



Institut National de la Recherche
Agronomique Nancy et Dijon



UMR CNRS-UHP
Nancy



Convention : GIP – ECOFOR 2001-24

Contrat INRA N°1502 A

Rapport Final Juin 2004

Programme : Biodiversité et Gestion forestière
Ministères en charge de l'Agriculture et de l'Environnement

Projet : *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).*

Responsables scientifiques

Francis Andreux, Université de Bourgogne, UMR 1229 Microbiologie et Géochimie des Sols, Centre des Sciences de la Terre, Laboratoire Géosol, 6 Boulevard Gabriel 21000 Dijon
Jacques Ranger, INRA Nancy Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers 54280 Champenoux

Rédaction coordonnée par Jacques RANGER
INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers
54280 Champenoux
ranger@nancy.inra.fr

Pour citer ce document :

Ranger, J, Andreux, Bienaimé, S., F, Berthelin, Bonnaud, P., Boudot, J.P., Bréchet, C., Buée, M., Calmet, J.P., Chaussod, R., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gérard, F, Jaffrain, J, Lejon, D., Le Tacon, F., Lévêque, J., Maurice, J.P., Merlet, D., Moukoumi, J., Munier-Lamy, Nourrisson, G., Pollier, B., Ranjard, L., Simonsson, M., Turpault, M.P., Vairelles, D., Zeller, B.: *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)*. Rapport final du contrat INRA-GIP Ecofor2001-24, N° INRA 1502A. Document à distribution limitée, INRA BEF Nancy- 54280 Champenoux.



Institut National de la Recherche
Agronomique Nancy et Dijon



UMR CNRS-UHP
Nancy



Convention : GIP – ECOFOR 2001-24

Contrat INRA N°1502 A

Rapport Final Juin 2004

Programme : Biodiversité et Gestion forestière
Ministères en charge de l'Agriculture et de l'Environnement

Projet : 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).

Responsables scientifiques

Francis Andreux, Université de Bourgogne, UMR 1229 Microbiologie et Géochimie des Sols, Centre des Sciences de la Terre, Laboratoire Géosol, 6 Boulevard Gabriel 21000 Dijon
Jacques Ranger, INRA Nancy Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers 54280 Champenoux

Gestionnaire du projet :

Isabelle Martin, INRA Nancy Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers 54280 Champenoux

Participants au projet Biodiversité

- INRA Centre de Nancy Unité Biogéochimie des écosystèmes forestiers 54280 Champenoux (ranger@nancy.inra.fr),

- Biomasse et minéralomasse des peuplements ; restitution de litières : Jacques RANGER, DRI ; Dominique GELHAYE, TR, Pascal BONNAUD, AI
- Sols solides - aspect général : Jacques RANGER DRI ; Dominique GELHAYE TR, Pascal BONNAUD, AI ;
- Minéralogie des sols ; minéraux tests : Marie-Pierre TURPAULT CRI, Pascal BONNAUD AI, Dominique GELHAYE, TRex, Jacques RANGER DRI
- Altération biologique : Marie-Pierre TURPAULT, CRI, Gilles NOURRISSON, AJT
- Solutions (apports atmosphériques, solutions du sol) : Jacques RANGER, DRI ; Frédéric GERARD, Jérôme JAFFRAIN, Doctorant, Dominique GELHAYE, TR, Pascal BONNAUD, AI, Benoît POLLIER, TR. Louïsette GELHAYE TRSup, Séverine BIENAIME AI
- Paramètres climatiques et pédoclimatiques : Jacques RANGER, DRI ; Dominique GELHAYE, TR Trex
- Production nette d'azote et de carbone minéral : Bernd ZELLER, IR, Judicaël MOUKOUMI, Doctorant, Séverine BIENAIME AI.
- Modélisation bio-géochimique : Frédéric GERARD, CRI
- Mise en base de données informatique : Dominique GELHAYE, TR ; Pascal BONNAUD, AI
- Maintenance du dispositif ; prélèvements mensuels : Dominique GELHAYE, TR, Jean Pierre CALMET, CEC

- INRA Centre de Nancy : UMR Interactions Arbres Micro-organismes 54 280 Champenoux. (tel 03 83 39 40 40 - le_tacon@nancy.inra.fr)

- Inventaire mycologique, fonctions des champignons : François Le Tacon, DRE, Marc Buée, CR2, IE, Dominique Vairelles, AI.
- Isotopie : Claude BRECHET, IE, UMR EEF Nancy, François Le Tacon, DRE IaM, Bernd ZELLER, IR, UR BEF Nancy

- Groupe mycologique Vosgien, 18 bis, place des Cordeliers, 88 300 Neufchâteau.

- Taxonomie mycologique : Jean-Paul MAURICE,

- UMR 7137 CNRS-UHP LIMOS Laboratoire d'études des interactions, Minéralogie, Microbiologie, Matières organiques des sols BP 239 - 54506 Vandoeuvre (tel 03 83 51 84 01 bertelin@cpb.cnrs-nancy.fr)

- Spéciation de Al en solution : Jean-Pierre BOUDOT, CRI, Denis MERLET, AI ;
- Matière organique : fractionnement, caractérisation chimique, biodégradabilité fonctionnalité. Jacques BERTHELIN, DR1, Colette MUNIER-LAMY, CR1, Judicaël MOUKOUMI, Doctorant

- UMR 1229 Microbiologie et Géochimie des Sols INRA 117, rue de Sully 21034 Dijon (tel 03 80 69 30 90 chaussod@dijon.inra.fr)-Université de Dijon 6, Bd Gabriel 21000 Dijon (tel 03 8039 63 50 francis.andreux@u-bourgogne.fr)

- Fractionnement et fonctionnalité de la matière organique en solution : Francis ANDREUX, Pr, Jean LEVQUE MC, Magnus SIMONSSON, Post-Doctorant ;
- Biomasse et activité microbienne des sols Rémi CHAUSSOD, DRII ; Lionel RANJARD, CRII, David LEJON

Présentation générale des objectifs

Les objectifs de l'appel d'offre étaient les suivants :

- Amélioration de la connaissance dans le domaine de la structure et du fonctionnement des écosystèmes
- Amélioration de la compréhension des relations réciproques entre diversité et fonctionnement
- Identifier l'effet des actions sylvicoles et proposer des recommandations pour le maintien voire la restauration de la biodiversité.

Le projet '*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*' répond à l'appel d'offres, pour le cas particulier d'écosystèmes simplifiés qui sont comparés à l'écosystème natif, correspondant à la forêt du Morvan exploitée pendant des décennies pour le bois de chauffage et le bois d'oeuvre.

La substitution d'essence est une pratique sylvicole courante qui vise à améliorer la production de bois. Les modifications de l'écosystème sont importantes et l'enjeu est d'identifier les contraintes écologiques et environnementales associées à cette pratique sylvicole.

Les recherches en écologie quantitative doivent apporter la base de connaissance indispensable à la gestion durable multi-fonctionnelle des écosystèmes forestiers.

Le projet se focalise sur le compartiment SOL, étudié pour ses composantes inertes (solides et solutions) et vivantes (végétation, microflore globale et flore fongique).

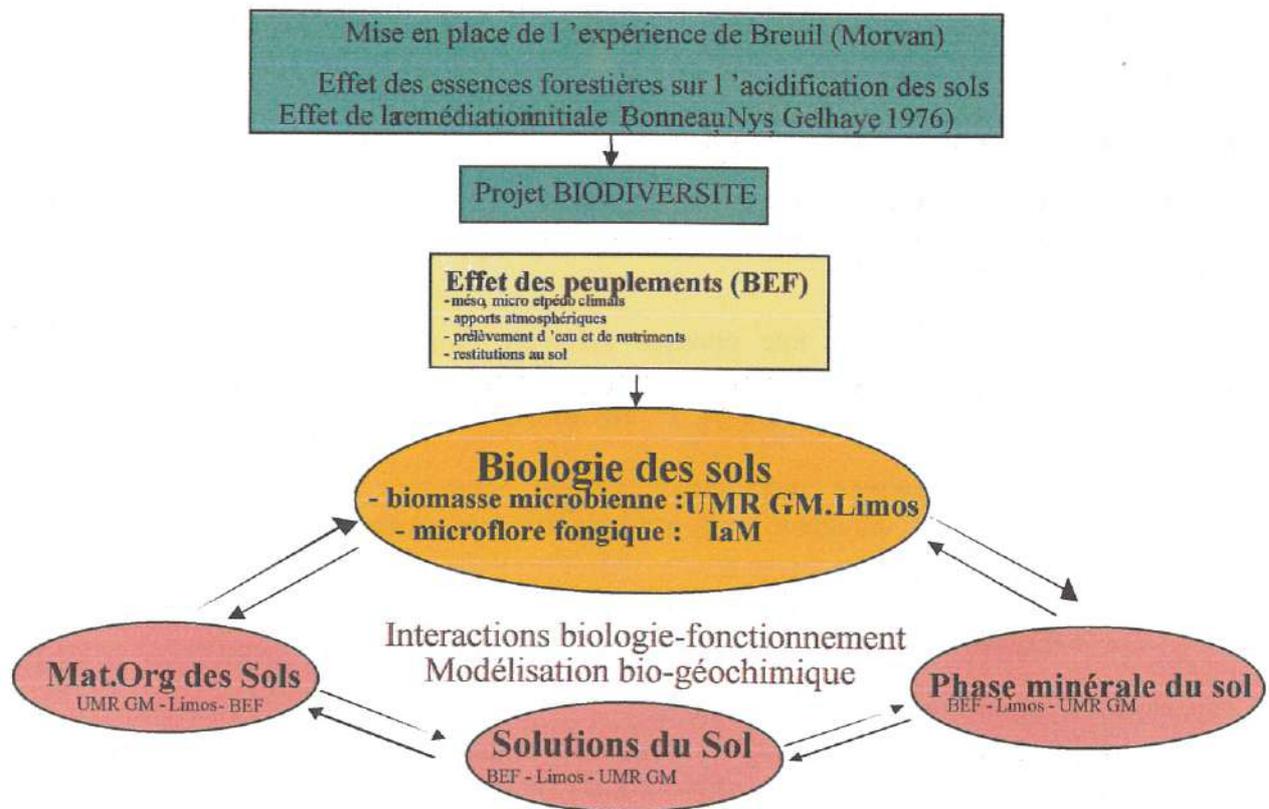
Les objectifs précis du projet sont les suivants :

- Améliorer la connaissance de la structuration de quelques populations biologiques dans le cas particulier d'un changement d'essence forestière et/ou de l'amélioration a priori de la fertilité du sol,
- Identifier les fonctions de quelques groupes biologiques,
- Identifier les relations réciproques entre les modifications de la biodiversité et le fonctionnement biogéochimique
- Apporter des informations sur la gestion durable de tels écosystèmes, visant à la conservation des différentes fonctions des sols, dans le cadre d'une amélioration de la production.

Le projet soutenu dans le cadre de l'appel d'offres 'Biodiversité et gestion forestière' n'est qu'une composante du projet général 'Effets des substitutions d'essence sur le fonctionnement de l'écosystème forestier'. Le présent rapport est le rapport final dudit projet qui n'est qu'une étape du projet général.

Ce projet s'appuie sur le site atelier de Breuil situé en forêt Domaniale de Breuil-Chenué dans le Morvan qui sera décrit par la suite. L'intérêt de cette approche est que l'ensemble des partenaires du présent projet, mais également des projets complémentaires, ont mis en œuvre leurs travaux sur des objets communs. L'Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers assure la gestion matérielle du site et son suivi de base, assurant aux partenaires un accès à la base de données générale, leur permettant de se focaliser sur leur recherche spécifique. En

retour, les différents résultats obtenus sur des objets communs, permettent leur intégration et une synthèse pluridisciplinaire. Les avancées méthodologiques récentes sont mises en œuvre dans ce projet de façon à associer dans des échelles pertinentes communes, les disciplines biologiques et biogéochimiques, autorisant une avancée significative dans le domaine de la connaissance des cycles biogéochimiques et de leur perturbation liée aux aménagements forestiers, en particulier pour la production intensive de bois.



BEF : INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers 54280 Champenoux

IaM : UMR Interactions Arbres Microorganismes INRA -UHP 54280 Champenoux ; Assoc. Mycologique de Lorraine (Neufchâteau 88000)

LIMOS : Laboratoire d'étude des Interactions Microbiologie, Minéralogie, Matières Organique des Sols CNRS 5450 Vandœuvre

UMR GM : UMR Géosol-Microbiologie INRA-Université de Dijon 6, Bd Gabriel 21000 Dijon

Figure I : Organigramme résumant les travaux réalisés dans le projet '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).'

Budget du projet '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).'

	k Francs	k Euros
CNRS-Limos	115	18
UMR Dijon	90	14
UCL	10	2
INRA IaM	85	13
INRA BEF	370	56
Total HT	670	102
Total TTC	800	122
demande HT	1740	265
demande TTC	2081	317

Structure du rapport :

I- Introduction générale sur les objectifs du projet et les participants

II- Présentation du site atelier support du projet

III- Rapports détaillés thématiques

Chapitre I : Milieu physique climat et Pédoclimat (coordonateur J Ranger BEF Nancy)

Chapitre II : végétation (coordonateur J Ranger BEF Nancy)

Chapitre III : Sols solides (coordonateur J Ranger BEF Nancy)

Chapitre IV : solutions (coordonateurs F Gérard & JRanger BEF Nancy)

Chapitre V : Mats racinaires (coordonatrice MP Turpault BEF Nancy)

Chapitre VI : Champignons (coordonateur F. Le Tacon IaM Nancy)

Chapitre VII : biodégradation des MOS (coordonateurs J Berthelin Limos Nancy & F Andreux UMR MG Dijon)

Chapitre VIII : Biomasse Microbienne (coordonateur R. Chaussod UMR MG Dijon)

IV- Synthèse des acquis dans le domaine des relations biodiversité - fonctionnement biogéochimique

V- Identification des verrous actuels et des projets complémentaires et/ou à initier

VI- Conclusion générale

II- Présentation générale du site atelier de Breuil, support des travaux scientifiques du projet 'Biodiversité'

Dominique GELHAYE, responsable du site atelier
Jacques RANGER Responsable scientifique du projet
INRA BEF Nancy

1- Généralités

Les recherches en Ecologie forestière quantitative et fonctionnelle s'appuient sur des sites ateliers expérimentaux de terrain, fortement instrumentés et suivis en continu, sur le moyen, voire le long terme. En effet, les interactions et retro-actions multiples ne peuvent être identifiées dans des systèmes 'réduits' dont l'utilisation est indispensable pour l'étude des processus élémentaires. Ces sites-ateliers correspondent à l'échelle spatiale de l'écosystème homogène pour le milieu physique et la biocénose, au sens de Odum (1970).

Compte tenu de la longévité des peuplements forestiers, et du caractère spécifique des différents stades de leur développement quant à leur relation avec l'environnement, les recherches en Ecologie forestière posent des problèmes matériels délicats. La mise en place du GIP-Ecofor puis du réseau Observatoires de Recherches en Environnement, l'ORE 'Forêts', assure la pérennité du suivi de base des sites et autorise les travaux au moins sur le moyen terme.

Deux voies sont privilégiées :

- la voie chronologique qui consiste à étudier les différents stades de développement d'un peuplement à partir de peuplements ne différant que par leur âge. Cette approche permet d'acquérir rapidement des informations sur la dynamique du fonctionnement au cours du développement du peuplement et permet d'établir des bilans courants et une extrapolation raisonnable pour la révolution forestière (Ranger et Turpault, 1999). Ces données permettent de simuler l'effet d'actions sylvicoles spécifiques sur la durabilité de l'écosystème (Ranger et al., 2003 ; Laclau et al., 2004).
- L'approche diachronique qui consiste à suivre un même peuplement au cours de son développement. Cette dernière a été très largement utilisée dans les expérimentations suivies pendant plus d'un siècle pour quantifier les effets de la sylviculture sur la croissance et la production forestière. Cette approche n'est pas indemne de critique, dans la mesure par exemple, où l'action d'un paramètre externe influençant de manière systématique ou aléatoire le comportement du peuplement, peut être très difficile à identifier et son effet difficile à isoler de la tendance évolutive normale du peuplement.

La formalisation de ces concepts et résultats dans des simulateurs globaux de fonctionnement des écosystèmes représente l'objectif à moyen terme de ces projets.

Le projet 'Biodiversité' s'appuie sur le site atelier de Breuil (Morvan) qui de par sa nature (plantations comparatives établies à partir de la même forêt native), appartient nécessairement à la deuxième catégorie, et fait l'objet d'un suivi diachronique.

Ce site expérimental a été mis en place avec le souci de pouvoir comparer des situations où seul le facteur de variation est le type d'essence. Il a été conçu de plus en faisant varier a priori la fertilité du sol, dans des traitements apportant les éléments déficients dans ce sol acide très appauvri par l'extraction de bois de chauffage, où les conifères à croissance rapide

utilisés pour augmenter la productivité biologique, devraient conduire à une dégradation de la fertilité du sol (Bonneau et al., 1977).

2- Objectifs généraux du site atelier

L'objectif général est d'étudier l'effet de la substitution d'essence sur le fonctionnement biogéochimique et biologique de l'écosystème. Les observations viseront à mettre en évidence les changements au niveau des sols (phase solide, solutions, phase minérale et phase organique) et à conclure quant aux conséquences possibles pour les différentes fonctions du sol et de l'écosystème. Les mécanismes sous-jacents seront identifiés et modélisés, et les causes, physiques (pédoclimat induit), chimiques ou biochimiques (modifications de la qualité et de la quantité des matières organiques produites), biologiques (prélèvement de la végétation, diversité et fonctionnalité des populations microbiennes et fongiques associées) seront analysées à l'échelle du sol entier et de sites fonctionnels particuliers (humus, horizons organo-minéraux, rhizosphère), et à celle de l'écosystème. Les relations réciproques entre changements biologiques et modifications du fonctionnement biogéochimique seront analysées.

Ces données permettront d'améliorer les connaissances théoriques sur les substitutions d'essence et serviront de support à au développement de modèles biogéochimiques à base mécaniste, mais également de modèles biologiques, qui pourront être validés dans les différents sites ateliers où l'information est suffisante.

Les données quantitatives issues des observations et des modèles permettront d'étayer les recommandations pour les aménagements des écosystèmes forestiers. La substitution d'essence est en effet très fréquente dans les aménagements forestiers, et il est par conséquent important d'en identifier au plus juste les effets (Augusto et al., 2001).

Les objectifs de ce site-atelier se situent sur le moyen et sur le long terme. Ce site a été installé de façon à suivre l'effet des essences sur le sol pendant une révolution complète dont la durée va dépendre du développement propre aux essences, et s'étaler environ entre 60 et 120 ans.

Le travail actuel concerne un suivi pendant une dizaine d'années au maximum en continu. Le dispositif sera maintenu en état de fonctionnement de façon à effectuer une nouvelle série d'observations après une dizaine d'années d'arrêt. L'engagement de l'ORE devrait conduire à sauvegarder l'ensemble des données acquises pendant cette première phase d'observation et la sauvegarde du dispositif et des équipements qui nécessitera des moyens humains et matériels pour une maintenance de base et pour le suivi des peuplements (mesures d'accroissement tous les deux ans et analyses foliaires).

3- Présentation du site atelier

La situation géographique : le site expérimental est situé dans les parcelles 7 et 8 de la forêt domaniale de Breuil-Chenué (Nièvre-Morvan) (coordonnées lat. 47° 18'10'', Long. 4° 4'44''). L'altitude est de 638 m et la situation morphologique locale du terrain est un plateau légèrement incliné vers le Sud .

Le climat général : la pluviométrie moyenne annuelle trentenaire à Château-Chinon est de 1280 mm (dominante hivernale, et minimums relatifs en avril et juillet), la température moyenne annuelle de 9°C (5,4°C de moyenne des minimas mensuels, et 12,5°C de moyenne des maximas mensuels) et l'ETP de 640 mm (Kessler, 1986). La pluviométrie sur le site est inférieure d'environ 20% (cf partie climat)

La géologie : le substrat géologique est constitué par le granulite leucocrate à gros grains et deux micas de la Pierre-qui-Vire, dont les compositions minéralogique et chimique sont les suivantes (Seddoh, 1973) : 23,5 % de quartz, 44 % de feldspath K, 28,5 % de plagioclase, 1,6 % de biotite chloritisée et 1,6 % de muscovite, conduisant à des teneurs de 0,5 % de MgO, 0,6 % de CaO, et 4,4 % de K₂O. Cette granulite est recouverte par une couche variable mais peu épaisse de limon éolien ; l'ensemble ayant subi une cryoturbation de surface variable mais généralisée au cours du quaternaire (Aurousseau, 1976).

Les sols : Il s'agit de sols acides et désaturés de type Alocrisols. La texture est sablo-limoneuse, souvent plus limoneuse en surface, et plus argileuse dans l'arène en profondeur. Les blocs de granulite altérée sont répartis de manière erratique avec une concentration relative aux ruptures de pente. L'humus de la forêt native est très dégradé (dysmoder épais) et une cryptopodzolisation apparaît en surface, morphologiquement marquée par un horizon brun chocolat discontinu. L'enracinement est profond. Ces sols seront étudiés en détail au chapitre III.

les peuplements : la forêt native, un Taillis-sous-futaie vieilli à réserves de hêtre (dominant) (*Fagus sylvatica* L) et de chêne (*Quercus sessiliflora* Smith) et taillis de diverses essences (*Quercus sessiliflora* Smith), *Betula verrucosa* Ehrh., *Corylus avellana* L.), a été coupée à blanc et remplacée par des plantations de diverses essences feuillues et résineuses : le chêne (*Quercus sessiliflora* Smith), le Hêtre (*Fagus sylvatica* L.), l'épicéa commun (*Picea abies* Karst.), le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco), le sapin de Nordmann (*Abies nordmanniana* Spach.), le pin laricio de Corse (*Pinus nigra* Arn. ssp *laricio* Poiret var *corsicana*).

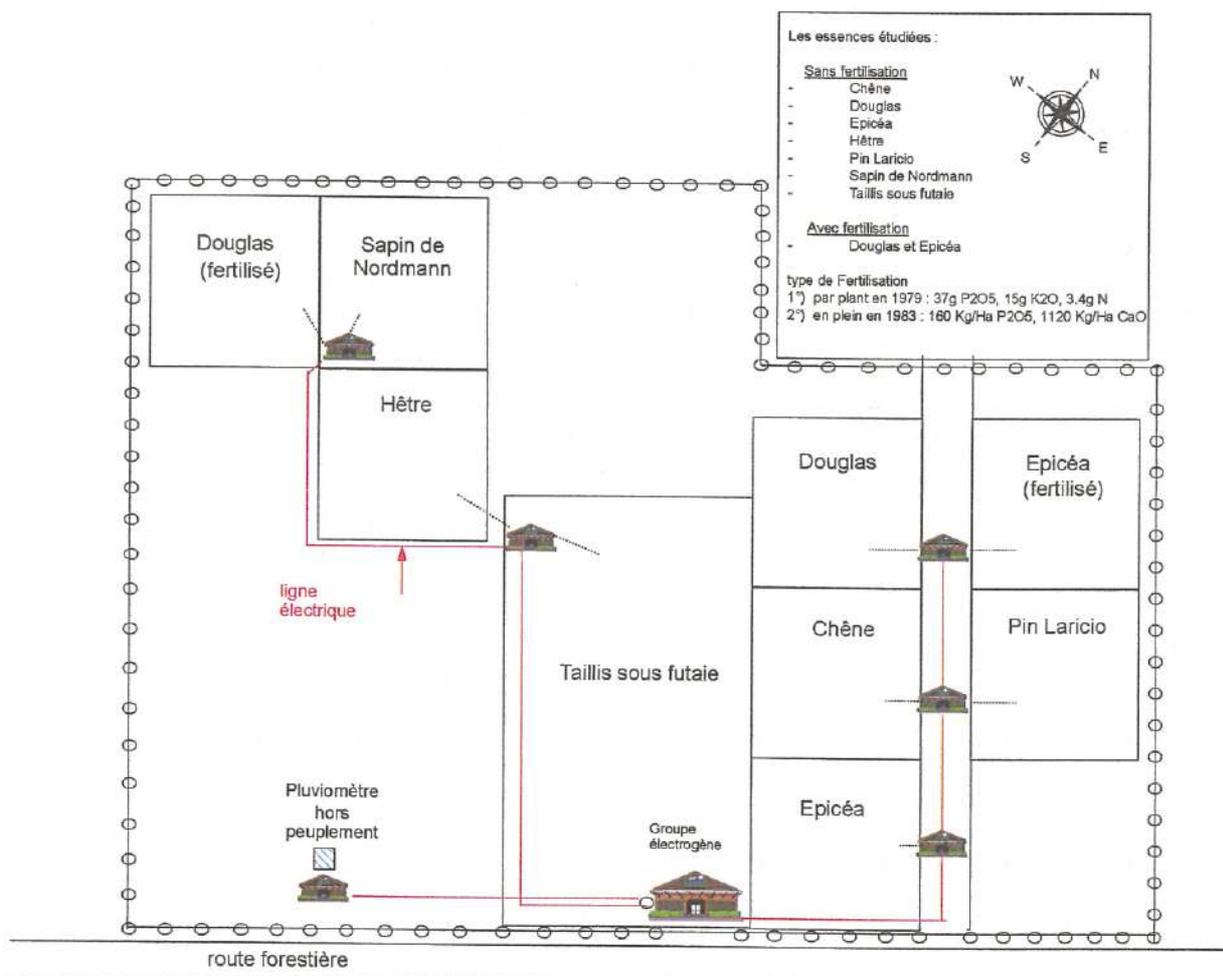
Au plan historique, la forêt native est une ancienne forêt Royale, Domaniale depuis 1789, acquise par l'Etat en 1923. Elle fût traitée au Moyen Age en futaie de fruitiers pour nourrir le bétail, puis ramenée à l'état de taillis fureté de hêtre pour l'approvisionnement en bois de la ville de Paris. Ce mode d'exploitation s'est maintenu jusqu'au début du XX^e siècle. L'évolution vers le taillis-sous-futaie a commencé au XIX^e siècle, avec une zone de 100 ha traitée en futaie (extrait de l'aménagement de la forêt de Breuil-Chenue, ONF 2003).

le dispositif expérimental : il s'agit d'un dispositif en deux 'faux' blocs comprenant chacun les traitements suivants :

- Une parcelle représentant la forêt initiale qui n'est pas un témoin expérimental puisqu'elle n'a pas subi la préparation par andainage (bloc I) ou brûlage (bloc II) des rémanents d'exploitation.
- Les cinq parcelles plantées en hêtre, chêne (densité de plantation des feuillus 15000 plants par ha), épicéa, Douglas, sapin et pin (densité de plantation des résineux 1600 plants par ha).
- Deux parcelles d'épicéa commun de Douglas fertilisées et amendées dès la plantation pour tester a priori l'effet de la remédiation à la l'acidification du sol lié à l'introduction des essences résineuses. (les traitements de fertilisation du pin et du sapin existent mais n'ont pas été instrumentées).

Le dispositif a été installé en 1976 dans le cadre d'un contrat DGRST « Modification de la fertilité des sols sous boisements artificiels de résineux purs » coordonné par Maurice Bonneau, Directeur de la Station de Recherches sur les Sols et la Fertilisation de l'INRA de Champenoux. Maurice Bonneau (Directeur de Recherches), Claude Nys (Assistant de Recherche cartographie – sols), Michel Adrian (TR terrain), Dominique Gelhaye (Adjoint terrain), Jitka Lhomme (analyste chimiste).

Chaque parcelle fait environ 10 ares. Les apports d'amendements et fertilisation sont les suivants : en 1979 (37 g de P_2O_5 , 15 g de K_2O , 3,4 g de N appliqués par plant sous forme de superphosphate triple à 45 %, sulfate de potasse et ammonitrate) et en 1983 épandage en plein de 160 kg de P_2O_5 et 1120 kg de CaO sous forme de Récalcit compacté (calcaire broyé phosphaté). La densité de plantation pour les peuplements feuillus est de 15000 plants/ha et de 1600 plants/ha pour les peuplements résineux.



Le plan de l'expérience est présenté à la **figure I-I**.

L'instrumentation : elle a été conçue pour suivre les principaux flux entrant, sortant et de transfert interne à l'écosystème, ainsi que l'accroissement des peuplements. Le **tableau I.1** résume les flux mesurés dans cette expérience et les méthodologies utilisées.

Flux mesuré	Méthode
Chutes de litière	<ul style="list-style-type: none"> - Mise en place de 5 collecteurs de 0,5 m² dans les plantations et de 10 collecteurs dans le TsF natif - Récolte tous les 3 mois (matière sèche, tri par compartiments, contenu minéral)
Prélèvement de nutriments par les arbres	- Quantification à partir de l'immobilisation moyenne annuelle et des restitutions par les litières et les pluviollessivats.
Minéralisation de la matière organique	<ul style="list-style-type: none"> - Mesures de minéralisation potentielle de C et N (nette et brute) effectuées sur des échantillons frais de sols et mis à incuber en conditions contrôlées - Mesures de biodégradation in situ : litières simples ou en mélange, substrats modèles, cellulose & lignine. - En 2004, mise en place de litière de hêtre marquée par ¹⁵N pour suivre la dynamique de décomposition dans les hêtraies (native et plantation) (Zeller et al., 2001)
Température et humidité de l'air et du sol	<p>Deux couples feuillu-résineux ont été équipés pour suivre le climat sous couvert et le pédoclimat : ce sont le Douglas et le hêtre d'une part et le chêne et l'épicéa d'autre part.</p> <ul style="list-style-type: none"> - air : une sonde à température et une sonde pour mesurer l'humidité relative ont été placées à 1,30 m du sol dans des abris normalisés. - Sol : la température est mesurée à 15 (3 répétitions), 30 (2 répétitions) et 60 cm (1 répétition) et les données collectées en station Campbell. L'humidité est mesurée à 15, 30 et 60 cm de profondeur par des guides d'onde enterrés (5 répétitions par profondeur) et reliés à une TDR Trase BE via une station de multiplexage. <p>Les mesures sont effectuées toutes les 4 heures depuis novembre 2001 après intercalibration des appareils de mesure pour la TDR.</p>
Pluies incidentes	<ul style="list-style-type: none"> - Pluviomètre avec récolte journalière d'échantillon mis en place sur une tour de 12 m, au-dessus d'un peuplement bas de Sapin de Nordmann. Un prélèvement complémentaire est réalisé dans une clairière proche (pluviomètre simple sans partiteur journalier). - Les données de la stations météorologique la plus proche seront utilisées pour
Pluviollessivats	<ul style="list-style-type: none"> - 4 gouttières de 2m par peuplement (remplacées par 4 bacs en hiver) - 10 collecteurs de ruissellement de troncs (2 fonctionnels en hiver)
Solutions du sol	<ul style="list-style-type: none"> - Litières : 2 répétitions de 5 gouttières de 50 x 4 cm par peuplement - Horizons organo-minéraux : 5 répétitions de bougies poreuses aux niveaux -15 cm ; - 30 cm ; - 60 cm dans tous les peuplements + 4 répétitions à -100 cm dans le peuplement témoin de la forêt native. - En 2002, équipement du peuplement natif en plaques lysimétriques pour suivre les solutions gravitaires (4 répétitions à 15, 30 et 60 cm de profondeur). - En 2002, équipement des mini-horizons de surface (5 et 10 cm de profondeur) par des microbougies poreuses pour suivre finement la solution du sol (4 répétitions de 8 bougies à chaque profondeur). Installations identiques en cours dans les peuplements de chêne, Douglas et épicéa. - Les solutions fortement liées seront prélevées par centrifugation d'échantillons frais dans le TsF, le hêtre et le Douglas.

La planche photo jointe en annexe présente ces matériels installés sur le site de Breuil.

Base de données : actuellement les données sont stockées pour leur majorité sous forme de fichiers Excel. Seule les données concernant les litières ont été mises en base de données ACCESS conçue par Dominique GELHAYE.

Ces données sont accessibles aux participants des projets relatifs au site de Breuil, aux projets du réseau ORE et éventuellement à d'autres projets plus généraux, moyennant le respect de règles déontologiques simples, qui consistent au minimum à citer les sources.

Historique du site : Bonneau, M., Brethes, A., Lacaze, J.F., Lelong, F., Levy, G., Nys, C. & Souchier, B. (1977) : Modifications de la fertilité des sols sous boisements artificiels de résineux purs. C.R. Fin d'Etude D.G.R.S.T. Doc à distribution limitée. Station des Sols Forestiers et de la Fertilisation, INRA-Champenoux: 88 p

Présentation du site-atelier : Ranger, J. & Gelhaye, D (2003) : Effet de l'essence forestière sur le fonctionnement biogéochimique et biologique d'un écosystème forestier. Présentation du site expérimental de la forêt de Breuil-Chenu (Morvan). Document à diffusion limitée, Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers. INRA Centre de Nancy, F54280 Champenoux.

CLIMAT : Ranger, J. & Gelhaye, D (2003) : Base de données ' Climat ' du site-atelier de Breuil (Morvan). Document à accès limité, Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers. INRA Centre de Nancy, F54280 Champenoux.

BIOMASSE FORESTIERE : Ranger, J. & Gelhaye, D (2004) : Base de données ' Biomasse et minéralomasse ' du site-atelier de Breuil (Morvan). Document à accès limité, Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers. INRA Centre de Nancy, F54280 Champenoux.

SOLS : Ranger, J., Bonnaud P. & Gelhaye, D (2003) : Base de données ' Sols ' du site-atelier de Breuil (Morvan). Document à accès limité, Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers. INRA Centre de Nancy, F54280 Champenoux.

SOLUTIONS : Ranger, J., Bienaimé, S., Bonnaud P., Gelhaye, D, Gelhaye, L. & Pollier, B. (2004) : Base de données ' Solutions ' du site-atelier de Breuil (Morvan). Document à accès limité, Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers. INRA Centre de Nancy, F54280 Champenoux.

Références bibliographiques citées

Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D. & Rothe, A. (2002) : Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. for. Sci.*, 59, 3 : (sous presse)

Aurousseau, P. (196) : Morphologie et genèse des sols sur granite du Morvan. Thèse de Docteur Ingénieur Université de Rennes ENSAR 220p.

Bonneau, M. (Coord), Brethes, A., Lacaze, J.F., Lelong, F., Levy, G., Nys, C. & Souchier, B. (1977) : Modifications de la fertilité des sols sous boisements artificiels de résineux purs. C.R. Fin d'Etude D.G.R.S.T. : 88 p.

Kessler, J., Chambraud, A (1986) : La météo de la France. Tous les climats par localité. JC. Lattès 312p.

Seddoh, F.K. (1973) : Altération des roches cristallines du Morvan. Etude minéralogique, géochimique et micromorphologique. Doctorat d'Etat. Mémoires Géologiques de l'Université de Dijon. 376p.

Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E. & Martin, F. (1998) : ^{15}N partitioning and production of ^{15}N -labelled litter in beech trees following [^{15}N] urea spray. *Ann. Sci. for.*, 55, 3 : 375-383.

Remerciements

Les projets actuels sur ce site expérimental, dont le projet 'Biodiversité', ne doivent leur existence qu'à la perspicacité et à l'objectif collectif et désintéressé, visé par Monsieur Bonneau et par le groupe de travail qu'il dirigeait à cette époque, dans le cadre des projets DGRST puis PIREN. Pussions-nous faire de même pour les générations futures en assurant ainsi une gestion durable de la recherche.

Ces recherches ne sont possibles que grâce à une poignée de personnels hautement motivés pour la mission qu'ils ont à accomplir. Dominique Gelhaye doit être particulièrement remercié pour le travail personnel accompli et la coordination efficace pour mener à bien ce chantier complexe.

Nos recherches conduisent à des quantités impressionnantes d'échantillons : que tous les analystes soient vivement remerciés pour le travail accompli, et pour celui à venir : Séverine Bienaimé AI, Jean-Pierre CALMET, CEC, Pascal Bonnaud, AI, Louisette Gelhaye, TR, Benoît Pollier TR.

Le coût élevé de telles recherches n'est possible que par l'acquisition de ressources contractuelles ; nos vifs remerciements aux bailleurs de fonds et au GIP Ecofor pour le soutien continu apporté à ce chantier.

Nous remercions également l'Office National des Forêts qui nous accueille sur ce site depuis 30 ans et facilite notre tâche.



TSF



Sapin



Chêne



Epicéa



Douglas



Hêtre



Solutions rhizosphériques



pluviomètre
hors peuplement



Capteur ammoniac



Solutions libres et liées



Ruissellement de tronc



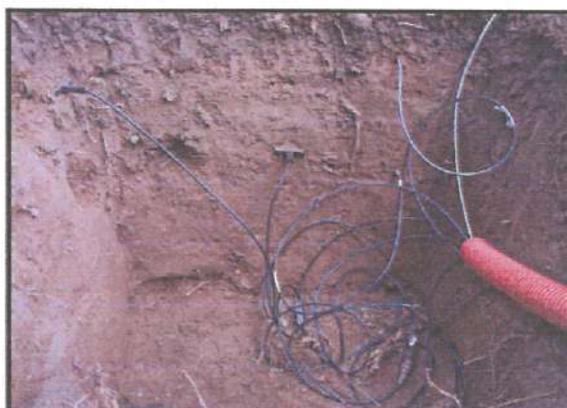
PLuiviolessivats



Récolte des litières



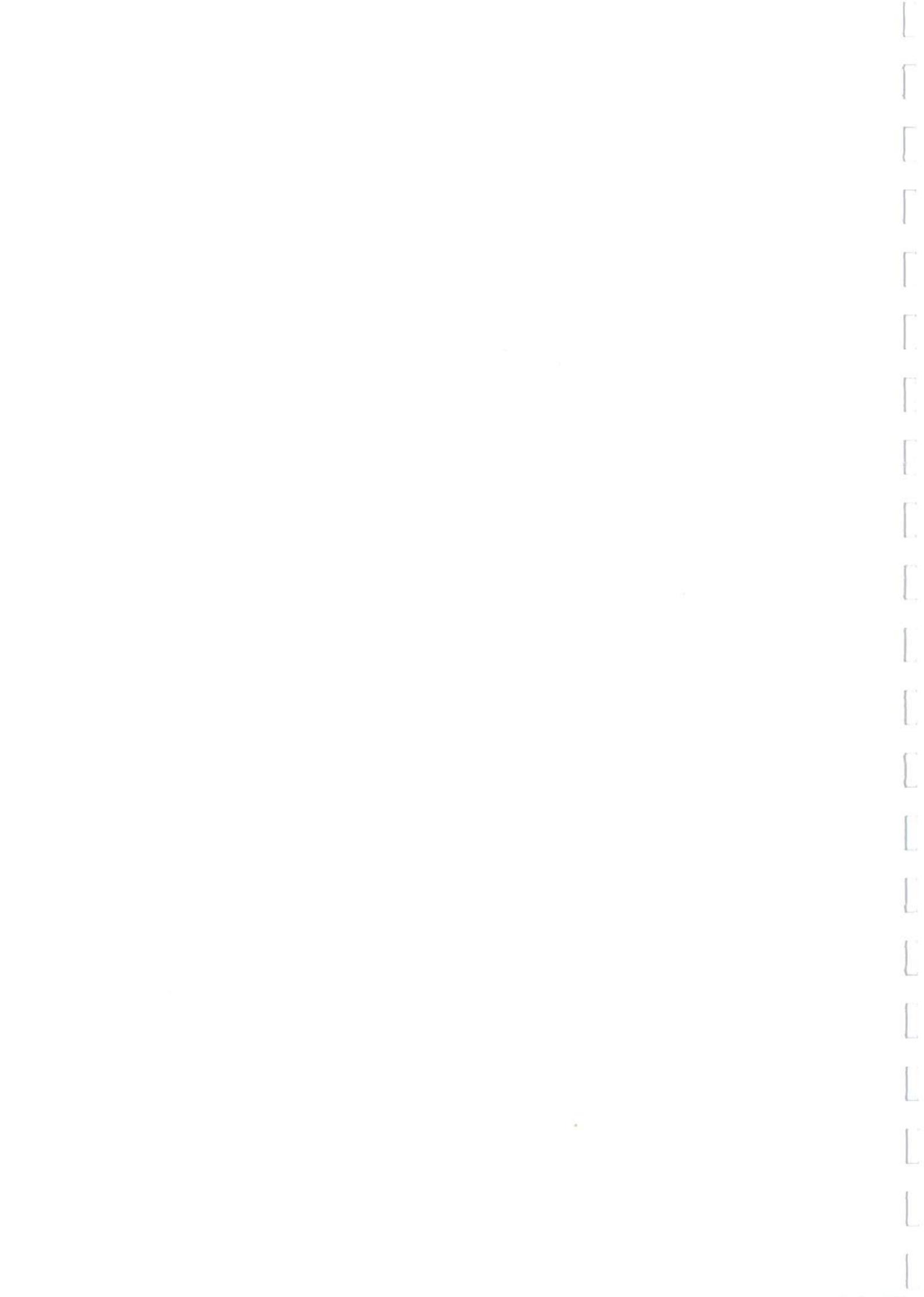
mesures d'humidité et
de température de l'air



sondes d'humidité et de température du sol



Etude de la décomposition
de la matière organique



III- Rapports détaillés thématiques

Chapitre I

Méso et pédoclimat

Dominique GELHAYE, Jacques RANGER
INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers INRA-Nancy

1- Pluviométrie

Le tableau I.2 compare la pluviométrie du site à la pluviométrie mesurée à la station météorologique la plus proche. La pluviométrie mesurée sur le site est environ 20% inférieure à cette moyenne trentenaire. On s'aperçoit entre autres que l'année 2003 n'a pas été exceptionnellement sèche au total, avec. Des pluviométries significatives ont été observées en juillet et Août 2003 (environ 75 mm).

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	cumul
Pluie mensuelle trentenaire à Château-Chinon	120	110	100	80	100	110	80	120	110	100	110	140	1280
Observation sur le site 2002	106	125	53	17	98	115	66	46	60	112	99	136	1093
Observation sur le site 2003	116	69	24	32	118	81	21	104	70	128	169	190	1121

Tableau I.2 Pluviométrie dans le Morvan ; relevé de la station météorologique de Château-Chinon (moyenne trentenaire) et observation in situ sur le site de Breuil (données en mm).

2- Interception des précipitations par les peuplements :

Ce paramètre détermine la précipitation qui atteint réellement le sol : il dépend des caractéristiques des pluies et de la structure des peuplements. Les résultats présentés au tableau I.3 pour la période du 6/11/01 au 24/02/04 font apparaître deux groupes, les sempervirents à croissance rapide et couvert fermé (épicéa et Douglas), les sempervirents à croissance plus lente (sapin de Nordmann) ou à couvert ouvert (pin Laricio) et les caducifoliés. Il faut considérer ces résultats comme provisoires.

	interception moyenne %	automne	été	hiver	printemps
épicéa non fertilisé	46	45	42	39	60
épicéa fertilisé	35	34	30	22	51
Douglas non fertilisé	45	48	39	38	53
Douglas fertilisé	44	50	36	40	51
pin Laricio	27	31	20	17	38
sapin de Nordmann	30	44	23	17	38
hêtre	29	30	31	17	37
chêne	29	28	19	30	38
Forêt native	32	34	30	21	41

Tableau I.3 : Variation saisonnière de l'interception des peuplements en fonction de l'essence.

La figure I.2 montre la variabilité des pluviolessivats en fonction de la saison et des essences.

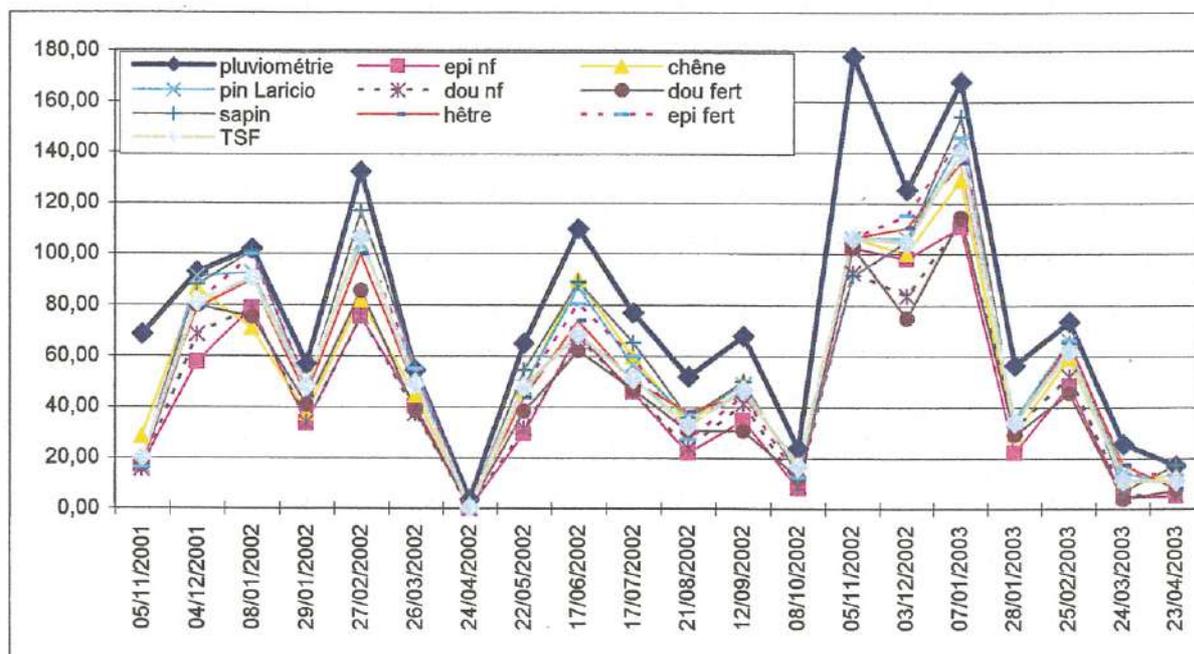


Figure I.2 ; Variation temporelle de la pluie incidente et des pluviolessivats sous les différents peuplements de Breuil.

3- Température (air et sol)

La table présente les résultats de la comparaison des observations dans deux couples de feuillu et résineux Douglas vs hêtre et épicéa vs chêne sur une période de deux ans.

Période du 25/04/2002 au 19/04/2004 moyenne des acquisitions journalières

AIR	Année			Printemps			T°			automne			hiver		
	maximum	minimum	moyenne	maximum	minimum	moyenne	maximum	minimum	moyenne	maximum	minimum	moyenne	maximum	minimum	moyenne
Epicéa	13,6a	6,8c	10c	12,9a	5a	8,7a	22,9a	14,7c	18,6b	13,6b	7,3b	10,3b	4,2a	-0,2a	1,9a
Douglas	12,5a	5,9ab	9,1ab	12a	4,6a	8,2a	21,8a	13,2ab	17,4a	12,3a	6,1a	9,1a	3,7a	-0,7a	1,4a
Hêtre	12,7a	5,5a	8,9a	12,5a	4,2a	8,1a	21,9a	13a	17,2a	12,3a	5,7a	8,8a	3,7a	-1,1a	1,2a
Chêne	13,4a	6,5bc	9,7bc	13a	4,7a	8,5a	22,4a	13,9b	18ab	13,3ab	7,1b	10b	4,3a	0a	2a
- 15 CM	Année			Printemps			T°			automne			hiver		
Epicéa	8,6a	8,1a	8,3a	6,3a	5,8a	6a	13,9a	13,4a	13,6a	10,1a	9,7a	9,9a	3,8a	3,4a	3,6a
Douglas	9,2b	8,8b	9b	7,2b	6,8b	7b	14,6b	14,1b	14,3b	10,4a	9,9a	10,2a	4,3b	4b	4,1b
Hêtre	10,4c	9,9c	10,1c	8,8c	8,2c	8,4c	15,9c	15,3c	15,5c	11,4b	10,9b	11,1b	4,9c	4,6c	4,8c
Chêne	11,1d	10,6d	10,8d	7b	6,6b	6,8b	17,6d	17,1d	17,3d	15c	14,5c	14,7c	4,5b	4,2b	4,3c
- 30 CM	Année			Printemps			T°			automne			hiver		
Epicéa	11,4c	11,1c	11,3c	9,3c	9,1c	9,2c	16c	15,7d	15,9d	12,3c	12c	12,1c	7,7d	7,5d	7,6d
Douglas	9,4a	8,9a	9,1a	7,7b	7,2b	7,4b	14,8b	14,2b	14,5b	10,4a	9,9a	10,1a	4,2a	3,8a	4a
Hêtre	10,7b	10,5b	10,6b	9c	8,9c	8,9c	15,3b	15,1c	15,2c	12c	11,8c	11,9c	6,3c	6,1c	6,2c
Chêne	9,1a	8,9a	9a	6,6a	6,4a	6,5a	13,7a	13,5a	13,6a	10,9b	10,7b	10,8b	5b	4,6b	4,9b
- 60 CM	Année			Printemps			T°			automne			hiver		
Epicéa	8,7b	8,5b	8,6b	6b	5,9b	6b	12,2a	12,1a	12,2a	10,7b	10,6b	10,7b	5,5b	5,4b	5,5b
Douglas	9,5d	9,4c	9,5c	7,4d	7,3d	7,4d	13,1b	13b	13,1b	11,1b	11b	11,1b	6c	5,9c	5,9c
Hêtre	9,2c	9,1c	9,1c	6,9c	6,8c	6,9c	12,9b	12,8b	12,8b	10,9b	10,8b	10,8b	5,5b	5,4b	5,4b
Chêne	7,9a	7,8a	7,9a	5,4a	5,3a	5,4a	12a	11,9a	11,9a	9,9a	9,8a	9,8b	4,3a	4,2a	4,2a

Tableau I.4 : Variation saisonnière de la température de l'air à 1,30m du sol sous abri et de la température du sol en fonction de l'essence.

Les résultats sont les suivants :

- Température de l'air :
 - en moyenne température plus fraîche sous les feuillus de 0,2 à 0,3 °C. Aucune différence n'apparaît sur les maximums.
 - Les observations saisonnières montrent des différences uniquement en été et en automne avec des moyennes légèrement plus fortes en été et en automne sous les résineux.
- Température du sol :
 - à 15 cm de profondeur, les températures moyennes annuelles sont plus élevées sous les feuillus de mais varie avec le couple considéré ($\Delta\text{Ch-épi} = -2,5^\circ\text{C}$ et $\Delta\text{hê-Do} = 1,1^\circ\text{C}$). Les différences portent sur les minimums et les maximums. Ces différences sont observables à toutes les saisons.
 - A 30 cm de profondeur, les données sont plus complexes à interpréter car les couples ne se comportent pas de manière homogène : les sols sous chêne sont plus frais que sous l'épicéa mais l'inverse est vrai pour le hêtre.
 - A 60 cm de profondeur, les sols sous feuillus sont plus frais que sous résineux de 0,3 à 0,5 °C quelle que soit la saison.

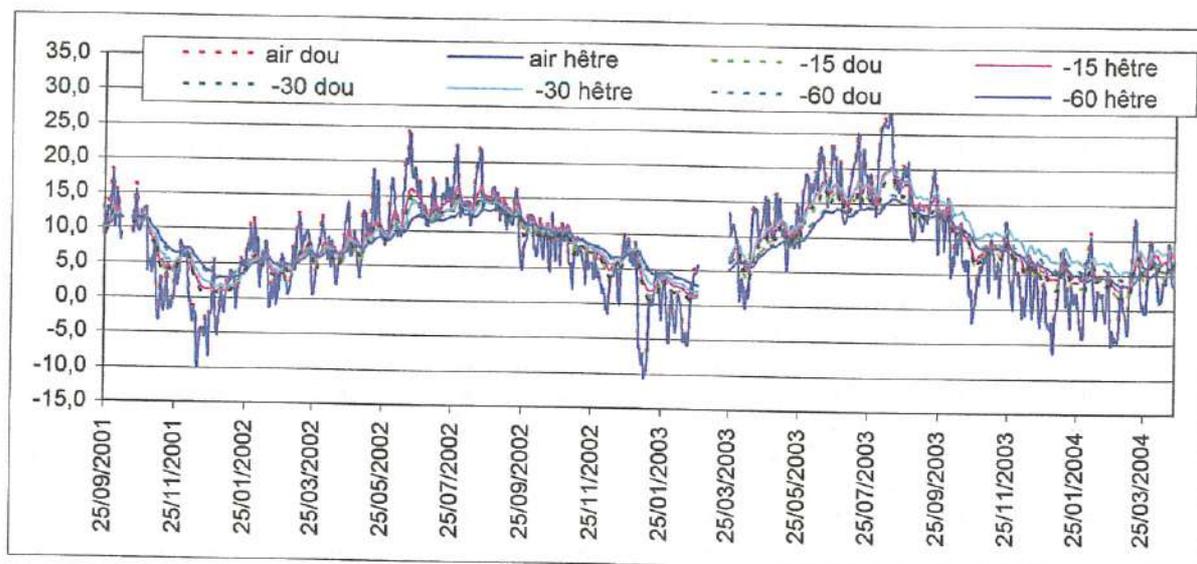


Figure I.III ; Variation de la température du sol en fonction de l'essence.

4- Humidité du sol

Parallèlement aux mesures de température, et aux mêmes profondeurs dans le sol, l'humidité a été suivie par des sondes TDR enterrées dans les couples Douglas vs hêtre et épicéa vs chêne sur une période de deux ans. Les deux appareils de mesure ont été intercalibrés ce qui élimine tout biais expérimental lié à une différence de mesure systématique entre les deux situations.

Les résultats sont consignés dans le tableau I.5 pour la période d'observation du 08/01/2003 au 19/04/2004

	-15 cm	-30 cm	-60 cm
Douglas	13 a	16,7 a	16 a
Hêtre	18 b	19,3 b	17,5 b
Épicéa	20,8 c	23,4 c	22,7 c
Chêne	22 d	24,9 d	23,5 d

Tableau I.5 : Comparaison de l'humidité du sol en fonction des essences et profondeurs de sol (humidité volumique en p100)

Les différences en essence et entre profondeurs sont toujours significativement différentes. Si on admet que le type de sol était semblable à l'origine, la conclusion est que les essences conduisent à des économies en eau très différentes dans le sol, ce qui peut s'expliquer par les besoins propres des essences pour leur transpiration, des interceptions différentes de la pluie incidente et un microclimat modifiant l'évaporation de surface.

Les résultats montrent que :

- les différences relatives montrent des humidités plus fortes sous feuillus que sous résineux,
- les différences sont plus importantes entre Douglas et hêtre (5% à 15 cm ; 2,6 % à 30 cm et 1,5 % à 60 cm) qu'entre épicéa et chêne (1,4 % à 15 cm, 1,5 % à 30 cm et 0,8 % à 60 cm),
- les différences s'amortissent avec la profondeur.

Ces données seront très importantes pour valider les sorties du modèle hydrique en construction.

La figure I.IV illustre les différences

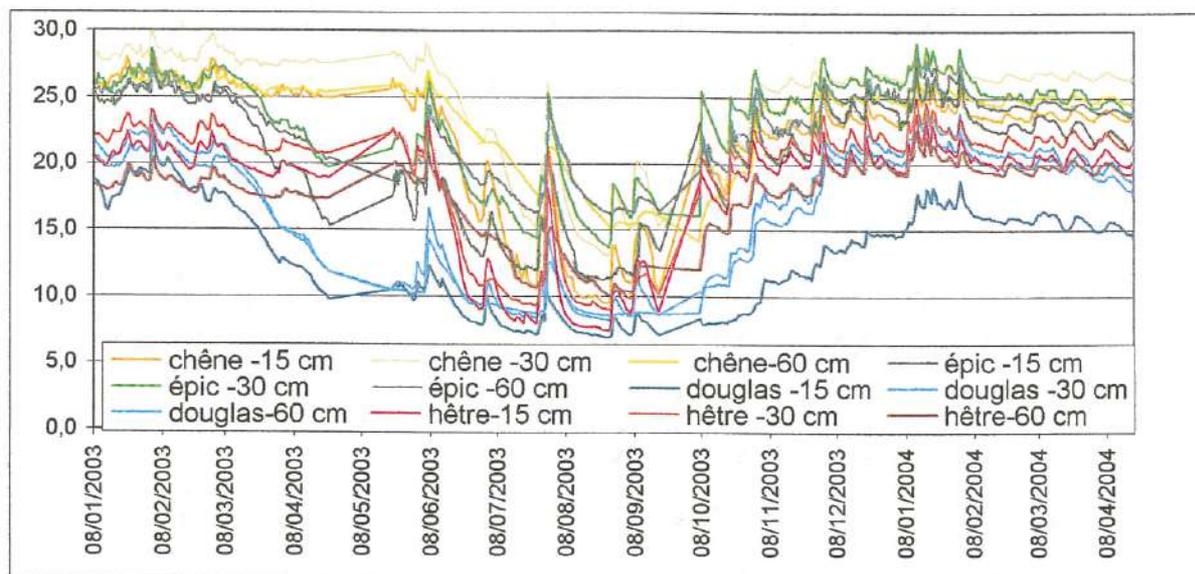


Figure I.IV : Evolution temporelle de l'humidité volumique du sol sous les couples Douglas-Hêtre et Épicéa-Chêne.

5- Conclusion

Les données actuelles portent sur une séquence temporelle d'observation relativement brève. Les conclusions ne sont donc qu'indicatives et évolueront avec la durée du suivi. Le dispositif est opérationnel, mais des imperfections apparaissent. Il faudrait en particulier augmenter le nombre de points de mesure de la température dans chacun des peuplements, et à la demande de certains collaborateurs, envisager d'équiper la forêt native pour les mesures pédoclimatiques.

Chapitre II

Effet des substitutions d'essences sur la végétation spontanée, la production et le prélèvement minéral des peuplements forestiers.

Jacques RANGER, Laurent AUGUSTO, Dominique GELHAYE, Christophe SICARD
Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers - INRA- Centre de Nancy

1- Objectifs :

Les peuplements forestiers prélèvent au sol une quantité significative d'éléments, qui correspond même dans un écosystème à l'équilibre parfait, strictement à la production de ces éléments ; ces fonctions source étant la minéralisation de la matière organique et l'altération des minéraux du sol.

Le fonctionnement des cycles biogéochimiques, fait que le prélèvement d'éléments est largement restitué au sol, en particulier par la chute des litières. Divers processus complémentaires, non mesurés dans cette étude, conduisent à une utilisation très rationnelle des ressources limitées d'éléments nutritifs contenues dans les sols. Au total, la seule immobilisation soustrait au sol les éléments nutritifs, pendant une période dépendant de la durée de vie des compartiments. Les récoltes détermineront les exportations définitives d'éléments du site.

Le rôle de la végétation spontanée ne doit pas être négligé, d'une part par le contrôle qu'elle peut exercer sur les cycles via les populations microbiennes, et d'autre part, via son prélèvement et ses restitutions d'éléments.

Les objectifs des observations concernant la végétation sont les suivants :

- Végétation spontanée : inventaire systématique des espèces de sous-bois qui sera relié à des indicateurs simples concernant le milieu
- Peuplements forestiers :
 - quantification de la fixation de carbone et de l'extraction au sol d'éléments,
 - quantification des prélèvements moyens et courants annuels en éléments nutritifs des peuplements. Cet objectif nécessite d'une part la quantification des chutes annuelles de litière et le suivi de l'accroissement courant des peuplements.
 - comparaison de l'efficacité de l'utilisation des éléments nutritifs par les peuplements pour produire la biomasse
 - examen de l'effet de la fertilisation initiale sur la croissance et le comportement actuel des peuplements

2 Matériel et méthodes

Le protocole mis au point au cours des 25 dernières années doit répondre aux objectifs spécifiques de compartimentation d'organes dont la composition chimique en éléments nutritifs varie de plusieurs ordres de grandeurs.

La démarche est la suivante (Ranger, 1981 ; Lemoine et al., 1986, Ranger et al., 1995).

- Inventaire complet annuel des peuplements (chaque arbre est marqué à 1,30m)
- Repérage des arbres partant en éclaircie
- Prélèvement destructif d'arbres répartis sur toutes les classes de circonférence en 2000 pour les Résineux (10 arbres) et en 2001 pour les feuillus (15 arbres). Ces arbres ont été pris dans les tiges éliminées en éclaircie (1).

- Mesures *in situ* des paramètres dendrométriques et des poids des différents compartiments (tronc à différentes découpes ; branches)
- Echantillonnage : prélèvement d'échantillons des différents compartiments pour les mesures d'humidité et de concentration en éléments majeurs
- Mesures des humidités et analyses chimiques totales (C, N, P, K, Ca, Mg)
- Etablissement de tarifs de biomasse et minéralomasse : recherche des lois allométriques par peuplement et comparaison des lois pour les peuplements au stade de développement comparable (feuillus d'une part et résineux de l'autre) ; comparaison des lois entre peuplements fertilisés et non fertilisés. Les lois retenues doivent être précises, non biaisées et prévisionnelles.
- Quantification des biomasses et minéralomasses compartimentées des peuplements (base surfacique = ha)

(1) les prélèvements n'ont été réalisés dans le taillis-sous-futaie dont la parcelle ne compte que peu de tiges.

3- Résultats et discussion

3.1- la végétation spontanée

Ces observations ont été réalisées par Laurent Augusto dans le cadre de sa thèse sur l'effet des essences sur les écosystèmes forestiers (1999).

L'inventaire a été réalisé dans les quatre plantations suivantes : chêne, hêtre, épicéa et Douglas. Les résultats figurent au tableau II.1

essence	strate	esp.ce	code	abondance (printemps)	abondance (t^2)
CheneS	arbre	Quercus petraea	qupe	" 5 "	" 5 "
CheneS	arbuste	Fagus sylvatica	fasy	" + "	" + "
CheneS	herbac ^e	Betula pendula	bepe	" + "	" + "
CheneS	herbac ^e	Cytisus scoparius	cyse	" + "	" + "
CheneS	herbac ^e	Deschampsia flexuosa	defl	" 2 "	" 2 "
CheneS	herbac ^e	Digitalis purpurea	dipu	" + "	" + "
CheneS	herbac ^e	Dryopteris carthusiana	drca	.	" + "
CheneS	herbac ^e	Fagus sylvatica	fasy	" + "	" 1 "
CheneS	herbac ^e	Fragula alnus	fral	.	" 1 "
CheneS	herbac ^e	Galium saxatile	gasa	" 1 "	" 1 "
CheneS	herbac ^e	Holcus mollis	homo	.	" 2 "
CheneS	herbac ^e	Pteridium aquilinum	ptaq	.	" 1 "
CheneS	herbac ^e	Quercus petraea	qupe	.	" + "
CheneS	herbac ^e	Rubus fruticosus	rufu	" 1 "	" 1 "
CheneS	herbac ^e	Sorbus aucuparia	soau	.	" + "
CheneS	mousse	Dicranella heteromalla	dihe	" + "	" + "
CheneS	mousse	Polytrichum formosum	pofo	" + "	" + "
Douglas	arbre	Pseudotsuga menziesii	psme	" 5 "	" 5 "
Douglas	herbac ^e	Quercus petraea	qupe	.	" + "
Douglas	mousse	Hypnum cupressiforme	hyeu	.	" + "
Epicea	arbre	Picea abies	piab	" 5 "	" 5 "
Epicea	herbac ^e	Calamagrostis epigeios	caep	.	" + "
Epicea	herbac ^e	Holcus mollis	homo	.	" + "
Epicea	herbac ^e	Pteridium aquilinum	ptaq	.	" 1 "
Epicea	herbac ^e	Rubus fruticosus	rufu	.	" + "
Epicea	mousse	Dicranum scoparium	disc	.	" + "
Epicea	mousse	Hypnum cupressiforme	hyeu	" + "	" 1 "
Epicea	mousse	Lophocolea bidentata	lobi	" + "	.
Hetre	arbre	Betula pubescens	bepe	" 1 "	" + "
Hetre	arbre	Fagus sylvatica	fasy	" 5 "	" 5 "
Hetre	arbuste	Fagus sylvatica	fasy	.	" 1 "
Hetre	arbuste	Quercus robur	quro	.	" 2 "
Hetre	herbac ^e	Deschampsia flexuosa	defl	" + "	.
Hetre	herbac ^e	Fagus sylvatica	fasy	.	" + "
Hetre	herbac ^e	Quercus petraea	qupe	.	" + "
Hetre	mousse	Atrichum undulatum	atun	.	" + "
Hetre	mousse	Dicranella heteromalla	dihe	" + "	" + "
Hetre	mousse	Dicranum scoparium	disc	" + "	" + "
Hetre	mousse	Hypnum cupressiforme	hyeu	" + "	" + "
Hetre	mousse	Polytrichum formosum	pofo	.	" + "

Le tableau II-2 présente la synthèse des observations sur la flore et les paramètres susceptibles d'influencer son développement.

En fait, les parcelles de Douglas et d'épicéa sont très denses et le déficit de lumière au sol pendant toute l'année explique la pauvreté de flore au sol. Pour la hêtraie et la chênaie, l'interception lumineuse ne peut pas être le facteur clé, qui doit être recherché dans les propriétés intrinsèques de la litière de hêtre (feuilles taille notable se dégradant plus difficilement que celles de chêne et formant un mulch dense).

essence	transmittance lumineuse		LFH	richesse floristique (arbustes + herbacées + mousses)	recouvrement au sol du sous-bois (arbustes + herbacées + mousses)
	moyenne	ecart-type			
	(%)	(%)	(cm)	(n)	(% ; en χ^2)
Chêne	7,4	± 0,5	4,0	16	35
Douglas	0,9	± 0,4	5,0	2	< 05
Épicéa	2,6	± 0,6	5,5	7	< 05
Hêtre	6,9	± 1,5	4,5	10	< 05

tableau II-2 : Synthèse des observations sur la flore des plantations de Breuil (Augusto, 1999)

Les peuplements ayant été éclaircis et ayant vieilli de quelques années, l'inventaire sera de nouveau réalisé au cours de l'été 2004.

32- Les peuplements forestiers

Remarque préalable : l'ensemble des données est acquis, mais la lourde charge financière que représentent les analyses chimiques ont dû être répartis sur plusieurs projets.

Le traitement des données est en cours par Christophe Sicard dans le cadre d'un stage de troisième année de l'ISARA Lyon. Laurent Saint-André dendrométricien au Cirad-Forêt collabore à ce projet.

Les résultats présentés ne sont que provisoires dans la mesure où :

- Les calculs de biomasse ont été fait avec des modèles non optimisés
- Les calculs de minéralomasse ont été fait en appliquant les moyennes arithmétiques des concentrations à la biomasse des compartiments
- Les litières ne sont mesurées que depuis 2001 et nous avons démontré que deux années de mesure ne permettent pas d'avoir une valeur moyenne représentative (Ranger et al., 2003).

321- Les relations allométriques sont en cours d'établissement : les résultats comparant le traitement fertilisé au témoin sont présentés ci-dessous.

La démarche a pour but de comparer un modèle global à modèle spécifiques établi traitement par traitement. Elle s'appuie sur une méthode statistique décrite par Laurent Saint-André (2003) La démarche est la suivante : i)- recherche de la meilleure relation pour chaque peuplement, ii)- recherche de la meilleure relation pour tous les peuplements et, iii)- comparaison entre les deux types de modèles pour détecter un possible effet résiduel sur le modèle global.

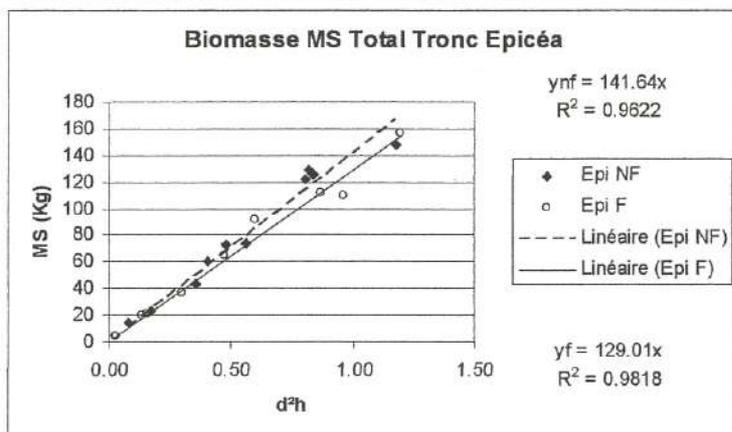
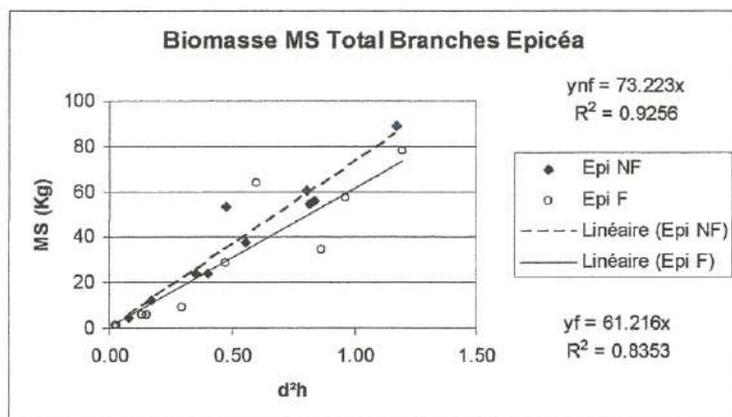
Les modèles se basent sur des régressions linéaires (relations allométriques entre le d^2h (d =diamètre à 1,30m et h = hauteur de l'arbre) et la quantité de matière sèche. Si les modèles ont un nombre identique de paramètres, il sont directement comparables, si ce n'est pas le cas (ordonnée à l'origine non nulle) on applique le test statistiques suivant : soit p_1 le nombre de paramètres du modèle 1, p_2 le nombre de paramètres du modèle 2 ($p_2 < p_1$), et n le nombre d'observations, on peut calculer la valeur F_{obs} :

$$F_{obs} = \frac{\frac{SCE_2 - SCE_1}{SCE_1}}{n - p_1}$$

Le tableau II-3 présente les résultats du test pour les branches et le tronc

		Branches			Tronc		
		MS	MS-Bois	MS-Aiguilles	MS	MS-Bois	MS-Ecorce
Modèle 2	SCE2	1957.92	723.89	573.38	1534.87	1119.30	49.93
	nb de param	1	1	1	1	1	1
Modèle 1	SCE1	1668.35	707.49	405.25	1214.42	888.72	42.55
	nb de param	2	2	2	2	2	2
	F calc	3.12	0.42	7.47	4.75	4.67	3.12
	F théo	4.41	4.41	4.41	4.41	4.41	4.41
		Modèle 2	Modèle 2	Modèle 1	Modèle 1	Modèle 1	Modèle 2

La figure II-1 présente les relations allométriques



Ces résultats montrent que la fertilisation induit des différences significatives pour les relations concernant certains compartiments, par exemple pour l'épicéa le bois de tronc et les aiguilles. Pour ce qui concerne le tronc, les caractéristiques en cause sont soit la forme de l'arbre, soit la densité du bois. Les arbres fertilisés ont à diamètre égal une biomasse inférieure aux arbres témoins. Deux hypothèses sont à explorer : une variation de la forme de l'arbre qui conduirait à une différence de volume à hauteur constante si les arbres sont par exemple plus coniques, ou une variation de la masse volumique du bois. L'échantillonnage limité ne permet pas de trancher de manière définitive. Il faudra avoir recours aux observations fines de structure des cernes des arbres fertilisés et témoins. Pour information, le Douglas a un comportement opposé, avec des arbres fertilisés plus cylindriques et une biomasse supérieure aux arbres témoin.

322 Biomasse et minéralomasse des peuplements ;

Les calculs préliminaires figurant au tableau II-4, présentent les estimations de biomasse et de minéralomasse des différents peuplements. Ces données doivent être commentées avec précaution car non définitivement validées.

Plusieurs remarques générales peuvent être faites :

- La biomasse des conifères à croissance rapide (épicéa et Douglas) est supérieure à celle des feuillus en raison de leur développement plus rapide. Le nombre de tiges par ha peut compenser la faible croissance initiale pour le hêtre (6500 tiges à 27 ans) dont la biomasse par ha est voisine de celle du Pin laricio qui ne compte que 950 tiges par ha.
- Le sapin de Nordmann a une biomasse sur pied très limitée de même que le chêne qui combine faible croissance initiale et forte mortalité juvénile (2700 tiges à 27 ans contre 16000 plantées).
- La fertilisation augmente le taux d'écorce de tronc et la masse de branches. La masse foliaire n'augmente que pour le Douglas.

		Total branches		Total Tronc		Total Arbre	Nb tiges	Nb tiges /ha	Circ moy
		Bois	Aig.	Bois	corce				
Douglas NF		35,82	16,57	166,97	24,20	243,56	95	776	808
Quantité (Kg/ha)	C	18137	8684	83619	12488	122928			
	N	107	338	36	109	590			
	P	11	14	7	12	44			
	K	85	104	53	79	321			
	Ca	82	61	37	51	230			
	Mg	14	14	10	12	50			
Douglas F		47,22	25,65	235,17	32,15	340,18	121	988	824
Quantité (t/ha)	C	24079	13210	116951	16445	170684			
	N	161	421	39	134	755			
	P	20	22	8	18	69			
	K	121	128	56	95	399			
	Ca	159	132	66	102	458			
	Mg	20	20	13	15	68			
Epic'a NF		33,14	32,53	124,66	13,89	204,23	131	1069	623
Quantité (t/ha)	C	17244	17021	62106	6978	103348			
	N	120	464	42	78	704			
	P	11	27	7	9	53			
	K	73	174	85	54	387			
	Ca	63	71	61	69	264			
	Mg	15	16	17	12	60			
Epic'a F		34,21	30,09	228,31	23,87	316,48	160	1306	685
Quantité (t/ha)	C	17205	15338	114064	11759	158366			
	N	136	377	59	129	701			
	P	19	33	15	17	83			
	K	76	150	131	78	435			
	Ca	115	194	176	274	759			
	Mg	14	16	26	18	74			
Pin laricio		19,16	7,07	96,21	13,83	136,28	116	947	773
Quantité (t/ha)	C	10252	3756	51181	7691	72880			
	N	61	113	67	63	305			
	P	6	9	6	6	26			
	K	45	53	49	34	181			
	Ca	25	7	40	17	90			
	Mg	7	4	15	6	31			
Sapin		23,94	22,59	51,67	9,41	107,62	136	1110	461
Quantité (t/ha)	C	12482	12280	26634	4845	56242			
	N	117	307	73	50	548			
	P	13	24	6	4	47			
	K	102	138	50	42	332			
	Ca	54	56	21	33	164			
	Mg	10	12	5	4	31			
Chêne		12,18		26,86	4,62	43,66	330	2694	288
Quantité (t/ha)	C	6138		13432	2376	21947			
	N	56		51	31	137			
	P	4		3	2	8			
	K	20		33	13	65			
	Ca	15		10	38	63			
	Mg	3		3	3	9			
Hêtre		35,22		109,93	8,70	153,85	827	6751	229
Quantité (t/ha)	C	17817		55289	4502	77608			
	N	139		98	75	313			
	P	11		10	4	26			
	K	60		105	21	185			
	Ca	41		68	42	151			
	Mg	7		14	4	24			

Tableau II-4 : Biomasse et minéralomasse estimées des peuplements [données en t. (MS ou kg.ha⁻¹ (éléments))].

La minéralomasse des peuplements :

- Quand les aiguilles ont été mesurées, leur minéralomasse est très élevée. Pour un élément comme l'azote, elle est du même ordre de grandeur que celle de la biomasse ligneuse aérienne totale.
- La biomasse de branches qui ne dépasse pas 20% de la matière sèche ligneuse aérienne totale chez les résineux, mais qui peut atteindre 30 % chez les feuillus, contient entre 30 et 50 % des éléments de celle-ci.
- La fertilisation augmentant en général la biomasse et les concentrations des compartiments (tableau II.5), se traduit par un accroissement de minéralomasse.
- L'efficacité de l'absorption des éléments nutritifs pour produire la biomasse par l'épicéa et le Douglas, sont manifestement différentes, et au profit du Douglas.

		Petites branches		Moy branches		Grosses branches		Souche/D7		D7/Fin	
		Bois	Aiq.	Bois	Aiq.	Bois	Aiq.	Bois	corce	Bois	corce
Douglas NF											
Concentration (pour mille)	C	500,68	526,28	505,95	525,46	507,39	519,90	500,86	516,24	495,57	500,74
	N	4,51	25,09	3,01	20,77	2,79	18,69	0,21	4,46	0,65	7,24
	P	0,45	0,88	0,31	0,81	0,28	0,92	0,04	0,50	0,10	0,80
	K	4,13	5,24	2,36	5,92	2,15	7,02	0,31	3,20	1,07	6,51
	Ca	2,21	2,77	2,34	3,37	2,25	4,30	0,22	2,10	0,31	2,87
	Mg	0,47	0,93	0,36	0,75	0,38	0,88	0,06	0,49	0,10	0,65
Douglas F											
Concentration (pour mille)	C	497,98	525,68	503,07	522,23	504,73	517,31	497,30	511,70	498,46	502,41
	N	4,67	21,73	3,46	16,77	2,98	13,94	0,16	4,15	0,71	7,03
	P	0,57	1,03	0,40	0,82	0,39	0,91	0,03	0,57	0,10	0,88
	K	3,82	5,62	2,34	4,75	2,43	5,28	0,23	2,91	0,91	5,43
	Ca	2,83	4,18	3,08	4,74	3,67	6,47	0,28	3,16	0,40	3,47
	Mg	0,45	0,92	0,40	0,70	0,44	0,83	0,06	0,47	0,10	0,65
Epicéa NF											
Concentration (pour mille)	C	504,43	517,44	501,71	522,15	507,86	518,09	498,26	501,89	494,55	510,52
	N	5,56	16,58	3,41	13,85	3,00	13,68	0,33	5,47	0,89	8,93
	P	0,62	1,03	0,33	0,81	0,25	0,74	0,05	0,60	0,12	0,91
	K	4,06	5,92	2,07	5,37	1,62	5,04	0,68	3,84	1,01	5,28
	Ca	1,62	1,54	1,62	1,93	1,92	2,82	0,49	5,05	0,43	3,18
	Mg	0,52	0,57	0,42	0,46	0,41	0,47	0,14	0,84	0,16	0,81
Epicéa F											
Concentration (pour mille)	C	501,78	515,46	503,47	510,25	506,30	508,21	499,70	492,33	494,70	502,32
	N	5,91	14,45	3,89	12,53	3,61	11,68	0,25	5,27	0,69	8,57
	P	0,76	1,18	0,59	1,14	0,45	0,94	0,06	0,69	0,13	0,97
	K	3,38	5,15	2,31	4,97	1,79	4,92	0,57	3,24	0,73	3,92
	Ca	2,88	4,42	3,52	6,45	3,29	7,40	0,77	11,61	0,70	7,46
	Mg	0,45	0,58	0,43	0,52	0,39	0,50	0,11	0,77	0,12	0,79
Pin laricio											
Concentration (pour mille)	C	530,20	533,60	535,90	531,00	535,70	528,50	532,00	556,30	527,00	537,00
	N	4,34	15,93	3,44	15,67	2,90	18,26	0,70	4,53	1,06	7,37
	P	0,41	1,19	0,43	1,20	0,26	1,24	0,06	0,39	0,13	0,76
	K	2,79	6,85	3,00	7,89	1,98	8,03	0,50	2,44	0,79	4,67
	Ca	1,04	0,96	1,22	1,08	1,39	1,14	0,42	1,21	0,40	1,77
	Mg	0,39	0,51	0,37	0,50	0,34	0,52	0,15	0,45	0,17	0,89
Sapin											
Concentration (pour mille)	C	527,50	544,90	517,90	544,10	522,60	542,80	515,40	515,10	516,00	509,00
	N	6,16	13,93	5,25	13,67	4,45	13,44	1,41	5,17	1,74	7,64
	P	0,90	1,39	0,61	1,14	0,40	0,94	0,11	0,45	0,24	0,92
	K	7,62	8,28	5,17	6,54	3,09	5,07	0,95	4,32	1,21	7,75
	Ca	2,08	2,32	2,19	2,34	2,35	2,69	0,41	3,50	0,41	2,79
	Mg	0,68	0,74	0,46	0,56	0,37	0,49	0,09	0,38	0,13	0,59
Chêne											
Concentration (pour mille)	C			507,5714		500		500,90	515,40	496,00	511,00
	N			6,00		2,87		1,77	6,48	2,50	7,31
	P			0,42		0,20		0,09	0,36	0,16	0,47
	K			1,78		1,39		1,19	2,73	1,38	2,67
	Ca			1,59		0,82		0,33	9,09	0,46	5,11
	Mg			0,33		0,21		0,10	0,61	0,15	0,63
Hêtre											
Concentration (pour mille)	C			505,8571				501,61	515,35	506,00	521,00
	N			3,95				0,82	8,02	1,06	9,64
	P			0,32				0,09	0,44	0,10	0,55
	K			1,70				0,94	2,27	0,98	2,59
	Ca			1,15				0,48	5,28	0,94	4,20
	Mg			0,20				0,13	0,38	0,12	0,44

Tableau II-5 : Concentrations moyennes des différents compartiments pour les essences de plantation (données en mg.kg⁻¹).

323- Les restitutions par les litières

Les résultats figurent au tableau II.6. Ils doivent être pris avec les précautions nécessaires dans la mesure où ils ne correspondent qu'à deux années d'observation (Ranger et al., 2003).

	chêne	Douglas F	Douglas NF	épicéa F	épicéa NF	hêtre	pin Laricio	Sapin de Nordmann	Forêt native
MS	5573	4098	4045	4721	4406	3880	4844	2989	4882
C	2937	2186	2162	2455	2337	2073	2606	1638	2571
N	68,4	44,3	64,7	40,6	48,3	58,0	57,8	36,1	50,4
P	2,9	0,4	0,3	0,3	0,3	2,7	0,4	0,1	2,8
K	8,8	7,8	7,5	11,3	10,5	10,8	11,6	4,5	12,7
Ca	21,2	37,0	26,7	53,1	12,9	12,7	7,5	6,0	16,1
Mg	4,6	2,7	3,3	2,1	2,3	2,0	1,8	1,3	3,8

F = fertilisé à la plantation ; NF = non fertilisé à la plantation ; MS = Matière sèche à 65°C

Tableau II-6 : Retombées moyennes annuelles de litière pour la période automne 2001 à automne 2003 (données en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$).

La variabilité des restitutions au sol est forte en fonction des essences, tant pour le carbone que pour les éléments. Les restitutions des feuillus tendent à être supérieures à celle des résineux. Pour l'azote, le Douglas et le pin Laricio restituent également fortement cet élément. La fertilisation diminue les restitutions d'azote, ce qui peut s'expliquer de deux façons : i- la consommation de luxe de cet élément disparaît quand la fertilité générale du sol augmente, ou ii- la production d'azote minéral du sol diminue avec la fertilité. Ce résultat doit être rapproché de ce que l'on observe dans les solutions du sol.

La fertilisation en P ne se traduit pas par un flux significatif de restitution en cet élément.

Le Douglas recycle particulièrement bien le calcium et l'effet de la fertilisation initiale est encore très visible actuellement, en particulier pour l'épicéa.

Le cas du potassium est particulier car ce sont les pluviolessivats qui restituent le plus cet élément au sol, et les résultats ne sont pas encore disponibles. La litière ne représente qu'un flux 'résiduel'.

324- Le prélèvement d'éléments nutritifs

Le prélèvement au sol a été calculé à partir des données actuelles, selon la formule :

Prélèvement = Immobilisation + restitutions (Ranger et Bonneau, 1984).

L'immobilisation moyenne annuelle dans la biomasse ligneuse a été calculée. La récréation de K a été estimée à partir de la littérature. Il ne s'agit donc que d'une estimation qui devra être affinée, i- par le calcul de l'immobilisation courante, - ii la mesure du pluviolessivat de K, et, iii- celle des restitutions de litière sur une période autorisant une estimation correcte de la moyenne annuelle. Les résultats figurent au tableau I.7.

Malgré les précautions à prendre pour l'interprétation des résultats, il ressort clairement de ce tableau que le prélèvement au sol est très voisin pour des essences à croissance rapide, épicéa (175 t de MS ligneuse sur pied) et Douglas (225 t de MS ligneuse sur pied), et les feuillus à croissance beaucoup plus lente, hêtre (155 t de MS ligneuse sur pied) et chêne (45 t de MS ligneuse sur pied). L'efficacité des feuillus pour produire la biomasse est nettement plus faible que celle des résineux, mais les stades de développement étant très différents, il est actuellement difficile de les comparer. Le Douglas et l'épicéa sont probablement proche de leur accroissement courant maximum, alors que les feuillus ne devraient atteindre que dans une trentaine d'années.

	immobilisation	r ^{cr} tion	liti,re	pr ^l ,vement
Douglas NF				
N	10,5	22,5	64,7	75,2
P	1,2		0,3	1,5
K	9,0		7,5	39,0
Ca	7,1		26,7	33,8
Mg	1,5		3,3	4,8
Douglas F				
N	13,9	23,4	44,3	58,2
P	1,9		0,4	2,3
K	11,3		7,8	42,5
Ca	13,6		37,0	50,6
Mg	2,0		2,7	4,7
Epic^a NF				
N	10,0	31,5	48,3	58,3
P	1,1		0,3	1,4
K	8,8		10,5	50,8
Ca	8,0		12,9	20,9
Mg	1,8		2,3	4,1
Epic^a F				
N	13,5	33,9	40,6	54,1
P	2,1		0,3	2,4
K	11,9		11,3	57,1
Ca	23,5		53,1	76,6
Mg	2,4		2,1	4,5
Pin laricio				
N	8,0	34,8	57,8	65,8
P	0,7		0,4	1,1
K	5,3		11,6	51,7
Ca	3,4		7,5	10,9
Mg	1,2		1,8	3,0
Sapin				
N	10,0	13,5	36,1	46,1
P	1,0		0,1	1,1
K	8,1		4,5	26,1
Ca	4,5		6,0	10,5
Mg	0,8		1,3	2,1
Ch^{ne}				
N	5,5	26,4	68,4	73,9
P	0,3		2,9	3,2
K	2,6		8,8	37,8
Ca	2,5		21,2	23,7
Mg	0,4		4,6	5,0
H^{tre}				
N	12,5	32,4	58,0	70,5
P	1,0		2,7	3,7
K	7,4		10,8	50,6
Ca	6,0		12,7	18,7
Mg	1,0		2,0	3,0

Tableau I.7 : Estimation du pr^lvement moyen annuel des diff^{er}ents peuplements (donn^{ees} en kg.ha⁻¹.an⁻¹).

325- Indice d'efficacité des éléments nutritifs pour produire la biomasse

Un indice d'efficacité des éléments pour produire la biomasse a été calculé comme le rapport de la biomasse aérienne ligneuse totale à l'immobilisation des éléments dans le même compartiment.

Cet indice varie fortement avec les peuplements : les essences dont la vitesse de développement est la plus lente sont les moins efficaces (feuillus et sapin de Nordmann) : il est peu probable que cela évolue fortement avec le stade de développement mais cela reste à vérifier. Les peuplements fertilisés sont plus efficaces que les peuplements non fertilisés pour les éléments non apportés en fertilisation (N, K et Mg), l'inverse est vrai pour P et Ca, apportés en fertilisation

	Douglas NF	Douglas F	Epicéa NF	Epicéa F	Pin Laricio	Sapin de Nordmann	chêne	hêtre
N	0,90	0,94	0,72	0,88	0,67	0,35	0,32	0,49
P	7,61	6,75	6,44	5,70	7,40	3,71	5,17	6,03
K	1,05	1,16	0,81	1,00	1,01	0,44	0,67	0,83
Ca	1,34	0,96	0,89	0,51	1,57	0,79	0,69	1,02
Mg	6,31	6,45	3,92	4,90	4,64	4,55	4,74	6,36

Tableau I-8 : Indice d'efficacité des éléments nutritifs pour produire la biomasse ligneuse en fonction des essences (données exprimées en t de biomasse produite par kg d'élément immobilisé).

326- Diagnostic foliaire de la nutrition des peuplements

Les analyses foliaires réalisées annuellement conduisent au diagnostic suivant (tableau I-9) :

- Les feuillus présentent une nutrition azotée et potassique très correcte, mais qui est limite pour P, Ca et Mg.
- Les résineux montrent une nutrition optimale pour N, K, Ca et Mg, mais limite pour P. La fertilisation se traduit par une diminution de la concentration en azote et phosphore et une augmentation de la concentration en Ca pour le Douglas, et une diminution de la concentration en N, K et Mg et à une augmentation de la concentration en P et Ca pour l'épicéa. Il semblerait que la nutrition azotée devienne limitante pour les peuplements fertilisés, ce qui n'est pas extraordinaire dans un milieu où les humus se décomposent en moyenne assez mal et où l'apport d'un mono-élément.

prélèvement du 07/10/2003	N	C	P	K	Ca	Mg
sapin	13,6	522	1,22	9,85	0,945	0,669
pin	15,4	512	1,15	7,17	0,977	0,674
épicéa non fertilisé	15,1	520	1,11	7,34	1,44	0,709
épicéa fertilisé	13,7	518	1,29	6,74	2,95	0,567
douglas non fertilisé	18	523	0,994	6,77	2,26	1,08
douglas fertilisé	15,5	518	0,949	6,56	3,09	1,3
prélèvements du 08/03						
hêtre plantation	25,2	529	1	8,24	2,33	0,495
chêne plantation	23,9	510	1,16	8,52	2,75	1,2
tsf chêne	23,5	509	1,19	9,22	2,9	1,15
tsf hêtre	23,2	517	1,03	9,51	2,28	0,844

Tableau I-9 : Analyses foliaires des feuilles et aiguilles de l'année 2003 (données en g.kg⁻¹).

4 Conclusions

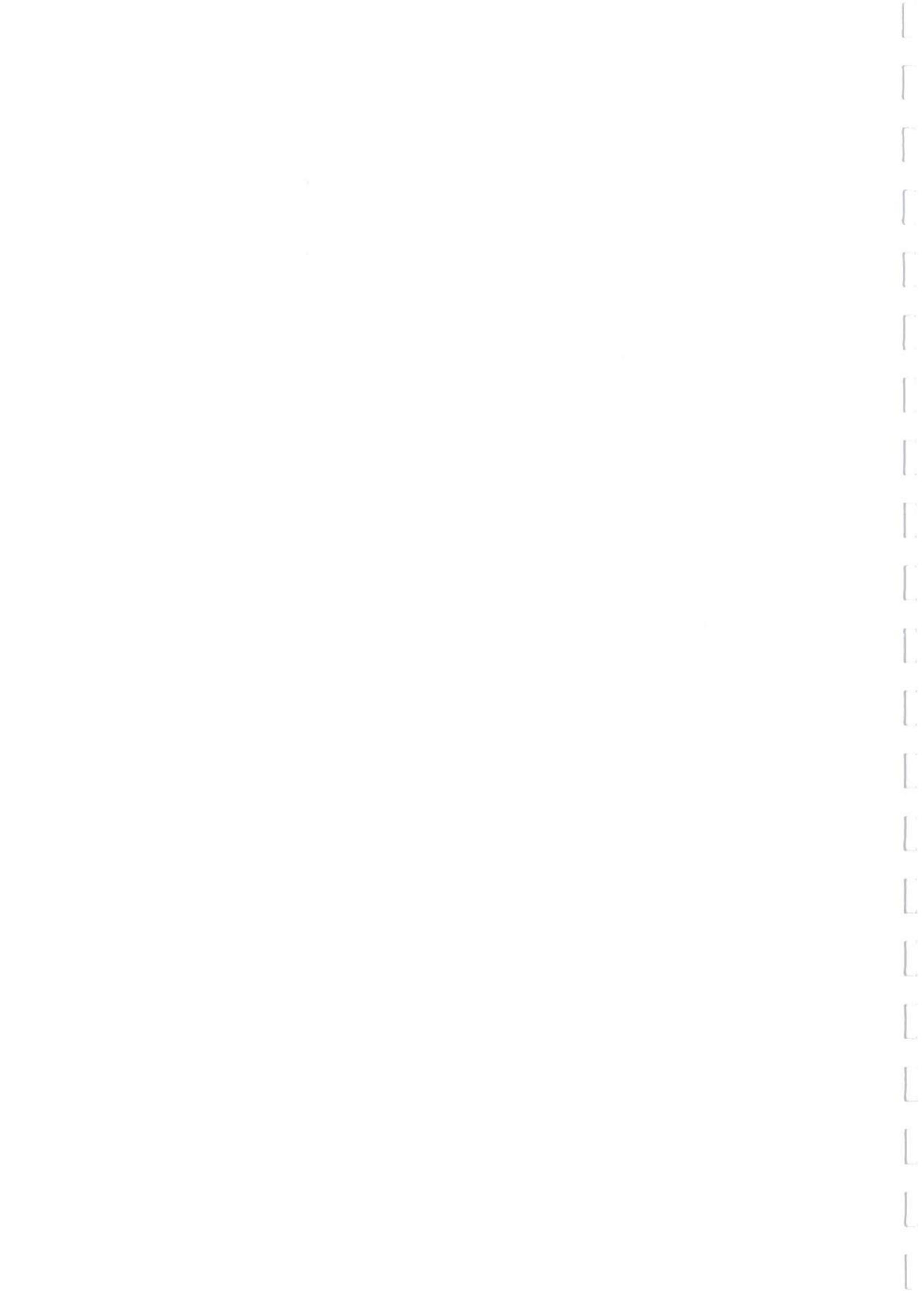
Ces premiers résultats permettent de quantifier les stocks de carbone et d'éléments dans les différentes plantations forestières.

Le prélèvement et l'immobilisation minérale des peuplements peuvent être quantifiés, ainsi que les exportations par les récoltes.

Toutefois, les interprétations doivent être faites avec les précautions soulignées car les peuplements ne sont pas tous au même stade de développement.

5- Références bibliographiques

- Augusto, L. (1999) : Étude de l'impact de quelques essences forestières sur le fonctionnement biogéochimiques et la végétation de sols acides. Thèse de doctorat de l'Université Henri Poincaré, Nancy I en sciences de la terre. Champenoux : Institut de la Recherche Agronomique de Nancy : 90 p. + annexes.
- Ranger, J. (1981) : Étude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de Pin laricio de Corse dont l'un a été fertilisé à la plantation. Ann. Sci. for., 38, 1 : 127-158
- Ranger, J. & Bonneau, M. (1984) : Effets prévisibles de l'intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêt. I. Le cycle biologique en forêt. Rev. for. fr., XXXVI, 2 : 93-112
- Ranger, J. Gérard, F., Lindemann, M., Gelhaye, D. & Gelhaye, L. (2003) : Dynamics of litterfall in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stands in the Beaujolais mounts (France). Ann. for. Sci, 60, 8 : 475-488.
- Lemoine, B., Gelpe, J., Ranger, J. & Nys, C.. (1986) : Biomasses et croissance du pin maritime. Étude de la variabilité dans un peuplement de 16 ans. Ann. Sci. for., 43, 1 : 67-84.
- Ranger, J., Marques, R., Colin-Belgrand, M., Flammang, N. & Gelhaye, D. (1995) : The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. For. Ecol. Manage., 72, 2-3 : 167-183.
- Saint-André L., Mabilia A., N'Thongo A., Nouvellon Y., Jourdan C., Roupsard O., Deleporte Ph., Hamel O. 2004. A complete set of weighted equations taking stand age into account for above- and below-ground biomass of an Eucalyptus hybrid in Congo. Forest Ecology and Management (in press)



Chapitre III

Les sols : caractérisation détaillée de la phase solide

Jacques RANGER, Pascal BONNAUD, Jean-Pierre CALMET, Dominique GELHAYE, Marie FORET. Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers - INRA- Centre de Nancy

1 Objectifs

Le sol intègre les multiples modifications du fonctionnement des écosystèmes forestiers liés aux aménagements forestiers : extraction des peuplements, régénération, substitution d'essence. Les paramètres physiques (mésos et pédo-climat), le prélèvement d'eau et d'éléments nutritifs, la restitution par les litières, la biodégradation des matières organiques, le contrôle et la régulation de l'activité biologique sont affectés.

La phase solide possède cependant une 'inertie' importante aux variations de tous ordres, mais en fonction de paramètres intrinsèques de type 'pouvoir tampon', le sol est susceptible d'évoluer plus ou moins rapidement, et des seuils peuvent être franchis, conduisant à des comportements nouveaux, très généralement moins favorables que ceux correspondant à l'état précédent : c'est la notion de charge critique tolérable, élargie par rapport à la seule notion d'apports de protons.

L'expérience de Breuil a été mise en place sur des sols relativement pauvres à pouvoir tampon limité, dans une zone climatique où la décomposition de la matière organique est ralentie, et où les essences acidifiantes peuvent potentiellement conduire à une régression de la fertilité du sol (Bonneau et al., 1977). L'amélioration *a priori* du sol par fertilisation permet de tester le paramètre 'niveau de fertilité' du sol.

Les objectifs des travaux sur le sol sont les suivants :

- Caractériser les sols et leur fonctionnement pédogénétique actuel, en particulier lié au changement d'essence.
- Quantifier les stocks d'éléments et la biodisponibilité des éléments nutritifs en fonction des essences

2 Matériels et méthodes

Les sols ont été décrits à partir d'une fosse pédologique située au centre de chacune des placettes. La stratégie et la méthode d'échantillonnage ont été guidées par les contraintes suivantes :

-la taille des placettes (10 ares) qui ne permet pas de faire de nombreuses fosses,
- la variabilité spatiale habituelle des sols forestiers qui oblige à réaliser un nombre important de répétitions pour que la différence éventuelle induite par les essences soit quantifiable avec les méthodes utilisées. Les sites du Donon et de Vauxrenard ont permis fixer à une quinzaine le nombre de profils à prélever pour que les différences présumées soient statistiquement significatives (Bonneau et al., 2000, Ranger et al., 2003).

-la structure spatiale secondaire, éventuellement induite par la préparation du site pour les plantations (ici l'andainage).

L'échantillonnage réalisé suivant une grille systématique à peu près carrée de 6x6m, en mai et juin 2001, a porté sur 16 profils dans les plantations et 20 dans le TSF du seul bloc I, soit environ 1150 échantillons (figure III.1). Les prélèvements volumétriques ont été effectués à l'aide d'un gabarit rigide de 15x15x5 cm pour les prélèvements superficiels ([0-5], [5-10], [10-15] cm) puis au carottier pour les profondeurs supérieures. Ce prélèvement systématique a l'avantage de la simplicité matérielle pour prélever, mais également pour le traitement des

données ; il peut être inadapté si des horizons correspondant à des processus spécifiques ne possèdent pas de limites systématiques, ce qui est le cas des horizons de surface souvent discontinus.

Tous ces échantillons ont été conditionnés de la manière suivante : tamisage à 2mm et pesée des fractions terre fine et refus pour déterminer le taux de terre fine qui va servir aux calculs quantitatifs.

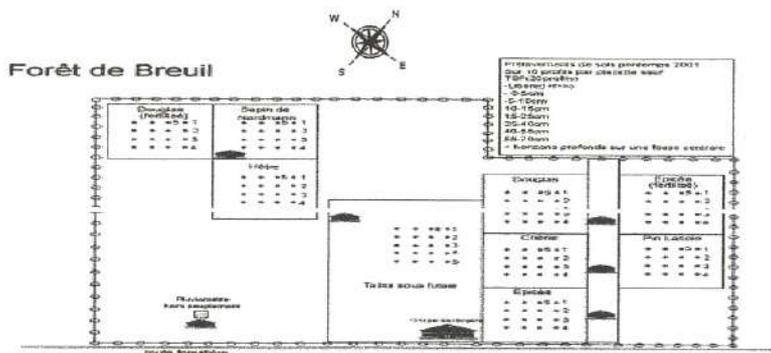


Figure III.I : Dispositif expérimental et implantation des prélèvements de sol.
Le tableau III.1 résume les analyses réalisées sur la terre fine inférieure à 2 mm

Paramètre déterminé	Echantillonnage
Echantillons prélevés	Plantations (8) 16 points ; TsF 20 points litière + 7 profondeurs [0-5], [5-10], [10-15], [15-25], [25-40], [40-55], [55-70] + 1 fosse centrale jusqu'à la roche mère altérée
Analyses physiques (1) I- densité apparente II- taux de cailloux III- granulométrie	Tous les échantillons Tous les échantillons 4 profils par placette (3, 7, 11, 15) + prof.
IV- pHeau et pH KCl (1)	Tous les échantillons
P extractible méthode Duchaufour & Bonneau '1959) (2)	Tous les échantillons
Eléments échangeables (1) V- CEC effective (KCl + NH4Cl) VI- Eléments échangeables	Tous les échantillons Tous les échantillons
Eléments libres (1) - CBD - Tamm (oxalate) - Tamura (tricitrate) - Pyrophosphate	8 profils (2, 3, 6, 7, 10, 11, 14, 15) [0-15 cm] 4 profils (3, 7, 11, 15) [15-70 cm] horizons profonds >70 cm sur les ech de le fosse centrale
Eléments totaux C, N, P, K Ca, Mg (2) C, N, P, K Ca, Mg + Si, Al, Na, Fe, Mn (2) Corg et Norg (2) 54 éléments (3)	Litières (50% des échantillons) Litières (échantillons Moyens) Tous les échantillons [0-40cm] + fosse central pour [>40 cm] Sol 'minéral' 2 profils (7, 11) + horizon prof fosse centrale

(1) INRA BEF ; (2) INRA Arras ; (3) CRPG-CNRS Nancy

Le traitement des données a été réalisé avec les objectifs suivants :

- validation de la base de données qui compte environ 35 000 déterminations
- test de l'homogénéité spatiale du site du site à partir des invariants (granulométrie, taux de cailloux en particulier)
- test de l'effet de l'andainage sur la structuration spatiale des sols
- test de la structuration spatiale des données par semi variogramme de façon à adapter le traitement statistique des données,
- identification de l'effet des essences sur la phase solide des sols à partir des données analytiques brutes et de variables secondaires calculées,
- calcul des réserves des sols et de leur disponibilité potentielle pour la nutrition des arbres.

3 Résultats et discussion

3.1 le type de sol

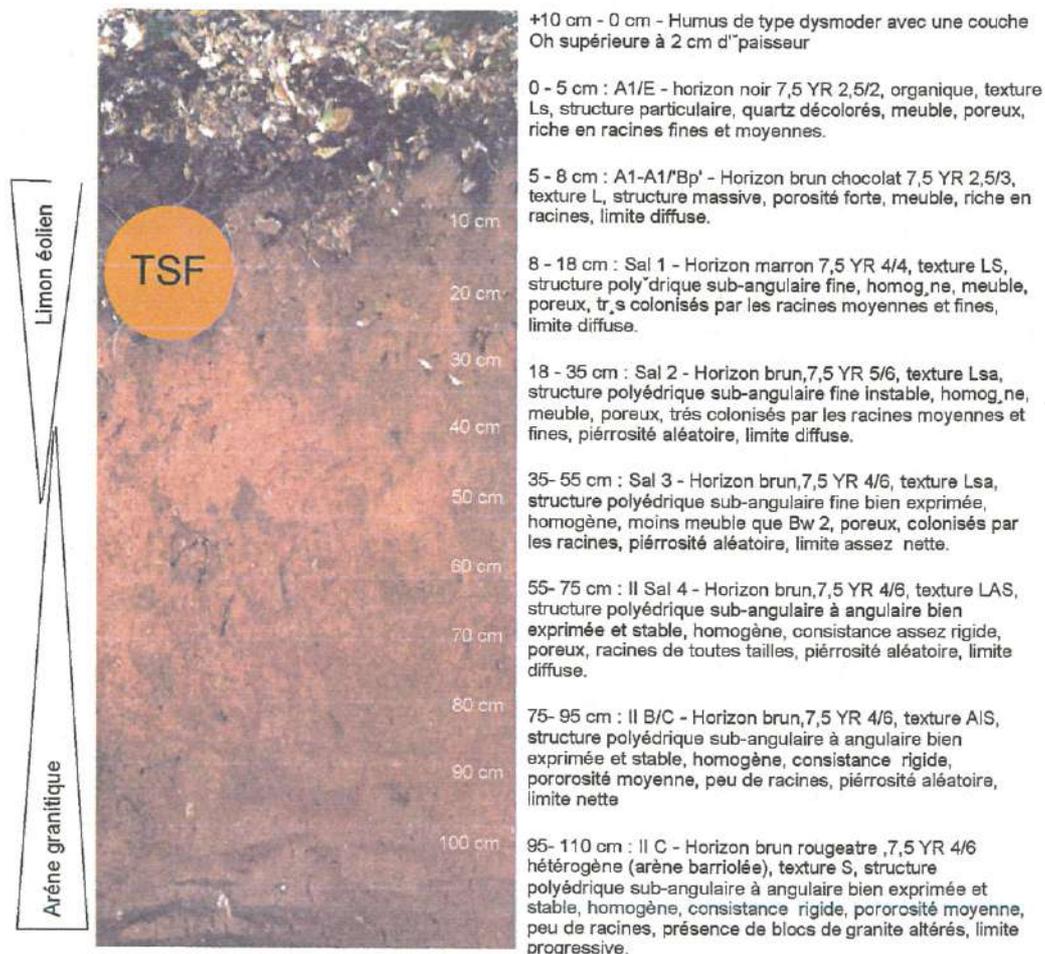
Les sols sont des Alocrisols acides présentant une légère dégradation podzolique en surface, développés sur l'altérite de la granulite acide de la Pierre qui Vire, recouverte d'une couche de limons des plateaux dont l'épaisseur varie avec la topographie.

Les sols sont moyennement épais (au moins un mètre), non compactés, de texture limono-sableuse en moyenne très homogène sur le profil de sol (tableau III. 2). Le taux d'argile n'atteint pas 20 % en surface. Des blocs apparaissant de manière irrégulière sur le plateau deviennent plus abondants aux ruptures de pente. Les éléments grossiers (refus au tamisage à 2 mm) atteignent 50 % de la masse du sol. Ces éléments ne sont pas pris en compte dans le calcul des stocks d'éléments.

l'enracinement domine en sur face, est observé jusqu'à la base du sol, mais devient très faible en deçà de 70 cm de profondeur.

	Argiles	Limons	Sables	% TF	da
[0-5 cm]	192	209	599	75	0,65
[5-10 cm]	174	200	626	73	0,75
[10-15 cm]	172	214	613	73	0,81
[15-25 cm]	169	224	612	83	1,12
[25-40 cm]	173	236	591	83	1,09
[40-55 cm]	171	232	597	84	1,21
[55-70 cm]	167	226	607	80	1,32

Tableau III.2 : Texture moyenne des sols (4 profils par peuplement), taux de terre fine et d'éléments grossiers, densité apparente (16 ou 20 profils de sols).



Sol de la forêt native (Alocrisol)

Figure III.II : Profil de sol et description sous la forêt native

3.2 Variabilité spatiale

La structure de la variabilité spatiale a été étudiée à l'aide de variogrammes sur les données géo-référencées. Les variables utilisées sont celles qui sont mesurées d'une part sur un maximum d'échantillons, et, d'autre part, les données ayant peu de chance de varier fortement avec les traitements (taux de cailloux, granulométrie, éléments totaux).

Les résultats montrent une certaine hétérogénéité spatiale représentée dans la **figure III.III**. Cette variabilité spatiale se traduit par un gradient positif EW de limon et de cailloux dans la direction inverse, créant une anisotropie assez nette. Seul le taux de cailloux varie significativement. Il y aurait donc une variabilité à prendre en compte entre les parcelles situées à l'Est du dispositif (épicéa fertilisé ou non, Douglas, chêne, pin et TsF) et les autres, mais les blocs recoupant cette hétérogénéité et n'ayant pas échantillonné encore le deuxième bloc, il ne peut pas actuellement en être tenu compte. Cette conclusion confirme les observations faites lors de la description des profils.

L'andainage ne crée pas de structure spatiale particulière dans la zone où le géo-référencement des points autorisait les calculs à partir d'un nombre suffisant de situations (en fait 5 placettes situées de part et d'autre de l'andain principal ont pu être utilisées à cet effet).

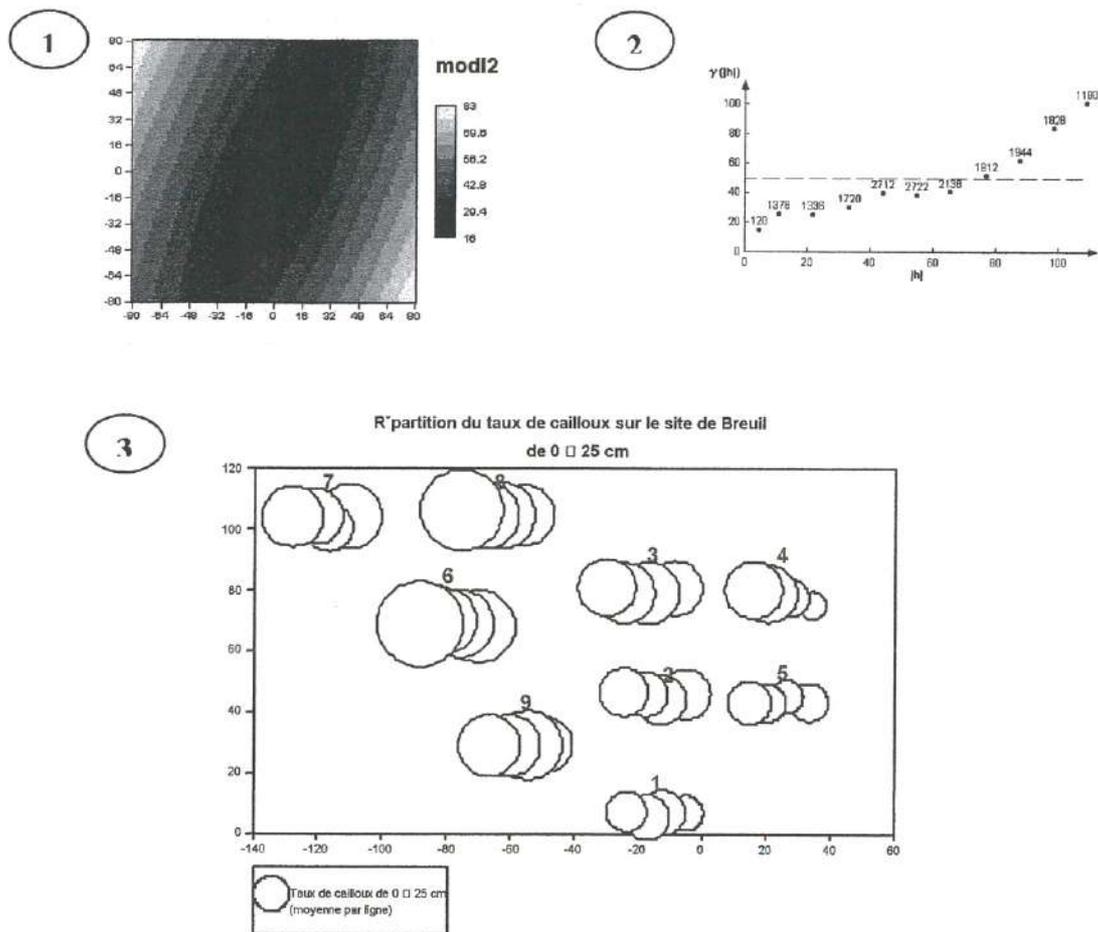


Figure III.II : Variabilité spatiale des sols de Breuil mise en évidence par les variogrammes (1 & 2) ou la distribution spatiale des fractions (3)

3.3 Effet des substitutions d'essence sur les caractéristiques physico-chimiques et chimiques des sols

-TRB (Réserve Totale en Bases): Cet indice correspond à la somme de la réserve totale en cations alcalins et alcalino-terreux (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) (Brahya, 2000).

Les analyses totales ont été réalisées sur seulement deux profils complets par placette (profils 7 et 11) éliminant la possibilité de test statistique simple.

Les résultats du **tableau III-3** montrent que la valeur TRB augmente avec la profondeur avec des valeurs moyennes par horizon de 129 $cmolc.kg^{-1}$ en surface et 154 $cmolc.kg^{-1}$ en profondeur, traduisant une altération plus forte en surface, mais des réserves moyennes par horizon encore significatives. La valeur moyenne du TRB total sur 70 cm est de 10130 $kEq.ha^{-1}$ et varie peu (entre 9700 et 10700, sans différences significatives entre essences dans le cadre de l'échantillonnage réalisé. En moyenne Ca, Mg, Na et K représentent respectivement <1, 12, 23 et 65 % du TRB total concrétisant la signature acide de la roche mère et du sol (on notera le niveau extrêmement faible du calcium total le plus souvent en limite de détection analytique ; cette analyse devra être refaite avec une analyse plus sensible).

	TRB [0-25 cm]	TRB [25-70 cm]
Epicéa NF	133	142
Chêne	136	151
Douglas	128	137
Epicéa F	137	156
Pin laricio	140	153
Hêtre	144	156
Douglas F	138	154
Sapin de Nordmann	145	155
Taillis sous futaie	151	162

Tableau III.3a : Valeur moyenne du TRB par niveau (données en $cmolc.kg^{-1}$)

	Mg	Ca	Na	K	Total	Mg %	Ca %	Na %	K %
Chêne	1580	69	2237	6219	10104	16	1	22	62
Douglas	1535	0	1837	6459	9831	16	0	19	66
Douglas Fert	1156	0	2290	7203	10649	11	0	22	68
Epicéa	1616	0	2340	6986	10941	15	0	21	64
Epicéa Fert	1161	30	2568	6609	10368	11	0	25	64
Hêtre plant	1275	0	2499	6629	10404	12	0	24	64
TsF	1398	81	2562	5717	9758	14	1	26	59
Pin	1341	63	2567	5808	9778	14	1	26	59
Sapin	1202	0	2043	7164	10409	12	0	20	69

Tableau III.3b : Valeur moyenne du TRB sur le profil [0-70 cm] en fonction des essences (données en $kEq.ha^{-1}$).

Tableau III.3 : Réserve en base (TRB) dans le sol en fonction des essences.

-pH des sols (tableau III.4)

pHeau : les sols sous TsF, Chêne et Douglas sont significativement les plus acides pour tous les niveaux alors qu'épicéa et sapin sont les moins acides.

pH KCl : c'est un peu la même figure, mais les résultats ne sont significatifs que pour le niveau [5-10cm] [10-15cm] et [55-70cm]

	pH eau			pH KCl		
	Essence	Moyenne		Essence	Moyenne	
0-5 cm	epicea	4,2	a	epicea	3,4	a
	sapin	4,0	a b	pin	3,4	a
	hetre	4,0	a b	douglas	3,3	a
	douglas	4,0	b c	hetre	3,3	a
	pin	3,9	b c	sapin	3,2	a
	chene	3,8	c d	tsf	3,2	a
	tsf	3,8	d	chene	3,2	a
5-10 cm	epicea	4,4	a	epicea	3,8	a
	sapin	4,3	a b	pin	3,7	a b
	pin	4,3	a b	tsf	3,7	a b
	hetre	4,2	a b	sapin	3,6	a b c
	tsf	4,2	a b c	hetre	3,6	a b c
	douglas	4,1	b c	douglas	3,5	b c
	chene	4,1	c	chene	3,5	c
10-15 cm	epicea	4,7	a	epicea	4,1	a
	sapin	4,6	a	tsf	4,0	a
	hetre	4,5	a	pin	4,0	a
	pin	4,5	a b	hetre	4,0	a
	tsf	4,5	a b	sapin	3,9	a
	chene	4,3	b	chene	3,7	b
	douglas	4,3	b	douglas	3,7	b
15-25 cm	epicea	4,8	a	epicea	4,2	a
	sapin	4,7	a	pin	4,2	a
	hetre	4,7	a b	tsf	4,2	a
	pin	4,7	a b	hetre	4,2	a
	chene	4,6	b c	sapin	4,1	a
	tsf	4,6	c	douglas	4,0	a
	douglas	4,5	d	chene	3,9	a
25-40 cm	sapin	4,8	a	pin	4,3	a
	epicea	4,8	a	epicea	4,3	a
	hetre	4,7	b	tsf	4,3	a
	pin	4,7	b	hetre	4,2	a
	chene	4,6	b	sapin	4,2	a
	tsf	4,5	c	douglas	4,1	a
	douglas	4,5	c	chene	4,0	a
40-55 cm	epicea	4,7	a	pin	4,3	a
	sapin	4,7	a	epicea	4,2	a
	hetre	4,7	a b	tsf	4,2	a
	pin	4,6	a b	hetre	4,2	a
	chene	4,6	b	sapin	4,2	a
	tsf	4,5	c	chene	4,0	a
	douglas	4,5	c	douglas	4,0	a
55-70 cm	epicea	4,7	a	pin	4,3	a
	sapin	4,7	a	epicea	4,2	b
	hetre	4,7	a	tsf	4,2	b
	pin	4,6	a	hetre	4,2	b
	chene	4,5	b	sapin	4,2	b
	douglas	4,5	c	chene	4,1	c
	tsf	4,5	c	douglas	4,1	d

Tableau III-4 : Effet des essences sur le pH

-C et N organique totaux et P assimilable (tableau III-5)

Corg : Les teneurs observées sous les conifères sont significativement inférieures à celles observées sous feuillus de [0-5 cm] ; dans les couches inférieures du sol, la constante est la plus faible teneur sous Douglas et épicéa mais la variabilité fait que plus rien n'est significatif

N : La figure est voisine de celle du Carbone

C/N : Les valeurs faibles observées sous hêtre et chêne s'opposent en surface à la valeur forte observée sous sapin et TsF ; Douglas et épicéa sont plus ou moins intermédiaires

P : les valeurs observées opposent sapin, TSF, hêtre (valeurs faibles) aux peuplements de pin, Douglas, épicéa, et chêne.

	C G/KG (sec)			N G/KG (sec)			P G/KG (sec)			C/N			
	Essence	Moyenne		Essence	Moyenne	ecart type	Essence	Moyenne		Essence	Moyenne		
0-5 cm	Douglas nf	56,89	a	Douglas nf	3,01	0,804	a	Sapin	0,142	a	Hêtre	18	a
	Epic'a nf	58,58	a	Epic'a nf	3,09	0,867	a	TSF	0,155	a	Chêne	18	a
	Pin	64,66	a b	Sapin	3,34	0,755	a b	Hêtre	0,156	a b	Pin	18	a
	Sapin	67,87	a b	Pin	3,55	0,721	a b c	Epic'a nf	0,165	a b	Douglas nf	19	a
	Hêtre	72,56	b	TSF	3,90	0,731	b c	Douglas nf	0,167	a b	TSF	19	a
	TSF	73,68	b	Hêtre	4,04	0,588	b c	Pin	0,179	a b	Epic'a nf	19	a
	Chêne	75,96	b	Chêne	4,17	1,122	c	Chêne	0,192	b	Sapin	20	b
5-10 cm	Douglas nf	38,32	a	TSF	2,07	0,091	a	Sapin	0,106	a	Hêtre	18	a
	Epic'a nf	38,37	a	Douglas nf	2,07	0,163	a	TSF	0,108	a b	Epic'a nf	18	a
	TSF	40,25	a	Epic'a nf	2,12	0,126	a	Hêtre	0,109	a b	Pin	18	a
	Pin	42,08	a	Pin	2,31	0,105	a	Chêne	0,124	a b c	Douglas nf	18	a
	Chêne	45,05	a	Sapin	2,35	0,196	a	Douglas nf	0,127	b c	Chêne	19	a
	Hêtre	46,10	a	Chêne	2,45	0,134	a	Pin	0,129	c	TSF	20	b
	Sapin	46,28	a	Hêtre	2,56	0,117	a	Epic'a nf	0,136	c	Sapin	20	b
10-15 cm	Epic'a	29,20		Epic'a	1,569	0,078		Hêtre	0,098	a	Hêtre	18	
	Douglas	30,21		Douglas	1,652	0,131		TSF	0,105	a b	Douglas	18	
	TSF	32,55		TSF	1,688	0,081		Sapin	0,106	a b	Pin	19	
	Hêtre	34,18		Sapin	1,816	0,127		Chêne	0,115	a b	Epic'a	19	
	Pin	35,01		Chêne	1,887	0,104		Epic'a nf	0,117	a b	Chêne	19	
	Sapin	35,52		Pin	1,897	0,099		Douglas nf	0,125	b	TSF	20	
	Chêne	36,29		Hêtre	1,899	0,090		Pin	0,127	b	Sapin	20	
15-25 cm	Epic'a	20,94		Epic'a	1,19	0,148		TSF	0,097		Douglas nf	18	a
	Douglas	21,65		Sapin	1,23	0,395		Sapin	0,099		Epic'a nf	18	a
	Hêtre	23,28		Douglas	1,23	0,336		Epic'a	0,115		Hêtre	18	a b
	Sapin	23,66		TSF	1,25	0,326		Hêtre	0,115		Pin	18	a b
	TSF	24,12		Hêtre	1,30	0,269		Douglas	0,122		Chêne	19	b c
	Pin	25,44		Chêne	1,36	0,362		Pin	0,127		TSF	19	c
	Chêne	25,77		Pin	1,41	0,210		Chêne	0,131		Sapin	20	c
25-40 cm	Epic'a	12,48		Sapin	0,71	0,149	a	Hêtre	0,092	a	Epic'a nf	16	a
	Sapin	13,49		Epic'a nf	0,77	0,124	a	Sapin	0,116	b	Pin	17	a
	Hêtre	14,02		TSF	0,81	0,176	a b	TSF	0,118	b	Douglas nf	17	a
	TSF	14,47		Hêtre	0,82	0,135	a b	Chêne	0,124	b c	Hêtre	17	a
	Chêne	14,67		Chêne	0,85	0,212	a b	Douglas nf	0,134	b c	Chêne	17	a
	Douglas	15,45		Douglas nf	0,91	0,284	a b	Epic'a nf	0,137	b c	TSF	18	a
	Pin	15,48		Pin	0,99	0,269	b	Pin	0,143	c	Sapin	19	b

Tableau III.5 : Variation qualitative d C et N organiques et de P assimilable

- CEC et garniture ionique (tableau III-6)

L'analyse de variance montre que les différences proviennent essentiellement des horizons les plus superficiels, traduisant l'effet dominant de la restitution des litières, des processus de décomposition des matières organiques, mais également du prélèvement localisé dans la zone d'enracinement maximum (<40 cm).

Ces analyses génèrent des tableaux de chiffres volumineux, disponibles dans la base de données sols du site-atelier (Ranger et al. 2003).

Seules les tendances seront présentées dans ce rapport.

- La Capacité d'Echange Cationique effective (mesurée au pH du sol) et les cations saturateurs

- K^+ : tendance générale à ce que les feuillus natifs et les plantations présentent des valeurs plus fortes que les résineux, au moins en surface (0-10 cm),
- Mn^{++} : valeurs observées sous les plantations feuillues plus fortes que pour les résineux (0-5 cm)
- Mg^{++} : valeurs observées sous Feuillus natifs et de plantation et Douglas plus fortes que pour les résineux
- Ca^{++} : valeurs observées sous les Feuillus de plantation et sous le Douglas plus fortes que sous les résineux (0-10 cm) ; le TsF présente les valeurs les plus faibles
- H^+ : Epicéa et pin montrent toujours les valeurs les plus faibles ; chêne, hêtre et Douglas les valeurs les plus fortes [0-15 cm]
- Al^{3+} : Epicéa montre toujours les valeurs les plus faibles, à l'opposé Douglas et chêne les plus élevées (sauf pour [0-5cm]).
- CEC eff.: L'épicéa montre les valeurs les plus faibles en opposition avec le chêne, le sapin et le Douglas (au delà de 10 cm de profondeur) qui montrent les valeurs les plus fortes.
- S/T : les valeurs sous les Feuillus sont supérieures à celles observées sous conifères en surface puis les différences sont très faibles et le classement aléatoire.

	K meq % g			Mg meq % g			Ca meq % g			Al (titr) meq % g		
	Essence	Moyenne		Essence	Moyenne		Essence	Moyenne		Essence	Moyenne	
0-5 cm	Epic'a nf	0,25	a	Sapin	0,18	a	Sapin	0,14	a	Epic'a nf	5,8	a
	Douglas nf	0,28	a	Pin	0,18	a	Epic'a nf	0,25	a	Chêne	5,9	a b
	Pin	0,28	a	Epic'a nf	0,20	a	TSF	0,27	a	Douglas nf	6,0	a b
	Sapin	0,36	b	Hêtre	0,22	a	Pin	0,31	a	Hêtre	6,2	a b c
	Hêtre	0,37	b	Douglas nf	0,23	a	Hêtre	0,54	b	Pin	6,2	a b c
	TSF	0,41	b	TSF	0,29	b	Douglas nf	0,58	b	TSF	6,5	b c
	Chêne	0,41	b	Chêne	0,32	b	Chêne	0,66	b	Sapin	6,8	c
5-10 cm	Epic'a nf	0,15	a	Sapin	0,10		Sapin	0,05	a	Epic'a nf	5,0	a
	Pin	0,17	a b	Pin	0,10		TSF	0,06	a	Pin	5,6	a
	Douglas nf	0,19	b c	Epic'a nf	0,10		Pin	0,08	a b	Douglas nf	5,7	a
	Hêtre	0,22	c	TSF	0,12		Epic'a nf	0,09	a b	TSF	5,8	a
	TSF	0,22	c	Chêne	0,13		Douglas nf	0,11	a b	Hêtre	6,0	a
	Sapin	0,23	c	Douglas	0,13		Chêne	0,15	b	Chêne	6,0	a
	Chêne	0,28	d	Hêtre	0,13		Hêtre	0,15	b	Sapin	6,0	a
10-15 cm	Epic'a nf	0,11	a	Epic'a nf	0,06		TSF	0,02		Epic'a nf	3,9	a
	Pin	0,13	a b	Chêne	0,07		Sapin	0,03		TSF	4,6	b
	Hêtre	0,14	b	TSF	0,07		Epic'a nf	0,05		Hêtre	4,8	b
	TSF	0,15	b	Sapin	0,07		Chêne	0,07		Pin	4,9	b
	Douglas nf	0,16	b	Hêtre	0,08		Hêtre	0,07		Douglas nf	5,0	b
	Sapin	0,17	b	Pin	0,09		Douglas	0,08		Sapin	5,0	b
	Chêne	0,20	c	Douglas	0,11		Pin	0,13		Chêne	5,3	b
15-25 cm	Sapin	0,10	a	Chêne	0,03	a	Sapin	0,01		Epic'a nf	3,1	a
	Hêtre	0,10	a	Epic'a nf	0,04	a b	Douglas	0,02		TSF	3,5	a b
	Epic'a nf	0,10	a	Sapin	0,04	a b	Pin	0,02		Hêtre	3,7	a b
	Pin	0,10	a	Hêtre	0,04	a b	Hêtre	0,02		Pin	3,8	a b
	TSF	0,11	a	Pin	0,05	a b	Chêne	0,03		Sapin	3,8	a b
	Douglas nf	0,12	a	Douglas nf	0,05	a b	Epic'a nf	0,03		Douglas nf	3,9	b
	Chêne	0,15	b	TSF	0,06	b	TSF	0,04		Chêne	3,9	b
25-40 cm	Sapin	0,07	a	Chêne	0,02		Pin	0,00	a	Epic'a nf	2,4	a
	Hêtre	0,08	a b	Pin	0,02		TSF	0,01	a	Pin	2,7	a b
	TSF	0,08	a b	Sapin	0,02		Douglas nf	0,01	a	TSF	2,7	a b
	Pin	0,08	a b	TSF	0,03		Sapin	0,01	a	Hêtre	2,8	b
	Douglas nf	0,09	b	Epic'a nf	0,03		Chêne	0,02	a b	Sapin	2,8	b
	Epic'a nf	0,11	c	Hêtre	0,03		Hêtre	0,02	a b	Chêne	2,9	b
	Chêne	0,12	c	Douglas	0,03		Epic'a nf	0,03	b	Douglas nf	3,2	c
40-55 cm	Sapin	0,07	a	Chêne	0,01		Sapin	0,00		Epic'a nf	2,6	a
	Pin	0,07	a	Sapin	0,02		Chêne	0,01		Pin	2,6	a
	TSF	0,08	a	Hêtre	0,02		Hêtre	0,01		TSF	2,7	a
	Douglas nf	0,08	a	Pin	0,02		Douglas	0,01		Hêtre	2,8	a b
	Hêtre	0,09	a	Epic'a nf	0,02		TSF	0,02		Sapin	2,8	a b
	Epic'a nf	0,12	b	Douglas	0,03		Epic'a nf	0,02		Chêne	2,8	a b
	Chêne	0,12	b	TSF	0,03		Pin	0,03		Douglas nf	3,1	b
55-70 cm	Sapin	0,07	a	Chêne	0,01		Douglas	0,00		Epic'a nf	2,6	a
	Pin	0,07	a	Sapin	0,01		Sapin	0,00		Pin	2,7	a
	Douglas nf	0,07	a	Epic'a nf	0,02		Chêne	0,01		TSF	2,8	a
	TSF	0,08	a	TSF	0,02		TSF	0,01		Hêtre	2,9	a
	Hêtre	0,09	a	Douglas	0,02		Epic'a nf	0,02		Sapin	3,1	a
	Epic'a nf	0,11	b	Pin	0,02		Hêtre	0,02		Douglas nf	3,1	a
	Chêne	0,12	b	Hêtre	0,03		Pin	0,02		Chêne	3,1	a

Tableau III-6 : Effet des essences sur la garniture ionique du complexe d'échange du sol.

- Analyse multivariée :

L'analyse en composantes principales (ACP) permet de classer les essences dans un plan multivarié.

Les résultats utilisant l'ensemble des variables précédentes (C, N, pH, CEC et éléments échangeables) sont finalement assez simples à expliquer à partir du plan issu d'un axe I (significatif, expliquant 66% de la variance) opposant le pH à la saturation alcaline et alcalino-terreuse du complexe absorbant et le carbone du sol, et un axe II (non significatif expliquant 19% de la variance) opposant plutôt le taux de saturation, l'azote et Mn à l'acidité d'échange et au C/N (**figure III.III**).

Dans le plan des deux axes ainsi définis, le comportement des 'horizons' sous les différentes essences sont très semblables, avec quelques interactions apparaissant par exemple pour le sapin et l'épicéa. Le graphe des barycentres indique que les feuillus de plantations sont opposés aux résineux sur l'axe I, les plantations (sauf le sapin) s'opposent à la forêt native sur l'axe II, avec des nuances, le hêtre s'opposant fortement au sapin, épicéa, chêne, Douglas et Pin se retrouvant en position intermédiaire.

Cette approche intégratrice montre des discriminations fortes opposant globalement les feuillus et les résineux d'un côté et les plantations de la forêt native de l'autre.

Approche synthétique par ACP

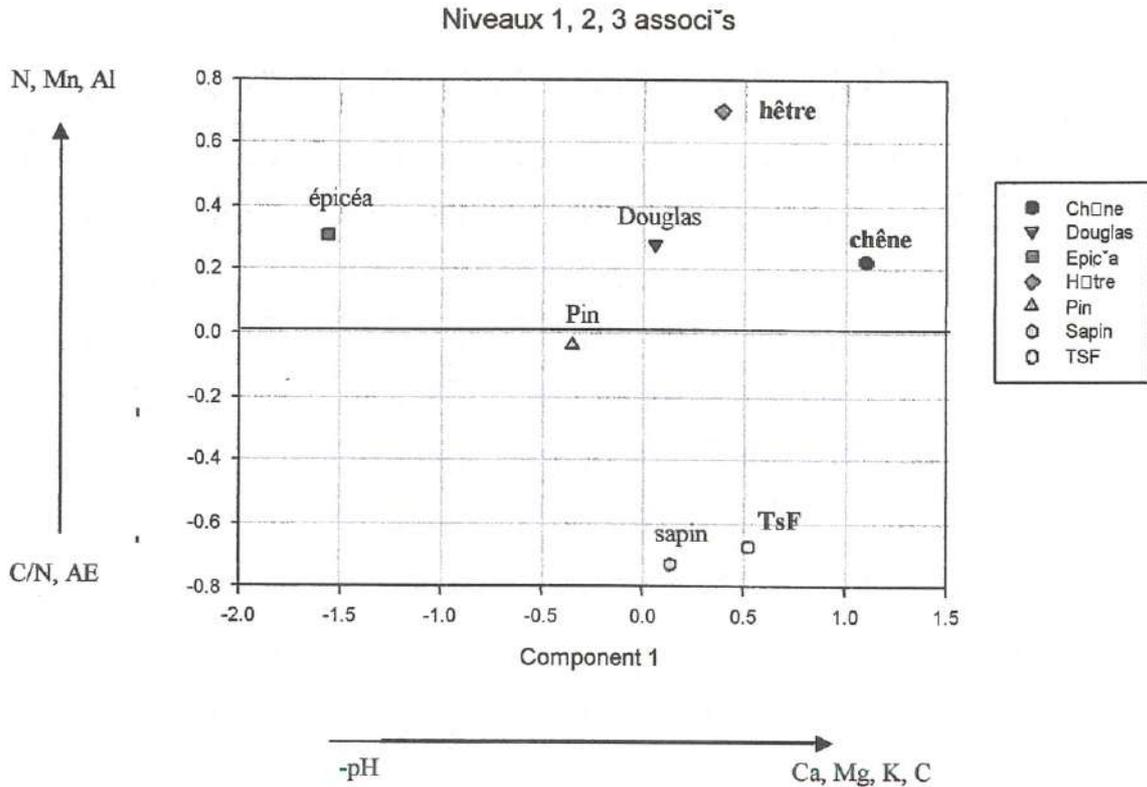


Figure III.III : Plan des axes I et II de l'ACP prenant en compte l'ensemble des variables pH, C&Norg, Pass, CEC et éléments échangeables

- Relations entre éléments (figure III-IV) :

- Corg et pH sont reliés négativement : la matière organique a un caractère acide certain qui contrôle largement le pH du milieu.
- CEC et pH sont reliés négativement : cette figure est anormale au moins pour les charges variables d'origine organique, puisque la diminution du pH entraîne une protonation des acides organiques et donc une réduction de leur CEC. En fait la relation globale indique que plus le pH est acide plus on est en milieu organique et plus la CEC globale est forte malgré une réduction potentielle de la valeur absolue de la CEC d'origine organique.
- Ca, Mg et Al sont négativement corrélés au pH dans les horizons de surface : pour Al c'est une figure normale puisque Al extrait par le réactif KCl est majoritairement sous forme Al^{3+} , et que cette forme augmente avec l'acidité ; par contre, pour Ca et Mg c'est beaucoup moins classique. L'affinité de l'échangeur organique est plus forte pour Al que pour Ca ou Mg. Il faut donc qu'un flux important compense l'élimination de ces ions. Pour Ca au moins, ce ne peut être l'altération car dans ce milieu acide le TRB Ca est très faible. Il doit s'agir du flux de minéralisation des litières (et secondairement des apports atmosphériques)

- Al, Ca et Mg échangeables et CEC sont corrélés positivement ; ce sont ces cations qui font la CECeff. Les liaisons sont moins fortes avec Ca et Mg que pour Al. Elles s'améliorent avec la profondeur de l'horizon considéré
- S/T et pH ne sont pas reliés statistiquement
- Corg et Al, Ca et Mg tendent à être corrélés positivement mais la variabilité est forte, en particulier en surface. De nouveau, l'échangeur organique et surtout le flux de réapprovisionnement sont en cause.

L'examen de ces relations par essence montre que l'effet essence est bien réel, se traduisant par une stratification dans la relation générale qui se présente comme un faisceau de relations grossièrement parallèles (ex C - pH, Mg-pH, Al-pH en surface) ou montrant à la fois des relations significatives pour certaines essences et non significatives pour d'autres (ex Ca - pH).

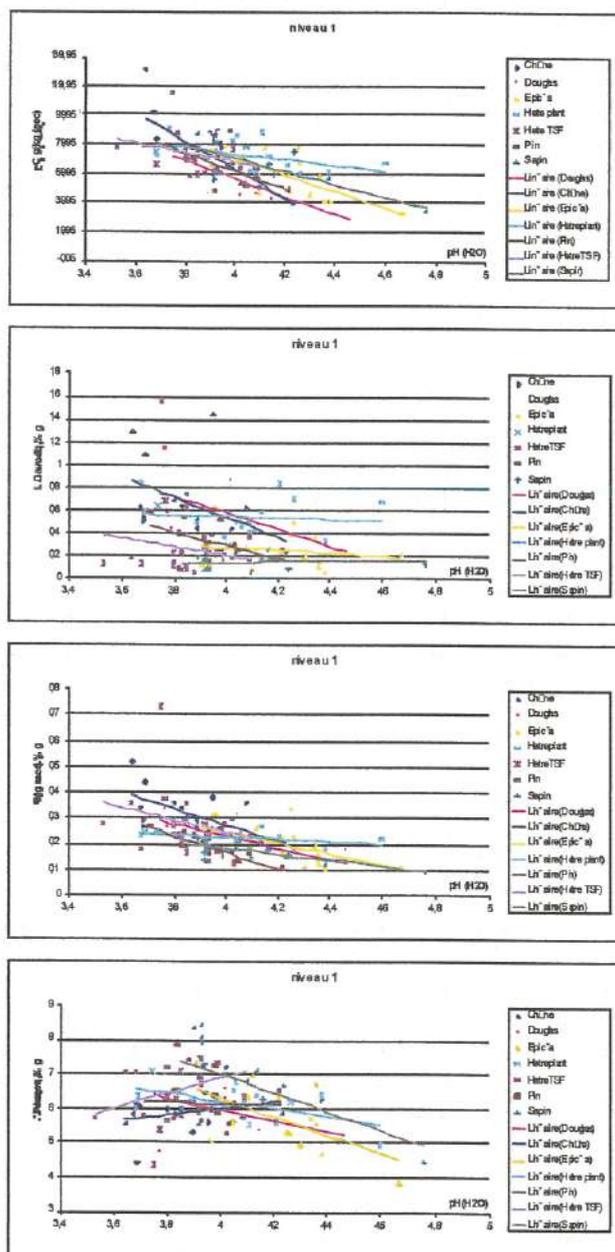


Figure III.IV : Exemple de relation entre caractéristiques importantes en fonction des essences

Effet de la fertilisation (tableau III.5 ferti non ferti qualitatif DEF) :

Les éléments échangeables montrent que l'effet de la fertilisation se manifeste en surface pour Mg et Ca, plus concentrés que sous le peuplement de Douglas non fertilisé. A l'inverse, c'est plutôt sous ce dernier que l'acidité d'échange est la plus faible (H et Al). Le Douglas non fertilisé présentant quant à lui l'acidité d'échange la plus forte.

Le taux de saturation du complexe absorbant est plus élevé en surface pour les sols du Douglas fertilisé.

pH : le sol sous Douglas fertilisé mais également sous l'épicéa non fertilisé présentent les pH les plus élevés.

Ce sont les peuplements fertilisés qui présentent les valeurs C/N les plus élevées.

Le phosphore apporté de manière abondante, ne reste significativement plus élevé qu'au niveau [10-15 cm] du peuplement d'épicéa fertilisé. Il est par contre le moins abondant sous le peuplement de Douglas fertilisé.

Les données montrent que la fertilisation est visible de manière directe ou indirecte sous le Douglas mais pratiquement plus sous épicéa. Il faudra approfondir l'effet du niveau de fertilité pour ces deux espèces, qui ont bénéficié de la fertilisation comme le montre leur productivité. La dynamique des humus et celle des restitutions devraient permettre d'expliquer la résultante observée sur la phase solide du sol.

	K meq % g		Mg meq % g		Ca meq % g		T meq % g		pH (eat)		N G/KG (se)		P G/KG (sec)	
	Essence	Moyenne	Essence	Moyenne	Essence	Moyenne	Essence	Moyenne	Essence	Moyenne	Essence	Moyenne	Essence	Moyenne
0-5 cm	Epic'a nf	0,27 a	Epic'a f	0,20 a	Epic'a nf	0,25 a	Epic'a nf	7,50 a	Epic'a f	3,95 a	Epic'a nf	3,09 a	Epic'a nf	0,165 a
	Epic'a f	0,26 a	Epic'a nf	0,20 a	Epic'a f	0,50 a	Douglas nf	8,30 a b	Douglas nf	4,00 a	Epic'a f	3,47 a	Epic'a f	0,187 a
	Douglas nf	0,28 a	Douglas nf	0,23 a	Douglas nf	0,58 a	Epic'a f	8,65 b c	Epic'a nf	4,21 a	Douglas nf	3,01 a	Douglas nf	0,167 a
	Douglas f	0,29 a	Douglas f	0,36 b	Douglas f	3,29 b	Douglas f	9,44 c	Douglas f	4,53 b c	Douglas f	3,05 a	Douglas f	0,184 a
5-10 cm	Epic'a nf	0,15 a	Epic'a nf	0,10 a	Epic'a nf	0,09 a	Epic'a nf	5,78 a	Douglas nf	4,21 a	Epic'a nf	2,12 a	Epic'a nf	0,140 a
	Epic'a f	0,17 a b	Epic'a f	0,12 a	Douglas nf	0,11 a	Douglas nf	6,83 b	Epic'a f	4,29 a	Epic'a f	2,35 a	Epic'a f	0,146 a
	Douglas f	0,18 a b	Douglas nf	0,13 a	Epic'a f	0,12 a	Epic'a f	6,90 b	Douglas f	4,45 b	Douglas nf	2,07 a	Douglas nf	0,127 a
	Douglas nf	0,19 b	Douglas f	0,13 a	Douglas f	0,57 b	Douglas f	7,00 b	Epic'a nf	4,48 b	Douglas f	2,04 a	Douglas f	0,130 a
10-15 cm	Epic'a nf	0,11 a	Epic'a nf	0,06 a	Epic'a nf	0,06 a	Epic'a nf	4,40 a	Douglas nf	4,37 a	Epic'a nf	1,57 a	Douglas f	0,109 a
	Epic'a f	0,11 a	Epic'a f	0,09 a	Epic'a f	0,09 a	Douglas f	5,25 b	Epic'a f	4,54 b	Epic'a f	1,80 a	Epic'a nf	0,117 a b
	Douglas f	0,12 a	Douglas nf	0,11 a	Douglas nf	0,09 a	Epic'a f	5,47 b	Douglas f	4,59 b	Douglas nf	1,65 a	Douglas nf	0,125 a b
	Douglas nf	0,16 b	Douglas f	0,07 a	Douglas f	0,16 a	Douglas nf	5,86 b	Epic'a nf	4,67 b	Douglas f	1,55 a	Epic'a f	0,129 b
15-25 cm	Epic'a f	0,08 a	Epic'a nf	0,04 a	Douglas nf	0,02 a	Epic'a nf	3,46 a	Douglas nf	4,52 a	Douglas f	1,01 a	Epic'a nf	0,120 a
	Douglas f	0,09 a b	Epic'a f	0,04 a	Epic'a nf	0,03 a b	Douglas f	3,86 a b	Epic'a f	4,64 b	Epic'a f	1,19 b	Epic'a f	0,125 a
	Epic'a nf	0,10 b c	Douglas nf	0,05 a	Epic'a f	0,04 a b	Epic'a f	3,97 a b	Douglas f	4,68 b	Douglas nf	1,23 b	Douglas nf	0,122 a
	Douglas nf	0,12 c	Douglas f	0,05 a	Douglas f	0,07 b	Douglas nf	4,31 b	Epic'a nf	4,76 b	Epic'a f	1,30 b	Douglas f	0,104 a
25-40 cm	Epic'a f	0,07 a	Epic'a nf	0,03 a	Epic'a nf	0,03 a	Epic'a nf	2,74 a	Douglas nf	4,51 a	Epic'a nf	5,88 a	Epic'a nf	0,140 a
	Douglas f	0,07 a b	Epic'a f	0,04 a	Epic'a f	0,02 a	Douglas f	2,98 a b	Epic'a f	4,60 b	Epic'a f	0,91 a	Epic'a f	0,151 a
	Douglas nf	0,09 b	Douglas nf	0,03 a	Douglas nf	0,01 a	Epic'a f	3,22 b	Douglas f	4,65 b	Douglas nf	0,91 a	Douglas nf	0,134 a
	Epic'a nf	0,11 b	Douglas f	0,02 a	Douglas f	0,02 a	Douglas nf	3,55 c	Epic'a nf	4,77 b c	Douglas f	0,70 a	Douglas f	0,127 a
40-55 cm	Epic'a f	0,06 a	Epic'a nf	0,02 a	Epic'a nf	0,02 a	Douglas f	2,82 a	Douglas nf	4,50 a			Epic'a nf	0,160 a
	Douglas f	0,07 a b	Epic'a f	0,03 a	Epic'a f	0,03 a	Epic'a f	2,89 a	Epic'a f	4,53 a			Epic'a f	0,170 a
	Douglas nf	0,08 b	Douglas nf	0,03 a	Douglas nf	0,01 a	Epic'a f	2,93 a	Douglas f	4,63 b			Douglas nf	0,137 a
	Epic'a nf	0,12 c	Douglas f	0,01 a	Douglas f	0,01 a	Douglas nf	3,42 b	Epic'a nf	4,71 c			Douglas f	0,139 a
55-70 cm	Epic'a f	0,06 a	Douglas f	0,01 a	Epic'a nf	0,02 a	Epic'a nf	2,97 a	Epic'a f	4,50 a			Epic'a nf	0,140 a
	Douglas f	0,07 a	Epic'a f	0,02 b	Epic'a f	0,02 a	Epic'a f	3,08 a	Douglas nf	4,50 a			Epic'a f	0,178 a
	Douglas nf	0,07 a	Epic'a nf	0,02 b	Douglas nf	0,03 a	Douglas nf	3,36 a	Douglas f	4,63 b			Douglas nf	0,141 a
	Epic'a nf	0,11 b	Douglas nf	0,02 b	Douglas f	0,01 a	Douglas f	2,94 a	Epic'a nf	4,69 c			Douglas f	0,133 a

Tableau III.5 : Effets de la fertilisation initiale sur le sol

- Fe, Al et Si extraits sélectivement (figure III.V)

Les extractions sélectives ont été utilisées pour tenter de discriminer les facteurs généraux de la pédogenèse et l'influence des essences introduites récemment sur le site.

Trois éléments sont étudiés le fer, l'aluminium et la silice.

Le Fer : la dynamique du fer et sa signification pédogénétique, ainsi que l'effet des réactifs spécifiques sont bien documentés dans la littérature (Jeanroy, 1979). Le pyrophosphate extrait le fer organique, l'oxalate extrait du fer amorphe et le réactif CBD extrait jusqu'au fer contenu dans les oxydes cristallisés, destabilisés par une réaction puissante d'oxydo-réduction en milieu complexant.

La dynamique générale du fer est caractérisée par un faible enrichissement en fer total avec la profondeur du sol, traduisant une altération générale plus forte des minéraux vers la surface du sol. Une redistribution de surface est bien mise en évidence avec Fe_{ox} et Fe_{pyro}, caractérisant une complexation organique de surface et une stabilisation sous forme d'hydroxydes mal cristallisés. Les données concernant Fe_{cbd} sont très erratiques.

Au plan de la discrimination entre essence, il n'est pas facile de tirer des enseignements clairs : en données brutes, le fer échangeable est trop faible et peut être ignoré, Fe_{ox} montre des différences significatives en surface opposant hêtre et TsF puis une tendance à la séparation hêtre chêne. ; Fe_{pyro} montre une différence entre hêtre et pin et Fe_{cbd} montre une différence entre Douglas+pin et sapin+chêne à -10 cm puis entre pin+hêtre et sapin+chêne à -15cm.

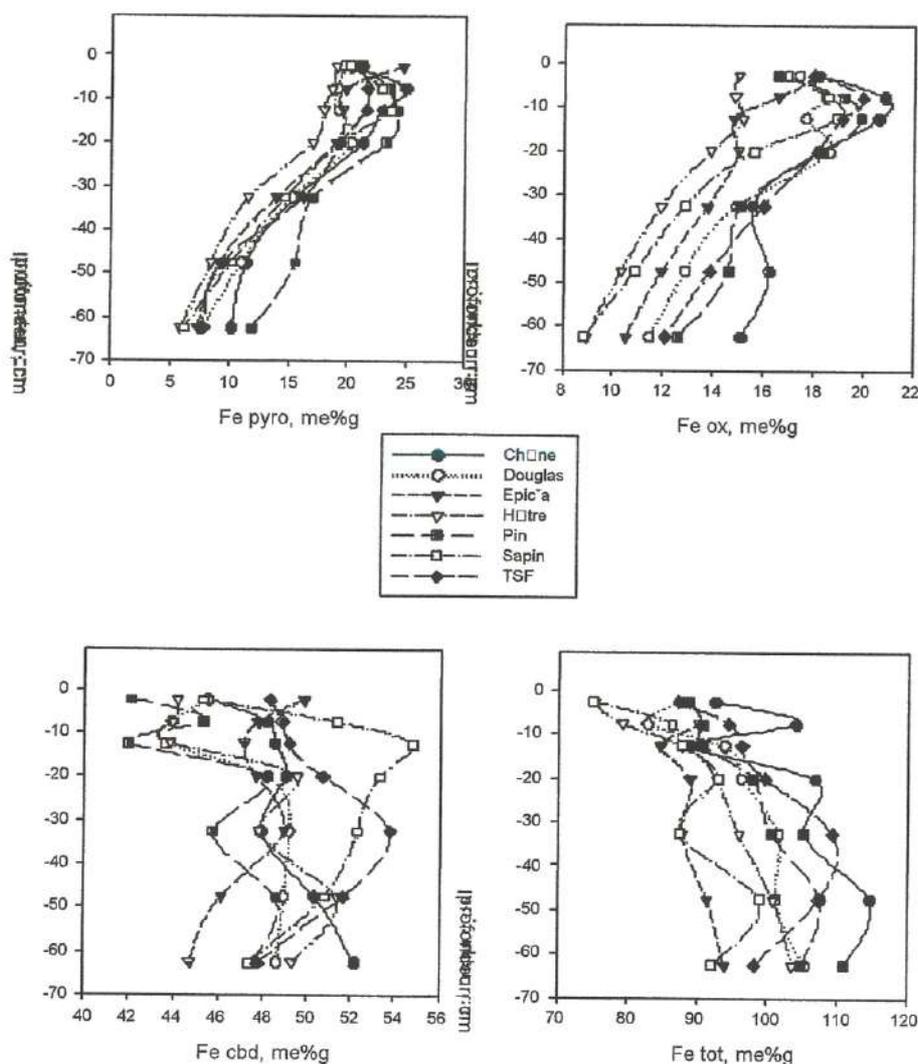


Figure III.V : Spéciation de Fe en phase solide (données brutes exprimées en meq.100g)

L'aluminium (figure III.VI). : Al échangeable montre un profil caractéristique avec les plus fortes valeurs en surface décroissant régulièrement jusqu'à 20 cm puis se stabilisant en profondeur. L'échange d'ions à ce niveau est favorable à cet élément trivalent et l'échangeur organique possède une relative bonne affinité pour Al. On ne peut exclure d'emblée un recyclage non négligeable de cet élément par la végétation.

Al libre montre des profils très différents avec des valeurs identiques en surface et en profondeur et une redistribution affirmée vers 20 cm, soit quelques cm plus profondément que l'accumulation du fer 'libre'. Les valeurs absolues montrent que Al échangeable est un ordre de grandeur inférieur aux valeurs des oxy-hydroxydes. L'enseignement tiré des extractions sélectives est complexe, avec en particulier des différences ténues entre Alpyro, Alox, Al cbd et Al tri en surface, pouvant conduire à penser que le rôle de la liaison organique domine, puisque le pyrophosphate n'est censé n'extraire spécifiquement que ces complexes, à moins que cette méthodologie soit mal adaptée à ce type de situation. En profondeur c'est Altri qui domine traduisant l'importance des formes plus résistantes d'oxydes minéraux. Al total varie dans le même sens que Fe total, indiquant l'altération de surface.

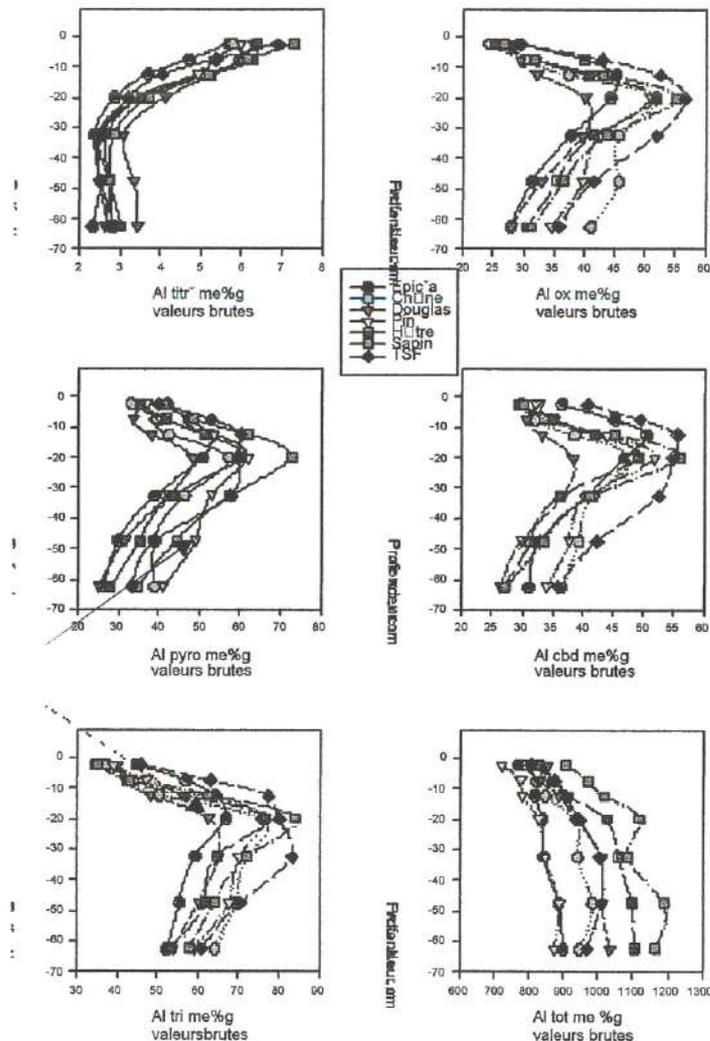


Figure III.VI : Spéciation de Al en phase solide (données brutes exprimées en meq.100g)

Le silicium : Siox est relativement faible montre une redistribution de Si vers 20 à 30 cm dans le profil qui corrobore l'existence de composés amorphes à ce niveau. Sicbd et Sitri montrent des profils verticaux de même allure (fortes valeurs en surface puis profil vertical en profondeur) mais avec des valeurs absolues nettement plus élevées pour Sitri, qui pourraient indiquer une association préférentielle avec Al, ou une sensibilité plus forte à la complexation qu'à l'oxydo-réduction. Sipyro est très élevé, montrant des profils de distribution rappelant Siox, mais de valeur absolue nettement plus élevée, laissant planer un doute sur la mise en suspension de particules fines dans ce milieu dispersant, malgré une double centrifugation des extraits (Mac Keague et Shuppli, 1982).

La distribution dans le profil des éléments extraits par le pyrophosphate de Na et l'oxalate indiquent assez clairement qu'une redistribution a lieu à la surface du sol pour Al et Fe traduisant la 'crypto-podzolisation', observée macroscopiquement lors des descriptions des sols de chaque placette.

Ces évolutions sont aisément explicables par le caractère dégradé de l'humus sous la forêt native (type moder avec Oh très épais en particulier sous les hêtres du TsF) qui se traduit par un retard à la décomposition et une décomposition libérant des acides organiques qui ne sont pas totalement insolubilisés ou biodégradés dès le contact avec la phase minérale. Le climat est humide et froid, la roche mère du sol est pauvre, le pH de ce milieu organique est bas, il n'est pas impossible que la diffusion d'oxygène soit limitée, l'altération est forte et la migration des complexes organo-minéraux est possible sur une dizaine de cm. La présence de minéraux altérables et d'argile contrôlent cette réaction qui ne dépasse pas le stade de crypto-podzolisation. Il ne faut pas négliger les effets du cycle biologique, les litières étant susceptibles d'apporter à la surface du sol des quantités importantes de Si, Al, voire Fe.

Les différences statistiques entre le TsF et les plantations sont limitées et difficilement interprétables (cf tableau du rapport de M Forêt, 2003). Elles tendent à isoler le TSF des plantations, traduisant une dynamique nouvelle de la matière organique après la destabilisation au moins partielle liée à la substitution d'essence. Les profils de distribution des éléments libres confirment que l'andainage a eu un effet très limité sur le sol puisque les niveaux d'occurrence des accumulations se situent au même endroit dans le TsF et les plantations. Une dynamique voisine de celle prévalant dans le TsF natif devrait s'installer, et les différences traduisent la variation des processus en fonction de celles-ci. Ces différences sont très difficiles à interpréter directement d'une part parce que l'échantillonnage est limité (malgré 8 répétitions dans des placettes très homogènes !), la variabilité est forte, et d'autre part parce que les variables clés ne sont pas encore identifiées.

Au plan méthodologique, il s'avère que la méthode utilisée pour la spéciation en phase solide est bonne pour le Fer mais doit être améliorée pour Al. En effet, les oxy-hydroxydes mixtes de Al et Fe peuvent perturber les extractions (Kaiser et Zech, 1996) au pyrophosphate de Na qui est de plus très dispersant. Un test sera réalisé avec CuCl_2 0,1M+KCl 0,5M (Soon, 1993).

Tableau III.6: Récapitulatif des traitements proposés pour la spéciation Al et Fe en phase solide :

	échangeable	Lié à MO	Lié aux hydroxydes amorphes	Lié aux oxydes (+ interfoliaire Al)	Total
Fer	KCl (?)	Pyrophosphate	Oxalate	Citrate Bicarbonate Dithionite	Fusion alcaline
Al	KCl	CuCl ₂	Oxalate	Tricitrate	Fusion alcaline
Si	Sans objet	En principe composé neutre en sols acide ?	(1)	(1)	(1)

(1) Les oxydes sont mixtes et chaque réactif extrait Si après destabilisation de l'élément extrait spécifiquement par le réactif ; il ne faut pas négliger l'extraction de Si des structures fragilisées par l'altération. Mg est souvent dosé pour tester par ailleurs cette destabilisation (des structures micacées en l'occurrence).

La méthode au cuivre est en cours de test. Elle pourra être appliquée systématiquement aux échantillons organiques pour déterminer la fraction de Al liée à la matière organique

Une autre façon de tester la dynamique de l'aluminium est l'approche expérimentale utilisant les minéraux tests artificiellement préparés pour avoir une couche interfoliaire aluminisée, dont on testera la stabilité en fonction des peuplements (expérience en cours cf § minéralogie des sols).

3.4 Effet des substitutions sur les réserves des sols en C&N organiques totaux, Passimilable et éléments échangeables

On distinguera les parcelles ayant subi la fertilisation de celles n'ayant pas reçu d'apports, leur regroupement conduirait à ne mettre en exergue que l'effet de la fertilisation s'il est toujours visible. Le traitement comparera ensuite les traitements fertilisés à leur seul analogue n'ayant pas subi la remédiation a priori.

VII- les couches O_l, O_f et O_h (litières au sol) (tableau III.7) :

La masse des horizons holorganiques est la plus faible dans les plantations de feuillus et la plus forte dans le TsF natif ainsi que dans les peuplements fertilisés.

Les concentrations en Norg ont tendance à être les plus faibles dans les peuplements fertilisés, mais la tendance étant la même pour le carbone organique, c'est peut le fait d'une activité biologique plus forte, qui tend à incorporer de la matière minérale aux phases organiques.

La masse d'éléments nutritifs contenue dans les litières au sol est nettement reliée à leur matière sèche. Toutefois, la maturité du peuplement, leurs besoins propres et la fertilité du sol jouent un rôle variable en fonction des éléments : par exemple la fertilisation initiale est bien visible pour Ca mais pour N ou P ; les feuillus sont plus exigeants en Ca que les résineux,

	chêne	hêtre	Douglas nf	Douglas fert	pin	sapin	'p'ic' a nf	'p'ic' a fert	tsf L	tsf F+H	tsf moy conc
N g/kg	13,61 b	13,87 b	12,58 b	8,15 a	13,09 b	13,58 b	12,92 b	11,07 ab	16,14	14,05	15,10 b
C g/kg	357 bc	372 bc	282 ab	230 a	358 bc	395 bc	350 bc	284 ab	503	336	419 c
P g/kg	0,702 ab	0,631ab	0,627 ab	0,552 a	0,686 ab	0,746 b	0,668 ab	0,726 ab	0,809 ab	0,688	0,75 b
K g/kg	1,12 a	1,22 ab	1,20 ab	1,38b	1,10 a	1,14 a	1,12 a	1,22 ab	1,19	1,24	1,22 ab
Ca g/kg	2,64 bc	2,46bc	1,98 ab	3,30 c	1,38 a	1,60 ab	1,27 a	1,90 ab	2,72	0,69	1,70 ab
Mg g/kg	0,69 c	0,56 bc	0,58 bc	0,62 bc	0,57 bc	0,41 a	0,55 bc	0,51 b	0,61	0,55	0,58 bc

Tableau 7a Z Concentration en éléments majeurs des litières au sol en fonction des peuplements

	chêne	hêtre	Douglas nf	Douglas fert	pin	sapin	'p'ic' a nf	'p'ic' a fert	tsf L	tsf F+H	tsf total
MS t/ha	27,5 a	22,1 a	50,7 bc	51,9 bc	38,6 ab	41,6 ab	52,1 bc	71,7c	13,7	52,5	66,2 c
N kg/ha	355,6 a	290,8 a	731,0cd	410,0 ab	425,7 ab	501,8 abc	771,9c	677,1 bcd	218,8	760,5	979,3 d
C kg/ha	9128,3 a	7789,9 a	16424,1ab	11663,5 a	11775,4 a	14565,3 ab	21455,6 bc	17353,1 ab	6747,9	18346,9	25094,8 c
P kg/ha	18,7 a	13,2 a	38,2 bc	27,6 ab	21,8 a	27,6 ab	40,7 bc	45,8 c	10,9	36,8	47,7 c
K kg/ha	31,4 ab	25,8 a	81,9 cd	70,0 d	35,1 abc	43,4 abc	66,1 bcd	81,2 d	16,1	67,1 d	83,2
Ca kg/ha	65,6 a	51,3 a	114,3 b	162,0 c	46,1 a	55,7 a	74,4 a	112,4 b	35,0	33,8	68,8 a
Mg kg/ha	18,6 abc	11,9 a	39,2d	31,2 bcd	18,0 abc	15,3 ab	31,6 cd	34,2 bcd	7,9	29,2	37,2 d

Tableau 7b Z Biomasse totale contenue minéral des litières au sol en fonction des peuplements

Tableau III.7 : Litières au sol dans les différents peuplements

- les horizons organo-minéraux

Le tableau III.8 résume la variabilité des stocks par horizon et leur significativité en fonction des essences.

	K kg/ha			Mn kg/ha			Mg kg/ha			Ca kg/ha			P kg/ha			
	Essence	Moyenne	cart type	Essence	Moyenne	cart type	Essence	Moyenne	cart type	Essence	Moyenne	cart type	Essence	Moyenne	cart type	
0-5 cm	Epic'a nf	30,3	6,61	a	Sapin	5,7	5,00	a	Sapin	5,2	1,95	a	Sapin	6,9	3,74	a
	Pin	30,6	7,31	a	TSF	6,2	3,36	a	Pin	6,1	1,39	a b	TSF	11,4	8,78	a
	Sapin	34,6	10,45	a b	Epic'a nf	8,4	6,12	a	Hêtre	6,7	1,52	a b	Epic'a nf	15,4	9,86	a
	Douglas nf	35,5	10,69	a b	Pin	13,5	13,29	a b	Epic'a nf	7,5	1,97	b c	Pin	17,6	6,98	a
	Hêtre	35,9	10,18	a b	Hêtre	15,9	8,62	b	TSF	8,6	1,40	c	Hêtre	26,3	7,17	b
	TSF	41,2	7,85	b c	Douglas nf	19,2	12,18	b	Douglas nf	9,0	2,68	b	Chêne	35,5	15,27	c
5-10 cm	Chêne	48,0	10,81	b c	Chêne	19,6	9,05	b	Chêne	10,7	2,17	c	Douglas nf	35,5	22,23	c
	Epic'a nf	22,0	3,57	a	TSF	5,3	2,08	a	Sapin	3,4	0,80	a	Sapin	2,5	0,89	a
	Pin	23,2	6,09	a	Sapin	5,9	2,60	a	Pin	4,1	1,73	a b	TSF	3,8	3,09	a b
	Sapin	25,5	4,32	a b	Epic'a nf	6,3	4,45	a	Epic'a nf	4,6	1,21	a b	Pin	5,2	4,38	a b c
	Hêtre	26,6	4,76	a b	Chêne	6,4	3,44	a	TSF	4,8	1,29	a b	Epic'a nf	6,7	5,45	a b c
	Douglas nf	27,0	5,57	a b	Pin	6,6	3,70	a	Hêtre	5,0	2,31	a b	Douglas nf	7,7	5,88	b c
10-15 cm	TSF	28,7	5,39	b	Douglas	7,1	4,58	a	Chêne	5,2	1,53	b	Hêtre	9,5	7,50	c
	Chêne	38,6	7,14	c	Hêtre	6,0	4,18	a	Douglas nf	5,4	2,29	b	Chêne	10,0	6,58	c
	Epic'a nf	15,5	3,03	a	Chêne	5,3	1,94	a	Epic'a nf	2,7	0,72	a	TSF	1,7	0,96	a
	Hêtre	18,5	6,38	a b	Epic'a nf	5,4	1,97	a	Sapin	2,9	0,73	a	Sapin	2,2	1,00	a
	Pin	19,4	4,49	a b	Pin	5,9	2,13	a	Hêtre	3,0	1,41	a	Epic'a nf	3,8	2,43	a
	TSF	20,7	5,91	b	TSF	6,1	4,95	a	Chêne	3,1	1,30	a	Hêtre	4,8	3,87	a
15-25 cm	Douglas nf	20,7	3,93	b	Douglas	6,4	3,51	a	TSF	3,2	1,11	a	Chêne	5,1	3,31	a
	Sapin	21,6	3,73	b	Sapin	7,0	2,51	a	Pin	4,0	3,55	a	Douglas	6,4	12,62	a
	Chêne	29,0	8,89	c	Hêtre	7,1	4,07	a	Douglas	4,6	5,02	a	Pin	11,0	33,34	a
	Hêtre	34,8	14,09	a	Chêne	10,5	3,79	a	Chêne	4,0	1,62	a	Sapin	2,2	1,84	a
	Sapin	34,8	9,83	a	Pin	13,8	5,74	a	Sapin	4,2	1,33	a b	Douglas	3,2	5,53	a
	TSF	38,9	10,69	a	Douglas	14,3	6,80	a	Hêtre	4,4	1,40	a b	Pin	3,8	3,88	a
25-40 cm	Epic'a nf	39,5	9,39	a	Epic'a nf	14,6	6,85	a	Epic'a nf	4,6	1,04	a b	Hêtre	4,1	4,07	a
	Pin	39,8	11,38	a	Hêtre	16,1	3,84	a	Douglas nf	5,3	2,46	a b	Chêne	5,5	4,43	a
	Douglas nf	43,2	12,15	a	TSF	17,9	14,88	a	Pin	5,3	1,75	a b	Epic'a nf	6,3	4,66	a
	Chêne	57,5	15,45	b	Sapin	17,9	6,71	a	TSF	6,8	5,51	b	TSF	6,3	13,14	a
	Sapin	37,9	7,03	a	Chêne	16,8	6,10	a	Sapin	3,4	1,01	a	Pin	0,3	0,43	a
	Hêtre	39,4	11,26	a	Pin	19,8	7,84	a	Chêne	3,5	2,47	a	TSF	1,4	1,10	a
40-55 cm	TSF	41,5	8,37	a	Douglas nf	21,8	6,12	a b	Pin	3,6	0,99	a	Douglas nf	1,5	1,95	a
	Pin	45,2	11,82	a	Hêtre	23,0	8,63	a b	TSF	4,2	1,21	a	Sapin	1,7	3,41	a
	Douglas nf	51,4	17,59	a	TSF	24,4	6,55	a b	Hêtre	4,5	3,21	a	Hêtre	4,7	8,46	a
	Epic'a nf	67,0	23,03	b	Epic'a nf	27,2	24,14	a b	Douglas	4,5	1,80	a	Chêne	5,2	5,76	a
	Chêne	74,5	19,92	b	Sapin	32,0	11,27	b	Epic'a nf	5,2	2,61	a	Chêne	10,4	9,80	b
	Sapin	40,3	9,57	a	Chêne	20,2	6,40	a	Chêne	2,1	1,34	a	Pin	1,4	1,79	a
55-70 cm	Pin	44,5	12,34	a	Pin	23,6	6,14	a b	Sapin	2,8	0,73	a	Chêne	1,7	2,18	a
	TSF	46,5	9,88	a	Douglas nf	25,4	6,18	a b c	Hêtre	3,4	0,79	a	Hêtre	2,6	2,94	a
	Hêtre	52,9	21,79	a	Epic'a nf	28,0	16,99	a b c	Pin	3,8	2,14	a	Douglas	3,4	7,65	a
	Douglas nf	53,0	19,94	a	Hêtre	28,6	7,50	a b c	Epic'a nf	4,3	1,13	a	TSF	6,5	22,02	a
	Epic'a nf	73,0	19,75	b	TSF	32,8	7,14	b c	Douglas nf	5,8	4,85	a	Epic'a nf	7,8	7,94	a
	Chêne	78,5	12,40	b	Sapin	35,1	14,12	c	TSF	5,7	7,43	a	Pin	9,6	27,87	a
	Sapin	43,0	10,48	a	Chêne	21,6	4,67	a	Chêne	2,0	1,16	a	Sapin	0,9	1,01	a
	Pin	45,5	11,72	a	Douglas nf	24,8	6,97	a	Sapin	2,4	0,62	a	Douglas	0,9	1,88	a
	Douglas nf	49,9	20,14	a	Pin	26,3	14,51	a	TSF	4,1	1,34	a	Chêne	1,8	2,17	a
	Hêtre	52,9	21,79	a	Hêtre	28,0	12,05	a	Douglas	4,2	2,62	a	TSF	2,0	2,67	a
	TSF	54,8	10,76	a	Sapin	32,9	10,35	a	Epic'a nf	4,5	1,85	a	Hêtre	7,5	14,18	a
	Epic'a nf	82,6	37,74	b	TSF	37,2	10,02	a	Pin	4,7	9,37	a	Epic'a nf	8,5	11,08	a
Chêne	82,8	28,63	b	Epic'a nf	38,0	34,80	a	Hêtre	5,2	5,63	a	Pin	8,5	32,13	a	

Parcelles non fertilisées :

-C & Norg, Passimilable : le stockage de carbone sur 40 cm de sol est compris entre 81 et 97 t par ha, mais la variabilité spatiale ne conduit cependant pas à des différences significatives entre peuplements. Les stocks de Norg varient de 4200 à 5300 kg par ha : les stocks sont significativement plus faibles sous la forêt native et sous le sapin, et les plus élevés pour le chêne et le pîn (hêtre, Douglas et épicéa ont des réserves intermédiaires). Les réserves de Pass conduisent à deux groupes bien identifiés, avec des réserves plus faibles pour la forêt native, le sapin et le hêtre et des réserves plus fortes (une cinquantaine de kg par ha) pour le chêne, le Douglas, l'épicéa et le pin (**tableau III.9**)

0-40 cm	Carbone	Azote	Phosphore
Chêne	97238 a 18	5310 b 17	202 b 17
Hêtre	82238 a 17	4685 ab 16	145 a 32
Douglas	83099 a 23	4663 ab 23	195 b 20
Epicéa	83694 a 11	4730 ab 12	207 b 15
Pin	92644 a 12	5322 b 17	210 b 25
Sapin	81256 a 17	4181 a 19	154 a 13
TsF	96607 a 51	4552 a 8	161 a 11

XXX = valeur moyenne , a = différent à 5% si lettre différente, xx : Coefficient de Variatio

Tableau III.9 : Stocks de C et N organiques et de P assimilable en fonction des essences (données en kg.ha⁻¹.an⁻¹)

- K, Mg et Ca échangeables : dans la partie supérieure du profil [0-25 cm], les réserves en Kéchangeable sont limitées mais le sol est nettement mieux pourvu qu'en Mg et Ca, éléments dont les réserves sont très faibles. Les réserves en K sont significativement les plus faibles sous épicéa, et les plus fortes sous chêne ; celles en Mg varient peu en absolu et celles Ca sont les plus faibles sous le sapin et les plus fortes sous Douglas. Dans la partie inférieure du profil, le chêne et l'épicéa possèdent des réserves en K échangeable pratiquement deux fois plus faibles que sous le sapin. Les réserves en Ca et Mg sont tellement faibles, que la significativité des différences est difficilement interprétable (**tableau III.10**).

	0-25 cm			25-70 cm			0-70 cm		
	K	Mg	Ca	K	Mg	Ca	K	Mg	Ca
Chêne	171 c 16	23 b 20	56 c 45	236 b 21	8 a 58	9 ab 103	407	31	65
Hêtre	116 ab 20	19 ab 22	45 bc 35	146 a 34	13 a 50	15 ab 116	262	32	60
Douglas	126 ab 23	24 b 34	57 c 60	155 a 33	14 a 43	6 ab 152	281	38	63
Epicéa	107 a 13	19 ab 19	32 abc 57	223 b 34	14 a 30	27 b 89	330	33	59
Pin	113 ab 27	20 ab 25	38 bc 102	135 a 25	12 a 83	18 ab 219	248	32	56
Sapin	117 ab 19	16 a 18	14 a 41	121 a 18	9 a 22	3 a 86	238	25	17
TsF	130 b 15	24 b 29	23 ab 89	145 a 16	15 a 57	10 ab 231	275	39	33

XXX = valeur moyenne, a = différent à 5% si lettre différente, xx : CV

Tableau III.10 : Stocks de K, Mg et Ca échangeables en fonction des essences (données en kg.ha⁻¹.an⁻¹).

Effet de la fertilisation :

Rappelons que la fertilisation initiale a apporté environ 5,5 kg de N, 100 kg de P, 20 kg de K, et 800 kg de Ca par ha en 1976.

-C & Norg, Passimilable : le stockage de carbone sur 40 cm de sol est compris entre 82 et 93t. L'effet de la fertilisation se manifeste par le stockage plus important de C dans le sol du peuplement fertilisé d'épicéa ; aucun effet similaire n'apparaît pour le Douglas. Pour Norg les résultats montrent que le stock le plus faible apparaît pour le sol du peuplement de Douglas fertilisé, s'opposant au sol sous peuplement d'épicéa fertilisé qui lui présente le stock le plus élevé ; les sols des peuplements non fertilisé ont un comportement intermédiaire. Aucune différence significative n'apparaît entre les peuplements fertilisés et non fertilisés, malgré des apports importants de cet élément à la plantation. Il est peu probable que les pertes issues de la consommation par les peuplements et le drainage n'expliquent ce bilan ; la perte de labilité devrait être à l'origine de cette observation, mais cela reste à vérifier (**tableau III.11**).

0-40 cm	C org	N org	P ass
Douglas NF	83099 a 23	4663 ab 23	195 a 20
Douglas F	82054 a 18	4239 a 13	191 a 17
Epicéa NF	83694 a 11	4729 ab 12	206 a 15
Epicéa F	93338 b 8	5238 b 7	221 a 18

XXX = valeur moyenne, a = différent à 5% si lettre différente, xx : CV

Tableau 11 : Stocks de C et N organiques et de P assimilable dans les traitements fertilisés et témoins (données en kg.ha⁻¹.an⁻¹).

- K, Mg et Ca échangeables : dans la partie supérieure du profil [0-25 cm], malgré des différences qui peuvent apparaître comme significatives (par exemple K du sol du Douglas non fertilisé ou Mg du sol du Douglas fertilisé sont supérieurs aux réserves des autres peuplements), seul Ca du sol du peuplement fertilisé de Douglas présente une valeur absolue très différente des sols des autres peuplements. Cette réserve correspond à un reliquat de la fertilisation initiale, ou plus exactement à un fonctionnement plus conservatif de cet écosystème via les restitution ou la capacité de la matière organique à stabiliser cet élément. Là encore il faudra vérifier cette hypothèse. Dans la partie inférieure du profil [25-70 cm] quelques différences significatives apparaissent dans les réserves des sols, mais le résultat le plus important réside dans l'extrême faiblesse de la réserve échangeable du sol en Ca et Mg qui ne dépasse pas quelques dizaines de kg par ha (**tableau III.12**).

	0-25cm			25-70 cm			0-70 cm		
	K	Mg	Ca	K	Mg	Ca	K	Mg	Ca
Douglas NF	126 b 23	24 ab 34	56 a 60	155 a 33	14 ab 43	6 a 132	281	38	62
Douglas F	110 a 19	28 b 29	270 b 60	126 a 84	9 a 22	11 a 101	236	37	281
Epicéa NF	107 a 19	19 a 19	32 a 57	223 b 34	14 ab 30	27 a 89	330	33	59
Epicéa F	100 a 16	22 a 23	52 a 64	115 a 31	17 b 69	21 a 169	215	39	73

XXX = valeur moyenne , a = différent à 5% si lettre différente, xx : CV

Tableau III.12 : Stocks de K, Mg et Ca dans les traitements fertilisés et témoins (données en $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$).

Au total, avec un cumul de moins de 50kg par ha de Mg et moins de 100kg par ha de Ca sur 70 cm, le sol est extrêmement peu pourvu en ces éléments. Il sera intéressant de comparer ces réserves au prélèvement des peuplements, mais le contenu des litières montre déjà que le cycle de ces éléments doit être efficace pour que le système ne dysfonctionne pas. L'analyse foliaire servira d'indicateur de biodisponibilité (analyses en cours). Des différences significatives apparaissent en fonction des essences dont il faudra analyser en détail l'origine de façon à déterminer si certaines d'entre elles accentuent le statut initial défavorable du sol.

III- 4 Conclusion sur les sols solides

Les différents indicateurs montrent l'amplitude de l'effet des substitutions d'essences sur le sol 30 ans après leur réalisation. La substitution d'essence se traduit par des modifications notables des indicateurs du fonctionnement actuel du sol, malgré son degré évolué qui se traduit entre autres par une forte acidité. Il va de soi qu'il ne peut s'agir d'une transformation brutale, mais d'une évolution graduelle montrant des divergences significatives entre essences. Les observations sur la phase solide bien que cumulant héritage du passé et évolution actuelle apportent cependant des informations très intéressantes, mais seuls les travaux sur les mécanismes et leur origine biologique ou physique, en particulier via les solutions, permettront d'interpréter les observations sur le solide.

Ce site exceptionnel devra faire l'objet d'un suivi diachronique, qui nécessite une vigilance toute particulière d'une part sur sa conservation, justifiant les mesures prises pour coordonner l'ensemble des travaux, et, d'autre part, sur l'archivage précis des données et des protocoles

ayant servi à les acquérir. En effet, les observations actuelles relèvent d'une évolution initiale qui intègre la perturbation liée à la coupe et à la plantation et l'effet spécifique des plantations sur le milieu physique et la biocénose.

Les données indiquent que les essences contrôlent la qualité de la matière organique via les cycles de C et de N en particulier, selon toute vraisemblance par les flux de restitution et la biodégradation : les travaux en cours sur les restitutions de litière, la biodégradation des humus et le contrôle des populations à l'origine de minéralisation de l'azote, apporteront les explications indispensables.

Les indicateurs physico-chimiques et chimiques conduisent à des discriminations significatives de l'effet des essences sur le sol. L'analyse multivariée synthétise les observations actuelles. Il faudra approfondir la spéciation chimique des éléments de type Al et Fe, car certaines méthodes sont ici mal adaptées.

Il serait également intéressant que des analyses soient réalisées sur le bloc II, au moins pour tester la robustesse de certaines conclusions.

Les travaux approfondis en cours sur la minéralogie des sols et sur les solutions apporteront les indicateurs indispensables aux observations très intégrées faites au niveau du sol. De même, le contrôle rhizosphérique des populations susceptibles de modifier la disponibilité potentielle des éléments sera très utile à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème.

La modélisation biogéochimique et le développement du modèle de transfert de solutés, conduira à la formalisation synthétique des travaux en cours.

Les projets développés avec L'ONF et avec espérons avec le Parc Régional du Morvan, permettront de traduire les observations en termes de recommandations pratiques pour les aménagements, quelle que soit la fonction retenue.

Références bibliographiques citées

Brahy, V. (2000) : *Fonctionnement de sols forestiers acides dérivés de limon loessique au sein d'une toposéquence Luvisol-Cambisol*, thèse, Université de Louvain La Neuve.

Bonneau, M., Brethes, A., Lacaze, J.F., Lelong, F., Levy, G., Nys, C. & Souchier, B. (1977) : Modifications de la fertilité des sols sous boisements artificiels de résineux purs. C.R. Fin d'Etude D.G.R.S.T. Doc à distribution limitée. Station des Sols Forestiers et de la Fertilisation, INRA-Champenoux: 88 p.

Bonneau, M., Belkacem, S., Nys, C., Ranger, J., Gelhaye, D., Lefevre, Y. & Humbert, D. (2000) : Évolution d'un sol forestier acide des Vosges sur une période de 10 ans. (Observatoire de la Qualité des Sols du Donon). *Etud. Gest. Sols*, 7, 2 : 99-118.

Kaiser, K., and W. Zech. 1996. Defects in estimation of aluminium in humus complexes of podzolic soils by pyrophosphate extraction. *Soil Science* 161:452-458

Mc Keague, J.A., and P.A. Schuppli. 1982. Changes in concentration of iron and aluminium in pyrophosphate extracts of soil and composition of sediment resulting from ultracentrifugation in relation to horizon criteria. *Soil Science* 134:265-270.

Mehra, O.P., and M.L. Jackson. 1960. Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite-citrate system buffered with sodium bicarbonate. *Clays and Clay Minerals* 7:317-327.

Ranger, J. & Gelhaye, D. (2002) : Effets de l'essence forestière sur le fonctionnement biogéochimique et biologique d'un écosystème forestier. Présentation du site expérimental de la forêt de Breuil-Chenu, Morvan. Nancy : Institut de la Recherche Agronomique, Biogéochimie des Écosystèmes Forestiers : 18 p. + annexes

Ranger, J. (Coord.) ; Andreux, F., Bienaimé, S., Bonnaud, P., Boudot, J.P., Chaussod, R., Colin-Belgrand, M., Ezzaïm, A., François, M., Gelhaye, D., Gelhaye, L., Gerard, F., Goedert, O., Jussy, J.H., Lévêque, J., Marques, R., Picard, J.F., Pollier, B., Roux, F., Turpault, M.P.,

Villette, S., Zeller, B. (2003) : Impact de la récolte et de la régénération des peuplements sur la fertilité des sols forestiers. Programme GESSOL, MATE, Colloque des 15 et 16 Mars 2001 Ministère de l'Environnement. (15 & 16 Mars 2001; Paris, France). Rapport final contrat INRA-DGAD 99114. Nancy : INRA Champenoux, Biogéochimie des Ecosystèmes forestiers : 88 p.

Rouiller, J., Guillet, B. & Bruckert, S. 1980. Cations acides échangeables et acidité de surface. Approche analytique et incidences pédogénétiques. Science du Sol. Bulletin de l'Association Française de l'Etude des Sols 2:161-175.

Soon, Y.K. 1993. Fractionation of extractable aluminum in acid soils: a review and a proposed procedure. Communications in Soil Sciences and Plant Analysis. 24:1683-1708.

Tamm, O. 1922. Um best ämning ow de oorganiska komponenterna i markens gelcomplex. Medd. Statens Skogsförsökanst 19:385-404.

Tamura, T. 1958. Identification of clay minerals from acid soils. Journal of Soil Science 9:141-147.

CHAPITRE IV

Ce chapitre présente l'ensemble des travaux réalisés sur les solutions du sol

Trois sous chapitres ont été identifiés :

Sous chapitre IV/1 : Les solutions du sol faiblement et fortement liées ; analyse globale.

Sous chapitre IV/2 : Spécification chimique et toxicité de l'aluminium dans les solutions faiblement liées des sols sous différentes essences forestières.

Sous chapitre IV/3 : Le carbone organique dissous (COD) du sol : fractionnement et caractérisation

Sous chapitre IV/1 Les solutions du sol faiblement et fortement liées ; analyse globale

J Ranger, F Gérard, J Jaffrain, B Pollier, S Bienaimé, L Gelhaye, D Gelhaye, P Bonnaud
INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers 54280 Champenoux

1- Introduction générale

Les interactions entre le sol et l'arbre ont toutes comme point commun d'affecter directement ou indirectement les solutions de sol tant au plan quantitatif que qualitatif. En effet, les solutions du sol sont d'excellents indicateurs de la modification du fonctionnement de l'écosystème. La chimie des différents types de solution de sol dépend de la nature et de l'intensité des processus *in situ*.

Les solutions du sol semblent être le vecteur des modifications du chimisme du sol et indiquent également le résultat de cet effet. (Augusto et Ranger, 2001)

Les solutions gravitaires sont les plus adaptées aux bilans entrées / sorties de l'écosystème. Les solutions capillaires, obtenues au moyen des lysimètres avec tension ou par centrifugation représentent les réserves utiles pour les plantes (Marques *et al.*, 1996). Les solutions capillaires fortement liées peuvent constituer une bonne approximation de la « solution réactive » du sol (Gérard *et al.*, 2003) ; c'est à dire, comme au laboratoire, la solution dont la composition chimique en éléments réactifs contrôle les interactions avec la phase solide, et dont la composition en éléments produits renseigne sur ces réactions hétérogènes. La composition chimique des solutions varie fortement avec les paramètres du climat et de l'activité biologique (Zabowski et Ugolini, 1990 ; Marques *et al.*, 1996 ; Giesler *et al.*, 1996 ; Ranger *et al.*, 2001 ; Gérard *et al.*, 2002).

2- Matériels et méthodes

Les premières solutions de sols ont été collectées *in situ* dans toutes les parcelles à partir du début novembre 2001. Les solutions de sol ont été prélevées à trois profondeurs (15, 30, et 60 cm) par l'intermédiaire de bougies micro-poreuses avec application d'une succion (vide d'environ 400 hPa), et sous la litière par un système de plaques lysimétriques étroites. La plupart des analyses chimiques ont été réalisées. Un problème de contamination des solutions de bougies en C, N et S organiques a été corrigé en juin 2002 par remplacement de l'ensemble des tuyaux (environ 3000 m). Les mesures de C organique réalisées antérieurement ont été éliminées de la base de données.

Des mesures de spéciation aluminique en solution (J.-P. Boudot, LIMOS) ont été réalisées tous les deux mois environ dans l'ensemble des peuplements à l'exception des peuplements fertilisés.

Des mesures de concentration en silice polymérique (Dietzel, 2000) ont également été conduites de façon moins systématique. Elles s'inscrivent dans cadre d'un PAI avec l'Autriche (Graz Univ. – Frédéric Gérard BEF INRA Nancy). Aucun effet de l'essence n'est observé sur le contenu en silice polymérique (de l'ordre de 10% de Si total en moyenne).

Le prélèvement et l'étude des solutions extraites par centrifugation au laboratoire d'échantillons de sol frais sont également en cours dans trois peuplements (Douglas non fertilisé, hêtre et forêt native). Pour mémoire, ce type de solution de sol correspond à des gammes de potentiel matriciel beaucoup plus élevées que les solutions collectées *in situ* par bougies micro-poreuses. Le prélèvement des échantillons de sol à centrifuger s'effectue sur deux intervalles de profondeur (0-15 cm ; 15-30 cm), avec 6 répétitions par peuplement. Les solutions extraites par centrifugation fournissent une image plus instantanée de la chimie de la solution de sol que les récoltes cumulées sur 4 semaines. Outre la chimie totale ces solutions bénéficient également de mesures de la spéciation aluminique, et elles sont l'objet du PAI

avec l'Autriche, concernant l'occurrence de la silice polymérique dans les solutions de sol acides et ses interactions avec les autres éléments dissous.

La modélisation biogéochimique sera utilisée systématiquement lorsque toutes les mesures sur les solutions seront disponibles (chimie totale complète avec spéciation Al) et dès l'arrêt de leur acquisition.

Le tableau suivant résume la situation.

	sites	Profondeurs/répétitions	analyses
Solutions libres	Forêt native : T Plantations NF : Ch, H, Ep, Do, P la., S Nord. Plantations F : Ep, Do	A la base des litières : 2 x 9 mini-lysimètres sans tension (5 cm x 50 cm)	pH Analyses totales minérales : COD ; Si, Al, Fe, K, Ca, Mg, Mn, P, S Analyses spécifiques : NO ₃ , NH ₄ , H ₂ PO ₄ , SO ₄ , spéciation Al (1)
Solutions libres (plaques lysimétriques sans tension) (2)	Forêt native : T	-15 cm, -30 cm, -60 cm	Id. (depuis octobre 2003)
Solutions liées (bougies poreuses)	Forêt native : T Plantations NF : Ch, H, Ep, Do, P la., S Nord. Plantations F : Ep, Do	-15 cm, -30 cm, -60 cm, - 100 cm -15 cm, -30 cm, -60 cm	Id. Id.
Solutions liées (centrifugation)	Forêt native : T Plantations NF : H, Do	-15 cm, -30 cm -15 cm, -30 cm	Id. Id. 7 campagnes sur les peuplements T, Do He
Solutions liées (2) (micro bougies rhizons)	Forêt native : T	-2, -5, -10 cm (4 répétitions de 8 rhizons)	Id. Mesures débutées en octobre 2003

(1) Prévu 2003 ; (2) Travail de JP Boudot Limos

Traitement statistique des données

a) Analyse de variance sous GLM (General Linear Model)

Nous avons décidé de quantifier les effets de l'essence et de la fertilisation sur les principales variables mesurées dans les solutions de sol collectées *in situ* dans tous les peuplements (i.e. mini-lysimètres de la litière et bougies micro-poreuses des horizon organo-minéraux) à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) sous GLM. Le General Linear Model est plus robuste que l'ANOVA simple. En particulier, il permet de traiter des échantillons déséquilibrés (nombre de données différent selon la valeur prise par un facteur). De plus, la vérification stricte de certains postulats, en particulier la normalité des résidus, dont dépend la validité des résultats d'une ANOVA simple, n'est plus nécessaire. Le modèle statistique utilisé est le suivant :

$$\mu_i = \text{peuplement} + \text{profondeur} + \text{peuplement} \times \text{profondeur} + \varepsilon_i$$

avec μ_i , la valeur moyenne de la variable i et ε_i le résidu non expliqué par les effets du peuplement, de la profondeur du sol et des interactions entre ces deux facteurs.

D'éventuels effets saisonniers (i.e. facteur saison) ne sont pas considérés dans ce modèle statistique, dans un souci de simplicité mais aussi afin d'obtenir une vision pluriannuelle ou moyenne des effets du peuplement.

Un point important est aussi l'introduction selon la variable étudiée de co-variables explicatives, dont le choix est guidé par la connaissance générale des mécanismes/processus contrôlant la variable en question. L'idée sous-jacente est de pouvoir appréhender les effets « directes » du peuplement après s'être débarrassé des effets des co-variables.

L'ordre et le choix des variables dont les effets du peuplement sont présentés dans ce rapport ne sont pas innocents. Priorité a été donnée aux variables « agronomiques » (N, P, K), de façon combinée à celles importantes pour les processus pédologiques (carbone organique et pH). Puis suivent les éléments importants pour la végétation en sols acides (les bases : Ca et Mg), et enfin ceux d'importants pour leurs éventuelles effets sur les processus impliqués dans la fertilité du sol (i.e. échanges ioniques et altération chimique) : il s'agit de Si et de Al.

De fortes interactions profondeur x peuplement ont été obtenues avec toutes les variables étudiées dans ce rapport. Ceci a rendu nécessaire l'étude des effets du peuplement en séparant les différentes profondeurs de sol. Pour isoler les différents groupes significativement différents les uns des autres un test de comparaison multiple des moyennes a été employé, ici le choix s'est porté sur le test de Student-Newman-Keuls. Ainsi dans tous les tableaux présentés ci-dessous les comparaisons se font entre les différentes essences à une profondeur fixe.

b) Analyse factorielle discriminante

Cette méthode recherche parmi toutes les analyses en composantes principales possibles sur les variables celle dont les représentations graphiques des individus discriminent « au mieux » les différents « traitements » à observer. Dans notre cas le traitement à observer est le peuplement et les variables sont obtenues par la chimie des solutions de sol. Cette méthode projette les individus (les différentes compositions chimiques de solution) dans une direction permettant de mettre en évidence les groupes. La variance interclasse (c'est-à-dire entre les traitements) est favorisée au détriment de la variance intra classe (c'est-à-dire la variabilité spatiale et/ou temporelle) considérée comme du bruit.

3- Résultats et discussions

31 Séries temporelles

Les figures présentées ci-dessous (**fig. IV/1-1 a-d**) témoignent de la variabilité saisonnière des solutions. En moyenne, certaines essences présentent des concentrations fortes tout au long de l'année (Douglas, Laricio, chêne), vis-à-vis d'autres essences dont les fluctuations sont plus difficiles à cerner vu les faibles concentrations moyennes (forêt native, sapin). Les concentrations sous une même essence fluctuent fortement d'une date à l'autre laissant supposer la mise en place temporaire de mécanismes particuliers.

De plus, on peut constater que les essences ayant des concentrations plus élevées en nitrates sont aussi les plus concentrées en aluminium (**fig. IV/1-1 a-b**). La corrélation entre

ces deux variables sera examinée plus loin au moyen de l'emploi de co-variables dans l'analyse de variance.

Il est possible de remarquer au moyen des figures IV/1-1c et IV/1-1d que les concentrations en nitrates et en aluminium sont moins importantes sous les peuplements fertilisés par rapport à leurs homologues non fertilisés. Cependant, à certaines périodes ces différences semblent moins nettes et semblent même s'inverser (exemple les peuplements de Douglas au début de l'année 2004 visible sur les figures IV/1-1c et d)

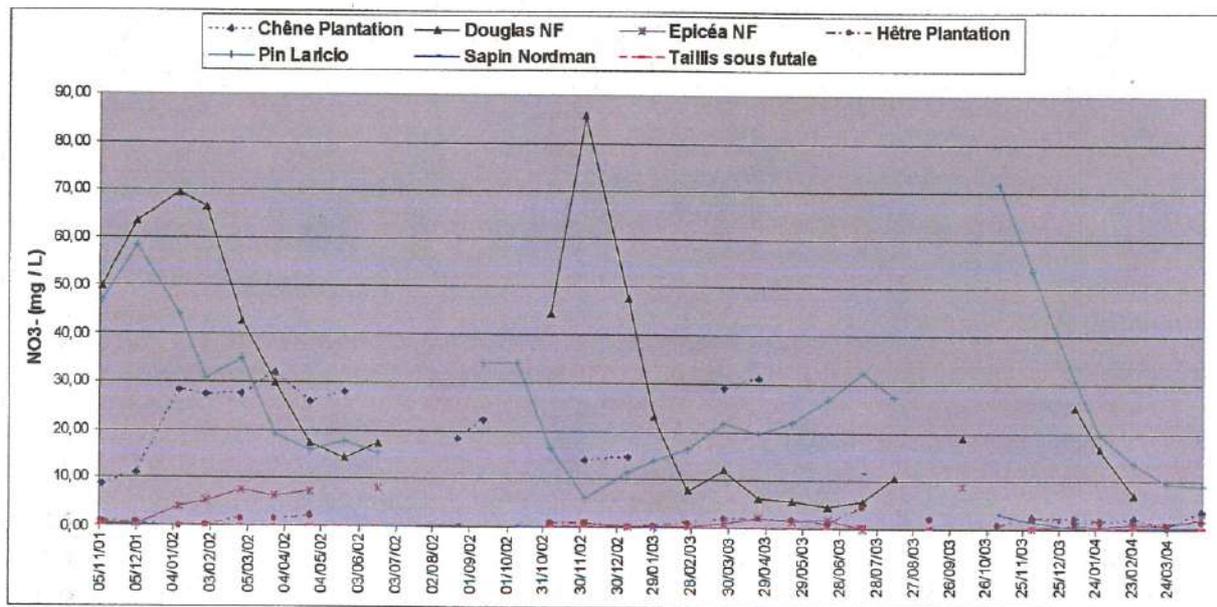


Figure IV/1-1a : Evolution de la concentration en nitrates dans les solutions de bougies poreuses à -15 cm.

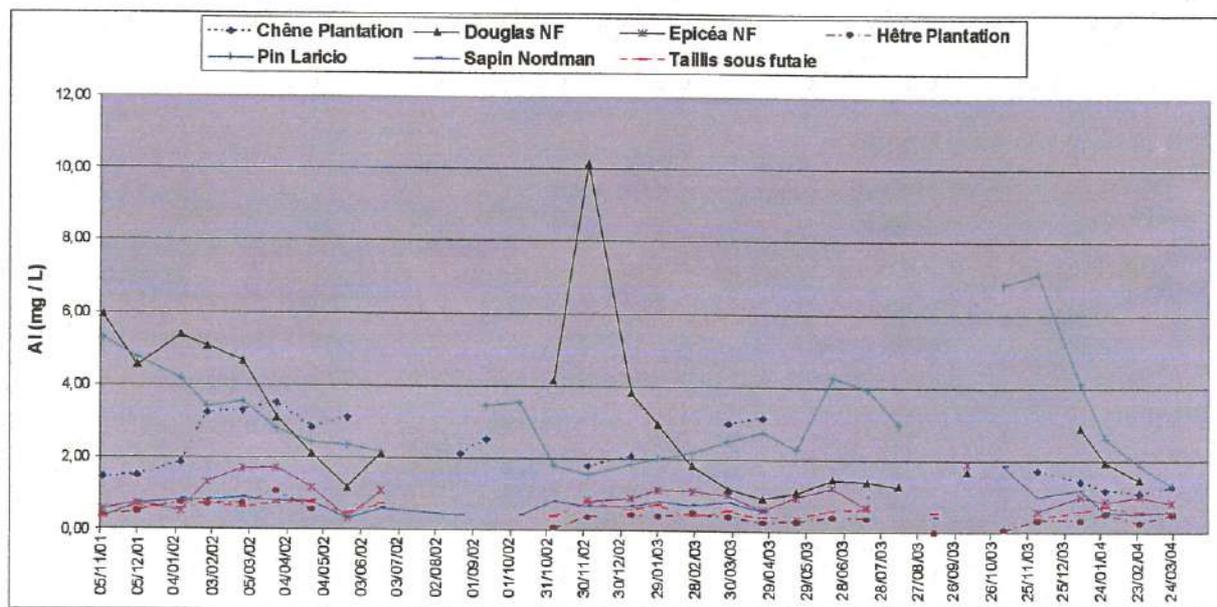


Figure IV/1-1b : Evolution de la concentration en aluminium dans les solutions de bougies poreuses à -15 cm.

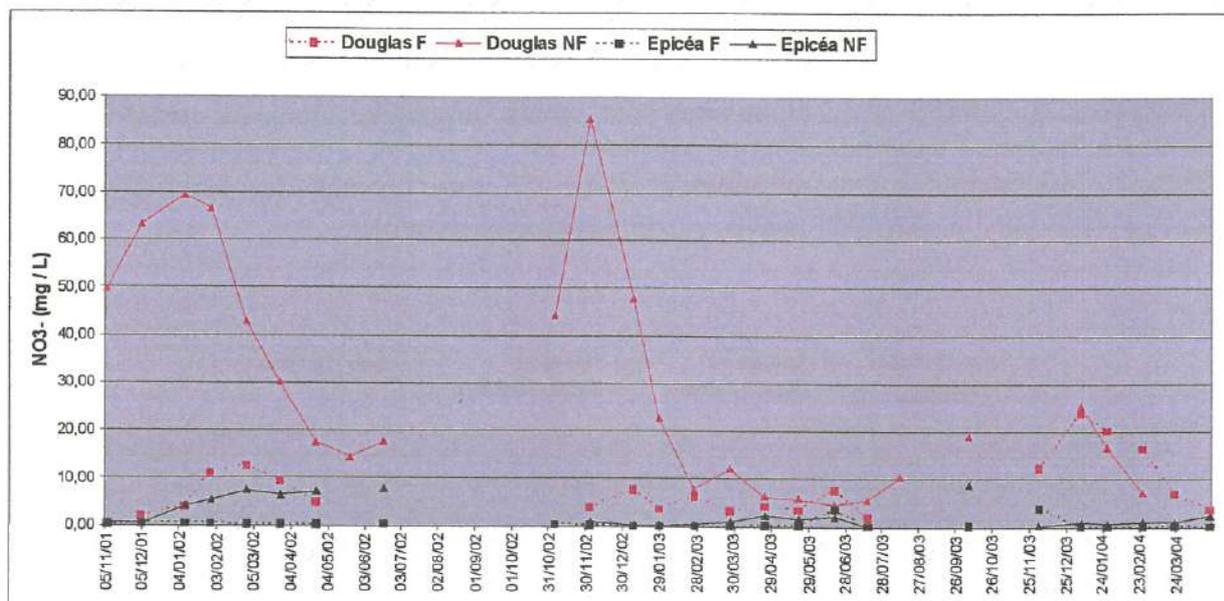


Figure IV/1-1c : Comparaison de l'évolution de la concentration en nitrates dans les solutions de bougies poreuses à -15 cm dans des peuplements fertilisés et non fertilisés.

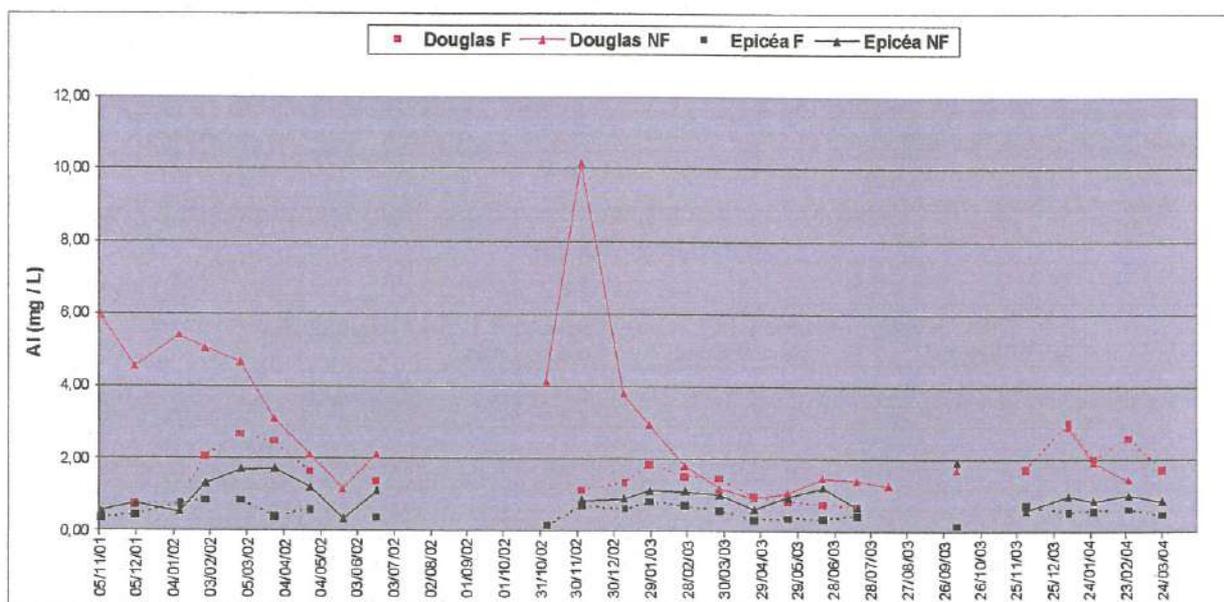


Figure IV/1-1d : Comparaison de l'évolution de la concentration en aluminium dans les solutions de bougies poreuses à -15 cm dans des peuplements fertilisés et non fertilisés.

32- Effets moyens des peuplements

1) Effets du peuplement sur les nitrates (tableau IV/1-1)

- Dans les solutions collectées à la base de la litière, les concentrations sont significativement plus élevées sous les essences plantées que dans la forêt native, à l'exception cependant du sapin Nordmann. On peut observer un effet

Effet essence et profondeur sur la concentration en nitrate

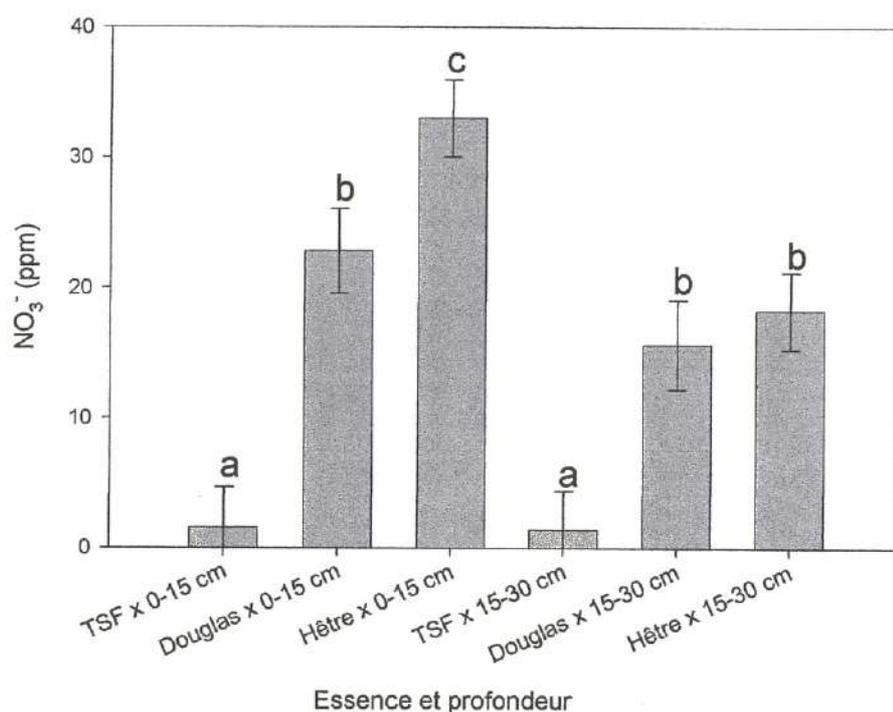


Figure IV/1-2. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en nitrates dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard.

2) Effets du peuplement sur l'azote réduit (tableau IV/1-2)

L'azote sous forme réduite, $N-NH_4$, contenu dans les solutions collectées à la base de la litière ne diffère pas selon l'essence forestière. Seul un effet de la fertilisation est observé dans le peuplement de Douglas : $N-NH_4$ est beaucoup plus abondant dans de Douglas fertilisé.

Les résultats sont très différents dans les solutions collectées au sein des horizons organo-minéraux. A 15 cm de profondeur, les effets de l'essence sont significatifs pour le hêtre ($N-NH_4$ moins concentré), et le groupe constitué par sapin de Nordmann et Douglas ($N-NH_4$ plus concentré). Concernant l'effet de la fertilisation, il est inexistant pour l'épicéa tandis que le Douglas fertilisé est significativement moins concentré en $N-NH_4$ que le peuplement non fertilisé.

A 30 cm de profondeur, les effets de l'essence ne subsistent que pour le Douglas ($N-NH_4$ moins concentré). Idem pour les effets de la fertilisation, qui se limitent aux peuplements de Douglas, avec toujours moins d'azote réduit dans le Douglas fertilisé.

A 60 cm de profondeur, la situation s'inverse car toutes les essences semblent avoir un effet sur les concentration d'azote réduit : elles sont significativement plus faibles que dans la forêt native. Aucun effet de la fertilisation n'est constaté à cette profondeur. Toutefois les valeurs absolues restent très faibles.

Tableau IV/1-2. Concentrations de l'azote sous forme réduite, $N-NH_4$ (ppm), dans les solutions de sol collectées in situ (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

significatif de la fertilisation, marquée par des concentrations en NO₃ plus élevées dans les peuplements fertilisés. Les effets du peuplement sur NO₃ changent radicalement dans le sol minéral.

- A 15 cm, les peuplements de Douglas et de Pin laricio présentent les valeurs significativement les plus fortes. Le peuplement de chêne se place en intermédiaire devant le groupe formé par les peuplements de hêtre, épicéa, sapin

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	7.3 ^{bc}	18.0 ^a	10.3 ^b	10.0 ^b	7.5 ^{bc}	7.4 ^{bc}	12.9 ^{ab}	3.0 ^c	2.0 ^c
15	17.5 ^b	9.3 ^c	28.2 ^a	0.4 ^d	2.7 ^d	1.6 ^d	25.7 ^a	0.5 ^d	0.1 ^d
30	14.9 ^b	7.3 ^c	34.2 ^a	0.3 ^d	1.9 ^d	0.9 ^d	18.2 ^b	0.9 ^d	0.05 ^d
60	10.0 ^c	4.5 ^d	31.1 ^a	0.2 ^d	2.6 ^d	0.5 ^d	19.5 ^b	2.4 ^d	0.1 ^d

de Nordmann et la forêt native. Ces derniers présentent des valeurs très faibles et ne sont pas distinguables entre eux statistiquement. La fertilisation tend à réduire les nitrates résiduels de manière significative pour le Douglas et l'épicéa.

- A 30 cm et 60 cm, les concentrations ont tendance à décroître dans tous les groupes de peuplements sans grandement modifier les groupes ni l'effet de la fertilisation observés plus haut.

En bilan, les différentes essences forestières et la fertilisation ont des effets variables sur NO₃ dans les solutions de sol collectées *in situ*. Il faut remarquer que les effets de la fertilisation sur NO₃ à la base de la litière peuvent être mis en relation avec une plus forte activité biologique (induisant plus de nitrates). Ces effets sont maxima pour le Douglas.

Tableau IV/1-1. Concentrations des nitrates (ppm) dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Dans les solutions extraites par centrifugation la différence de concentration entre le peuplement natif et les plantations est aussi significative. Par contre, l'effet de l'essence est différent. On remarque que les plus fortes concentrations en nitrate se situent sous la plantation de hêtre (cf. **fig. IV/1-2**). De plus, un effet apparent de la profondeur avec réduction de la concentration moyenne existe pour le hêtre alors qu'il ne s'observe ni sous la plantation de Douglas, ni sous la forêt native.

En bilan, les effets de l'essence sur la concentration en nitrate dépendent du type de solution de sol considéré. Il faudra rapprocher ces résultats des expérimentations visant à quantifier les productions nettes et brutes d'azote minéral en fonction des essences.

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	1.4 ^b	2.7 ^a	1.1 ^b	1.3 ^b	1.3 ^b	1.1 ^b	0.9 ^b	0.5 ^b	0.4 ^b
15	0.2 ^{ab}	0.2 ^{ab}	0.4 ^a	0.2 ^{ab}	0.3 ^{ab}	0.1 ^b	0.2 ^{ab}	0.4 ^a	0.3 ^{ab}
30	0.1 ^b	0.1 ^b	0.3 ^a	0.1 ^b	0.1 ^b	0.2 ^{ab}	0.1 ^b	0.1 ^b	0.1 ^b
60	0.1 ^b	0.1 ^b	0.1 ^b	0.1 ^b	0.2 ^{ab}	0.1 ^b	0.1 ^b	0.1 ^b	0.3 ^a

3) Effets du peuplement sur le phosphore (tableaux IV/1-3 et IV/1-4)

Le phosphore total (P), dosé par ICP, et les phosphates (PO₄), dosés par chromatographie ionique, sont considérés dans cette étude.

Le cas du PO₄ s'avère très simple à discuter car aucun effet essence n'est observable à toutes profondeurs. Seuls les deux peuplements fertilisés exhibent des concentrations beaucoup plus élevées dans les solutions collectées à la base de la litière uniquement.

Le cas du P s'avère quant à lui plus complexe.

Sous la litière, aucune différence significative ni entre les essences ni entre plantations et forêt native n'est réellement significative. La variabilité est forte puisque les valeurs absolues varient d'un ordre de grandeur sans pour autant être significatives. De même l'effet de la fertilisation semble plus prononcé dans le peuplement de Douglas mais la forte variabilité des concentrations observées ne permet pas d'établir un diagnostic clair.

À 15, 30 et 60 cm de profondeur, les concentrations diminuent notablement et les différences éventuellement significatives entre essences disparaissent et ne sont pas interprétables.

Tableau IV/1-3. Concentrations en **phosphore total**, P (ppm), dans les solutions de sol collectées in situ (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	0.16 ^{bc}	0.62 ^a	0.15 ^{bc}	0.39 ^b	0.24 ^{bc}	0.16 ^{bc}	0.05 ^c	0.20 ^{bc}	0.04 ^c
15	0.01 ^{bc}	0.01 ^{bc}	0.01 ^{bc}	0.00 ^c	0.00 ^c	0.01 ^{ab}	0.01 ^{bc}	0.01 ^{bc}	0.02 ^a
30	0.01 ^b	0.02 ^a	0.01 ^b	0.00 ^b	0.01 ^b	0.01 ^{ab}	0.01 ^b	0.00 ^b	0.01 ^b
60	0.01 ^b	0.01 ^{ab}	0.00 ^b	0.00 ^b	0.01 ^b	0.02 ^a	0.00 ^b	0.01 ^b	0.01 ^{ab}

Tableau IV/1-4. Concentrations en **phosphates**, PO₄²⁻ (ppm), dans les solutions de sol collectées in situ (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Épicéa fertilisé	Épicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordman	Forêt native
0	0.26 ^b	1.60 ^a	0.29 ^b	1.48 ^a	0.42 ^b	0.26 ^b	0.09 ^b	0.34 ^b	0.03 ^b
15	0.00 ^a	0.01 ^a	0.01 ^a	0.00 ^a	0.04 ^a	0.04 ^a	0.01 ^a	0.01 ^a	0.01 ^a
30	0.02 ^a	0.02 ^a	0.00 ^a	0.00 ^a	0.01 ^a	0.00 ^a	0.02 ^a	0.02 ^a	0.02 ^a
60	0.04 ^a	0.01 ^a	0.00 ^a	0.01 ^a	0.01 ^a	0.00 ^a	0.02 ^a	0.01 ^a	0.02 ^a

De même, dans les solutions extraites par centrifugation les phosphates en teneur très faibles ne présentent pas d'effet significatif de l'essence ou de la profondeur sur leur concentration (**figure IV/1-3**). La différence graphique visible sur la figure IV/1-3 n'est pas significative du fait de la forte variabilité présente.

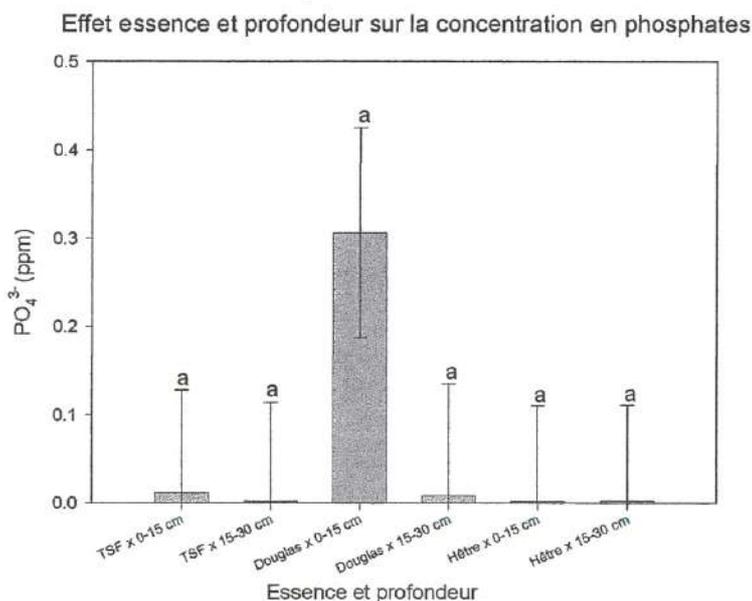


Figure IV/1-3. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentration en phosphate dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

4) Effets du peuplement sur le carbone organique dissout (tableau IV/1-5)

Dans la litière, concernant le carbone organique dissout (COD), les effets traitements (essence, fertilisation) sont significatifs. Les valeurs les plus élevées se situent sous le Pin laricio et le chêne. Le sapin de Nordmann et la forêt native prennent des valeurs intermédiaires tandis que l'épicéa, le hêtre et le Douglas présentent les valeurs les plus faibles. La fertilisation conduit à des teneurs en COD supérieures au témoin correspondant.

Dans le sol minéral les concentrations sont plus faibles que dans la litière et diminuent avec la profondeur en particulier à partir de 15 cm. L'effet de la fertilisation disparaît dès 15 cm. Celui des essences persiste encore à ce niveau avec Sapin de Nordmann = épicéa = Douglas = chêne >> hêtre = Pin laricio = forêt native

A 30 et 60 cm, l'effet essence observé n'est pas notablement modifié.

En bilan, les différentes essences forestières ont des effets variables sur le COD dans les solutions de sol collectées *in situ*. Comme pour les nitrates, il faut remarquer que les effets de la fertilisation sur le COD à la base de la litière peuvent être mis en relation avec une plus forte activité biologique (induisant plus de COD). Cet effet est sensiblement plus marqué pour le Douglas.

Tableau IV/1-5. Concentrations en **carbone organique dissous**, COD (ppm), dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	52.7 ^b	46.0 ^{bc}	27.9 ^d	47.3 ^{bc}	36.1 ^{cd}	31.2 ^d	64.8 ^a	41.7 ^{bc}	45.1 ^{bc}
15	22.7 ^a	20.2 ^a	17.0 ^{ab}	13.9 ^b	20.0 ^a	7.3 ^c	11.1 ^{bc}	23.8 ^a	11.5 ^{bc}
30	4.1 ^c	8.5 ^a	9.5 ^a	6.0 ^b	8.4 ^a	4.6 ^{bc}	3.7 ^c	9.5 ^a	4.9 ^{bc}
60	3.3 ^{cd}	6.7 ^a	5.5 ^{ab}	4.6 ^{bc}	6.5 ^a	2.6 ^d	3.9 ^{bcd}	7.6 ^a	3.1 ^{cd}

Dans les solutions extraites par centrifugation aucun effet de l'essence sur la concentration en COD n'est visible dans l'horizon de surface. Cependant, un effet profondeur différent selon l'essence intervient (**Fig. IV/1-4**). On observe des solutions significativement plus concentrées en COD sous la forêt native par rapport aux plantations (hêtre et Douglas).

Effet essence et profondeur sur la concentration totale en carbone

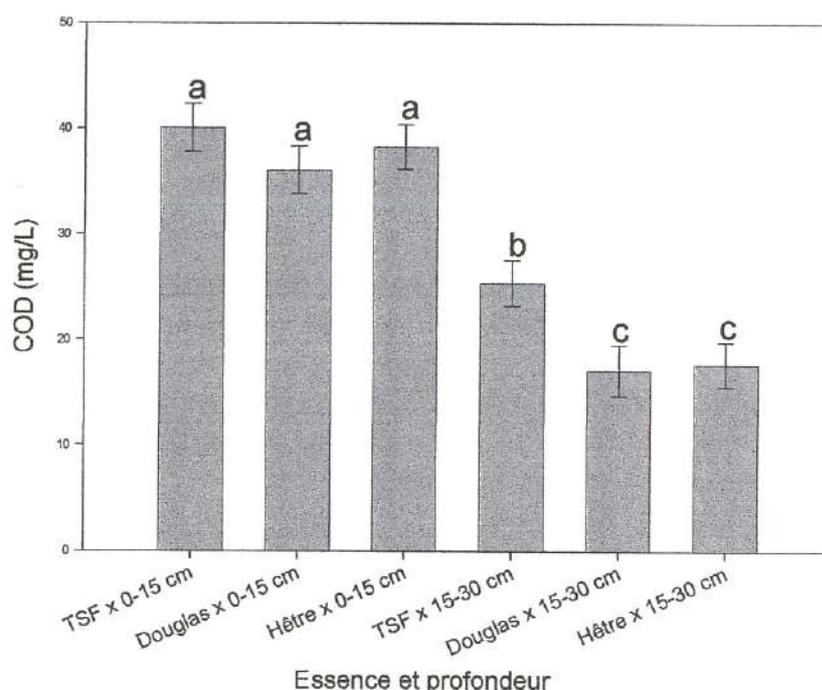


Figure IV/1-4. : Effet de l'essence et de la profondeur sur la concentration Carbone Organique Dissous dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

5) Effets du peuplement sur l'acidité (tableau IV/1-6)

Par rapport à la forêt native, les plantations à l'exception du Pin laricio induisent une plus faible acidité des solutions collectées à la base de la litière. La fertilisation provoque une augmentation significative du pH dans les solutions de litière (delta d'environ 0.5 unité pH). A profondeur croissante, les effets de l'essence changent radicalement.

Dans les horizons organo-minéraux, que ce soit dans la forêt native ou les plantations, la tendance générale est à une augmentation du pH avec la profondeur.

A 15, 30 et 60 cm, les différences entre peuplements ne changent guère ; les plus acidifiants sont le Pin laricio, le Douglas et le chêne. Le hêtre, l'épicéa et le sapin de Nordmann diffèrent peu de la forêt native.

L'effet de la fertilisation très apparent sous la litière décroît avec la profondeur mais reste significatif.

En bilan, il est possible de dire que les essences introduites ont presque toujours (à l'exception du Pin laricio) un effet acidifiant pour les solutions de litière, et que le Pin laricio, le chêne et le Douglas sont toujours les essences le plus acidifiantes dans le sol minéral. Les effets de la fertilisation persistent dans tout le profil de sol.

Tableau IV/1-6. Valeurs des pH dans les solutions de sol collectées in situ (0 cm = minilysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	4.51 ^{bc}	5.15 ^d	4.71 ^{cd}	5.00 ^d	4.60 ^{cd}	4.51 ^{bc}	4.20 ^a	4.34 ^b	4.13 ^a
15	4.53 ^a	4.73 ^b	4.59 ^a	5.10 ^e	4.77 ^b	5.17 ^c	4.52 ^a	4.83 ^b	5.12 ^c
30	4.72 ^b	4.85 ^c	4.61 ^a	5.12 ^e	5.13 ^e	4.97 ^d	4.62 ^a	5.18 ^c	5.25 ^c
60	4.84 ^b	4.87 ^b	4.70 ^a	5.17 ^d	4.99 ^c	5.17 ^d	4.73 ^a	5.18 ^d	5.16 ^d

Les solutions obtenues par centrifugation montrent que l'effet de l'essence semble différer des solutions gravitaires et faiblement liées. On observe que la plantation de hêtre a des solutions significativement plus acides (pH \approx 4.1 dans le premier horizon et pH \approx 4.7 dans le deuxième) que la forêt native (pH \approx 4.46 dans le premier horizon et pH \approx 5.25 dans le deuxième) et ce quelle que soit la profondeur considérée (**Figure IV/1-5**). La plantation de Douglas se plaçant en situation intermédiaire dans les deux horizons considérés (pH \approx 4.25 dans le premier horizon et pH \approx 4.84 dans le deuxième).

Conclusion : l'effet « acidifiant » d'une essence est à prendre avec précaution car cet effet dépend du type de solution observée. De plus, on observe une bonne corrélation entre les concentrations en nitrate et le pH témoignant de l'importance du phénomène de nitrification dans l'acidité des solutions, mais également du fait que le proton n'est pas neutralisé, soit à cause d'un découplage temporel, soit à cause d'un pouvoir tampon actif limité.

Effet essence et profondeur sur la concentration en proton

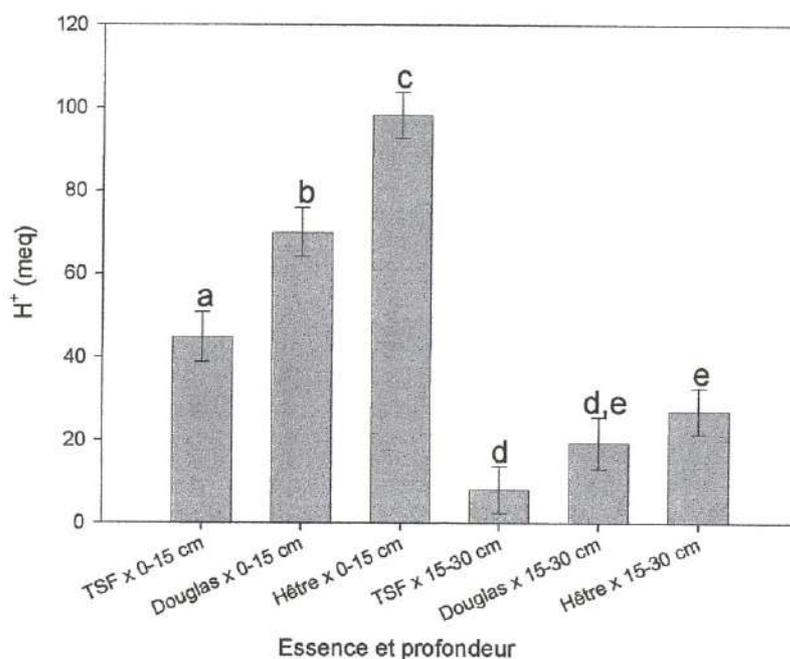


Figure IV/1-5. : Effet de l'essence et de la profondeur sur la concentration en proton dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

Les connaissances générales dans le domaine des processus contrôlant l'acidité des solutions dans un sol acide conduit à introduire les concentrations en carbone organique dissous (COD) et en nitrates comme co-variables explicatives des variations observées de l'acidité en fonction des traitements. Le but est de tenter d'expliquer les variations de pH par celles d'une ou de plusieurs co-variables. Dans ce cas on parlerait d'absence d'effet « direct » ou intrinsèque de l'essence sur le pH, mais d'un effet indirect via les effets de l'essence sur les co-variables.

Sous la litière, par l'analyse de variance, le COD montre un effet très significatif (Fstat = 97), mais cependant insuffisant pour expliquer à lui seul les variations d'acidité : les effets « directs » de l'essence sur l'acidité demeurent significatifs (Fstat = 22). A 15 cm, les nitrates permettent d'expliquer une grande partie des variations de l'acidité, tandis que les effets du COD sont toujours significatifs mais limités (Fstat = 107 pour NO₃, contre 12 pour le COD). Néanmoins, un effet « direct » de l'essence forestière sur l'acidité des solutions persiste. Des résultats similaires sont calculés à 30 cm et à 60 cm de profondeur : plus d'effet significatif de la co-variable COD, effets très significatifs des nitrates sur l'acidité des solutions, persistance d'un effet de l'essence.

Dans un troisième temps nous avons voulu tenter d'affiner l'étude des relations COD-pH par la prise en compte des concentrations des substances humiques (CHS) et de son complément par rapport à la COD : la fraction hydrophile (CHY). Ces variables sont obtenues à partir de mesures d'absorbance UV (Dilling and Kaiser, 2002). Concrètement, cela revient à remplacer le COD par CHS et CHY dans les tests statistiques précédents. Cependant, ces nouvelles mesures ne sont disponibles qu'en très petit nombre, qui plus est pour les peuplements de hêtre, de Douglas et pour la forêt native seulement, et à 0, 15 et 30 cm de profondeur uniquement. Par conséquent la représentativité des résultats peut être considérée comme limitée, et ces tests ne seront réalisés qu'à titre illustratif.

Quoi qu'il en soit, il est très intéressant de noter que la prise en compte de ces deux co-variables issues de la spéciation du carbone provoque la disparition d'un effet significatif de l'essence (limité au hêtre et au Douglas) sur l'acidité des solutions collectées à la base de la litière. Seule CHS a un effet significatif. Dans le sol organo-minéral la situation change radicalement. A 15 cm de profondeur, CHS n'a plus d'effet significatif. L'effet des nitrates est important. CHY montre un effet significatif, mais plus modéré que celui des nitrates ($F_{stat} = 6$ pour CHY, contre 12 pour les nitrates), sur les variations d'acidité des solutions à 15 cm. L'effet « direct » de l'essence est également significatif et modéré ($F_{stat} = 8$). Cette situation se prolonge à 30 cm de profondeur.

En bilan, les résultats obtenus en prenant en compte des co-variables explicatives afin d'étudier les effets de l'essence sur l'acidité des solutions de sol collectées par les dispositifs de terrain montre que l'influence du COD sur l'acidité diminue avec la profondeur au profit de celle des nitrates. Un effet « direct » de l'essence demeure, montrant ainsi que l'acidité ne dépend pas que de la nitrification et de l'acidité organique totale. La prise en compte de la spéciation chimique des matières organiques en solution semble prometteuse car elle a permis d'expliquer les effets de l'essence sur l'acidité des solutions collectées sur la litière. Cette voie analytique mérite d'être poursuivie, et sans doute étendue à tous les échantillons.

La même approche a été employée sur les solutions extraites par centrifugation. D'abord une analyse de variance sous GLM avec comme co-variables le nitrate et le COD puis une analyse avec le nitrate et les concentrations en hydrophobe et hydrophile.

Pour le premier horizon (0-15 cm), on remarque que les deux co-variables expliquent en grande partie l'acidité observée ($F_{stat} = 43.7$ pour les nitrates et $F_{stat} = 6.7$ pour le COD), l'effet essence « résiduel » devenant non significatif ($F_{stat} = 1.4$). En remplaçant le COD par ses deux composantes on observe un contrôle de l'acidité par les nitrates ($F_{stat} = 35.7$) et par le carbone hydrophobe ($F_{stat} = 11.5$), la fraction hydrophile du COD n'intervenant pas ($F_{stat} = 0.001$). L'effet résiduel de l'essence étant encore moins significatif que précédemment ($F_{stat} = 0.6$).

Pour le deuxième horizon (15-30 cm), le COD n'intervient pas, seuls les nitrates sont à l'origine de l'acidité ($F_{stat} = 69$ pour les nitrates et $F_{stat} = 0.68$), on observe néanmoins une persistance d'un effet « essence » non expliqué par les co-variables employées ($F_{stat} = 5.5$). En utilisant les composantes du COD, on remarque une persistance de l'effet des nitrates ($F_{stat} = 58$), par contre ni les fractions du carbone ni l'effet résiduel de l'essence n'interviennent.

En bilan, on peut constater que l'acidité des solutions obtenues par centrifugation est principalement affectée par la concentration en nitrates. L'acidité organique, marquée par la concentration en hydrophobe semble intervenir pour partie en surface puis son effet semble s'amenuiser en profondeur jusqu'à devenir non significatif.

6) Effets du peuplement sur le potassium (tableau IV/1-7)

Sous la litière, la concentration en potassium est significativement plus élevée sous le Pin laricio et intermédiaire sous épicéa et sapin de Nordmann. Le chêne, le Douglas, le hêtre et la forêt native, moins concentrés, ne sont pas significativement différents entre eux. La fertilisation a un effet qui varie avec l'essence. La co-variable acidité n'a pas d'effet significatif sur la concentration en potassium (K) dans les solutions collectées à la base de la litière.

On observe une diminution de la concentration dans les horizons organo-minéraux par rapport à la litière. Cependant, l'effet de la profondeur n'est pas net, mais de manière générale on constate une tendance à la diminution faible ou à la stabilité, sauf pour l'épicéa. L'effet des essences est variable en fonction du niveau considéré. On note un effet de la fertilisation avec une diminution significative de la concentration dans les peuplements fertilisés. Un effet significatif de la co-variable acidité est obtenu à toutes les profondeurs du sol. Son poids statistique (Fstat) est le plus élevé à 15 et 60 cm de profondeur. Il n'est cependant pas plus élevé que celui du peuplement, qui correspond à un effet « direct » de ce facteur, éventuellement intrinsèque, du peuplement sur les variations de K).

En bilan, les effets de l'essence sur les concentrations en K sont disparates. Ceux de la fertilisation le sont également. Les flux de prélèvements et de restitution par la litière et le pluviollessivage exercent un fort contrôle sur les concentrations en potassium du sol. Il serait nécessaire de vérifier les comportements des différentes essences du site.

Tableau IV/1-7. Concentrations en potassium, K (ppm), dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordman	Forêt native
0	2.6 ^{cd}	3.5 ^{bcd}	2.7 ^{cd}	2.4 ^d	3.8 ^b	2.6 ^{cd}	5.5 ^a	3.6 ^{bc}	2.6 ^{cd}
15	1.0 ^a	0.5 ^{bc}	1.2 ^a	0.2 ^{cd}	0.6 ^b	0.2 ^{cd}	0.4 ^c	0.5 ^{bc}	0.2 ^d
30	0.2 ^{cd}	0.3 ^c	0.9 ^a	0.1 ^d	0.9 ^a	0.3 ^c	0.4 ^b	0.1 ^d	0.1 ^d
60	0.3 ^c	0.3 ^{cd}	1.2 ^a	0.4 ^c	0.8 ^b	0.3 ^c	0.3 ^{cde}	0.1 ^{de}	0.1 ^e

La même approche a été employée pour les solutions issues de centrifugation (cf. fig. IV/1-6). Il ressort que dans le premier horizon l'acidité contrôle une partie de la concentration en potassium, un effet essence résiduel restant toutefois présent. Les concentrations les plus élevées en potassium se situent sous la plantation de hêtre, le forêt native et la plantation de Douglas n'étant pas significativement différents.

Pour l'horizon suivant, l'effet essence résiduel ne devenant plus significatif, seule l'acidité semble contrôler la concentration en potassium. Les différences entre essences observées précédemment évoluent avec la profondeur avec des concentrations significativement plus élevées sous les plantations (hêtre et Douglas) par rapport à la forêt native.

L'effet profondeur observé sur les solutions de bougies (diminution ou pseudo-stabilité de la concentration avec la profondeur) est plus net dans les solutions issues de centrifugation (diminution) et ce quelle que soit l'essence. On notera toutefois la forte différence de valeur absolue entre les concentrations des solutions faiblement et fortement liées, qui traduit des processus particuliers. Dans les deux types de solutions l'acidité semble contrôler la concentration en potassium.

Effet essence et profondeur sur la concentration en potassium

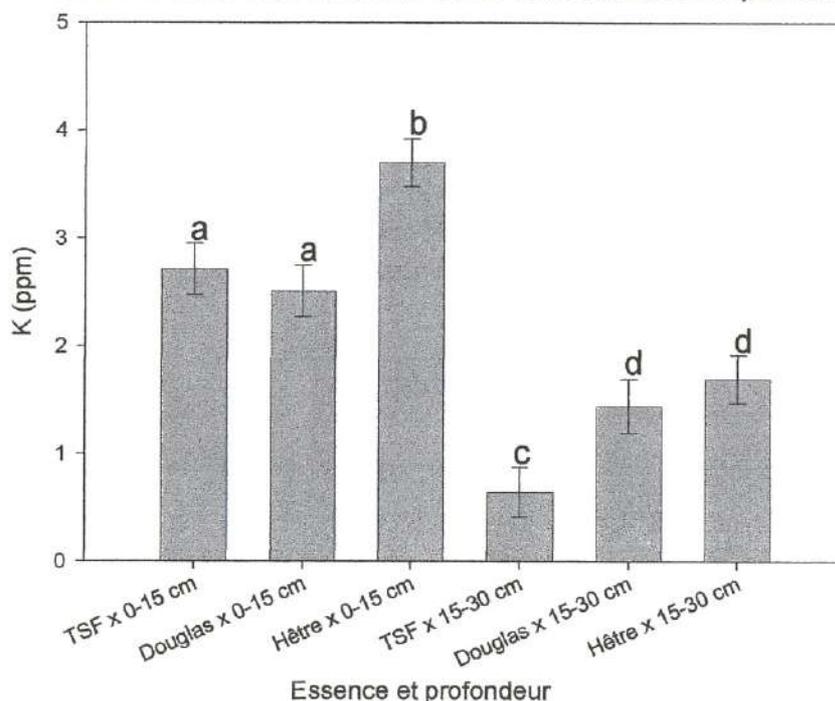


Figure IV/1-6 : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en potassium dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

7) Effets du peuplement sur le calcium (tableau IV/1-8)

Sous la litière, l'effet des essences est significatif avec le groupe Pin laricio, Douglas et chêne > épicéa > sapin de Nordmann, hêtre et forêt native.

Dans le sol organo-minéral, les concentrations diminuent nettement. Les solutions sous la forêt native sont très pauvres, il en va de même pour celles sous sapin de Nordmann. Le classement des essences est voisin de celui observé sous les litières avec le groupe Pin laricio, chêne, Douglas > épicéa ≈ hêtre > sapin de Nordmann et forêt native.

Les effets de la fertilisation sont significatifs dans les solutions de litière ; les deux peuplements fertilisés possèdent des concentrations en Ca plus élevées. Dans les horizons organo-minéraux, l'effet de la fertilisation n'est pas significatif.

L'acidité est une co-variable explicative mais pas le COD. En effet l'utilisation du COD en tant que seconde co-variable, en se fondant sur l'affinité relativement importante de Ca^{2+} pour la matière organique, s'est révélée infructueuse.

Un effet significatif de la co-variable considérée est observé à toutes les profondeurs. L'influence de H^+ sur les concentrations en calcium (Ca) domine celui « direct » de l'essence dans le sol organo-minéral uniquement.

En bilan, les effets de l'essence sur Ca sont assez constants tout le long du profil de sol. Globalement, le Douglas, le chêne et, dans une moindre mesure, le Pin laricio exhibent les plus fortes teneurs à l'échelle du profil. Le sapin Nordmann possède quand à lui les plus faibles concentrations. Ces résultats sont en relation avec la plus grande acidité des solutions. On observe un effet marqué positif de la fertilisation sous la litière des deux essences qui disparaît pour l'essentiel dans le sol minéral.

Tableau IV/1-8. Concentrations en calcium, Ca (ppm), dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	2.7 ^c	6.2 ^a	2.1 ^{cde}	4.7 ^b	1.7 ^{def}	1.4 ^{ef}	2.3 ^{cd}	1.1 ^f	0.9 ^f
15	0.9 ^b	0.8 ^b	1.2 ^a	0.3 ^c	0.5 ^c	0.4 ^c	0.9 ^b	0.3 ^c	0.2 ^d
30	0.8 ^b	0.7 ^{bc}	0.9 ^a	0.3 ^d	0.3 ^d	0.2 ^{de}	0.6 ^c	0.1 ^e	0.1 ^e
60	0.5 ^b	0.6 ^a	0.4 ^b	0.6 ^a	0.4 ^b	0.3 ^c	0.6 ^a	0.2 ^c	0.1 ^d

La même approche a été appliquée sur les solutions obtenues par centrifugation. Un effet profondeur semble se dessiner mais il n'est pas significatif pour la forêt native et la plantation de Douglas (**fig. IV/1-7**).

Sur le premier horizon, on peut constater un effet de l'essence avec par ordre décroissant de concentration hêtre > Douglas > forêt native. La prise en compte de l'acidité comme co-variable explique en partie les concentrations observées mais un effet résiduel persiste. On remarque que ni le COD, ni ses composantes (hydrophobe et hydrophile) ne permettent d'expliquer les concentrations observées.

Dans l'horizon suivant, les solutions collectées sous le hêtre et le Douglas ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre mais restent plus concentrées que celles obtenues sous la forêt native. Par contre, ici ni l'acidité ni le COD n'interviennent, seul un effet « essence » intrinsèque permettrait d'expliquer les concentrations observées.

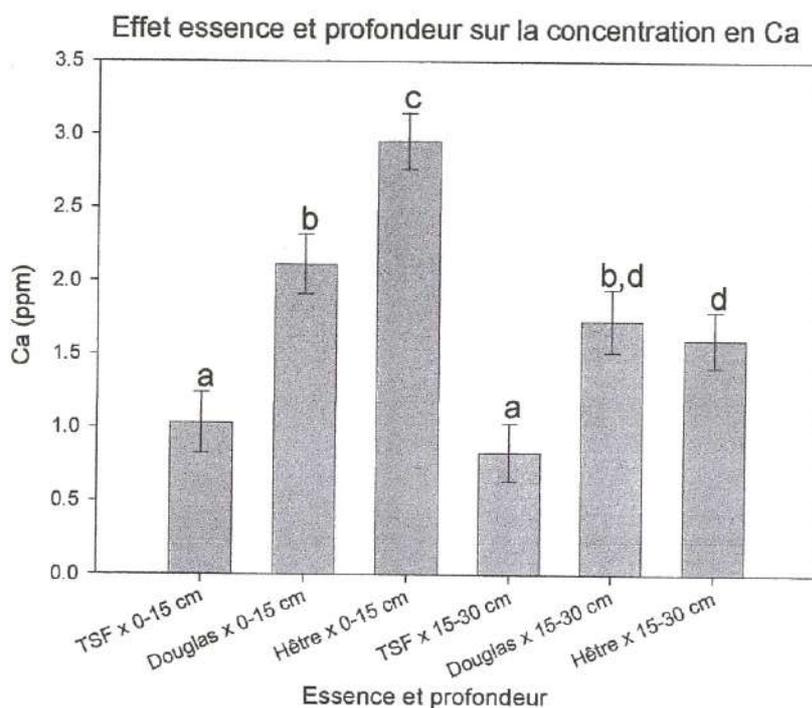


Figure IV/1-7. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en calcium dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

8) Effets du peuplement sur le magnésium (tableau IV/1-9)

Sous la litière les différences entre essences bien que significatives ne sont pas élevées en valeur absolue. On constate plutôt un gradient entre espèces avec le chêne > Douglas et Pin laricio > épicéa et forêt native > hêtre et sapin de Nordmann. Par voie de conséquence, l'effet de la fertilisation n'est pas évident.

Les concentrations chutent de manière générale dans les horizons organo-minéraux. Toutefois des différences apparaissent entre essences avec des solutions très faiblement concentrées sous la forêt native, le sapin de Nordmann, le Pin laricio ainsi que dans les peuplements fertilisés. Les concentrations les plus fortes sont observées sous Douglas, l'épicéa et le chêne.

L'acidité est utilisée comme co-variable explicative des variations des concentrations en magnésium (Mg) selon le peuplement et la profondeur du sol. Comme pour le Ca, un effet significatif de l'acidité est observé à toutes les profondeurs. L'influence de H^+ sur les concentrations en Mg est par contre dominant par rapport à l'effet « direct » de l'essence, ceci à toutes les profondeurs y compris sous la litière. Toujours de façon similaire à Ca, le chêne présente les plus fortes concentrations en Mg sous la litière (en ne tenant pas compte des effets de la fertilisation).

En bilan, les effets de l'essence sur Mg sont assez constants tout le long du profil de sol, et assez similaires à ceux obtenus pour Ca. Globalement, le chêne et le Douglas exhibent les plus fortes teneurs à l'échelle du profil de sol. Le sapin de Nordmann possède les plus faibles concentrations tout le long du profil de sol. Ces résultats sont en relation avec la plus grande acidité des solutions. L'effet de la fertilisation demande des critères « flux » pour expliquer ces observations.

Tableau IV/1-9. Concentrations en magnésium, Mg (ppm), dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysismètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordman	Forêt native
0	0.7 ^{ab}	0.8 ^a	0.6 ^{bc}	0.4 ^{de}	0.5 ^{cd}	0.3 ^e	0.6 ^{bc}	0.3 ^e	0.5 ^{cd}
15	0.5 ^b	0.3 ^{de}	0.6 ^a	0.1 ^f	0.4 ^c	0.2 ^e	0.3 ^d	0.1 ^f	0.2 ^e
30	0.4 ^b	0.2 ^c	0.6 ^a	0.2 ^d	0.3 ^c	0.2 ^d	0.3 ^c	0.1 ^e	0.2 ^c
60	0.4 ^b	0.2 ^{de}	0.5 ^a	0.2 ^{ef}	0.5 ^a	0.2 ^f	0.3 ^c	0.1 ^g	0.2 ^{cd}

Comme pour le calcium les concentrations en magnésium ont été observées à l'aide de l'approche en co-variables dans les solutions capillaires liées. L'effet de la profondeur présent pour les jeunes plantations n'est pas significatif pour la forêt native (**fig. IV/1-8**).

Pour le premier horizon (0-15 cm), on remarque un effet de l'essence avec par ordre décroissant de concentration Douglas > hêtre > forêt native. La prise en compte de l'acidité comme co-variable explique en partie les concentrations observées. La prise en compte du COD n'améliore pas l'analyse, par compte la prise en compte des fractions du carbone (hydrophobe et hydrophile) permettrait d'expliquer l'effet essence observé.

Pour l'horizon suivant (15-30 cm), un effet essence est observé avec les jeunes plantations significativement plus concentrées que la forêt native. Par contre, seule l'acidité intervient de manière significative sur les concentrations observées.

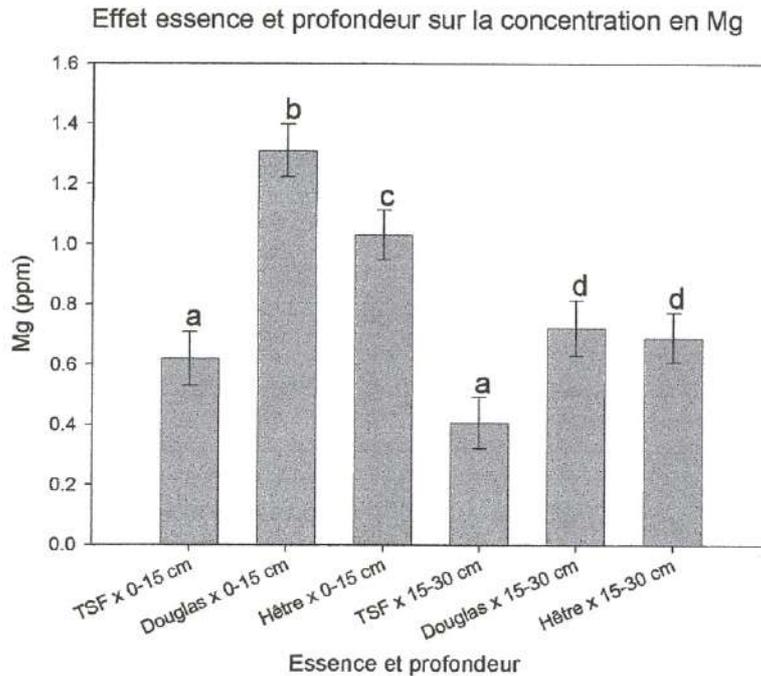


Figure IV/1-8. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en magnésium dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

9) Effets du peuplement sur l'aluminium (Tableau IV/1-10)

Dans les solutions de litière, le chêne et le Pin laricio donnent les concentrations en Al les plus élevées. Les autres peuplements donnent les concentrations en Al plus faibles que la forêt native, avec comme extrême l'épicéa et le hêtre. La fertilisation n'induit pas de différence à ce niveau dans les deux peuplements.

Dans le reste du profil, trois essences se distinguent par des concentrations élevées : Pin laricio, Douglas et chêne. Le sapin de Nordmann ainsi que l'épicéa présentent des concentrations intermédiaires tandis que le hêtre et la forêt native ont des solutions plutôt pauvres en aluminium. L'effet de la fertilisation dépend de l'essence avec une différence très nette pour le Douglas et, par contre, aucune différence significative pour l'épicéa.

Les effets du peuplement et des deux co-variables (acidité et COD) sont significatifs dans les solutions collectées à la base de la litière. L'influence du COD y est cependant dominante ($F_{stat} = 262$; contre environ 13 et 18 respectivement pour les effets de l'acidité et du peuplement).

Dans les horizons organo-minéraux, les effets du COD ne sont plus significatifs et seule l'acidité demeure comme co-variables explicatives des effets du peuplement sur Al. Son poids statistique est d'ailleurs toujours très important (F_{stat} de l'ordre de 150, contre environ 20 pour l'effet « directe » du peuplement).

En bilan, l'essence forestière et la fertilisation ont des effets sur les concentrations en Al des solutions de litière et celles collectées dans les horizons organo-minéraux. Dans les horizons de sol, les effets sur Al correspondent à ceux observés pour l'acidité. Dans les solutions de litière, la forte relation COD-Al indique certainement une très grande proportion d'Al complexé à la matière organique. Les plus fortes concentrations en Al observées à la base de la litière des peuplements fertilisés sont peut-être en relation avec une plus forte activité biologique.

Tableau IV/1-10. Concentrations en **aluminium**, Al (ppm), dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordmann	Forêt native
0	1.0 ^b	0.6 ^c	0.5 ^{cd}	0.5 ^{cd}	0.4 ^d	0.4 ^d	1.2 ^a	0.5 ^{cd}	0.6 ^c
15	2.1 ^b	1.4 ^c	2.2 ^b	0.5 ^{de}	1.0 ^{cd}	0.3 ^e	3.0 ^a	0.8 ^{de}	0.5 ^{de}
30	1.3 ^c	1.4 ^{bc}	2.1 ^a	0.4 ^d	0.3 ^d	0.4 ^d	1.6 ^b	0.3 ^d	0.2 ^d
60	1.2 ^c	1.0 ^c	2.7 ^a	0.3 ^d	0.4 ^d	0.2 ^d	1.9 ^b	0.3 ^d	0.2 ^d

Sur les solutions obtenues par centrifugation, on peut observer la présence d'un effet essence avec des concentrations plus élevées sous les plantations (Douglas et hêtre) que sous la forêt native. L'effet de la profondeur sur cet élément consiste en une diminution des concentrations avec la profondeur sans modification de l'effet observé précédemment (**fig. IV/1-9**).

De l'utilisation de co-variables il ressort que quel que soit l'horizon considéré (0-15 cm et 15-30 cm), seule l'acidité semble contrôler les concentrations observées, ni le COD, ni ses composantes (hydrophobe et hydrophile) n'interviennent.

En bilan, la nitrification excédentaire est manifestement à l'origine de l'effet essence observé mais n'explique pas toutefois l'ensemble des observations. En effet sous la forêt native, non nitrifiante, l'aluminium observé ne peut s'expliquer que par un autre critère. Toutefois la co-variable COD que l'on avait tendance à utiliser ne semble pas intervenir.

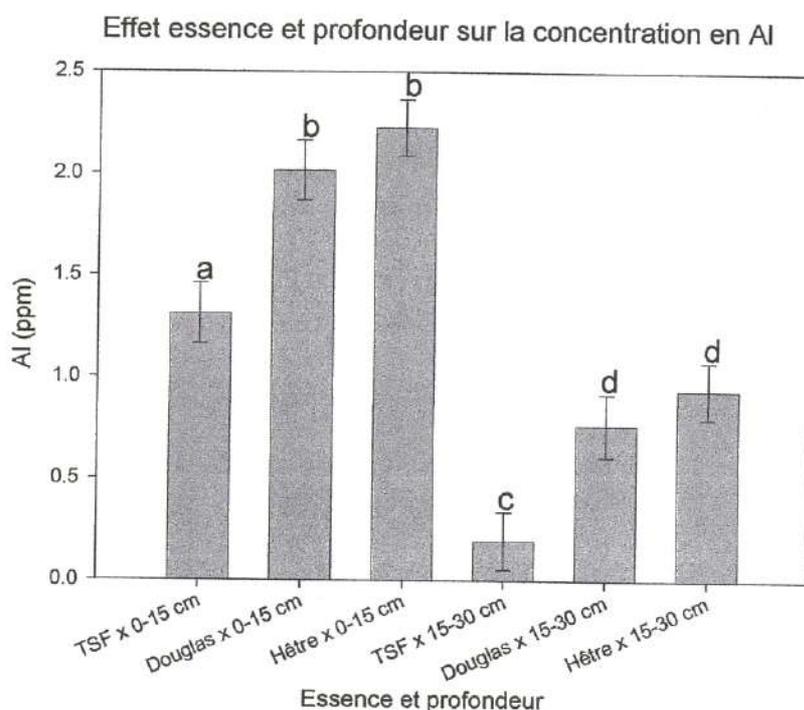


Figure IV/1-9. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en aluminium dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

10) Effets du peuplement sur la silice (Tableau IV/1-11)

Dans un sol acide la silice dissoute (Si) pourrait être un marqueur de la dissolution des silicates primaires, et plus généralement de l'altération de ces minéraux (i.e. bilan dissolution – précipitation) (Gérard et al., 2002; 2003). Son étude est donc particulièrement importante. Deux co-variables explicatives « pertinentes »; le COD et l'acidité, sont considérées pour étudier les effets du peuplement sur Si.

Dans les solutions de litière, toutes les essences plantées sont associées à des concentrations en silice plus faibles que dans la forêt native, avec une concentration minimale atteinte dans le pin Laricio. La fertilisation est accompagnée de concentrations en Si plus élevées, y compris comparé à celles mesurées dans la forêt native. Le COD a une influence très significative sur les concentrations en Si. L'acidité n'a pas d'influence.

Dans l'horizon organo-minéral, la concentration en silice, plus élevée que dans la litière, décroît avec la profondeur.

A 15 cm, les solutions du hêtre sont moins concentrées que celles de la forêt native. La silice dissoute est significativement plus abondante dans les autres peuplements. Sa concentration augmente graduellement selon l'ordre : chêne < épicéa < Laricio < Douglas < Nordmann. En ce qui concerne les effets de la fertilisation, ils sont antagonistes : moins de silice dans l'épicéa fertilisé, toujours plus de silice dans le Douglas fertilisé. Les effets du COD sur Si persistent et s'accompagnent à cette profondeur d'un effet significatif de l'acidité. Le COD a une influence beaucoup plus forte.

A 30 cm, la concentration en silice est plus faible pour le hêtre et l'épicéa. La fertilisation ne change pas les concentrations en Si de manière significative pour l'épicéa. La concentration en Si est significativement plus élevée sous toutes les autres essences. Le maximum de concentration est atteint dans le sapin Nordman, comme à 15 cm. L'ordre d'augmentation graduelle également constaté à 15 cm est un peu bouleversé. L'effet de la

fertilisation, déjà constaté à 15 cm de profondeur et sous la litière, persiste pour le Douglas. Les 3 peuplements dont les concentrations en Si étaient significativement plus faibles à 30 cm montrent une absence de différence significative à 60 cm. A cette profondeur le Douglas devient l'essence dont la concentration en silice est la plus élevée, juste devant le sapin Nordmann. L'influence de la fertilisation pour le Douglas est inchangée. Une influence mixte du COD et de l'acidité sur les variations de Si est toujours observée à 30 cm et à 60 cm de profondeur.

En bilan, la fertilisation semble induire de plus fortes concentrations en Si sous la litière, comme déjà observé pour d'autres éléments (nitrates, COD notamment). Cela va dans les sens d'une plus grande activité biologique dans la litière après fertilisation. Dans le cas de la silice, sa plus grande abondance peut être associée à un turn-over plus important de la MO (la MO contient de la silice : phytolithes) et/ou à une bioturbation plus importante induisant une plus grande abondance des particules minérales dans la litière. Les effets de l'essence forestière sont manifestes, mais variables selon l'essence et la profondeur du sol.

Tableau IV/1-11. Concentrations en silice, Si (ppm), dans les solutions de sol collectées *in situ* (0 cm = mini-lysimètres sans tension à la base de la litière ; 15, 30, 60 cm = bougies microporeuses avec tension, d'environ 400 hPa), et différence statistique (ANOVA sous GLM et test de Student-Newman-Keuls).

Profondeur (cm)	Chêne	Douglas fertilisé	Douglas	Epicéa fertilisé	Epicéa	Hêtre	Pin Laricio	Sapin Nordman	Forêt native
0	1.3 ^c	2.0 ^a	1.2 ^c	2.0 ^a	0.8 ^d	0.6 ^{dc}	0.5 ^e	0.9 ^d	1.6 ^b
15	2.9 ^{de}	4.6 ^b	3.8 ^c	2.3 ^f	3.0 ^d	2.1 ^f	3.3 ^d	5.2 ^a	2.5 ^{ef}
30	2.6 ^c	3.0 ^{ab}	2.9 ^b	2.1 ^e	1.6 ^f	2.0 ^c	2.3 ^d	3.2 ^a	2.1 ^{de}
60	2.1 ^c	2.6 ^a	2.0 ^c	1.7 ^d	1.6 ^d	1.8 ^d	2.4 ^b	2.4 ^{ab}	1.7 ^d

Sur les solutions obtenues par centrifugation il n'est pas possible de distinguer un effet de l'essence sur la concentration en silice, seul un effet de la profondeur est visible avec une diminution de la concentration avec la profondeur (**figure IV/1-10**).

L'ajout de co-variables permet de constater que ni l'acidité, ni la fraction hydrophobe du COD ne semble contrôler la concentration en silice et ce quelle que soit la profondeur considérée. On assiste à un contrôle apparent par la concentration en carbone hydrophile.

Au vu du plus grand nombre de données disponibles pour les solutions capillaires fortement liées (obtenues par centrifugation). On peut observer la présence ou non d'un effet du peuplement sur la concentration des différentes fractions du COD.

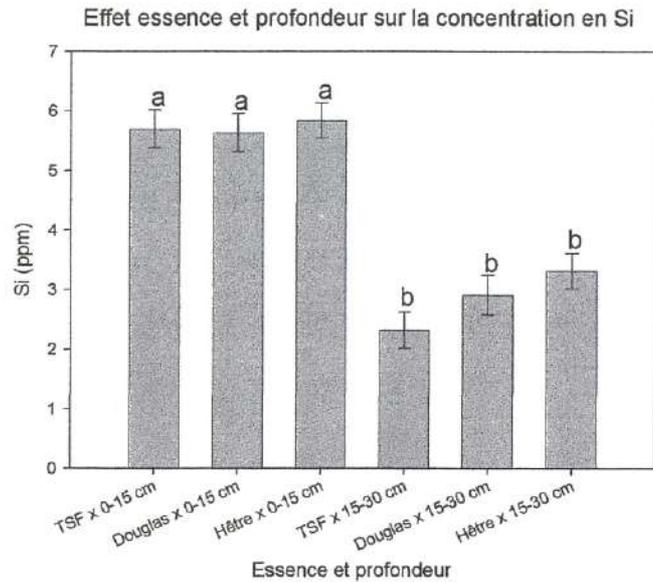


Figure IV/1-10. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en silice dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

11) Effet du peuplement sur la concentration en carbone hydrophile

Seul un effet de la profondeur est visible sur les concentrations (**figure IV/1-11**). En effet, que ce soit sur le premier horizon (0-15 cm) ou le deuxième horizon (15-30 cm) aucune distinction entre les différentes essences n'est statistiquement significative.

On peut remarquer une similitude entre les histogrammes de la silice et de la fraction hydrophile avec l'absence d'un effet essence sur la concentration en hydrophile quelle que soit la profondeur considérée.

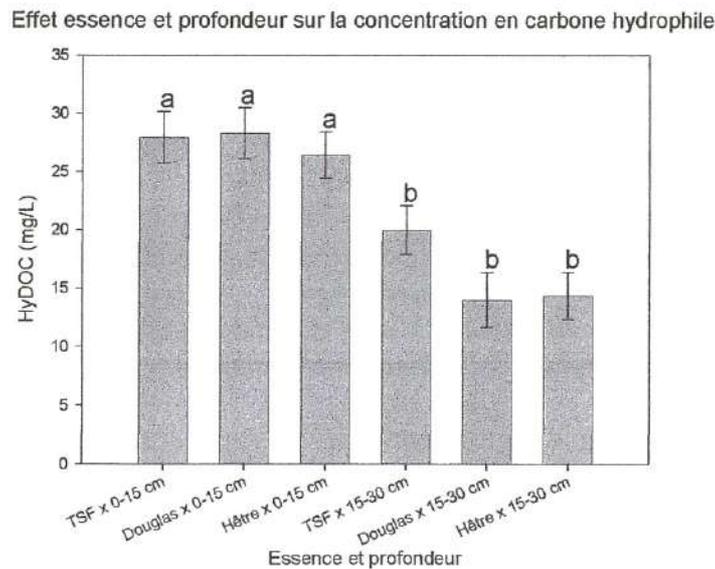


Figure IV/1-11. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en carbone hydrophile dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

12) Effet du peuplement sur la concentration en carbone hydrophobe

Un effet du peuplement est visible sur le premier horizon avec les peuplements de feuillus (hêtre et forêt native) significativement plus concentrés en carbone hydrophobe que le peuplement de Douglas. Par contre dans le deuxième horizon il n'est déjà plus possible de distinguer les essences (figure IV/1-12).

Effet essence et profondeur sur la concentration en carbone hydrophobe

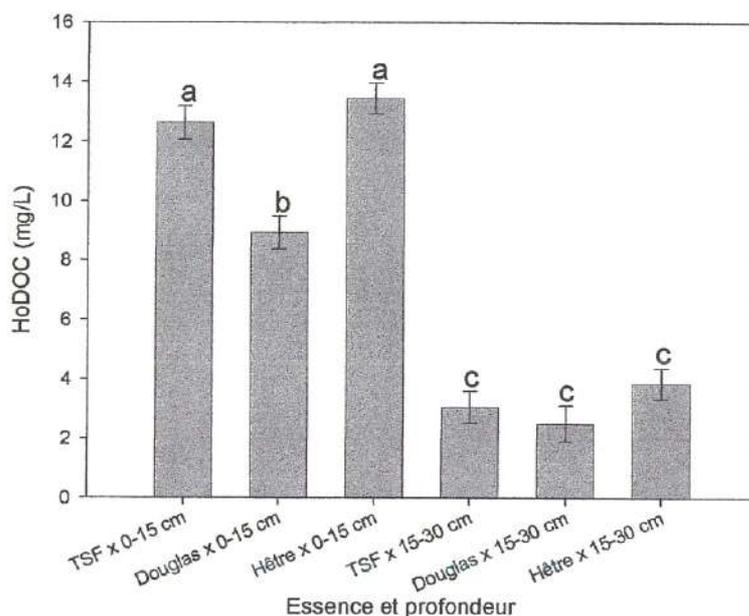


Figure IV/1-12. : Effet de l'essence et de la profondeur sur les concentrations en carbone hydrophobe dans les solutions capillaires fortement liées. Les lettres indiquent les groupes statistiquement différents (test de Student-Newman-Keuls), les barres d'erreur correspondent à une fois l'erreur standard

33- Approche globale par analyse multivariable

Pour permettre d'avoir une vision plus globale sur l'effet essence sur les solutions, on a eu recours à une Analyse Factorielle Discriminante (AFD).

Cependant, dans un souci de lisibilité et de comparaison, seules les trois mêmes essences communes aux 2 méthodes de prélèvement de solution ont été reportées : il s'agit des plantations de hêtre, Douglas et de la forêt native.

De prime abord, on peut constater que quelle que soit la solution considérée (capillaire faible ou forte) et quelle que soit la profondeur, une bonne discrimination entre les différentes essences est notable.

Dans les solutions de litière, on remarque que le nitrate et le manganèse discriminent de manière positive l'axe 1, tandis que le proton discrimine de manière négative ce même axe. L'axe 2 quant à lui est assez bien discriminé par le sodium et le magnésium de manière positive. On peut constater que ces discriminations sont conformes aux observations réalisées sur certains éléments par analyse de variance. De plus, on observe une bonne discrimination sur le plan (Facteur 1-Facteur 2) avec l'axe 1 séparant les plantations de la forêt native et l'axe 2 séparant les feuillus du Douglas.

Dans les solutions de bougie à -15 cm, on remarque que le magnésium, le proton, le nitrate et l'aluminium discriminent l'axe 1 de manière positive tandis que le sodium, le chlore et le fer discriminent l'axe 2 de manière positive. On constate que l'axe 1 sépare le plan en Douglas vs feuillus, tandis que l'axe 2 sépare le plan entre la forêt native et le hêtre (le Douglas n'étant pas discriminé par l'axe 2).

Dans les solutions de bougie à -30 cm, on remarque la présence d'un axe oblique, de pente avoisinant l'unité, fortement affecté de manière positive par le nitrate et l'aluminium et, dans une moindre mesure, les cations. La perpendiculaire de cet axe serait apparemment influencé par le sulfate. On constate, de plus, que le proton influe de manière positive quasiment purement sur l'axe 1 tandis que l'axe 2 est influencé en positif par le sodium et en négatif par le sulfate. Globalement, on peut constater que l'axe 1 sépare les plantations de la forêt native tandis que l'axe 2 sépare le groupe Douglas + forêt native du hêtre. Une autre séparation entre groupes est notable : l'axe oblique observé précédemment semble séparer les feuillus du Douglas tandis que la perpendiculaire de cet axe oblique (de pente ≈ -1) semble séparer les plantations de la forêt native.

Dans les solutions de bougie à -60 cm, on remarque que le nitrate, l'aluminium et le potassium influence de manière positive l'axe 1 tandis que le sulfate l'influence de manière négative. L'axe 2 est influencé de manière positive par le chlore et le sodium tandis que le calcium influence de manière négative. De plus, on constate que malgré la profondeur relativement « forte », on a une discrimination parfaite des 3 populations sans aucun recouvrement. On a ainsi une excellente séparation entre Douglas et feuillus par l'axe 1 et entre le hêtre et la forêt native par l'axe 2.

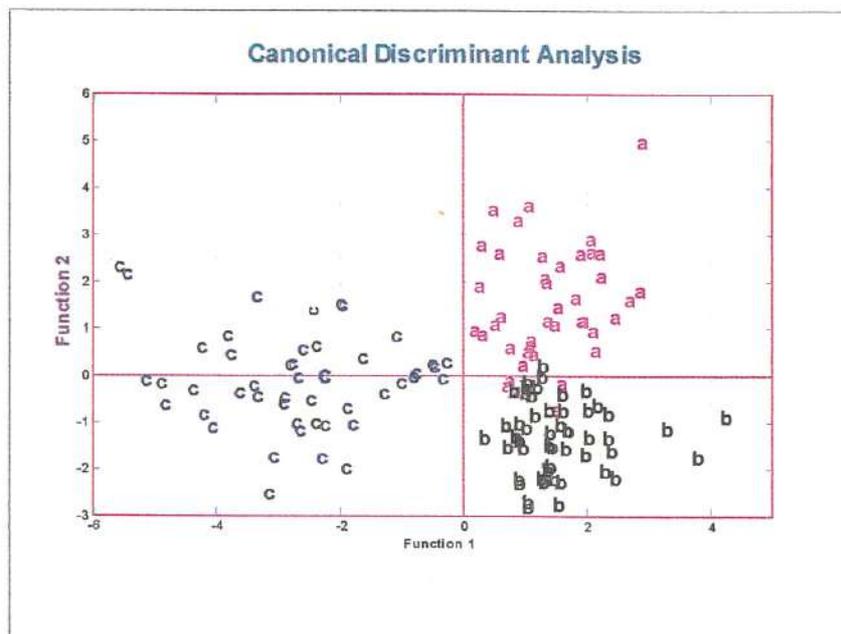


Figure IV/1-13. : Analyse factorielle discriminante sur les solutions de litière. Les lettres représentent les différentes essences (a=Douglas, b=hêtre et c=forêt native).

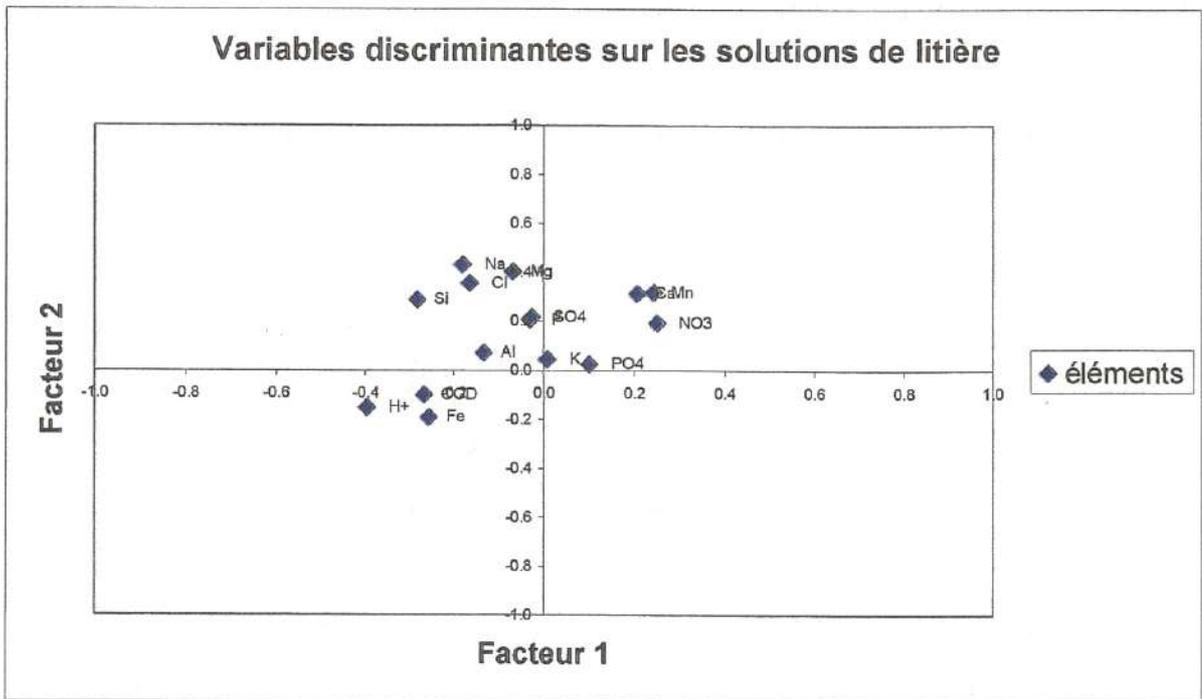


Figure IV/1-14. : Report des variables discriminantes sur les solutions de litière.

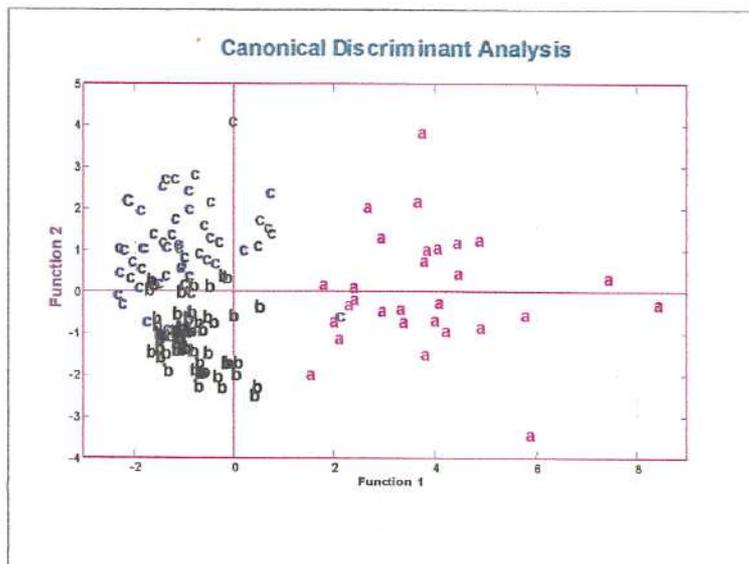


Figure IV/1-15. : Analyse factorielle discriminante sur les solutions de bougie obtenues à -15 cm. Les lettres représentent les différentes essences (a=Douglas, b=hêtre et c=forêt native).

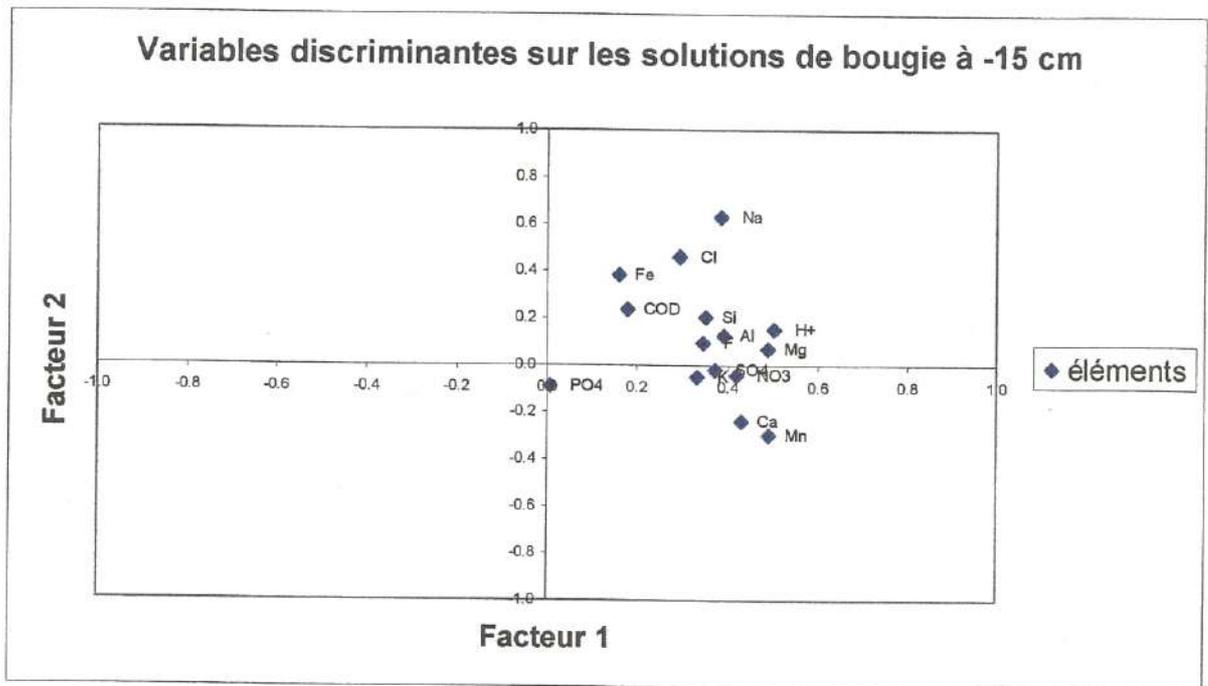


Figure IV/1-16. : Report des variables discriminantes sur les solutions de bougie à -15 cm.

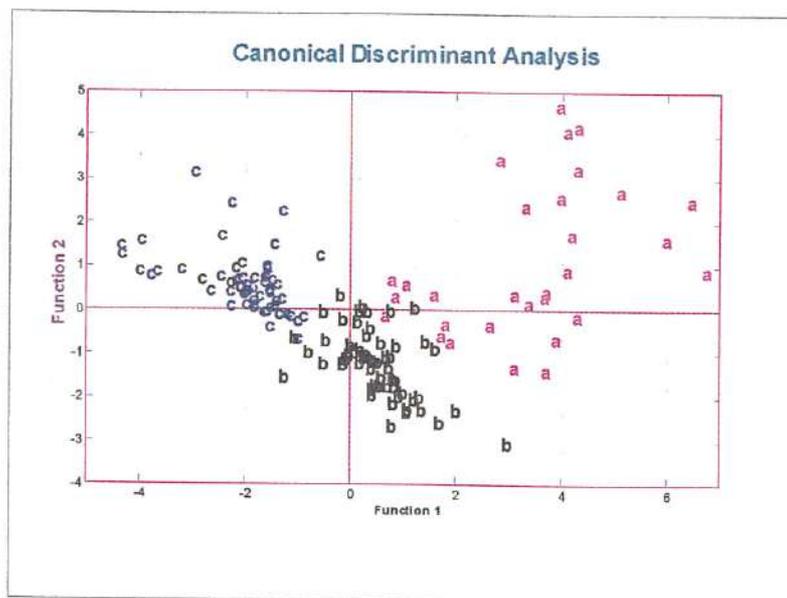


Figure IV/1-17. : Analyse factorielle discriminante sur les solutions de bougie obtenues à -30 cm. Les lettres représentent les différentes essences (a=Douglas, b=hêtre et c=forêt native).

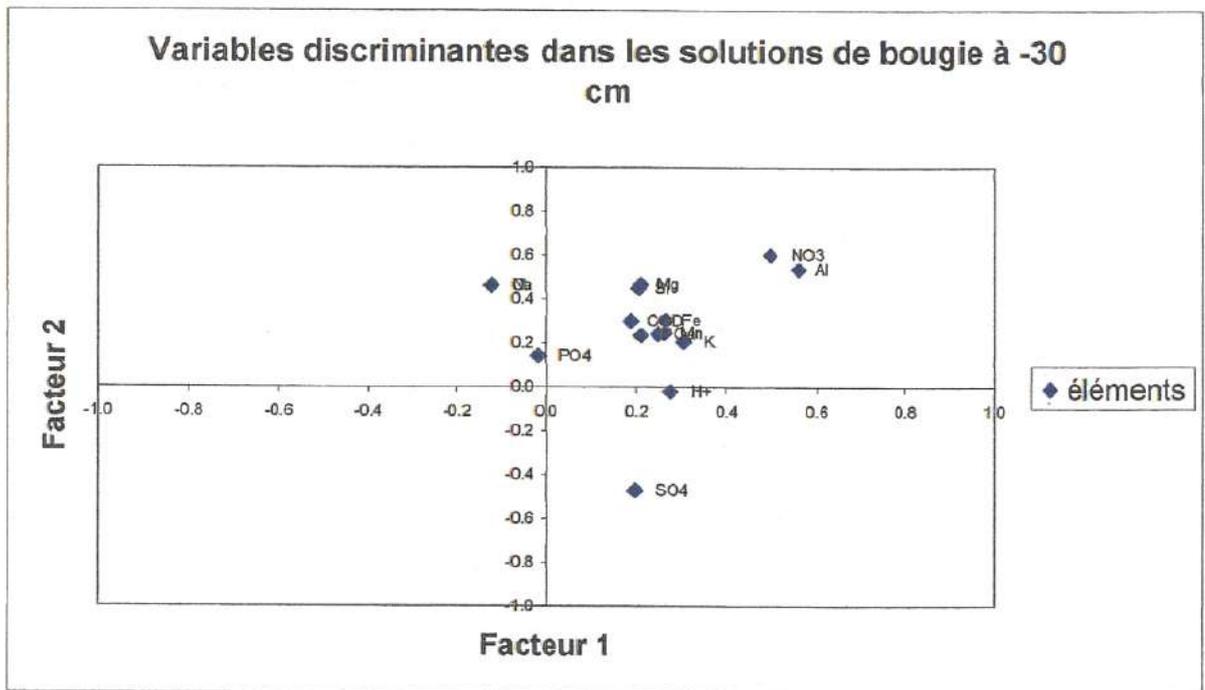


Figure IV/1-18. : Report des variables discriminantes sur les solutions de bougie à -30 cm

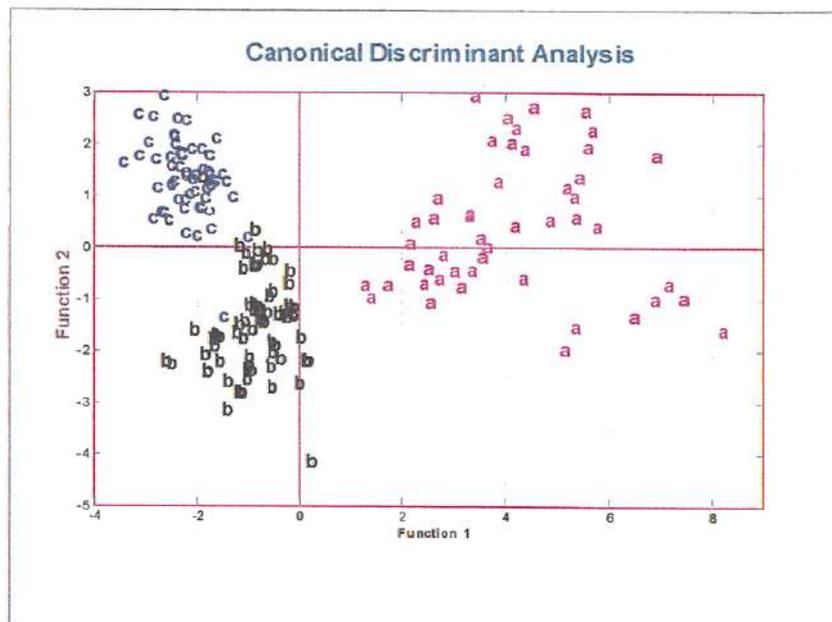


Figure IV/1-19. : Analyse factorielle discriminante sur les solutions de bougie obtenues à -60 cm. Les lettres représentent les différentes essences (a=Douglas, b=hêtre et c=forêt native).

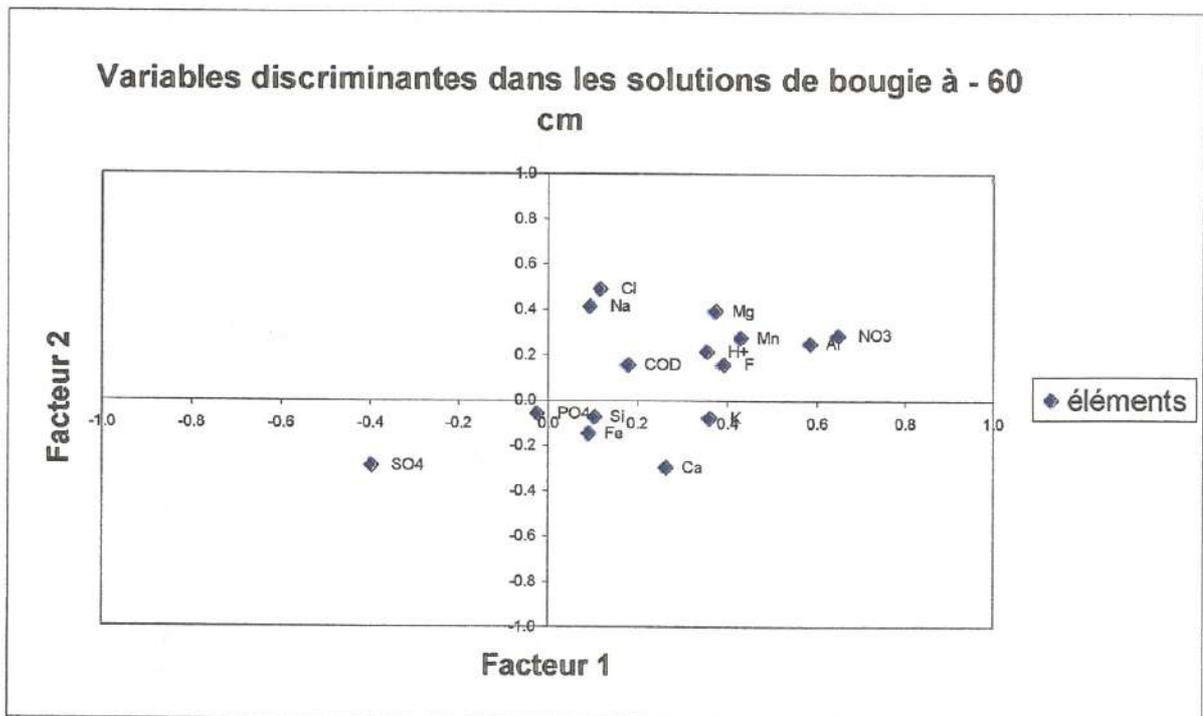


Figure IV/1-20. : Report des variables discriminantes sur les solutions de bougie à -60 cm.

On a appliqué la même procédure dans les solutions capillaires fortement liées (obtenues par centrifugation).

Pour le premier horizon (0-15 cm), on constate qu'il existe une assez bonne discrimination entre les trois peuplements (figure IV/1-21). On constate qu'aucune variable ne se distingue des autres par un très fort pouvoir de discrimination (i.e. un fort coefficient de corrélation) (figure IV/1-22). On peut cependant noter que cet horizon est assez bien discriminé par K et H en positif et Cl en négatif sur le premier axe alors que le fer (en positif) et le Mg (en négatif) discriminent le deuxième axe. Les autres variables se situant sur un axe oblique bissectrice des deux axes, il est difficile d'identifier un mécanisme derrière cette discrimination.

Les remarques faites précédemment sur l'absence de tout « effet essence » sur le carbone hydrophile ainsi que la silice se voient ici illustrées par la position centrale de ces deux variables.

On peut constater que l'axe 1 sépare le hêtre du groupe formé par le Douglas et la forêt native tandis que l'axe 2 sépare les feuillus du Douglas.

Pour le deuxième horizon (15-30 cm), on constate que la discrimination perdure ce qui témoigne de la persistance d'un effet de l'essence en profondeur (figure IV/1-23). De même que pour l'horizon sus-jacent aucune variable ne se distingue par un très fort pouvoir de discrimination. On note cependant l'apparition d'un pouvoir discriminant positif de la silice ainsi que son rapprochement assez net près de l'axe 1 (cf. figure IV/1-24). Le proton et le potassium discriminent toujours en positif l'axe 1 ainsi que le chlore en négatif, cependant ils apportent aussi une légère contribution (positive) à l'axe 2. On constate que la fraction hydrophobe semble contribuer aussi de manière significative à l'axe 2 mais en négatif. La plupart des autres variables se situant sur un axe oblique dans le quadrant Nord-Est, on ne peut établir de manière précise l'existence d'un mécanisme particulier mais plutôt la co-existence de plusieurs mécanismes.

On peut constater que les discriminations entre groupes apportées par les axes dans le premier niveau se poursuivent ici avec l'axe 1 séparant le hêtre du groupe Douglas et forêt native et avec un axe 2 séparant les feuillus du Douglas.

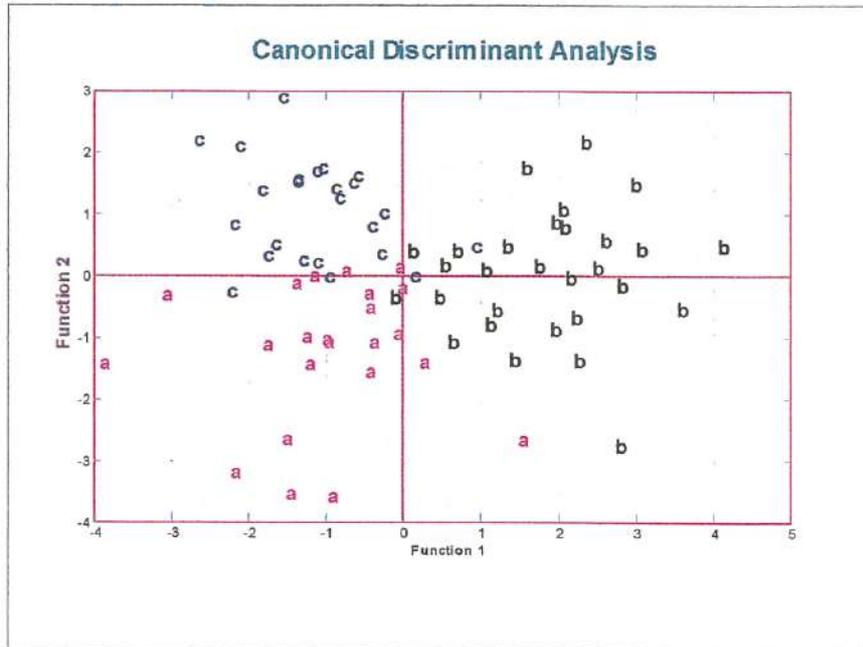


Figure IV/1-21. : Analyse factorielle discriminante sur le premier horizon (0-15 cm). Les lettres représentent les différentes essences (a=Douglas, b=hêtre et c=forêt native).

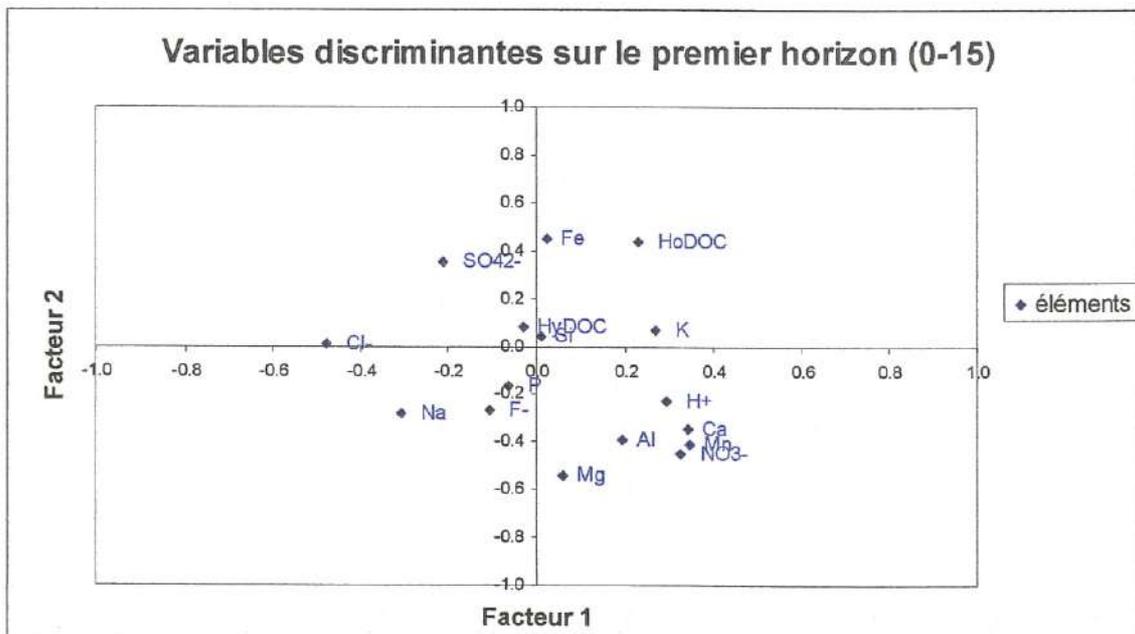


Figure IV/1-22. : Report des variables discriminantes sur le premier horizon (0-15 cm)

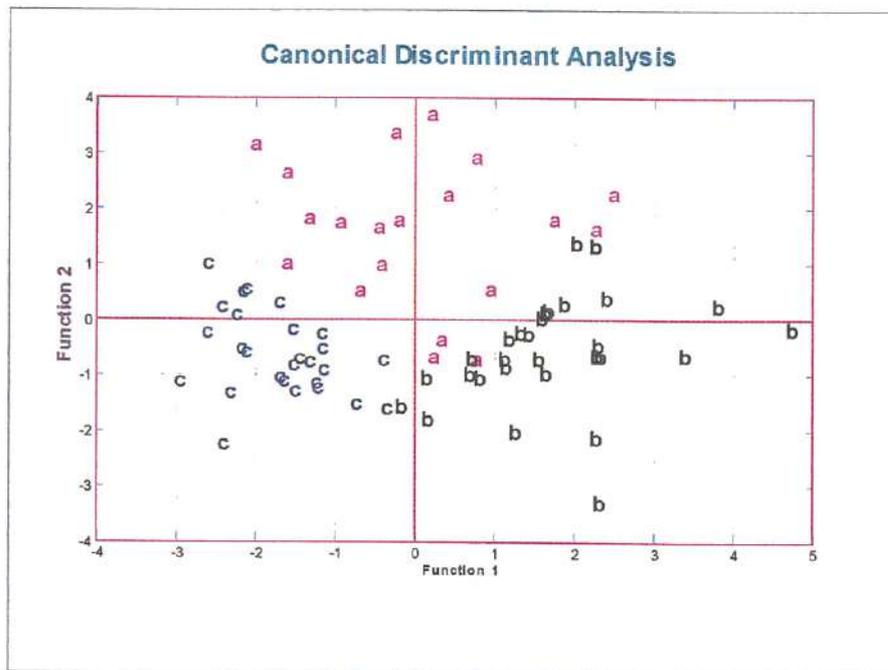


Figure IV/1-23. : Analyse factorielle discriminante sur le deuxième horizon (15-30 cm). Les lettres représentent les différentes essences (a=Douglas, b=hêtre et c=forêt native).

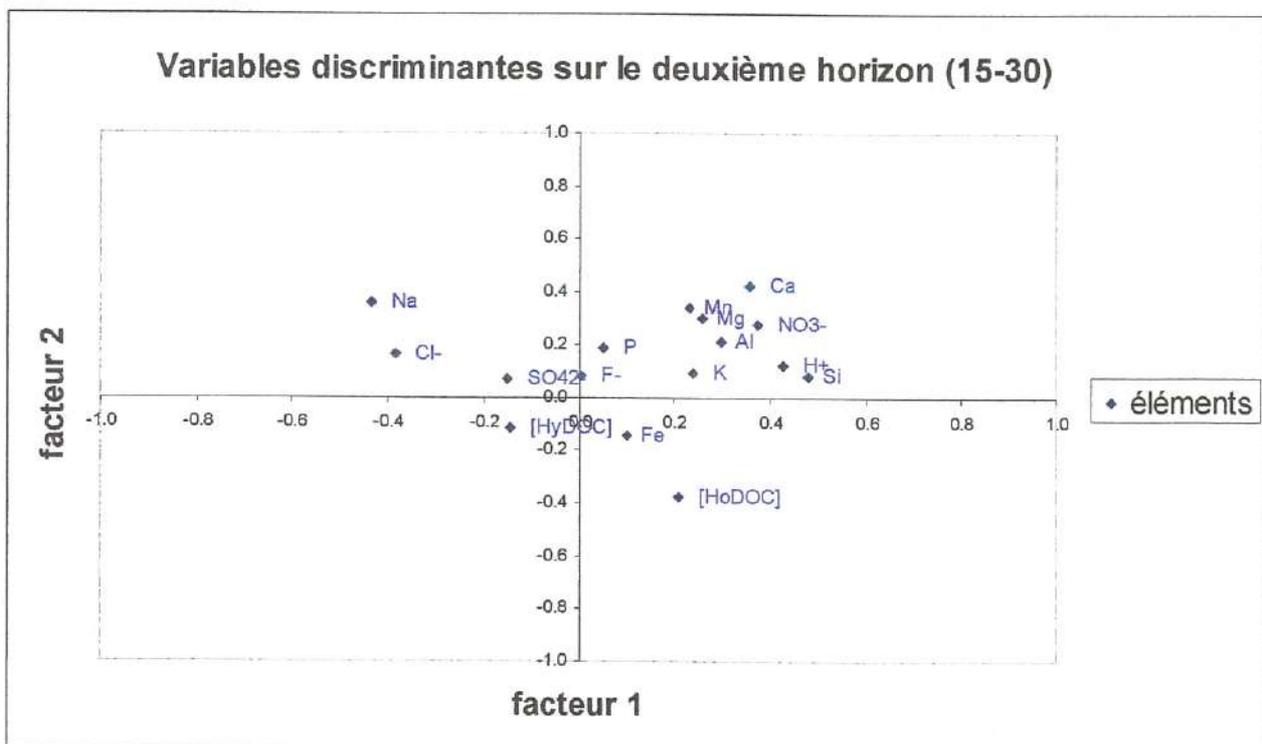


Figure IV/1-24. : Report des variables discriminantes sur le premier horizon (15-30 cm)



Sous chapitre IV/2

Spéciation chimique et toxicité de l'aluminium dans les solutions faiblement liées des sols sous les différentes essences forestières.

Jean-Pierre BOUDOT et Denis MERLET UMR 7137 Limos-UHP Vandoeuvre lès Nancy

1- Introduction - objectifs

- Les solutions analysées pour leur contenu en éléments totaux sont pour partie traitées pour une analyse approfondie des espèces ioniques de l'aluminium soluble. Cette analyse requiert une méthodologie spécifique mise au point au Limos par Boudot *et al.* (1994, 1996) et les analyses courantes des solutions réalisées par ailleurs dans l'Unité BEF.
- L'objectif de cette spéciation chimique est de mettre en évidence les liaisons contractées par cet élément majeur des solutions du sol, permettant les diagnostics géochimiques et le calcul d'un index de toxicité aluminique.

2- Résultats et discussion

2.1- Aluminium total

Les concentrations en Al dans les solutions du sol sont très différentes entre les divers peuplements. On observe souvent une excellente corrélation entre les concentrations en Al et celles en nitrate du fait de la libération de protons liée à la nitrification, ce qui est classique.

La situation est néanmoins très différente d'une placette à une autre (figure IV-2 1). Les concentrations maximales en Al sont obtenues sous Pin Laricio et Douglas, puis, dans un ordre décroissant, sous chêne sessile, épicéa, hêtre, Nordmann et taillis sous futaie. Une excellente corrélation entre Al et nitrate s'observe sous Douglas et pin laricio ($R^2 > 0,95$), ainsi que sous chêne sessile ($R^2 > 0,90$). Le coefficient de détermination reste significatif mais est nettement plus faible sous épicéa ($R^2 = 0,47$). Il n'y a par contre plus aucune relation entre Al et nitrate sous hêtre, sapin de Nordmann et taillis sous futaie ($R^2 < 0,1$). Le fait d'inclure les chlorures et les sulfates dans cette relation n'améliore significativement la corrélation précédente que dans le cas de l'épicéa ($R^2 = 0,60$) et du hêtre ($R^2 = 0,32$). Le fait d'y ajouter alors les anions organiques n'améliore que faiblement le coefficient de détermination dans le cas du Nordmann ($R^2 = 0,15$), n'amène aucune amélioration significative dans le cas du taillis sous futaie et conduit à une très forte diminution de la relation Al / Anions dans le cas des autres peuplements. Le rôle des substances organiques solubles dans la mobilisation de l'Al ne paraît en fait pas très fort, des coefficients de détermination $R^2_{Al/anions\ organiques} > 0,1$ pour les seuls horizons 0-15 cm n'étant obtenus que chez le chêne ($R^2 = 0,12$) et le hêtre ($R^2 = 0,23$).

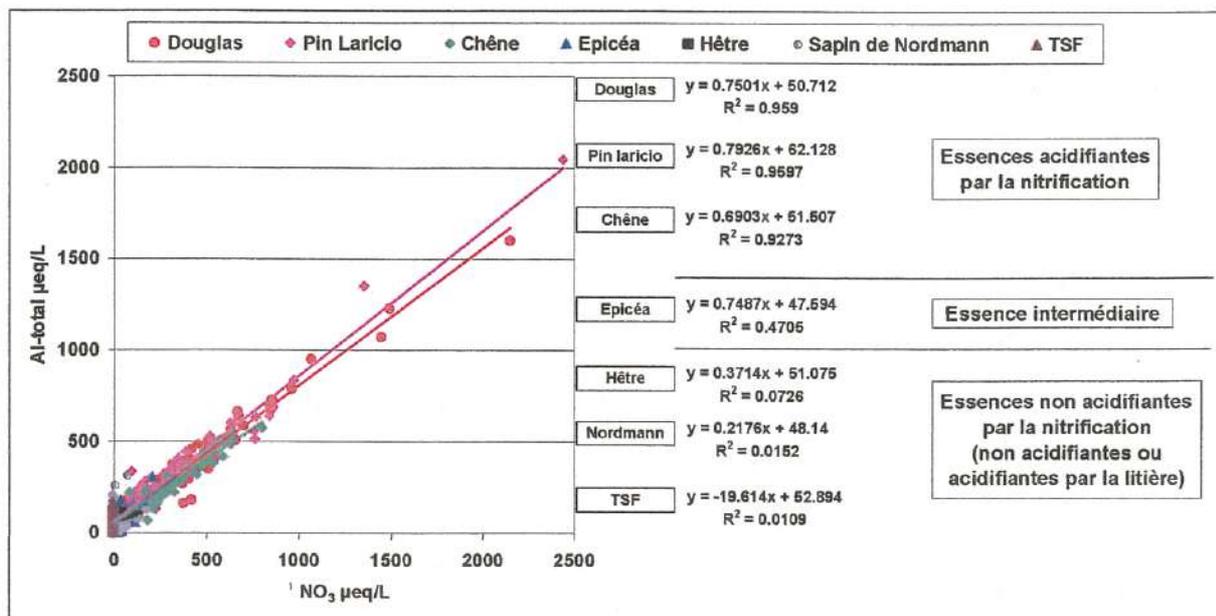


Figure IV-2 1 - Relations entre les concentrations en Al et nitrate dans les solutions du sol de -15 à -120 cm, sous les différents peuplements.

Tout ceci permet d'individualiser un groupe d'essences qui se révèlent être acidifiantes en favorisant l'accumulation de nitrate dans le sol, soit par exacerbation de la production de nitrate (nitrification brute), soit par déficience de consommation des nitrates produits. Ces essences sont, dans l'ordre d'une acidification décroissante, le Douglas, le pin laricio et le chêne sessile. A l'opposé, le hêtre, le sapin de Nordmann et le taillis sous futaie constituent des peuplements ne conduisant pas à acidifier le sol par le biais de la nitrification. L'épicéa, quant à lui, se comporte à cet égard comme une essence intermédiaire.

Dans les trois peuplements où le coefficients de détermination R^2_{Al/NO_3+Cl} est supérieur à 0.9 (Douglas, Pin Laricio et Chêne), la droite de régression Al / NO_3+Cl n'est pas significativement différente d'un peuplement à l'autre et révèle un certain déficit de charge pour Al, la charge moyenne effective de Al étant en effet comprise entre de 2 et 2,3. Ce cation n'est donc pas en totalité présent sous forme Al^{3+} mais est en partie complexé à des ligands tels OH , SO_4 , PO_4 , F , Si et les substances organiques, pour 23 à 33 % de sa charge. Les différentes espèces chimiques possibles qui résultent de cette complexation n'ont pas toutes le même pouvoir toxique vis-à-vis de la végétation. Dans le cadre de la diversité biologique et de ses relations avec la gestion forestière, il est donc important de connaître la spéciation de l'Al présent dans les solutions du sol sous les différents peuplements. La connaissance de la spéciation de l'Al nous renseignera en outre sur l'implication des substances humiques dans le transport de l'aluminium au sein des profils (mécanismes possibles de podzolisation).

2.2- Spéciation de l'aluminium

La méthode de spéciation de l'Al utilisée est celle décrite par Boudot *et al.* (1994, 1996). Toutefois, du fait de la gamme de pH des eaux de cette région, il n'a pas été possible de distinguer l'Al organique de l'Al polymérique ou polynucléaire. L'Al organique et l'Al non monomérique ont dû ici être regroupé en un seul pool indifférencié d'Al organique, et il est en fait très probable que l'Al polynucléaire des solutions du sol soit, dans ce type de pédogenèse montagnarde acide, organo-minéral.

Globalement, et quels que soient les peuplements, les seules espèces Al présentes en concentrations significatives sont Al^{3+} , Al-OH, Al-SO₄ et Al organique, les autres espèces étant négligeables ou nulles. En particulier il n'y a pas de complexes Al-F.

Les litières libèrent des quantités variables d'aluminium, dont la majeure partie ou la quasi-totalité (Douglas) est sous forme organique. Les concentrations maximales d'Al issues des litières sont du même ordre de grandeur sous taillis sous futaie, hêtre, Douglas, sapin de Nordmann et épicéa (600–1000 µg/L). Elles sont par contre plus élevées sous chêne sessile (1800 µg/L) et pin Laricio (2750 µg/L). Après percolation des eaux à travers l'humus (de 0 à 15 cm de profondeur), les concentrations en Al augmentent sous Douglas, Pin laricio, chêne et épicéa, à chaque fois sous l'influence de la nitrification. Cette augmentation est très atténuée sous Sapin de Nordmann et est nulle sous Hêtre et taillis sous futaie, c'est à dire sous les peuplements où l'on ne note pas de nitrification notable dans le sol.

Sous Douglas, les concentrations en Al notées sous les différents horizons du sol augmentent très fortement entre la base de la litière et la base de l'humus, où elles deviennent extrêmement élevées (jusqu'à 11 mg/L). Elles ne décroissent que faiblement avec la profondeur. Al^{3+} est généralement l'espèce dominante dans tous les horizons minéraux et organo-minéraux. Les espèces Al-OH restent partout minoritaires. Les complexes Al-SO₄ et l'Al organique sont partout en faible proportion. La brutale augmentation des teneurs en Al dans les eaux de percolation qui se produit lors de leur passage à travers l'humus, augmentation qui s'accompagne d'un profond changement de spéciation, suggère que la majeure partie de cet Al provient de l'altération du sol et n'est pas simplement hérité de la litière.

Sous Pin laricio, la situation est comparable, même si les concentrations en Al sont en moyenne moins élevées et l'augmentation des concentrations en Al de la litière aux horizons organo-minéraux moins nette. On note néanmoins des concentrations occasionnelles extrêmement élevées (18 mg/L). On note par contre une diminution très importante de l'Al organique des litières à la base de l'humus, principalement au profit des espèces Al^{3+} , Al-OH et Al-SO₄. L'hypothèse d'une décomplexation de l'Al organique issu de la litière au contact du sol, qui impliquerait un changement notable de pH soit vers des valeurs inférieures à 2–3, soit vers des valeurs supérieures à 6–7, ne peut être validée du fait de la stabilité assez générale de l'acidité au voisinage de pH 5. On doit donc admettre qu'une grande partie de l'Al organique provenant de la litière s'insolubilise dans l'humus, et que la nitrification conduit à une forte libération d'Al inorganique dans ce même horizon.

Sous chêne, les concentrations en Al augmentent au contact de l'humus puis décroissent progressivement avec la profondeur. Al^{3+} y est généralement l'espèce dominante. Les espèces Al-OH et Al-SO₄ ont des concentrations comparables qui changent peu avec la profondeur. L'Al organique, qui constitue la quasi-totalité de l'Al hérité de la litière, subsiste encore dans des concentrations significatives à la base de l'humus puis devient presque négligeable. Là encore on ne peut invoquer une décomplexation de l'Al organique issu de la litière au contact du sol pour expliquer cette disparition de l'Al organique, du fait de la stabilité du pH autour de 5 aux différentes profondeurs. Les changements de concentration et de spéciation de l'aluminium qui surviennent dans le sol doivent donc bien plus s'expliquer par l'insolubilisation progressive de l'Al organique provenant de la litière, modérément dans la tranche 0–15 cm et plus complètement dans la tranche 15–30 cm, ainsi que par la libération conjointe d'Al inorganique sous l'influence de la nitrification et du flux de protons qui lui est associé. Il convient de souligner qu'il n'y a pas lieu d'assimiler ces processus à une dynamique de podzolisation, car cette dernière implique la formation et la redistribution d'Al organique suite à l'altération des minéraux du sol par acido-complexolyse, et ne consiste pas en une

simple redistribution d'Al organique préexistant dans la litière concomitamment à une libération d'Al inorganique par acidolyse.

Sous épicéa, la situation est assez semblable à ce qui s'observe sous chêne. Là encore l'Al organique semble s'insolubiliser assez en profondeur, plutôt dans la tranche 15–30 cm.

Cette même dynamique semble également prendre place sous hêtre, sapin de Nordmann et taillis sous futaie, avec des concentrations en Al inorganique beaucoup plus faibles du fait de la faiblesse de la nitrification. Dans ces 3 peuplements, l'Al organique est encore très présent dans les solutions atteignant la base de l'humus (50 % et plus) et s'insolubilise surtout dans la tranche 15–30 cm. L'Al présent en solution sous ces trois derniers peuplements ne paraît pas être sous l'influence de la nitrification ($R^2 < 0.08$). Les coefficients de détermination se rapportant aux autres anions minéraux sont tout aussi faibles. Les anions organiques sont donc effectivement impliqués dans la mobilisation de l'Al, malgré la faiblesse des coefficients de détermination notée plus haut.

23- Calcul d'un indice de toxicité aluminique

La toxicité de l'Al est estimée à l'aide d'un index de toxicité aluminique (ITA) prenant en compte aussi bien les espèces Al toxique que les cations qui combattent leur toxicité, l'ensemble de ces espèces étant affectée d'un coefficient destiné à pondérer leur influence toxique ou bénéfique (Boudot *et al.*, 2000) :

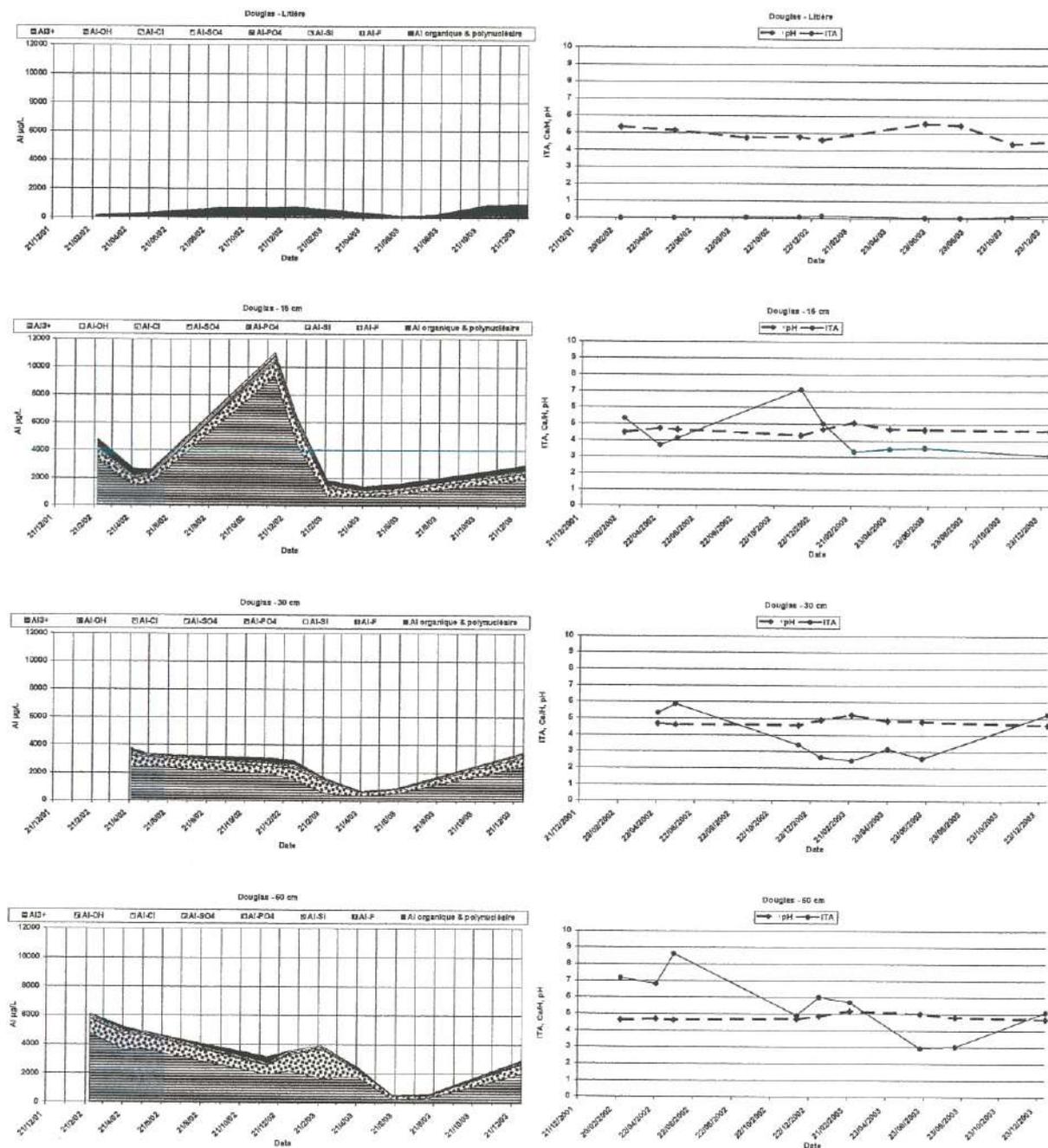
$$ATI = \frac{(9\{Al^{3+}\} + 4\{AlOH^{2+}\} + \{Al(OH)_2^+\} + 9\{Al(OH)_4^-\} + \{AlSO_4^+\})}{(4\{Ca^{2+}\} + 4\{Mg^{2+}\} + 0.02\{K^+\} + 0.02\{Na^+\})}$$

Toute valeur de cet index, où les accolades indiquent les activités ioniques, supérieure à 1 est présumée indiquer l'existence d'une toxicité due à l'aluminium à l'encontre de nos essences forestières tempérées (à l'exception du bouleau, qui semble tolérer des valeurs beaucoup plus fortes), au moins en culture hydroponique. Il n'est pas certain que ce seuil puisse être transposé aux essences en sol.

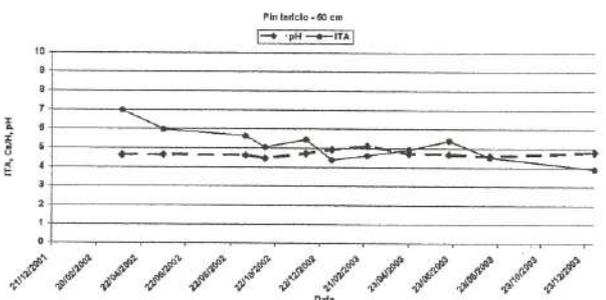
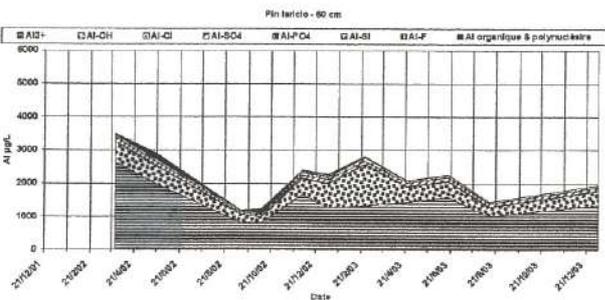
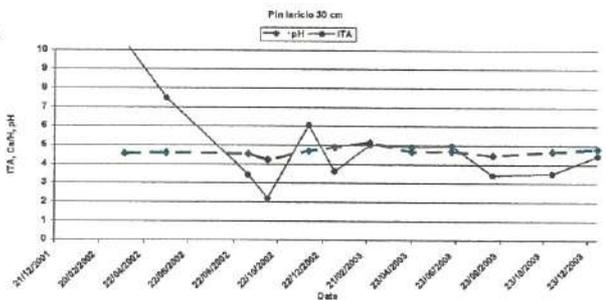
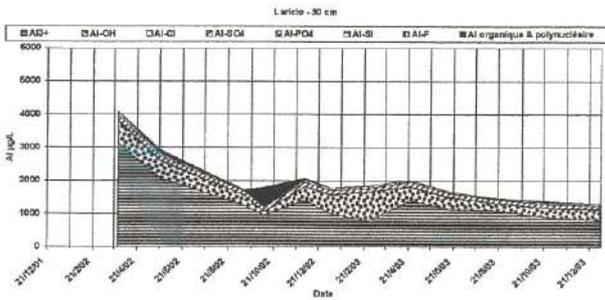
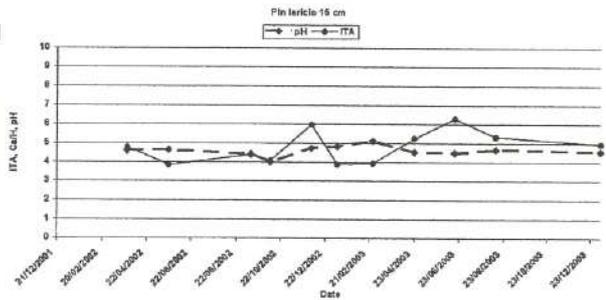
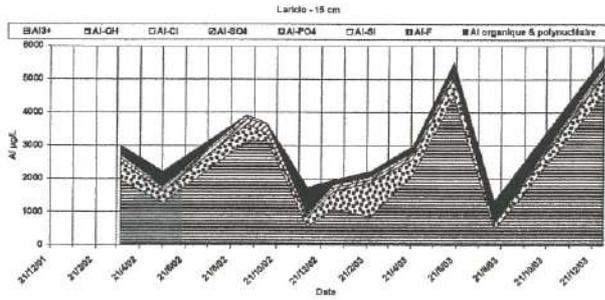
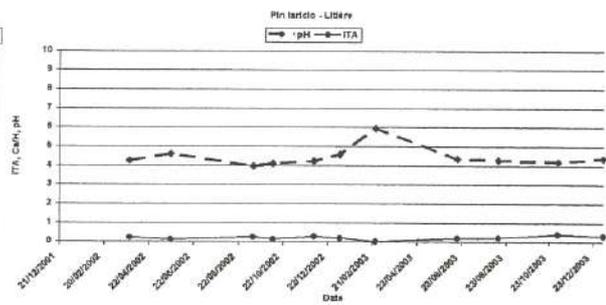
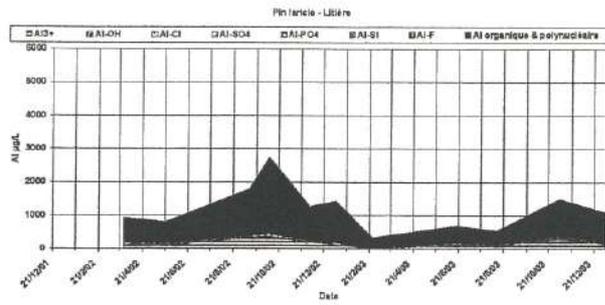
On constate que des situations de toxicité Al existent potentiellement sous tous les peuplements (Fig. 2). Dans le sol, les valeurs de ITA sont comprises entre 2 et 9 sous Douglas, 2 et 11 sous Pin laricio et 0,7 et 4 sous chêne, indiquant une situation de toxicité Al permanente ou quasi-permanente à toutes les profondeurs. Sous épicéa, l'index ITA est compris entre 0,1 et 2 dans les 30 premiers cm du sol, entre 0,2 et 1 plus en profondeur. Des phases de toxicité Al apparaissent donc épisodiquement dans les horizons supérieurs du sol. L'index ITA est enfin compris entre 0,1 et 4 sous hêtre, 0,1 et 18 sous sapin de Nordmann et 0,1 et 3 sous taillis sous futaie, suggérant l'existence de phases de toxicité Al parfois plus épisodiques que permanentes.

Figure IV/2.2 -Spéciation (colonne de gauche), pH et index de toxicité (colonne de droite) aux différentes profondeurs sous les divers peuplements. Les valeurs utilisées sont la moyenne des répétitions à une date donnée pour chaque horizon et chaque peuplement

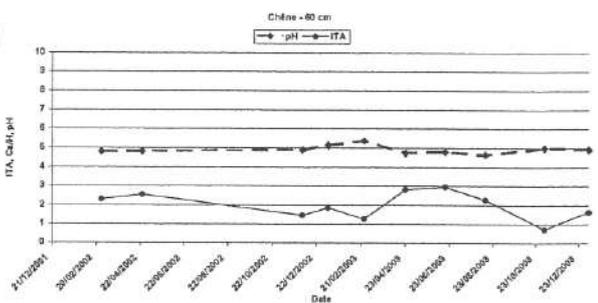
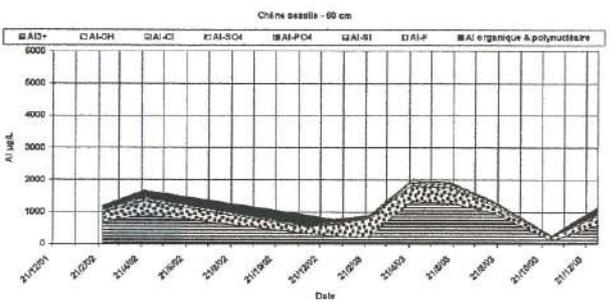
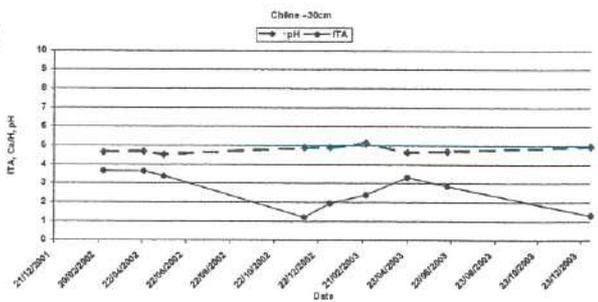
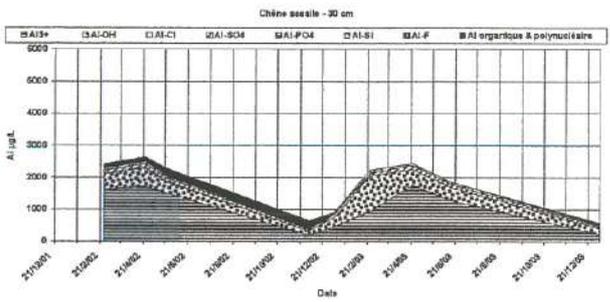
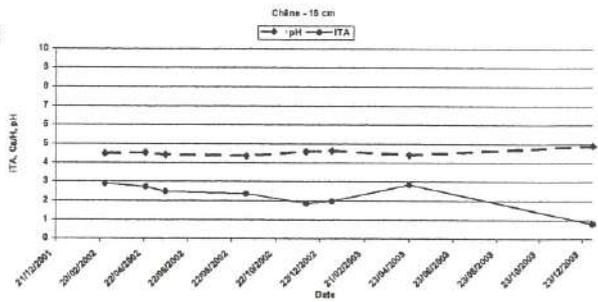
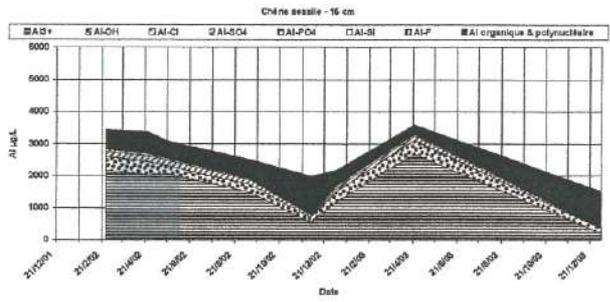
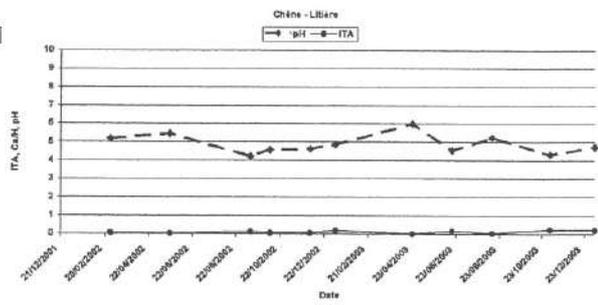
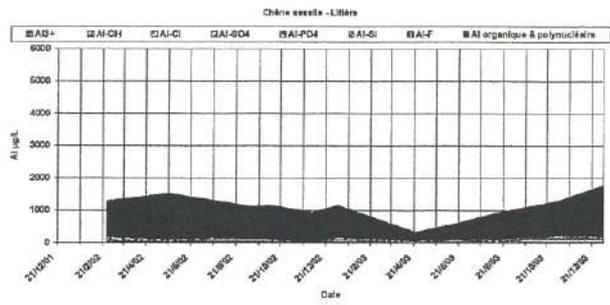
Douglas



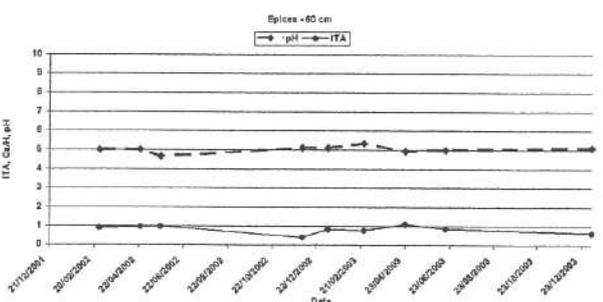
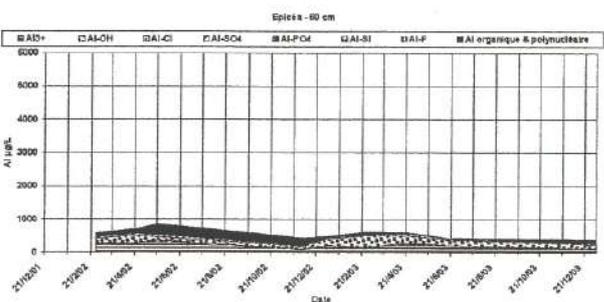
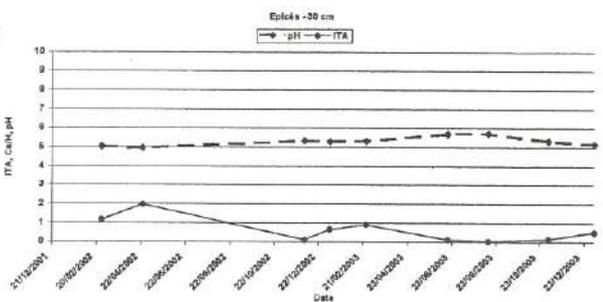
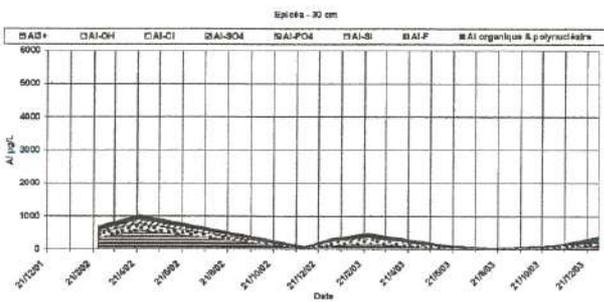
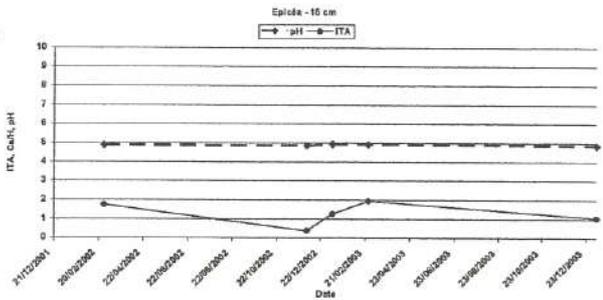
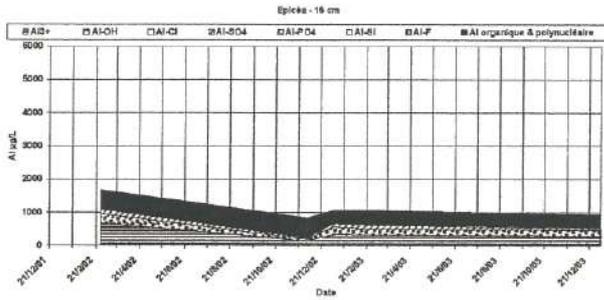
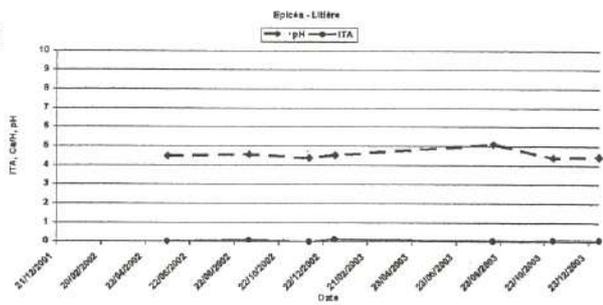
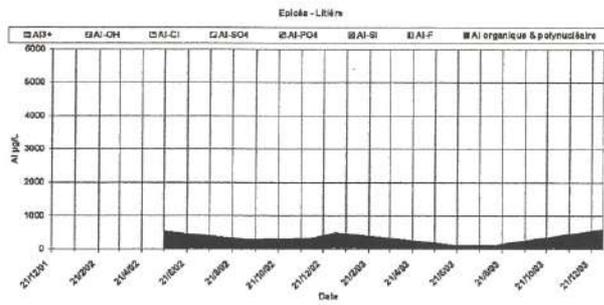
Pin laricio



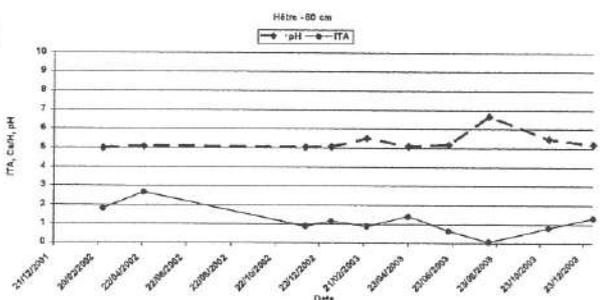
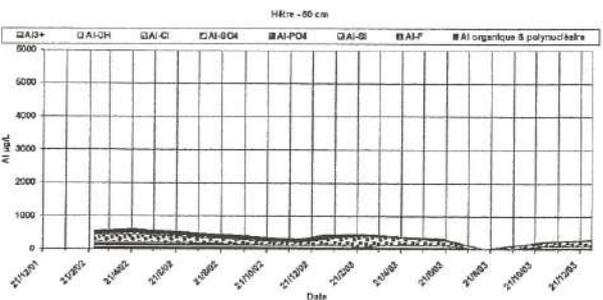
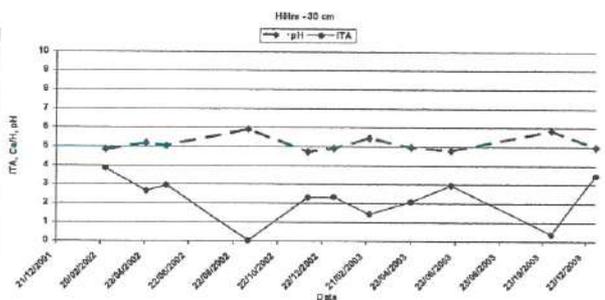
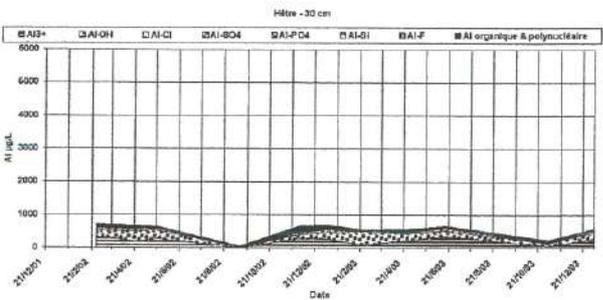
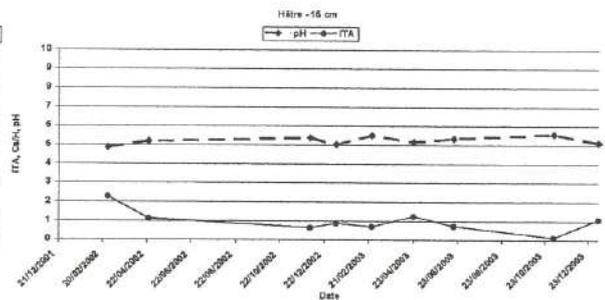
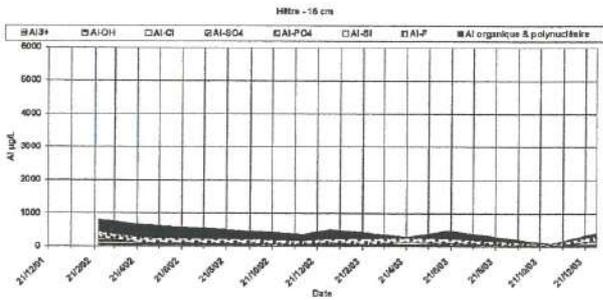
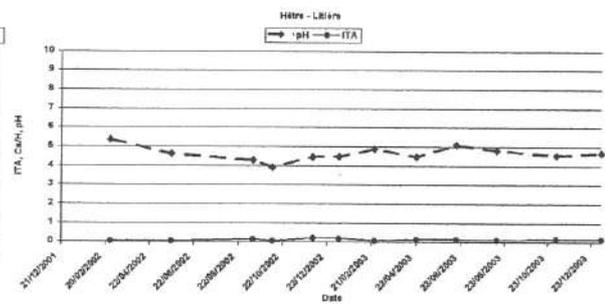
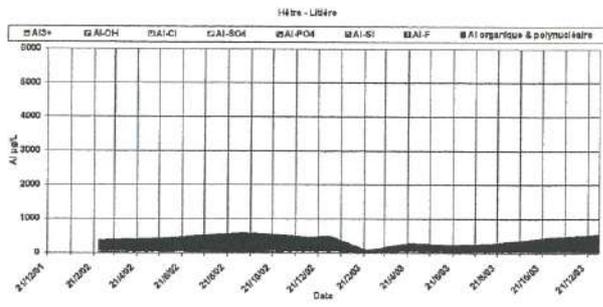
Chêne sessile



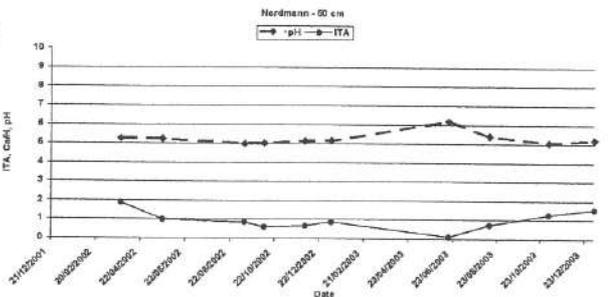
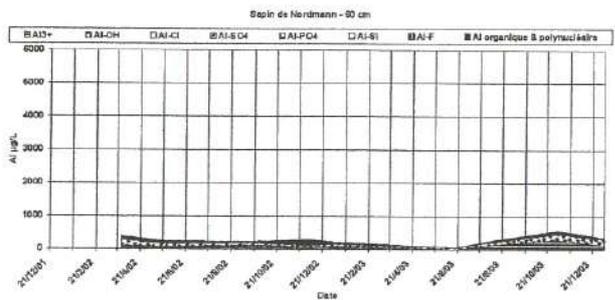
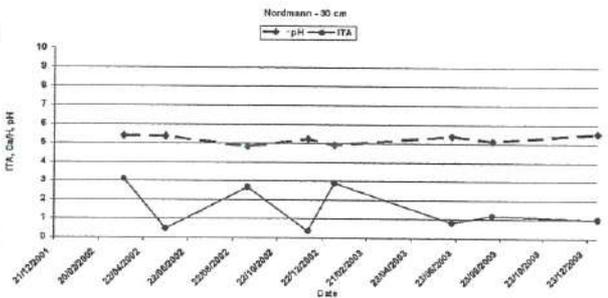
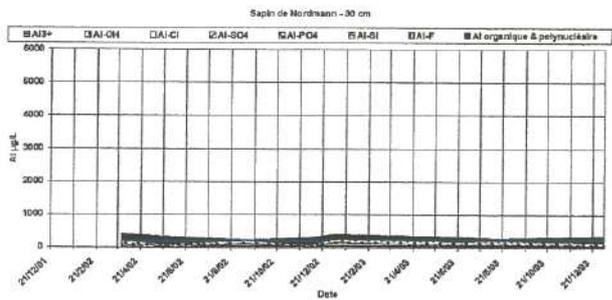
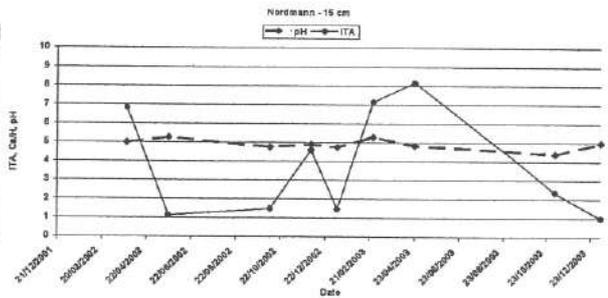
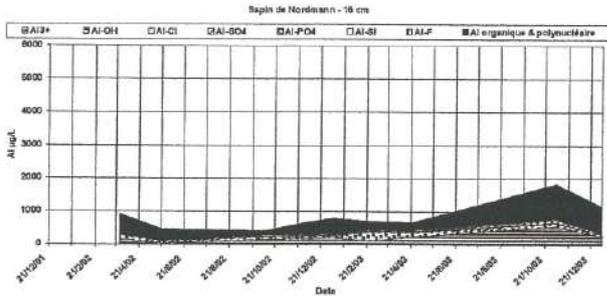
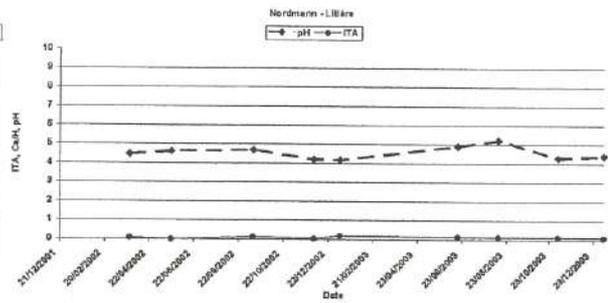
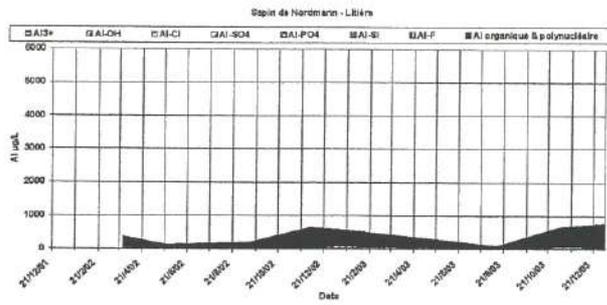
Épicéa



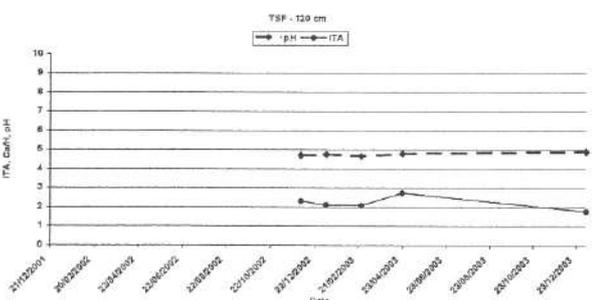
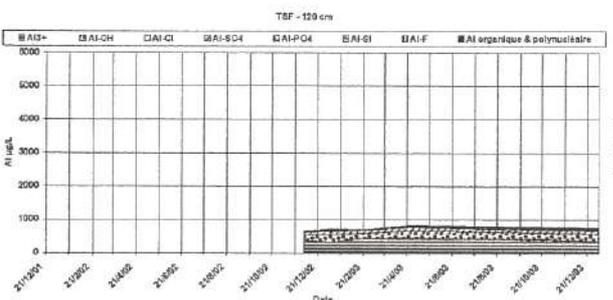
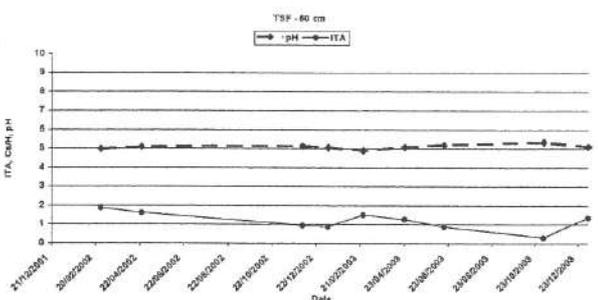
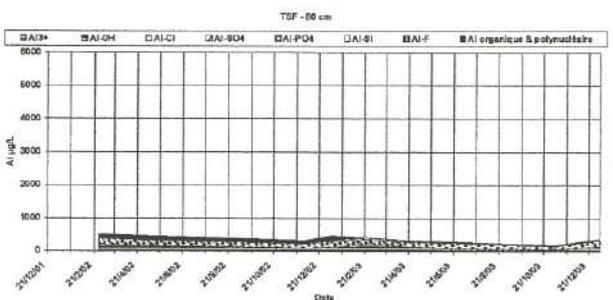
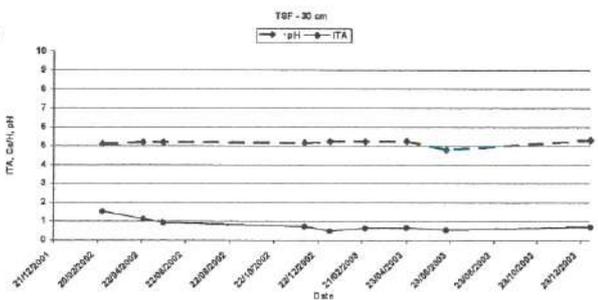
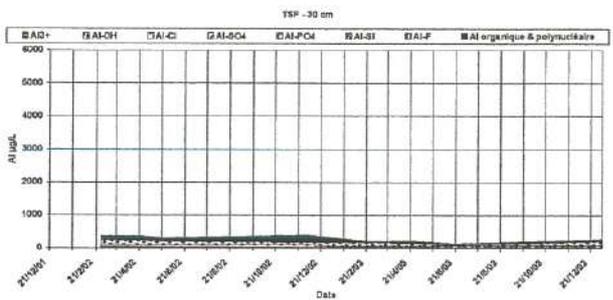
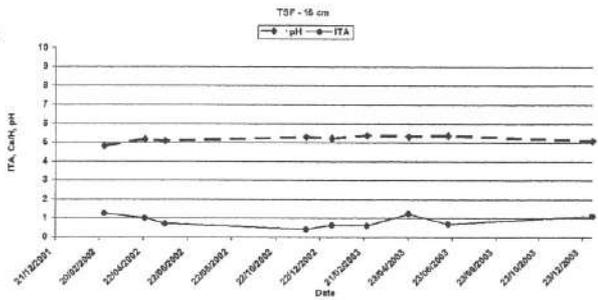
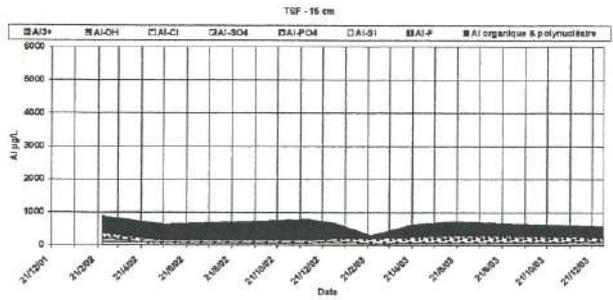
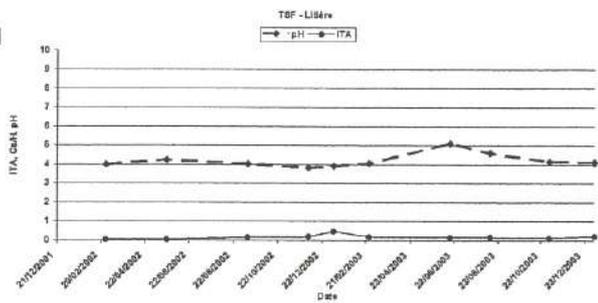
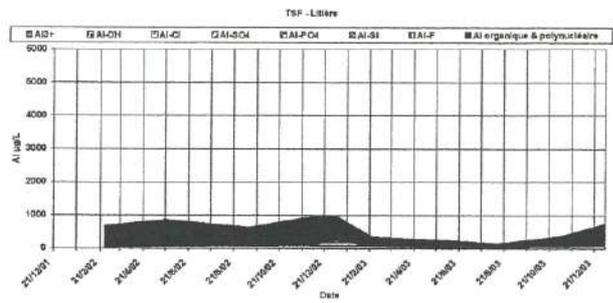
Hêtre



Sapin de Nordmann



Taillis sous futaie



Sous Chapitre IV/3

Le carbone organique dissous (COD) du sol : Fractionnement et caractérisation

Magnus Simonsson, Francis Andreux et Jean Lévêque
Université de Bourgogne UMR 1229 Géosol Dijon

1- Introduction

Pour cette étude, on a fait l'hypothèse que la composition de la solution du sol est influencée par la nature de la végétation actuelle. Pour que des différences soient détectables d'une parcelle à l'autre, il paraît nécessaire que cette composition soit davantage liée à la nature biochimique de la litière qu'à celle de l'ensemble de la matière organique de chaque sol. La matière organique dissoute (MOD) peut en effet être considérée comme un produit résiduel de la décomposition des tissus végétaux morts et des cadavres microbiens dans le sol. Alors que la grande majorité des débris végétaux est oxydée au cours du temps en eau et CO₂, un faible pourcentage seulement du carbone organique est lixivie hors du sol sous forme de carbone organique dissous, COD (Magill et Aber, 2000 ; Nilsson *et al.*, 2001). Dans le contexte expérimental du site du Breuil, les différences de nature de la MOD peuvent fournir des informations sur les facteurs contrôlant sa décomposition, sous chacun des peuplements étudiés.

En raison de la grande hétérogénéité de la MOD, il est nécessaire avant toute tentative analytique de molécules individuelles, d'en distinguer les principales catégories fonctionnelles. Bien que des composés simples, comme les sucres et les phénols de la lignine soient identifiables (Guggenberger et Zech, 1994 ; Kaiser *et al.*, 2001), leur analyse est longue et restrictive. On a donc préféré tester, puis adopter une méthode de fractionnement de la MOD en un nombre limité de catégories fonctionnelles, puis étudier les relations entre la répartition de ces classes et d'autres caractéristiques chimiques de la solution du sol. Le fractionnement a été réalisé par M. Simonsson sur des solutions lysimétriques prélevées régulièrement, entre juin 2002 et janvier 2003, et dont l'analyse chimique a été réalisée par l'Équipe de Biogéochimie des Écosystèmes Forestiers de l'INRA de Nancy-Champenoux.

2- Méthodologie

21. - Echantillonnage

Les solutions lysimétriques provenant des lysimètres sans tension, placés directement sous la litière ont été prélevées mensuellement et rapportées au laboratoire les 22 Mai, 17 Juin, 5 Novembre, 3 Décembre 2002, et le 7 Janvier 2003. Il n'y a pas eu de collecte entre Juillet et Octobre 2002, en raison de la sécheresse. Les solutions ont été filtrées à 0,45 µm sur filtres de nitrate-acétate de cellulose (ME 25, Schleicher & Schuell, Dassel, Germany), rincés préalablement avec 150 ml d'eau ultra-pure (Milli-Q plus, Millipore, Billerica, MA). Les éventuelles contaminations de nitrates à partir des filtres ont été testées, en mesurant l'absorbance UV de l'eau ultra-pure ayant traversé les filtres. À 210 nm, l'absorbance des filtrats témoins n'a jamais dépassé 0.02 unités (A.U.), contre 1 à 2 A.U. pour les solutions lysimétriques diluées. Les filtrats ont été conservés au froid. Le temps de stockage n'a jamais

dépassé 5 jours au réfrigérateur, excepté pour les échantillons de Mai et Juin, qui ont été congelés durant 5-6 mois à -18°C.

22. - Analyse des solutions et fractionnement du DOC

Plusieurs choix méthodologiques, fondés sur l'une ou l'autre des propriétés de cette MOD, étaient possibles : tamisage moléculaire selon les dimensions ; chromatographie d'affinité utilisant les différences de charges ioniques et/ou d'hydrophobicité. C'est cette dernière méthode qui a été choisie.

Une fois les solutions recueillies et filtrées à 0,45 µm, elles ont été réparties entre les deux laboratoires. À Nancy-Champenoux, ont été obtenus le COD et plusieurs mesures (pH, N minéral, P, fer dissous). Elles ont ensuite été fractionnées en vue de l'analyse chimique. L'une des méthodes les plus utilisées est la chromatographie sur résine Amberlite XAD-8 (Rohm & Haas, Philadelphie, USA). La percolation de la solution préfiltrée au travers d'une colonne de cette résine permet de séparer deux fractions de MOD, appelées respectivement "hydrophobe" (Hpho), retenue, et "hydrophile" (Hphi), exclue (Leenheer, 1981). Toutes les MOD étant par définition hydrosolubles, il faut comprendre cette distinction comme un concept relatif : les substances "hydrophobes" sont moins polaires et moins facilement solubles dans l'eau que les "hydrophiles". La définition méthodologique des substances "hydrophobes" correspond à la fraction de MOD qui s'adsorbe sur la résine XAD-8 à pH 2.

Les solutions totales et les fractions Hpho et Hphi ont ensuite été analysées en spectrophotométrie d'absorption UV (gamme 200 - 500 nm), à l'aide d'un appareil Varian Cary 50, équipé de cellules en quartz de 0,01 m de chemin optique. Les résultats (absorbances) ont ensuite été comparés, par analyse statistique multivariable, avec toutes les autres caractéristiques analytiques mesurées sur ces solutions.

23. - L'analyse multivariable et le traitement des données

En analyse en composantes principales (ACP) le spectre d'un échantillon donné peut être expliqué par une ou, le plus souvent, plusieurs CP (valeurs de concentrations et de longueurs d'ondes caractéristiques). Ces CP sont des concepts mathématiques fondés sur le critère que la première CP (CP1) calculée doit expliquer le plus possible de divergences dans l'absorbance, pour toutes les longueurs d'ondes et pour tous les échantillons. Ensuite, la CP2 doit expliquer le plus possible de ce qui reste à expliquer et ainsi de suite. Les CP ne correspondent donc pas directement à de réels composés ou fonctions chimiques, mais plutôt à des combinaisons linéaires de ces composés ou fonctions. Toutefois, le nombre de CP nécessaire pour expliquer les données spectroscopiques coïncide normalement avec le nombre de composés ou fonctions chimiques qui sont effectivement actifs et distincts les uns des autres.

Dans le cas de la régression partielle aux moindres carrés (PLS), comme pour les ACP, les CP sont calculées par ordre décroissant de pouvoir explicatif. Cependant, en plus des absorbances à différentes longueurs d'ondes (variables X), il existe des concentrations connues d'un ou plusieurs composés (variables Y) qui peuvent s'expliquer par le modèle. Comme pour une régression à variable unique, un modèle de PLS calibré pour un ensemble de données contenant des variables X et Y (respectivement des absorbances et des concentrations) peut être utilisé pour prédire les valeurs des variables Y dans un ensemble de données où seuls des variables X sont disponibles.

L'opération s'effectue donc en trois temps : le premier est l'analyse des données, qui examine les variables chimiques pouvant être prédites, à partir des spectres. Le modèle de régression a utilisé pour cela 32 des solutions pré-filtrées ci-dessus, avec comme variables X , leurs spectres d'absorption, et comme variables Y , leurs caractéristiques chimiques : COD, COD-Hpho, Fe, pH et N-NO₃⁻. Le second temps a consisté à tester la capacité des modèles de régression à prédire des concentrations inconnues de DOC, COD-Hpho et N-NO₃⁻, à partir des spectres d'absorption. Pour cela, 20 échantillons ont été sélectionnés pour assurer le

calibrage, sur la base d'une bonne représentation de toutes les concentrations en composés spectroscopiquement actifs. Les autres échantillons ont servi pour valider l'outil de prédiction ainsi mis en place. Cette étape a aussi été testée préalablement avec deux modèles de régression à variables uniques, à une seule longueur d'onde (280 nm) et pour le COD et le COD-Hpho. Le dernier temps, qui découle du précédent, sert à tester si le rapport COD-Hpho/COD peut être estimé à partir des spectres, pour une concentration connue en COD.

Les logiciels mis en œuvre dans ces études sont, pour les ACP et les régressions PLS : Unscrambler 7.01 (Camo ASA, Trondheim, Norway). Les régressions univariées (à 280 nm) ont été calculées avec Systat 10 (Systat Software, Richmond, CA) et Excel 97 (Microsoft Corp., Redmond, WA).

3- Résultats

31. - Variations quantitatives et qualitatives du COD

Les concentrations moyennes en COD trouvées pour l'ensemble des échantillons analysés sont présentées au tableau IV/3 1. Elles sont relativement élevées et conformes aux valeurs généralement trouvées dans les solutions prélevées sous litières (Gérard *et al.*, 2002). Les solutions sous les chênes et le TSF sont les plus concentrées, tandis que celles sous hêtre et Douglas le sont environ deux fois moins. Il existe, comme on doit s'y attendre, de fortes variations saisonnières, avec des maxima culminant en automne (Novembre) et décroissant jusqu'à des valeurs minimales à la fin du printemps. On ne dispose pas de valeurs pour l'été. Contrairement au COD, la fraction strictement hydrophile, au sens de l'éluion sur XAD-8 (COD-Hphi) est toujours minoritaire et peu variable (25-30 %) selon l'essence ou selon la saison de prélèvement. La corrélation linéaire COD-Hpho vs COD total est en effet parfaite, avec une pente de 73,5 % (Simonsson *et al.*, sous presse).

Tableau IV/3 1. Valeurs moyennes des concentrations en COD, pour quatre des peuplements et pour chaque période de prélèvement et proportions correspondantes de la fraction hydrophile (Hphi)

	<i>COD (mg L⁻¹)</i>	<i>COD-Hphi (%)</i>
Chêne	42,6	30,0
Douglas	25,7	29,4
Hêtre	25,0	24,6
Taillis sous futaie	42,8	23,8
Juin 2002	18,8	29,4
Novembre 2002	52,0	27,1
Décembre 2002	33,4	25,4
Janvier 2003	32,0	26,0

32. - Allure générale des spectres d'absorption

La MOD comporte une large gamme de composés organiques qui diffèrent par leurs teneurs en carbone (aromatique et aliphatique), azote (protéique et combiné), groupements fonctionnels polaires, etc... Analysés en mélange, les constituants de la MOD ne présentent en fait que de faibles différences, notamment en spectroscopie d'absorption dans l'ultraviolet-visible (UV-visible) (Figure IV/3 I), où les solutions lysimétriques extraites sous différentes essences et à différentes époques de l'année, présentent des spectres d'allures voisines, variant seulement par l'intensité de certains maxima. Les fortes absorbances de certains extraits hydrophiles, observées à 200–240 nm, sont dues aux ions nitrates, retrouvés dans les effluents de la colonne de résine XAD-8, et associés à la fraction hydrophile.

En général, la fraction hydrophobe de la MOD est dominée par des fragments de lignine partiellement aromatiques associés par liaisons covalentes à des polysaccharides (Guggenberger *et al.*, 1994). Elle est donc peu azotée et semble dériver de la décomposition lente des parois cellulaires végétales (Kaiser *et al.*, 2001). En raison de sa teneur en composés aromatiques, elle inclut les classiques acides humiques (AH) et fulviques (AF) et peut présenter une couleur foncée.

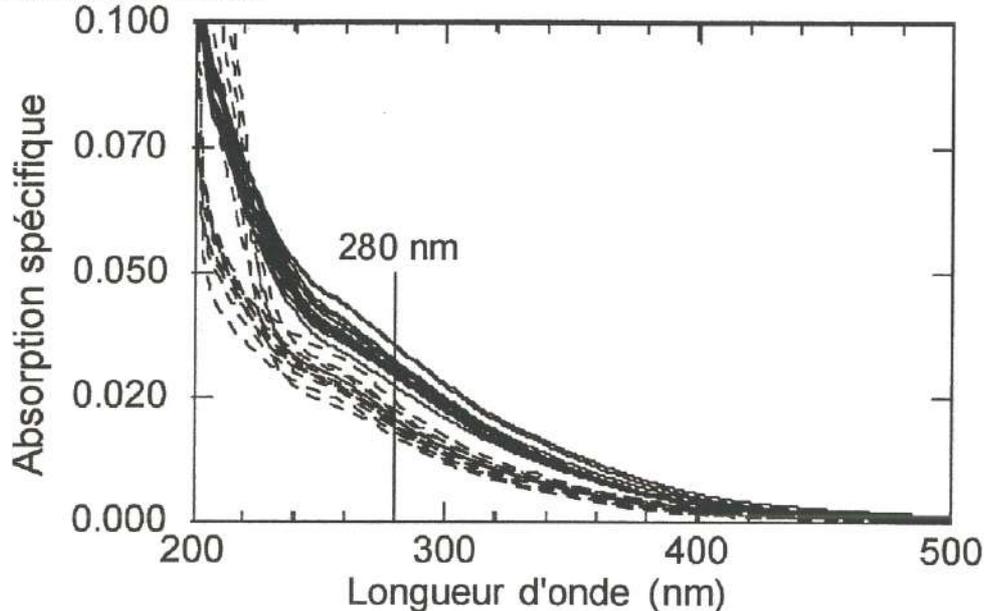


Figure IV/3 I. Absorptions spécifiques de COD-Hphi (fraction hydrophile de la MOD, en traits tirés) et de HphoA (fraction hydrophobe acide, en traits pleins) dans les solutions de Décembre 2002 (D'après Simonsson *et al.*, sous presse).

La fraction hydrophile consiste pour sa part en amino-sucres, polysaccharides et acides organiques simples qui en dérivent. Comparée à la fraction hydrophobe, elle contient davantage de composés dérivant directement de la biomasse fongique et bactérienne (Kaiser *et al.*, 2001). De plus, la MOD hydrophile contient beaucoup moins de composés aromatiques (Boerschke *et al.*, 1996 ; Dilling et Kaiser, 2002) et apparaît de ce fait pratiquement incolore. Pour certains auteurs, cette fraction ferait l'objet de dégradations microbiennes ultérieures plus faciles que la fraction hydrophobe (Qualls et Haines, 1992 ; Kalbitz *et al.*, 2003). Pourtant, la proportion de fraction hydrophile dans la MOD augmente généralement au cours de son transfert, en raison de l'adsorption préférentielle de la fraction hydrophobe sur les particules solides du sol (Qualls *et al.*, 1991 ; Kaiser *et al.*, 2001).

33. - Les absorbances spécifiques

Le fractionnement de la MOD sur résine exigeant un gros travail, les mesures d'absorbance à une ou deux longueurs d'ondes dans l'UV-visible ont été envisagées comme substituts des fractionnements "réels", en vue d'estimer la teneur en composés aromatiques ("hydrophobes") (Korshin *et al.*, 1997). Cependant, des interférences avec l'absorbance due aux ions nitrates peuvent être gênantes et rendent nécessaire un pré-calibrage (Dilling et Kaiser, 2002). On présente ici les résultats tirés des enregistrements de spectres d'absorption UV-visible à partir des solutions obtenues avec les plaques lysimétriques, sous litières de résineux et de feuillus en Mai et Juin 2002. La Figure IV/3 II montre l'absorbance spécifique à 280 nm, maximum caractéristique des fonctions aromatiques (Dilling et Kaiser, 2002). On observe que les valeurs trouvées sont plus élevées sous feuillus que sous résineux.

On observe aussi (non montré ici) que toutes les solutions sous peuplements de feuillus présentent une plus grande proportion de composés aromatiques ("hydrophobes") dans la

MOD que celles sous résineux. Ceci est assez inattendu, car on considère communément que les litières de feuillus ont une teneur supérieure en sucres facilement dégradables. De plus, ces résultats s'opposent à ceux de Kaiser *et al.* (2001), dans lesquels les solutions sous litière de pin sylvestre présentaient une plus forte proportion de MOD hydrophobe que celles sous hêtre.

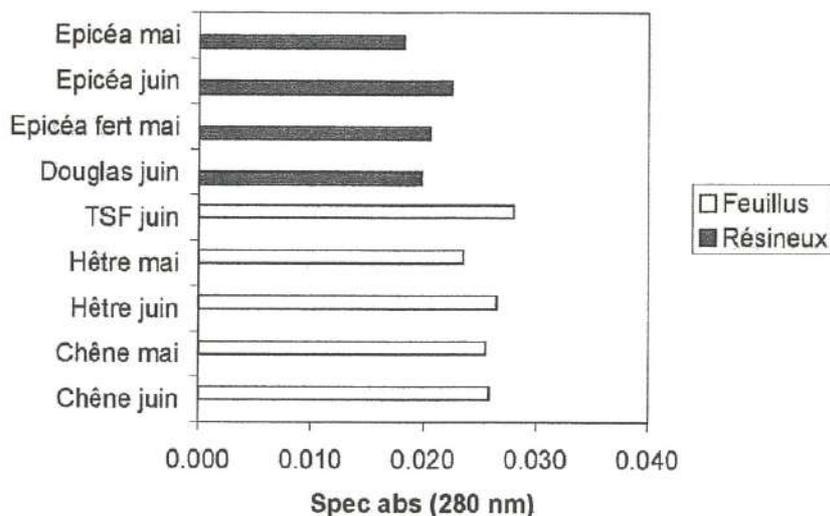


Figure IV/3 II. Absorbances spécifiques à 280 nm (A.U. par mg L⁻¹ de COD) dans les solutions des lysimètres à plaques sous litières en Mai et Juin 2002. De haut en bas : épicéa commun, fertilisé ou non, Douglas, taillis sous futaie (TSF), hêtre et chêne sessile.

Les fractions de MOD du sol peuvent varier au cours de l'année (Vance et David, 1991 ; Kaiser *et al.*, 2001). Pour le vérifier, nous avons répété les mesures d'absorbance à 280 nm et les fractionnements sur résines XAD-8, dans le cas des solutions collectées en Novembre. Les résultats de la figure IV/3 III montrent une tendance similaire à la précédente : une plus grande absorbance spécifique et un pourcentage supérieur de fraction hydrophobe dans les solutions sous litières de feuillus que sous résineux. Cependant, une plus grande variabilité dans les répétitions (n = 2) entre les parcelles a été obtenue en Novembre, de sorte que l'opposition entre résineux et feuillus devient nettement moins certaine tout au long de l'année.

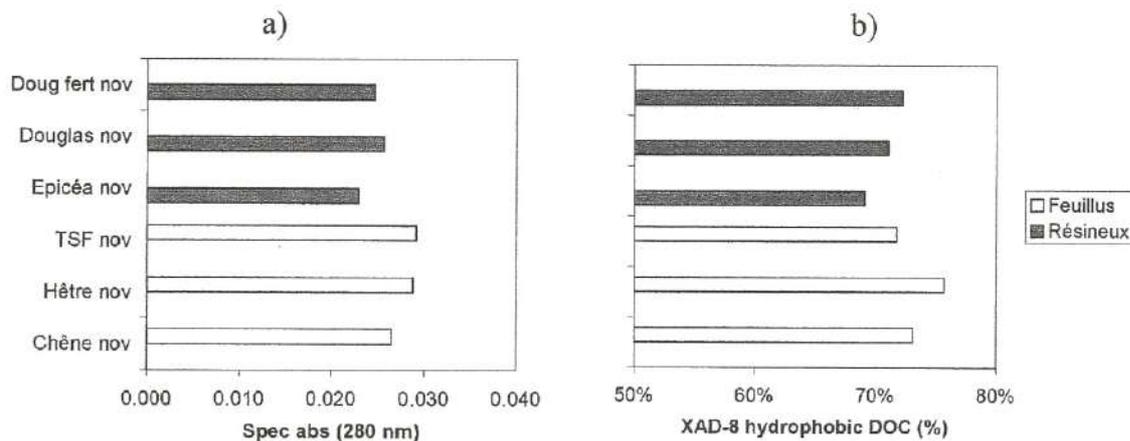


Figure IV/3 III. Absorbances spécifiques à 280 nm (a) et fractions XAD-8 (b) dans les solutions des lysimètres à plaques sous litières de trois parcelles sous feuillus et de trois parcelles sous résineux, récoltées en Novembre 2002.

34. - Étude de quelques corrélations simples

L'un des premiers aspects ayant paru intéressant a été de mettre en relation deux à deux les caractéristiques chimiques des solutions, y compris leurs concentrations en COD. Les valeurs moyennées des principales données traitées apparaissent au tableau IV/3 2. On a ensuite comparé les variations du COD avec celles des ions nitrates, d'une part et avec la teneur en fer soluble, d'autre part (Figure IV/3 IV).

Tableau IV/3 2. Valeurs maximales et minimales, moyenne, médiane, écart-type, variation relative (écart-type/moyenne) et nombre de données utilisées.

	<i>COD</i> (<i>mg L⁻¹</i>)	<i>COD</i> <i>Hpho</i> (<i>mg L⁻¹</i>)	<i>Fe</i> (<i>mg L⁻¹</i>)	<i>pH</i>	<i>NO₃-N</i> (<i>mg L⁻¹</i>)
maximum	87,0	59,5	0,913	5,51	8.52
minimum	11,4	7,4	0,017	3,75	0.00
moyenne	33,1	24,0	0,316	4,64	1.04
médiane	29,6	22,0	0,323	4,60	0.58
écart-type	16,2	12,0	0,203	0,46	1.56
var. rel. %	48,9	50,0	64,2	9,9	150
<i>n</i>	44	44	38 ^a	26 ^b	44

^a Pas de valeur de Fe dans les essais de Janvier

^b Douze de ces solutions (celles de Novembre) ont été écartées lors du traitement des données

Ces données, qui ne distinguent pas cette fois les types de peuplements ni les périodes, confirment les variations montrées au tableau IV/3 1. Elles soulignent que les variations relatives de la fraction hydrophobe (COD-Hpho) sont voisines, indiquant peu de différences qualitatives ou de fluctuations quantitatives de ce paramètre. On note aussi pour les concentrations en fer soluble un coefficient de variation du même ordre de grandeur. En revanche, les valeurs de pH et celles des concentrations en ions nitrates montrent respectivement des variations nettement moindres et plus élevées, suggérant peu de relations avec les autres paramètres.

Les résultats de la fig. 4 tendent en effet à confirmer ces données globales. On constate en effet que les valeurs de COD présentent une corrélation linéaire très satisfaisante avec les valeurs de fer soluble, en accord la nature essentiellement complexée à la MOD de cet élément (Bruckert *et al.*, 1975). A l'inverse, aucune corrélation n'apparaît entre le COD et les ions nitrates, indiquant clairement que la minéralisation de l'azote n'est pas directement liée la concentration en COD ayant résisté à la minéralisation.

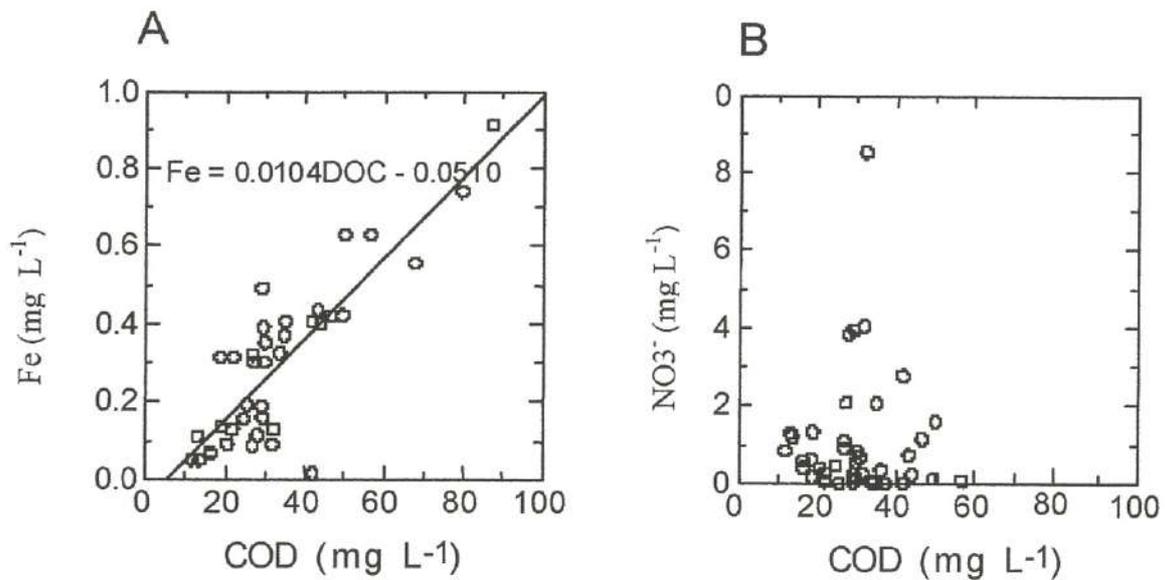


Figure IV/3 IV. Le carbone hydrosoluble est corrélé avec le fer soluble (A), mais pas avec les ions nitrates (B).

Il est à signaler toutefois que nous avons trouvé une bonne corrélation entre l'azote inorganique et le COD hydrophile, en raison sans doute du fait que ce dernier est le plus en voie de minéralisation. Il existe aussi une corrélation négative significative entre le rapport NO_3^-/COD (en mg mg^{-1}) et l'absorbance spécifique à 280 nm. Tout cela tend donc à montrer que les litières à plus haute teneur en ions nitrates possèdent une proportion relativement faible de MOD hydrophobe (courbe non montrée).

Par ailleurs, une relation linéaire inverse entre le COD et le pH (non montrée ici) a été mise en évidence. Lorsqu'on essaie de comparer les variations de la part de fraction hydrophile (COD Hphi) à celles du pH, on trouve une relation directe, mais avec un faible coefficient de corrélation (Figure IV/3 V). Les causes envisagées sont diverses : il peut s'agir d'une complète indépendance, mais également d'un artéfact lié à l'hétérogénéité du substrat granitique. Dans ce cas, les sols sur substrats légèrement plus riches tendraient à favoriser l'adsorption de quantités supérieures de fractions hydrophobes, entraînant une hausse des proportions de COD Hphi. Ceci demande à être vérifié, notamment en séparant les différentes essences, certaines pouvant produire des solutés réagissant ainsi et d'autres non.

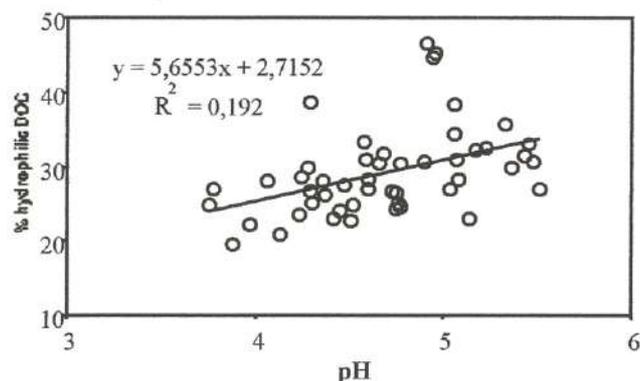


Figure IV/3 V. Relation linéaire possible entre la part du COD hydrophile et le pH des solutions de sols.

4. - Résultats de l'analyse multivariées

Les variables susceptibles d'être discernées en spectroscopie d'absorption UV-visible ont toutes été inventoriées dans le cadre de ce travail. En premier lieu, les concentrations en COD, en fer soluble et en ions nitrates dans les échantillons, ainsi que leur acidité, évaluée par le pH.

Tableau IV/3 3. Pourcentages de variance expliqués par les 5 premières composantes principales en régression PSL des absorbances à 210-300 nm (variables *X*) et des autres caractéristiques des solutions (variables *Y*)

	<i>Variances cumulées expliquées (% des variances totales)</i>					
	variables <i>X</i> (spectres)	Variables <i>Y</i>				
		COD	COD- HPho	Fe	pH	NO ₃ -N
CP 1	88,2	94,5	91,3	36,7	37,4	1,56
CP 2	100	95,8	95,7	48,7	37,4	99,3
CP 3	100	97,1	96,2	54,8	59,6	99,7
CP 4	100	97,4	97,6	61,8	60,9	99,8
CP 5	100	97,4	97,7	70,3	84,3	99,8

Avec le modèle PSL, la plus grande part de la variance sur les absorbances (variables *X*) est expliquée par les deux premières CP. Le spectre permet donc de traduire essentiellement l'information sur deux composés ou fonctions chimiques, ou sur deux ensembles de composés ou fonctions ayant une forte covariance interne. Le tableau IV/3 3 indique clairement que ces deux composés ou fonctions pourraient être respectivement le COD (ou la forme COD Hpho) et les ions nitrates. C'est en revanche beaucoup moins le cas pour les concentrations en fer et les valeurs de pH.

prédiction est satisfaisante, avec une marge d'erreur sensiblement constante sur tout le spectre, pour le COD et pour la fraction hydrophobe (COD-Hpho). Pour les ions nitrates, elle ne semble acceptable qu'aux concentrations élevées. Pour le rapport COD-Hpho/COD, malgré une erreur faible, la prédiction n'est pas satisfaisante, essentiellement en raison des faibles variations de ce rapport entre les solutions de la gamme. De plus, les composés Hphi sont susceptibles d'absorber aussi en partie aux mêmes longueurs d'ondes que les composés Hpho, induisant de plus forts écarts-types sur les mesures d'absorbances que sur celles du COD.

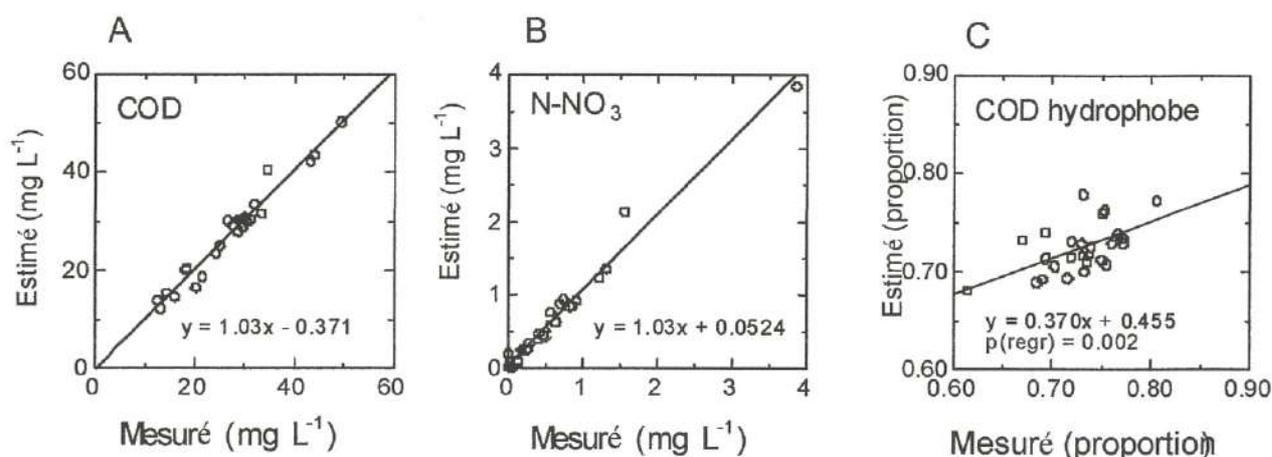


Figure IV/3 VI. Le carbone hydrosoluble (A), l'azote nitrique (B) et le COD hydrophobe (C), mesurés et prédits à l'aide de la régression PLS sur l'absorbance spécifique. Le nombre de CP utilisé est de 3 et 4, respectivement pour A et B.

4 – Conclusions et perspectives

Ce travail a permis de montrer que la nature chimique des solutions produites directement sous la litière peut, même en l'absence d'une caractérisation chimique exhaustive, apporter des informations pertinentes sur les relations existant entre différentes caractéristiques et, partant, permettre d'accéder à d'importantes différences intra-annuelles entre parcelles et probablement entre peuplements. L'utilisation d'une propriété globale aisément mesurable (données spectrales d'absorption dans l'UV à 210-300 nm), croisée sur une population représentative d'échantillons, avec différentes caractéristiques analytiques individuelles (pH, COD, Fe, nitrates, COD aromatique ou "hydrophobe"), permet d'accéder à des prédictions satisfaisantes de certaines de ces caractéristiques, sans nécessité de nouvelles mesures.

Dans l'état actuel des résultats, l'analyse multivariée a permis sur une campagne, de traiter toutes les données confondues. Toutefois, des tendances intéressantes se dégagent au niveau des différents groupes d'essences. Ainsi, toutes les solutions des sols sous peuplements de feuillus présenteraient une plus grande proportion de composés aromatiques dans la MOD que celles des sols sous peuplements de résineux. On considère avec prudence ce résultat qui contredit certains auteurs (Kaiser *et al.*, 2001) et qui demande donc à être contrôlé sur un plus

grand nombre d'échantillons et sur l'ensemble du cycle annuel. Pour le moment, une deuxième série d'analyses, effectuées sur des solutions prélevées en automne, confirme l'existence d'une plus grande absorbance spécifique et d'un pourcentage supérieur de fraction hydrophobe dans les solutions sous litières de feuillus que sous résineux.

Parmi les perspectives de ce travail, à relativement court terme, la comparaison des solutions collectées en Mai et Juin 2002 avec celles de Décembre 2002 et Janvier 2003 doit amener à explorer les variations (saisonniers et inter-parcelles) existant entre les fractions de MOD. Cet aspect a été relativement peu abordé jusqu'à présent, car on a surtout exploité les propriétés communes à toutes les solutions, en comparant des compositions davantage quantitatives que qualitatives. La grande variabilité dans les répétitions entre les parcelles incite notamment à vérifier la réalité de l'opposition entre résineux et feuillus à l'échelle de l'année entière. Il est également important de dépasser cette opposition, sans doute trop générale, et de comparer les essences deux à deux : en effet, hêtre et chêne d'une part et épicéa et Douglas d'autre part, ne présentent pas toujours des tendances similaires.

À moyen terme, un autre aspect à considérer sera aussi la possibilité d'obtenir de bonnes prédictions de la répartition entre hydrophobes et hydrophiles à partir des spectres UV-visible et les analyses multivariées, même si les solutions sont issues de différents types de parcelles et malgré la présence de concentrations élevées d'ions nitrates. Avec cette propriété, commode à déterminer, on peut accéder à la distinction capitale entre matière organique "labile" à caractère aliphatique, oxygéné et azoté dominant et matière organique "stable", à caractère aromatique dominant. Ces deux notions semblent en effet plus appropriées que celles de fractions "hydrophile" et "hydrophobe" utilisées respectivement jusqu'ici. Il doit donc être possible, dans le cadre d'un programme ultérieur ("Biodiversité"), de mettre en relation ces descripteurs, avec des mesures expérimentales de biodégradabilité de MOD, dans le double but d'en identifier les substrats et les produits, mais surtout les organismes responsables, ainsi que leur écologie et les cinétiques des transformations qu'ils mettent en œuvre (Kalbitz *et al.*, 2004).

Enfin, un échantillonnage spatialisé des horizons de surface sous les différentes essences a été réalisé, parallèlement à celui utilisé pour l'étude de la microflore des sols. On a procédé sur ces échantillons solides à une étude de la répartition des principales formes de matière organique du sol (MOS), à l'aide d'une méthode standardisée de fractionnement physique en milieu aqueux. Cette méthode doit permettre simultanément (i) une estimation des différences de degré d'humification des MOS depuis l'installation des différentes essences ; (ii) une séparation aux fins d'analyse des fractions de MOS homologues sous chaque parcelle et (iii) la récupération de la MOD issue du protocole de fractionnement, en vue du traitement comparatif de cette MOD par les mêmes méthodes que celles mises en œuvre ci-dessus sur les solutions lysimétriques.

Conclusion générale du chapitre IV

Les solutions de sol sont de très bons indicateurs de l'état et des modifications actuelles du fonctionnement de l'écosystème. Le comportement des éléments permet de discriminer l'effet des essences, qu'ils soient pris individuellement ou en analyse multivariée.

L'intensité de liaison des solutions à un fort effet sur leur chimie. Les solutions liées, au temps de résidence plus long sont plus proches de l'équilibre avec la phase solide et rendent compte des processus biogéochimiques, mais sont également de très bons indicateurs de la solution nutritive des plantes. Les solutions collectées par les bougies poreuses comprennent pour partie des solutions gravitaires à faible temps de résidence dans le sol, dont la composition chimique est en relation avec des réactions de déplacement de solutés. La valeur indicatrice de chaque type de solution doit être approfondi sur des campagnes d'observation plus longues.

Le traitement statistique des données ne conduit pas à l'identification des processus responsables de l'acquisition de la composition chimique des solutions, qui nécessite la prise en compte de tous les flux internes à l'écosystème. Toutefois, quelle que soit la profondeur considérée, une discrimination statistique assez fiable entre les différentes essences est possible. Les processus responsables de ces modifications (interception atmosphérique, altération biodégradation, échange d'ion...) ne sont pas pour l'instant définitivement identifiables.

La spéciation d'aluminium indique que la dynamique actuelle du fonctionnement biogéochimique des sols est contrôlée par des mécanismes différents en fonction des essences. La nitrification excédentaire par rapport au prélèvement biologique, se traduit par une forte acidification des sols sous Douglas, pin Laricio et chêne. Sous épicéa, sapin de Nordmann et hêtre, les nitrates résiduels sont beaucoup plus limités et le processus de complexation organique prend de l'importance relative. Sous la forêt native, la nitrification est nulle, la mobilisation et le transfert d'aluminium ont nécessairement une autre origine, probablement plus en relation avec l'acidité et les ligands organiques. Les essences impriment donc déjà une évolution sensible du fonctionnement biogéochimique du sol avec un pôle où l'acidolyse se développe fortement (Douglas, pin laricio) et un pôle où cette acidolyse est très limitée (forêt native).

La spéciation du carbone en solution est indispensable pour améliorer la compréhension de la dynamique actuelle du fonctionnement biogéochimique du sol, et de la divergence éventuelle entre les essences. Les travaux développés au laboratoire Géosol ont montré la possibilité d'utiliser une approche simple (l'absorbance UV) pour caractériser plus finement la matière organique. Les échantillons issus des litières ont été exploités pour mettre au point cette méthodologie. Il est clair que les litières représentent un potentiel qui va interagir avec le sol minéral pour conduire à l'effet de l'essence sur le sol et que les solutions du sol devront être étudiées. Une partie d'entre elles, les solutions fortement liées extraites par centrifugation, l'ont déjà été par cette technique (thèse de Jérôme Jaffrain en cours). Il faudrait également tenter d'autres approches pour caractériser plus directement la fonctionnalité des molécules organiques en fonction des essences, de façon à mieux caractériser les processus actuels liés aux différentes essences.

L'interaction de nombreux mécanismes rend difficile l'interprétation de l'action d'une essence sur son écosystème. Seule la modélisation devrait permettre de clarifier ces interactions. En effet, le comportement des éléments en fonction des essences va dépendre de nombreux processus qui, en plus de leur aspect qualitatif, devront être quantifiés en termes de flux (travail en cours) :

1) Les fonctions « sources » :

- L'altération, qui dépend fortement des conditions de milieu (climat et roche mère) mais qui doit être à un moindre degré influencée par le type d'essence (par

exemple via les exsudats racinaires, le contrôle des processus de minéralisation du carbone et de l'azote etc...)

- Le pluviollessivage qui dépend d'une part de la fixation stricte des apports atmosphériques contrôlée par la structure du houppier, et d'autre par de la récrétion qui correspond à l'interaction entre le houppier et ces apports atmosphériques,
- Le flux de minéralisation de la matière organique qui dépend de la restitution (effet quantitatif) ainsi que de sa biodégradation en interaction avec le contrôle éventuel des populations microbiennes (effet qualitatif)

2) Les fonctions « puits »

- Le prélèvement au niveau des racines qui dépend de l'essence.
- Le drainage qui est fonction du bilan hydrique et de l'affinité de l'échangeur
- La précipitation de phases secondaires qui dépend de conditions thermodynamiques mais aussi de la qualité de la matière organique (mise en solution de ligands inhibant la précipitation)

3) L'affinité de l'échangeur

- Organique : très dépendant de l'essence
- Minéral : moins dépendant de l'essence

Il faut de plus attendre les diagnostics complémentaires liés à la stabilité actuelle des minéraux des sols et des minéraux tests pour arriver à un diagnostic plus étayé, mais la chimie approfondie des solutions apporte déjà de précieux renseignements sur l'effet des essences.

Références

- Augusto, L., & J. Ranger. 2001. Impact of tree species on soil solutions in acidic conditions. *Ann. for. Sci.* 58:47-58.
- Boerschke, R.C., Gallie, E.A., Belzile, N., Gedye, R.N. et Morris, J.R., 1996. Quantitative elemental and structural analysis of dissolved organic carbon fractions from lakes near sudbury, Ontario. *Can. J. Chem.*, 74: 2460–2470.
- Boudot J.-P., Merlet D., Rouiller J. & Maitat O., 1994 - Validation of an operational procedure for aluminium speciation in soil solutions and surface waters. *The Science of the Total Environment*, 158: 237-252.
- Boudot J.-P., Maitat O., Merlet D. & Rouiller J. 1996 - Occurrence of non-monomeric species of aluminium in undersaturated soil and surface waters: consequences for the determination of mineral saturation indices. *Journal of Hydrology*, 177: 47-63.
- Boudot J.-P., Maitat O., Merlet D. & Rouiller J. 2000 - Soil solutions and surface water analysis in two contrasted watersheds impacted by acid deposition, Vosges mountains, N.E. France: interpretation in term of Al impact and nutrient imbalance. *Chemosphere*, 41 (9): 1419-1429.
- Bruckert, S., Brêthes, A. et Souchier, B., 1975. Humification et distribution des complexes organo-métalliques des sols brunifiés et podzolisés. *C. R. Acad. Sci.*, 280, D: 1237–1240.
- Dietzel, M. 2000. Dissolution of silicates and the stability of polysilicic acid. *Geochim. Cosmochim. Acta* 19:3275-3281.
- Dilling, J., and K. Kaiser. 2002. Estimation of the hydrophobic fraction of dissolved organic matter in water samples using UV photometry. *Water Research* 36:5037-5044.

- Gérard, F., M. François, and J. Ranger. 2002. Processes controlling silica concentration in leaching and capillary soil solutions of an acidic brown forest soil (Rhône, France). *Geoderma* 107:197-226.
- Gérard, F., François, M. et Ranger, J. (2002) Processes controlling silica concentration in leaching and capillary soil solutions of an acidic brown forest soil (Rhône, France). *Geoderma*, 107, 197-226.
- Gérard, F., J. Ranger, C. Ménétrier, and P. Bonnaud. 2003. Silicate weathering mechanisms determined using soil solutions held at high matric potential. *Chem. Geol.* 202:443-460.
- Giesler, R., U.S. Lundström, and H. Grip. 1996. Comparison of soil solution chemistry assessment using zero-tension lysimeters or centrifugation. *Eur. J. Soil Sci.* 47:395-405.
- Guggenberger, G. et Zech, W., 1994. Composition and dynamics of dissolved carbohydrates and lignin-degradation products in two coniferous forests, N.E. Bavaria, Germany. *Soil Biol. Biochem.*, 26: 19-27.
- Guggenberger, G., Zech, W. et Schulten, H.-R., 1994. Formation and mobilization pathways of dissolved organic matter: evidence from chemical structural studies of organic matter fractions in acid forest floor solutions. *Org. Geochem.*, 21: 51-66.
- Kaiser, K., Guggenberger, G., Haumaier, L. et Zech, W., 2001. Seasonal variations in the chemical composition of dissolved organic matter in organic forest floor layer leachates of old-growth Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern Bavaria, Germany. *Biogeochem.*, 55: 103-143.
- Kalbitz, K., Schmerwitz, J. Schwesig, D., et Matzner, E., 2003. Biodegradation of soil-derived dissolved organic matter as related to its properties. *Geoderma*, 113, 273-291.
- Korshin, G.V., Li, C.-W.L. et Benjamin, M.M., 1997. Monitoring the properties of natural organic matter through UV spectroscopy: A consistent theory. *Wat. Res.*, 31: 1787-1795.
- Magill, A.H. et Aber, J.D., 2000. Dissolved organic carbon and nitrogen relationships in forest litter as affected by nitrogen deposition. *Soil Biol. Biochem.*, 32: 603-613.
- Marques, R., J. Ranger, D. Gelhaye, B. Pollier, Q. Ponette, and O. Gobert. 1996. Comparison of chemical composition of soil solutions collected by zero-tension plate lysimeters with those from ceramic cup lysimeters in a forest soil. *Eur. J. Soil. Sci.* 47:407-417.
- Nilsson, S.I., Andersson, S., Valeur, I., Persson, T., Bergholm, J. et Wirén, A., 2001. Influence of dolomite lime on leaching and storage of C, N and S in a Spodosol under Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Forest Ecol. Manag.*, 146: 55-73.
- Qualls, R.G. et Haines, B.L., 1992. Biodegradability of dissolved organic matter in forest throughfall, soil solution, and stream water. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56, 278-286.
- Qualls, R.G., Haines, B.L. et Swank, W.T., 1991. Fluxes of dissolved organic nutrients and humic substances in a deciduous forest. *Ecology*, 72, 254-268.
- Ranger, J., R. Marques, and J.-H. Jussy. 2001. Forest dynamics during stand development assessed by lysimeter and centrifuge solutions. *For. Ecol. Manage.* 144:129-145.
- Simonsson, M., Kaiser, K., Danielson, R., Andreux, F. et Ranger, J. Estimating nitrate, dissolved organic carbon (DOC) and DOC fractions in forest floor leachates, using ultraviolet absorbance spectra and multivariate analysis. *Geoderma* (Sous presse).
- Zabowski, D., and F.C. Ugolini. 1990. Lysimeter and centrifuge soil solutions: Seasonal differences between methods. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 54:1130-1135.

Chapitre V

Tapis d'hyphes mycéliens

Marie Pierre Turpault (turpault@nancy.inra.fr)

Collaboration technique : G. Nourrisson, L. Gelhaye, S. Bienaimé INRA BEF Nancy

1- Introduction

Dans les écosystèmes à faibles intrants (sans fertilisation, ni amendement), le rôle de l'altération des minéraux est primordial dans l'apport de nutriments aux plantes.

Outre les conditions climatiques de station et la richesse du sol en nutriments, **l'activité biologique** contrôle la **vitesse d'altération des minéraux**, indirectement par son rôle dans la décomposition de la matière organique et directement par sa production d'agents altérants ou favorisant l'altération.

Les principaux mécanismes mis en jeu sont (Barker *et al.*, 1997) :

- la division physique des particules de sol qui conduit à l'augmentation de la surface minérale exposée à la solution et à l'apport de nouvelles surfaces fraîches facilement altérables;
- la stabilisation du sol, l'augmentation de rétention en eau et par conséquence l'augmentation de la durée des interactions minéraux-solution;
- la production d'acides (respiration CO₂ -acide carbonique, acides inorganiques et organiques)
- la production de ligands organiques qui attaquent les surfaces des minéraux ou forment des complexes avec les ions de la solution et changent l'état de saturation;
- la production de polymères complexes extracellulaires (sidérophores, polysaccharides, protéines) qui diminuent le potentiel d'eau, maintiennent les canaux de diffusion, agissent comme des ligands ou des chélateurs et servent de sites de nucléation pour la formation de minéraux secondaires et
- l'absorption des nutriments (K, Fe, P, Ca, Mg,...) qui décroît l'état de saturation des solutions du sol et augmente la vitesse d'altération.

Il a été explicitement montré expérimentalement que les plantes et les microorganismes accélèrent l'altération des minéraux (par exemple, Mortland *et al.*, 1956; Hinsinger *et al.*, 1992; Leyval, 1988; Leyval et Berthelin, 1991; Paris *et al.* 1995a, b, c; Wallander, 2000). Ces données sont cependant difficilement extrapolables au fonctionnement des écosystèmes. Par exemple, le même minéral (phlogopite) se transforme entièrement en quelques jours dans ces expérimentations plante/minéraux (où le rapport racines/minéraux est très élevé) alors qu'il s'est très peu transformé après 10 ans dans une forêt sur sol acide.

Les données *in situ* sont plus rares. Par la comparaison de parcelles expérimentales boisées ou maintenues en sol nu pendant plusieurs années, Bormann *et al.*, (1998) ont déterminé que la vitesse de libération des cations peut être jusqu'à 10 fois supérieure en présence de plantes et des microorganismes associés. Ces expériences ne permettent cependant pas de séparer le rôle des plantes et des micro-organismes *in situ* et l'influence des différents micro-organismes.

Actuellement, les outils n'existent pas pour déterminer le rôle de chaque microorganisme dans la fonction de nutrition des plantes. En d'autres termes, il n'est pas possible d'associer biodiversité et fonction de libération de nutriments.

Par compte, sur le terrain, il existe parfois des concentrations importantes d'hyphes mycéliens (tapis) (Cromack *et al.*, 1979; Griffiths *et al.*, 1994) qui peuvent permettre d'étudier *in situ* leur rôle dans la fonction d'altération des minéraux. C'est le cas dans les deux peuplements d'épicéas non fertilisés de Breuil des bloc 1 et 2.

Ces tapis d'hyphes mycéliens sont des concentrations importantes d'hyphes comme le montre les figures V.I autour de racines mycorhizées. Ces niches écologiques abritent fréquemment des insectes. La détermination des hyphes mycéliens a été réalisée par Marc Buée Chargé de recherche de l'UMR IAM-UHP-INRA Nancy par identification moléculaire, en séquençant l'IT7 (internal transcribed spacer) de l'ADNr nucléaire. L'identification a montré la présence de *Russula sp* et de *Xerocomus badius*. Il est fort possible que ce dernier connu pour ses développements importants de mycélium, soit à l'origine de ces tapis.

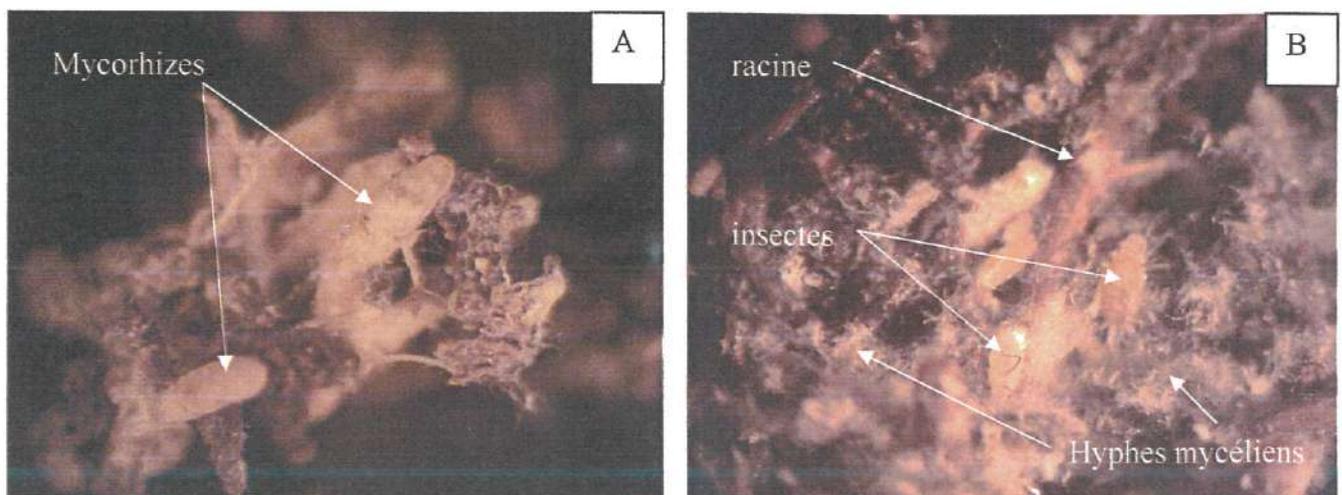


Figure V.I : Tapis d'hyphes mycéliens (photos M. Buée)

Les tapis se trouvent dans l'horizon de surface entre 2 et 5 cm de profondeur. Leur fréquence est d'à peu près de 3-5 par m². Leur extension est de l'ordre de 5*5 cm pour une épaisseur de 2 à 3 cm. La densité des tapis évolue en fonction du temps.

Les objectifs de ce travail sont :

- 1- de déterminer les caractéristiques générales du sol dans et hors les tapis;
- 2- de suivre la chimie de la solution dans et hors les tapis ;
- 3- de déterminer la potentialité d'altération de minéraux dans et hors les tapis.

2- Résultats et discussion

2.1 Caractéristiques du sol dans et hors les tapis

Quatre tapis et le sol hors tapis correspondant ont été échantillonnés en février 2002 dans la placette d'épicéas non fertilisé du bloc 2 de l'expérience de Breuil. Les échantillons ont été séchés à l'air et tamisés à 200µm afin d'éliminer les racines. L'ensemble des analyses est réalisé sur la fraction 0-200µm.

La quantité de carbone et d'azote a été mesurée, à l'aide d'un appareil de type ThermoQuest NCS 2500 (CHN). Les teneurs en carbone et en azote dans le tapis sont

légèrement supérieures dans les tapis (figure V.II). Le rapport C/N ne varie pas dans et hors tapis.

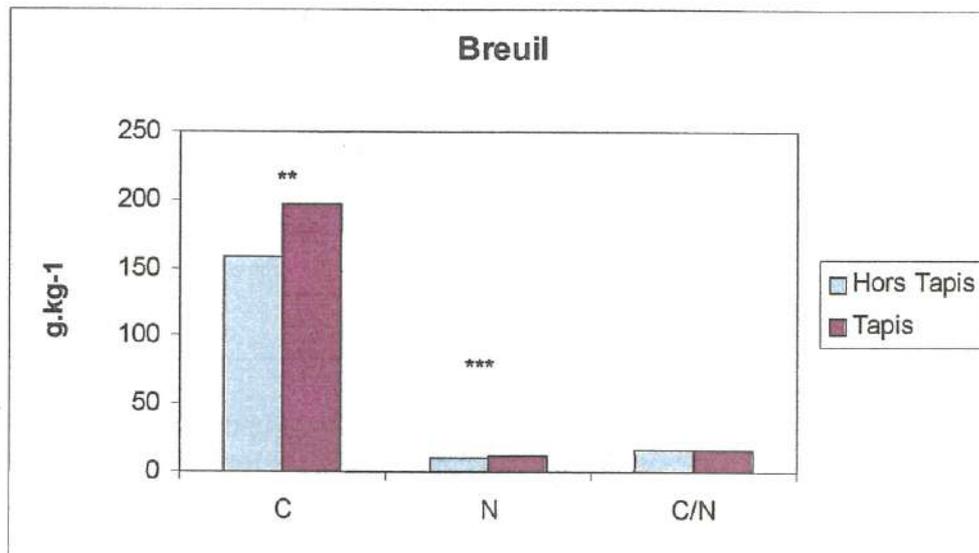


Figure V.II : C, N et C/N dans le tapis et hors tapis.

Le pHeau a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre « *Mettler DL 21* » équipé d'une électrode combinée. Le pHeau du sol dans les tapis (3.76) est légèrement supérieur au pH hors tapis (3.68) sans être significativement différent.

Les cations échangeables ont été extraits par KCl N (Ca, Mg, Na, Mn, Fe, H et Al) et par NH₄Cl N (K) (Espiau et Peyronnel, 1976 ; Rouiller *et al.*, 1980) par deux traitements successifs d'une heure. Les éléments ont été dosés sous leur forme totale par spectrophotométrie d'émission ICP (Torche à Plasma JY 180 Ultratrace). L'aluminium dosé (noté Ald) et le fer sont exprimés sous la forme cationique Al³⁺ et Fe³⁺. L'acidité d'échange (AE) est déterminée par neutralisation d'un extrait KCl N par NaOH (0,02N) en titrimétrie automatique « *Mettler DL 70 ES* » (Rouiller *et al.*, 1980). L'aluminium échangeable mesuré par titration est noté Alt. La capacité d'échange cationique, notée T, est obtenue en sommant tous les cations alcalins et alcalino-terreux et acides échangeables.

La capacité d'échange cationique bien que légèrement supérieure dans et hors tapis n'est pas significativement différente (figure V.III). Certains éléments échangeables ont des teneurs qui varient dans les tapis : K, Mg, Na et le proton sont plus élevés dans les tapis alors que l'aluminium titré est moins élevé.

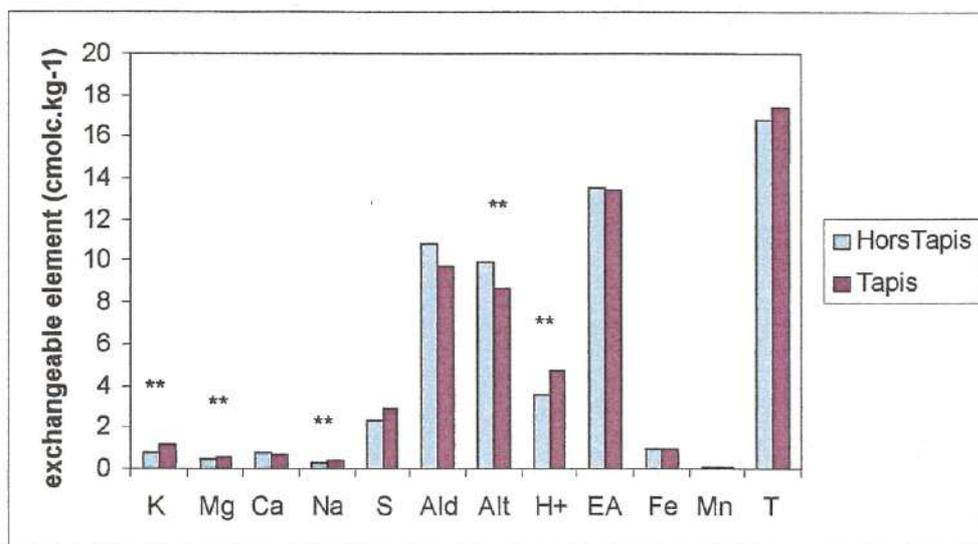


Figure V.III : Eléments échangeables(K, Mg, Ca, Na, Al, H, Fe, Mn), acidité d'échange (EA), somme des "bases" (S) et capacité d'échange cationique (T) dans les tapis et hors tapis. Ald: Al dosé; Alt: Al titré

Une extraction sélective du fer (Jeanroy, 1983) a été effectuée avec le citrate-bicarbonate-dithionite (Mehra et Jackson, 1960). Elle permet d'extraire les formes libres, complexées, amorphes et la majorité des formes cristallines sous forme d'oxyde.

Le fer et l'aluminium extrait par le citrate-bicarbonate-dithionite sont significativement moins élevés dans les tapis alors que le silicium est plus élevé (figure V.IV).

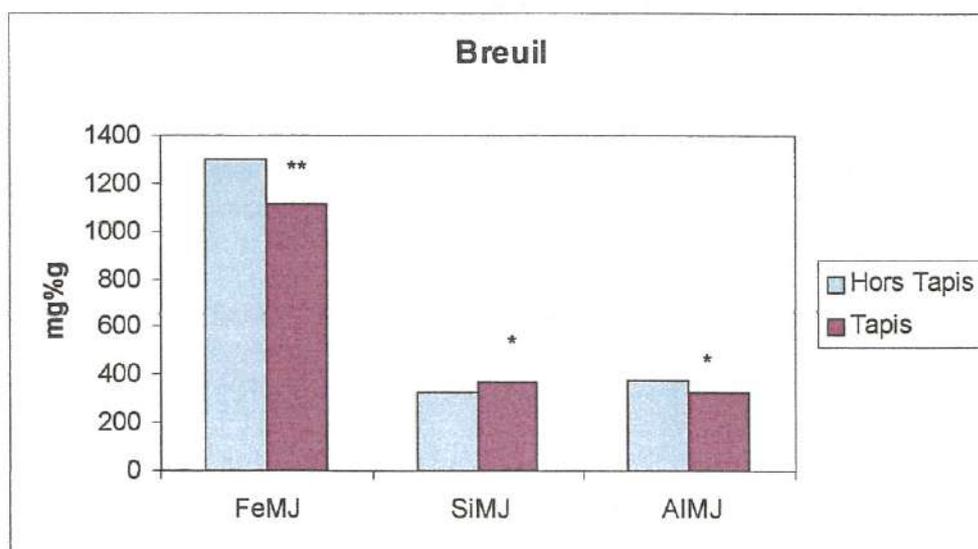


Figure V.IV : Eléments extraits (Fe, Si et Al) par le citrate-bicarbonate-dithionite dans et hors tapis.

Ce travail montre que des propriétés physico-chimiques et les résultats des extractions spécifiques du sol dans et hors tapis sont différentes. Cela traduit un fonctionnement différent. Ces tapis sont donc des sous- systèmes de l'horizon de surface dans les peuplements d'épicéas non fertilisés du site de Breuil.

Par ailleurs, les extractions sélectives pourraient traduire un milieu plus complexant avec une dissolution plus forte des minéraux comme l'ont déjà montré Griffiths *et al.* (1994) dans différents tapis.

2.2 Chimie des solutions dans et hors les tapis

Ce travail s'est déroulé en deux étapes :

- étude de faisabilité
- suivi des solutions durant 11 mois.

Etude de faisabilité

Au printemps 2002, une vingtaine de rhizons (micro-bougies poreuses) ont été installés dans et hors tapis dans la placette d'épicéas du bloc 2. Ce dispositif ne peut être installé que dans le bloc 2 car il occupe un espace important incompatible avec la place disponible dans le bloc 1. Le vide ne venant pas dans le bloc 2, ils étaient branchés sur des petits tubes où il y avait une dépression. Ce dispositif a permis de récolter très peu de solution. De plus, le système a été fortement perturbé par des animaux qui attaquaient les rhizons (85% de détruits en 4 mois) et les promeneurs.

Le dispositif expérimental a été entièrement revu. Un enclos a été mis en place dans cette placette en septembre 2002. La placette du bloc 2 a été connectée à une pompe à vide du bloc I (dépression : 0.5 bar. Le site étant équipé d'un groupe électrogène, un vide est effectué sur chaque ligne 7 fois par jour pendant 35 min à 500mbars. Chaque ligne est équipée de réserve de vide de 10 litres. Deux rhizons ont été installés dans ces conditions à partir d'octobre 2002 et ont permis de récolter régulièrement de la solution durant l'automne et l'hiver suivant.

Suivi durant 11 mois

Après avoir mis au point la méthode de prélèvement sur un couple de rhizons (dans sol S et dans tapis, T), 10 couples de rhizons ont été installés le 20 mai 2003 et cinq couples le 16 juin 2003.

Les solutions sont récoltées toutes les 4 semaines séparément pour tous les rhizons : soit 16 couples (car le couple installé le 8 octobre 2002 est maintenu).

Sur 11 prélèvements, 7 prélèvements ont été corrects avec 8 à 16 échantillons récoltés assez bien répartis entre les tapis et le sol (figure V.V). Compte tenu des conditions climatiques (canicule), aucun échantillon n'a été prélevé en juillet et septembre 2003. De plus, durant cette période, à peu près la moitié des rhizons ont été attaqués par des animaux et la dépression n'a pas pu être maintenue dans le dispositif (peu d'échantillons en octobre).

Si nous devons poursuivre ce travail, il faudra utiliser d'autres types de rhizons (céramique).

Le prélèvement du 04 mars 2004 est très faible (3 échantillons).

Les volumes récoltés sont compris entre 1 et 30 ml pour une moyenne de 11ml.

Si les volumes étaient suffisants, les analyses suivantes ont été effectuées :

- pH,
- analyse totale à la torche à plasma (ICP-AES, JY 180 trace) de Si, Al, Fe, Mg, K, Na et Ca;
- azote par colorimétrie sous la forme ammonium et nitrate (Traacs)
- carbone dosé à l'aide l'appareil SHIMADZU TOC 5050.

Les concentrations en carbone organique dissous sont très fortes et peuvent atteindre 2g.L^{-1} . Les solutions sont riches en potassium (jusqu'à 20 mg.L^{-1}). La concentration des autres éléments est inférieure à 7 mg.L^{-1} ($\text{Si} > \text{Ca} > \text{Al} > \text{N-NO}_3^- > \text{N-NH}_4^+ - \text{Mg-Mn-Fe}$).

Bien que les plages de concentrations des éléments dans et hors les tapis soient larges et se recoupent (figure V.V), nous avons tenté de voir s'il existe des différences de concentrations. La figure V.VI montre bien des différences, mais étant donné la forte variabilité de concentration et un nombre de couples (dans et hors tapis) limité de l'ordre de 6, aucune différence n'est significative.

Cependant certaines de ces données se rapprochent des résultats obtenues sur le sol.

Le fer et l'aluminium sont en général plus concentrés dans le sol (sauf en hiver) alors que c'est l'inverse pour le carbone et le potassium (sauf en octobre-décembre).

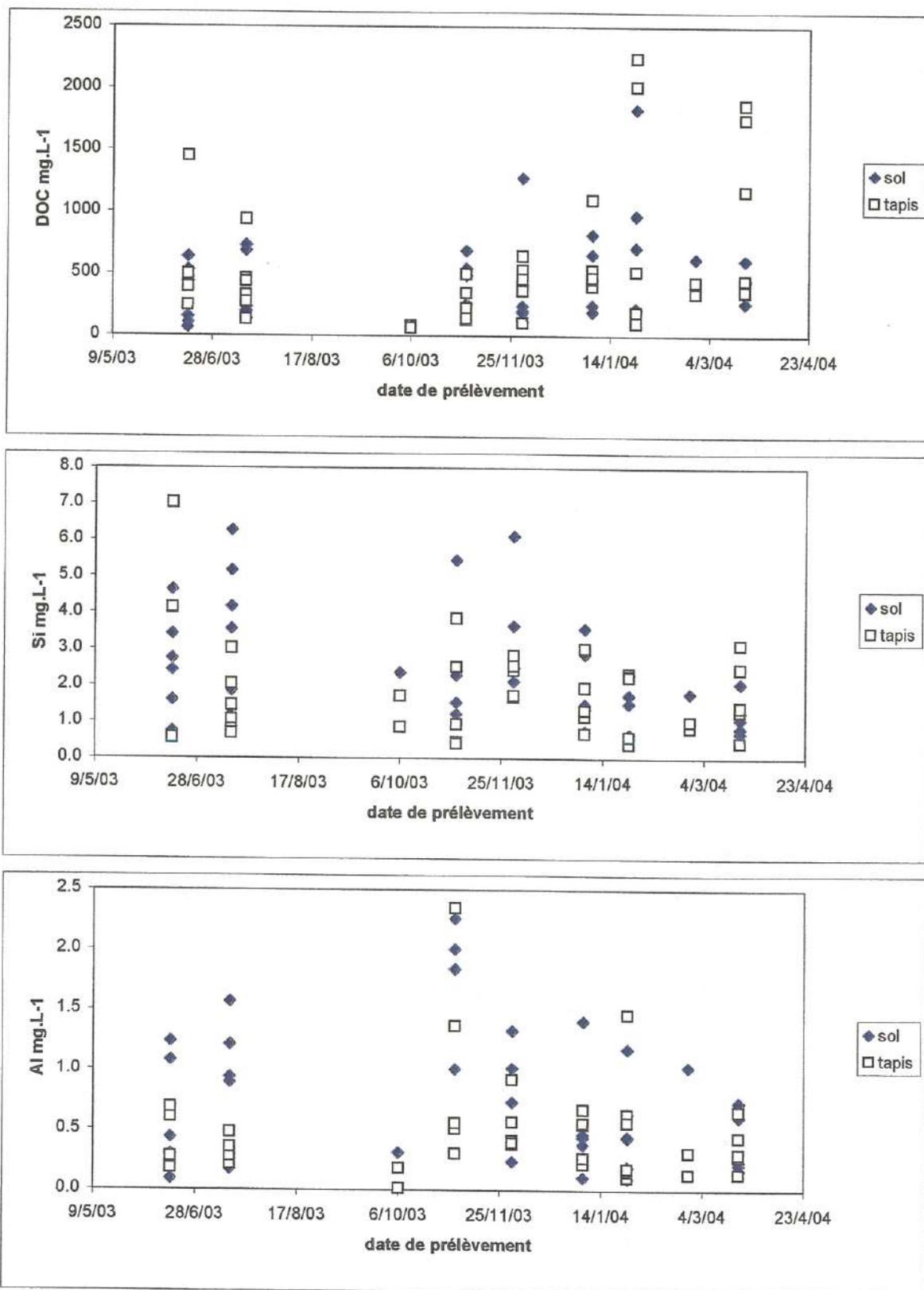


Figure V.V : Compositions chimiques (DOC, Si, Al) des solutions prélevées dans et hors les tapis aux différentes dates de prélèvement.

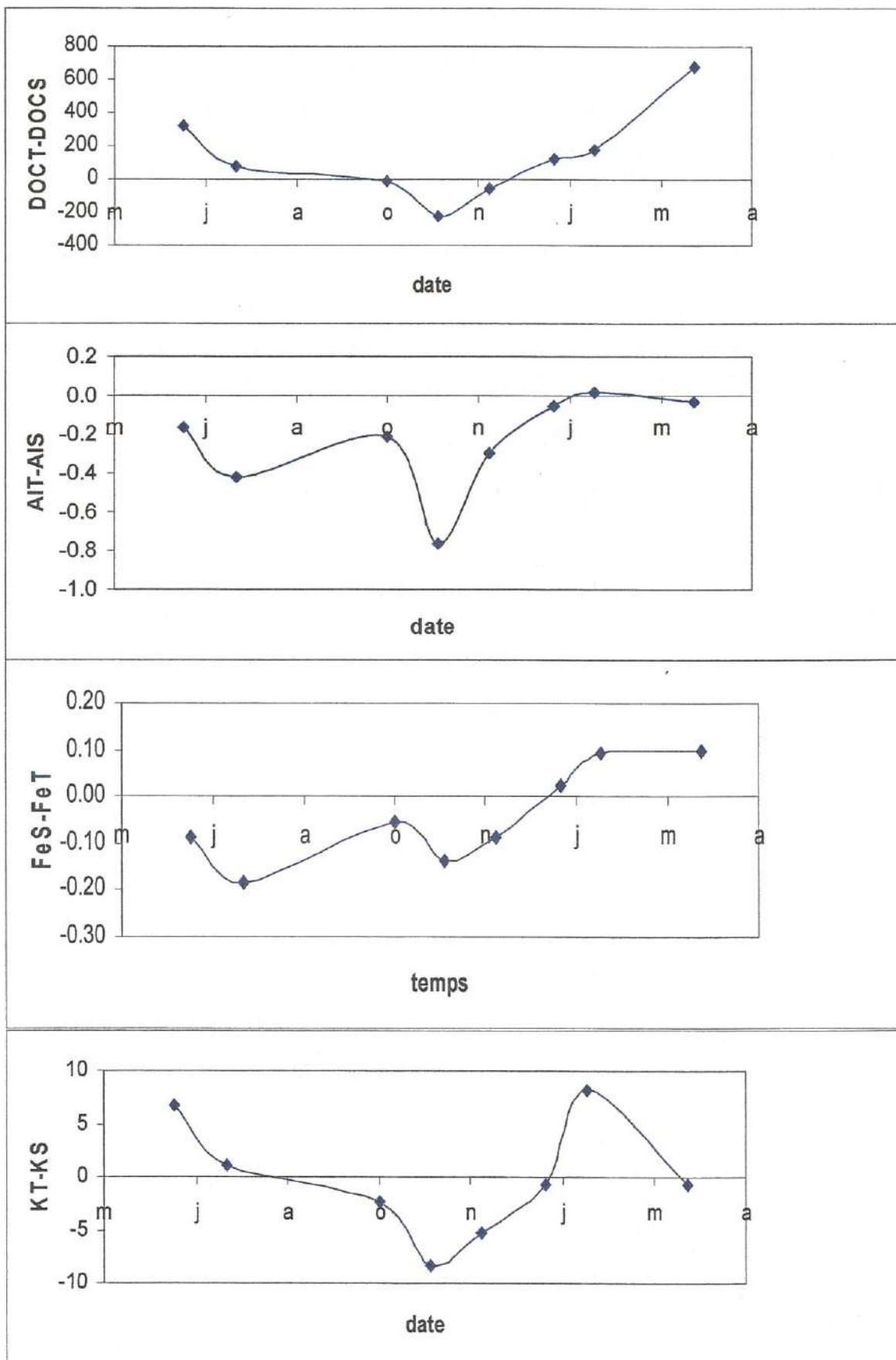


Figure V.VI : Différence de concentration de certains éléments dans les solutions de tapis par rapport aux solutions hors tapis.

2.3. Vitesse d'altération de minéraux-test

Afin de comparer la potentialité d'altération des minéraux du sol dans et hors tapis, des minéraux connus ont été introduits dans et hors des tapis. 5 répétitions ont été installées en février 2002 dans la placette d'épicéas du bloc 2. Quatre types de minéraux ont été placés dans et hors les 5 tapis :

- un cristal d'apatite de masse connue (fluoroapatite de Durango)
- un rhomboèdre de calcite de masse connue ;
- de la phlogopite (0.6g) de taille 1-2mm dans un sachet en toile nylon de maille de 50 μ m
- de la gibbsite (0.5g) de synthèse parfaitement connue au plan cristallographique (Humbert, communication personnelle) dans des sachets en toile nylon de maille de 0.2 μ m et 20 μ m.

La durée de cette expérience avait été fixée à 2 ans afin d'être exploitée durant la période du contrat. Les résultats obtenus dans d'autres sites montrant que les pertes de masse de ces minéraux au bout de trois ans étaient dans certains cas trop faible pour pouvoir interpréter un effet dû à l'activité biologique, nous avons préféré poursuivre cette expérience et nous n'avons pas donc pas de résultats à fournir pour l'instant.

4- Conclusion :

Les tapis d'hyphes mycéliens représentent des sous-systèmes potentiellement très agressifs vis-à-vis des minéraux du sol. Toutefois leur étude *in situ* n'a pas révélé de différences significatives avec le sol environnant. Les difficultés matérielles ont compliqué le suivi et le nombre de situations reste faible au plan statistique pour que les discriminations soient optimales.

Les sols de Breuil sont très altérés surtout en surface, et il est possible que l'expression de l'agressivité soit limitée sur le sol en place. Les minéraux tests devraient lever cette ambiguïté en 'rajeunissant' les minéraux du sol, avec une capacité d'évolution plus rapide. De plus, la concentration de matériel altérable peut augmenter le tropisme des racines et mycorhizes, augmentant la différence avec la situation naturelle.

Littérature citée

- Barker W. W., Welch S.A., Banfield J.F., 1997, Biogeochemical weathering of silicate minerals, in Review in Mineralogy Volume 35 Geomicrobiology: interactions between microbes and minerals. Eds J.F. Banfield & K.H. Nealson, 12, 391-428.
- Bormann B.T., Wang D., Bormann F.H., Gaboury B., April R., Snyder M.C. (1998) Rapid, plant-induced weathering in an aggrading experimental ecosystem. *Biogeochemistry*.43, 129-155.
- Cromack K., Sollins P., Graustein W.C., Speidel K., Todd A.W., Spycher G., Li C.Y., Todd R.L., 1979, Calcium oxalate accumulation and soil weathering in mats of the hypogeous fungus *Hysterangium crassum*. *Soil Biology & Biochemistry*, 11, 463-468.
- Espiau P., et Peyronel A., 1976 – L'acidité d'échange dans les sols. Méthode de détermination de l'aluminium échangeable et des protons échangeables. *Bull. AFES- Science du sol*, 3, 161-175.
- Griffiths R. P., Baham J.E., Caldwell, 1994, Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil, *Soil Biol. Biochem.*, 3, 331-337.
- Hinsinger, P., Jaillard, B. and Dufey, E., 1992. , Rapid weathering of a trioctahedral mica by the roots of ryegrass. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56, pp. 977-982.

2-Matériel et méthodes

Une première approche par groupe fonctionnel a été réalisée à partir de l'inventaire des carpophores épigés de Basidiomycètes présents dans les différentes niches écologiques. L'inventaire général des Basidiomycètes a été effectué à l'automne 2001, à l'automne 2002 et à l'automne 2003. Le classement par niche écologique a été effectué d'après l'occupation observée *in situ* et d'après la littérature.

L'inventaire a été effectué dans les traitements suivants à la fois dans le bloc 1 et le bloc 2 :

Taillis-sous-futaie vieilli

Plantation de Hêtre

Plantation de Chêne

Plantation de Douglas

Plantation de Douglas fertilisée

Plantation d'Epicéa

Plantation d'Epicéa fertilisée

Plantation de Pin laricio

Plantation de Pin laricio fertilisée

Plantation de Sapin de Nordmann

Plantation de Sapin de Nordmann fertilisée

La détermination des espèces a été effectuée d'après l'aspect phénotypique et par séquençage de l'ITS, puis analyse de similarité dans la base de données Genbank.

Une deuxième approche a été effectuée dans le peuplement feuillu originel et la plantation d'Epicéa par discrimination isotopique. La diversité fonctionnelle des groupes de champignons saprophytes ou mycorrhiziens peut en effet être appréciée par la signature isotopique de leurs tissus. La composition des tissus fongiques en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ traduit la nature des processus métaboliques qui permettent l'utilisation des diverses sources de carbone et d'azote : sucres et acides aminés simples provenant d'une dégradation rapide de la matière organique ou provenant directement de la plante hôte dans le cas des associés fongiques mycorrhiziens, lignine et cellulose récente, lignine et cellulose d'arbres encore vivants, composés ligneux et cellulosiques plus ou moins transformés au cours des processus d'humification.

Les différentes sources de carbone ont également des signatures isotopiques différentes. Nous avons donc comparé les signatures isotopiques de la matière organique vivante et de la matière organique morte : litière de l'année, litière en cours de décomposition dans les couches F, L et H, matière organique de l'horizon A1, brindilles et branches mortes, souches. Toutes les espèces fongiques ont ainsi été analysées dans chacun des groupes fonctionnels définis par les niches écologiques. La teneur en C et N ainsi que la composition isotopique ont été déterminés à l'aide d'un analyseur à flux continu (Carlo Erba NA1500) couplé à un spectromètre de masse (Finnigan delta S). Les valeurs ($\delta^{13}\text{C}\%$ et $\delta^{15}\text{N}\%$) sont exprimées pour le carbone relativement au carbone 13 de Pee-Dee Belemnite, en utilisant le standard PEF (IAEA-CH-7), et, pour l'azote, relativement au ^{15}N de l'azote atmosphérique N_2 en utilisant comme standard $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ (IAEA-N-1). $\delta X = (R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1 \times 1000$ où R est le rapport molaire $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

Une troisième approche a été réalisée par dissection des mycorrhizes des genres *Lactarius* et *Cortinarius* et de l'espèce *Tricholoma sciodes* associées au Hêtre.

L'analyse de variance a été réalisée à l'aide du programme Sigmastat 2.0. Nous avons

également utilisé le test t de Student et une analyse ANOVA.

3- Résultats et discussion

31- Inventaire général des carpophores (tableau général des relevés mycologiques donné en annexe)

Sur les trois années, nous avons inventorié 191 espèces de Basidiomycètes épigés différents se répartissant de la manière suivante :

EMF, champignons ectomycorhiziens : 100 (52,3%)

SF, champignons saprophytes : 92 (47,7%)

ASF, champignons saprophytes terricoles : 2 (1%)

FHSF, champignons saprophytes folicoles : 18 (9,4 %)

TSF, champignons saprophytes lignicoles des brindilles : 19 (9,9%)

DWSF, champignons saprophytes lignicoles des grosses branches, troncs et souches : 37 (19,4%)

DLWSF, champignons saprophytes lignicoles et parasites : 5 (2,6%)

NSF : champignons saprophytes vivant sur aiguilles : 2 (1%)

SSF : champignons saprophytes vivant sur cônes de résineux : 3 (1,6%)

MSF : champignons saprophytes associés aux mousses : 3 (1,6%)

GSF : champignons saprophytes associés aux graminées : 3 (1,6%)

FSF : champignons saprophytes vivant sur des carpophores en décomposition : 1 (0,5%)

Parmi les champignons saprophytes, les lignicoles des grosses branches, troncs ou souches sont les plus nombreux. Viennent ensuite les saprophytes des brindilles, puis les saprophytes folicoles (Figure VI. I).

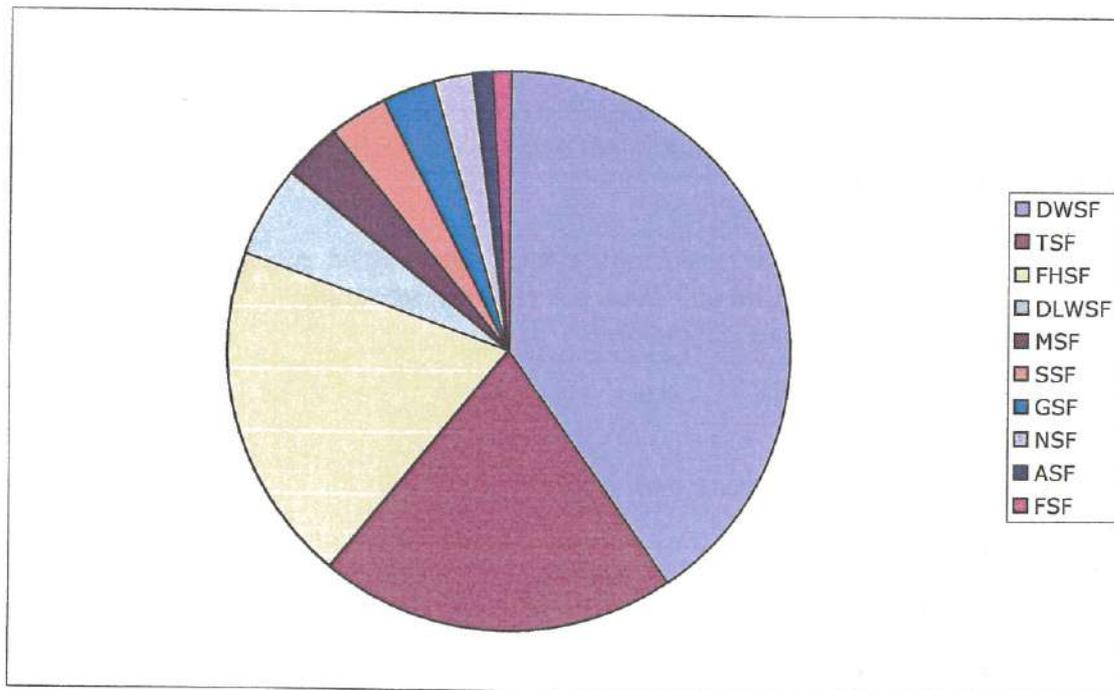


Figure VI.I : Répartition des champignons saprophytes en fonction des niches écologiques sur l'ensemble du dispositif

32- Influence des traitements

104 espèces ont été inventoriées dans le taillis-sous-futaie originel, 76 sous Epicéa, 69 sous le Sapin de Nordmann, 48 sous le Douglas, 26 sous la plantation de Chêne, 26 sous la plantation de Hêtre et 25 sous le pin laricio de Corse (Figure VI.II).

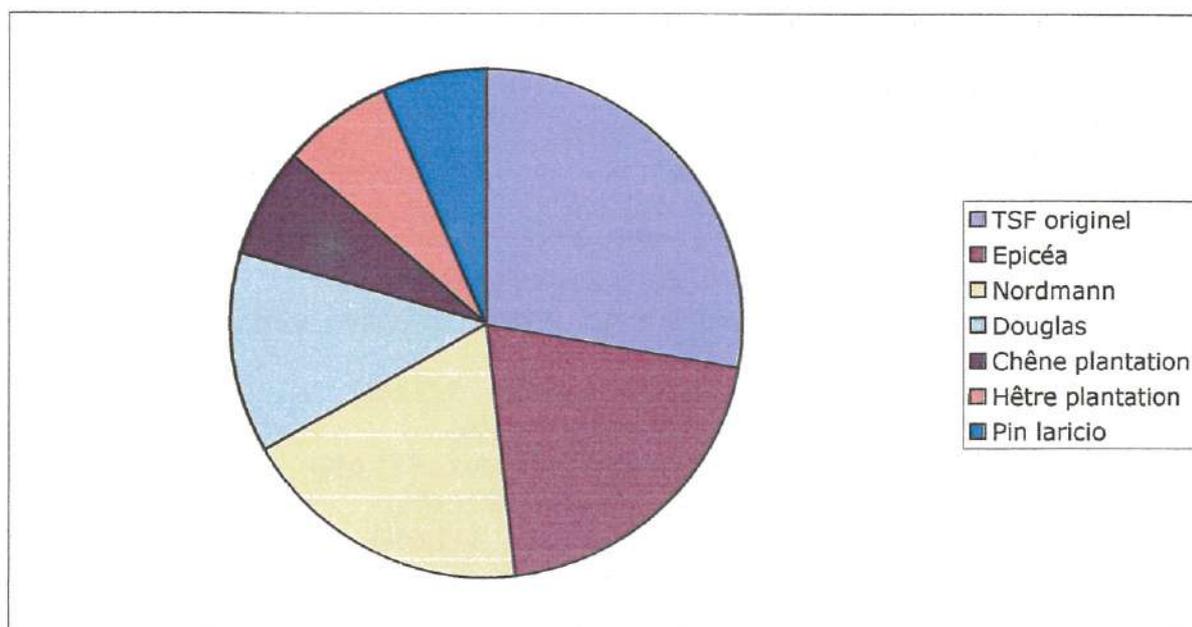


Figure VI.II : Répartition des espèces fongiques en fonction des traitements

Nous n'avons pas pu mettre en évidence de différences entre traitements fertilisés et non fertilisés sous résineux.

Trois espèces, deux espèces ectomycorhiziennes, *Laccaria laccata* et *Xerocomus badius* et une espèce folicole, *Mycena galericulata* sont totalement ubiquistes et sont présentes dans tous les traitements.

32 espèces ectomycorhiziennes sont assez ubiquistes, puisqu'elles peuvent se retrouver associées aux feuillus originels et à l'un ou l'autre des résineux introduits.

Amanita citrina, muscaria, porphyria, rubescens

Boletus aestivalis, edulis

Cantharellus cibarius, tubiformis

Chalciporus piperatus

Cortinarius anomalus, malicorius, obtusus, paleaceus

Hydnum rufescens

Laccaria laccata, amethystina, bicolor

Lactarius camphoratus, necator, theiogalus

Paxillus involutus

Russula atropurpurea, betularum, fellea, fragilis, nigricans, ochroleuca, puellaris

Scleroderma citrinum

Tricholoma coumbetta

Xerocomus badius

Xerocomus chrysenteron

On remarquera que des espèces particulièrement importantes sur le plan gastronomique comme *Boletus aestivalis*, *Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius* et *Cantharellus tubiformis* se

rencontrent à la fois sous feuillus et résineux. Elles ne disparaissent donc pas lorsque la forêt originelle est enrésinée.

Toujours chez les espèces ectomycorhiziennes, 19 se rencontrent uniquement sous feuillus, dont *Lactarius quietus* spécifique du chêne et *Lactarius chrysorrheus* spécifique du hêtre. 34 espèces ectomycorhiziennes ne se rencontrent que sous résineux dont *Lactarius deterrimus* spécifique de l'Épicéa.

Chez les 18 espèces folicoles rencontrées dans le dispositif, on observe le même comportement que chez les espèces ectomycorhiziennes. Huit sont ubiquistes et se rencontrent à la fois sous feuillus et résineux. Cinq sont spécifiques des résineux et cinq spécifiques des feuillus :

Folicoles spécifiques des feuillus

Agaricus silvicola
Marasmius wynneae
Mycena abramsii
Mycena vitilis
Pholiota lenta

Folicoles spécifiques des résineux

Clitocybe cerussata
Clitocybe vibecina
Lepista inversa
Mycena rosella
Ramaria abietina

33- Appréciation de la diversité fonctionnelle fongique par approche isotopique

331-Evolution des rapports C/N et des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du matériel vivant ou non altéré avant son arrivée au sol.

espèce	organe	C (%)	N (%)	C/N	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
Hêtre (TsF)	feuilles	47,3	2,55	18,5	-28,5	-4,2
	Branches fines	49,0	1,13	43,4	-26,9	-4,2
	bois	50,8	0,12	423	-28,1	-3,5
Chêne (TsF)	feuilles	48,9	2,71	18,0	-28,6	-4,1
	branches fines	48,7	1,11	43,9	-28,8	-4,8
	bois	46,3	0,14	330	-26,4	-3,7

Tableau VI-1 : N total, C total, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du matériel vivant ou du bois non altéré sur pied en taillis sous-futaie

	C (%)	N (%)	C/N	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
aiguilles	49,03	1,61	30,56	-27,14	-2,44
branches fines	47,83	0,80	61,6	-25,3	-3,36
bois	47,89	0,07	722	-24,86	-3,91

Tableau VI.2 : N total, C total, $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ du matériel vivant ou du bois non altéré sur pied dans la plantation d'épicéa

332- Rapport C/N

Taillis-sous-futaie originel

Avant leur arrivée au sol, les feuilles de Chêne et de Hêtre ont un rapport C/N compris entre 18 et 20. Celui des branches fines est voisin de 40 et celui du bois compris entre 245 et 300. Les couches L et F ont un rapport C/N de l'ordre de 30 et la couche H un rapport de 27. Le rapport C/N baisse ensuite dans l'horizon A1 où il est de l'ordre de 16 (Figure VI-III C). Il se stabilise ensuite autour de cette valeur jusqu'à 50 cm de profondeur. Si on considère que les feuilles constituent l'essentiel de la litière, il apparaît que l'azote disparaît plus rapidement dans les horizons organiques que le carbone. C'est ensuite l'inverse dans les horizons organo-minéraux.

Epicéa

Les aiguilles d'Epicéa ont un rapport C/N plus élevé que les feuilles de Hêtre ou de Chêne. Il en est de même pour les branches et le bois. En dehors de la litière, l'évolution du rapport C/N est identique sous Epicéa et sous taillis-sous-futaie (Figure VI-III C).

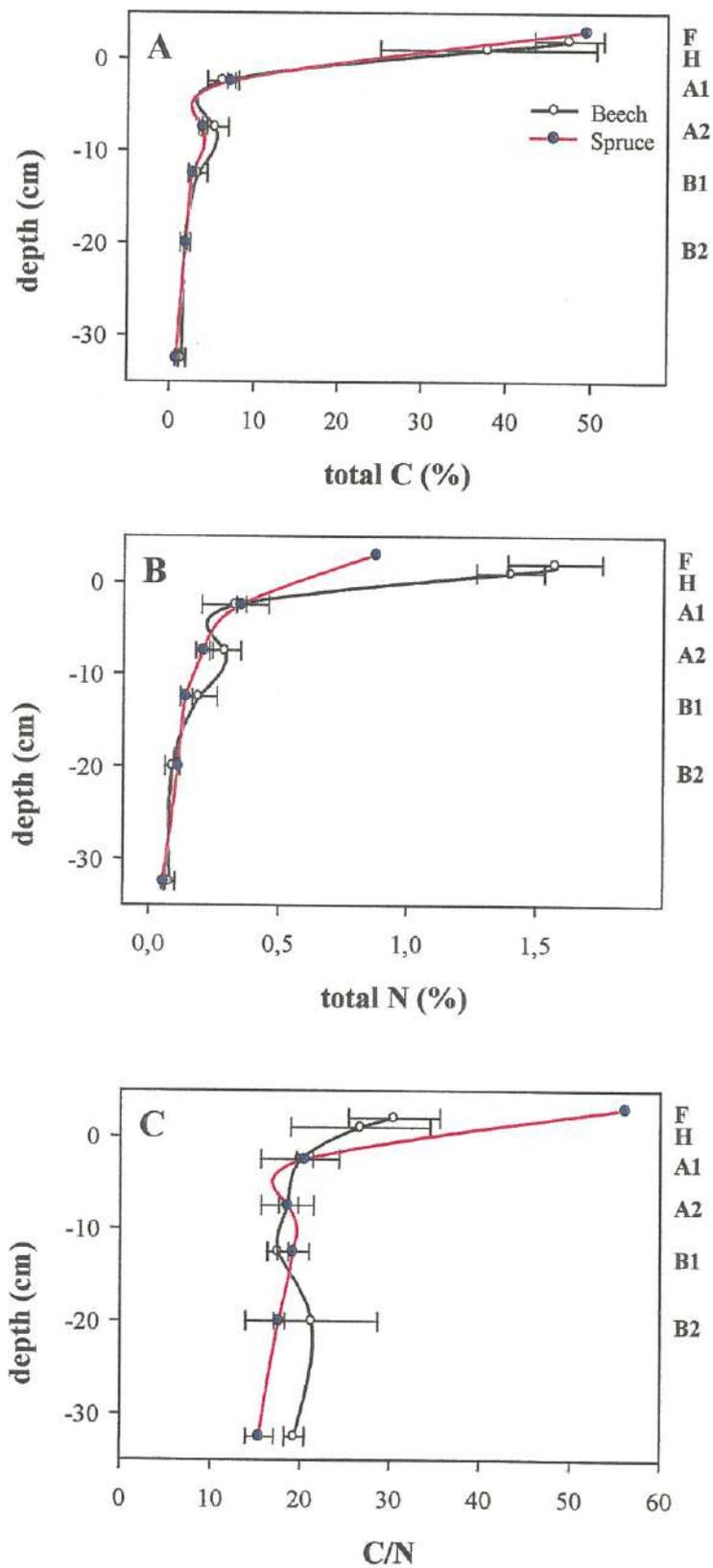


Figure VI-III. Evolution de la teneur en carbone total (A), azote total (B) et du rapport C/N (C) en fonction de la profondeur du sol.

333- $\delta^{13}\text{C}$

Le bois, les branches, et les feuilles vivantes du Hêtre et du Chêne ont à l'automne un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de 29 ‰. Il n'y a aucune différence entre les deux espèces. Ce rapport reste voisin dans la litière et n'est guère modifié le long du profil de sol (Figure VI-III B). Autrement dit, les différents processus de cellulolyse, de ligninolyse ou d'humification ne modifient pas fondamentalement la discrimination du carbone de la matière organique résiduelle.

Le bois, les branches, et les aiguilles vivantes de l'Épicéa ont à l'automne un $\delta^{13}\text{C}$ moyen légèrement plus faible que celui du Chêne ou du Hêtre. Cette différence se maintient dans le sol jusqu'à 20 cm de profondeur (Figure VI-IV A).

334- $\delta^{15}\text{N}$

Le bois, les branches, et les feuilles vivantes du Chêne et du Hêtre ont à l'automne un $\delta^{15}\text{N}$ moyen de -4 ‰. Il n'y a aucune différence entre les deux espèces. Ce rapport reste relativement constant dans la litière (couches L, F et H). Il augmente ensuite tout au long du profil de sol (Figure VI-IV B). Il devient positif dans l'horizon A1 et atteint +4 ‰ en moyenne vers 40 cm. La minéralisation rapide de la matière organique (ammonification essentiellement) ne modifie donc pas la composition isotopique en azote de la matière organique résidente de la litière. Par contre, les deux isotopes sont fortement discriminés dans les horizons organo-minéraux lors des processus d'évolution de la matière organique humifiée.

La matière organique de l'Épicéa qui arrive au sol possède un $\delta^{15}\text{N}$ moyen de -2 ‰, c'est-à-dire un peu inférieur à celui du Hêtre ou du Chêne. Mais l'évolution du $\delta^{15}\text{N}$ dans le sol en fonction de la profondeur est identique dans les deux traitements (Figure VI-IV B)

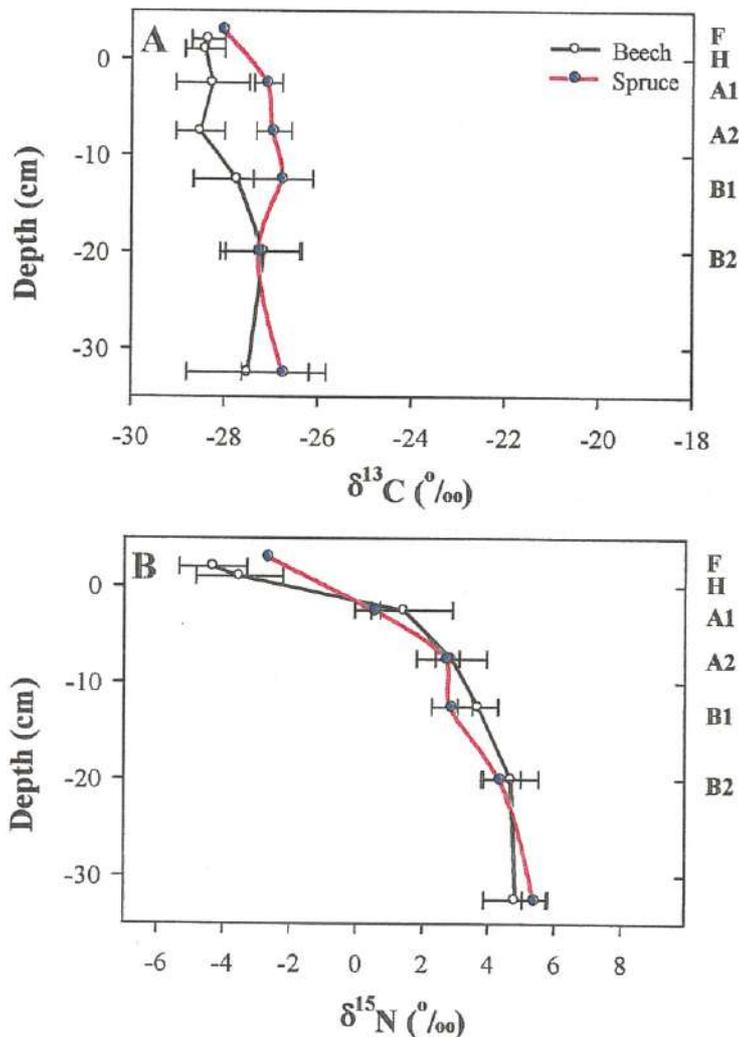


Figure VI-IV. Evolution des $\delta^{15}\text{N}$ (A) et $\delta^{13}\text{C}$ (B) en fonction de la profondeur du sol.

335- Azote et carbone totaux des carpophores

Les carpophores ont en moyenne une concentration en N total de 6% avec cependant des variations fortes suivant les espèces, pouvant aller de 1,5 % à 10 % (Figure VI-V A). Comme cela est parfaitement connu, les champignons ont donc la capacité de s'enrichir en azote à partir de substrats très pauvres. Le caractère saprophyte ou mycorhizien n'influe pas sur la concentration en azote total des carpophores, alors que l'on aurait pu s'attendre au contraire (Figure 5 A). Les lignicoles strictes s'alimentent en effet à partir du bois qui ne contient que 0, 20 % d'azote total, alors que les folicoles et certains champignons ectomycorhiziens s'alimentent à partir de la litière qui contient en moyenne 1,5 % d'azote total.

Le traitement, feuillu ou épicéa, n'a pas non plus d'influence.

La rapport azote total/carbone total ne permet pas de discriminer les champignons saprophytes des mycorhiziens (Figure VI-V A).

336- $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des carpophores

Globalement, les champignons saprophytes se distinguent par un plus faible $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ que les champignons ectomycorhiziens (Figure VI-V B).

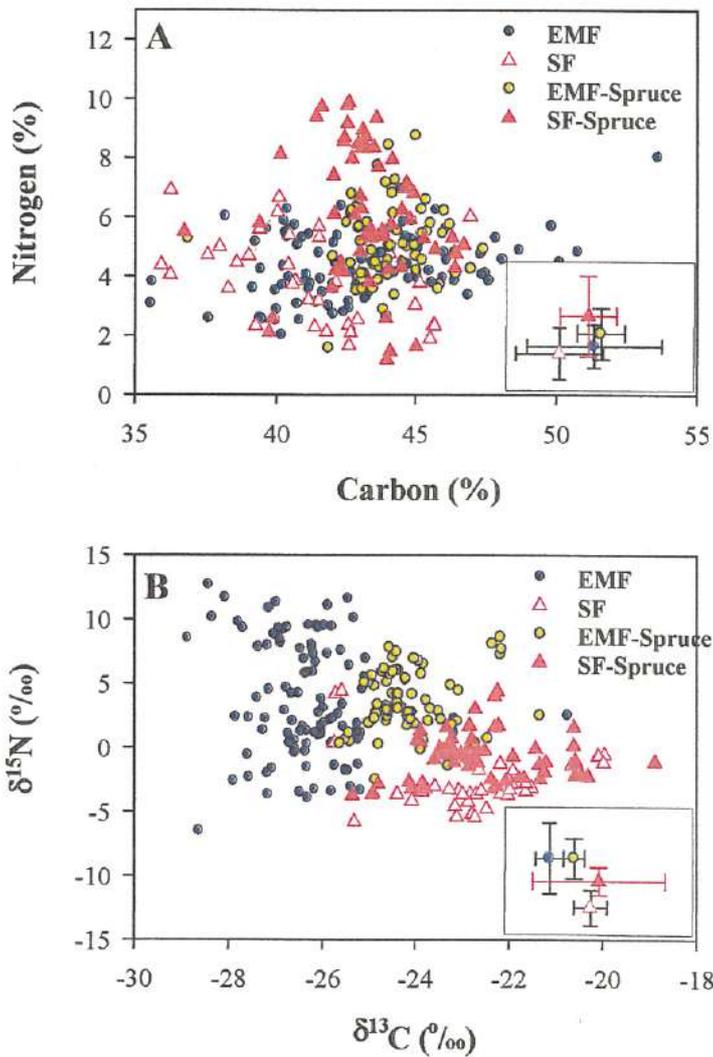


Figure VI-V : Discrimination des champignons saprophytes et mycorrhiziens en fonction de la teneur en azote total et en carbone total des carpophores (A) et en fonction des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (B), sous feuillus et Epicéa.

Les champignons saprophytes ont un $\delta^{15}\text{N}$ moyen de -3 ‰ et un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de -23 ‰. Leur mode d'acquisition de l'azote (protéolyse essentiellement) puis la synthèse des protéines ne modifient donc pas la composition isotopique en azote de leurs tissus constitutifs. Par contre les processus de cellulolyse et de ligninolyse semblent fortement favoriser l'utilisation du ^{13}C . Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen des différents substrats est de -29 à -26 ‰. Il passe en moyenne à -23 ‰ dans les carpophores, ce qui est une différence appréciable.

A l'intérieur des saprophytes, les terricoles (genre *Leotia*) qui utilisent de la matière organique humifiée se distinguent par un $\delta^{13}\text{C}$ de -26 ‰. De même, l'acicole (NSF) *Microncephale perforans*, se caractérise par un $\delta^{13}\text{C}$ assez négatif. Les autres saprophytes forment un ensemble assez homogène à l'intérieur duquel il n'est guère possible de distinguer des sous-groupes en fonction des niches écologiques (Figure VI-VI).

Le traitement n'a pas réellement d'influence encore que les saprophytes se développant sous épicea semblent avoir un $\delta^{15}\text{N}$ légèrement inférieur à celui de ceux qui se développent sous feuillus (Figure VI-V B).

Les champignons ectomycorhiziens présentent une plus large gamme de variation que les saprophytes aussi bien pour le $\delta^{13}\text{C}$ que le $\delta^{15}\text{N}$ (Figure VI-V B).

A l'intérieur des champignons ectomycorhiziens, il est possible de distinguer plusieurs pôles) :

Sous feuillus, on peut distinguer :

- Un pôle de tendance saprophytique uniquement pour l'azote (genre *Laccaria* et à un degré moindre *Russula*).
- Un pôle plutôt saprophytique pour le carbone et semi symbiotique pour l'azote (genre *Lactarius*)
- Un pôle strictement symbiotique pour l'azote et le carbone (genre *Cortinarius* et *Tricholoma*).

Les Bolétacées (genres *Xerocomus* et *Boletus*) forment un ensemble assez homogène, symbiotique pour le carbone et semisymbiotique pour l'azote.

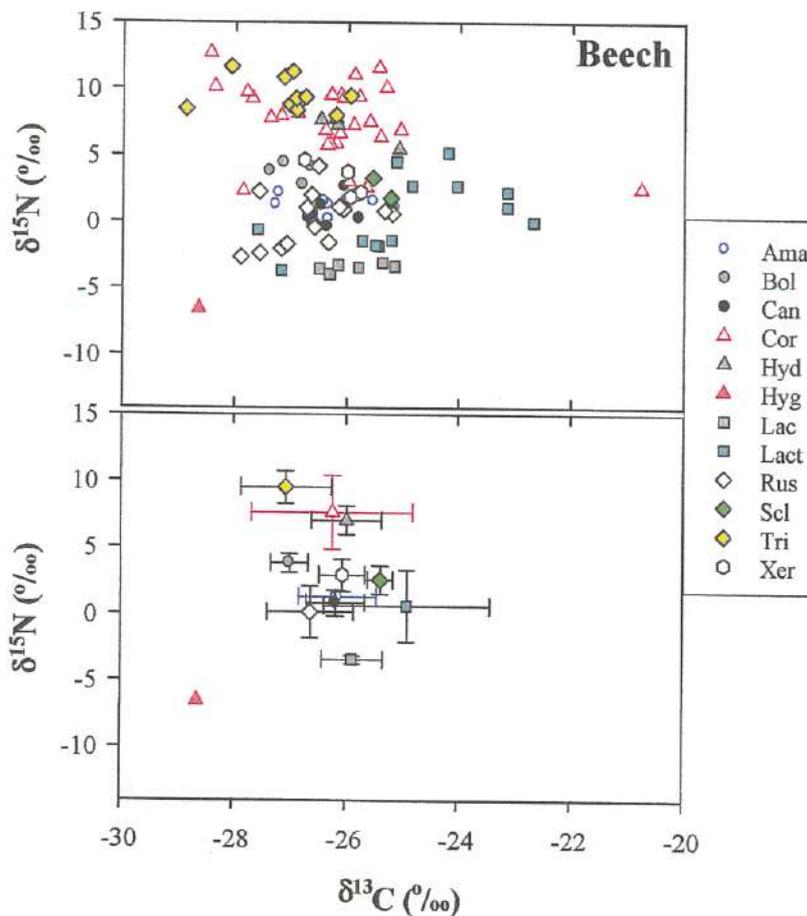


Figure VI-VI : Discrimination des différents champignons ectomycorhiziens (ensemble des carpophores sous Hêtre) en fonction des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Ama = *Amanita*, Bol = *Boletus*, Cant = *Cantharellus*, Cor = *Cortinarius*, Hyd = *Hydnum*, Hyg = *Hygrophorus*, Lac = *Laccaria*, Lact = *Lactarius*, Phal = *Phallus*, Rus = *Russula*, Scl = *Scleroderma*, Tri = *Tricholoma*, Xer = *Xerocomus*).

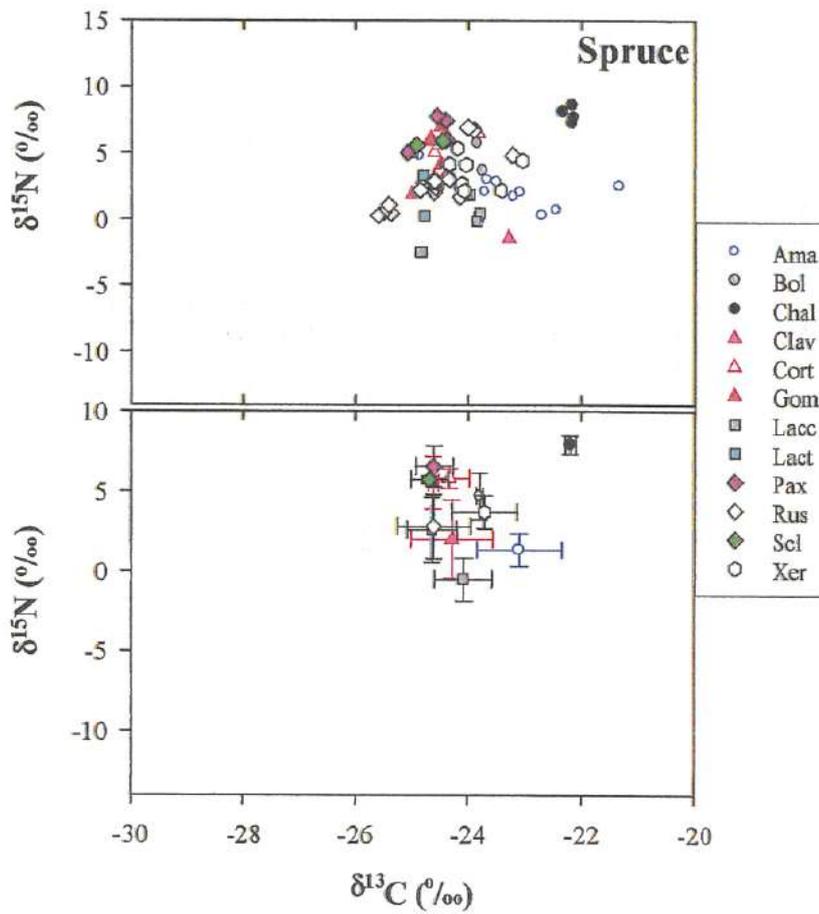


Figure VI.VII Discrimination des différents champignons ectomycorhiziens (ensemble des carpophores sous Epicéa) en fonction des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Ama = *Amanita*, Bol = *Boletus*, Cant = *Cantharellus*, Cor = *Cortinarius*, Hydn = *Hydnum*, Hyg = *Hygrophorus*, Lac = *Laccaria*, Lact = *Lactarius*, Phal = *Phallus*, Rus = *Russula*, Scl = *Scleroderma*, Tri = *Tricholoma*, Xer = *Xerocomus*).

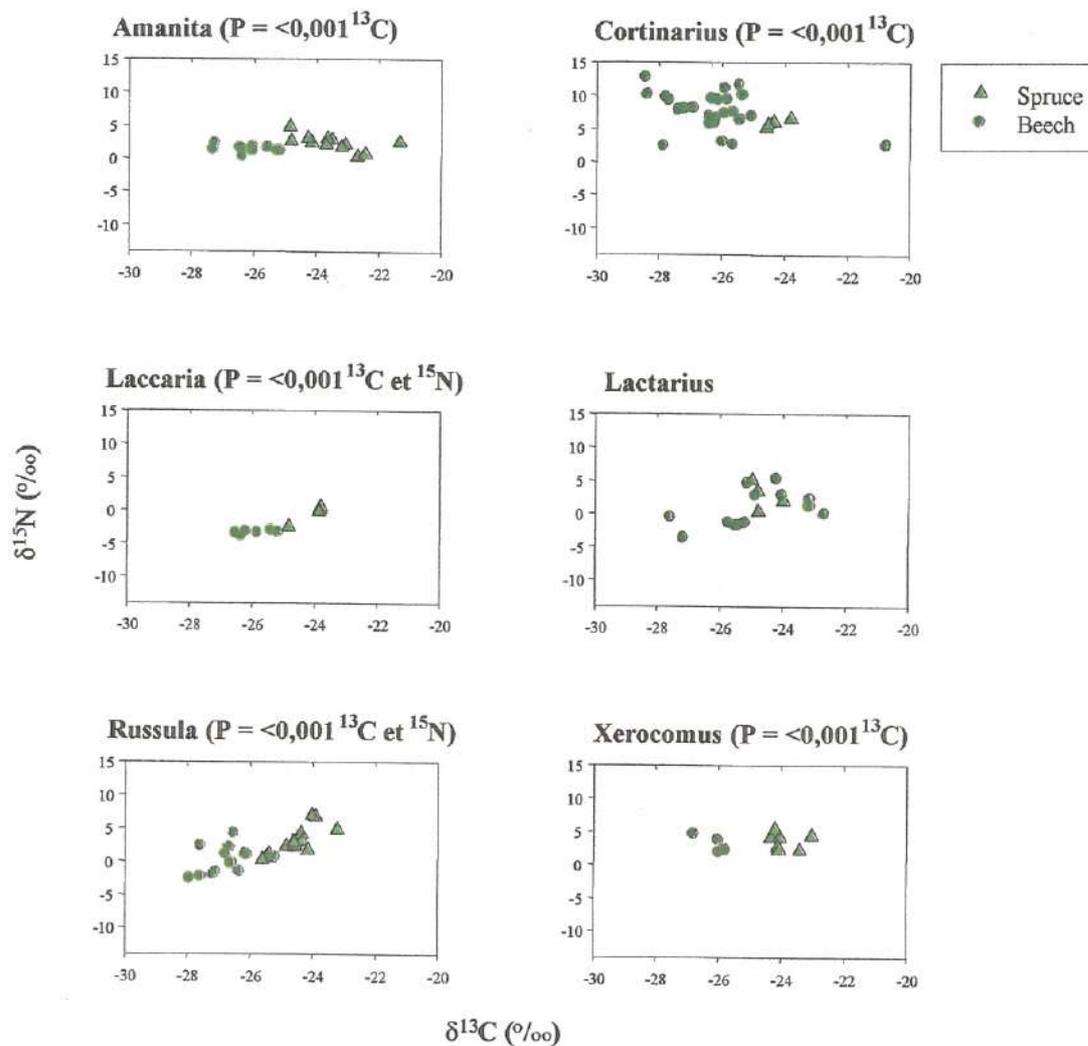


Figure VI-VIII Discrimination des espèces fongiques ectomycorhiziennes communes aux feuillus et à l'Épicéa en fonction des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$

L'hôte n'a pas d'influence sur la discrimination de l'azote, mais influe très nettement sur la discrimination du carbone (Figure VI-V B). Les espèces associées à l'Épicéa ont un $\delta^{13}\text{C}$ moins négatif que celles associées au hêtre ou au chêne.

L'influence de l'hôte dépend aussi de l'espèce fongique (Figure 8). Les espèces fongiques communes à l'Épicéa et aux feuillus des genres *Amanita*, *Laccaria*, *Cortinarius*, *Russula* et *Xerocomus* ont un $\delta^{13}\text{C}$ différent sous résineux et feuillus. Par contre, la différence n'est pas significative pour le genre *Lactarius*.

337- Discrimination du ^{13}C et du ^{15}N au niveau des mycorhizes et au cours de la fructification chez les champignons ectomycorhiziens

L'analyse de la discrimination de l'azote et du carbone des fines racines de Hêtre aux mycorhizes permet d'apporter des précisions complémentaires.

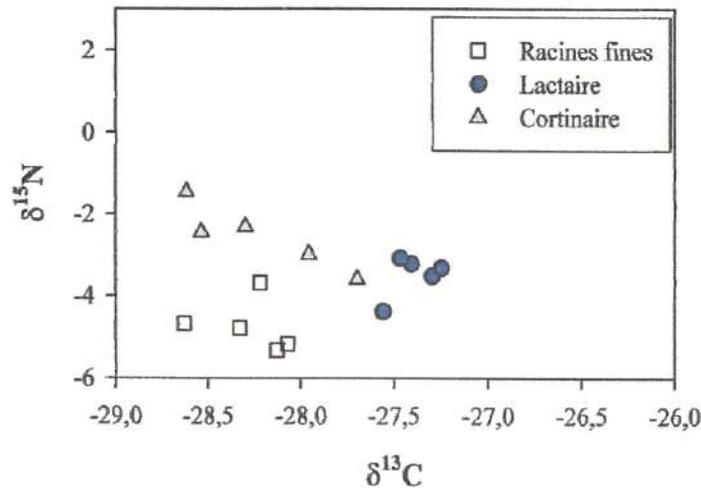


Figure VI-IX : Discrimination du ^{13}C et du ^{15}N dans les fines racines de Hêtre et dans les mycorhizes des genres *Lactarius* et *Cortinarius*

Contrairement à celles des Cortinaires ou de *Tricholoma sciodes*, les mycorhizes de Lactaires présentent, par rapport aux fines racines de Hêtre, un enrichissement en ^{13}C ce qui laisse supposer que les Lactaires ont un comportement partiellement saprophyte (Figure VI-IX et X).

Les mycorhizes de Lactaires, de Cortinaires ou de *Tricholoma sciodes* présentent toutes un enrichissement identique en ^{15}N par rapport aux fines racines de Hêtre, ce qui semble être un caractère commun à divers champignons ectomycorhiziens. Chez *Tricholoma sciodes*, où nous avons pu prélever du mycélium extra matriciel, cet enrichissement est encore observé lorsque l'on passe des mycorhizes au mycélium extramatriciel, puis de ce mycélium extramatriciel au carpophore. Le $\delta^{15}\text{N}$ atteint ainsi +7‰ dans le pied et +12‰ dans les lamelles.

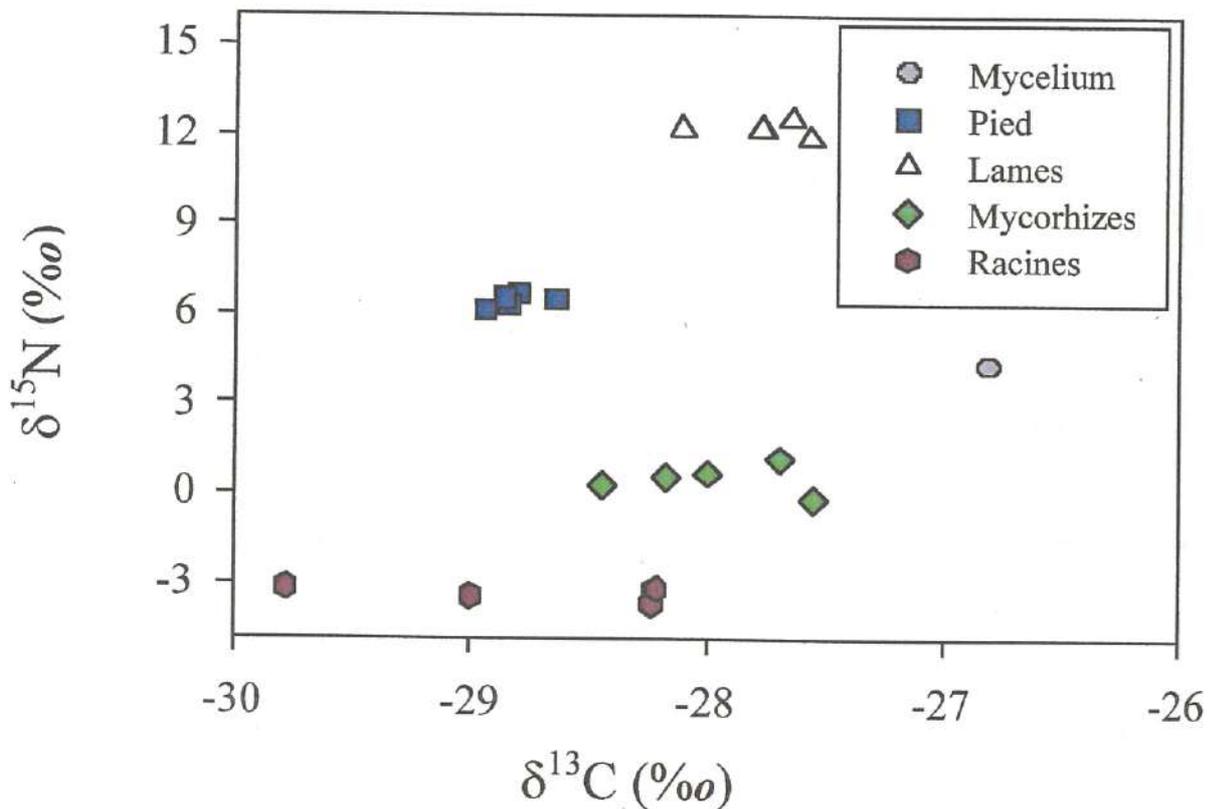


Figure VI-X : Discrimination du ^{13}C et du ^{15}N dans les fines racines de Hêtre, dans les mycorhizes et les carpophores de *Tricholoma sciodes*.

La forte discrimination du ^{15}N observée dans les carpophores de certains champignons ectomycorhiziens, comme les Tricholomes, les Cortinaires ou les Hydnum, semble donc plus être une conséquence d'un métabolisme particulier au moment de la fructification qu'une signature liée à un mode particulier d'acquisition de l'azote.

4- Conclusions

Dans l'ensemble du dispositif, les champignons ectomycorhiziens sont un peu plus nombreux que les saprophytes.

On observe une perte considérable de biodiversité dans les plantations qu'elles soient feuillues ou résineuses. Cette perte de biodiversité résulte de la monospécificité de l'essence hôte. Mais elle est due aussi à l'uniformité du peuplement et à la perte de l'hétérogénéité spatiale avec en particulier une uniformisation des microclimats.

Le taillis-sous-futaie originel est très riche en espèces fongiques aussi bien ectomycorhiziennes que saprophytes. Il est en effet plurispécifique en essences forestières (Hêtre, Chêne et Bouleau). De plus sa structure est irrégulière et possède de ce fait une grande variété de niches écologiques. Il est aussi constitué en partie d'arbres âgés qui fournissent des quantités importantes de bois mort.

Les plantations de Chêne, de Hêtre, de Douglas et de Pin laricio sont très pauvres en espèces fongiques. Ce sont en effet des peuplements monospécifiques qui de plus présentent une forte couverture du sol et une forte consommation d'eau, ce qui a pour conséquence un régime hydrique défavorable à la fructification des champignons et au développement des mycorhizes. Les arbres sont également jeunes et ne produisent que

peu de bois mort.

A l'opposé, le Sapin de Nordmann est relativement riche en espèces. Cette richesse pourrait s'expliquer par l'irrégularité du peuplement et un régime hydrique plus favorable à la fructification des champignons.

Les espèces fongiques sont aussi relativement riches sous Epicéa, ce qui nous semble un caractère propre à cette essence. Nous n'avons pas mis en évidence d'effet de la fertilisation.

Nous avons pu, par contre, mettre en évidence le caractère spécifique feuillu ou résineux, à la fois des espèces ectomycorhiziennes et folicoles.

La discrimination isotopique du carbone 13 et de l'azote 15 apporte des enseignements intéressants sur la diversité fonctionnelle des espèces fongiques saprophytes ou mycorhiziennes.

Dans le sol, les différents processus de cellulolyse, de ligninolyse ou d'humification ne modifient pas la discrimination du carbone de la matière organique résiduelle.

Par contre, le $\delta^{15}\text{N}$, s'il reste stable dans la litière, augmente tout au long du profil de sol. Il devient positif dans l'horizon A1 et atteint +4 ‰ en moyenne vers 40 cm. La minéralisation rapide de la matière organique (ammonification essentiellement) ne semble donc pas modifier la composition isotopique en azote de la matière organique résidente de la litière. Par contre, les deux isotopes sont fortement discriminés dans les horizons organo-minéraux lors des processus d'évolution de la matière organique humifiée.

Les champignons saprophytes, en dehors des terricoles ou des acicoles, modifient fortement la composition isotopique du carbone qu'ils utilisent, probablement par les processus de cellulolyse et de ligninolyse.

Les champignons ectomycorhiziens présentent une très grande variabilité fonctionnelle allant d'un comportement semisaprophytisme à un comportement symbiotique plus stricte. Les modes d'acquisition du carbone (hôte ou matière organique du sol) semblent indépendants des modes d'acquisition de l'azote. Les champignons ectomycorhiziens strictes pour le carbone ont un $\delta^{13}\text{C}$ voisin de celui des tissus de la plante hôte, ce qui laisse supposer qu'ils s'alimentent essentiellement en carbone à partir de leur hôte. Les champignons ectomycorhiziens les plus proches des saprophytes pour le carbone ont un $\delta^{13}\text{C}$ de l'ordre de -24 ‰, ce qui semble indiquer qu'ils font l'acquisition d'une partie de leur carbone par l'intermédiaire des processus de cellulolyse et de ligninolyse.

Cela est confirmé par l'analyse des mycorhizes. Contrairement à celles des Cortinaires ou de *Tricholoma sciodes*, les mycorhizes de Lactaires présentent en effet, par rapport aux fines racines de Hêtre, un enrichissement en ^{13}C ce qui laisse supposer que les Lactaires ont un comportement partiellement saprophyte.

Les mycorhizes de Lactaires, de Cortinaires ou de *Tricholoma sciodes* présentent toutes un enrichissement identique en ^{15}N par rapport aux fines racines de Hêtre. Chez *Tricholoma sciodes*, cet enrichissement est encore observé lorsque l'on passe des mycorhizes au mycélium extramatriciel, puis du mycélium extramatriciel au carpophore. Le $\delta^{15}\text{N}$ atteint ainsi +7‰ dans le pied et +12‰ dans les lamelles.

La forte discrimination du ^{15}N observée dans les carpophores de certains champignons ectomycorhiziens, comme les Tricholomes ou les Cortinaires, semble donc plus être une conséquence d'un métabolisme particulier au moment de la fructification qu'une signature liée à un mode particulier d'acquisition de l'azote.

Chez les champignons ectomycorhiziens, l'hôte a une influence significative sur la discrimination du carbone 13, alors qu'il n'en a pas sur la discrimination de l'azote 15.

Les champignons ectomycorhiziens basidiomycètes ont évolué à partir de basidiomycètes saprophytes. La différenciation a commencé entre 50 et 100 millions d'années. Elle ne semble pas terminée. Il existe en effet tous les intermédiaires entre champignons saprophytes et ectomycorhiziens strictes en terme de discrimination de l'azote 15 ou du carbone 13.

L'évolution dans les modes d'acquisition du carbone et de l'azote, semble s'être faite de manière indépendante. Les genres *Lactarius* et *Russula* qui sont proches phylogéniquement et ont la même niche écologique dans les horizons organiques ont manifestement commencé à diverger en termes d'acquisition du carbone.

Bibliographie

- Abuzinadah RA & Read DJ (1986) The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 103: 481-493.
- Abuzinadah Ra & Read Dj (1989) The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. IV. The utilization of peptides by birch (*Betula pendula*). *New Phytologist* 112: 55-60.
- A.F.E.S. (1995) *Referentiel Pédologique, Techniques et Pratiques*. INRA Edition, 332 p.
- Bardin R, Domenach Am, Chalamet A (1977) Rapports isotopiques naturels de l'azote. II Variations d'abondance du ^{15}N dans les échantillons de sols et de plants; applications. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 14: 395-402.
- Chalot M, Brun A And Botton B (1989) Occurrence and distribution of the fungal NADP-dependent glutamate dehydrogenase in spruce and beech ectomycorrhizas. In: *Fast Growing trees and Nitrogen Fixing Trees* (WERNER D, MÜLLER P. eds.). New York: Gustav FISHER, pp. 324-327.
- Courtecuisse R (2000) *Mushrooms of Britain & Europe*, HARPER COLLINS, 904 p.
- Dell B, Botton B, Martin F & Le Tacon F (1989) Glutamate dehydrogenase in ectomycorrhizas of spruce (*Picea excelsa* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.). *New Phytologist* 111: 683-692.
- Durrieu G (1993). *Ecologie des champignons*, MASSON Ed., Paris 207 p.
- Emmertson Ks, Callaghan Tv, Jones He, Leake Jr, Michelsen A & Read DJ (2001) Assimilation and isotopic fractionation of nitrogen by mycorrhizal fungi. *New Phytologist* 151, 503-511.
- Emmertson Ks, Callaghan Tv, Jones He, Leake Jr, Michelsen A & Read Dj (2001) Assimilation and isotopic fractionation of nitrogen by mycorrhizal and nonmycorrhizal subarctic plants. *New Phytologist* 151, 513-524.
- Finlay Rd, Ek H, Odham G & Söderström B (1988) Mycelium uptake, translocation and assimilation of nitrogen from ^{15}N -labelled ammonium by *Pinus sylvestris* plants infected with four different ectomycorrhizal fungi. *New Phytologist* 110: 59-66.
- Gebauer G & Dietrich P (1993) Nitrogen isotope ratios in different compartments of a mixed stand of spruce, larch and beech trees and of understorey vegetation including fungi. *Isotopenpraxis* 29: 35-44.
- Gebauer G & Taylor Afs (1999) ^{15}N natural abundance in fruit bodies of different functional groups of fungi in relation to substrate utilization. *New Phytologist* 142: 93-101.
- Handley Ll, Daft Mj, Wilson J, Scrimgeour Cm, Ingleby K & Sattar Ma (1993) Effects of the Ectomycorrhizal and VA Mycorrhizal Fungi *Hydnangium carneum* and *Glomus clarum* on the delta-N-15 and delta-C-13 Values of *Eucalyptus globulus* and *Ricinus communis*. *Plant Cell and Environment* 16: 375-382.
- Handley Ll, Brendel O, Scrimgeour Cm, Schmidt S, Raven Ja, Turnbull M.H. & Stewart Gr (1996) The ^{15}N natural abundance patterns of field-collected fungi from three kinds of ecosystems. *Rapid Communication in Mass Spectrometry* 10: 974-978.
- Harley JI (1978) Ectomycorrhizas as nutrient absorbing organs. *Proceedings of the Royal Society of London B* 203: 1-21.
- Henn Mr & Chapela IH (2000) Differential C isotope discrimination by fungi during decomposition of C_3 - and C_4 - derived sucrose. *Applied and Environmental Microbiology* 66: 4180-4186.

- Henn Mr & Chapela Ih (2001) Ecophysiology of ^{13}C and ^{15}N isotopic fractionation in forest fungi and the roots of the saprotrophic-mycorrhizal divide. *Oecologia* 128: 480-487.
- Henn Mr, Gleixner G & Chapela Ih (2002) Growth-Dependent Stable carbon isotope Fractionation by basidiomycete Fungi: ^{13}C Pattern and Physiological Process. *Applied and Environmental Microbiology* 68, 10: 4956-4964.
- Hietz P, Wanek W, Wania R & Nadkarni Nm. (2002) Nitrogen-15 natural abundance in a montane cloud forest canopy as an indicator of nitrogen cycling and epiphyte nutrition. *Oecologia* 131: 350 – 355.
- Hobbie Ea, Macko Sa & Shugart H (1999) Insights into nitrogen and carbon dynamics of ectomycorrhizal and saprotrophic fungi from isotopic evidence. *Oecologia* 118: 353-360.
- Hobbie Ea, Weber N S, Trappe Jm & Van Klinken Gj (2002) Using radiocarbon to determine the mycorrhizal status of fungi. *New Phytologist* 156: 129-136.
- Högberg P, Högbom L, Schinkel H, Högberg M, Johannisson C, Wallmark H (1996) ^{15}N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. *Oecologia* 108: 207-214.
- Högberg P (1997) ^{15}N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytol.* 137: 179-203.
- Högberg P, Plamboeck Ah, Taylor Afs, Fransson Pma (1999) Natural ^{13}C abundance reveals trophic status of fungi and host-origin of carbon in mycorrhizal fungi in mixed forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96: 8534-8539.
- Jabiol B, Brêthes A, Ponge Jf, Toutain F, Brun Jj (1995) *L'humus sous toutes ses formes*. Edition ENGREF, 63p.
- Kendall C & McDonnell J J (1998) *Isotope Tracers in Catchment Hydrology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, 839 p.
- Kohzu A, Yoshioka T, Ando T, Takahashi M, Koba K, Wada W (1999) Natural ^{13}C and ^{15}N abundance of field-collected fungi and their ecological implications. *New Phytol.* 144: 323-330.
- Kohzu A, Tateishi T, Yamada A, Koba K & Wada E (2000) Nitrogen isotope fractionation during nitrogen transport from ectomycorrhizal fungi, *Suillus granulatus*, to the host plant, *Pinus densiflora*. *Soil Science and Plant Nutrition* 46(3): 733-739.
- Mariotti A, Mariotti F, Amarger N, Pizelle G, Ngambi Jm, Champigny Ml, Moyses A. (1980) Fractionnement isotopiques de l'azote lors des processus d'absorption des nitrates et de fixation de l'azote atmosphérique par les plants. *Physiologie végétale* 18: 163-181.
- Martin F, Stewart Gr, Genetet I & Le Tacon F (1986) Assimilation of $^{15}\text{NH}_4^+$ by beech (*Fagus sylvatica* L.) ectomycorrhizas. *New Phytologist* 102: 85-94.
- Martin F, Stewart Gr, Genetet I & Mourot B (1988) The involvement of glutamate dehydrogenase and glutamine synthetase in ammonia assimilation by the rapidly growing ectomycorrhizal ascomycete *Cenococcum geophilum* Fr. *New Phytologist* 110: 541-550.
- Martin F & Lorillou S (1997) Nitrogen acquisition and assimilation in ectomycorrhizal systems. *Trees – Contribution to Modern tree physiology*, edited by Heinz Rennenberg, Walter Eschrich, Hubert Ziegler, pp. 423-439. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Melin E & Nilsson H (1952). Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through mycorrhizal mycelium. *Svensk Botanisk Tidskrift.* 46: 281-285.
- Richards B N (1987) *The Microbiology of Terrestrial Ecosystems*. LONGMAN Scientific & Technical, copublished with JOHN WILEY & SONS, Inc., New York.
- Smith Se & Read Dj (1997) *Mycorrhizal Symbiosis*. Second Edition. Academic Press. Harcourt Brace & Company, Publishers.
- Taylor A F S, Högbom L, Högberg M, Lyon Tej, Näsholm T, & Högberg P (1997) Natural ^{15}N abundance in fruit bodies of ectomycorrhizal fungi from boreal forest. *New Phytologist* 136: 713-720.

Annexe : Inventaire mycologique

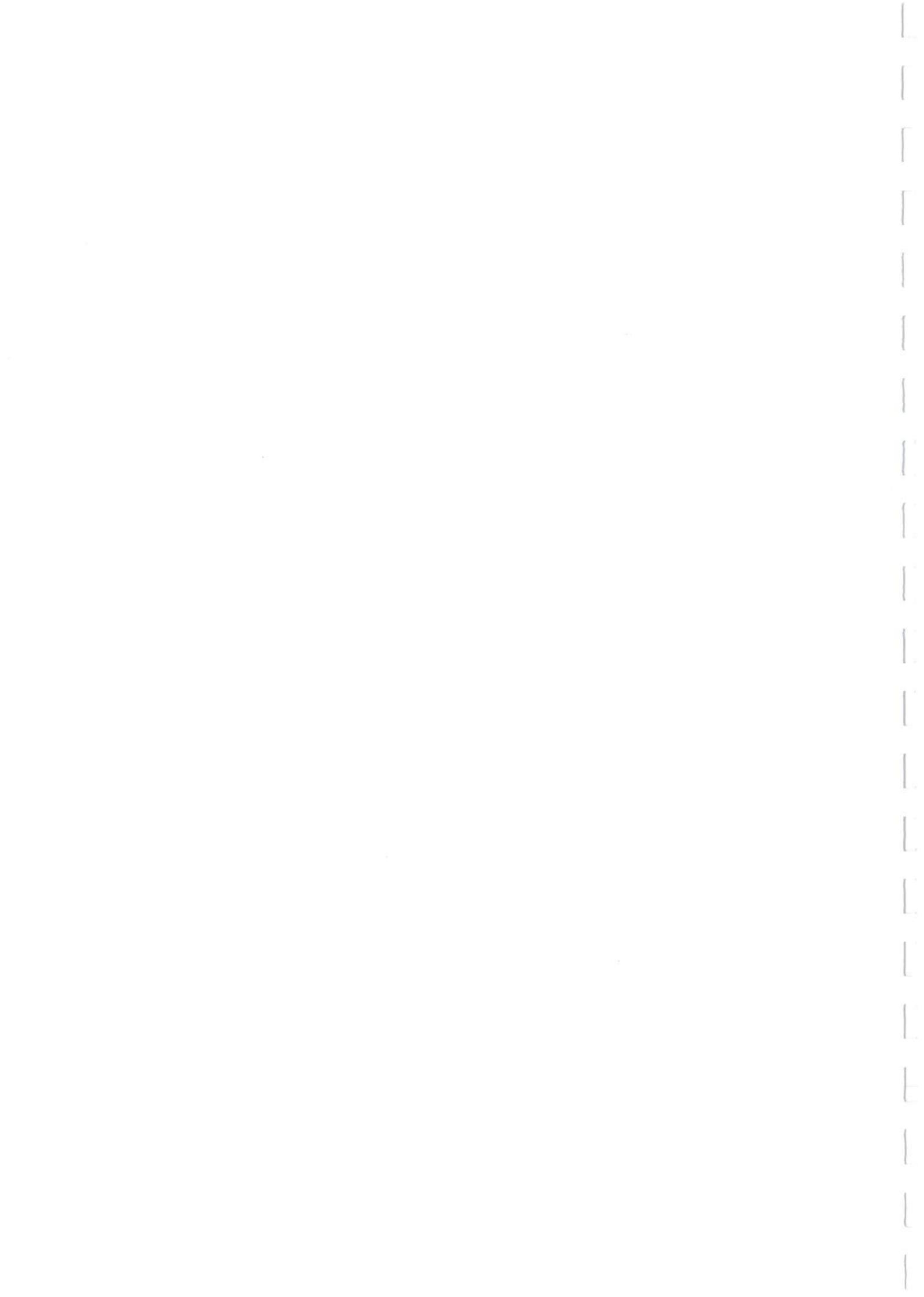
Espece	Auteur(s)	Statut	Hêtre /chêne originelle	Sapin de Nordmann	Pin Laricio	Chêne sessile	Hêtre	Douglas	Epicéa	Présent sous feuillus	Présent sous conifères
silvaticus	Sch.: Fr.	FHSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
silvicola	(Vitt.) Peck	FHSF	-	-	-	-	-	-	-	-	-
citrina	(Sch.: Fr.) S.F. Gray	EMF	+	+	-	-	+	-	+	+	+
europaea		EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
fulva	(Sch.: Fr.) Fr.	EMF	+	-	-	+	-	-	-	+	-
muscaria	(L.:Fr.) Hooker	EMF	+	+	-	-	-	-	+	+	+
porphyria	(Alb. & Schw.: Fr.) Mlady	EMF	+	-	-	-	-	-	+	+	+
rubescens	(Pers.: Fr.) S.F. Gray	EMF	+	+	+	+	+	-	+	+	+
byssoides	(Pers.: Fr.) Eriksson	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
gallica ("Type E")	Marxmüller & Romagnesi	DLWSF	+	-	+	+	-	+	+	-	-
mellea ("Type D")	(Vahl: Fr.) Kummer (Jacquin ex. S. F. Gray) Groves & Wilson	DLWSF	+	-	-	+	+	+	+	-	-
sarcoides		DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
myosura	(Fr.: Fr.) Singer (Batsch ex Fr.) Korf. & Car.	CSF	-	-	+	-	-	+	+	-	-
citrina		DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
aestivalis	(Paulet) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	+	+	+
calopus	Pers.:Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	+	-	+
edulis	Bull.: Fr.	EMF	+	+	-	-	-	-	+	+	+
erythropus	Pers.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
cornea	(Batsch: Fr.) Fr.	DWSF	+	+	-	-	-	-	-	-	-
viscosa	(Pers.: Fr.) Fr.	DWSF	-	-	-	-	-	+	+	-	-
cibarius	(Fr.:Fr.) Fr.	EMF	+	+	-	-	-	-	-	+	+
cinereus	(Pers.: Fr.) Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
tubiformis	Fr.: Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	+	+	+
piperatus	(Bul.: Fr.) Bataille	EMF	+	-	-	-	-	-	+	+	+
archeri	(Berk.) Dring	TSF	+	-	-	-	+	+	-	-	-
cristata	(L.: Fr.) Schroeter	EMF	-	+	+	-	-	+	+	-	+
cerussata	(Fr.: Fr.) Kummer	FHSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
clavipes	(Pers.: Fr.) Kummer Ss Ham. Raith. & col.	EMF	-	+	+	-	-	+	+	-	+
metachroa		FHSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
obsoleta	(Batch: Fr.) Quelet	FHSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
phaeoptalma	(Pers.) Kuyper	FHSF	-	+	-	-	-	-	-	-	-
vibecina	(Fr.: Fr.) Quelet	FHSF	-	+	+	-	-	+	+	-	-
prunulus	(Scop.: Fr.) Quélet	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
butyracea	(Bull.: Fr.) Kummer	FHSF	+	+	-	+	-	+	+	-	-
cookei	(Bres.) J.D. Arnold (Alb. & Schw.: Fr.) Quélet	FSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
maculata		FHSF	-	+	-	-	-	-	-	-	-
alboviolaceus	(Pers.:Fr.) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
anomalus	(Fr.: Fr.) Fr.	EMF	+	+	-	-	+	-	+	+	+
bivelus	(Fr.: Fr.) Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
bolaris	(Pers.: Fr.) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
camphoratus	(Fr.: Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
causticus	Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+

Espece	Auteur(s)	Statut	Hêtre /chêne originelle	Sapin de Nordmann	Pin Laricio	Chêne sessile	Hêtre	Douglas	Epicéa	Présent sous feuillus	Présent sous conifères
cinnamomeus	(L. : Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	+	-	+
deciapiens	(Pers. : Fr.) Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	-	-	-
delibutus	Fr.	EMF	+	-	-	-	+	-	-	+	-
elator	Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
evernius	Lamoure	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
glandicolor	(Fr. : Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	+	-	+
glaucopus	(Sch. : Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
hinnuleus	Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
malicorius	Fr.	EMF	+	+	-	-	-	-	-	+	+
obtusus	Fr.	EMF	+	+	+	-	-	-	+	+	+
paleaceus	(Weinm.) Fr. (Wulf. : Fr.) S.F.	EMF	+	-	-	-	-	-	+	+	+
sanguineus	Gray	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
scaurus	(Fr. : Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
semisanguineus	(Fr. : Fr.) Gillet	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
subtortus	(Pers. : Fr.) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
torvus	(Fr. : Fr.) Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
traganus	(Fr. : Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
cesatii var. cesatii	(Rabh.) Sacc.	TSF	+	-	-	+	+	-	-	-	-
aciculare	(Bull. ex Fr.) Schroet	DWSF	-	-	-	+	+	-	-	-	-
amianthinum	(Scop.) Fayod	TSF	-	+	+	-	-	-	+	-	-
jasonis	(Cke. & Mass.) Harm.	TSF	-	+	-	-	-	-	-	-	-
mollis	(Sommerf.) Donk	TSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
conferendum	(Britz.) Noordeloos	TSF	-	+	-	+	-	-	+	-	-
pinicola	(Swartz : Fr.) Karsten (Schrank : Fr.)	DLWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
hypnorum	Kühner	MSF	+	-	+	-	-	-	-	-	-
laevis	(Pers.) Singer	GSF	-	+	-	-	-	-	-	-	-
glutinosus	(Sch. : Fr.) Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
buccina	(Pers. : Fr.) Kennedy	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
hybridus	(Fr. : Fr.) Maire	DWSF	-	+	-	-	-	-	-	-	-
bulbiferum		EMF	-	-	-	-	-	+	+	-	+
edurum	Métrod ex Bon	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
mesophaeum	(Pers.) Quélet	EMF	-	-	-	-	-	+	-	-	+
radicosum	(Bull. : Fr.) Ricken	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
annosum	(Fr. : Fr.) Brefeld	DLWSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
repandum	L. : Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
rufescens	Sch. : Fr.	EMF	+	-	-	-	-	+	-	+	+
aurantiaca	(Wulf. : Fr.) Maire	DWSF	-	+	-	-	-	+	+	-	-
lindtneri	Moser	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
capnoides	(Fr. : Fr.) Kummer	DWSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
epixanthum	Fr.	DWSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
fasciculare	(Huds. : Fr.) Kummer	DWSF	+	+	+	-	-	-	+	-	-
sublateritium	(Sch. : Fr.) Quélet	DWSF	-	+	-	-	-	+	+	-	-
asterospora	Quélet	EMF	-	+	-	-	-	+	-	-	+
geophylla	(Fr. : Fr.) Kummer	EMF	-	-	-	-	-	+	-	-	+
lanuginosa	(Bull. : Fr.) Kummer	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
mixtilis	(Britz.) Saccardo	EMF	-	-	-	-	-	+	-	-	+

Espece	Auteur(s)	Statut	Hétraie /chêne originelle	Sapin de Nordmann	Pin Laricio	Chêne sessile	Hêtre	Douglas	Epicéa	Présent sous feuillus	Présent sous conifères
nitidiuscula	(Britz.) Saccardo	EMF	-	-	+	-	-	-	-	-	+
umbrina	Bresadola	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
hastifer	Pouz.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
amethystina	(Huds. --->) Cooke	EMF	+	+	-	-	+	-	+	+	+
bicolor	(Maire) Orton	EMF	-	+	-	-	+	+	+	+	+
laccata	(Scop.: Fr.) Cooke	EMF	+	+	+	+	+	+	+	+	+
laccata var moelleri	Singer	EMF	-	-	-	-	-	-	-	-	-
camphoratus	(Bull. : Fr.) Fr.	EMF	+	+	+	-	-	-	+	+	+
chrysorrheus	Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
deterimus	Gröger	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
necator	(Bull.:Fr) Karsten	EMF	+	+	-	-	+	-	-	+	+
quietus	(Fr. : Fr.) Fr.	EMF	+	-	-	+	-	-	-	+	-
rufus	(Scop. : Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
subdulcis	(Pers. : Fr.) S.F. Gray Kühner & Romagnesi ex Bon	EMF	+	-	-	-	+	-	-	+	-
subsericatus		EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
theiogalus	(Bull. : Fr.) S.F. Gray	EMF	+	+	-	+	+	+	+	+	+
lubrica	(Scop. : Fr.) Pers.	ASF	+	+	-	-	-	-	-	-	-
inversa	(Scop.) Patouillard	FHSF	-	+	-	-	-	-	+	-	-
molle	Pers.: Pers.	TSF	-	-	-	-	-	+	+	-	-
perlatum	Pers.:Pers.	TSF	-	+	-	-	-	+	-	-	-
umbrinum	Pers. : Pers.	TSF	-	-	-	+	-	+	-	-	-
ramealis	(Bull. : Fr.) Singer	TSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
androsaceus	(L. : Fr.) Fr.	NSF	-	+	-	-	-	-	-	-	-
anomalus	Lasch	GSF	-	-	-	-	-	-	-	-	-
wynneae	Berk. & Br. (Pers.:Fr.) Kotlaba & Pouzar	FHSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
platyphylla	(Hoffm.:Fr.) Sing.	NSF	-	+	+	-	-	-	+	-	-
perforans	Murr.	FHSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
epipterygia	(Scop. : Fr.) S.F. Gray	GSF	+	+	+	-	+	+	+	-	-
filopes	(Bull. : Fr.) Kummer	FHSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
galericulata	(Scop.:Fr.) S.F. Gray	DWSF	+	+	-	+	+	+	+	-	-
galopus	(Pers.:Fr.) Kummer	TSF	+	+	+	+	-	+	+	-	-
galopus var. nigra	Fl. Dan.	TSF	+	-	-	-	-	-	+	-	-
inclinata	(Fr.) Quelet	DWSF	+	-	-	-	+	-	+	-	-
leptophylla	(Peck) Saccardo	TSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
maculata	Karsten	DWSF	+	-	-	-	-	+	+	-	-
polygramma	(Bull. : Fr.) S.F. Gray	DWSF	+	-	-	-	-	+	-	-	-
pura fo.pura	(Pers.:Fr.) Kummer	FHSF	+	-	-	-	-	+	-	-	-
rosella	(Fr. : Fr.) Kummer (Alb. & Schw. : Fr.)	FHSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
sanguinolenta	Kummer	DWSF	+	+	-	-	-	-	-	-	-
stipata	Maas Geesteranus & Schwöb.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
vitis	(Fr.) Quelet	FHSF	-	+	-	+	-	+	-	-	-
uda	(Fr.) Donk (Schrad. : Fr.)	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
caesius	Gilbertson & Ryvarden	DWSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Espece	Auteur(s)	Statut	Hêtre /chêne ornigelle	Sapin de Nordmann	Pin Laricio	Chêne sessile	Hêtre	Douglas	Épicéa	Présent sous feuillus	Présent sous conifères
stipticus	(Per.:Fr.)Gilbn. & Ryv.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
xanthostigma	(Fr.) Fr. (Schrad. : Fr.) v.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
mucida	Höhnel	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
radicata	(Rehl. : Fr.) Singer	TSF	-	-	-	-	+	-	+	-	-
mitis	(Pers. : Fr.) Kühner	DWSF	-	+	-	-	-	+	-	-	-
stypiticus	(Bull. : Fr.) Karsten	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
involutus	(Batsch : Fr.) Fr.	EMF	+	+	-	-	+	+	+	+	+
christinae	(Fr.) Heim	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
impudicus	L. : Pers.	TSF	+	-	+	-	-	+	+	-	-
lenta	(Pers. : Fr.) Singer	FHSF	+	+	-	+	-	-	-	-	-
betulinus	(Bull. : Fr.) Jül.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
crispa	(Pers. : Fr.) Reid	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
cervinus	(Sch. : Fr.) Kummer (Pass.) Konrad &	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
artemisiae	Maublanc	TSF	+	-	-	+	-	-	-	-	-
piluliformis	(Bull. : Fr.) Orton	TSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
abietina	(Jungh.) Donk	FHSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
fibula	(Bull.:Fr.) Raith.	MSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
swartzii	(Fr.:Fr.) Kuyper	MSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
acrifolia	Romagnesi	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
atropurpurea	(Krombh.) Britz.	EMF	-	+	-	+	-	-	-	+	+
betularum	Hora	EMF	+	+	-	-	-	-	+	+	+
brunneoviolacea	Crawshay	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
cyanoantha	(Sch.) Fr.	EMF	+	-	-	-	+	-	-	+	-
densifolia	Gillet	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
faginea	Romagnesi	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
fellea	(Fr.:Fr.) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	+	+	+
fragilis	(Pers.:Fr.) Fr.	EMF	-	+	-	+	-	-	-	+	+
fuscorubroides	Bon	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
integra	(L.) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
mairei	Singer	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
nigricans	(Bull.) Fr.	EMF	+	-	-	-	-	+	-	+	+
ochroleuca	(Hall.) Pers.	EMF	+	+	-	+	+	+	+	+	+
parazurea	J. Schaeffer	EMF	-	-	-	-	-	+	+	-	+
puellaris	Fr.	EMF	+	+	-	-	+	+	+	+	+
vesca	Fr.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
violeipes fo. citrina		EMF	-	-	-	-	+	-	-	+	-
xerampelina	Sch. : Fr.	EMF	-	-	-	-	-	-	+	-	+
paradoxa	(Schrad. : Fr.) Donk.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
citrinum	Pers.:Pers	EMF	+	-	-	+	-	-	+	+	+
hirsutum	(Willd.:Fr.) Fr.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
rugosum	(Pers.:Fr.) Fr.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
strobilaceus	(Scop.:Fr.) Berk.	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
esculentus	(Wülf. Fr.) Singer	CSF	-	-	-	-	-	-	+	-	-
tenacellus	(Pers.:Fr.) Singer	CSF	-	-	+	-	-	-	+	-	-
gibbosa	(Pers.:Pers.) Fr.	DLWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
versicolor	(L.:Fr.) Lloyd	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-

Espece	Auteur(s)	Statut	Hêtraie /chênaie originelle	Sapin de Nordmann	Pin Laricio	Chêne sessile	Hêtre	Douglas	Épicéa	Présent sous feuillus	Présent sous conifères
mollusca	(Per.:Fr.) Liberta	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
vaga	(Fr.) Liberta	TSF	+	-	-	+	-	-	-	-	-
foliacea	Pers.:Fr.	DWSF	+	-	-	-	-	-	-	-	-
columbetta	(Fr.:Fr.) Kummer	EMF	+	+	-	-	-	-	-	+	+
pseudonictitans	Bon	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
saponaceum	(Fr.:Fr.) Kummer	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
sciodes	(Pers.) C. Martin	EMF	+	-	-	-	-	-	-	+	-
ustale	(Fr.:Fr.) Kummer	EMF	+	-	-	-	+	-	-	+	-
rutilans	(Sch.:Fr.) Singer	DWSF	-	-	-	-	-	+	-	-	-
badius	(Fr.:Fr.) Fr.	EMF	+	+	+	+	+	+	+	+	+
chrysenteron	(Bull.) Quélet	EMF	+	+	-	+	-	+	+	+	+
ferrugineus	(Sch.) Bon	EMF	-	+	-	-	-	-	-	-	+
subtomentosus	(L. : Fr.) Quélet	EMF	-	+	-	+	-	-	+	-	+
hypoxylon	(L. Fr.) Greville	DWSF	-	-	+	-	-	-	-	-	-



CHAPITRE VII

Ce chapitre présente l'ensemble des travaux réalisés sur la biodégradation et la minéralisation des matières organiques.

Trois sous chapitres ont été identifiés :

- **Chapitre VII/1 La biodégradation matières organiques des litières et des agrégats de l'horizon organo-minéral**
- **Chapitre VII/2 : La minéralisation nette et brute de l'azote en conditions contrôlées.**

Sous chapitre VII/1 Effet des essences forestières sur la biodégradation des matières organiques et la mobilité des éléments minéraux dans les sols.

J.Moukoui (BEF-LIMOS), C.Munier-Lamy, N.Mallouhi, T.Beguiristain, J.Berthelin (LIMOS-CNRS-UHP), A.Kulhankova (BEF-LIMOS) et J. Ranger (BEF-INRA)

1- Introduction

La matière organique est le support de l'activité biologique dans les sols, sa biodégradation entraîne la mobilisation des éléments nutritifs plus ou moins intimement liés, les rendant ainsi disponibles pour les plantes. Elle contrôle aussi le cycle du carbone et les cycles associés (N, P, S, Fe...), l'humification et la structure du sol. Dans le cadre des changements globaux, les théories actuellement développées suggèrent des perturbations considérables des écosystèmes, ce qui donne un intérêt particulier à l'étude des cycles biogéochimiques ; notamment le cycle du carbone, de l'azote et leur couplage avec celui des éléments nutritionnels.

Une partie importante de cette thématique est prise en charge dans le cadre de la Thèse de Judicaël Moukoui qui a pour titre Effet des essences forestières sur la biodégradation et la minéralisation des matières organiques : impact sur le cycle du carbone, de l'azote et des éléments minéraux. (Cofinancement GABON – LIMOS – BEF) et co-direction LIMOS-BEF.

Objectifs du projet : le travail consiste à i) étudier la stabilité biologique des matières organiques en relation avec la disponibilité des éléments ii) rechercher les indicateurs physiques (méso et pédoclimat), chimiques (C, N, Ca, Mg, K...), biochimiques (cellulose, lignine, composés phénoliques, polysaccharides, sucres réducteurs), et biologiques (diversité et dynamique des communautés fongiques saprophytes), pertinents de la biodégradation des matières organiques en relation avec la nature des essences.

Plusieurs approches sont envisagées dans ce travail :

- La typologie des humus : les échantillons d'humus des différents peuplements du site de Breuil ont été prélevés en juin 2003 et des lames minces en ont été effectuées. L'étude de ces lames est en cours et devrait fournir des renseignements précieux sur le fonctionnement des humus des peuplements étudiés.
- L'étude des flux de litières : un dispositif de bac à litière disposé sous les peuplements permet une récolte régulière des litières. L'étude de ces litières qui est réalisée en continu devrait renseigner sur la qualité et la quantité de la matière organique arrivant au sol.
- L'étude de la biodégradation in situ des substrats organiques modèles (cellulose, lignine) ou originels (litières simples ou mélangées).
- L'incubation d'échantillons de sol et de fractions d'agrégats de sol, en conditions contrôlées de température et d'humidité au laboratoire, pour définir les biotransformations et minéralisation (C et N) des matières organiques et l'impact sur la dynamique des éléments.

2- Méthodes et résultats

Seules deux approches sont développées dans ce document :

2-1 Biodégradation de matériaux modèles et de litières *in situ*.

Le travail consiste à suivre la biodégradation des substrats organiques végétaux sous différents couverts. Des substrats organiques modèles (cellulose et bûchettes de bois 'tendre'

de hêtre « lignine ») et des litières de feuilles, simples ou en mélange, ont été disposées sous divers peuplements en novembre 2002 (cf. tableau (VII/1.1) décrivant le dispositif).

Tableau 7/1.1 : récapitulatif du premier dispositif d'étude de la biodégradation in situ

Essences	Substrats	Porosité (µm)	Quantité (mg)	Répétitions*	rélèvements*	Total*
Hêtre	Cellulose	1	C	5	5	25
		5	C	5	5	25
	Lignine	1	L	5	5	25
		5	L	5	5	25
	Litière	5	500	5	5	25
		500	500	5	5	25
Chêne	Cellulose	1	C	5	5	25
		5	C	5	5	25
	Lignine	1	L	5	5	25
		5	L	5	5	25
	Litière	5	500	5	5	25
		500	500	5	5	25
Épicéa	Cellulose	1	C	5	5	25
		5	C	5	5	25
	Lignine	1	L	5	5	25
		5	L	5	5	25
	Litière	5	500	5	5	25
		500	500	5	5	25
Douglas	Cellulose	1	C	5	5	25
		5	C	5	5	25
	Lignine	1	L	5	5	25
		5	L	5	5	25
	Litière	5	500	5	5	25
		500	500	5	5	25
nE	Cellulose	1	C	5	5	25
		5	C	5	5	25
	Lignine	1	L	5	5	25
		5	L	5	5	25
50%Hêtre 50%Épicéa	Litière	500	500	5	5	25
75%Hêtre 25%Épicéa		500	500	5	5	25
50%Chêne - 50% Douglas	Litière	500	500	5	5	25
75%Chêne 25%Épicéa		500	500	5	5	25

* nombre de sachets; C = 150 mg; L = 3,5g (bûchette de Hêtre)

En milieu forestier, les litières représentent la principale source de matière organique des sols, et, à ce titre, elles y constituent le support de l'activité biologique. La cellulose et la lignine sont des constituants essentiels des litières et autres débris végétaux. Leur dégradation qui fait intervenir différents groupes de microorganismes, rend compte tant qualitativement que quantitativement de l'activité biologique potentielle sous différents peuplements et c'est la raison pour laquelle nous avons choisi ces substrats comme modèles.

Afin d'évaluer les effets du mélange de peuplements par comparaison avec les peuplements monospécifique, les litières de peuplements mitoyens (hêtre et épicéa ; chêne et Douglas) ont été mélangés puis disposés aux interfaces. Le choix des mailles des sachets en gaze à bluter a été opéré de façon à sélectionner les communautés ou les consortium de microorganismes les plus efficaces en terme de dégradation de substrats organiques. ($\varnothing = 1 \mu\text{m}$, pour les bactéries ; $\varnothing = 5 \mu\text{m}$ pour tenir compte de l'activité des champignons; $500 \mu\text{m}$ pour tenir compte de l'activité de la mésofaune).

Pour la cellulose, les prélèvements (tableau VII /1.2) ont été effectués tous les quatre mois. Toutefois les résultats en terme de cinétique de dégradation, sont difficiles à interpréter eu égard au manque d'information entre les différentes observations et à la vitesse des phénomènes. Afin de pallier cette situation, le dispositif a été complété à l'automne 2003 par une nouvelle série de sachets pour effectuer un prélèvement mensuel systématique.

Un second dispositif de litière a été mis en place en décembre 2003 sous les peuplements de Hêtre, Épicéa et la forêt native (tableau VII /1.2)

Quant aux litières et aux bûchettes de hêtre (lignine), trois prélèvements ont été réalisés en 2003 (février, septembre et novembre). Sur ces substrats, outre le suivi des cinétiques de dégradation (modèle d'Olson), plusieurs paramètres sont analysés (cf. tableau (VII/1.3).

Dans le but de suivre la dynamique et la diversité des communautés fongiques saprophytes, les bûchettes de lignine prélevées font l'objet d'étude de biologie moléculaire. Ce travail, est supervisé par Thierry Beguiristain au LIMOS, et Ariana Kulhankova qui effectue un séjour

doctoral (bourse Marie Curie) en assure le développement méthodologique. Il s'agit d'utiliser la grande variabilité spécifique des séquences ITS de l'ADNr des champignons et le pouvoir discriminant de la TGGE (électrophorèse sur gradient de température) pour déterminer les espèces fongiques qui dégradent les substrats sous chaque peuplement.

Le projet *Biodiversité* arrivant à son terme, cette partie du travail sera poursuivie dans le cadre du projet IFB.

Tableau VII /1.2 : récapitulatif des prélèvements (expérience in situ)

Expérimentation	Date de mise en place	Date de prélèvement	Conditionnement
Manip 1 (cellulose-lignine-litière) (mesh : 1µm, 5µm et 500µm) <i>cf. tableau général</i>	Novembre/Décembre 2002	<ul style="list-style-type: none"> • Février 2003 • Septembre 2003 • Novembre 2003 <i>(NB : la cellulose a été prélevée tous les 4 mois)</i>	Congélation à -80°C Puis conservation à -20°C
Manip 2 litières (mesh : 5µm) (nF*Hêtre*Epicéa)	Décembre 2003	Tous les 6 mois	
Manip 2 cellulose	Janvier 2004	Tous les mois	

Tableau VII /1.3 : récapitulatif des analyses (expérience in situ)

	Perte de poids	Chimique	Biochimique	Biologique
Litière (5µm) nF - Hêtre -Epicéa	En cours	*Analyse élémentaire *Cations majeurs et anions hydrosolubles *C et N total *COD, NH4 et NO3	*Polysaccharides *Phénols *lignine et cellulose, <i>(NIRS)</i>	
Litière (autres peuplements, et autres mailles)	En cours			
Bûchettes (5µm) nF- Hêtre - Epicéa	En cours	*Analyse élémentaire *Cations majeurs et anions hydrosolubles *C et N total *COD, NH4 et NO3	*Polysaccharides *Phénols *lignine et cellulose, <i>(NIRS)</i>	Diversité fongique saprophyte (ADNr - ITS) et TGGE
Bûchettes (autres peuplements et mailles)	En cours			

2.2 Expériences d'incubation au laboratoire

Il s'agit ici de procéder à des incubations *in vitro* en conditions contrôlées de température et d'humidité, d'échantillons de sols prélevés sous différents peuplements feuillus et résineux du site expérimental de Breuil.

2.2.1 Incubation (1)

Le but de l'étude était de comparer la biodégradation-minéralisation des matières organiques et la solubilisation des éléments sous quatre peuplements forestiers (forêt native ou nF, plantation de Hêtre, Douglas et Epicéa).

Des incubations d'échantillons de sol issus des horizons superficiels (0 – 5 cm sous la litière) de ces différents peuplements ont été réalisées au laboratoire, en conditions contrôlées de température (15°C) et d'humidité (100 % de la capacité au champ).

Les principaux résultats de ce travail ont montré que la minéralisation du carbone est plus importante sous forêt native et sous épicéa (figure VII /1.I). Ces deux peuplements qui se

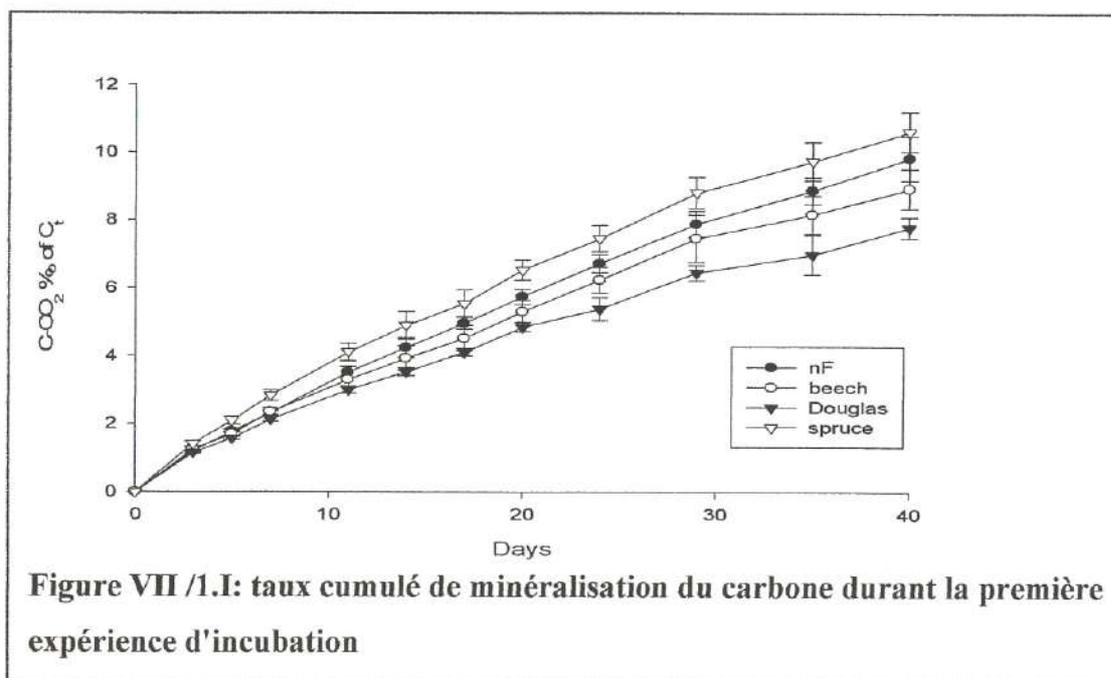
caractérisent en outre par de forte teneur en carbone, montrent des taux de nitrification [$N-NO_3 / N-(NO_3 + NH_4)$] faibles (< 20 %) voire très faibles pour la forêt native (< 13 %.) A l'inverse, les peuplements de Douglas et de Hêtre montrent des taux de nitrification très élevés (jusqu'à 94 % sous Douglas), mais des taux de minéralisation de carbone les plus faibles (résultats non présentés). Il semble donc au vu de ces résultats que la nitrification ne suive pas la minéralisation du carbone. D'autre part dans le cas de la forêt native il pourrait y avoir un blocage de la minéralisation de l'azote au stade ammonium, dû peut être à la présence d'inhibiteur ou à l'absence ou insuffisance de la microflore nitrifiante. Mais la réorganisation de l'azote pourrait tout aussi être envisagée. Le travail portant sur la minéralisation nette et brute traite de ce problème (Zeller *et al.* Chapitre VII/3).

En conclusion, ces peuplements peuvent être repartis en deux groupes : un groupe constitué par la forêt native et l'Épicéa caractérisé par la minéralisation forte du carbone et la solubilisation relativement plus importante de Fe et Al; un autre groupe constitué par le Douglas et le Hêtre caractérisé par la nitrification dominante et la solubilisation plus importante de Ca, Mg et Mn (figure VII /1.II).

Ainsi après trente ans de plantation, les jeunes peuplements ont déjà imprimé leur empreinte au sol, du moins dans les horizons de surface. Et l'épicéa exercerait particulièrement une forte pression sur les potentialités du sol. En termes de choix sylvicole, les monocultures de cette essence devraient prendre en compte les contraintes écologiques que cette essence imprime. Bien que les perturbations occasionnées lors de la plantation en 1976 puissent jouer un rôle, on peut considérer un effet âge de peuplement en comparant la forêt native (vieille hêtraie), à la plantation de hêtre.

Ce travail laisse toutefois en suspens les questions relatives à la nature des matières organiques sous les différents couverts. Questions auxquelles nous tenterons de répondre dans les travaux suivants.

L'article relatif aux résultats obtenus au cours du DEA de Judicaël Moukoumi portant sur l'effet des essences forestières sur la biodégradation des matières organiques (C, N) et la dynamique des éléments minéraux associés, (en 2002) et complété par des travaux de début de Thèse, est en cours de finalisation et va être soumis pour publication.



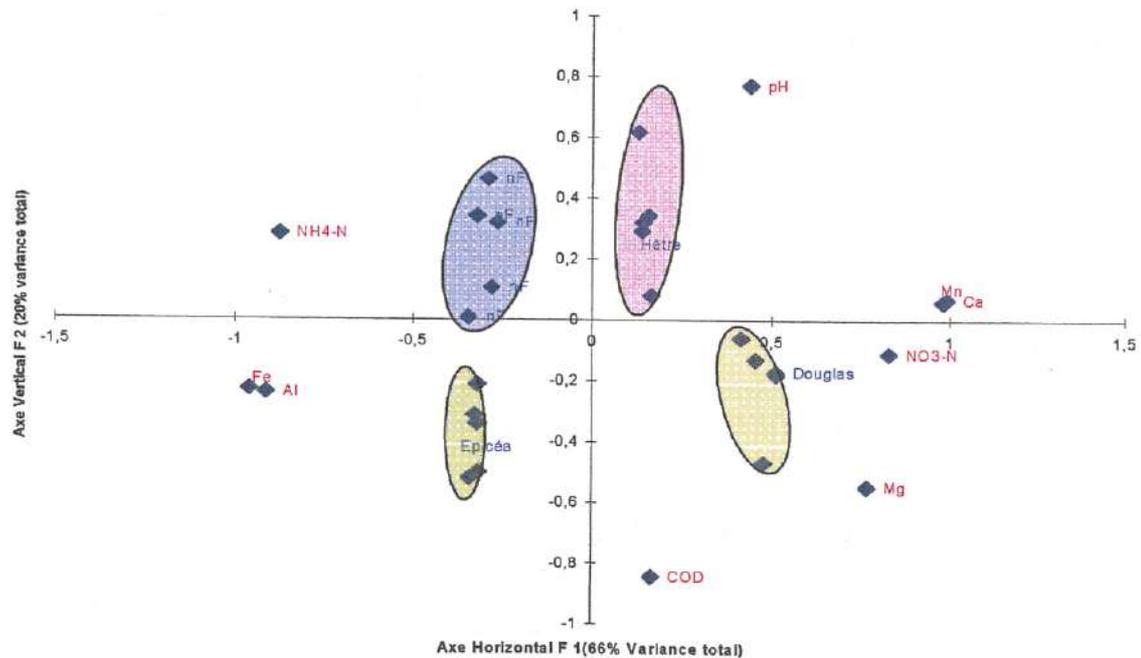


Figure VII /1.II: Analyse en composantes principales des échantillons de sol, après 40 jours d'incubation (première expérience d'incubation)

2.2 2Incubation (2)

Dans le but de préciser la stabilité biologique de la matière organique dans les sols, une deuxième expérience portant sur la biodégradabilité et minéralisation des matières organiques des fractions des agrégats de sols a été réalisée l'été 2003. Des échantillons de sols de la couche (0 - 5 cm) des horizons superficiels de trois placettes (nF, Hêtre et Epicéa) ont été prélevés (par le laboratoire GeSol Dijon) en mai 2003. De chaque échantillon de sol, nous avons isolé trois fractions granulométriques (< 50, 50-200 et 200-2000 μm) selon le protocole décrit par Andreux et al.,(1980).

D'un point de vue quantitatif, la fraction des agrégats correspondant aux sables fins (50-200 μm), est la moins abondante quelle que soit l'essence. On note une bipolarisation pondérale entre les agrégats grossiers (200-2000 μm) nettement plus abondants et les agrégats fins (< 50 μm), (figure VII /1.III).

Sur les différentes fractions d'agrégats de sol et sur le sol entier (< 2mm) des expériences d'incubation ont été réalisées au LIMOS sur une période de 30 jours en août 2003. La minéralisation du carbone a été suivie en continu tout au long de la période d'incubation.

Les premiers résultats montrent que la répartition du carbone total dans les agrégats ne suit pas celle des poids des fractions, en effet ce sont les fractions les plus fines (< 50 et 50 – 200 μm) qui concentrent le plus le carbone (tableau VII/1.5). Quelle que soit la fraction considérée, les échantillons issus de la forêt native sont les plus riches en carbone suivi de la plantation d'épicéa et enfin la plantation de hêtre.

La minéralisation du carbone par peuplement et par fraction a été résumée dans la figure VII/1.IV. Ainsi, sous la forêt native, la fraction (50 – 200 μm) est la plus active, suivi par la fraction grossière (200 – 2000 μm). Le sol entier minéralise moins bien le carbone que ces deux fractions, ce qui laisse supposer que le fractionnement en augmentant les surfaces de contact des agrégats active la minéralisation du carbone. Sous épicéa en revanche, cette hypothèse ne se vérifie pas car le sol entier minéralise mieux le carbone que les fractions.

Toutefois parmi les fractions d'agrégats, ce sont les plus fines qui sont les plus actives. Sous hêtraie, la fraction la plus fine (< 50 µm) est de loin celle qui minéralise le mieux le carbone. Si on compare les essences entre elles, on constate que dans tous les cas les échantillons de sol issus du peuplement de hêtre minéralisent moins bien le carbone que les autres.

La nitrification est très faible sous la forêt native (< 2% dans tous les cas), (figure VII/1.V). Sous épicéa, le taux de nitrification augmente au cours de l'incubation, cependant, ces derniers demeurent relativement faibles (< 12 %). La fraction <50 µm est celle qui nitrifie le moins. Sous hêtraie, on note une nitrification nettement supérieure à celle sous épicéa. Au cours de l'incubation, les taux de nitrification sont multipliés par 8 pour les agrégats moyens (50 – 200 µm) et par 4 pour les agrégats grossiers (200 – 2000µm), ce qui correspond respectivement à 46 et 43 %.

Au cours de l'incubation, les quantités des éléments minéraux solubles baissent globalement tel qu'illustré dans la figure VII/1.VI pour le magnésium (Mg), de plus, la fraction < 50 µm est la fraction la plus riche en éléments minéraux hydrosolubles, quelle que soit l'essence.

D'autres composés tel les phénols, les polysaccharides et les sucres réducteurs ont été suivis au cours de ces incubations (tableau VI/1.4) et l'ensemble des résultats de cette étude est en cours d'exploitation. On peut toutefois déjà souligner que certains composés phénoliques, notamment l'acide ferrulique et le syringaldéhyde sont absents sous le peuplement de hêtre alors qu'on les retrouve sous la forêt native et sous la plantation d'Épicéa.

Tableau VII/1.4 : récapitulatif de l'expérience d'incubation des fractions d'agrégats de sols

Période d'incubation (jour)	Fractions	Analyses déjà réalisées	Analyses à réaliser
To	<ul style="list-style-type: none"> • < 2000 µm • 2000 – 200 µm • 200 – 50 µm • < 50 µm 	<ul style="list-style-type: none"> • Extraction des composés hydrosolubles • Dosage des composés phénoliques • Dosage des polysaccharides réducteurs et totaux • Cations majeurs hydrosolubles • COD 	<ul style="list-style-type: none"> • Anions hydrosolubles • NO3 et NH4 • CEC • C et N total • pH
T10	<ul style="list-style-type: none"> • < 2000 µm • 2000 – 200 µm • < 50 µm 	<ul style="list-style-type: none"> • Extraction des composés hydrosolubles • Dosage des composés phénoliques • Dosage des polysaccharides réducteurs et totaux • Cations majeurs hydrosolubles • COD 	<ul style="list-style-type: none"> • Anions hydrosolubles • NO3 et NH4
T20	<ul style="list-style-type: none"> • < 2000 µm • 2000 – 200 µm • < 50 µm 	<ul style="list-style-type: none"> • Extraction des composés hydrosolubles • composés phénoliques • Cations majeurs hydrosolubles 	<ul style="list-style-type: none"> • Anions hydrosolubles • NO3 et NH4 • Dosage des composés phénoliques • Dosage des polysaccharides réducteurs et totaux • COD
T30	<ul style="list-style-type: none"> • < 2000 µm • 2000 – 200 µm • 200 – 50 µm • < 50 µm 	<ul style="list-style-type: none"> • Extraction des composés hydrosolubles • Dosage des composés phénoliques • Dosage des polysaccharides réducteurs et totaux • Cations majeurs hydrosolubles • COD 	<ul style="list-style-type: none"> • Anions hydrosolubles • NO3 et NH4 • CEC • C et N total • pH

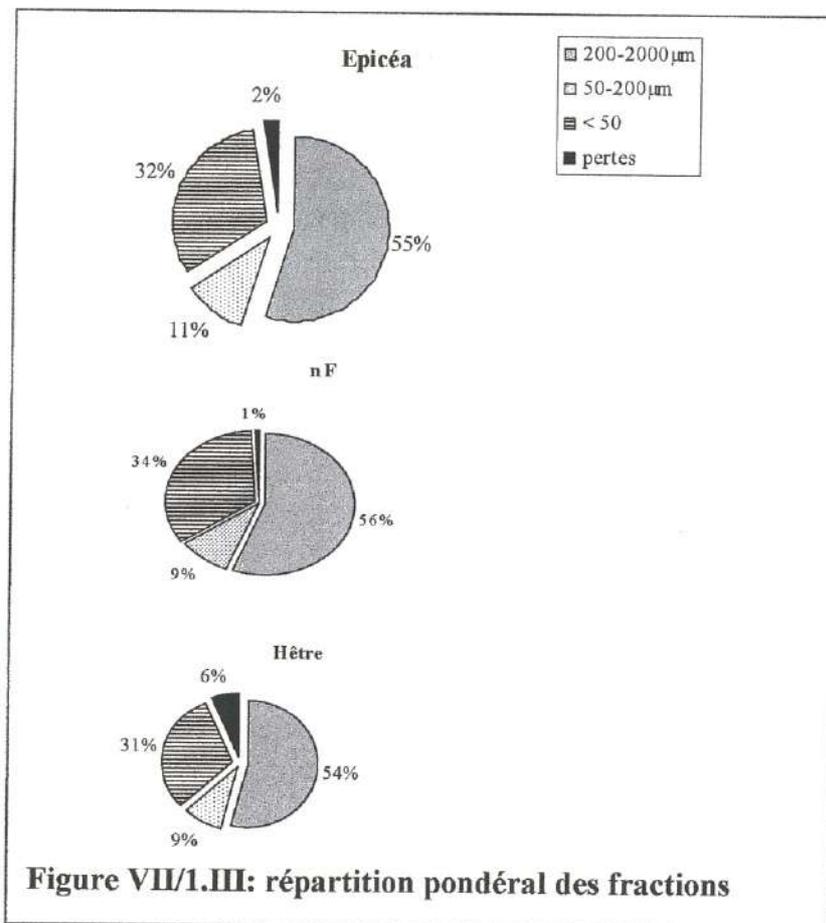


Tableau VII/1.5 : teneur du carbone total dans les fractions d'agrégats de sol

essence	nF		Hêtre		Epicéa	
	Ct (%)	C/N	Ct (%)	C/N	Ct (%)	C/N
0 -2000	13,17	17,76	6,66	17,82	9,36	19,37
200-2000	10,48	19,43	6,95	22,93	7,35	22,31
50-200	13,66	15,51	11,82	17,78	10,09	18,71
<50	14,32	15,99	10,54	15,53	10,43	17,06

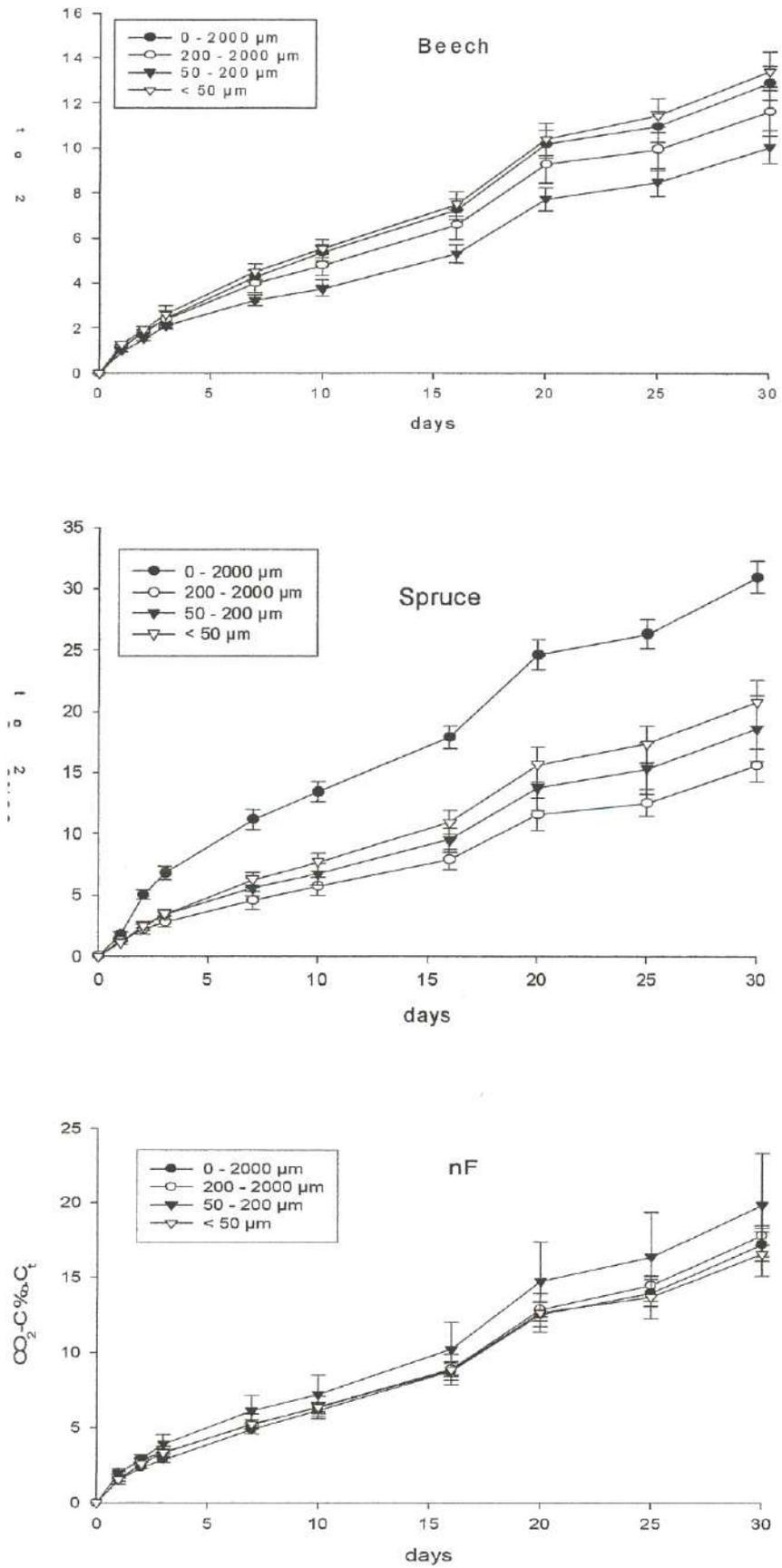


Figure VII/1.IV: taux cumulé de minéralisation du carbone dans les fractions d'agrégats de sol.

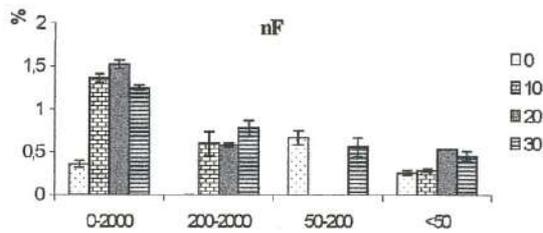
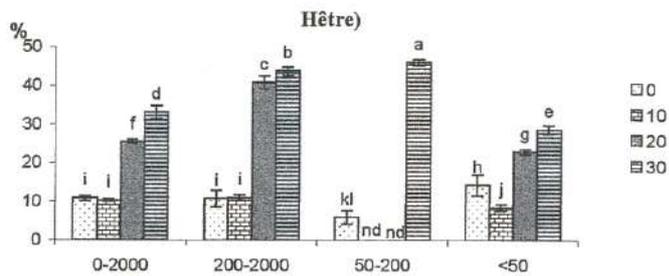


Figure VII/1.V: taux de nitrification dans les fractions d'agrégats de sol
(Pour la fraction 50-200, les analyses ont été effectuées avant et après incubation)

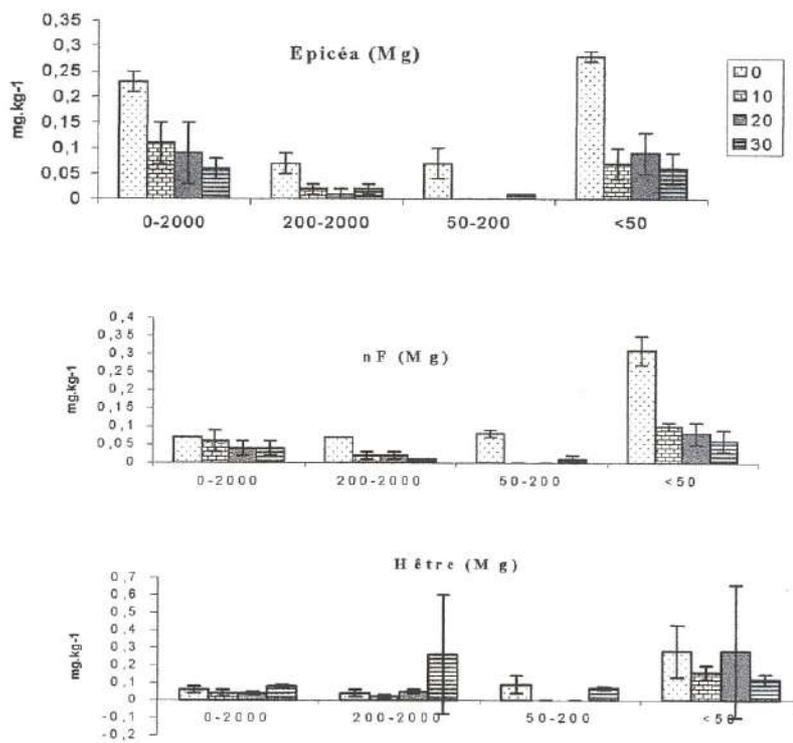
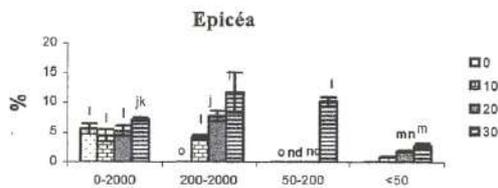


Figure VII/1.VI: teneur en Mg dans les fraction d'agrégats de sol (pour la fraction 50-200, les analyses ont été effectuées avant et après incubation)

Les résultats de ce travail soulignent la divergence de comportement pour la minéralisation du carbone et de l'azote et la mobilité des éléments minéraux entre les jeunes plantations de hêtre et d'épicéa et entre la hêtraie native et la jeune hêtraie. Cette divergence se confirme au niveau des différentes fractions d'agrégats. Le couplage minéralisation du carbone et de l'azote apparaît donc divergent. Paradoxalement le carbone organique des sols à stocks élevés (forêt native et épicéa) se minéralise bien dans les premières phases d'incubation alors que l'azote s'y minéralise préférentiellement au stade ammonification. C'est l'inverse pour la jeune hêtraie et le Douglas. La dynamique des éléments minéraux concerne préférentiellement Fe et Al sous la forêt native et l'épicéa, et les alcalino-terreux et alcalins sous jeune hêtraie, suggérant une mobilisation de nature organo-minérale sous la forêt native et l'épicéa, qui pourrait être liée à la nitrification sous jeune hêtraie. Ces résultats seront précisés par les analyses et expériences complémentaires en cours. Ce travail et sa suite devraient aussi permettre de mieux appréhender les processus qui sous-tendent la biodégradation des matières organiques sous les peuplements étudiés, la minéralisation de C et N, la dynamique des éléments nutritionnels et de faire ressortir les indicateurs pertinents de l'effet des essences.

Références bibliographiques

Andreux F., Bruckert S., Correa A. et Souchier B. 1980 Sur une méthode de fractionnement physique et chimique des agrégats des sols : origines possibles de la matière organique des fractions obtenues. C.R. Acad. Sc. Paris, 291 D, 381-384.

Berthelin J., Munier-Lamy C., Portal J.-M. and Toutain F.- 1999 : Physico-chemical characterization, reactivity and biodegradability of soil natural organic matter. *In* : **"Bioavailability of organic xenobiotics in the environment. Practical consequences for the environment"**, Baveye Ph., Block J.-C., and Goncharuk V.V. (eds), Nato-Asi Series, 2/64, Kluwer Acad. Pub, Dordrecht, Netherlands, pp.251-296. (Proc ,Prague, Czech Republic, 18-29 August 1997).

Toutain F.-1987 Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance. Biol. Fertil. Soils, 3, 31-39.

Wedraogo F.X., Belgly G. and Berthelin J.-1993 Seasonal nitrification measurements with different species of forest litter applied to granite- sand- filled lysimeters in the field. Biol. Fertil. Soils, 15, 28-34.

Sous-chapitre VII/2

Influence de l'essence forestière sur la minéralisation brute et nette de l'azote.

Bernd ZELLER, Etienne DAMBRINE, Morgan KUNZE, Judicaël MOUKOUMI, Séverine BIENAIME, INRA Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers 54280 Champenoux
Colette MUNIER-LAMY, UMR Limos-UHP Nancy
Sylvie RECOUS, Agronomie INRA Laon

1- Introduction

Dans les sols forestiers, l'azote minéral est essentiellement fourni au sol par les dépôts atmosphériques et la minéralisation d'azote organique, car la pratique de la fertilisation azotée est très rare.

Les bactéries, les champignons et certains animaux sont capables de transformer l'azote organique en ammonium. L'ammonium peut être oxydé en nitrate par des bactéries chémoautotrophes, utilisant le CO₂ comme source de C. Ces bactéries nitrifiantes autotrophes sont généralement considérées comme acido-sensibles. Certains organismes nitrifiants des sols très acides sont hétérotrophes et utilisent le C organique comme source de C (de Boer et Kovalchuk 2001; Brierley et al., 2001). Des champignons en particulier, dans les sols forestiers acides et riches en carbone, pourraient transformer directement l'azote organique en nitrate (De Boer & Kovalchuk 2001) mais l'importance de ce processus est encore discutée. La production nette de nitrate dans les humus forestiers est positivement reliée au pH et négativement au rapport C/N, qui définit la disponibilité relative de l'azote et du carbone (Persson et al., 2000). Par contre, dans les horizons minéraux, ces relations sont moins claires. En effet, si le nitrate est présent dans la plupart des sols forestiers dont le pH est neutre ou faiblement acide, et dont le rapport C/N prend une valeur modérée (<15), sa présence ou son absence est beaucoup plus aléatoire, et encore mal expliquée dans les sols très acides à C/N élevé. Une longue série d'observations montre une forte influence des espèces végétales sur la nitrification. Il a été reconnu de longue date que le nitrate est plus abondant sous feuillus que sous résineux, cette différence a été mise au crédit de la meilleure biodégradabilité des litières de feuillus. Les dépôts atmosphériques d'azote sont à l'inverse plus élevés sur les feuillages sempervirents (Nys 1987). Des comparaisons rigoureuses sur le même sol montrent que les essences feuillues, par rapport aux résineux, et l'âge du peuplement favorisent généralement la nitrification dans les sols (Côté et al., 2000, Jussy et al., 2002; Ranger et al., 2003). Des composés inhibant la nitrification ont été isolés (Northrup et al., 1995) dans les litières de Pin sylvestre, mais l'influence de tels composés n'a pas été mise en évidence chez d'autres essences forestières. Les coupes rases en forêt et plus généralement les perturbations augmentent les taux de nitrate dans les sols. Dans les savanes tropicales, les graminées exercent une forte inhibition de la nitrification, levée dans les plantations d'eucalyptus (Nzila et al., 2003, Hamilton & Frank 2001; Lata et al. 1999). La quantité d'ammonium est augmentée dans la rhizosphère par rapport au sol global (Schöttelndreier & Falkengren-Grerup 1999; Colin Belgrand et al., 2002) mais pas la nitrification.

Comme le nitrate, produit par nitrification, ou apporté par les pluies ou dépôts secs, est facilement lixiviable, car non retenu sur le complexe absorbant des sols, l'écosystème forestier doit 'gérer' au mieux ce pool sous peine de voir se réduire son stock d'azote organique, et donc sa fertilité.

La lixiviation de nitrate s'accroît généralement lorsque le peuplement forestier vieillit (Stevens et al., ; Nys, 2002, Dambrine et Ranger., 2002) et cette élévation avec l'âge a été mise en relation avec l'augmentation des dépôts secs d'azote, tandis que les besoins diminuent. Le lessivage de nitrate de sols forestiers est fortement corrélé aux apports

atmosphériques azotés (Gundersen et al., 1998), et à une nitrification nette positive. On sait par ailleurs que le drainage d'azote à la base du sol est négativement corrélé au C/N de l'humus lequel est lié au flux d'azote déposé dans les litières, mais peu au C/N des horizons minéraux (Gundersen et al., 1998). L'utilisation agricole ancienne de sols acides actuellement forestiers influence très positivement la nitrification par rapport à des sols n'ayant jamais été cultivés, (Jussy et al., 2001). Cette "mémoire" pourrait être liée à ce que la communauté microbienne nitrifiante installée lors de la phase agricole perdurerait après l'installation de la forêt et des processus d'acidification qui y sont associés.

Il importe donc de connaître ces mécanismes de contrôle biologique de la minéralisation et de la nitrification.

La minéralisation nette représente la résultante de la transformation brute d'azote organique en azote ammoniacal et de l'immobilisation brute d'azote minéral sous forme d'azote microbien. De même on peut définir la nitrification brute comme la production d'azote nitrique, à laquelle s'oppose l'immobilisation d'azote nitrique. On accède au taux de minéralisation brute en mesurant la dilution isotopique d'un apport de $^{15}\text{NH}_4$ par le $^{14}\text{NH}_4$ provenant de la minéralisation d'azote organique. On mesure la nitrification brute en mesurant la dilution isotopique d'un apport de l'isotope $^{15}\text{NO}_3$ ou la production de $^{15}\text{NO}_3$ à partir d'un apport de $^{15}\text{NH}_4$. Le traitement mathématique des données expérimentales a été initialement formulé sous la forme d'un système d'équations par Kirkham et Bartholomew, 1954 in Barraclough (1991) et plus récemment par Mary et Recous (1993) et Mary, (1998), et Müller et al. (2004), sous la forme de modèles de calcul des flux bruts d'azote. Ces méthodes ont été largement utilisées pour les sols agricoles, mais encore peu dans les milieux forestiers.

Hart et al., (1994) puis Stark et Hart (1997) ont mesuré une nitrification brute faible mais significative intégralement compensée par l'immobilisation brute dans les sols de nombreuses forêts primaires de l'Ouest des Etats Unis, à C/N souvent élevé (>20) où le nitrate est très généralement absent. Ainsi, ils démontrent que l'absence de nitrate dans ces sols forestiers, qui reçoivent des dépôts atmosphériques d'azote très faibles, est liée à la rapidité de son turnover, plus qu'à l'inhibition de la nitrification. Inversement Tietema (1998), montre que l'absence de nitrate dans certains humus bruts de podzols à C/N très élevés résulte de l'absence d'activité nitrifiante. Dans des sols nitrifiants, de nombreux auteurs montrent que les taux de minéralisation et d'immobilisation brute sont souvent proches, et élevés par rapport aux flux nets.

La différence entre les taux de nitrification brute mesurés par dilution isotopique d'un apport de l'isotope $^{15}\text{NO}_3$ ou par enrichissement en $^{15}\text{NO}_3$ à partir d'un apport de $^{15}\text{NH}_4$ peut s'expliquer par des hétérogénéités de transfert du $^{15}\text{NH}_4$ dans les agrégats, ou par l'existence d'une communauté nitrifiante hétérotrophe utilisant directement l'azote organique (Müller et al., 1994; Matheson et al., 2003; Pedersen et al., 1999). Cette controverse est l'objet de nombreux articles récents (De Boer & Kovalchuk 2001, Luxhoi et al., 2003).

La relation entre minéralisation brute de l'azote et du carbone du sol a été étudiée par Hart et al., 1994 au cours d'une incubation d'un an au laboratoire d'un sol (C/N : 28) dont le nitrate est absent sur le terrain (« non nitrifiant » d'après les mesures de nitrification nette). Ils observent que la production de CO_2 est positivement corrélée à la minéralisation et à l'immobilisation brute, et que l'apparition de nitrate en fin d'incubation suit une longue accumulation de NH_4 , et une forte diminution de la biomasse et du dégagement de CO_2 . Ils en déduisent que minéralisation et immobilisation brutes d'azote sont favorisées par la consommation d'un pool de carbone « facilement minéralisable », et qu'en son absence, les produits de la minéralisation s'accumulent et donnent naissance à du nitrate. Tietema (1998), dans cinq humus à C/N élevés (25-30), « non ou peu nitrifiants », et Bengtsson et al., (2003) observent la même relation linéaire entre minéralisation brute de l'azote et du carbone.

Cette technique a été appliquée sur le site expérimental de Breuil qui permet de comparer, sur une surface de sol homogène, l'effet de divers peuplements forestiers sur la minéralisation et la nitrification d'azote. L'objectif est de clarifier les premières observations sur ce site où la nitrification nette apparaît sous les plantations mais pas sous la forêt native.

2 - Matériels et méthodes

2.1 Site et échantillonnage

Le peuplement initial est un taillis-sous-futaie dont les réserves sont constituées par du hêtre et du chêne. Le sol est un Alocrisol typique présentant un horizon brun-chocolat irrégulier de type BPh, signe d'une micropodzolisation de surface. Il est acide ($4 < \text{pH} < 4,7$) et désaturé ($\text{S/T} < 10\%$). L'humus est un moder. Des plantations de cinq essences différentes ont été réalisées en 1976 après coupe à blanc d'une partie du taillis-sous-futaie et andainage des rémanents. Le Hêtre (*Fagus sylvatica*), le Chêne sessile (*Quercus petraea*), l'Épicéa commun (*Picea abies*), le Douglas (*Pseudotsuga menziesii*) et le Pin laricio (*Pinus laricio*) ont été plantés dans une zone cartographiée comme homogène sur le plan pédologique (Bonneau *et al.*, 1977). Actuellement, les humus sont de type mull acide, leur morphologie et la quantité de matière organique stockée sont faiblement influencées par le type de végétation.

En quatre points différents de chaque peuplement, environ 2,5 kg de sol ont été prélevés pour les six peuplements étudiés (Hêtre natif VH, plantations jeunes de Hêtre JH, Chêne JC, Douglas D, épicéa E et Pin laricio P), considérés comme homogènes et représentatifs du peuplement. Ces prélèvements se font dans l'horizon A1 (0-5 cm) en écartant la litière et l'horizon BPh. Les sols ont été conservés à 4°C à l'obscurité.

Les caractéristiques moyennes du sol de la forêt native sont présentées dans le tableau suivant (tableau VII/2.1). Les caractéristiques précises des sols induites par les différentes plantations sont présentées au chapitre III.

Profondeur cm	Corg %	Norg %	Granulométrie %			pH eau	K ech	Ca ech	Al ech
			A	L	S				
0-5 cm	7,37	0,39	18,8	20,4	60,8	3,8	0,41	0,27	6,5
5-10 cm	4,02	0,21	16,0	19,9	64,1	4,2	0,22	0,08	5,8
10-15 cm	3,26	0,18	14,2	20,9	64,9	4,5	0,15	0,02	4,6
15-25 cm	2,41	0,13	15,4	22,7	61,9	4,6	0,11	0,04	3,5
25-40 cm	1,45	0,08	16,4	23,5	60,2	4,5	0,08	0,01	2,7
40-55 cm			16,2	23,0	60,8	4,5	0,08	0,02	2,7
55-70 cm			16,7	22,9	60,4	4,5	0,08	0,01	2,8

2.2 Minéralisation nette de l'azote

Les sols des six peuplements ont été tamisés à 4 mm puis incubés à 15°C du 18 janvier au 1er mars. De nouvelles mesures de minéralisation nette de l'azote et du carbone après apport d'azote minéral ont ensuite été réalisées du 27 février au 2 avril. Deux échantillons de sol de la forêt native ont reçu une solution de $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ pour l'un et une solution de NO_3NH_4 pour l'autre, afin de vérifier si la disponibilité en azote modifiait la minéralisation. L'humidité

pondérale est mesurée après séchage à 105°C pendant 48 heures. Toutes les deux semaines NH₄ et NO₃ sont extraits de 12 g de sol par 60 ml d'une solution de K₂SO₄ à 0,5 M après agitation pendant une heure dans des tubes de centrifugation de 100 ml, et centrifugation à 3000 tours/min. Les extraits sont filtrés (filtres papier sans cendres) et conservés à 4°C. L'azote minéral (nitrate et ammonium) est dosé par colorimétrie. Quatre répétitions sont effectuées par peuplement (24 échantillons au total et quatre témoins de solution pour les dosages).

2.3 Minéralisation nette du carbone

Vingt cinq grammes des différents sols sont placés dans 24 flacons de 500 ml (4 répétitions par type de sol), bouchés hermétiquement, et mis à incuber à 15°C. Tous les trois jours et pendant 30 jours, le gaz est prélevé dans le flacon à l'aide d'une seringue de 5 ml, et le CO₂ est dosé par infra-rouge. Toutes les semaines, les flacons sont débouchés sous une hotte pour les ventiler pendant 30 min à 1 heure afin de maintenir les sols dans des conditions non limitées par le manque d'oxygène ou la saturation en CO₂. Le taux moyen de minéralisation de CO₂ est calculé comme la moyenne des taux mesurés par période de 3 jours.

2.4 Mesure de la biomasse microbienne

La mesure de la biomasse microbienne a été effectuée par la méthode de fumigation-extraction (Jenkinson et Powlson, 1976; Nicolardot et Chaussod, 1986). Cette méthode consiste à comparer deux séries d'échantillons, l'une ayant subi une fumigation au chloroforme tuant les micro-organismes et l'autre non fumigée. La fumigation a été réalisée sous vide pendant 24 heures avec du chloroforme sans éthanol sur 12 g de sol humide. L'azote minéral est extrait au K₂SO₄ (0,5 M), des échantillons fumigés et non fumigés, puis dosé suivant les protocoles expliqués précédemment.

2.5 Principe de la méthode de dilution isotopique

Si l'intervalle de temps est suffisamment court pour permettre à tous les processus d'être décrits par une cinétique d'ordre zéro, les relations qualitatives entre taux de minéralisation, taux de prélèvement du pool et diminution de l'abondance isotopique du compartiment peuvent être exprimées en termes quantitatifs (Kirkham et Bartholomew, 1954) :

$$m = - \Delta A / \Delta \tau \cdot \ln (e_{a2} / e_{a1}) / \ln (A_2 / A_1)$$

A_x : quantité d'ammonium échangeable au temps t_x (moles);

e_{ax} : excès isotopique du pool d'ammonium au temps t_x (atomes %);

t : temps;

m : taux de minéralisation brute (mg N. kg sol⁻¹. j⁻¹).

On peut exprimer cela de la même manière pour le compartiment nitrate :

$$n = - \Delta N / \Delta \tau \cdot \ln (e_{n2} / e_{n1}) / \ln (N_2 / N_1)$$

N_x : quantité de nitrate au temps t_x (moles);

e_{nx} : excès isotopique du pool de nitrate au temps t_x (atomes %);

n : taux de nitrification brute (mg N. kg sol⁻¹. j⁻¹)

Ces formules sont à la base du modèle FLUAZ (Mary et Recous 1993; Mary et al., 1998) qui complète les équations analytiques de Kirkham et Bartholomew (1954) par des équations complémentaires destinées à tenir compte d'autres flux (reminéralisation, dénitrification et volatilisation) et des pools de ¹⁵N dans la biomasse microbienne et dans l'azote organique. Le code combine deux méthodes :

- Une méthode numérique pour résoudre les systèmes différentiels définis en appliquant les équations d'équilibre de masse au modèle (deux équations par pool : une pour N total et une pour N marqué).

- Une méthode d'ajustement non linéaire pour calculer les flux d'azote inconnus. Cette méthode nécessite de fournir des estimations initiales des valeurs des paramètres à optimiser.

2.5 Protocole expérimental

Une fraction des sols, conservés à 4°, a été mise à 15° une semaine avant l'expérience. 10 g de sol de tous les peuplements, tamisés à 2 mm, ont été étendus sur des plateaux plastiques de 15*20 cm de façon à ce que l'épaisseur de sol soit homogène et ne dépasse pas quelques mm, suivant le protocole utilisé en routine pour les sols agricoles à l'INRA de Laon. Ces sols ont été pulvérisés avec des solutions marquées le 9 avril. L'apport d'azote marqué est effectué sous les formes $^{15}\text{NH}_4\text{NO}_3$ et $\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$ à 10 % d'excès isotopique pour les six peuplements en utilisant un brumisateuse manuel produisant de très fines gouttelettes. Les mesures sur tous les peuplements ont été réalisées au cours d'une incubation du 9 au 11 avril. Le reste des sols a été conservé à la température de 15°. Une deuxième série de mesures a été effectuée sur les sols de forêt native et de la plantation de hêtre, dont les comportements étaient très différents, après deux semaines entre le 23 et le 26 avril. L'extraction de l'azote minéral (NH_4 et NO_3) et de l'azote organique de sols est faite à *in situ*, immédiatement après pulvérisation, puis après deux jours d'incubation à 15° (t1). Comme toutes les extractions ne peuvent être effectuées en même temps, les sols en attente sont congelés brutalement dans l'azote liquide, puis conservés à -20°C, puis décongelés à la température ambiante avant extraction. Pour les extractions, on effectue une première agitation d'une heure et une première extraction, suivie de trois lavages successifs d'une demi-heure d'agitation. Les distillations et les dosages par colorimétrie se font sur les extraits de la première extraction.

Après distillation et séchage des extraits, les quantités d'N-NH₄ et N-NO₃ issus de la première extraction et de N organique du culot de lavage et leurs abondances isotopiques respectives sont mesurées par spectrométrie de masse.

3 - Résultats et discussion

3.1 Teneur en C et N

Les litières de la forêt native et de la pinède présentent les C/N les plus élevés (environ 48). Le C/N de la litière du Douglas est le plus bas. Les mesures de C/N dans l'horizon A₁, par contre, ne montrent pas de différence sensible entre les peuplements (21-22) ce qui illustre le mélange lié à l'andainage lors de la préparation du terrain précédant les plantations, et la persistance des caractères de l'ancien sol de taillis sous futaie. Les teneurs en carbone et en azote dans l'horizon A₁ sont les plus élevées dans la forêt native. Elles décroissent dans les jeunes peuplements dans l'ordre : hêtre>Pin laricio>épicéa=Douglas>chêne (tableau VII/2.2).

Peuplement	Horizon	C %	N %	C/N	H %
Forêt native	OL	50,4	1,1	48,0	
	A1	6,6	0,3	22,9	0,52
chêne	OL	49,4	1,5	34,1	
	A1	3,5	0,2	21,7	0,38
hêtre	OL	50,0	1,5	33,1	
	A1	6,1	0,3	21,9	0,52
épicéa	OL	49,8	1,6	31,7	
	A1	4,7	0,2	21,3	0,37
Douglas	OL	48,1	2,0	24,3	
	A1	4,7	0,2	22,3	0,35
Pin laricio	OL	50,7	1,1	48,3	
	A1	5,7	0,3	21,1	0,41

Tableau VII/2.2. Teneurs en C et N, et C/N des horizons OL (litière) et A1 et humidité pondérale (H) avant incubation des A₁ des six peuplements.

3.2 - Minéralisation nette d'azote et de carbone, et biomasse microbienne

Sans apport azoté, la minéralisation d'azote et de carbone augmentent linéairement avec le temps. Le sol de la forêt native (VH) se distingue des plantations par une production nette d'azote minéral par g d'azote plus faible, une nitrification nette nulle et une minéralisation du carbone par g de carbone plus forte (tableau III/3.3). La minéralisation nette de carbone et d'azote dans les plantations varie relativement peu. Les sols sous les plantations de feuillus et de la pinède nitrifient près de 100 % de l'azote minéralisé. Les sols sous douglas et épicéa nitrifient moins avec des taux de nitrification moyens respectifs de 34 % et 18 %. On remarque que, parmi les plantations, le sol de la pessière a un comportement proche de celui de la vieille hêtraie, puisqu'il nitrifie le moins et minéralise le plus de carbone et d'azote.

L'apport d'azote entraîne une immobilisation nette d'azote ou une forte réduction de la minéralisation d'azote par rapport au témoin pendant les deux premières semaines, puis la minéralisation reprend de manière comparable dans tous les peuplements. Les taux de minéralisation du carbone et de l'azote sans apport et avec apport de solutions azotées, calculés sur la deuxième quinzaine de jours de mesure, sont donnés au tableau VII/2.3.

L'apport de solutions azotées n'augmente pas le taux de nitrification du sol de la forêt native tandis que le taux de minéralisation du carbone diminue sensiblement dans la vieille hêtraie et les plantations de hêtre, d'épicéa et de pin. On remarque que la forme de l'apport d'azote n'a pas de conséquences.

Les quantités d'azote dans la biomasse microbienne des sols de la forêt native (145 mg.kg⁻¹) et de la plantation de Douglas (135 mg.kg⁻¹) sont proches, et plus élevées que celles des autres plantations.

Peuplement	minéralisation			Vitesse de minéralisation			Vitesse de minéralisation		
	C	N	Nitrification	C	N	Nitrification	C	N	Nitrification
	$\mu\text{g C g C}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	$\mu\text{g N g N}^{-1} \text{ jour}^{-1}$		$\mu\text{g C g C}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	$\mu\text{g N g N}^{-1} \text{ jour}^{-1}$		$\mu\text{g C g C}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	$\mu\text{g N g N}^{-1} \text{ jour}^{-1}$	
			(+NH ₄ SO ₄)			(+NH ₄ NO ₃)			
Forêt native	212	163	11	125	400	9	123	249	0
hêtre	129	466	466	94	649	275	81	481	358
chêne	123	352	352	177	1161	36	148	1013	181
Douglas	121	323	135	122	950	53	120	579	193
Pin laricio	104	404	368	75	355	166	67	318	178
Épicéa	181	519	82	137	649	35	129	1241	240

Tableau VII/2.3 : Variation de la minéralisation de C, et de la nitrification des sols de la forêt native et des plantations (horizon A1 0-5 cm) incubés à 15°C avant et après l'application de deux fertilisants azotés (NH₄SO₄ or NH₄NO₃). La minéralisation de C a été calculée pour la période d'incubation complète (4 semaines) ; la minéralisation de N a été calculée pour une période de deux semaines.

3.3 Minéralisation brute

Les quantités de ¹⁵N immobilisé dans la fraction organique des sols n'est pas détectable en raison du trop faible excès isotopique utilisé.

La minéralisation brute d'azote est calculée d'après Kirkham et Bartholomew (1954) à partir de la dilution isotopique du ¹⁵NH₄. Elle est très faible dans la forêt native, faible dans la jeune hêtraie et nettement plus élevée dans les autres peuplements (**tableau VII/2.4**). L'immobilisation brute d'ammonium est très faible (<3% de la minéralisation brute) dans la forêt native et la hêtraie, et faible dans les autres plantations (<10%). La nitrification nette calculée sur les deux jours d'incubation est négligeable dans la forêt native, faible dans les plantations sauf dans la hêtraie.

peuplements	m	n	ia	n	in
mg N kg sol ⁻¹ jour ⁻¹					
Forêt native	1.330	0.06	0.026	0.402	0.039
plantations					
Hêtre	2.054	2.103	0.066	1.571	0.221
Chêne	7.940	0.868	0.293	2.322	0.065
Douglas	8.497	0.310	0.323	4.770	0.287
Pin	4.185	0.555	0.129	5.825	0.303
Épicéa	6.428	0.108	0.464	2.172	0.196

Tableau VII/2.4 : Minéralisation brute de l'azote dans les sols des Breuil calculé d'après Barraclough 1991. (m = minéralisation, n = nitrification, ia = organisation de l'ammonium en utilisant l'ajout de ¹⁵NH₄, n = nitrification en utilisant l'ajout de ¹⁵NO₃). La faible valeur de n est liée au faible marquage du pool de l'ammonium.

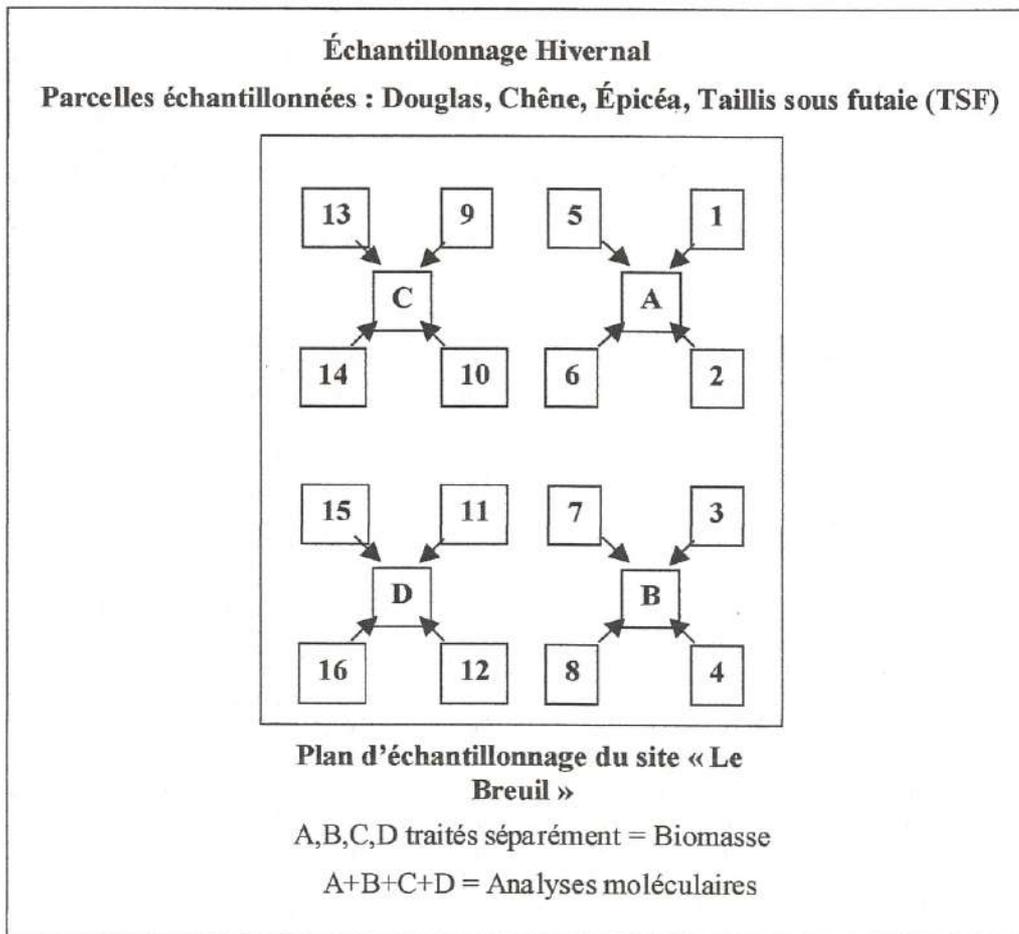


Figure VIII-I : Plan d'échantillonnage dans chaque parcelle.

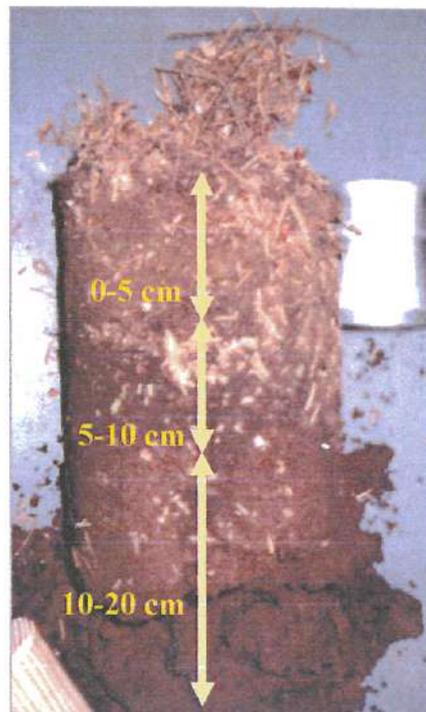


Figure VIII.II : Exemple de prélèvement en profondeur du sol.

3-La biomasse microbienne

Dans le sol, la matière organique peut être assimilée à 3 compartiments. La MO Vivante ou biomasse microbienne qui est la fraction vivante de la matière organique, la MO Labile constituée d'éléments organiques de genèse récente, et enfin la MO Stabilisée ou humus représentant la plus grande partie de ce pool de matière organique. La biomasse est un élément essentiel de ce compartiment sol, car elle intervient à la fois comme agent de transformation (par la synthèse et la dégradation d'éléments) et comme compartiment en jouant le rôle de source et puits d'éléments. Il est donc intéressant d'estimer la taille de cette biomasse afin de chiffrer les éléments stockés dans les microorganismes et d'évaluer par la suite les variations de ce stock.

La mesure de cette biomasse microbienne a été effectuée par la méthode biocidale de fumigation au chloroforme et extraction directe. Après homogénéisation du sol par tamisage, des échantillons témoins sont traités par extraction au K_2SO_4 et dosage du carbone soluble. Ensuite, des échantillons fumigés 16 h avec des vapeurs de chloroforme sont traités de la même façon, et la différence entre les échantillons fumigés et les échantillons témoins renseigne sur la biomasse microbienne en mg de carbone par kg de sol.

Essence forestière	Biomasse-C mgC/kg sol*		Biomasse-C % C org*	
	0-5 cm	5-10 cm	0-5 cm	5-10 cm
Forêt native	861. ^a ± 221.8	373. ^c ± 55.8	1.13 ± 0.07	0.87 ± 0.07
Chêne	833. ^a ± 150.7	451. ^c ± 77.7	1.24 ± 0.1	0.92 ± 0.09
Epicéa	773. ^{a,b} ± 56.2	373. ^c ± 22.8	1.11 ± 0.21	0.96 ± 0.09
Douglas	699. ^b ± 83.4	312. ^d ± 37.5	0.91 ± 0.1	0.79 ± 0.06

* Moyenne ± déviation standard de 3 répétitions.

Les lettres en exposant indiquent des différences significatives à $p < 0.05$.

Tableau VIII.1. Biomasse microbienne du sol sous chaque essence forestière aux profondeurs 0-5cm et 5-10 cm.

En valeur absolue (Tableau VIII.1), la biomasse microbienne est comprise entre 699 et 860 mg C/kg à 0-5 cm et entre 311 et 450 mg C/kg à 5-10 cm. La biomasse microbienne en valeur relative est comprise entre 0,8 et 1,24 % du $C_{org. total}$ ce qui est une valeur faible pouvant s'expliquer par le pH acide (pH_{eau} compris entre 3,5 et 4,6) et le rapport C/N élevé de la matière organique présente (compris entre 18 et 20).

Les résultats montrent que :

- quelle que soit l'essence, la biomasse microbienne diminue de façon significative avec la profondeur et cela en valeur absolue et en valeur relative.
- qu'entre les essences, il n'y a pas de différence de biomasse pour l'épicéa, le chêne et le TSF mais la biomasse est toujours plus faible dans le sol sous douglas. Ceci est d'autant plus significatif en valeur relative et en profondeur.

En conclusion de cette première partie, nous avons une biomasse faible qui peut s'expliquer par le pH acide et le rapport C/N élevé du sol mais également un effet de l'essence sur l'abondance des microorganismes, illustré essentiellement par la biomasse plus faible sous Douglas.

4- Structures des communautés microbiennes

L'analyse de la structure génétique des communautés fongiques et bactériennes a été effectuée par la technique **RISA** (ou *Ribosomal Intergenic Spacer Analysis*). Cette approche consiste, après extraction *in situ* de l'ADN des communautés microbiennes à l'amplification

IV- SYNTHESE DES TRAVAUX

IV.1- Structuration des communautés biologiques

IV-I 1 Les peuplements forestiers

La forêt native est un taillis sous futaie vieillissant, dont la partie taillis, non exploitée depuis plusieurs rotations, est en régression importante, lui conférant une structure de type taillis sous futaie en conversion vers une futaie ouverte (environ 175 tiges par ha de hêtre de diamètre moyen 50 cm, et de chêne de diamètre moyen 35 cm), avec des bois morts laissés sur pied.

Ce sont précisément ces peuplements dont la productivité a fortement diminué suite à une exploitation intensive pour le bois de feu, en particulier au cours du XIX^e siècle, qui ont été enrésinés après la deuxième guerre mondiale pour résorber le déficit de la filière bois. A cette altitude de basse montagne, et sur des sols relativement pauvres, l'enrésinement est une alternative très intéressante pour la production forestière. La préservation de la qualité des sols pour ses fonctions écologiques (biodiversité) et environnementales (maintien de la qualité des eaux de surface) nécessite un équilibre des aménagements de l'échelle locale à l'échelle régionale, cette dernière est hors du propos de cette étude locale. La question du mélange d'essence sera abordée plus loin, mais aucun peuplement mélangé n'a été installé au niveau des plantations, ce qui est bien entendu regrettable, car dès les années 70 la question du mélange se posait, en particulier pour éviter la dégradation des humus (Bonneau, 1973 ; RFF XXV-4 : 259-268).

Les plantations ont été réalisées avec un objectif principal de production : les essences introduites représentaient les principales essences utilisées dans la forêt de production, chêne et hêtre pour les feuillus et épicéa Douglas, pin et sapin pour les résineux. Leur structure est mono-spécifique et équiennne. La densité de plantation était de 15000 plants.ha⁻¹ pour les feuillus, et 1600 plants.ha⁻¹ pour les résineux.

En 2000, les peuplements n'avaient pas été éclaircis et les bois morts étaient restés sur place. La densité des peuplements était la suivante : environ 1000 tiges.ha⁻¹ pour les résineux, de 3000 pour le chêne et de 6000 pour le hêtre.

Une éclaircie a été réalisée pour que ces peuplements aient une structure conforme aux normes sylvicoles en vigueur. L'éclaircie a été adaptée aux peuplements : mixte systématique et sélective dans les peuplements résineux à croissance rapide (épicéa et Douglas), sélective pour les autres peuplements. Une seconde éclaircie est programmée afin d'homogénéiser les peuplements résineux. Il ne faut pas perdre de vue que plus le peuplement est dense, plus l'effet de l'essence est exacerbé, et qu'une façon de limiter cet effet est de diminuer la densité des peuplements. Les fortes éclaircies laissent l'énergie et l'eau arriver au sol, diminuent l'effet litière et rhizosphère, laissent une place pour la végétation spontanée dont le contrôle peut être spécifique sur le contrôle des populations microbiennes, nitrifiantes en particulier [Lata, Durand, Lensi, Abbadie, (1999) : Stable coexistence of contrasted nitrification statuses in a wet tropical savanna ecosystem. *Ecology*, 13 ; Nzila, J.D., Bouillet, J.P., Laclau, J.P. & Ranger, J. (2002) : The effects of slash management on the nutrient cycling and tree growth in *Eucalyptus* plantations in the Congo. *For. Ecol. Manage.*, 171, 1-2 : 209-221]. Ce point mériterait également d'être pris en compte dans le futur.

Le quantification de biomasse sur pied des différents peuplements en 2000 montre que les peuplements d'épicéa et Douglas sont pratiquement à leur production courante maximum, alors que les feuillus ne devrait atteindre ce stade que dans une trentaine d'années. Il ne faudra jamais perdre de vue cette donnée et ses conséquences sur les structurations

biologiques observées actuellement au niveau de la végétation spontanée de la flore du sol. En particulier, les couverts fermés, le peu de bois mort, le fort accroissement courant absolu ou relatif des peuplements conduisant d'une part à une forte demande au niveau du prélèvement au sol d'éléments nutritifs, et, d'autre part, à de fortes restitutions par les litières, se traduisent par des niches écologiques spécifiques, ou à l'inverse par des niches écologiques absentes. Il est donc tout à fait primordial qu'un suivi diachronique puisse être réalisé au stade suivant de développement des peuplements, de façon à prendre en compte l'évolution des niches écologiques.

De plus, la perturbation au niveau de la mise en place des plantations induit des modifications qui ne peuvent pas être identifiées dans le dispositif expérimental. La coupe à blanc, l'andainage, le (non) contrôle de la végétation spontanée, ont sans aucun doute un effet spécifique qui se superpose au seul effet essence que l'on étudie actuellement.

Enfin, les successions devront être étudiées.

Toutes ces questions montrent l'extrême intérêt de poursuivre le suivi d'une telle expérimentation sur le moyen voire sur le long terme. L'appartenance du site à l'ORE Forêt devrait permettre la poursuite de ce travail.

IV-I 2 La végétation spontanée

Les relevés ont été effectués en 1999 dans les plantations, avant les éclaircies. Les différences entre peuplements feuillus et résineux sont très claires : peu de diversité et un recouvrement très limité sous les résineux à croissance rapide dont le couvert dense et fermé est imperméable à la lumière et intercepte une part importante des précipitations incidentes. Une différence très nette entre le chêne qui possède la biodiversité la plus importante, et le hêtre, dont le couvert identique à celui du chêne pour le transfert d'énergie, possède une biodiversité inférieure, mais surtout un recouvrement très faible par la végétation spontanée. Le mulch constitué par une litière à dégradation lente, doit expliquer ces observations.

De nouveaux relevés seront réalisés en 2004 afin de vérifier si l'ouverture des peuplements se traduit par une augmentation de la biodiversité sous les résineux, et, si les espèces qui apparaissent ont une valeur indicatrice spécifique.

IV-I 3 Biomasse microbienne (bactéries+champignons)

L'approche réalisée dans le projet Breuil va du général au particulier : la première approche consiste à quantifier la biomasse microbienne totale, les populations sont ensuite examinées de manière générale à partir de l'ADN du sol, puis *in fine* les fonctions seront caractérisées.

Pour ce qui concerne la biomasse microbienne totale du sol, les observations ont été réalisées sur les horizons de surface (O-5 et 5-10 cm) par la technique de fumigation dans la forêt native et dans trois plantations de chêne, épicéa et Douglas. Les résultats montrent qu'en valeur absolue, la biomasse microbienne est comprise entre 699 et 860 mg C/kg à 0-5 cm et entre 311 et 450 mg C/kg à 5-10 cm. La biomasse microbienne en valeur relative est comprise entre 0,8 et 1,24 % du carbone organique total, ce qui est une valeur faible pouvant s'expliquer par le pH acide (pH_{eau} compris entre 3,5 et 4,6) et le rapport C/N élevé de la matière organique présente (compris entre 18 et 20).

La structuration des populations en fonction de la profondeur du sol est constante, avec une décroissance significative, quelle que soit l'essence, que ce soit en valeur absolue ou en valeur relative.

La variabilité entre essences indique qu'il n'y a pas de différence de biomasse microbienne totale entre la forêt native et les plantations d'épicéa et de chêne, mais cette biomasse est

toujours plus faible dans le sol sous Douglas. Ceci est d'autant plus significatif en valeur relative et en profondeur.

La structure génétique des communautés fongiques et bactériennes effectuée à partir d'une extraction *in situ* de l'ADN du sol montre que la signature moléculaire de la structure génétique des communautés bactérienne ou fongique est spécifique aux essences forestières et à la profondeur du sol étudiées.

La structuration des populations fongiques en fonction des essences est très nette aux profondeurs [0-5 cm] et [5-10 cm], mais disparaît à [10-15 cm]. La structuration des communautés bactériennes en relation avec l'essence, demeure significative aux trois profondeurs étudiées.

L'analyse statistique multivariée montre que les structures génétiques des communautés microbiennes associées au chêne et au Douglas sont plus proches entre elles que par rapport aux autres essences.

Ces modifications de la structuration des populations microbiennes peuvent être dues aux variations physico-chimiques du sol entre les essences (teneurs en éléments minéraux dues aux prélèvements des arbres) et/ou à des différences dans la qualité biochimique et la dégradabilité des litières qui fournit des sources trophiques différentes en termes de types de substrats carbonés et d'accessibilité à ces substrats. Le chêne et le Douglas semblent stimuler des populations microbiennes similaires, ce qui suggère qu'ils induisent au niveau du sol des conditions physico-chimiques et trophiques semblables pour les microorganismes : ces résultats peuvent être rapprochés de la stimulation de la nitrification sous Douglas et secondairement sous le chêne.

Le fait que l'influence des essences forestières sur les communautés de champignons ne dépasse pas les dix premiers centimètres, alors que pour les communautés bactériennes l'influence persiste jusqu'à vingt centimètres pose l'hypothèse de la relation entre la structuration des populations et l'activité des décomposeurs. Le rôle de décomposeur primaire des champignons structurerait également les populations bactériennes dépendant de l'activité des premiers dans ce milieu acide, illustrant une interaction de type commensale entre les communautés bactériennes et fongiques dans les écosystèmes forestiers.

IV-I 4 Structure des communautés de champignons épigés et de bactéries dans la rhizosphère

V-1 41 Structuration des communautés fongiques épigées

Sur les trois années du contrat, 191 espèces de Basidiomycètes épigés différents ont été inventoriés. Ils se répartissent de la manière suivante :

- EMF, ectomycorhiziens : 100 (52,3%)
- SF, saprophytes : 92 (47,7%)
- ASF, saprophytes terricoles : 2 (1%)
- FHFSF, saprophytes foliicoles : 18 (9,4 %)
- TSF, saprophytes lignicoles des brindilles : 19 (9,9%)
- DWSF, saprophytes lignicoles des grosses branches, troncs et souches : 37 (19,4%)
- DLWSF, saprophytes lignicoles et parasites : 5 (2,6%)
- NSF : saprophytes vivant sur aiguilles : 2 (1%)
- SSF : saprophytes vivant sur cônes de résineux : 3 (1,6%)
- MSF : saprophytes associés aux mousses : 3 (1,6%)
- GSF : saprophytes associés aux graminées : 3 (1,6%)
- FSF : saprophytes vivant sur des carpophores en décomposition : 1 (0,5%)

Dans l'ensemble du dispositif, les champignons ectomycorhiziens sont un peu plus nombreux que les saprophytes. Parmi les saprophytes, les lignicoles des grosses branches, troncs ou souches sont les plus abondants. Viennent ensuite les saprophytes des brindilles, puis les saprophytes folicoles.

Cent quatre (104) espèces ont été inventoriées dans le taillis-sous-futaie originel, 76 sous Epicéa, 69 sous le Sapin de Nordmann, 48 sous le Douglas, 26 sous la plantation de Chêne, 26 sous la plantation de Hêtre et 25 sous le pin Laricio de Corse.

On observe une perte considérable de biodiversité dans les plantations qu'elles soient feuillues ou résineuses.

Le taillis-sous-futaie originel est très riche en espèces fongiques aussi bien ectomycorhiziennes que saprophytes. Il est en effet plurispécifique en essences forestières (hêtre, chêne, bouleau et coudrier). De plus, sa structure est irrégulière, parfois ouverte du fait de la régression du taillis non exploité, et recèle de ce fait une grande variété de niches écologiques. Il est aussi constitué en partie d'arbres âgés qui fournissent des quantités importantes de bois mort ; les arbres morts sont d'ailleurs laissés sur place.

Les plantations de Chêne, de Hêtre, de Douglas et de Pin laricio sont très pauvres en espèces fongiques. Cette perte de biodiversité est due à l'uniformité du peuplement et à la perte de l'hétérogénéité spatiale avec en particulier une uniformisation des microclimats. Ce sont en effet des peuplements monospécifiques qui de plus présentent une forte couverture du sol et une forte consommation d'eau, ce qui a pour conséquence un régime hydrique défavorable à la fructification des champignons et au développement des mycorhizes. Les arbres sont également jeunes et ne produisent que peu de bois mort.

A l'opposé, le Sapin de Nordmann est relativement riche en espèces. Cette richesse pourrait s'expliquer par l'irrégularité du peuplement dont la croissance juvénile est lente, et un régime hydrique plus favorable à la fructification des champignons.

Les espèces fongiques sont aussi relativement abondantes sous Epicéa, ce qui nous semble un caractère propre à cette essence.

Aucun effet de la fertilisation n'a été mis en évidence : cet effet apparaît toujours pour quelques critères, en particulier sous Douglas.

Le caractère spécifique feuillu ou résineux a par contre été mis en évidence, à la fois pour les espèces ectomycorhiziennes et folicoles.

Trois espèces, deux espèces ectomycorhiziennes, *Laccaria laccata* et *Xerocomus badius* et une espèce folicole, *Mycena galericulata* sont totalement ubiquistes et sont présentes dans tous les traitements.

Trente deux (32) espèces ectomycorhiziennes sont assez ubiquistes, puisqu'elles peuvent se retrouver associées aux feuillus originels et à l'un ou l'autre des résineux introduits.

- *Amanita citrina, muscaria, porphyria, rubescens*
- *Boletus aestivalis, edulis*
- *Cantharellus cibarius, tubiformis*
- *Chalciporus piperatus*
- *Cortinarius anomalus, malicorius, obtusus, paleaceus*
- *Hydnum rufescens*
- *Laccaria laccata, amethystina, bicolor*
- *Lactarius camphoratus, necator, theiogalus*
- *Paxillus involutus*
- *Russula atropurpurea, betularum, fellea, fragilis, nigricans, ochroleuca, puellaris*
- *Scleroderma citrinum*
- *Tricholoma coumbetta*
- *Xerocomus badius*
- *Xerocomus chrysenteron*

On remarquera que des espèces particulièrement importantes sur le plan gastronomique comme *Boletus aestivalis*, *Boletus edulis*, *Cantharellus cibarius* et *Cantharellus tubiformis* se rencontrent à la fois sous feuillus et résineux. Elles ne disparaissent donc pas lorsque la forêt originelle est enrésinée.

Toujours chez les espèces ectomycorhiziennes, 19 se rencontrent uniquement sous feuillus, dont *Lactarius quietus* spécifique du chêne et *Lactarius chrysorrheus* spécifique du hêtre. 34 espèces ectomycorhiziennes ne se rencontrent que sous résineux dont *Lactarius deterrimus* spécifique de l'Épicéa.

Chez les 18 espèces foliicoles rencontrées dans le dispositif, on observe le même comportement que chez les espèces ectomycorhiziennes. Huit sont ubiquistes et se rencontrent à la fois sous feuillus et résineux. Cinq sont spécifiques des résineux et cinq spécifiques des feuillus :

Folicoles spécifiques des feuillus

Agaricus silvicola

Marasmius wynneae

Mycena abramsii

Mycena vitilis

Pholiota lenta

Folicoles spécifiques des résineux

Clitocybe cerussata

Clitocybe vibecina

Lepista inversa

Mycena rosella

Ramaria abietina

IV-1 42 Structuration fonctionnelle dans la rhizosphère (projet Altération Biologique de l'ACI Ecologie Quantitative, coordination MP Turpault, Christophe Calvaruso Doctorant BEF, Pascale Frey-Klett IaM Nancy, Christian Mustin UMR Limos et Marie-Pierre Turpault BEF)

La question centrale des travaux sur la biodiversité fonctionnelle est de relier une fonction à l'échelle de l'écosystème à un ou des acteurs biologiques. Dans le cas de la fonction « altération des minéraux du sol », fonction primordiale pour la neutralisation de l'acidité générée par voie interne ou issue d'apports externes, et pour la nutrition des arbres, dans les écosystèmes à faibles intrants, les zones de forte activité biologique et notamment la rhizosphère peuvent être intéressante à cibler, car c'est la zone de prélèvement des plantes.

L'étude réalisée dans le cadre du projet Altération biologique de l'ACI Ecologie quantitative (Turpault et al., 2004) montre que la distribution des champignons et bactéries ayant de fortes capacités d'altération n'est pas aléatoire : ils sont principalement localisés dans la mycorrhizosphère.

La première étape a été d'isoler une collection de bactéries dans la plantation de chêne du site atelier de Breuil. Trois compartiments ont été échantillonnés : le sol sans racines, ainsi que deux compartiments distincts au niveau de la mycorrhizosphère de *Scleroderma citrinum*-chêne (manchon symbiotique, sol accolé).

La deuxième étape a consisté en la mise au point de biotests simples, rapides et miniaturisés, permettant de déterminer la capacité des souches bactériennes et fongiques en collection, à altérer les minéraux.

Les résultats montrent que la symbiose ectomycorhizienne structure les communautés bactériennes et fongiques du sol en faveur de la nutrition de l'arbre. En effet, il apparaît que l'ectomycorhizosphère chêne-*Scleroderma* sélectionne dans le réservoir sol des bactéries et

les champignons qui sont capables non seulement de mobiliser le fer et le phosphore de manière très efficace, mais aussi d'altérer un minéral-test, et ce principalement par des mécanismes d'acidification.

Non seulement, les champignons et les bactéries participent à l'altération des minéraux du sol, mais leur distribution est favorable à la nutrition des plantes. Les moteurs de cette structuration et la contribution des microorganismes à l'altération des minéraux dans la rhizosphère des écosystèmes forestiers restent des questions scientifiques ouvertes.

IV.2 - Fonctions

IV.2 1- Immobilisation de carbone par les sols et les peuplements

La quantification des stocks fournit directement cette donnée. Les différences au niveau du sol minéral des plantations peuvent atteindre 20 % entre les peuplements, mais ne sont pas significatives car la variabilité intra peuplement est forte, en particulier dans la forêt native qui est en fait un peuplement mélangé hétérogène quant à l'humus. La forêt native se trouve dans la fourchette supérieure.

La dégradabilité des litières détermine l'accumulation au sol, avec là encore le pôle le plus défavorable au niveau de la forêt native et des essences résineuses à couvert fermé.

Le stockage dans les peuplements dépend de la vitesse de production et de la productivité des peuplements. Les peuplements fertilisés stockent comme prévu plus de carbone.

	hêtre	chêne	Douglas NF	Douglas F	Epicéa NF	Epicéa F	Sapin Nord.	Pin Laricio	Forêt native
Carbone épigé	78	22	123	171	103	158	56	73	(170)(1)
Carbone du sol									
- litière	8	9	16	12	21	17	15	12	25
- sol minéral(40 cm)	82	97	83	82	84	93	81	93	97
Total	168	128	222	265	208	268	152	178	(292)

(1) valeur estimée à partir de l'inventaire et des tables de production

Tableau S1 : Stockage de carbone organique dans les peuplements (données en t.ha⁻¹).

La coupe à blanc du peuplement natif et la substitution d'essence après andainage, se traduit en général par une baisse de stock du carbone organique total du sol, incluant les horizons holorganiques. L'andainage a dû participer à la perte de matières organiques transférées vers les andains, au moins pour les litières.

Bien que non stabilisé, il est probable que le stockage de carbone dans le sol des plantations ne varie pas significativement sur le moyen terme, sauf probablement au niveau des horizons holorganiques. L'écosystème natif n'est pas non plus totalement à l'état stable compte tenu de sa transformation graduelle en futaie régulière : le stock de carbone organique du sol, devrait cependant y être relativement stable.

Le stockage de carbone dans la forêt native traduit une minéralisation déficitaire, qui bien que positive pour les problèmes de changement global n'en est pas moins négative pour la qualité du sol. L'humus dégradé de la forêt native se caractérise par une libération d'acides organiques agressifs vis-à-vis des minéraux et complexants pour certains éléments qui sont séquestrés sous forme non toxique (cas de Al), mais qui se trouvent alors mobiles pour un transfert vers les eaux de surface.

IV.2 2 Nutrition minérale - prélèvement - restitution par les peuplements

Le peuplement joue un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème, de manière évidente au travers des fonctions de prélèvement et de restitution au sol de carbone et d'éléments nutritifs. Le prélèvement extrait du sol des éléments, modifiant l'équilibre des solutions avec la phase solide, de manière directe par l'extraction, et indirecte par les éléments exsudés afin que l'électro-neutralité de la plante, de la solution et du solide soit maintenue. La restitution au sol par les litières et la récréation apportent à la surface du sol des éléments prélevés sur l'ensemble du profil d'enracinement. Ce processus est essentiel pour maintenir des éléments qui ne seraient pas compétitifs dans les réactions physico-chimiques d'échange d'ion, voire qui ne peuvent provenir de sources minérales inaltérées.

Le prélèvement des plantations feuillues n'est pas très différent de celui des résineux à croissance rapide tel le Douglas (les feuillues prélevant systématiquement plus de P). La sollicitation des réserves du sol est donc voisine pour des productions très différentes puisque le chêne produit 5 fois moins de biomasse que le Douglas !

Les restitutions sont également plus fortes chez les feuillues (y compris la forêt native), en particulier en N et P, ce qui est relié directement au prélèvement plus élevé, mais également à une efficacité globalement inférieure dans l'utilisation des nutriments au travers de mécanismes comme les translocations internes à la plante. La comparaison du Douglas et de l'épicéa est intéressante et montre que le Douglas recycle mieux N et Ca que l'épicéa. L'effet initial de la fertilisation montre le caractère très conservatif des cycles biogéochimiques, avec un recyclage performant de Ca par les deux essences, en particulier pour l'épicéa.

L'indice d'efficacité des éléments pour produire la biomasse varie fortement avec les peuplements : les essences dont la vitesse de développement est la plus lente sont les moins efficaces (feuillues et sapin de Nordmann) : il est peu probable que cela évolue fortement avec le stade de développement mais il reste à le vérifier. Les peuplements fertilisés sont plus efficaces que les peuplements non fertilisés pour les éléments non apportés en fertilisation (N, K et Mg), l'inverse est vrai pour P et Ca, apportés en fertilisation.

Les analyses foliaires réalisées annuellement montrent que les feuillues non fertilisées sont limitées par P, (Ca) et Mg. Le diagnostic pour les résineux semble indiquer que leur nutrition azotée est limitée, ce qui n'est pas extraordinaire dans un milieu où les humus se décomposent en moyenne assez mal. Il faudra vérifier le rôle de l'effet de dilution des éléments dans une biomasse plus forte.

IV.2 3- Biodégradation des matières organiques et production de carbone et d'azote minéral

L'étude expérimentale de la biodégradation des matières organiques visait à mettre en relation leur stabilité biologique et la disponibilité des éléments qu'elles fixent. Quatre approches et différentes étapes ont été utilisées :

- Une approche morphologique des types d'humus aux échelles macro- et microscopiques,
- Une estimation très globale de la biodégradation des litières donnée par un index calculé comme le rapport des apports annuels de litière épigée au sol et la masse de ces matières organiques résiduelles après une durée donnée de décomposition,
- Des tests de biodégradation et évolution *in situ* de matières organiques modèles (cellulose, lignine) et de litières simples ou en mélange,
- Des tests de biodégradation et évolution en conditions contrôlées de matières organiques de l'horizon superficiel complet ou de fractions d'agrégats d'horizons superficiels.

a- Approche morphologique

Les humus ont été décrits et prélevés pour une observation micro-morphologique après inclusion dans une résine époxy. Ce travail en cours vise à décrire finement les humus et observer si des figures particulières permettent de reconnaître l'activité spécifique de groupes de décomposeurs (lombrics vs enchytréides). François Toutain (Limos) supervise ce travail inclus dans le projet de thèse de Judicaël Moukoumi.

b- L'index de décomposition global : les résultats figurant au tableau suivant conduisent à plusieurs groupes :

- la forêt native avec un turnover moyen atteignant 10 ans
- l'épicéa et le sapin de Nordmann
- le Douglas et l'épicé fertilisé
- le pin Laricio et le Douglas fertilisé
- le chêne, le hêtre avec un turnover inférieur à 4 ans

Cet index discrimine fortement les essences, mais devra être amélioré pour prendre en compte des processus courants et non d'une intégration depuis la mise en place des peuplements. Les récoltes au sol seront de nouveau réalisées en 2005 et un calcul de turnover sera réalisé sur un pas de temps de 5 ans.

	Temps de résidence de C dans la litière (années)
<u>Forêt native (TsF)</u>	9,8
<u>Plantations</u>	
Chêne	3,1
Hêtre	3,8
Douglas	7,6
Douglas fertilise	5,3
Epicéa	9,2
Epicéa fertilisé	7,1
Pin Laricio	4,5
Sapin de Nordmann	8,9

Tableau V 1 : Index de décomposition du carbone organique du sol (données issues des litières au sol (chapitre III tab III.7 et des restitutions par les litières chapitre II tab II.6)

c- Les tests de biodégradation des matériaux modèles et des litières *in situ* sont en cours et les résultats ne sont pas encore exploitables. Cette approche est très importante pour calibrer un modèle de décomposition, qui mettra en relation la composition biochimique spécifique et les paramètres physiques mesurés. De plus, les travaux en cours dans la thèse de Judicaël Moukoumi et d'Ariana Kulhankova, (Séjour Marie-Curie BEF-Limos) ont pour objectif l'identification des populations actives dans la biodégradation des litières. La phase méthodologique est avancée et les premières observations ont été réalisées sur les matériaux modèles. Le travail passe par l'identification globale des spectres génétiques des champignons impliqués, l'amplification des bandes spécifiques et l'identification des organismes à partir de banques de données. Ces données seront confrontées aux observations réalisées par F Le Tacon et ses collaborateurs sur la flore fongique.

Le test a été étendu aux lisières entre peuplements feuillus et résineux, donnant une opportunité de travailler sur les mélanges.

Cette voie sera poursuivie par des tests simples d'observation de la minéralisation d'azote *in situ* à l'aide d'extractions par un sel de potassium ou en utilisant des échangeurs d'ions pour intégrer la production d'azote minéral sur une durée de quatre semaines. Ce test devra également être appliqué dans la forêt native pour étudier la variabilité spatiale de la production d'azote minéral, nitrique en particulier. Le type d'humus est très différent sous hêtre et sous chêne dans la forêt native, ce qui montre bien le caractère actuel des différences observées sous ces essences, et le comportement très spécifiques des mêmes essences en plantation, incite à observer plus finement ces pôles. Ces observations seront réalisées sur des transects intra-peuplement et inter-peuplements, aux lisières.

d- La minéralisation du carbone et la production d'azote minéral lors d'incubation des fractions 0-2000 μm ont permis d'une part de différencier des comportements des essences feuillues et résineuses et d'autre part de distinguer deux groupes :

- le premier correspond à l'épicéa et la forêt native caractérisé par de forte teneur en carbone, un taux de minéralisation du carbone élevé (10 p1000 de C total) et un taux de nitrification faible (<20%). La dégradation des composés organiques s'accompagne de la solubilisation de Fe et Al,
- le second correspond aux peuplements de Douglas et de Hêtre où à l'inverse la minéralisation du carbone est faible, le taux de nitrification élevé (jusqu'à 94% sous Douglas) et la solubilisation concerne Ca, Mg et Mn.

Cette divergence de comportement est également observée pour les différentes fractions d'agrégats (<50, 50-200, et 200-2000 μm). Dans ces derniers, ce sont les fractions fines, <50 μm qui représentent plus de 50% du carbone organique du sol, avec des C/N les plus bas, voisins de 16. Le taux de minéralisation du carbone et les teneurs en carbone organique hydrosoluble augmente avec la teneur en carbone dans la fraction alors que le taux de nitrification varie en sens inverse.

L'apport de sels d'ammonium n'augmente pas ce taux de nitrification du sol sous forêt native mais il diminue le taux de minéralisation du carbone. De plus, la nitrification brute calculée à partir de l'enrichissement isotopique du pool nitrate (à partir d'ajout $^{15}\text{NH}_4$) reste inférieure à 5% . Par contre on observe une dilution isotopique du pool nitrate (après apport de $^{15}\text{NO}_3$) suggérant une nitrification d'origine hétérotrophe à partir d'azote organique. Cette nitrification, même faible pourrait expliquer les faibles variations des teneurs en NH_4 lors de l'incubation des échantillons provenant de sols sous épicéa et forêt native et les faibles taux de nitrification obtenus. Il est donc nécessaire de caractériser les sources d'azote organiques (N hétérocyclique, plus difficilement accessible ?,) et éventuellement les facteurs inhibant l'activité de populations nitrifiantes (composés phénoliques ?).

L'apport des tests de minéralisation nette et brute est très important pour discriminer les peuplements : les peuplements de pin Laricio Douglas se distinguent nettement des autres par un taux de nitrification brute très élevé, le chêne, l'épicéa et le hêtre étant en position intermédiaire, la forêt native présentant la nitrification la plus faible (très faible en absolu). Cette approche, qui devra être précisée, confirme la très faible production absolue sous le peuplement natif, résout la question de l'organisation microbienne, et pose très clairement la question des communautés biologiques à l'origine de la minéralisation dans la forêt native et dans les plantations. La plantation de hêtre semble réagir de manière singulière par rapport aux autres plantations : ce serait la seule où les populations autotrophes assureraient la minéralisation de l'azote. Ces hypothèses sont à la base du projet IFB (cf. verrous Biodiversité fonctionnelle). On notera la convergence entre les résultats de la nitrification brute et les observations réalisées dans les solutions récoltées par les bougies poreuses.

Les mécanismes de solubilisation d'éléments lors de la biodégradation des matières organiques doivent être précisés. Si l'analyse de certains composés organiques hydrosolubles (composés phénoliques) apportera des renseignements sur des caractères liés au type d'essence ou à des processus communs de dégradation, il faut également envisager la recherche de composés de type carboxylique ayant un pouvoir complexant vis-à-vis des cations comme le fer et l'aluminium. L'analyse organique des solutions du sol doit être effectuée pour

- (i) identifier les vecteurs de la mobilisation des éléments, notamment de l'aluminium (chromatographie ionique, HPLC)
- (ii) quantifier la part de l'acidité organique et déterminer des pK moyens (Titrimétrie)
- (iii) rechercher les traceurs de la végétation actuelle ou des changements forestiers

IV.2 4- Diversité fonctionnelle fongique

Globalement, les champignons saprophytes se distinguent par un plus faible $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ que les champignons ectomycorhiziens.

Les champignons saprophytes ont un $\delta^{15}\text{N}$ moyen de -3‰ et un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de -23‰ . Leur mode d'acquisition de l'azote (protéolyse essentiellement) puis la synthèse des protéines ne modifient donc pas la composition isotopique en azote de leurs tissus constitutifs. Par contre les processus de cellulolyse et de ligninolyse semblent fortement favoriser l'utilisation du ^{13}C . Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen des différents substrats est de -29 à -26‰ . Il passe en moyenne à -23‰ dans les carpophores, ce qui représente une différence notable.

A l'intérieur des saprophytes, les terricoles (genre *Leotia*) qui utilisent de la matière organique humifiée se distinguent par un $\delta^{13}\text{C}$ de -26‰ . De même, l'acicole *Microncephale perforans*, se caractérise par un $\delta^{13}\text{C}$ assez négatif. Les autres saprophytes forment un ensemble assez homogène à l'intérieur duquel il n'est guère possible de distinguer des sous-groupes en fonction des niches écologiques.

L'essence n'a pas réellement d'influence, encore que les saprophytes se développant sous épicéa semblent avoir un $\delta^{15}\text{N}$ légèrement inférieur à celui de ceux qui se développent sous feuillus.

Les champignons ectomycorhiziens présentent une plus large gamme de variation que les saprophytes aussi bien pour le $\delta^{13}\text{C}$ que le $\delta^{15}\text{N}$. A l'intérieur des champignons ectomycorhiziens, il est possible de distinguer plusieurs pôles. Sous feuillus, on peut distinguer :

- Un pôle de tendance saprophytique uniquement pour l'azote (genre *Laccaria* et à un degré moindre *Russula*).
- Un pôle plutôt saprophytique pour le carbone et semi symbiotique pour l'azote (genre *Lactarius*)
- Un pôle strictement symbiotique pour l'azote et le carbone (genre *Cortinarius* et *Tricholoma*)
- Les Bolétacées (genres *Xerocomus* et *Boletus*) forment un ensemble assez homogène, symbiotique pour le carbone et semisymbiotique pour l'azote.

L'hôte n'a pas d'influence sur la discrimination de l'azote, mais influe très nettement sur la discrimination du carbone. Les espèces associées à l'épicéa ont un $\delta^{13}\text{C}$ moins négatif que celles associées au hêtre ou au chêne.

L'influence de l'hôte dépend aussi de l'espèce fongique. Les espèces fongiques communes à l'épicéa et aux feuillus des genres *Amanita*, *Laccaria*, *Cortinarius*, *Russula* et *Xerocomus* ont

un $\delta^{13}\text{C}$ différent sous résineux et sous feuillus. Par contre, la différence n'est pas significative pour le genre *Lactarius*.

L'analyse de la discrimination de l'azote et du carbone des fines racines aux mycorhizes permet d'apporter des précisions supplémentaires. Contrairement à celles des Cortinaires ou de *Tricholoma sciodes*, les mycorhizes de Lactaires présentent, par rapport aux fines racines de hêtre, un enrichissement en ^{13}C , laissant supposer que les Lactaires ont un comportement partiellement saprophyte. L'enrichissement très élevé en ^{15}N observé chez les Cortinaires, les Tricholomes ou les Hydnum qui ont un $\delta^{15}\text{N}$ voisin de + 10 ‰ est difficile à interpréter. Les mycorhizes de Lactaires, de Cortinaires ou de *Tricholoma sciodes* présentent toutes un enrichissement identique en ^{15}N par rapport aux fines racines de Hêtre, ce qui semble être un caractère commun à ces champignons ectomycorhiziens. Chez *Tricholoma sciodes*, cet enrichissement est encore observé lorsque l'on passe des mycorhizes au mycélium extramatriciel, puis de ce mycélium extramatriciel au carpophore. Le $\delta^{15}\text{N}$ atteint ainsi +7‰ dans le pied et +12‰ dans les lamelles.

La forte discrimination du ^{15}N observée dans les carpophores de certains champignons ectomycorhiziens, comme les Tricholomes, les Cortinaires, semble donc plus être une conséquence d'un métabolisme particulier au moment de la fructification qu'une signature liée à un mode particulier d'acquisition de l'azote.

Les Basidiomycètes ectomycorhiziens ont évolué à partir de Basidiomycètes saprophytes. La différenciation a commencé entre 50 et 100 millions d'années. Elle ne semble pas terminée. Il existe en effet tous les intermédiaires entre champignons saprophytes et ectomycorhiziens strictes en termes de discrimination de l'azote ^{15}N ou du carbone ^{13}C . L'évolution dans les modes d'acquisition du carbone et de l'azote, semble s'être faite de manière indépendante. Les genres *Lactarius* et *Russula* qui sont proches phylogéniquement, et ont la même niche écologique dans les horizons organiques, ont manifestement commencé à diverger en termes d'acquisition du carbone.

IV.2 5 - Tapis mycéliens et rhizosphère

Dans les écosystèmes forestiers, les flux de nutriments issus de l'altération des minéraux a une composante biotique et abiotique. L'estimation de ce flux est encore incertaine notamment à cause de sa composante biotique et du fait que les éléments libérés par l'altération des minéraux dans le sol se redistribuent immédiatement dans les différents compartiments du sol et sont entre autres prélevés par les plantes.

L'altération des minéraux liée à l'activité biologique existe dans tout le sol, mais il existe des zones du sol où cette activité est plus intense. Il est important de les étudier et de déterminer leur contribution à l'altération des minéraux car les études à l'échelle de horizon entier ne peuvent que très partiellement rendre compte des mécanismes et des flux de cations issus de ces zones (Figure IV. 2 5 I).

Ces sous-systèmes ont été étudiés, la rhizosphère (projets Altération biologique de l'ACI Ecologie Quantitative, et projet PAI Formas franco-suédois) et les tapis de mycélium (ce projet Biodiversité).

- La nature et la distribution des niches écologiques, et la structuration associée des organismes (végétation spontanée, champignons dans les exemples traités),
- Le contrôle des populations qui dégradent les matières organiques et celles associées à la minéralisation de l'azote, qui déterminent la nature et la quantité de ligands organiques, d'acidité à neutraliser et d'anions vecteurs de cations en fonction de leur nature,
- Le prélèvement d'éléments dans le sol très variable avec l'exigence de l'essence et sa production,
- Le flux de restitution par les litières et secondairement par la récréation, qui déterminent qui permet d'expliquer des comportements paradoxaux (par exemple c'est sous le Douglas et le chêne que le pH du sol est le plus bas en relation avec la nitrification excédentaire, mais c'est également sous ces essences que la saturation en Ca est la plus forte).

Toutes ces données ont été quantifiées, pour certaines de manière provisoire car les périodes de mesure sont trop brèves pour intégrer définitivement la variabilité inter-annuelle.

IV-32 Dynamique du fonctionnement actuel de l'écosystème : conséquences pour la qualité des sols

Le sol de la forêt native est de type Alocrisol avec une évolution spécifique de surface vers la crypto-podzolisation. Les indicateurs sont morphologiques (présence d'horizons diagnostics), chimiques (redistribution de Fe et Al 'libres') et minéralogiques (présence de smectite hydroxy-alumineuse en surface). Il n'est pas encore possible de dire si les observations de la phase solide et celles de la solution sont en accord : la modélisation biogéochimique devrait apporter la réponse à cette question en identifiant l'équilibre actuel des différents minéraux.

L'évolution du sol sous plantation cumule les effets du passé et ceux d'une dynamique éventuellement divergente.

Plusieurs mécanismes importants coexistent dans ce type de sol et interviennent de manière différente en fonction des essences : l'acidolyse liée à la présence d'acides organiques peu complexants ou d'acide minéraux, et l'acido-complexolyse résultant du caractère acide et complexant des acides organiques. L'amplitude des réactions dépend de la concentration relative en acide.

Dans la forêt native : la nitrification est nulle à limitée, le pH est bas en raison de la mauvaise qualité de la matière organique dans les horizons de surface (retard climatique à la biodégradation), il remonte substantiellement avec la profondeur que ce soit dans le sol ou dans les solutions. L'aluminium est au total peu mobilisé, mais le pH bas en surface et le caractère complexant de la matière organique conduisent à sa mobilisation partielle par altération des minéraux primaires, et à une certaine mobilité pour former le profil d'accumulation d'hydroxydes mal cristallisés (déstabilisés par le réactif de Tamm). L'hydroxy-aluminisation des smectites (Turpault, Frantz et Mareschal, travail en cours sur la minéralogie du sol) montre que la dégradation podzolique s'auto-limite dans ce milieu dont le pouvoir tampon est encore important, autrement dit où la neutralisation acide est possible. La désaturation du sol est forte dans ce milieu acide où le flux de recharge du complexe absorbant par la minéralisation est limité.

Dans les plantations, plusieurs pôles apparaissent :

- le pôle Douglas et pin Laricio où la nitrification est très forte et les nitrates non absorbés, très abondants. Le flux de protons est très élevé et se traduit par une acidification très forte liée à la neutralisation d'acide nitrique résiduel : le pH décroît dans le sol solide et les solutions, la saturation baisse quand l'essence recycle mal les éléments, cas du Laricio qui recycle mal Ca par rapport au Douglas, Al en solutions est très élevé et la spéciation montre que l'espèce Al^{3+} domine. Il n'y a pas d'évidence dans ce pôle de complexation organique d'Al. L'évolution du sol est divergente par rapport au sol de la forêt native, avec une acidification intense qui déstabiliserait les hydroxydes d'Al pré-

existants, libérant les smectites dont le caractère expansible n'est plus masqué par Al interfoliaire.

- Le pôle sapin, hêtre et épicéa : la nitrification est faible et la demande biologique se traduit par une consommation des nitrates produits. Le bilan de proton issu de cette réaction est nul et Al en solution est limité, sa présence étant due à l'agressivité des substances organiques. Une différence apparaît en fonction de la capacité de recyclage des essences et de la rétention des éléments minéraux par la matière organique (hêtre plus conservatif qu'épicéa). On retrouverait ici le schéma prévalant dans la forêt native.

- Le cas des feuillus en plantation est intéressant. Le chêne a une position intermédiaire entre le pôle forêt native et Douglas, se rapprochant par de nombreux critères du Douglas ; nitrification élevée, pH acide, mobilisation de Al en solution mais Al n'y est pas complètement sous forme Al^{3+} forme qui reste dominante, forte capacité de recyclage des alcalins et alcalino-terreux. Le hêtre a un comportement plus proche de celui observé sous épicéa. Sous cette essence, la nitrification nette est faible ainsi qu'Al en solution où il se trouve sous forme plutôt organique, le pH est supérieur à celui observé sous hêtre, le recyclage est moins efficace.

Les essences conduisent à des fonctionnements divergents de l'écosystème natif qui commencent à être identifiés, mais pour lesquels des données essentielles manquent : minéralogie détaillée, étude approfondie de la matière organique soluble, modélisation biogéochimique.

La différence entre forêt native et plantations reste difficile à interpréter, car l'effet de la perturbation au moment de la coupe ne peut être individualisé actuellement. Il est cependant probable que c'est cette perturbation qui est à l'origine d'un changement important et que les essences ont un effet propre qui se surimpose à cet effet coupe qui interviendrait par la minéralisation brutale de l'humus initial, sans compter l'effet andainage. On ne peut pas dire actuellement si la divergence liée aux essences est durable. Elle est exacerbée dans le jeune âge par des modifications importantes des cycles de C et N, reste à vérifier si cette évolution va se poursuivre ou va s'amortir avec la maturation des peuplements : seul le suivi diachronique des peuplements permettra de lever cette indétermination. De plus, la forêt native évolue et on doit se poser la question des relations entre évolution de structure et fonctionnement, cette forêt a également subi de fortes perturbations lors des coupes du taillis, perturbations qui n'existent plus actuellement.

La qualité des sols est multicritère :

- Physique : les éléments disponibles sont encore insuffisants, en particulier, la description des sols montre des structures très différentes des horizons organo-minéraux, entre peuplements. L'agrégation a varié dans les horizons superficiels du sol, en fonction des essences. C'est un critère qu'il faudra étudier, car la capacité de rétention de l'eau et du transfert des gaz est fortement corrélée à la structure du sol. La qualité et quantité des MO, leur biodégradation, l'enracinement, le recyclage de cations flocculants sont autant de critères explicatifs de cette agrégation.

- Minéralogique : la plus ou moins forte destabilisation des minéraux du sol peut conduire à des flux d'altération divergents entre essence (travail en cours)

- Chimique et biochimique : la qualité des humus a changé et diverge avec les essences. La situation la plus défavorable est sous la forêt native dont l'humus a évolué vers une dégradation acide très nette. La biodégradation/minéralisation est très différente entre les peuplements et se traduit par la capacité de rétention des éléments sur la CEC, le pH du sol et des solutions, le taux de saturation du sol, la qualité des solutions (en particulier la présence de Al toxique). La capacité de recyclage des essences apparaît indirectement ici.

Les traitements de fertilisation aident à la compréhension du fonctionnement des essences : par exemple le Douglas et le chêne recyclent

- Qualité biologique du sol : plusieurs critères ont été observés. La biomasse microbienne totale ne montre pas de différence entre forêt native et plantations. L'étude globale des spectres ADN conduit à préciser ce critère global et montre une discrimination des peuplements qui devra être approfondie, en particulier par l'identification précise des acteurs microbiologiques. Les champignons épigés montrent une biodiversité beaucoup plus forte sous la forêt native et pas d'effet de la fertilisation sous résineux. Cette biodiversité est importante, mais c'est quand même dans le peuplement natif biodiverses que l'humus est le plus dégradé. Là encore les peuplements jeunes ne permettent de conclure quant à l'évolution de la biologie du sol avec leur maturation. Il est clair que lorsque les peuplements vont s'ouvrir et vieillir, les niches écologiques vont évoluer (présence de végétation spontanée, micro-clairières, bois morts etc...). Aucun travail sur la faune n'a été réalisé : il serait en particulier intéressant de voir si une colonisation différente apparaît en fonction des essences (lombrics vs enchytréides).

La qualité des sols s'entend pour les différentes fonctions :

- Production : l'évolution de la fonction de production est très difficile à juger actuellement. Si le critère est production quelle que soit l'essence, les résineux à croissance rapide sont plus productifs que la forêt native. Si l'on regarde les feuillus, les données dendrométriques de très jeunes peuplements ne permettent pas de trancher à partir des tables de production qui ne prennent pas en considération les peuplements de moins de 30 ans.
- Fonction écologique : la diminution de biodiversité correspond à une diminution potentielle de la qualité du sol. Si ce que l'on observe est durable, la qualité a diminué sous les plantations, mais on sait que c'est au moins partiellement faux.
- Fonctions environnementales : la qualité des solutions donne la contrainte potentielle pour les eaux de surface. Les peuplements où l'aluminium est abondant et pour lesquels la forme trivalente domine, apportent plus de contrainte potentielle que la forêt native.

IV-4 Aménagement sylvicole : effet des substitutions d'essence et de l'amélioration a priori du niveau de fertilité sur la qualité des sols et le maintien des différentes fonctions. Conséquences potentielles pour les eaux de surface.

- Changement d'essence : il n'est pas anodin de substituer une essence, et malgré une connaissance encore limitée des effets globaux, il est important de réserver l'introduction d'essences 'exotiques' à la station, à des situations précises, ou de mettre en œuvre des mesures d'accompagnement telles les plantations peu denses ou les éclaircies fortes afin de laisser l'énergie arriver au sol, ou l'amendement - fertilisation qui évite, ou tout au moins limite, les évolutions défavorables.

- Amendement / fertilisation : Le traitement a priori de fertilisation-amendement s'avère très riche en tant que manipulation de l'écosystème.

*la disponibilité des éléments limite la production dans ce type de sol, l'effet de l'apport est net sur le prélèvement. Il sera intéressant de voir en quoi la nutrition est toujours améliorée actuellement (quantité, équilibre etc...), et si des facteurs limitants n'apparaissent pas. Il faudra en particulier voir du côté de la nutrition azotée qui ne devrait pas être limitante puisque la disponibilité du sol en nitrates tend à être excédentaire, mais le prélèvement de N est plus faible dans les peuplements fertilisés et le diagnostic foliaire va dans le même sens. La forme nitrique pourrait ne pas être totalement favorable à la nutrition du Douglas et de l'épicéa.

*l'efficacité des apports est toujours importante pour P et Ca grâce au recyclage efficace des éléments, à un indice de décomposition des MO amélioré par fertilisation, et à un indice de bioturbation également amélioré par fertilisation. L'efficacité des peuplements fertilisés pour les éléments apportés reste cependant moins bonne que celle des peuplements témoins ; l'inverse est vrai pour les éléments non apportés.

* l'amélioration du milieu semble se traduire au niveau de la nutrition, directement ou indirectement. L'effet est encore direct (diagnostic foliaire meilleur pour certains éléments apportés en fertilisation), mais il semblerait que la nutrition azotée soit limitante (forme ou disponibilité à préciser car les conifères pourraient être perturbés par la nutrition nitrique dominante). Il faudrait étudier les effets indirects (transferts internes accrus) et si l'amélioration de la nutrition se traduit par une conservation des acquis (croissance meilleure due à une simple capitalisation des acquis initiaux) ou si le bénéfice est toujours présent (meilleure résistance aux stress, en particulier aux stress hydriques estivaux, voire augmentation de la saison de végétation liée à une sénescence retardée). Une étude fine de la croissance par micro-dendromètres devrait nous aider à répondre à quelques-unes de ces questions.

*la nitrification excédentaire est très nettement diminuée dans le sol des peuplements fertilisés, limitant fortement la contrainte de stress lié à la toxicité aluminique pour les êtres vivants en général.

Conséquences pour les eaux de surface : l'échelle de l'expérience menée à Breuil ne permet pas de répondre directement à la question. En effet, les solutions du sol subissent des transformations importantes avant de devenir 'eaux de surface'. Toutefois, le stress potentiel pour la qualité des eaux de surface est de deux natures : i- quantitative et ii- qualitative. Au plan quantitatif, la consommation des peuplements et leur interception des pluies incidentes se traduisent par des drainages nets très variables avec les essences. Nous pouvons en juger actuellement par l'état hydrique du sol suivi en continu. La quantification des flux passe par l'utilisation du modèle hydrique développé au sein de l'Unité BEF [Gérard, F., M. Tinsley, and K.U. Mayer. 2004. Preferential flow revealed by hydrologic modeling based on predicted hydraulic properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68:sous presse]. Cependant, son application à différentes essences passe essentiellement par la paramétrisation du module végétation (relation précipitation hors couvert et sous couvert) et du module sol (propriétés hydrodynamiques). Ces connaissances devraient être acquises pour le peuplement de Douglas dans le cadre d'un projet GESSOL portant sur les effets du tassement (coordination G. Richard, INRA Laon).

Les peuplements sempervirents à forte croissance consomment évidemment plus d'eau que la forêt native clairière. Au plan quantitatif, la détérioration de la qualité chimique des eaux drainées à la base du sol, est un stress potentiel quand le sous-sol n'est pas capable de restaurer naturellement la qualité initiale. Le stress Al est ici potentiellement important sous les peuplements qui montrent une nitrification excédentaire forte et un indice de toxicité élevé. On notera le rôle des aménagements forestiers sur cette fonction du sol, et celui de maintenir des humus de qualité et une nutrition équilibrée, évitant indirectement la détérioration de la qualité des eaux drainées à la base des sols forestiers. Il est important de pouvoir généraliser les observations réalisées à Breuil dans des sites où les connaissances sur l'écosystème sont suffisantes. Le réseau Renécofor se prête bien à cette investigation, secondairement, les 'arboretums' peuvent être utilisés.

•

IV-5 Verrous - projets complémentaires en cours ou à initier

IV-41 - Echelle infra sous-systèmes humus et rhizosphère :

Les travaux réalisés dans ce projet ont porté sur une échelle intégrant l'écosystème au sens de Odum (1970). Les résultats montrent que des échelles plus fines doivent être étudiées pour approcher au mieux les mécanismes.

C'est le cas i- de la rhizosphère, dont l'étude est en cours dans des projets complémentaires menés sur Breuil (projet ACI Ecologie Quantitative coordonné par MP Turpault BEF et projet IFB Biodiversité fonctionnelle coordonnée par F Martin IaM), et, ii- des mini-horizons de surface où la discrimination de l'effet essence est potentiellement forte, et qui seront explorés par la voie analytique (utilisation de micro-bougies poreuses pour collecter les solutions du sol dans ces horizons diagnostic) et expérimentale *in situ* (utilisation de sondes minérales pour identifier la stabilité actuelle de polymères alumineux intercalés dans des minéraux expansibles), qui seront étudiés dans le cadre d'un projet proposé au PNBC-INSU.

IV-42 Biodiversité fonctionnelle :

Les travaux menés sur la biodégradation des matières organiques des litières ou du sol, la production d'azote minéral, et l'altération biologique, représentent une des voies de recherche majeures du projet Breuil. Les observations sur la structuration et le contrôle des communautés biologiques posent de nombreuses questions importantes que l'on peut résumer ainsi :

- Quelles sont les communautés impliquées dans ces différentes fonctions ?
- Quelle est l'origine de la discrimination des populations par les essences, autrement dit, par quels mécanismes les essences les contrôlent, autant par promotion que par inhibition ? S'agit-il d'une médiation chimique via les produits issus de la minéralisation des litières, d'exsudats radiculaires spécifiques ?
- Est-ce que ce contrôle va s'exercer à l'identique avec la maturation des peuplements ?
- Est-ce que ces observations ont un caractère général ? Si non, quels sont les caractéristiques qui conduisent aux discriminations observées ?
- Quel est le rôle de la perturbation initiale dans les observations actuelles, perturbation physique liée à l'enlèvement des peuplements et au changements physiques induits, perturbation biochimique liée à l'intense minéralisation après la coupe, perturbation physique liée à l'andainage, perturbation biologique liée à la végétation spontanée, non contrôlée dans cet essai en dehors de quelques dégagements mécaniques initiaux ?
- Quelle est la validité de l'hypothèse de l'intervention de populations hétérotrophes dans la minéralisation de l'azote, liée à l'introduction de certaines plantations ?
- Est-ce que le niveau de fertilité modifie la structuration des communautés microbiologiques ?

Le projet 'Biodiversité fonctionnelle' soutenu par l'Institut Français de Biodiversité et coordonné par Francis Martin 'UMR IaM Nancy, apportera des réponses à certaines de ces questions.

S'appuyant sur le site-atelier de Breuil, les questions relevant de la généralisation des observations ou de rôle de la perturbation initiale devront être abordées par ailleurs. Un projet sera proposé à cet effet dès que possible.

IV-43 Minéralogie-solutions-modélisation biogéochimique

Les approches pluridisciplinaires menées dans le projet Breuil offrent la possibilité rare d'accéder sur un même écosystème aux données détaillées concernant la minéralogie et les solutions.

La compétence de Frédéric Gérard en modélisation biogéochimique, permet d'aborder de manière pragmatique ce volet du projet, de façon à préciser les paramètres du fonctionnement actuel du sol en fonction des différentes essences. En effet, la caractérisation très poussée de la minéralogie des sols dans ses aspects qualitatifs et quantitatifs, et celle en parallèle des solutions du sol, autorisent à appréhender finement le comportement actuel des différentes phases minéralogiques du sol par modélisation mécaniste.

Les sorties potentielles concernent la connaissance des processus actuels, et les flux d'éléments issus des phénomènes d'altération, dans le sol global ou dans des sites particuliers tels la rhizosphère.

Ce projet a été soumis au Programme National Biosphère Continental (INSU) pour soutien.

IV-44 - Valeur indicatrice des solutions du sol :

Les solutions du sol ont une composition et une valeur indicatrice qui dépend de leur temps de résidence. Les solutions libres et liées apportent des renseignements complémentaires, les solutions liées sont en particulier intéressantes pour les relations sol-plante. C'est en effet dans la solution liée que la plante se nourrit, mais ce compartiment évolue avec l'état hydrique du sol, compliquant notablement le suivi des éléments disponibles pour la nutrition minérale des arbres. Le diagnostic de disponibilité minérale est fait en général à partir de phase solide du sol, par simplification. Il est clair que d'une part, l'équilibre solide-solution est encore mal connu pour des solutions de chimie très complexe comme les solutions du sol, et que, d'autre part, le fait même que la chimie de la solution dépende fortement de l'essence complique notablement le problème.

Un challenge pour l'avenir réside dans la prévision de la qualité des solutions en fonction de leur intensité de liaison et des interactions avec les acteurs biologiques et leur contrôle.

IV-45 Rôle de la faune

Aucune des équipes impliquée dans les projets actuels, ne prend en compte la macrofaune du sol. Nous avons tenté de remédier à cette lacune en faisant intervenir Jean-François Ponge du Muséum National d'Histoire Naturelle, dans un projet visant à tester la présence des Lombriciens par rapport aux Enchytréides, compte tenu de l'importance de ces groupes dans l'orientation de la biodégradation des humus [*L'examen de la littérature et les travaux effectués précédemment en milieu forestier tempéré montrent que ces deux groupes-clés d'annélides oligochètes tendent à s'exclure mutuellement en fonction du niveau de fertilité des sols et constituent ainsi de bons indicateurs, résumant à eux seuls la gamme de variation observée dans les réseaux trophiques du sol (Ponge et al., 1997 ; Ponge, 1999; 2003).*].

Le projet qui a été rejeté de l'appel d'offres GESSOL du MEDD en 2004, ne pourra pas être traité dans un futur proche.

IV-46 Mélange d'essences (TsF ; interfaces)

Le mélange d'essence est prôné depuis très longtemps dans le cadre d'alternatives à l'enrésinement, en particulier pour améliorer les humus, dont la dégradation conduit en cascade à la régression du fonctionnement des cycles biogéochimiques (Bonneau, et al. Conséquences de la monoculture des résineux et alternatives possibles. Rapport final PIREN A.T.P. n° 4 1984 – Bonneau, 1995 : la fertilisation des forêts tempérées. Engref). Cet aménagement est relativement complexe à réaliser afin que les peuplements dont la croissance est la moins rapide puissent se maintenir et produire les conditions écologiques propres au bon fonctionnement des humus.

Le contexte a évolué, et le mélange intime n'est pas nécessaire pour le maintien de toutes les fonctions. Toutefois, pour ce qui concerne la dynamique des cycles biogéochimiques, c'est bien le mélange intime d'essences qui doit être testé. Le site de Breuil le montre directement : la variabilité intra des humus et des sols du peuplement de référence (forêt native) est directement liée à la proximité du hêtre ou du chêne. La dimension supra de la fragmentation des paysages doit également intervenir au niveau des cycles via les paramètres physiques et biologiques (décomposeurs), mais aucune étude ne le montre actuellement.

Le site de Breuil n'a pas été conçu pour tester le mélange d'essence et il est impossible de rattraper ce manque actuellement. La seule possibilité est de travailler aux interfaces. C'est ce qui a été entrepris en introduisant des litters-bags de litière mélangées à l'interface hêtre-Douglas et chêne-épicéa pour tester le rôle du mélange sur la décomposition étant donné que les pôles purs sont traités par ailleurs. Il serait également possible de travailler dans des transects avec des sachets de résine pour tester la minéralisation de l'azote. Ces approches ne pourront jamais se substituer à la mise en place de sites spécifiques où le mélange serait testé. Les délais pour l'opérationnalité d'un tel dispositif, qui doit être conçu de manière à ce que l'approche pluri-disciplinaire soit possible, sont très longs mais ne doivent pas être rédhibitoires. Le site Breuil a été mis en place il y a trente ans et va seulement commencer à livrer ses premiers résultats. Ceci est un appel non dissimulé aux bailleurs de fonds afin de pouvoir mettre en place au moins un tel dispositif en France..

IV-47 Verrous méthodologiques

Le diagnostic du fonctionnement actuel des écosystèmes passe par des sites-ateliers de qualité, fortement instrumentés et suivis sur le long terme. Il faut toujours améliorer les méthodes et les capteurs utilisés *in situ*.

Plusieurs voies sont importantes :

- Les investigations à toutes les échelles temporelles : par exemple, les récoltes actuelles des solutions sont réalisées en général de manière intégrée sur un mois pour des raisons matérielles évidentes. Cette approche a son intérêt pour les bilans de matière. La récolte plus ponctuelle de solutions à l'aide de partiteurs installés de manière plus systématique (un partiteur 'intelligent' est actuellement installé pour la pluie) permettrait de travailler sur la dynamique des processus, autorisant la mise en évidence de mécanismes plus fugaces du fonctionnement du sol : phases d'anaérobiose, flush de nitrification, de dénitrification, de production de protons, production d'acides organiques facilement dégradables, etc... Cela ne doit pas empêcher le suivi sur le long terme ce qui pose des problèmes très concrets de gestion des sites : un relais pourrait être pris dans le cadre des OREs mais cela reste à concrétiser. Le cas se posera d'ici quelques années à Breuil, site qui nécessitera un suivi diachronique.
- Le délai de stagnation des échantillons sur le terrain conduit à une perte d'information, et certainement à une détérioration de la qualité de ces informations, quand des investigations de plus en plus fines sont réalisées sur les solutions. Il faudrait développer des méthodes afin de préserver les éléments les plus fugaces, soit en les stabilisant, soit indirectement en identifiant un traceur de leur présence.
- Les gaz du sol sont aptes à apporter des informations pertinentes sur le fonctionnement de l'écosystème, les tests en cours sur un appareil existant devraient permettre cette investigation dans un avenir proche.
- La prise en compte de la variabilité spatiale et de sa signification réelle.
- Le diagnostic de nutrition des plantes demande également qu'un effort soit réalisé dans le domaine du couplage entre l'état hydrique du sol, la qualité des solutions et le prélèvement de la plante dont la localisation précise n'est pas connue. Le traçage des

solutions et des équipements spécifiques couplant mesure d'humidité et prélèvement doivent pouvoir être développés.

IV-48 Transfert vers le Développement

Les gestionnaires forestiers interviennent au quotidien dans les aménagements en sélectionnant les essences et leur traitement. Ces interventions ont un objectif principal, mais prennent de plus en plus en compte l'ensemble des fonctions des écosystèmes forestiers. Le cadre de ces actions est d'ailleurs assez largement fixé par la demande sociale et le législateur. Les résultats présentés dans ce dossier montrent la nature très diverse des conséquences que peuvent avoir ces interventions, sur les diverses composantes du milieu incluant les biocénoses. Ces résultats partiels montrent la complexité des écosystèmes et les nombreuses questions d'écologie quantitative et fonctionnelle qui sont posées.

La démarche scientifique menée dans le projet Breuil vise à acquérir des connaissances aussi complètes que possible sur des écosystèmes modèles. Ces données permettront le développement de modèles à base mécaniste, établis en général par compartiment. L'assemblage de ces modules nécessite une large concertation interdisciplinaire pour développer des modèles complets du fonctionnement biologique et géochimique de l'écosystème forestier. Ces modèles devront être testés dans des écosystèmes où une information de base est disponible de façon à mettre en œuvre des simulateurs. L'objectif de ces recherches se situe sur le moyen terme et repose effectivement sur un dispositif global de type ORE/OOE. Cette approche permet une généralisation des données locales via la modélisation, sans avoir nécessairement à étudier de manière répétitive de très nombreux cas de figure.

Cette démarche est indispensable pour asseoir les recommandations aux praticiens sur une connaissance aussi précise et prévisionnelle que possible.

Il est évident qu'il faut extraire, au fur et à mesure de l'avancée des connaissances, les conclusions utilisables, sans attendre la finalisation globale des simulateurs. Ce transfert doit se faire aussi rapidement que possible dans un contexte où les prises de décisions contraignent l'écosystème pour de très nombreuses années.

L'expérience de Breuil montre que la gestion doit prendre en compte l'extrême complexité de l'écosystème afin que les décisions ne se traduisent pas par des évolutions régressives.

- La forêt native a la biodiversité la plus importante, mais l'appauvrissement du sol lié aux récoltes passées, la stabilité de l'écosystème, dans un contexte climatique d'altitude moyenne, se traduisent au total par une évolution peu favorable du sol. La régénération naturelle de ce type de forêt n'est pas assurée. Ces observations posent effectivement le rôle de la stabilité relative de la biocénose sur sa pérennité. En fait cette forêt native a été longuement perturbée par l'extraction intensive de bois de chauffage. L'hypothèse d'un effet positif de la perturbation lors de la récolte est posée.

- Les substitutions d'essence montrent que celles-ci contrôlent très fortement les cycles du carbone et de l'azote, ce qui se traduit par des évolutions substantielles du sol.

- Le choix des essences doit se faire sur des critères multiples, dans le cadre des aménagements multifonctionnels. L'accompagnement de l'introduction de certaines essences est nécessaire de façon à éviter des dérives rapides :

- Par exemple, introduire le Douglas ou le pin doit s'accompagner d'une amélioration initiale du sol par amendement calcaire et apport de phosphore. Cette pratique évite l'acidification forte du sol lié à la nitrification induite.

- Les peuplements doivent absolument être éclaircis vigoureusement avant la fermeture du couvert de façon à éviter la disparition totale du sous bois et l'accumulation des humus dont la biodégradation est retardée, en particulier dans

ce contexte de sols acides et de climat de basse montagne défavorable à la minéralisation.

- Le mélange d'essence doit être testé pour éviter le caractère mono-spécifique des peuplements, mais il faut des dispositifs adaptés au test de cette hypothèse.
- Les résultats actuels ne correspondent qu'au stade juvénile de développement de l'écosystème : un suivi diachronique doit être opéré de façon à disposer des effets sur le long terme. Deux hypothèses opposées peuvent être posées : i- l'introduction d'essence a déclenché une orientation nouvelle durable, ou ii- la substitution d'essence a un effet initial fort qui devrait s'amortir avec la stabilisation de l'écosystème. Il est difficile de trancher actuellement, bien que certains peuplements atteignent pratiquement un stade où ils sont potentiellement récoltables (par exemple le Douglas fertilisé). Le site de Breuil, installé sur des sols sensibles est particulièrement adapté à cette problématique.
- La perturbation initiale liée à l'enlèvement de la forêt native n'a pas été suivie lors de l'installation du peuplement. L'effet de cette perturbation est peut-être encore fortement présent actuellement, expliquant l'effet plantation systématique sur les populations responsables de la nitrification. Ce n'est pas ce qui ressort de la littérature mais celle-ci reste encore limitée dans le domaine.
- Le caractère général du contrôle des populations microbiennes par les essences, orientant les cycles du carbone et de l'azote doit être validé dans un réseau de sites forestiers où des essences ont été introduites dans des conditions identiques.

V- CONCLUSION GENERALE

Le présent document concerne la présentation et la synthèse des travaux menés dans le cadre du projet *'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)*.

Ce rapport, final pour le présent projet, est un rapport d'étape pour le projet général mené dans le cadre du site de Breuil.

Quelques enseignements généraux peuvent être tirés de cette étude :

- 1- L'approche *in situ* utilisant des sites-ateliers de recherche, véritable laboratoires d'Ecologie, s'avère être très efficace pour améliorer la connaissance en écologie forestière quantitative et fonctionnelle.
- 2- Cette approche est d'autant plus pertinente que la pluri-disciplinarité est mise en œuvre : le présent projet a rapproché les Disciplines des sciences du Vivant, des sciences de la Terre et de l'Ecologie.
- 3- Des avancées notables ont été réalisées respectant les objectifs initiaux, quelques peu réorientés en raison d'un financement partiel de la demande. Ces avancées figurent dans la synthèse.
- 4- Des questions pertinentes de recherche ont été soulevées et d'ores et déjà les Equipes de recherche se sont organisées pour valoriser les acquis et poursuivre les pistes identifiées dans le cadre de projets complémentaires tous orientés vers un même cap final.
- 5- Le site-atelier expérimental de Breuil doit faire l'objet d'un suivi diachronique sur le long terme. Ce site appartient à l'ORE forêt qui doit être une garantie pour sa pérennité.
- 6- Des expérimentations complémentaires devraient être mises en place afin de répondre à des questions pertinentes que le présent dispositif ne permet pas de traiter : c'est le cas de l'étude de peuplements mélangés. Certes, la forêt native est une forêt mélangée, mais elle ne peut répondre qu'à un petit nombre de questions. Sa structure à une histoire trop complexe pour servir de base à des recherches sur les peuplements mélangés. Il est impératif de travailler à partir de dispositifs expérimentaux de qualité, de façon à aboutir à des résultats incontestables.

Valorisation scientifique des travaux menés dans le cadre du projet Breuil

Mémoires de stage

- ▷ **Kunze, M.** (2001) : Effet essence sur le cycle interne de l'azote dans les sols forestiers : Flux nets et flux bruts. Relations carbone-azote. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol 20 p (encadrement B.Zeller et M Colin, INRA BEF, C Munier, Limos).
- Lejon D.** (2002) : rapport de stage sur les populations microbiennes du site de Breuil : biomasse et structure (encadrement R Chaussod et L Ranjard, INRA Microbiologie Dijon)
- ▷ **Moukoui, J.** (2002) : Effet des essences sur la minéralisation des matières organiques et la dynamique des éléments nutritifs. DEA Science du Sol (encadrement C Munier et J Berthelin, Limos et J Ranger INRA BEF)
- ▷ **Ndira, V.** (2001) : Étude de l'impact des essences forestières sur les propriétés physico-chimiques des sols rhizosphérique et global en milieu acide. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol : 21 p (Encadrement MP Turpault INRA BEF)
- ▷ **Calvaruso, C.** (2003) : Impact des plantes et des microorganismes du sol sur la vitesse d'altération des minéraux. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol, UHP-ENSAR, ENSAM, INAPG, ENSAIA : 21 p.
- Forêt, M.** (2003) : Effets des essences sur l'évolution des sols dans le site atelier de la forêt de Breuil Chenue (Morvan). Rapport 2^e année ENSA Rennes 50p. (encadrement, J Ranger)
- Lop Vip T,** (2003) : Impact du changement d'essences forestières sur la matière organique du sol (Site du Breuil, Morvan). Rapport de Maîtrise des Sciences de l'Environnement, Université de Bourgogne, 39 pp.(encadrement F Andreux)
- ▷ **Hurel, C** (2004) : Effet des essences sur la biodégradation des matières organiques des sols de Breuil (Morvan). DEA Sciences de la Terre Dijon (encadrement F Andreux)
- Renard, C** (2003) : Étude de la variabilité spatiale du pH du sol en fonction des éclaircies sur le douglas (Étude du site de St Brisson, Bas Morvan). Rapport de Maîtrise des Sciences de l'Environnement, Université de Bourgogne, 30 pp (encadrement F Andreux)
- ▷ **Mareschal, L** (2004) : Effet des essences sur la minéralogie eds argiles des sols de Breuil. Mémoire de D.E.A. National de Science du Sol (Encadrement MP Turpault et J Ranger INRA BEF)
- ▷ **Frantz, H.** (2004) : Effet des essences sur la minéralogie eds argiles des sols de Breuil. Mémoire de D.E.A. de Sciences de la Terre Strasbourg (Encadrement N. Liewig CGS Strasbourg et MP Turpault INRA BEF)
- ▷ **Bâton, M.** (2004) : Effet des essences sur le pouvoir complexant des matières organiques des sols de Breuil (Morvan) . Mémoire de D.E.A. Sciences Agronomiques (Encadrement F Gérard INRA BEF)

Sicard, C. (2004) : Biomasse et minéralomasse des peuplements de Breuil. Mémoire 3^e année ISARA Lyon. (Encadrement J Ranger BEF Nancy)

Thèses en cours :

Jaffrain, J. : "Effet des essences forestières sur le fonctionnement organo-minéral d'un sol forestier acide : observation et modélisation biogéochimique." (encadrement F Gérard et J Ranger, BEF Nancy)

Moukoui, J. Effet des essences sur la biodégradation des matières organiques des sols de Breuil (Morvan) (coencadrement J Berthelin, Limos Nancy et J Ranger BEF Nancy)

Kulhankova, A. Populations fongiques impliquées dans la biodégradation des matières organiques des litières de Breuil (Morvan) (coencadrement J Berthelin, Limos Nancy et J Ranger BEF Nancy)

Revue à Comité de lecture:

LeTacon, F., Bréchet C., Zeller B., Maurice J.-P. Functional diversity of ectomycorrhizal and saprophytic fungi in a mixed forest stand of beech, oak and birch using ¹³C and ¹⁵N natural abundance. *Mycological Progress* (sous presse)

Simonsson, M., Kaiser, K., Danielsson, R., Andreux, F. & Ranger, J : Estimating nitrate, dissolved organic carbon (DOC) and DOC fractions in forest floor seepages using ultraviolet absorbance spectra and multivariate analysis . *Geoderma* (sous presse)

Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Bethelin, J., et Ranger, J. Effet des essences forestières sur les processus de biodégradation-minéralisation des matières organiques et la solubilisation des cations majeurs. *EJSS* (soumis).

Lejon, David P.H., Lionel Ranjard, Virginie Nowak, Marie-Christine Breuil, Jacques Ranger et Rémi Chaussod. Impact of silvicultural practices on soil biology: Influence of different tree species on the structure of the microbial communities in an acid forest soil (Morvan, France). (En cours de rédaction).

Participation à des colloques

Lejon, D.P.H. Ranjard, L., Nowak, V., Breuil, M.C., Ranger, J. et Chaussod, R. (2003) : Impact of silvicultural practices on soil biology: Influence of different tree species on the structure of the microbial communities in a acid forest soil (*Morvan, France*) Poster : International Symposium on Structure and Function of Soil Microbiota" (18-20/09/03, Marburg, Allemagne)

Zeller B., Le Tacon F., Bréchet C. et Maurice J.P. Diversité fonctionnelle des champignons ectomycorhiziens et saprophytes dans une chênaie-hêtraie du Morvan par la mesure de l'abondance naturelle du ¹³C et du ¹⁵N. Journées d'écologie fonctionnelle (JEF) Mars 2003, Nancy, présentation orale

Dietzel, M., Gérard, F., Jaffrain, J., Nestroy, O., Weber, H., Möller, A. and Hillebrecht, J., 2003. New Aspects on the Mechanisms of Silicate Weathering - Impact of Polysilicic Acids and Hydroxyaluminosilicate Colloids, MINPET 2003, Salzburg, Autriche.

Documents internes à distribution limitée

Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Bethelin, J., et Ranger, J. Effet des essences forestières sur la minéralisation des matières organiques (C,N) et la dynamique des éléments nutritionnels (Ca,Mg,K...) (*Poster présenté aux journées de l'écologie fonctionnelle à Nancy en mars 2003*)

Moukoui, J., Munier-Lamy, C., Mallouhi, N., Berthelin, J., et Ranger, J. Effect of forest tree species on distribution and biodegradability of organic matter in soil aggregate fractions. (*Projet de communication pour le colloque international « sols forestiers » de Bordeaux en septembre 2004*)

Kulhankova, A, Béguiristain, T, Moukoui, J, Berthelin, J (2004) : Diversity of saprophytic fungi degrading model organic materials in different forest sites: PCR-TGGE approach. . (*Projet de communication pour le colloque international « sols forestiers » de Bordeaux en septembre 2004*)

Ranger, J. Nzila, J Dd, Zeller, B. Laclau, J.P, Bouillet, J.P, Deleporte, P., Moukoui, J. Jussy, J.H. Marien. J.N. (2004) : Control of the nitrogen mineralising activity of micro-organisms by vegetation is a key-parameter to be taken into account by managers whatever the ecosystem function considered. . (*Projet de communication pour le colloque international « sols forestiers » de Bordeaux en septembre 2004*)

Document à diffusion limitée

Ranger, J. & Gelhaye, D. (2002, 2003) : Effets de l'essence forestière sur le fonctionnement biogéochimique et biologique d'un écosystème forestier. Présentation du site expérimental de la forêt de Breuil-Chenu, Morvan. Nancy : Institut de la Recherche Agronomique, Biogéochimie des Écosystèmes Forestiers :18 p + annexes. Versions juin et novembre 2002 et novembre 2003.