



AVERTISSEMENT

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

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

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

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

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

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

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

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

THÈSE

Pour obtenir le grade de docteur délivré par
L'Université de Lorraine

École doctorale RP2E

Sciences et Ingénierie des Ressources Procédés Produits et Environnement

Spécialité : Biologie Végétale et Forestière

Présentée et soutenue publiquement par

Jade SALLELES

Le 28 mai 2014

Étude du devenir de l'azote dérivé des litières dans le sol et dans l'arbre sur le moyen terme dans les forêts de hêtres par traçage isotopique et modélisation.

Directeur de thèse : **Jacques RANGER**

Co-directeur de thèse : **Bernhard ZELLER**

Jury

M. Mickaël AUBERT , Professeur, Université de Rouen	Rapporteur
Mme Monique CARNOL , Professeur, Université de Liège	Rapporteur
M. Manuel NICOLAS , Ingénieur de recherche, ONF Fontainebleau	Examineur
M. Karel Van Den MEERSCHÉ , Chargé de recherche, CIRAD Montpellier	Examineur
Mme Anne POSZWA , Maître de conférences, Université de Lorraine	Examineur
Mme Judy SIMON , Docteur habilité, Université de Freiburg	Examineur
Mme Delphine DERRIEN , Chargé de recherche, INRA Nancy	Invité
M. Jacques RANGER , Directeur de recherche, INRA Nancy	Directeur de thèse
M. Bernhard ZELLER , Ingénieur de recherche, INRA Nancy	Co-directeur de thèse

Sommaire

Remerciements	3
Liste des figures	7
Liste des tableaux	11
Liste des annexes	13
Chapitre 1 Introduction	15
Chapitre 2 Matériel et Méthodes	48
Chapitre 3 Devenir de l'azote dérivé des litières dans le profil de sol.	64
Chapitre 4 Time dynamic of litter-derived N uptake by beech trees (<i>Fagus sylvatica</i>) over 18 years.	87
Chapitre 5 Modèle Sol-Plante.	106
Chapitre 6 Modèle conceptuel de l'incorporation verticale de l'azote dérivé des litières dans le sol.	142
Chapitre 7 Conclusion générale et perspectives.	155
Références	159
Annexes	175
Résumé	207
Abstract	209

Remerciements

La rédaction des remerciements signe la fin d'une étape riche en enseignements. Originaire du sud de la France, le climat lorrain n'a pas toujours été facile à supporter mais je remercie Bernd Zeller de m'avoir convaincue d'embarquer dans ce projet de thèse. Merci aussi pour ta bonne humeur à toutes épreuves !

Merci à Laurent Saint-André de m'avoir accueillie au sein de l'unité, directeur d'unité mais aussi chercheur passionné dont l'enthousiasme est communicatif. Avec vous la modélisation devient un terrain de jeu.

Merci à Jacques Ranger d'avoir accepté la responsabilité officielle de directeur de thèse.

Je ne remercierai jamais assez Delphine. Co-bureau, chercheuse, maman et confidente. Merci pour tous tes précieux conseils, ton écoute et ton soutien omniprésent.

Merci à l'ensemble de l'équipe du BEF. C'est grâce à vous qu'il fait bon vivre au BEF ! Merci aux « jeunes » de l'unité pour l'animation et les discussions lors des repas, des pauses et dans le bus. Merci Léa pour toutes ces réflexions sur l'école doctorale et les images qui colorent nos portes de bureau ! Mention spécial à Carine sur qui on peut toujours compter ! Mes remerciements ne seraient pas complets sans citer Joe-le-Bichoko pour ses blagues, pas toujours volontaires, et son entrain.

Merci à ceux qui sont passés par là et qui ont su partager leur expérience, Pierre-Joseph, Emeline, Antoine, Fabrice, Nicolas, Greg. Un grand merci à mes compagnons de doctorat d'autres unités, Morgane et Alice avec qui j'ai pu partager mes doutes de fin de thèse. Une pensée particulière à Nicolas qui nous a quittés trop tôt... Merci encore à toutes les belles rencontres effectuées à l'INRA ou ailleurs pendant ces trois années de doctorat et qui me font grandir toujours un peu plus.

J'aimerais témoigner ma plus profonde reconnaissance à ma famille pour sa présence et ses encouragements pendant cette thèse, et depuis toujours.

Je remercie également du fond du cœur Mélanie, Magali, Delphine et Emilie pour tous les bons moments passés ensemble et pour votre soutien sans failles.

Merci à vous tous car vous avez été mon moteur pour mener à bien cette thèse malgré les moments de doute et de remise en question. Cette thèse, au-delà des recherches scientifiques, m'a permis d'intégrer la richesse des valeurs humaines, indispensables à la vie.

Aux Wegees.

Liste des figures

Figure 1 : Cycle de l'azote en forêt d'après Millard et al. (1996).....	22
Figure 2 : Évolution des émissions des principaux gaz polluants dans l'atmosphère entre 1990 et 2011 en Europe. Source: EEA (2013).	24
Figure 3 : Devenir de l'azote des litières dans le sol d'après Prescott et al. (2010).....	26
Figure 4 : Images NanoSIMS de feuilles de litière de hêtre doublement marquées au ^{13}C et ^{15}N issues de l'étude menée par Hatton et al. (2012). Par comparaison des images $^{12}\text{C}^{14}\text{N}$ et $^{12}\text{C}^{15}\text{N}$ on observe une distribution du ^{15}N similaire à la distribution du ^{14}N	34
Figure 5 : Processus liés à la décomposition d'un substrat homogène contenant une quantité N d'azote. B : biomasse des décomposeurs, P : production des décomposeurs, M : mortalité, m : flux de minéralisation, f_c et f_N : concentrations en C et N de la biomasse des décomposeurs, e_o : efficacité d'utilisation du substrat par les décomposeurs. D'après Agren et Bosatta (1998).	39
Figure 6 : Carte de répartition des sites d'études en Europe.	52
Figure 7 : Schéma de répartition de la litière marquée au sol sur les sites NIPHYS/CANIF et les sites Renecofor. Le disque central correspond à l'arbre ayant reçu la litière marquée.	58
Figure 8 : Schéma d'échantillonnage du sol. Les carottes de sol sont récupérées à la tarière (diamètre : 8 cm).	60
Figure 9 : Evolution des moyennes d'abondance $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 3$) dans le profil de sol (0 – 30 cm) au cours du temps et profil d'abondance naturelle ($\delta \text{ nat.}$). Les écart-types sont indiqués dans lesTableau 4et Tableau 5.	74
Figure 10 : Evolution des moyennes d'abondance $\delta^{15}\text{N}$ ($\delta \text{ ‰}$) ($n = 3$) dans l'horizon O (litière + humus) au cours du temps sur les sites Renecofor. $\delta^{15}\text{N}_i=0$ représente l'abondance ^{15}N initiale dans tout l'horizon O. La litière marquée a été déposée en 2001 sauf à Het 55 où la litière enrichie a été déposée en 2003.....	75
Figure 11 : Variations de l'abondance naturelle du ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) dans une forêt de feuillus mixte (chênes et bouleaux, G et LD) (GE : en bordure, GF1 et GF2 : plus profondément en forêt, GO : zone d'éclaircie, GC : taillis), dans une forêt mixte de feuillus (chênes et hêtres, AE), dans un bois de feuillus (bouleaux, SB) et dans un bois de conifères (pins Laricio, CP). Chaque point représente un échantillon composite, formé de trois échantillons, qui a été analysé deux fois (Vervaet et al. 2002).	77

Figure 12 : Schéma récapitulatif de l'écologie des trois espèces de vers de terre présents dans le sol. Source : http://www.bioactualites.ch/fr/sol-sain-plant-saines/biodiversite/ver-de-terre.html	81
Figure 13 : ^{15}N loss measured using litterbags as a function of time at Aubure, Ebrach, Collelongo and the Renecofor sites, from the beginning of the experiment to 4 years after the deposition of the ^{15}N -labelled litter. Each point represents a labelled tree. The first black point at $t = 0$ (100 % of ^{15}N applied) is common to all the sites. Data are missing at Het 55.	98
Figure 14 : Distribution of the ten sites according to the amount of litter ^{15}N recovered in the leaves and the humus form. Errors bars are based on three replicates. The arrows show the leaf ^{15}N peak. No peak is observed at Collelongo.....	99
Figure 15 : Correlation circle (variables factor map) of the principal component analysis (PCA) performed on 18 site characteristics on the ten studied sites (A) and distribution of the sites on individuals factor map (C). The percentage of explained variance for the parameter datasets are shown in Table (B). The table (D) explains the abbreviations used in the PCA.	101
Figure 16 : Highlights of the bio-geo-chemical litter N cycle in forest ecosystems. The thickness of the green arrows represents the litter degradation rates (fast or slow). The orange arrows represent the litter derived N uptake by the tree.	105
Figure 17 : Schéma global du modèle Sol-Plante. Les différents symboles utilisés sont détaillés dans le Tableau 9.	113
Figure 18 : Analyse de sensibilité du modèle Sol-Plante. Les graphiques supérieurs représentent les courbes du stock de ^{15}N dans les feuilles tandis que les courbes inférieures représentent le ^{15}N dans le sol (0 – 10 cm). Les graphiques s'associent par paire verticale (feuilles et sol). La courbe orange correspond au paramétrage qui permet le meilleur ajustement des valeurs simulées par rapport aux données d'enrichissement dans la litière, les feuilles et le sol à Ebrach. La courbe bleue correspond à une valeur plus faible du paramètre concerné tandis que la courbe rose correspond à une valeur supérieure. Le paramètre étudié par variation de l'ajustement est indiqué dans l'encadré rouge de chaque couple de graphiques.....	122
Figure 19 : ACP appliquée à 19 paramètres et sorties du modèle Sol-Plante.....	125
Figure 20 : Évolution de la proportion de ^{15}N prélevé par l'arbre depuis le réservoir N disponible au cours du temps (noté x dans le modèle Sol-Plante).	129

Figure 21 : Moyenne des pourcentages d'allocation du N vers les différents compartiments du module Arbre.	129
Figure 22 : Evolution des proportions d'allocation du N issu de l'allocation interne vers les feuilles, le bois, les grosses racines et les racines fines au cours du temps.	131
Figure 23 : Bilan de ^{15}N issu de la décomposition de la litière marquée calculé dans la litière, les débris, le sol (0 – 10 cm) et les feuilles. Les proportions sont estimées à partir du modèle Sol-Plante ce qui peut expliquer les pourcentages supérieurs à 100 % à Het 25, Het 60 et Het 88. Le bilan est calculé 4 ans, 10 ans et 18 ans après le dépôt de la litière marquée ainsi qu'à une date intermédiaire correspondant à la date du pic ^{15}N mesuré dans le sol (variable suivant les sites mais non atteint à Het 60 après 18 ans et atteint à 4 ans à Ebrach).	133
Figure 24 : Schéma conceptuel de la modélisation du devenir du N des litières dans le profil de sol selon un modèle discret. Le transfert du N se fait dans deux horizons (Sol 1 et Sol 2) qui contiennent chacun deux réservoirs de sol distincts (Sol 1.1 et Sol 1.2 font référence au réservoir N du sol avec un turnover rapide, Sol 2.1 et Sol 2.2 renvoient au réservoir N de sol stable). La constante de décomposition du N dans les différents compartiments du sol est notée k_i avec i le compartiment considéré. N_i correspond à la quantité de N dans le compartiment i . N_{dispo} correspond au réservoir de N disponible pour les arbres. $\text{Uptake N} = N$ prélevé par l'arbre. Le module Arbre n'est pas discuté ici.	149
Figure 25 : Evolution au cours du temps de la quantité de l'élément (p) dans le substrat dans un intervalle de qualité. Le changement de la distribution de la qualité (transformation de q en q') est dû au passage par la biomasse des décomposeurs.....	151
Figure 26 : Sources de N couvrant les besoins annuels de l'arbre. Les besoins annuels sont calculés à partir du modèle Sol-Plante et correspondent à la quantité de N dans les nouvelles feuilles, les racines fines et à la croissance du tronc, des branches et des grosses racines. La source de N via les dépôts atmosphériques est négligée.	161

Liste des tableaux

Tableau 1 : Caractéristiques générales des forêts de hêtres (<i>Fagus sylvatica</i> L.) sur les sites NIPHYS/CANIF et Renecofor. PMA: Précipitation Moyenne Annuelle, TMA: Température Moyenne Annuelle, l'altitude est exprimée en moyenne au dessus du niveau de la mer (m.a.s.m.), Dépôts atm. N: dépôts atmosphériques azotés, N (mg.g ⁻¹): concentration en N dans la litière, l'humus, le sol ou dans les feuilles sur l'arbre, MRT ¹⁵ N litière: Temps Moyen de Résidence du ¹⁵ N des litières, les types de sol sont issus de la classification WRB (2006), N and R Ellenberg sont les indices d'Ellenberg sur la concentration en N et l'acidité des sites respectivement, Taux de translocation: proportion de N alloué depuis les feuilles vers l'arbre avant la sénescence des feuilles, DBH: Diamètre des arbres à 1.30 m. La hauteur dominante à 100 ans est un indice de fertilité noté ho. Prod. Biom. Bois : production de biomasse bois correspondant à la biomasse du tronc et des branches des arbres marqués, elle est calculée à partir des équations du modèle Fagacees (Dhôte, 1996).....	55
Tableau 2 : Caractéristiques du marquage de chacun des dix sites d'étude.....	57
Tableau 3 : Calendrier des échantillonnages. La première ligne de chaque site correspond aux échantillonnages de litière, d'humus et de sol, la deuxième ligne correspond aux prélèvements de feuilles.....	59
Tableau 4 : Moyennes des abondances ¹⁵ N naturelles (δ nat, ‰) ($\pm$ sd, n = 3) dans le profil de sol (0 – 30 cm) des sites NIPHYS/CANIF et Renecofor. Les valeurs δ nat auxquelles ne correspond aucun écart-type sont issues d'une seule mesure sur un échantillon composite.	72
Tableau 5 : Moyennes des abondances ¹⁵ N (δ ‰) ($\pm$ sd, n = 3) dans le profil de sol (0 – 30 cm) des sites NIPHYS/CANIF et Renecofor au cours du temps.	73
Tableau 6 : Proportion de ¹⁵ N issu de la litière en décomposition mesurée dans les dix premiers centimètres du sol au cours du temps. Sign. est le résultat de l'analyse statistique (Anova, test LSD avec $P \leq 0.05$). Les moyennes ($\pm$ sd, n = 3) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes. $\uparrow$, $\downarrow$, =, $\uparrow \downarrow$ signifient que la quantité de traceur augmente, diminue, reste constante ou augmente puis diminue pendant la décennie étudiée.	76
Tableau 7 : Correlation matrix of the principal component analysis (PCA) performed on the ten studied sites showed in Figure 15. The abbreviations are explained in Figure 15.D.	

The coefficients correspond to the coefficients of correlation (r). The significant coefficients (P < 0.05) are in bold.....	101
Tableau 8 : Définition des paramètres du modèle Sol-Plante.	113
Tableau 9 : Evaluation de l'influence des paramètres du modèle Sol-Plante sur la date d'apparition du pic ¹⁵ N dans le sol et les feuilles et sur l'amplitude de la courbe (hauteur du pic). ++ : grande influence, + : faible influence, - : aucune influence ou minime...	123
Tableau 10 : Paramètres du modèle Sol-Plante sur les neuf sites sélectionnés. MRT = Temps moyen de résidence. Les symboles sont représentés dans le schéma Figure 18 et dans le Tableau 8. x moy. = moyenne des coefficients de prélèvement ajustés au cours des dix années étudiées.....	124
Tableau 11 : Ajustement des paramètres du modèle Sol-Plante selon trois critères statistiques. r ² : coefficient de détermination de la régression linéaire entre les données simulées et les données observées, EF : modelling efficiency, MAE : moyenne des valeurs absolues des résidus des valeurs simulées.....	124
Tableau 12 : Matrice de corrélation correspondant à l'ACP appliquée à 21 paramètres et sorties du modèle Sol-Plante. Les valeurs en rouge sont statistiquement significatives à P ≤ 0.05 (0.67 ≤ r), les valeurs en vert sont statistiquement significatives à P ≤ 0.1 (0.59 ≤ r < 0.67).	125
Tableau 13 : Paramètres explicatifs des axes 1 et 2 de l'ACP (Figure 19). La dimension 1 correspond à l'axe horizontal, la dimension 2 à l'axe vertical.....	125
Tableau 14 : Ratio entre la biomasse souterraine et aérienne des arbres (Biom. Aér. / Biom. Sout.), ratio entre la minéralomasse dans le bois (teneur en N du tronc et des branches) et la biomasse aérienne (Miné. Bois / Biom. Aér.), ratio entre la minéralomasse dans les feuilles (teneur en N dans les feuilles) et la biomasse aérienne (Miné. Feuilles / Biom. Aér.) et ratio entre la quantité de N issu de la réallocation (N disponible) et les besoins en N de l'arbre (N disp. / Besoins N).....	128
Tableau 15 : Coefficient d'allocation du N nouveau (issu du prélèvement dans le sol et de l'allocation interne) vers les compartiments du module Arbre.....	130

Liste des annexes

Annexe 1. Fiches site.....	177
Annexe 2. Calcul du temps moyen de résidence équivalent (MRT_{eq}) des compartiments <i>Sol 1</i> et <i>Sol 2</i> du modèle Sol-Plante.....	189
Annexe 3. Ajustement des courbes ^{15}N simulées par le modèle Sol-Plante dans la litière, le sol et les feuilles avec les données observées.....	191
Annexe 4. Résultats statistiques de l'ajustement des courbes ^{15}N simulées par le modèle Sol-Plante dans la litière, le sol et les feuilles.....	195
Annexe 5. Article 1.....	199

Chapitre 1 Introduction.

Table des matières

1. Les enjeux du développement durable des forêts.

2. Le cycle de l'azote.

2.1 Les sources d'azote.

2.2 Les stocks d'azote et leur dynamique.

2.4 Une dynamique de l'azote contrastée par l'âge du peuplement.

2.5 Effets des changements globaux.

3. Méthodes d'étude de la dynamique de l'azote en forêt.

3.1 Les isotopes de l'azote.

3.2 Utilisation de l'isotopie dans la compréhension des systèmes naturels.

3.3 Le marquage isotopique des litières.

4. Modélisation de la décomposition des litières et de la libération d'azote dans le sol jusqu'à son utilisation par la végétation.

4.1 L'outil modélisation et typologie des modèles biogéochimiques.

4.2 Modélisation des processus de décomposition des litières et de minéralisation de l'azote dans les horizons organo-minéraux par un couplage C – N.

4.2.1 Les modèles couplés C – N centrés processus

4.2.2 Les modèles C – N centrés micro-organismes

4.3 Modélisation du prélèvement de l'azote par la végétation.

4.4 Utilisation de l'azote des litières par la végétation: les modèles couplés Sol – Plante.

4.5 Limites de l'utilisation du couplage C – N.

5.

Objectifs et démarche

1. Les enjeux du développement durable des forêts.

L'augmentation constante de la population mondiale et les besoins croissants en matière de logement, de nourriture et de services mais aussi la volonté de contribuer à un monde plus durable par l'utilisation de bioénergie, et de matériaux respectueux de l'environnement augmentent la **demande** en production de bois et peuvent mener à la déforestation dans les cas extrêmes (FAO, 2012). Il est donc nécessaire de trouver un juste équilibre entre la conservation et l'exploitation des forêts en pratiquant une gestion raisonnée des ressources forestières.

On ne peut pas discuter du développement durable des forêts sans évoquer le **sol**, support physique mais aussi source de nutriments. La **fertilité** des sols repose sur un équilibre entre les entrées et les sorties de nutriments dans l'écosystème. L'exploitation des forêts avec exports de biomasse et sans fertilisation peut conduire à une diminution du stock de nutriments dans le sol et remettre en cause l'équilibre nutritif potentiel du système forestier (de Dieu Nzila et al., 2002; Chen and Xu, 2005; Merino et al., 2005; Wall, 2008; Dighton et al., 2012).

Parmi les nutriments essentiels aux végétaux, l'**azote** (N) est un élément indispensable à leur croissance qui reste pourtant **limitant** dans la grande majorité des écosystèmes tempérés (Galloway et al., 2004; Gessler et al., 2004; Gruber and Galloway, 2008; Rennenberg et al., 2009; Dorr et al., 2010; Gerber et al., 2010). Le N est un élément chimique intervenant dans la formation des protéines et des enzymes. Il favorise la multiplication cellulaire et la synthèse des glucides, il sert à la formation des réserves dans les graines et à la constitution des hormones (Gobat et al., 1998). Du fait de leur immobilité, l'accès aux sources de N est un défi permanent pour les arbres, d'autant plus qu'ils ne sont pas les seuls organismes vivants à convoiter ce nutriment. La flore environnante et la faune du sol peuvent être nombreuses, diversifiées et fortement compétitives dans le prélèvement de N (Jingguo and Bakken, 1997; Puri and Ashman, 1999; Schulze et al., 2000; Schimel and Bennett, 2004).

L'atmosphère contient 78 % de N sous forme gazeuse mais, paradoxalement, seuls quelques organismes, comme les bactéries fixatrices de N associées aux racines des légumineuses par exemple, sont capables d'utiliser cette source (Galloway et al., 2004). En forêt, la part de N fixé par association symbiotique ne représente que quelques $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ (Cleveland et al., 1999). Il existe également une absorption directe du N atmosphérique sous forme

d'ammoniac (NH_3) ou de dioxyde de N (NO_2) par les feuilles (Gessler et al., 2000, , 2002; Kreutzer et al., 2009) mais la principale source de N provient des **litières** aérienne (feuilles, branches et fruits) et souterraine (racines). En effet, le N est le seul nutriment qui n'est pas libéré par l'altération des minéraux du sol (Hobbie et al., 1998; Schulten and Schnitzer, 1998; Johnson, 2006). L'accumulation des résidus de litières suite à la décomposition se fait dans l'épisolum humifère défini comme le groupe d'horizons organiques et minéraux enrichis en matières organiques (MO) (Trap, 2010) et participe à la formation des stocks de N du sol.

L'objectif de ce travail de thèse est de déterminer la **contribution** du N des **litières** dans la **nutrition** des arbres à une échelle de temps **décennale**. Pour cela des litières enrichies en azote 15 (^{15}N) ont été déposées dans dix forêts européennes. Les sites ont été choisis de manière à couvrir le panel de conditions pédoclimatiques correspondant au climax du hêtre en Europe. Les mesures de suivi du ^{15}N ont permis l'élaboration d'un **modèle** reproduisant l'allocation du N dérivé des litières dans le sol et l'arbre. La calibration du modèle sur la gamme de sites aux caractéristiques variables a permis de progresser dans la compréhension des **paramètres de contrôle** du cycle du N.

2. Le cycle de l'azote.

Le cycle du N en forêt est dit fermé et se caractérise par des entrées et sorties externes à l'écosystème faibles ainsi qu'un recyclage interne efficace (Rennenberg et al., 2009) (Figure 1).

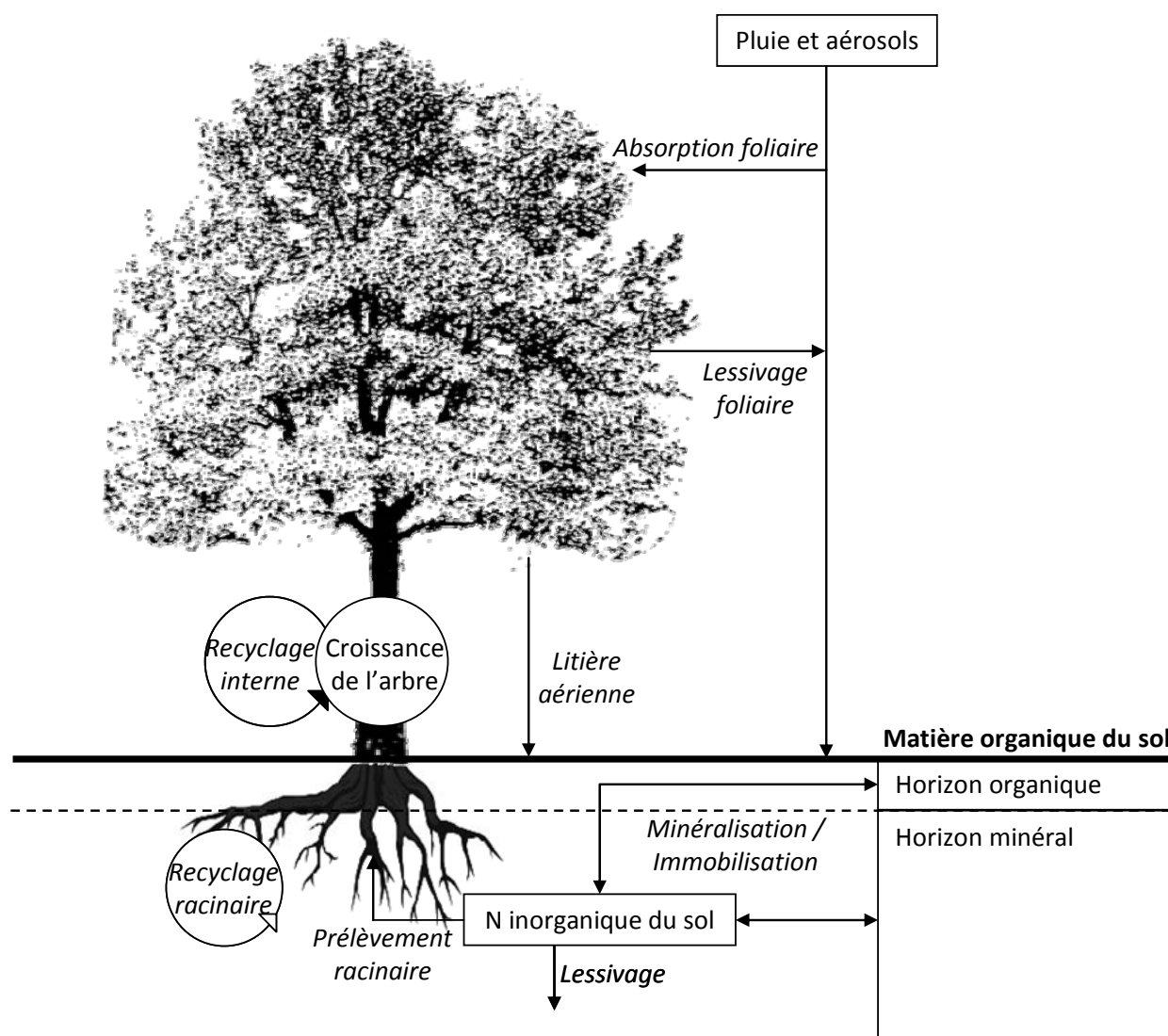


Figure 1 : Cycle de l'azote en forêt d'après Millard et al. (1996).

2.1. Les sources d'azote.

Dans les écosystèmes à faibles intrants (non fertilisés), la source de N pour les végétaux provient majoritairement de la décomposition des **litières** et de la minéralisation des MO du sol, et, dans une moindre mesure dans les forêts étudiées, des dépôts particuliers atmosphériques et de la fixation symbiotique du N gazeux.

La litière **aérienne** se compose de feuilles ou d'aiguilles, de branches mortes, d'écorce, de fruits et de troncs. Elle est représentée pour 50 à 80 % par les feuilles, 3 à 30 % par les rameaux et écorces et 1 à 30 % d'organes divers. Les troncs sont négligeables (Mangenot, 1980). A leur mort, les **racines** constituent la litière **souterraine** et participent au recyclage des nutriments. Les exsudats racinaires participent également à la balance des nutriments des écosystèmes forestiers. Le turnover des racines fines (< 2 mm) est estimé à un an (Praag et al.,

1988; Helmisaari et al., 2002) tandis que les grosses racines sont considérées comme des organes pérennes au même titre que les parties ligneuses (Helmisaari et al., 2002). Dans une expérience *ex situ* de marquage au ^{15}N de feuilles de litière et de racines fines de jeunes plants de hêtre (un an) sur deux saisons de végétation, Guo et al. (2012) ont mis en évidence l'importance de l'origine de la litière (aérienne ou souterraine) dans la nutrition azotée de l'arbre. Les résultats suggèrent une plus forte compétitivité des micro-organismes pour le N issu des racines fines lorsque la litière est mélangée (feuilles + racines) mais les plantes deviennent plus compétitives lorsque la litière est essentiellement aérienne. En effet, les tanins présents dans les feuilles forme des complexes récalcitrants et réduiraient la disponibilité de N dans le sol pour les micro-organismes (Dyckmans and Flessa, 2002). Les micro-organismes immobilisent le N de la litière mais, par leur fort turnover, contribuent aussi à alimenter le réservoir de N disponible du sol et par conséquent, à alimenter la végétation en N. Par la suite, le terme litière désignera la litière aérienne. **Bio-chimiquement** la litière fraîche de hêtre est composée d'environ 35 % de substances hydrosolubles, 12 % d'hémicellulose et 22 % de cellulose et 31 % de composés récalcitrants dont la lignine (Trap et al., 2013). **Chimiquement**, la litière est composée de carbone (C), de N et de macroéléments tels que le calcium, le phosphore, le potassium et le magnésium (Zeller et al., 2000). En forêts tempérées françaises, la chute annuelle de litière aérienne est de l'ordre de 2 à 4 t.ha⁻¹.an⁻¹ (Meier et al., 2005). Avec une concentration moyenne de 15 mg.g⁻¹ de N dans les litières de feuilles sous hêtraies (Zeller et al., 2000), le flux de N issu des chutes de litières est compris entre 30 et 80 kg.ha⁻¹.an⁻¹ dans les hêtraies françaises.

Les **dépôts atmosphériques** contribuent également à la formation des stocks de N réactif. Les dépôts secs particuliers et gazeux d'origine anthropiques (oxydes de N et N réduit) issus des activités industrielles et urbaines et des aérosols, les dépôts humides particuliers via les pluies (nitrates, ammonium, acide nitrique et également ammoniac) enrichissent l'atmosphère en N et peuvent avoir un effet fertilisant ou eutrophisant suivant les concentrations, l'état de richesse des sols, la forme chimique du composé ou encore de la demande de la végétation (Ranger et al., 2000). En Europe, suite à la ratification de la « Convention on Long-range Transboundary Air Pollution » en 1982, les émissions de gaz polluants ont fortement diminué mais les dépôts atmosphériques azotés restent élevés. Les émissions d'oxydes d'azote ont chuté de 48 % entre 1990 et 2011 en Europe mais sont de 10.1 .10⁵ t en France en 2011 contre 1.5 .10⁵ t en Suède par exemple (EEA, 2013) (Figure 2). En France, on estime entre 1 et 12 kg.ha⁻¹.an⁻¹ les dépôts de N total sur la période 1993 – 1998 (Croisé et al., 2002). La

diminution des teneurs en N de l'atmosphère suite aux mesures européennes replace les litières au cœur de la problématique de la nutrition des arbres dans les écosystèmes forestiers.

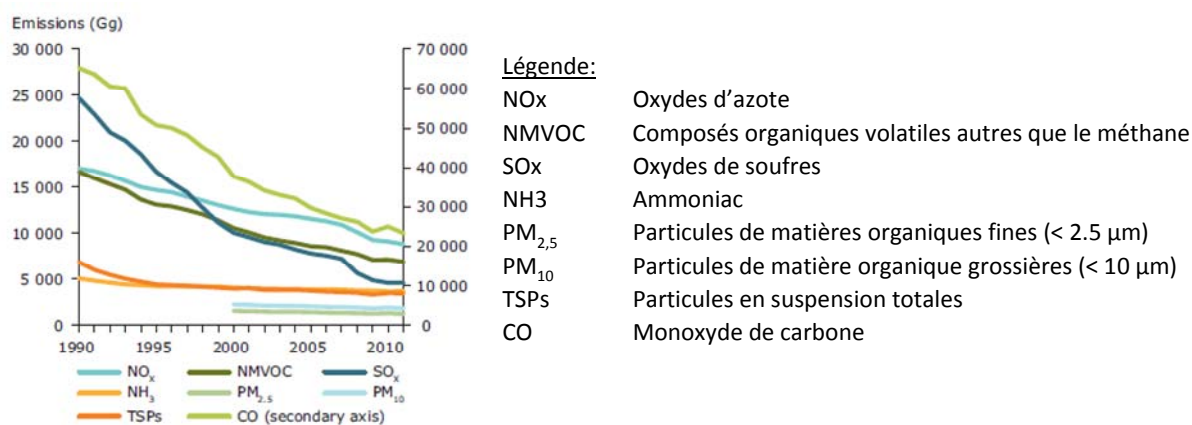


Figure 2 : Évolution des émissions des principaux gaz polluants dans l'atmosphère entre 1990 et 2011 en Europe. Source: EEA (2013).

Les bactéries fixatrices de N sont capables de transformer le diazote de l'air en N organique utilisable par les racines des plantes. Cette **symbiose** est notamment fréquente chez les légumineuses qui ont des besoins azotés importants. Dans les écosystèmes terrestres, la présence de bactéries fixatrices de N dépend des conditions climatiques. Les cyanobactéries sont principalement retrouvées dans des milieux arides aux températures extrêmes (désert, toundra mais aussi prairies et prairies semi-arides). La présence de bactéries fixatrices de N peut contrebalancer la faible disponibilité en N du sol pour les végétaux. Des études reportent une fixation de N comprise entre 1 et 41 kg.ha⁻¹.an⁻¹ et plus majoritairement entre 1 et 10 kg.ha⁻¹.an⁻¹ dans les écosystèmes terrestres par les cyanobactéries. La symbiose avec les plantes vasculaires peut apporter jusqu'à 100 kg.ha⁻¹.an⁻¹ (Vitousek et al., 2002).

2.2. Les stocks d'azote et leur dynamique.

En forêt, il existe deux grands réservoirs de N dans le sol formant un continuum: l'épisolum humifère (humus) et les horizons minéraux du sol. L'azote est présent sous deux formes principales, organique et inorganique. Le N **organique** est constitué de protéines, d'acides aminés directement assimilables ou encore d'acides nucléiques (Zeller et al., 1998; El Zein et al., 2011b). L'azote organique est minéralisé en azote **inorganique** (ammonification + nitrification) sous forme d'ions ammonium (NH₄⁺) ou de nitrates (NO₃⁻) par l'action conjointe de bactéries spécialisées dans l'ammonification et la nitrification, de champignons et d'enzymes extracellulaires. Les nitrates, plus mobiles, sont facilement lessivés dans les sols

tandis que l'ammonium est préférentiellement prélevé par les arbres ou immobilisé par les micro-organismes du sol (Schimel and Bennett, 2004; Stoelken et al., 2010).

La **litière** en décomposition constitue un réservoir temporaire de N. Les processus de décomposition des litières s'organisent en **trois phases** simultanées : lessivage des composés solubles, fragmentation et catabolisme (Zeller et al., 1998; Berg, 2000; Schulze et al., 2000; Jacob et al., 2010; Prescott, 2010). Durant la première phase de dégradation par la macrofaune, la masse de litière au sol diminue tandis que la concentration en composés récalcitrants telle que la lignine augmente. Les fragments de litière sont ensuite décomposés par un cortège microbien associé à des champignons et des enzymes dont l'activité est largement influencée par les **conditions climatiques** (Berg, 2000; Trap, 2010; Schmidt et al., 2011). La production des enzymes est contrôlée par des optima de températures et d'humidité du sol (Couteaux et al., 1995) tandis que leur activité est régulée par la disponibilité en nutriment et la demande en nutriments des communautés microbiennes (Shukla et al., 2011). La **qualité de la litière**, définie comme la stœchiométrie C : N : P : S (carbone, azote, phosphore et soufre) (Agren and Bosatta, 1996) détermine les différents taux de « décomposabilité » de la matière organique et la disponibilité en nutriments pour les décomposeurs (Berg, 2000; Gholz et al., 2000; Cornwell et al., 2008; d'Annunzio et al., 2008; Bruijn and Butterbach-Bahl, 2010; Zeller and Dambrine, 2011; Leitner et al., 2012). Brandstatter et al. (2013) ont par exemple montré que les teneurs en manganèse, phosphore et calcium stabilisaient les parois des cellules végétales et diminuaient l'accessibilité des nutriments pour les décomposeurs. Le temps de résidence du N dans les litières varie en fonction de variables intrinsèques à la qualité de la litière et des conditions pédoclimatiques des sites (Figure 3). Le calcul de la perte de masse de litière déposée dans des cadres dans quatorze forêts en Europe a montré un temps moyen de résidence du N dans les litières compris entre 0.9 et 2.7 ans (d'Annunzio et al., 2008). Ce temps de résidence peut être supérieur à 3 ans, comme par exemple à Collelongo, une hêtraie d'altitude en Italie centrale dont le sol présente une forte teneur en matière organique et en calcium et dont le temps moyen de résidence du N dans les litières est de 5.4 ans (Zeller et al., 2001).

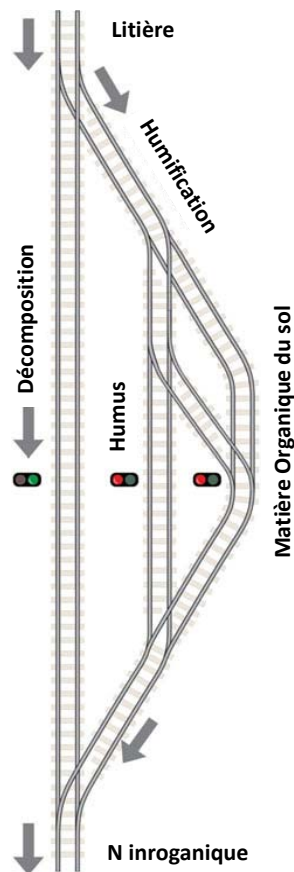


Figure 3 : Devenir de l'azote des litières dans le sol d'après Prescott et al. (2010).

Dans un profil de sol, l'**humus** correspond à « l'ensemble des matières organiques du sol transformées par voie biologique et chimique » (Jabiol et al., 1995). En plus d'une description des horizons caractéristiques, la stœchiométrie, et notamment le ratio C : N, est indicatrice des formes d'humus – mull, moder ou mor. Les humus de forme **mull** offrent un niveau de fertilité favorable (C : N de l'ordre de 30 sous hêtraie) à l'installation d'espèces végétales à forte demande en N. Les mull sont caractérisés par une apparente homogénéité de la matière organique sur le profil de sol due au brassage par la macrofaune tels que les vers de terre anéciques. Les champignons sont présents mais les bactéries abondent majoritairement. A l'inverse, dans les humus de type **moder**, la MO se différencie en plusieurs horizons : les horizons organiques Ol (feuilles entières), Of (débris végétaux) et Oh (litière à un stade de décomposition avancée après humification). La MO devient rapidement indisponible pour les végétaux par stabilisation dans ces horizons. La diversité de la macrofaune est inférieure par rapport aux mull et les sols sont plus acides. Le rapport stœchiométrique C : N est également plus faible dans les moder par rapport aux mull (C : N de l'ordre de 20 sous hêtraies). La biomasse fongique domine la biomasse microbienne. Les humus de type **mor** se caractérisent par une transition franche entre les horizons organique et minéral. Les débris végétaux non décomposés s'accumulent d'où une importante conservation des nutriments dans les mor par

rapport aux mull ou aux moder mais le recyclage de ces nutriments est minimal dû à une faible abondance et une faible diversité d'animaux et de micro-organismes (Ponge, 2003).

Les formes d'humus ont longtemps été associées à la production forestière (Toutain, 1981) mais la végétation sur des humus de types mor ou moder est capable de développer des stratégies de compensation comme le montre les travaux initiés par Vitousek dans les années 1980. Il a en effet démontré que dans des conditions où l'accès aux sources de N est plus faible, les végétaux ont une plus forte capacité d'utilisation du N (NUE pour Nitrogen Use Efficiency) et sont capables de produire une plus grande quantité de biomasse avec de plus faibles apports en nutriments (Vitousek, 1982; Boerner, 1984; Lajtha and Klein, 1988). L'augmentation de la production racinaire sur des sols pauvres pourrait expliquer un NUE supérieur dans des milieux peu fertiles (Finzi et al., 2007; Tateno and Takeda, 2010). L'indice NUE est aussi contrôlé par le temps moyen de résidence du N selon la formule développée par Yasumura et al. (2002) à l'échelle de la feuille :

$$NUE = NP \times MRT \quad (\text{Équation 1})$$

Avec *NUE* la quantité de feuilles produite par unité de N absorbé dans le sol annuellement, *NP* la production de feuille (taux de croissance par unité de N dans la feuille) et *MRT* le temps moyen de résidence du N dans la feuille.

Dans le **sol minéral**, 90 % de l'azote est présent sous forme organique et moins d'un tiers de l'azote organique est directement minéralisable (Barber, 1984). Les stocks de N se forment par **stabilisation** des composés azotés issus des litières qui ont été dégradés et **immobilisés** dans les agrégats végétaux et microbiens et par association avec les minéraux du sol. Dans une hêtraie sur sol sableux dont l'humus est de forme moder, l'étude du devenir du N dérivé des litières dans les cinq premiers centimètres du sol par traçage isotopique de litière enrichie en ^{15}N *in situ* après douze ans, montre que 41 % du traceur ^{15}N initialement présent dans la litière migre vers les débris végétaux et 56 % vers les agrégats, la quantité restante de traceur se fixant sur des grains minéraux (Hatton et al., 2012).

A l'échelle du sol, les **sorties** de N sont diverses : lessivage en profondeur, dénitrification, prélèvement par la flore ou encore mouvement horizontal par la macrofaune du sol comme les vers de terre. Sous hêtraies, l'exsudation de composés carbonés appréciés par les micro-organismes immobilise les nitrates dans le sol et réduit le lessivage de ces composés solubles (Ranger et al., 2004; Andrianarisoa et al., 2009).

2.3. Les prélèvements d'azote par la végétation.

Les végétaux prélèvent une part de leurs besoins en N dans les trois réservoirs du sol : la litière, l'humus et le sol. Ce **prélèvement** se fait principalement via le cortège des mycorhizes associées aux racines fines. Le N inorganique est préférentiellement utilisé par la végétation mais des études ont mis en avant l'assimilation directe de N organique par les végétaux (Schimel and Bennett, 2004; Jones et al., 2005; Trap, 2010). Les végétaux et les micro-organismes du sol utilisent la même source de N et entrent donc en **compétition**. Les micro-organismes, par leur diversité et leur rapidité de croissance, vont être capables de s'adapter rapidement à la forme de N disponible, d'autant plus qu'étant les principaux acteurs de la décomposition ils sont les premiers à entrer en contact avec le N du sol (Schimel and Bennett, 2004). Cependant, la présence de mycorhizes confère aux végétaux un avantage spatial en augmentant la surface de prospection. Selon une approche bilan entrée-sorties, le turnover des racines, plus lent que celui des micro-organismes, accroît le temps de rétention du N par les végétaux, augmentant ainsi leur pouvoir compétitif vis-à-vis du N du sol sur le long terme (Schimel and Bennett, 2004). Une étude menée sur des forêts françaises pendant deux ans a permis de mettre en évidence un prélèvement racinaire de l'ordre de 63 à 183 kg_N.ha⁻¹.an⁻¹ suivant l'âge du peuplement et l'espèce (Jussy et al., 2004). Aux États-Unis, le prélèvement par les racines est estimé à 44 kg_N.ha⁻¹.an⁻¹ pour une forêt mélangée de chênes et de pins et à 71 kg_N.ha⁻¹.an⁻¹ dans un peuplement de feuillus en altitude (Bonito et al., 2003).

Une part importante des besoins en N des végétaux, notamment lors de la reprise de croissance au printemps, est couverte par la réallocation interne. Environ 18 % du N des grosses racines et du tronc serait réalloué aux organes en croissance (Millard and Grelet, 2010). Le stock de N issu de la réallocation a également un rôle tampon et permet aux végétaux de s'adapter à leur environnement et à des situations exceptionnelles. À l'automne, on estime entre 40 et 80 % la quantité de N des feuilles réattribuée à l'arbre avant sénescence (El Zein et al., 2011a).

2.4. Une dynamique de l'azote contrastée par l'âge du peuplement.

L'approche par chronoséquence dans des hêtraies de quatre âges différents (15, 65, 90 et 130 ans) a permis de mettre en évidence l'importance de l'âge du peuplement dans la qualité de la litière produite et dans les processus du sol associés (Trap et al., 2013). Les besoins en N des arbres varient en fonction de leur stade de développement, un peuplement jeune avec une

forte production de bois a des besoins en N plus importants qu'un peuplement mature. A Aubure, dans le Nord – Est de la France, le N contenu dans la biomasse de hêtre âgé de 15 ans est de $5.9 \text{ kg}_N \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$, $10.2 \text{ kg}_N \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ à 35 ans et de $3.3 \text{ kg}_N \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ à 85 ans (Ranger et al., 2000). Le sol subit également des changements au cours du cycle sylvogénétique du peuplement. Les humus de type mull sont ordinairement associés à de jeunes peuplements qui progressent vers des humus de type moder lorsque le peuplement vieillit. Cette transition est la conséquence (1) de l'augmentation de la production de litière et de l'accumulation des composés récalcitrants dans les sols issus de la décomposition des litières, et (2) de la diminution de l'activité microbienne et des vers de terre au profit des champignons qui ralentit le taux de décomposition des litières (Bernier and Ponge, 1994; Ponge and Delhaye, 1995; Trap et al., 2011).

2.5. Effets des changements globaux.

Les processus de décomposition des litières sont fortement liés aux conditions environnementales et climatiques et donc aux changements globaux que subissent les écosystèmes de nos jours. De part la dépendance des végétaux au sol et à la disponibilité en nutriments, les processus de décomposition des litières vont conditionner une partie des réponses des végétaux à ces changements (Schimel et al., 1990). Les effets du changement global sont diverses et les réponses des écosystèmes forestiers variées entraînant des difficultés de mise en place d'études complètes sur la dynamique des écosystèmes. A ce titre, la prise en compte du cycle du N dans les modèles prédictifs est aussi importante que la connaissance du cycle du C (Janssens et al., 2010).

Les **émissions de CO₂** dans l'atmosphère dues aux activités humaines stimulent la production de biomasse végétale et donc la capacité de séquestration du C mais l'observation d'un effet bénéfique de l'augmentation du CO₂ atmosphérique sur la production de biomasse végétale est nuancée par l'accessibilité des végétaux aux ressources en éléments essentiels comme le N ou le phosphore (Rastetter et al., 1997; Hungate et al., 2003; Reich et al., 2006; Gruber and Galloway, 2008; Gerber et al., 2010; Reich and Hobbie, 2012). Dans une atmosphère enrichie en CO₂ les arbres prélèvent plus de N dans le sol pour subvenir à leurs besoins ce qui augmente la pression exercée sur les sols forestiers et peut ainsi contribuer à la baisse de la fertilité de ces écosystèmes si les exports de rémanents ne sont pas gérés raisonnablement sur le long terme.

En Europe, les **émissions de composés azotés** dues aux activités humaines sont désormais soumises à des normes visant à réduire les dépôts atmosphériques mais la diminution de ces émissions n'est pas similaire pour tous les gaz et leur concentration dans l'atmosphère reste élevée. La concentration en oxydes de N a globalement diminué de 48 % au cours des années 1990 – 2011 mais celle de l'ammoniac de 28 % seulement. Parmi les oxydes de N, le protoxyde de N (N_2O) est un puissant gaz à effet de serre produit lors des phénomènes de combustion. Malgré les progrès techniques réduisant les émissions des véhicules à essence, l'augmentation du parc automobile ne permet pas de percevoir les effets bénéfiques de l'application des normes. En France et en Allemagne les émissions d'ammoniac ont augmenté de 0.4 % entre 2010 et 2011 (EEA, 2013). De plus, il existe une hétérogénéité spatiale et les régions plus proches des zones industrielles subissent les effets de ces dépôts azotés de manière plus importante que d'autres. L'augmentation des dépôts atmosphériques azotés peut affecter le cycle du N de plusieurs façons. D'une part en augmentant la contribution à la séquestration du C par les forêts en réduisant la limitation en N des sols (Nadelhoffer et al., 1999; Carreiro et al., 2000), d'autre part, en augmentant directement la quantité de N disponible via l'absorption foliaire et donc réduire l'absorption racinaire tout en favorisant l'accroissement de biomasse végétale et donc en diminuant la pression exercée sur les sols forestiers (Hagedorn et al., 2005). Indirectement, l'augmentation des dépôts azotés atmosphériques induit un changement de la qualité de la litière (Dupouey et al., 1998) qui va à son tour impacter les communautés microbiennes et peut diminuer le taux de décomposition des litières qui produit alors davantage de produits récalcitrants plus pérennes dans le temps.

3. Méthodes d'étude de la dynamique de l'azote en forêt.

Deux méthodes majeures permettent l'étude de la fertilité des sols : la **comparaison des stocks de nutriments** dans le sol à deux dates différentes ou en mesurant des bilans de flux « entrée – sorties » de nutriments (Van der Heijden et al., 2011). La première méthode souffre des problèmes de répétabilité des échantillonnages dans le temps et dans l'espace. La variabilité spatiale des stocks de nutriments dans le sol forestier est forte et les protocoles de mesure peuvent évoluer dans le temps, d'autant plus lorsque les campagnes de mesures sont espacées. Le calcul des **bilans de flux « entrée – sorties »** s'appuie sur le principe de conservation de masse et permet de quantifier l'évolution des stocks sur un site donné mais ne permet pas d'apporter des informations directes sur les transformations et le transfert des éléments (Ranger and Turpault, 1999).

Le développement de techniques innovantes d'**isotopie** a permis de suivre le devenir des nutriments dans le système sol – plante et d'apporter des éléments de compréhension sur le fonctionnement des cycles biogéochimiques. Ces techniques ont été élaborées sur le carbone (^{13}C) (Hobbie and Werner, 2004; Kammer and Hagedorn, 2011; Epron et al., 2012), l'azote (^{15}N) (Zeller, 1998; Zeller et al., 1998; Zeller et al., 2000; Zeller et al., 2001; Dawson et al., 2002), l'oxygène (^{18}O) (Koeniger et al., 2010; Zapater et al., 2011), l'hydrogène (^2H) (Becker and Coplen, 2001; Marc and Robinson, 2004; Koeniger et al., 2010), le calcium (^{44}Ca) ou le magnésium (^{26}Mg) (Van der Heijden, 2013). L'acquisition de données sur la répartition et la dynamique des nutriments dans le sol est aussi le point de départ d'un outil puissant d'étude de la fertilité des sols et des cycles des nutriments dans les écosystèmes : la **modélisation**.

3.1. Les isotopes de l'azote.

A l'état naturel, les atomes dont le nombre de protons et d'électrons est constant mais avec un nombre variable de neutrons définissent les **isotopes**. Les propriétés chimiques des isotopes sont similaires et on se sert des propriétés physiques (différence de masse) pour les reconnaître (mesure par spectromètre de masse à rapport isotopique). L'azote possède deux isotopes dits stables car non radioactifs : l'azote 14 (^{14}N), présent à 99.64 % et l'**azote 15** (^{15}N) qui représente seulement 0.36 % du N présent sur Terre. Le ^{15}N est composé de 7 protons et 8 neutrons, contrairement au ^{14}N qui ne possède que 7 neutrons. De masse isotopique supérieure que le ^{14}N , le ^{15}N est plus lourd que le ^{14}N .

3.2. Utilisation de l'isotopie dans la compréhension des systèmes naturels.

A l'état naturel, l'isotope lourd de l'azote est présent dans le sol et dans les plantes à des concentrations variables. Les variations d'**abondance naturelle** en ^{15}N dans les écosystèmes forestiers peuvent être interprétées pour étudier le métabolisme azoté des plantes et tracer les flux de N depuis les sources vers les puits (Rennie et al., 1976; Binkley et al., 1985; Handley and Scrimgeour, 1997; Unkovich et al., 2001). La dénitrification, la nitrification, la minéralisation, la volatilisation, l'immobilisation, l'assimilation et le lessivage sont autant de processus qui aboutissent à une **discrimination du ^{15}N** . Ce fractionnement conduit à un enrichissement du substrat et à un appauvrissement du produit en isotope lourd (Vervae et al., 2002). Par exemple, le facteur d'enrichissement noté ϵ , $\epsilon = \delta^{15}\text{N}_{\text{sol}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{feuilles}}$, mesuré en forêts pures d'épicéas et en forêts mélangées hêtres – épicéas est compris entre - 2.1 ‰ et - 3.7 ‰ (Pörtl et al., 2007). Ces résultats illustrent le processus de discrimination qui amenuise le sol en ^{15}N et conduit à des teneurs en ^{15}N inférieures dans les plantes par rapport au sol.

Le **marquage isotopique** artificiel a été développé afin de **tracer les flux** du cycle du N. En enrichissant artificiellement en ^{15}N une cohorte de matériel il est alors possible de suivre l'élément chimique dans le temps et dans l'espace. Les techniques de marquage isotopique avec des **fertilisants** enrichis en ^{15}N ($^{15}\text{NO}_3^-$, $^{15}\text{NH}_4^+$ ou encore en utilisant un double marquage $^{15}\text{NO}_3^-$ $^{15}\text{NH}_4^+$) ont permis des avancées non négligeables sur les connaissances de la dynamique du N inorganique dans le sol (Nadelhoffer et al., 2004), sur les processus de lessivage (Tietema et al., 1998), sur le prélèvement du N présent dans la solution du sol (Dyckmans et al., 2000; Fotelli et al., 2004; Stoelken et al., 2010; Cesarz et al., 2013; Guo et al., 2013; Pena et al., 2013), sur la dynamique des communautés microbiennes (Fahey et al., 2011; Pena et al., 2013) ou sur le devenir du N inorganique sur long terme (cinq ans) en système prairial (Dijkstra et al., 2009). En forêt, l'utilisation de fertilisants enrichis en ^{15}N a permis de mieux connaître les processus de prélèvement des nutriments par les arbres et d'apporter des informations sur le recyclage interne des nutriments (El Zein et al., 2011a; Van der Heijden, 2013). Cependant, l'apport de fertilisants inorganiques dans l'écosystème peut biaiser l'équilibre naturel du système.

3.3. Le marquage isotopique des litières.

Le **marquage isotopique du N des litières** permet de suivre le devenir du N issu de la décomposition des litières sans modifier le niveau de fertilité des sols par apport de fertilisants. Ce type de marquage a pour avantage de découpler le devenir du N organique issu d'une cohorte de litière (enrichi) de celui provenant d'autres sources, organiques et minérales (non enrichi). En plus du suivi de l'**évolution** d'une cohorte de N organique des litières, ce marquage permet le suivi sur le long terme du **devenir** du N des litières dans le sol et dans la végétation sans perturbations des pools existants (Zeller et al., 1998).

A ce jour, les études traitant du cycle du N à partir de l'utilisation de litières enrichies en ^{15}N se développent du fait de la précision de l'outil de mesure. Sous cultures, l'utilisation des traceurs isotopiques a permis de suivre le devenir des résidus de culture dans les rotations suivantes (Akkal-Corfini et al., 2009). Parfitt et al. (2001) ont comparé la décomposition et la dynamique du N contenu dans les rémanents après une éclaircie dans deux forêts de pins sur deux ans et demi. Blumfield et al. (2004) ont également travaillé sur des pins et sur le devenir du N dans le sol et les rémanents deux ans après l'application de résidus marqués au ^{15}N . Dans une expérience de marquage de feuilles et de bois de pommier, Tonon et al. (2007) ont

mis en évidence la participation significative à court terme (8 mois) du N des litières à la nutrition de l'arbre. Cependant, peu d'études portent sur le **moyen** (pluriannuel), **voire le long terme** (décennal), sur des arbres **matures**.

Dans les études citées précédemment, le marquage est réalisé à partir d'ajout de fertilisant enrichi (nitrate de calcium, sulfate d'ammonium ou nitrate de potassium à 10 atom% d'abondance ^{15}N) et récupération des organes qui serviront au marquage. En Europe, la production de litière de hêtre enrichie en ^{15}N a été initiée à la fin des années 90 par B. Zeller. La litière enrichie en ^{15}N est obtenue par aspersion d'urée de la canopée d'arbres sélectionnés puis récupération des feuilles sénescentes lors de la chute annuelle des feuilles (Zeller et al., 1998). La litière enrichie ainsi produite est alors déposée sur des sites sélectionnés après avoir ôté la litière originale. Bien que Mueller et al. (2009) soulignent la forte variabilité de l'excès ^{15}N dans la fraction particulaire de la MO du sol, une étude récente d'imagerie NanoSIMS a montré une répartition homogène du ^{15}N par rapport à la distribution du N (Hatton et al., 2012) (Figure 4).

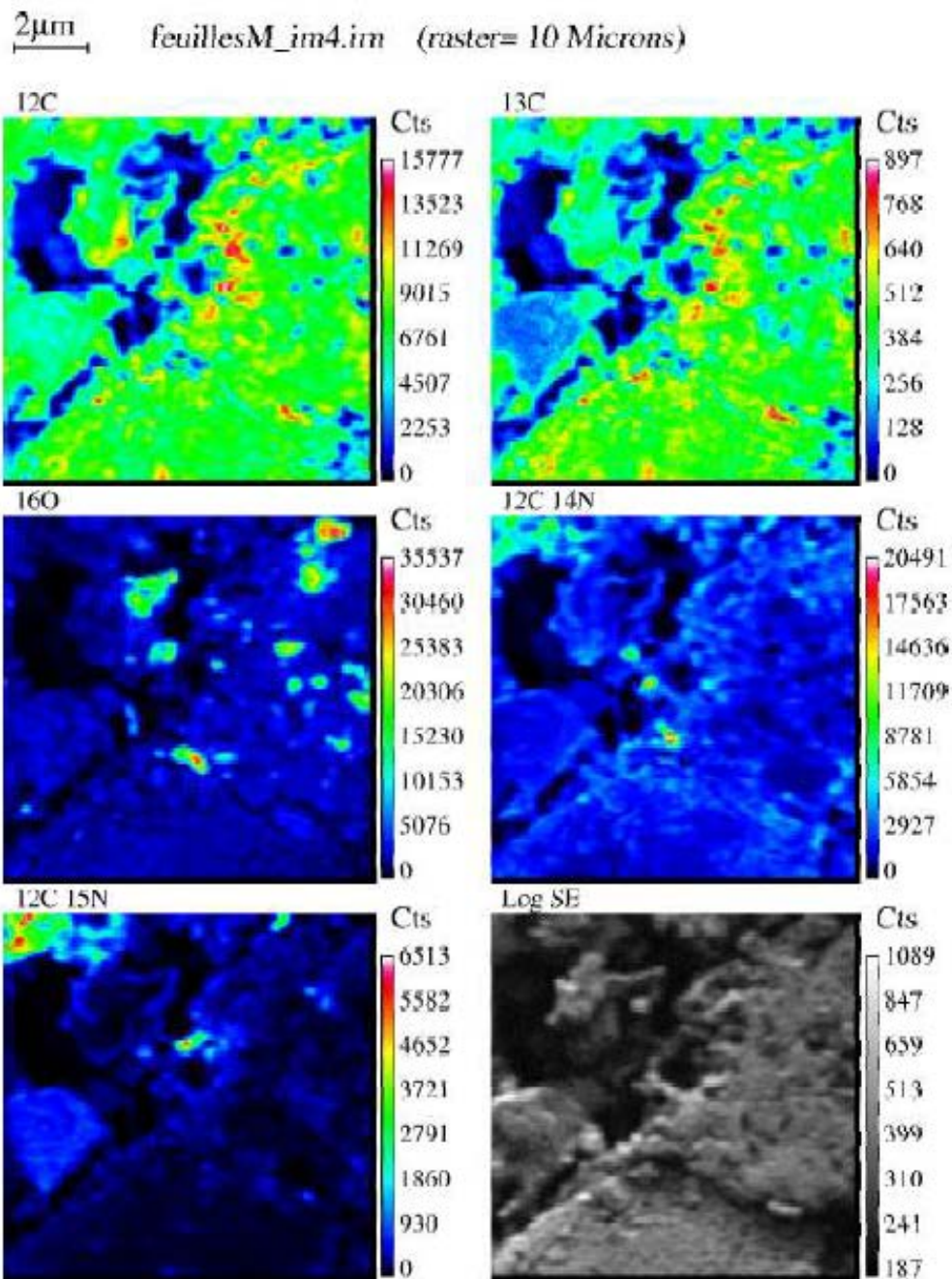


Figure 4 : Images NanoSIMS de feuilles de litière de hêtre doublement marquées au ^{13}C et ^{15}N issues de l'étude menée par Hatton et al. (2012). Par comparaison des images $^{12}\text{C}^{14}\text{N}$ et $^{12}\text{C}^{15}\text{N}$ on observe une distribution du ^{15}N similaire à la distribution du ^{14}N .

L'expérience de marquage par des litières enrichies en ^{15}N en forêts de hêtre initiée par B. Zeller a montré que trois ans après le dépôt des litières marquées, le N des litières participe faiblement à la nutrition azotée des arbres (2 à 4 %) et que 50 % est immobilisé dans les premiers centimètres du sol (Zeller et al., 2001); la proportion de N issu des litières incorporée dans la faune du sol est fonction de leurs déplacements dans l'espace et de leurs

sources de nourriture (Caner et al., 2004); à partir des résultats de décomposition des litières marquées, d'Annunzio et al. (2008) ont montré que le taux de décomposition des litières varie avec le concept de qualité de la litière développé par Agren et Bosatta (1998), à stœchiométrie égale, une litière dont la qualité diminue lentement au cours du temps fournit durablement les décomposeurs en C et sera décomposée intégralement par rapport à une litière rapidement dégradée ; enfin, Zeller et Dambrine (2011) se sont intéressés aux taux de minéralisation de le N des litières dans différentes fractions du sol et ont mis en évidence une minéralisation préférentielle de la fraction grossière (MO particulaire > 200 µm) dans les horizons organo-minéraux de surface.

4. Modélisation de la décomposition des litières et de la libération d'azote dans le sol jusqu'à son utilisation par la végétation.

4.1. L'outil modélisation et typologie des modèles biogéochimiques.

Les données de mesures obtenues à plus ou moins long terme, *in situ* ou *ex situ* donnent des informations de qualité sur le fonctionnement des écosystèmes et permettent l'élaboration de modèles mathématiques visant à **reproduire** les processus biologiques ou physiques pour en connaître les étapes clés ou pour **prédire** le fonctionnement des systèmes soumis à des changements. Par un formalisme et des hypothèses adaptés les modèles permettent d'accéder à une information qu'il pourrait être difficile d'obtenir expérimentalement. La modélisation est un outil très utilisé dans les prédictions sur le long terme de certains phénomènes qui s'appliquent aux échelles de temps centenaires ou millénaires, comme le changement climatique par exemple (IPCC, 2007) et dans les prises de décisions concernant la gestion forestière (Rolff and Agren, 1999). La modélisation permet également de vérifier la **généricité** des processus observés sur des sites isolés et dont les caractéristiques sont spécifiques. Les modèles intègrent l'information issue des études empiriques et permet de l'extrapoler à d'autres localités et à d'autres échelles (Bossel, 1996; Lin et al., 2000).

Le type de modèle employé et les **échelles** spatiales et temporelles dépendent de son utilisation. Les **échelles de temps** courtes sont couramment associées à des processus fins tandis qu'une **échelle spatiale** étendue est utilisée pour des échelles de temps longues (Manzoni and Porporato, 2009). Par exemple, de Bruijn et Butterbach-Bahl (2010) ont développé le modèle DECONIT (Décomposition et Nitrification) sur un pas de temps journalier afin de prendre en compte l'influence de la qualité de la litière sur les processus de décomposition en mettant l'accent sur la croissance microbienne en fonction de la

disponibilité du substrat. Dans un modèle global du cycle biogéochimique du N sur la biosphère terrestre dans son intégralité, Lin et al. (2000) utilisent le pas de temps mensuel pour estimer la capacité de stockage du N dans les sols et de la végétation.

La durabilité des écosystèmes forestiers repose sur un équilibre du **cycle biogéochimique** qui comprend le **cycle géochimique** – caractérisé par les échanges entre l'écosystème, l'atmosphère et la roche-mère – le **cycle biologique** – caractérisé par les échanges entre l'arbre et le sol – et le **cycle biochimique** – caractérisé par la capacité des arbres à remobiliser les éléments minéraux stockés dans les divers organes. L'étude du cycle biogéochimique dans les écosystèmes forestiers et sa modélisation permettent (1) de caractériser les flux d'éléments minéraux et (2) de déduire les déficiences induites par la gestion forestière ou par une modification de l'environnement (Saint-Andre, 2013). Les modèles biogéochimiques développés par la communauté scientifique décrivent un système englobant les constituants de la matière organique des sols qui interagissent avec les minéraux du sol, les paramètres environnementaux et les entrées et sorties du système (Manzoni and Porporato, 2009). De nombreux modèles traitent des mécanismes intervenant dans le sol mais peu intègrent le **système sol – plante** dans son ensemble avec une répartition équilibrée entre les processus du sol et de la plante (Tiktak and van Grinsven, 1995).

Les atomes de C et de N sont intimement liés dans les composés de la MO. Le C est une source d'énergie pour les décomposeurs qui dégradent la MO et rendent les nutriments disponibles dans le sol tandis que le N est un nutriment limitant la croissance des micro-organismes. C'est pourquoi les modèles de décomposition et de minéralisation du N dans la litière et le sol traitent couramment les cycles du C et du N de manière couplée (Hart et al., 1994; Manzoni and Porporato, 2009). Les modèles écologiques combinant les cycles du C et du N dans la compréhension des écosystèmes naturels sont de trois sortes : (i) ils peuvent être dérivés du cycle du C auquel on a greffé une composante azotée (exemple du modèle CANDY (pour Carbon and Nitrogen Dynamics) (Franko et al., 1995), (ii) ils ne sont dédiés qu'à reproduire une partie du cycle du N (comme les émissions d'oxydes d'azote, de méthane et d'ammoniac par le modèle DNDC (pour DéNitrification et DéComposition) (Li, 2000) ou (iii) ils simplifient les processus azotés par des constantes (exemple du modèle à grande échelle sur le changement climatique développé par Melillo et al. (1993). Peu de modèles ont été pensés à partir du cycle du N dans son ensemble. Or, le développement de modèles

détaillés basés sur les processus globaux du cycle du N est essentiel pour évaluer au mieux les réponses des écosystèmes naturels face aux changements globaux (Lin et al., 2000).

La présentation des modèles qui suit s'appuie sur les travaux de Powlson et al. (1996b) dans lesquels sont comparés dix modèles de MO du sol dont les modèles CENTURY (Parton et al., 1987), RothC (Powlson et al., 1996a) et QSOIL (Bosatta and Agren, 1985) et les travaux de Smith et al. (1997) sur la comparaison de neuf modèles de MO du sol exécutés sur des données sur le long terme de sept sites.

4.2. Modélisation des processus de décomposition des litières et de minéralisation de l'azote dans les horizons organo-minéraux par un couplage C – N.

Il existe deux grands types de modèles couplés C – N pour décrire l'évolution de la MO et du N dans les sols : (i) les modèles centrés sur les flux et basés sur les réservoirs de MO au turnover plus ou moins rapide et (ii) les modèles centrés sur les micro-organismes et basés sur l'évolution continue de la MO dans le sol (Saint-Andre, 2013).

4.2.1. Les modèles couplés C – N centrés processus.

Les modèles centrés sur les **flux** de décomposition et basés sur les réservoirs de MO ayant chacun un temps de recyclage spécifique sont adaptés aux études à grande échelle dans des conditions stables (Manzoni and Porporato, 2009). La MO est représentée en tant que **réservoir** possédant un stock initial connu et un turnover dans le sol spécifique. L'évolution du C, qui représente la majorité de la MO du sol, est décrite de manière individuelle par une cinétique de premier ordre telle que :

$$\frac{dC}{dt} = -k \times C \quad (\text{Équation 2})$$

Avec C la quantité de carbone de l'horizon considéré et k la constante de décomposition. Cette équation est appliquée à chaque réservoir de C du sol du modèle (couramment actif, lent, passif). L'inconvénient majeur de ce type de modèles réside dans le fait que les réservoirs ne correspondent pas toujours aux réservoirs de nutriments réellement observés dans le sol.

Ce type de modèle prend en compte des paramètres climatiques et pédologiques détaillés comme la composition de la litière initiale, la nature et le fonctionnement des décomposeurs ou encore la température et l'humidité du sol qui jouent un rôle important dans les processus de décomposition de la MO du sol (Braakhekke et al., 2011).

Classiquement, on peut citer le modèle **CENTURY** développé par Parton et al. (1987) sur les prairies et adapté aux forêts par Corbeels et al. (2005). CENTURY décrit le changement des concentrations en N dans les réservoirs à partir des flux de C et de la **stœchiométrie** N : C telle que :

$$N = \text{flux C} \times \frac{N}{C} \quad (\text{Équation 3})$$

Les flux de minéralisation et d'immobilisation du N résultent des flux de C et dépendent du ratio C : N de la litière, du ratio C : N des réservoirs recevant le C et de la fraction du flux de C perdue par la respiration (CO₂). La MO carbonée ou azotée entrante se distingue en composés métaboliques et structuraux et se répartit ensuite dans les trois réservoirs : actif (1.5 ans), lent (25 ans) et passif (1000 ans).

Sur le même principe que le modèle CENTURY mais sous cultures, le modèle **CANDY** (Franko et al., 1995) simule la dynamique du C et du N minéral dans le sol en considérant le C comme la source d'énergie aux processus azotés. Ce modèle combine quatre sous-modèles – un modèle de température du sol, un modèle hydrologique, un modèle de croissance des cultures et un modèle du turnover de la MO des sols incluant un modèle azoté – et s'intéresse à la forme minérale du N essentiellement. Les réservoirs sont connectés entre eux par les flux de MO. Comme dans CENTURY, les flux sont calculés sur le cycle du C (minéralisation du C par une équation de premier ordre) et les processus azotés sont déduits du **ratio C : N** spécifiques aux différents compartiments pris en compte. La MO est ensuite différenciée en trois réservoirs : MO entrante, MO biologiquement active et MO stabilisée dans le sol. Le temps de recyclage de la MO biologiquement active permet de distinguer le fonctionnement des sites sur lesquels le modèle est appliqué.

4.2.2. Les modèles C – N centrés micro-organismes.

La biomasse microbienne est un important facteur de contrôle dans la régulation du cycle du N et du C, la disponibilité en C contrôlant la croissance en biomasse microbienne et en retour, la disponibilité en N contrôle les fonctions de minéralisation et d'immobilisation. Les modèles centrés micro-organismes sont basés sur une évolution continue de la MO dans le sol, depuis la litière fraîche jusqu'aux MO stables du sol (Saint-Andre, 2013). Suivant cette approche, les décomposeurs sont considérés comme un moteur et non comme un réservoir de MO.

Bosatta et Agren (1985; 1991) utilisent une variable appelée **qualité** qui prend en compte les divers chemins possibles permettant le passage d'une MO fraîche et facilement décomposable à un matériau réfractaire et quasiment indécomposable. Le principe du **modèle continu** repose sur l'arrivée au sol d'une cohorte de litière de composition physico-chimique donnée qui entre en contact avec les décomposeurs (champignons et bactéries) qui consomment une partie du substrat pour accroître leur biomasse, l'autre partie étant minéralisée (Figure 5). L'évolution des flux de C et de N est gérée conjointement à travers des variables qui, comme pour les modèles centrés processus, ne sont pas toujours directement accessibles expérimentalement.

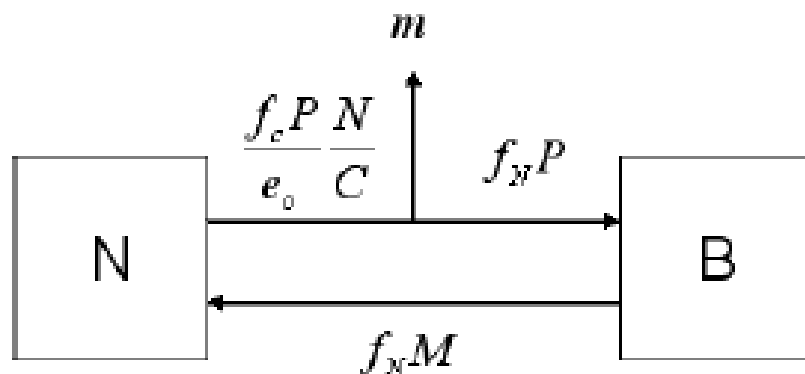


Figure 5 : Processus liés à la décomposition d'un substrat homogène contenant une quantité N d'azote. B : biomasse des décomposeurs, P : production des décomposeurs, M : mortalité, m : flux de minéralisation, f_c et f_N : concentrations en C et N de la biomasse des décomposeurs, e_o : efficacité d'utilisation du substrat par les décomposeurs. D'après Agren et Bosatta (1998).

De la même façon, le modèle **SOMKO** (Soil Organic Matter COhort model) (Gignoux et al., 2001), s'appuie sur le rôle clé des micro-organismes dans les processus de décomposition et reproduit la dynamique de la MO du sol sur le court (1 an) et le long (20 ans) terme à travers la stœchiométrie C : N des décomposeurs. La MO est constituée de réservoirs de C et de N et de deux réservoirs de micro-organismes. Chaque réservoir de C et de N possède sa propre qualité définie par l'accessibilité chimique des décomposeurs à la MO. Les flux de nutriments reposent alors sur l'offre et la demande en C et en N. La compartimentation de la MO du sol utilisée dans le modèle SOMKO diffère de celle du modèle développé par Agren et Bosatta discuté précédemment et repose sur les taux de décomposition des fractions biochimiques de

la MO et non sur la qualité initiale de chaque molécule formant la MO. L'estimation du paramètre est alors plus facilement accessible.

4.3. Modélisation du prélèvement de l'azote par la végétation.

Les processus de décomposition des litières et de minéralisation du N alimentent les modèles couplés Sol – Plante. La plupart des modèles de prélèvement du N du sol par la végétation ne tiennent compte que du N sous forme inorganique (nitrate ou ammonium). Le prélèvement de N par la végétation résulte de processus actifs et passifs via les racines et les mycorhizes associées. Les modèles mécanistes de prélèvement racinaire sont basés sur la densité racinaire, leur géométrie et des équations de transport et d'échanges à l'échelle de la racine pour un volume de sol donné (Tiktak and van Grinsven, 1995). Dans le modèle **SOILN** appliqué à une culture de blé d'hiver aux Pays-Bas, le prélèvement du N est contrôlé par une courbe de croissance selon la distribution racinaire (Bergstrom et al., 1991). L'efficacité des **racines** dans le prélèvement de N décroît avec la profondeur et se généralise selon une fonction exponentielle dans le cas du modèle développé par Rolff et Agren (1999) d'après l'équation suivante:

$$N\ disp = 1 - e^{(-\beta \cdot Br)} \quad (\text{Équation 4})$$

Avec $N\ disp$ la fraction de N disponible prélevée par les racines, β le paramètre de croissance associé et Br la biomasse des racines fines. Il existe également un transport passif du N inorganique depuis le sol vers les racines dirigé par le **flux de transpiration** d'eau (Gerber et al., 2010).

Cependant, la distribution racinaire n'est pas toujours adaptée au schéma de prélèvement du N du sol car l'efficacité de prélèvement des racines dépend des différences physiologiques entre les racines (Goransson et al., 2006; Goransson et al., 2008; Sanaullah et al., 2011). De plus, la distribution racinaire peut varier selon les conditions du milieu. Il a été notamment mis en évidence une plasticité racinaire lors d'un changement dans la quantité de N disponible dans le sol (Johnson, 2006; Iversen, 2010; Rennenberg and Schmidt, 2010; Nacry et al., 2013) ou due à l'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique qui stimule la production de biomasse (Rastetter et al., 1997; McKinley et al., 2009).

Dans le cas où le prélèvement de N par les plantes est fonction du N disponible dans le sol, les équations de Michaelis-Menten permettent d'estimer la conductance du sol dans la **diffusion**

du N (Lin et al., 2000; Wallman et al., 2005; Gerber et al., 2010). Le prélèvement de N par la plante est également conduit par les **besoins en N de l'arbre**. La demande en N de l'arbre dépend de ses besoins de maintenance et de croissance après avoir utilisé le N issu de la réallocation des réserves internes (Bossel, 1996). Des études de marquage au ^{15}N sur la remobilisation du N ont montré que l'ablation de bourgeons dormants augmente la quantité de N remobilisé depuis les bourgeons restants (Millard et al., 2001; Millett et al., 2005). La remobilisation du N par l'arbre dépend de sa capacité de stockage interne (Millard and Grelet, 2010).

4.4. Utilisation de l'azote des litières par la végétation: les modèles couplés Sol – Plante.

L'approche mariant les processus du sol et de la plante contribue à réconcilier les modèles physiologiques qui ont été critiqués pour ignorer les effets des stocks de nutriments dans le sol avec les modèles centrés écosystèmes, critiqués pour leur simplification de la physiologie de la plante dans les modèles de production (Comins and McMurtrie, 1993).

Il existe de nombreux modèles couplés Sol – Plante qui permettent de prédire la quantité de biomasse produite et le rendement d'une parcelle mais peu concernent essentiellement le cycle du N en milieu forestier. Les **cultures** avec une vitesse de croissance rapide permettent aisément la validation des modèles par la multiplication des mesures et les jeux de données conséquents qui en résulte tandis que les **forêts** demandent plusieurs années de croissance pour atteindre l'âge adulte ce qui oblige une mise en expérimentation limitée et raisonnée. Les modèles qui traitent de manière équilibrée les processus intervenant dans le sol et dans la végétation en milieu forestier sont donc plus rares.

En **agronomie**, le modèle **STICS** adapté aux cultures de blé, de maïs, de tomate etc. (Brisson et al., 1998) simule le flux de prélèvement du N par la végétation par comparaison entre le N fourni par le sol et la demande des plantes sachant que le taux de minéralisation du N de chaque horizon de sol est fonction de facteurs thermiques et de la teneur en eau du sol. Le modèle reproduit simultanément les flux de C et de N mais la croissance végétale est contrôlée par l'équilibre en C (depuis la photosynthèse jusqu'au stockage dans la plante). Le modèle **Azodyn** (Jeuffroy and Recous, 1999), centré N, a été développé pour prédire la date à laquelle la déficience en N se produira dans les cultures de blé et combine deux sous modules : (i) un modèle de croissance qui simule les besoins en N de la plante à partir de calculs de biomasse aérienne à un pas de temps journalier en fonction de l'efficacité

d'utilisation du rayonnement incident et (ii) un modèle sol qui calcule la quantité de fertilisant azoté à apporter. La quantité de N minéralisée dans le sol ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$) est fonction de la teneur en argile et en carbonates dans l'horizon labouré et de la concentration en N du sol. Ces modèles sont adaptés à des échelles de temps annuels et ne prennent pas en compte le recyclage de N une année sur l'autre via les résidus de litière et la stabilisation du N dans le sol par exemple.

Sur des **prairies** semi aride, Dijkstra (2009) simule le devenir du N du sol sur le **moyen terme** (5 ans) en s'appuyant sur une expérience de pulvérisation au sol d'une solution de nitrate enrichie en ^{15}N . Le modèle renseigne sur les conditions de compétition pour le N dans le sol entre les plantes et les micro-organismes. Le modèle, centré N, repose sur l'équilibre au cours du temps des réservoirs de N dans la plante, dans le sol et dans le réservoir microbien. Les flux sont gérés par des constantes et testés dans une analyse de sensibilité à travers différents scénarios. L'absorption de N minéral par les plantes est fixée à $2.2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ pour la partie aérienne (N prélevé par les racines et directement transféré à la partie aérienne) et $4.7 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ pour la partie souterraine (sans transfert vers la partie aérienne). Le flux de minéralisation brute de N est de $20.7 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$. Le modèle informe sur les effets de dilution dans le sol et dans la plante grâce à des calculs selon la quantité de N marquée par rapport à la biomasse totale de la plante et non selon la fraction de N marqué apportée initialement. A l'inverse du modèle Azodyn qui calcule la production de matière sèche selon la teneur en N de la partie aérienne des cultures, le modèle développé par Dijkstra ne permet pas l'évolution dynamique de la végétation au cours du temps en réponse aux contraintes du milieu, la concentration en N dans la partie aérienne de la plante est fixée à $0.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). Dijkstra (2009) souligne l'importance de la modélisation sur le moyen terme (> 5 ans) afin de différencier les effets d'un temps de résidence court du N dans le sol, dans les microbes ou dans les plantes, de l'effet de compétition.

En **système forestier**, le modèle **G'DAY** (Generic Decomposition And Yield) combine un modèle de production végétal au modèle CENTURY des cycles du C et du N pour décrire les effets de l'augmentation de la concentration en CO_2 atmosphérique dans les écosystèmes où le N est limitant (Comins and McMurtrie, 1993). Le modèle comprend trois réservoirs de biomasse végétale (feuilles, bois et racines), un horizon de litière divisé en plusieurs fractions et deux réservoirs de MO du sol (actif et passif). Ce modèle éco-physiologique vise à quantifier la biomasse produite en fonction de l'énergie incidente et de la capacité des arbres à

transformer cette énergie en matière selon des contraintes hydriques et minérales (Saint-Andre, 2013) en couplant les cycles du C et du N. La minéralisation du N du sol est calculée à partir du ratio C : N microbien de chaque réservoir de sol. Le N minéralisé qui n'est pas rejeté dans l'atmosphère est prélevé par la plante à hauteur de la quantité de N minéral disponible dans le sol. Le modèle **ForSAFE** (Wallman et al., 2005) s'attache à reproduire les processus de croissance forestière et du sol afin de développer un outil de gestion durable des écosystèmes forestiers. Par des boucles de rétroaction, ce modèle combine quatre sous-modèles et couple les cycles du C et du N avec les mouvements d'eau et un contrôle par la chimie du sol. Le module de décomposition est lié au module de croissance des arbres à travers la production de litière qui augmente la quantité de MO dans le sol et donc la disponibilité en nutriments pour les arbres qui peuvent alors produire plus de biomasse. La fonction de prélèvement du N par les arbres correspond au minimum entre le N du sol disponible et la capacité de prélèvement des arbres qui est elle-même fonction de la teneur en aluminium dans la solution du sol. La complexité de ce modèle met en avant l'utilité de travailler sur plusieurs modèles adaptables à différentes situations plutôt que de créer un modèle unique dont les paramètres sont difficilement accessibles. A ma connaissance, il n'y a pas de modèles essentiellement azotés en milieu forestier visant à apporter des connaissances sur le cycle du N découplé du cycle du carbone.

4.5. Limites de l'utilisation du couplage C – N.

Les modèles couplés C – N permettent d'intégrer des processus globaux mais ils peuvent se révéler laborieux à calibrer du fait de la complexité des interactions entre les différents modules et de la détermination de paramètres parfois complexes à obtenir expérimentalement (Hergoualc'h et al., 2009).

De plus, la propriété **homéostatique** généralement conférée au ratio C : N n'est pas toujours pertinente sur le long terme. En effet, Fanin et al. (2013) soulignent les études menées dans les habitats aquatiques qui ont démontré une variabilité du ratio C : N dans les communautés microbiennes due à une stœchiométrie C : N : P spécifique. Des modèles ont été développés pour tenir compte du caractère non homéostatique du ratio C : N microbien et prennent en charge sa variation dans le temps (Manzoni and Porporato, 2009). Korsæth et al. (2001) ont par exemple construit un modèle couplé C – N dont les transformations du N sont guidées par les flux de C afin d'étudier la compétition pour le N inorganique entre les végétaux et les micro-organismes. Les flux de minéralisation et d'immobilisation sont notamment guidés par

le ratio C : N de la biomasse microbienne nouvellement formée qui varie avec la quantité de N inorganique disponible dans le substrat. En fonction de la quantité de N disponible, il y a minéralisation ou immobilisation de N par les micro-organismes pour atteindre un ratio C : N microbien potentiel. La variation du ratio C : N microbien est ensuite utilisée pour réguler le taux de décomposition. Le modèle montre que les racines des plantes augmentent leur compétitivité en augmentant la minéralisation nette du N du sol plutôt qu'en renforçant leur activité d'absorption. En créant des hotspots appauvris en N autour des racines, la quantité de N disponible pour les micro-organismes n'est pas suffisante pour que le C : N microbien atteigne le ratio potentiel, et un flux de minéralisation de N se forme. Il y a alors tout intérêt à tenir compte de la physiologie de l'utilisation du N par les micro-organismes dans les modèles basés sur la stœchiométrie microbienne.

5. Objectifs et démarche.

Les litières jouent un rôle essentiel dans le recyclage du N dans l'écosystème forestier, dans la formation des stocks de N dans le sol et dans la nutrition des arbres mais la dynamique de leur contribution sur le **long terme** reste mal connue. L'utilisation de **traceurs isotopiques** ^{15}N a permis de grandes avancées sur la compréhension des points clés du cycle du N. L'objectif de cette thèse est de tirer profit d'une expérience de litières marquées ^{15}N , initiée il y a une dizaine d'années dans dix hêtraies réparties à travers l'Europe et couvrant un large panel de conditions pédologiques et climatiques pour mieux comprendre la **distribution verticale** du N dérivé des litières dans le profil de sol et déterminer la **part active de N** issu de la décomposition des litières qui participe à la nutrition des arbres sur le long terme.

Pour répondre à ces objectifs, les mesures isotopiques des litières, du sol et des feuilles sur l'arbre ont été analysées pour :

- (1) Établir les profils verticaux d'incorporation du ^{15}N dans le sol sur 0 – 30 cm. Pour cela, a été réalisé :
 - Une étude des abondances naturelles ^{15}N dans une large gamme de sites ($n = 10$) ;
 - Un suivi du traceur dans le profil de sol sur 0 – 30 cm ;
 - Un suivi du traceur dans le sol sur le long terme ;
 - Une mise en évidence des mécanismes de la distribution verticale du N.

- (2) Etudier la cinétique d'incorporation du N des litières, dans les feuilles des arbres au pied desquels a été appliquée la litière enrichie, sur le long terme et déterminer les facteurs de contrôle de l'utilisation du N des litières par les arbres grâce à :
 - Un suivi du traceur dans les feuilles sur le long terme ;
 - L'estimation de la contribution du N dérivé des litières dans la nutrition azotée des arbres ;
 - L'identification des mécanismes responsable du prélèvement du N des litières par l'arbre.

(3) Modéliser de manière simple et robuste le devenir du N dérivé des litières sur le moyen terme dans le sol et dans l'arbre à partir des données issues du traçage isotopique par :

- La calibration d'un modèle discret comprenant un module Sol (horizon 0 – 10 cm divisé en trois compartiments) et un module Arbre (prise en compte de la croissance des arbres, de la réallocation du N et simulation des teneurs en traceur dans les feuilles) ;
- La validation d'hypothèses raisonnées permettant le fonctionnement du modèle.

(4) Comprendre la dynamique du N dérivé des litières dans le système litière-sol-plante depuis la source principale de N dans les écosystèmes forestiers d'après :

- La validation du modèle Sol-Plante sur une large gamme de sites ($n = 9$) ;
- L'analyse des paramètres de sortie du modèle en regard des caractéristiques des sites étudiés.

Chapitre 2 Matériel et Méthodes.

Table des matières

1. Les sites d'étude en France et en Europe.

2. Suivi du devenir de l'azote des litières par marquage isotopique.

2.1 Production de litière enrichie en ^{15}N .

2.2 Marquage des sites d'étude.

2.3 Stratégie d'échantillonnage et analyses.

2.3.1 La litière et l'humus.

2.3.2 Le sol.

2.3.3 Les feuilles.

3. Préparation des échantillons, analyse isotopique et traitement statistique.

4. Modélisation.

1. Les sites d'étude en France et en Europe.

Trois sites appartenant au réseau du projet européen **NIPHYS/CANIF** (NItrogen PHYSiology of forest plants and soils / CArbon and NItrogen cycling in Forest ecosystems) (Schulze et al., 2000) ont servi de précurseur à l'expérience de marquage isotopique des litières. Il s'agit des sites d'Aubure (France), d'Ebrach (Allemagne) et de Collelongo (Italie). Le projet NIPHYS/CANIF a pour but d'étudier les cycles du N et du C dans les forêts d'épicéas et de hêtres qui sont les espèces dominantes des forêts européennes. Dans un second temps, sept sites français (Het 02, Het 25, Het 26, Het 30, Het 55, Het 60 et Het 88) ont été choisis parmi le réseau national de suivi à long terme des écosystèmes forestiers (**Renecofor**) pour compléter le réseau de litières marquées. Le réseau Renecofor a pour but de suivre les changements éventuels dans le fonctionnement des forêts françaises sur le moyen terme et d'en déterminer les causes (Figure 6). L'ensemble des dix sites permet de couvrir la gamme de conditions écologiques de l'aire de répartition du hêtre en Europe. Le bénéfice de l'utilisation de sites inscrits dans des réseaux connus est double, il permet d'une part de bénéficier des bases de données existantes et d'autre part d'enrichir les connaissances de ces sites en apportant des données nouvelles sur le fonctionnement de l'écosystème. Il faut toutefois tenir compte des éventuelles contraintes imposées (situation géographique, âge du peuplement, type de sol, etc) qui complexifient la confrontation des résultats.



Figure 6 : Carte de répartition des sites d'études en Europe.

Les sites d'étude ont été sélectionnés de manière à couvrir un large panel de conditions biologiques, écologiques et pédologiques caractéristiques des **niches écologiques du hêtre**. L'altitude varie de 138 à 1600 m. Les parcelles sont situées sur de faibles pentes, de 1 à 25 % au maximum. Le climat varie du continental humide au méditerranéen, avec des précipitations de 750 mm.an⁻¹ au minimum à Ebrach et jusqu'à 1560 mm.an⁻¹ à Het 26. La température annuelle moyenne des sites est de 8.3 °C. La température est maximale à Het 02 et Het 60 avec une moyenne annuelle de 10.5 °C et minimale à Aubure avec une moyenne annuelle de 5.4 °C. Les propriétés physico-chimiques des sols et les teneurs en C et en N dans les horizons organiques et minéraux sont contrastés (Tableau 1, Annexe 1). Trois sites ont un humus de type hémimoder (Aubure, Het 02, Het 55), Het 30 est un dysmoder avec un horizon OH épais. Par ordre de fonctionnement biologique, Het 25 est un eumull, Het 26 et Het 88 sont des mésomull et Het 60 est un oligomull. Le site Collelongo est un site particulier qui présente une faible activité biologique mais une épaisse couche de matière organique (humus de type dysmull).

Site	Aubure	Ebrach	Collelongo	Het 02	Het 25	Het 26	Het 30	Het 55	Het 60	Het 88
Réseau	NIPHYS/CANIF	NIPHYS/CANIF	NIPHYS/CANIF	Renecofofor	Renecofofor	Renecofofor	Renecofofor	Renecofofor	Renecofofor	Renecofofor
Latitude	48°12' N,	49°52' N,	41°51' N,	49°12' N,	47°11' N,	44°55' N,	44°06' N,	49°10' N,	49°19' N,	48°06' N,
Longitude	07°11' E	10°27' E	13°38' E	03°07' E	06°16' E	05°17' E	03°32' E	05°00' E	02°52' E	06°14' E
Pente (%)	15	2	15	1	4	35	25	7	2	6
<i>Climat</i>										
PMA (mm.an ⁻¹)	1400	750	1100	770	1340	1560	1700	900	760	1100
TMA (°C)	5.4	7.5	6.4	10.5	9.1	6.5	6.2	9.8	10.6	9.5
Altitude (m.a.n.m.)	1080	400	1600	145	570	1320	1400	250	138	400
Dépôts atm. N (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	[5;9]	[6;12]	[4;6]	[6;9]	[9;12]	[6;12]	[13;16]	[6;9]	[6;9]	[6;9]
<i>Litière</i>										
Litière (kg.arbre ⁻¹)	0.28	0.14	0.10	8.00	4.10	3.68	5.31	9.38	5.05	4.09
N (mg.g ⁻¹)	12.6	16.5	13.3	14.0	15.1	11.6	17.9	13.3	13.3	14.8
MRT ¹⁵ N litière (années)	2.9	2.3	4.4	1.4	1.5	2.8	2.9	na	1.4	3.2
<i>Humus</i>										
Type d'humus	Hemimoder	Moder	Dysmull	Hemimoder	Eumull	Mesomull	Dysmoder	Hemimoder	Oligomull	Mesomull
N (t N .ha ⁻¹)	0.1	0.2	0.4	0.1	0.1	0.2	0.4	0.2	0.2	0.1
<i>Sol (0 – 10 cm)</i>										
Type de sol	Dystric cambisol	Dystric Cambisol	Rendzine	Stagnic Luvisol	Calcaric Cambisol	Rendzic Leptosol	Cambic Podzol	Haplic Podzol	Calcic Luvisol	Dystric Cambisol
Abondance de vers de terre	--	--	--	--	+++	+	--	+	++	++
pH H ₂ O	3.7	4.0	6.3	4.4	5.6	6.3	4.4	4.4	5.4	4.8
N (t N .ha ⁻¹)	2.1	1.1	2.6	1.6	3.0	3.9	1.8	1.0	2.5	1.2
C/N	17	20	15	15	14	14	22	20	16	15
Argile (%)	31.0	7.2	59.5	22.5	32.0	21.5	18.5	15.5	22.0	20.0
Limon (%)	22.0	13.2	37.4	70.0	64.0	36.0	29.0	36.0	27.5	27.0
Sable (%)	47.0	79.6	3.1	7.5	4.0	42.5	52.5	48.5	50.5	53.0
N Ellenberg	na	na	na	5.4	5.6	6.2	4.4	4.3	5.7	3.0
R Ellenberg	na	na	na	6.3	6.2	6.0	4.2	3.8	6.1	2.9
<i>Feuilles</i>										
N (mg.g ⁻¹)	24.1	31.1	26.2	26.2	23.2	28.0	28.7	26.9	25.8	26.5
Taux de translocation (%)	47.7	46.9	49.2	46.6	34.9	58.6	37.6	50.6	48.4	44.2
<i>Caractéristiques des arbres en 1994</i>										
Age (années)	50	13	23	53	41	158	143	89	62	68
DBH (cm)	7 ± 0.3	3 ± 0.1	4 ± 0.7	42 ± 6	25 ± 3.5	38 ± 4.7	36 ± 3	41 ± 5.2	29 ± 4.9	32 ± 4.1
Hauteur (m)	13.4	3.8	6.2	29.7	20.1	23.1	19.7	29.4	26.8	25.4
Hauteur dom. à 100 ans (m)	27.8	39.0	21.7	40.0	35.7	15.8	14.1	31.2	35.0	31.4
Densité (arbre.ha ⁻¹)	2700 ^a	3833 ^a	1500 ^a	398	751	398	566	284	667	811
Prod. biom. bois (kg.arbre ⁻¹ .an ⁻¹)	1.2 ± 1.1	2.9 ± 1.0	0.3 ± 0.2	60.9 ± 2.6	27.7 ± 2.4	16.3 ± 1.6	19.5 ± 3.0	47.5 ± 4.0	21.4 ± 8.6	22.7 ± 1.3

Tableau 1 : Caractéristiques générales des forêts de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) sur les sites NIPHYS/CANIF et Renecofor. PMA: Précipitation Moyenne Annuelle, TMA: Température Moyenne Annuelle, l'altitude est exprimée en moyenne au dessus du niveau de la mer (m.a.s.m.), Dépôts atm. N: dépôts atmosphériques azotés, N (mg.g⁻¹): concentration en N dans la litière, l'humus, le sol ou dans les feuilles sur l'arbre, MRT ¹⁵N litière: Temps Moyen de Résidence du ¹⁵N des litières, les types de sol sont issus de la classification WRB (2006), N and R Ellenberg sont les indices d'Ellenberg sur la concentration en N et l'acidité des sites respectivement, Taux de translocation: proportion de N alloué depuis les feuilles vers l'arbre avant la sénescence des feuilles, DBH: Diamètre des arbres à 1.30 m. La hauteur dominante à 100 ans est un indice de fertilité noté ho. Prod. Biom. Bois : production de biomasse bois correspondant à la biomasse du tronc et des branches des arbres marqués, elle est calculée à partir des équations du modèle Fagacees (Dhôte, 1996).

^a Les densités sur les 3 sites européens sont surestimées car les arbres marqués font parties d'un bosquet plutôt que d'une placette, 27 arbres pour 100 m² à Aubure, 23 arbres pour 60 m² à Ebrach et 18 arbres pour 120 m² à Collelongo.

La **hauteur dominante** et la **production annuelle de bois** sont calculées à partir des équations du modèle de croissance Fagacées appliqué au hêtre qui utilise les données de diamètres des arbres à 1.30 m, de hauteurs et d'âges (Dhôte, 1996). Les arbres du réseau NIPHYS/CANIF ont été mesurés régulièrement et permettent l'utilisation directe des équations du modèles Fagacées sur les données des arbres marqués. Sur les sites du réseau Renecofor, les accroissements de biomasse sont calculés en fonction des inventaires réalisés par l'ONF aux dates du marquage. Les arbres marqués sont ensuite replacés dans les courbes de biomasse produite à partir des mesures faites sur les arbres marqués en 1995. Les trois sites européens sont des bosquets d'arbres jeunes, de 13 à 50 ans, dont la production moyenne annuelle de biomasse bois est faible (de 0.3 à Collelongo à 2.9 kg.arbre⁻¹.an⁻¹ à Ebrach) comparée à celle des sites Renecofor (de 16.3 kg.an⁻¹ à Het 26 à 60.9 kg.an⁻¹ à Het 02). Het 26 et Het 30 sont deux sites d'altitude parmi les moins productifs de la sélection tandis que les sites Het 25, Het 60 et Het 88 sont moyennement productifs. Het 55 est un site très productif au même titre que Het 02. Les âges variés des arbres des sites sélectionnés conduit inmanquablement à des productions de bois différentes. Dans le cas de hêtres d'une cinquantaine d'années, l'accroissement annuel moyen en volume de bois fort d'un peuplement dans le Nord-Est de la France est d'environ 4.5 m³.ha⁻¹.an⁻¹ tandis que des arbres de plus de 80 ans voient leur accroissement annuel moyen se stabiliser entre 8 et 10 m³.ha⁻¹.an⁻¹ dans les meilleures classes de fertilité (Bastien, 2000).

La **quantité de litière** annuelle a été mesurée annuellement à l'aide de bacs de litières permanents de dimension standard de 1 m² sur les sites Renecofor ou en entourant la canopée d'un filet sur les trois sites européens. Il apparaît que la chute de litière annuelle est intimement liée à la production de biomasse bois, les sites les moins productifs produisant le moins de litière (< 1 kg.arbre⁻¹) et jusqu'à 9.4 kg.arbre⁻¹ de litière sur le site Het 55 considéré comme hautement productif.

Les **objectifs initiaux** des expériences de marquage menées dans les deux réseaux européens diffèrent. Le réseau NIPHYS/CANIF avait pour but de suivre le **devenir du N des litières** dans tous les compartiments de l'écosystème sur le long terme : la litière (d'Annunzio et al., 2008), les différents horizons de sol (Zeller et al., 2000; Zeller et al., 2001; Zeller and Dambrine, 2011), dans la faune (Caner et al., 2004), dans les mycorhizes (Zeller et al., 2000) et dans les organes (Zeller et al., 1998; Elhani et al., 2003). Ces trois sites précurseurs ont permis d'acquérir de solides bases sur l'utilisation de l'outil isotopique et l'enrichissement des litières en ¹⁵N qui ont été appliquées aux sites du réseau Renecofor pour comprendre et comparer la **dynamique du N des litières** dans différentes forêts matures.

2. Suivi du devenir de l'azote des litières par marquage isotopique.

2.1. Production de litière enrichie en ¹⁵N.

La litière enrichie en ¹⁵N a été produite dans une régénération naturelle de hêtres dans la forêt de Puvenelle (Département 54) France, entre 1993 et 1995. Trois cent cinquante arbres d'une dizaine d'années et répartis sur 25 m² ont reçu une solution d'**urée** enrichie en ¹⁵N (50 mM, 99.5 % ¹⁵N) par aspersion sous forme de brume de la canopée pour optimiser l'absorption directe par les feuilles. Les feuilles ont ensuite été récupérées dans des filets lors de leur sénescence. Une partie du ¹⁵N pulvérisé est allouée à l'arbre et/ou perdu par lessivage et volatilisation sous forme de NH₃ mais jusqu'à 55 % du ¹⁵N ajouté est incorporé dans les feuilles dès le deuxième jour après la brumisation. La technique de marquage par aspersion d'urée a permis d'obtenir 4.9 kg en 1993, 7.3 kg en 1994 et 8.5 kg en 1995 de litière dite marquée avec des teneurs en isotope de **2.11 à 3.14 % d'excès ¹⁵N**. Pour plus de détails sur la technique de production de la litière marquée, lire Zeller et al. (1998). À partir de 1996, aucun nouveau marquage à l'urée n'a été effectué mais les litières sont récupérées dans des filets tous les ans. Les sites du réseau Renecofor ont ainsi reçu les litières marquées produites en 1999 et 2000 et enrichies en ¹⁵N à **0.5723 %**.

Dans cette expérience, seule la litière foliaire est prise en compte. Les composés annexes tels que les branches et les bourgeons sont retirés des échantillons de litière enrichie avant le dépôt au sol du fait de leur faible proportion dans la chute annuelle de litière. En effet, sur les sites Renecofor, la campagne de mesure entre 1995 et 2007 estime une proportion de branches inférieure à 20 % en moyenne et inférieure à 5 % en moyenne pour les fruits sur la masse totale de litière estimée à l'aide de bacs à litières de 0.5 m² (Peaucelle, 2011).

2.2. Marquage des sites d'étude.

2.2.1. Litière libre.

Le premier site ayant reçu la litière marquée est Aubure en 1994. Le début des expériences de marquage varie de 1994 pour le plus ancien (Aubure) à 2003 pour le plus récent (Het 55) (Tableau 2).

Site	Aubure	Ebrach	Collelongo	Het 02	Het 25	Het 26	Het 30	Het 55	Het 60	Het 88
Année de production de la litière	1994	1993	1993	2000	1999	2000	1999	2000	1999	1999
Date de marquage	11/1994	03/1996	05/1996	03/2001	04/2001	04/2001	04/2001	2003	03/2001	04/2001
atom % ¹⁵ N (%)	3.240	2.130	2.130	0.5739	0.5739	0.5739	0.5739	0.5739	0.5739	0.5739
δ ¹⁵ N (‰)	8851	5815	5815	589	1044	589	1044	589	1044	1044
Surface marquée (m ²)	4.0	1.0	1.0	12.6	6.7	12.6	8.8	17.6	7.5	6.2
Quantité de litière appliquée (g.m ⁻²)	200	250	250	288	288	288	288	288	288	288

Tableau 2 : Caractéristiques du marquage de chacun des dix sites d'étude.

La **surface marquée** a été calculée à partir de la densité d'arbres de la placette et la surface terrière à Aubure, Ebrach et Collelongo. Pour représenter au mieux la surface de prélèvement de l'arbre sur les sites Renecofor, la surface marquée est calculée d'après la densité d'arbres de la parcelle sélectionnée. Si la même méthode avait été appliquée sur les trois sites européens, les surfaces marquées auraient été de 3.7, 2.6 et 6.7 m² à Aubure, Ebrach et Collelongo respectivement. Un m² de surface a reçu la litière marquée à Ebrach et Collelongo, 4 m² à Aubure et entre 6.2 et 17.6 m² sur les sites Renecofor (Tableau 2).

La **quantité de litière marquée** apportée correspond à l'estimation de la chute de litière annuelle mesurée sur les sites (environ 250 g.m².an⁻¹). Avant le dépôt de la litière marquée au sol, la litière existante est ôtée ainsi que les premiers centimètres de sol correspondant à l'horizon organique. La litière marquée est ensuite déposée uniformément sur un disque correspondant à l'aire précédemment estimée. Sur les trois sites européens, la totalité du disque reçoit la litière marquée tandis que les surfaces des sites Renecofor sont divisées en

quatre parts égales et seulement deux recevront le marquage (Figure 7). Après le dépôt des litières marquées au sol, un filet en nylon recouvre la surface afin d'éviter toute dispersion par le vent.

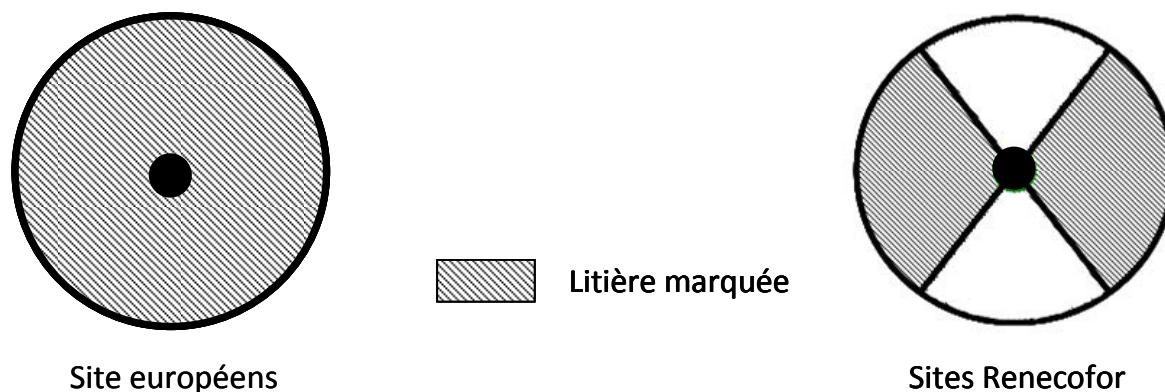


Figure 7 : Schéma de répartition de la litière marquée au sol sur les sites NIPHYS/CANIF et les sites Renecofofor. Le disque central correspond à l'arbre ayant reçu la litière marquée.

À Aubure, 5 **arbres** recevront la litière marquée, 9 arbres à Collelongo et 9 à Ebrach contre seulement 2 arbres par site Renecofofor. Cependant, les arbres ne seront pas tous suivis sur le long terme. Les résultats d'enrichissement des feuilles témoignent de la variabilité d'incorporation du N dérivé des litières dans les arbres malgré la même quantité de litière apportée et le même taux d'enrichissement. À Aubure, l'arbre n° 5 ne présentait pas d'enrichissement significatif sur 9 ans et n'a donc pas été pris en compte dans le bilan ^{15}N . De même à Collelongo, l'arbre n° 6 a été écarté de l'étude. À Ebrach, seuls les résultats de l'arbre n° 9 sont analysés car les autres arbres ont fait l'objet de prélèvements intensifs de sol qui ont impactés l'incorporation du marquage. Les arbres 1, 2, 4, 5, 7 et 8 à Ebrach ont quant à eux été coupés lors de la campagne d'échantillonnages. Cette variabilité d'incorporation du ^{15}N dans les feuilles reflète l'hétérogénéité des sols mais probablement aussi celle des racines et du prélèvement qui utilisent le N minéralisé des litières.

Une **tranchée** creusée sur une vingtaine de centimètres dans le sol a permis de couper les racines hors de la surface marquée et de limiter le prélèvement du ^{15}N par les arbres alentours. Les tranchées n'ont toutefois pas toujours été entretenues et une possible perte de ^{15}N est à envisager dans la suite de l'étude.

2.2.2. Litière ensachée.

Afin d'estimer précisément la perte de masse de la litière et la perte de masse en ^{15}N des litières, des **sacs de litières** ont été déposés selon la méthode de Staaf qui permet la circulation de la mésofaune et une partie de la macrofaune (Staaf, 1980). A Aubure, Ebrach et Collelongo, les sacs de litières de 100 cm² sont remplis avec 2 g de litière marquée. Sur les sites Renecofor, les cadres de litières de 25 x 25 cm² sont remplis avec 18 g de litière marquée. Dans les deux réseaux les quantités de litière ensachées correspondent aux chutes de litière annuelles moyennes observées sur ces sites.

2.3. Stratégie d'échantillonnage et analyses.

Quatre compartiments sont échantillonnés au minimum une fois par an : la litière de l'année, les horizons OF et OH lorsqu'ils existent, les feuilles et le sol sur 30 cm (Tableau 3).

	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Aubure	✓		✓	✓	✓	✓			✓					✓					✓
		✓	✓			✓	✓	✓	✓	✓	✓						✓		✓
Ebrach			✓	✓	✓	✓		✓	✓		✓			✓		✓		✓	
			✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓				
Collelongo			✓	✓	✓	✓			✓							✓			
			✓	✓		✓			✓								✓		
Het 02											✓			✓				✓	
											✓	✓		✓		✓		✓	
Het 25									✓		✓			✓		✓		✓	
												✓		✓		✓		✓	
Het 26											✓	✓		✓			✓		✓
											✓			✓				✓	
Het 30											✓			✓		✓		✓	
												✓		✓		✓		✓	
Het 55											✓	✓		✓		✓		✓	
											✓			✓				✓	
Het 60											✓	✓		✓				✓	
											✓			✓				✓	
Het 88											✓			✓		✓		✓	
											✓			✓				✓	

Tableau 3 : Calendrier des échantillonnages. La première ligne de chaque site correspond aux échantillonnages de litière, d'humus et de sol, la deuxième ligne correspond aux prélèvements de feuilles.

2.3.1. La litière et l'humus.

Au sol, la litière est présente sous plusieurs formes suivant le stade de décomposition. Dans cette étude, la **litière** de l'année, composée de feuilles et de débris végétaux tels que les bourgeons qui ne sont pas encore fragmentés ou très faiblement, correspond à l'horizon OL et se distingue des horizons OF et OH composés des cohortes de litières des années précédentes

en partie décomposées dont les éléments végétaux ne sont pratiquement plus visibles et des premiers centimètres de sol riches en MO.

La **litière libre** est prélevée sur une surface de 10 cm² à deux endroits à l'intérieur de la surface marquée délimitée autour de chaque arbre puis transportée dans des boîtes hermétiques et stockées à - 4 °C avant analyses.

La **litière ensachée** est prélevée régulièrement pendant 4 ans pour estimer précisément la perte de masse de la litière sur chacun des sites et calculer, à l'aide d'un modèle cinétique de premier ordre, la constante de décomposition du N des litières. Sur les sites NIPHYS/CANIF neuf sacs de litière sont prélevés tous les mois la première année puis trois fois par an. Sur les sites Renecofor, huit sacs de litière sont récoltés deux fois par an pendant trois ans puis une fois la quatrième année. Le contenu des sacs de litière est nettoyé des débris de sol restants puis séchés à 65°C et broyés avant d'être pesés au laboratoire.

2.3.2. Le sol.

Deux **carottes** de sol par arbre sont prélevées au minimum sur une profondeur de 30 cm en dessous du prélèvement de la litière et de la couche d'humus. Les carottes de sol sont ensuite divisées en huit **horizons** de 2.5 cm jusqu'à 10 cm puis en horizon de 5 cm de 10 à 30 cm (Figure 8). Le sol est tamisé sur des mailles de 4 mm puis les horizons sont stockés dans des boîtes hermétiques à - 4 °C avant analyses. Les trous de tarière sont comblés avec du sable et signalés par une balise de couleur.

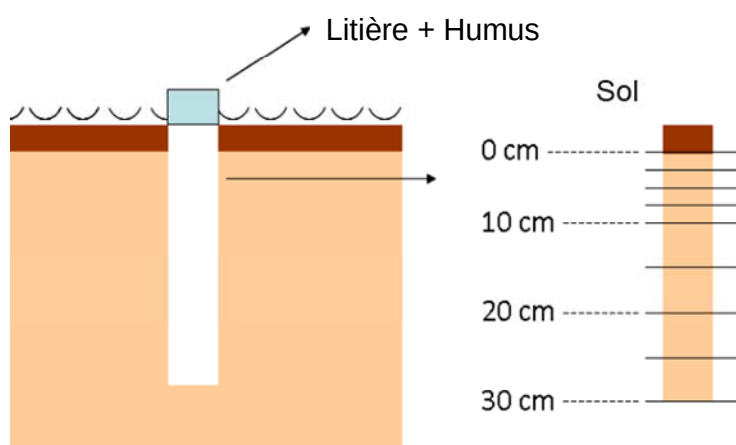


Figure 8 : Schéma d'échantillonnage du sol. Les carottes de sol sont récupérées à la tarière (diamètre : 8 cm).

2.3.3. Les feuilles.

Une dizaine de **feuilles sur pied** est cueillie et stockée dans des sacs en papier à - 4 °C avant analyses. Les feuilles sont récoltées par tir au fusil ou à l'aide d'un échenilloir dans les 4 directions du vent et sur toute la hauteur de la canopée une fois par an.

3. Préparation des échantillons, analyse isotopique et traitement statistique.

Avant l'analyse chimique, chaque échantillon est soumis à une étape de **séchage** à l'étuve à 65 °C pendant 72 h pour les feuilles et 48 h pour le sol. Le séchage permet l'obtention d'échantillons secs et s'effectue juste avant l'étape de **broyage**. Les échantillons de sol sont broyés sur un broyeur à billes de marque Fritsch. L'échantillon de sol est placé dans un bol d'Agathe avec 5 billes d'Agathe. Deux bols se superposent et sont bloqués sur un agitateur. Le broyage dure 2 à 3 min suivant le matériau à broyer. Les feuilles séchées sont quant à elles broyées sur un broyeur de marque Sodemi dont les bols et les anneaux de broyage sont en inox. Le broyage du matériel végétal dure entre 2 et 5 min. L'étape de broyage permet d'obtenir une poudre très fine (passage au tamis de 200 µm) et réduit les risques d'hétérogénéité pour les analyses chimiques. Une fois les échantillons broyés, ils sont **micro-pesée** sur une balance de précision 10^{-3} g. La quantité de matériel pesé varie suivant le compartiment : 2 à 3 mg pour des feuilles ou de la litière, 3 à 5 mg pour de l'humus (Ol, Of, Oh), 8 à 10 mg pour du sol compris entre 0 et 10 cm et 15 à 20 mg pour du sol compris entre 10 et 30 cm. De l'oxyde de Vanadium est ajouté aux échantillons de sol comme catalyseur.

Les concentrations en C, en N et les teneurs en ^{15}N de chaque compartiment sont mesurées à l'aide d'un **analyseur élémentaire** (Carlo Erba NA 1500, CE Instruments Inc., Milan, Italy) couplé à un **spectromètre de masse à rapport isotopique** (Delta S, Finnigan Corp., San Jose, CA). Le spectromètre de masse à rapport isotopique permet de caractériser et quantifier les isotopes d'un échantillon grâce à la différence de masse entre les isotopes.

Les valeurs d'excès de ^{15}N ($^{15}\text{N}_{\text{exc}}$) sont calculées en soustrayant la valeur d'un contrôle du compartiment considéré tel que :

$$^{15}\text{N}_{\text{exc}} = [N_i \times (\text{atom}\% ^{15}\text{N}_t - \text{atom}\% ^{15}\text{N}_{\text{to}})] \times m_i \quad (\text{Équation 5})$$

Avec l'indice i le compartiment considéré, $^{15}\text{N}_t$ l'abondance isotopique à date du prélèvement, $^{15}\text{N}_{\text{to}}$ l'abondance isotopique naturelle, N la concentration en N (mg.g^{-1}) et m la masse de

matériel du compartiment par arbre. La teneur $^{15}\text{N}_{\text{exc}}$ mesurée dans un compartiment est convertie en pourcentage de ^{15}N appliqué.

Les données correspondent à la moyenne de trois répétitions et leur erreur standard. Les moyennes sont calculées sur le logiciel Excel (ver. 11.0; Microsoft, Redmond, WA, USA). Les analyses de variance et en composante principale sont réalisées à partir du logiciel de statistiques R (ver. 2.14.0). Le niveau de significativité est posé à $P < 0.05$.

4. Modélisation.

Le développement du modèle et son ajustement au jeu de données disponible sont réalisés sur le logiciel Excel (ver. 11.0; Microsoft, Redmond, WA, USA). Le choix du meilleur ajustement des paramètres est basé sur le calcul des **critères statistiques** tels que la somme du carré des écarts (SCE), le coefficient de détermination (r^2), la moyenne de la valeur absolue des erreurs (RMSE), l'efficacité du modèle (EF) et sur l'outil *Solveur* proposé par Excel. Les tests entre les variables prédites et observées permettent de déterminer si le modèle est biaisé de façon globale, sur l'intercepte uniquement ou sur la pente uniquement. Un test F prenant en compte la SSE, le nombre d'observations et le nombre de degré de liberté a également servi à sélectionner le meilleur ajustement du modèle.

Chapitre 3 Devenir de l'azote dérivé des litières dans le profil de sol.

Table des matières

1.

Introduction.

2. Méthodes et hypothèses.

- 2.1 Modalités de prélèvement de l'horizon organique.*
- 2.2 Modalités de prélèvement des échantillons contrôles.*
- 2.3 Modalités de prélèvement des échantillons marqués.*
- 2.4 Calcul de l'excès isotopique.*

3. Résultats.

- 3.1 Les profils d'abondance naturelle.*
- 3.2 Dynamique de l'azote issu des litières en décomposition dans l'horizon organique.*
- 3.3 Dynamique spatio-temporelle des profils ^{15}N naturels et marqués dans le sol.*

4. Discussion.

- 4.1 Dynamique verticale de l'abondance naturelle ^{15}N dans le sol.*
- 4.2 Discussion des méthodes de travail employées.*
- 4.3 Répartition du traceur dans le profil de sol.*

5. Conclusion.

1. Introduction.

L'étude de la dynamique du N dans le profil de sol donne des renseignements sur l'origine, l'histoire et l'état présent des stocks de N et de la MO dans le sol mais aussi sur les différents flux du cycle du N. La dynamique du N des litières dans le profil de sol est le résultat de l'activité des décomposeurs, de réactions physico-chimiques en phases liquide et solide et de transport de la matière.

Une expérience utilisant des litières enrichies à l'azote ^{15}N sur dix sites européens a été réalisée dans le but de suivre la dynamique du N des litières sur le long terme afin de mieux comprendre les relations entre les mécanismes de minéralisation, d'incorporation et de stabilisation du N dans le sol.

Ce chapitre a pour but de présenter les résultats du suivi du ^{15}N des litières dans le sol selon un profil vertical depuis les horizons organiques (horizons OL, OF et OH) jusqu'à 30 cm de profondeur dans les horizons minéraux. Les dix premiers centimètres du sol correspondent approximativement à l'horizon organo-minéral (Ah) sur l'ensemble des sites. Dans cette étude, l'horizon 0 – 10 cm est considéré comme un horizon de surface par rapport aux horizons profonds (10 – 30 cm).

D'un point de vue **spatial**, on émet l'hypothèse que le brassage par les lombrics permet une répartition homogène le long du profil de sol du ^{15}N dans les sols sous humus de type mull contrairement aux sols sous moder où les champignons et les micro-organismes sont les principaux acteurs et sont à l'origine d'une répartition hétérogène du marqueur dans le sol. D'un point de vue **temporel**, le marqueur ^{15}N issu des litières enrichies est soumis à différents processus conduisant à sa minéralisation, sa migration et/ou à sa stabilisation dans les horizons du sol d'où une distribution éventuelle graduelle et continue, en profondeur, du ^{15}N dérivé des litières au cours des dix années de l'étude.

2. Méthodes et hypothèses.

2.1. Modalités de prélèvement de l'horizon organique.

Pour rappel, des **cadres de litière** ont été déposés au début de l'expérience afin de mesurer la variation de masse des litières et du ^{15}N pour en déterminer la vitesse de décomposition (Chapitre 2). Le maillage fin (5 mm) des cadres de litières permet la libre circulation de la mésofaune et une partie de la macrofaune. Les cadres de litière sont déposés au sol après avoir

retiré la litière de l'année et en prenant soin de ne pas perturber les horizons minéraux sous-jacents. La quantité de litière pesée dans les cadres est proche de la chute annuelle de litière du site. La composition isotopique des cadres de litière peut être légèrement différente de celle déposée autour des arbres car plusieurs années de récoltes ont été nécessaires afin de produire la quantité suffisante de litière pour marquer tous les sites (voir l'Annexe 1 pour les détails sur les quantités de N et de ^{15}N des deux types de litière). Les cadres sont prélevés régulièrement afin de calculer la masse de litière restante ainsi que la répartition du ^{15}N des litières dans le profil du sol.

L'horizon organique ou **horizon O** est composé de la litière fraîche, de la litière en cours de décomposition et des premiers centimètres du sol sous les cadres qui correspondent à la couche d'humus. L'épaisseur de l'horizon O est très variable d'un site à l'autre et à l'intérieur d'un même site mais elle est généralement de quelques centimètres. L'abondance isotopique de l'horizon O a été mesurée trois fois après le dépôt des litières marquées : une fois après trois ans, une deuxième fois cinq ou six ans après le marquage et enfin une troisième fois neuf ou dix ans après le dépôt des litières marquées. Sur les sites NIPHYS/CANIF et certains sites Renecofor il manque des données de teneurs en traceur dans l'horizon O car la fine couche organique sous jacente n'a pas toujours été désolidarisée de la litière pendant les prélèvements. Seul l'horizon O dans son ensemble est présenté ici. Les résultats des teneurs ^{15}N dans les cadres de litières sont discutés dans le Chapitre 4.

La teneur en ^{15}N initiale dans l'horizon O ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) est calculée à partir de l'abondance isotopique de la litière marquée déposée au début de l'expérience et de l'abondance naturelle de l'humus telle que :

$$\delta^{15}\text{N}_{t=0} = \left(\frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{litière}} \times N_{\text{litière}} + \delta^{15}\text{N}_{\text{humus}} \times N_{\text{humus}}}{N_{\text{litière}} + N_{\text{humus}}} \right) \quad (\text{Équation 6})$$

Avec N la teneur en N de la litière ou de l'humus en mg.m^{-2} .

2.2. Modalités de prélèvement des échantillons contrôles.

Les profils d'abondance naturelle ont été établis la première année du marquage. Des carottes de sol sont prélevées en dehors des parcelles contenant les arbres ayant reçu la litière marquée. Le nombre de répétitions des carottes de sol varie en fonction du réseau concerné. Sur les trois sites du réseau NIPHYS/CANIF, l'abondance naturelle de chaque horizon est mesurée

une seule fois sur un échantillon composite formé d'un mélange de cinq échantillons par horizon prélevés à cinq endroits différents de la parcelle (Zeller et al., 2000). Sur les sites Renecofor et sur 0 – 10 cm, l'abondance naturelle est mesurée trois fois sur trois échantillons de sol issus de carottages différents. En profondeur (10 – 30 cm), l'abondance naturelle est mesurée sur un échantillon de sol issu d'un seul carottage.

2.3. Modalités de prélèvement des échantillons marqués.

Les méthodes de prélèvement et d'analyse sont détaillées dans le chapitre 2, s'y reporter pour plus de renseignements.

2.4. Calcul de l'excès isotopique.

Pendant toute la durée de l'étude (une décennie), l'**excès isotopique** se calcule pour chaque horizon et sur tout le profil de sol (0 – 30 cm) selon la formule suivante :

$$\Delta {}^{15}\text{N} = \text{Atom}\% {}^{15}\text{N} - \text{Atom}\% {}^{15}\text{N}_{\text{nat}} \quad (\text{Équation 7})$$

Avec $\text{Atom}\% {}^{15}\text{N}_{\text{nat}}$ la mesure de l'abondance naturelle dans l'horizon concerné.

Les résultats des profils $\delta {}^{15}\text{N}$ sur les sites du réseau Renecofor sont incohérents avec les profils d'abondance naturelle, notamment dans les horizons profonds, à partir de 10 cm (Figure 9). Ces résultats sont discutés plus tard (voir 3.3. *Discussion*). Afin de calculer l'excès isotopique dans l'horizon de surface (0 – 10 cm) sur ces sites Renecofor, on choisit de ne pas soustraire l'abondance naturelle mais d'utiliser le **minimum d'abondance isotopique** mesuré par horizon sur toute la durée d'étude (une décennie) tel que :

$$\Delta {}^{15}\text{N} = \text{Atom}\% {}^{15}\text{N} - \min(\text{Atom}\% {}^{15}\text{N}_i) \quad (\text{Équation 8})$$

Avec $\min$ le minimum d'abondance isotopique et i l'horizon considéré.

A partir du calcul de l'excès isotopique, la **proportion de ${}^{15}\text{N}$** issu des litières enrichies présente dans le sol d'un horizon i est évaluée en fonction de la densité du sol et de l'épaisseur de l'horizon telle que :

$$\% {}^{15}\text{N} = \frac{\left[\left(\frac{\Delta {}^{15}\text{N}_i}{100} \times D_i \times E_i \right) \times 100 \right]}{N_{t=0}} \quad (\text{Équation 9})$$

Avec D_i la densité de l'horizon i (g.cm^{-3}), E_i l'épaisseur de l'horizon considéré (cm) et $N_{t=0}$ la teneur en ${}^{15}\text{N}$ initiale de la litière apportée (mg.m^{-2}).

Les résultats du calcul des proportions du ^{15}N dans l'horizon de sol (0 – 10 cm) sont analysés statistiquement par une analyse de variance suivie de comparaisons multiples (test Least Significant Difference) à l'aide du logiciel de statistiques R (ver. 2.14.0). Le niveau de significativité est posé à $P < 0.05$.

3. Résultats.

3.1. Les profils d'abondance naturelle.

Les mesures d'abondances naturelles sur les deux réseaux sont comprises entre – 2.4 et + 5.2 ‰ pour des écarts-types compris entre 0.1 et 1.8 ‰ (Tableau 4).

Les **profils d'abondance naturelle** sont caractéristiques de la répartition du ^{15}N dans le sol avec des horizons de surface appauvris en ^{15}N et les horizons profonds enrichis en ^{15}N (Tableau 4, Figure 9). L'abondance naturelle en surface est comprise entre – 3 et + 2 ‰. Le site Het 25 présente la plus élevée des abondances naturelles ($+ 2.91 \pm 0.65$ ‰ sur 0 – 10 cm). En profondeur (10 – 30 cm), les horizons subissent un enrichissement progressif jusqu'à une valeur de stabilisation autour de + 4 ‰.

Profondeur	Het 02		Het 25		Het 26		Het 30		Het 55		Het 60		Het 88		Profondeur	Aubure		Ebrach		Collelongo	
	δ nat	sd	δ nat	sd	δ nat	sd	δ nat	sd	δ nat	sd	δ nat	sd	δ nat	sd		δ nat	sd	δ nat	sd	δ nat	sd
0 - 2.5 cm	-1.45	1.52	2.12	0.67	-1.49	0.18	-0.94	0.42	-0.46	0.43	-2.39	1.83	-0.64	0.30	0 - 10 cm	-0.83		-0.53		0.00	
2.5 - 5 cm	1.06	0.84	3.09	0.24	-1.43	0.14	1.37	0.32	1.66	0.39	-0.73	0.38	1.47	0.09	10 - 20 cm	3.00	0.80	2.99		2.80	
5 - 7.5 cm	2.98	1.03	2.76	0.36	-1.01	0.23	3.23	0.78	2.66	0.94	0.50	1.67	3.11	0.35	20 - 30 cm	3.91	0.13	4.03		2.90	
7.5 - 10 cm	3.30	0.76	3.67	0.84	0.19	0.19	4.35	1.27	2.21	1.19	3.72	0.56	3.74	0.29							
10 - 15 cm	3.63		3.63		1.44		3.99		3.84	0.67	3.99		4.05								
15 - 20 cm	4.17		3.90		2.27		4.11				4.11		4.19								
20 - 25 cm	4.45		4.31		2.94		4.05				4.05		4.35								
25 - 30 cm	5.16		5.00				4.67				4.67		4.72								

Tableau 4 : Moyennes des abondances ^{15}N naturelles (δ nat, ‰) ($\pm$ sd, $n = 3$) dans le profil de sol (0 – 30 cm) des sites NIPHYS/CANIF et Renecofor. Les valeurs δ nat auxquelles ne correspond aucun écart-type sont issues d'une seule mesure sur un échantillon composite.

Tableau 5 : Moyennes des abondances ^{15}N (δ ‰) ($\pm$ sd, $n = 3$) dans le profil de sol (0 – 30 cm) des sites NIPHYS/CANIF et Renecofof au cours du temps.

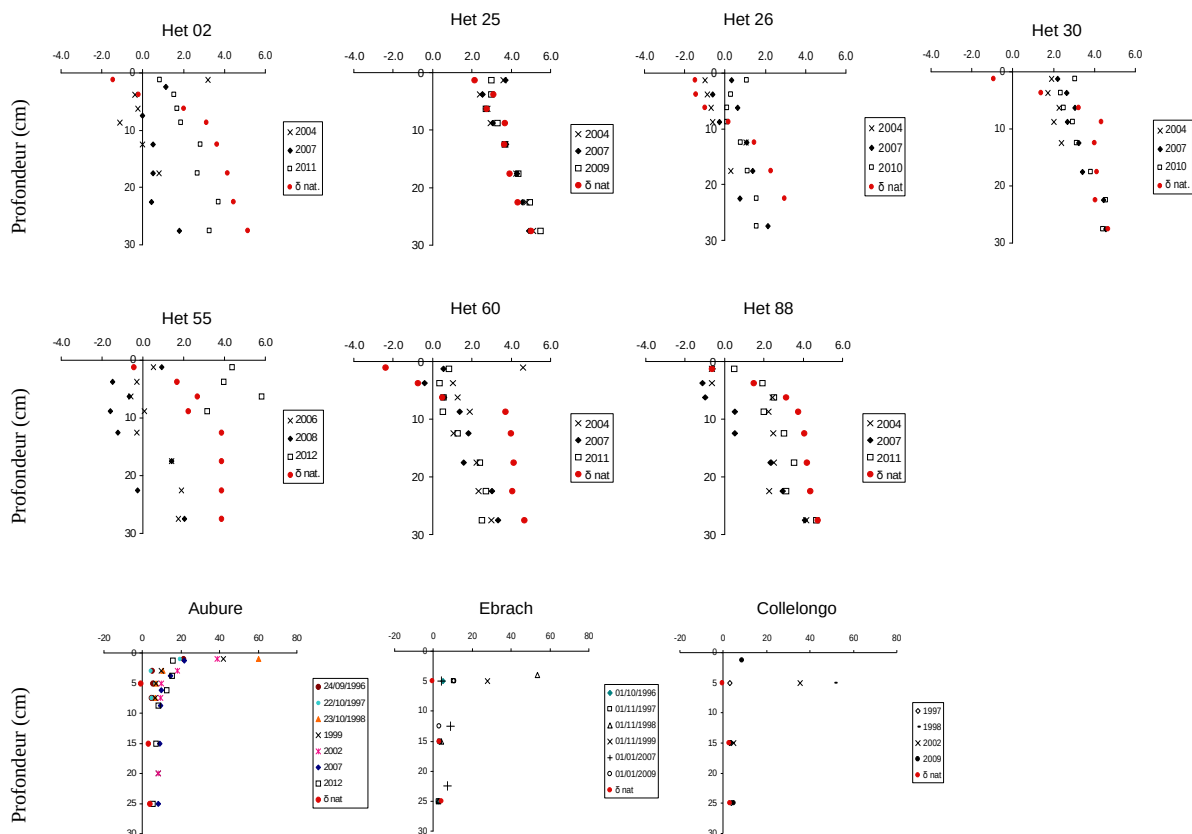


Figure 9 : Evolution des moyennes d'abondance $\delta^{15}\text{N}$ ($n = 3$) dans le profil de sol (0 – 30 cm) au cours du temps et profil d'abondance naturelle ($\delta \text{ nat.}$). Les écart-types sont indiqués dans les Tableaux 4 et 5.

3.2. Dynamique de l'azote issu des litières en décomposition dans l'horizon organique.

Dans les cadres de litière, les temps moyen de résidence du ^{15}N varient entre 1.3 et 4.4 ans (Tableau 1, Chapitre 2).

Trois ans après le dépôt des litières, l'abondance isotopique de l'horizon O est inférieure ou égale à 50 % de l'abondance isotopique initiale et quasi nulle sur le site Het 60 (Figure 10). L'abondance isotopique diminue progressivement lors du deuxième prélèvement de l'horizon O, sauf à Het 88 où l'abondance ^{15}N chute à 6 % de l'abondance isotopique initiale six ans après le marquage. Après une décennie, la quasi-totalité de la litière a disparu des cadres et l'horizon O ne montre plus aucun excès de ^{15}N .

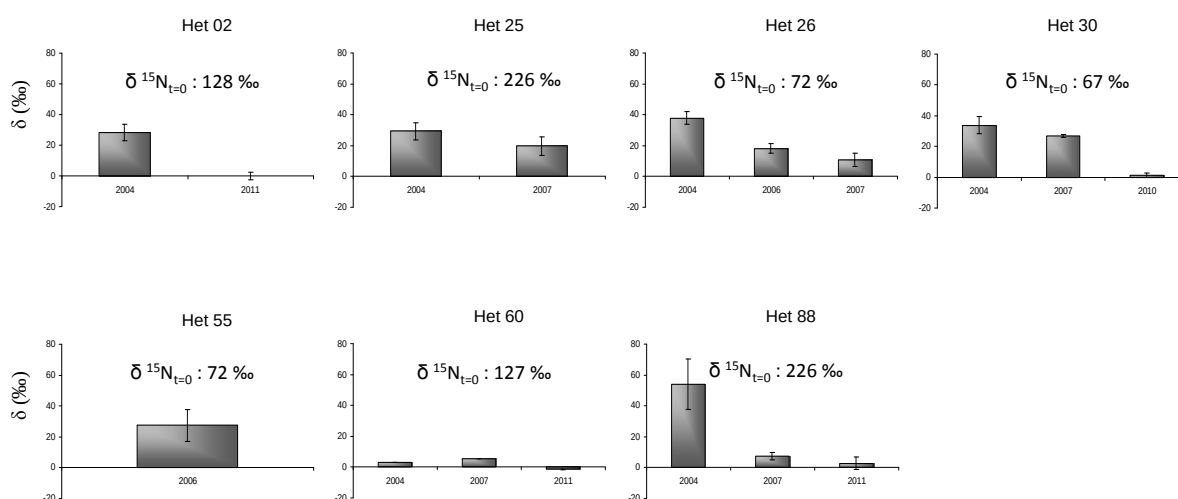


Figure 10 : Evolution des moyennes d'abondance $\delta^{15}N$ (δ ‰) ($n = 3$) dans l'horizon O (litière + humus) au cours du temps sur les sites Renecofor. $\delta^{15}N_{t=0}$ représente l'abondance ^{15}N initiale dans tout l'horizon O. La litière marquée a été déposée en 2001 sauf à Het 55 où la litière enrichie a été déposée en 2003.

3.3. Dynamique spatio-temporelle des profils ^{15}N naturels et marqués dans le sol.

La Figure 9 montre l'évolution du ^{15}N dans le profil de sol au cours du temps. Rappelons que le début l'expérience a eu lieu en 2001 pour les sites Renecofor, sauf Het 55 qui a reçu la litière enrichie en 2003, Aubure a été marqué en 1994 et Ebrach et Collelongo en 1996.

Sur les sites Renecofor, l'enrichissement initial de la litière était de 589 et 1044 ‰ suivant les sites (Tableau 2, Chapitre 2). Les mesures de ^{15}N à 2.5 cm d'intervalle de profondeur montrent un enrichissement incohérent en profondeur (> 10 cm) avec des profils ^{15}N en deçà de l'abondance naturelle (Figure 9). Sur les sites NIPHYS/CANIF, l'enrichissement de départ était de 8851 ‰ à Aubure et 5815 ‰ à Ebrach et Collelongo. L'excès isotopique est mesurable sur tout le profil de sol. En **profondeur**, il n'y a pas d'excès de l'abondance isotopique qui se confond avec l'abondance naturelle (Figure 9).

Sur **0 – 10 cm**, l'analyse statistique des proportions de ^{15}N retrouvées dans le sol ne montre pas de différences significatives entre les années d'échantillonnage couvrant la décennie pour les sites Het 02 et Het 30, les teneurs en isotope sont similaires dans cet horizon pendant dix ans (Tableau 6). L'horizon de surface des sites d'Aubure, Het 26, Het 55 et Het 88 s'enrichit progressivement au cours du temps tandis que le marquage sur les sites d'Ebrach, Het 25 et Het 60 diminue dès la troisième année suivant le marquage. Ces derniers et le site de

Collelongo présentent un pic de ^{15}N dans l'horizon 0 – 10 cm au cours des dix années suivant le dépôt des litières. Le pic a lieu entre trois et huit ans après le marquage.

Site	Date de prélèvement	Années après marquage	% ^{15}N appliqué	sd	Sign.	Evolution du traceur
Het 02	2004	+ 3 ans	26.5	2.6	a	=
	2007	+ 6 ans	32.6	5.9	a	
	2011	+ 10 ans	24.0	2.9	a	
Het 25	2004	+ 3 ans	18.8	4.1	a	↓
	2007	+ 6 ans	27.4	5.4	a	
	2009	+ 8 ans	8.1	3.3	b	
Het 26	2004	+ 3 ans	15.9	8.7	a	↑
	2007	+ 6 ans	40.6	1.5	b	
	2010	+ 9 ans	47.4	7.6	b	
Het 30	2004	+ 3 ans	18.7	2.2	a	=
	2007	+ 6 ans	21.8	3.7	a	
	2010	+ 9 ans	22.8	2.4	a	
Het 55	2006	+ 3 ans	9.1	0.7	a	↑
	2008	+ 5 ans	8.2	1.8	a	
	2012	+ 9 ans	28.4	3.0	b	
Het 60	2004	+ 3 ans	81.6	18.5	a	↓
	2007	+ 6 ans	45.3	4.0	b	
	2011	+ 10 ans	42.3	1.8	b	
Het 88	2004	+ 3 ans	17.9	1.8	a	↑
	2007	+ 6 ans	18.5	1.2	a	
	2011	+ 10 ans	30.2	5.6	b	
Aubure	1997	+ 3 ans	11.6	3.1	a	↑
	2002	+ 8 ans	24.4	4.7	b	
	2007	+13 ans	19.6	4.9	ab	

Tableau 6 : Proportion de ^{15}N issu de la litière en décomposition mesurée dans les dix premiers centimètres du sol au cours du temps. Sign. est le résultat de l'analyse statistique (Anova, test LSD avec $P \leq 0.05$). Les moyennes ($\pm$ sd, $n = 3$) suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes. ↑, ↓, =, ↑↓ signifient que la quantité de traceur augmente, diminue, reste constante ou augmente puis diminue pendant la décennie étudiée.

La **proportion de ^{15}N initial** mesurée dans le sol (0 – 10 cm) oscille entre 30 et 50 % au maximum sur toute la durée de l'étude (Tableau 6). Le site Het 60 présente le plus fort taux de recouvrement trois ans après le dépôt des litières enrichies (en 2004) avec 82 % du ^{15}N issu des litières mesuré dans le sol de surface. Le site de Collelongo possède le plus faible taux de recouvrement treize ans après le marquage avec 4 % de ^{15}N .

4. Discussion.

4.1. Dynamique verticale de l'abondance naturelle ^{15}N dans le sol.

Les profils d'abondance naturelle obtenus sur les dix sites de l'étude sont en accord avec les mesures d'abondance naturelle citées dans la littérature. Dans une forêt de chênes aux nord des Etats-Unis, sur un sol lœssique avec un humus de type mull, Nadelhoffer et Fry (1988) ont mesuré une abondance naturelle moyenne de $2.6\text{‰} \pm 0.33$ entre 0 et 10 cm et $5.3\text{‰} \pm 0.18$ entre 10 et 20 cm. Dans ces mêmes horizons, la concentration en N est de $2.5\text{ mg.g}^{-1} \pm 0.01$ et $0.8 \pm < 0.01$ respectivement. En Belgique, dans cinq forêts différentes de feuillus et de conifères, l'abondance naturelle en ^{15}N du sol présente la même courbe caractéristique de répartition dans le profil de sol, les horizons de surface étant appauvris en ^{15}N par rapport aux

horizons de profondeur (0 – 5 cm, $\delta^{15}\text{N}$ compris entre - 8 ‰ et 0 ‰ et jusqu'à 14 ‰ à partir de 10 cm dans les forêts de feuillus mixte ou pure) (Figure 11). De même sur sept sites européens étudiés par Hogberg et al. (1996), l'abondance naturelle en surface (litière et humus) est négative contrairement aux horizons de sol minéral (0 – 5 cm) où l'abondance naturelle est comprise entre 0 et 4 ‰ en moyenne. En forêt d'épicéas en Suède, le même profil est mesuré avec une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ de - 7.7 ‰ entre la litière et le sol minéral à 20 cm de profondeur (de - 0.4 à 7.3 ‰) (Bostrom et al., 2007).

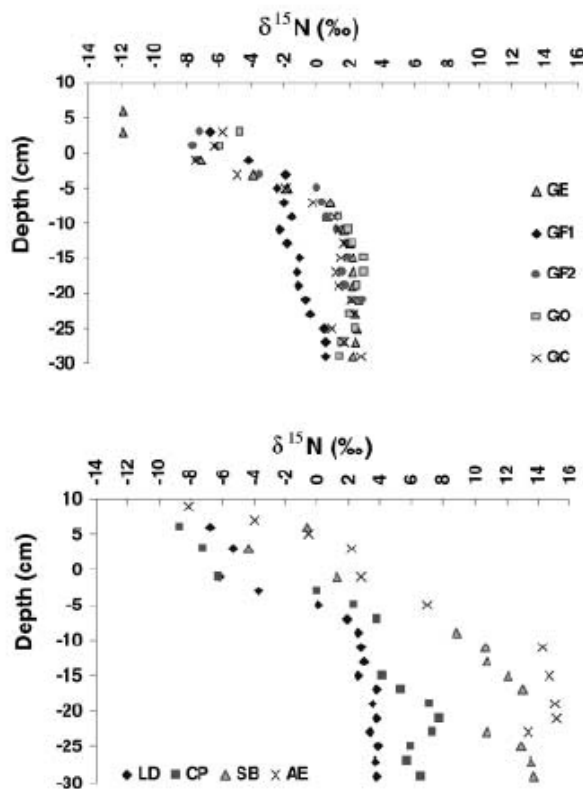


Figure 11 : Variations de l'abondance naturelle du ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) dans une forêt de feuillus mixte (chênes et bouleaux, G et LD) (GE : en bordure, GF1 et GF2 : plus profondément en forêt, GO : zone d'éclaircie, GC : taillis), dans une forêt mixte de feuillus (chênes et hêtres, AE), dans un bois de feuillus (bouleaux, SB) et dans un bois de conifères (pins Laricio, CP). Chaque point représente un échantillon composite, formé de trois échantillons, qui a été analysé deux fois (Vervaet et al. 2002).

Le profil vertical d'abondance naturelle s'explique au moins partiellement par des processus de fractionnement isotopique. En effet, des processus de discrimination contre l'isotope lourd interviennent tout au long du cycle du N. Ainsi, la minéralisation des litières (Nadelhoffer and Fry, 1988) et la nitrification (Hogberg, 1997) conduisent à un enrichissement de la MO et de l'ammonium en isotope lourd. En forêt, les végétaux sont généralement appauvris en ^{15}N par rapport au sol total (Amundson et al., 2003). Mariotti et al. (1980) ont mesuré une composition isotopique dans la végétation prairiale de - 1.9 ‰ contre 1.4 à 3.6 ‰ dans l'horizon 0 – 10 cm d'un sol brun dans les Alpes françaises. Dans la même étude, un sol ocre podzolique présente des valeurs d'abondances naturelles ^{15}N dans la végétation (feuilles de pins, *Picea* sp.) de - 3.5 ‰ contre - 4.0 à 0.3 ‰ dans le sol (0 – 11 cm). Le recyclage du N via

les chutes de litière contribue donc au maintien d'une abondance isotopique plus faible en surface par rapport aux horizons profonds du sol. Il existe également des processus de fractionnement isotopique contre le ^{15}N dans les cellules microbiennes. L'exportation des produits microbiens après transformation du N organique en ammonium ou après assimilation du N par les cellules microbiennes se font au profit du ^{14}N conduisant à un enrichissement de la biomasse microbienne totale (Dijkstra et al., 2006; Dijkstra et al., 2008). Par conséquent, en participant à la stabilisation de la MO du sol, les micro-organismes contribuent à l'accumulation de ^{15}N dans les sols. L'illuviation de composés solubles azotés contribue aussi à la variation de l'abondance naturelle dans le sol mais dans une moindre mesure étant donné que les nitrates, qui sont plus mobiles que l'ammonium, sont appauvris en ^{15}N (Nadelhoffer and Fry, 1988; Hogberg, 1997).

4.2. Discussion des méthodes de travail employées.

Nous avons fait l'hypothèse que le minimum de l'abondance isotopique de chaque horizon de sol pouvait être utilisé comme valeur témoin et être soustrait à l'abondance mesurée dans le calcul de l'excès isotopique (Equation 8). Cette hypothèse est cohérente du fait de la variabilité de l'abondance naturelle dans les horizons de surface, et ne modifie pas l'interprétation des données et des mesures sur le profil de sol de surface. Les bilans isotopiques sont toutefois à interpréter avec précaution étant donné les faibles différences de composition isotopique entre les échantillons marqués et les échantillons naturels parfois observées. Sur les sites Renecofor, les données de profondeur ne seront pas exploitées dues à une incohérence trop importante entre les mesures après marquage et l'abondance naturelle.

La litière marquée est produite par aspersion à l'urée (99.5 % ^{15}N) de la canopée d'arbres dédiés. Les aspersions sont répétées trois années de suite en 1993, 1994 et 1995 (Zeller et al., 1998). Les litières marquées sont ensuite récoltées chaque automne depuis 1993. Les sites NIPHYS/CANIF ont reçu de la litière fortement enrichie car produite en 1993 et 1994 (atom% ^{15}N = 2.13 % à Ebrach et Collelongo et 3.24 % à Aubure) tandis que la litière déposée sur les sites du réseau Renecofor a été produite en 1999 et 2000 (atom% ^{15}N = 0.5739 %). L'apport de ^{15}N via la litière sur les sites Renecofor est peut être trop faible pour enrichir significativement le sol ce qui pourrait expliquer les discordances des mesures ^{15}N avec les abondances naturelles en profondeur.

Le calcul de la quantité de ^{15}N à apporter via la litière doit tenir compte de la concentration en N du sol, de l'abondance naturelle mais aussi du flux de N dans l'écosystème. Le cycle du N dans l'écosystème forestier est reconnu quasi fermé avec des flux lents, par conséquent le marquage doit être suffisamment important pour être détectable dans les différents compartiments de l'écosystème. Le marquage du N organique via les litières repose sur un compromis entre le coût de l'expérience (à raison de 3 g.L⁻¹ d'urée enrichi en ^{15}N et de 15 L utilisés par an, il faut également tenir compte du coût des analyses en spectrométrie de masse), le nombre de répétitions et de traitements par site et le nombre de sites nécessaires pour couvrir un panel de conditions écologiques intéressant (choix de 2 sites pilotes contrastés par exemple).

Le jeu de données associé à cette expérience de marquage isotopique des litières possède l'avantage de couvrir une longue période de temps (une décennie) tout en travaillant sur les mêmes sites et sous des peuplements de la même espèce. La durée de l'étude peut toutefois induire des biais techniques. Le changement d'opérateur pour l'échantillonnage et la préparation des échantillons au laboratoire peut être une source de différence. Contrairement à l'approche par chronoséquence qui s'affranchit des problèmes liés à la temporalité, l'approche diachronique peut comporter des biais dus à la durabilité des appareils de mesure. Sur une décennie, le vieillissement du spectromètre de masse à rapport isotopique a pu modifier la sensibilité des mesures IRMS et faire varier les résultats d'isotopie entre les échantillons issus des premiers mois après le marquage et les échantillons récents. Afin de vérifier la continuité des données sur la durée de l'étude, les échantillons de sol du site Het 60 conservés à - 4 °C depuis le début du marquage ont été analysés une nouvelle fois en 2011 et les résultats obtenus ne montrent pas d'effet opérateur significatif ni de biais dans les résultats IRMS, l'appareil de mesure étant calibré selon des standards et régulièrement contrôlé (données non présentées). Ces résultats confirment également la rigueur du protocole expérimental utilisé depuis 1993.

4.3. Répartition du traceur dans le profil de sol.

Le N organique dérivé des litières subit des transformations chimique et physique qui conduisent à la migration des particules verticalement et / ou horizontalement ou à leur stabilisation dans les différents horizons.

L'échantillonnage régulier de huit horizons de sol sur 30 cm de profondeur depuis une dizaine d'années n'a pas permis de mettre en évidence un enrichissement progressif des horizons profonds par rapport au horizons de surface ou une quelconque particularité de la dynamique verticale du N des litières dans les dix sites ayant reçu le marquage. Le découpage fin en horizons de 2.5 cm d'épaisseur en surface permet cependant de mieux connaître la répartition du ^{15}N en surface du profil de sol. L'observation des dix premiers centimètres du sol découpés en quatre horizons montre que le N issu de la litière en décomposition est principalement retrouvé dans les premiers 2.5 centimètres du sol (Figure 9). A partir de 10 cm de profondeur, l'enrichissement isotopique n'est pas significativement différent de l'abondance naturelle. Dans les dix sites étudiés et malgré les différences de teneurs en ^{15}N des litières marquées initiales entre les deux réseaux européens, le traceur est principalement retrouvé dans l'épisolum humifère et dans l'horizon organo-minéral de surface (0 – 10 cm), lieu privilégié des mécanismes de minéralisation, de prélèvement et de stabilisation du N dans le sol. On observe une faible incorporation du marqueur dans les horizons minéraux inférieurs sur la décennie étudiée, ce qui montre que les flux de N issu de la litière en décomposition vers les horizons organo-minéraux sont lents. En effet cette hypothèse a déjà été soulevée par Zeller et al. (2001) suite à l'analyse du devenir du N trois ans après le dépôt de litières marquées à Aubure, Ebrach et Collelongo.

Entre la litière fraîche et les premiers centimètres du sol minéral, les vers de terre participent au transfert vertical du N, directement par advection des particules à la MO ou indirectement par ingestion et déjection de composés azotés à différentes profondeurs. Parmi la mésofaune, Chamberlain et al. (2006) ont montré que les collembolles sont responsables d'une partie du transport de composés carbonés depuis la litière vers le sol minéral sous-jacent, alimentant ainsi la biomasse microbienne en C. Les vers de terre anéciques, par leurs mouvements verticaux, sont à l'origine du mélange de la MO du sol de différentes profondeurs (Figure 12). Sur le site Het 25 et Het 55 où l'abondance de vers de terre est importante par rapport aux autres sites, les mesures d'abondances isotopiques et notamment l'abondance naturelle, sont relativement homogènes sur tout le profil de sol et dans le temps (différence de seulement 2 ‰). Au contraire, l'absence de vers de terre sur les sites du réseau NIPHYS/CANIF peut expliquer le faible transfert vertical du ^{15}N dans ces sites après dépôt des litières marquées.

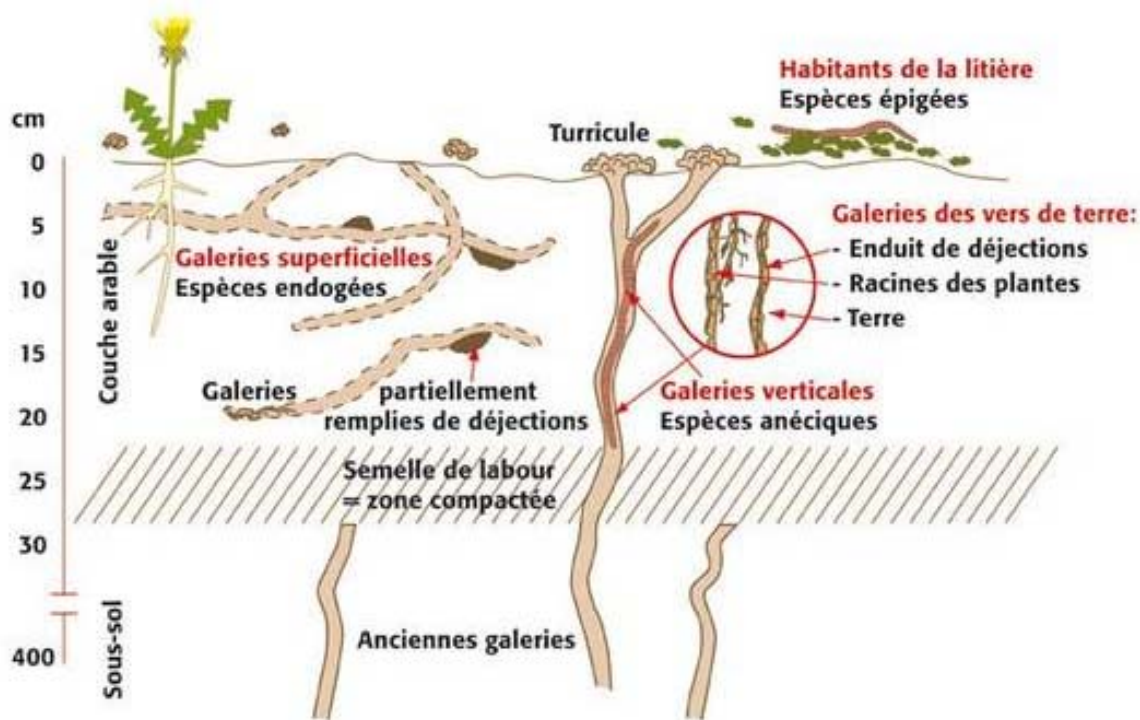


Figure 12 : Schéma récapitulatif de l'écologie des trois espèces de vers de terre présents dans le sol.

Source : <http://www.bioactualites.ch/fr/sol-sain-plantes-saines/biodiversite/ver-de-terre.html>

La présence de vers de terre est un critère déterminant dans la distinction des formes d'humus. La macrofaune des humus de type moder est peu diversifiée et peu abondante contrairement aux humus de type mull qui possèdent une biomasse et une grande richesse faunistique permettant un brassage de la MO dans le profil de sol (Ponge, 2003). Les profils $\delta^{15}\text{N}$ dans les sites Het 02 et Het 30 qui sont des sites à moder présentent une délimitation nette entre les horizons de surface (0 – 10 cm) et les horizons plus profonds (10 – 30 cm) (Figure 9). Cette caractéristique peut en partie s'expliquer par l'absence de macrofaune enfouisseuse. La faune n'est cependant pas une explication suffisante, en témoigne le site Het 60 dont l'abondance naturelle en surface est nettement inférieure à celle des horizons 10 – 30 cm alors que les vers de terre sont présents et le type d'humus identifié est un oligomull.

La végétation participe également au brassage des particules du sol. D'une part, la végétation de sous-bois, principalement constituée de plantes annuelles, prélève une partie du N du sol et participe au recyclage des nutriments à leur mort, complexifiant ainsi le cycle de décomposition des litières. Plus en profondeur, les arbres prélèvent les nutriments du sol via les racines et les mycorhizes appauvrissant localement le sol. Il existe également un apport de nutriments lors de la mort des racines, principalement les racines fines, et par les exsudats

racinaires. Des échanges ont lieu à tous les niveaux du système racinaire et à toutes les profondeurs dans le sol (Ganry and Dommergues, 1995; Fahey et al., 2011). Enfin, les hyphes mycéliens présents dans l'horizon organo-minéral participent au transfert vers le haut du N minéral et peuvent remonter des éléments nutritifs depuis la litière en décomposition vers la litière fraîche, contribuant ainsi à maintenir le marqueur ^{15}N dans l'humus (Eickenscheidt and Brumme 2013, Zeller et al. 2000).

Les galeries creusées par les vers de terre et les chenaux créés par les anciennes racines facilitent le mouvement des minéraux solubles dans le profil de sol lors des événements pluvieux (Kennedy and Pitman, 2004). Une fois dissoute, la MO est transportée avec l'eau et peut être réversiblement adsorbée aux particules minérales (Braakhekke et al., 2011). Cependant, les composés solubles azotés susceptibles d'être transportés en profondeur par lessivage sont appauvris en ^{15}N après discrimination pendant les processus de décomposition et de nitrification (Hogberg, 1997). Or, en zones tempérées, les nitrates sont préférentiellement lixiviés dans le sol par rapport à l'ammonium. Il est donc peu probable que l'enrichissement des horizons profonds soit dû à l'illuviation des composés dissous (Nadelhoffer and Fry, 1988). Même négligeable, une part du ^{15}N est néanmoins soumise à des processus identiques que le N total, à savoir le lessivage dans les horizons profonds (> 30 cm), les mouvements horizontaux biotiques et abiotiques et la dénitrification qui conduisent à une perte en traceur des horizons au cours du temps.

Lors de la dégradation des litières, les produits issus de la décomposition sont de plus en plus petits et, lorsqu'ils ne migrent pas en profondeur, s'associent aux minéraux du sol formant des complexes organo-minéraux et des agrégats. Ces associations participent à la stabilisation du N dans le sol sur le long terme. En surface, dans l'étude des associations organo-minérales de différentes fractions à Ebrach, Hatton et al. (2012) soulignent l'importance de la prise en compte de l'incorporation mais aussi de la libération des minéraux dans les agrégats lors de l'étude des flux de C et de N depuis la litière vers le sol minéral. Le N dérivé des litières est incorporé dans les éléments structurels du sol minéral et stabilisé pour une durée plus ou moins longue suivant la nature de la MO stabilisée. Le turnover du N dans les associations organo-minérales dans les différents horizons du sol est un facteur principal dans l'établissement des profils ^{15}N du sol. Les horizons de surface étant hautement biologiquement réactifs, le ^{15}N sera d'autant plus stable une fois stabilisé dans les agrégats des horizons profonds. Malgré un faible taux de marquage des litières ^{15}N par rapport au stock

de N présent dans le sol, les résultats de cette étude menée sur dix sites en Europe semblent montrer que les stocks de N du sol varient faiblement sur une décennie et que les litières contribuent peu aux variations de ces stocks. Les processus de décomposition et de stabilisation du N dans le sol sont des processus de long terme.

La chimie du sol peut également avoir un impact sur le transfert de N dans le profil de sol en modifiant la capacité d'absorption et de désorption du sol vis-à-vis des particules (Mortland and Wolcott, 1965). Les propriétés chimiques du sol sont fortement liées au pH du sol, dans les sols acides les colloïdes protonés préviennent la fixation d'autres cations. Le calcaire participe également à la stabilisation du N sous forme organique. Sur le site Het 25, la forte présence de calcium dans le profil de sol peut expliquer l'abondance naturelle positive en surface et la relative homogénéité du profil ^{15}N . Tout comme la présence de vers de terre, la chimie du sol n'explique pas à elle seule les différences entre les profils ^{15}N des dix sites étudiés. En effet, le site Het 26 possède aussi un fort stock de calcium sur tout le profil de sol mais l'abondance isotopique n'est pas homogène entre les horizons de surface et de profondeur.

L'activité microbienne participe également à la stabilisation du N dérivé des litières. Dans le sol, l'incorporation et la stabilisation du N par la biomasse microbienne interviennent en même temps que sa libération lors de leur mort. Le turnover des micro-organismes est variable et dépend de nombreux facteurs inhérents à la nature des micro-organismes et dépend aussi de facteurs abiotiques contrôlant l'activité des micro-organismes dans le sol (pH, concentration en aluminium, source de C et de N, etc). Schulze et al. (2000) ont par exemple mesuré des flux de nitrification à des pH minimum de 3.3, 3.6 et 3.7 sur trois sites d'Europe centrale probablement dus à l'adaptation des micro-organismes aux dépôts azotés de ces régions. Sur les sites d'Ebrach, Collelongo, Het 25 et Het 60 on observe un pic d'incorporation de ^{15}N dans les dix premiers centimètres du sol au cours de la décennie (Tableau 6) qui délimite deux phases: une première étape de minéralisation et de transfert du N des litières avec augmentation de la concentration en traceur dans les horizons minéraux puis un deuxième temps de prélèvement par la flore et / ou lessivage du traceur dans les horizons profonds du sol. Après le pic d'incorporation du ^{15}N dans le sol, le flux de minéralisation du N des litières devient mineur par rapport au flux de stabilisation. Suivant ce même raisonnement, les sites Het 02 et 30 qui sont tous les deux des sites sous moder avec une faible activité des vers de terre, le N dérivé des litières est stable sur toute la durée de

l'étude dès la troisième année suivant le dépôt des litières marquées (Tableau 6). Il s'agirait de sites conservateurs dont le N des litières est rapidement stabilisé dans le sol et où les plantes utiliseraient le N ancien aux dépens du N récemment apporté par les litières. A l'inverse, dans les sites d'Aubure, Het 26, Het 55 et Het 88, on observe une augmentation progressive de la teneur en traceur dans le sol de surface tout au long de l'étude (Tableau 6). Le N dérivé des litières alimente en continu le sol minéral par l'action des décomposeurs et le flux de stabilisation du N associé à un possible taux de recyclage du N dans la biomasse microbienne élevé contribue à l'enrichissement des premiers horizons de sol en N.

5. Conclusion.

La prise en compte de la dimension verticale dans l'étude du devenir du N dérivé des litières dans le sol des écosystèmes forestiers souligne l'importance des premiers centimètres de sol, sous l'humus, dans le cycle du N. Après une décennie, le traçage isotopique du N des litières montre que le N issu de la décomposition des litières a disparu des litières, de l'humus et est présent en faible quantité dans les horizons profonds. Le traceur est principalement retrouvé dans l'horizon organo-minéral du sol (0 – 10 cm). Les apports de MO par la litière sont faibles par rapport aux stocks de N du sol présents. De plus, cela suggère que, sur une décennie, les stocks de N du sol varient peu. Rasse et al. (2001) ont rappelé l'importance des exsudats racinaires carbonés par rapport au carbone généré par la litière aérienne comme source de carbone dans les quarante-cinq premiers centimètres du sol. Dans le profil de sol, les racines ont un rôle d'autant plus important que le transport par la faune est limité (cas des moder).

Plusieurs mécanismes participent au transport du N et la faune joue un rôle important dans l'homogénéisation des profils ^{15}N du sol. Les propriétés chimiques du sol sont aussi impliquées dans les processus de rétention / désorption du N dans les différents horizons. Malgré la diversité des propriétés physiques et chimiques des dix sites étudiés, l'analyse des profils ^{15}N n'a pas permis de mettre en avant un paramètre dominant à l'origine de la migration du N en profondeur et de son évolution dans le temps. C'est la combinaison de plusieurs facteurs qui permet l'explication des profils ^{15}N caractéristiques de chaque site. L'approche multi-sites permet de couvrir un large panel de conditions écologiques et climatiques mais en augmentant le nombre de paramètres à prendre en compte, on augmente également le nombre d'interactions et donc les difficultés d'interprétations.

La faible incorporation du traceur en profondeur et sa disparition au cours du temps dans les horizons supérieurs suggèrent l'importance d'autres puits de N comme la végétation dont la principale source de N en forêt non fertilisée provient de la litière. Ainsi, une partie du N issu de la décomposition des litières devrait contribuer significativement à l'apport de N des arbres. Cependant, les bilans du ^{15}N apporté à Ebrach indiquent que les arbres ont intégrés seulement 2 % du N dérivé des litières trois ans après le dépôt de la litière marquée et 25 % huit ans après le marquage (Hatton et al., 2012). Des études similaires de marquage confirment que les arbres sont des puits secondaires de N. Fotelli et al. (2004) ont par exemple enregistré des taux de recouvrement inférieurs à 2 % après apport de $^{15}\text{N-NH}_4$ dans des jeunes plants de hêtres après une saison de végétation. Dans le Chapitre 4 de ce travail de thèse nous verrons que les feuilles des arbres au pied desquels la litière enrichie a été déposée sont un bon indicateur de la disponibilité en N du sol et que l'enrichissement isotopique ne dépasse pas 10 % de la quantité du traceur appliqué au maximum. Bien que le cycle du N sous hêtraies soit considéré comme quasi fermé, le traceur a également pu sortir du système sol-plante par lessivage ou dénitrification mais nous verrons dans le chapitre 5 que les pertes par lessivage sont négligeables.

Chapitre 4 Time dynamic of litter-derived N uptake by beech trees (*Fagus sylvatica*) over 18 years.

Salleles Jade¹, Dambrine Etienne², Derrien Delphine¹, Nicolas Manuel³, Bienaimé Severine¹, Zeller Bernd¹

(1) INRA Nancy UR 1138, Biogeochemistry in Forest Ecosystems, route d'Amance, 54280 Champenoux, France

(2) UMR 042 Carrtel, INRA-Université de Savoie, Centre Interdisciplinaire Scientifique de la Montagne, Belledonne 226, 73376 Le Bourget-du-Lac, France

(3) ONF R&D - Bâtiment B, Boulevard de Constance, 77300 Fontainebleau, France

Key words

Litter decomposition – ¹⁵N tracer – Tree uptake – Tree growth – Beech – N cycle

Table des matières

1.

Introduction.

2. Material and methods.

2.1 Study sites.

2.2 Labelling design.

2.3 Litter production and litter decomposition rate.

2.4 Wood biomass production.

2.5 Leaf sampling.

2.6 Chemical analyses, data treatment and statistical analyses.

3. Results.

4. Discussion.

5. Conclusion.

1. Introduction.

Together with phosphorus, nitrogen (N) is one of the most important nutrients for tree nutrition but it is limiting in many terrestrial ecosystems (Rennenberg et al., 2009; Dorr et al., 2010; Gerber et al., 2010). In contrast to other nutrients, N has no significant soil mineral source, but derives from deposition of anthropogenic N emissions, symbiotic N fixation and from soil N uptake. The availability of this element for plants then strongly depends on the ability of the ecosystem to recycle it, through litterfall, organic matter mineralization and root uptake of the released N. But little is known about the kinetics of litter N uptake and about their controlling factors.

Atmospheric N deposition greatly increased over the last decades in Western and Central Europe and in Northern America due to anthropogenic emissions. It now levels up or started to decline because of protocols and convention ratification. In Western Europe, the atmospheric N deposition is in the range of 10 – 30 kg.ha⁻¹.year⁻¹ (Ferretti et al., 2014). Trees directly benefit from it through foliar uptake (Vallano and Sparks, 2013) and indirectly through the N deposition to the soil surface that increases the soil N availability (Dupouey et al., 1998). It contributes between 10 and 30 % of tree needs in N – annual tree requirements for N may be up to 70 kg N.tree⁻¹.year⁻¹ (Ignatova and Dambrine, 2000).

The N tree demand is largely met by the biological and the biogeochemical recycling N, yet. Biological recycling means the remobilization of N stored in the tree while biogeochemical recycling means reutilisation of nutrients contained in the litterfall after their release in soil occurring when litter residues get mineralized. El Zein et al. (2011a) demonstrated that N storage remobilisation is particularly important during early spring when it provides up to 90 % of total N in expanding oak leaves. However to match their N requirements for growth and maintenance, trees indubitably take up N from the soil. Many studies indeed demonstrated that tree net primary production is broadly related to N availability in soil (Reich et al., 1997). Leaf litter fall supplies a large part of the rapidly mineralizable nutrient fraction to the soil. In a study performed in 36 mature beech stands, Meier et al. (2005) showed that the amount of N in leaf fall corresponds to 25 to 65% of the estimated annual N uptake. The amount of N returning to soil through litter fall depends on annual litter mass and litter N concentration, the later being rather constant over time, except extreme climate event related outliers. The leaf litter N is not immediately available for trees, it resides in the organic and organo-mineral horizons for variable durations. Pedoclimate strongly impact on this duration as it determines the activity of decomposer communities.

In forest soils, the humus forms, defined by the sequential organization of organic and organo-mineral horizons, is the visible result of the interaction between pedoclimate and decomposer life (Jabiou et al., 2000; Ponge, 2003; Ponge, 2013). For this reason it is often used by foresters as an efficient and low cost indicator of litter decomposition and nutrient availability (Ponge and Chevalier, 2006; Andrianarisoa et al., 2009; Ponge, 2013). Sites with mull humus form were ascribed by a high availability of N related to a fast litter turnover. They are characterized by the development of nutrient-rich vegetation with low-nutrient use efficiency (Ponge, 2003). In contrast, in moder humus forms, nutrients are sequestered in decaying plant debris, fauna and fungal biomasses which form the OF horizon. N is abundant but not available for tree uptake (Bonneau, 1995; Ponge et al., 1997; Ponge, 2003).

This study investigates the dynamics of litterfall N uptake by European beech trees (*Fagus sylvatica* L.) across a broad gradient of pedologic and climatic conditions. It was conducted in European beech forests as this tree species is highly adaptable to a large range of climatic and soil conditions (Meier et al., 2005). The main factor controlling the geographical distribution is the water deficit in early summer that limits the radial growth of beech stands (Lebourgeois et al., 2005).

The objectives of the study performed over a decade were (i) to determine when the N released from the decaying litterfall becomes available for the tree and (ii) how much of the litter N is incorporated into the tree. We checked if the observed patterns correspond with the humus form theory and finally investigated the influence of stand productivity on the litter N recycling patterns. For this purpose, we used data collected from a unique network of long-term ^{15}N labelled litter experiment set up 15 years ago. ^{15}N labelled litter was applied at the base of beech trees. ^{15}N enrichment of leaves collected from the labelled trees was monitored regularly – the other compartments of tree were not monitored. Stand productivity was obtained using the *Fagacees* model and was used to estimate tree N requirements.

2. Material and methods.

2.1. Study sites.

Ten beech forests were selected across Europe to cover a variety of forest ecosystems. These sites are part of two research networks. Three sites, Aubure, Ebrach and Collelongo belong to the NIPHYS/CANIF European project (NItrogen PHYSiology of forest plants and soils / CARbon and NItrogen cycling in Forest ecosystems) (Schulze et al., 2000). The seven other sites (Het 02, Het 25, Het 26, Het 30, Het 55, Het 60 and Het 88) are part of the Renecofor

network (French Permanent Network for the Monitoring of Forest Ecosystems). The sites were selected in order to cover the panel of ecological conditions where beech is the dominant tree species. Characteristics of the selected beech forests are presented in Table 1 (Tableau 1, Chapitre 1). The altitude of the sites ranges from 138 to 1600 m. The mean annual temperature ranges between 5.4 to 10.6 °C and the mean annual precipitation between 750 to 1700 mm. The N input in bulk precipitation deposition is rather homogenous, most often below 10 kg.ha⁻¹ (except at Het 30 where the atmospheric deposition ranges from 13 to 16 kg.ha⁻¹). Two humus types are represented (moder and mull humus forms) and the soil types are cambisol, luvisol, podzol, leptosol and rendzina (WRB, 2006). Soil pH in the 0 – 10 cm layer varies between 3.7 and 6.3. The N stored in the 0 – 10 cm horizon of the soil ranged from 1.0 (Het 55) to 3.9 (Het 26) t.ha⁻¹.

The objectives of the experiment in the different networks were slightly different but complimentary. The three European sites aimed to measure the fate of litter N in all ecosystem compartments over the long term (> 10 years): litter decay (d'Annunzio et al., 2008), soil horizons (Zeller et al., 2000; Zeller et al., 2001; Zeller and Dambrine, 2011; Hatton et al., 2012), soil fauna (Caner et al., 2004), mycorrhiza (Zeller et al., 2000) and tree organs (Zeller et al., 1998; Elhani et al., 2003). Hence, highly labelled litter was applied to young trees. In the Renecofor network, the dynamics of litter N in many different mature forest plots was investigated. The labelled litter was applied to large mature trees growing under varying ecological conditions.

2.2. Labelling design.

At each site the annual leaf litter was totally replaced with ¹⁵N-labelled beech litter obtained by foliar spraying of ¹⁵N-urea to 10-year-old beech trees on another stand in Puvenelle, France (Zeller et al., 1998). The enrichment in ¹⁵N of the litter applied was 0.57 atom % at the Renecofor sites and between 2.13 – 3.24 atom % at the three European sites (Tableau 2, Chapitre 2). However, the chemical and biochemical litter composition was the same everywhere since the trees receiving the ¹⁵N urea grew at the same place. At the three European sites, 5 trees were selected and a rooting zone for each tree was estimated in relation to tree size and tree density (4 m² per tree at Aubure, 1 m² at Collelongo and Ebrach). The whole surface area received the labelled litter, according to Figure 7 (Chapitre 2). At the Renecofor sites, the mean root uptake area per tree was estimated as the inverse of the density of mature trees in the forest (0.5 ha) surrounding the plot. But only half of this surface received the ¹⁵N enriched litter (Chapitre 2, Figure 7). The labelled litter was evenly

distributed after collection of the present litter (consisting of almost unmodified leaf and wood fragments). Roots were cut down to 20 cm with a spade around the labelled surface to limit the uptake of litter ^{15}N by other trees, and a nylon net was set up above the added litter to avoid wind dispersion.

2.3. Litter production and litter decomposition rate.

Nets around the canopy of each labelled tree at the NIPHYS/CANIF sites were set up each autumn to collect and weight leaf litter. At the RENECOFOR sites, the litter of the labelled trees was not collected and we used the data provided by 5 permanently litterfall collectors (1 m²) to characterize annual litter production at the stand scale. Litterfall was sampled every year before winter and then oven dried at 65 °C for 48 h and weighed.

The litter mass loss was measured using the litterbag technique repeated on two trees per site. At Aubure, Ebrach and Collelongo, litterbags (100 cm²) were made using a nylon net with a mesh size of 1.5 mm (Staaf, 1980) which allows the circulation of mesofauna and a part of the macrofauna. The litterbags were filled with two grams of air-dried litter and placed on the forest floor. Nine litterbags were collected every month the first year and subsequently three times a year. At the Renecofor sites, eight litterbags (625 cm²) were set on the soil of each tree. Eighteen grams of air-dried litter was introduced into each litterbag corresponding to the mean annual litterfall (288 g.m⁻²). Litterbags were collected twice a year during the first 3 years of the experiment, then once a year until all labelled litter disappeared or was no longer recognizable.

In the laboratory, the litterbag content cleaned from adhering soil and litter particles was oven dried at 65 °C for 48 h before the litter dry mass measurement. Then, the isotopic composition of the litterbag content was analyzed by mass spectrometry and the litter decomposition rate was determined. The litter decay was estimated by a first-order decomposition model adjusted for litter ^{15}N loss, similar to the calculation of the k-Olson for mass loss rate (Olson, 1963), according to the following equation:

$$^{15}\text{N} \left(\text{mg.litterbag}^{-1} \right) = No \times \exp(-k_{\text{litter}} \times t) \quad (\text{Équation 10})$$

Where No is the amount of litter ^{15}N at the beginning of the experiment and t is the time (years).

Then, litter-derived N mean residence time (litter ^{15}N MRT) is calculated as the reverse of k_{litter} (years). Subsamples of litterfall and litter were milled before chemical analysis.

2.4. Wood biomass production.

The wood biomass production was calculated using the equations written in the *Fagacees* model (Dhôte, 1996) from the dominant height (h_0), the diameter at breast height (DBH) and the tree age at a given time. The dominant height at 100 years old, which is an indicator of the site fertility traditionally used by the forestry community (Assman, 1970; Seynave et al., 2008; Charru et al., 2010), was also estimated by the equations of the *Fagacees* model applied on the stand inventory.

2.5. Leaf sampling.

At all sites, leaf samples were collected over a period of 10 – 18 years once a year. In August or twice in both June and August, from each labelled tree in the ten sites leaves were collected from the upper crown from each direction of the wind rose. Collected leaves were placed in paper bags and transported to the laboratory where they were dried at 65 °C for 3 days and milled before chemical analysis.

2.6. Chemical analyses, data treatment and statistical analyses.

$\delta^{15}\text{N}$ values of unlabelled soil litter and tree leaves were measured before ^{15}N -labelled litter deposition. Nitrogen concentration of soil litter and tree leaves were compared and the mean annual reallocation rate was deduced (Tableau 1, Chapitre 2).

Concentrations of total N, C and ^{15}N were measured with an elemental analyzer (Carlo Erba NA 1500, CE Instruments Inc., Milan, Italy) coupled to a mass spectrometer (Delta S, Finnigan Corp., San Jose, CA). Values of ^{15}N excess ($^{15}\text{N}_{\text{exc}}$, mg.tree^{-1}) were calculated by subtracting ^{15}N values from that of a control (mean of five measurements) according to the N content in the compartment studied as follow:

$$^{15}\text{N}_{\text{exc},i} = N_i \times [\text{atom}\% ^{15}\text{N}_{i,t} - \text{atom}\% ^{15}\text{N}_{i,to}] \times m_i \quad (\text{Équation 11})$$

Where the index i is the interested compartment (litter or leaves), N is the N concentration, $\text{atom}\%^{15}\text{N}$ is the isotopic abundance, the indexes t and to are the time when the analysis was performed and the initial time of the experiment respectively, m is the amount of litter or leaves (in grams per tree). Then, $^{15}\text{N}_{\text{exc}}$ was converted as a percentage of ^{15}N applied in the initial labelled litter to represent the ^{15}N recovery in the leaves.

Data are presented as means of 3 replicates with their standard errors. Mean values and standard errors were calculated using Microsoft Excel (ver. 11.0; Microsoft, Redmond, WA,

USA). Further statistical analyses were carried out with the statistical software R (ver. 2.14.0). The level of significance of statistical tests was $P < 0.05$.

Eighteen characteristics about the stand, the soil, the litter and the leaves were compared through standardized principal component analysis (PCA). To perform the PCA, we combined the numerical variables from the Table 1 (Tableau 1, Chapitre 2) measured on all the sites. The principal components represent the derivation of a small number of linear combinations allowing a rapid assessment of the level of relationship between the parameters. Characteristics whose positions are close together in the PCA plane are correlated positively whereas characteristics whose positions are opposite are correlated negatively. The coefficients of correlation matrix of the ACP was also established.

3. Results.

At Aubure, Ebrach and Collelongo, the tree density is high and the diameters at breast height of the labelled trees are small (3 to 7 cm), the litterfall production is low as well, less than 1 kg.tree⁻¹ (Tableau 1, Chapitre 2). The dominant height at 100 years (ho) ranged between 40.0 m at Het 02, a lowland beech forest, and 14.1 m at Het 30, a high altitude forest (Tableau 1, Chapitre 2). The annual stand production was also maximum at Het 02 (60.9 kg.tree⁻¹.year⁻¹), and minimum at Het 26, Aubure, Ebrach and Collelongo (16.3, 1.2, 2.9 and 0.3 kg.tree⁻¹.year⁻¹ respectively) (Tableau 1, Chapitre 2). At the five other sites, the stand biomass production ranged between 19.5 and 47.5 kg.tree⁻¹.year⁻¹.

At all sites, the ¹⁵N was released from the decomposing litter since the very beginning of the experiment (Figure 13). After 7 months, about 90 % to 50 % of the applied ¹⁵N remained in the decomposing litter. The site specific variation was conserved over the whole 4 years period. Three sites (Het 02, Het 25 and Het 60) had ¹⁵N MRT lower than 2 years (Tableau 1, Chapitre 2) and two sites (Collelongo and Het 88) had a ¹⁵N MRT longer than 3.5 years. The four other sites (Aubure, Ebrach, Het 26 and Het 30) had an intermediate ¹⁵N MRT, around 2.4 years. A part of the observed variability at Aubure reflects the colonization of some litterbags by very efficient white rot fungi.

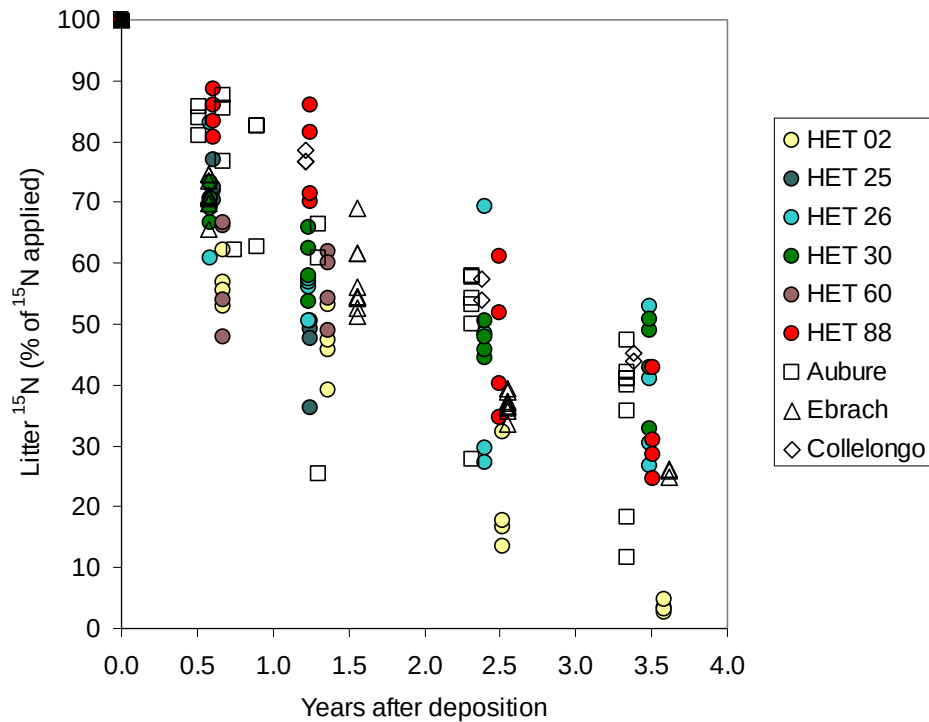


Figure 13 : ^{15}N loss measured using litterbags as a function of time at Aubure, Ebrach, Collelongo and the Renecofo sites, from the beginning of the experiment to 4 years after the deposition of the ^{15}N -labelled litter. Each point represents a labelled tree. The first black point at $t = 0$ (100 % of ^{15}N applied) is common to all the sites. Data are missing at Het 55.

The uptake of litter released ^{15}N by the beech trees showed similar pattern at all experimental sites roughly described by a 2 phase curve: an assimilation of litter ^{15}N into the leaves appeared rapidly, increased continuously during few years until it reached a maximum and then the leaf ^{15}N enrichment decreased continuously (Figure 14).

At Aubure, Ebrach and Collelongo, eighteen years after the deposition of the labelled litter, the uptake of litter ^{15}N was very low and close to zero. The leaf ^{15}N enrichment at Collelongo was particularly low and no peak was detected. At Aubure and Ebrach, the maximum of leaf ^{15}N enrichment was reached respectively 6 and 4.5 years after the labelled litter deposition. At Aubure and Collelongo the trees took up the less amount of litter ^{15}N all along the experiment period ($< 1\%$ of ^{15}N applied for both sites).

At the Renecofo sites, ten years after the start of the labelling experiment, at Het 25, Het 26 and Het 60, the uptake of litter ^{15}N was very low. At the other four sites Het 02, Het 30, Het 55 and Het 88, the leaves were still enriched in ^{15}N (1.0 – 1.5 % of applied ^{15}N). The

maximum of ^{15}N uptake by the trees was reached, for all the sites, between 4 and 8 years after the ^{15}N litter deposition. At Het 02, Het 55 and Het 60, leaf ^{15}N peaked before 6 years. Het 25, Het 26 and Het 30, reached the maximum 6 years after the labelling, and 1 site reached the maximum later (Het 88). The maximum of incorporation was measured at Het 02 (3.4 % of ^{15}N applied) and Het 30 (2.7 % of ^{15}N applied).

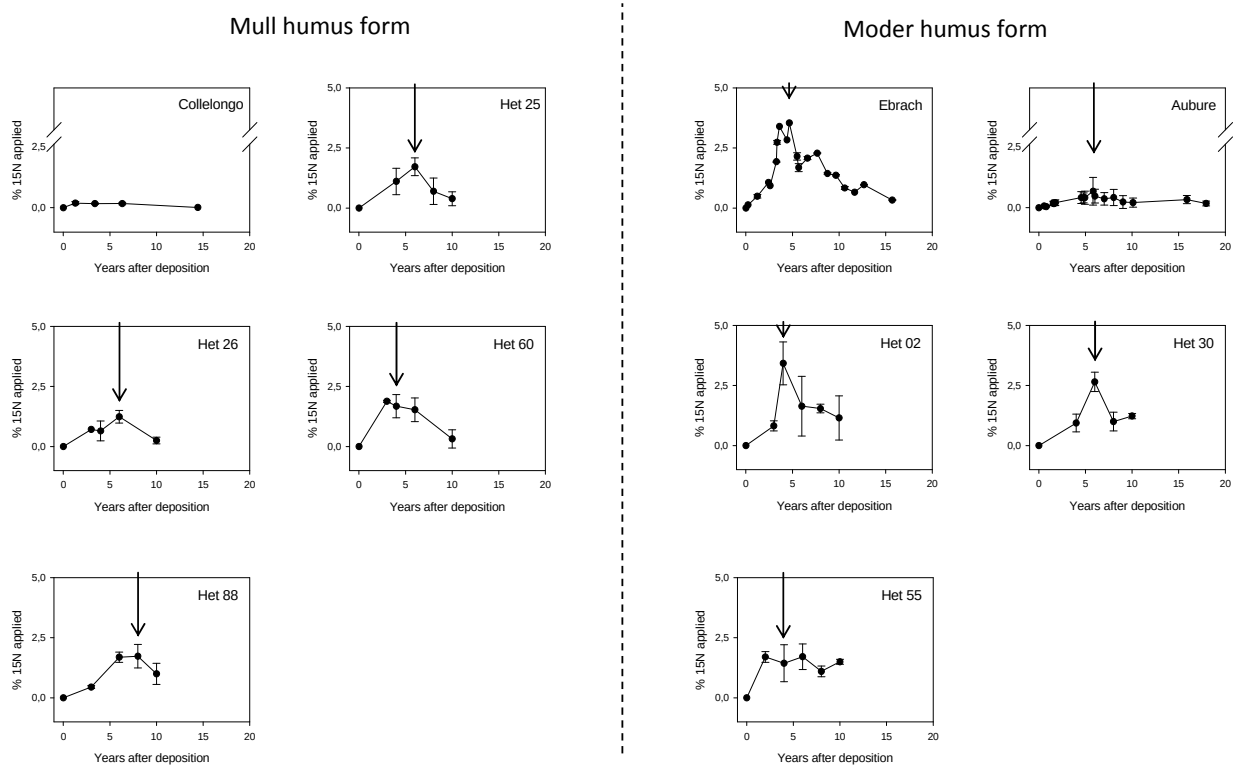
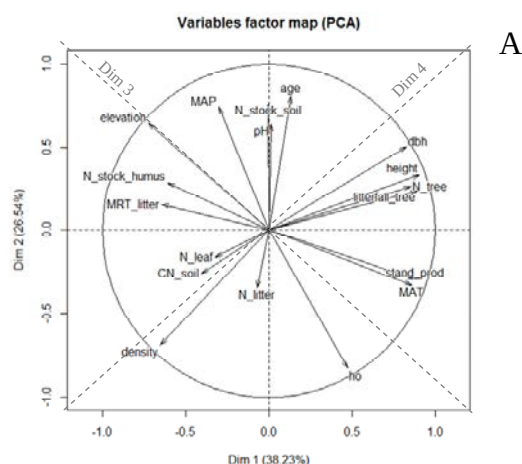


Figure 14 : Distribution of the ten sites according to the amount of litter ^{15}N recovered in the leaves and the humus form. Errors bars are based on three replicates. The arrows show the leaf ^{15}N peak. No peak is observed at Collelongo.

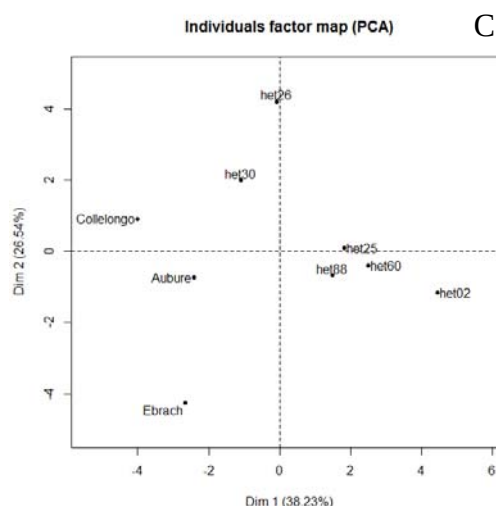
The first two axes of the PCA performed on the whole set of the experimental sites and on 18 parameters explained 65 % of the total variation (Figure 15.A). The first axis (Dim 1, horizontally) was partly characterized by an increasing tree height, amount of litterfall per tree, stand biomass production, mean annual temperature, amount of N in the canopy of the tree and DBH and decreasing altitude (Figure 15.B). The second axis (Dim 2, vertically) was characterized by an increasing tree age, soil N stock and mean annual precipitation and a decreasing tree density and site fertility (ho) (Figure 15.B). In the PCA factor map (Figure 15.C), sites are separated along the two PCA dimensions according to the stand biomass production and the stand age. Their geometric arrangement also depends on the environmental conditions (MAT and MAP). With respect to component loadings, two

gradients set at 45° from the PC1 and PC2 were identified (Figure 15.A). The first gradient (Dim 3) followed an increasing ho and a decreasing altitude, precipitations, and litter ¹⁵N MRT. It corresponded to the gradient of fertility of the soil. The second gradient (Dim 4) followed increasing DBH, tree height and amount of annual litterfall and corresponded to the characteristics of the trees in 1994.



B

	Dim 1	Dim 2
height	0.91	0.33
litterfall_tree	0.89	0.24
stand_prod	0.88	-0.29
MAT	0.86	-0.33
N_tree	0.85	0.26
dbh	0.83	0.51
elevation	-0.73	0.65
age	0.13	0.81
N_stock_soil	-0.00	0.76
MAP	-0.30	0.74
density	-0.65	-0.69
ho	0.47	-0.83



D

Abbreviations	Description	Units
MAP	Mean annual precipitation	mm.year ⁻¹
MAT	Mean annual temperature	°C
elevation	Elevation (m.a.s.l.)	m
litterfall_tree	Amount of litterfall per tree	kg.tree ⁻¹
N_litter	N concentration in the leaf litterfall	mg.g ⁻¹
MRT_litter	Litter ¹⁵ N MRT	years
N_stock_humus	Stock of N in the humus layer	t _N .ha ⁻¹
pH	pH of the soil (0 – 10 cm)	-
density	Stand density	tree.ha ⁻¹
CN_soil	C : N ratio in the soil (0 – 10 cm)	-
N_stock_soil	Stock of N in the soil	t _N .ha ⁻¹
N_leaf	N concentration in the leaves	mg.g ⁻¹
N_tree	Amount of N in the canopy	g.tree ⁻¹
age	Tree age in 1994	year
dbh	Diameter at Breast Height in 1994	Cm
height	Tree height in 1994	m
ho	Dominant height at 100 years	m
stand_prod	Wood biomass production of the stand	kg.tree ⁻¹ .year ⁻¹

Figure 15 : Correlation circle (variables factor map) of the principal component analysis (PCA) performed on 18 site characteristics on the ten studied sites (A) and distribution of the sites on individuals factor map (C). The percentage of explained variance for the parameter datasets are shown in Table (B). The table (D) explains the abbreviations used in the PCA.

	MAP	MAT	elevation	litterfall_tree	N_litter	MRT_litter	N_stock_humus	pH	density	CN_soil	N_stock_soil	N_leaf	N_tree	age	dbh	height	ho	stand_prod
MAP	1.00																	
MAT	-0.67	1.00																
elevation	0.74	-0.87	1.00															
litterfall_tree	-0.06	0.66	-0.44	1.00														
N_litter	0.04	0.03	-0.09	0.12	1.00													
MRT_litter	0.17	-0.43	0.58	-0.55	-0.01	1.00												
N_stock_humus	0.23	-0.48	0.66	-0.26	0.35	0.50	1.00											
pH	0.15	0.05	0.34	0.02	-0.45	0.30	0.27	1.00										
density	-0.27	-0.41	0.00	-0.80	0.16	0.14	0.04	-0.52	1.00									
CN_soil	0.15	-0.38	0.17	-0.15	0.75	-0.02	0.52	-0.62	0.42	1.00								
N_stock_soil	0.46	-0.21	0.43	0.00	-0.61	-0.09	0.05	0.77	-0.43	-0.53	1.00							
N_leaf	-0.13	-0.21	0.09	-0.13	0.44	0.13	0.49	-0.18	0.34	0.62	-0.35	1.00						
N_tree	-0.02	0.61	-0.39	1.00	0.15	-0.53	-0.20	0.00	-0.79	-0.08	-0.02	-0.07	1.00					
age	0.70	-0.26	0.41	0.42	-0.04	-0.10	0.20	0.21	-0.58	0.13	0.42	0.21	0.47	1.00				
dbh	0.16	0.51	-0.28	0.90	-0.14	-0.49	-0.32	0.24	-0.86	-0.33	0.30	-0.14	0.90	0.65	1.00			
height	0.01	0.64	-0.45	0.90	-0.19	-0.49	-0.48	0.10	-0.82	-0.37	0.14	-0.33	0.89	0.47	0.94	1.00		
ho	-0.82	0.72	-0.89	0.14	0.07	-0.45	-0.62	-0.36	0.28	-0.20	-0.46	-0.17	0.07	-0.74	-0.08	0.10	1.00	
stand_prod	-0.36	0.84	-0.79	0.77	0.32	-0.57	-0.56	-0.19	-0.41	-0.18	-0.31	-0.16	0.73	-0.08	0.60	0.66	0.63	1.00

Tableau 7 : Correlation matrix of the principal component analysis (PCA) performed on the ten studied sites showed in Figure 15. The abbreviations are explained in Figure 15.D. The coefficients correspond to the coefficients of correlation (r). The significant coefficients ($P < 0.05$) are in bold.

The correlation table (Tableau 7) showed that the climatic conditions, ruled by the altitude, determined the site fertility index (ho) and the stand production. In turn, the site fertility index decreased while the tree age increased and while the altitude was higher. The older stands (Het 26 and Het 30) are the more elevated sites. The stand production was positively correlated to the amount of leaf litterfall and to the quantity of N in the whole canopy, suggesting that litterfall provides a good estimation of biomass production and the tree N requirements. The stand density influenced the DBH, the height and the amount of litterfall on the tree. In the soil, the N concentration in the litter was positively correlated to the C : N ratio in the soil (0 – 10 cm) and the soil pH was positively correlated to the N stock in the soil due to the organic matter stabilization by carbonates (Clough and Skjemstad, 2000).

4. Discussion.

A remarkable result of this study is that we observed, at all sites, (i) first, an increase in leaf ^{15}N during the first 3-6 years after litter return, (ii) then a phase with a more or less steep decrease in leaf ^{15}N (Figure 14). This demonstrates that in Western European beech forests, one cohort of litter N sustains plant N uptake during roughly one decade, whatever the characteristics of the site. The raise in leaf ^{15}N observed during the first 3 to 6 years after litterfall illustrates increasing ^{15}N availability due to the mineralization of litter N in the

humus and/or the upper mineral soil. This is consistent with the observations made by (Zeller and Dambrine, 2011) that the particulate organic matter, resulting from the fragmentation of leaf litter occurring during the first years after litterfall, is the primary source of mineral N in beech forests. Beech trees take up organic and inorganic forms of soil N (Schimel and Bennett, 2004; Manzoni and Porporato, 2009; Rennenberg et al., 2009) but the high mineralization and nitrification rate measured at the studied sites (Nicolas et al., 2006; Zeller and Dambrine, 2011) support the hypothesis that inorganic N uptake is predominant. The second phase is characterized by a decrease in leaf ^{15}N values. It started at almost all sites after about 6 – 8 years. Lower uptake of litter N indicates that the preferential mineralization of litter N over bulk soil N fades away. The observed decrease in litter N uptake by the trees over time reflected the stabilisation and the distribution of litter N into the soil profile. The stabilisation could be due to the litter N incorporation into aggregates and/or litter N sorption on mineral surfaces (Compton and Boone, 2002; Hatton et al., 2012; Bimuller et al., 2013). The movement of litter N towards deep horizon is also known for decreasing N mineralization rate (Nicolas et al., 2006; Eickenscheidt and Brumme, 2013), likely due to lower enzyme and microbe abundance and lower oxygenation (Fontaine et al., 2007). The litter N moves downward in the soil profile either by passive transport with the water flux as DON or as fine POM and by active transport through the soil fauna (Caner et al., 2004; Eickenscheidt and Brumme, 2013).

The similitude in the patterns of ^{15}N uptake across a wide gradient of pedologic and climatic conditions highlights the genericity of the mineralization/stabilisation processes controlling N biogeochemical recycling. Site-specific differences modulate the amplitude of the curve and the time of the appearance of the maximum leaf ^{15}N enrichment.

The amplitude of the leaf ^{15}N peak varied among sites (Figure 14). This illustrates (i) a dilution of the available ^{15}N derived from the labelled litter into another pool of available N or (ii) a loss of the ^{15}N for the ecosystem due to leaching or denitrification. We do not believe that the dilution of the ^{15}N signal in tree leaves could be due to root extension outside of the labelled area as trenches were dug around the labelled surface.

The ^{15}N content of leaves was highest at Het 02 and Het 30 revealing a low dilution of the litter derived nitrogen into another pool of available N. The total stock of soil N at these two sites is indeed rather low compared to the range of values of the studied sites. Moreover, Nicolas et al. (2006) demonstrated that there is less mineralizable soil N than fresh litter at

this site. They carried out N potential mineralization experiments and observed a higher rate of N release from the fresh litter pool than from the bulk soil pool.

In contrast, the ^{15}N content of leaves was very low at Collelongo and at Aubure, in spite of the high ^{15}N abundance of the initial labelled litter. Collelongo and Aubure are located in mountainous regions. The unfavourable climatic conditions slow down the turnover of soil organic matter what leads to large stocks of organic matter and organic N. The high calcium content of the rendzina soil type at Collelongo also certainly favours the built-up of a large reservoir of N in soil through the facilitation of bonding between organic matter and minerals. Moreover, at Collelongo and Aubure, Zeller and Dambrine (2011) showed that the ^{15}N released from the labelled litter is largely diluted in the pool of available N release from bulk soil N. They indeed observed that bulk soil N is mineralized at a rate similar to fresh litter N.

The time of the appearance of the maximum leaf ^{15}N enrichment varied among sites (Figure 14). A first potential explanation lies in the kinetics of litter decomposition, as the time required for litter degradation, necessarily induces a delay before ^{15}N derived from the labelled litter becomes available for tree. In our experiment, the quality of the applied labelled litter was strictly the same everywhere as it was produced at one dedicated site, in the forest of Puvenelle, France. This was a key point for our study. The chemical and biochemical composition of the litter is indeed an important factor controlling the decomposer communities and the decomposition rate of litter (Berg, 2000; Agren et al., 2001) that can potentially override the soil and climate effects that we wanted to investigate (Leitner et al., 2012). Our data support the conclusions drawn from many studies that climate conditions impact the MRT of N in litter (Berg, 2000). MRT was better correlated with elevation than with mean annual temperature and mean annual precipitations (Tableau 7). The correlation between MRT and climate would certainly have been better with monthly data. In general, the ^{15}N MRT in the litter (OL horizon, and OF horizon when it was present) was lowest in the mull and hemimoder forms compared to moder and dysmoder forms. The theory of humus indeed predicts that the litter degradation is faster in mull forms compared to moder. Within moder forms, the variation in the thickness of organic horizons reflects changes in the rate of organic matter decomposition. Thickness, and thus MRT, increase from hemimoder, characterized by the absence of OH horizon, to eumoder characterized by a thin OH horizon, and dysmoder characterized by a thick OH horizon. Two notable exceptions were observed at Collelongo and somewhat less at Het 88. The occurrence of organo-mineral associations classifies them as mull forms, but the local climate with long and cold winters and dry

summers slows down decomposition processes what explains longer MRTs and the formation of a OF horizon at Collenlongo, typical of dysmoder forms.

A second explanation for the different times of maximum of ^{15}N incorporation in trees is related to the fate of the available N released from the litter. The shape of the curve showing the ^{15}N recovered in the leaves differs between moder and mull humus forms (Figure 14): litter-derived N is incorporated more quickly and intensively in moder than in mull forms. The curve sharply peaks in moder, while it exhibits a smoother shape in mull. This is indicative of a direct use of the N from the organic horizon in moder, likely through the colonization of the OF horizon by roots and by the development of ectomycorrhizal associations, efficient in N uptake (Ponge, 2003, Pena et al., 2013). In mull forms, the shape of the curve indicates that ^{15}N is taken up over a longer period of time than in moder. A possible reason is that N released from litter horizon is sequestered for short period of times in the organo-mineral soil before it becomes available for tree. It could be due to the activity of abundant macrofauna and of the anecic earthworms that mix litter residues into deep soil horizons (Caner et al., 2004; Prescott, 2010), incorporate them within macro-aggregates, possibly glued in earthworm mucus (Ponge, 2003; Prescott, 2005; Chamberlain et al., 2006; Prescott, 2010). The bacteria, that abound, may also contribute to transient sequestration of ^{15}N within bacterial metabolites.

Our results could also suggest that the site fertility influences litter N recycling patterns. The site fertility and the stand biomass production were low at Aubure, Collelongo, Het 26 and Het 30. This was first due to the climate: the correlation analysis showed a strong influence of low temperature reducing the period for tree growth at sites located at high elevation (Aubure, Collelongo, Het 26 and Het 30). It is possible then that only a small amount of ^{15}N released from the labelled litter was taken up by trees, the rest was either lost by leaching or benefit to the microbe competitors. If so, this could partly explain the low ^{15}N enrichment observed in the leaves at Aubure and Collelongo.

5. Conclusion.

The long-term ^{15}N labelling experiment performed in our study demonstrates the genericity of litter N recycling pattern over a broad gradient of pedoclimatic conditions in Western Europe. It has been posited in the humus theory that mull is associated to fertile site because of their rapid recycling of nutrient released by litter; while moder sequesters the nutrient in thick

organic horizons. Our results confirmed that mean residence time of N in the litter layer is longer in moder than in mull, but the difference is rather small: 1 to 2 years. However, thanks to the use of the isotope tracing, we gained new information on kinetics than contradicts the kinetics of litter N uptake postulated in the humus theory (Figure 16). In moder, N recycling by the tree is quite rapid once it is available in organic horizons, likely because the circulation of N is restricted to the top horizons. It is likely that the establishment of symbioses between trees and ectomycorrhizal fungi confers an advantage to the association, that better competes for N than the other microbes. In mull, the N released from the litter layer circulates in the soil for a longer period of time. It is incorporated in the subsoil and in microbe biomass before tree can benefit from it.

We also speculate that the tree requirements for N may impact the pattern of N tree uptake. Further studies incubating ^{15}N litter in forest with stands from different ages, and so different needs in N, would be required to test this hypothesis.

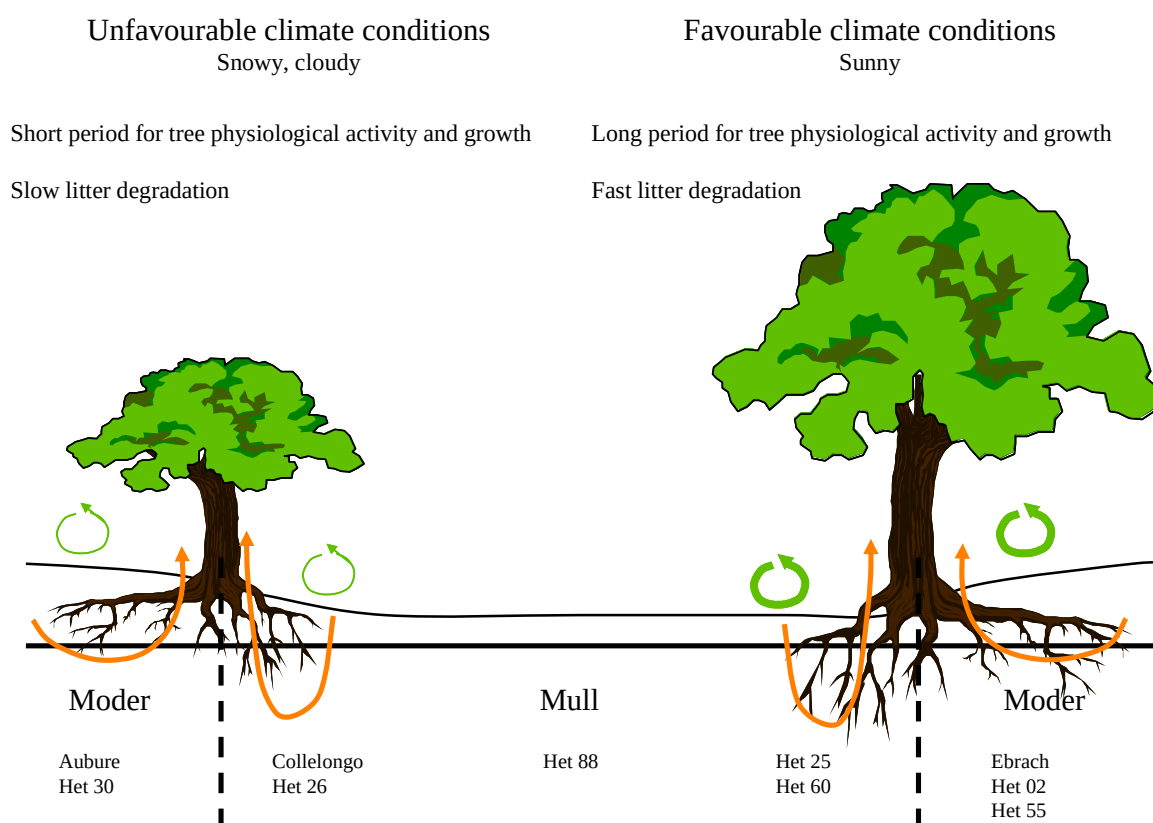


Figure 16 : Highlights of the bio-geo-chemical litter N cycle in forest ecosystems. The thickness of the green arrows represents the litter degradation rates (fast or slow). The orange arrows represent the litter derived N uptake by the tree.

Chapitre 5 Modèle Sol-Plante.

Table des matières

1.

Description générale du modèle.

2. Fonctionnement des différents compartiments et hypothèses associées.

2.1 Module Sol.

2.2 Module Arbre.

3. Données issues des réseaux européens utilisées pour valider le modèle.

4. Ajustement du modèle Sol-Plante.

4.1 Étapes de modélisation.

4.2 Critères statistiques.

4.3 Analyse de sensibilité.

5. Résultats.

5.1 Décomposition des litières.

5.2 Fonctionnement de l'arbre.

5.3 Fonctionnement du sol.

5.4 Bilan ¹⁵N.

6. Discussion.

6.1 Adéquation des compartiments du module Sol avec la biologie des sols.

6.2 Stabilisation de l'azote dans le sol et disponibilité pour les arbres.

6.3 Le taux de prélèvement du N du sol par l'arbre au cours du temps est fonction de la croissance racinaire.

6.4 Effet de la fertilité du site sur les coefficients d'allocation internes du N et sur le fonctionnement de l'arbre.

6.5 Stabilisation de l'azote dans le sol et disponibilité pour les arbres.

6.6 Le taux de prélèvement du N du sol par l'arbre au cours du temps est fonction de la croissance racinaire.

6.7 Effet de la fertilité du site sur les coefficients d'allocation internes du N et sur le fonctionnement de l'arbre.

6.8

Bilan ^{15}N .

7. Conclusion.

1. Description générale du modèle.

Le modèle Sol-Plante est un modèle basé sur les processus de transfert du N dans le sol et dans la végétation fonctionnant à l'échelle de l'**arbre individuel**. Le modèle est contrôlé par le **N disponible du sol** et par les **besoins en N de l'arbre** et simule le flux de N issu d'une cohorte de litière, correspondant à la litière de l'année. Plus précisément, le modèle a pour objectif de simuler le devenir du N apporté par les litières aériennes de l'année **sur une décennie**, après application de litières marquées au sol. Le modèle s'appuie d'une part sur le modèle *Fagacées* pour simuler la croissance des arbres, et déterminer leur besoin en N et d'autre part sur un module Sol, spécifiquement construit pour cet objectif.

Les deux modules – Sol et Arbre – fonctionnent de manière couplée au **pas de temps** annuel. La saisonnalité de la croissance et du besoin en N de l'arbre n'est pas prise en compte dans le module Arbre, de même que l'effet des saisons sur les processus du sol dans le module Sol. Les points de contrôle ou d'ajustement sont des données annuelles. On considère que les besoins des arbres et l'activité microbienne sont répartis sur les douze mois de l'année et l'on travaille sur une moyenne annuelle.

Le **module Sol** comporte quatre **compartiments** : la litière en décomposition (*N Litière*), les débris fragmentés (*N Débris*), le sol minéral à turnover de N rapide (*Sol 1*) et un réservoir de sol minéral au turnover de N plus lent (*Sol 2*). Le **module Arbre** comprend également quatre compartiments : les feuilles, le bois, les grosses racines et les racines fines (Figure 17, Tableau 8). Les **flux** décrits dans ce modèle sont la minéralisation du N des litières, la minéralisation du N dans les compartiments du sol (*Débris*, *Sol 1* et *Sol 2*), les transferts de N entre la litière, les *Débris* et le sol minéral (*Sol 1* et *Sol 2*), et le prélèvement par l'arbre. Le modèle tient également compte du recyclage interne du N par l'arbre (translocation). Dans le sol, on fait l'hypothèse que le système est à l'état stationnaire, les stocks de N sont à l'équilibre entre les flux d'entrée et les flux de sortie. La quantité de N prélevée par l'arbre est contrôlée par les besoins en N de l'arbre pour sa croissance. Le N disponible pour l'arbre provient du N des litières minéralisé dans les compartiments *Débris*, *Sol 1* et *Sol 2*. Le modèle Sol-Plante ne prend pas en compte les entrées de N via les dépôts atmosphériques.

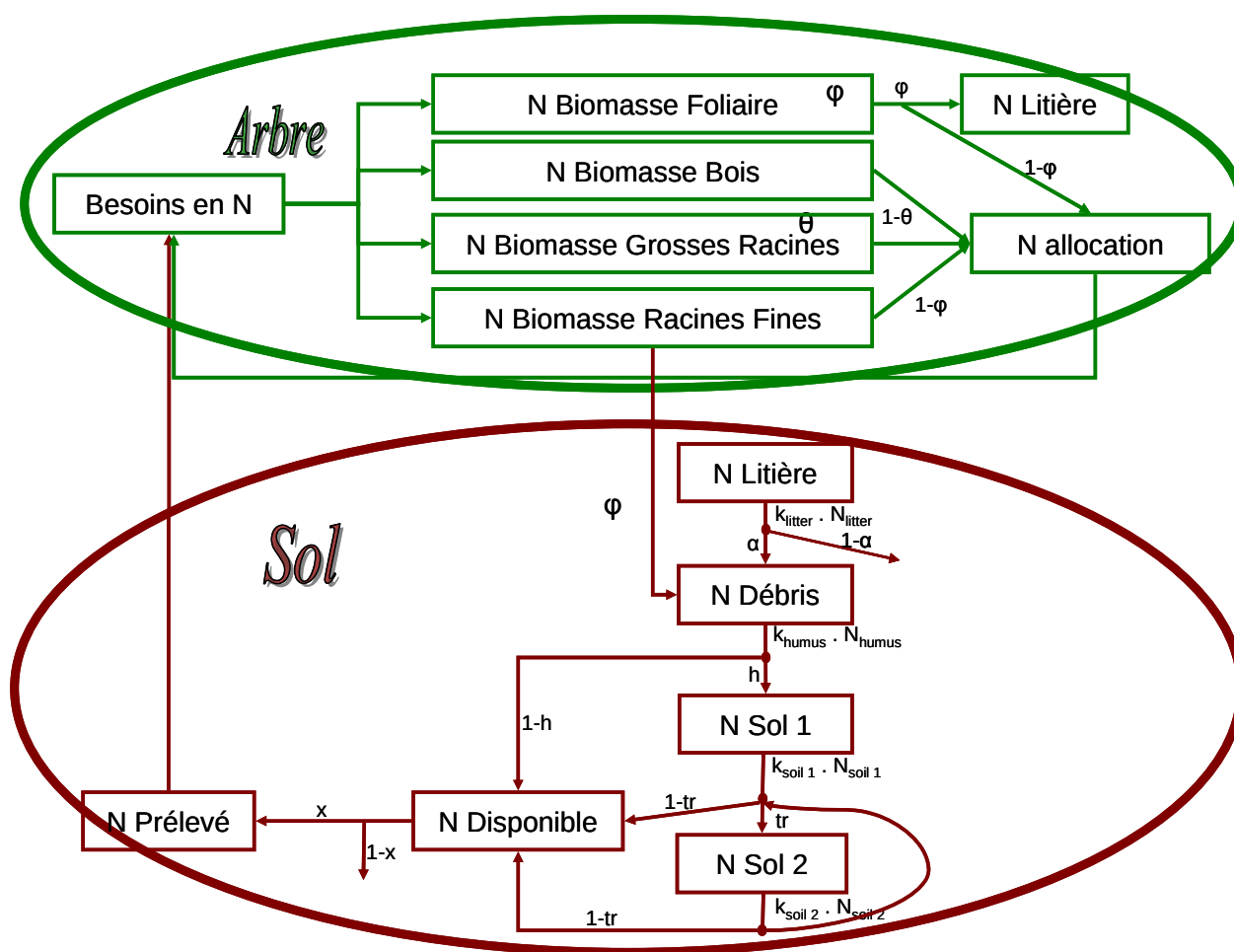


Figure 17 : Schéma global du modèle Sol-Plante. Les différents symboles utilisés sont détaillés dans le Tableau 8.

Symbole	Unité	Définition	Valeur
k	ans ⁻¹	Constante de décomposition du compartiment considéré	-
α	%	Taux de transfert du N des litières vers les <i>Débris</i>	-
h	%	Taux de transfert du N des <i>Débris</i> vers <i>Sol 1</i>	-
1 - tr	%	Taux de transfert du N du <i>Sol 1</i> et <i>Sol 2</i> vers <i>N dispo</i>	-
x	%	Taux de prélèvement de N depuis <i>N dispo</i> vers l'arbre	-
1 - φ	%	Taux d'allocation interne depuis les feuilles	-
1 - θ	%	Taux d'allocation interne depuis le bois	18 %

Tableau 8 : Définition des paramètres du modèle Sol-Plante.

Dans le sol, seul l'horizon 0 – 10 cm est considéré. Il s'agit d'une hypothèse forte qui se justifie dans le cas du cycle de l'azote (contrairement au cycle de l'eau par exemple). En effet, l'étude du devenir du N des litières dans le profil de sol des dix sites étudiés par expérience de marquage de litière décrite précédemment montre que le N dérivé des litières est principalement transféré dans les premiers centimètres du sol minéral (Chapitre 3). De plus,

Hatton et al. (2012) ont montré que seul 5 % du N issu d'une cohorte de litière en décomposition se retrouvait dans l'horizon 10 – 30 cm après huit ans. A cela s'ajoute le caractère traçant du système racinaire du hêtre accentué en cas de contraintes édaphiques avérées telles qu'une dalle de calcaire ou une mauvaise structuration des horizons (Lebourgeois and Jabiou, 2002).

Le module Arbre utilise les équations du modèle à base dendrométrique *Fagacées* (Dhôte, 1990, , 1994, , 1999; Le Moguedec and Dhôte, 2012) afin de simuler la croissance en biomasse des arbres ainsi que la minéralomasse dans le bois et les branches au cours du temps.

Les données d'entrées du modèle Sol-Plante sont peu nombreuses et facilement accessibles :

- Concentration en N des feuilles vertes (mg.g^{-1})
- Concentration en N des feuilles de litière (mg.g^{-1})
- Chute des feuilles annuelle ($\text{g.arbre}^{-1}.\text{an}^{-1}$)
- Quantité de litière (g.m^{-2})
- Densité du sol sur 0 – 10 cm (g.cm^{-3})
- Concentration en N dans le sol sur 0 – 10 cm (mg.g^{-1})
- Nombre d'arbres sur la placette (arbres.ha^{-1}) et surface de la placette (m^2)
- Caractéristiques des arbres : âge (années), diamètre à 1.30 m *DBH* (m), indice de fertilité *IF*: hauteur dominante à un âge donné *ho* (m)

Par les propriétés décrites ci-après, le modèle donne par ailleurs accès à des variables non mesurables sur le terrain (quantité de N issu de la décomposition des litières disponible pour l'arbre, surface de prélèvement, quantité de N prélevée par l'arbre, allocation du N dans l'arbre) mais qui renseignent sur le fonctionnement des écosystèmes et permettent donc d'aller plus loin dans la compréhension des processus régissant le cycle du N en forêt.

2. Fonctionnement des différents compartiments et hypothèses associées.

2.1. Module Sol.

Le module Sol comprend les horizons organiques (litière de l'année et litière fragmentée) et minéraux (0 – 10 cm). Les flux de N sortants de ces réservoirs sont contrôlés par des cinétiques d'ordre 1 :

$$N_i = N_{i,0} . \exp(-k_i . t) \quad (\text{Équation 12})$$

L'indice i correspond au réservoir étudié (*Litière*, *Débris*, *Sol 1* ou *Sol 2*), $N_{i,0}$ est la concentration initiale de N dans le réservoir i (mg.m^{-2}), k_i est la constante de décomposition du réservoir i (an^{-1}) et t le temps écoulé depuis le dépôt de la cohorte de litière (années). La constante de décomposition est l'inverse du **temps moyen de résidence** (MRT, ans) qui correspond au temps moyen de présence du N dans un réservoir avant son élimination ou sa transformation. On a donc :

$$MRT_i = \frac{1}{k_i} \quad (\text{Équation 13})$$

Avec i le compartiment *Litière*, *Débris*, *Sol 1* ou *Sol 2*.

Les flux représentés par le modèle et quantifiés par les équations de décroissance exponentielle intègrent à la fois les processus de minéralisation, d'advection, de diffusion, de lessivage et de recyclage sans faire de distinction entre les formes de N organique ou inorganique.

Une étude de marquage des litières ^{15}N *in situ* sur des jeunes plants de hêtres montre que la litière souterraine est rapidement utilisée par l'arbre, parfois même plus efficacement que la litière aérienne (Guo et al., 2013). Nous avons fait l'hypothèse que le N perdu à la mort des racines fines est alloué directement au compartiment *Débris* qui alimente à son tour le compartiment *Sol 1*. Le compartiment *Débris* correspond aux litières fragmentées des années précédant le dépôt de la cohorte de litière fraîche (que l'on peut rapprocher des horizons OF et OH quant ils sont présents) ou des fragments grossiers issu de la décomposition de la litière souterraine. Dans le modèle Sol-Plante nous faisons également l'hypothèse que le **turnover du N des racines** suit le turnover de la biomasse racinaire. Une étude plus approfondie sur la redistribution des nutriments à la mort des racines permettrait d'être plus précis sur le fonctionnement du compartiment souterrain.

Le réservoir de sol minéral est divisé en deux réservoirs : un **réservoir de N labile** (*Sol 1*) et un réservoir de N considéré **récalcitrant** (*Sol 2*) au MRT plus long. Cette distinction permet de représenter l'hétérogénéité du sol et les différents taux de décomposition entre la MO fraîche et la MO plus ancienne. Par comparaison de huit modèles (quatre modèles discrets avec un ou plusieurs réservoirs, deux modèles avec une constante de décomposition linéaire dans le temps et deux modèles basés sur une distribution continue des taux de décomposition) Manzoni et al. (2012) ont en effet souligné l'efficacité des modèles de décomposition de la

MO du sol à plusieurs compartiments par opposition aux modèles à compartiment unique qui supposent une répartition homogène des particules du sol qui seraient dégradées en même temps. Le modèle Sol-Plante est ajusté sous contraintes en gardant un MRT dans le *Sol 1* inférieur au MRT du *Sol 2*. À partir de ces deux temps moyen de résidence il est possible de calculer un temps moyen de résidence équivalent correspondant au temps moyen de résidence du ^{15}N dans le sol total tel que :

$$MRT_{\text{eq}} = MRT_1 + \frac{tr}{1-tr} \cdot MRT_2 \quad (\text{Équation 14})$$

Avec le paramètre *tr* contrôlant la quantité de N du *Sol 1* qui transite vers le *Sol 2*. Se reporter en annexe pour le détail du calcul du MRT_{eq} (Annexe 2). Nous faisons l'hypothèse que la quantité de N recyclée dans le *Sol 2* est du même ordre de grandeur que celle qui transite du *Sol 1* vers le *Sol 2* et prend le même paramètre *tr*. Le paramètre $1 - tr$ contrôle la quantité de N disponible pour la plante et celle provenant des deux réservoirs de sol.

Le paramètre α représente le flux de N de la *Litière* vers les *Débris* et *h* correspond au flux de N des *Débris* vers le *Sol 1*. Dans les hêtraies européennes, le cycle du N est reconnu comme quasi fermé, avec très peu de pertes par lessivage et d'entrées de N externes (Rennenberg et al., 2009). Le flux de N de la litière est donc entièrement transféré aux *Débris* ($\alpha = 100 \%$). Les fractions de N des *Débris* et du sol (*Sol 1* et *Sol 2*) qui sont libérées par l'action des micro-organismes transitent dans un réservoir nommé **N disponible**. Il s'agit d'un réservoir de travail dont une partie du N est prélevée par l'arbre (*x*) tandis que la part de N restante est perdue. Cette perte correspond au lessivage dans les horizons plus profonds (> 10 cm), à des mouvements horizontaux par la faune ou encore à la dénitrification possible du N sous forme gazeuse vers l'atmosphère.

Le modèle Sol-plante repose sur l'hypothèse que les quantités de N dans les réservoirs ne varient pas dans le temps, l'**état stationnaire** étant réaliste sur la période de temps considérée (une décennie). Les paramètres régulant les flux sont considérés constants dans le temps et ne varient pas avec les saisons.

2.2. Module Arbre.

Les **besoins** en N de l'arbre sont dans un premier temps approvisionnés par la **réallocation** du N interne. La part des besoins qui ne peut être satisfaite par la réallocation est **prélevée** par

l'arbre depuis le réservoir de N disponible. Ce sont les besoins en N de l'arbre qui régissent la contribution des réservoirs de N du sol à la nutrition des arbres.

✧ Besoins en N.

Le modèle Sol-Hêtre fonctionne à l'**échelle de l'arbre individuel**. Les besoins en N de l'arbre sont calculés à partir des stocks de N dans l'arbre dans les **parties aériennes et souterraines**. Les besoins en N de l'arbre résultent de l'incrément de la minéralomasse entre deux années successives dans le bois et dans les grosses racines ainsi qu'au renouvellement annuel des feuilles et des racines fines.

- (i) Le stock de N dans la **canopée** est le produit de la concentration en N dans les feuilles vertes par la quantité de feuilles par arbre (Équation 15). Dans les feuilles, la concentration en N est moyenne et constante à l'échelle de l'année. La teneur en N de la canopée varie donc en fonction de la quantité de feuilles mesurée sur l'arbre qui est elle-même fonction des conditions climatiques.

$$N_{\text{arbre}}(t) = [N]_{\text{feuilles}} \times Q(t) \quad (\text{Équation 15})$$

Avec $[N]$ la concentration en N des feuilles vertes et Q la quantité de feuilles sur l'arbre à l'année t .

- (ii) La minéralomasse dans le **bois** correspond à la minéralomasse du tronc et des branches (Equation 16). La minéralomasse est calculée par le modèle *Fagacées* à partir des modèles de biomasse (Genet et al., 2011) et de concentrations en éléments minéraux développés pour le hêtre (Wernsdörfer et al. 2013 in prep). A partir des données de DBH d'un inventaire de la placette, à un âge donné, le modèle *Fagacées* quantifie l'évolution des diamètres, de la biomasse (tronc et branches) et de la minéralomasse (teneur en N dans le tronc et dans les branches) au cours du temps en fonction de la fertilité des sols (IF).

$$N_{\text{bois}}(t) = N_{\text{tronc}} + N_{\text{branches}} \quad (\text{Équation 16})$$

- (iii) Dans la partie souterraine, la **croissance racinaire** repose sur les équations développées pour le hêtre dans les travaux de Le Goff et Ottorini (2001) :

$$\text{Biomasse Grosses Racines}(t) = \exp(-4.1302 + [2.6099 \cdot \ln(DBH(t))]) \quad (\text{Équation 17})$$

$$\text{Biomasse Racines Fines}(t) = \exp(-5.7948 + [2.1609 \cdot \ln(DBH(t))]) \quad (\text{Équation 18})$$

La concentration en N des racines est considérée constante dans le temps à hauteur de 6.5 mg.g⁻¹ dans les grosses racines et 11.1 mg.g⁻¹ dans les racines fines d'après l'étude de Gordon et Jackson (2000) sur des forêts de conifères et de feuillus.

✧ Réallocation interne.

Une partie de la minéralomasse de l'arbre est recyclée par l'arbre lui-même qui réalloue le N lors de la reprise de croissance (Millard and Proe, 1993; Dyckmans et al., 2000). Le coefficient qui régit les transferts de N entre les organes est appelé **coefficient de translocation**. Dans les **feuilles** le coefficient de translocation, noté $(1 - \phi)$, est calculé à partir des concentrations en N des feuilles vertes et des feuilles de litière qui tombent au sol. Il est de l'ordre de 38 à 59 % sur les neuf sites étudiés. Le plus petit taux de translocation est mesuré à Het 30 où seulement 38 % du N des litières est réallouée à l'arbre tandis qu'à Het 26, 59 % du N des feuilles est redistribué à l'arbre avant la chute des feuilles.

Dans le **bois**, le coefficient de translocation du bois est noté $(1 - \theta)$. La revue de Millard et Grelet (2010) recense les études sur la quantification de la contribution du N remobilisé pour la croissance des arbres. Dans le cas du hêtre, 18% du N des réserves du bois et des grosses racines est réalloué pour la croissance aérienne (Dyckmans and Flessa, 2001). Il faut toutefois prendre en compte qu'il s'agit d'une étude menée sur des jeunes plants en microcosmes. Ce paramètre peut se révéler inapproprié pour les sites Het 26 et Het 30 dont les arbres ont plus de 130 ans.

Dans les **racines**, n'ayant pas de mesures directes de la teneur en N, nous faisons l'hypothèse que le coefficient de translocation des **racines fines** est identique à celui des feuilles $(1 - \phi)$ et le coefficient de translocation des **grosses racines** est le même que pour le bois $(1 - \theta)$.

Dans le cas d'arbres jeunes, on peut faire l'hypothèse que tous les cernes de l'arbre participent à la réallocation du N d'une année sur l'autre. Au fur et à mesure que l'arbre vieillit une partie du bois meurt et se transforme en **bois de cœur**, par opposition au **bois d'aubier** qui est la partie vivante du bois qui participe aux transferts d'eau et de nutriments. La part de N réallouée depuis le bois est donc soumise à un coefficient modérateur supplémentaire estimé à 98 % d'après des études sur des hêtres de 45 – 50 ans dans le nord est de la France (Gérant D., communication personnelle, données non publiées). Dans le cas d'arbres plus âgés, on peut s'attendre à une part active moins importante du bois d'aubier au profit du bois de cœur.

Le N issu des allocations depuis le bois, les branches, les feuilles et les racines est mélangé dans un compartiment noté $N_{allocation}$:

$$N_{allocation} = (N_{bois}(t) - N_{bois}(t-1)) + N_{feuilles}(t) + (N_{grosses\ racines}(t) - N_{grosses\ racines}(t-1)) + N_{racines\ fines}(t) \quad (\text{Équation 19})$$

Ce N est ensuite redistribué vers les mêmes compartiments i selon des coefficients calculés à partir des teneurs en N à chaque pas de temps :

$$\% \text{ vers } N_i = \frac{N_i}{N_{allocation}} \quad (\text{Équation 20})$$

✧ Prélèvement dans les Débris et dans le sol.

L'action de prélèvement du N du sol est rendue possible grâce aux racines en association avec les mycorhizes. Le paramètre x correspond à la proportion de N disponible issu des *Débris* et du sol prélevée par l'arbre pour satisfaire ses besoins en N (Équation 21).

$$x(\%) = \frac{(N_{besoins} - N_{allocation})}{N_{disponible}} \quad (\text{Équation 21})$$

Avec $N_{disponible}$ la quantité de N disponible dans les *Débris* et dans le sol.

Le paramètre x est encadré par une valeur maximale (100 %). Dans les cas où la quantité de N dans le sol serait insuffisante pour couvrir les besoins de l'arbre, l'arbre ne pourrait toutefois pas prélever plus de N que le sol peut en pourvoir.

3. Données issues des réseaux européens utilisées pour valider le modèle.

La banque de données est décrite dans les chapitres précédents. En bref, de la litière enrichie en ^{15}N (atom% ^{15}N compris entre 0.5739 et 3.24 %) a été déposée au sol sur dix sites européens en 1994, 1996, 2001 ou 2003. L'excès ^{15}N est mesuré tous les ans dans la litière, dans le sol (0 – 30 cm) et dans les feuilles des arbres ayant reçu le marquage, par spectrométrie de masse à rapport isotopique.

Les litières marquées sont déposées au sol autour des arbres sélectionnés sur une surface correspondant à l'inverse de la densité d'arbres de la placette. Cette surface est appelée **surface marquée** et correspond à la surface théorique de prélèvement racinaire de l'arbre. Dans le modèle Sol-Plante cette surface marquée est comparée à la surface réelle de prélèvement appelée **surface de prospection racinaire** correspondant à la surface maximale

que l'arbre doit prospector pour prélever la quantité de N du sol nécessaire. Cette surface de prospection est obtenue par ajustement du modèle.

Le modèle tient compte de la **dilution** du signal du N issu des litières marquées dans le volume de prélèvement de l'arbre par le stock de N total présent dans le sol. Le modèle repose sur l'hypothèse qu'il n'y a pas de retour du ^{15}N au sol sous le houppier lors de la chute des nouvelles litières les années suivant le marquage. Sur le réseau NIPHYS/CANIF, l'hypothèse est vérifiée car les feuilles sont récoltées dans des filets fixés autour de la partie aérienne des arbres tous les ans pour estimer la chute annuelle de litière de ces sites. Sur le réseau Renecofor, il s'agit d'une hypothèse raisonnable si l'on considère l'action du vent qui déplace les litières au-delà de la surface établie pour un arbre en relation avec la densité d'arbres sur la placette. Les litières issues des arbres alentours diluent néanmoins le signal ^{15}N de la litière dès la seconde année après le marquage en augmentant la quantité de N exogène non enrichi.

4. Ajustement du modèle Sol-Plante.

4.1. Étapes de modélisation.

L'approche de modélisation s'est faite en trois étapes. Dans un premier temps, le modèle a été **paramétré** sur les données du site d'Ebrach en Allemagne, du fait de la régularité des mesures, du fort marquage initial et de l'existence d'études déjà menées sur ce site suite à cette expérience novatrice de marquage de la litière. Dans un second temps, l'**analyse de sensibilité** a permis de déterminer les paramètres à ajuster et de connaître leur influence sur le modèle pour comprendre les verrous du modèle et ajuster au mieux les paramètres d'entrées. Dans un troisième temps le modèle a été **appliqué** sur huit autres sites de l'étude afin d'en valider la structure.

L'ajustement du modèle Sol-Plante se fait sur les mesures d'excès de ^{15}N de la litière, du sol (compilation des horizons de 0 à 10 cm) et des feuilles vertes sur les arbres au pied desquels la litière enrichie a été déposée. Les mesures couvrent une période de 18 ans dans le cas des sites NIPHYS/CANIF et 10 ans dans le cas des sites du réseau Renecofor. Parmi les dix sites étudiés dans les chapitres précédents, le modèle est appliqué à Aubure, Ebrach et les sept sites du réseau Renecofor.

Pour les neuf sites sélectionnés, l'étape d'**ajustement** des paramètres du modèle a débuté par l'ajustement de la constante de décomposition de la litière. La paramétrisation des modules

Sol et Arbre se fait simultanément en s'appuyant sur plusieurs points de vérification (quantité de N disponible, surface de prospection racinaire, date du pic ^{15}N dans les feuilles, pertes en N du système, proportion de N du sol prélevée par l'arbre, coefficients de réallocation interne, accroissement en biomasse des arbres, ratio des biomasse aérienne et souterraine, ratio des minéralomasses).

4.2. Critères statistiques.

Le modèle a été ajusté selon des **critères statistiques quantitatifs** (standards internationaux, (Picard et al., 2012) tels que l'efficacité de la modélisation (EF, Équation 22), le coefficient de détermination (r^2) de la régression linéaire entre les données simulées et observées, la racine carrée de la différence entre la valeur mesurée et simulée appelée erreur (RMSE, Équation 23), le biais du modèle calculé par un test de Student (Test-F, pente = 1 et ordonnée à l'origine = 0) et la précision du modèle correspondant à la moyenne des valeurs absolues des résidus des valeurs simulées (MAE, Équation 24).

$$EF = 1 - \left[\frac{\sum (Obs - Sim)^2}{\sum (Obs - moy\ Obs)^2} \right] \quad (\text{Équation 22})$$

$$RMSE = \sqrt{\left(\frac{\sum (Obs - Sim)^2}{\sum nb\ Obs} \right)} \quad (\text{Équation 23})$$

$$MAE = \frac{\sum |Obs - Sim|^2}{nb\ Obs} \quad (\text{Équation 24})$$

Avec *Obs* les valeurs mesurées, *Sim* les valeurs simulées par le modèle Sol-Plante, *moy Obs* la moyenne des valeurs observées et *nb Obs* le nombre d'observations. Le critère d'efficacité du modèle, EF, informe autant sur le degré de corrélation entre les variables que sur les erreurs générées par le modèle (Mayer and Butler, 1993; Genet et al., 2011). Un modèle parfait est caractérisé par $EF = r^2 = 1$, $RMSE = \text{Biais} = MAE = 0$). Les calculs des tests statistiques ont été réalisés sous Excel pour chaque site étudié.

4.3. Analyse de sensibilité.

Les résultats de l'analyse de sensibilité sont présentés dans la Figure 18. Le Tableau 9 résume les directions et l'importance de l'influence des paramètres sur l'ajustement des courbes ^{15}N dans le sol et dans les feuilles. Les paramètres $(1 - tr)$ et h fonctionnent à l'opposé, le premier représente la part du ^{15}N qui devient disponible pour l'arbre et le second celle qui transite

dans le sol via les *Débris*. Au plus $(1 - tr)$ diminue, au plus le ^{15}N est immobilisé dans le sol aux dépens du réservoir de N disponible, les feuilles sont donc moins enrichies en ^{15}N (Figure 18 : Graph 1). Le même effet est observé dans le cas où le paramètre h augmente (Figure 18 : Graph 5).

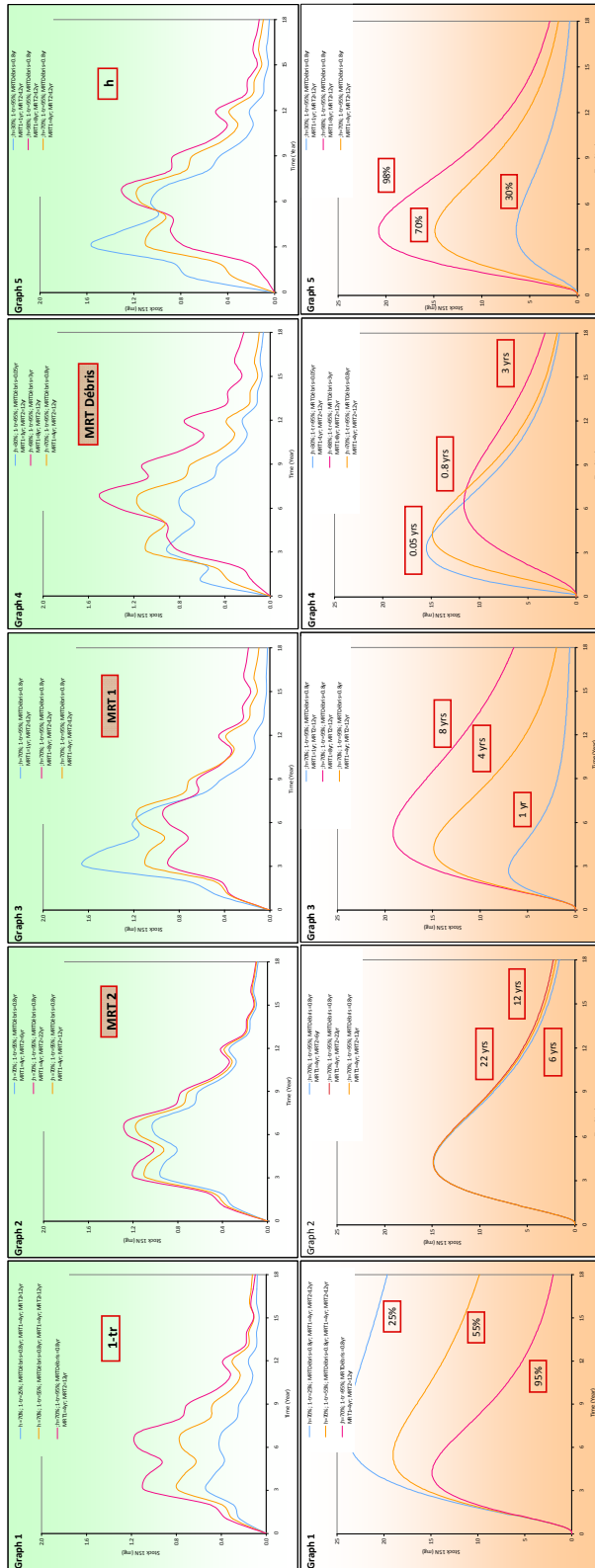


Figure 18 : Analyse de sensibilité du modèle Sol-Plante. Les graphiques supérieurs représentent les courbes du stock de ^{15}N dans les feuilles tandis que les courbes inférieures représentent le ^{15}N dans le sol (0 – 10 cm). Les graphiques s'associent par paire verticale (feuilles et sol). La courbe orange correspond au paramétrage qui permet le meilleur ajustement des valeurs simulées par rapport aux données d'enrichissement dans la litière, les feuilles et le sol à Ebrach. La courbe bleue correspond à une valeur plus faible du paramètre concerné tandis que la courbe rose correspond à une valeur supérieure. Le paramètre étudié par variation de l'ajustement est indiqué dans l'encadré rouge de chaque couple de graphiques.

	Date pic ^{15}N sol	Hauteur pic ^{15}N sol	Date pic ^{15}N feuilles	Hauteur pic ^{15}N feuilles
MRT Débris	++	-	++	++
MRT Sol 1	+	++	+	++
MRT Sol 2	-	-	-	-
h	-	++	++	-
1 – tr	+	++	-	++

Tableau 9 : Evaluation de l'influence des paramètres du modèle Sol-Plante sur la date d'apparition du pic ^{15}N dans le sol et les feuilles et sur l'amplitude de la courbe (hauteur du pic). ++ : grande influence, + : faible influence, - : aucune influence ou minime.

Dans le sol, les paramètres h , $(1 - tr)$ et *MRT Sol 1* influent principalement sur la quantité maximale de ^{15}N dans le sol et dans les feuilles alors que le temps moyen de résidence du N dans les *Débris* fait varier la date d'apparition du pic d'incorporation du ^{15}N dans le sol (Tableau 9). Ainsi, plus le *MRT Débris* est long, plus le pic d'incorporation du ^{15}N dans le sol subit un délai car le ^{15}N est immobilisé dans le compartiment *Débris*. Dans les feuilles, le même effet est observé avec les paramètres h et *MRT Débris*, plus la quantité de ^{15}N dirigé vers le réservoir de N disponible est grande (h petit) ou plus le temps moyen de résidence du N dans les *Débris* est court, plus le pic d'incorporation du ^{15}N dans les feuilles survient tôt (Figure 18 : Graph 4 et 5).

Le temps moyen de résidence du Sol 2 (*MRT Sol 2*) est le paramètre le moins influent au vu des courbes d'analyse de sensibilité, mais il contribue à ajuster finement le modèle (Figure 18 : Graph 2). Lorsque le *MRT Sol 2* s'allonge, le ^{15}N est immobilisé plus longtemps dans le sol, la deuxième phase de la courbe ^{15}N Sol décroît moins vite et la quantité de N issu des litières incorporée par l'arbre augmente (la hauteur du pic ^{15}N feuilles remonte).

5. Résultats.

Les valeurs des paramètres ajustés pour les données ^{15}N dans la litière, le sol et les feuilles sont données dans le Tableau 10. Les dynamiques des simulations de l'excès de ^{15}N dans les trois compartiments du modèle sont reportées en annexe (Annexe 3). Les ajustements statistiques sont représentés dans le Tableau 11 et en annexe (Annexe 4).

Site	Type d'humus	MRT Litière (ans)	MRT Débris (ans)	MRT Sol 1 (ans)	MRT Sol 2 (ans)	MRT _{eq.} (ans)	α (%)	1-h (%)	1 - tr (%)	1 - ϕ (%)	x moy. (%)	Surface marquée (m ²)	Surface de prospection racinaire (m ²)
Aubure	Moder	2.9	1.0	5.0	15.0	6.7	100	10	10	48	98	4.0	0.2
Ebrach	Moder	2.3	0.8	4.0	15.0	4.8	100	30	95	46	54	1.0	0.8
Het 02	Moder	1.4	3.0	4.0	10.0	10.7	100	40	60	47	93	12.6	5.0
Het 25	Mull	1.5	3.0	4.0	10.0	19.0	100	35	40	57	92	6.7	2.7
Het 26	Mull	2.8	3.0	4.0	15.0	139.0	100	30	10	59	94	12.6	3.1
Het 30	Moder	2.9	3.0	3.0	10.0	26.3	100	50	30	38	93	8.8	4.0
Het 55	Moder	2.0	4.0	2.0	10.0	42.0	100	60	20	51	93	17.6	5.3
Het 60	Mull	1.4	0.5	3.0	20.0	16.3	100	10	40	48	96	7.5	2.3
Het 88	Mull	3.2	4.5	4.0	15.0	19.0	100	60	50	44	94	6.2	3.1

Tableau 10 : Paramètres du modèle Sol-Plante sur les neuf sites sélectionnés. MRT = Temps moyen de résidence. Les symboles sont représentés dans le schéma Figure 18 et dans le Tableau 8. x moy. = moyenne des coefficients de prélèvement ajustés au cours des dix années étudiées.

Module	Critère statistique	Aubure	Ebrach	Het 02	Het 25	Het 26	Het 30	Het 55	Het 60	Het 88
Litière	r^2	0.90	0.99	0.98	1.00	0.92	0.89	-	0.84	0.98
	EF	0.81	0.98	0.97	1.00	0.87	0.75	-	0.74	0.98
	MAE	4.32	1.76	0.24	0.03	0.35	0.46	-	0.48	0.14
Sol	r^2	0.70	0.73	0.97	0.97	0.98	0.96	0.82	0.84	0.98
	EF	0.62	0.73	0.92	0.96	0.98	0.93	0.79	0.79	0.98
	MAE	4.85	2.30	0.16	0.11	0.12	0.14	0.18	0.47	0.07
Feuilles	r^2	0.74	0.66	0.56	0.72	0.72	0.62	0.82	0.96	0.77
	EF	0.68	0.65	0.55	0.68	0.44	0.61	0.81	0.95	0.74
	MAE	0.13	0.20	0.25	0.10	0.11	0.26	0.20	0.25	0.43

Tableau 11 : Ajustement des paramètres du modèle Sol-Plante selon trois critères statistiques. r^2 : coefficient de détermination de la régression linéaire entre les données simulées et les données observées, EF : modelling efficiency, MAE : moyenne des valeurs absolues des résidus des valeurs simulées.

Dix neuf paramètres et sorties du modèles sont traités par une analyse en composante principale (ACP) réalisée sur le logiciel de statistiques R (ver. 2.14.0). Sur le graphique des facteurs (Figure 19, Individuals factor map), les variables dont les axes sont proches sont corrélées positivement tandis que les variables dont les axes sont opposés sont négativement corrélées. Les coefficients de corrélation sont établis dans la matrice de corrélation (Tableau 12). Le tableau 13 résume les variables qui expliquent majoritairement les deux axes orthogonaux de l'ACP.

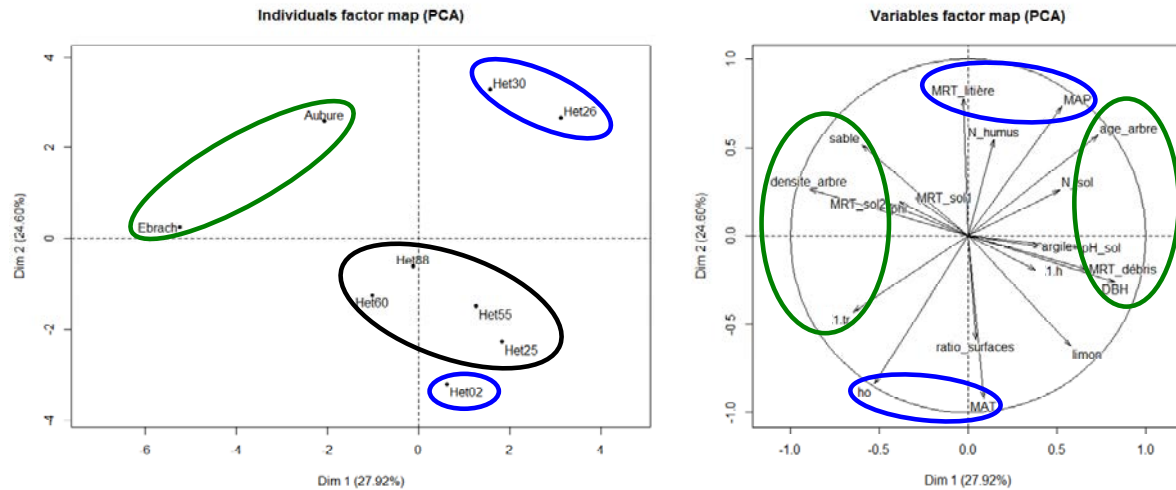


Figure 19 : ACP appliquée à 19 paramètres et sorties du modèle Sol-Plante.

	MAP	MAT	N_humus	pH_sol	N_sol	argile	limon	sable	age_arbre	DBH	ho	densite_arbre	MRT_litiere	MRT_debris	MRT_sol1	MRT_sol2	1-h	1-tr	phi	ratio_surfaces
MAP	1.00																			
MAT	-0.74	1.00																		
N_humus	0.37	-0.35	1.00																	
pH_sol	0.25	0.19	-0.02	1.00																
N_sol	0.52	-0.26	-0.03	0.80	1.00															
argile	0.41	-0.06	-0.47	0.26	0.55	1.00														
limon	-0.04	0.47	-0.36	0.32	0.26	0.49	1.00													
sable	-0.10	-0.36	0.44	-0.34	-0.38	-0.71	-0.96	1.00												
age_arbre	0.67	-0.35	0.61	0.45	0.43	-0.02	-0.03	0.03	1.00											
DBH	0.08	0.45	0.20	0.45	0.12	0.03	0.54	-0.44	0.63	1.00										
ho	-0.86	0.67	-0.64	-0.27	-0.42	-0.05	0.27	-0.20	-0.91	-0.28	1.00									
densite_arbre	-0.19	-0.45	-0.13	-0.57	-0.29	-0.28	-0.58	0.55	-0.60	-0.95	0.29	1.00								
MRT_litiere	0.59	-0.70	0.24	-0.18	-0.07	-0.13	-0.61	0.53	0.42	-0.17	-0.65	0.22	1.00							
MRT_debris	0.24	0.23	-0.04	0.21	-0.14	0.01	0.40	-0.32	0.41	0.70	-0.23	-0.64	0.24	1.00						
MRT_sol1	0.22	-0.44	-0.54	-0.10	0.28	0.44	0.01	-0.15	-0.33	-0.56	0.10	0.51	0.28	-0.29	1.00					
MRT_sol2	-0.25	0.00	-0.12	0.20	0.21	-0.06	-0.59	0.50	-0.14	-0.38	0.08	0.30	0.10	-0.61	0.20	1.00				
1-h	0.04	0.25	0.19	-0.07	-0.49	-0.36	0.18	-0.03	0.27	0.56	-0.12	-0.43	0.23	0.89	-0.48	-0.48	1.00			
1-tr	-0.63	0.34	-0.10	-0.29	-0.49	-0.56	-0.04	0.21	-0.65	-0.35	0.66	0.48	-0.27	-0.22	0.10	0.10	0.10	1.00		
phi	-0.07	-0.07	0.46	-0.67	-0.69	-0.38	-0.38	0.43	-0.06	-0.08	-0.05	0.19	0.30	-0.06	-0.14	-0.14	-0.14	-0.14	1.00	
ratio_surfaces	-0.41	0.70	-0.23	0.23	-0.26	-0.08	0.03	0.00	-0.27	0.19	0.41	-0.29	-0.25	0.35	-0.46	-0.46	-0.46	-0.46	-0.46	1.00

Tableau 12 : Matrice de corrélation correspondant à l'ACP appliquée à 21 paramètres et sorties du modèle Sol-Plante. Les valeurs en rouge sont statistiquement significatives à $P \leq 0.05$ ($0.67 \leq r$), les valeurs en vert sont statistiquement significatives à $P \leq 0.1$ ($0.59 \leq r < 0.67$).

Dimension 1	Corrélation	P-value
DBH	0.83	< 0.01
age_arbre	0.73	< 0.05
MRT_debris	0.67	< 0.05
densite_arbre	-0.89	< 0.01
Dimension 2	Corrélation	P-value
MRT_litiere	0.78	< 0.05
MAP	0.74	< 0.05
ho	-0.84	< 0.01
MAT	-0.92	< 0.01

Tableau 13 : Paramètres explicatifs des axes 1 et 2 de l'ACP (Figure 19). La dimension 1 correspond à l'axe horizontal, la dimension 2 à l'axe vertical.

5.1. Décomposition des litières et temps moyen de résidence de l'azote dans les horizons organiques et minéraux.

La constante de décomposition des litières est calculée sur la perte de masse de ^{15}N des litières. L'ajustement des constantes de décomposition de la litière donne un **temps moyen de résidence du ^{15}N de la litière** compris entre **1.4 et 3.2 ans** avec un très bon ajustement ($r^2 \geq 0.84$, $\text{EF} \in [0.75 ; 1.00]$) (Tableau 11). Globalement, le *MRT litière* est inférieur à 1.5 ans sur les sites avec un humus de type **mull** (Het 25 et Het 60) et supérieur à 2 ans sur les **moder** (Aubure, Ebrach et Het 30). La perte de ^{15}N au cours du temps dans la litière est bien représentée par des équations de premier ordre. L'ajustement de la courbe exponentielle de décroissance de la teneur en ^{15}N dans les litières s'applique à cinq données et seulement trois données dans le cas du site Het 25, qui correspondent aux dates de prélèvement des échantillons de litières sur ces sites. Le *MRT Litière* est inversement corrélé à la température annuelle moyenne et, dans une moindre mesure ($P \leq 0.1$), positivement corrélé aux précipitations annuelles moyennes et négativement à la teneur en limon du sol et à la hauteur dominante des arbres à 100 ans (*ho*) (Tableau 12).

Dans le module Sol, les données simulées s'ajustent correctement aux données observées pour les trois compartiments ($r^2 \geq 0.70$, $\text{EF} \geq 0.62$) (Tableau 11). Le **temps moyen de résidence du N dans le réservoir Débris** varie entre **0.5 et 4.5 ans**, il est inférieur à 1 an à Aubure, Ebrach et Het 60 et en moyenne de 3 ans sur les autres sites. Le *MRT Débris* est corrélé positivement avec le diamètre à hauteur de poitrine des arbres et au coefficient de transfert ($1 - h$) du N entre le réservoir *Débris* et *N disponible* et, dans une moindre mesure ($P \leq 0.1$), le *MRT Débris* est négativement corrélé à la densité d'arbres sur la placette et au *MRT Sol 2* (Tableau 12).

Les deux réservoirs de sol s'ajustent aux données observées selon des dynamiques différentes pour les neuf sites. Le *MRT Sol 1* est compris entre **2 et 5 ans** et minimal Het 55. Le *MRT Sol 2* est de **10 ans** à Het 02, Het 25, Het 30 et Het 55, et supérieur à **15 ans** pour les cinq autres sites (Tableau 10).

Le *MRT_{eq}* est calculé à partir des *MRT Sol 1* et *MRT Sol 2* mais aussi du paramètre ($1 - tr$) qui régule la quantité de N du sol qui devient disponible pour l'arbre. C'est pourquoi, malgré des valeurs de *MRT Sol* similaires, à Het 02 et Het 25 par exemple, les *MRT_{eq}* sont différents (respectivement **10.7 et 19.0 ans**).

5.2. Fonctionnement de l'arbre.

Dans le module Arbre, les données simulées s'ajustent correctement aux données observées avec $0.56 \leq r^2 \leq 0.96$ et EF compris entre 0.44 et 0.95 (Tableau 11). La perte de N lors de la chute des feuilles de litière déterminée par le coefficient ϕ , est comprise entre 41 et 62 % pour les neuf sites étudiés (Tableau 10). Ce coefficient est négativement corrélé à la teneur en N des sols sur 0 – 10 cm et le pH du sol (Tableau 12).

La surface marquée autour des arbres sélectionnés est calculée à partir du nombre d'arbres sur la placette (Tableau 10). A Ebrach, la surface de prospection racinaire correspond approximativement à la surface marquée (0.8 contre 1 m² respectivement).

Le **ratio entre la biomasse souterraine et aérienne** est similaire pour tous les arbres des sites sélectionnés (0.19 ± 0.03) (Tableau 14). Le ratio est légèrement supérieur sur les sites d'Ebrach, Het 26 et Het 30 avec une moyenne de 0.22, 0.21 et 0.23 respectivement. Le **ratio de la minéralomasse dans le bois par rapport à la biomasse aérienne** est de l'ordre de 0.30 (± 0.03) % pour les six sites (Tableau 14). Le **ratio entre la minéralomasse dans les feuilles et la biomasse foliaire** est de 2.7 (± 0.2) % sur les neuf sites (Tableau 14). En revanche, la part de N remobilisée par l'arbre pour soutenir ses besoins varie selon les sites, entre 46.6 % à Ebrach et 84.8 % à Het 26 (Tableau 14). Cette proportion correspond au **ratio entre le réservoir de N issu de la translocation (*N allocation*) et les besoins en N**. En écartant le site d'Ebrach qui présente les arbres les plus jeunes, la moyenne de ce ratio est de 78.8 ± 3.3 %.

Site	$\frac{\text{Biom. Aér.}}{\text{Biom. Sout.}}$	$\frac{\text{Miné. Bois}}{\text{Biom. Aér.}}$	$\frac{\text{Miné Feuilles}}{\text{Biom Aér.}}$	$\frac{\text{N disp.}}{\text{Besoins N.}}$
Aubure	0.13	0.35	2.41	77.4
Ebrach	0.22	0.33	3.05	46.6
Het 02	0.18	0.35	2.66	78.0
Het 25	0.19	0.31	2.32	77.7
Het 26	0.21	0.28	2.72	84.8
Het 30	0.23	0.26	2.87	73.9
Het 55	0.19	0.34	2.67	81.6
Het 60	0.18	0.34	2.54	79.8
Het 88	0.18	0.31	2.67	77.4
<i>moyenne</i>	<i>0.19</i>	<i>0.32</i>	<i>2.66</i>	<i>75.2</i>
<i>sd</i>	<i>0.03</i>	<i>0.03</i>	<i>0.22</i>	<i>11.2</i>

Tableau 14 : Ratio entre la biomasse souterraine et aérienne des arbres (Biom. Aér. / Biom. Sout.), ratio entre la minéralomasse dans le bois (teneur en N du tronc et des branches) et la biomasse aérienne (Miné. Bois / Biom. Aér.), ratio entre la minéralomasse dans les feuilles (teneur en N dans les feuilles) et la biomasse aérienne (Miné. Feuilles / Biom. Aér.) et ratio entre la quantité de N issu de la réallocation (N disponible) et les besoins en N de l'arbre (N disp. / Besoins N).

La moyenne sur la décennie étudiée du pourcentage du N du sol disponible qui est prélevé par l'arbre (x) est de 54 % à Ebrach et de 94 % sur les huit autres sites. L'étude de l'évolution de ce paramètre au cours du temps montre que la valeur de x augmente tout au long de la décennie (Figure 20). Ce paramètre est maintenu à 100 % au maximum pour ne pas prélever plus de N que le sol peut en fournir. C'est à Aubure que la valeur du paramètre x au début de la simulation est la plus importante (96 %). Les variations importantes du paramètre x environ 6 ans après le marquage à Het 26, Het 55 et Het 60 sont dues à une production de feuilles plus importante l'année de l'échantillonnage.

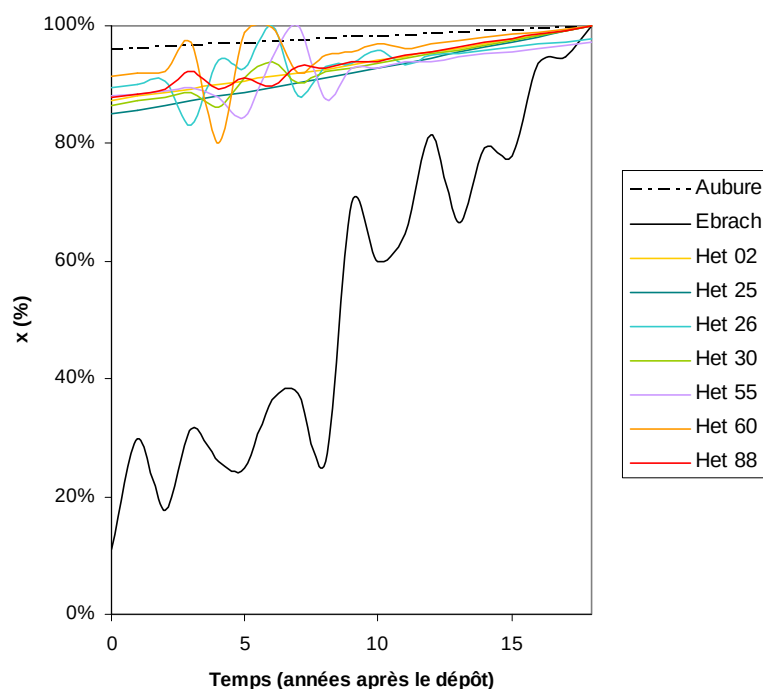


Figure 20 : Évolution de la proportion de ^{15}N prélevé par l'arbre depuis le réservoir N disponible au cours du temps (noté x dans le modèle Sol-Plante).

En connaissant les teneurs en N des différents compartiments de l'arbre à chaque pas de temps, il est possible de calculer le pourcentage de N issu des réserves et du prélèvement qui est alloué à chaque compartiment. Ainsi, il apparaît que le N nouveau est principalement alloué vers les feuilles puis vers le bois, les racines fines et les grosses racines (Figure 21).

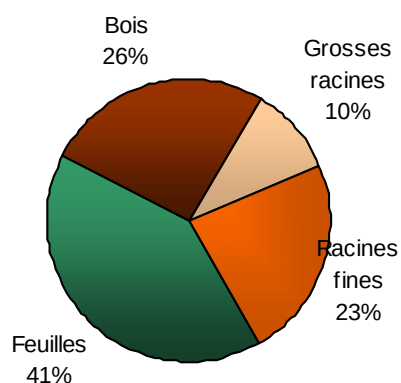


Figure 21 : Moyenne des pourcentages d'allocation du N vers les différents compartiments du module Arbre.

A Ebrach, le taux d'allocation du N vers la partie souterraine est similaire entre les racines fines et grossières (13 et 14 %) (Tableau 15). A Aubure et Het 26, le taux d'allocation est très faible dans les grosses racines (2 et 9 % respectivement). A Het 02, Het 25, Het 30, Het 55 et Het 88 le taux d'allocation vers les racines fines est environ 2 fois supérieur au taux de réallocation dans les grosses racines. De la même manière que pour le coefficient x de prélèvement du N du sol, le pourcentage d'allocation vers les différentes parties de l'arbre

varie avec le temps sur la période d'étude (Figure 22). De manière générale, la part allouée vers les feuilles et le bois diminue au cours du temps au profit des compartiments souterrains sauf à Aubure où les coefficients restent relativement inchangés au cours du temps, les variations mesurées sur ce site sont de l'ordre de 1 %. On peut également classer les sites en trois catégories : les sites dont les arbres allouent le plus aux racines fines après les feuilles (Aubure, Het 26 et Het 30), au bois après les feuilles (Ebrach, Het 25, Het 55, Het 60 et Het 88) et enfin le site Het 02 dont le coefficient d'allocation est le plus fort pour le bois avant les feuilles.

Site	% de réallocation du N vers les feuilles	% de réallocation du N vers le bois	% de réallocation du N vers les grosses racines	% de réallocation du N vers les racines fines
Aubure	52	22	2	24
Ebrach	44	29	14	13
Het 02	32	36	12	20
Het 25	33	31	13	23
Het 26	33	19	9	33
Het 30	49	17	11	23
Het 55	39	28	10	24
Het 60	44	25	8	23
Het 88	40	26	10	24

Tableau 15 : Coefficient d'allocation du N nouveau (issu du prélèvement dans le sol et de l'allocation interne) vers les compartiments du module Arbre.

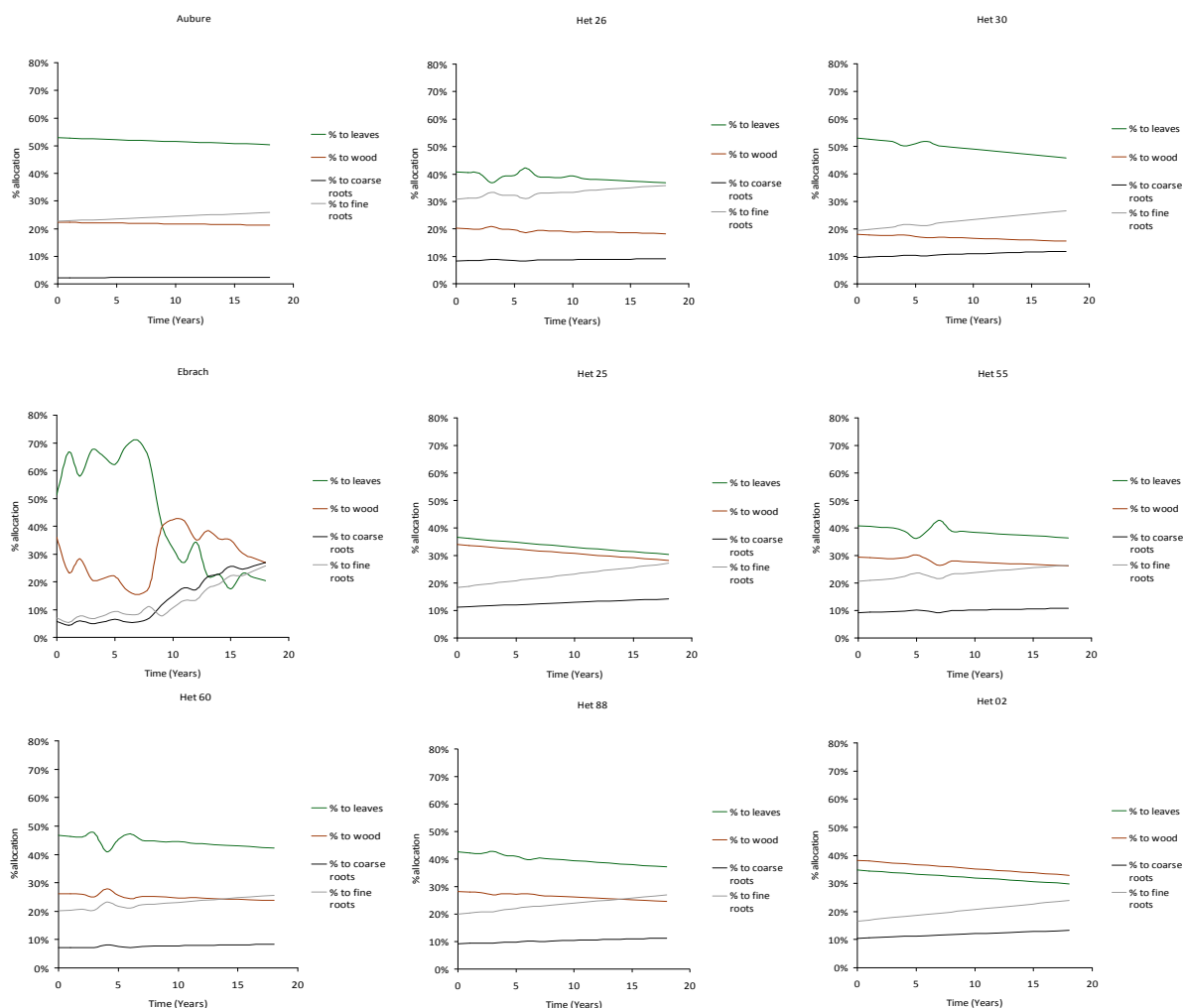


Figure 22 : Evolution des proportions d'allocation du N issu de l'allocation interne vers les feuilles, le bois, les grosses racines et les racines fines au cours du temps.

5.3. Fonctionnement du sol.

Comme expliqué précédemment, le paramètre α est fixé à 100 % pour les neuf sites sélectionnés. La quantité de N contenu dans les *Débris* qui devient disponible au prélèvement ($1 - h$) varie entre 10 et 60 % tandis que la quantité de N sortant du réservoir *Sol 1* et *Sol 2* ($1 - tr$) varie entre 10 et 95 %. Le paramètre ($1 - tr$) est positivement corrélé à la hauteur dominante à 100 ans (h_{100}) et négativement corrélé à l'âge des arbres et aux précipitations annuelles à $P \leq 0.1$ (Tableau 12). Le coefficient de transfert du N des *Débris* vers le réservoir de N disponible du sol ($1 - h$) est maximal sur les sites Het 55 et Het 88. Le compartiment *Débris* contribue très faiblement à alimenter le réservoir de N disponible du sol ($1 - h$ faible) à Aubure et Het 60 (10 %). Les sites d'Aubure, Het 26 et Het 55 présentent les plus faibles valeurs du coefficient $1 - tr$ (≤ 20 %).

D'après les résultats de l'ACP appliquée aux neuf sites, dix neuf paramètres expliquent 53 % de la variabilité des sites (Figure 19). L'axe 1 différencie les groupes de sites principalement par la densité d'arbres sur la placette (négativement corrélé au DBH), l'âge des arbres et le *MRT Débris* tandis que l'axe 2 se distingue par le *MRT Litière*, la hauteur dominante des arbres à 100 ans (*ho*) et les conditions climatiques (MAP et MAT) (Tableau 13). Les sites Het 26 et Het 30 se regroupent par leur situation géographique d'altitude qui entraîne des conditions climatiques difficiles et un turnover du N des litières (*MRT litière*) lent. Ce sont également les deux sites où poussent les arbres les plus vieux. Het 02 est le site le plus fertile (hauteur dominante à 100 ans (*ho*) de 40 m). A Aubure et Ebrach la densité d'arbres est élevée et le *MRT Débris* court. Les autres sites sont dans une situation intermédiaire avec un *MRT litière* relativement court, des arbres âgés de 41 à 89 ans, une hauteur dominante d'environ 30 m, une température annuelle moyenne de 9 °C et la présence avérée de vers de terre dans ces sols. Le site Het 88 se distingue par un *MRT litière* long (3.2 ans).

5.4. Bilan ^{15}N .

Les résultats de modélisation permettent de faire le bilan du ^{15}N issu de la décomposition d'une cohorte de litière retrouvé dans les différents compartiments modélisés (*Litière*, *Débris*, *Sol* (0 – 10 cm) et *Arbre* (feuilles, grosses racines et racines fines) (Figure 23). En comparant la Figure 23 et la Figure 14 (Chapitre 4), on peut voir que, de manière générale, les sites à mull avec des conditions climatiques favorables présentent un bilan ^{15}N supérieur à 100 % (Het 25, Het 60 et Het 88) tandis que les pertes sont importantes dans les sites à moder (Aubure, Ebrach, Het 02, Het 30 et Het 55). Quantitativement, les sites à mull sont également les sites qui accumulent le plus de ^{15}N dans les feuilles sur la période de temps étudiée (> 60 % du ^{15}N appliqué). Tandis que les cinq autres sites accumulent seulement entre 5 et 23 % du ^{15}N dans les feuilles en 18 ans.

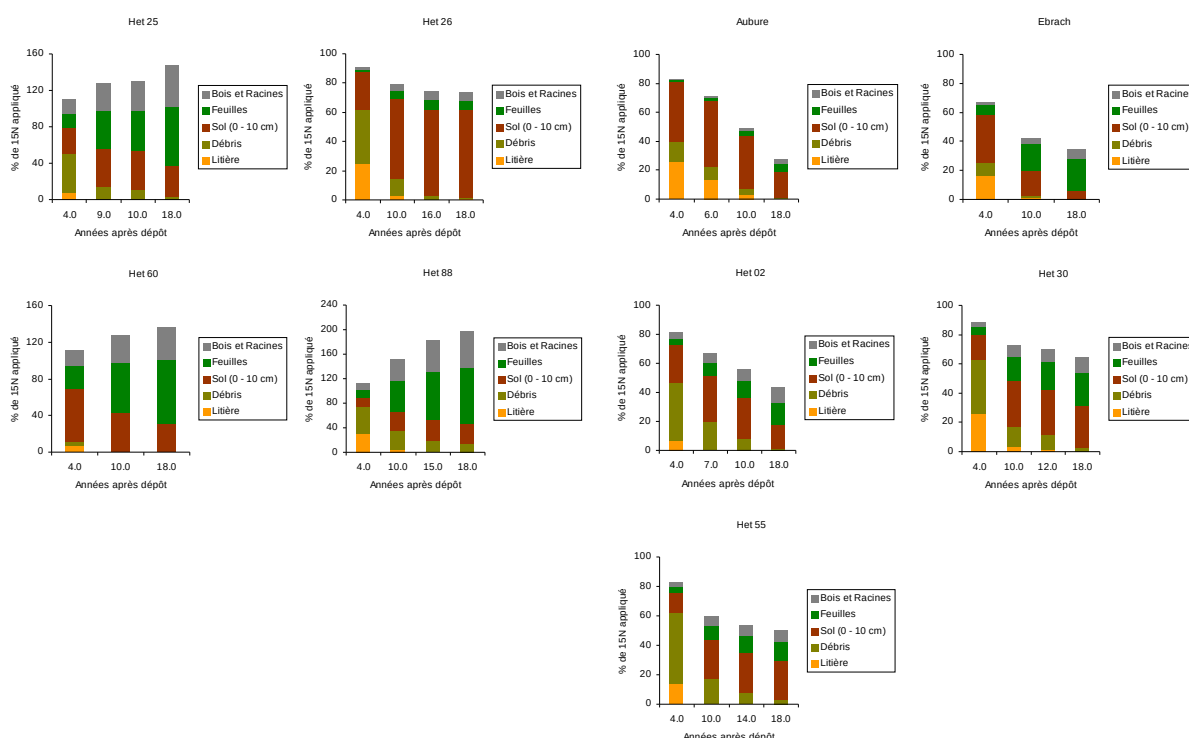


Figure 23 : Bilan de ^{15}N issu de la décomposition de la litière marquée calculé dans la litière, les débris, le sol (0 – 10 cm) et les feuilles. Les proportions sont estimées à partir du modèle Sol-Plante ce qui peut expliquer les pourcentages supérieurs à 100 % à Het 25, Het 60 et Het 88. Le bilan est calculé 4 ans, 10 ans et 18 ans après le dépôt de la litière marquée ainsi qu'à une date intermédiaire correspondant à la date du pic ^{15}N mesuré dans le sol (variable suivant les sites mais non atteint à Het 60 après 18 ans et atteint à 4 ans à Ebrach).

6. Discussion.

6.1. Adéquation des compartiments du module Sol avec la biologie des sols.

Les modèles en boîtes présentent l'inconvénient de ne pas toujours être en adéquation avec des données réelles et mesurables sur le terrain. Dans le modèle Sol-Plante présenté ici, le **compartiment Débris** a été ajouté a posteriori pour respecter le délai d'incorporation du ^{15}N dans le sol et dans les feuilles des arbres au pied desquels la litière marquée a été déposée. En effet, en l'absence de ce compartiment, les pics des courbes ^{15}N dans le sol et dans les feuilles étaient précoces par rapport aux données observées. Ce compartiment est un horizon intermédiaire entre la litière fraîche déposée au sol et le sol minéral sous-jacent. Il correspond aux horizons OF et OH des sites à moder et aux matières organiques particulières dans les sites à mull. Le N des *Débris* est issu de la fragmentation de la litière et du recyclage des racines fines dans le sol. La présence de cette boîte tampon est cohérente avec le délai observé

dans les sols entre le début de la libération du N par l'action des décomposeurs, l'incorporation du ^{15}N dans le sol et son utilisation par l'arbre.

Les **compartiments Sol 1** et **Sol 2** correspondent à des réservoirs théoriques de N dans le sol. Le compartiment *Sol 1* correspondrait aux particules de matière organique (MO) issues des premières phases de dégradation de la litière et encore facilement décomposables tandis que le *Sol 2* correspondrait aux débris devenus récalcitrants et inaccessibles aux décomposeurs. Le **compartiment N disponible** est une boîte transitoire dont la totalité du N est perdue par lessivage s'il n'est pas prélevé par l'arbre à l'instant t. Ainsi, la courbe ^{15}N du sol est calculée à partir des valeurs simulées de ^{15}N dans le *Sol 1* et le *Sol 2* sans tenir compte du N disponible. Or le N disponible fait parti du N mesuré sur les échantillons de sol total *in situ*. En effet, on peut dire que le N total du sol comprend le N de la MO structurale, de la biomasse microbienne et de la solution de sol. Le *N disponible* correspond quand à lui au N de la solution du sol si l'on fait l'hypothèse que l'arbre prélève majoritairement le N sous forme inorganique.

6.2. Le type d'humus comme indicateur du fonctionnement des sols.

Les neuf sites utilisés dans la validation du modèle peuvent être regroupés selon le type d'humus : les sols sous moder et les sols sous mull. Les sites Het 02, Het 30 et Het 55 sont des sites à moder avec un stock de N dans l'horizon 0 – 10 cm faible ($\leq 1.8 \text{ t.ha}^{-1}$). Dans ces sites, le paramètre $(1 - h)$ du modèle Sol-Plante est grand ($\geq 40 \%$) et le temps moyen de résidence du N dans le compartiment *Débris* est long ($MRT \text{ Débris} \geq 3 \text{ ans}$) (Tableau 12). L'hypothèse d'un horizon organique retenant la MO du sol avant son transfert vers les horizons minéraux plus profonds est cohérente avec un $MRT \text{ Débris}$ long dans ces sites. Les humus de type **moder** se caractérisent par l'accumulation de MO au-dessus d'horizons minéraux due à l'absence de faune enfouisseuse (Ponge, 2003). De plus, le stock de N dans le sol étant faible, l'arbre contourne le faible approvisionnement par le sol en prélevant le N requis directement dans les horizons organiques où le N est encore labile car non piégé dans des agrégats stables. Les sols sous moder présentent une activité bactérienne peu prononcée étant donné le faible pH du sol mais un horizon organique riche en mycélium fongique (Ponge, 2013) ce qui permet à l'arbre de prélever le N dans les horizons de surface. Une étude sur le transfert du N entre le sol, les racines et les champignons par l'utilisation de marqueur ^{15}N a notamment mis en évidence une incorporation du traceur dans les associations fongiques antérieure au prélèvement par les racines (Pena et al., 2013). Il semble que les

arbres ne sont pas contraints par le faible stock de N du sol et bénéficient du N disponible dans l'horizon organo-minéral.

Dans les sols sous **mull**, les sites Het 25, Het 26 et Het 60 présentent un stock de N dans l'horizon 0 – 10 cm élevé ($\geq 2.5 \text{ t.ha}^{-1}$) et un coefficient de transfert du N entre le réservoir *N Débris* et le réservoir *Sol 1* élevé ($h \geq 65 \%$). De plus, le *MRT Débris* peut être très court (0.5 ans à Het 60) (Tableau 10). La faune des humus de type mull possède une forte biomasse ainsi qu'une grande diversité qui permet une homogénéisation de la MO du sol avec les particules minérales sous un horizon organo-minéral non différencié (Ponge, 2003; Ponge, 2013). Par conséquent, une fois les litières décomposées et minéralisées, l'arbre puise le N requis dans le sol. Le brassage de la MO du sol est accentué par la présence de vers de terre qui participent à l'enfouissement de la MO et donc à la dilution des nutriments horizontalement et verticalement dans le réservoir de nutriments du sol. Les vers de terre peuvent également ralentir l'utilisation du N par la végétation via les déjections fécales en surface (Prescott, 2005; Prescott, 2010).

6.3. Influence du climat.

Les sites Het 26 et Het 88 sont décrits comme des mésomull mais les **temps moyens de résidence du N des litières** sont comparables à ceux mesurés dans les sites sous moder (2.8 et 3.2 ans respectivement). La corrélation entre le *MRT Litière* et la température annuelle moyenne ($r = -0.70$, $n = 9$) (Tableau 12) confirme l'importance des conditions climatiques sur le taux de décomposition des litières (Berg, 2000; Trap, 2010). L'altitude du site Het 26 et la forte pluviométrie annuelle à Het 88 contribuent à ralentir la décomposition des litières. A l'inverse, le taux de décomposition des litières est relativement court à Het 02 et Het 55 (1.4 et 2.0 respectivement, Tableau 10) en raison de conditions climatiques favorables à l'activité des décomposeurs alors qu'il s'agit d'humus de type moder.

6.4. Spécificités des sites d'étude.

A Aubure on trouve un humus de type moder mais le **stock élevé de N** dans l'horizon 0 – 10 cm dilue le N issu de la décomposition des litières dans un grand réservoir N de sol, les arbres n'ont pas de contraintes d'approvisionnement en N (ratio des surfaces inférieur à 1) et ne prélèvent pas dans l'horizon organique ($1 - h = 10 \%$). La fertilité du site étant faible (hauteur dominante à 100 ans (ho) = 27.8 m) et les arbres petits (DBH = 7 cm), le transfert de N entre le réservoir *Sol* et *N disponible* est également faible ($1 - tr = 10 \%$).

A Ebrach, le coefficient de transfert entre le réservoir *Sol* et le réservoir *N disponible* ($1 - tr$) est très élevé (95 %). Ceci peut en partie s'expliquer par la **texture sableuse** du site qui participe à la mobilité du N par opposition aux sites limono-argileux par exemple. De plus, à Ebrach les arbres sont jeunes avec par conséquent des besoins en N plus importants et une demande en N du sol plus forte, par rapport aux sites Het 26 ou Het 55 où les arbres sont plus âgés. En effet, les besoins en N des arbres évoluent au cours des stades de sylviculture, les besoins relatifs en N sont plus grands pour des arbres jeunes pour soutenir leur croissance (Ponge, 2003).

En plus d'une faible activité des décomposeurs, le site Het 88 possède un **faible stock de N** dans le sol (1.2 t.ha^{-1}) et un coefficient de transfert entre le *N Débris* et le *N disponible* élevé (60 %). Ces trois caractéristiques rejoignent le fonctionnement des sites sous moder expliqué précédemment. Les arbres du site Het 88 semblent donc prélever le N disponible directement dans l'horizon organique.

6.5. Stabilisation de l'azote dans le sol et disponibilité pour les arbres.

Dans le sol, le N dérivé des litières migre horizontalement et verticalement par lessivage ou transport par la faune mais il est également soumis à des processus de stabilisation dans les complexes organo-minéraux. Dans le modèle Sol-Plante, MRT_{eq} représente le **temps moyen de résidence du N contenu dans la totalité du réservoir Sol** et se calcule à partir du coefficient de transfert ($1 - tr$). Ainsi, à Ebrach, Het 02, Het 25, Het 60 et Het 88 **la quantité de N contenu dans le réservoir Sol et qui transite dans le réservoir N disponible** ($1 - tr$) est supérieure ou égale à 40 % et correspond aux sites où le MRT_{eq} est le plus court (≤ 19 ans) (Tableau 10). A l'inverse, le faible coefficient de transfert à Het 26, Het 30 et Het 55 est associé à une MRT_{eq} lent. La corrélation n'est pas évidente mais le coefficient de transfert entre les réservoirs *Sol 1* et *Sol 2* et *N disponible* est corrélé au paramètre climatique (MAP, $r = -0.63$, $n = 9$) et à la fertilité du site à 100 ans (*ho*) ($r = 0.66$, $n = 9$, Tableau 12). Sur les sites fertiles, les arbres prélèvent plus dans le réservoir N du sol. Ce résultat est également à mettre en relation avec l'âge des arbres qui est négativement corrélé à l'indice de fertilité des sites ($r = -0.91$, $n = 9$, Tableau 12), les arbres les plus âgés (Het 26 et Het 30) sont sur des sites peu fertiles d'altitude.

6.6. *Le taux de prélèvement du N du sol par l'arbre au cours du temps est fonction de la croissance racinaire.*

Une fois rendu disponible, le N du sol est prélevé par l'arbre à hauteur de ses besoins et après utilisation du N interne. Dans le modèle Sol-Plante, le **coefficient de prélèvement du N du sol** (x) augmente au cours du temps (Figure 20). En effet, au fur et à mesure que l'arbre grandit, le système racinaire se développe. D'après le modèle, la biomasse racinaire est 1.5 fois supérieure à la biomasse calculée lors de l'année du dépôt des litières marquées sur huit sites sauf à Ebrach, aussi bien pour les grosses racines que pour les racines fines. A Ebrach, la biomasse racinaire augmente fortement car les arbres sont jeunes, la biomasse des grosses racines est multipliée par 45 en fin d'expérience et par 23 pour les racines fines. Cette forte croissance explique la courbe caractéristique de l'évolution du paramètre x à Ebrach, il s'agit du seul site où le paramètre x est inférieur à 20 % en début d'expérience pour atteindre les 100 % après 10 ans. Le prélèvement de N suit la dynamique de croissance des racines bien que la distribution racinaire n'a pas été explicitement prise en compte dans l'élaboration du modèle. Au cours de la croissance des arbres, le prélèvement des nutriments du sol est de plus en plus performant, ce qui diminue les pertes de N du système Sol-Plante.

6.7. *Effet de la fertilité du site sur les coefficients d'allocation internes du N et sur le fonctionnement de l'arbre.*

Le **coefficient de réallocation** ($1 - \phi$) est en moyenne de 50 % pour les neuf sites étudiés et l'analyse statistique montre qu'il est positivement corrélé à la quantité de N contenu dans le sol (Tableau 12). Ce résultat montre que le taux de réallocation du N présent dans les feuilles ne compense pas une fertilité du sol faible. Dans une étude sur la compétition entre des pins de quatre ans et des herbages par utilisation de fertilisants azotés marqués avec du ^{15}N , Clinton et Mead (1994b; Clinton and Mead, 1994a) ont en effet mesuré un taux de réallocation atteignant 70 % sur des sites fertiles. Des mesures sur des pommiers recevant un fertilisant azoté appauvri en ^{15}N ont montré que la remobilisation des réserves de N lors de la reprise de croissance était fonction de la quantité de N accumulée dans l'arbre pendant la saison précédente indépendamment de l'apport de l'année (Cheng and Fuchigami, 2002). Le coefficient de réallocation est également corrélé au pH du sol (Tableau 12), le paramètre ($1 - \phi$) est le plus élevé sur le site Het 26 (58.6 %) où le pH est de 6.3. Sur ce site, la présence de carbonates de calcium piège le N du sol (MRT_{eq} très long, 139 ans) et l'arbre semble adapter sa stratégie de réallocation pour obtenir le N requis à ses besoins.

Le ratio entre la biomasse souterraine et aérienne donne des renseignements sur la croissance de la partie aérienne des arbres par rapport à la partie souterraine et donc sur l'allocation des réserves entre les deux parties. Ce ratio est de l'ordre de 0.30 dans les forêts tempérées et est supposé d'autant plus faible (de l'ordre de 0.15) que les arbres sont âgés (Mokany et al., 2006), le développement de la partie aérienne est favorisé par rapport à la partie souterraine quand l'âge des arbres augmente. Les résultats du modèle montrent que sur les sites Het 26 et Het 30, le ratio entre la biomasse souterraine et aérienne est élevé alors que les arbres sont âgés de plus de 130 ans (Tableau 14). Ces deux sites sont aussi les moins fertiles (hauteurs dominantes à 100 ans de 15.8 et 14.1 m respectivement et productions de biomasse bois inférieures à $20 \text{ kg.arbre}^{-1}.\text{an}^{-1}$, Chapitre 1, Tableau 1). Lorsque la disponibilité en N dans le sol est faible, le besoin d'investissement des racines dépasse l'allocation vers la biomasse aérienne (Garkoti and Singh, 1995). Ce qui est confirmé par les faibles taux d'allocation du N nouveau de l'arbre vers le bois sur ces deux sites (Tableau 15). Une des difficultés rencontrées dans l'analyse des résultats du paramétrage du modèle réside dans la dissociation de l'effet site avec l'âge du peuplement, les arbres les plus âgés étant sur les deux sites (Het 26 et Het 30) où l'altitude est la plus élevée ($> 1300 \text{ m}$).

Les coefficients d'allocation du N interne évoluent au cours du temps mais sur la décennie étudiée, les tendances sont similaires (Figure 22). En étudiant les coefficients d'allocation, on distingue trois groupes de sites : à Aubure, Het 26 et Het 30, les arbres réallouent prioritairement le N vers les feuilles puis vers les racines fines, à Ebrach, Het 25, Het 55, Het 60 et Het 88 les arbres réallouent le N vers les feuilles puis vers le bois et enfin à Het 02, le N est en premier redistribué vers le compartiment *Bois*. Il semble donc que la **stratégie de réallocation** soit fonction de la croissance des arbres, Het 02 étant le site le plus fertile avec une croissance élevée et une production de biomasse bois importante, par opposition aux conditions climatiques difficiles des sites Het 26 et Het 30 qui limitent la croissance des arbres. Il est également intéressant de noter que les arbres qui investissent prioritairement le N dans les feuilles sont jeunes à Aubure mais très vieux à Het 26 et Het 30. Il semble donc que le coefficient d'allocation soit en parti piloté par la demande en N des arbres, les arbres jeunes ayant de forts besoins en N et les arbres âgés investissant majoritairement dans les feuilles au détriment de la partie souterraine.

6.8. Bilan ^{15}N .

De manière générale, le calcul du **bilan** ^{15}N dans les trois compartiments majeurs du modèle (*Litière, Sol, Feuilles*) Sol-Plante montre que le N des litières contribue plus largement à la nutrition azotée des arbres sur le long terme (18 ans dans le cas de cette étude) dans les sites à mull (65 à 91 %) que dans les sites à moder (5 à 23 %). Les pertes sont plus importantes sur les sites à moder, et peuvent être dues au transfert dans les horizons profonds (> 10 cm), à la dénitrification ou encore au prélèvement par la flore environnante.

7. Conclusion.

Le modèle Sol-Plante possède une structure basée sur le modèle de croissance *Fagacées* couplé à un module Sol. Le modèle Sol-Plante a été calibré et validé avec succès sur neuf sites européens aux caractéristiques différentes correspondant aux conditions de répartition du hêtre. Le paramétrage du modèle Sol-Plante sur ces neuf sites valide la structure du modèle pour une éventuelle généralisation à des sites situés sous les mêmes latitudes.

Le modèle Sol-Plante permet de suivre le devenir du N d'une cohorte de litière sur une décennie. En intégrant plusieurs paramètres, il permet de dégager un fonctionnement global du cycle du N sous hêtraie et d'accéder à des informations difficilement abordables par l'expérimentation. En augmentant le temps moyen de résidence du N dans le sol, l'incorporation du N dérivé des litières par l'arbre est ralentie et moins importante. La teneur en ^{15}N dans les feuilles atteint un maximum à des dates variables après la date de dépôt de la cohorte de litière et dépend du délai de transfert du N entre la source de N provenant des litières et le sol. Ce délai est dû à la vitesse de recyclage du N dans ces compartiments mais aussi à la présence d'un compartiment transitoire, nommé *Débris* dans le modèle Sol-Plante et correspondant à l'humus et aux entrées de N issues des racines fines. Les caractéristiques des sites comme la densité d'arbres, la fertilité du site et l'activité de la faune jouent communément sur l'utilisation du N des litières par les arbres.

Dans le modèle Sol-Plante, les besoins en N des arbres augmentent au cours du temps mais les paramètres du sol restent constants. Sur une décennie et dans le cas de hêtraies, il est cohérent de considérer une densité d'arbres constante sur une placette et donc des changements moindres sur l'impact du sol. Mais une comparaison récente de deux campagnes de mesures effectuées sur 102 sites du réseau Renecofor en 1995 et 2007, montre une augmentation du rapport C : N dans l'horizon organique et minéral (0 – 40 cm) (Jonard et al.,

2013). Dans l'horizon organique, l'évolution du rapport C : N serait due à une augmentation du stock de carbone suite à la diminution du taux de décomposition des litières en lien avec un changement du pédoclimat. Tandis que dans l'horizon minéral, l'augmentation du rapport C : N s'expliquerait par l'augmentation de l'activité racinaire conduisant à une diminution de la disponibilité en N. La prise en compte de tels changements entraînerait une modification des paramètres du modèle Sol-Plante avec pour conséquence des réponses différentes des taux de prélèvement du N du sol par l'arbre par exemple.

Le modèle Sol-Plante est basé sur une croissance des arbres calculée à partir de données d'un inventaire réel des arbres sur les sites sélectionnés à une année donnée. Le couplage avec un modèle éco-physiologique de croissance des arbres permettrait de faire varier la croissance des arbres de manière dynamique pour étudier les effets du changement climatique sur la physiologie de l'arbre. En effet, il a été observé une augmentation du CO₂ atmosphérique due aux activités anthropiques entraînant une augmentation de la production végétale mais seulement si la quantité de N dans le sol est suffisante pour subvenir aux besoins des arbres (Rastetter et al., 1997; Reich et al., 2006; Reich and Hobbie, 2012). Il serait intéressant de faire varier les stocks de N dans l'horizon organique et minéral dans le modèle Sol-Plante couplé à un modèle éco-physiologique. En prenant pour exemple la diminution des stocks de N du sol minéral, on peut imaginer une modification des paramètres de transfert et d'allocation dans l'arbre avec des conséquences plus ou moins directes sur l'activité des micro-organismes du sol. En résulteraient une modification de la qualité de la litière produite et donc un changement dans la contribution ultérieure du N des litières par les arbres. Sur le long terme de telles modifications peuvent avoir un impact majeur sur la production de biomasse aérienne et souterraine de la végétation. La simulation de scénarii sur ce type de modèle permettrait de calculer le temps de résistance et/ou de résilience des arbres face au changement climatique.

Une piste d'amélioration du modèle avec prise en compte du devenir du N dans le profil vertical du sol selon un modèle discret ou continu est abordée et discutée dans le Chapitre 6.

Chapitre 6 Modèle conceptuel de l'incorporation verticale de l'azote dérivé des litières dans le sol.

Table des matières

1.

Introduction.

2. Modèle discret ou continu.

2.1 Avantages et inconvénients d'un modèle discret.

2.2 Avantages et inconvénients d'un modèle continu.

3. Données nécessaires à la calibration d'un modèle vertical.

1. Introduction.

Le marquage des litières au ^{15}N et le prélèvement de carottes de sol à intervalles réguliers ont initialement été pensés de manière à élaborer un **modèle vertical d'incorporation du N dérivé des litières dans le sol**. En effet, chaque carotte est divisée en 8 horizons de 2.5 cm d'épaisseur jusqu'à 10 cm puis de 5 cm d'épaisseur jusqu'à 30 cm. Un sous-échantillon de chaque horizon est ensuite préparé au laboratoire afin d'évaluer la teneur en ^{15}N du sol par spectrométrie de masse à rapport isotopique à une profondeur donnée. Le modèle Sol-Plante développé dans le chapitre 5 ne tient compte que de l'abondance isotopique moyenne dans l'horizon 0 – 10 cm. Dans le chapitre 3 nous avons vu que l'enrichissement du sol en-dessous de 10 cm était faible, mais le découpage de l'horizon de surface en tranches de 2.5 cm montre une cinétique de chaque horizon qu'il serait intéressant de modéliser pour en extraire des informations sur la dynamique spatio-temporelle du N dérivé des litières dans le sol.

2. Modèle discret ou continu.

2.1. Avantages et inconvénients d'un modèle discret.

Dans un premier temps, le devenir du N des litières peut être modélisé dans deux **horizons de sol**. Etant donné la faible et lente incorporation du ^{15}N dans le profil de sol à partir de 10 cm sur deux décennies (Chapitre 3), il serait judicieux de détailler le profil de sol sur 10 cm en 2 horizons : 0 – 5 et 5 – 10 cm. Un tel modèle apporterait des renseignements supplémentaires sur les mécanismes de transport et les temps de diffusion du N dérivé des litières dans le sol. Le modèle pourrait dans un premier temps se baser sur les données des trois sites Européens, Aubure, Ebrach et Collelongo. D'autant plus que ces sites ont fait l'objet de plusieurs publications sur la distribution du ^{15}N dans des fractions de matière organique de différentes tailles et sur les taux de minéralisation nette (Zeller et al., 2001; Zeller and Dambrine, 2011; Hatton et al., 2012). Ces sites ne présentent pas d'activité biologique avérée (absence de vers de terre) ce qui permettrait de modéliser la distribution verticale du N et sa diffusion et/ou convection dans un profil de sol non soumis à une homogénéisation mécanique par la faune.

Les litières sont dans un premier temps fragmentées en débris végétaux puis minéralisées et altérées par des processus biotiques et abiotiques. Les produits formés sont de plus en plus petits et peuvent alors migrer plus facilement en profondeur ou être incorporés par la végétation. Comme décrit dans le chapitre 3, le N issu des litières en décomposition est soumis à différents flux conduisant à la minéralisation, la migration et à la stabilisation du N dans le profil de sol.

Dans le modèle Sol-Plante adapté au profil de sol proposé (Figure 24), les compartiments *Litière N* et *Débris N* sont identiques à ceux du modèle Sol-Plante. Le compartiment *Sol 1* (*Sol 1.1* et *Sol 1.2*) représente un réservoir de N du sol labile facilement décomposable tandis que le *Sol 2* (*Sol 2.1* et *Sol 2.2*) est un réservoir de N au turnover du N dans le sol plus long. Le compartiment *N dispo* n'a pas de valeur réelle, il s'agit d'un réservoir transitoire où le N qui n'est pas prélevé par l'arbre (x_1 et x_2) est transféré dans l'horizon de sol inférieur ($1 - x_1$) ou perdu par lessivage ($1 - x_2$). En plus d'être alimenté par le N des horizons supérieurs (*Débris N* et *N dispo*), les compartiments de *Sol 1* reçoivent le N issu du recyclage des racines fines lors de leur mort (*Entrée racinaire*). Les paramètres $(1 - h)$ et $(1 - x_1)$ représentent les flux de **diffusion** et d'**advection** en phase liquide et solide. La perte de N par **dénitrification** n'est pas prise en compte dans le modèle présenté. La **stabilisation** du N par les micro-organismes ou par la formation de complexes organo-minéraux est modélisée à travers les constantes de décomposition h et tr_i , avec i le compartiment considéré. Le **recyclage** du N par la biomasse microbienne est estimé à travers les constantes de décomposition k_i des différents compartiments du modèle.

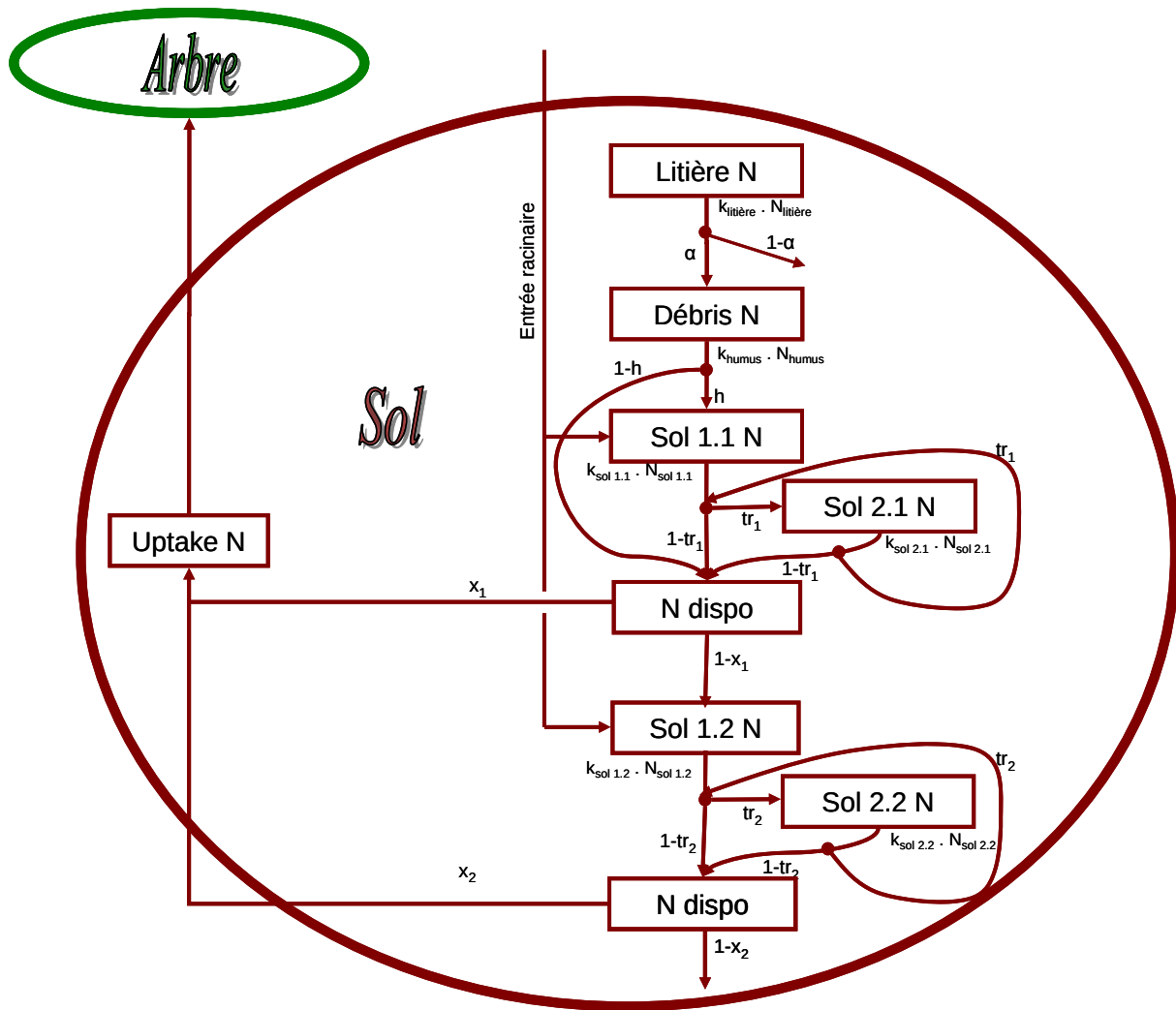


Figure 24 : Schéma conceptuel de la modélisation du devenir du N des litières dans le profil de sol selon un modèle discret. Le transfert du N se fait dans deux horizons (Sol 1 et Sol 2) qui contiennent chacun deux réservoirs de sol distincts (Sol 1.1 et Sol 1.2 font référence au réservoir N du sol avec un turnover rapide, Sol 2.1 et Sol 2.2 renvoient au réservoir N de sol stable). La constante de décomposition du N dans les différents compartiments du sol est notée k_i avec i le compartiment considéré. N_i correspond à la quantité de N dans le compartiment i . N_{dispo} correspond au réservoir de N disponible pour les arbres. $Uptake N = N$ prélevé par l'arbre. Le module **Arbre** n'est pas discuté ici.

Le modèle proposé repose sur l'hypothèse d'une orientation verticale des flux sans remontée vers la surface. Les arbres prélèvent prioritairement dans les premiers horizons minéraux de surface, on a donc $x_i > x_{i+1}$.

La principale difficulté d'un modèle discret réside dans la **calibration** et la **validation** des **constantes de décomposition** du N dans chaque compartiment à chaque horizon et des

coefficients de transfert entre les compartiments. Dans le cas du modèle Sol-Plante, il y a dix coefficients et paramètres. Ce nombre s'agrandit obligatoirement dans le cas du modèle sur le profil de sol, même si celui-ci ne comprend que deux horizons. Or, plus on ajoute de paramètres et plus la validation se complexifie. La résolution d'un tel type de modèle peut conduire à une sur-paramétrisation du modèle sans aucun degré de liberté permettant d'ajuster le modèle ou de le transposer à d'autres sites ou dans d'autres situations.

2.2. Avantages et inconvénients d'un modèle continu.

En testant deux types de modèles sur l'utilisation du ^{13}C pour connaître le turnover de la MO du sol, Bernoux et al. (1998) ont montré que la division du sol en différents réservoirs ne conduit pas à une meilleure description étant donné que le carbone organique du sol est un continuum entre des extrêmes fortement mobilisables et stables. Il en va de même pour le N dont la disponibilité dans le sol est encore sujet à controverse du fait du prélèvement possible par la végétation du N organique par exemple. De plus, les modèles discrets reposent sur l'hypothèse d'une répartition homogène de la matière dans chaque compartiment ce qui n'est pas toujours justifié. Pour modéliser la dynamique verticale du N dans le sol, une approche par **modèle continu** serait donc pertinente et permettrait de réduire le nombre de paramètres à prendre en compte. La principale difficulté rencontrée sur ce type de modèle est la connaissance mathématique nécessaire à la résolution des équations (Bosatta and Agren, 2003).

Sur l'exemple du modèle continu **Q Soil** développé par Bosatta et Agren (1985; 1991), une partie de la thèse de Julien Sainte-Marie (2014) (résultats non encore publiés) s'attachait à développer les solutions mathématiques au modèle de distribution de la MO le long du profil de sol à partir du concept de **qualité** caractérisant l'hétérogénéité de la MO. L'évolution des nutriments tel que le N est étudié à travers l'association de l'élément à la MO et au rapport C : N des décomposeurs. D'un point de vue théorique, la résolution des équations est un succès, mais d'un point de vue expérimental, la définition de la qualité du substrat reste encore difficile à interpréter. Le principe étant qu'à l'état initial, la MO est composée d'un mélange de molécules dotées chacune d'une qualité q correspondant à l'accessibilité des décomposeurs à ce substrat. L'utilisation de la MO par les décomposeurs conduit à une diminution de la qualité du substrat au cours du temps (Figure 25). La dimension verticale du transport de la MO est modélisée par une fonction de vélocité de la MO sans prise en compte des mécanismes responsables de ce mouvement, le modèle s'intéresse seulement aux

conséquences sur la distribution de la MO dans le profil de sol (Bosatta and Agren, 1996). La vélocité est fonction de la molécule, de qualité q , et de la profondeur qui joue sur les facteurs environnementaux. La contrainte majeure dans cette approche réside dans la description de la MO du sol initiale qui est un mélange d'un grand nombre de molécules aux propriétés chimiques et physiques variables.

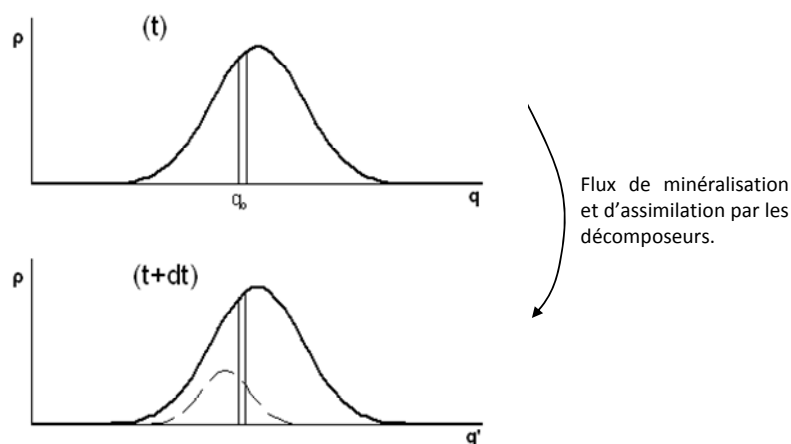


Figure 25 : Evolution au cours du temps de la quantité de l'élément (ρ) dans le substrat dans un intervalle de qualité. Le changement de la distribution de la qualité (transformation de q en q') est dû au passage par la biomasse des décomposeurs.

L'élaboration de modèles continus présente l'avantage d'intégrer des concepts globaux pour permettre la généralisation à différents types de situations. En connaissant l'état initial de la litière qui se dépose au sol, il est possible d'appliquer les équations du modèle continu à différents sites sans un paramétrage complexe. De plus, le pas de temps et la profondeur de sol peuvent être ajustés selon les besoins de l'utilisateur.

3. Données nécessaires à la calibration d'un modèle vertical.

Certaines approches expérimentales sont envisageables pour valider les paramètres du modèle, les vitesses des flux et pour apporter des éléments de comparaison afin de caractériser le cycle du N dans différents sites.

Les **nitrate**s et l'**ammonium** sont les formes solubles du N soumises à l'advection. L'ammonium est préférentiellement prélevé par la végétation et immobilisé dans les complexes organo-minéraux tandis que les nitrates, plus mobiles, migrent dans la solution du sol. Des mesures par **bougies poreuses** installées à différentes profondeurs dans le sol

peuvent être réalisées afin de déterminer les vitesses d'écoulement et les teneurs en N des eaux s'infiltrant dans le sol. L'utilisation d'un **modèle hydrique** permettrait également d'obtenir des informations sur les flux de drainage d'eau à différentes profondeurs dans le sol. Dans le cadre de la thèse de Grégory Van der Heijden (Van der Heijden, 2013), une expérience de multi-marquage isotopique ^{15}N , ^{26}Mg , ^{44}Ca et ^2H a été lancée en 2010. Les résultats d'enrichissement isotopique en ^{15}N n'ont pas encore été analysés mais ils permettront d'apporter des informations sur les vitesses de transfert du N dans le sol couplé au flux de drainage d'eau et sur l'incorporation des nitrates dans le cycle du N. L'écoulement de l'eau en profondeur est facilité par les galeries creusées par la faune du sol et par les chenaux d'anciennes racines. La quantification de la faune présente et de la distribution racinaire peut également fournir des informations sur l'estimation du taux d'advection.

Les mouvements de la faune sont difficiles à quantifier. En se concentrant sur la présence de vers de terre essentiellement, les sites soumis aux flux de **bioturbation** peuvent faire l'objet de mesures destinées à estimer la quantité de matière déplacée par unité de surface. Des mesures de **biomasse** de vers de terre, de la vitesse de formation des **turricules** en conditions contrôlées ainsi que de la teneur en N et ^{15}N des turricules peuvent être envisagées en regard du type de sol, de la végétation et du climat qui influent sur l'activité de la faune mais il s'agit de mesures complexes.

Les **racines** et les **mycorhizes** assurent les fonctions de **prélèvement** du N nécessaire pour la nutrition azotée des arbres mais elles rejettent aussi des ions azotés dans le sol à des endroits différents des lieux de prélèvement. Il a par exemple été mis en évidence une contribution significative des dépôts carbonés issus des racines dans les horizons profonds de sol (Fisher et al., 1994; Rasse et al., 2001). Au vu de la stabilité des profils d'abondance naturelle ^{15}N en profondeur sur tous les sites étudiés (Chapitre 3), les apports de N en profondeur par les racines n'ont pas un rôle prépondérant mais leur contribution au transfert vertical du N est à prendre en compte. Il faut également tenir compte du coefficient de **réallocation** du N des racines fines et de leur **turnover** dans le sol. Dans le modèle Sol-Plante, on considère que les racines fines ont un taux de recyclage d'un an et que le taux de réallocation des grosses racines est équivalent à celui du bois. Un échantillonnage précis de racines de hêtre de différents diamètres et à différentes profondeurs avec des **mesures de biomasses** et de **minéralomasses** permettrait de connaître la distribution racinaire dans le profil de sol et la teneur en N des grosses racines et des racines fines. En réalisant les profils racinaires à

intervalles réguliers, il serait également possible de mesurer le turnover des racines ainsi que la réallocation du N des racines vers l'arbre lors de leur renouvellement.

Les composés minéraux azotés peuvent former des **agrégats** avec des particules de MO et transiter via ces supports. La présence de molécules organiques en profondeur atteste du transport et de la conservation de ces molécules dans le profil de sol. Kaiser et al. (2002) ont en effet mesuré 40 à 50 % de carbone organique provenant de l'horizon organique dans les horizons B et C de deux sols forestiers sous climat tempéré. Les observations minéralogiques ont mis en évidence une relation étroite entre le carbone organique, la MO du sol, l'aluminium et les éléments ferreux. Le mouvement **advectif** des particules solides est difficile à mesurer. Un inventaire des fractions de sol présentes et des **mesures de minéralisation** du N et du ^{15}N dans ces différentes fractions, comme entrepris dans les travaux de Zeller et Dambrine (2011) permettraient d'évaluer la distribution du N dans le sol et la contribution du N dérivé des litières à la formation d'un réservoir de N disponible en fonction de la profondeur.

L'un des acteurs principaux de l'**immobilisation** du N dans le sol est la biomasse microbienne. Sur le court terme, le pouvoir compétiteur des micro-organismes est supérieur à celui des plantes (Johnson, 1992; Schimel and Bennett, 2004; Dannenmann et al., 2009) et leur action participe activement au cycle du N dans le sol. Des mesures de **biomasse microbienne** dans chaque horizon étudié et de l'enrichissement en ^{15}N des micro-organismes à des intervalles de temps couvrant la décennie passée permettraient d'estimer le turnover moyen de la biomasse microbienne pour rendre compte du taux de renouvellement du N de la biomasse microbienne et donc du taux de **recyclage du N** dans le sol. En effet, à la mort des micro-organismes, une partie du N est à nouveau rendue disponible aux autres micro-organismes mais aussi aux plantes qui peuvent alors utiliser le N recyclé.

Chapitre 7 Conclusion générale et perspectives.

1. Conclusion générale.

L'objectif initial de ce travail de thèse était de modéliser de manière simple et robuste le devenir du N issu de la décomposition des litières dans le profil de sol et dans l'arbre pour déterminer la contribution du N des litières à la nutrition des arbres et expliquer les points clés du cycle du N dérivé des litières dans l'écosystème forestier l'échelle de temps décennale.

L'approche isotopique par dépôt de litières enrichies en ^{15}N a été initiée il y a une dizaine d'années dans dix hêtraies en Europe. Trois de ces sites appartiennent au réseau européen NIPHYS/CANIF et sept appartiennent au réseau français Renecofor. Le jeu de données conséquent utilisé dans ce travail de thèse permet donc de se placer dans une gamme de conditions écologiques et biologiques couvrant l'aire de répartition du hêtre.

Les dix sites étudiés ont reçu de la litière enrichie produite à partir du même site, à Puvenelle en Meurthe et Moselle. La pulvérisation d'urée (99.5 % ^{15}N) a été répétée trois années de suite et les litières enrichies ont été récoltées successivement à l'automne. Les litières produites ne contiennent donc pas toutes les mêmes taux de marquage mais la qualité de la litière définie par les teneurs en N, P, Ca et Mg sont identiques. La dynamique du N dérivé des litières dans le sol est donc le fruit d'une combinaison de facteurs qui dépendent des caractéristiques du site et des conditions climatiques, qui déterminent à leur tour la croissance des arbres.

Les mesures de ^{15}N dans l'horizon organique (litière et humus), minéral (0 – 10 cm) et dans les feuilles des arbres au pied desquels la litière enrichie en ^{15}N a été déposée a permis l'élaboration, la calibration et la validation d'un modèle d'utilisation du N des litières par les arbres. Il s'agit d'un modèle discret à quatre compartiments de sol – *Litière*, *Débris*, *Sol 1* et *Sol 2* – couplé à un module Arbre, basé sur les processus de transfert du N dans le sol et dans la végétation fonctionnant à l'échelle de l'arbre individuel. Le modèle permet de suivre le devenir du N issu d'une cohorte de litière sur une décennie, dans le sol et dans l'arbre.

L'étude du profil de distribution du ^{15}N dans le sol (0 – 30 cm), de la dynamique d'incorporation du N dérivé des litières dans les feuilles et la paramétrisation du modèle Sol-Plante a permis de montrer que :

(1) Le N dérivé des litières est peu transféré aux horizons de sol profond (> 10 cm)

sur une décennie. Dans le sol, l'échantillonnage régulier dans le temps des dix sites montre un enrichissement croissant ou un pic d'incorporation qui survient plus ou moins tôt suivant les sites, dans l'horizon de surface (0 – 10 cm) et une incorporation très faible du marqueur en profondeur (10 – 30 cm). Sur les sites Renecofor, le taux de marquage initial était inférieur au taux de marqueur appliqué sur les sites NIPHYS/CANIF (atom % = 0.57 sur le réseau Renecofor et > 2.1 % sur le réseau NIPHYS/CANIF). Le faible taux de marquage peut être à l'origine des discordances mesurées entre les profils naturels et enrichis du sol sur les sites Renecofor. Les profils ^{15}N établis sur les trois sites européens fortement enrichis confirment néanmoins la faible incorporation du marqueur en profondeur sur une décennie (< 15 % en moyenne à Aubure et < 2 % en moyenne à Ebrach et Collelongo) (Chapitre 3). Ce résultat montre que le N dérivé des litières contribue peu à la formation des stocks de N du sol profond à l'échelle de temps décennale.

(2) La stabilisation du N dérivé des litières dans le sol dépend de plusieurs compartiments aux vitesses de recyclage du N différents.

L'ajustement du modèle Sol-Plante n'a été possible qu'avec une structure à trois compartiments de sol en plus de la litière (Chapitre 5). Le N dérivé des litières est minéralisé puis rendu disponible pour l'arbre directement à partir de l'horizon organique ou du recyclage des racines fines (compartiment *Débris*) et à partir des deux compartiments de sol modélisés (*Sol 1* et *Sol 2*). Le N contenu dans les litières transite dans ces compartiments par des processus de transfert biotiques et abiotiques dont le temps moyen de résidence est variable suivant les sites. Le ^{15}N ayant disparu de l'horizon organique au terme de l'expérience, le compartiment *Débris* s'apparente aux produits de décomposition et de minéralisation du N dérivé des litières présents dans le sol, mais dont la disponibilité diffère de celle d'un second réservoir de sol au turnover du N plus rapide que le *Sol 2*, responsable de la séquestration du N dans le sol. Le fonctionnement des deux réservoirs de N du sol peut aussi être interprété selon un point de vue microbien. La présence de micro-organismes différenciés en deux groupes fonctionnels différents a été comparée à des modèles de décomposition simple basés sur le réservoir de MO du sol total pour décrire la décomposition de la MO du sol récalcitrante (Fontaine and Barot, 2005). Les résultats de simulation montrent que la coexistence de deux groupes de tailles et de diversités microbiennes différentes est essentielle pour assurer la

persistance des plantes et des décomposeurs. Un premier groupe microbien, dégradant exclusivement la MO fraîche, et un second groupe microbien, spécialisé dans la décomposition de la MO fraîche et récalcitrante, permettent de contrôler la quantité de nutriments séquestrés ou rendus disponible pour les plantes en fonction des contraintes du milieu. Treseder et al. (2012) soulignent également l'importance de la prise en compte de plusieurs groupes fonctionnels de micro-organismes dans la modélisation de la décomposition de la MO.

- (3) **Le type d'humus renseigne sur le fonctionnement du système sol-plante.** Les types d'humus sont couramment associés à des fonctionnements biologiques du sol typiques : les mull sont caractérisés par une disparition rapide de la matière organique fraîche et un brassage de la MO par la faune entraînant une continuité des horizons organiques et organo-minéraux de surface, tandis que les moder présentent une accumulation de MO dans un horizon organique bien différencié des horizons minéraux plus profonds (Ponge, 2003; Ponge, 2013). L'étude de la cinétique du ^{15}N dans les feuilles (Chapitre 4) précise le lien entre la forme d'humus et la dynamique d'incorporation du N dérivé des litières par les arbres. Sous moder, les arbres présentent un pic d'incorporation abrupte alors que sous mull l'incorporation du ^{15}N dans les feuilles est plus diluée dans le temps. Les arbres sous moder semblent profiter du N dérivé des litières directement à partir de l'horizon organique, grâce aux associations fongiques. Cette tendance est appuyée par les résultats de modélisation (Chapitre 5), par la corrélation entre le temps moyen de résidence du N dans le compartiment *Débris* et le coefficient de transfert entre le réservoir *Débris* et *N disponible* ($1 - h$). Ainsi, plus le temps moyen de résidence du N dans les *Débris* est long, plus l'arbre ira prélever du N depuis cette source. Sous mull, le brassage par la faune ralentit la disponibilité du N issu de la décomposition des litières mais ce mélange prolonge l'accessibilité des arbres au N lors du recyclage microbien ou de la dégradation des agrégats. Dans les sols sous mull, l'excès de ^{15}N augmente continuellement dans l'horizon 0 – 10 cm au cours du temps (Annexe 3). Le ratio entre la surface de prospection racinaire et la surface marquée supérieur à 1 dans le cas de sites possédant un humus de type mull, confirme l'hypothèse d'une homogénéisation du N dérivé des litières dans le sol par rapport aux sols sous moder (Chapitre 5).

- (4) **L'utilisation par l'arbre du N issu de la décomposition des litières est fonction des besoins en N de l'arbre.** La dynamique du ^{15}N mesurée dans les feuilles des arbres témoigne d'une première phase de minéralisation préférentielle du N dérivé des litières et de son utilisation par l'arbre puis de la mise en place de processus de stabilisation du N dans le sol dans un second temps (Chapitre 4). Le N dérivé des litières devient de moins en moins accessible aux végétaux par l'action conjointe de processus physico-chimiques, de l'action de la faune du sol et des micro-organismes qui participent à la formation d'agrégats, emprisonnant de manière réversible le N du sol. La contribution du N dérivé des litières présent dans le sol à la nutrition des arbres (flux de N entre les réservoirs *Sol 1* et *Sol 2* et le réservoir de *N disponible* représenté par le coefficient $(1 - tr)$) est d'autant plus importante que le site est fertile (indice de fertilité à 100 ans (*ho*) grand). Or dans cette étude, les sites fertiles correspondent aux parcelles où les arbres sont les plus jeunes. Les besoins en N des arbres varient en fonction de la productivité mais aussi en fonction de l'âge des arbres. Des arbres jeunes présentent une faible biomasse mais des besoins en N important pour couvrir les besoins liés à la croissance. Ceci est vérifié à Ebrach où le coefficient de transfert entre les réservoirs N de sol et le réservoir de N disponible $(1 - tr)$ du modèle Sol-Plante est le plus élevée (95 %) (Chapitre 5).
- (5) **Quantitativement, le N dérivé des litières d'un âge donné contribue à la nutrition azotée des arbres entre 50 et 70 %.** A partir des résultats de modélisation, la quantité de ^{15}N retrouvé dans l'arbre est exprimée en fonction de la quantité de N total de l'arbre (besoins en N). Selon le modèle Sol-Plante, les besoins en N de l'arbre sont couverts par la réallocation depuis les feuilles, les racines et le bois et par le prélèvement du N du sol, les apports atmosphériques étant négligés. La dynamique temporelle de la contribution du N dérivé des litières montre que la disponibilité du N des litières est maximale entre 4 et 5 ans après le dépôt de la cohorte de litière au sol (Figure 26). Cependant, les simulations montrent que les litières tombées au sol contribuent encore à la nutrition azotée des arbres 10 ans après leur chute. Parallèlement, en milieu agricole où les stocks en N du sol sont inférieurs à ceux des sols forestiers, Munoz et al. (2003) ont montré que seul 18 % de la quantité de ^{15}N appliqué sous forme d'amendement organique enrichi en ^{15}N est retrouvé dans les cultures de maïs après trois ans, la majorité du N appliqué est retrouvée dans le sol ou perdue par volatilisation et dénitrification. A partir des données de simulations, le

bilan ^{15}N montre que le N dérivé des litières s'est accumulé entre 7 et 90 % dans les feuilles des arbres en 18 ans. Les pertes de N hors de l'écosystème sont plus importantes sur les sites à moder que les sites à mull. Le recyclage des litières constitue une part non négligeable de la nutrition azotée des arbres et s'étend au moins sur une décennie.

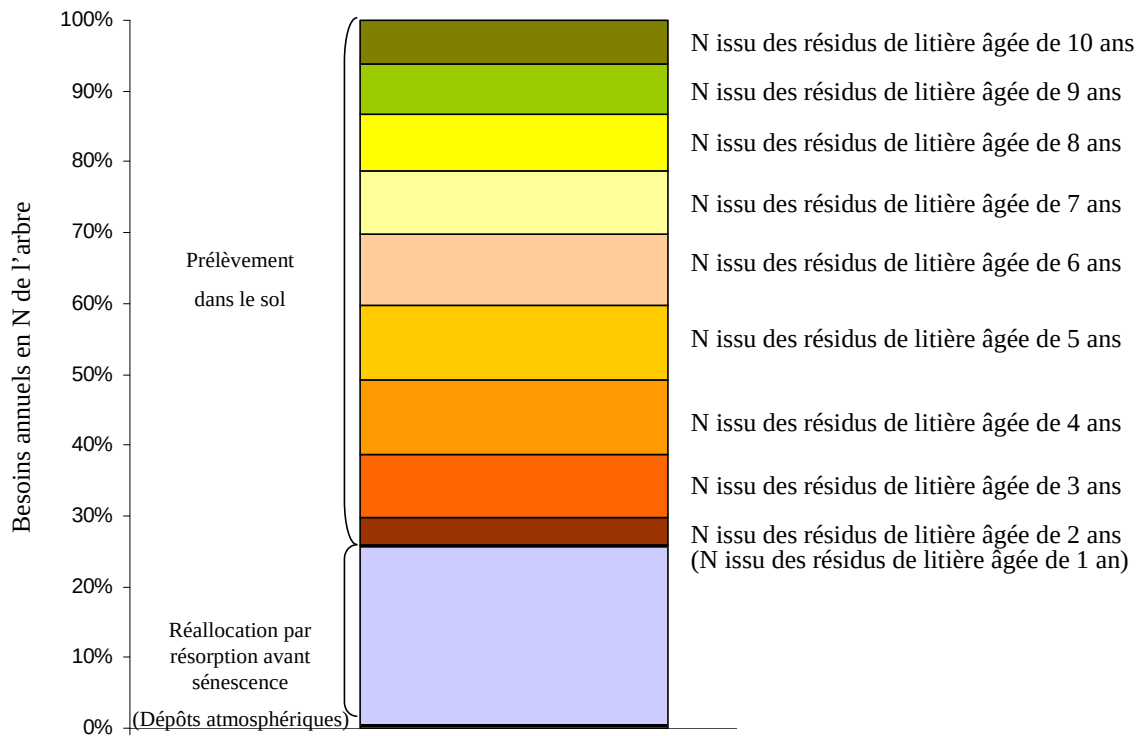


Figure 26 : Sources de N couvrant les besoins annuels de l'arbre. Les besoins annuels sont calculés à partir du modèle Sol-Plante et correspondent à la quantité de N dans les nouvelles feuilles, les racines fines et à la croissance du tronc, des branches et des grosses racines. La source de N via les dépôts atmosphériques est négligée.

(6) **La stabilisation du N dans le sol ne signifie pas une indisponibilité du N pour l'arbre.** Une partie du N dérivé des litières est prélevée par l'arbre tandis qu'une autre partie est transférée au sol où il est immobilisé temporairement dans la biomasse microbienne et de façon plus durable dans les agrégats (Hatton et al., 2012). Cette stabilisation n'est toutefois pas irréversible, en témoigne les fortes valeurs attribuées au coefficient de transfert du N entre le sol (*Sol 1* et *Sol 2*) et le réservoir de N disponible du sol ($1 - tr$) alors que les temps moyens de résidence du N dans le *Sol 2* et dans le sol total (MRT_{eq}) sont longs (Chapitre 5). L'adjectif récalcitrant apposé aux composés du compartiment *Sol 2* est donc à nuancer, suivant l'échelle de temps

considérée. Dans le modèle Sol-Plante, il conviendrait cependant de déterminer dans quelle mesure le coefficient de transfert du N entre le réservoir *Sol 1* et le réservoir de *N disponible* s'apparente à celui entre le réservoir *Sol 2* et le réservoir *N disponible* (coefficient $(1 - tr)$).

Les résultats de ce travail de thèse ont permis de conceptualiser la cinétique du N des litières de hêtres dans l'écosystème forestier à travers l'élaboration d'un modèle sol-plante tout en tenant compte de la spécificité de chaque site. Le fonctionnement biologique des sols sous humus de type mull ou moder s'intègre dans un processus plus complexe du fonctionnement du système sol-plante. S'il est communément admis que les sols sous moder sont moins actifs que les mull, ces sites n'en sont pas forcément moins fertiles en permettant un approvisionnement des arbres en N directement dans les horizons organiques accumulant la MO.

2. Perspectives

Le cycle du N dans l'écosystème forestier est un sujet largement étudié mais nos connaissances sur la dynamique du N des litières, principales sources de N pour les arbres, restent incomplètes. Si les stocks de N augmentent avec la profondeur dans le sol mais que l'enrichissement isotopique suite au marquage des litières persiste en surface, on peut se demander quelle est la contribution du N des litières à la formation de ces stocks, d'autant plus que les arbres sont un puits mineur d'incorporation du N récemment déposée via les litières.

Le cycle du N dans l'écosystème forestier est un système complexe et le modèle Sol-Plante n'a été validé que sur des hêtraies. Or le hêtre est une **essence** opportuniste qui est capable d'adapter son système racinaire aux contraintes du sol (dalle calcaire, réserves en eau, etc.). La transposition de la structure du modèle Sol-Plante à une autre essence permettrait de mieux comprendre le cycle du N mais aussi la définition des termes et paramètres du modèle proposé. Le chêne est par exemple une essence intéressante qui se différencie du fonctionnement du hêtre par l'utilisation des réserves azotées lors de la reprise de croissance, le N nouveau n'étant utilisé qu'après bourgeonnement complet (El Zein et al., 2011a). Ces différences d'allocation nécessiteraient le couplage du modèle Sol-Plante à un modèle éco-physiologique afin d'intégrer l'évolution de la dynamique de la biomasse végétale au cours du

temps. Cela permettrait également de tenir compte de la durée des saisons de végétation et de leur effet sur la croissance des arbres mais aussi sur les stocks de nutriments dans le sol.

Associées à l'exercice de modélisation, des expériences d'**identification et de quantification des flux de la MO** du sol permettraient de mieux caractériser les compartiments du modèle et connaître les flux de transfert du N entre les réservoirs du sol.

Dans le sol, il serait intéressant de complexifier le modèle Sol-Plante par la modélisation du devenir du N dans le **profil de sol** comme évoquée dans le Chapitre 6. La prise en compte de plusieurs horizons de sol permettrait d'apporter des éléments de réponse sur le devenir du N en profondeur, en fonction du type de sol et de son fonctionnement.

La combinaison d'un modèle éco-physiologique avec prise en compte du profil de sol dans l'étude de la dynamique du N des litières dans l'écosystème forestier serait un atout dans la compréhension des systèmes dans le contexte de changement climatique actuel. En effet, l'augmentation de la production de biomasse en forêt due à l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'atmosphère n'est rendue possible que par un stock de N dans le sol suffisant. Sur le long terme, le renouvellement de ces stocks par l'apport des litières est donc à définir. Des mesures d'utilisation du N des litières en conditions contrôlées d'augmentation du CO₂ ambiant par exemple, permettraient de tester divers **scénarii** sur le fonctionnement du modèle.

Références

- Agren, G., Bosatta, E., Magill, A.H., 2001. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition (vol 128, pg 94, 2001). *Oecologia* 128, 464-464.
- Agren, G.I., Bosatta, E., 1996. Quality: A bridge between theory and experiment in soil organic matter studies. *Oikos* 76, 522-528.
- Agren, G.I., Bosatta, E., 1998. Theoretical ecosystem ecology - understanding element cycles.
- Akkal-Corfini, N., Morvan, T., Menasseri-Aubry, S., Bissuel-Bélaygue, C., Poulain, D., Orsini, F., Leterme, P., 2009. Nitrogen mineralization, plant uptake and nitrate leaching following the incorporation of (15N)-labeled cauliflower crop residues (*Brassica oleracea*) into the soil: a 3-year lysimeter study. *Plant and Soil* 328, 17-26.
- Amundson, R., Austin, A.T., Schuur, E.A.G., Yoo, K., Matzek, V., Kendall, C., Uebersax, A., Brenner, D., Baisden, W.T., 2003. Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles* 17, 1031.
- Andrianarisoa, K.S., Zeller, B., Dupouey, J.L., Dambrine, E., 2009. Comparing indicators of N status of 50 beech stands (*Fagus sylvatica* L.) in northeastern France. *Forest Ecology and Management* 257, 2241-2253.
- Assman, E., 1970. The principles of forest yield study. *Studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands*.
- Barber, S.A., 1984. Soil nutrient and bioavailability - A mecanistic approach, 398 pp.
- Bastien, Y., 2000. Sylviculture du hêtre. ENGREF, centre de Nancy.
- Becker, M., Coplen, T., 2001. Use of deuterated water as a conservative artificial groundwater tracer. *Hydrogeology Journal* 9, 512-516.
- Berg, B., 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 13-22.
- Bergstrom, L., Johnsson, H., Torstensson, G., 1991. Simulation of soil nitrogen dynamics using the SOILN model. *Fertilizer research* 27, 181-188.

- Bernier, N., Ponge, J.F., 1994. Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* 26, 183-220.
- Bernoux, M., Cerri, C.C., Neill, C., de Moraes, J.F.L., 1998. The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. *Geoderma* 82, 43-58.
- Bimuller, C., Naumann, P.S., Buegger, F., Dannenmann, M., Zeller, B., von Lutzow, M., Kogel-Knabner, I., 2013. Rapid transfer of ^{15}N from labeled beech leaf litter to functional soil organic matter fractions in a Rendzic Leptosol. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 323-331.
- Binkley, D., Sollins, P., McGill, W.B., 1985. Natural Abundance of Nitrogen-15 as a Tool for Tracing Alder-Fixed Nitrogen¹. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 49, 444-447.
- Blumfield, T.J., Xu, Z., Mathers, N.J., Saffigna, P.G., 2004. Decomposition of nitrogen-15 labeled hoop pine harvest residues in subtropical Australia. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 1751-1761.
- Boerner, R.E.J., 1984. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of applied ecology* 21, 1029-1040.
- Bonito, G.M., Coleman, D.C., Haines, B.L., Cabrera, M.L., 2003. Can nitrogen budgets explain differences in soil nitrogen mineralization rates of forest stands along an elevation gradient? *Forest Ecology and Management* 176, 563-574.
- Bonneau, M., 1995. Fertilisation des forêts dans les pays tempérés.
- Bosatta, E., Agren, G.I., 1985. Theoretical analysis of decomposition of heterogeneous substrates. *Soil Biology and Biochemistry* 17, 601-610.
- Bosatta, E., Agren, G.I., 1991. Theoretical-Analysis of Carbon and Nutrient Interactions in Soils under Energy-Limited Conditions. *Soil Science Society of America Journal* 55, 728-733.
- Bosatta, E., Agren, G.I., 1996. Theoretical analyses of carbon and nutrient dynamics in soil profiles. *Soil Biology & Biochemistry* 28, 1523-1531.
- Bosatta, E., Agren, G.I., 2003. Exact solutions to the continuous-quality equation for soil organic matter turnover. *Journal of Theoretical Biology* 224, 97-105.
- Bossel, H., 1996. treedyn3 forest simulation model. *Ecological Modelling* 90, 187-227.
- Bostrom, B., Comstedt, D., Ekblad, A., 2007. Isotope fractionation and ^{13}C enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter. *Oecologia* 153, 89-98.

- Braakhekke, M.C., Beer, C., Hoosbeek, M.R., Reichstein, M., Kruijt, B., Schrumpf, M., Kabat, P., 2011. SOMPROF: A vertically explicit soil organic matter model. *Ecological Modelling* 222, 1712-1730.
- Brandstatter, C., Keiblinger, K., Wanek, W., Zechmeister-Boltenstern, S., 2013. A closeup study of early beech litter decomposition: potential drivers and microbial interactions on a changing substrate. *Plant and Soil*, 1-16.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.-M., Meynard, J.-M., Delecolle, R., 1998. STICS - A generic model for the simulation of crops and their water and N balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomic* 18, 311-346.
- Bruijn, A.G., Butterbach-Bahl, K., 2010. Linking carbon and nitrogen mineralization with microbial responses to substrate availability - The DECONIT model. *Plant and Soil* 328, 271-290.
- Caner, L., Zeller, B., Dambrine, E., Ponge, J.F., Chauvat, M., Llanque, C., 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil Biology & Biochemistry* 36, 1861-1872.
- Carreiro, M.M., Sinsabaugh, R.L., Repert, D.A., Parkhurst, D.F., 2000. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology* 81, 2359-2365.
- Cesarz, S., Fender, A.-C., Beyer, F., Valtanen, K., Pfeiffer, B., Gansert, D., Hertel, D., Polle, A., Daniel, R., Leuschner, C., Scheu, S., 2013. Roots from beech (*Fagus sylvatica* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) differentially affect soil microorganisms and carbon dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 61, 23-32.
- Chamberlain, P.M., McNamara, N.P., Chaplow, J., Stott, A.W., Black, H.I.J., 2006. Translocation of surface litter carbon into soil by Collembola. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 2655-2664.
- Charru, M., Seynave, I., Morneau, F., Bontemps, J.D., 2010. Recent changes in forest productivity: An analysis of national forest inventory data for common beech (*Fagus sylvatica* L.) in North-Eastern France. *Forest Ecology and Management* 260, 864-874.
- Chen, C.R., Xu, Z.H., 2005. Soil carbon and nitrogen pools and microbial properties in a 6-year-old slash pine plantation of subtropical Australia: impacts of harvest residue management. *Forest Ecology and Management* 206, 237-247.

Cheng, L., Fuchigami, L.H., 2002. Growth of young apple trees in relation to reserve nitrogen and carbohydrates. *Tree Physiology* 22, 1297-1303.

Cleveland, C.C., Townsend, A.R., Schimel, D.S., Fisher, H., Howarth, R.W., Hedin, L.O., Perakis, S.S., Latty, E.F., Von Fischer, J.C., Elseroad, A., Wasson, M.F., 1999. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles* 13, 623-645.

Clinton, P.W., Mead, D.J., 1994a. Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. II. Trends in plant and soil processes. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 889-896.

Clinton, P.W., Mead, D.J., 1994b. Competition for nitrogen between *Pinus radiata* and pasture. I. Recovery of ¹⁵N after one growing season. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 882-888.

Clough, A., Skjemstad, J.O., 2000. Physical and chemical protection of soil organic carbon in three agricultural soils with different contents of calcium carbonate. *Soil Research* 38, 1005-1016.

Comins, H.N., McMurtrie, R.E., 1993. Long-term response of nutrient-limited forests to CO₂ enrichment: equilibrium behavior of plant-soil models. *Ecological Applications* 3, 666-681.

Compton, J.E., Boone, R.D., 2002. Soil nitrogen transformations and the role of light fraction organic matter in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 933-943.

Corbeels, M., McMurtrie, R.E., Pepper, D.A., O'Connell, A.M., 2005. A process-based model of nitrogen cycling in forest plantations: Part II. Simulating growth and nitrogen mineralisation of *Eucalyptus globulus* plantations in south-western Australia. *Ecological Modelling* 187, 449-474.

Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V., Westoby, M., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* 11, 1065-1071.

Couteaux, M.M., Bottner, P., Berg, B., 1995. Litter Decomposition, Climate and Litter Quality. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 63-66.

Croisé, L., Ulrich, E., Duplat, P., Jaquet, O., 2002. RENECOFOR - Deux approches indépendantes pour l'estimation de la cartographie des dépôts atmosphériques totaux hors couvert forestier sur le territoire français., 102.

d'Annunzio, R., Zeller, B., Nicolas, M., Dhote, J.F., Saint-Andre, L., 2008. Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter: Combining quality theory and N-15 labelling experiments. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 322-333.

Dannenmann, M., Simon, J., Gasche, R., Holst, J., Naumann, P.S., Kogel-Knabner, I., Knicker, H., Mayer, H., Schloter, M., Pena, R., Polle, A., Rennenberg, H., Papen, H., 2009. Tree girdling provides insight on the role of labile carbon in nitrogen partitioning between soil microorganisms and adult European beech. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1622-1631.

Dawson, T.E., Mambelli, S., Plamboeck, A.H., Templer, P.H., Tu, K.P., 2002. Stable isotopes in plant ecology. *Annual review ecological systems* 33, 507-559.

de Dieu Nzila, J., Bouillet, J.-P., Laclau, J.-P., Ranger, J., 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in Eucalyptus plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* 171, 209-221.

Dhôte, J.F., 1990. Modèles de la dynamique des peuplements forestiers: articulation entre les niveaux de l'arbre et du peuplement. Application à la sylviculture des hêtraies. Université Claude Bernard, Lyon, p. 256 pp.

Dhôte, J.F., 1994. Hypotheses about competition for light and water in even-aged common beech (*Fagus sylvatica*). *Forest Ecology and Management* 69, 219-232.

Dhôte, J.F., 1996. A model of even-aged beech stands productivity with process-based interpretations. *Ann. For. Sci.* 53, 1-20.

Dhôte, J.F., 1999. Compétition entre classes sociales chez le chêne sessile et le hêtre. *Revue forestière française* 2, 309-325.

Dighton, J., Helmisaari, H.S., Maghirang, M., Smith, S., Malcolm, K., Johnson, W., Quast, L., Lallier, B., Gray, D., Setälä, H., Starr, M., Luiro, J., Kukkola, M., 2012. Impacts of forest post thinning residues on soil chemistry, fauna and roots: Implications of residue removal in Finland. *Applied Soil Ecology* 60, 16-22.

Dijkstra, J.P.M., Reinds, G.J., Kros, H., Berg, B., de Vries, W., 2009. Modelling soil carbon sequestration of intensively monitored forest plots in Europe by three different approaches. *Forest Ecology and Management* 258, 1780-1793.

- Dijkstra, P., Ishizu, A., Doucett, R., Hart, S.C., Schwartz, E., Menyailo, O.V., Hungate, B.A., 2006. ^{13}C and ^{15}N natural abundance of the soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 3257-3266.
- Dijkstra, P., LaViolette, C.M., Coyle, J.S., Doucett, R.R., Schwartz, E., Hart, S.C., Hungate, B.A., 2008. ^{15}N enrichment as an integrator of the effects of C and N on microbial metabolism and ecosystem function. *Ecology Letters* 11, 389-397.
- Dorr, N., Kaiser, K., Mikutta, R., Guggenberger, G., 2010. Slow response of soil organic matter to the reduction in atmospheric nitrogen deposition in a Norway spruce forest. *Global Change Biology* 16, 2990-3003.
- Dupouey, J.-L., Thimonier, A., Lefèvre, Y., Le Tacon, F., Bonneau, M., Dambrine, E., Poszwa, A., Landmann, G., 1998. Desaturation et enrichissement en azote des sols forestiers du nord-est de la France au cours des dernières décennies. *Revue forestière française* 50, 391-402.
- Dyckmans, J., Flessa, H., Polle, A., Beese, F., 2000. The Effect of Elevated $[\text{CO}_2]$ on Uptake and Allocation of ^{13}C and ^{15}N in Beech (*Fagus sylvatica* L.) during Leafing. *Plant Biology* 2, 113-120.
- Dyckmans, J., Flessa, H., 2001. Influence of tree internal N status on uptake and translocation of C and N in beech: a dual ^{13}C and ^{15}N labeling approach. *Tree Physiology* 21, 395-401.
- Dyckmans, J., Flessa, H., 2002. Influence of tree internal nitrogen reserves on the response of beech (*Fagus sylvatica*) trees to elevated atmospheric carbon dioxide concentration. *Tree Physiology* 22, 41-49.
- EEA, 2013. European Union emission inventory report - 1990-2011 under the UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution (LRTAP). 10, 142 pp.
- Eickenscheidt, N., Brumme, R., 2013. Contribution of ^{15}N -labelled leaf litter to N turnover, nitrous oxide emissions and N sequestration in a beech forest during eleven years. *Plant and Soil* 362, 67-77.
- El Zein, R., Breda, N., Gerant, D., Zeller, B., Maillard, P., 2011a. Nitrogen sources for current-year shoot growth in 50-year-old sessile oak trees: an in situ (^{15}N) labeling approach. *Tree Physiology* 31, 1390-1400.
- El Zein, R., Maillard, P., Breda, N., Marchand, J., Montpied, P., Gerant, D., 2011b. Seasonal changes of C and N non-structural compounds in the stem sapwood of adult sessile oak and beech trees. *Tree Physiology*.

Elhani, S., Lema, B.F.n., Zeller, B., Brechet, C., Guehl, J.-M., Dupouey, J.-L., 2003. Inter-annual mobility of nitrogen between beech rings: a labelling experiment. *Ann. For. Sci.* 60, 503-508.

Epron, D., Bahn, M., Derrien, D., Lattanzi, F.A., Pumpanen, J., Gessler, A., Hogberg, P., Maillard, P., Dannoura, M., Gerant, D., Buchmann, N., 2012. Pulse-labelling trees to study carbon allocation dynamics: a review of methods, current knowledge and future prospects. *Tree Physiology* 32, 776-798.

Fahey, T., Yavitt, J., Sherman, R., Groffman, P., Fisk, M., Maerz, J., 2011. Transport of Carbon and Nitrogen Between Litter and Soil Organic Matter in a Northern Hardwood Forest. *Ecosystems* 14, 326-340.

Fanin, N., Fromin, N., Buatois, B., Hättenschwiler, S., 2013. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter–microbe system. *Ecology Letters* 16, 764-772.

FAO, 2012. Situation des forêts du monde 2012. <http://www.fao.org/docrep/016/i3010f/i3010f00.htm>.

Ferretti, M., Marchetto, A., Arisci, S., Bussotti, F., Calderisi, M., Carnicelli, S., Cecchini, G., Fabbio, G., Bertini, G., Matteucci, G., De Cinti, B., Salvati, L., Pompei, E., 2014. On the tracks of Nitrogen deposition effects on temperate forests at their southern European range – an observational study from Italy. *Global Change Biology*, n/a-n/a.

Finzi, A.C., Norby, R.J., Calfapietra, C., Gallet-Budynek, A., Gielen, B., Holmes, W.E., Hoosbeek, M.R., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Kubiske, M.E., Ledford, J., Liberloo, M., Oren, R., Polle, A., Pritchard, S., Zak, D.R., Schlesinger, W.H., Ceulemans, R., 2007. Increases in nitrogen uptake rather than nitrogen-use efficiency support higher rates of temperate forest productivity under elevated CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 14014-14019.

Fisher, M.J., Rao, I.M., Ayarza, M.A., Lascano, C.E., Sanz, J.I., Thomas, R.J., Vera, R.R., 1994. Carbon storage by introduced deep-rooted grasses in the South American savannas. *Nature* 371, 236-238.

Fontaine, S., Barot, S., 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters* 8, 1075-1087.

Fontaine, S., Barot, S., Barre, P., Bdioui, N., Mary, B., Rumpel, C., 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* 450, 277-U210.

Fotelli, M., Rienks, M., Rennenberg, H., Gessler, A., 2004. Climate and forest management affect 15N-uptake, N balance and biomass of European beech seedlings. *Trees* 18, 157-166.

Franko, U., Oelschlagel, B., Schenk, S., 1995. Simulation of temperature-, water- and nitrogen dynamics using the model CANDY. *Ecological Modelling* 81, 213-222.

Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Vorosmarty, C.J., 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70, 153-226.

Ganry, F., Dommergues, Y., 1995. Arbres fixateurs d'azote: champ ouvert pour la recherche. *Agriculture et Développement* 7, 1-18.

Garkoti, S.C., Singh, S.P., 1995. Variation in net primary productivity and biomass of forests in the high mountains of Central Himalaya. *Journal of Vegetation Science* 6, 23-28.

Genet, A., Wernsdorfer, H., Jonard, M., Pretzsch, H., Rauch, M., Ponette, Q., Nys, C., Legout, A., Ranger, J., Vallet, P., Saint-André, L., 2011. Ontogeny partly explains the apparent heterogeneity of published biomass equations for *Fagus sylvatica* in central Europe. *Forest Ecology and Management* 261, 1188-1202.

Gerber, S., Hedin, L.O., Oppenheimer, M., Pacala, S.W., Shevliakova, E., 2010. Nitrogen cycling and feedbacks in a global dynamic land model. *Global Biogeochemical Cycles* 24.

Gessler, A., Rienks, M., Rennenberg, H., 2000. NH₃ and NO₂ fluxes between beech trees and the atmosphere – correlation with climatic and physiological parameters. *New Phytologist* 147, 539-560.

Gessler, A., Rienks, M., Rennenberg, H., 2002. Stomatal uptake and cuticular adsorption contribute to dry deposition of NH₃ and NO₂ to needles of adult spruce (*Picea abies*) trees. *New Phytologist* 156, 179-194.

Gessler, A., Keitel, C., Nahm, M., Rennenberg, H., 2004. Water Shortage Affects the Water and Nitrogen Balance in Central European Beech Forests. *Plant Biology* 6, 289-298.

Gholz, H.L., Wedin, D.A., Smitherman, S.M., Harmon, M.E., Parton, W.J., 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6, 751-765.

Gignoux, J., House, J., Hall, D., Masse, D., Nacro, H.B., Abbadie, L., 2001. Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition: the SOMKO model. *Global Ecology and Biogeography* 10, 639-660.

Gobat, J.M., Aragno, M., Matthey, W., 1998. Le sol vivant - Base de pédologie et biologie des sols. 525 pp.

- Goransson, H., Wallander, H., Ingerslev, M., Rosengren, U., 2006. Estimating the relative nutrient uptake from different soil depths in *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. *Plant and Soil* 286, 87-97.
- Goransson, H., Ingerslev, M., Wallander, H., 2008. The vertical distribution of N and K uptake in relation to root distribution and root uptake capacity in mature *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* stands. *Plant and Soil* 306, 129-137.
- Gordon, W.S., Jackson, R.B., 2000. Nutrient concentration in fine roots. *Ecology* 81, 275-280.
- Gruber, N., Galloway, J.N., 2008. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature* 451, 293-296.
- Guo, C., Dannenmann, M., Gasche, R., Zeller, B., Papen, H., Polle, A., Rennenberg, H., Simon, J., 2012. Preferential use of root litter compared to leaf litter by beech seedlings and soil microorganisms. *Plant and Soil*, 1-16.
- Guo, C., Simon, J., Gasche, R., Naumann, P.S., Bimuller, C., Pena, R., Polle, A., Kogel-Knabner, I., Zeller, B., Rennenberg, H., Dannenmann, M., 2013. Minor contribution of leaf litter to N nutrition of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings in a mountainous beech forest of Southern Germany. *Plant and Soil*, 1-12.
- Hagedorn, F., Maurer, S., Bucher, J.B., Siegwolf, R.T.W., 2005. Immobilization, stabilization and remobilization of nitrogen in forest soils at elevated CO₂: a N-15 and C-13 tracer study. *Global Change Biology* 11, 1816-1827.
- Handley, L.L., Scrimgeour, C.M., 1997. Terrestrial plant ecology and ¹⁵N natural abundance: the present limits to interpretation for uncultivated systems with original data from a Scottish old field. *Advances in ecological research* 27, 133-199.
- Hart, S.C., Nason, G.E., Myrold, D.D., Perry, D.A., 1994. Dynamics of Gross Nitrogen Transformations in an Old-Growth Forest: The Carbon Connection. *Ecology* 75, 880-891.
- Hatton, P.-J., Kleber, M., Zeller, B., Moni, C., Plante, A., Townsend, K., Gelhaye, L., Lajtha, K., Derrien, D., 2012. Transfer of litter-derived N to soil mineral-organic associations: Evidence from decadal ¹⁵N tracer experiment. *Organic Geochemistry*.
- Helmisaari, H.-S., Makkonen, K., Kellomaki, S., Valtonen, E., Malkonen, E., 2002. Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management* 165, 317-326.

Hergoualc'h, K., Harmand, J.-M., Cannavo, P., Skiba, U., Oliver, R., Hénault, C., 2009. The utility of process-based models for simulating N₂O emissions from soils: A case study based on Costa Rican coffee plantations. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 2343-2355.

Hobbie, E.A., Macko, S.A., H. Shugart, H., 1998. Patterns in N dynamics and N isotopes during primary succession in Glacier Bay, Alaska. *Chemical Geology* 152, 3-11.

Hobbie, E.A., Werner, R.A., 2004. Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C₃ and C₄ plants: a review and synthesis. *New Phytologist* 161, 371-385.

Hogberg, P., Hagbom, L., Schinkel, H., Hogberg, M., Johannisson, C., Wallmark, H., 1996. ¹⁵N abundance of surface soils, roots and mycorrhizas in profiles of European forest soils. *Oecologia* 108, 207-214.

Hogberg, P., 1997. ¹⁵N natural abundance in soil-plant systems. *New Phytologist* 137, 179-203.

Hungate, B.A., Dukes, J.S., Shaw, M.R., Luo, Y., Field, C.B., 2003. Nitrogen and Climate Change. *Science* 302, 1512-1513.

Ignatova, N., Dambrine, E., 2000. Canopy uptake of N deposition in spruce (*Picea abies* L. Karst) stands. *Ann. For. Sci.* 57, 113-120.

IPCC, 2007. Contribution of working group to the fourth assessment report of intergovernmental panel on climate change.

Iversen, C.M., 2010. Digging deeper: fine-root responses to rising atmospheric CO₂ concentration in forested ecosystems. *New Phytologist* 186, 346-357.

Jabiol, B., Brêthes, A., Ponge, J.F., Toutain, F., Brun, J.J., 1995. L'humus sous toutes ses formes. 63p.

Jabiol, B., Höltermann, A., Gégout, J.C., Ponge, J.F., Brêthes, A., 2000. Typologie des formes d'humus peu actives: validation par des critères macro- et micromorphologiques, biologiques et chimiques. *Etude et Gestion des Sols* 7, 133-154.

Jacob, M., Viedenz, K., Polle, A., Thomas, F.M., 2010. Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*). *Oecologia* 164, 1083-1094.

Janssens, I.A., Dieleman, W., Luyssaert, S., Subke, J.A., Reichstein, M., Ceulemans, R., Ciais, P., Dolman, A.J., Grace, J., Matteucci, G., Papale, D., Piao, S.L., Schulze, E.D., Tang, J., Law, B.E., 2010. Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geosci* 3, 315-322.

Jeuffroy, M.H., Recous, S., 1999. Azodyn: a simple model simulating the date of nitrogen deficiency for decision support in wheat fertilization. *European Journal of Agronomy* 10, 129-144.

Jingguo, W., Bakken, L.R., 1997. Competition for nitrogen during decomposition of plant residues in soil: Effect of spatial placement of N-rich and N-poor plant residues. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 153-162.

Johnson, D.W., 1992. Nitrogen Retention in Forest Soils. *J. Environ. Qual.* 21, 1-12.

Johnson, D.W., 2006. Progressive N limitation in forests: Review and implications for long-term responses to elevated CO₂. *Ecology* 87, 64-75.

Jonard, M., Caignet, I., Ponette, Q., Nicolas, M., 2013. Evolution du carbone des sols forestiers de France - Détection et quantification à partir des données mesurées sur le réseau RENECOFOR, In: ONF (Ed.), pp. 1-52.

Jones, D.L., Healey, J.R., Willett, V.B., Farrar, J.F., Hodge, A., 2005. Dissolved organic nitrogen uptake by plants an important N uptake pathway? *Soil Biology and Biochemistry* 37, 413-423.

Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Dambrine, É., Ranger, J., Zeller, B., Bienaimé, S., 2004. N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. *Biogeochemistry* 69, 241-262.

Kaiser, K., Eusterhues, K., Rumpel, C., Guggenberger, G., Kögel-Knabner, I., 2002. Stabilization of organic matter by soil minerals — investigations of density and particle-size fractions from two acid forest soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165, 451-459.

Kammer, A., Hagedorn, F., 2011. Mineralisation, leaching and stabilisation of ¹³C-labelled leaf and twig litter in a beech forest soil. *Biogeosciences* 8, 2195-2208.

Kennedy, F., Pitman, R., 2004. Factors affecting the nitrogen status of soils and ground flora in Beech woodlands. *Forest Ecology and Management* 198, 1-14.

Koeniger, P., Leibundgut, C., Link, T., Marshall, J.D., 2010. Stable isotopes applied as water tracers in column and field studies. *Organic Geochemistry* 41, 31-40.

Korsaeth, A., Molstad, L., Bakken, L.R., 2001. Modelling the competition for nitrogen between plants and microflora as a function of soil heterogeneity. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 215-226.

Kreutzer, K., Butterbach-Bahl, K., Rennenberg, H., Papen, H., 2009. The complete nitrogen cycle of an N-saturated spruce forest ecosystem. *Plant Biology* 11, 643-649.

Lajtha, K., Klein, M., 1988. The effect of varying nitrogen and phosphorus availability on nutrient use by *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub. *Oecologia* 75, 348-353.

Le Goff, N., Ottorini, J.-M., 2001. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. *Annals of Forest Science* 58, 1-13.

Le Moguedec, G., Dhôte, J.-F., 2012. Fagacées: a tree-centered growth and yield model for sessile oak (*Quercus petraea* L.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Forest Science* 69, 257-269.

Lebourgeois, F., Jabiol, B., 2002. Enracinements comparés du chêne sessile, du chêne pédonculé et du hêtre. *Réflexions sur l'autécologie des essences. Revue forestière française* 1, 17-42.

Lebourgeois, F., Breda, N., Ulrich, E., Granier, A., 2005. Climate-tree-growth relationships of European beech (*Fagus sylvatica* L.) in the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Trees-Structure and Function* 19, 385-401.

Leitner, S., Wanek, W., Wild, B., Haemmerle, I., Kohl, L., Keiblinger, K.M., Zechmeister-Boltenstern, S., Richter, A., 2012. Influence of litter chemistry and stoichiometry on glucan depolymerization during decomposition of beech (*Fagus sylvatica* L.) litter. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 174-187.

Li, C.S., 2000. Modeling Trace Gas Emissions from Agricultural Ecosystems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 58, 259-276.

Lin, B.L., Sakoda, A., Shibasaki, R., Goto, N., Suzuki, M., 2000. Modelling a global biogeochemical nitrogen cycle in terrestrial ecosystems. *Ecological Modelling* 135, 89-110.

Mangenot, F., 1980. Les litières forestières - Signification écologique et pédologique. *Revue forestière française* 32, 339-355.

Manzoni, S., Porporato, A., 2009. Soil carbon and nitrogen mineralization: Theory and models across scales. *Soil Biology & Biochemistry* 41, 1355-1379.

Manzoni, S., Pineiro, G., Jackson, R.B., Jobbagy, E.G., Kim, J.H., Porporato, A., 2012. Analytical models of soil and litter decomposition: Solutions for mass loss and time-dependent decay rates. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 66-76.

Marc, V., Robinson, M., 2004. Application of the deuterium tracing method for the estimation of tree sap flow and stand transpiration of a beech forest (*Fagus silvatica* L.) in a mountainous Mediterranean region. *Journal of Hydrology* 285, 248-259.

Mariotti, A., Pierre, D., Vedy, J.C., Bruckert, S., Guillemot, J., 1980. The abundance of natural nitrogen 15 in the organic matter of soils along an altitudinal gradient (chablais, haute savoie, France). CATENA 7, 293-300.

Mayer, D.G., Butler, D.G., 1993. Statistical validation. Ecological Modelling 68, 21-32.

McKinley, D.C., Romero, J.C., Hungate, B.A., Drake, B.G., Megonigal, J.P., 2009. Does deep soil N availability sustain long-term ecosystem responses to elevated CO₂? Global Change Biology 15, 2035-2048.

Meier, I.C., Leuschner, C., Hertel, D., 2005. Nutrient return with leaf litter fall in *Fagus sylvatica* forests across a soil fertility gradient. Plant Ecology 177, 99-112.

Melillo, J.M., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Moore, B., Vorosmarty, C.J., Schloss, A.L., 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. Nature 363, 234-240.

Merino, A., Balboa, M.A., Rodriguez Soalleiro, R., Gonzalez, J.G.A., 2005. Nutrient exports under different harvesting regimes in fast-growing forest plantations in southern Europe. Forest Ecology and Management 207, 325-339.

Millard, P., Proe, M.F., 1993. Nitrogen uptake, partitioning and internal cycling in *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. as influenced by nitrogen supply. New Phytologist 125, 113-119.

Millard, P., 1996. Ecophysiology of the internal cycling of nitrogen for tree growth. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 159, 1-10.

Millard, P., Hester, A., Wendler, R., Baillie, G., 2001. Interspecific defoliation responses of trees depend on sites of winter nitrogen storage. Functional Ecology 15, 535-543.

Millard, P., Grelet, G.-a., 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. Tree Physiology 30, 1083-1095.

Millett, J., Millard, P., Hester, A.J., McDonald, A.J.S., 2005. Do competition and herbivory alter the internal nitrogen dynamics of birch saplings? New Phytologist 168, 413-422.

Mokany, K., Raison, R.J., Prokushkin, A.S., 2006. Critical analysis of root : shoot ratios in terrestrial biomes. Global Change Biology 12, 84-96.

Mortland, M.M., Wolcott, A.R., 1965. Sorption of Inorganic Nitrogen Compounds by Soil Materials, In: Bartholomew, W.V., Clark, F.E. (Eds.), Soil Nitrogen. American Society of Agronomy, pp. 150-197.

- Mueller, C., Bruggemann, N., Pritsch, K., Stoelken, G., Gayler, S., Winkler, J.B., Kogel-Knabner, I., 2009. Initial differentiation of vertical soil organic matter distribution and composition under juvenile beech (*Fagus sylvatica* L.) trees. *Plant and Soil* 323, 111-123.
- Munoz, G.R., Powell, J.M., Kelling, K.A., 2003. Nitrogen Budget and Soil N Dynamics after Multiple Applications of Unlabeled or ¹⁵Nitrogen-Enriched Dairy Manure. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 67, 817-825.
- Nacry, P., Bouguyon, E.o., Gojon, A., 2013. Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource. *Plant and Soil*, 1-29.
- Nadelhoffer, K.J., Fry, B., 1988. Controls on natural nitrogen-15 and carbon-13 abundances in Forest soil organic matter. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52, 1633-1640.
- Nadelhoffer, K.J., Emmett, B.A., Gundersen, P., Kjonaas, O.J., Koopmans, C.J., Schleppi, P., Tietema, A., Wright, R.F., 1999. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature* 398, 145-148.
- Nadelhoffer, K.J., Colman, B.P., Currie, W.S., Magill, A., Aber, J.D., 2004. Decadal-scale fates of ¹⁵N tracers added to oak and pine stands under ambient and elevated N inputs at the Harvard Forest (USA). *Forest Ecology and Management* 196, 89-107.
- Nicolas, M., Zeller, B., Dambrine, E., Bienaimé, S., Ulrich, E., 2006. Etude isotopique du devenir de l'azote des litières dans les sols de six hêtraies du réseau RENECOFOR. *Etude et Gestion des Sols* 13, 33-51.
- Olson, J.S., 1963. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology* 44, 322-331.
- Parfitt, R.L., Salt, G.J., Saggat, S., 2001. Post-harvest residue decomposition and nitrogen dynamics in *Pinus radiata* plantations of different N status. *Forest Ecology and Management* 154, 55-67.
- Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V., Ojima, D.S., 1987. Analysis of Factors Controlling Soil Organic Matter Levels in Great Plains Grasslands¹. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 51, 1173-1179.
- Peaucelle, M., 2011. Time trends in forest litterfall production and relationships with environmental changes: An explanatory approach on data collected from 1995 to 2007 in the RENECOFOR monitoring network., 29 pp.
- Pena, R., Tejedor, J., Zeller, B., Dannenmann, M., Polle, A., 2013. Interspecific temporal and spatial differences in the acquisition of litter-derived nitrogen by ectomycorrhizal fungal assemblages. *New Phytologist* 199, 520-528.

Picard, N., Saint-Andre, L., Henry, M., 2012. Manuel de construction d'équations allométriques pour l'estimation du volume et la biomasse des arbres: de la mesure de terrain à la prédiction., 222 pp.

Ponge, J.-F., 2013. Plant-soil feedbacks mediated by humus forms: A review. *Soil Biology and Biochemistry* 57, 1048-1060.

Ponge, J.-F.o., Chevalier, R., 2006. Humus Index as an indicator of forest stand and soil properties. *Forest Ecology and Management* 233, 165-175.

Ponge, J.F., Delhay, L., 1995. The Heterogeneity of Humus Profiles and Earthworm Communities in a Virgin Beech Forest. *Biology and Fertility of Soils* 20, 24-32.

Ponge, J.F., Arpin, P., Sondag, F., Delecour, F., 1997. Soil fauna and site assessment in beech stands of the Belgian Ardennes. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 2053-2064.

Ponge, J.F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 935-945.

Pörtl, K., Zechmeister-Boltenstern, S., Wanek, W., Ambus, P., Berger, T., 2007. Natural ^{15}N abundance of soil N pools and N_2O reflect the nitrogen dynamics of forest soils. *Plant and Soil* 295, 79-94.

Powlson, D., Smith, P., Smith, J., Coleman, K., Jenkinson, D.S., 1996a. RothC-26.3 - A Model for the turnover of carbon in soil, *Evaluation of Soil Organic Matter Models*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 237-246.

Powlson, D.S., Smith, P., Smith, J., McGill, W.B., 1996b. Review and Classification of Ten Soil Organic Matter (SOM) Models, *Evaluation of Soil Organic Matter Models*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 111-132.

Praag, H.J., Sougnez-Remy, S., Weissen, F., Carletti, G., 1988. Root turnover in a beech and a spruce stand of the Belgian Ardennes. *Plant and Soil* 105, 87-103.

Prescott, C., 2010. Litter decomposition: what controls it and how can we alter it to sequester more carbon in forest soils? *Biogeochemistry* 101, 133-149.

Prescott, C.E., 2005. Do rates of litter decomposition tell us anything we really need to know? *Forest Ecology and Management* 220, 66-74.

Puri, G., Ashman, M.R., 1999. Microbial immobilization of N-^{15} -labelled ammonium and nitrate in a temperate woodland soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 929-931.

Ranger, J., Turpault, M.-P., 1999. Input-output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* 122, 139-154.

Ranger, J., Badeau, V., Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Nys, C., Party, J.-P., Turpault, M.-P., Ulrich, E., 2000. Evolution constatée des sols forestiers au cours des dernières décennies. *Revue forestière française* 52, 49-70.

Ranger, J., Bienaimé, S., Berthelin, J., 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., Moukoudi, D., Munier-Vairielles, D., Zeller, B., 2004. Effet des substitutions d'essence sur le fonctionnement organo-minéral de l'écosystème forestier sur les communautés microbiennes et sur la diversité des communautés fongiques mycorhiziennes et saprophytes (cas du dispositif expérimental de Breuil - Morvan). 201 pp.

Rasse, D.P., Longdoz, B., Ceulemans, R., 2001. TRAP: a modelling approach to below-ground carbon allocation in temperate forests. *Plant and Soil* 229, 281-293.

Rastetter, E.B., Agren, G.I., Shaver, G.R., 1997. Responses of N-limited ecosystems to increased CO₂: a balanced-nutrition, coupled-element-cycles model. *Ecological Applications* 7, 444-460.

Reich, P.B., Grigal, D.F., Aber, J.D., Gower, S.T., 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology* 78, 335-347.

Reich, P.B., Hobbie, S.E., Lee, T., Ellsworth, D.S., West, J.B., Tilman, D., Knops, J.M.H., Naeem, S., Trost, J., 2006. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature* 440, 922-925.

Reich, P.B., Hobbie, S.E., 2012. Decade-long term soil N constraint on the CO₂ fertilization of plant biomass. *Nature Climate Change*.

Rennenberg, H., Dannenmann, M., Gessler, A., Kreuzwieser, J., Simon, J., Papen, H., 2009. Nitrogen balance in forest soils: nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology* 11, 4-23.

Rennenberg, H., Schmidt, S., 2010. Perennial lifestyle-an adaptation to nutrient limitation? *Tree Physiology* 30, 1047-1049.

Rennie, D.A., Paul, E.A., Johns, L.E., 1976. Natural nitrogen-15 abundance of soil and plant samples. *Canadian Journal of Soil Science* 56, 43-50.

Rolff, C., Agren, G.I., 1999. Predicting effects of different harvesting intensities with a model of nitrogen limited forest growth. *Ecological Modelling* 118, 193-211.

Saint-Andre, L., 2013. Intégration de cycles biogéochimiques dans les modèles de croissance à base dendrométrique. Concepts, forces et limites de l'approche.

Sanaullah, M., Chabbi, A., Leifeld, J., Bardoux, G., Billou, D., Rumpel, C., 2011. Decomposition and stabilization of root litter in top- and subsoil horizons: what is the difference? *Plant and Soil* 338, 127-141.

Schimel, D.S., Parton, W.J., Kittel, T.G.F., Ojima, D.S., Cole, C.V., 1990. Grassland biogeochemistry: Links to atmospheric processes. *Climatic Change* 17, 13-25.

Schimel, J.P., Bennett, J., 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85, 591-602.

Schmidt, B.H.M., Kalbitz, K., Braun, S., Fuß, R., McDowell, W.H., Matzner, E., 2011. Microbial immobilization and mineralization of dissolved organic nitrogen from forest floors. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 1742-1745.

Schulten, H.R., Schnitzer, M., 1998. The chemistry of soil organic nitrogen: a review. *Biology and Fertility of Soils* 26, 1-15.

Schulze, E.-D., Persson, T., Rudebeck, A., Jussy, J.H., Colin-Belgrand, M., Prieme, A., Dambrine, E., Karlsson, P.S., Sjöberg, R.M., 2000. Soil nitrogen turnover - mineralisation, nitrification and denitrification in European forest soils, *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 297-311.

Seynave, I., Gégout, J.-C., Hervé, J.-C., Dhôte, J.-F., 2008. Is the spatial distribution of European beech (*Fagus sylvatica* L.) limited by its potential height growth? *Journal of Biogeography* 35, 1851-1862.

Shukla, G., Varma, A., Allison, S., Weintraub, M., Gartner, T., Waldrop, M., 2011. Evolutionary-Economic Principles as Regulators of Soil Enzyme Production and Ecosystem Function, *Soil Enzymology*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 229-243.

Smith, P., Smith, J.U., Powlson, D.S., McGill, W.B., Arah, J.R.M., Chertov, O.G., Coleman, K., Franko, U., Frolking, S., Jenkinson, D.S., Jensen, L.S., Kelly, R.H., Klein-Gunnewiek, H., Komarov, A.S., Li, C., Molina, J.A.E., Mueller, T., Parton, W.J., Thornley, J.H.M., Whitmore, A.P., 1997. A

comparison of the performance of nine soil organic matter models using datasets from seven long-term experiments. *Geoderma* 81, 153-225.

Staaf, H., 1980. Release of plant nutrients from decomposing leaf litter in a south Swedish beech forest. *Holarctic Ecology* 3, 129-136.

Stoelken, G., Pritsch, K., Simon, J., Mueller, C.W., Grams, T.E.E., Esperschuetz, J., Gayler, S., Buegger, F., Brueggemann, N., Meier, R., Zeller, B., Winkler, J.B., Rennenberg, H., 2010. Enhanced ozone exposure of European beech (*Fagus sylvatica*) stimulates nitrogen mobilization from leaf litter and nitrogen accumulation in the soil. *Plant Biosystems* 144, 537-546.

Tateno, R., Takeda, H., 2010. Nitrogen uptake and nitrogen use efficiency above and below ground along a topographic gradient of soil nitrogen availability. *Oecologia* 163, 793-804.

Tietema, A., Emmett, B.A., Gundersen, P., Kjonaas, O.J., Koopmans, C.J., 1998. The fate of N-15-labelled nitrogen deposition in coniferous ecosystems. *Forest Ecology and Management* 101, 19-27.

Tiktak, A., van Grinsven, H.J.M., 1995. Review of sixteen forest-soil-atmosphere models. *Ecological Modelling* 83, 35-53.

Tonon, G., Ciavatta, C., Solimando, D., Gioacchini, P., Tagliavini, M., 2007. Fate of ¹⁵N derived from soil decomposition of abscised leaves and pruning wood from apple (*Malus domestica*) trees. *Soil Science and Plant Nutrition* 53, 78-85.

Toutain, F., 1981. Les humus forestiers, structures et modes de fonctionnement. *Revue forestière française*, 449-477.

Trap, J., 2010. Relations morphologie-cycle de l'N au sein de l'épisolum humifère en futaie régulière de hêtre. Université de Rouen, Rouen, p. 222.

Trap, J., Bureau, F., Akpa-Vinceslas, M., Decaens, T., Aubert, M., 2011. Changes in humus forms and soil N pathways along a 130-year-old pure beech forest chronosequence. *Annals of Forest Science* 68, 595-606.

Trap, J., Hattenschwiler, S., Gattin, I., Aubert, M., 2013. Forest ageing: An unexpected driver of beech leaf litter quality variability in European forests with strong consequences on soil processes. *Forest Ecology and Management* 302, 338-345.

Treseder, K., Balser, T., Bradford, M., Brodie, E., Dubinsky, E., Eviner, V., Hofmockel, K., Lennon, J., Levine, U., MacGregor, B., Pett-Ridge, J., Waldrop, M., 2012. Integrating microbial ecology into ecosystem models: challenges and priorities. *Biogeochemistry* 109, 7-18.

Unkovich, M., Pate, J., McNeill, A., Gibbs, D.J., Stewart, G., 2001. What do $\delta^{15}\text{N}$ signatures tell us about nitrogen relations in natural ecosystems?, *Stable Isotope Techniques in the Study of Biological Processes and Functioning of Ecosystems*. Springer Netherlands, pp. 91-101.

Vallano, D., Sparks, J., 2013. Foliar $\delta^{15}\text{N}$ is affected by foliar nitrogen uptake, soil nitrogen, and mycorrhizae along a nitrogen deposition gradient. *Oecologia* 172, 47-58.

Van der Heijden, G., Legout, A., Pollier, B., Mareschal, L., Turpault, M.-P., Ranger, J., Dambrine, E., 2011. Assessing Mg and Ca depletion from broadleaf forest soils and potential causes – A case study in the Morvan Mountains. *Forest Ecology and Management* 293, 65-78.

Van der Heijden, G., 2013. Apport du multi-traçage isotopique (^{26}Mg , ^{44}Ca et ^2H) à la connaissance des flux d'éléments minéraux dans les écosystèmes forestiers. AgroparisTech, Nancy.

Vervaet, H., Boeckx, P., Unamuno, V., Van Cleemput, O., Hofman, G., 2002. Can $\delta^{15}\text{N}$ profiles in forest soils predict NO_3^- loss and net N mineralization rates? *Biology and Fertility of Soils* 36, 143-150.

Vitousek, P., 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119, 553-572.

Vitousek, P., Cassman, K., Cleveland, C., Crews, T., Field, C., Grimm, N., Howarth, R., Marino, R., Martinelli, L., Rastetter, E., Sprent, J., 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* 57-58, 1-45.

Wall, A., 2008. Effect of removal of logging residue on nutrient leaching and nutrient pools in the soil after clearcutting in a Norway spruce stand. *Forest Ecology and Management* 256, 1372-1383.

Wallman, P., Svensson, M.G.E., Sverdrup, H., Belyazid, S., 2005. ForSAFE an integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. *Forest Ecology and Management* 207, 19-36.

WRB, I.W.G., 2006. World reference base for soil resources 2006. World Reference Base for Soil Resources, Rome.

Yasumura, Y., Hikosaka, K., Matsui, K., Hirose, T., 2002. Leaf-level nitrogen-use efficiency of canopy and understorey species in a beech forest. *Functional Ecology* 16, 826-834.

Zapater, M., Hossann, C., Breda, N., Bréchet, C., Bonal, D., Granier, A., 2011. Evidence of hydraulic lift in a young beech and oak mixed forest using ^{18}O soil water labelling. *Trees* 25, 885-894.

Zeller, B., 1998. Contribution à l'étude de la décomposition d'une litière de hêtre, la libération de l'azote, sa minéralisation et son prélèvement par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.) dans une hêtraie de montagne du bassin versant du Strengbach (Haut-Rhin). Université Henri-Poincaré, Nancy.

Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 1998. N-15 partitioning and production of N-15-labelled litter in beech trees following [N-15]urea spray. *Annales Des Sciences Forestieres* 55, 375-383.

Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., Bottner, P., 2000. Decomposition of N-15-labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* 123, 550-559.

Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 2001. Fate of nitrogen released from N-15-labeled litter in European beech forests. *Tree Physiology* 21, 153-162.

Zeller, B., Dambrine, E., 2011. Coarse particulate organic matter is the primary source of mineral N in the topsoil of three beech forests. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 542-550.

Annexes

Annexe 1. Fiches site

Aubure	179
Ebrach	180
Collelongo	181
Het 02	182
Het 25	183
Het 26	184
Het 30	185
Het 55	186
Het 60	187
Het 88	188

Site		Aubure	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Vosges
Latitude	48°12' N	Longitude	07°11' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	NYPHIS / CANIF		
Topographie	Versant	Pente (%)	15
Climat			
MAP (mm)			1400
MAT (°C)			5.4
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)			1080
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			[5 – 9]
Humus			
Forme d'humus	Hemimoder		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	251.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	4.5
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	12.2	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.1
C / N	21		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Dystric Cambisol		
Abondance de ver de terre	--		
pH du sol (H ₂ O)	3.7		
Teneur en argile, limon et sable (%)	31.0 ; 22.0 ; 47.0		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	85.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	19.0
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	4.9	Stock de N (t.ha ⁻¹)	2.1
C / N	17		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.86		
Abondance naturelle (atome %)	0.3660		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	50		
DBH (cm)	7.0		
Hauteur moyenne (m)	13.4		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	27.8		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	2700		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)			0.75
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)			24.1
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			2.03
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)			12.6
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)			48
Abondance naturelle des feuilles (atome %)			0.3647
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières		1994	1995
Année de production de la litière		1994	1995
Surface marquée par arbre (m ²)	4.00	120 cadres de 100 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)	200.0	200.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	3.2	3.3	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	8.7	15.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	59.0	102.0	





Site		Ebrach	
Coordonnées géographiques			
Pays	Allemagne	Département	Bamberg
Latitude	49°52' N	Longitude	10°27' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	NYPHIS / CANIF		
Topographie	Versant	Pente (%)	2
Climat			
MAP (mm)			750
MAT (°C)			7.5
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)			400
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			[6 – 12]
Humus			
Forme d'humus	Moder		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	354.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	13.3
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	19.5	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.2
C / N	18		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Dystric Cambisol		
Abondance de ver de terre	--		
pH du sol (H ₂ O)	4.0		
Teneur en argile, limon et sable (%)	7.2 ; 13.2 ; 79.6		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	24.3	Stock de C (t.ha ⁻¹)	76.0
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	1.3	Stock de N (t.ha ⁻¹)	1.1
C / N	19		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.95		
Abondance naturelle (atome %)	0.3661		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	13		
DBH (cm)	3.0		
Hauteur moyenne (m)	3.8		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	39.0		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	3833		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)	0.81		
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)	31.1		
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	3.12		
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)	16.5		
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)	47		
Abondance naturelle des feuilles (atome %)	0.3647		
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières	1996	1995	
Année de production de la litière	1993	1995	
Surface marquée par arbre (m ²)	1.00	X 4 cadres de 100 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)	250.0	250.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	2.1	2.5	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	8.7	8.7	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	45.0	102.0	





Site Collelongo				
Coordonnées géographiques				
Pays	Italie	Département	Abruzzo	
Latitude	41°51' N	Longitude	13°38' E	
Caractéristiques de la placette				
Réseau	NYPHIS / CANIF			
Topographie	Versant	Pente (%)	15	
Climat				
MAP (mm)			1100	
MAT (°C)			6.4	
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)		1600		
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		[4 – 6]		
Humus				
Forme d'humus	Dysmull			
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	265.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	4.5	
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	14.5	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.4	
C / N	18			
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)				
Type de sol (WRB 2006)	Rendzine			
Abondance de ver de terre	--			
pH du sol (H ₂ O)	6.3			
Teneur en argile, limon et sable (%)	59.5 ; 37.4 ; 3.1			
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	175.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	19.0	
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	12.7	Stock de N (t.ha ⁻¹)	2.6	
C / N	14			
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.23			
Abondance naturelle (atome %)	0.3661			
Caractéristiques du peuplement en 1994				
Age des arbres	23			
DBH (cm)	4.4			
Hauteur moyenne (m)	6.2			
Hauteur dominante à 100 ans (m)	21.7			
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	1500			
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres				
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)			1.33	
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)			26.2	
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			2.00	
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)			13.3	
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)			49	
Abondance naturelle des feuilles (atome %)			0.3647	
Marquage		Litière libre	Cadres de litière	
Date du dépôt des litières		1996	1995	
Année de production de la litière		1993	1995	
Surface marquée arbre (m ²)		1.00	X 4 cadres de 100 cm ²	
Quantité de litière déposée (mg.m ⁻²)		250.0	250.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)		2.1	2.5	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)		8.7	8.7	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)		45.0	102.0	





Site		Het 02			
Coordonnées géographiques					
Pays	France	Département	Aisne		
Commune	Oigny en Valois				
Latitude	49°12' N	Longitude	03°07' E		
Caractéristiques de la placette					
Réseau	RENECOFOR				
Topographie	Versant	Pente (%)	1		
Climat					
MAP (mm)		770			
MAT (°C)		10.5			
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)		145			
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		[6 – 9]			
Humus					
Forme d'humus		Hémimoder			
Concentration en C (mg.g ⁻¹)		356.1		Stock de C (t.ha ⁻¹)	3.8
Concentration en N (mg.g ⁻¹)		11.5		Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.1
C / N		31			
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)					
Type de sol (WRB 2006)		Stagnic Luvisol			
Abondance de ver de terre		- -			
pH du sol (H ₂ O)		4.4			
Teneur en argile, limon et sable (%)		22.5 ; 70.0 ; 7.5			
Concentration en C (mg.g ⁻¹)		20.6		Stock de C (t.ha ⁻¹)	23.8
Concentration en N (mg.g ⁻¹)		1.4		Stock de N (t.ha ⁻¹)	1.6
C / N		15			
Densité apparente (g.m ⁻²)		1.14			
Abondance naturelle (atome %)		0.3668			
Caractéristiques du peuplement en 1994					
Age des arbres		53			
DBH (cm)		36.9			
Hauteur moyenne (m)		29.7			
Hauteur dominante à 100 ans (m)		40.0			
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)		398			
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres					
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)				8.00	
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)				26.2	
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)				3.19	
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)				14.0	
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)				47	
Abondance naturelle des feuilles (atome %)				0.3644	
Marquage		Litière libre		Cadres de litière	
Date du dépôt des litières		2001		2001	
Année de production de la litière		2000		2000	
Surface marquée par arbre (m ²)		12.5		16 cadres de 625 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)		200.0		288.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)		0.5739		0.5739	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)		9.4		9.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)		3.89		5.56	

Profil N°1



Profil N°2





Site		Het 25	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Doubs
Latitude	47°11' N	Longitude	06°16' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	RENECOFOR		
Topographie	Plateau	Pente (%)	4
Climat			
MAP (mm)			1340
MAT (°C)			9.1
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)			570
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			[9 – 12]
Humus			
Forme d'humus	Eumull		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	389.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	1.9
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	13.5	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.1
C / N	29		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Calcaric Cambisol		
Abondance de ver de terre	+ + +		
pH du sol (H ₂ O)	5.6		
Teneur en argile, limon et sable (%)	3.0 ; 14.0 ; 32.0		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	53.1	Stock de C (t.ha ⁻¹)	42.9
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	3.8	Stock de N (t.ha ⁻¹)	3.0
C / N	14		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.79		
Abondance naturelle (atome %)	0.3676		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	41		
DBH (cm)	25.2		
Hauteur moyenne (m)	20.1		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	35.7		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	751		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)	4.10		
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)	23.2		
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	3.08		
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)	15.1		
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)	35		
Abondance naturelle des feuilles (atome %)	0.3648		
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières	2001	2001	
Année de production de la litière	1999	2000	
Surface marquée par arbre (m ²)	6.66	16 cadres de 625 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)	200.0	288.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	0.7261	0.5739	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	9.6	9.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	6.88	5.56	



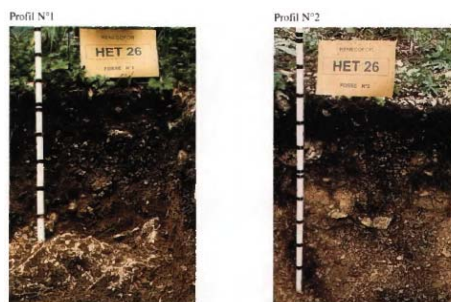
Site		Het 26	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Drôme
Latitude	44°55' N	Longitude	05°17' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	RENECOFOR		
Topographie	Versant	Pente (%)	35
Climat			
MAP (mm)			1560
MAT (°C)			6.5
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)		1320	
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		[6 – 12]	
Humus			
Forme d'humus	Mesomull		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	385.1	Stock de C (t.ha ⁻¹)	6.3
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	13.8	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.2
C / N	28		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Rendzic Leptosol		
Abondance de ver de terre	+		
pH du sol (H ₂ O)	6.3		
Teneur en argile, limon et sable (%)	21.5 ; 36.0 ; 42.5		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	106.2	Stock de C (t.ha ⁻¹)	53.1
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	7.8	Stock de N (t.ha ⁻¹)	3.9
C / N	14		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.50		
Abondance naturelle (atome %)	0.3658		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	158		
DBH (cm)	36.9		
Hauteur moyenne (m)	23.1		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	15.8		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	398		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)	3.67		
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)	28.0		
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	1.46		
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)	11.6		
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)	59		
Abondance naturelle des feuilles (atome %)	0.3644		
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières		2001	2001
Année de production de la litière		2000	2000
Surface marquée par arbre (m ²)		12.50	16 cadres de 625 cm ²
Quantité de litière déposée (mg.m ⁻²)		200.0	288.0
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)		0.5739	0.5739
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)		9.4	9.3
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)		3.89	5.56

Profil N°1



Profil N°2





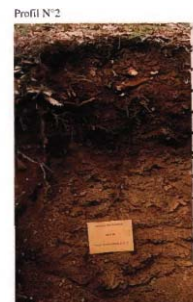
Site		Het 30	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Gard
Latitude	44°06' N	Longitude	03°32' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	RENECOFOR		
Topographie	Versant	Pente (%)	25
Climat			
MAP (mm)			1700
MAT (°C)			6.2
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)			1400
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			[13 – 16]
Humus			
Forme d'humus	Dysmoder		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	356.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	10.1
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	15.2	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.4
C / N	23		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Cambic Podzol		
Abondance de ver de terre	--		
pH du sol (H ₂ O)	4.4		
Teneur en argile, limon et sable (%)	18.5 ; 29.0 ; 52.5		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	98.7	Stock de C (t.ha ⁻¹)	40.9
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	4.4	Stock de N (t.ha ⁻¹)	1.8
C / N	22		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.41		
Abondance naturelle (atome %)	0.3661		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	143		
DBH (cm)	36.0		
Hauteur moyenne (m)	19.7		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	14.1		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	566		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)			5.32
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)			28.7
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			3.01
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)			17.9
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)			38
Abondance naturelle des feuilles (atome %)			0.3649
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières	2001	2001	
Année de production de la litière	1999	2000	
Surface marquée par arbre (m ²)	8.85	16 cadres de 625 cm ²	
Quantité de litière déposée (mg.m ⁻²)	200.0	288.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	0.7261	0.5739	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	9.6	9.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	6.88	5.56	

Profil N°1



Profil N°2





Site		Het 55	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Meuse
Latitude	49°10' N	Longitude	05°00' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	RENECOFOR		
Topographie	Plateau	Pente (%)	7
Climat			
MAP (mm)			900
MAT (°C)			9.8
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)			250
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			[6 – 9]
Humus			
Forme d'humus	Hemimoder		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	441.8	Stock de C (t.ha ⁻¹)	4.6
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	14.9	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.2
C / N	30		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Haplic Podzol		
Abondance de ver de terre	+		
pH du sol (H ₂ O)	4.4		
Teneur en argile, limon et sable (%)	15.5 ; 36.0 ; 48.5		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	17.7	Stock de C (t.ha ⁻¹)	21.0
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	0.9	Stock de N (t.ha ⁻¹)	1.0
C / N	20		
Densité apparente (g.m ⁻²)	1.11		
Abondance naturelle (atome %)	0.3668		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	89		
DBH (cm)	41.0		
Hauteur moyenne (m)	29.4		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	31.2		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	284		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)			9.37
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)			26.9
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			2.66
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)			13.3
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)			51
Abondance naturelle des feuilles (atome %)			0.3643
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières	2003	2003	
Année de production de la litière	2000	2000	
Surface marquée par arbre (m ²)	17.6	cadres de 625 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)	200.0	288.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	0.5739	0.5739	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	9.6	9.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	3.89	5.56	



Site		Het 60	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Oise
Latitude	49°19' N	Longitude	02°52' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	RENECOFOR		
Topographie	Versant	Pente (%)	2
Climat			
MAP (mm)			760
MAT (°C)			10.6
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)		138	
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)		[6 – 9]	
Humus			
Forme d'humus	Oligomull		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	429.3	Stock de C (t.ha ⁻¹)	8.6
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	12.4	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.2
C / N	35		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Calcic Luvisol		
Abondance de ver de terre	+ +		
pH du sol (H ₂ O)	5.4		
Teneur en argile, limon et sable (%)	22.0 ; 27.5 ; 50.5		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	35.3	Stock de C (t.ha ⁻¹)	39.4
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	2.2	Stock de N (t.ha ⁻¹)	2.5
C / N	16		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.50		
Abondance naturelle (atom%)	0.3674		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	62		
DBH (cm)	29.0		
Hauteur moyenne (m)	26.8		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	35.0		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	667		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)	5.05		
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)	25.8		
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	3.37		
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)	13.3		
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)	48		
Abondance naturelle des feuilles (atome %)	0.3643		
Marquage	Litière libre	Cadres de litière	
Date du dépôt des litières	2001	2001	
Année de production de la litière	1999	2000	
Surface marquée par arbre (m ²)	7.60	16 cadres de 625 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)	200.0	288.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	0.7261	0.5739	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	9.6	9.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	6.88	5.56	

Profil N°1



Profil N°2



Profil N°1



Profil N°2



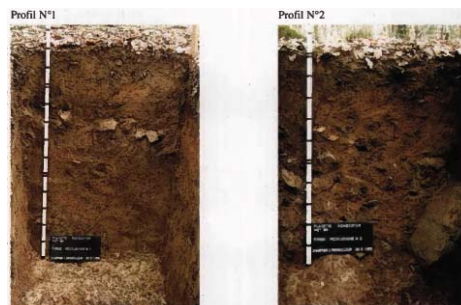
Site		Het 88	
Coordonnées géographiques			
Pays	France	Département	Vosges
Latitude	48°06' N	Longitude	06°14' E
Caractéristiques de la placette			
Réseau	RENECOFOR		
Topographie	Versant	Pente (%)	6
Climat			
MAP (mm)			1100
MAT (°C)			9.5
Altitude moyenne au-dessus du niveau de la mer (m)			400
Dépôts N atmosphériques (kg.ha ⁻¹ .an ⁻¹)			[6 – 9]
Humus			
Forme d'humus	Mesomull		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	386.8	Stock de C (t.ha ⁻¹)	4.5
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	12.0	Stock de N (t.ha ⁻¹)	0.1
C / N	32		
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)			
Type de sol (WRB 2006)	Dystric Cambisol		
Abondance de ver de terre	+ +		
pH du sol (H ₂ O)	4.8		
Teneur en argile, limon et sable (%)	20.0 ; 27.0 ; 53.0		
Concentration en C (mg.g ⁻¹)	21.0	Stock de C (t.ha ⁻¹)	19.0
Concentration en N (mg.g ⁻¹)	1.4	Stock de N (t.ha ⁻¹)	1.2
C / N	15		
Densité apparente (g.m ⁻²)	0.86		
Abondance naturelle (atome %)	0.3674		
Caractéristiques du peuplement en 1994			
Age des arbres	68		
DBH (cm)	27.3		
Hauteur moyenne (m)	25.4		
Hauteur dominante à 100 ans (m)	31.4		
Densité d'arbres (arbres.ha ⁻¹)	811		
Caractéristiques de la partie foliaire des arbres			
Quantité de feuilles sur l'arbre (kg.arbre ⁻¹)	4.08		
Concentration en N des feuilles sur l'arbre (mg.g ⁻¹)	26.5		
Quantité de chute de litière annuelle (t.ha ⁻¹ .an ⁻¹)	3.31		
Concentration en N des feuilles de litière (mg.g ⁻¹)	13.3		
Pourcentage de réallocation de l'N des feuilles vers l'arbre avant abscission (%)	44		
Abondance naturelle des feuilles (atome %)	0.3643		
Marquage		Litière libre	Cadres de litière
Date du dépôt des litières	2001	2001	
Année de production de la litière	1999	2000	
Surface marquée par arbre (m ²)	6.25	16 cadres de 625 cm ²	
Quantité de litière déposée (g.m ⁻²)	200.0	288.0	
Atome % ¹⁵ N de la litière marquée (%)	0.7261	0.5739	
Concentration en N de la litière marquée (mg.g ⁻¹)	9.6	9.3	
Quantité de ¹⁵ N déposée (mg.m ⁻²)	6.88	5.56	

Profil N°1



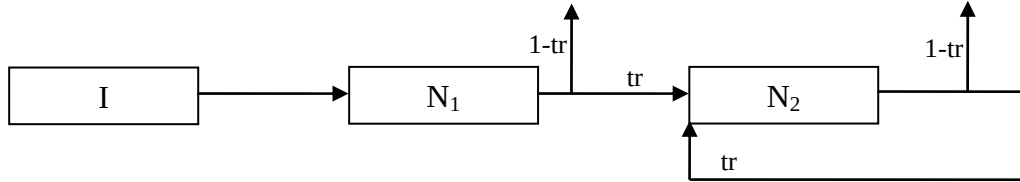
Profil N°2





Annexe 2. Calcul du temps moyen de résidence équivalent (MRT_{eq}) des compartiments *Sol 1* et *Sol 2* du modèle Sol-Plante.

Considérons le schéma suivant :



Avec I l'entrée de N , N_1 et N_2 deux réservoirs de sol et tr le flux de transfert de N entre les boîtes N_1 et N_2 et le recyclage de N dans la boîte N_2 .

On a :

$$N = N_1 + N_2 \quad (1)$$

$$\frac{dN_1}{dt} = I - k_1 \cdot N_1 \quad (2)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = tr \times k_1 \cdot N_1 + tr \times k_2 \cdot N_2 - k_2 \cdot N_2 \quad (3)$$

$$\frac{dN}{dt} = I - k \cdot N \quad (4)$$

A l'état stationnaire on a :

$$\frac{dN}{dt} = 0 \quad (5)$$

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \quad (6)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 \quad (7)$$

D'après (2) et (6) :

$$I = k_1 \cdot N_1 \quad (8)$$

D'après (3) et (7) :

$$tr \times k_1 \cdot N_1 + N_2 \cdot (tr \times k_2 - k_2) = 0 \quad (9)$$

D'après (8 et (9):

$$tr \times I + N_2 \cdot (tr \times k_2 - k_2) = 0$$

$$\Rightarrow N_2 = \frac{-tr \times I}{k_2 \cdot (tr - 1)}$$

$$\Rightarrow N_2 = \frac{I \times tr}{k_2 \cdot (1 - tr)} \quad (10)$$

D'après (1), (8) et (10):

$$N = \frac{I}{k_1} + I \times \frac{tr}{k_2 \cdot (1 - tr)}$$

$$\Rightarrow N = I \times \left(\frac{1}{k_1} + \frac{tr}{k_2 \cdot (1 - tr)} \right) \quad (11)$$

D'après (4) et (5) :

$$N = \frac{I}{k} \quad (12)$$

Par comparaison de (11) et (12) :

$$\frac{1}{k} = \left(\frac{1}{k_1} + \frac{tr}{k_2 \cdot (1 - tr)} \right) \quad (13)$$

Avec :

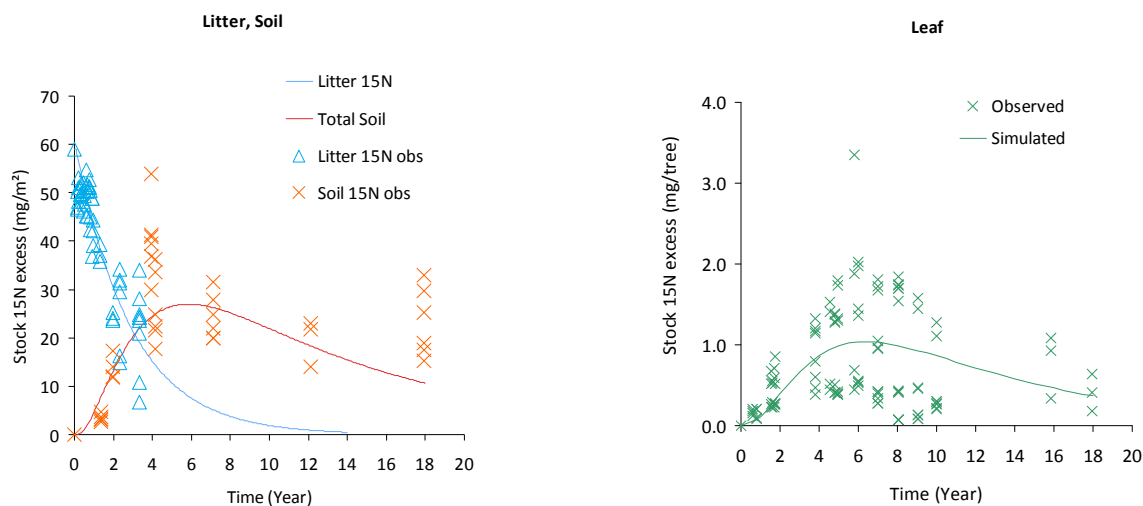
$$MRT = \frac{1}{k} \quad (14)$$

On a :

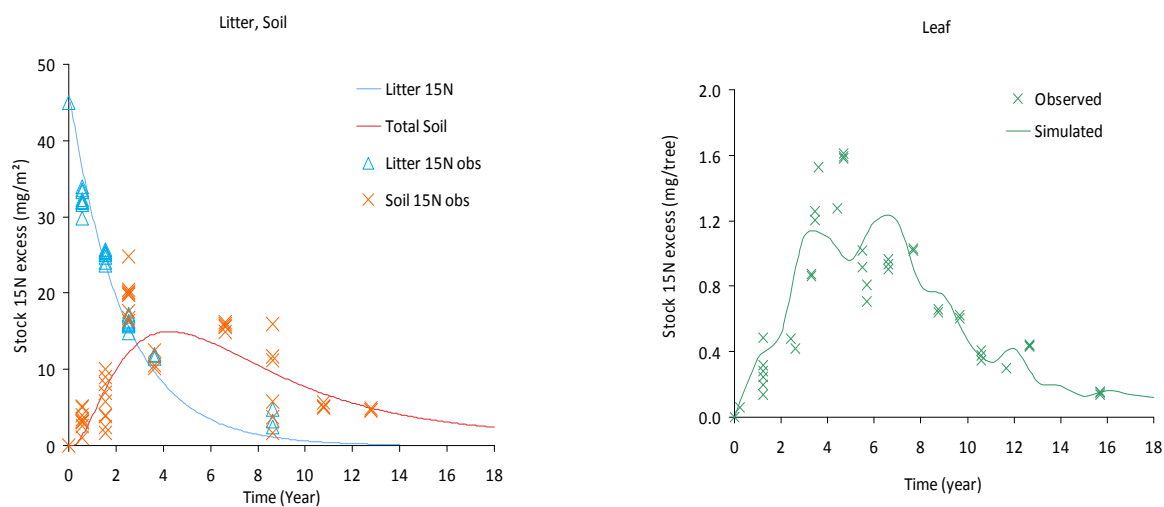
$$\boxed{MRT_{\acute{e}q} = MRT_1 + \frac{tr}{1 - tr} \cdot MRT_2} \quad (15)$$

Annexe 3. Ajustement des courbes ^{15}N simulées par le modèle Sol-Plante dans la litière, le sol et les feuilles avec les données observées.

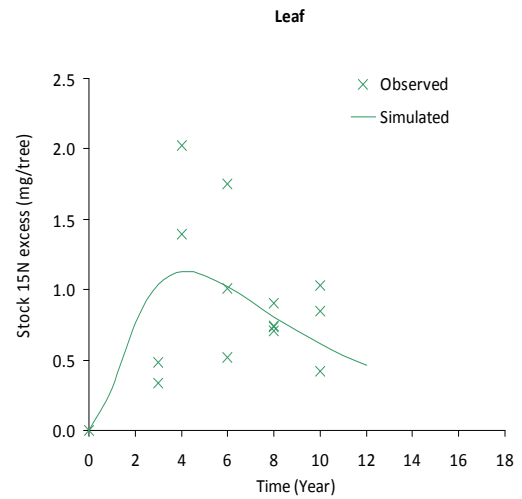
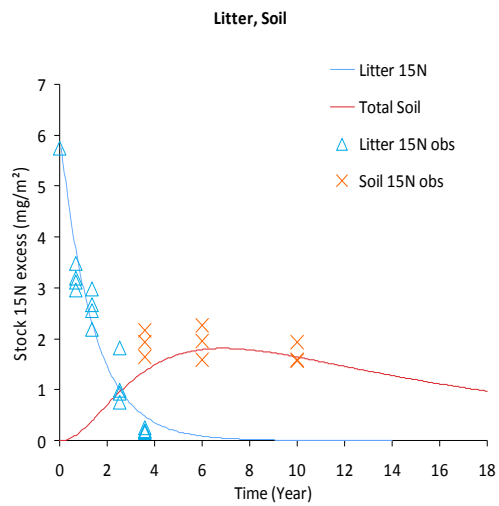
Aubure



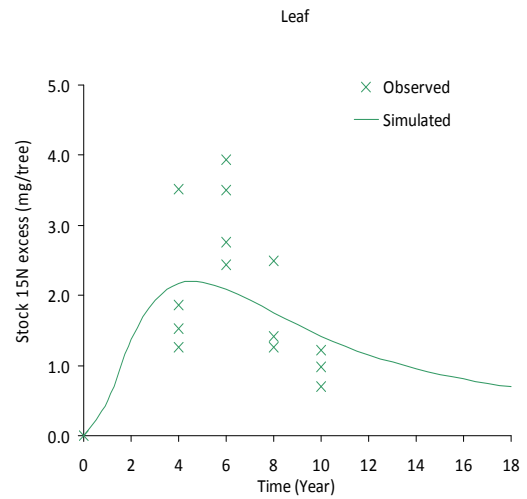
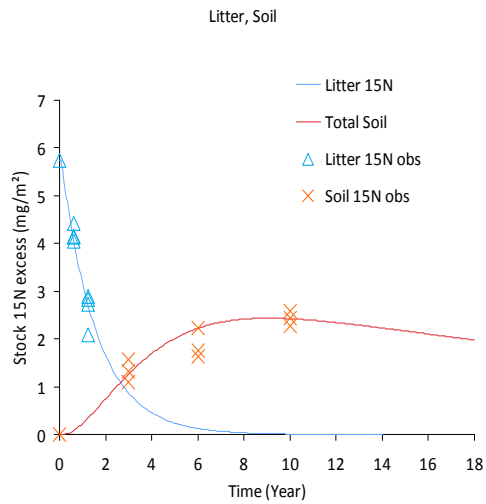
Ebrach



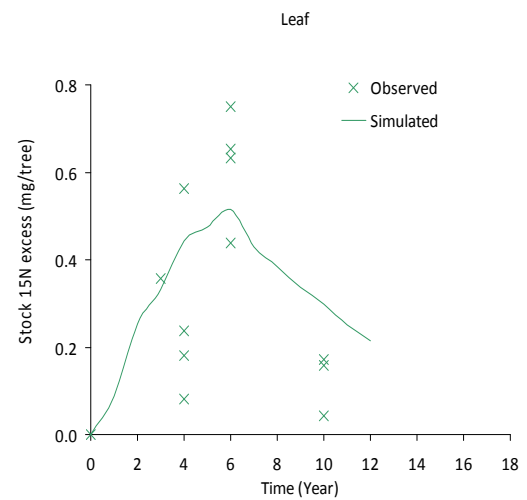
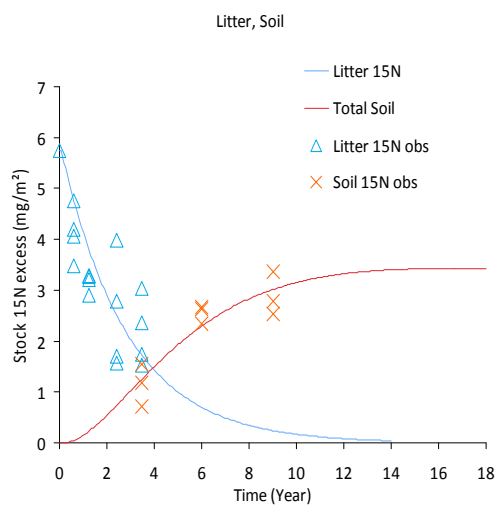
Het 02



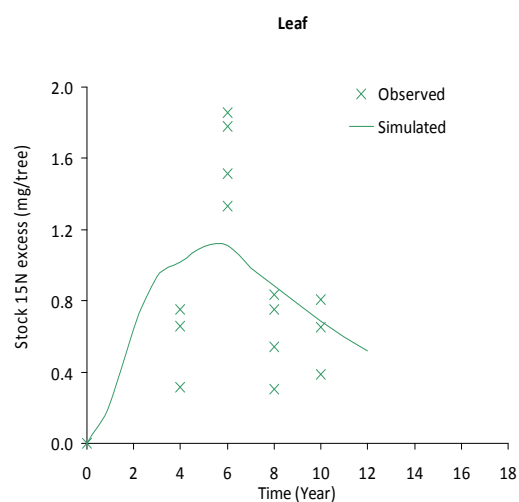
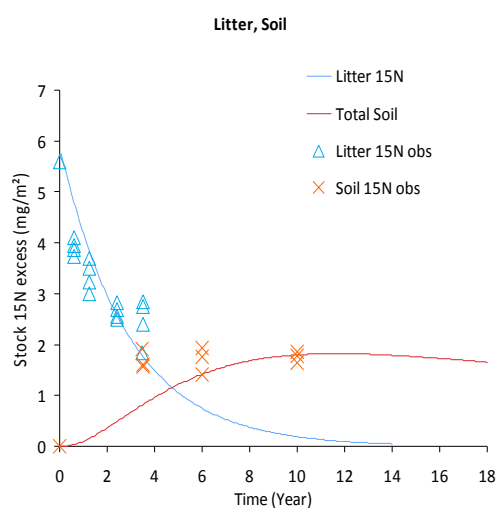
Het 25



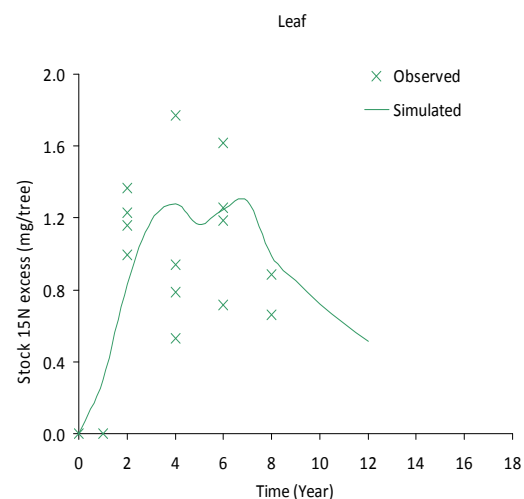
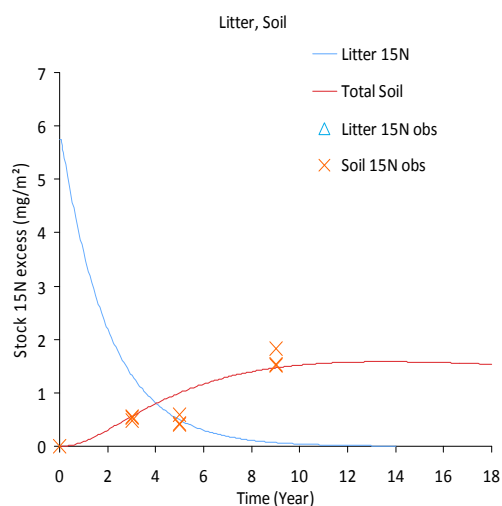
Het 26



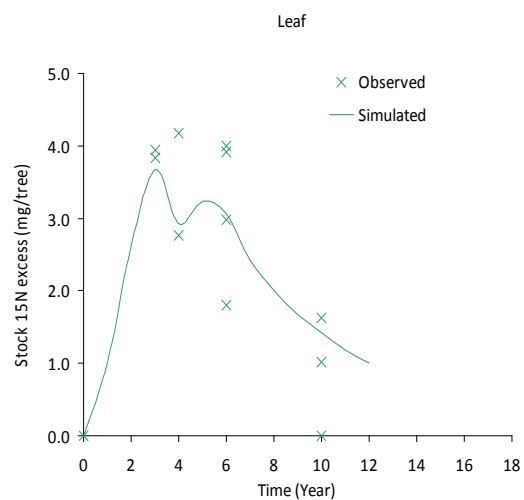
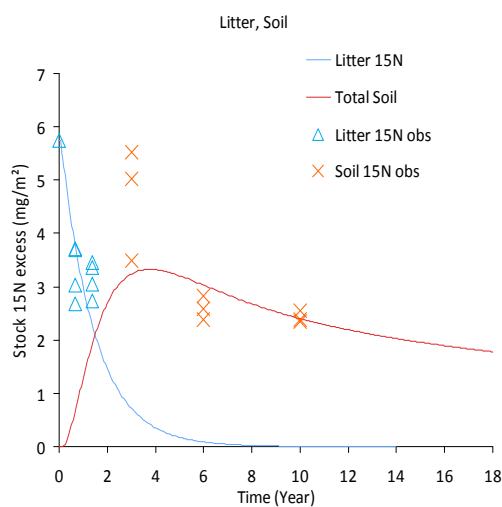
Het 30



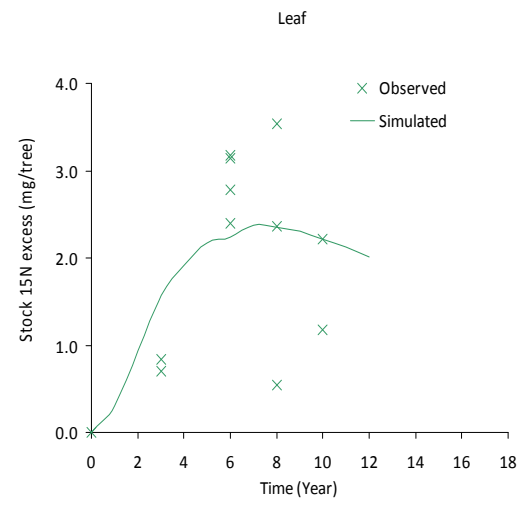
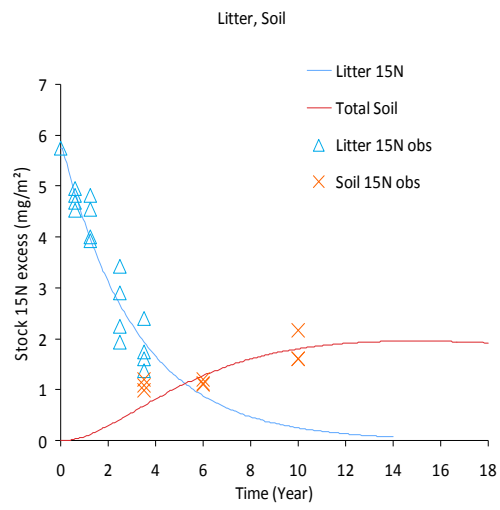
Het 55



Het 60

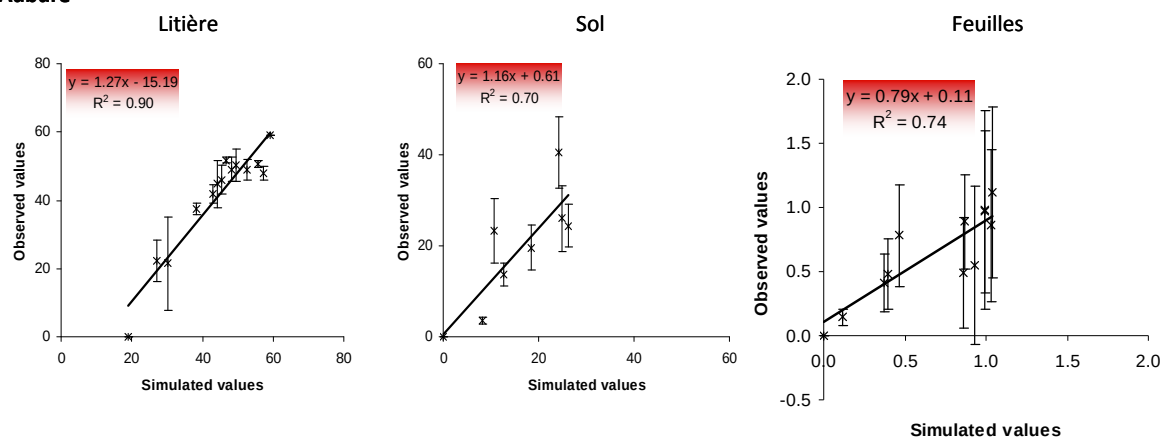


Het 88

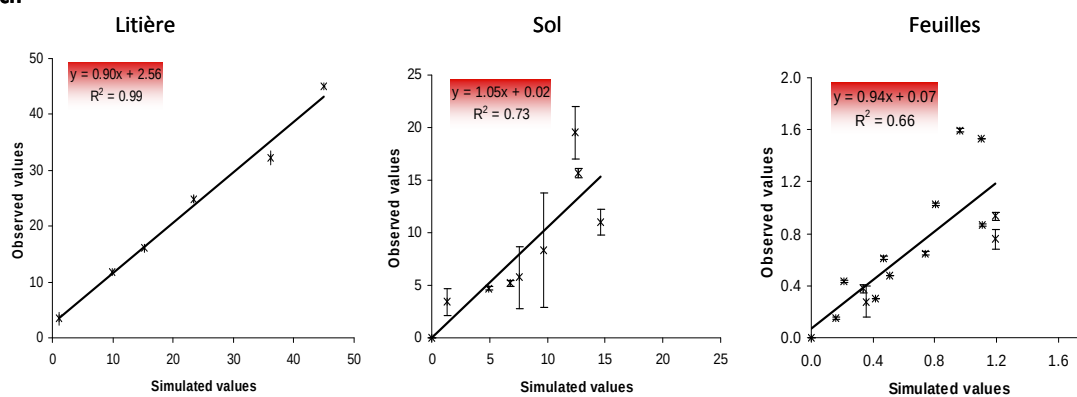


Annexe 4. Résultats statistiques de l'ajustement des courbes ^{15}N simulées par le modèle Sol-Plante dans la litière, le sol et les feuilles.

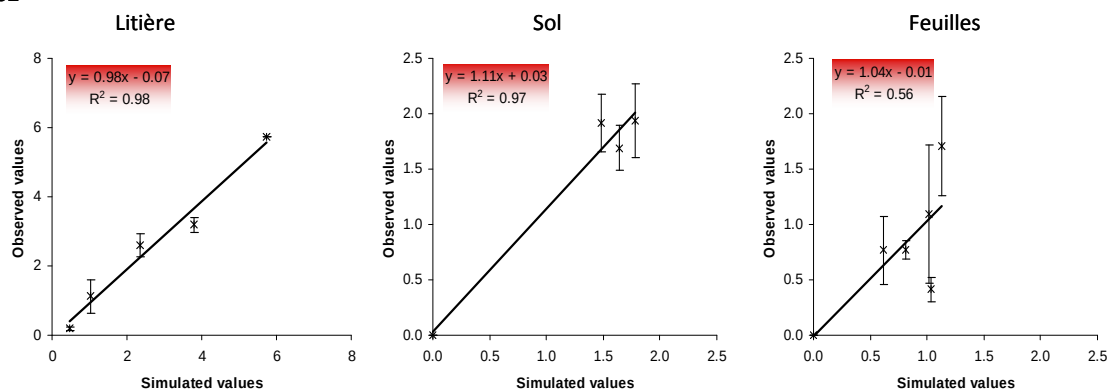
Aubure



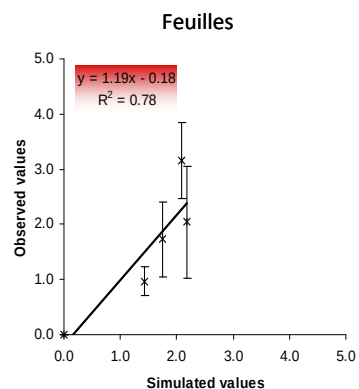
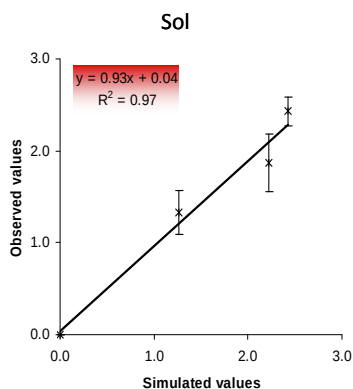
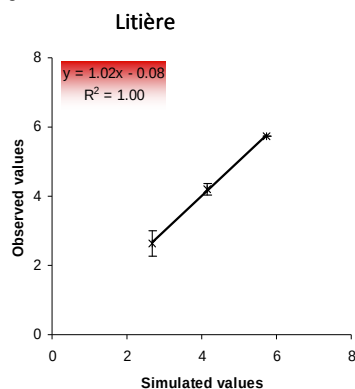
Ebrach



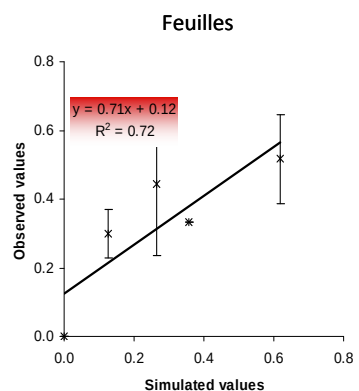
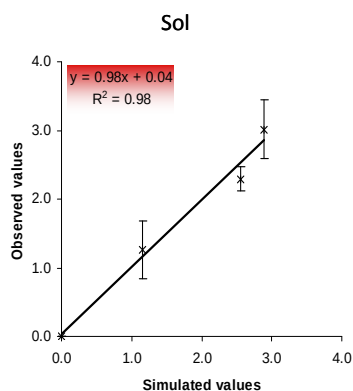
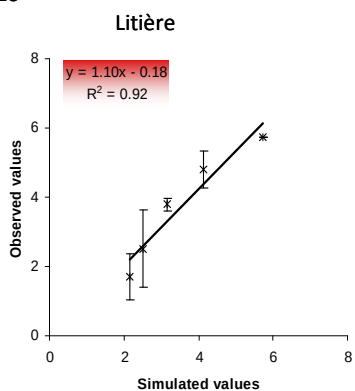
Het 02



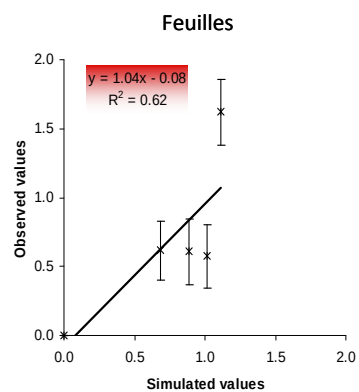
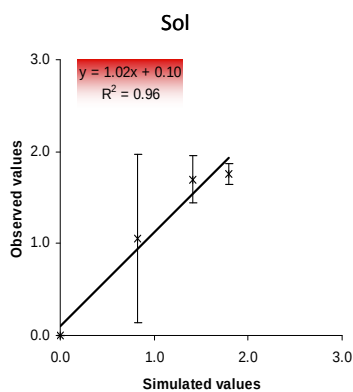
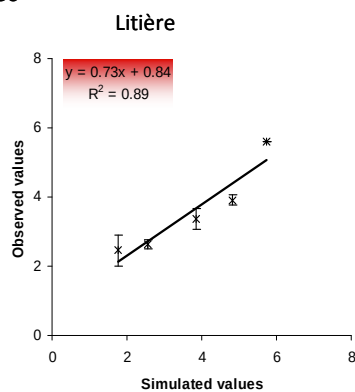
Het 25



Het 26



Het 30

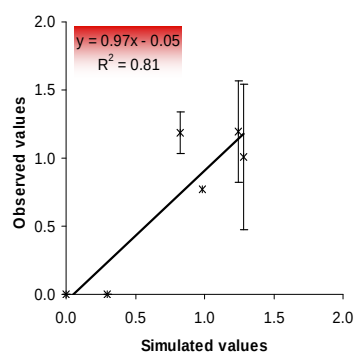
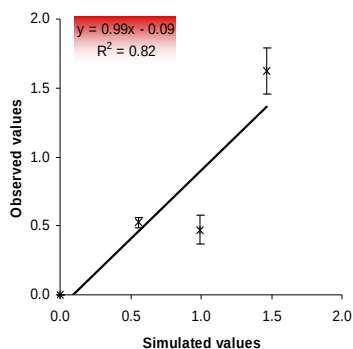


Het 55

Litière

Sol

Feuilles

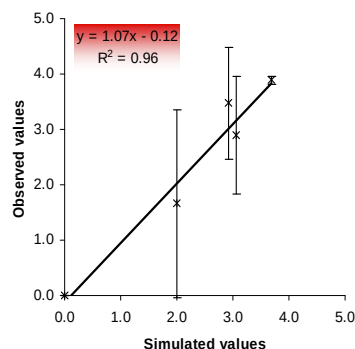
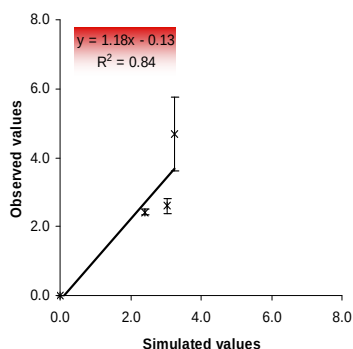
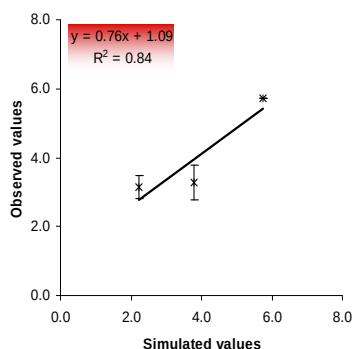


Het 60

Litière

Sol

Feuilles

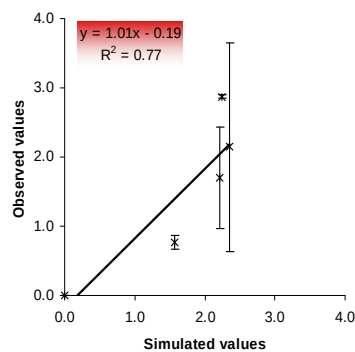
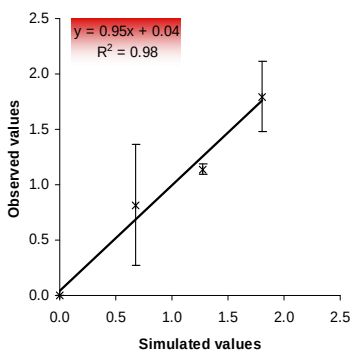
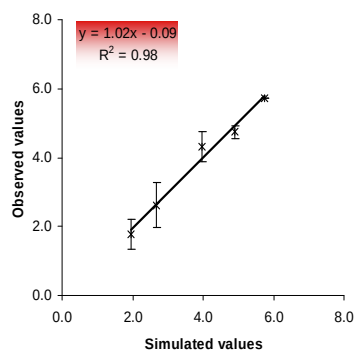


Het 88

Litière

Sol

Feuilles



**Étude de la contribution des litières à la nutrition azotée des arbres :
Dynamique temporelle suivie par marquage isotopique.**

Salleles Jade¹

Encadrants : Zeller Bernd¹, Dambrine Etienne² et Derrien Delphine¹

(1) INRA Nancy UR 1138, Biogéochimie des écosystèmes forestiers, Route d'Amance, 54280 Champenoux, France

(2) UMR 042 Carrtel, INRA-Université de Savoie, Centre Interdisciplinaire Scientifique de la Montagne, Belledonne 226, 73376 Le Bourget-du-Lac, France

Correspondant : Salleles Jade. *Courriel :* jade.salleles@nancy.inra.fr

Histoire de l'article : Soumis en septembre 2013 et accepté en mars 2014 dans la Revue Forestière Française consacré aux actes des rencontres REGEFOR 2013.

Résumé

Une expérience de marquage de litière à l'azote ^{15}N a été entreprise dans 10 forêts de hêtres il y a une dizaine d'années afin de comprendre le devenir du N libéré par la litière sur le long terme. La quantité de ^{15}N mesurée dans les feuilles des arbres au pied desquels la litière enrichie a été déposée augmente les premières années qui suivent le dépôt, puis décroît. Cette dynamique témoigne de la minéralisation préférentielle du N récemment apporté par les litières suivie de processus de stabilisation dans le sol. L'utilisation du ^{15}N est plus précoce et plus étendue dans le temps sur les sites avec un humus de type mull que moder. Ceci est en accord avec l'activité des décomposeurs ralentie dans les horizons organiques des moder et avec la présence de vers de terre incorporant les résidus de litières dans des agrégats protecteurs et/ou les transférant vers les horizons organo-minéraux sur les mull.

Mots clés: Décomposition des litières – Traceur ^{15}N – Prélèvement – Hêtre – Formes d'humus.

Abstract

A multi-site and -tree age set of in situ ^{15}N labelled litter experiment was carried out in ten European beech forests to determine how litter N contributes to tree nutrition on the long term. The amount of litter-derived ^{15}N in the leaves of the labelled trees increased in the first years after the labelled litter deposition, then decreased. This dynamic reflects a preferential mineralization of N from fresh litter compared to bulk soil N in the beginning, and then a stabilization of litter-derived N in the humus and the mineral soil. Litter ^{15}N is taken up earlier and over a longer period of time in mull sites compared to moder sites. This is in agreement with the slower activity of decomposers in the moder organic horizons and with the effects of earthworms (aggregation, vertical distribution) in mull sites.

Key-words: Litter decomposition – ^{15}N tracing method – Tree uptake – Beech tree – humus forms.

1. Introduction

Contexte forestier : Le **sol** est un support physique aux écosystèmes forestiers mais surtout un milieu vivant, source de nutriments pour la végétation. L'acidification et/ou l'eutrophisation des sols contribuent à la modification de l'équilibre nutritif potentiel et remettent en cause la **fertilité** des sols forestiers pour toutes ses fonctions, dont la production de bois (Ranger et al., 2000).

L'**azote** (N) est un nutriment indispensable à la croissance des végétaux mais reste limitant dans la grande majorité des écosystèmes tempérés traités extensivement. Il est donc nécessaire d'en savoir plus sur les sous-cycles biologiques, biochimiques et géochimiques du N et sur leurs interactions.

Le cycle du N : La litière aérienne et souterraine et les dépôts atmosphériques constituent les **entrées** principales de N. Une fois au sol, la litière se fragmente en composés de plus en plus petits par l'activité des macro- et micro-organismes. Dans l'humus et le sol minéral, il y a à la fois **minéralisation** des matières organiques, **immobilisation** dans les organismes vivants et **stabilisation** des composés azotés dans les matières organiques du sol. A l'échelle de l'écosystème, les **sorties** du cycle du N sont diverses : lixiviation en profondeur, pertes vers l'atmosphère par dénitrification, prélèvement par la flore voire exportation par les récoltes, ou encore redistribution par la macrofaune dont les vers de terre.

Les formes d'humus : La classification des humus forestiers repose sur l'observation de la morphologie et la succession des horizons supérieurs du sol dont l'organisation est sous l'influence essentielle de l'activité biologique (Jabiol et al. 1995). La description des différentes strates holorganiques et organo-minérales des sols conduit à des interprétations du fonctionnement des sols forestiers.

Les **mull** sont caractérisés par la disparition rapide des litières aériennes sous l'action de la macrofaune. Les résidus de litières sont alors rapidement associés aux particules minérales sous forme d'agrégats et incorporés dans les horizons de sol plus profonds. La biomasse microbienne est dominée par les bactéries. Les éléments nutritifs y seraient non limitants et rapidement utilisés, permettant de soutenir une productivité primaire élevée (Ponge, 2003).

Les **moder** se caractérisent par un horizon organique plus épais que les mull. Ils se développent en conditions acides permettant le développement de la mésofaune de surface et des communautés fongiques. Le cycle biologique y est ralenti, mais la colonisation des horizons organiques par des racines ectomycorhizées permet le prélèvement efficace par la

végétation des nutriments libérés lors de la décomposition des litières (Ponge, 2003).

Objectifs : L'objectif de ce travail est d'apporter des connaissances sur la **rapidité et la vitesse d'utilisation par les arbres du N libéré par les litières en décomposition**, en s'appuyant sur une expérience **de traçage isotopique au ^{15}N à l'échelle d'une décennie**.

2. Matériel et Méthodes

Sites d'étude : Dix sites ont été choisis de manière à représenter un large spectre de conditions écologiques des hêtraies en Europe (Tableau 1).

Tableau 1: Caractéristiques générales des sites d'étude.

	Aubure	Ebrach	Collelongo	Het 02	Het 25	Het 26	Het 30	Het 55	Het 60	Het 88
Altitude (m)	1080	400	1600	145	570	1320	1400	250	138	400
Pluviométrie moy ann. (mm.an ⁻¹)	1400	750	1100	770	1340	1560	1700	900	760	1100
Forme d'humus	Moder	Moder	Mull	Moder	Mull	Mull	Moder	Moder	Mull	Mull
Caractéristiques du sol (0 – 10 cm)										
Type de sol	Cambisol	Cambisol	Rendzine	Luvisol	Cambisol	Leptosol	Podzol	Podzol	Luvisol	Cambisol
pH H ₂ O	3.7	4.0	6.3	4.4	5.6	6.3	4.4	4.4	5.4	4.8
N (t .ha ⁻¹)	2.1	1.1	2.6	1.6	3.0	3.9	1.8	1.0	2.5	1.2
C/N	17	20	15	15	14	14	22	20	16	15
Argile (%)	31.0	7.2	59.5	22.5	32.0	21.5	18.5	15.5	22.0	20
Caractéristiques des arbres marqués en 1994										
Age (ans)	50	13	23	53	41	158	143	89	62	68
D130 (cm)	8.4	3.0	4.4	36.9	25.2	36.9	27.3	41.0	29.0	27.3
Haut. dom. à 100 ans (m)	27.8	39.0	21.7	40.0	35.7	15.8	14.1	31.2	35.0	31.4

Le marquage des litières : La litière enrichie en ^{15}N a été produite en forêt de Puvénelle (54), par pulvérisation foliaire d'**urée** enrichie en ^{15}N (50 mM, 99.5 % ^{15}N). Les feuilles ont été récoltées à leur chute (Zeller et al., (1998) et déposées au sol sur chacun des sites (200 à 250 g.m²).

Échantillonnage et analyses : Des échantillons de **feuilles** sur l'arbre, de **litière**, d'**humus** et de **sol** sur 10 cm de profondeur ont été prélevés une fois par an. Les échantillons conditionnés ont été analysés par spectrométrie de masse à rapport isotopique.

3. Résultats et discussion :

Enrichissement en ^{15}N des feuilles : La figure 1 représente l'évolution temporelle de la quantité de ^{15}N dans les feuilles sur les arbres marqués. La quantité du ^{15}N incorporée croît jusqu'à un maximum dont l'amplitude et la date d'apparition (en moyenne 4-6 ans après le

dépôt de la litière marquée) diffèrent selon les sites, puis décroît. La première phase illustre un prélèvement croissant du ^{15}N issu de la litière marquée par l'arbre et suggère une **minéralisation préférentielle** du N issu de la litière marquée. La seconde phase témoigne d'une diminution de la minéralisation du N de la litière et de la mise en place des processus de **stabilisation** dans le sol des résidus de la litière marquée, après environ 5-6 ans. En effet, une partie du N des litières se trouve piégée au sein d'associations organo-minérales qui le protègent de l'activité minéralisatrice des microorganismes du sol (Hatton et al., 2012).

Cinétique du prélèvement du N issu de la litière marquée et formes d'humus : Nos résultats ne permettent pas de corréler la précocité du maximum d'incorporation du ^{15}N avec la forme d'humus. Il semblerait donc que l'incorporation du N dérivé des litières ne soit pas plus rapide sur un mull que sur un moder, contrairement à ce que prédit la théorie des humus. En revanche, le type d'évolution temporelle de la proportion de ^{15}N dérivé des litières dans les feuilles apparaît dépendre de la **forme d'humus**.

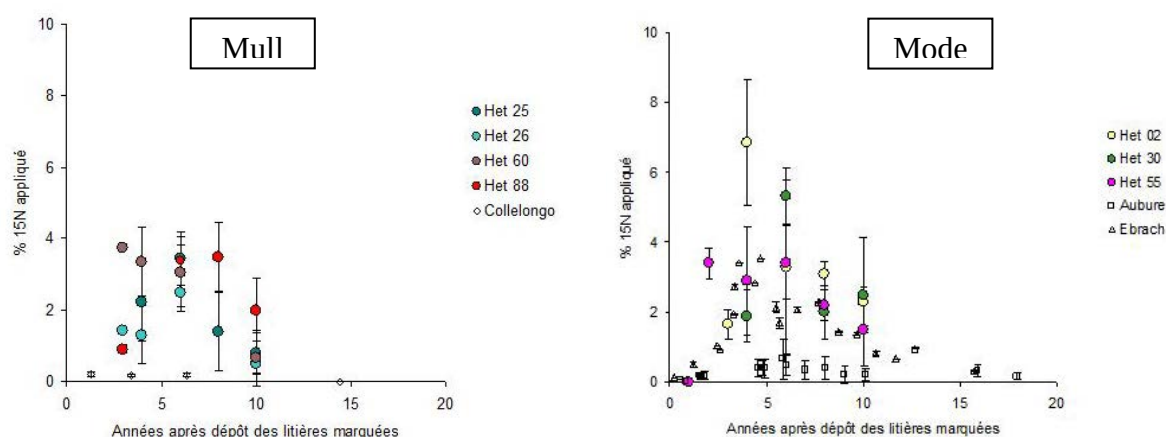


Figure 1: Évolution du ^{15}N dérivé des litières dans les feuilles au cours du temps.

La courbe décrivant la quantité de ^{15}N dans les feuilles augmente puis diminue progressivement sur les sites de type mull, le « plateau » d'utilisation se situant entre 3 et 7 ans après le dépôt de la litière marquée (Het 25, Het 26, Het 60). Cette tendance pourrait s'expliquer par le brassage de matière, et donc des litières marquées, par les vers de terre homogénéisant la distribution des résidus de litières dans le profil de sol, et dans les agrégats. Il induit temporairement une protection des résidus de l'activité des microorganismes décomposeurs qui atténue l'utilisation du N par la végétation et la prolonge dans le temps, par exemple lors de la destruction des agrégats protecteurs. Le site Het 88 est un mull qui

présente une courbe d'incorporation progressive, comme les autres mull, mais l'incorporation du ^{15}N dérivé des litières est différée.

L'incorporation du ^{15}N dérivé de la litière marquée apparaît plus brutale, et légèrement retardée sur les sites de type moder (Het 02, Het 30, Ebrach). L'incorporation du ^{15}N dans les feuilles, plutôt intense et courte, culmine 3 à 6 ans après le dépôt de la litière marquée. Ces résultats coïncident avec les observations visuelles d'une lente décomposition dans les horizons organiques sous moder, mais d'une possibilité de prélèvement dans l'horizon organique par les racines ectomycorhizées (mat radiculaire). Le site Het 55 est un moder dont la courbe d'utilisation du ^{15}N se rapproche de celle des mull. Enfin, à Aubure, mais surtout à Collelongo, le ^{15}N issu des litières est dilué dans un grand pool de N organique dans les premiers centimètres du sol, ce qui rend délicate toute interprétation du signal observé.

4. Conclusion

Le suivi du ^{15}N dérivé de la litière indique une dynamique similaire dans les 10 sites étudiés : le N devient progressivement disponible pour la végétation dans la demi-décennie qui suit le dépôt de la litière marquée, puis cette disponibilité diminue. Ces observations confirment la genericité des processus de minéralisation/stabilisation des résidus végétaux dans les sols forestiers.

Des nuances existent cependant. Le prélèvement du N de la litière marquée est légèrement retardé sur les sites de type moder par rapport aux sites de type mull en raison de la récalcitrance des litières sous moder. Le prélèvement du ^{15}N par la végétation s'effectue sur une durée plus courte sur les sites de type moder que sur les sites de type mull, mais les quantités prélevées annuellement sont plus importantes. Ceci peut s'expliquer par l'action des champignons ectomycorhiziens qui vont exploiter efficacement une partie du N des litières. Sous mull, l'action de vers de terre conduit à une dégradation/minéralisation plus lente mais aussi plus longue.

Un **modèle sol-plante** reproduisant les dynamiques de renouvellement de la matière organique dans le sol et les besoins en N des arbres en fonction de leur croissance, est en cours de validation, afin de déterminer la part active du N des litières qui contribue à la nutrition azotée des arbres sur le long terme. Cet outil permettra d'améliorer la connaissance des cycles biogéochimiques et de proposer des gestions de la matière organique, adaptées aux écosystèmes.

5. Bibliographie

- Jabiol, B., Brêthes, J.-J., Ponge, J.-F. Toutain, F., Brun, A., 1995. L'humus sous toutes ses formes. ENGREF-Nancy, 63pp.
- Hatton, P.J., 2012. Séquestration du carbone et de l'azote des feuilles de hêtre dans les associations organo-minérales : Approches macroscopiques, nanométriques et moléculaires, AgroParisTech, 186 pp.
- Ponge, J.-F., 2003. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 935-945.
- Ranger, J., Badeau, V., Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Nys, C., Party, J.-P., Turpault, M.-P., Ulrich, E., 2000. Evolution constatée des sols forestiers au cours des dernières décennies. *Revue Forestière Française* 52, 49-70.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 1998. N-15 partitioning and production of N-15-labelled litter in beech trees following [N-15]urea spray. *Annales des Sciences Forestières* 55, 375-383.

Résumé

Les sols forestiers, supports physiques mais aussi source de nutriments pour les végétaux, sont soumis à des contraintes anthropiques croissantes pouvant conduire à une baisse de la fertilité et donc à une diminution de la production de biomasse. La connaissance des cycles biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers permet de gérer au mieux les ressources du sol pour concilier production de biomasse, satisfaction des besoins de l'homme et durabilité des systèmes.

Avec le phosphore, l'azote (N) est un nutriment indispensable à la croissance des végétaux. Bien que présent en quantité abondante à l'état naturel, le N demeure un élément limitant pour une grande partie des écosystèmes. De plus, il s'agit du seul nutriment qui n'est pas libéré par l'altération des minéraux, la source principale de N pour les végétaux provient de la décomposition et de la minéralisation des litières.

L'objectif de cette thèse était d'apporter des connaissances sur le devenir du N des litières sur le moyen terme (une décennie) dans le système sol-plante des écosystèmes forestiers non fertilisés et de mettre en avant les facteurs de contrôle des processus de stabilisation, d'immobilisation, de prélèvement et de pertes du N conduisant à la formation des stocks de N dans les sols et à la nutrition des arbres. Pour cela, un modèle simple comprenant deux modules – sol et arbre – a été construit et validé à partir d'une expérience de marquage de litière à l'azote ^{15}N . Le marquage a eu lieu il y a une dizaine d'années sur dix hêtraies européennes et consistait à déposer de la litière enrichie en ^{15}N au pied d'arbres sélectionnés. Le devenir du ^{15}N a été suivi par échantillonnage régulier de la litière, du sol (0 – 30 cm) et des feuilles suivis d'analyses par spectrométrie de masse à rapport isotopique des teneurs en ^{15}N .

Le suivi du traceur ^{15}N dans le profil de sol a permis de mettre en évidence une très faible incorporation du N dans les horizons minéraux du sol sur une décennie. L'abondance isotopique ne montre pas de signe d'enrichissement à partir de 10 cm de profondeur et le maximum d'incorporation du ^{15}N se trouve dans les cinq premiers centimètres de surface de l'horizon minéral du sol. Le pic d'incorporation du ^{15}N dans le sol se situe entre 2 et 4 ans après le dépôt des litières marquées entre 0 et 5 cm.

Dans les feuilles des arbres ayant reçu le marquage, l'évolution de la quantité de ^{15}N au cours du temps montre une dynamique en deux phases correspondant à la minéralisation du N des

litières qui devient alors disponible pour les arbres suivie d'une phase de stabilisation du N dans les agrégats du sol limitant l'accessibilité du N aux végétaux.

La modélisation du suivi temporel du traceur ^{15}N dans le sol et dans l'arbre a permis de mettre en avant une structure à trois compartiments de sol en plus de la litière. Un premier compartiment assimilable aux produits de décomposition des litières aériennes et souterraines, et deux compartiments de sol aux taux de recyclage du N dans ces compartiments différents. L'analyse de l'évolution de la quantité de ^{15}N dans les feuilles des arbres ayant reçu le marquage au cours de la décennie ainsi que des paramètres du modèle précisent le lien entre la forme d'humus et la dynamique d'incorporation du N dérivé des litières par les arbres. Dans les humus de type mull, l'homogénéisation du N dans le profil de sol par la faune ralentit l'accessibilité des végétaux à la source de N mais la prolonge dans le temps par mise à disposition progressive du N lors du recyclage. Sous moder, il semble que les arbres puisent rapidement et directement dans les horizons organiques pour prélever le N nécessaire à leurs besoins, grâce aux associations fongiques.

Les résultats de modélisation montrent également que les litières contribuent à la nutrition azotée des arbres au maximum 4 à 5 ans après leur chute mais les arbres utilisent cette source de N pendant au moins une décennie. En négligeant les apports atmosphériques, environ 25 % des besoins totaux en N de l'arbre (feuilles, tronc, branches, racines) sont couverts par la réallocation du N de l'arbre, et 75 % sont issus du prélèvement du N dans le sol avec une contribution des litières croissantes pendant les 4 à 5 premières années suivant leur dépôt suivie d'une diminution par stabilisation du N dans le sol et/ou pertes du N par dénitrification ou lessivage dans le système sol-plante.

L'utilisation du N dérivé des litières par l'arbre est également fonction de la croissance des arbres, de la productivité du site et de leurs âges, les arbres jeunes n'ayant pas les mêmes besoins en N que les arbres plus âgés.

Mots clés : Décomposition des litières – Hêtre – Marquage isotopique – ^{15}N – Modélisation

Abstract

Forest soils are a physical media and main source of plant nutrients. Increasing anthropogenic stresses may lead to a decreasing fertility and thus a decrease in biomass production. Improved understanding of biogeochemical cycles in forest ecosystems allows a better management of soil resources to sustain biomass production and satisfy the human needs.

With phosphorus, nitrogen (N) is an essential nutrient for plant growth. Although present in large quantities in nature, N remains a limiting factor for many ecosystems. Moreover, it is the only nutrient that is not released by mineral weathering. The main source of N for plants comes from the decomposition and mineralization of the litter.

The main objective of this PhD was to study the fate of litter-derived N on the long term (one decade) in the soil-plant system in temperate forest ecosystems. The factors controlling the processes of stabilization, immobilisation, tree uptake and N loss leading to the formation of soil N stocks and contributing to tree nutrition were also highlighted. For this, a robust and simple model consisting of two modules - soil and tree - was built and validated from a nitrogen-15 (^{15}N) labelling experiment. The labelling experiment took place ten years ago in ten European beech forests. The ^{15}N enriched litter was produced on a dedicated site and was set on the soil around selected trees in the ten sites. The ^{15}N enrichment was measured regularly for one decade in the decomposing litter, the forest floor (0 – 30 cm) and the leaves. Monitoring of the tracer ^{15}N in the soil profile highlighted a low transfer of N into mineral soil horizons over a decade. There was no isotopic enrichment of the soil layers deeper than 10 cm depth and the maximum of ^{15}N recovered in the soil was measured in the first 5 cm of the soil (Ah horizon). The ^{15}N peak of the litter-derived N recovered in the soil was measured between 2 and 4 years after the labelling in the ten sites and in the 0 – 5 cm layer.

In the leaves of the trees that received the labelled litter the kinetic of the amount of ^{15}N over time showed a first phase of increasing leaf ^{15}N illustrating an increasing N availability due to preferential mineralization of litter N followed by a second phase of decreasing leaf ^{15}N due to stabilization and vertical distribution of litter N into the soil profile.

Modeling the fate of litter ^{15}N in the soil and the tree resulted in a model with three compartments in the soil. The first compartment is dedicated to litter decomposition products and the two others soil compartments correspond to mineral horizons with different N turnover rates. The analysis of the kinetic of the leaf ^{15}N over a decade as well as the model parameters allows linking the form of the humus and the dynamics of the litter-derived N

uptake by trees. Mull humus sites showed that the homogenization of N in the soil profile and the sequestration in earthworm faeces may slow down the accessibility of plants to the source of N but extended it in time by progressive release of N. At moder humus sites, trees quickly and directly mine for litter N from the organic horizons by ectomycorrhizal associations.

The modeling study also shows that the litter contributes to the tree N nutrition over a decade and at a maximum rate 4 to 5 years after the litterfall. Neglecting atmospheric N inputs, about 25 % of the total N needs of the tree (leaves, trunk, branches, and roots) are covered by the reallocation of N from the tree, and 75% are from the soil N uptake. The use of litter derived N by trees is also function of tree growth, site productivity and tree age, young trees do not have the same N requirements than older trees.

Key words: Litter decomposition – Beech – Labelled litter – ^{15}N – Modelling