

Évolution des stocks de carbone et de la disponibilité de l'azote lors de la dynamique de recolonisation des prairies abandonnées du Jura

C. Moares Domínguez⁽¹⁾, D. Sciama⁽⁴⁾, E. Dambrine⁽¹⁾, J.-L. Dupouey⁽²⁾, J.-C. Gégout⁽⁵⁾ et C. Brechet⁽³⁾

(1)(2)(3) INRA-CRF équipes Cycles Biogéochimiques(1), Phytoécologie(2), Ecophysiologie forestière.(3) 54280 Seichamps

(4) Université de Franche-Comté ; Laboratoire de Biologie et Ecophysiologie. 25030 Besançon

(5) ENGREF - 14 rue Girardet - CS 4216 - 54042 Nancy Cedex

RÉSUMÉ

La Petite Montagne jurassienne subit depuis 150 ans un abandon des terres agricoles qui a donné lieu à une recolonisation forestière naturelle. La progressivité de l'abandon a permis d'échantillonner cinq stades évolutifs au long de la succession : pelouse gérée, pelouse préforestière, fruticée, forêt récente, forêt ancienne. 73 placettes ont été choisies sur deux types de sol : les Brunisols et les Calcosols. Les caractéristiques physico-chimiques, les stocks de matière organique, ainsi que la disponibilité de l'azote des sols ont été mesurés.

Les Calcosols accumulent plus de C et N que les Brunisols. L'abondance naturelle en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) et la quantité d'azote minéralisé au laboratoire sont plus élevées sur Brunisol. Sur les deux types de sol, l'azote minéralisé est entièrement nitrifié. L'augmentation de la teneur en eau d'incubation induit une hausse de la minéralisation. L'incubation en présence d'un excès de NH_4 montre que l'étape limitant la production de nitrate dans les Calcosols est l'ammonification.

Des pelouses gérées vers les forêts immémoriales, on observe un maintien de la concentration et du stock de C des Brunisols et une légère augmentation dans les Calcosols. Cette faible variation du taux de C au long de la succession s'explique par l'antécédent prairial, car les sols sous prairie ont de forts stocks de C. Cependant, il se produit une incorporation de matière organique forestière à C/N plus élevé. Après l'abandon, le pH du sol augmente jusqu'aux états préforestiers, puis diminue en forêt. Les premières étapes de la succession végétale sont bien marquées par une diminution du $\delta^{15}\text{N}$ du sol et de la concentration en P assimilable. Dans les Brunisols uniquement, ces valeurs demeurent élevées jusqu'aux forêts récentes par rapport aux forêts anciennes.

La variation de la disponibilité de l'azote, mesurée par minéralisation potentielle en laboratoire et par l'indice phytoécologique d'Ellenberg, décroît rapidement dans les stades préforestiers, pour remonter dans les stades forestiers. Néanmoins, la composition de la végétation forestière suggère une plus forte disponibilité d'azote en forêt que les résultats des incubations. La corrélation entre les indices d'Ellenberg pour l'humidité et l'azote ainsi que l'influence positive de la teneur en eau sur la vitesse de minéralisation suggèrent que ce désaccord pourrait résulter des conditions hydriques plus favorables en forêt.

Mots clés

Carbone, azote, minéralisation potentielle, Jura, succession végétale, usage du sol

SUMMARY**VARIATION OF C STORAGE AND N AVAILABILITY IN SECONDARY SUCCESSIONS IN THE JURA MOUNTAINS**

Since 150 years, the agricultural lands from the "Petite Montagne" of the Jura (East France) have been abandoned. These lands were progressively occupied by new forests following a natural vegetation succession. Five successional stages were sampled: present meadows (PelG), extensively grazed pastures (PelF), fallow lands (Frut), young forests (ForJ) and ancient forests that were never cultivated (ForA). 73 sites on calcareous Cambisols and eutric Cambisols were chosen (table 1). Vegetation and soil physical and chemical characteristics, organic matter pools and nitrogen availability were measured.

C and N pools were higher in calcareous Cambisols than in eutric Cambisols (table 2). The natural abundance in ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) and potential nitrogen mineralization in laboratory conditions were higher in eutric Cambisols (figure 6a). On both soil types, all mineralised nitrogen was nitrified. Soil water content increased nitrogen mineralization rate (figure 5). Incubation of soils after NH_4 addition showed that, on calcareous Cambisols, ammonification limited nitrate production (figure 6b).

From present meadows to ancient forests, C concentration and pools in eutric cambisols remained stable, but increase slightly in calcareous Cambisols. The higher C storage in grasslands compared to arable lands explain this weak variation. However, organic matter C/N ratio increased. After abandonment, soil pH increased to pre-forest stages, but decreased in forest soils. The first vegetation succession stages were characterised by high $\delta^{15}\text{N}$ and available P values.

Nitrogen availability, measured by potential mineralization in the laboratory or estimated from the vegetation composition, decreased quickly after abandonment and increased back in forests stages (figure 6a and 7). However, the forest vegetation composition suggested a higher N availability in forests than incubation results did. The high correlation between Ellenberg coefficients for nitrogen and soil moisture, and the positive influence of moisture on mineralization rate suggested that this disagreement could result from better soil moisture conditions in forests.

Key-words

Carbon, nitrogen, potential mineralization, Jura, vegetation succession, land use.

RESUMEN**VARIACIONES DEL STOCK DE MATERIA ORGÁNICA Y DE LA DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO A LO LARGO DE UNA SUCESIÓN VEGETAL EN EL JURA.**

La región de la "Petite Montagne" (Montañas del Jura, Este de Francia), desde hace más de 150 años presenta un abandono progresivo de las tierras de cultivo, lo que da lugar a un proceso natural de recolonización forestal y al establecimiento de una sucesión vegetal. Se han muestreado cinco fases de dicha sucesión: pradera actual (PelG), pasto preforestal (PelF), matorral mixto (Frut), bosque reciente (ForJ) y bosque antiguo (ForA). Se escogieron 73 parcelas sobre dos tipos de suelo: Cambisoles cálcicos y Cambisoles éutricos (tabla 1). En cada parcela, además de las propiedades físico-químicas, el almanesamiento de materia orgánica y la disponibilidad del N del suelo, se estudio la composición específica de la vegetación.

Los Cambisoles cálcicos acumulan una mayor cantidad de C y N que los Cambisoles éutricos (tabla 2 y figura 2). En estos últimos, la abundancia natural en ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) y la cantidad de nitrógeno mineralizado en laboratorio son más elevadas (tabla 2 y figura 2). En ambos tipos de suelo, el incremento de la humedad de incubación estimula la mineralización (figura 5) y prácticamente la totalidad del N mineralizado se transformó en nitrato (figura 6a). No obstante, la adición de un exceso de NH_4 ha revelado que en los Cambisoles cálcicos la amonificación limita la producción de nitrato (figura 6b).

A lo largo de la sucesión (figuras 1, 2 y 3), la relación C/N aumenta en los suelos bajo bosque, aunque la concentración y la cantidad total de C no varían en los Cambisoles éutricos y aumentan ligeramente en los Cambisoles cálcicos (tabla 3). Tras el abandono del manejo de los prados, el valor del pH del suelo experimenta un ascenso en las fases preforestales, para disminuir en los suelos de bosque. Las primeras etapas de la sucesión vegetal se caracterizan por una fuerte disminución del $\delta^{15}\text{N}$ y de la concentración de fósforo asimilable, lo cual resulta, fundamentalmente, de la supresión de fertilizantes y abonos orgánicos.

A lo largo de la sucesión, la variación de la disponibilidad del nitrógeno determinada mediante mineralización potencial en laboratorio sigue la tendencia estimada a través del coeficiente de Ellenberg: decrece rápidamente tras el abandono de la agricultura y se recupera en las etapas forestales. Sin embargo, en ambos tipos de bosques, la composición de la vegetación revela una mejor disponibilidad de nitrógeno que los resultados de las incubaciones. En este sentido, la elevada correlación entre los índices de Ellenberg para la humedad y riqueza en N, así como la influencia positiva de la humedad sobre la mineralización, sugieren que dicha desviación podría ser una consecuencia de condiciones hídricas más favorables en los suelos de bosque.

Palabras claves

Carbono, nitrógeno, mineralización potencial, Jura, sucesión vegetal, uso del suelo.

Depuis le début du XIX^e siècle jusqu'à nos jours, environ 7 millions d'ha de terres agricoles se sont boisées en France, soit artificiellement par plantation, soit naturellement par accrus d'espèces ligneuses. On attribue communément à ces accrus des fonctions environnementales particulières :

- Ils pourraient limiter l'effet de serre en séquestrant du carbone. En effet, les stocks de carbone sous forêt sont en moyenne proches de ceux sous prairies et plus élevés que dans les terres cultivées (Badeau *et al.*, 1999; Arrouays *et al.*, 1999).

- Du fait des propriétés particulières de leurs sols et de la jeunesse des forêts qui les couvrent, ils abritent des espèces particulières et, à ce titre, ils sont une composante importante de la biodiversité régionale. Effectivement, le pH des sols est plus élevé sous culture que sous forêt du fait des amendements. Le rapport C/N des sols agricoles est plus bas, ce qui traduirait un cycle biologique plus actif, et une meilleure disponibilité de l'azote (Badeau *et al.*, 1999; Billet *et al.*, 1988). Les sols des jeunes forêts résultant de l'abandon de la culture conserveraient pendant un certain temps cette empreinte agricole, ce qui les distinguerait des forêts anciennes (Koerner *et al.*, 1997; Jussy, 1998; Aggangan *et al.*, 1998; Haque *et al.*, 1999; Compton et Boone, 2000). Comparée aux forêts anciennes, la richesse spécifique de la végétation est plus forte dans ces jeunes forêts (Hermly 1994), et la flore est partiellement constituée d'espèces rudérales nitrophiles ou non strictement forestières. Cette richesse spécifique pourrait être liée à la plus grande disponibilité de l'azote (Hutchinson *et al.*, 1999) ainsi qu'à la diversité de l'habitat (Peterken et Game, 1984).

Dans le travail qui suit, nous avons cherché à répondre à ces deux questions: l'abandon de l'agriculture et le développement d'une végétation forestière spontanée conduisent-ils :

- 1) à une accumulation de carbone dans les sols ?
- 2) à une variation de la disponibilité d'azote, qui conditionnerait l'évolution de la richesse spécifique et de la diversité végétale ?

Pour ce faire, nous avons comparé les propriétés physiques, chimiques et microbiologiques de sols sous différents stades évolutifs de végétation, des prairies permanentes aux forêts immémoriales.

Cette étude a pour cadre la " Petite Montagne du Jura ", où les conditions climatiques et surtout les contraintes physiques d'exploitation ont tôt limité la rentabilité agricole. Comme dans l'ensemble des moyennes montagnes françaises, la déprise agricole est très sensible dans le paysage. Les terres labourées sont rares ou absentes, les prairies permanentes dominent l'espace agricole tandis que tous les stades forestiers coexistent et sont imbriqués dans l'espace agricole.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

La Petite Montagne est une région naturelle du Jura français, située au nord-est de Bourg-en-Bresse, entre St. Julien et Orgelet. Elle couvre une superficie de 417 km². Le relief s'organise en petits chaînons montagneux entre 400 et 600 m d'altitude, orientés N-S et entrecoupés de plateaux et de vallées. La région bénéficie d'un climat semi-continentale, sous influence océanique. La pluviométrie avoisine 1 400 mm par an et la température moyenne annuelle est de 9 °C. Le substrat géologique est constitué de roches sédimentaires provenant de dépôts de l'ère secondaire. Les plus représentées datent du Jurassique moyen et supérieur: les calcaires à entroques, à silex, du Bajocien, les calcaires durs du Bathonien et les marnes de l'Argovien. Il existe de vastes témoins d'une couverture d'argile d'altération, d'âge tertiaire, renfermant de nombreux éléments siliceux, les chailles, qui sont localisés principalement sur des reliefs de faible pente du jurassique moyen (Kerrien *et al.* 1983). Les types de sols trouvés sur ces matériaux de type argiles à chailles sont des Brunisols alors que sur les marnes du secondaire, il s'agit de Calcosols.

En raison de l'abandon progressif des terres agricoles, on peut observer dans le paysage différentes phases de recolonisation forestière. Sciama (1999) a identifié 5 stades dynamiques basés sur la physionomie et l'ancienneté de l'état boisé appréciée d'après le cadastre napoléonien. Les pelouses gérées (PelG) sont des prairies permanentes régulièrement fauchées et pâturées; les pelouses préforestières (PelF) ne sont plus ou très rarement fauchées, de sorte qu'apparaissent les premiers ligneux (hauteur inférieure à 0,5 m) refusés par les bovins; les fruticées (Fru) sont des formations arbustives (hauteur entre 0,5 et 2 m), de couvert plus ou moins dense, à la lisière de pelouses préforestières, de haies ou de forêts, où le bétail ne pénètre plus ou très exceptionnellement; les forêts jeunes (ForJ) dont l'âge de l'état boisé ne dépasse pas 170 ans; les forêts anciennes (ForA) qui étaient boisées lors du levé du premier cadastre datant de 1830 (Sciama, 1999).

Prélèvement et préparation des échantillons

Dans ce travail, nous avons choisi de comparer deux types de sol largement représentés en Petite Montagne et différant sur le plan de leur acidité: les Brunisols et les Calcosols. Afin de limiter un éventuel biais lié à l'occupation ancienne, nous avons choisi de ne sélectionner que des parcelles qui étaient labourées en 1830 ou des parcelles déjà mentionnées comme forêts à cette date. 73 sites recouvrant 5 stades de végétation ont été repérés (tableau 1). Une attention particulière a été prêtée à leur position topographique: les sites dont la pente ou l'enrochement différaient de la moyenne ont été éliminés. Dans chaque site, une placette de 400 m² a été définie, sur laquelle un relevé de végétation a été effectué en juillet 1999.

Tableau 1 - Nombre de placettes par type de sol et phase de la succession**Table 1** - Number of sites for each soil type and phase succession

	Brunisol	Calcisol	Total
PelG	8	7	15
PelF	5	9	14
Frut	7	7	14
ForJ	8	5	13
ForV	12	5	17
Total	40	33	73

La profondeur des sols a été définie comme celle à laquelle la pénétration d'une tarière classique (diamètre 8 cm) était bloquée. Les prélèvements de sol ont été effectués suivant un transect de 5 points, espacés d'un mètre, placés au centre de la placette. L'horizon holorganique (discontinu) a été systématiquement négligé. Quatre profondeurs de sol ont été échantillonnées (0-8, 8-16, 16-30 et 30-45 cm). Pour les profondeurs de 16-30 et 30-45 cm, seuls 3 points ont été échantillonnés. Les sols ont été prélevés à l'aide d'une tarière cylindrique Eijkelkamp (single root auger) qui permet l'extraction d'un volume exact et constant (754 cm³ pour une épaisseur de 15 cm). Dans chaque site, les prélèvements provenant d'une même profondeur ont ensuite été mélangés. Une aliquote des échantillons de sol a été séchée à 105 °C pour déterminer la teneur en eau. Après tamisage (<2 mm), la densité apparente de la terre fine a été calculée (masse de terre fine séchée à 105 °C / (volume tarière - volume des éléments grossiers). Des échantillons supplémentaires du niveau de surface (5 répétitions) ont été tamisés (4 mm) sur le terrain et conservés au frais et à l'obscurité pendant une semaine avant incubation au laboratoire.

Analyses de sol

Les analyses de sol ont été effectuées par le Laboratoire d'Analyse de Sol de l'INRA d'Arras. L'analyse granulométrique (sans décarbonatation) a été effectuée sur les échantillons de surface (0-8 cm) et les plus profonds (16-30 ou 30-45 cm) de chaque sol. Le pH du sol a été déterminé dans une suspension sol : eau 1 : 2,5. Le calcaire total et le calcaire actif ont été mesurés si le sol avait eu une réaction positive au HCl 1N. Le carbone organique (méthode Anne) a été déterminé dans tout le profil. L'azote total de l'horizon de surface a été mesuré par combustion sèche à l'INRA de Nancy et par la méthode Kjeldahl aux niveaux inférieurs. Le phosphore assimilable (méthode Duchaufour), la CEC (méthode Metson) et les cations échangeables par la cobaltihexammine ont été déterminés sur les échantillons 0-8 cm. Le pHKCl, l'Al échangeable et les H⁺ extractibles par la cobalti-

hexammine n'ont été mesurés que si le sol n'avait pas réagi au HCl 1N. Ces méthodes sont décrites dans AFNOR (1996). L'abondance isotopique naturelle en ¹⁵N ($\delta^{15}\text{N}$) de l'horizon de surface a été mesurée par un spectromètre de masse FINNIGAN DELTA S couplé à un analyseur élémentaire CARLO ERBA NA 1500NC à l'INRA de Nancy.

Les stocks de C et N à l'hectare 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, ce qui les rend comparables avec les données de la littérature française (Arrouays *et al.*, 1999). Pour tenir compte de la variation de la densité de la terre fine au cours de la succession végétale, nous avons effectué un calcul à poids de matière minérale constant, qui permet une comparaison plus juste des variations du stock de C.

Incubations au laboratoire

L'incubation du sol en laboratoire a été effectuée à l'obscurité dans des boîtes de 525 cm³ de volume, à température (15 °C) et humidité constantes. Lors du prélèvement, la teneur moyenne massique en eau du sol était de 43 % sur limon et 53 % sur marne. Pour chaque échantillon prélevé, deux sous-échantillons de 200 g ont été séparés et leur teneur en eau ajustée à 40 % et 55 % (g eau / g sol sec) par séchage modéré ou ajout. L'humidité a été maintenue constante à l'aide d'un parafilm (American National CanTM) perméable à l'air, et réajustée le cas échéant s'il y a eu des déchirures et perte d'eau. Le nombre de boîtes dont le parafilm s'est déchiré représente moins du 10 %. L'eau ajoutée en cas de perte d'eau varie entre 0,5 et 1 ml par sous-échantillon.

Des extractions d'azote minéral par KCl N (100 ml pour 20 g de sol humide) ont été effectuées sur des aliquotes juste avant incubation et après 4, 8, 12 et 15 semaines. La concentration en azote minéral (N-NH₄⁺ et N-NO₃⁻) a été déterminée par colorimètre automatique (TRAACS 2000). L'azote minéralisé a été calculé à partir de la différence entre les concentrations d'azote minéral initial et celles après 4, 8, 12 et 15 semaines d'incubation. Les quantités nettes de nitrate et d'azote minéral (N-NH₄⁺ + N-NO₃⁻) produits ont varié linéairement en fonction du temps d'incubation. Les vitesses de minéralisation et de nitrification de l'azote ont donc été calculées comme la pente de la droite de régression de l'azote net produit en fonction du temps.

Afin de mesurer le potentiel de nitrification sans que l'ammonium soit un facteur limitant, à l'issue de 15 semaines d'incubation, les sols ont été séparés en deux lots de 60 g de poids humide. Sur le premier lot, considéré comme témoin, on a ajouté 5 ml d'eau déminéralisée. Sur le deuxième lot, nous avons apporté l'équivalent de 100 mg N par kg de sol sec, sous forme de sulfate d'ammonium, dilué dans 5 ml d'eau déminéralisée. Deux jours après l'ajout, les teneurs en N minéral ont été mesurées sur une aliquote de sol. Les sols ont été ensuite incubés pendant un mois. Le gain de nitrate induit par ajout d'ammonium a été calculé comme la différence de nitrification nette avec et sans ammonium.

Analyse des données

Les coefficients d'Ellenberg pour l'azote et l'acidité (Ellenberg *et al.* 1992) ont été calculés pour chaque placette : chaque espèce végétale est affectée d'un coefficient reflétant ses préférences en terme de conditions d'acidité et de nutrition azotée du milieu (indices d'Ellenberg R et N). Une moyenne calculée sur l'ensemble des espèces de chaque relevé permet d'estimer les conditions du milieu rencontré.

Une analyse de variance (procédure GLM sous SAS (SAS Institute 1987)) a été faite pour déterminer l'influence du type de substrat et de la phase de la succession végétale sur les propriétés du sol. Chaque horizon a été analysé indépendamment. L'effet du stade évolutif de la végétation a été examiné pour l'ensemble des sols et pour chaque substrat géologique. Les moyennes par stade d'évolution de la végétation ont été comparées deux à deux par le test de Tukey. Seules les différences ayant des valeurs de P inférieures à 0,05 ont été considérées significatives.

RÉSULTATS

Variations des propriétés du sol en fonction de la roche mère

Les sols sur marne sont des Calcosols, carbonatés dès la surface (*tableau 2*), tandis que les sols sur argile à chailles sont des Brunisols saturés ou mésosaturés. La litière est discontinue. L'humus est un eumull. L'épaisseur des sols varie entre 30 cm et plus d'un mètre. Les Calcosols sont généralement moins profonds (profondeur moyenne de 65 cm) que les Brunisols (profondeur moyenne de 72 cm). En général, les teneurs en cailloux sont faibles. En surface, la proportion volumique moyenne des cailloux est égale à 2 % ($\pm 0,5\%$) sur Brunisols et 0,5 % ($\pm 0,1\%$) sur Calcosols ; dans l'horizon 16-30, elle représente 6,5 % ($\pm 1\%$) sur Brunisols et 5 % ($\pm 2,5\%$) sur Calcosols.

Les valeurs moyennes de la CEC ainsi que les teneurs en argile, C et N sont significativement plus élevées dans les Calcosols que dans les Brunisols, notamment entre 0 et 16 cm (*tableau 2*). Plus en profondeur, les différences de teneurs en C et N s'atténuent et deviennent non significatives. Dans l'horizon de surface, la teneur en C des Calcosols est indépendante du pH, tandis qu'elle augmente avec le pH dans les Brunisols ($r = 0,48$ $P = 0,002$).

La CEC est fortement dépendante de la teneur en C organique et en argile des sols, que ce soit pour les Brunisols ($r^2 = 0,99$, $P \leq 0,001$) ou pour les Calcosols ($r^2 = 0,99$, $P \leq 0,001$). Le Ca est le cation dominant du complexe d'échange.

La teneur moyenne en P assimilable et le $\delta^{15}\text{N}$ du sol sont environ deux fois plus élevés dans les Brunisols que dans les Calcosols. La densité du sol entre 0 et 8 cm est significativement

plus élevée dans les Brunisols mais la différence disparaît en profondeur.

Variations des propriétés du sol en fonction du stade d'évolution de la végétation

La variation des propriétés physico-chimiques des 8 premiers centimètres de sol en fonction du stade d'évolution de la végétation diffère selon le type de sol (*figures 1, 2*). Ainsi, la teneur en argile des Calcosols dans les forêts immémoriales est significativement plus élevée que dans les pelouses gérées, mais dans les Brunisols les différences ne sont pas significatives. Dans les deux types de sol, les sols les plus légers se trouvent sous les pelouses actuellement gérées. Au prélèvement, la teneur en eau du sol ne diffère pas significativement en fonction du stade d'évolution de la végétation.

La densité de la terre fine en surface diminue des pelouses gérées aux forêts anciennes (*figure 1*). L'effet de la phase de la succession sur la densité est significatif dans les Brunisols, mais pas dans les Calcosols.

Dans les Calcosols, la teneur et le stock de C augmentent progressivement des pelouses aux forêts (*figure 2*). Néanmoins, les différences entre stades ne sont pas significatives. La teneur et le stock en azote varient peu dans les Calcosols, bien que les teneurs de N soient plus faibles dans les jeunes forêts. Dans les Brunisols, le stock de N diminue significativement des pelouses gérées aux forêts.

Le rapport C/N augmente progressivement et significativement au long de la succession. Les valeurs les plus élevées sont atteintes dans les forêts anciennes sur Brunisols et dans les forêts jeunes sur Calcosols.

Le $\delta^{15}\text{N}$ du sol diminue significativement des pelouses gérées aux forêts, sur les deux types de sol. Les valeurs se stabilisent dans les Calcosols au stade fruticée, autour de 0 ‰. Dans les Brunisols, cette valeur n'est atteinte que dans les forêts anciennes.

Sur les deux types de sol, la teneur en P assimilable se réduit rapidement dès l'abandon de la gestion des prairies (*figure 1*). Elle diminue progressivement dans les Brunisols pour atteindre dans les forêts anciennes le très faible niveau des pelouses préforestières des Calcosols.

Il n'y a pas de différences significatives entre les valeurs moyennes du pH de l'horizon 0-8 cm au long de la succession. Cependant, les Brunisols sous forêts sont légèrement plus acides.

Variations en profondeur

Les variations en fonction de la profondeur du rapport C/N et du pH, ainsi que des teneurs en C organique, sont représentées dans la *figure 3*, pour les deux types de sol étudiés et suivant le stade dynamique de la végétation. La teneur en C organique des sols sous forêts est plus élevée que dans les stades non forestiers, notamment dans les niveaux plus profonds. Cette augmen-

Tableau 2 - Valeurs moyennes et erreurs standards de la moyenne (en italique) des propriétés du sol par horizon pour les deux types de sol.
Table 2 - Means and standard error (italic) of soil properties for the two soil types.

	C	N	C/N	d15N	P	pH	CEC	Argile	D ^a	Hum ^a	qC ^b	qN ^b	Calc tot	Calc act
	%	%		‰	g.kg ⁻¹		cmol _c .kg ⁻¹	%	Mg.m ⁻³	g.g ⁻¹	Mg.ha ⁻¹	Mg.ha ⁻¹	%	%
0-8 cm														
Brunisol	4,16 <i>0,16</i>	0,35 <i>0,01</i>	12,1 <i>0,35</i>	1,71 <i>0,23</i>	0,13 <i>0,02</i>	5,79 <i>0,09</i>	19,5 <i>0,94</i>	35,8 <i>1,49</i>	0,96 <i>0,02</i>	0,43 <i>0,01</i>	31,2 <i>1,26</i>	2,6 <i>0,11</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>
Calcisol	6,00 <i>0,24</i>	0,48 <i>0,02</i>	12,5 <i>0,41</i>	0,97 <i>0,20</i>	0,05 <i>0,01</i>	7,29 <i>0,06</i>	27,8 <i>0,88</i>	48,9 <i>1,44</i>	0,91 <i>0,02</i>	0,53 <i>0,02</i>	43,0 <i>1,42</i>	3,5 <i>0,11</i>	6,47 <i>1,89</i>	3,33 <i>0,912</i>
	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	ns <i>ns</i>	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	* <i>*</i>	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	* <i>*</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>
8-16 cm														
Brunisol	2,57 <i>0,11</i>	0,24 <i>0,01</i>	10,8 <i>0,35</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	5,9 <i>0,11</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	1,08 <i>0,02</i>	0,30 <i>0,01</i>	21,2 <i>0,90</i>	2,0 <i>0,10</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>
Calcisol	3,53 <i>0,15</i>	0,33 <i>0,01</i>	10,8 <i>0,23</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	7,4 <i>0,07</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	1,07 <i>0,03</i>	0,37 <i>0,01</i>	28,9 <i>1,33</i>	2,7 <i>0,11</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>
	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	ns <i>ns</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	*** <i>***</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	ns <i>ns</i>	- <i>-</i>	*** <i>***</i>	*** <i>***</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>
16-30 cm														
Brunisol	1,87 <i>0,10</i>	0,18 <i>0,01</i>	10,4 <i>0,30</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	6,3 <i>0,13</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	1,07 <i>0,03</i>	0,26 <i>0,01</i>	23,1 <i>1,34</i>	2,3 <i>0,15</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>
Calcisol	2,08 <i>0,17</i>	0,20 <i>0,02</i>	10,4 <i>0,20</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	7,8 <i>0,07</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	1,14 <i>0,04</i>	0,27 <i>0,01</i>	24,8 <i>1,63</i>	2,5 <i>0,19</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>
	* <i>*</i>	ns <i>ns</i>	ns <i>ns</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	*** <i>***</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	ns <i>ns</i>	- <i>-</i>	* <i>*</i>	ns <i>ns</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>
30-45 cm														
Brunisol	1,36 <i>0,15</i>	0,13 <i>0,01</i>	10,3 <i>0,31</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	6,4 <i>0,13</i>	nd <i>nd</i>	38,4 <i>2,01</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	1,41 <i>-</i>	nd <i>nd</i>
Calcisol	1,05 <i>0,12</i>	0,10 <i>0,01</i>	10,4 <i>0,22</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	7,9 <i>0,07</i>	nd <i>nd</i>	45,9 <i>1,54</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	nd <i>nd</i>	24,6 <i>0,38</i>	nd <i>nd</i>
	ns <i>ns</i>	ns <i>ns</i>	ns <i>ns</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	*** <i>***</i>	- <i>-</i>	** <i>**</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	- <i>-</i>	*** <i>***</i>	- <i>-</i>

nd: non déterminé

^aD: densité apparente de la terre fine, Hum: teneur en eau

^aC, N: quantité totale de C, N par horizon

^bNiveau de signification des différences entre type de sol: ***P ≤ 0,001, **P ≤ 0,01, *P ≤ 0,05, ns = non significatif

nd: not determined

^aD: density of sieved soil (<2 mm), Hum: moisture

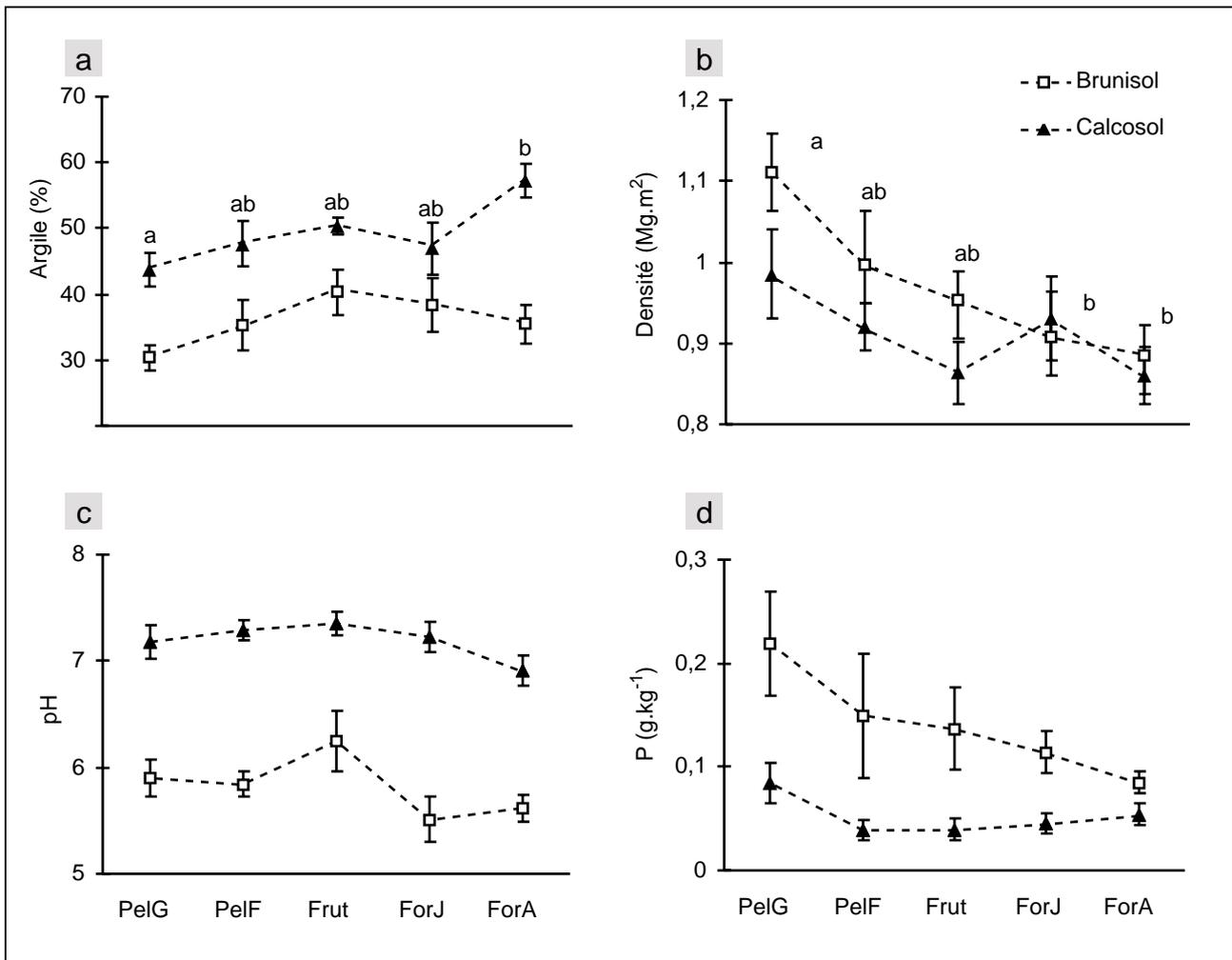
^aC, N: stock by horizon

^bProbability level for the two soil classes: ***P ≤ 0,001, **P ≤ 0,01, *P ≤ 0,05, ns = not significant

Figure 1 - Evolution au long de la succession de a) la teneur en argile ; b) la densité ; c) le pH et d) le P du sol de l'horizon 0-8 cm selon le type de sol.

Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne. Les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Figure 1 - Evolution during succession of a) clay content ; b) density ; c) pH and d) P content of 0-8 cm soil layer for the two soil types. Bars represent standard errors of the mean. Values marked by the same letter do not differ significantly ($P \leq 0.05$)



tation est significative pour les forêts anciennes dans les Calcosols en dessous de 8 cm de profondeur.

Comme dans l'horizon 0-8 cm, le rapport C/N des sols augmente des pelouses aux forêts dans tout le profil. Ces différences sont significatives pour toutes les profondeurs, excepté dans les Calcosols dans le plus profond niveau mesuré.

En profondeur, et surtout dans les Brunisols, les différences de pH s'amplifient par rapport à celles décrites entre 0 et 8 cm. Par rapport aux pelouses gérées, les pH sont plus élevés sous pelouse préforestière et fruticée et plus bas en forêt. Dans les Brunisols, les différences entre forêts jeunes et fruticées sont

significatives, avec une divergence de plus d'une unité pH. Dans les Calcosols, les forêts anciennes présentent les valeurs les plus basses et les différences ne sont significatives qu'au niveau 16-30 cm.

Stock total de C et N du sol

La quantité totale de C et N du sol (0-30 cm) figure dans le *tableau 3*. Il n'y a pas d'augmentation significative du stock de C des pelouses aux forêts sur Brunisols, mais il augmente significativement sur Calcosols entre fruticées et forêts anciennes. En ce qui concerne l'azote des sols, les stocks sont plus bas dans les forêts jeunes que dans les pelouses gérées. Dans les forêts

Figure 2 - Evolution au long de la succession de la teneur et du stock de C (a et b); de la teneur et du stock de N (c et d); du C/N (e) et du $\delta^{15}\text{N}$ (f) dans l'horizon 0-8 cm selon le type de sol.

Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne. Les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Tukey, $P \leq 0,05$).

Figure 2 - Evolution during succession of C content (a, b); N (c, d); C/N ratio (e); $\delta^{15}\text{N}$ (f) of the 0-8 cm soil layer for the two soil types. Bars represent standard errors of the mean. Values marked by the same letter do not differ significantly ($P \leq 0.05$)

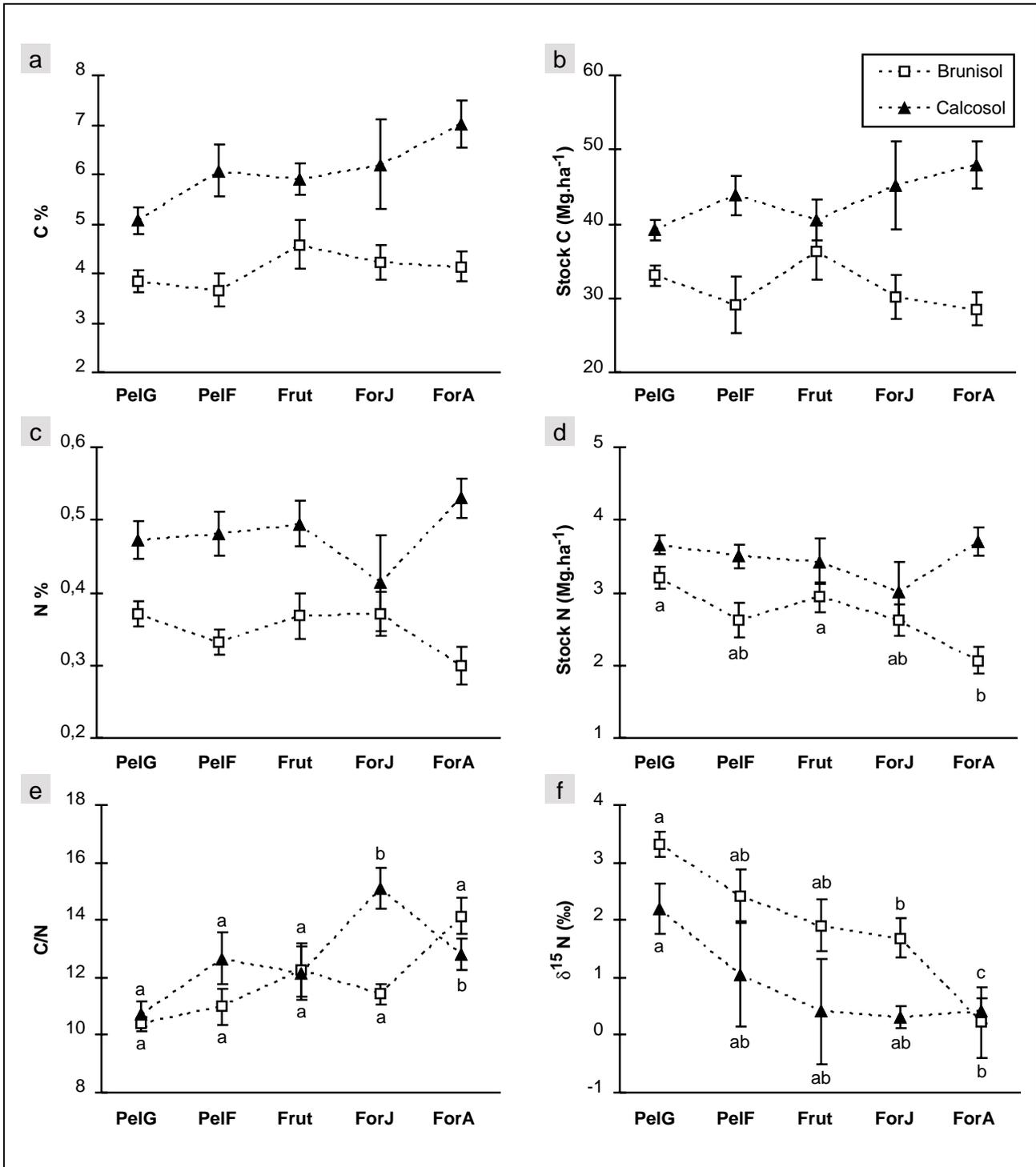


Figure 3 - Variation en profondeur de a, b) la teneur en C organique ; c, d) le rapport C/N et e, f) le pH du sol selon le stade de la succession par type de sol.

Figure 3 - Depth variation of a, b) C organic content ; c, d) C/N ratio ; e, f) soil pH in function of succession phase for the two soil types.

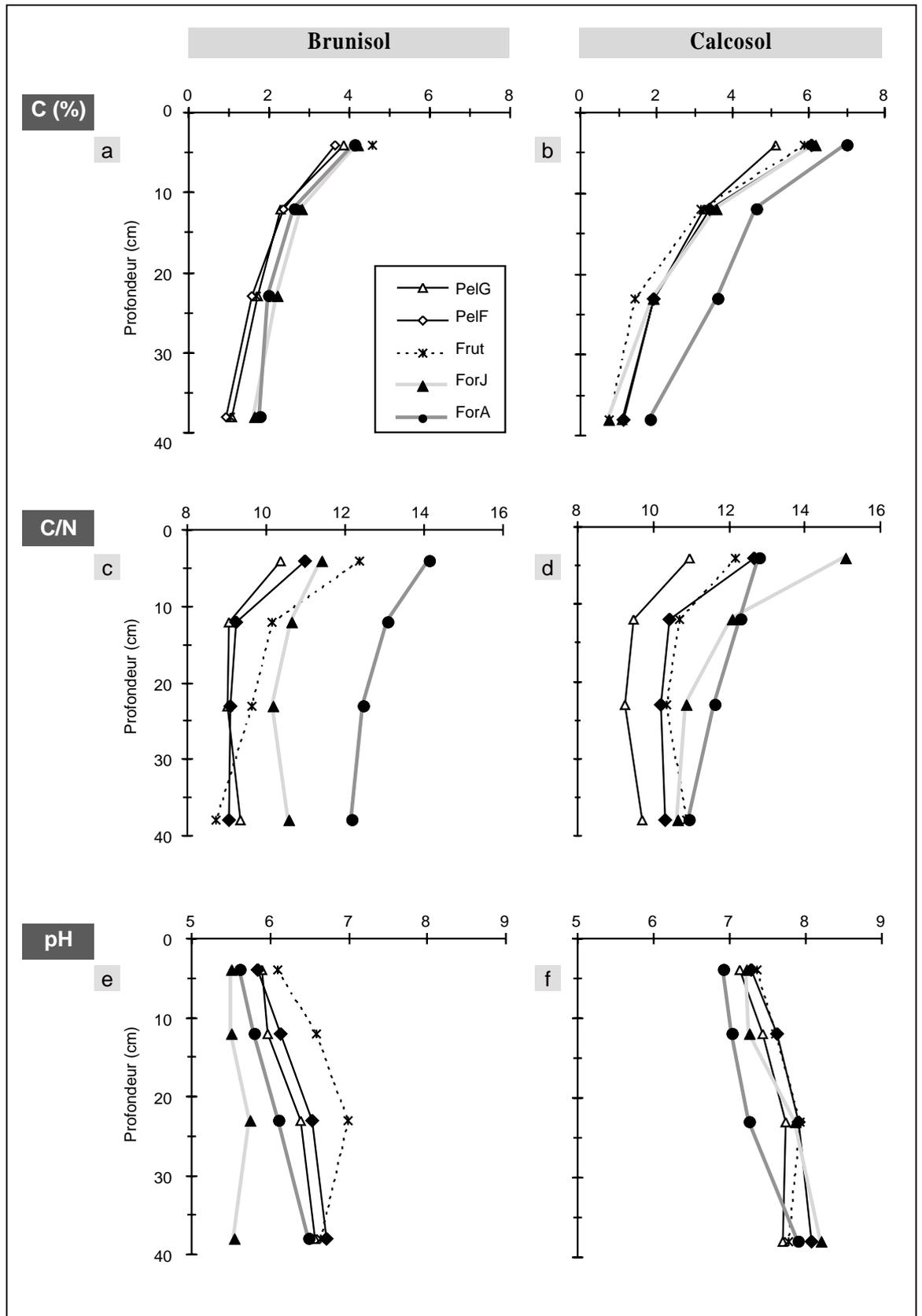


Tableau 3 - Valeurs moyennes et erreur standard de la moyenne (en italique) de la quantité totale de carbone et d'azote ($\text{Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$) du sol (0-30 cm) selon la phase de la succession.

Table 3 - Means and standard error (*italic*) of C and N stocks in 0-30 cm layer of soil.

	Type de sol	Pelouse gérée	Pelouse préforestière	Fruticée	Forêt jeune	Forêt ancienne
qC	Brunisol	77,8	70,8	82,8	85,0	73,0
		<i>5,02</i>	<i>7,2</i>	<i>6,5</i>	<i>8,9</i>	<i>5,5</i>
qN	Calcosol	92,2ab	104,3ab	83,6a	107,1ab	122,0b
		<i>5,3</i>	<i>8,3</i>	<i>6,1</i>	<i>10,7</i>	<i>6,1</i>
	Brunisol	8,2	7,2	7,7	7,9	5,7
		<i>0,59</i>	<i>0,69</i>	<i>0,56</i>	<i>0,81</i>	<i>0,53</i>
Calcosol	9,4	9,5	7,5	8,4	9,8	
	<i>0,64</i>	<i>0,90</i>	<i>0,62</i>	<i>0,86</i>	<i>0,32</i>	
qC à masse minérale constante	Brunisol	77,8	72,4	84,5	89,2	82,5
	Calcosol	92,2	100,5	84,1	105,5	131,9

Deux valeurs suivies par des lettres différentes sont significativement différentes au seuil de $P \leq 0,05$.
In the same line, values marked by the same letter do not differ significantly ($P < 0,05$).

anciennes, les stocks baissent encore dans les Brunisols tandis qu'ils remontent dans les Calcosols.

Calculé sur la base d'un poids constant de matière minérale contenue dans 30 cm de prairie gérée, le stock de C montre la même tendance : l'augmentation dans les Calcosols vers les forêts vieilles est accentuée, mais les différences ne sont pas significatives dans les Brunisols (tableau 3).

Minéralisation de l'azote au laboratoire

La production nette de N minéral suit une tendance quasi-linéaire croissante au long des 15 semaines d'incubation en laboratoire (figure 4). La quantité nette d'azote minéral produit à la fin de la période d'incubation varie entre $-10 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ et $160 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$, avec une valeur moyenne de $70 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ dans les Brunisols et $20 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ dans les Calcosols. Les vitesses moyennes de minéralisation et nitrification sont très proches (figure 6a) car, dans la plupart des sols, tout l'azote minéralisé est nitrifié.

La vitesse de minéralisation augmente avec la teneur en eau d'incubation (figure 5). En moyenne l'élévation de la teneur en eau de 40 à 55 % se traduit par une augmentation de vitesse de nitrification, surtout dans les Brunisols.

Dans les deux types de sol, et pour les deux teneurs en eau utilisées, la minéralisation est la plus élevée dans les sols des pelouses gérées, elle décroît dans les pelouses préforestières, puis s'élève dans les forêts jeunes, pour décroître à nouveau dans les forêts anciennes (figure 6a). La vitesse de minéralisation sous les pelouses gérées est significativement supérieure à

celles sous fruticées et forêts anciennes pour les Brunisols et de celle sous pelouses préforestières pour les Calcosols.

L'ajout de NH_4 entraîne pour tous les stades, sauf les pelouses gérées sur Brunisols, une très forte augmentation de la vitesse de nitrification, significativement plus forte pour les Calcosols que les Brunisols ($P \leq 0,001$). La hausse la plus importante de la vitesse de nitrification est observée dans les sols de fruticées et de forêts, c'est-à-dire, là où la minéralisation était la plus basse (figure 6b).

Les valeurs moyennes du coefficient d'Ellenberg pour l'azote sont significativement plus élevées sur Brunisol que sur Calcosol (figure 7). Les valeurs décroissent des pelouses gérées vers les pelouses préforestières pour ensuite remonter vers les forêts anciennes, qui atteignent les valeurs les plus élevées. L'influence du stade d'évolution de la végétation est très significative ($P \leq 0,001$). D'une façon générale, les mesures de nitrification en laboratoire confirment cette baisse de la disponibilité de l'azote des pelouses gérées aux stades préforestiers. L'augmentation de la disponibilité de l'azote des stades préforestiers aux stades forestiers déduite de l'analyse de la végétation n'est que partiellement confirmée. En particulier, l'indice d'Ellenberg atteint dans les forêts sur Calcosols des valeurs plus fortes que celles que l'on pouvait attendre à partir des incubations en laboratoire.

On observe une corrélation entre les indices d'Ellenberg de nutrition azotée (N) et d'humidité (H) pour l'ensemble des sols ($r = 0,68$).

Figure 4 - Evolution du gain de N minéral en fonction du temps d'incubation au laboratoire, selon le type de sol. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne.

Figure 4 - Net production of mineral N in relation to the duration of laboratory incubation for the two soil types. Bars represent standard error of the mean.

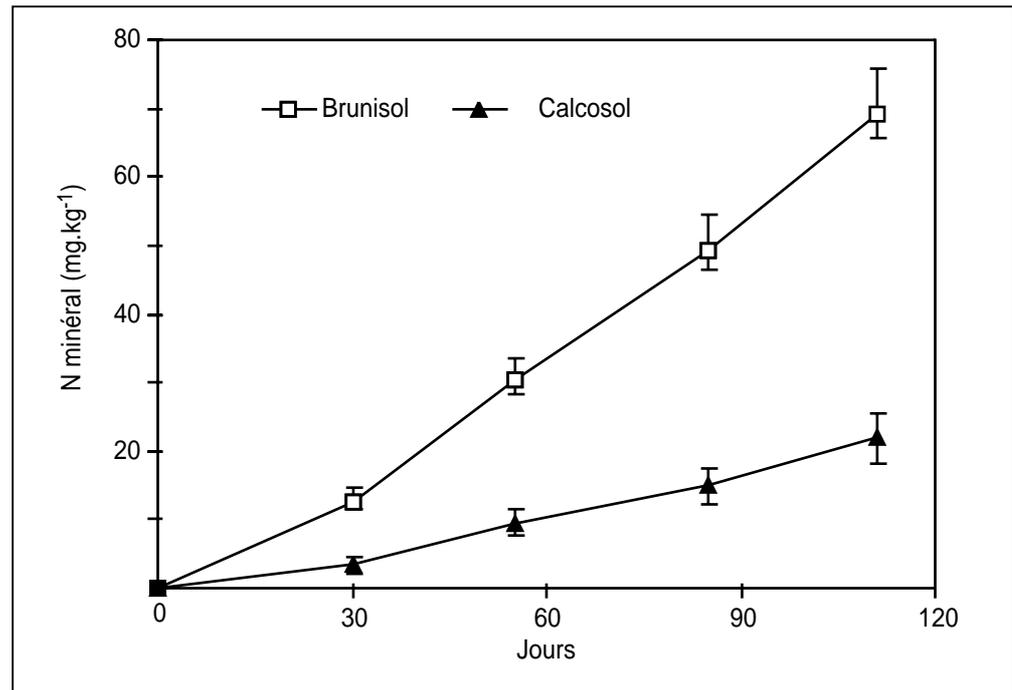
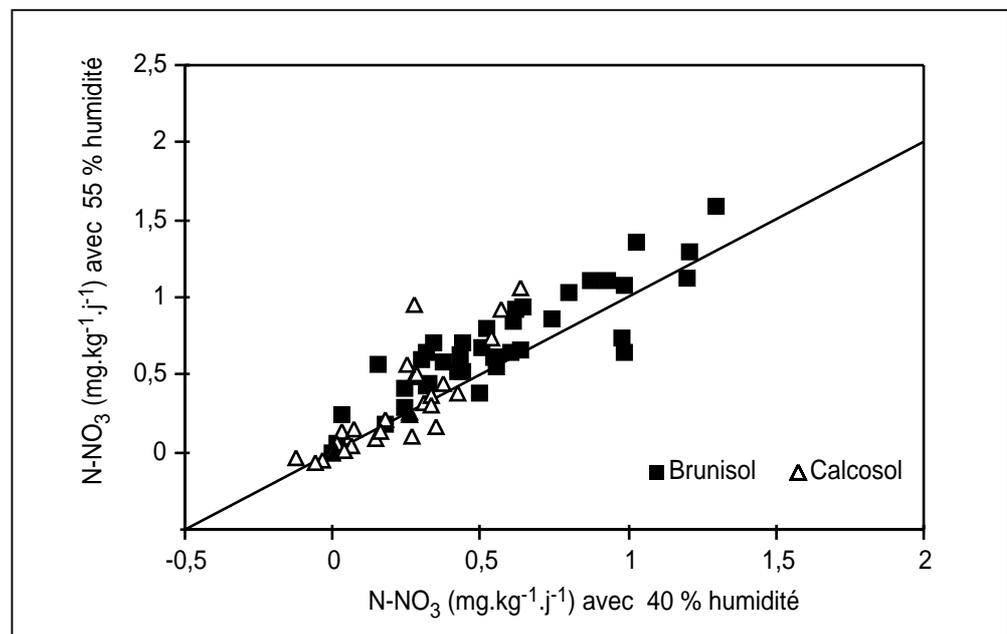


Figure 5 - Influence de l'humidité du sol lors de l'incubation sur la vitesse de nitrification.

Figure 5 - Influence of soil moisture on nitrification rate during the incubation.



DISCUSSION

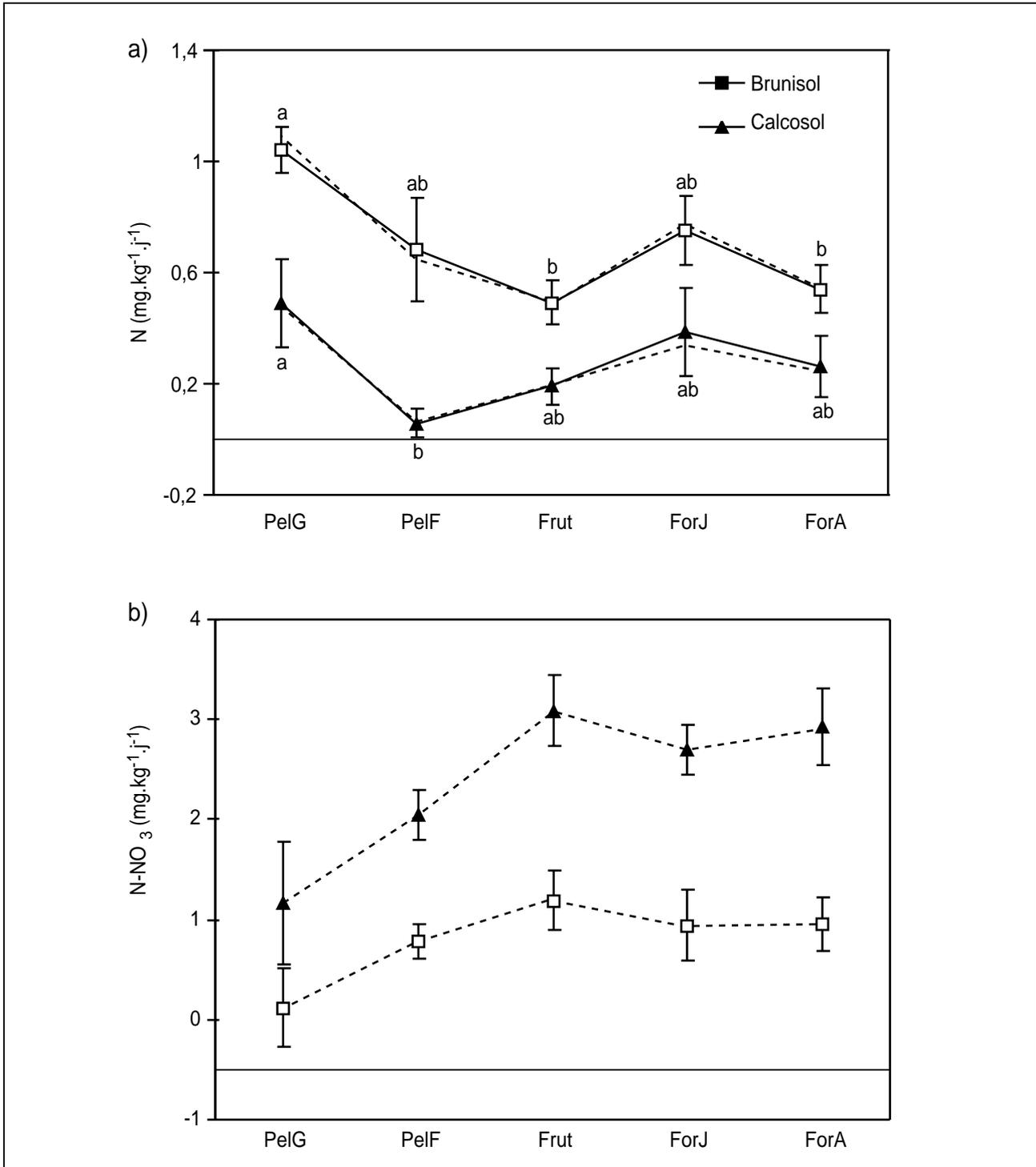
De nombreuses études ont décrit l'évolution des propriétés du sol et de la végétation au cours de chronoséquences primaires, résultant de la colonisation d'un nouveau milieu par la végétation, ou secondaires, résultant de la recolonisation par la forêt d'un espace déboisé par l'homme. Les évolutions décrites sont

diverses et influencées par la nature des conditions écopédologiques et des perturbations (Robertson 1982; Vitousek *et al.*, 1989; Hutchison *et al.*, 1999).

Dans le cas de la colonisation secondaire de sols cultivés par la forêt, auquel se rattache notre étude, les auteurs décrivent une diminution progressive de pH (Thorne et Hamburg, 1985; Compton *et al.*, 1998), une accumulation de matière organique et

Figure 6 - Influence du stade de succession sur la vitesse de nitrification (ligne continue) et de minéralisation (ligne pointillée) a) sans ajout de sulfate d'ammonium ; b) après ajout de sulfate d'ammonium (100 mg N.kg⁻¹ sol sec). Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne. Les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes (test de Tukey, P ≤ 0,05).

Figure 6 - Influence of the succession phase on the nitrification (black line) and mineralization (discontinuous line) rates a) without ammonium sulphate; b) with ammonium sulphate addition (100 mg N.kg⁻¹ dry soil). Bars represent standard error of the mean. Values marked by the same letter do not differ significantly (P ≤ 0.05)



de N soluble (Diquélou *et al.*, 1999), une augmentation du rapport C/N (Compton *et al.*, 1998) et une baisse (Thorne et Hamburg, 1985) ou pas de baisse (Robertson, 1982; Diquélou *et al.*, 1999) de la nitrification dans les sols. Cependant, plusieurs études d'accrus (Compton *et al.*, 1998; Compton et Bonne, 2000) ou de plantations (Jussy *et al.*, 2000; Ross *et al.*, 1999) montrent que la nitrification peut rester élevée dans les sols de friches ou de nouvelles forêts par comparaison aux sols de forêts anciennes, et que l'intensité de la nitrification peut dépendre du précédent culturel (Koerner *et al.*, 1997, 1999; Diquélou et Rozé, 1999), mais aussi de l'espèce colonisatrice (Montes et Christensen, 1979; Pastor *et al.*, 1984; Zak *et al.*, 1986; Ste-Marie et Paré, 1999).

Ces études de dynamique de végétation ont des limites liées à la méthode employée, que nous examinerons dans le cadre de notre propre travail.

Limites méthodologiques

L'utilisation des données issues d'une comparaison de différents stades actuels de végétation pour interpréter une évolution à long terme de la végétation repose sur un certain nombre de postulats qu'il convient de discuter.

1 *Tous les stades actuels de la dynamique de la végétation reposent sur des sols dont les propriétés initiales, avant défrichage, étaient identiques.* Malgré nos précautions d'échantillonnage, cette égalité des conditions de départ n'est pas partout vérifiée. Les sols des forêts anciennes sur Calcosols sont plus argileux que ceux supportant d'autres stades. Les sols des

pelouses gérées actuellement sont les plus légers. Dans ce contexte de sols relativement argileux, il semble que les agriculteurs aient de tout temps préféré les sols les moins lourds. Ces différences sont cependant de faible ampleur et leurs conséquences sont probablement mineures.

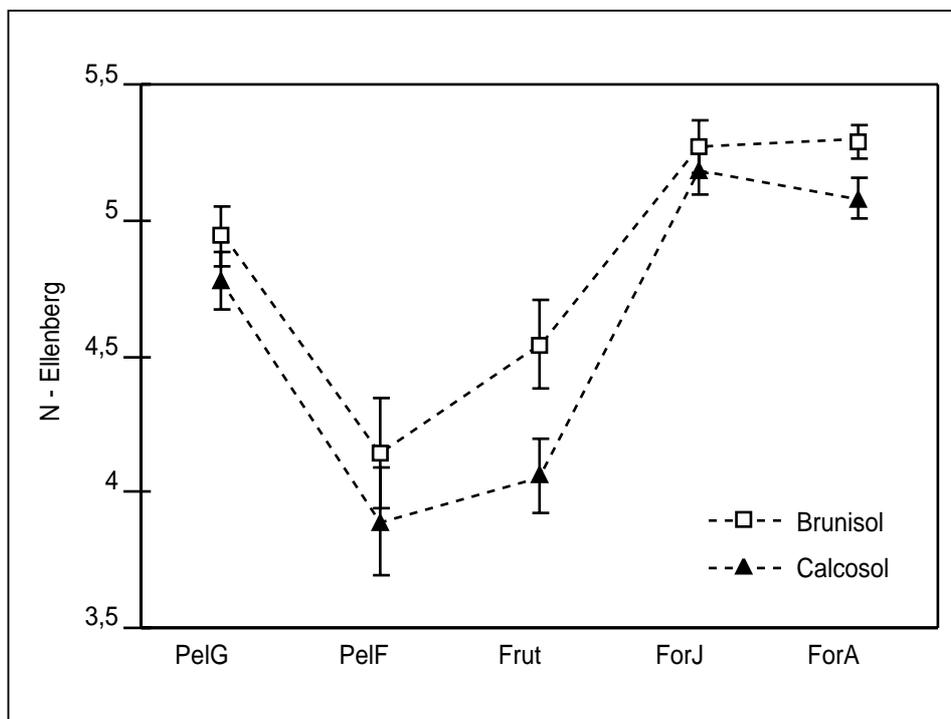
2 *Au cours de son évolution, tout stade de végétation est passé par les stades évolutifs précédents et les durées des stades transitoires sont semblables.* Si tous les stades (excepté la forêt ancienne) se sont développés sur des terres cultivées au début du XIX^e siècle, il est probable que certaines jeunes forêts (terres abandonnées après-guerre) se soient développées sans passer par un stade pelouse, ce qui pourrait leur conférer des taux de carbone plus faibles. D'autre part, les durées de stades transitoires (jeune forêt) ont pu varier de près d'un siècle.

3 *Les contraintes subies à chaque stade sont relativement homogènes.* On peut penser que la fertilisation différait entre les prairies abandonnées il y a plus d'un siècle, il y a 20 ans seulement et les prairies actuelles. En effet, dans un paysage d'habitat groupé comme celui de cette région, les terres les plus marginales sont les premières abandonnées. Ces différences peuvent expliquer une part des évolutions du phosphore et, peut-être, de l'azote au cours de la succession, en particulier entre les stades prairie gérée et pelouse préforestière.

Ces biais introduisent une forte variabilité dans les évolutions observées. Néanmoins, les logiques dynamiques et pédologiques qui soutiennent les évolutions décrites plus haut justifient qu'on les considère comme secondaires.

Figure 7 - Variation de l'indice d'Ellenberg pour l'azote selon le stade de succession. Les barres représentent l'erreur standard de la moyenne.

Figure 7 - Variation of the N index of Ellenberg (Ellenberg *et al.* 1992). Bars represent standard error of the mean.



Influence des propriétés des sols sur leurs évolutions au cours de la succession végétale

Les deux milieux pédologiques étudiés sont contrastés et les différences entre les évolutions des sols au cours de la succession résultent de ces contrastes. Le pH des Calcosols sur marne est stabilisé par la présence de calcaire. Les teneurs en phosphore biodisponible sont faibles du fait de sa précipitation. La matière organique des Calcosols est protégée de la minéralisation par le calcaire de la terre fine, comme le confirme l'explosion de la vitesse de nitrification après ajout de NH_4 . Par contre, l'absence de carbonate et la faible acidité des Brunisols mésosaturés favorisent la minéralisation (Le Tacon, 1976).

Après l'abandon des pratiques agricoles, les variations de la quantité totale de C ou N provoquées par la croissance forestière sont faibles. Dans les Calcosols, le stock de C augmente légèrement, de l'ordre de 10-20 %, et il se maintient dans les Brunisols. Le stock d'azote ne varie pas dans les Calcosols, et baisse d'environ 12 % dans les Brunisols. Les stocks moyens de C du sol (0-30 cm) des sols de la Petite Montagne jurassienne sont proches (Brunisols) ou plus élevés (Calcosols) que ceux calculés pour les sols forestiers français de même type pédologique entre 0-40 cm (Badeau *et al.*, 1999). Les très forts taux de C associés à l'antécédent prairial expliquent ces faibles évolutions (Franzluebbers *et al.*, 2000).

Le pH des sols est plus bas en forêt, comme le prédit la théorie, mais l'abandon des prairies entraîne d'abord une augmentation paradoxale de pH, qui pourrait illustrer l'effet acidifiant de la production de nitrate et des récoltes de biomasse dans les prairies gérées. La diminution de pH est liée à l'incorporation de carbone forestier, à C/N élevé. Dans les Calcosols, la baisse rapide de la teneur en phosphore disponible résulte vraisemblablement de son insolubilisation. Mais une partie de cette baisse pourrait résulter du "biais historique" mentionné plus haut. Dans les Brunisols, la diminution du P des stades préforestiers aux forêts pourrait résulter d'un effet d'épuisement du stock initial exogène (du fait de la fertilisation) par immobilisation dans la biomasse.

La vitesse de nitrification au laboratoire est la plus forte dans les prairies gérées, où l'ammonification est moins limitante que dans les autres stades. Elle est la plus faible dans les stades préforestiers, et remonte en forêt, sans que les forêts jeunes et anciennes ne se distinguent. Cette évolution pourrait résulter de deux mécanismes : a) la disponibilité plus élevée d'azote labile, issu de la fertilisation organique (Lovell et Jarvis, 1996; Hatch *et al.*, 2000; Hartz *et al.*, 2000) dans les pelouses gérées et b) l'acidification relative des sols sous forêt, qui augmente la minéralisation et donc la nitrification (Le Tacon, 1976; Olness, 1999) par rapport aux stades préforestiers.

Sur les deux types de sol, mais de manière plus remarquable en sol calcaire, la nitrification est limitée par la disponibilité de

NH_4 , et ceci d'autant plus que l'on se trouve dans des stades forestiers.

La convergence des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ vers la valeur de 0 ‰ dans les Brunisols et Calcosols sous anciennes forêts confirme qu'il ne se produit pas de fractionnement en l'absence de pertes, ou d'accumulation d'azote organique en surface, et ceci quelle que soit la vitesse de nitrification. Les valeurs plus élevées sous pelouse gérée sont liées à l'apport de fertilisants organiques (Kerley et Jarvis 1996) et, sans doute dans les Brunisols, à des pertes de nitrate isotopiquement appauvri. La décroissance des valeurs au cours de la succession pourrait résulter en partie du "biais historique". Une signature initiale plus élevée, ainsi qu'un possible drainage de nitrate, puisque le stock d'azote du sol baisse, pourrait expliquer le maintien de valeurs relativement élevées dans les forêts jeunes des Brunisols.

Le $\delta^{15}\text{N}$ trouve en sol calcaire ses limites en temps que traqueur des anciens usages agricoles en forêt (Koerner *et al.*, 1999).

Disponibilité de l'azote

Globalement, la variation de la biodisponibilité de l'azote, appréciée par des incubations au laboratoire suit approximativement celle indiquée par la composition de la végétation (coefficient d'Ellenberg). Elle décroît des pelouses gérées aux stades préforestiers puis s'élève à nouveau dans les forêts. Cependant la composition de la végétation forestière montre une meilleure disponibilité en azote que ce que suggèrent les minéralisations au laboratoire. Cette distorsion, déjà notée par Diekman et Falkengren-Grerup (1998) dans les forêts feuillues du Sud de la Suède, pourrait résulter de plusieurs causes. D'une part, les incubations en laboratoire expriment un potentiel dans des conditions physiques assez éloignées de celles du terrain et sous racines, ce qui modifierait l'activité minéralisatrice et nitrifiante (Diekman et Falkengren-Grerup, 1998). D'autre part, l'indice de nutrition azotée d'Ellenberg est très lié à celui d'humidité, et à juste titre, comme le montre la forte influence de la teneur en eau sur la minéralisation. Mais ceci signifie que ces deux facteurs peuvent être confondus : la plus forte disponibilité d'azote en forêt, suggérée par l'indice d'Ellenberg, pourrait être liée à un régime hydrique plus favorable, avec de moindres dessiccations en surface et une meilleure réserve utile du fait des plus faibles densités du sol. Enfin, l'échelle des valeurs indicatrices d'Ellenberg de disponibilité en N n'est peut-être pas linéaire sur l'ensemble du gradient de recolonisation, car il y a peu d'espèces communes entre pelouses et forêts.

CONCLUSION

Cette étude montre que l'abandon de l'agriculture et le développement des forêts à partir de prairies ou de stades ultérieurs de la succession ne provoqueraient qu'un très faible stockage de carbone dans le sol, inférieur à 10 tonnes par hectare et pour un siècle. Dans la mesure où une politique de mise en jachère

volontaire des terres, conforme aux accords de Kyoto, s'appliquerait très vraisemblablement en priorité à ce type de région de moyenne montagne, elle manquerait partiellement son but. Or, en France entre 1993 et 1998, seuls 8 % des nouvelles forêts se sont développées sur d'anciennes terres labourables, 26 % sur des prairies gérées, et 69 % sur des pelouses préforestières ou des fruticées (Bisault 2000).

Au cours de la succession végétale, la biodisponibilité de l'azote varie: elle décroît des pelouses gérées aux stades préforestiers puis s'élève à nouveau dans les forêts. Cette variation est interprétée comme résultant tout d'abord d'une moindre disponibilité d'azote labile issu de la fertilisation, puis d'une déprotection progressive de la matière organique sous l'influence de l'acidité forestière. La variation de la biodisponibilité de l'azote, appréciée par des incubations au laboratoire, confirme en général celle indiquée par la composition de la végétation. La composition de la végétation montre cependant une meilleure disponibilité d'azote en forêt que ce que suggèrent les minéralisations au laboratoire. Ceci pourrait résulter d'un régime hydrique plus favorable en forêt. L'évolution de la flore au cours de la succession végétale apparaît donc comme image et moteur des changements se produisant dans les sols.

Enfin, le $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique et la concentration en phosphore des sols sont de bons marqueurs du stade d'évolution des écosystèmes en milieu acide, mais ne le sont plus en milieu calcaire.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été financé par le GIP ECOFOR, dans le cadre d'un programme de recherche sur les accrues. Les relevés et prélèvements de terrain ont été effectués avec l'aide chaleureuse de Benoît Pollier, Eva Krizova, Léo Berline et Patrick Behr.

BIBLIOGRAPHIE

- AFNOR, 1996 - Qualité des sols. Méthodes d'analyses. Recueil de normes françaises, 3^e édition, 534 p.
- Aggangan R.T., O'Connell A.M., McGrath J.F., Dell B., 1998 - Fertilizer and previous land use effects on C and N mineralization in soils from Eucalyptus globulus plantations. *Soil Biology Biochemistry*, 30, p. 1791-1798.
- Arrouays D., Deslais W., Daroussin J., Balesdent J., Gaillard J., Dupouey J.L., Nys C., Badeau V., Belkacem S. 1999 - Stocks de carbone dans les sols de France: Quelles estimations? *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 85, p. 278-292.
- Badeau V., Dambrine E., Walter C., 1999 - Propriétés des sols forestiers français: Résultats du premier inventaire systématique. *Etude et gestion des sols*, 6, p. 165-180.
- Billet M.F., Fitzpatrick E.A., Cresser M.S., 1988 - Long-term changes in the acidity of forest soils in North-East Scotland. *Soil Use and Management*, 4, p. 102-107.
- Bisault L. (ed), 2000 - La forêt et les industries du bois 2000. GraphAgri, SCEES - Ministère de l'Agriculture, Paris, 157 pp.
- Compton J.E., Boone R.D., 2000 - Long-term impacts of agriculture on soil carbon pools and nitrogen dynamics in New England forests. *Ecology*, 81, p. 2314-2330.
- Compton J.E., Boone R.D., Motzkin G., Foster D.R., 1998 - Soil carbon and nitrogen in a pine-oak sand plain in central Massachusetts: role of vegetation and land-use history. *Oecologia*, 116, p. 536-542.
- Diekmann M., Falkengren-Grerup U., 1998 - A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen. *J. Ecology*, 86, p. 269-283.
- 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. Paris, Sciences de la Vie*, 322, p. 705-715.
- Diquélou S., Rozé F., Francez A.J., 1999 - Changes in microbial biomass and activity during old field successions in Brittany, France. *Pedobiologia*, 43, p. 470-479.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D., 1992 - Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, 2nd ed., *Scr. Geobot.*, 18, p. 1-258.
- Franzleubbers A.J., Studemann J.A., Schomberg H.H., Wilkinson S.R., 2000 - Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology Biochemistry*, 32, p. 469-478.
- Haque S.M.S., Billett M.F., Grayston S., Ord B.G., 1999 - Effects of afforestation on ammonification and nitrification rates in former agricultural soils. *Soil Use and Management*, 15, p. 117-122.
- Hartz T.K., Mitchell J.P., Giannini C., 2000 - Nitrogen and carbon mineralization dynamics of manures and compost. *Hort. Science*, 35, p. 209-212.
- Hatch D.J., Lovell R.D., Antil R.S., Jarvis S.C., Owen P.M., 2000 - Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung. *Biology Fertility Soils*, 30, p. 288-293.
- Hermly M., 1994 - Effects of former land use on plant species diversity and pattern in European deciduous woodlands. *In: Biodiversity, temperate ecosystems, and global change*. Boyle and Boyle (ed). Springer-Verlag. Berlin. p.123-143.
- Hutchinson T.F., Boerner R.E.J., Iverson L.R., Sutherland S., Sutherland E.K., 1999 - Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (USA) Quercus forests. *Plant Ecology*, 144, p. 177-189.
- Jussy J.H., 1998 - Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement racinaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide. Effets de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols. Thèse Univ. Nancy I. 159 p. + annexes.
- Jussy J.H., Koerner W., Moares C., Dambrine E., Dupouey J.L., Zeller B., Benoît M., 2000 - Influence de l'usage ancien des sols sur le cycle de l'azote dans les forêts vosgiennes. *Resumés 6^{es} Journées Nationales de l'Etude des sols*. Nancy, p. 25-28, avril 2000.
- Kerley S.J., Jarvis S.C., 1996 - Preliminary studies of the impact of excreted N on cycling and uptake of N in pasture systems using natural abundance stable isotopic discrimination. *Plant and Soil*, 178, p. 287-294.
- Kerrien Y., Campy M., Dreyfuss M., 1983 - Carte géologique d'Orgelet (604). 1:50 000. Service Géologique National. Ed. BRGM. 26 p.
- Koerner W., Dambrine E., Dupouey J.L., Benoît M., 1999 - $\delta^{15}\text{N}$ of forest soil and understory vegetation reflect the former agricultural land use. *Oecologia*, 121, p. 421-425.
- Koerner W., Dupouey J.L., Dambrine E., Benoît M. 1997 - Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forests in the Vosges Mountains, France. *J. Ecology*, 85, p. 351-358.
- Le Tacon F., 1976 - La présence de calcaire dans le sol. Influence sur le comportement de l'épicéa commun (*Picea excelsa* Link) et du pin noir d'Autriche (*Pinus nigra nigricans* Host.). Thèse INPL. Nancy, 214 p.
- Lovell R.D., Jarvis S.C., 1996 - Effect of cattle dung on soil microbial biomass C and N in a permanent pasture soil. *Soil Biology Biochemistry*, 28, p. 291-299.
- Montes R.A., Christensen N.L., 1979 - Nitrification and succession in the

- Piedmont of North Carolina. *Forest Sci.*, 25, p. 287-297.
- Olness A., 1999 - A description of the general effect of pH on formation of nitrate in soils. *J. Plant Nutrition Soil Science*, 162, p. 549-556.
- Pastor J., Aber J.D., McClaugherty C.A., 1984 - Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology*, 65, p. 256-268.
- Peterken G.F., Game M., 1984 - Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of Central Lincolnshire. *J. Ecology*, 72, p. 155-182.
- Robertson G.P., 1982 - Factors regulating nitrification in primary and secondary succession. *Ecology*, 63, p. 1561- 1573.
- Ross D.J., Tate K.R., Scott N.A., Feltham C.W., 1999 - Land-use change: effects on soil carbon, nitrogen and phosphorus pools and fluxes in three adjacent ecosystems. *Soil Biology Biochemistry*, 31, p. 803-813.
- SAS Institute Inc., 1987 - SAS / STAT™ Guide for Personal Computers, Version 6 Edition. Cary, NC : SAS Institute Inc. 1028 p.
- Sciama D., 1999 - Dynamique de la végétation forestière dans des terrains en deprise agricole en Petite Montagne jurassienne. Thèse ENGREF. Nancy. 268 p. + annexes.
- Ste-Marie C., Paré D., 1999 - Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology Biochemistry*, 31, p. 1579-1589.
- Thorne J.F., Hamburg S.P. 1985 - Nitrification potentials of an old-field chronosequence in Campton, New Hampshire. *Ecology*, 66, p. 1333-1338
- Vitousek P. M., Matson P.A., van Cleve K., 1989 - Nitrogen availability and nitrification during succession: primary, secondary, and old-field seres. *Plant and Soil*, 115, p. 2290-239.
- Zak D.R., Pregitzer K.S., Host G.H., 1986 - Landscape variation in nitrogen mineralization and nitrification. *Can. J. For. Res.*, 16, p. 1258- 1263.