



HAL
open science

La nutrition azotée de l'Epicéa en sol engorgé : étude expérimentale

G. Levy

► **To cite this version:**

G. Levy. La nutrition azotée de l'Epicéa en sol engorgé : étude expérimentale. Annales des sciences forestières, 1981, 38 (2), pp.163-178. hal-02716764

HAL Id: hal-02716764

<https://hal.inrae.fr/hal-02716764>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

La nutrition azotée de l'Épicéa en sol engorgé : étude expérimentale

G. LÉVY

avec la collaboration technique de Marie-Louise DHEU, C. BRECHET et Y. LEFEVRE

*Station de Recherches sur les Sols forestiers et la Fertilisation
Centre de Recherches forestières de Nancy, I.N.R.A.,
Champenoux, 54280 Seichamps*

Résumé

Dans les conditions expérimentales, de jeunes plants d'Épicéa ne commençaient à assimiler l'azote que lorsque la nappe atteignait au minimum 6 cm de profondeur environ. Ensuite, les teneurs foliaires en azote étaient d'autant meilleures que la nappe était plus profonde.

Il a été établi que la nutrition azotée de l'Épicéa en sol engorgé dépend de la disponibilité d'azote nitrique. D'une part, en effet, l'azote apporté sous forme de NH_4^+ n'a pas du tout été assimilé en présence d'une nappe, même profonde, contrairement à la forme NO_3^- . D'autre part, la teneur en air minimum permettant la nitrification a été atteinte, à proximité de la surface du sol, lorsque la nappe affleurait à — 6 cm : l'assimilation de l'azote par les plants débutait pour ce même niveau.

Des essais en incubation ont fait apparaître que différents phénomènes pouvaient contribuer, en forêt, à prolonger la période de carence azotée de l'Épicéa. Ainsi, chaque fois que la nappe affleurait à proximité de la surface du sol, la nitrification ne reprend qu'après une assez longue période de ressuyage ; de plus, il se produit alors une perte d'azote minéral. Si l'engorgement a été de longue durée, il y a formation, lors de la reprise de la nitrification, d'une grande quantité de NO_3^- pendant une courte période de temps : des pertes de nitrates peuvent donc intervenir par lessivage.

I. - Introduction

Des études précédentes en milieu contrôlé (LEVY, 1981) ont permis de montrer que de jeunes plants d'Épicéa commun (*Picea abies*) ne prélevaient sans doute plus d'azote dans le sol dès l'installation d'une nappe superficielle, même si celle-ci est renouvelée très fréquemment. Cette sévère carence azotée contribue, dans les cas défavorables, à accélérer l'apparition et la progression de la mortalité des plants, et, toujours, à freiner leur croissance.

Il est normal que les conditions hypoxiques créées par la nappe au niveau racinaire affectent le prélèvement par les plantes des éléments minéraux dans le

sol (HELLER, 1969) ; cette carence azotée est cependant étonnante en raison de son importance et de la rapidité de son apparition ; ainsi, dans le cas de jeunes plants d'Epicéa, le déficit en phosphore et potassium n'apparaît que bien plus tardivement.

Aussi avons-nous tenté de comprendre les raisons de cette soudaine carence en azote, qui apparaît également en forêt, sur sols à forte hydromorphie temporaire, aussi bien sur jeunes plants que sur arbres adultes (LEVY, 1978).

Nous n'avons pas étudié l'absorption proprement dite de l'azote, mais uniquement les teneurs des aiguilles en cet élément : nous utiliserons donc le terme d'« assimilation » de préférence à celui d'« absorption ».

Nous examinerons d'abord dans quelle mesure la carence azotée apparaît encore dans le cas de nappes non superficielles. Nous traiterons ensuite de l'influence de différents niveaux d'engorgement sur l'assimilabilité des diverses formes d'azote, puis sur la disponibilité dans le sol des formes assimilables. Enfin, nous tenterons d'expliquer les résultats concernant la nutrition azotée de l'Epicéa en forêt par la disponibilité de l'azote assimilable au cours d'une saison de végétation.

II. - Matériel et méthodes

L'étude de l'assimilation de l'azote par l'Epicéa a été effectuée en serre, sur des plants âgés de 2 ans, dans des vases de végétation cylindriques d'environ 30 cm de diamètre et de hauteur. Le fond de ces vases est garni d'une hauteur de 5 cm de gravillons, au-dessus desquels se trouve le sol, dont la composition sera précisée lorsque nous traiterons de chacune des expériences. Nous avons utilisé un horizon A₁ qui est un mull mésotrophe à texture limoneuse, dont le rapport C/N est de 14, le pH à l'eau de 5,1 et le taux de matière organique de 5 % ; il a été prélevé dans un sol à pseudogley. La description détaillée des vases de végétation, notamment du dispositif destiné à établir le niveau de la nappe à la hauteur désirée, a été faite précédemment (LEVY, 1981). Il s'agit d'expériences en blocs (en général, 5 répétitions, 9 individus par vase).

Les plants ont été engorgés au cours de l'année même de leur repiquage, après le temps nécessaire à leur installation, et alors que la nouvelle pousse terminale atteignait en moyenne 1 cm de long.

L'analyse de l'azote total (pourcentage et quantité totale dans les aiguilles de l'année) a été effectuée périodiquement sur des plants représentatifs du traitement considéré.

Afin d'étudier les problèmes d'absorption de l'azote sous forme NH_4^+ ou NO_3^- , nous avons utilisé un substrat dépourvu de matière organique (paragraphe 32) ; nous avons alors apporté dans tous les vases, 10 jours avant l'engorgement, 50 ml de solution de phosphate monopotassique à 40 g/l. Nous avons ensuite « lavé » le sol juste avant l'engorgement. Au cours de celui-ci, nous avons effectué tous les 15 jours dans chaque vase des apports, soit de NO_3^- : 50 ml de solution de nitrate de calcium à 25 g/l, soit de NH_4^+ : 50 ml d'acétate d'ammonium à 17 g/l, puis nous avons « lavé » le sol quelques jours après chacun de ces apports.

Des expériences en incubation ont été réalisées dans une étuve maintenue à 27 °C, l'évaporation étant selon le cas favorisée ou empêchée. Nous avons utilisé de petits récipients cylindriques de 9 cm de hauteur et 7 cm de diamètre contenant un petit piézomètre, percé sur toute sa hauteur, permettant de mettre ou de retirer l'eau de la nappe. Ces récipients sont remplis avec l'horizon A₁ déjà utilisé dans les vases de végétation. Ce sol est soumis selon le cas à différentes conditions hydriques : nappe en surface ou à — 4 cm, maintien à la capacité au champ, dessèchement.

Des analyses des teneurs en NH₄⁺, NO₃⁻, NO₂⁻ ont été effectuées périodiquement sur le sol ; les quantités contenues dans l'eau provenant du ressuyage ont été, lorsqu'il le fallait, ajoutées aux valeurs trouvées dans le sol. Les teneurs en azote nitreux s'étant avérées toujours négligeables, nous ne parlerons plus de cette forme d'azote minéral.

III. - Résultats et commentaires

3.1. - Influence de la profondeur de la nappe sur la teneur foliaire en azote

Nous avons déjà observé au cours d'une expérience précédente (LEVY, 1971) qu'une nappe maintenue à — 14 cm et surtout à — 7 cm provoquait un déficit foliaire en azote sur de jeunes plants d'Épicéa repiqués sur un substrat formé d'un horizon A₁ limoneux recouvrant un horizon A₂ de même texture ; après 45 jours d'engorgement, on notait les valeurs suivantes : sol à la capacité au champ : 2,15 p. 100, nappe à — 14 cm : 1,71 p. 100, nappe à — 7 cm : 1,03 p. 100 de N.

Nous avons étendu cette étude à d'autres substrats, en effectuant les analyses foliaires après des durées variées d'engorgement. Les résultats sont schématisés sur la figure 1, pour des durées d'engorgement de 27 et 82 jours (1 a), 39 et 76 jours (1 b). 1 a correspond à un substrat formé uniquement d'horizon A₁, et 1 b à 8 cm d'horizon A₁ surmontant un sable.

L'analyse a été faite sur des plants moyens pour le traitement considéré (et en bon état physiologique apparent), sauf pour la nappe à — 6 cm, lors du prélèvement à 82 ou 76 jours : dans chacune des deux expériences, les plants correspondants se divisaient alors nettement en deux lots, les uns bien verts (ceux dont la teneur en azote est la plus élevée), les autres de teinte vert-jaune.

La figure 1 montre une liaison très nette entre la profondeur d'affleurement de la nappe et la teneur des aiguilles en azote ; l'absorption deviendrait généralement de plus en plus faible au fur et à mesure de la remontée de la nappe vers la surface. Il semblerait même qu'il existe un certain seuil d'absorption correspondant à une nappe assez voisine de — 6 cm.

Quand la nappe est située à — 6 cm, il apparaît en effet, au moins après une certaine durée d'engorgement (phénomène constaté lors de la 2^e date), une assimilation d'azote se rapprochant du « tout ou rien ». En fait, il n'est pas impossible que les plants qui assimilent alors l'azote soient très légèrement surélevés, de 1 cm au maximum, par rapport aux autres (pour eux, la nappe est donc voisine de

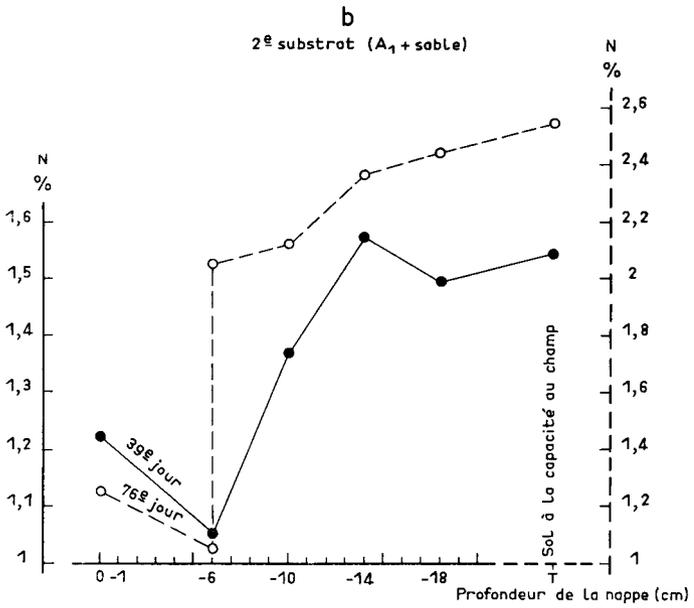
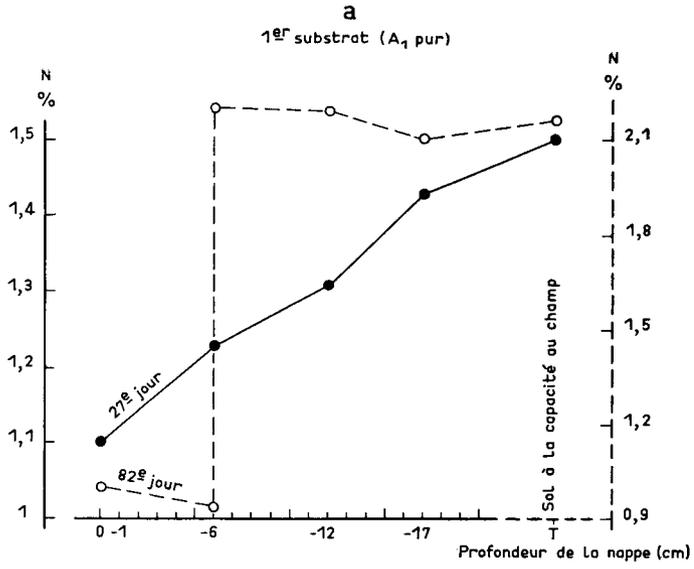


FIG. 1

Influence de la profondeur d'affleurement de la nappe sur la concentration foliaire en azote
Influence of water-table depth on nitrogen foliar content

— 7 cm); on constate d'ailleurs qu'ils ont, à la fin de l'engorgement, un système racinaire nettement plus développé que les autres. Le fait que la teneur en azote soit plus élevée quand la nappe est en surface que lorsqu'elle est maintenue à — 6 cm est sans doute dû à un phénomène de dilution. L'échantillon — 6 cm au 27^e jour sur la figure 1 a est probablement constitué surtout de plants qui seraient devenus bien verts par la suite.

Dans l'expérience correspondant à la figure 1 a, le maximum de concentration foliaire semble, au 82^e jour, être atteint dès que la nappe permet une assimilation d'azote (— 6 ou — 7 cm).

Par contre, dans celle de la figure 1 b, la teneur en N à 76 jours, bien qu'assez élevée, reste encore inférieure au maximum lorsque la nappe est à — 6 cm, et s'en rapproche progressivement lorsque la nappe s'abaisse. La profondeur de la nappe semble donc agir alors de manière un peu différente dans les deux expériences. Cela peut provenir de ce que le substrat correspondant à la figure 1 a est nettement plus favorable à la croissance des plants que celui de la figure 1 b, du moins s'il n'est pas trop engorgé; les différences de longueur de pousse sont beaucoup plus marquées selon la profondeur de nappe en 1 a qu'en 1 b: il y aurait alors un phénomène de dilution de l'azote; de plus, en 1 a, des pousses « d'août », un peu plus pauvres en azote que les pousses normales, sont apparues dans les traitements — 17 cm et T, abaissant ainsi la teneur moyenne. La courbe obtenue en 1 b serait alors celle qui correspond le mieux aux possibilités réelles d'absorption de l'azote.

Une certaine limite, relative ou absolue, d'assimilation de l'azote par les jeunes plants d'Épicéa correspond donc à une nappe située non loin de — 6 cm; au-delà, la concentration foliaire en azote est fonction de la profondeur de la nappe. Comment peut-on expliquer ces résultats? On peut supposer que la réponse fait intervenir la forme de l'azote. En effet, on sait qu'en sol sain les jeunes plants d'Épicéa peuvent absorber à la fois la forme NH_4^+ et la forme NO_3^- . Mais on sait également:

— que l'absorption de NH_4^+ exige chez la plupart des végétaux des conditions d'oxygénation supérieures à celles de NO_3^- (HELLER, 1969),

— qu'en milieu engorgé, si l'ammonification est en principe aussi active qu'en sol sain, il n'y a en revanche pas de nitrification (DOMMERMES et MANGENOT, 1970).

Mais qu'en est-il de ces deux phénomènes dans le cas qui nous intéresse. c'est-à-dire nappe située de 0 à — 14 ou — 17 cm? Les expériences décrites ci-dessous sont destinées à vérifier que les déficits en azote relatés précédemment (jeunes plants d'Épicéa) sont dus au fait que NO_3^- est la seule forme assimilable dans les conditions expérimentales, mais que cette forme est alors soit absente (nappe située entre la surface et — 6 cm), soit en quantité insuffisante (nappe plus profonde).

3.2. - Assimilation des formes NH_4^+ et NO_3^- en fonction de la profondeur de la nappe

Nous avons apporté à plusieurs reprises de l'azote sous forme soit NH_4^+ , soit NO_3^- (voir « méthodes ») à de jeunes plants repiqués sur substrat dépourvu de matière organique (même texture que l'horizon A_1 utilisé précédemment: c'est l'horizon A_2 du même sol brun lessivé à pseudogley), dans des vases à niveaux d'engorgement

variés. L'expérience 1 de la figure 2 représente les teneurs correspondantes de l'azote dans les aiguilles après environ 1,5 mois d'engorgement.

Des dosages d'azote ont été effectués également après des durées d'engorgement différentes ; ils ont conduit à des courbes de même allure, mais avec souvent une différence moins marquée (voire nulle) entre l'effet d'un apport de NO_3^- et celui d'un apport de NH_4^+ dans le cas de plants non engorgés.

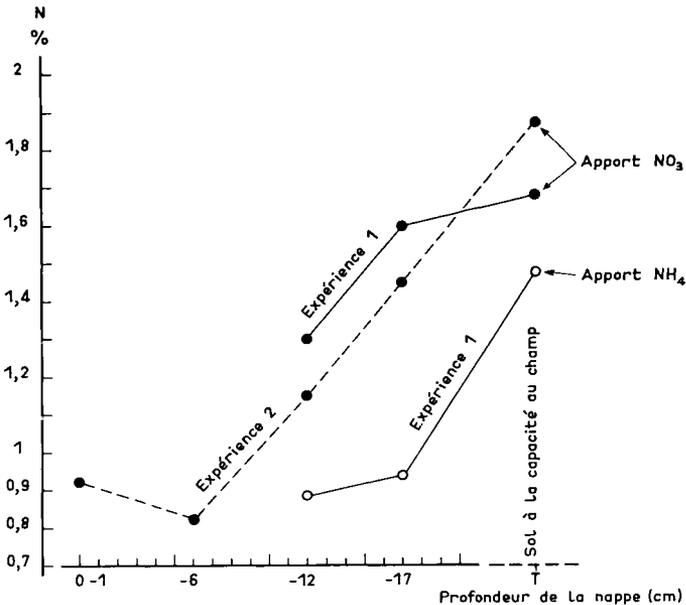


FIG. 2

Influence de la forme sous laquelle l'azote est apporté sur la concentration foliaire en cet élément

Influence of the form in which nitrogen is brought (NH_4^+ or NO_3^-) on nitrogen foliar content

On constate sur la figure 2 que, dans le cas d'apports de NO_3^- , la teneur foliaire en N pour une nappe située à -17 cm est presque aussi élevée que pour le témoin non engorgé, alors qu'elle est nettement plus faible pour une nappe maintenue à -12 cm. Par contre, dans le cas d'apports de NH_4^+ , le taux d'azote foliaire est toujours très faible en présence d'une nappe, qu'elle soit située à -12 ou -17 cm ; il semble même qu'alors l'azote ne soit pas du tout assimilé, car dans ces deux situations, la teneur totale en azote (en mg) de l'ensemble des aiguilles de l'année d'un plant n'augmente pas avec le temps ; il s'agit d'un résultat moyen, car la biomasse foliaire varie assez sensiblement d'un plant à l'autre : or les analyses successives concernent évidemment des plants différents.

L'expérience 2 (sur même substrat) représentée sur la figure 2, bien qu'en fait non conçue dans le même but, a été réalisée dans des conditions comparables ; elle permet de confirmer que NO_3^- est assimilé lorsque la nappe est située à -17 cm, mais, ici, moins bien que pour le témoin non engorgé, peut-être parce que les apports de NO_3^- étaient moins importants que dans l'expérience 1 ; NO_3^- est aussi assimilé partiellement lorsque la nappe affleure à -12 cm. On peut penser que, dans ce cas, la limite d'assimilation de NO_3^- correspond à une nappe voisine de -7 ou -8 cm.

La seule forme d'azote assimilable en présence d'une nappe, même relativement assez profonde (-17 cm), est donc NO_3^- . On peut d'ailleurs remarquer un certain parallélisme entre les concentrations d'azote en fonction de la profondeur représentées d'une part sur la figure 1, d'autre part sur la figure 2 (dans le cas d'un apport de NO_3^-) : cela tend à montrer qu'en sol naturel engorgé, c'est donc bien à partir de la forme NO_3^- que l'azote est assimilé ; mais dans quelles conditions NO_3^- est-il alors disponible ?

3.3. - Apparition de la nitrification en présence d'une nappe

S'il n'y a en général pas du tout de nitrification lorsque l'horizon organique d'un sol est engorgé (DOMMERMUES & MANGENOT, 1970), qu'en est-il si la nappe n'affleure pas en surface, mais est à l'origine de fortes remontées capillaires ?

Nous avons constaté, en opérant par incubation de l'horizon A_1 utilisé dans nos expériences, que la nitrification, évidemment nulle dans le cas d'une nappe maintenue en surface, est également totalement absente lorsque la nappe est à -4 cm ; on pourra le constater sur la figure 4 (voir paragraphe 3.4.).

Nous n'avons pas, pour des raisons matérielles, effectué la même opération avec des nappes plus profondes, qui saturent de moins en moins la couche de surface du sol. Nous avons par contre recherché jusqu'à quelle teneur en eau maximum, ou plus exactement à partir de quelle teneur en air minimum, la production de NO_3^- pouvait avoir lieu. Nous avons en effet supposé que l'air constituait le facteur critique de la nitrification (ainsi que l'avaient fait PILOT & PATRICK, 1972). Des auteurs ont pu relier le début de la production de NO_3^- à un potentiel d'oxydo-réduction minimum, ce qui est logique ; mais les valeurs citées sont parfois contradictoires, peut-être parce que la mesure de Eh n'est ni très sensible, ni très fidèle ; de plus, Eh varie avec le temps, ce qui ne rend pas cette valeur d'utilisation très commode pour le problème qui nous intéresse. De toute façon, on peut penser que, pour un sol donné plus ou moins saturé d'eau, le potentiel d'oxydo-réduction dépend surtout de la teneur en air.

Nous avons ainsi engorgé jusqu'en surface un poids donné de notre horizon A_1 dans de petits récipients décrits précédemment (dans cette expérience, le sol occupe une hauteur de 4 à 5 cm). Ces récipients ont été mis en incubation pendant 24 jours, afin de produire une assez grande quantité de NH_4^+ , matière première de la nitrification future ; ils ont été remis en incubation après ressuyage, puis nous les avons retiré un à un, à une périodicité allant de un à quatre jours. A chaque date de prélèvement, nous avons mesuré, pour les récipients concernés, le poids d'azote nitrique ainsi que le volume occupé par le sol, et son humidité ; on en déduit le volume occupé par l'air (fig. 3).

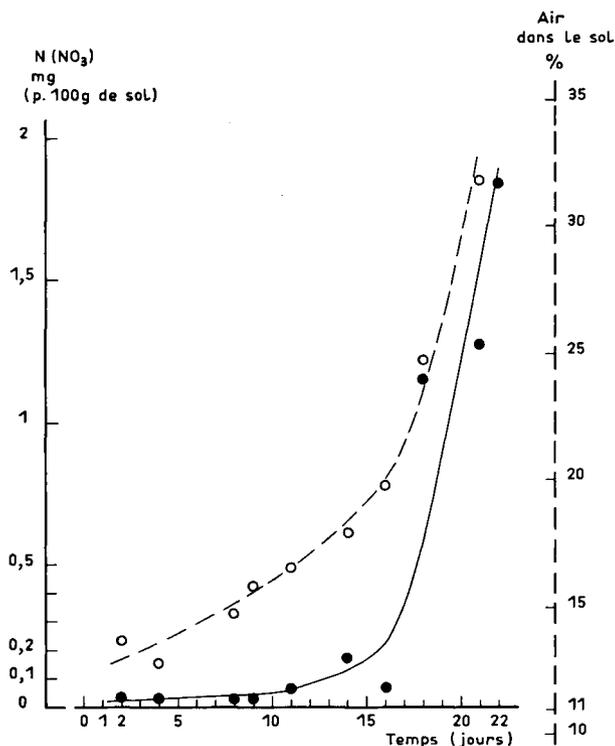


FIG. 3

Evolution comparée de la teneur en air du sol et de l'azote nitrique cumulé formé à partir du ressuyage (à 27 °C)

Compared evolution of soil air content and cumulated nitric nitrogen produced since water-table removal (at 27 °C)

On constate que :

— l'allure générale des deux courbes (NO_3^- et air en fonction du temps) est assez semblable ;

— une production de NO_3^- est décelée pour la première fois au 11^e jour. L'allure de la courbe NO_3^- cumulé en fonction du temps est alors linéaire pendant quelques jours, cette droite débutant pour une teneur en air de 16 p. 100. On suppose donc que la nitrification commence au voisinage de cette dernière valeur. Il s'agit bien sûr de nitrification nette, c'est-à-dire de NO_3^- formé moins NO_3^- réorganisé, et moins NO_3^- réduit, principalement NH_4^+ , N_2 , N_2O (ces deux dernières formes entraînent une dénitrification, c'est-à-dire une perte par volatilisation) ; il y a probablement formation d'azote nitrique pour des teneurs en air inférieures à 16 p. 100, mais il est alors rapidement transformé ;

— le taux de la nitrification nette reste à peu près le même pour des teneurs en air comprises entre 16 et 19 p. 100 : il est faible ;

— le taux de nitrification augmente considérablement à partir de 20 p. 100 d'air. L'optimum de teneur en air pour la nitrification débute probablement non loin de cette valeur.

En fait, le dessèchement n'étant sans doute pas entièrement uniforme sur toute la hauteur du sol (4 à 5 cm), les chiffres cités de la teneur en air, en particulier celui pour lequel débute la nitrification, sont peut-être un peu sous-estimés.

De plus, la liaison déduite de la figure 3 entre début de nitrification et un certain taux d'aération est en toute rigueur critiquable. En effet, les valeurs de la teneur en air du sol évoluent dans le temps dans cette expérience ; il y a ainsi probablement un certain décalage entre la teneur en air permettant le démarrage de la nitrification et celle qui correspond à la présence dans le sol des premières quantités décelables de nitrates. On peut cependant penser que ce décalage est faible, car NH_4^+ , substrat de la nitrification, est présent en assez grandes quantités dans le milieu, et d'autre part la méthode de dosage de NO_3^- est très sensible. Cette remarque confirme néanmoins que les valeurs de teneur en air citées ci-dessus ne sont qu'approximatives.

La signification du taux de teneur en air qui correspond au début de la nitrification peut également être discutée. Cette valeur peut correspondre :

- soit à un seuil d'aération nécessaire, dans tous les cas, aux bactéries nitrifiantes,
- soit à une levée d'inhibition de la nitrification ; celle-ci débiterait lors de la disparition de produits inhibiteurs formés et accumulés durant l'engorgement du sol.

A l'encontre de cette seconde hypothèse, on peut d'une part supposer que le ressuyage élimine au moins en grande partie les produits inhibiteurs solubles ; d'autre part, comme nous le précisons plus loin (3.4), le temps nécessaire à une reprise de la nitrification à la suite du ressuyage du sol engorgé est à peu près le même après différentes durées d'engorgement : cette reprise serait donc assez indépendante de la quantité de produits inhibiteurs éventuellement formés. On ne peut cependant retenir de façon définitive la 1^{re} hypothèse ; la valeur (approximative) de 16 p. 100 d'air ne constitue peut-être qu'un indice, qui serait différent pour d'autres sols.

La nitrification débute donc dans ce sol pour une teneur en air peu éloignée de 16 p. 100. On peut supposer dans ces conditions que c'est cette même teneur en air moyenne que contient, à proximité de la surface, ce même sol dans les vases de végétation lorsque la nappe est maintenue à — 6 cm, c'est-à-dire à la profondeur pour laquelle débute l'assimilation de l'azote par les plants d'Épicéa.

Nous avons donc mesuré dans ces vases la teneur en air moyenne de la couche — 1 à — 3 cm, que l'on peut sans doute comparer valablement à celle des 4 ou 5 cm de sol des récipients qui avaient été placés en incubation. Nous avons utilisé pour cela des vases dépourvus de plants, dans lesquels nous avons mesuré l'humidité de la couche — 1 à — 3 cm, ainsi que sa densité apparente (à l'aide de petits cylindres). Nous aboutissons ainsi à une porosité à l'air (teneur en air en p. cent du volume de sol) de 16 p. 100.

Notre hypothèse est donc confirmée : lorsque la nappe est proche de la surface, il n'y a pas d'azote assimilable (NO_3^-) disponible. De l'azote commence à être

assimilable par les jeunes plants d'Épicéa quand la nappe atteint une profondeur permettant le début de la nitrification en surface du sol. Il est probable que cet NO_3^- est alors rapidement réduit s'il migre plus profondément dans le sol ; mais l'une des adaptations des jeunes épicéas en sol engorgé consiste en la formation de racines prenant naissance peu en dessous du collet et dont la direction est subhorizontale (LEVY, 1981) : il est vraisemblable que ce sont elles qui absorbent alors préférentiellement NO_3^- . D'ailleurs, même si de l'azote nitrique était disponible dans le cas d'un engorgement superficiel, les plants éprouveraient sans doute de grandes difficultés pour l'absorber, puis assimiler N, dès que l'hypoxie priverait les cellules de l'énergie nécessaire à ces opérations (bien que NO_3^- puisse en partie compenser le déficit en oxygène).

— Cas d'une nappe plus profonde

On peut supposer que la quantité de NO_3^- produit n'est pas suffisante tant que la teneur en air d'une grande partie de l'horizon A_1 n'atteint pas 16 % ou même plus, c'est-à-dire tant que la nappe n'est pas suffisamment profonde. Mais on constate que l'assimilation de l'azote est encore inférieure à celle du témoin lorsque la nappe est située à — 12 cm ou même plus profondément. On peut supposer qu'une partie des nitrates subit alors une réduction avant d'avoir pu être absorbée par les racines, parce qu'elle atteint, en migrant, des zones à potentiel d'oxydo-réduction faible : soit les quelques centimètres de sol situés directement au-dessus de la nappe, soit même, plus superficiellement, des « sites » plus humides que la moyenne du sol situé au même niveau (ce dernier phénomène se produit même dans des sols bien aérés : DOMMARGUES et MANGENOT, 1970).

Le développement du système racinaire dans les zones les mieux aérées du sol a donc probablement une certaine importance. De fait, nous avons constaté une meilleure assimilation relative de l'azote lorsque la densité des racines était plus élevée, pour un même niveau de nappe : par exemple, sur la figure 1, 2^e date d'analyse de N par rapport à la 1^{re}.

3.4. - Influence de l'engorgement du sol sur la nutrition azotée de l'Épicéa au cours d'une saison de végétation en forêt

En forêt, sur les sols à forte hydromorphie temporaire de l'Est de la France, la nappe ne demeure que rarement à proximité de la surface du sol aussi longtemps, du moins sans interruption, que dans nos essais de serre (par exemple, pour l'expérience de la figure 1 a, plus de 80 jours consécutifs), et cela à une période d'activité racinaire. On pourrait donc penser que la carence azotée provoquée par l'engorgement y est moins importante.

Or, on constate qu'en serre la teneur foliaire en azote, pour les plants qui avaient subi un engorgement de printemps suivi d'un maintien du sol à la capacité au champ, est à l'automne voisine de celle des plants non engorgés (il y a donc eu « rattrapage » au cours de l'été) ; en forêt au contraire, une carence en azote apparaît à l'automne des années dont le printemps avait été humide (LEVY, 1978). Comment peut-on expliquer ce paradoxe ?

On pourrait penser que la nitrification *in situ* est toujours faible dans certaines des stations concernées, en raison du feutrage de champignons qui recouvre très souvent l'horizon A_1 sous peuplement forestier, ainsi que des lessivats de litière et éventuellement de mousses (DOMMERS & MANGENOT, 1970). L'azote ne pourrait être assimilé qu'en sol bien ressuyé, car seule la forme NH_4^+ serait disponible, ce qui expliquerait la carence azotée d'automne. Mais ce phénomène, s'il existe, n'est pas général, car nous avons constaté que la carence d'automne en azote apparaît dans des stations très variées, dont certaines sont dépourvues de feutrage et de litière, par exemple de jeunes plantations d'Épicéa en sol venant d'être labouré.

On pourrait également penser que les conditions climatiques régnant au cours de l'été sont souvent moins favorables à la minéralisation et l'absorption de l'azote en forêt qu'en serre. Mais nos observations semblent indiquer que la carence d'automne apparaît souvent indépendamment du climat estival. Ce phénomène n'est donc pas général, mais il se produit probablement parfois ; nous avons ainsi constaté une carence azotée d'automne faisant suite à une sécheresse estivale dans certains peuplements où les mauvaises propriétés physiques du sol limitaient sans doute l'enracinement ; cette carence ne faisait cependant pas suite à un important engorgement au cours du printemps de l'année considérée (LEVY, 1978).

Un examen plus attentif du phénomène de la nitrification nous permet d'entrevoir un certain nombre d'autres explications :

1) Tassement du sol

L'horizon A_1 est en général plus tassé sous peuplement que dans nos vases de végétation, en serre. Alors que sa densité apparente variait de 0,60 (absence de nappe) à 0,79 (nappe à — 6 cm) dans ce dernier cas, elle atteint des valeurs moyennes de 0,90 en forêt (il s'agit, rappelons-le, d'un humus limoneux, très fréquent dans les sols à hydromorphie temporaire). La nitrification est donc moins favorable en forêt, en sol engorgé ; ainsi le début de formation de NO_3^- exige sans doute une nappe plus profonde qu'en serre, bien que la température moins élevée en forêt constitue probablement un facteur favorable, du moins *indirectement* par l'intermédiaire du potentiel d'oxydo-réduction (car une température basse a un effet *direct* négatif sur la nitrification).

2) Durée nécessaire à la reprise de la nitrification

Nous avons étudié, par incubations, l'évolution de la teneur en NO_3^- dans l'horizon A_1 , à la suite d'un engorgement en surface et à — 4 cm pendant des durées variables (7, 25 et 52 jours), suivi d'un ressuyage et d'un maintien du sol à la capacité au champ, également pendant des durées variables, et cela dans chacun des cas. La figure 4 représente les résultats de cette expérience pour un engorgement de 52 jours ; ils sont dans l'ensemble semblables pour les deux autres durées.

Nous avons vu qu'à la fin d'un engorgement de surface, la nitrification (donc l'assimilation de l'azote par l'Épicéa) ne peut reprendre que lorsque le sol est suffisamment ressuyé (teneur en air voisine de 16 p. 100, pour l'horizon A_1 utilisé). Dans cette expérience, la nitrification ne reprend ainsi d'une façon sensible qu'entre 18 et 36 jours après le ressuyage ; d'après l'allure de la courbe, ce délai est probablement de l'ordre de 20 à 25 jours, et cela indépendamment de la durée de l'engorgement

(même s'il ne dure qu'un seul jour, nous l'avons constaté dans une autre expérience). Lorsque la nappe était située à -4 cm et non plus en surface, la nitrification reprend plus tôt, entre 0 et 18 jours après le ressuyage : le seuil d'aération est alors atteint plus rapidement.

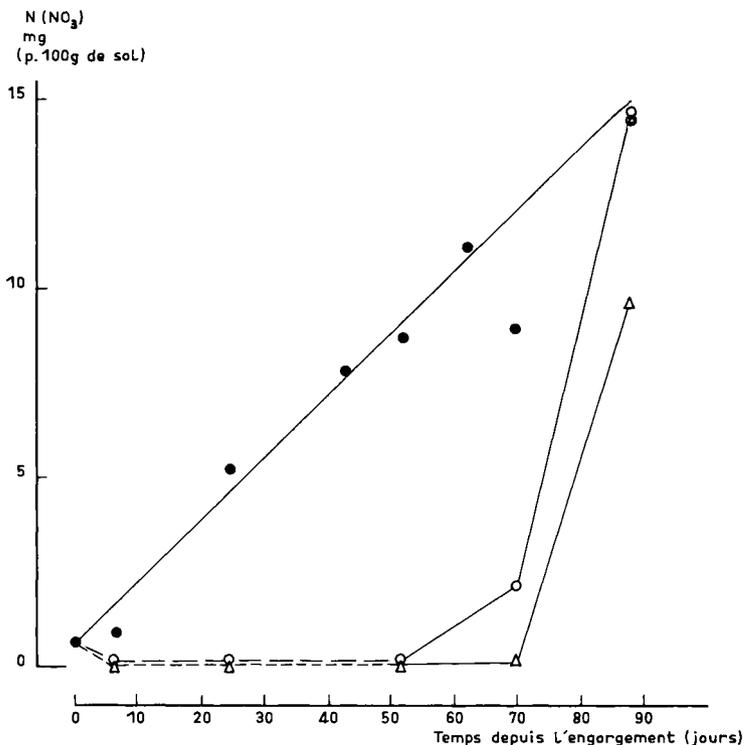


FIG. 4

Evolution de la teneur du sol en azote nitrique pour diverses conditions hydriques (à 27 °C)

Evolution of soil nitric nitrogen content for different soil water conditions (at 27 °C)

- Capacité au champ
Field capacity
- - - - - Nappe à -4 cm
Water-table at 4 cm deep
- Nappe en surface
Surface water logging

Ces « temps morts » (de durée sans doute variable en forêt) se produisent probablement à plusieurs reprises au cours de la même année dans certaines stations, selon la fluctuation des nappes.

3) Transformations d'azote

a) Lors de l'engorgement : on sait que l'engorgement d'un sol provoque une réduction presque totale de NO_3^- dans la zone ennoyée. La figure 4 montre qu'il en est pratiquement de même dans les quelques centimètres qui sont situés directement au-dessus de la nappe.

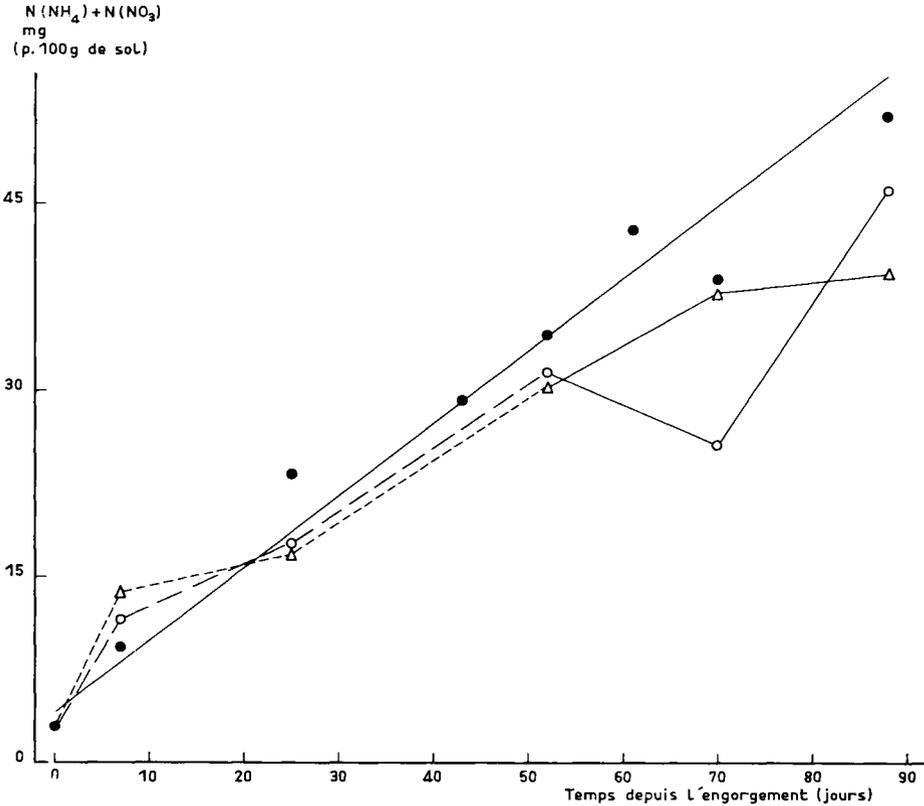


FIG. 5

Evolution de la teneur du sol en azote ammoniacal + nitrique pour diverses conditions hydriques (à 27 °C)

Evolution of soil $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ nitrogen for different soil water conditions (at 27 °C)

- Capacité au champ
Field capacity
- - - - - Nappe à — 4 cm
Water-table at 4 cm deep
- - - - - Nappe en surface
Surface water logging

b) *Ultérieurement* : l'azote nitrique que l'on mesure peut être en réalité la résultante de deux processus : nitrification moins réduction ou/et réorganisation. Aussi avons-nous tenté de voir si des pertes d'azote minéral se produisent à d'autres moments que lors de l'engorgement. Dans ce but, nous avons tracé, pour l'expérience correspondant à la figure 4, l'évolution de la teneur du sol en $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ (fig. 5). On peut constater que, pour le sol maintenu à la capacité au champ depuis l'origine, cette valeur augmente toujours à peu près uniformément avec le temps (aussi avons-nous tracé, pour ce régime hydrique, une droite moyenne). Il en est de même durant la période d'engorgement avec une nappe située en surface ou à -4 cm ; puis la pente de la droite diminue sensiblement pendant une certaine période. Ce dernier phénomène apparaît entre 0 et 18 jours après le ressuyage lorsque la nappe était située à -4 cm, entre 18 et 36 jours après le ressuyage quand elle était superficielle ; la comparaison avec la figure 4 montre que ce phénomène intervient, dans chacun des deux cas, durant la période de reprise de la nitrification. Il correspond à une perte d'azote minéral ; deux types de transformations sont ainsi susceptibles de se produire, simultanément ou non : dénitrification d'une partie au moins de NO_3^- qui vient de se former (l'azote correspondant est définitivement perdu) et réorganisation (cet azote n'est perdu que provisoirement pour la végétation).

Ces transformations et pertes d'azote à l'engorgement puis lors de la reprise de la nitrification interviennent sans doute à plusieurs reprises au cours d'une même année, en forêt, car la nappe fluctue sans arrêt. Ainsi BURSHEL *et al.* (1977) ont constaté, sous un peuplement de Pin fertilisé, une très forte perte d'azote de l'écosystème ; cette perte est apparemment provoquée surtout par dénitrification à la suite de l'alternance stagnation de l'eau - dessèchement en surface du sol.

4) *Pertes par lessivage* : la figure 4 montre que lorsque la nitrification peut reprendre après une longue période d'engorgement du sol, elle a une allure presque « explosive » : sa vitesse est très élevée (car sa matière première NH_4^+ est abondante) ; il est plausible que des pertes d'azote puissent alors se produire par lessivage des nitrates, au moins si des pluies importantes interviennent. D'ailleurs, les fluctuations de la nappe provoquent sans doute aussi parfois le lessivage d'une partie de l'azote ammoniacal, lorsqu'il s'est accumulé en quantité telle qu'il ne peut être entièrement retenu par le complexe absorbant du sol.

IV. - Conclusion

Des études expérimentales menées les unes en vases de végétation sur substrat dépourvu de matière organique, les autres en incubation sur horizon A_1 limoneux, nous ont permis de proposer une explication à la soudaine et totale carence azotée affectant de jeunes plants d'Epicéa en présence d'une nappe affleurant à proximité de la surface du sol.

Il est ainsi apparu que l'azote ammoniacal n'était jamais assimilé en présence d'une nappe affleurant entre la surface et au moins -17 cm, alors que les conditions nécessaires à l'assimilation de l'azote nitrique étaient beaucoup moins sévères. La nutrition de l'Epicéa dans ce cas ne peut donc s'effectuer qu'à partir de NO_3^- , mais

encore faut-il que celui-ci soit disponible. Or, la nitrification ne peut se produire que si le sol n'est pas trop humide : elle débute lorsque le sol utilisé contient environ 16 % d'air en volume. Cela explique que dans nos conditions expérimentales, les plants d'Épicéa n'assimilent l'azote provenant d'une minéralisation de la matière organique que lorsque la nappe est située à environ — 6 cm (profondeur pour laquelle le sol contient 16 p. 100 d'air près de sa surface) ou en dessous.

D'autre part, de faibles quantités d'azote nitrique épandues sur le sol (ainsi d'ailleurs que le peu de NO_3^- qui pouvait préexister) sont totalement réduits, donc non disponibles pour les plants, lorsque la nappe est relativement superficielle.

Les phénomènes de nitrification et réduction de NO_3^- expliquent bien l'allure des courbes représentant la teneur en azote des aiguilles en fonction de la profondeur de la nappe.

Nous avons d'autre part tenté de trouver une explication au fait qu'en forêt, contrairement à ce que l'on constate en serre, on décèle encore à l'automne des années dont le printemps avait été humide une carence en azote dans les feuilles d'Épicéa sur sols à forte hydromorphie temporaire.

Il apparaît qu'au cours de ces années-là, la période cumulée pendant laquelle il n'y a pas d'azote assimilable disponible est certainement longue, surtout si l'engorgement remonte parfois jusqu'en surface, en raison des conditions hydriques nécessaires à la reprise de la nitrification et de celles indispensables à l'assimilabilité de l'azote ammoniacal.

De plus, certaines des fluctuations continues de la nappe entraînent des pertes répétées d'azote assimilable lors des engorgements (s'il existe alors de l'azote nitrique) puis au moment de la reprise de la nitrification consécutive au ressuyage.

Enfin, il y a probablement un lessivage assez important d'azote minéral, soit (un peu) sous forme ammoniacale par entraînement par la nappe de NH_4^+ qui s'est accumulé pendant l'engorgement, soit surtout sous forme nitrique après la nitrification intense qui fait suite à une longue période d'engorgement.

Reçu pour publication en janvier 1980.

Summary

Nitrogen nutrition of Norway Spruce in water-logged soil : experimental study

In experimental conditions, young plants began assimilating nitrogen only when water-table was about at a minimum depth of 6 cm. For deeper water levels, the deeper was the water-table, the better was nitrogen foliar content.

Nitrogen nutrition of Spruce in water-logged soil depends on the presence of nitric nitrogen. Indeed, on one hand, nitrogen brought in NH_4^+ form was not assimilated at all even when the water-table was deep, contrary to NO_3^- form. NH_4^+ is only absorbed when there is no water-table. On the other hand, the minimum air content which enabled nitrification was obtained, near soil surface, when the water-table was 6 cm deep : nitrogen assimilation by the plants began for this same level.

Incubation experiments showed that, in forest, several phenomena can prolong the period of Spruce nitrogen deficiency. Thus, every time the water-table is near soil surface, nitrification only begins again a long time after water-table removal; moreover, a loss of mineral nitrogen takes place then; if soil was water-logged for a long time, a great quantity of NO_3^- is produced during a short period of time: losses of nitrates by leaching may therefore occur.

Références bibliographiques

- BURSCHEL P., EDER R., KANTARCI D., REHFUESS K.E., 1977. Effects of different soil cultivation practices on the growth, phytomass accumulation and nutrient balance in young pine forest ecosystems (*Pinus sylv. L.*). *Forstw. Zentral.*, **96** (6), 321-338.
- DOMMERMES Y., MANGENOT F., 1970. *Ecologie microbienne du sol*. Masson et C^{ie}, éditeurs, Paris, 796 p.
- HELLER R., 1969. *Biologie végétale. II. Nutrition et métabolisme*. Masson et C^{ie}, éditeurs, Paris, 578 p.
- LEVY G., 1971. Influence de l'engorgement de printemps et de la sécheresse d'été sur le comportement de jeunes plants d'Epicéa. *Ann. Sci. for.*, **28** (4), 403-423.
- LEVY G., 1978. Nutrition et production de l'Epicéa commun adulte sur sols hydromorphes en Lorraine: liaisons avec les caractéristiques stationnelles. *Ann. Sci. for.*, **35** (1), 33-53.
- LEVY G., 1981. Comportement de jeunes plants d'Epicéa commun en sol à engorgement temporaire de surface: influence de divers facteurs du milieu. *Ann. Sci. for.*, **38** (1).
- PILOT L., PATRICK W.H., 1972. Nitrate reduction in soils: effect of soil moisture tension. *Soil Sci.*, **114** (4), 312-316.