

Le devenir de l'azote dans les litières forestières

Étude par marquage isotopique

Bernd Zeller, Étienne Dambrine et Laurent Caner

Summary

The fate of forest litter nitrogen: an isotopic labelling study

The fate of the nitrogen annually deposited in litterfall has been studied by ^{15}N labelling of beech leaves and deposition of the labelled litter in various types of beech stands in Europe. We measured that between 1 and 3% of the nitrogen present in the litter is taken annually by beech (*Fagus sylvatica*) stands. Rates of N uptake from the litter are strongly related to stand growth rates. Litter degradation proceeds through a massive fungal attack which supplies N to the mesofauna in mull humus types. Litter N is continuously released from the litter, from the first month after deposition. Depending of the soil types and species, herbaceous species use various proportions of litter N for their own N supply.

Mots-clés

^{15}N , cycle d'azote, forêt, décomposition, minéralisation.

Key-words

^{15}N , N-cycle, beech forest, decomposition, mineralisation.

Chaque année, à l'automne pour les feuillages caduques, ou tout au long de l'année pour les feuillages sempervirents, les arbres perdent leurs feuilles. Cette chute annuelle de litière ($\sim 3 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) apporte au sol environ $30 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ d'azote, ce qui en fait la source principale d'azote, avec les pluies et dépôts secs. En France, ces derniers apportent entre 10 et $30 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ d'azote ammoniacal (NH_4^+) et nitrique (NO_3^-) suivant le niveau de pollution atmosphérique. L'azote des litières se trouve pour une faible part sous forme soluble, acides aminés, acides nucléiques..., et en grande partie sous forme d'azote protéique plus ou moins associé à des tanins polyphénoliques.

Les plantes absorbent généralement l'azote dans le sol sous forme minérale (NH_4^+ ou NO_3^-), sauf certaines plantes des

écosystèmes très acides des climats montagnards ou boréaux où l'azote minéral est très peu présent. Les plantes forestières préfèrent généralement la forme NH_4^+ , mais certaines, dites nitrophiles, poussent dans les sols riches en nitrate et s'en accommodent [1]. La minéralisation des litières est donc indispensable pour que l'azote organique qu'elles contiennent soit progressivement libéré sous forme ammoniacale ou nitrique, et utilisé par les plantes forestières et en particulier les arbres. Traditionnellement, la morphologie des humus et sa composition élémentaire fournissent des indications sur la minéralisation de l'azote.

La libération d'azote par les litières est classiquement mesurée en suivant l'évolution dans le temps de la masse et de la teneur en azote d'une litière de masse initiale et de composition connue. Ramenée à la quantité d'azote initiale, on en déduit la valeur du coefficient de minéralisation annuelle de l'azote. Cependant, cette méthode ne permet pas de savoir ce que devient l'azote des litières, car il se mélange avec l'azote du sol. Les méthodes plus récentes et complémentaires utilisent :

- soit les variations isotopiques naturelles de l'azote entre les différents constituants de l'écosystème [3]. En effet, un

L'**humus** est la couche supérieure du sol, constitué essentiellement de matière organique provenant de la décomposition des litières. On distingue morphologiquement deux grands types d'humus, dont la signification écologique et fonctionnelle a été l'objet de travaux très anciens et très approfondis.

Les humus de type mull s'observent sur des sols peu acides, sous des climats tempérés. Ils se caractérisent par la fonte rapide des feuilles mortes à la surface du sol, sous les actions conjuguées de champignons d'une classe particulière (la pourriture blanche) et des vers de terre qui entraînent les fragments organiques dans leurs galeries [2]. L'azote des litières est rapidement minéralisé puis réabsorbé par l'arbre pour aider à la formation de la nouvelle masse foliaire.

Inversement, les humus de type moder (ou mor) s'observent sur des sols très acides, sous climat froid et plutôt sous forêt de résineux. Dans ces humus, la litière s'accumule sous forme des couches L (litière peu décomposée), F (litière fragmentée) et H (accumulation de boulettes fécales organiques de la microfaune), de sorte que l'azote contenu dans les litières n'est que très lentement remis à la disposition des arbres. Ces observations ont été classiquement confirmées par la faible croissance et l'insuffisante nutrition azotée des arbres croissant sur des tels humus.

Les isotopes de l'azote

L'azote de l'air et de la matière organique en général (plantes et animaux) est formé essentiellement de l'isotope ^{14}N , mais contient 0,3663 % de ^{15}N .

Le rapport isotopique $R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ d'un corps est mesuré par rapport à celui d'un témoin, en l'occurrence l'air, dont le rapport est stable et conventionnellement fixé à 0. R est mesuré avec un spectromètre de masse (SMRI) avec une précision de $\pm 0,2 \text{ ‰}$.

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \frac{R_{\text{échantillon}} - R_{\text{standard}}}{R_{\text{standard}}} \times 1000$$

avec $R_{\text{échantillon}}$, rapport isotopique de l'échantillon et R_{standard} , rapport isotopique de l'air.

certain nombre de réactions se produisant dans le milieu naturel conduisent à des fractionnements isotopiques ; ces variations sont significatives et signent ces transformations. Les principales réactions naturelles qui fractionnent les isotopes de l'azote sont la volatilisation d'azote ammoniacal, la transformation d'azote ammoniacal en nitrate (nitrification), la réduction suivie de la volatilisation d'azote nitrique (dénitrification). Toutes ces réactions entraînent un enrichissement relatif en ^{14}N du produit et inversement une augmentation de la proportion de ^{15}N dans le substrat résiduel. L'absorption d'azote par les plantes forestières ne détermine généralement pas de fractionnement, mais se traduit par un enrichissement en ^{15}N des champignons mycorhiziens (qui vivent en symbiose sur les racines des plantes). Par ailleurs, on observe une augmentation de $\delta^{15}\text{N}$ le long des chaînes trophiques, des producteurs primaires (végétaux) aux super-prédateurs (carnassiers) [5].

- soit une litière fortement enrichie artificiellement en ^{15}N [4].

En pulvérisant un plateau de jeunes hêtres avec de l'azote 15, nous avons enrichi artificiellement les arbres, de sorte que les litières soient enrichies en ^{15}N . La composition de ces litières, en dehors de leur proportion élevée de ^{15}N , ne se distingue pas de litières normales [4]. Récoltées à l'automne, séchées et homogénéisées, ces litières sont déposées à la place des litières naturelles dans différents écosystèmes forestiers, pour suivre, grâce aux variations de leur composition isotopique, le devenir de l'azote qu'elles contiennent dans les sols et la végétation forestière. Dans le protocole d'étude classiquement utilisé, les litières sont disposées à la surface du sol sur un cercle dont le centre est occupé par le tronc de l'arbre et dont la surface couvre l'essentiel de la zone prospectée par les racines de l'arbre (figure 1). Plusieurs arbres d'âges et de dimensions représentatives des peuplements ont été ainsi équipés, dans différents écosystèmes forestiers, sur sols acides et calcaires. Les mesures effectuées concernent l'évolution de la masse des litières, les teneurs et les rapports isotopiques de l'azote des litières, des humus, des horizons de sol, de la faune et de la microflore des sols, ainsi que des différents organes des arbres et des espèces herbacées de sous-bois (ex. : *Gallium odoratum*). Les mesures sont effectuées parallèlement sur des cercles témoins, non marqués, pour tenir compte des fractionnements naturels.



Figure 1 - A l'automne, dépôt de la litière marquée ^{15}N au sol, maintenue à l'aide d'un filet autour d'un arbre (photo B. Zeller).

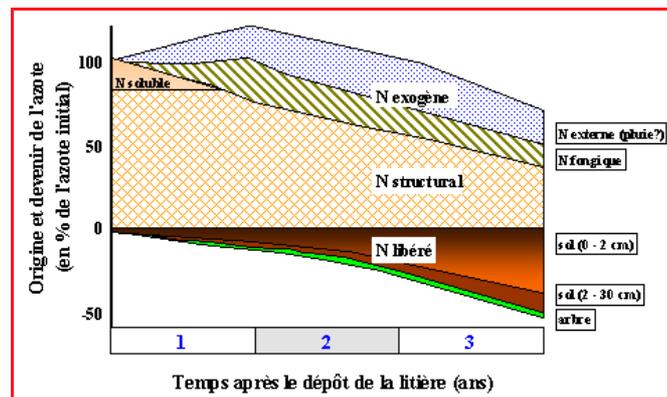


Figure 2 - Schéma de la dynamique de l'azote dans une litière de hêtre pendant sa décomposition et sa minéralisation sur un sol brun acide avec un humus du type moder. N structural est l'azote organique non soluble d'une feuille (en grande partie des protéines).

Elles suggèrent les résultats suivants [6-8] :

1- Pendant les deux premières années qui suivent la chute de la litière, les litières absorbent et libèrent de l'azote simultanément (figure 2).

Au total les litières perdent leur azote constitutif, à un taux proche de celui de la perte de poids, et gagnent de l'azote externe apporté par le milieu, principalement les filaments mycéliens (champignons), mais aussi par les pluies. Une très faible part (< 1 %) de l'azote perdu par les litières est minéralisé dans l'année. L'azote minéral des sols ne provient pas, ou pour une très faible proportion, des litières. Sur les humus de type mull, la perte d'azote constitutif des litières est plus rapide dès la première année. Le gain d'azote externe est plus fort dans les humus de type moder. Ceci confirme la plus forte capacité d'extraction d'azote de la microflore des mulls (pourritures blanches), par rapport aux moders.

2- L'azote des litières s'accumule préférentiellement dans l'humus (figure 2).

Dans les humus de type mull, la microfaune (collemboles) qui profite le plus directement de l'azote des litières (celle qui montre le plus fort marquage isotopique) et concourt donc à sa transformation n'est, curieusement, pas celle qui fragmente et déchiquette la litière, mais celle qui consomme les boulettes fécales des précédents ou des filaments mycéliens. L'incorporation de litière par les vers de terre est notable surtout dans les premiers cm de sol. L'enfouissement de la litière sous les turricules de terre minérale est sans doute plus important que la descente de fragments dans les galeries des vers, consécutive à leur consommation directe. Dans les humus de type moder, la microfaune (enchytréides) qui profite le plus de l'azote des litières utilise préférentiellement les formes solubles. L'activité des vers de terre est très faible, de sorte que les débris de litière ne sont enfouis que sous les chutes de litière postérieures.

3- En fonction des sites et des individus, l'arbre prélève annuellement entre 0,2 et 1,1 % de l'azote des litières (tableau 1).

Pour un arbre et un site donnés, cette proportion varie peu au cours des cinq premières années. Dès la première saison de végétation, on observe un enrichissement en ^{15}N issu des litières marquées, dans les racines, le tronc et les feuilles des arbres, même adultes. Plus la croissance du peuplement est élevée, plus il semble prélever d'azote dans la litière, et ceci

Tableau I - Répartition du ^{15}N apporté par la litière marquée dans la litière en décomposition, le sol et l'arbre, trois ans après le dépôt de la litière (en % de ^{15}N apporté).

Les sites se trouvent en France (Aubure), Allemagne (Ebrach) et Italie (Collelongo).

	Aubure	Ebrach	Collelongo
humus	moder	moder	mull
^{15}N -litière	35,4	32,0	40,6
Sol (0 - 2 cm)	37,9	37,2	26,5
Sol (2 - 10 cm)	8,6	15,2	18,1
Sol (10 - 30 cm)	5,3	2,5	5,4
Biomasse racines	0,7	0,7	0,2
Biomasse aérienne	1,1	1,9	0,1
Feuilles (3 ans)	0,2	0,8	0,4
Total	89,2	90,3	91,3

indépendamment de la forme de l'humus. Cette relation tend à suggérer (i) que la morphologie de l'humus n'est pas le seul paramètre explicatif de la nutrition azotée des peuplements et (ii) que l'arbre, peut-être à travers l'activité de ses symbiotes mycorhiziens, draine l'azote issu des litières.

4- Certaines espèces herbacées s'alimentent à partir de la litière en décomposition, d'autres non.

Parmi les espèces de sous-bois qui absorbent en plus forte proportion l'azote issu des litières, on trouve le lamier jaune (*Lamiastrum galeobdolon*) et l'aspérule odorante (*Gallium odoratum*). Ces espèces à croissance rapide sont caractéristiques de milieux riches en azote minéral. Inversement, les jeunes semis d'arbre s'alimentent très peu à partir des litières. Leurs systèmes racinaires croissent d'abord en direction de la profondeur pour assurer leurs

besoins en eau, et leurs besoins nutritifs sont faibles. La proportion d'azote extrait de la litière marquée est fortement corrélée à l'abondance isotopique naturelle des plantes, ce qui signifie que le rapport isotopique naturel de l'azote des plantes de sous-bois est un bon indicateur de leur aptitude à utiliser l'azote des litières.

D'autres études, dont certaines sont en cours, devraient nous renseigner sur le rôle de la biodiversité fongique et bactérienne, et nous permettre de modéliser l'ensemble de ces transformations.

Références

- [1] Marschner H., *Mineral nutrition of higher plants*, 2nd ed., Academic Press, London, 1995.
- [2] Toutain F., *Revue forestière française*, 1981, 6, p. 449.
- [3] Mariotti A., thèse de doctorat d'état es sciences naturelles, université P. & M. Curie, Paris 6, 1982.
- [4] Zeller B., Colin-Belgrand M., Dambrine E., Martin F., *Ann. Sci. For.*, 1998, 55, p. 375.
- [5] Ponsard S., Arditi R., *Ecology*, 2000, 81, p. 852.
- [6] Zeller B., Colin Belgrand M., Dambrine E., Martin F., Bottner P., *Oecologia*, 2000, 123, p. 550.
- [7] Zeller B., Colin Belgrand M., Dambrine E., Martin F., *Tree Physiology*, 2001, 21, p. 153.
- [8] Caner L., Zeller B., Dambrine E., Ponge J.-F., *Oecologia*, 2003 (soumis).



B. Zeller

Bernd Zeller

est ingénieur de recherche à l'unité Biogéochimie des écosystèmes forestiers de l'INRA de Nancy¹.



E. Dambrine

Étienne Dambrine

est directeur de recherche dans cette même unité².



L. Caner

Laurent Caner

est maître de conférence à l'université de Poitiers³.

¹ Unité Biogéochimie des écosystèmes forestiers, INRA, 54280 Seichamps.

Tél. : 03 83 39 40 77. Fax : 03 83 39 40 69.

E-mail : zeller@nancy.inra.fr

² Tél. : 03 83 39 40 71. Fax : 03 83 39 40 69.

E-mail : dambrine@nancy.inra.fr

³ Laboratoire HydrASA, UMR CNRS 6532, Bâtiment des Sciences naturelles, 40 avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex.

Tél. : 05 49 45 36 70. Fax : 05 49 45 42 41.

E-mail : laurent.caner@hydrasa.univ-poitiers.fr

Glossaire

Collemboles : petits insectes inférieurs, sans ailes ni métamorphoses, qui pullulent dans le sol végétal.

Enchytréides : petits insectes qui jouent un rôle primordial dans la décomposition des litières forestières.

Moder : type d'humus formé en milieu aéré et en sol nettement acide (pH de 4 à 5). Le moder se forme en climat local froid et ombragé, dans un milieu pauvre en calcium et en fer, sous une végétation qui donne une litière riche en lignine et pauvre en azote.

Mor : type d'humus où la matière organique se décompose difficilement par suite de conditions climatiques et physico-chimiques défavorables.

Mull : type d'humus formé en milieu aéré. Le mull forestier se forme en milieu légèrement acide (pH de 5 à 6) et est caractéristique de la forêt climatique feuillue.