1	801	4.7	3.1	0.22	13.8
113		6° 29' 29"	48° 51' 11"	Sol lessivé marmorisé	Mull eutrophe	5	355	9.1	801	5.2	4.1	0.30	13.7
116	Montbron	7° 17' 22"	48° 58' 37"	Sol brun acide	Mull acide	3	300	8.9	902	4.2	2.6	0.17	15.8
119	Ban d'Harol	6° 12' 53"	48° 05' 24"	Sol brun acide	Mull acide	3	430	8.7	1113	4.2	3.9	0.21	18.3
124	Chatillon	4° 43' 53"	47° 45' 56"	Rendzine	Mull calcique	10	410	9.3	895	7.2	12.2	0.76	16.1
126	Tendon	.	.	Sol ocre podzolique	Moder	2	570	8.5	1463	3.9	11.8	0.52	22.7

* Classification Française 1995 (Arrouays et al., 1995).

(1) Pour l'horizon 0-5 cm

Annexe III. (Suite)

N° Plac	⁽¹⁾ C-CaCO ₃ (%)	⁽¹⁾ C mic (mg C g ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ N mic (mg N g ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ C/N mic	⁽¹⁾ C MOP >2000mm (%)	⁽¹⁾ C/N MOP >2000mm	⁽¹⁾ C MOP >200mm (%)	⁽¹⁾ C/N MOP >200mm	⁽¹⁾ PCM (mg C kg ⁻¹ sol j ⁻¹)	⁽¹⁾ Racine (t ha ⁻¹)	⁽¹⁾ δ ¹⁵ N sol (‰)	⁽²⁾ δ ¹⁵ N feuilles (‰)
4	0	0.39	0.067	5.92	1.26	28.02	1.81	25.36	27.11	2.36	-2.0	-3.9
5	0	0.34	0.048	7.17	1.34	42.33	3.77	33.23	24.53	1.45	-2.4	-3.4
6	0	0.34	0.052	6.58	0.97	34.12	3.11	30.54	20.02	2.57	-3.7	-3.7
36	0	0.59	0.095	6.61	1.00	33.57	10.16	30.37	31.01	2.86	0.1	-3.4
37	2.81	0.63	0.123	5.08	5.62	26.98	15.89	27.51	44.75	3.61	0.2	-3.7
38	1.39	0.68	0.148	4.57	0.78	39.43	.	.	53.40	4.11	-0.3	-4.4
39	0	0.21	0.037	5.85	0.18	41.61	4.25	32.10	13.82	1.05	-5.2	-3.9
45	0	0.40	0.046	8.53	0.30	30.79	0.55	31.78	12.00	2.96	-3.4	-5.9
47	0	0.41	0.051	7.88	0.92	34.19	4.50	27.87	27.11	1.43	-5.0	-6.0
48	0	0.35	0.050	7.34	0.63	35.32	3.81	28.79	28.30	0.90	-4.1	-5.2
49	0	0.22	0.047	4.90	0.53	33.68	4.92	27.22	20.76	1.96	-4.6	-4.5
52	0	0.37	0.055	6.86	0.82	32.40	2.73	27.62	17.56	1.78	-1.6	-6.0
53	0	0.41	0.061	6.74	0.86	29.81	9.71	26.95	24.47	1.40	-4.7	-5.3
54	0	0.44	0.061	7.17	0.97	29.47	1.79	27.05	18.18	0.85	-2.8	-4.2
55	0	0.43	0.047	9.28	0.72	29.54	2.24	27.38	19.58	1.49	-4.1	-5.2
56	0	0.45	0.044	10.36	0.43	28.18	5.04	26.70	18.76	1.28	-4.2	-4.3
57	0	0.59	0.069	8.76	0.67	31.11	2.17	26.22	13.62	0.93	-3.4	-3.6
58	0	0.70	0.075	9.44	1.98	38.98	9.41	26.92	18.65	1.93	-2.3	-4.3
59	0.30	0.91	0.123	7.37	5.81	24.15	13.70	24.94	49.05	2.97	-2.4	-5.6
62	0	0.36	0.040	9.36	9.07	54.32	15.03	44.41	13.26	1.54	-1.7	-5.2
66	0	0.32	0.038	8.42	1.01	34.26	7.80	23.66	12.44	2.12	-2.5	-3.3
67	0	0.43	0.045	9.39	4.54	33.42	9.28	26.36	15.67	2.65	-2.5	-2.9
68	0	0.28	0.034	8.20	0.86	30.71	6.61	26.36	7.02	1.28	-4.0	-3.8
69	0	0.29	0.033	9.04	0.85	29.39	7.18	28.25	9.49	2.15	-4.4	-4.7
70	0	0.29	0.030	9.88	0.52	34.07	6.22	29.62	20.33	1.82	-4.9	-6.0
71	0	0.42	0.037	11.09	0.14	29.89	6.19	32.50	24.75	1.52	-2.6	-5.1
72	0	0.33	0.031	10.88	0.98	33.68	2.74	29.89	14.67	1.86	-5.8	-5.5
73	0	0.36	0.036	9.99	0.49	32.97	3.73	25.80	12.27	1.07	-3.5	-4.3
80	0	0.27	0.035	7.66	1.54	39.83	4.31	32.33	11.13	1.69	-3.5	-3.7
81	0	0.32	0.030	10.72	0.62	29.33	1.21	27.24	7.60	1.22	-3.3	-4.2
82	0	0.38	0.044	8.48	0.27	26.32	15.74	19.28	16.76	1.55	-2.8	-4.2
88	0	0.45	0.048	9.26	3.05	29.76	26.13	19.07	22.01	2.50	-2.4	-4.8
89	0	0.52	0.059	8.89	2.38	35.61	24.39	21.56	24.92	2.32	-4.6	-5.4
90	0	0.34	0.041	8.27	0.69	36.93	4.32	21.56	13.33	2.03	-2.5	-4.8
92	0	0.34	0.044	7.62	10.45	1.46	-0.2	-4.3
93	0	0.31	0.028	11.03	0.54	36.46	4.22	27.95	10.40	1.49	-3.3	-4.1
99	0	0.85	0.071	11.95	0.39	15.26	9.52	20.57	17.49	1.02	-0.5	-3.9
100	0	0.70	0.070	9.95	0.58	16.90	10.50	20.87	15.53	1.50	-0.5	-4.2
101	0	0.89	0.087	10.22	1.20	19.76	13.36	22.75	16.28	1.74	-1.3	-3.9
102	0	0.61	0.060	10.20	0.97	24.45	11.48	22.84	12.82	1.07	0.0	-3.6
103	0	0.68	0.054	12.58	1.98	31.33	18.90	25.31	17.49	0.60	-2.3	-4.8
104	0	1.09	0.092	11.89	1.54	26.55	22.05	23.24	22.52	2.98	-1.7	-4.4
106	0	0.78	0.136	5.73	1.33	32.78	7.36	26.08	34.80	2.02	-1.5	-3.8
107	0	0.68	0.108	6.38	2.69	30.21	9.06	26.44	40.76	1.72	-1.4	-4.2
112	0	0.26	0.026	10.35	0.74	25.55	4.40	23.07	12.81	1.59	-2.3	-4.3
113	0	0.38	0.032	12.90	2.47	26.32	7.46	24.91	15.15	0.68	-3.2	-4.3
116	0	0.17	0.027	6.03	0.92	23.86	3.63	24.99	18.76	1.25	-3.5	-4.9
119	0	0.25	0.033	7.69	1.07	26.29	5.52	26.61	13.34	2.13	-4.7	-6.0
124	1.26	0.99	0.158	6.26	2.53	31.40	14.80	26.33	50.19	3.08	-1.3	-5.6
126	0	0.76	0.090	8.46	3.41	36.69	25.04	28.43	23.91	3.35	-2.6	-6.2

(1) Pour l'horizon 0-5 cm

(2) Duquesnay et al., 2000

Annexe III. (Suite)

N° Plac	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] t0 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] t1 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] t2 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] t3 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] + ⁽³⁾ [NH ₄ ⁺] t0 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] + ⁽³⁾ [NH ₄ ⁺] t1 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] + ⁽³⁾ [NH ₄ ⁺] t2 (mg N kg ⁻¹ sol)	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] + ⁽³⁾ [NH ₄ ⁺] t3 (mg N kg ⁻¹ sol)
4	3.03	9.92	14.96	21.70	13.51	19.84	29.12	19.84
5	6.38	18.17	26.94	38.35	20.35	27.48	36.21	36.21
6	5.92	16.89	24.46	31.83	19.72	26.05	36.42	36.42
36	27.76	39.41	45.85	52.67	34.66	44.69	53.34	53.34
37	35.74	49.32	58.10	72.07	37.61	50.72	58.60	58.60
38	24.32	35.65	43.34	52.97	27.70	37.16	45.83	45.83
39	8.27	25.13	40.65	57.58	22.18	34.66	51.21	51.21
45	0.69	2.85	6.27	12.31	16.07	33.97	51.61	51.61
47	0.00	0.15	0.00	0.13	11.93	30.95	48.73	48.73
48	10.39	16.79	24.32	33.74	14.80	23.92	31.06	31.06
49	8.23	13.72	17.57	25.51	12.92	22.25	30.63	30.63
52	0.00	0.46	0.00	0.95	11.42	20.43	32.88	32.88
53	2.87	8.49	18.43	29.61	21.02	42.06	72.49	72.49
54	8.76	20.80	36.22	49.32	16.38	28.99	49.67	49.67
55	8.06	23.33	41.52	45.65	19.68	38.80	64.74	64.74
56	13.43	34.06	49.23	63.19	26.20	40.82	60.86	60.86
57	30.91	44.46	50.79	58.72	34.18	44.46	51.91	51.91
58	37.64	49.05	55.55	63.28	40.71	49.05	56.63	56.63
59	34.23	62.33	67.27	78.90	40.03	63.77	71.53	71.53
62	0.00	0.44	1.23	2.43	14.97	29.35	45.82	45.82
66	0.00	0.39	0.88	1.63	15.94	27.83	42.95	42.95
67	1.75	7.07	14.79	25.53	19.70	38.56	60.25	60.25
68	6.58	20.84	35.43	54.68	24.17	42.20	60.76	60.76
69	1.66	5.20	8.94	14.79	17.81	34.88	52.03	52.03
70	0.99	3.92	8.28	15.38	18.86	37.31	59.59	59.59
71	0.16	0.27	0.96	1.69	12.73	24.82	38.82	38.82
72	2.06	7.70	17.14	32.90	19.35	46.26	69.65	69.65
73	21.62	46.93	70.28	89.93	25.82	52.64	79.36	79.36
80	2.44	8.97	17.73	26.33	20.15	29.97	49.50	49.50
81	6.24	15.93	25.79	35.64	22.08	39.18	56.89	56.89
82	0.29	0.74	1.51	3.36	25.86	46.23	64.71	64.71
88	0.00	0.06	0.00	0.01	11.68	25.56	41.42	41.42
89	0.00	0.00	0.00	0.01	6.51	17.84	31.29	31.29
90	2.14	6.74	10.81	15.73	16.34	29.20	32.35	32.35
92	2.51	7.40	12.24	16.61	15.28	28.39	32.63	32.63
93	1.18	3.55	7.18	12.04	23.48	39.61	43.64	43.64
99	19.13	58.78	74.11	84.27	21.55	72.71	111.01	111.01
100	16.36	51.69	63.64	77.33	19.82	70.22	102.58	102.58
101	15.62	54.85	70.17	83.05	18.95	70.68	112.63	112.63
102	13.42	51.83	70.65	84.36	13.69	56.52	83.96	83.96
103	26.58	76.88	127.38	166.42	28.00	82.58	135.29	135.29
104	0.00	0.52	0.90	2.08	4.27	23.69	37.22	37.22
106	35.50	49.35	51.94	63.93	36.49	51.18	51.94	51.94
107	21.11	36.02	39.12	47.26	24.73	37.82	39.12	39.12
112	13.54	36.24	54.42	75.92	21.48	48.71	64.78	64.78
113	25.46	52.55	75.51	100.10	30.74	62.67	83.15	83.15
116	10.52	27.72	40.53	50.60	25.79	55.68	80.15	80.15
119	0.00	1.75	2.97	3.75	14.61	31.94	38.79	38.79
124	63.85	73.69	87.54	105.79	65.52	76.38	90.25	90.25
126	0.00	0.42	0.00	0.28	1.16	15.18	30.44	30.44

(1) Pour l'horizon 0-5 cm

(3) Extrait au K₂SO₄ 0.05M

L'intervalle entre t0, t1, t2 et t3 est de 14 j

Annexe III. (Suite)

N° Plac	⁽¹⁾ [NO ₃ ⁻] + ⁽³⁾ [NH ₄ ⁺] t3 (mg N kg ⁻¹ sol)	Poids humus (kg m ⁻²)	pH humus	C humus (%)	N humus (%)	C/N humus	δ ¹⁵ N humus (‰)	PCM humus (mg C kg ⁻¹ m.o.j ⁻¹)	N foliaire (%)	R Ellenberg	N Ellenberg	C/N Ecoplant
4	38.66	0.66	6.5	25.9	0.80	32.6	-3.3	427.4	1.9	6.4	5.0	10.3
5	51.27	0.74	6.4	24.3	0.72	33.6	-3.5	493.7	1.9	6.2	5.5	8.9
6	46.57	0.52	6.4	27.4	0.79	34.8	-3.0	411.3	1.8	6.1	5.5	8.3
36	58.53	0.72	6.2	31.2	1.00	31.3	-2.5	342.8	2.1	6.6	5.2	9.8
37	73.58	2.38	7.0	30.2	1.10	27.7	-2.4	362.2	2.3	7.1	5.5	10.4
38	55.01	0.74	6.8	30.9	0.98	31.7	-3.2	253.3	2.1	7.1	5.2	10.7
39	69.72	1.86	6.0	20.6	0.74	28.2	-3.0	132.5	2.0	5.9	5.4	10.3
45	67.53	1.94	4.8	32.1	1.50	21.4	-3.9	539.0	2.1	4.2	5.2	15.7
47	64.43	2.71	4.9	29.9	1.26	23.8	-4.6	366.9	2.2	3.9	5.0	16.1
48	42.99	0.78	6.1	27.2	0.82	33.5	-4.5	271.3	1.7	6.2	5.6	9.4
49	44.18	0.91	6.1	23.5	0.69	34.3	-4.3	242.7	2.0	5.9	5.7	8.7
52	42.67	3.89	4.2	35.6	1.63	21.9	-4.0	265.1	2.3	3.7	4.0	18.5
53	100.34	1.07	5.2	33.2	1.37	24.2	-4.7	375.5	2.0	3.5	4.5	16.4
54	69.44	0.57	5.7	31.1	0.90	34.5	-3.8	299.7	2.0	5.9	5.7	8.7
55	89.81	0.88	5.3	29.4	0.89	33.0	-4.8	351.4	2.0	5.1	4.8	11.8
56	79.77	1.35	5.6	15.8	0.57	27.7	-3.2	113.2	2.1	6.6	6.1	8.5
57	70.13	1.93	6.3	19.5	0.80	24.4	-2.4	142.5	2.0	6.6	6.0	8.7
58	67.38	1.76	6.2	19.2	0.62	32.2	-2.7	117.2	2.1	6.6	5.9	7.6
59	82.40	2.32	6.5	29.3	1.21	24.2	-3.6	227.2	2.0	6.7	5.4	10.6
62	58.01	1.83	5.2	35.1	1.62	21.7	-4.2	576.6	2.4	2.9	3.5	22.9
66	52.45	2.46	4.7	16.6	0.73	22.8	-2.9	184.8	2.2	3.3	3.7	20.5
67	79.18	2.20	4.3	16.7	0.68	24.9	-2.4	140.8	2.2	3.5	4.2	16.9
68	78.97	2.68	4.4	12.1	0.53	22.9	-3.2	132.8	2.1	3.1	4.6	20.9
69	62.47	2.37	4.9	13.2	0.54	24.4	-4.3	147.6	2.3	3.0	3.7	24.1
70	76.97	1.50	5.6	23.0	0.83	28.3	-4.8	312.4	2.1	3.8	4.4	16.7
71	51.28	2.29	5.0	22.7	0.94	24.2	-4.3	308.4	2.1	4.4	4.9	15.4
72	92.27	1.61	5.3	25.6	1.10	23.4	-4.8	267.5	2.2	4.8	4.8	14.9
73	101.51	0.66	5.7	23.2	0.75	30.9	-4.2	230.4	2.1	6.0	5.9	9.9
80	65.91	2.69	4.9	10.9	0.35	31.5	-1.8	55.6	2.2	3.5	4.3	15.9
81	69.31	3.50	4.7	13.1	0.56	23.4	-3.0	76.9	2.4	2.9	3.7	19.9
82	65.40	3.20	4.9	22.4	0.89	25.4	-3.5	319.0	2.3	3.0	4.0	19.0
88	51.35	2.15	4.6	28.7	1.14	25.5	-3.9	382.8	2.2	3.0	3.8	20.8
89	44.63	2.52	4.3	40.9	1.63	25.4	-4.0	577.1	2.0	3.3	4.2	22.5
90	43.48	3.72	5.2	10.6	0.38	28.2	-2.3	141.7	2.3	3.7	5.3	14.9
92	43.91	2.98	4.7	11.1	0.45	24.4	-1.4	71.0	2.4	7.0		13.9
93	61.19	2.95	4.5	13.6	0.53	25.5	-3.3	236.5	2.7	3.5	4.5	17.6
99	148.10	1.37	4.2	33.1	1.51	21.9	-3.2	275.5	2.6	4.8	5.7	12.6
100	143.59	2.73	4.0	33.3	1.60	20.7	-3.3	167.9	2.6	4.5	5.3	15.2
101	159.36	2.45	4.1	32.5	1.56	21.0	-3.1	130.5	2.9	4.5	5.5	15.5
102	116.95	2.10	4.0	31.9	1.55	20.5	-2.2	154.6	2.9	4.3	5.3	15.6
103	190.00	1.89	4.1	29.0	1.24	23.4	-3.5	187.6	2.0	4.9	6.0	13.9
104	62.06	2.89	4.5	40.7	1.73	23.5	-3.7	329.0	2.0	3.1	4.1	23.4
106	63.93	1.28	6.8	27.4	0.91	30.0	-2.5	232.7	2.2	6.6	6.1	8.0
107	47.74	0.90	6.9	27.5	0.88	31.2	-2.8	261.7	2.1	6.9	5.8	8.2
112	86.02	0.94	6.2	27.5	1.05	26.4	-3.5	168.9	2.3	5.8	5.5	9.6
113	110.17	1.30	5.8	21.0	0.86	24.4	-3.3	144.3	2.2	6.2	5.6	8.6
116	108.07	1.40	6.0	22.9	0.98	23.3	-3.8	209.8	2.3	4.7	5.6	13.6
119	50.48	2.85	4.7	13.0	0.50	26.0	-4.2	145.2	2.1	3.6	3.6	23.5
124	107.90	1.28	6.8	32.9	1.23	26.9	-3.2	367.8	2.2	6.9	4.4	12.0
126	47.04	7.43	4.0	34.2	1.38	24.7	-2.6	241.1	2.0	2.1	2.7	27.9

(1) Pour l'horizon 0-5 cm

(3) Extrait au K₂SO₄ 0.05MPCM = potentiel de minéralisation du Carbone, exprimé en mg C k⁻¹ matière organique j⁻¹

Annexe III. (Suite)

N° Plac	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] humus t0	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] humus t1	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] humus t2	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] humus t3	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] + [NH ₄ ⁺] humus t0	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] + [NH ₄ ⁺] humus t1	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] + [NH ₄ ⁺] humus t2	⁽⁴⁾ [NO ₃ ⁻] + [NH ₄ ⁺] humus t3
4	41.6	3.6	0.2	0.0	45.7	8.4	4.9	4.9
5	28.5	36.9	67.6	96.7	31.4	45.3	73.0	102.0
6	20.5	1.2	0.6	0.5	25.4	12.9	5.6	18.3
36	22.8	140.2	262.3	291.7	338.8	401.8	278.8	358.2
37	108.6	166.3	186.8	180.6	175.8	184.6	192.8	189.7
38	70.6	238.0	235.8	256.5	229.0	267.7	239.1	365.1
39	25.2	258.8	381.8	459.1	291.6	299.4	382.2	465.9
45	1.3	23.4	66.8	136.9	812.1	912.9	1006.7	1161.1
47	0.0	4.0	4.8	11.7	775.3	845.2	898.9	879.1
48	35.6	236.7	375.8	407.4	326.3	360.2	380.2	415.0
49	50.0	130.7	192.4	243.5	250.2	231.6	213.2	254.4
52	1.2	3.0	3.5	6.3	599.1	731.7	855.7	938.0
53	3.0	27.5	83.9	186.2	998.5	1122.1	1199.3	1277.2
54	0.4	39.6	125.7	135.6	146.4	126.8	127.6	149.3
55	0.4	14.7	61.5	88.0	149.1	82.6	79.1	101.3
56	112.1	278.8	396.3	453.5	236.5	308.4	405.4	465.8
57	123.2	279.8	283.0	287.3	227.1	282.2	283.8	289.3
58	162.5	329.0	370.4	385.8	259.5	337.2	371.1	389.1
59	157.6	413.0	491.2	443.9	364.4	421.1	491.5	453.6
62	4.5	18.1	63.1	91.4	1239.3	1401.1	1473.1	1598.2
66	0.8	3.1	10.0	13.9	365.0	447.3	638.9	487.2
67	17.8	50.8	90.5	125.4	192.6	252.6	329.4	421.5
68	15.1	34.2	68.0	119.0	207.5	272.2	349.3	447.6
69	1.6	8.0	30.8	59.3	309.0	365.0	400.9	454.2
70	12.5	1.6	113.0	338.7	514.5	550.7	600.9	758.3
71	1.9	2.4	37.8	125.3	557.1	590.0	606.0	727.7
72	3.5	32.9	111.2	261.3	694.2	720.3	863.6	1065.0
73	120.7	219.0	433.9	591.4	284.0	359.4	478.4	614.2
80	124.5	174.3	242.8	265.3	162.2	222.8	299.0	327.8
81	52.7	166.6	261.6	307.5	291.5	362.3	434.4	503.9
82	1.0	8.3	20.9	38.8	262.5	277.7	318.7	381.5
88	3.2	8.4	12.6	17.6	608.3	682.2	730.2	790.2
89	0.9	1.7	2.4	1.0	563.4	727.2	706.0	687.1
90	13.3	95.5	147.8	199.0	122.4	113.5	173.1	235.5
92	108.0	158.8	198.3	239.7	124.8	184.9	231.6	297.8
93	67.5	137.6	214.0	287.6	338.8	439.1	556.8	674.9
99	204.1	309.7	406.5	465.6	577.6	785.1	956.2	1078.4
100	349.2	457.1	529.3	596.1	773.3	1024.9	1200.3	1343.7
101	100.2	199.6	279.3	332.4	580.6	725.2	882.7	1021.4
102	249.4	338.9	397.8	436.0	690.5	866.9	1035.8	1125.7
103	497.6	625.7	727.1	830.3	608.2	714.8	826.7	977.0
104	1.8	7.3	5.9	4.6	829.6	913.6	997.5	1016.6
106	15.0	1.3	1.0	2.1	25.0	2.4	2.4	6.1
107	104.3	76.9	64.7	54.0	122.8	82.8	67.1	56.7
112	149.3	404.7	669.8	868.7	446.4	563.9	699.6	895.0
113	238.6	303.6	653.3	793.9	351.1	317.8	656.7	793.9
116	31.6	65.0	249.8	558.9	775.2	895.0	1042.5	1258.7
119	1.7	2.9	4.8	7.8	135.9	143.8	171.6	206.8
124	294.6	369.3	402.1	416.2	337.9	387.2	417.7	423.7
126	1.7	3.0	2.6	4.4	247.5	319.2	371.6	425.0

(4) Extrait au K₂SO₄ 0.05M, exprimé en mg N kg⁻¹ m.o j⁻¹
L'intervalle entre t0, t1, t2 et t3 est de 14 j

Annexe III. (Suite)

N° Plac	⁽⁵⁾ PNM _{0.5cm} (mg N kg ⁻¹ sol j ⁻¹)	%Nitrif	⁽⁵⁾ PNM _{O+A} (mg N m ⁻² sol j ⁻¹)
4	0.62	81.98	29.32
5	0.73	103.27	37.50
6	0.64	96.82	31.46
36	0.56	103.74	23.64
37	0.86	101.35	31.02
38	0.65	106.35	25.63
39	1.13	100.61	68.68
45	1.37	18.91	90.16
47	1.44	0.20	75.06
48	0.69	86.07	35.79
49	0.79	53.82	39.82
52	0.85	2.86	82.17
53	2.08	30.47	104.40
54	1.31	69.86	58.35
55	1.77	53.49	87.19
56	1.29	91.60	72.29
57	0.88	78.86	46.79
58	0.64	96.16	35.19
59	1.00	105.16	41.88
62	1.17	5.78	
66	0.99	3.89	60.26
67	1.54	27.76	77.82
68	1.33	85.53	95.66
69	1.18	27.88	72.75
70	1.54	22.48	84.35
71	1.05	3.99	53.32
72	1.89	38.93	108.55
73	1.83	89.33	98.75
80	1.17	47.18	73.12
81	1.19	57.56	82.32
82	1.07	6.61	57.17
88	1.09	0.02	56.55
89	1.04	0.01	51.21
90	0.69	46.28	46.52
92	0.73	47.75	52.15
93	0.99	25.56	75.82
99	3.23	48.06	135.86
100	3.17	46.38	167.13
101	3.60	47.20	149.19
102	2.57	65.90	120.29
103	3.94	85.72	143.40
104	1.57	2.70	61.85
106	0.65	104.95	25.50
107	0.54	122.82	20.18
112	1.54	95.67	88.50
113	1.91	92.78	105.04
116	2.11	45.13	125.87
119	0.97	9.10	56.32
124	1.01	98.56	40.28
126	1.25	0.50	82.09

(5) $PNM_{0.5cm} = [(NO_3^- + NH_4^+)_{final} - (NO_3^- + NH_4^+)_{initial}] / 42$; le PNM_{O+A} est la somme de $PNM_{0.5cm} + PNM_{humus}$

L'ammonium extrait au K₂SO₄ 0.05M a été transformé selon l'équation $N-NH_4^+ (K_2SO_4 0.05M) = 0.87 \times N-NH_4^+ (KCl 1M) - 0.98$

Annexes IV.

Liste des espèces de plantes inventoriées dans 50 hêtraies du Nord Est de la France. Les relevés floristiques ont été réalisés par Thimonier en 1991 (Thimonier, 1994).

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
4	Corgebin	<i>Acer platanoides</i>	1	5	Corgebin	<i>Acer campestre</i>	1
		<i>Ajuga reptans</i>	1			<i>Acer platanoides</i>	1
		<i>Anemone nemorosa</i>	4			<i>Ajuga reptans</i>	2
		<i>Cardamine pratensis</i>	1			<i>Anemone nemorosa</i>	4
		<i>Carex digitata</i>	2			<i>Arum maculatum</i>	1
		<i>Carex sp</i>	1			<i>Athyrium filix-femina</i>	2
		<i>Carex sylvatica</i>	3			<i>Atrichum undulatum</i>	2
		<i>Carpinus betulus</i>	3			<i>Cardamine pratensis</i>	2
		<i>Convallaria majalis</i>	2			<i>Carex digitata</i>	2
		<i>Cornus mas</i>	3			<i>Carex flacca</i>	1
		<i>Cornus sanguinea</i>	1			<i>Carex sylvatica</i>	3
		<i>Corylus avellana</i>	3			<i>Carpinus betulus</i>	2
		<i>Crataegus laevigata</i>	3			<i>Convallaria majalis</i>	2
		<i>Crataegus monogyna</i>	3			<i>Cornus sanguinea</i>	1
		<i>Deschampsia cespitosa</i>	2			<i>Corylus avellana</i>	1
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2			<i>Crataegus laevigata</i>	3
		<i>Eurhynchium stokesii</i>	1			<i>Deschampsia cespitosa</i>	4
		<i>Eurhynchium striatum</i>	2			<i>Dryopteris filix-mas</i>	2
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Epilobium montanum</i>	2
		<i>Fissidens taxifolius</i>	2			<i>Epipactis sp</i>	1
		<i>Fragaria vesca</i>	1			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2
		<i>Galium odoratum</i>	4			<i>Eurhynchium striatum</i>	1
		<i>Geum urbanum</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Hedera helix</i>	4			<i>Festuca gigantea</i>	1
		<i>Hordelymus europaeus</i>	1			<i>Fissidens taxifolius</i>	2
		<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	3			<i>Fragaria vesca</i>	2
		<i>Lathyrus montanus</i>	1			<i>Galeopsis tetrahit</i>	1
		<i>Ligustrum vulgare</i>	3			<i>Galium odoratum</i>	4
		<i>Luzula pilosa</i>	1			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Malus sylvestris</i>	1			<i>Juncus sp</i>	2
		<i>Melica uniflora</i>	3			<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	4
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Melica uniflora</i>	2
		<i>Phyteuma spicatum</i>	1			<i>Milium effusum</i>	2
		<i>Poa nemoralis</i>	2			<i>Phyteuma spicatum</i>	1
		<i>Potentilla sterilis</i>	2			<i>Poa nemoralis</i>	2
		<i>Primula elatior</i>	2			<i>Potentilla sterilis</i>	2
		<i>Prunus avium</i>	1			<i>Primula elatior</i>	2
		<i>Ranunculus ficaria</i>	2			<i>Prunus spinosa</i>	1
		<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	2			<i>Quercus pubescens</i>	1
		<i>Rosa arvensis</i>	3			<i>Ranunculus ficaria</i>	3
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	5			<i>Rosa arvensis</i>	3
		<i>Scrophularia nodosa</i>	1			<i>Rubus groupe fruticosus</i>	6
		<i>Sorbus aria</i>	1			<i>Scrophularia nodosa</i>	3
		<i>Sorbus torminalis</i>	1			<i>Stachys sylvatica</i>	2
		<i>Thuidium tamariscinum</i>	1			<i>Thuidium tamariscinum</i>	1
		<i>Viburnum lantana</i>	1			<i>Veronica montana</i>	2
		<i>Vicia sepium</i>	1			<i>Vicia sepium</i>	2
		<i>Viola reichenbachiana</i>	1			<i>Viola reichenbachiana</i>	1

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
6	Corgebin	<i>Acer campestre</i>	2	36	Auberive	<i>Acer campestre</i>	2
		<i>Ajuga reptans</i>	3			<i>Acer pseudoplatanus</i>	2
		<i>Anemone nemorosa</i>	4			<i>Allium ursinum</i>	2
		<i>Arum maculatum</i>	2			<i>Anemone nemorosa</i>	4
		<i>Athyrium filix-femina</i>	2			<i>Arum maculatum</i>	3
		<i>Atrichum undulatum</i>	1			<i>Brachypodium sylvaticum</i>	3
		<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1			<i>Cardamine pratensis</i>	1
		<i>Cardamine pratensis</i>	2			<i>Carex digitata</i>	2
		<i>Carex digitata</i>	2			<i>Carex flacca</i>	3
		<i>Carex remota</i>	2			<i>Carex montana</i>	1
		<i>Carex sylvatica</i>	3			<i>Carex sylvatica</i>	3
		<i>Carpinus betulus</i>	2			<i>Carpinus betulus</i>	2
		<i>Corylus avellana</i>	2			<i>Convallaria majalis</i>	1
		<i>Crataegus laevigata</i>	3			<i>Cornus mas</i>	2
		<i>Crataegus monogyna</i>	1			<i>Corylus avellana</i>	3
		<i>Deschampsia cespitosa</i>	4			<i>Crataegus laevigata</i>	4
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	2			<i>Crataegus monogyna</i>	1
		<i>Epilobium montanum</i>	2			<i>Dactylis glomerata</i>	1
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2			<i>Daphne mezereum</i>	1
		<i>Eurhynchium striatum</i>	2			<i>Deschampsia cespitosa</i>	2
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1
		<i>Fissidens taxifolius</i>	3			<i>Eurhynchium striatum</i>	2
		<i>Fraxinus excelsior</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1			<i>Festuca heterophylla</i>	3
		<i>Galium odoratum</i>	3			<i>Fissidens taxifolius</i>	1
		<i>Hedera helix</i>	3			<i>Fragaria vesca</i>	1
		<i>Juncus sp</i>	2			<i>Fraxinus excelsior</i>	2
		<i>Lamium galeobdolon</i>	3			<i>Galium odoratum</i>	1
		<i>Ligustrum vulgare</i>	2			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Luzula pilosa</i>	2			<i>Hordelymus europaeus</i>	1
		<i>Melica uniflora</i>	2			<i>Lamium galeobdolon</i>	2
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Lathyrus montanus</i>	3
		<i>Oxalis acetosella</i>	2			<i>Ligustrum vulgare</i>	4
		<i>Poa nemoralis</i>	1			<i>Lonicera xylosteum</i>	2
		<i>Polytrichum formosum</i>	1			<i>Melica nutans</i>	2
		<i>Potentilla sterilis</i>	2			<i>Melica uniflora</i>	2
		<i>Primula elatior</i>	3			<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	3
		<i>Ranunculus ficaria</i>	3			<i>Paris quadrifolia</i>	1
		<i>Rosa arvensis</i>	2			<i>Phyteuma spicatum</i>	1
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3			<i>Polygonatum multiflorum</i>	1
		<i>Scrophularia nodosa</i>	3			<i>Prunus spinosa</i>	2
		<i>Veronica montana</i>	2			<i>Quercus petraea</i>	1
		<i>Viburnum opulus</i>	1			<i>Ranunculus ficaria</i>	2
		<i>Vicia sepium</i>	2			<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	3
						<i>Ribes alpinum</i>	2
						<i>Rosa arvensis</i>	5
						<i>Rubus groupe fruticosus</i>	5
						<i>Sorbus torminalis</i>	1
						<i>Thuidium tamariscinum</i>	1
						<i>Viburnum lantana</i>	2
						<i>Viburnum opulus</i>	2
						<i>Vicia sepium</i>	2

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
37	Auberive	<i>Acer campestre</i>	2	38	Auberive	<i>Acer campestre</i>	3
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	2			<i>Acer platanoides</i>	1
		<i>Anemone nemorosa</i>	3			<i>Acer pseudoplatanus</i>	2
		<i>Arum maculatum</i>	3			<i>Anemone nemorosa</i>	4
		<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1			<i>Arum maculatum</i>	2
		<i>Carex digitata</i>	2			<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1
		<i>Carex flacca</i>	2			<i>Bromus ramosus</i>	1
		<i>Carpinus betulus</i>	2			<i>Carex digitata</i>	3
		<i>Convallaria majalis</i>	3			<i>Carex flacca</i>	3
		<i>Cornus mas</i>	2			<i>Convallaria majalis</i>	3
		<i>Cornus sanguinea</i>	1			<i>Cornus mas</i>	3
		<i>Corylus avellana</i>	3			<i>Cornus sanguinea</i>	3
		<i>Crataegus laevigata</i>	1			<i>Corylus avellana</i>	3
		<i>Crataegus monogyna</i>	1			<i>Crataegus laevigata</i>	3
		<i>Daphne laureola</i>	1			<i>Crataegus monogyna</i>	2
		<i>Daphne mezereum</i>	2			<i>Daphne laureola</i>	1
		<i>Epipactis sp</i>	2			<i>Daphne mezereum</i>	2
		<i>Euonymus europaeus</i>	1			<i>Epipactis sp</i>	2
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1			<i>Euonymus europaeus</i>	1
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	3
		<i>Fraxinus excelsior</i>	3			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Galium odoratum</i>	3			<i>Fraxinus excelsior</i>	3
		<i>Hedera helix</i>	4			<i>Galium odoratum</i>	2
		<i>Heracleum sphondylium</i>	2			<i>Hedera helix</i>	5
		<i>Lathyrus montanus</i>	1			<i>Hepatica nobilis</i>	1
		<i>Ligustrum vulgare</i>	3			<i>Lathyrus montanus</i>	3
		<i>Lonicera xylosteum</i>	2			<i>Ligustrum vulgare</i>	3
		<i>Mercurialis perennis</i>	3			<i>Lonicera xylosteum</i>	3
		<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	1			<i>Melittis melissophyllum</i>	1
		<i>Paris quadrifolia</i>	3			<i>Mercurialis perennis</i>	3
		<i>Polygonatum intermedium</i>	2			<i>Mycelis muralis</i>	1
		<i>Primula elatior</i>	1			<i>Prunus avium</i>	1
		<i>Prunus avium</i>	3			<i>Pulmonaria obscura</i>	1
<i>Quercus petraea</i>		<i>Quercus petraea</i>	1				
<i>Ribes alpinum</i>	3	<i>Ribes alpinum</i>	2				
<i>Sorbus aria</i>	1	<i>Rosa arvensis</i>	2				
<i>Tamus communis</i>	1	<i>Solidago virgaurea</i>	1				
<i>Taraxacum officinale</i>	1	<i>Sorbus aria</i>	1				
<i>Viburnum opulus</i>	1	<i>Sorbus torminalis</i>	2				
<i>Vicia sepium</i>	2	<i>Tamus communis</i>	1				
<i>Viola reichenbachiana</i>	3	<i>Taraxacum officinale</i>	1				
		<i>Viburnum lantana</i>	2				
		<i>Viburnum opulus</i>	2				
		<i>Vicia sepium</i>	2				
		<i>Viola reichenbachiana</i>	2				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance				
39	Auberive	<i>Acer campestre</i>	2	47	Lamarche	<i>Acer pseudoplatanus</i>	1				
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	1			<i>Anemone nemorosa</i>	2				
		<i>Anemone nemorosa</i>	3			<i>Carex pilulifera</i>	1				
		<i>Athyrium filix-femina</i>	2			<i>Carpinus betulus</i>	1				
		<i>Atrichum undulatum</i>	2			<i>Dicranella heteromalla</i>	2				
		<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	2				
		<i>Carex flacca</i>	3			<i>Galium odoratum</i>	2				
		<i>Carex sylvatica</i>	3			<i>Hedera helix</i>	2				
		<i>Carpinus betulus</i>	2			<i>Ilex aquifolium</i>	2				
		<i>Crataegus laevigata</i>	2			<i>Luzula luzuloides</i>	3				
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Milium effusum</i>	1				
		<i>Fissidens taxifolius</i>	1			<i>Oxalis acetosella</i>	2				
		<i>Fraxinus excelsior</i>	3			<i>Polygonatum multiflorum</i>	1				
		<i>Hedera helix</i>	3			<i>Polytrichum formosum</i>	3				
		<i>Luzula pilosa</i>	1			<i>Quercus petraea</i>	1				
		<i>Polytrichum formosum</i>	1			<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1				
		<i>Prunus avium</i>	2			<i>Sorbus aucuparia</i>	1				
		<i>Quercus petraea</i>				<i>Thuidium tamariscinum</i>	1				
		45	Lamarche			<i>Rosa arvensis</i>	2	48	Lamarche	<i>Acer campestre</i>	3
						<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2			<i>Arum maculatum</i>	2
<i>Scrophularia nodosa</i>	1			<i>Athyrium filix-femina</i>	1						
<i>Veronica officinalis</i>	1			<i>Carex pendula</i>	2						
<i>Vicia sepium</i>	1			<i>Carex sylvatica</i>	2						
<i>Atrichum undulatum</i>	1			<i>Carpinus betulus</i>	2						
<i>Carex brizoides</i>	3			<i>Circaea lutetiana</i>	3						
<i>Carex pilulifera</i>	2			<i>Corylus avellana</i>	1						
<i>Dicranella heteromalla</i>	2			<i>Crataegus laevigata</i>	3						
<i>Epilobium angustifolium</i>	1			<i>Deschampsia cespitosa</i>	1						
48	Lamarche	<i>Fagus sylvatica</i>	3	<i>Dryopteris filix-mas</i>	2						
		<i>Hedera helix</i>	1	<i>Fagus sylvatica</i>	3						
		<i>Juncus sp</i>	3	<i>Fissidens taxifolius</i>	1						
		<i>Luzula luzuloides</i>	4	<i>Fraxinus excelsior</i>	2						
		<i>Poa nemoralis</i>	1	<i>Galium odoratum</i>	6						
		<i>Polytrichum formosum</i>	3	<i>Hedera helix</i>	5						
		<i>Prunus avium</i>	1	<i>Lonicera periclymenum</i>	1						
		<i>Quercus petraea</i>	2	<i>Milium effusum</i>	2						
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3	<i>Oxalis acetosella</i>	2						
		<i>Rubus idaeus</i>	2	<i>Prunus avium</i>	1						
		<i>Salix caprea</i>	1	<i>Rosa arvensis</i>	1						
		<i>Sambucus racemosa</i>	3	<i>Rubus groupe fruticosus</i>	6						
		<i>Veronica officinalis</i>	1	<i>Viburnum opulus</i>	2						
				<i>Viola reichenbachiana</i>	1						

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
49	Lamarche	<i>Anemone nemorosa</i>	1	53	Morimont	<i>Anemone nemorosa</i>	2
		<i>Arum maculatum</i>	2			<i>Carex brizoides</i>	3
		<i>Atrichum undulatum</i>	1			<i>Carex pilulifera</i>	1
		<i>Carex pendula</i>	1			<i>Deschampsia flexuosa</i>	2
		<i>Carex sylvatica</i>	2			<i>Fagus sylvatica</i>	1
		<i>Circaea lutetiana</i>	3			<i>Galeopsis tetrahit</i>	1
		<i>Crataegus laevigata</i>	2			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	1			<i>Lonicera periclymenum</i>	2
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1			<i>Luzula luzuloides</i>	3
		<i>Eurhynchium stokesii</i>	1			<i>Malus sylvestris</i>	1
		<i>Eurhynchium striatum</i>	1			<i>Picea abies</i>	1
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Polygonatum multiflorum</i>	1
		<i>Fissidens taxifolius</i>	1			<i>Polytrichum formosum</i>	3
		<i>Fraxinus excelsior</i>	1			<i>Quercus petraea</i>	1
		<i>Galium odoratum</i>	3	<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2		
		<i>Hedera helix</i>	4	<i>Sambucus racemosa</i>	2		
		<i>Luzula luzuloides</i>	2	54	Morimont	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Milium effusum</i>	1			<i>Acer campestre</i>	2
		<i>Poa nemoralis</i>	1			<i>Acer pseudoplatanus</i>	2
		<i>Rosa arvensis</i>	1			<i>Anemone nemorosa</i>	1
<i>Rubus groupe fruticosus</i>	6	<i>Atrichum undulatum</i>	2				
<i>Sambucus racemosa</i>	2	<i>Carex sylvatica</i>	2				
<i>Tilia cordata</i>	1	<i>Carpinus betulus</i>	3				
<i>Viola reichenbachiana</i>	1	<i>Corylus avellana</i>	1				
52	Morimont	<i>Atrichum undulatum</i>	1			<i>Crataegus laevigata</i>	2
		<i>Carex brizoides</i>	1			<i>Deschampsia cespitosa</i>	2
		<i>Carex pilulifera</i>	3	<i>Dryopteris filix-mas</i>	1		
		<i>Dicranella heteromalla</i>	2	<i>Eurhynchium stokesii</i>	2		
		<i>Dicranum scoparium</i>	1	<i>Eurhynchium striatum</i>	1		
		<i>Eurhynchium striatum</i>	1	<i>Fagus sylvatica</i>	4		
		<i>Fagus sylvatica</i>	2	<i>Fissidens taxifolius</i>	1		
		<i>Hedera helix</i>	1	<i>Fraxinus excelsior</i>	2		
		<i>Luzula luzuloides</i>	2	<i>Galium odoratum</i>	4		
		<i>Moehringia trinervia</i>	1	<i>Hedera helix</i>	3		
		<i>Polytrichum formosum</i>	3	<i>Luzula pilosa</i>	1		
		<i>Pteridium aquilinum</i>	2	<i>Milium effusum</i>	3		
		<i>Quercus petraea</i>	1	<i>Moehringia trinervia</i>	1		
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1	<i>Oxalis acetosella</i>	3		
		<i>Thuidium tamariscinum</i>	1	<i>Plagiomnium undulatum</i>	1		
				<i>Potentilla sterilis</i>	1		
				<i>Prunus avium</i>	1		
				<i>Ranunculus ficaria</i>	2		
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	4				
		<i>Sambucus racemosa</i>	1				
		<i>Veronica chamaedrys</i>	1				
		<i>Veronica montana</i>	1				
		<i>Viola reichenbachiana</i>	1				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
55	Morimont	<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	57	Souilly	<i>Acer campestre</i>	1
		<i>Atrichum undulatum</i>	2			<i>Acer pseudoplatanus</i>	4
		<i>Carex brizoides</i>	1			<i>Ajuga reptans</i>	2
		<i>Carex sylvatica</i>	2			<i>Anemone nemorosa</i>	3
		<i>Carpinus betulus</i>	4			<i>Arum maculatum</i>	2
		<i>Crataegus laevigata</i>	1			<i>Carex muricata</i>	1
		<i>Deschampsia cespitosa</i>	2			<i>Carex sylvatica</i>	3
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2			<i>Circaea lutetiana</i>	3
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Clematis vitalba</i>	1
		<i>Galium odoratum</i>	3			<i>Corylus avellana</i>	1
		<i>Hedera helix</i>	3			<i>Crataegus laevigata</i>	2
		<i>Luzula luzuloides</i>	3			<i>Dryopteris filix-mas</i>	1
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Epilobium montanum</i>	2
		<i>Oxalis acetosella</i>	3			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1
		<i>Prunus avium</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Quercus petraea</i>	2			<i>Fissidens taxifolius</i>	1
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	6			<i>Fraxinus excelsior</i>	1
		<i>Sorbus aucuparia</i>	1			<i>Galeopsis tetrahit</i>	1
		<i>Thuidium tamariscinum</i>	1			<i>Galium odoratum</i>	6
		<i>Veronica officinalis</i>	1			<i>Geranium robertianum</i>	1
<i>Viola reichenbachiana</i>	1	<i>Hedera helix</i>	5				
56	Souilly	<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	<i>Lamium galeobdolon</i>	4		
		<i>Anemone nemorosa</i>	5	<i>Milium effusum</i>	2		
		<i>Arum maculatum</i>	2	<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	2		
		<i>Carex sylvatica</i>	2	<i>Paris quadrifolia</i>	2		
		<i>Circaea lutetiana</i>	3	<i>Prunus avium</i>	1		
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1	<i>Quercus petraea</i>	1		
		<i>Fagus sylvatica</i>	2	<i>Ranunculus ficaria</i>	2		
		<i>Fissidens taxifolius</i>	1	<i>Rosa arvensis</i>	2		
		<i>Fraxinus excelsior</i>	1	<i>Rubus groupe fruticosus</i>	4		
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1	<i>Rubus idaeus</i>	1		
		<i>Galium odoratum</i>	6	<i>Stachys sylvatica</i>	2		
		<i>Geum urbanum</i>	1	<i>Ulmus glabra</i>	2		
		<i>Hedera helix</i>	5	<i>Vicia sepium</i>	2		
		<i>Lamium galeobdolon</i>	4				
		<i>Milium effusum</i>	3				
		<i>Moehringia trinervia</i>	1				
		<i>Paris quadrifolia</i>	1				
		<i>Prunus avium</i>	1				
		<i>Ranunculus ficaria</i>	3				
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3				
<i>Tilia cordata</i>	1						
<i>Vicia sepium</i>	1						

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
58	Souilly	<i>Acer pseudoplatanus</i>	3	62	St helène	<i>Atrichum undulatum</i>	1
		<i>Anemone nemorosa</i>	4			<i>Carex pilulifera</i>	2
		<i>Arum maculatum</i>	2			<i>Deschampsia flexuosa</i>	1
		<i>Carex sylvatica</i>	2			<i>Dicranella heteromalla</i>	2
		<i>Carpinus betulus</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Circaea lutetiana</i>	2			<i>Ilex aquifolium</i>	1
		<i>Corylus avellana</i>	1			<i>Polytrichum formosum</i>	2
		<i>Crataegus laevigata</i>	3			<i>Prunus spinosa</i>	1
		<i>Crataegus monogyna</i>	1			<i>Pteridium aquilinum</i>	1
		<i>Epilobium montanum</i>	1			<i>Quercus petraea</i>	2
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1	66	Epinal	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Fagus sylvatica</i>	2			<i>Atrichum undulatum</i>	2
		<i>Fissidens taxifolius</i>	1			<i>Carex pilulifera</i>	2
		<i>Fraxinus excelsior</i>	1			<i>Carpinus betulus</i>	1
		<i>Galium odoratum</i>	2			<i>Deschampsia flexuosa</i>	2
		<i>Geum urbanum</i>	1			<i>Dicranella heteromalla</i>	2
		<i>Hedera helix</i>	5			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Lamium galeobdolon</i>	5			<i>Juncus sp</i>	1
		<i>Milium effusum</i>	1			<i>Luzula luzuloides</i>	3
		<i>Paris quadrifolia</i>	1			<i>Luzula sylvatica</i>	2
		<i>Polygonatum multiflorum</i>	1	<i>Polygonatum multiflorum</i>	2		
<i>Potentilla sterilis</i>	1	<i>Polytrichum formosum</i>	2				
<i>Rosa arvensis</i>	3	<i>Pteridium aquilinum</i>	1				
<i>Rubus groupe fruticosus</i>	4	<i>Quercus petraea</i>	2				
<i>Scrophularia nodosa</i>	1	<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3				
<i>Ulmus glabra</i>	3	<i>Sorbus aucuparia</i>	2				
<i>Vicia sepium</i>	1	67	Epinal	<i>Abies alba</i>	2		
59	Souilly			<i>Acer pseudoplatanus</i>	2	<i>Athyrium filix-femina</i>	1
				<i>Anemone nemorosa</i>	4	<i>Atrichum undulatum</i>	3
				<i>Arum maculatum</i>	2	<i>Carex pilulifera</i>	2
				<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	<i>Dicranella heteromalla</i>	2
				<i>Carex flacca</i>	2	<i>Dryopteris carthusiana</i>	1
				<i>Carpinus betulus</i>	2	<i>Fagus sylvatica</i>	3
				<i>Convallaria majalis</i>	2	<i>Juncus sp</i>	1
				<i>Corylus avellana</i>	1	<i>Luzula luzuloides</i>	3
				<i>Crataegus laevigata</i>	2	<i>Polygonatum multiflorum</i>	1
		<i>Fagus sylvatica</i>	4	<i>Polytrichum formosum</i>	2		
		<i>Galium odoratum</i>	2	<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1		
		<i>Hedera helix</i>	4	<i>Sorbus aucuparia</i>	1		
		<i>Hepatica nobilis</i>	3	68	Epinal	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Neottia nidus-avis</i>	1			<i>Atrichum undulatum</i>	2
		<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	5			<i>Carex pilulifera</i>	2
		<i>Polygonatum multiflorum</i>	1			<i>Deschampsia flexuosa</i>	2
		<i>Rosa arvensis</i>	2			<i>Dicranella heteromalla</i>	2
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	4			<i>Fagus sylvatica</i>	4
		<i>Sorbus aria</i>	1			<i>Ilex aquifolium</i>	1
		<i>Viburnum opulus</i>	2			<i>Luzula luzuloides</i>	3
						<i>Picea abies</i>	1
		<i>Polytrichum formosum</i>	2				
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2				
		<i>Sambucus racemosa</i>	1				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
69	Epinal	<i>Abies alba</i>	2	71	Buissière	<i>Atrichum undulatum</i>	2
		<i>Athyrium filix-femina</i>	1			<i>Carex pilulifera</i>	1
		<i>Atrichum undulatum</i>	1			<i>Carex sylvatica</i>	1
		<i>Carex pilulifera</i>	2			<i>Carpinus betulus</i>	1
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	4			<i>Dicranella heteromalla</i>	2
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Eurhynchium striatum</i>	1
		<i>Hypnum cupressiforme</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	4
		<i>Ilex aquifolium</i>	2			<i>Fissidens taxifolius</i>	1
		<i>Leucobryum glaucum</i>	1			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Maianthemum bifolium</i>	2			<i>Lonicera periclymenum</i>	3
		<i>Melampyrum pratense</i>	2			<i>Luzula luzuloides</i>	4
		<i>Molinia caerulea</i>	2			<i>Milium effusum</i>	1
		<i>Picea abies</i>	1			<i>Polygonatum multiflorum</i>	1
		<i>Polytrichum formosum</i>	3			<i>Polytrichum formosum</i>	3
		<i>Prenanthes purpurea</i>	3			<i>Pteridium aquilinum</i>	3
		<i>Pteridium aquilinum</i>	1			<i>Quercus petraea</i>	2
		<i>Quercus petraea</i>	2			<i>Rubus groupe fruticosus</i>	4
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1			<i>Rubus idaeus</i>	1
		<i>Rubus idaeus</i>	2			<i>Salix caprea</i>	1
		<i>Sorbus aucuparia</i>	2			<i>Sambucus racemosa</i>	2
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	<i>Teucrium scorodonia</i>	1				
70	Buissière	<i>Anemone nemorosa</i>	1	72	Buissière	<i>Anemone nemorosa</i>	5
		<i>Atrichum undulatum</i>	2			<i>Atrichum undulatum</i>	1
		<i>Carex pilulifera</i>	2			<i>Carex pilulifera</i>	2
		<i>Convallaria majalis</i>	2			<i>Convallaria majalis</i>	2
		<i>Dicranella heteromalla</i>	2			<i>Corylus avellana</i>	1
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Deschampsia cespitosa</i>	1
		<i>Fraxinus excelsior</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1			<i>Frangula alnus</i>	1
		<i>Hedera helix</i>	3			<i>Fraxinus excelsior</i>	2
		<i>Hypericum pulchrum</i>	1			<i>Galium odoratum</i>	2
		<i>Ilex aquifolium</i>	2			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Lonicera periclymenum</i>	3			<i>Lonicera periclymenum</i>	3
		<i>Luzula luzuloides</i>	4			<i>Luzula luzuloides</i>	4
		<i>Poa nemoralis</i>	1			<i>Melica uniflora</i>	3
		<i>Polytrichum formosum</i>	3			<i>Picea abies</i>	2
		<i>Prunus avium</i>	1			<i>Poa nemoralis</i>	2
		<i>Pteridium aquilinum</i>	2			<i>Polygonatum multiflorum</i>	2
		<i>Quercus petraea</i>	3			<i>Polytrichum formosum</i>	2
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3			<i>Prunus avium</i>	2
		<i>Rubus idaeus</i>	1			<i>Pteridium aquilinum</i>	2
<i>Thuidium tamariscinum</i>	1	<i>Quercus petraea</i>	1				
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3				
		<i>Rubus idaeus</i>	1				
		<i>Sambucus racemosa</i>	1				
		<i>Scrophularia nodosa</i>	1				
		<i>Solidago virgaurea</i>	1				
		<i>Sorbus torminalis</i>	1				
		<i>Teucrium scorodonia</i>	1				
		<i>Viola reichenbachiana</i>	3				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
73	Buisnière	<i>Ajuga reptans</i>	2	80	Darney	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Anemone nemorosa</i>	3			<i>Athyrium filix-femina</i>	2
		<i>Athyrium filix-femina</i>	2			<i>Atrichum undulatum</i>	2
		<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1			<i>Carex sp</i>	1
		<i>Campanula trachelium</i>	1			<i>Dicranella heteromalla</i>	2
		<i>Carex sylvatica</i>	1			<i>Dryopteris carthusiana</i>	2
		<i>Circaea lutetiana</i>	2			<i>Fagus sylvatica</i>	4
		<i>Deschampsia cespitosa</i>	1			<i>Hypericum pulchrum</i>	1
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	2			<i>Luzula luzuloides</i>	2
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2			<i>Luzula sylvatica</i>	1
		<i>Fagus sylvatica</i>	2			<i>Oxalis acetosella</i>	3
		<i>Fraxinus excelsior</i>	3			<i>Polygonatum multiflorum</i>	1
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1			<i>Polytrichum formosum</i>	2
		<i>Galium odoratum</i>	3	<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2		
		<i>Geranium robertianum</i>	3	<i>Veronica officinalis</i>	1		
		<i>Glechoma hederacea</i>	3	81	Darney	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Hedera helix</i>	3			<i>Athyrium filix-femina</i>	1
		<i>Heracleum sphondylium</i>	1			<i>Atrichum undulatum</i>	2
		<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	3			<i>Carex pilulifera</i>	3
		<i>Luzula luzuloides</i>	1			<i>Deschampsia flexuosa</i>	2
		<i>Melica uniflora</i>	3			<i>Dicranella heteromalla</i>	2
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Fagus sylvatica</i>	4
		<i>Moehringia trinervia</i>	2			<i>Hypericum pulchrum</i>	1
		<i>Phyteuma spicatum</i>	1			<i>Luzula luzuloides</i>	3
		<i>Poa nemoralis</i>	3			<i>Luzula sylvatica</i>	2
		<i>Polygonatum multiflorum</i>	1			<i>Polytrichum formosum</i>	3
		<i>Pteridium aquilinum</i>	1			<i>Quercus petraea</i>	
		<i>Quercus petraea</i>	1			<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	6	82	Darney	<i>Agrostis sp</i>	1
		<i>Rubus idaeus</i>	3			<i>Athyrium filix-femina</i>	1
<i>Rumex sp</i>	1	<i>Atrichum undulatum</i>	2				
<i>Sambucus racemosa</i>	3	<i>Carex pilulifera</i>	3				
<i>Scrophularia nodosa</i>	1	<i>Dicranella heteromalla</i>	2				
<i>Stachys sylvatica</i>	3	<i>Dicranum scoparium</i>	1				
<i>Stellaria holostea</i>	3	<i>Dryopteris carthusiana</i>	1				
<i>Urtica dioica</i>	1	<i>Fagus sylvatica</i>	3				
<i>Veronica chamaedrys</i>	1	<i>Luzula luzuloides</i>	3				
<i>Vicia sepium</i>	2	<i>Polytrichum formosum</i>	3				
<i>Viola reichenbachiana</i>	3	<i>Quercus petraea</i>					
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2				
		<i>Veronica officinalis</i>	1				
		88	Darney	<i>Atrichum undulatum</i>	1		
				<i>Carex pilulifera</i>	2		
				<i>Deschampsia flexuosa</i>	4		
				<i>Dicranella heteromalla</i>	3		
				<i>Fagus sylvatica</i>	3		
				<i>Festuca heterophylla</i>	1		
				<i>Luzula luzuloides</i>	3		
				<i>Polytrichum formosum</i>	3		
		<i>Quercus petraea</i>	2				
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	3				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
89	Darney	<i>Carex pilulifera</i>	1	99	Gerardmer	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	4			<i>Acer pseudoplatanus</i>	3
		<i>Dicranella heteromalla</i>	2			<i>Agrostis sp</i>	1
		<i>Dicranum scoparium</i>	3			<i>Anemone nemorosa</i>	2
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Athyrium filix-femina</i>	2
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1			<i>Dicranella heteromalla</i>	1
		<i>Hypnum cupressiforme</i>	2			<i>Digitalis purpurea</i>	1
		<i>Luzula luzuloides</i>	2			<i>Dryopteris carthusiana</i>	1
		<i>Polytrichum formosum</i>	3			<i>Dryopteris filix-mas</i>	1
		<i>Prunus avium</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	5
		<i>Quercus petraea</i>	2			<i>Festuca altissima</i>	1
		<i>Thuidium tamariscinum</i>	1	<i>Galeopsis tetrahit</i>	1		
90	Darney	<i>Atrichum undulatum</i>	2	<i>Hieracium murorum</i>	1		
		<i>Carpinus betulus</i>	1	<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	1		
		<i>Dicranella heteromalla</i>	1	<i>Luzula luzuloides</i>	4		
		<i>Fagus sylvatica</i>	4	<i>Lysimachia nemorum</i>	1		
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1	<i>Milium effusum</i>	3		
		<i>Luzula luzuloides</i>	3	<i>Oxalis acetosella</i>	2		
		<i>Oxalis acetosella</i>	1	<i>Paris quadrifolia</i>	1		
		<i>Polytrichum formosum</i>	1	<i>Poa chaixii</i>	1		
		<i>Prunus avium</i>	1	<i>Polygonatum verticillatum</i>	3		
		<i>Quercus petraea</i>	1	<i>Prenanthes purpurea</i>	3		
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1	<i>Rubus idaeus</i>	1		
		<i>Veronica chamaedrys</i>	1	<i>Rumex arifolius</i>	3		
92	Darney	<i>Carpinus betulus</i>	1	<i>Senecio nemorensis</i>	1		
		<i>Fagus sylvatica</i>	4	<i>Silene dioica</i>	2		
		<i>Fissidens taxifolius</i>	1	<i>Solidago virgaurea</i>	3		
		<i>Hedera helix</i>	2	<i>Sorbus aucuparia</i>	1		
		<i>Quercus petraea</i>	1	<i>Stellaria nemorum</i>	2		
93	Darney	<i>Athyrium filix-femina</i>	1				
		<i>Atrichum undulatum</i>	2				
		<i>Carex pilulifera</i>	2				
		<i>Dicranella heteromalla</i>	2				
		<i>Fagus sylvatica</i>	4				
		<i>Luzula luzuloides</i>	3				
		<i>Polytrichum formosum</i>	2				
		<i>Prunus avium</i>	1				
		<i>Quercus petraea</i>	1				
<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1						

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
100	Gerardmer	<i>Abies alba</i>	2	101	Gerardmer	<i>Abies alba</i>	2
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	3			<i>Acer pseudoplatanus</i>	1
		<i>Adenostyles alliariae</i>	3			<i>Adenostyles alliariae</i>	2
		<i>Anemone nemorosa</i>	1			<i>Athyrium filix-femina</i>	2
		<i>Athyrium filix-femina</i>	3			<i>Cicerbita alpina</i>	1
		<i>Carex sp</i>	1			<i>Digitalis purpurea</i>	2
		<i>Cicerbita alpina</i>	3			<i>Dryopteris carthusiana</i>	3
		<i>Deschampsia cespitosa</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	1			<i>Galeopsis tetrahit</i>	1
		<i>Dicranella heteromalla</i>	1			<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1
		<i>Dicranum scoparium</i>	1			<i>Lonicera nigra</i>	1
		<i>Digitalis purpurea</i>	2			<i>Luzula luzuloides</i>	2
		<i>Dryopteris carthusiana</i>	3			<i>Luzula sylvatica</i>	1
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	2			<i>Maianthemum bifolium</i>	3
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Milium effusum</i>	3
		<i>Festuca altissima</i>	1			<i>Picea abies</i>	1
		<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3			<i>Prenanthes purpurea</i>	2
		<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	1			<i>Rubus idaeus</i>	2
		<i>Lonicera nigra</i>	1			<i>Rumex arifolius</i>	2
		<i>Luzula luzuloides</i>	1			<i>Senecio nemorensis</i>	1
		<i>Luzula sylvatica</i>	1			<i>Silene dioica</i>	1
		<i>Lysimachia nemorum</i>	1			<i>Solidago virgaurea</i>	3
		<i>Milium effusum</i>	5			<i>Sorbus aucuparia</i>	1
		<i>Oxalis acetosella</i>	4			<i>Stellaria nemorum</i>	2
		<i>Paris quadrifolia</i>	2			<i>Vaccinium myrtillus</i>	4
		<i>Picea abies</i>	1				
		<i>Polygonatum verticillatum</i>	3				
		<i>Polygonum bistorta</i>	1				
		<i>Polytrichum formosum</i>	2				
		<i>Prenanthes purpurea</i>	4				
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1				
		<i>Rubus idaeus</i>	2				
		<i>Rumex arifolius</i>	2				
		<i>Solidago virgaurea</i>	2				
		<i>Sorbus aucuparia</i>	2				
		<i>Stellaria nemorum</i>	4				
		<i>Vaccinium myrtillus</i>	3				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
102	Gerardmer	<i>Abies alba</i>	2	103	Gerardmer	<i>Abies alba</i>	2
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	1			<i>Acer pseudoplatanus</i>	3
		<i>Adenostyles alliariae</i>	2			<i>Adenostyles alliariae</i>	3
		<i>Athyrium filix-femina</i>	3			<i>Alliaria petiolata</i>	1
		<i>Cicerbita alpina</i>	2			<i>Anemone nemorosa</i>	2
		<i>Digitalis purpurea</i>	1			<i>Aruncus dioicus</i>	2
		<i>Dryopteris carthusiana</i>	2			<i>Athyrium filix-femina</i>	4
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Atrichum undulatum</i>	1
		<i>Galeopsis tetrahit</i>	1			<i>Dicranella heteromalla</i>	1
		<i>Galium saxatile</i>	1			<i>Dicranum scoparium</i>	1
		<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1			<i>Digitalis purpurea</i>	2
		<i>Lamiaeum galeobdolon</i>	1			<i>Dryopteris carthusiana</i>	2
		<i>Lonicera nigra</i>	1			<i>Dryopteris filix-mas</i>	3
		<i>Luzula luzuloides</i>	2			<i>Epilobium montanum</i>	1
		<i>Maianthemum bifolium</i>	2			<i>Fagus sylvatica</i>	4
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Festuca altissima</i>	5
		<i>Oxalis acetosella</i>	2			<i>Galeopsis tetrahit</i>	1
		<i>Picea abies</i>	1			<i>Galium odoratum</i>	2
		<i>Polygonatum verticillatum</i>	3			<i>Hieracium murorum</i>	1
		<i>Polygonum bistorta</i>	1			<i>Hypnum cupressiforme</i>	1
		<i>Polytrichum formosum</i>	2			<i>Impatiens noli-tangere</i>	2
		<i>Prenanthes purpurea</i>	3			<i>Lamiaeum galeobdolon</i>	2
		<i>Rubus idaeus</i>	2			<i>Luzula luzuloides</i>	2
		<i>Rumex arifolius</i>	2			<i>Luzula sylvatica</i>	1
		<i>Senecio nemorensis</i>	1			<i>Milium effusum</i>	1
		<i>Solidago virgaurea</i>	3			<i>Oxalis acetosella</i>	3
		<i>Sorbus aucuparia</i>	1			<i>Plagiomnium affine</i>	1
		<i>Stellaria nemorum</i>	2			<i>Plagiothecium sp</i>	1
		<i>Vaccinium myrtillus</i>	3			<i>Polytrichum formosum</i>	2
						<i>Ranunculus aconitifolius</i>	1
						<i>Rubus idaeus</i>	3
						<i>Scrophularia nodosa</i>	1
						<i>Senecio nemorensis</i>	3
						<i>Silene dioica</i>	1
						<i>Solidago virgaurea</i>	2
						<i>Sorbus aucuparia</i>	1
						<i>Stellaria nemorum</i>	2
						<i>Viola reichenbachiana</i>	3
				104	Herpelmont	<i>Abies alba</i>	3
						<i>Carex pilulifera</i>	3
						<i>Deschampsia flexuosa</i>	3
						<i>Dicranum scoparium</i>	1
						<i>Fagus sylvatica</i>	3
						<i>Galeopsis tetrahit</i>	1
						<i>Hypnum cupressiforme</i>	2
						<i>Ilex aquifolium</i>	3
						<i>Luzula luzuloides</i>	1
						<i>Polygonatum multiflorum</i>	1
						<i>Polytrichum formosum</i>	1
						<i>Quercus petraea</i>	1
				<i>Vaccinium myrtillus</i>	1		

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
106	Evau	<i>Acer campestre</i>	2	107	Evau	<i>Acer campestre</i>	3
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	3			<i>Acer pseudoplatanus</i>	3
		<i>Adoxa moschatellina</i>	1			<i>Adoxa moschatellina</i>	1
		<i>Alliaria petiolata</i>	1			<i>Anemone nemorosa</i>	3
		<i>Anemone nemorosa</i>	3			<i>Arum maculatum</i>	2
		<i>Arum maculatum</i>	2			<i>Carex sylvatica</i>	1
		<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1			<i>Carpinus betulus</i>	1
		<i>Carex sylvatica</i>	1			<i>Cornus sanguinea</i>	1
		<i>Carpinus betulus</i>	1			<i>Corylus avellana</i>	3
		<i>Circaea lutetiana</i>	1			<i>Crataegus laevigata</i>	3
		<i>Corylus avellana</i>	3			<i>Crataegus monogyna</i>	1
		<i>Crataegus laevigata</i>	3			<i>Dryopteris filix-mas</i>	1
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	1			<i>Euonymus europaeus</i>	1
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Eurhynchium striatum</i>	2
		<i>Fissidens taxifolius</i>	1			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Fraxinus excelsior</i>	3			<i>Fissidens taxifolius</i>	2
		<i>Galium odoratum</i>	2			<i>Fraxinus excelsior</i>	2
		<i>Hedera helix</i>	2			<i>Galium odoratum</i>	3
		<i>Heracleum sphondylium</i>	1			<i>Geum urbanum</i>	1
		<i>Hordelymus europaeus</i>	1			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Lamium galeobdolon</i>	3			<i>Hordelymus europaeus</i>	2
		<i>Melica uniflora</i>	1			<i>Lamium galeobdolon</i>	3
		<i>Mercurialis perennis</i>	6			<i>Ligustrum vulgare</i>	2
		<i>Milium effusum</i>	2			<i>Lonicera xylosteum</i>	2
		<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	3			<i>Melica uniflora</i>	2
		<i>Paris quadrifolia</i>	2			<i>Mercurialis perennis</i>	6
		<i>Phyteuma spicatum</i>	1			<i>Milium effusum</i>	2
		<i>Polygonatum multiflorum</i>	1			<i>Ornithogalum pyrenaicum</i>	4
		<i>Prunus spinosa</i>	1			<i>Paris quadrifolia</i>	1
		<i>Rosa arvensis</i>	1			<i>Prunus spinosa</i>	2
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2			<i>Ranunculus auricomus</i>	1
		<i>Tilia platyphyllos</i>	1			<i>Ranunculus ficaria</i>	1
		<i>Viburnum opulus</i>	1			<i>Ribes alpinum</i>	2
		<i>Vicia sepium</i>	2			<i>Rosa arvensis</i>	2
		<i>Viola reichenbachiana</i>	1			<i>Rubus groupe fruticosus</i>	1
						<i>Scrophularia nodosa</i>	1
						<i>Sorbus torminalis</i>	1
						<i>Tilia platyphyllos</i>	1
						<i>Ulmus glabra</i>	1
						<i>Viburnum lantana</i>	1
						<i>Viburnum opulus</i>	1
						<i>Vicia sepium</i>	1
						<i>Viola reichenbachiana</i>	1

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
	Château				Château salins		
112	salins	<i>Acer campestre</i>	1	113	Château salins	<i>Acer campestre</i>	1
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	3			<i>Acer pseudoplatanus</i>	3
		<i>Anemone nemorosa</i>	5			<i>Ajuga reptans</i>	1
		<i>Athyrium filix-femina</i>	1			<i>Alliaria petiolata</i>	1
		<i>Atrichum undulatum</i>	1			<i>Anemone nemorosa</i>	5
		<i>Campanula trachelium</i>	1			<i>Athyrium filix-femina</i>	3
		<i>Cardamine pratensis</i>	1			<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1
		<i>Carex sylvatica</i>	2			<i>Campanula trachelium</i>	1
		<i>Carex umbrosa</i>	2			<i>Carex flacca</i>	2
		<i>Carpinus betulus</i>	1			<i>Carex pallescens</i>	1
		<i>Castanea sativa</i>	1			<i>Carex remota</i>	1
		<i>Circaea lutetiana</i>	1			<i>Carex sylvatica</i>	2
		<i>Convallaria majalis</i>	3			<i>Carex umbrosa</i>	2
		<i>Corylus avellana</i>	1			<i>Carpinus betulus</i>	1
		<i>Crataegus laevigata</i>	2			<i>Circaea lutetiana</i>	2
		<i>Deschampsia cespitosa</i>	2			<i>Convallaria majalis</i>	4
		<i>Dicranella heteromalla</i>	1			<i>Corylus avellana</i>	2
		<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2			<i>Crataegus monogyna</i>	2
		<i>Fagus sylvatica</i>	4			<i>Dactylis glomerata</i>	1
		<i>Fragaria vesca</i>	1			<i>Deschampsia cespitosa</i>	2
		<i>Fraxinus excelsior</i>	2			<i>Epilobium montanum</i>	1
		<i>Galium sylvaticum</i>	1			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	2
		<i>Geranium robertianum</i>	2			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Geum urbanum</i>	1			<i>Festuca gigantea</i>	1
		<i>Hedera helix</i>	3			<i>Fragaria vesca</i>	1
		<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	2			<i>Fraxinus excelsior</i>	2
		<i>Lapsana communis</i>	1			<i>Galium aparine</i>	1
		<i>Lonicera xylosteum</i>	1			<i>Geranium robertianum</i>	2
		<i>Luzula multiflora</i>	1			<i>Geum urbanum</i>	1
		<i>Luzula pilosa</i>	1			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Melica uniflora</i>	5			<i>Lamiastrum galeobdolon</i>	3
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Luzula pilosa</i>	1
		<i>Poa chaixii</i>	2			<i>Milium effusum</i>	3
		<i>Poa nemoralis</i>	1			<i>Phyteuma spicatum</i>	2
		<i>Polygonatum multiflorum</i>	1			<i>Poa chaixii</i>	2
		<i>Prunus avium</i>	2			<i>Poa nemoralis</i>	1
		<i>Prunus spinosa</i>	2			<i>Potentilla sterilis</i>	1
		<i>Quercus petraea</i>	1			<i>Prunus avium</i>	1
		<i>Ranunculus ficaria</i>	3			<i>Prunus spinosa</i>	1
		<i>Rosa arvensis</i>	2			<i>Quercus petraea</i>	1
		<i>Rubus groupe fruticosus</i>	4			<i>Ranunculus ficaria</i>	2
		<i>Scrophularia nodosa</i>	1			<i>Rosa arvensis</i>	1
		<i>Stachys sylvatica</i>	2			<i>Rubus groupe fruticosus</i>	5
		<i>Taraxacum officinale</i>	1			<i>Scrophularia nodosa</i>	2
		<i>Teucrium scorodonia</i>	1			<i>Stachys sylvatica</i>	1
		<i>Veronica officinalis</i>	1			<i>Stellaria holostea</i>	1
		<i>Viola reichenbachiana</i>	3			<i>Taraxacum officinale</i>	2
						<i>Teucrium scorodonia</i>	2
						<i>Vicia sepium</i>	1
						<i>Viola reichenbachiana</i>	2

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance	†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
116	Montbronne	<i>Abies alba</i>	2	124	Chatillon	<i>Acer campestre</i>	2
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	2			<i>Acer pseudoplatanus</i>	3
		<i>Ajuga reptans</i>	1			<i>Ajuga reptans</i>	2
		<i>Anemone nemorosa</i>	4			<i>Anemone nemorosa</i>	4
		<i>Athyrium filix-femina</i>	3			<i>Brachypodium pinnatum</i>	1
		<i>Atrichum undulatum</i>	2			<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1
		<i>Carex pilulifera</i>	1			<i>Carex alba</i>	3
		<i>Carpinus betulus</i>	1			<i>Carex digitata</i>	2
		<i>Dicranella heteromalla</i>	1			<i>Carex flacca</i>	3
		<i>Dryopteris carthusiana</i>	3			<i>Carex montana</i>	1
		<i>Dryopteris filix-mas</i>	2			<i>Convallaria majalis</i>	3
		<i>Eupatorium cannabinum</i>	1			<i>Cornus mas</i>	3
		<i>Fagus sylvatica</i>	3			<i>Cornus sanguinea</i>	1
		<i>Festuca altissima</i>	4			<i>Corylus avellana</i>	1
		<i>Hedera helix</i>	2			<i>Crataegus laevigata</i>	1
		<i>Juncus sp</i>	1			<i>Crataegus monogyna</i>	2
		<i>Lamiasstrum galeobdolon</i>	3			<i>Daphne mezereum</i>	1
		<i>Luzula luzuloides</i>	3			<i>Epipactis sp</i>	1
		<i>Lysimachia nemorum</i>	1			<i>Euphorbia amygdaloides</i>	3
		<i>Maianthemum bifolium</i>	2			<i>Fagus sylvatica</i>	3
		<i>Milium effusum</i>	3			<i>Fraxinus excelsior</i>	2
		<i>Mnium hornum</i>	1			<i>Hedera helix</i>	3
		<i>Oxalis acetosella</i>	4			<i>Helleborus foetidus</i>	1
		<i>Paris quadrifolia</i>	2			<i>Hieracium murorum</i>	1
		<i>Polygonatum multiflorum</i>	2			<i>Lathyrus montanus</i>	1
		<i>Polytrichum formosum</i>	2			<i>Ligustrum vulgare</i>	2
<i>Prenanthes purpurea</i>	1	<i>Lonicera xylosteum</i>	2				
<i>Quercus petraea</i>	1	<i>Malus sylvestris</i>	1				
<i>Rubus groupe fruticosus</i>	2	<i>Melittis melissophyllum</i>	3				
<i>Rubus idaeus</i>	2	<i>Polygonatum multiflorum</i>	1				
<i>Sambucus racemosa</i>	2	<i>Quercus petraea</i>	1				
<i>Viola reichenbachiana</i>	1	<i>Ranunculus auricomus</i>	3				
119	Ban harol	<i>Carex pilulifera</i>	1	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	1		
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	5	<i>Rosa arvensis</i>	3		
		<i>Dicranella heteromalla</i>	1	<i>Rubus saxatilis</i>	1		
		<i>Dicranum scoparium</i>	1	<i>Sesleria albicans</i>	3		
		<i>Eurhynchium striatum</i>	1	<i>Sorbus aria</i>			
		<i>Fagus sylvatica</i>	3	<i>Viburnum lantana</i>	2		
		<i>Festuca heterophylla</i>	2	<i>Viburnum opulus</i>	3		
		<i>Luzula luzuloides</i>	3	<i>Vicia sepium</i>	3		
		<i>Melampyrum pratense</i>	2	<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	2		
		<i>Polytrichum formosum</i>	2				
		<i>Prunus avium</i>	1				
		<i>Pteridium aquilinum</i>	2				
		<i>Quercus petraea</i>	1				

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexes IV. (Suite)

†N° Plac	Lieu	Nom des espèces	*Coefficient d'abondance- dominance
126	Tendon	<i>Abies alba</i>	1
		<i>Calluna vulgaris</i>	1
		<i>Carex pilulifera</i>	1
		<i>Deschampsia flexuosa</i>	5
		<i>Dicranum scoparium</i>	3
		<i>Fagus sylvatica</i>	2
		<i>Hypnum cupressiforme</i>	1
		<i>Leucobryum glaucum</i>	3
		<i>Luzula luzuloides</i>	1
		<i>Melampyrum pratense</i>	3
		<i>Polytrichum formosum</i>	1
		<i>Quercus petraea</i>	1
		<i>Vaccinium myrtillus</i>	2

* Coefficient d'abondance-dominance de l'espèce dans la strate herbacée uniquement

† Numero de la placette dans le reseau de hêtraies du Nord Est de la France

Annexe V. Enzymatic activities measurements

1. Enzymatic activities measurements under different stands in Breuil experimental site

We chose the native forest and Nordmann fir stands in Bloc I and the Beech, Corsican Pine, Douglas fir and Spruce plantations in Bloc II.

In May 2008, five pseudo-replicates of soil cores (8cm diameter and 15 cm) were randomly taken within each stands with an auger. Forest floor (L, F and H) was taken separately from mineral soil. Samples were sieved at 4mm mesh, transported in the laboratory and stored at 4°C for no longer than 3 days before use.

Prior analysis, diluted soil solutions were prepared: 3g of forest floor or 5g of mineral soil samples (at field moisture) were added to 9ml or 10ml of demineralized water, respectively. Mixture was shaken for 1h and was let settle for one night. Aliquots of the supernatant were used for determination of enzyme activities. Activity of each enzyme was determined separately using a 96-well microtitration plate (Ref 831835, Sarstedt, USA).

Laccase activity was assayed using 2mM 2,2'-azinobis-3-ethylbenzothiazoline-6-sulfonic (ABTS) solution (Bourbonnais et al., 1995) in acetate buffer (100 mM; pH 4.5). An aliquot (80µl) of soil solutions prepared above were placed in wells of microplate containing 80µl of ABTS. The reaction mixture was incubated at 20°C for 60 min, stirred gently on a stir plate (450 rev min⁻¹) and centrifuged during 2min at 3000 rev min⁻¹. One hundred microliters of the supernatant were transferred to a new plate. The intensity of the green color resulted from oxidation of ABTS was immediately measured at 415 nm with a plate reader (BioRad, Hercules 550, CA, USA). One unit of laccase activity was defined as the optic density of this

mixture solution per min. The dilution factor was affected to values (4 for forest floor samples and 3 for mineral soil samples). No conversion coefficient was used.

Activities of β -1,4-glucosidase, β -xylosidase and chitinase (1,4- β -N-acetylhexosaminidase) were assayed using methylumbelliferone (MU) enzyme substrates: MU- β -D-glucoside 500 μ M for β -1,4-glucosidase; MU- β -D-xyloside 500 μ M for β -xylosidase and MU-N-acetyl- β -D-glucosaminide 500 μ M for chitinase (Courty et al., 2005). Proteinase activity was assayed using Fluorescein IsoThioCyanate- Bovine Serum Albumin (FITC-BSA) substrate. A mixture containing 50 μ l of soil solution, 50 μ l of substrate and 50 μ l of Tris maleate buffer (mixture v:v of Tris and maleic acid 150mM solution; pH 6.5) was incubated in black microtitration plate at 20°C during 30 min for β -1,4-glucosidase and β -xylosidase, during 60 min for chitinase and during 3h for proteinase activity and stirred gently as above. The incubation times were chosen to allow enzymatic activities of soil solution to be measured. After centrifugation, 100 μ l of the supernatant was transferred in a stopping plates prefilled with 100 μ l of Tris 0.5M pH 10-11 to alkalinize the solution and stop enzyme reactions. Measurements were carried out with microplate reader: the Victor³ (Wallac Perkin-Elmer Life Sciences, Villebon- Sur-Yvette, France) with an excitation wavelength of 355nm and an emission wavelength of 460nm. For the proteinase, fluorescence was measured before and after adding stop solution by the same measuring device. One unit of these enzyme activities was defined as fluorescence of the solution mixture per min. As laccase activity, dilution factor was affected to values. No conversion coefficient was applied.

Biases resulting from natural coloration or fluorescence of soil solution or of demineralized water used during the dilution of soil solution were determined in tandem by microplates

containing either the diluted soil solution without adding substrate or demineralized water with adding substrate. Values obtained after reading were subtracted from previous values.

For the soil cores exchange experiment, only the laccase activity was measured.

2. Results of enzymatic activities measurements

Enzymatic activities

In the forest floor, laccase activity varied from 0.09 to 0.03 OD min⁻¹ for forest floor samples and varied from 0.03 to 0.003 OD min⁻¹. Laccase activity was not significantly different between stands. Chitinase activity was the highest in Corsican Pine (40617 flu min⁻¹), Spruce (37422 flu min⁻¹), and the lowest for native forest (8432 flu min⁻¹). β -Glucosidase activity was high in Corsican Pine (31298 abs min⁻¹), low in Nordmann fir (5087 abs min⁻¹) and intermediate in other stands. Xylosidase activity of forest floor followed the order: Beech > Corsican Pine = Douglas fir = Spruce > Native forest = Nordmann fir. Proteinase activity was not significantly different between stands but adding stop solution increased considerably proteinase activity (Figure 3). Correlation analysis showed that β -Glucosidase was correlated with Xylosidase ($r = 0.76^{***}$) and chitinase activity ($r = 0.46^*$). Laccase and proteinase activity was not correlated with other enzyme activities. Enzyme activities were not correlated with weight of humus.

In the mineral soil, laccase activity was the highest in native forest stand and was not significantly different in other stands (Figure 1). Chitinase activity was high for native forest (2009 flu min⁻¹), Nordmann fir (1522 flu min⁻¹) and Spruce (1427 flu min⁻¹) plantations, low for Corsican Pine (255 flu min⁻¹) and Douglas fir (306 flu min⁻¹) plantations and was intermediate for Beech (1081 flu min⁻¹) (Figure 2). β -Glucosidase activity was high for native

forest (1208 abs min⁻¹), low for Douglas fir (249 abs min⁻¹) and intermediates for other stands. Xylosidase activity was high in native forest stand (710 abs min⁻¹), intermediate in Beech, Nordmann fir, Spruce and Corsican Pine plantations and low in Douglas fir plantation (171 abs min⁻¹). Proteinase activity was not significantly different between stands but adding stop solution increased considerably proteinase activity (Figure 3). Correlation analysis showed that enzyme activities (laccase, chitinase, β -Glucosidase and xylosidase) were positively correlated between each other except proteinase. Enzyme activities were correlated neither with microbial biomass nor with weight of humus. Enzyme activities were not correlated with root weight except laccase ($r = 0.47^*$).

Relationship between enzyme activities and N availability

In the forest floor, enzyme activities were correlated neither with nitrate concentration nor with ammonium concentration of soil. In mineral soil, potential net N mineralization was not correlated with enzymatic activities. Percent nitrification was negatively correlated laccase ($r = -0.53^{**}$), chitinase ($r = -0.8^{***}$), β -Glucosidase ($r = -0.66^{***}$), and xylosidase activity ($r = -0.5^{**}$) (Figure 2).

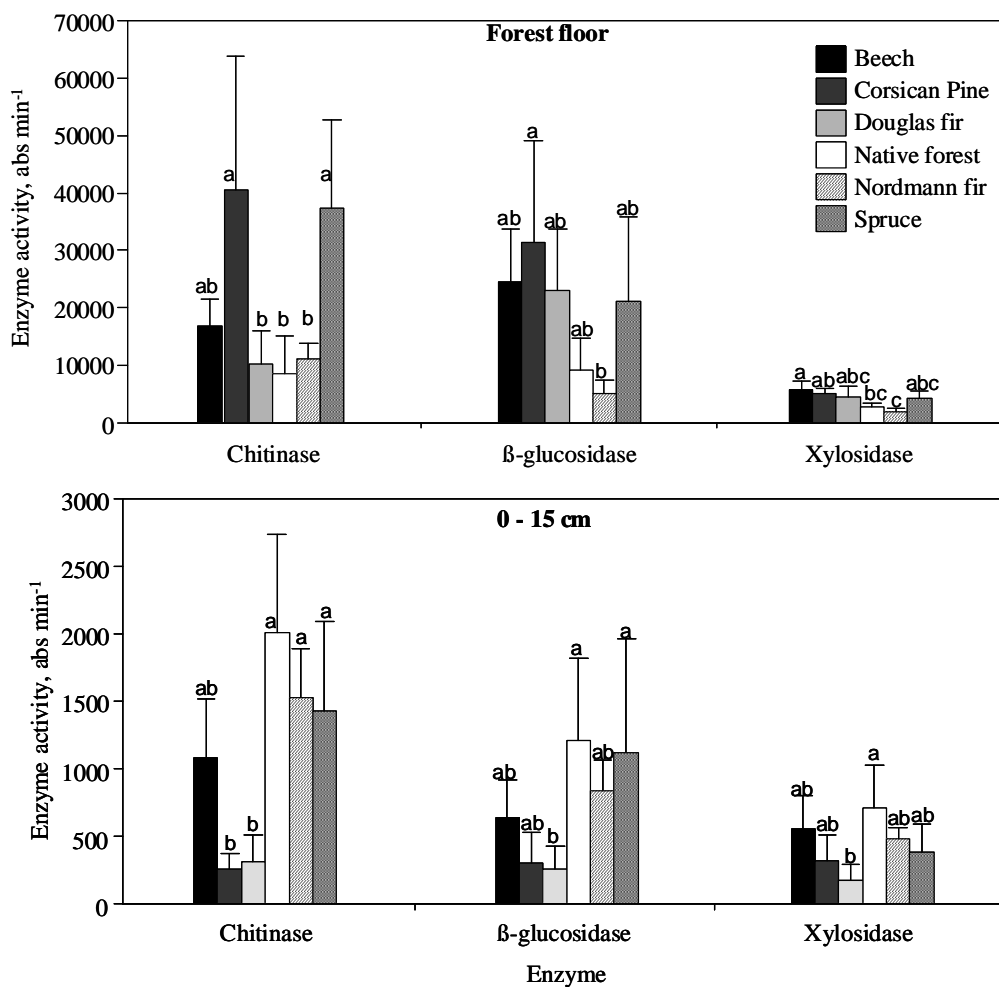
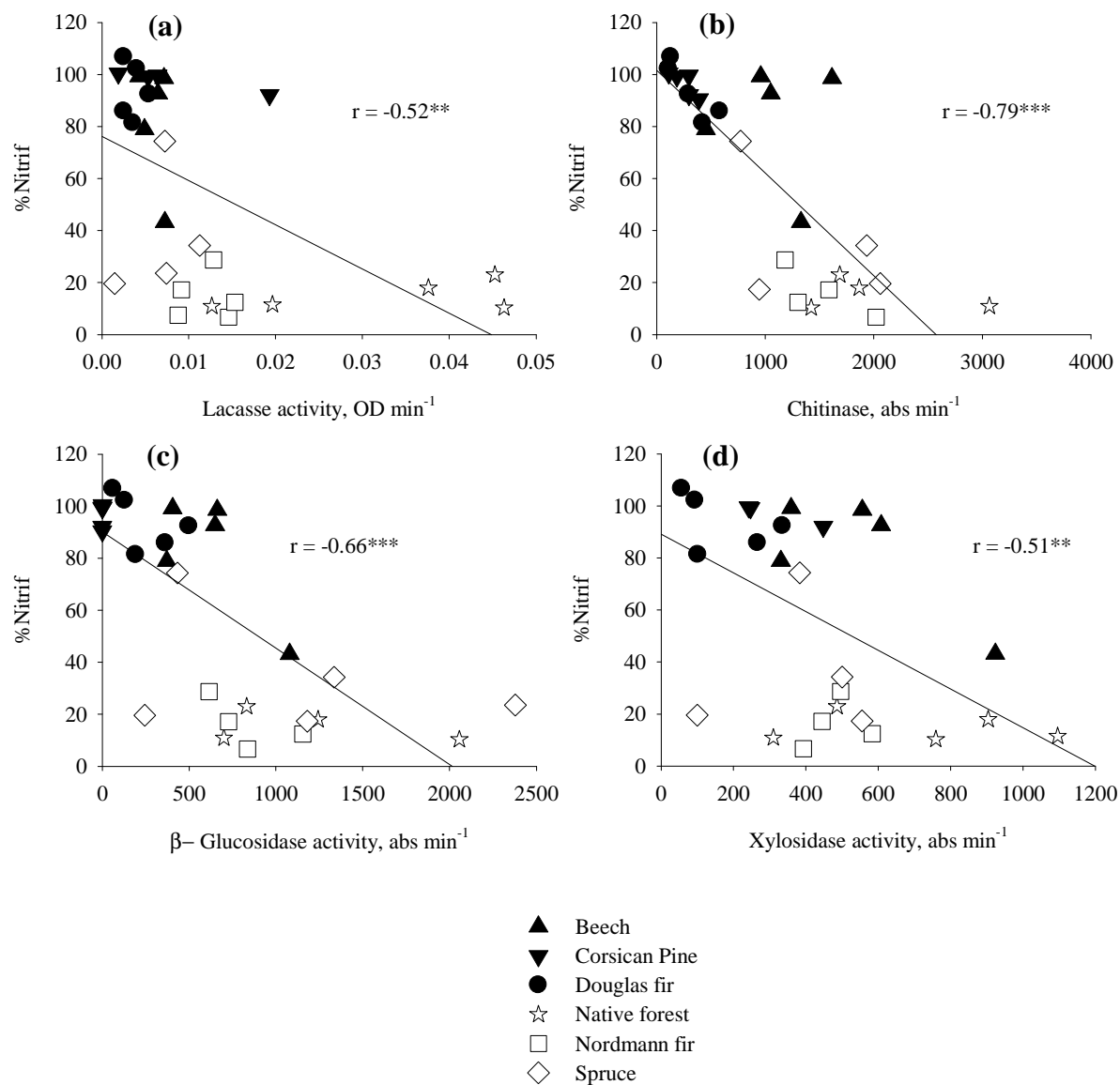


Figure 1.

Forest floor and mineral soil enzyme activities under different stands at Breuil experimental site. Histograms are means ($n = 5$) and error bars are standard deviation. One unit of enzyme activity was defined as absorbance of umbelliferone (produced from degradation of methylumbelliferone after incubation with soil solution) per min.

**Figure 2.**

Relationship between percent nitrification and (a) laccase activity, (b) chitinase activity, (c) β -glucosidase, (d) Xylosidase. Solid lines are simple regression. The symbol *** indicates a significant correlation coefficient $p < 0.001$, ** for $p < 0.01$ and * for $p < 0.05$.

Références

- Bourbonnais, R., Paice, M.G., Reid, I.D., Lanthier, P., Yagushi, M., 1995. Lignin oxidation by laccase isoenzymes from *Trametes versicolor* and role of the mediator 2, 20-azinobis (3-ethylbenzthiazoline-6-sulfonate) in kraft lignin depolymerization. *Applied and Environmental Microbiology* 61, 1876-1880.
- Brookes, P.C., Landman, A., Pruden, G., Jenkinson, D.S., 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. *Soil Biology & Biochemistry* 17, 837-842.
- Courty, P.E., Pritsch, K., Schloter, M., Hartmann, A., Garbaye, J., 2005. Activity profiling of ectomycorrhiza communities in two forests soils using multiple enzymatic tests. *New Phytologist* 167, 309-319.
- Le Tacon, F., Timbal, J., 1972. A propos des conditions écologiques des hêtraies dans le Nord-Est et le Nord-Ouest de la France. *Revue Forestière Française* 3, 187-200.
- Thimonier, A., 1994. Changement de la végétation et des sols en forêt tempérée Européenne au cours de la période 1970 - 1990. In. Université Paris XI Orsay, Paris, p. 178.
- Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry* 19, 703-707.

Mon Curriculum Vitae



Kasaina Sitraka ANDRIANARISOA

Né le 06 Juin 1982
Nationalité Malgache
Tel: 00 33 6 50 82 91 70
Mail: andrianarisoak@yahoo.fr

Docteur en Géosciences

Université Henri Poincaré Nancy I

Thèse

Ecole doctorale :

RP2E

(**R**essources **P**rocédés
Produits **E**nvironnement)

UR Biogéochimie des
Ecosystèmes Forestiers, 54280
Champenois

Sujet de thèse :

« Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : effet du type de sol et de l'essence forestière »

Directeur de thèse :

Etienne DAMBRINE : dambrine@nancy.inra.fr
Zeller BERND : zeller@nancy.inra.fr

Formations

2004 – 2005

DEA National de science du sol : École Nationale Supérieure
Agronomique de Montpellier

Encadrants : Angela BOSCH : angela.bosch@macs.udl.es

Benoit JAILLARD : benoit.jaillard@ensam.inra.fr

2003 – 2004

Diplôme d'Ingénieur Agronome (Option Agriculture tropicale)
École Supérieure des Sciences Agronomiques d'Antananarivo
Madagascar

Encadrant : défunt Pr Robert RANDRIAMIARISOA

1998

Baccalauréat série C (Mathématique et physique).

Lycée Moderne Ampetiloha (Antananarivo, Madagascar)

Expériences

Activités de recherche

2006 – 2009

Thèse de Doctorat, UR 1138 Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers, INRA de Nancy (½ Bourse ONF, ½ région Lorraine)

Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : effet du type de sol et de l'essence forestière

Analyse statistique de données ; Expérimentation sous forêt ; Cycle de l'azote ; Isotopie.

Expériences

Activités de recherche

(Suite)

2005
(6 mois)

Stage de DEA, UMR 1222 INRA – ENSAM Rhizosphère et Symbiose, Montpellier
(Boursier de l'Agence Universitaire de la Francophonie).

« *Caractérisation des paramètres racinaires liés à l'absorption du phosphore chez le blé dur (*Triticum durum*) dans la région de Camargue et Lauragais* »

➤ Culture en hydro aéroponie (au phytotron) et analyse du système racinaire (Winrhizo 2003) du blé dur.

➤ Expérimentation en agriculture biologique sur le blé dur pour la quantification de la mycorhization des racines.

2004
(6 mois)

Stage d'ingénieur, *Laboratoire de microbiologie de l'environnement* (Centre Nationale de Recherche sur l'Environnement d'Antananarivo)

« *Inoculation du riz pluvial par des extraits de solutions racinaires du riz cultivé en SRI (Système de Riziculture intensive)* »

➤ Dénombrement microbien en laboratoire (dilutions successives et mises en culture en milieu sélectif).

➤ Expérimentation agronomique au champ pour l'évaluation de l'effet d'une inoculation mixte sur la population microbienne du sol et sur l'élaboration du rendement du riz.

2003
(2 mois)

Apprentissage, *Laboratoire sol-plante de l'Ecole Supérieure des Sciences Agronomiques d'Antananarivo* (Département AGRICULTURE).

Méthode d'analyse physique (granulométrie) et chimique (matière organique et éléments échangeables) du sol.

Encadrement d'étudiants

2008
(6 semaines)

Encadrement d'un étudiant Master I de Forêt Agronomie Gestion de l'Environnement (Nancy-Université)

2007
(3 mois)

Encadrement d'un étudiant en Licence (Nancy-Université)

Stages

2002
(1 mois)

Stage de découverte d'entreprise, Société SOAVOANIO à Sambava (Nord Est de Madagascar). Exploitation d'une cocoteraie de 4761 ha : fabrication de coprah et d'huile de coprah, sélection variétale, compostage des déchets.

2001
(1 mois)

Aide en laboratoire, *Laboratoire de chimie de la société RAMA Export* (Sud Est de Madagascar) : Dosage de la concentration en soufre de la coque des letchis soufrés destinés à l'exportation.

2001
(3 mois)

Travail collectif : monographie villageoise et économie des ménages dans le moyen Ouest de Madagascar.

<h2>Compétences</h2>	<p>Conception et installation des expérimentations sur le terrain</p> <p>Expérimentation in vitro : Culture en hydro aeroponie.</p> <p>Informatique : maîtrise de SAS 9.0, SPSS 13.0 et SIGMASTAT (Logiciel de statistique) ; Maitrise du logiciel Winrhizo 2003 (analyse d'image du système racinaire).</p> <p>Compétences analytiques : Analyse chimique et granulométrique du sol, quantification des endomycorrices racinaires, mesure de l'activité enzymatique du sol, mesure isotopique au spectromètre de masse.</p> <p>Langues :</p> <p>Malagasy : langue maternelle Français : lu, écrit et parlé Anglais : lu, parlé et écrit</p>
<h2>Liste des publications</h2>	<p>Andrianarisoa K.S., Zeller B., Dupouey J.L. and Dambrine E. Comparing indicators of N status of 50 beech forests (<i>Fagus sylvatica</i>) in Northeastern France. <i>Forest Ecology and Management</i> (Acceptée pour publication après correction).</p>
<h2>Liste des communications</h2>	<p>Andrianarisoa K.S., Zeller B., Dupouey J.L. and Dambrine E. Indicators of N mineralization and nitrification in 50 Beech forest (<i>Fagus sylvatica</i>) in northeastern France. Eurosoil 2008, Vienne, Aout 2008. (Poster).</p> <p>Andrianarisoa K.S., Zeller B., Dambrine E. Tree species control nitrification ? Eurosoil 2008, Vienne, Aout 2008. (Communication orale)</p> <p>Andrianarisoa K.S., Zeller B., Dambrine E., Dupouey J. L. Respiration, minéralisation et nitrification nette de l'azote des sols dans 50 hêtraies du Nord Est de la France. 9e Journée Nationale des Etudes du Sol. Avril 2007 (Communication orale)</p> <p>Andrianarisoa K.S., Effet des essences et du type de sol sur la minéralisation et la nitrification de l'azote sous écosystèmes forestiers. Séminaire des doctorants, département EFPA (Ecologie des Forêts, Prairies et milieux Aquatiques) de l'INRA. Février 2007 (Communication orale)</p> <p>Poly F.; Andrianarisoa K.S.; Ndaw S.M.; Commeaux C.; Periot C.; Hai B.; Schloter M.; Zeller B.; Le Roux, X., Changes in the abundances of ammonia oxidizing archaea and nitrite oxidizing bacteria rather than ammonia oxidizing bacteria explained contrasting nitrification among forest ecosystems. ISME (Microbial Ecology), Australie. (Communication orale)</p> <p>Poly F.; Andrianarisoa K.S.; Ndaw S.M.; Commeaux C.; Zeller B.; Le Roux, X., Influence de différentes essences forestières sur l'activité nette, l'activité potentielle, les effectifs et la structure génétique des communautés bactériennes nitrifiantes du sol. Ecoger, octobre 2007. (Poster)</p>

Minéralisation de l'azote et nitrification dans les écosystèmes forestiers : effet du type de sol et de l'essence forestière.

L'objectif de cette thèse était d'identifier les principaux indicateurs de disponibilité de l'azote dans les sols forestiers et ensuite de déterminer les mécanismes impliqués dans le contrôle de la minéralisation de l'azote et de la nitrification par les essences forestières. Différents indicateurs de la disponibilité en azote des sols ont été comparés dans 50 hêtraies du Nord Est de la France représentant une large gamme de type de sol. L'effet des essences a été étudié sur un cambisol hyperdystric acide dans le site de Breuil (Morvan, France). Le potentiel net de minéralisation de l'azote est corrélé négativement avec le pH du sol et positivement avec le rapport C/N microbien. Le pourcentage de nitrification est fortement corrélé à une combinaison du pH avec le rapport C/N du sol ou à la composition de la végétation. Dans le site de Breuil, le pourcentage de nitrification du sol est élevé sous le hêtre, le pin laricio et le douglas tandis qu'il est très faible sous le Sapin, l'Epicéa et la forêt native (taillis sous futaie à base de hêtre et de chêne). La permutation des carottes de sols entre ces peuplements montre que sous les peuplements forts nitrifiants, la colonisation racinaire est lente et le pourcentage de nitrification est stimulé très rapidement (<16 mois). Sous les peuplements peu nitrifiants, la colonisation racinaire est très rapide mais la réduction du pourcentage de nitrification est assez lente (>28 mois). Par ailleurs, la coupe à blanc stimule très rapidement la nitrification sous la forêt native. L'ensemble de ces résultats converge vers un contrôle fort du cycle de l'azote par les racines, mais le mécanisme exact reste inconnu.

Mots clés : Minéralisation de l'azote, nitrification, types de sol, essences forestières, échanges de carottes de sol, colonisation racinaire, coupe rase.

Nitrogen mineralization and nitrification in forest ecosystems: soil types and tree species effect

The aim of this thesis was to identify the main indicators of N availability in forest soils and thereafter to determine mechanisms by which tree species control soil N mineralization and nitrification. Various indicators of N availability were compared within 50 beech forests covering a large range of soil types in northeastern France. Thereafter, the effect of six tree species was studied in an acidic cambisol hyperdystric at the experimental site of Breuil (Morvan, France). Potential net N mineralization was negatively correlated with soil pH and positively with microbial C/N ratio. Percent nitrification was strongly correlated with the combination of soil pH and soil C/N or with the combination of Ellenberg's indices of acidity and N availability based on the vegetation community composition. At the Breuil experimental site, the percent nitrification was high in beech, Corsican pine and Douglas fir plantations whereas it was very low in the Nordmann fir and the spruce plantations and the native forest stands (an old coppice with standard dominated by beech and oak). The exchange of soil cores between stands showed that under the « *High nitrifying stands* », root colonization was low and percent nitrification was quickly stimulated (<16 months). In « *Low nitrifying stands* », root colonization was very quick but percent nitrification decreased slowly (>28 months). Percent nitrification was quickly stimulated by clear felling of the native forest. Our results converge toward a strong influence of roots on the nitrogen cycle in forest ecosystems but it needs further efforts to identify the mechanism.

Keywords : N mineralization, nitrification, soil types, tree species, soil cores exchanges, root colonization, clear felling.