
Impact de l'abandon et de la colonisation par le genêt (*Cytisus scoparius* L.) sur le sol et la végétation d'une pâture de la Chaîne des Puys (Massif Central)

B. Prévosto⁽¹⁾, E. Dambrine⁽²⁾ et B. Zeller⁽²⁾

(1) Cemagref, UR Ecosystèmes Méditerranéens et Risques, 3275 Route Cézanne, CS 40061 Le Tholonet 13182 Aix-en-Provence cedex 5

(2) INRA-Nancy, Unité 1138, Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers (BEF), 54280 Champenoux

RÉSUMÉ

Les pâturages du Massif Central sont assez fréquemment soumis à l'abandon et à la colonisation par le genêt à balai (*Cytisus scoparius* L.). L'étude présentée cherche à évaluer l'impact de cet abandon et de cette colonisation arbustive sur les sols et la végétation d'une pâture de la Chaîne des Puys.

Différents stades d'abandon d'une pâture et de sa colonisation par le genêt ont été échantillonnés : 42 placettes ont été installées dans une pâture gérée, dans une pâture abandonnée faiblement colonisée et dans des peuplements de genêts jeunes et âgés. Sur chaque placette, après avoir mesuré le peuplement de genêts, des relevés de flore ont été effectués et les valeurs Ellenberg indicatrices des conditions de sol et de milieu ont été calculées. Les sols ont été analysés pour déterminer leurs principales caractéristiques physico-chimiques notamment leur teneur en C et N et leur potentiel de minéralisation en N par incubation au laboratoire. L'abondance isotopique en ¹⁵N ($\delta^{15}\text{N}$) des sols a aussi été mesurée.

Les résultats montrent que le nombre d'espèces diminue fortement lors de l'abandon de la pâture puis avec la fermeture du milieu par le genêt. L'évolution de la composition de la végétation suggère une augmentation de l'acidité, de l'humidité et de la disponibilité en azote au cours la colonisation. L'évolution des principales propriétés des sols pour les différents stades confirme ces résultats, les changements étant nettement plus marqués dans le premier que dans le second horizon. Le passage de la pâture gérée à la pâture abandonnée non colonisée s'accompagne : i) d'une forte baisse de la densité apparente, ii) d'une augmentation relative des teneurs en C et N, iii) d'une diminution du $\delta^{15}\text{N}$, iv) d'une hausse de la nitrification potentielle alors que les stocks en C et N du sol restent stables en raison de l'évolution opposée entre les teneurs et la densité apparente. La fermeture par le genêt dans les stades suivants accentue l'augmentation de la teneur en C et N, et de la nitrification alors que les stocks augmentent modérément et que le $\delta^{15}\text{N}$ reste stable. Cette étude souligne l'impact fort de l'abandon du pâturage puis du rôle plus modéré de la colonisation par le genêt sur le taux de matière organique et la dynamique de l'azote dans les sols.

Mots clés

Abandon, espèce fixatrice, minéralisation, genêt

SUMMARY**IMPACTS OF LAND ABANDONMENT AND BROOM COLONIZATION (*CYTISUS SCOPARIUS* L.) ON SOIL AND VEGETATION OF A MID-ELEVATION PASTURE OF THE CHAÎNE DES PUYS (Massif Central, France)**

Colonization of the abandoned pastures of the Chaîne des Puys (French Massif central) by broom (*Cytisus scoparius* L.) is a frequent occurrence. The study aims at evaluating the impact of abandonment and colonisation by broom on vegetation diversity and soils properties particularly as regards C, N stocks and contents and N mineralization.

Different colonization stages were sampled: 42 plots were established in a grazed pasture, in an abandoned pasture weakly colonized by broom and in broom stands of increasing age and cover. On each plot, stand measurements were achieved, vegetation was recorded in order to establish Ellenberg values. Soils were sampled and analysed on a subset of 33 plots to assess main physical and chemical properties in particular C and N contents and isotopic abundance in ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$).

Results showed that species number was strongly reduced after land abandonment and before broom colonization. Broom colonization enhanced species reduction by eliminating many grassland species this benefiting to ligneous species. Ellenberg values showed an increase in soil moisture, soil acidity and nitrogen availability with colonization and these findings were confirmed by soil analyses. Soils after abandonment and before colonization by broom showed a lower bulk density, a higher content in C and N and a higher potential nitrification whereas C and N stocks remained constant due to inverse change between bulk density and contents. Colonization by broom in the following stages led to a moderate increase in C and N contents, potential nitrification, C and N stocks whereas $\delta^{15}\text{N}$ remained unchanged. This study emphasizes the key role of grazing and the moderate role of broom colonization after land abandonment on soils organic matter content and N dynamics.

Key-words

Land abandonment, N-fixing species, mineralisation, broom plant

RESUMEN**IMPACTO DEL ABANDONO Y DE LA COLONIZACIÓN POR EL GENISTA SOBRE EL SUELO Y LA VEGETACIÓN DE UN PASTO DE LA CADENA DE LOS PUYS (Macizo central)**

Los pastos del Macizo central son bastante frecuentemente sometidos al abandono y a la colonización por el genista (*Cytisus scoparius*). El estudio presentado busca evaluar el impacto de esta colonización arbustiva sobre los suelos y la vegetación de un pasto de la cadena de los Puys.

Se mostró diferentes estadios de abandono de un pasto y de su colonización por el genista: se instalaron 50 parcelas en un pasto seguido, en un pasto abandonado ligeramente colonizado y en poblaciones de genistas jóvenes y viejas. En cada parcela, después de la medida de la población de genistas se efectuaron relevados de flora y se calcularon los valores Ellenberg indicadores de las condiciones de vidas y de medio. Se analizaron los suelos para determinar sus principales características físico-químicas, en particular, su contenido en C y N, y su potencial de mineralización en N por incubación al laboratorio. Se midió también la abundancia isotópica en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) de los suelos.

Los resultados muestran que el número de especies disminuye fuertemente durante el abandono del pasto luego el cierre del medio por el genista. La evolución de la composición de la vegetación sugiere un aumento del acidez, de la humedad y de la disponibilidad en nitrógeno durante la colonización. La evolución de las principales propiedades de los suelos para los diferentes estadios confirma estos resultados, los cambios son netamente más marcados en el primero que en el segundo horizonte. La transformación del pasto seguido al pasto abandonado no colonizado se acompaña: de una fuerte disminución de la densidad aparente, de un aumento relativo de los contenidos en C y N, de una disminución del $\delta^{15}\text{N}$, de un aumento de la nitrificación potencial mientras que las cantidades en C y N del suelo quedan estables con razones de la evolución opuesta entre los contenidos y la densidad aparente. El cierre por los genistas en los estadios siguientes acentúa el aumento del contenido en C y N y de la nitrificación, mientras que las cantidades aumentan moderadamente y que el $\delta^{15}\text{N}$ queda estable. Este estudio subraya el fuerte impacto del abandono del pasto luego del papel más moderado de la colonización por el genista sobre la tasa de materia orgánica y la dinámica del nitrógeno en los suelos.

Palabras clave

Abandono, especie fijadora, mineralización, genista

De nombreux pâturages de moyenne montagne ont été et sont encore actuellement sous-pâturés puis abandonnés en raison du déclin des activités pastorales comme c'est le cas dans le Massif Central (Bazin *et al.*, 1983). Ces pâtures sont alors colonisées directement par des arbres pionniers comme le bouleau ou le pin sylvestre (Prévosto *et al.*, 2004) ou pouvant l'être par des ligneux. Ces stades arbustifs peuvent être des facteurs de ralentissement voire de blocage de la dynamique végétale, mais le plus souvent ils ne font que précéder l'apparition de stades forestiers. Le genêt à balai (*Cytisus scoparius* L.) est une espèce entrant dans ce cadre (Rousseau et Loiseau, 1982). Ses traits écologiques (Paynter *et al.*, 2000; Prévosto *et al.*, 2004) lui permettent d'envahir efficacement les pâturages de moyenne montagne humide sous-exploités et de former rapidement des populations denses qui sont ensuite progressivement remplacées par une végétation forestière lors de la sénescence.

L'abandon pastoral puis la mise en place du couvert à genêt modifient brutalement la flore herbacée des milieux colonisés et induisent une réduction de la diversité végétale. L'altération de la diversité est bien sûr liée à la diminution de l'éclairement arrivant à la strate herbacée, mais aussi à la modification des ressources du sol. En effet, l'abandon puis la colonisation ligneuse s'accompagnent fréquemment d'un changement des propriétés physiques et chimiques des sols, en particulier des teneurs et des dynamiques en C et N (Archer *et al.*, 2000; Wijnen *et al.*, 1999; Bardgett *et al.*, 1998). De plus le genêt, espèce fixatrice d'azote, semble capable de modifier assez profondément la dynamique en N en augmentant la teneur du sol en cet élément et en favorisant la minéralisation (Diquélou et Rozé, 1999).

Dans le travail qui suit nous avons cherché à répondre aux deux questions suivantes :

- quel est l'impact de l'abandon pastoral puis de la colonisation par le genêt sur les propriétés du sol en particulier en ce qui concerne les dynamiques du carbone et de l'azote ?
- quelles sont alors les conséquences sur la flore, notamment comment cette dernière traduit-elle les modifications du milieu ?

Pour répondre à ces questions nous avons échantillonné une pâture encore exploitée de la Chaîne des Puys (Massif Central) jouxtant une pâture abandonnée en cours de colonisation offrant différents stades de développement des peuplements de genêts. Nous avons alors effectué des relevés de végétation et des prélèvements de sol dans ces différents stades afin d'analyser les effets de l'abandon pastoral et de la colonisation par le genêt sur la flore et les propriétés des sols.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Site d'étude et échantillonnage

Le site d'étude sélectionné est l'estive de Ternant (62 ha, altitude 1 000 m) qui se situe dans la Chaîne des Puys. La Chaîne des Puys est constituée par un socle granitique portant une centaine de volcans suivant un alignement Nord-Sud. Le climat est océanique à tendance continentale, la pluviométrie moyenne pour le site est d'environ 1 100 mm an⁻¹, la température moyenne est de 7 °C. Le substrat est constitué par une arène granitique faiblement mélangée à des projections trachytiques (<5% en volume) car la zone d'étude se situe en limite de la zone de projections volcaniques. La composition chimique des projections volcaniques influe fortement sur les caractéristiques des sols (Prévosto *et al.*, 2002) si bien que les sols sont intergrades entre des sols brunifiés et andiques. Dans la zone échantillonnée ils présentent une densité faible (<0,7 g cm⁻³) et une teneur élevée en matière organique (> 8% de C org) qui reflètent leurs propriétés andiques. Classiquement, les sols échantillonnés dans cette étude sont constitués d'un premier horizon foncé A1 de 4-5 cm, de texture limoneuse et de structure micro-grumeleuse et d'un deuxième horizon S, plus clair, d'épaisseur 30-40 cm, de texture limoneuse et de structure à tendance polyédrique. Le matériel parental est constitué par l'arène granitique en mélange avec les scories trachytiques (projections volcaniques riches en silice). Il n'a pas été effectué d'analyse texturale et d'analyse chimique complète (hormis les paramètres détaillés plus loin) mais des profils et analyses sont disponibles dans Dejou (1985) et Hetier (1975).

Le site de Ternant est composé de prairies dont la composition botanique peut être rattachée à celle des landes et pelouses dont les espèces les plus communes sont la canche flexueuse (*Deschampsia flexuosa*), le nard raide (*Nardus stricta*), la houlque laineuse (*Holcus lanatus*), le plantain (*Plantago lanceolata*).

Ces espaces ont été régulièrement soumis au pâturage ovin, bovin et équin, mais le chargement trop faible et l'irrégularité du pâturage n'ont pas permis d'éviter une colonisation par le genêt. Dans une prairie abandonnée depuis quelques années (5-8 ans), nous avons sélectionné 6 taches de genêts composés de genêts matures en leur centre et de genêts jeunes à leur périphérie. 6 transects (longueur 36 m environ, même orientation) ont été établis du centre des taches de genêts vers la prairie abandonnée de façon à recouper divers stades de colonisation par le genêt : pâture abandonnée et faiblement colonisée, peuplement de genêts jeunes et en cours de fermeture, peuplements âgés et fermés. Nous avons ensuite installé un total de 34 placettes de 2 m x 2 m le long des transects pour échantillonner ces stades (tableau 1). De plus, dans une pâture gérée non colonisée jouxtant la zone échantillonnée et présentant les mêmes caractéristiques stationnelles, nous avons installé 8 placettes selon un transect de même orientation.

Tableau 1 - Nombre de relevés et caractéristiques moyennes des peuplements de genêts, les valeurs extrêmes sont indiquées entre parenthèses (min-max).

Table 1 - Number of samples and mean dimensions of broom stands according to the different colonization stages. Extreme values are indicated in brackets (min-max).

	Nb. relevés flore	Nb. relevés sol	Age genêt (an)	Couvert genêt (%)	Lumière transmise (%)	Hauteur genêt (m)	Biomasse genêt (t.ha ⁻¹)	Densité genêt (/m ²)
Pâturage Gérée (PG)	8	5	1-2	<5	100 (100 -100)	<0.7	<0,1	<1
Pâturage Abandonnée (PA)	8	6	1-3	23 (0-35)	85 (73 -100)	0.77 (0,58 -1,07)	1.6 (0,4-4,4)	4.2 (0,3 -8,5)
Peuplements de Genêts Jeunes en cours de fermeture (GJ)	18	10	2-4	78 (40 -90)	26 (7-61)	1.31 (0,67 -1,76)	12.1 (2,6-25, 1)	29.4 (11,8 -85,6)
Peuplements de Genêts Agés et matures (GA)	8	6	4-5	100 (100 -100)	11 (7-16)	2.56 (2,08 -2,83)	41.4 (23,8-61,6)	14.1 (7,0 -24, 3)

Mesures des peuplements et relevés de végétation

Sur chaque placette les genêts ont été dénombrés et leur diamètre à la base mesuré afin de calculer la biomasse aérienne totale à partir de relations allométriques (Prévosto *et al.*, 2004). Quelques individus par placette ont été mesurés en hauteur puis coupés pour déterminer leur âge par comptage de cernes. L'éclaircissement transmis au sol sous les peuplements a été caractérisé à l'aide d'un ceptomètre (Decagon Device, Pullman). Les caractéristiques des peuplements sont présentées *tableau 1*.

Sur chaque placette, toutes les espèces des strates herbacée et muscinale ont été inventoriées et chaque espèce a été affectée d'un coefficient d'abondance-dominance selon la méthode Braun-Blanquet (1932). A partir des données floristiques, les valeurs indicatrices d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1992) ont été calculées pour chaque placette : chaque espèce végétale est affectée d'une série de coefficients définis par Ellenberg et reflétant ses préférences en termes de conditions d'humidité (notée F), de nutrition azotée (notée N) et d'acidité du milieu (notée R, valeur reliée au pH). Une moyenne pour chacun des paramètres humidité, azote et acidité est ensuite calculée pour chaque relevé à partir des coefficients de chaque espèce, ce qui permet de définir les indices d'Ellenberg notés respectivement mF, mN, mR. Le système d'Ellenberg permet, sur un site donné, de quantifier les conditions environnementales en utilisant la valeur indicatrice de la flore : une augmentation de l'indice indique une valeur plus élevée de la variable du milieu considérée (ici humidité, azote ou pH). Ce système a été utilisé avec succès par de nombreux auteurs et dans différentes régions d'Europe pour estimer les conditions de lumière, de climats, de

sols, dans des communautés végétales variées et aussi pour connaître les changements du milieu suite à une modification de la végétation ou de l'usage du sol (Koerner *et al.*, 1997; Dzwonko, 2001). Il s'est également révélé pertinent dans la Chaîne des Puys (Prévosto *et al.*, 2002).

Prélèvement et analyse des sols

Les sols ont été échantillonnés le 18 mars 2004 après quelques jours de beau temps sur des sols réessuyés. Dans chaque placette, 3 prélèvements, espacés d'environ 30 cm, ont été effectués sur la diagonale de la placette. La litière a été écartée au préalable. Deux profondeurs de sol (0-15, 15-30 cm) ont été prélevées à l'aide d'une tarière cylindrique à volume constant de 754 cm³ pour une épaisseur de 15 cm (Eijkelkamp, single root auger). Les trois sous-échantillons de chaque profondeur ont été regroupés dans un récipient étanche et ramenés au laboratoire où ils ont été pesés, puis entièrement tamisés (4 mm) et le refus a été pesé. Une aliquote des échantillons de sol (<4 mm) a été séchée à 105 °C pendant 24 heures pour déterminer la teneur en eau. Le reste des échantillons a été tamisé à sec à 2 mm. La densité apparente (masse totale sèche/volume) et la densité de la terre fine ((masse totale sèche - masse cailloux)/ volume terre fine) ont été calculées.

Les analyses de terre sur sol tamisé ont été effectuées au Laboratoire de l'INRA de Nancy : pH eau, teneur en N total (méthode Kjeldahl), teneur totale en C (oxydation par K₂CR₂O₇ dans H₂SO₄, Duchaufour 1983). Les stocks de C et N (kg ha⁻¹) ont été calculés à partir de la concentration de chaque élément dans chaque horizon et de la densité de la terre fine et additionnés jusqu'à 30 cm de profondeur.

Après broyage d'une aliquote de chacun des sols (> 50µm), l'abondance isotopique naturelle en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) a été mesurée dans un spectromètre de masse *Finingan Delta S*. Les résultats sont exprimés en ‰ par rapport au standard atmosphérique international ($\delta^{15}\text{N} = (\text{Réchantillon}/\text{Rstandard} - 1) \times 1000$ où $\text{R} = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) (Mariotti 1983). Par convention, la valeur est nulle pour l'atmosphère.

La minéralisation de l'azote de la terre fine, tamisée sur le terrain à 4 mm, a été mesurée par une incubation aérobie des sols effectuée dès le prélèvement. Pour chaque échantillon, un sous-échantillon de 400 g de sol humide a été placé dans une boîte plastique hermétique gardée 3 semaines à température constante (18 °C) et humidité constante (45 % eau/gsol sec), ces conditions représentant à peu près les conditions de terrain lors du prélèvement. Des extractions d'azote minéral par K_2SO_4 0,5 M (20 g de sol humide/20 g de solution) ont été effectuées sur des aliquotes à trois dates $t = 0$, $t = 10$ jours, $t = 21$ jours. La concentration de l'azote minéral (N-NH_4 et N-NO_3) a été déterminée avec un colorimètre automatique (TRAACS 2000).

Analyse des données

Les analyses de variances ont été faites en utilisant le test de Tuckey. Toutes les analyses ont été réalisées sous le logiciel Statgraphics. Les différences sont considérées comme significatives au seuil de 5 % ($P < 0,05$).

Tableau 2 - Nombre moyen d'espèces et valeurs moyennes Ellenberg pour l'humidité (mF), l'acidité (mR) et l'azote (mN). Les lettres (a, b, c) indiquent les valeurs qui sont statistiquement différentes au seuil choisi ($P < 0,05$).

Table 2 - Mean number of species and Ellenberg values for soil moisture (mF), soil reaction (mR) and nitrogen (MN) according to the colonization stages. Letters indicate statistical differences ($P < 0.05$)

	Pâturage gérée (PG)	Pâturage abandonnée (PA)	Genêts jeunes (GJ)	Genêts Adultes (GA)
Nombre d'espèces inventoriées	30 (a)	17 (b)	15 (b)	11 (c)
Indice Ellenberg pour l'humidité (mF)	3,9 (a)	4,6 (b)	4,7 (b)	5,0 (c)
Indice Ellenberg pour l'acidité (mR)	4,7 (a)	4,0 (b)	3,8 (b)	3,1 (c)
Indice Ellenberg pour l'azote (mN)	3,3 (a)	4,2 (b)	4,3 (b)	4,6 (c)

RÉSULTATS

Végétation

Le nombre total d'espèces est le plus élevé dans la pâture gérée avec une moyenne de 30 espèces par relevé de 4 m². L'abandon est le premier facteur entraînant une chute de la diversité puisque le nombre d'espèces s'abaisse à environ 17 espèces par relevé. Par la suite, la colonisation par le genêt abaisse encore ce nombre et les relevés sous les genêts matures ne présentent plus qu'une dizaine d'espèces par relevé (tableau 2).

Ce sont les espèces caractéristiques des landes et pelouses qui sont affectées par l'abandon du pâturage. Ainsi les espèces telles que *Senecio adonidifolius*, *Festuca nigrescens*, *Potentilla heptaphylla*, *Hieracium pilosella* présentes uniquement dans la pâture gérée sont éliminées dès l'abandon du pâturage. La colonisation par le genêt élimine ensuite des espèces des milieux ouverts (*Knautia sp*, *Cerastium arvense*, *Viola lutea*, *Stellaria graminea*) et favorise le développement d'espèces semi-ligneuses et herbacées à tendance nitrophiles comme la ronce (*Rubus fruticosus*), le framboisier (*Rubus idaeus*) et la houlque molle (*Holcus mollis*).

Les valeurs Ellenberg sont toutes modifiées significativement lors du passage de la pâture gérée à la pâture abandonnée (tableau 2). Ces valeurs augmentent pour l'humidité et l'azote (respectivement mF et mN) et baissent pour l'acidité (mR, valeur reliée au pH du sol). Ces valeurs, basées sur la flore, indiquent donc une augmentation de la teneur en eau et la disponibilité en azote dans les sols et par contre une baisse du pH. Les variations s'opèrent dans le même sens avec la colonisation par le genêt dans les stades suivants mais les changements ne sont significatifs que lors du passage au stade des genêts adultes.

Variations des propriétés du sol

Les variations d'humidité, de densité apparente et de pH de l'horizon de surface en fonction des différents stades sont montrées sur la figure 1. L'humidité augmente progressivement avec la colonisation par le genêt. La densité diminue fortement lors du passage de la pâture gérée à la pâture abandonnée non colonisée (de 0,93 à 0,62 g cm⁻³, $P < 0.001$), par la suite elle ne varie pas plus sous les peuplements de genêts. Le pH présente une évolution semblable: il s'abaisse lors de l'abandon de la pâture gérée (5,15 à 4,50 $P < 0,001$) puis encore de façon significative dans le stade des genêts jeunes avant de rester stable. Dans l'horizon inférieur, on note des tendances

Figure 1 - Valeurs moyennes et écart-type pour l'humidité du sol, la densité apparente et le pH pour les différents stades de la colonisation et dans les deux horizons (0-15 cm, barres claires, 15-30 cm barres grises). Les lettres indiquent les différences significatives pour l'horizon de surface ($P < 0,05$). Les stades sont décrits dans le *tableau 1*.

Figure 1 - Mean value and standard deviation for soil moisture, bulk density and pH for the different colonization stages for the two soil layers (0-15 cm light grey bars, 15-30 cm dark grey bars). Letters indicate statistical differences for the upper layer ($P < 0.05$). See Table 1 for stages characteristics and definition.

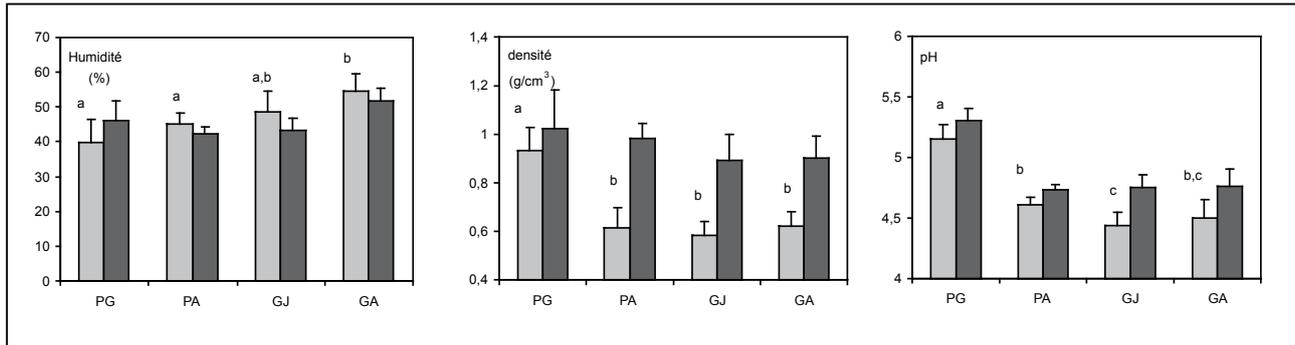
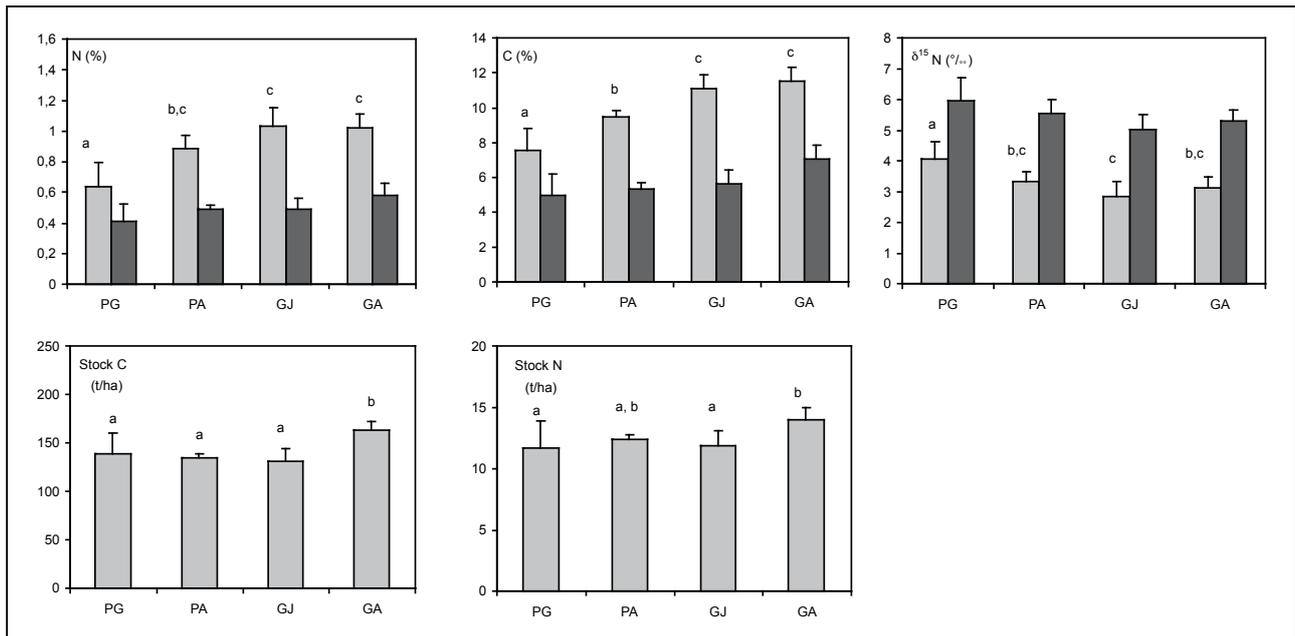


Figure 2 - Evolution des teneurs (moyenne et écart-type) en C, N, du $\delta^{15}\text{N}$, et des stocks en C et N pour les différents stades de la colonisation par le genêt (0-15 cm, barres claires, 15-30 cm barres grises, les stocks sont calculés sur 0-30 cm). Les lettres indiquent les différences significatives pour l'horizon de surface ($P < 0,05$).

Figure 2 - Change in C, N contents, $\delta^{15}\text{N}$, N and C stocks (mean value and standard deviation) for the different colonization stages for the two soil layers (0-15 cm light grey bars, 15-30 cm dark grey bars). Letters indicate statistical differences for the upper layer ($P < 0.05$).



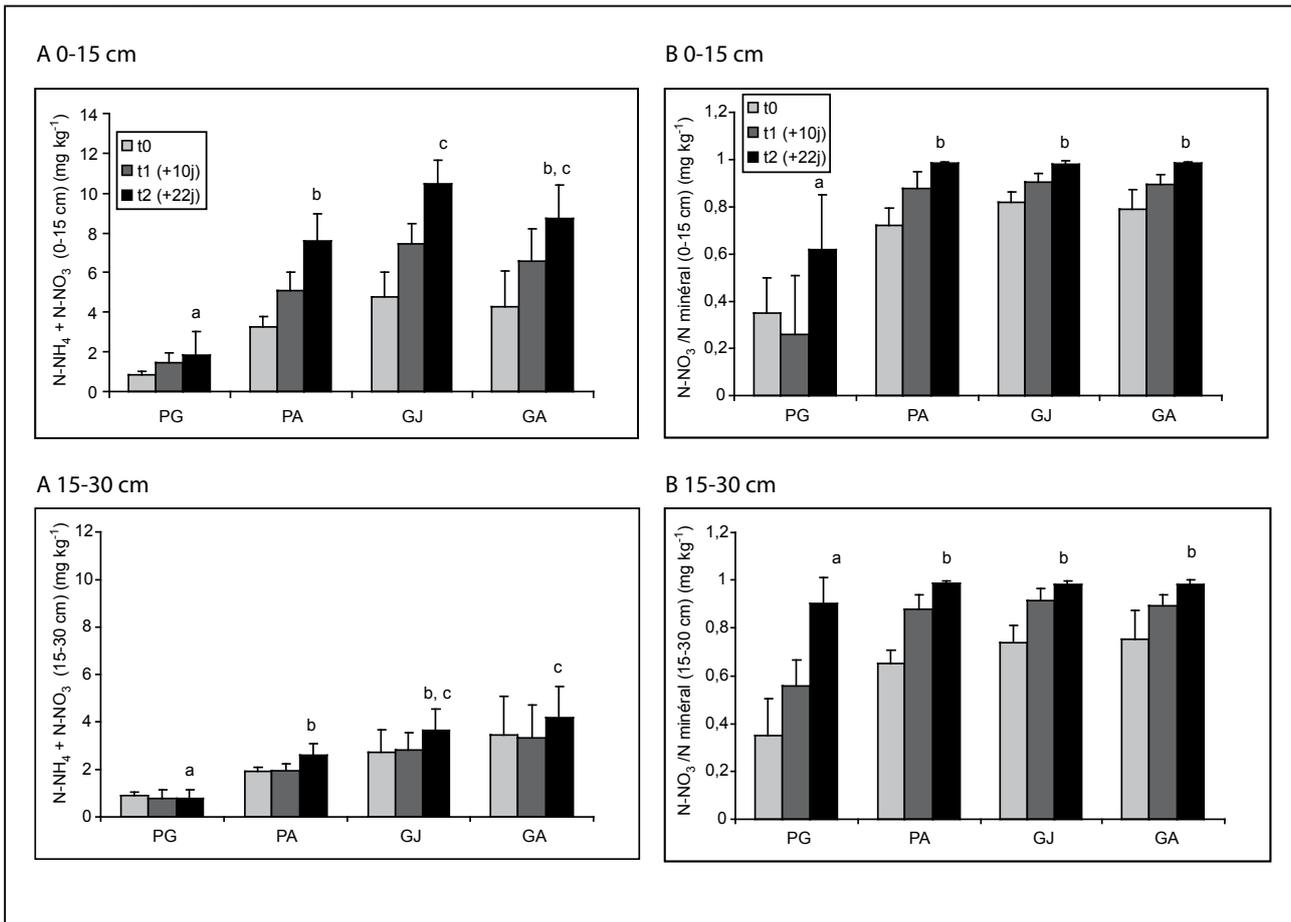
similaires mais les variations sont beaucoup moins accentuées.

Les évolutions des teneurs ainsi que des stocks en C et N sont représentés sur la *figure 2*. Les teneurs augmentent de manière significative et fortement de la pâture gérée à la pâture abandon-

née dans l'horizon supérieur. L'augmentation se poursuit dans les stades avec genêts, mais elle n'est pas significative entre les stades à genêts jeunes et genêts âgés. Les variations sont moins accentuées et non significatives dans le second horizon. Par contre,

Figure 3 - A) Production de nitrate et d'ammonium par incubation et **B)** taux de nitrification. Les valeurs moyennes et les écart-types sont indiqués en fonction des différents stades, pour trois durées (moyenne et écart-type) et pour les deux horizons. Les lettres indiquent les différences significatives à la durée t2 ($P < 0,05$).

Figure 3 - A) Nitrate and ammonium gain after incubation and **B)** nitrification rate. Mean values and standard deviations are shown as function of the different stages, for the three dates and for the two soil layers. Letters indicate statistical differences after 3 weeks of incubation ($P < 0.05$).



les stocks évalués sur 30 cm restent stables après abandon essentiellement du fait de la variation inverse des teneurs en C et N et de la densité. Les stocks augmentent légèrement mais de manière significative sous les genêts âgés.

Le ratio C/N moyen est de 11,1 en surface et 11,6 en profondeur, la pâture gérée présente en surface un ratio significativement plus élevé que l'ensemble des autres stades (respectivement 11,9 et 12,2; données non représentées).

Le $\delta^{15}\text{N}$ baisse significativement dans l'horizon de surface du stade pâture gérée au stade pâture abandonnée mais là encore cet effet doit tenir compte de la décompaction forte des sols entre ces deux stades et de l'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ avec la profondeur. Par la suite, le $\delta^{15}\text{N}$ reste stable dans les différents stades.

Minéralisation de l'azote en laboratoire

L'azote produit lors des expériences de minéralisation l'est essentiellement sous forme de nitrate (figure 3). Cependant, la teneur initiale en ammonium est plus forte que celle en nitrate dans le sol de la pâture gérée et la proportion d'ammonium formé par rapport au nitrate reste élevée dans ce sol au cours de l'incubation comme le souligne le taux de nitrification significativement plus bas que celui des autres stades (figure 3B). Dans le premier horizon, la production d'azote minéral et celle de nitrate augmentent très fortement entre la pâture gérée et la pâture abandonnée faiblement colonisée. Cette production augmente plus modérément dans les sols des stades à genêt. La minéralisation d'azote, ainsi que la proportion d'azote nitrifié, sont les plus élevées dans le sol du stade genêt jeune. Dans le second horizon la minéralisation potentielle

d'azote suit la même tendance que dans l'horizon supérieur mais avec des valeurs entre 2 et 3 fois plus faibles (*figure 3A*).

Le flux total d'azote minéralisé au bout de 3 semaines est assez faible: il varie entre 0,04 mg N kg⁻¹j⁻¹ (stage PG) et 0,26 mg g⁻¹j⁻¹ (stage GJ) dans l'horizon 0-15 cm, et il ne s'élève qu'à 0,02 mg g⁻¹j⁻¹ en moyenne dans l'horizon inférieur.

DISCUSSION

Modification de la flore

La flore subit deux modifications importantes avec l'abandon du pâturage et la colonisation par le genêt. L'abandon de la pâture se traduit par l'élimination d'un grand nombre d'espèces, surtout des héliophiles et des plantes adaptées à l'herbivorie, en particulier les plantes de petite taille avec les feuilles en disposition basale. Les espèces de plus grande taille et à tendance nitrophile deviennent dominantes après l'abandon. Ce schéma est assez classique pour les pâtures extensives de moyenne montagne et une baisse de la diversité floristique est communément notée après déprise pastorale (Willems *et al.*, 1993; Dupré et Diekmann 2001; Krahulec *et al.*, 2001).

La mise en place du couvert de genêt altère ensuite la composition et la diversité de la strate herbacée. Le couvert de genêt réduit de façon drastique la lumière disponible et modifie les propriétés des sols (teneur en C et N, minéralisation). Le nombre d'espèces diminue encore et seules quelques plantes subsistent sous le couvert fermé du genêt: des herbacées (Houlque molle, Canche flexueuse) ou des espèces ligneuses comme la ronce. Après sénescence des peuplements c'est la ronce et le framboisier qui dominent, accompagnés de quelques ligneux (noisetier, aubépine).

L'évolution des valeurs Ellenberg est cohérente avec l'évolution des facteurs du sol: diminution de valeurs Ellenberg pour l'acidité (mR) et baisse du pH entre 0 et 15 cm; augmentation de la valeur Ellenberg pour l'humidité (mF) et augmentation de l'humidité instantanée du sol; augmentation de la valeur Ellenberg pour l'azote (mN) et hausse du taux de minéralisation. Les correspondances entre les valeurs Ellenberg et les variables du milieu ont par ailleurs été largement rapportées dans les études passées (Moares *et al.*, 2001; Jussy *et al.*, 2001) et en particulier dans la Chaîne des Puys (Prévosto *et al.*, 2002) ce qui montre l'intérêt de ce système fondé sur la flore pour apprécier l'évolution des propriétés des sols.

Teneurs et stocks en C et N

Les résultats montrent une hausse importante des teneurs en C et N dans l'horizon supérieur des sols. La baisse du pH des sols au cours de la succession reflète probablement l'augmentation de la matière organique dans cet horizon. L'augmentation de la teneur en C et N au cours d'une succession végétale conduisant

d'un milieu ouvert à un milieu arbustif ou arboré est assez classiquement rapportée dans la littérature (Ehrenfeld, 2003; Archer *et al.*, 2000) quoique avec des niveaux d'intensité variable (Moares *et al.*, 2001). Dans notre étude, l'accroissement se fait en deux étapes: d'une part une augmentation significative des teneurs en N et C lors du passage de la pâture gérée à la pâture abandonnée, et d'autre part, avec l'installation du genêt. Le passage de la pâture gérée à la pâture abandonnée s'accompagne d'une modification notable de la végétation ainsi que d'une forte décompaction de l'horizon supérieur du sol. Le pâturage en effet réduit la porosité des sols, diminue l'accumulation de litière, modifie les conditions micro-climatiques, ce qui a un impact sur les dynamiques en N et C (Wijnen *et al.*, 1999; Breland et Hansen, 1996; Hobbie, 1992). Par la suite, l'installation du genêt s'accompagne d'une augmentation des teneurs en N et C, plus marquée dans le peuplement âgé dont la biomasse est élevée. Cependant la possible variabilité des propriétés des sols et les stocks élevés ne permettent pas de l'attribuer de façon indiscutable à la dynamique végétale. Diquélou et Rozé (1999) en Bretagne notent également une augmentation importante des teneurs en C et N sous genêts par rapport aux systèmes culturaux non colonisés. Ils mettent en évidence un effet fort du précédent cultural puisque l'accroissement en N et C est plus accentué sur les anciennes cultures que sur les anciennes prairies. Aux USA, sur des prairies colonisées par le genêt dans l'état de Washington, Haubensak et Parker (2004) notent une augmentation significative mais faible de la concentration en N et C de l'horizon supérieur du sol avec la biomasse des peuplements de genêts, celle-ci n'expliquant que faiblement la variance ($R^2 = 0.07$, $P = 0.003$ et $R^2 = 0.04$, $P = 0.03$ respectivement). Par contre ces auteurs notent une diminution plus significative du ratio C/N avec la biomasse ($R^2 = 0.19$, $P < 0.0005$) alors que dans notre étude celui-ci n'est pas affecté ($P = 0.65$ ns). En effet l'accumulation de N et C est simultanée, ce qui laisse au total le ratio C/N inchangé. Il faut noter que la modification de ce ratio peut être particulièrement lente dans le cas d'une colonisation ligneuse (ex Hibbard *et al.*, 2001) surtout pour des végétations établies depuis quelques années seulement comme dans le cas du genêt et dans des sols riches en matière organique. Elle peut être par contre plus accentuée pour des végétations ligneuses fixatrices d'azote et établies depuis plusieurs décennies (Stock *et al.*, 1995).

L'augmentation des stocks en N et C est faible en comparaison de la hausse des teneurs en C et N. Cela s'explique en partie par la densité plus élevée du sol dans la prairie gérée qui compense 'mécaniquement' les plus faibles teneurs. Une évaluation plus rigoureuse des stocks aurait nécessité un prélèvement des sols plus profond et un calcul à poids de matière minérale constant (Moares *et al.*, 2001).

Minéralisation et $\delta^{15}\text{N}$

La minéralisation de l'azote et la production de nitrates augmentent fortement avec l'abandon puis avec la colonisation par le genêt.

La hausse la plus importante se situe lors du passage de la pâture gérée à la pâture abandonnée. La décompaction des sols joue un rôle sans doute important sur les processus de minéralisation comme cela a été montré dans des études antérieures (Moares *et al.*, 2001).

On note ensuite un effet du développement du genêt sur la production de nitrates comme observé dans de précédentes études (Haubensak et Parker, 2004; Diquélou et Rozé, 1999). Diquélou et Rozé (1999) mesurent en Bretagne une teneur moyenne initiale en nitrate au printemps qui est 8 fois plus élevée sous genêt que dans des prairies abandonnées, mais la différence de minéralisation potentielle est plus faible que dans notre étude.

L'augmentation de la minéralisation de l'azote et de la nitrification est fréquemment notée dans les études portant sur d'autres espèces fixatrices d'azote comme *Acacia cyclops* (Stock *et al.*, 1995), *Myrica faya* (Vitousek et Walker, 1989) ainsi que pour des espèces ligneuses non fixatrices (Hibbard *et al.*, 2001). Cet effet pourrait être lié à l'apport au sol d'azote atmosphérique fixé par le genêt, dont devrait témoigner une baisse du $\delta^{15}\text{N}$. Or, si le $\delta^{15}\text{N}$ des deux horizons s'abaisse significativement après abandon, les variations sont ensuite moins prononcées avec la mise en place du couvert de genêt. Nous n'avons pas mesuré dans cette étude le $\delta^{15}\text{N}$ du feuillage du genêt et d'autres plantes herbacées au cours de la colonisation. Cette mesure aurait sans doute permis de quantifier la part de la fixation atmosphérique et de l'absorption racinaire dans l'accumulation d'azote des genêts.

Les variations relativement modestes du $\delta^{15}\text{N}$, de la teneur en N et de la production de nitrates avec la colonisation par le genêt pourraient s'expliquer par le fait que la fixation est un processus fortement modulé par la richesse en azote minéral des sols. En effet, la relative bonne disponibilité en nitrate pourrait inhiber la formation de nodules responsables de la fixation et leur activité (Streeter, 1988; Valladares *et al.*, 2002).

Conclusion

L'abandon du pâturage s'accompagne d'un changement de la composition floristique et d'une chute de la diversité. Au niveau du sol, l'abandon se traduit par une forte décompaction et une augmentation de la minéralisation et de la nitrification. La colonisation par le genêt, qui intervient ensuite, accentue ces changements, on note en particulier une augmentation de la minéralisation de l'azote et des teneurs en C et N.

Les changements de la flore et des propriétés des sols sont concomitantes et il est probable que l'évolution des sols conditionne autant la dynamique végétale que l'inverse. C'est par l'étude intégrée des systèmes écologiques sol-micro-organismes-plantes que pourra progresser notre compréhension de ces systèmes très dynamiques sur le court terme.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient F. Landré (UMR Metafort, Cemagref-Clermont-Ferrand) A. Marquier (UMR PIAF, INRA-Clermont-Ferrand), pour les collectes des données de terrain et la préparation des sols. Nous remercions aussi S. Bienaimé et B. Pollier (Unité BEF, INRA Nancy) pour l'analyse des sols en laboratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- Archer S., Boutton T.W., Hibbard K.A., 2001 - Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. *In*: Schulze E.-D., Harrison S.P., Heimann M., Holland E.A., Lloyd J., Prentice I.C., Schimel D. (éds.). Global biogeochemical cycles in the climate system, pp. 115-130. Academic Press, San Diego, US.
- Bardgett R.D., Keiller S., Cook R., Gilburn A., 1998 - Dynamic interactions between soil animals and microorganisms in upland grassland soils amended with sheep dung: a microcosm experience. *Soil Biol. Biochem.*, 29, pp. 1285-1294.
- Bazin G., Larrère G.R., De Montard F.X., Lafarge M., Loiseau P., 1983 - Systèmes agraires et pratiques paysannes dans les Monts Dômes. INRA (éd.), Paris, 318 p.
- Braun-Blanquet J., 1932 - Plant Sociology. The study of Plant Communities. McGraw Hill, New-York. Reprint 1983, Koeltz, Koenigstein.
- Breland T.A., Hansen S., 1996 - Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biol. Biochem.*, 28, pp. 655-663.
- Diquélou S., Rozé F., 1999 - Implantation du genêt à balais, précédent cultural et dynamique du sol dans les friches (Bretagne, France). *C. R. Acad. Sci.*, 322, pp. 705-715.
- Duchaufour P., 1983 - Pédologie: pédogénèse et classification. Masson, Paris. 2 ed., 491 p.
- Dupré C., Diekmann M., 2001 - Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, 24, p. 275-286.
- Dzwonko Z., 2001 - Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *J. Appl. Ecol.*, 5, pp. 942-951.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1992 - Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18, pp. 1-258.
- Ehrenfeld J.G., 2003 - Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems*, 6, pp. 503-523.
- Haubensak K.A., Parker I.M., 2004 - Soil changes accompanying invasion of the exotic shrub *Cytisus scoparius* in glacial outwash prairies of western Washington [USA]. *Plant Ecol.*, 175, pp. 71-79.
- Hibbard K.A., Archer S., Schimel D.S., Valentine D.W., 2001 - Biogeochemical changes accompanying woody plant encroachment in a subtropical savanna. *Ecology*, 82, pp. 1999-2011.
- Hobbie S.E., 1992 - Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends Ecol. Evol.*, 7, pp. 336-339.
- Jussy J.H., Koerner W., Moares C., Dambrine E., Dupouey J.-L., Zeller B., Benoit M., 2001 - Influence de l'usage ancien des sols sur le cycle de l'azote dans les forêts vosgiennes. *Etude et Gestion des sols*, 2, pp. 91-102.
- Krahulec F., Skálová H., Herben T., Hadincová V., Wildová R., Pecháčková S., 2001 - Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows. *Appl. Veg. Sci.*, 4, p. 97-102.
- Koerner W., Dambrine E., Dupouey J.L., Benoit M., 1999 - $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understorey vegetation reflect the former agricultural land use. *Oecologia*, 121, pp. 421-425.

- Mariotti A., 1983 - Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural ^{15}N abundance measurements. *Nature*, 303, p. 685-687.
- Moares Domínguez C., Sciama D., Dambrine E., Dupouey J.-L., Gégout J.-C., Brechet C., 2001 - Evolution des stocks de carbone et de la disponibilité de l'azote lors de la dynamique de recolonisation des prairies abandonnées du Jura. *Etude et Gestion des sols*, 2, p. 119-134.
- Paynter Q., Fowler SV., Memmott J., Shaw RH., Sheppard AW., 2000 - Determinants of broom (*Cytisus scoparius* (L.) Link) abundance in Europe. *Plant Prot. Quat.*, 15, p. 149-155.
- Prévosto B., Robert A., Coquillard P., 2004 - Development of *Cytisus Scoparius* L. at stand and individual level in a mid-elevation mountain of the French Massif Central. *Acta Oecol.*, 25, pp. 73-81.
- Prévosto B., Curt T., Moares D. C., Dambrine E., Poutier F., Pollier B., 2002 - Les sols sous boisements de bouleau et de pin sylvestre dans la Chaîne des Puys. Influence du substrat et de l'utilisation ancienne, conséquences sur la végétation. *Etude et Gestion des Sols*, 9, pp. 250-257.
- Rousseau S., Loiseau P., 1982 - Structure et cycle de développement des peuplements à *Cytisus scoparius* L. dans la Chaîne des Puys. *Acta Oecol.*, 3(2), pp. 155-168.
- Stock W.D., Wienand K.T., Baker A.C., 1995 - Impacts of invading N₂-fixing *Acacia* species on patterns of nutrient cycling in two Cape ecosystems: evidence from soil incubation studies and ^{15}N natural abundance values. *Oecologia*, 101, pp. 375-382.
- Streeter J.G., 1988 - Inhibition of legume nodule formation and nitrogen fixation by nitrate. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, 7, pp. 1-23.
- Valladares F., Villar-Savador P., Domínguez S., Fernández-Pascual M., Peñuelas J.L., Pugnaire F.I., 2002 - Enhancing the early performance of the leguminous *sphaerocarpa* (L.) Boiss.: fertilisation versus *Rhizobium* inoculation. *Plant Soil*, 240, pp. 253-262.
- Vitousek P.M., Walker L.R., 1989 - Biological invasion by *Myrica faya* in Hawai: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effects. *Ecol. Monogr.*, 59, pp. 247-265.
- Wijnen H.J., van der Wal R., Bakker J.P., 1999 - The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia*, 118, pp. 225-231.
- Willems J.H., Peet R.K., Bik L., 1993 - Changes in chalk grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *J. Veg. Sci.*, 4, pp. 203-212.