



HAL
open science

Contribution à l'étude de la variabilité spatiale des composantes du bilan de carbone d'un sol de forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française)

Laëtitia Bréchet

► **To cite this version:**

Laëtitia Bréchet. Contribution à l'étude de la variabilité spatiale des composantes du bilan de carbone d'un sol de forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). Sylviculture, foresterie. Université Henri Poincaré - Nancy 1, 2009. Français. NNT : 2009NAN10105 . tel-01748333

HAL Id: tel-01748333

<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01748333>

Submitted on 29 Mar 2018

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.



AVERTISSEMENT

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

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

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

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

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

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

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

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

Université Henri Poincaré de NANCY

U.F.R. S.T.B.

Thèse

Pour l'obtention du diplôme de Doctorat de l'Université Henri Poincaré

Spécialité : Sciences Forestières

Présentée et soutenue publiquement par

Laëtitia BRECHET

Le 19/10/2009

Contribution à l'étude de la variabilité spatiale des composantes
du bilan de carbone d'un sol de forêt tropicale humide
(Paracou, Guyane française).

JURY

Ivan JANSSENS	Professeur, Université d'Anvers, Anvers	Rapporteur
Eric DUFRENE	DR, CNRS, Orsay	Rapporteur
Meriem FOURNIER	DR, AgroParisTech, Nancy	Examineur
Masako DANNOURA	Assistant Professor, Université de Kyoto, Kyoto	Examineur
Daniel EPRON	Professeur, Université Henri Poincaré, Nancy, Directeur de thèse	Examineur
Valérie LE DANTEC	Maître de conférences, Université Paul Sabatier, Toulouse, Co-encadrant	Examineur
Stéphane PONTON	CR, INRA, Nancy, Co-encadrant	Examineur

Remerciements

Une thèse, c'est avant tout une passion pour un sujet, un milieu. Celle-ci a confirmé mon engouement pour le milieu tropical car ces quatre années, réparties en 2 années de Master et 2 années de Thèse, dédiées à acquérir les pratiques de la recherche, se sont déroulées dans les meilleures conditions. Pour m'avoir donné la possibilité de me réaliser dans ce domaine et pour m'avoir fait pleinement confiance, je remercie mes encadrants Daniel Epron, Valérie Le Dantec et Stéphane Ponton. Malgré la distance de 7000 kilomètres, tous les échanges ont été simples et efficaces. Quant à ceux qui ont pu s'établir de vive voix, en Guyane, à Toulouse ou à Nancy, leur richesse m'a été précieuse pour accomplir ce travail multidisciplinaire (expérimentation *in situ* et utilisation de modèles). Valérie et Stéphane, merci pour votre patience et votre perfectionnisme dans le travail. Je retiendrai aussi certaines sorties sur le terrain particulièrement atypiques (*i.e.* le Molokoï, la Passoura ou la Malmanoury) qui m'ont permis de constater que l'endurance intellectuelle n'est pas votre seule compétence !

Une thèse en Guyane, et celle-ci en particulier, signifie beaucoup de travail sur le terrain qui n'aurait pas pu se faire sans l'enthousiasme et la complicité partagés de Jean-Yves Goret, Audin Patient, Benoît Burban, Isabelle Godard et Jocelyn Cazal. Chaque opportunité d'aller sur Paracou avec l'un d'entre vous a été l'occasion de découvrir un peu plus la faune et la flore du milieu. Une chose est sûre, mes journées passées à creuser, tamiser, trier, mesurer ou dessiner des racines en forêt sont définitivement inoubliables ! Je souhaite également remercier Jaqueline Marchand que j'ai eu le plaisir de retrouver durant ma dernière année de thèse, pour son travail réalisé au laboratoire de l'INRA de Champenoux.

De ces deux années, je n'oublierai pas le dynamisme des chercheurs qui m'a formidablement aidée à progresser dans mes réflexions et à développer mon sens critique pendant le « journal club » ou les exposés, souvent accompagnés de débats « piquants ». Pour cela, je remercie Damien Bonal qui a toujours fait preuve de disponibilité et patience face à mes questions, mais aussi Ivan et Caroline Scotti-Saintagne, Heidy Schimann, Christopher Baraloto, Bruno Hérault, Lilian Blanc et tous les chercheurs du laboratoire guyanais, ainsi que Bruno Ferry et Vincent Freycon, en métropole. Pour leur hospitalité sans limite je tiens également à remercier Vincent et Anne-Marie Domenach.

Une thèse, c'est aussi l'occasion de développer son sens de la communication et collaboration avec la communauté diversifiée des chercheurs. Après mes années de Master (Maîtrise et DEA), l'idée de continuer mes études en Guyane était tout autant motivée par l'envie de mieux comprendre la forêt,

que par celle de travailler avec l'équipe locale. Sur le campus, tout visiteur retiendra l'équanimité de la bonne humeur de Louise Boloré, Noëlle Morieux, Josie Santini, Carole Legrand, Amilceda Milorme, Gaëlle Fournet, Marie-Pierre Quessette... Dans cet environnement convivial, être étudiant ou thésard est un privilège car le moindre souci de logistique est vite écarté.

Ces années de thèse n'auraient pas été les mêmes sans le soutien de Marion, Nolwenn, Clément, Fabien, Ervan, Sandra, Lucile en Guyane, et Anne-Sophie, Daniel, Rémy, Cyril, Marianne, Sandrine, Pascale, Philippe à Nancy.

Enfin, la période de thèse est une extraordinaire expérience qu'il aurait été sûrement difficile à vivre sans le soutien de mes parents et de mon frère qui ont toujours su m'encourager et me soutenir. La Guyane est, j'en suis convaincue, un milieu bien plus magique et fascinant pour un thésard en biologie forestière que pour un militaire en service !

Durant ces années tropicales, la seule chose à laquelle je n'aurai finalement pas échappé est la «guyanite» qui, lorsqu'elle est aigüe, est difficile à guérir !

A Dany, Myriam et Ludo

Résumé

L'objectif principal de ce travail fut d'analyser la variabilité spatiale de plusieurs composantes du bilan de C du sol en forêt tropicale humide. L'étude menée en Guyane française a été essentiellement réalisée dans la forêt naturelle du site-atelier Guyaflux et dans une plantation d'essences locales à proximité.

Deux approches ont permis de répondre à cet objectif. La première visait à évaluer les effets des facteurs environnementaux (*i.e.* type de sol, humidité du sol ou structure forestière) sur la variabilité spatiale et interspécifique de plusieurs composantes. Parmi ces composantes les estimations de biomasse racinaire, production des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) et respiration du sol (Rsol) ont mis en évidence une forte variabilité spatiale intra-parcelle. Au sein d'une même parcelle, une relation empirique significative a été observée entre les données de surface terrière du peuplement et les mesures de Rsol. Conjointement, une étude comparative de la phénologie de croissance et de la décomposition des racines fines a permis d'évaluer les variations entre cinq et huit espèces ligneuses, respectivement.

La deuxième approche consistait à hiérarchiser les facteurs responsables de la variabilité spatiale de Rsol : une composante intégrative des processus impliqués dans le fonctionnement du sol. Rsol se décompose en une composante hétérotrophe (Rh) et autotrophe (Ra). Dans ce cadre deux modèles semi-mécanistes ont été paramétrés et testés grâce aux mesures de Rsol réalisées en continu sur le même site. Le modèle de bilan de C du sol CENTURY a simulé Rh, la respiration des micro-organismes décomposeurs de la matière organique. Le module McCree a simulé Ra, la respiration des racines vivantes et a été associé à CENTURY pour simuler Rsol totale. Une analyse de sensibilité réalisée sur ces prédictions de flux a montré que la qualité chimique (*e.g.* teneur en lignine) des litières ainsi que l'humidité du sol affectent la variabilité spatiale des flux de CO₂ provenant du sol. L'utilisation de modèles mécanistes est ressortie très prometteuse dans ce travail de thèse, elle complète efficacement les analyses des expérimentations *in situ* en ajoutant une dimension particulière à chaque facteur d'influence des processus biologiques extrêmement complexes en forêt tropicale.

Mots clés : bilan de C, dynamique des racines fines, respiration du sol, modèle semi-mécaniste, variabilité interspécifique, variabilité spatiale, forêt tropicale humide.

Abstract

The aim of this study was to define the spatial variability of the C balance components of the soil in a tropical rain forest. This work was conducted in French Guiana in the Guyaflux experimental forest and in a close plantation of monospecific plots.

Two approaches were used in this investigation. The first one aimed to analyze the effects of the environmental factors (*i.e.* soil texture, soil moisture or forest structure) on the spatial and interspecific variability in several components *in situ*. Among these components, the root biomass, the fine roots ($\varnothing < 2$ mm) production and the soil respiration (Rsol) measurements underlined a large spatial variability within plot. At this scale, there was a significant empirical relationship between the tree basal area and soil respiration. Interspecific variations *in fine* root elongation and decomposition rate have been jointly estimated for five and eight tropical tree species, respectively.

The second approach classified the factors according to the magnitude of their effects on spatial variability of Rsol. Rsol is derived from both heterotrophic respiration by microorganisms (Rh) that decompose ground surface organic matter and autotrophic respiration by roots (Ra). Datasets from two years experiments of Rsol were used to evaluate the performance of semi-mechanistic model on the Guyaflux site. A soil organic matter model, CENTURY, simulating Rh component was coupled with the McCree model, which simulates the Ra of Rsol. The results of a parametric sensitivity analysis on the different predictions proved that the litter quality (*e.g.* lignin content) and the soil moisture were the two main factors responsible for the spatial variation of the CO₂ flux on the soil. In this study, we showed that the use of simulation models linked to experimental field results is a promising approach to understand the impact of the biotic and abiotic factors on the processes deeply complex in tropical forest.

Keywords: C balance, fine root dynamic, soil respiration, semi-mechanistic model, interspecific variability, spatial variability, tropical rain forest.

Table des matières

Chapitre I	13
Chapitre I : Problématique.....	14
1.1. Introduction	14
1.2. Contexte d'étude	18
Présentation du site expérimental	18
1.2.1. Historique du site.....	18
1.2.2. Le climat guyanais.....	21
1.2.3. Contexte édaphique	23
1.2.3.1. Situations géographiques et géomorphologiques générales	23
1.2.3.2. Principales caractéristiques des sols.....	24
1.2.3.3. Caractéristiques propres aux deux sites expérimentaux.....	28
1.2.3.4. Synthèse.....	33
1.2.4. Caractéristique forestière	35
Chapitre II	39
Chapitre II : Variabilité spatiale de plusieurs composantes du bilan de carbone du sol.....	40
2.1. Introduction	40
2.2. Variabilité spatiale de la biomasse racinaire : influence sur la respiration du sol.....	40
2.2.1. Introduction	40
2.2.2. Matériels et méthodes	42
2.2.2.1. Mesures de la respiration du sol	42
2.2.2.2. Estimation de la biomasse racinaire et de sa composition chimique.....	42
2.2.2.3. Calcul des variables sol	44
2.2.2.4. Analyses statistiques.....	45
2.2.3. Résultats	45
2.2.3.1. La respiration du sol (Rsol)	45
2.2.3.2. Les caractéristiques de sol	46
2.2.3.3. La biomasse racinaire	46
2.2.3.4. La composition biochimique des racines fines	48
2.2.3.5. La biomasse microbienne	49
2.2.3.6. Relation Rsol / végétation.....	50
2.2.4. Discussion	52
2.2.4.1. Relation sol / biomasse microbienne	52
2.2.4.2. Variabilité spatiale de la biomasse racinaire	53

2.2.4.3. Variabilité spatiale des litières de feuilles	55
2.2.4.4. Relation qualité chimique des racines fines / qualité chimique du sol	55
2.2.4.5. Relation Rsol / végétation	56
2.3. Variabilité spatiale de la production des racines fines	57
2.3.1. Introduction	57
2.3.2. Matériels et méthodes	58
2.3.2.1. Estimation de la production de racines fines et de leur composition chimique ...	58
2.3.2.2. Calcul du coût de construction des racines fines	60
2.3.2.3. Calcul du turnover des racines fines.....	61
2.3.2.4. Analyses statistiques.....	61
2.3.3. Résultats	61
2.3.3.1. La production des racines fines	61
2.3.3.2. Le coût de construction des racines fines	64
2.3.3.3. Le turnover des racines fines.....	65
2.3.4. Discussion	65
2.4. Variabilité spatiale de la respiration du sol	71
2.4.1. Introduction	71
2.4.2. Matériels et méthodes	73
2.4.2.1. Dispositif expérimental et mesures.....	73
2.4.2.2. Mesures de la respiration du sol	74
2.4.2.3. Principes d'analyse	75
2.4.3. Résultats	79
2.4.3.1. Variabilité spatiale de Rsol à l'échelle du plateau.....	79
2.4.3.2. Variabilité spatiale de Rsol à l'échelle de l'embase.....	80
2.4.4. Discussion	84
Chapitre III	89
Chapitre III : Variabilité interspécifique.....	90
3.1. Introduction	90
3.2. Etude de la décomposition de racines fines de huit espèces ligneuses.....	90
3.2.1. Introduction.....	90
3.2.2. Matériels et méthodes	92
3.2.2.1. Choix des espèces et échantillonnage.....	92
3.2.2.2. Confection des sachets de décomposition et installation in situ	93
3.2.2.3. Protocole de mesures et analyses biochimiques	95
3.2.2.4. Calcul des variables de décomposition.....	96

3.2.2.5. Mesures d'humidité du sol	97
3.2.2.6. Analyses statistiques.....	98
3.2.3. Résultats	98
3.2.3.1. Composition chimique initiale des racines fines de huit espèces ligneuses	98
3.2.3.2. Les variations saisonnières de l'humidité du sol	100
3.2.3.3. Effet de l'espèce sur la décomposition des racines fines	102
3.2.3.4. Effet de la parcelle sur la décomposition des racines fines.....	104
3.2.3.5. Les variations saisonnières et la décomposition des racines fines.....	107
3.2.4. Discussion	110
3.2.4.1. Des limites dans les mesures	110
3.2.4.2. Les variables associées à la composition chimique	110
3.2.4.3. Les variables climatiques et environnementales.....	114
3.2.5. Conclusion.....	115
3.3. Etude de la phénologie de l'élongation des racines fines de cinq espèces ligneuses	117
3.3.1. Introduction	117
3.3.2. Matériels et méthodes	118
3.3.2.1. Installation des rhizotrons	118
3.3.2.2. Principes de mesure.....	120
3.3.2.3. Mesures d'humidité du sol	120
3.3.2.4. Analyses statistiques.....	121
3.3.3. Résultats	121
3.3.4. Discussion	124
3.3.5. Conclusion.....	128
3.4. Etude de la colonisation de quatre types de litière par les racines fines	129
3.4.1. Introduction	129
3.4.2. Matériels et méthodes	130
3.4.2.1. Choix des litières	130
3.4.2.2. Confection des filets de recolonisation et disposition sur le site	131
3.4.2.3. Protocole de récolte, tri et analyses chimiques.....	132
3.4.2.4. Analyses statistiques.....	133
3.4.3. Résultats	134
3.4.3.1. Les variations saisonnières de l'humidité du sol	134
3.4.3.2. Composition chimique des litières de feuilles	134
3.4.3.3. La décomposition des litières de feuilles.....	135
3.4.3.4. La colonisation des racines dans les litières de feuilles.....	137

3.4.4. Discussion	139
3.4.4.1. La décomposition des litières de feuilles.....	139
3.4.4.2. La colonisation des racines dans les litières	140
Chapitre IV	145
Chapitre IV : Etude de sensibilité de la respiration hétérotrophe et autotrophe d'un sol forestier tropical	146
4.1. Introduction	146
4.2. Matériels et Méthodes	149
4.2.1. Les données disponibles	149
4.2.1.1. Forçage météorologique	150
4.2.1.2. Caractéristiques du sol et végétation	150
4.2.1.3. Flux de CO ₂	152
4.2.1.4. Décomposition de la litière.....	154
4.2.2. Le modèle « couplé ».....	154
4.2.2.1. Choix des modules	154
4.2.2.2. Paramétrisation	160
4.2.3. Protocole de simulation.....	169
4.2.3.1. Validation du module Rh	169
4.2.3.2. Validation du modèle couplé.....	170
4.2.3.3. Etude de sensibilité.....	171
4.3. Résultats	176
4.3.1. Validation du modèle couplé.....	176
4.3.1.1. Validation du modèle Rh	176
4.3.1.2. Décomposition des racines fines : études comparées	178
4.3.1.3. Simulation de Rh.....	180
4.3.1.4. Validation du modèle Ra / Rh	180
4.3.2. Sensibilité « théorique » sur Rh.....	184
4.3.3. Sensibilité « réaliste » sur Rh.....	189
4.3.4. Sensibilité « réaliste » sur le modèle couplé Ra / Rh.....	198
4.4. Discussion	201
4.4.1. La variabilité saisonnière	201
4.4.2. La variabilité spatiale	203
Chapitre V	207
Chapitre V : Conclusion générale	208
Références	213

Annexe A – Profils de sol	233
Le dispositif expérimental de Guyaflux	233
La plantation « d’Essences locales »	234
Annexe B – Comparaison de 14 modèles sol.....	237
Annexe C – Description du modèle hétérotrophe.....	241
Annexe D – Répartition des biomasses de C organique du sol dans les différents compartiments ...	244
Annexe E – Mise à l’« équilibre » du C organique dans les différents compartiments du sol	247
Annexe F – Effet de l’humidité du sol sur Rh.....	251
Annexe G – Estimation des variations journalières de la croissance des racines fines.....	256
Annexe H – Etude comparée de la décomposition des litières de racines.....	259
Annexe I – Estimation de la mortalité racinaire sur Rh	263
Références	266
Publication	269

Chapitre I

Chapitre I : Problématique

1.1. Introduction

Depuis des centaines de millions d'années, la dynamique des écosystèmes terrestres est fonction des interactions de plusieurs cycles biogéochimiques, en particulier les cycles des éléments nutritifs, le cycle de l'eau et le cycle du carbone (C). La circulation du C entre les écosystèmes et l'atmosphère est maintenue grâce aux processus que sont la photosynthèse et la respiration des plantes ainsi que la décomposition et la combustion de la matière organique. Malgré de grandes incertitudes liées aux difficultés de mesure de la répartition globale du C, la quantité de C contenue dans la biosphère terrestre serait presque trois fois plus importante que celle estimée dans l'atmosphère (FAO 1999). Parmi les divers milieux qui caractérisent cette biosphère, les écosystèmes forestiers dont la surface de recouvrement est de plus de 3.4×10^9 hectares, soit 26.6% des terres émergées (\approx la surface du continent américain), sont les plus grands réservoirs de C (FAO 1995). Le C contenu dans la végétation et les sols forestiers s'élève à 1146×10^9 tonnes et se répartit dans les forêts des hautes, moyennes et faibles latitudes à la hauteur de 49%, 14% et 37% respectivement (Dixon *et al.* 1994). Les deux tiers du C de cette quantité (*e.g.* 1146×10^9 tonnes) se trouvent dans les sols et les dépôts carbonés associés. Par ailleurs, les forêts tropicales qui couvrent environ 42% des superficies boisées mondiales, ont une quantité de C assez équitablement répartie entre la végétation et le sol (*e.g.* 130 t / ha et 120 t / ha, respectivement, en Amérique tropicale ; Dixon *et al.* 1994).

Les forêts tropicales arborent une diversité exceptionnelle d'espèces végétales où un seul hectare de forêt peut abriter plus de 280 espèces d'arbres ayant un diamètre supérieur à 10 cm (d.b.h. ; Wright 2002). Elles sont également décrites comme étant les sites les plus productifs (Laudelot & Meyer 1954 ; Nye 1961 ; Zonn & Li 1962) dans lesquels le taux de la production primaire et la somme des nutriments recyclés excèdent incontestablement ceux des forêts tempérées (Vitousek 1986). Les sols tropicaux et les sols ferrallitiques en particulier (*e.g.* sol fortement désaturés), ont la spécificité d'être profonds et extrêmement pauvres en nutriments (Jordan 1985 ; Richards 1996). Ce contraste observé entre l'exubérante végétation de ces milieux et la pauvreté chimique des sols caractéristiques de nombreux milieux forestiers humides (Toutains 1984) constitue le plus grand paradoxe des forêts tropicales humides. Dans un tel système, une grande partie du stock du C et des nutriments est, par conséquent, contenue dans la biomasse et la mince couche d'humus du sol. Cette dernière qui constitue l'unique zone fertile des sols, est alimentée par la conversion et le renouvellement des

nutriments des biomasses animale et végétale. Elles apportent une litière abondante qui maintient une humidité propice à la décomposition. Les nutriments et le C issus de cette décomposition sont efficacement recyclés grâce aux micro-organismes décomposeurs ainsi qu'aux activités de croissance, mortalité et régénération des végétaux, particulièrement intenses dans ces écosystèmes (Vitousek 1984). Suivant ce fonctionnement, une part importante de la matière organique du sol et de la biomasse carbonée est concentrée dans les premiers centimètres de sol et diminue rapidement avec la profondeur (Lugo *et al.* 1986, 1995 ; Odum & Pigeon 1970 ; Silver *et al.* 1994 ; Weaver & Murphy 1990 ; Wang *et al.* 2002). L'essentiel de cette biomasse carbonée est étroitement dépendant de la masse racinaire qui constitue pourtant la composante la moins bien comprise des écosystèmes terrestres (Trumbore *et al.* 2006b). En moyenne dans les sols forestiers tropicaux, la quantité totale des racines est de l'ordre de 70%, et celle des racines fines de 60% dans la couche 0-30 cm (Jackson *et al.* 1996 ; 1997). Le rôle important des racines dans le cycle du C est en partie dû aux racines fines dont la dynamique, *e.g.* absorption de l'eau et des éléments minéraux, croissance et turnover, est très intense. Elles seules contribuent à plus de 50% de la quantité totale du C contenu dans les dix premiers centimètres des sols des forêts de l'Est de l'Amazonie (Silver *et al.* 2000 ; Telles *et al.* 2003).

Par ailleurs, les activités anthropiques, dont les plus importantes sont la combustion des énergies fossiles et les changements d'utilisation des sols, sont à l'origine d'un réchauffement climatique sans précédent sur l'échelle de temps géologique. Ce phénomène est la conséquence manifeste de l'augmentation de la quantité de gaz à effet de serre dans l'atmosphère. Le CO₂ atmosphérique, le plus important de ces gaz d'origine anthropique, a vu ses émissions annuelles augmenter d'environ 80% entre 1970 et 2004 (Rapport de Synthèse GIEC 2007). Au cours des années 80, les émissions nettes de C libérées dans l'atmosphère par la suite de changements d'occupation des terres, étaient de l'ordre de 2 à 2.4 × 10⁹ tonnes par an, ce qui a représenté entre 23% et 27% des émissions anthropiques totales de la même période (Houghton 1999 ; Fearnside 2000). Les forêts tropicales comptent parmi les milieux les plus endommagés par le phénomène de déforestation dont le taux de déboisement a été estimé à 15.5 × 10⁹ hectares par an durant la période 1980-1995 (FAO 1999). Dans le même temps, ces régions connaissent à chaque décennie une augmentation de la température de surface de 0.26 ± 0.05°C et corrélativement, une diminution significative des précipitations dans certaines régions (Malhi & Wright 2005). De telles modifications (*e.g.* augmentation du CO₂ atmosphérique, déforestation et reconversion des milieux) ont un impact certain sur le bilan de C de ces écosystèmes (Raich 1983 ; Lal 2005 ; Jandl *et al.* 2007). Alors que le statut de puits ou de source pour le C des forêts tropicales est actuellement très controversé (Phillips *et al.* 1998 ; Malhi *et al.* 2000 ; Laurance *et al.* 2009), la diversité spécifique de ces forêt se trouve également fortement menacée par les changements d'utilisation des terres (Reiners *et al.* 1994 ; Fujisaka *et al.* 1998 ;

Murdiyarso *et al.* 2002) et climatique (FAO 1999). Etudier la circulation du carbone entre les différents compartiments (*e.g.* sol, atmosphère et biosphère) devient primordial et implique une meilleure compréhension de la variation des composantes du bilan de C au niveau du sol.

Les quantités de C dans le sol proviennent d'une part de la matière organique morte, d'autre part de la masse des racines vivantes. De ces deux entités dépendent la respiration des micro-organismes décomposeurs, qualifiée de respiration hétérotrophe (Rh), et la respiration des racines vivantes et de la rhizosphère associée, qualifiée de respiration autotrophe (Ra). Les litières aériennes et souterraines conditionnées par la production, le turnover et la décomposition des feuilles et des racines alimentent la matière organique du sol, et constituent des apports de C. Ces derniers sont contrebalancés par des pertes de C *via* la respiration totale du sol ($R_{sol} = R_h + R_a$) ou le phénomène de lessivage. C'est de ces gains et pertes que résulte le bilan de C du sol. La diversité de traits des biomasses aériennes et souterraines des espèces ligneuses (*e.g.* phénologie, croissance, mortalité, compositions physicochimiques des litières) ainsi que l'hétérogénéité spatiale de la structure forestière due à la dynamique de l'écosystème (*e.g.* chablis), modifient les teneurs en C et donc le bilan de C du sol. La variabilité spatiale de certaines de ces différentes composantes du bilan de C a déjà été observée en forêt (*i.e.* variabilité spatiale de R_{sol} , Epron *et al.* 2006 ; Kosugi *et al.* 2007 ; Metcalfe *et al.* 2007 Martin *et al.* 2009), néanmoins le déterminisme de celle-ci reste fort peu compris.

L'objectif de la présente thèse fut de s'intéresser à la variabilité spatiale de plusieurs stocks ou de flux du bilan de C du sol en forêt tropicale humide. Deux approches ont structuré ce travail :

- L'une portant sur l'analyse *in situ* des facteurs responsables de la variabilité des composantes et s'articulant autour de deux axes : le type de sol et l'espèce. Le premier axe a concerné l'étude de facteurs déterminant la variabilité spatiale de la biomasse racinaire, la production des racines fines et la respiration du sol. Quant au deuxième, il a porté sur l'estimation de la variabilité interspécifique de la production, croissance en longueur et décomposition des racines fines dans le sol.
- L'autre consistant en l'utilisation de modèles semi-mécanistes testés sur le site. Ces outils ont permis, à partir d'une étude de sensibilité, de hiérarchiser les facteurs influençant une des composantes du bilan de C du sol : R_{sol} . Cette composante intégrative des processus impliqués dans le fonctionnement du sol est la somme de Rh et Ra. Le modèle générique CENTURY a simulé Rh tandis que le modèle couplé (CENTURY + McCree) a simulé R_{sol} .

Les quatre premiers chapitres qui structurent le présent mémoire reprennent ces deux approches. Le

chapitre I est consacré à la présentation du dispositif expérimental d'étude en forêt naturelle et en plantation. Le chapitre II présente trois études réalisées *in situ*, dont les principaux objectifs ont consisté à évaluer les effets du type de sol sur la variabilité spatiale de la biomasse racinaire et de la production des racines fines, ainsi que l'influence de la structure forestière sur Rsol. Le chapitre III qui présente également trois études réalisées *in situ*, porte sur les variations interspécifiques de la décomposition, de la phénologie de croissance en longueur et de la colonisation dans les litières foliaires des racines fines. Quant au chapitre IV, il traite de la hiérarchisation des facteurs biotiques et abiotiques responsables de la variabilité spatiale de Rsol. Ce chapitre permet de mieux comprendre, à partir de modèles semi-mécanistes, les processus qui sont à l'origine des flux de CO₂ au niveau du sol et le rôle des facteurs d'influence. Enfin, le chapitre V reprend les principaux résultats des quatre chapitres précédents et ouvre la discussion sur des perspectives d'études.

1.2. Contexte d'étude

Présentation du site expérimental

L'intégralité des données obtenues au cours du travail de thèse ainsi que toutes les données complémentaires utilisées proviennent du dispositif de recherche sylvicole de Paracou et de la plantation associée. Le site expérimental de Paracou a été installé par le CTFT¹, actuellement connu sous la dénomination CIRAD²-Forêt, il y a un peu plus de vingt ans, à environ 50 kilomètres de Kourou (5°18' N, 52°53' O) et à proximité de la commune de Sinnamary, en Guyane française. Située à environ 8 kilomètres de ce premier site, une plantation comparative d'essences forestières a également été créée par le CIRAD-Forêt entre mai 1983 et avril 1987. Ce n'est qu'en 2002 que le site Guyaflux a été implanté sur le dispositif de Paracou, dans une partie préservée de tout traitement sylvicole.

Ce chapitre regroupe la présentation détaillée du site d'étude avec un bilan des connaissances actuelles des variables du sol et de la structure forestière à l'échelle de notre dispositif.

1.2.1. Historique du site

L'objectif premier de l'implantation du dispositif de Paracou en 1982, situé dans la concession du CNES³ rétrocédée au CIRAD-Forêt, est de tester l'impact de différents traitements sylvicoles sur la dynamique des principales espèces ligneuses commercialisables. Des études pédologiques préliminaires ainsi que l'inventaire des essences commerciales sur 450 ha de forêt permettent en 1984 de définir l'emplacement de 15 parcelles. Conjointement à cela, et toujours avec la finalité de mieux comprendre les réactions des espèces commercialement intéressantes à l'exploitation forestière et de pouvoir utiliser les techniques de sylviculture à plus grande échelle (Schmitt & Bariteau 1989), une plantation composée de 23 essences est installée à proximité entre mai 1983 et

¹ Centre Technique Forestier Tropical.

² Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement.

³ CNES : Centre National des Etudes Spatiales, créé en 1964.

avril 1987. Ce dispositif expérimental est créé dans le but d'observer l'aptitude à se développer en plantation (terrain nu, pleine lumière, écartement fixe de 3 m entre chaque arbre, fertilisation de départ, entretiens mécanisés) d'essences vivant naturellement en forêt guyanaise (Figure I.1). Cela afin de distinguer les essences qui ont le meilleur potentiel tant en production (ligneuse ou fourragère) qu'en qualité (action améliorante de la qualité sol, forme...) (Hueber & Mauranges 1984). La plantation est organisée en placettes monospécifiques de 20 x 20 m comportant au départ 49 arbres. Parmi les 23 espèces présentes sur la plantation, 7 ne sont pas retenues en raison du mauvais état sanitaire des arbres.

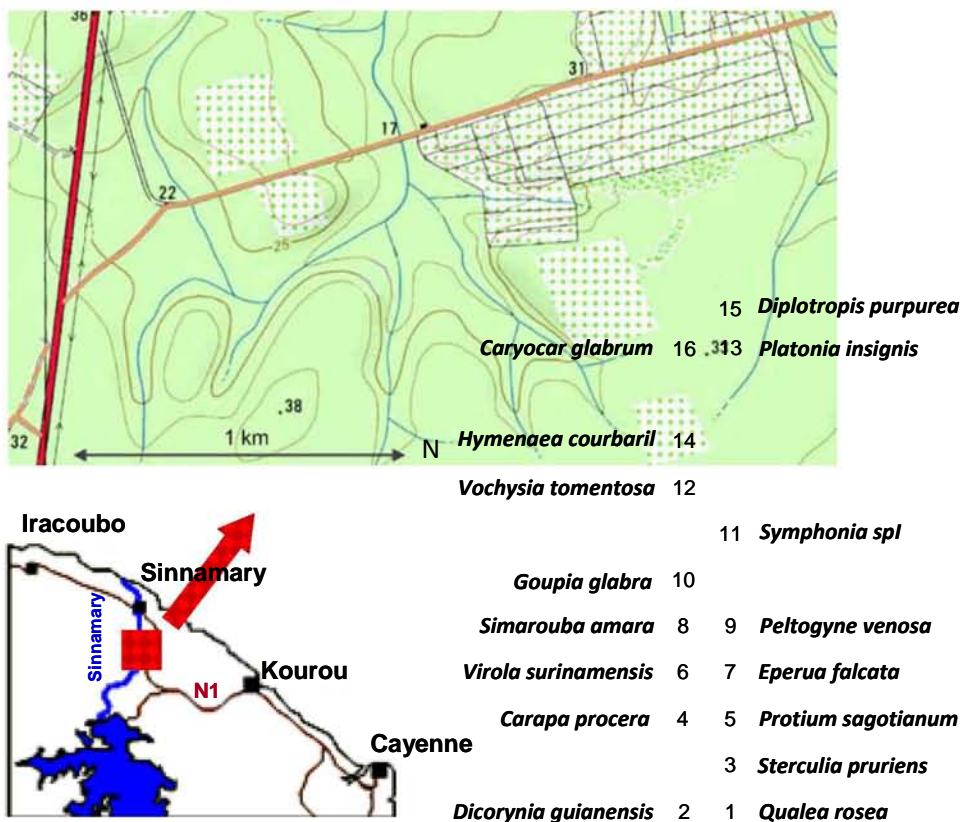
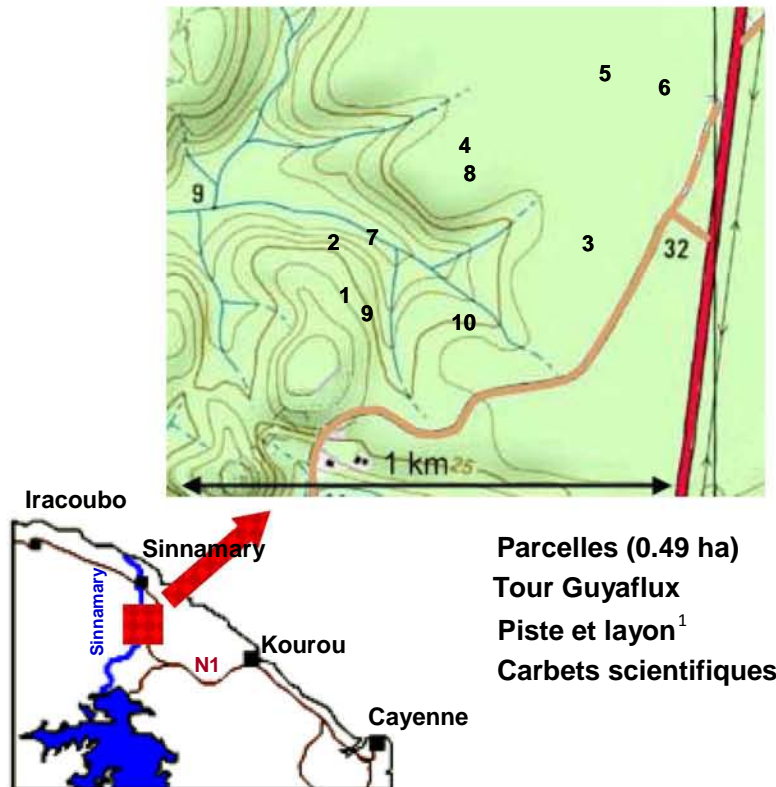


Figure I.1 : Localisation de la plantation du CIRAD à proximité du dispositif expérimental de Paracou, Guyane française. Un grossissement est fait (pointillés sur la carte) de façon à distinguer l'emplacement des 16 placettes monospécifiques.

Le site-atelier Guyaflux est installé en 2002 au sein du site expérimental de Paracou sur une zone de 50 hectares composés de petites collines d'une altitude moyenne de 30 m, pouvant atteindre 40 m au maximum. Ce site-atelier se concentre autour d'une tour à flux de 57 m de haut permettant de mesurer les échanges gazeux, essentiellement CO₂ et H₂O, entre l'écosystème forestier et l'atmosphère. L'appareillage requis pour des mesures au-dessus du couvert végétal est constitué d'analyseurs rapides de CO₂ et H₂O (méthode « d'eddy covariance »⁴, LICOR 7500), d'un anémomètre sonique (Gill R3-50) et d'une station météorologique. Les mesures sont transmises au sol à des centrales d'acquisition de données.

En 2003, l'agencement de 10 parcelles (Figure I.2) est conçu de façon à couvrir un maximum de conditions environnementales (sommet de colline, zone de pente et de bas de colline) dans les limites de la zone d'empreinte de la tour. Ainsi la succession progressive des parcelles de 70 x 70 m, le long du gradient topographique s'accompagne non seulement d'une variation d'altitude mais également d'une modification de conditions édaphiques. Cela se traduit par une succession de milieux : à sol ferrallitique de haut de colline, et à sol formé sur des sables blancs caractéristique d'un deuxième sommet de colline séparé par une zone d'hydromorphie permanente spécifique des sols de bas-fond. Grâce à ces différentes infrastructures, nous pouvons bénéficier de données climatiques, enregistrées au niveau de la tour et d'une station météorologique voisine de la plantation. Des données de suivi de croissance des espèces ligneuses déterminées et recensées, sont également disponibles pour les peuplements des 10 parcelles.

⁴ Aussi appelée méthode des flux turbulents, elle repose sur l'hypothèse que les densités de flux verticaux de CO₂ et d'H₂O entre la biosphère et l'atmosphère sont proportionnelles à la covariance moyenne entre la vitesse de la composante verticale du vent et la concentration de chacun des gaz.



Parcelles (0.49 ha)
 Tour Guyaflux
 Piste et layon¹
 Carbets scientifiques

Figure 1.2 : Localisation des parcelles Guyaflux sur le site expérimental de Paracou.

1.2.2. Le climat guyanais

La situation géographique de la Guyane en bordure océanique et à proximité de l'équateur, lui confère un climat stable type équatorial humide. Si ce milieu présente de faibles variations spatiales et temporelles des vents et de la température, à l'inverse les précipitations fluctuent fortement annuellement et géographiquement. Les températures annuelles enregistrées sur le département oscillent donc autour d'une moyenne de 26°C avec des différences de 2°C d'un mois à l'autre. De même l'humidité relative reste continuellement élevée (80% à 90%). Malgré la constance de ces deux derniers facteurs, la Guyane est marquée par des saisons contrastées. Ces variations saisonnières s'expliquent par les précipitations, elles-mêmes rythmées par les mouvements saisonniers de la Zone de Convergence Intertropicale (ZIC). Dans cette zone précisément les vents de l'anticyclone des Açores se heurtent aux vents de l'anticyclone de Saint-Hélène. La rencontre des masses d'air crée une ceinture dépressionnaire responsable des orages et de violentes précipitations qui touchent régulièrement le département. Par ailleurs, l'obliquité de la terre crée des oscillations Nord/Sud qui déplacent cette ceinture au-dessus du département et organise l'année climatique autour de quatre saisons :

- la petite saison des pluies : entre mi-novembre et fin janvier, la ZIC passe au-dessus de la Guyane en descendant du Nord vers le Sud,

- la petite saison sèche, bien connue sous le nom de « petit été de mars », marque une période d'accalmie entre début février et mi-mars. L'origine de ce changement est expliquée par une immobilisation temporaire de la ZIC dans sa position la plus méridionale, au voisinage de l'équateur géographique,
- la grande saison des pluies correspond à un nouveau passage de la ZIC au-dessus de la Guyane. Ce déplacement irrégulier du Sud vers le Nord se fait entre fin mars et début juillet,
- enfin, la saison sèche couvre les derniers mois de l'année de mi-juillet à mi-novembre lorsque la ZIC est au-delà du 10^{ème} parallèle géographique Nord, dans sa position la plus septentrionale.

La bande côtière reçoit en moyenne 3000 mm d'eau par an mais présente localement une forte irrégularité caractérisée par un gradient d'intensité du Nord-Ouest, plus sec, au Sud-Est, plus arrosé. Ainsi, le secteur marqué par la présence des petites montagnes de Régina, Kaw, Cacao peut enregistrer jusqu'à 4000 mm de pluie, soit 2000 mm de plus par an que le secteur de Saint-Laurent du Maroni qui reçoit en moyenne 2000 mm d'eau. Les variations Nord-Ouest / Sud-Est sont d'autant plus réduites que l'on se dirige vers l'intérieur des terres. La pluviométrie relevée sur le dispositif expérimental de Paracou entre 1977 et 2001 donne une valeur moyenne de 3041 mm d'eau par an (Gourlet-Fleury *et al.* 2004).

Bien qu'elles définissent clairement une année climatique, ces quatre saisons ne sont pas rigoureusement identiques d'une année à l'autre. Qu'il s'agisse de leurs dates de début et de fin, de leur intensité ou même de leur durée, les saisons révèlent de fortes variations interannuelles pouvant être reliées aux phénomènes océaniques du Pacifique Sud : El Niño et son antagoniste La Niña. En dehors du phénomène d'El Niño, l'année 2005 a été par exemple particulièrement sèche avec moins de 50 mm d'eau par mois pendant quatre mois. A l'inverse l'année 2004 a présenté une saison sèche relativement modérée avec une quantité d'eau comprise entre 50 et 100 mm tous les mois (Figure I.3, Bonal *et al.* 2008).

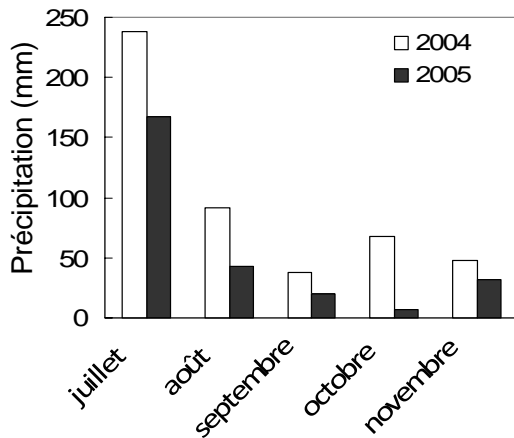


Figure I.3 : Comparaison des précipitations moyennes pour les grandes saisons sèches des années 2004 et 2005.

1.2.3. Contexte édaphique

1.2.3.1. Situations géographiques et géomorphologiques générales

Le plateau des Guyanes trouve sa place entre le fleuve vénézuélien Orénoque et le grand fleuve brésilien Amazone. Ce plateau ou « bouclier » caractérisant le type d’affleurement géologique inhérent à cette région, regroupe une partie du Vénézuéla, le Guyana, le Surinam, la Guyane française et une partie du Brésil. Ce vaste ensemble est caractérisé par la présence d’un socle granitique métamorphisé et hautement érodé datant du Précambrien. Deux grands secteurs géomorphologiques se distinguent en Guyane, les « Terres Hautes » au sud qui sont issues d’une formation ancienne et couvre 94% de la surface du département, en opposition avec les « Terres Basses » au Nord qui se dessinent sous la forme de plaines côtières sédimentaires plus récentes (datant du quaternaire, Boyé 1976).

Dans le contexte lithologique, le dispositif expérimental de Paracou, localisé dans les « Terres Hautes », est installé sur un terrain sédimentaire des schistes des séries Bonidoro et Orapu appartenant à un plus large groupe de substrats formés au cours de la période Caraïbe (≈ 2100 Ma, Choubert 1974). Ce substrat sédimentaire alluvionnaire est principalement un mélange de schistes et

de sables comportant localement des veines de pegmatite, d'aplite et de quartz. Seuls les premiers stades d'altération de la roche mère, appelés également saprolites⁵, permettent de différencier ces roches ; ceux des schistes sont le plus souvent de couleur rouge-violacée, de texture limono-sableuse, sans élément grossier alors que ceux des pegmatites sont plutôt blancs, de texture sablo-limoneuse et riches en quartz grossier ou en feuillet de muscovite (mica blanc). L'aspect topographique du site est un modelé caractéristique d'une mosaïque de petites collines dont la hauteur ne dépasse pas 40 m et dont le dénivelé moyen est de 30 m. L'ensemble de ce modelé s'organise autour d'un réseau hydrographique très dense globalement orienté Sud-Ouest / Nord-Est (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), composé d'innombrables criques⁶ qui vont se jeter dans le Sinnamary.

1.2.3.2. Principales caractéristiques des sols

L'ensemble des modelés tropicaux et des sols forestiers guyanais en particulier, ont été invariablement contraints à des alternances de cycles arides et pluvieux modifiant la végétation et le degré d'érosion des roches. Il y a 1.3 Ma, par exemple, une période sèche significative a été favorable à l'installation d'une végétation ouverte et basse de type savane facilitant l'altération mécanique des sols, provoquée par des épisodes de pluies. Puis, à cette période succède une ère plus humide qui permet aux espèces ligneuses de dominer pour former la forêt dense actuelle, et favoriser la formation d'un épais manteau d'altérites⁷ sableuses et argileuses au sol. De telles variations climatiques ont pour effet d'altérer fortement la roche mère granitique en hydrolysant les minéraux primaires de quartz, muscovite, feldspath et biotite. Cette première étape de transformation, à l'origine de la formation des différents sols ferrallitiques rencontrés sur le site (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), aboutit à la désagrégation des éléments en trois catégories : les minéraux hérités peu modifiés, les minéraux solubles rapidement exportés par lessivage et les minéraux secondaires qui sont le

⁵ Premier stade d'altération de la roche mère à volume constant, connu aussi sous le terme de roche pourrie.

⁶ Issu du nom anglais "creek" pour définir un ruisseau.

⁷ Roche détritique meuble produite par l'altération physico-chimique de roches continentales.

résultat de recombinaison des principaux éléments. Cette dernière catégorie donne les propriétés physiques associées à la porosité du sol par la présence d'une structure micro-agrégée des composés majeurs (kaolinite, gibbsite, hématite, goéthite et quartz). La nature chimique de ces sols reste pauvre (Boulet *et al.* 1979) conforme à une faible Capacité d'Echange Cationique (CEC). Cet indice définit la quantité maximale de cations ($\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Na}^+ + \text{Al}^{3+} + \text{H}^+ + \dots$) que peut retenir un sol sur son complexe absorbant à un pH donné. Dans le cas des sols guyanais, la CEC est de l'ordre de 2 à 4 meq / 100 g⁸ de sol (Freycon *et al.* 2003) et le pH est faible (4.0 à 5.5). L'aluminium est le cation échangeable qui se trouve en plus grande proportion (60% à 80%) tandis que le phosphore assimilable, sous forme HPO_4^{2-} et H_2PO_4^- directement disponible pour les plantes, se trouve en très faible quantité. Deux phénomènes expliquent le caractère limitant de la disponibilité en phosphore des sols tropicaux : le premier est d'ordre mécanique lié à la présence d'un drainage important et ancien, tandis que le second est d'ordre chimique défini par les propriétés absorbantes des oxydes de fer et d'aluminium. La différenciation des sols au niveau du dispositif ne se fait donc pas tant par leur qualité chimique (fertilité du sol estimée à partir des concentrations en nutriments dans l'horizon organo-humique) relativement homogène et faible partout, que par leur structure physique (granulométrie, porosité et texture estimées à partir des pourcentages en argile, sable, limon et éléments grossiers). Au-delà de la fertilité chimique, la nature de la matrice solide (ainsi que l'eau et l'air qu'elle contient) du sol influence fortement la végétation, la dynamique et le fonctionnement des systèmes racinaires. Dans les milieux tropicaux, le paramètre le plus restrictif est l'épaisseur de l'horizon supérieur (composé d'éléments micro-agrégés et caractérisé par un drainage interne rapide contrastant avec l'horizon d'altération sous-jacent, peu perméable (Morneau 2007). Ce dernier horizon est caractérisé par la présence d'une structure massive ou polyédrique d'altération responsable de l'apparition, à de relativement faibles profondeurs (≈ 80 cm), de nappe perchée. Cet horizon freine ou bloque le drainage vertical des eaux lors de fortes précipitations qui n'ont plus que pour seul moyen de

⁸ Unité exprimée en meq (milliéquivalent) par 100 g de sol, meq est le rapport entre la masse atomique et la valence, 1 meq/100 g = 1 cmol_c (centimole de charge)/kg.

dispersion le drainage latéral et / ou le ruissellement dans ou sur les horizons de surface (Humbel 1978 ; Guehl 1984 ; Grimaldi & Boulet 1989 ; Grimaldi & Pedro 1996). Lorsqu'à cette situation s'ajoute une mauvaise orientation topographique (bas de pente ou milieu de plateau), l'eau stagnante qui chasse l'air de l'espace poral crée alors un milieu anoxique, asphyxiant pour le système racinaire des végétaux, mais favorable à la solubilisation des éléments ferriques rapidement drainés. Ce phénomène est facile à constater à travers une décoloration importante des sols.

Il en résulte que les propriétés physiques des sols ferrallitiques du modelé de petites collines rencontrés sur le dispositif de Paracou diffèrent peu sur le plan horizontal (Gourlet-Fleury *et al.* 2004), mais plus sur le plan vertical (le long d'un profil). Pour pouvoir mieux comparer des études écologiques menées sur plusieurs sites, il paraît indispensable de définir des critères physiques propres aux sols, faciles à identifier. Dans de nombreux cas les variations latérales de sols à pédogénèses très contrastées sont rapides et importantes et peuvent être rattachées à des modes précis de circulation de l'eau. Ainsi une typologie des différents régimes hydriques rencontrés est mise au point et reliée, autant que possible, au relief d'un site dont ils sont étroitement dépendants.

Le drainage

Les propriétés physiques des sols ont une influence très importante sur la dynamique de l'eau à travers le sol. Les études menées par Guillaume en 1992 puis reprise par Sabatier *et al.* en 1997 avec une approche écologique, permettent de caractériser six types de drainage distincts :

- **DVD**, *Deep Vertical Drainage* est un drainage vertical libre rencontré dans des sols épais à structure micro-agrégée sur 1.20 m minimum de profondeur ;

- **Alt**, l'apparition d'une Allotérite⁹ (ensemble à taches claires, jaunes ou blanches, sur fond rouge, Ferry *et al.* 2003) rouge limoneuse, humectée en période pluvieuse, à moins de 1.20 m de

⁹ Stade d'altération de la roche mère à volume non constant (≠ saprolite).

profondeur : le drainage est toujours vertical et profond, mais ralenti au niveau de l'allotérite. L'enracinement est relativement profond et le stress hydrique en période de saison sèche habituel ;

- **SLD**, *Superficial Lateral Drainage*, le drainage latéral superficiel est accompagné de l'apparition à moins de 1.20 m d'une allotérite limoneuse rouge, « sèche au toucher ». La circulation de l'eau est latérale, au-dessus de l'allotérite. L'enracinement est superficiel et l'engorgement peu fréquent ;

- **UHS**, *Uphill System*, ou système hydromorphe amont : présence à moins de 1.20 m d'une allotérite rouge pâle. Cette couleur est due à la présence prolongée de nappes perchées en saison des pluies. Il s'agit de sols proches des SLD mais pour lesquels l'écoulement latéral est très lent du fait de leur situation sur pente faible. Les conditions asphyxiantes souvent présentes, sont la cause d'un développement du mat racinaire en surface. Ces nappes peuvent cependant être une source d'eau intéressante en période de saison sèche ;

- **DhS**, *Downhill System*, ou système hydromorphe aval : apparition d'un horizon tacheté à moins de 1.2 m de profondeur. Ces sols de bas de pente à proximité d'un cours d'eau sont soumis aux battements d'une nappe permanente ;

- **SH**, Sols Hydromorphes : ces sols sont caractérisés par la présence d'un horizon gris hydromorphe déferruginisé, typiques des zones de bas-fond¹⁰.

En 2004, Soucémariadin réalise les premières cartes de drainage du sol de plusieurs parcelles du dispositif de Paracou dont trois du site atelier Guyaflux.

¹⁰ Zones où l'engorgement hydrique est permanent.

La topographie

Ce deuxième facteur qu'est la topographie souvent plus facile à estimer sur le terrain, est aussi un bon indicateur du type de drainage d'un sol (Daws *et al.* 2002). Il est caractérisé selon la terminologie suivante :

- Le **plateau** qui correspond aux altitudes relatives les plus fortes présentant des pentes faibles à nulles ;

- Le **haut de versant** qui correspond à une zone de pente avec des altitudes élevées (en général > 20 m);

- La **pente** ;

- Le **bas de versant** qui correspond à une zone de pente faible ou nulle pour une faible altitude (en général < 10 m).

Les paragraphes suivants détaillent plus spécifiquement les deux sites que sont le dispositif Guyaflux et la plantation du CIRAD, selon les précédentes typologies afin de pouvoir mieux comparer les résultats de chacune des études écologiques présentées au cours de ce travail.

1.2.3.3. Caractéristiques propres aux deux sites expérimentaux

Parcelles du site atelier Guyaflux

Dans ce contexte d'étude, Freycon *et al.*, ont mené en 2003 une analyse pédologique des sols du dispositif de Paracou comprenant le site atelier Guyaflux, dans le but d'établir la cartographie précise des différents types de drainage rencontrés. Cette typologie est réalisée à partir de description de profil de sol grâce à l'ouverture de trois fosses, d'une profondeur de 1.50 m, renforcées par des analyses moins détaillées à l'aide de prospections à la tarière.

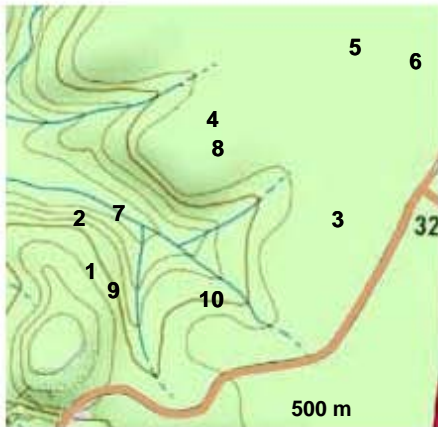


Figure I.4 : Localisation des fosses sur le secteur de Guyaflux (Paracou). Chaque fosse pédologique est schématisée par une étoile.

- La répartition spatiale des dix parcelles montre un continuum horizontal de différents types lithoreliques pour lesquels la situation topographique n'est manifestement pas le seul facteur explicatif. En effet, les trois fosses sont disposées le long du layon principal (Figure I.4), du sommet de colline à proximité de la parcelle 1 (P1) aux hauts de versant voisins des parcelles 4-8 (P4-8) et 5 (P5), sans aborder les zones de plus faible altitude. Malgré cela, les analyses de texture révèlent de nettes différences dans la répartition des fractions granulométriques avec une forte proportion d'argile dans la fosse au voisinage de P1, en opposition avec une forte proportion de sable grossier dans les deux autres fosses (au moins jusqu'à 60 cm de profondeur) à proximité de P4-8 et P5. La raison de ces variations provient d'une différence de nature de substrat géologique. Le modelé de colline situé à proximité de la tour serait sur un substrat de schiste Bonidoro (P1) de formation antérieure au substrat de paraganite et gneiss caraïbes caractérisant les parcelles 4-8 et 5. Cette différence matricielle crée inévitablement une variation des processus de pédogénèse de ces sols ferrallitiques qui va influencer, au-delà de la structuration même du modelé, le régime hydrique du sol. Riches en fragments polyédriques serrés et en micro-agrégats arrondis sur les couches inférieures, les premiers horizons des sols à tendance argilo-sableux de P1 (types modaux) vont privilégier une circulation de l'eau plus libre que ne le font les sols à tendance sablo-argileux de P4-8 et P5, plus altérés (types rajeunis). Le régime hydrique, par fosse, est le suivant :

- La **parcelle 1**, située en sommet de colline, se détache des autres sites par la nature de son substrat (« Schistes Bonidoro ») et est caractérisée par un drainage vertical ralenti de type « **Alt** ». Le sol de la **parcelle 10** a des caractéristiques semblables à celles du sol de la parcelle 1. Toutefois, la méthode de sondage ponctuel des sols utilisée ne permet pas de dire avec certitude à quel type de drainage se rattache le sol de cette parcelle (P10),

- Les **parcelles 4-8**, situées en haut de versant, sont sur un substrat sableux et présentent un drainage latéral superficiel de type « **SLD** »,
- La **parcelle 5**, un peu plus éloignée, est sur un sol plus sableux, en début de podzolisation¹¹. Ce dernier est caractérisé par un système hydromorphe amont de type « **UHS** ».

En période défavorable (saison des pluies), il y a un phénomène de saturation en eau et la formation d'une nappe perchée aux environs de 100 cm de profondeur, sur l'ensemble des fosses.

Plantation du CIRAD

La description précise du site a pour objectif de mettre en exergue les facteurs environnementaux d'origine édaphique (vraisemblablement préexistant à l'établissement de la plantation comparative), capables d'influencer la végétation et les processus écologiques inhérents. De nombreuses études portant sur le déterminisme des interactions complexes entre le sol et la végétation, réalisées depuis les années 70 (Ashton 1976 ; Lescure & Boulet 1985 et clairement synthétisées dans le travail de thèse de Morneau 2007) soulignent l'importance prépondérante de facteurs physiques tels que le type de drainage ou la topographie, relatifs à la disponibilité en eau du milieu, sur les facteurs chimiques du sol. Les sondages à la tarière permettent de caractériser chaque placette par son type de drainage et d'identifier les facteurs limitants comme l'abondance en éléments grossiers, qui peut fortement restreindre l'expansion du système racinaire, ou encore la présence d'hydromorphie plus ou moins permanente, qui peut également contraindre le fonctionnement de l'arbre.

Notre étude des sols des 16 placettes monospécifiques est réalisée à partir de prospections à la tarière en juillet 2006 (12-13). Chaque sondage est effectué au centre des placettes. Une première étape consiste à décrire très précisément les sols par la méthode du pédo-comparateur en échantillonnant une aliquote de sol tous les 20 cm entre 10 et 120 cm de profondeur (Figure I.5). Pour

¹¹ Définit le phénomène de destruction des argiles par des acides organiques et le transport de substances sous forme de chélats ou de complexes organométalliques.

cette phase d'analyse, sept critères sont retenus : l'humidité au toucher, la couleur suivant le code de Munsell après prélèvement, la couleur et l'abondance de taches, la texture, la structure, la taille et l'abondance des racines, la taille et l'abondance des éléments grossiers (mica, quartz, lithorelique¹² et cuirasse) ainsi que la transition entre les différents horizons de sol. La seconde étape a pour finalité de renseigner sur la nature granulométrique et chimique du milieu à partir de trois prélèvements de sol distincts pour 20cm, 50cm et 100 cm de profondeur (Bréchet *et al.* 2009). Les proportions respectives en argiles, limons fins, limons grossiers, sables fins et sables grossiers sont déterminées dans les extraits de sol récoltés. La troisième et dernière étape est une estimation de la topographie à l'aide d'un clinomètre. Chacune des 16 placettes est caractérisée par sa plus forte pente.



Figure I.5 : Illustration d'un pédocomparateur. Neuf sondages réalisés dans neuf des seize placettes étudiées sur la plantation sont photographiés. Chacun d'eux est caractérisé par le prélèvement d'une aliquote de sol à sept niveaux de profondeur distincts compris entre 5 cm et 120 cm.

L'altération progressive du matériau originel de nature granitique qui caractérise le sol de la plantation est la principale explication de la présence d'un horizon supérieur sablo-argileux. Si globalement la plantation d'« Essences locales » présente une tendance texturale uniforme, il

¹² Fraction grossière correspondant à l'héritage d'un matériau parental sous-jacent.

apparaît localement quelques variations granulométriques, en surface et en profondeur, cohérentes avec la topographie du site. En effet, les placettes localisées au Sud et au centre du dispositif (placettes 1 à 12) ont une pente nulle ou quasi-nulle (< 2%) qui s'accroît légèrement (< 8%) pour devenir une pente modérée (6%) au Nord (placettes 13 à 16). La plantation se trouve sur une zone de plateau mais présente également une rupture de pente entre les placettes 12 et 14 qui se trouve dans le prolongement d'une crèche à 150 m de distance. La rupture de pente, bien que relativement faible, crée un axe autour duquel deux critères de différenciation distinguent les placettes situées en plateau au Sud et au centre, des placettes situées en bordure de plateau au Nord. L'un des critères est fondé sur l'abondance / absence d'éléments grossiers, tandis que l'autre repose sur la présence / absence de taches en profondeur témoignant de la présence d'une hydromorphie temporaire.

Ainsi :

- Les parcelles du sud du dispositif sont caractérisées par une absence claire d'éléments grossiers, et par la présence à 20 cm de profondeur d'une teneur relative en argile et sable associés plus faible que la moyenne. Les horizons plus profonds, à 100 cm, sont également caractérisés par une faible teneur en limons.

- En opposition, les parcelles du nord du dispositif sont riches en éléments grossiers et présentent, à 20 cm de profondeur, des teneurs en argile plus fortes que la moyenne (avec en parallèle une teneur en sable plus faible). A 100 cm de profondeur, les limons augmentent. Parmi ces parcelles, notons que la parcelle 13 semble être un cas particulier, présentant la plus forte teneur en limon accompagnée de traces nettes d'hydromorphie, à 100 cm de profondeur.

Ces différences sont cependant ténues et l'ensemble des sols représentés dans la plantation appartiennent au groupe des sols à drainage vertical ralenti (**Alt**).

1.2.3.4. Synthèse

Les sols du site de Paracou regroupent essentiellement des *acrisols*¹³ et des *ferralsols*¹⁴ (ainsi que leurs intermédiaires). Le dispositif expérimental de Guyaflux ne couvre, quant à lui, que des *acrisols* (Figure I.5). Le sol de la plantation, présentant à la fois un horizon argique¹⁵ à faible activité d'échange cationique et un horizon ferrique à structure microagrégée sur de faibles profondeurs (20-30 cm), est classé dans la catégorie *hypoferalic acrisol*¹⁶ (Figure I.6).

¹³ D'après le système WRB, ou *ultisol* selon le système USDA, ou encore sol ferrallitique moyennement à fortement dessaturé, suivant la classification française.

¹⁴ D'après le système WRB, ou *oxisol* selon le système USDA, ou encore sol ferrallitique faiblement à moyennement dessaturé, suivant la classification française.

¹⁵ Du Latin *argilla* = argile blanche. Horizon subsuperficiel ayant une teneur en argile (au moins 8 % dans la fraction terre fine) nettement plus élevée que l'horizon sous-jacent. La différenciation texturale associée à une accumulation illuviale d'argile, à une formation pédogénétique prédominante d'argile dans le sous-sol, ou à la destruction de l'argile dans l'horizon de surface, ou à une érosion sélective en surface de l'argile, ou à une activité biologique, ou à la combinaison de deux ou plus de ces différents processus. Horizon dont la CEC est supérieure à 16 cmol c kg⁻¹ (FAO, ISRIC ET AISS 1999).

¹⁶ D'après le système WRB, intermédiaire entre *ultisol* et *oxisol* de la classification USDA (1999).

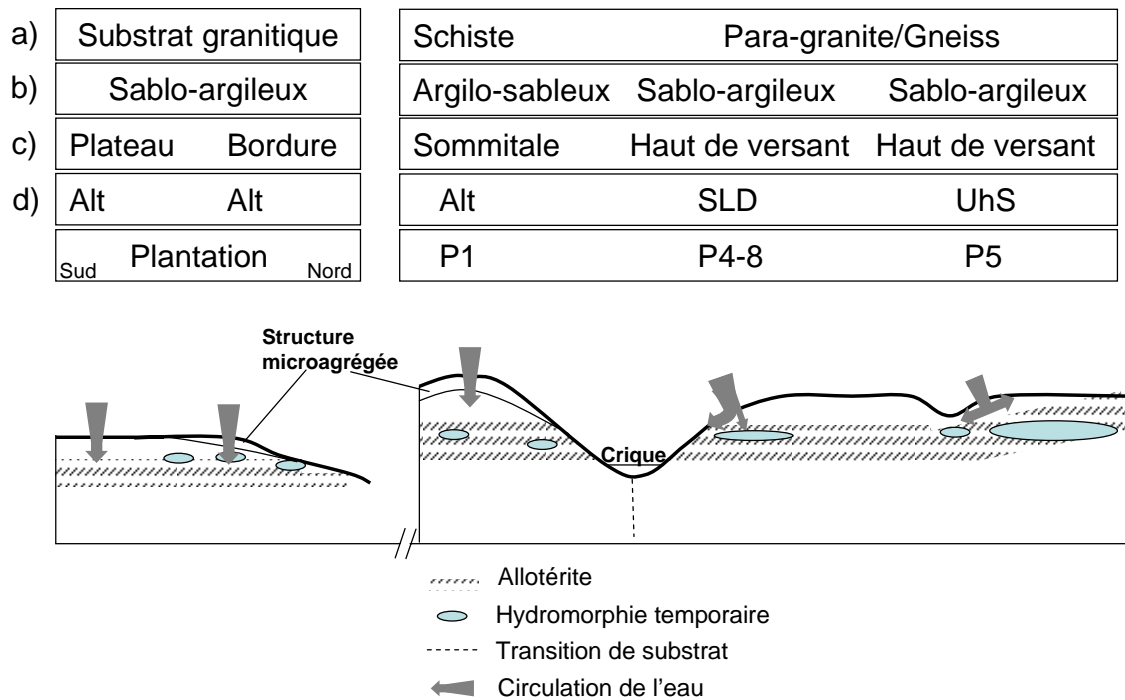


Figure I.6 : Comparaison des sols des parcelles du dispositif expérimental de Guyaflux et de la plantation "Essences Forestières", avec les typologies associées : a) substrat, b) texture, c) topographie et d) drainage.

Une conséquence directe de ces variations pédologiques et des teneurs en argile, dans le premier horizon en particulier, est la qualité chimique du sol. En effet, la propension qu'ont les argiles à fixer (et retenir) la matière organique pour former le complexe argilo-humique va fortement conditionner les teneurs en nutriments en surface. La parcelle la plus riche en carbone et en azote est donc celle qui comporte le plus d'argile (estimée à 20cm et 90 cm de profondeur), critère qui différencie les sols de P1 et P5 (Figure I.7). Ce dernier est sensiblement équivalent au sol de la plantation quant à ses qualités granulométrique et chimique (Tableau I.1).

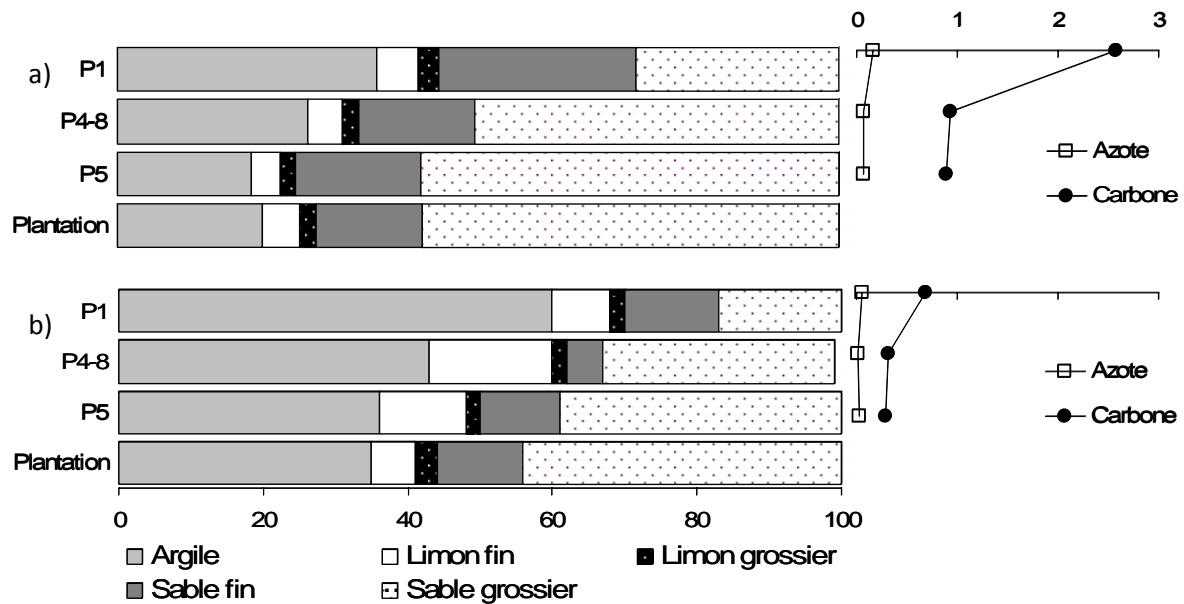


Figure I.7 : Répartition des différents éléments granulométriques (à gauche) et des teneurs en carbone et azote (à droite) des sols des quatre sites d'étude (données V. Freycon). Ces caractéristiques pédologiques, exprimées en %, sont celles observées à environ a) 15-20 cm de profondeur, puis b) 90-100 cm de profondeur (information disponible seulement à 70 cm de profondeur pour la parcelle 5). La qualité chimique du sol de la plantation n'est pas déterminée pour ces profondeurs. Aucune information pédologique n'est pour l'instant disponible pour la parcelle 10.

Le rapport C/N est un indicateur de qualité biochimique souvent utilisé comme variable environnementale dans les études écologiques. Dans le contexte sol, cet indice permet de caractériser le niveau de fertilité. Le premier constat est le gradient de fertilité qui se dessine entre la parcelle 1 et les parcelles 4-8 et 5.

Tableau I.1 : Qualité chimique du sol des parcelles 1, 4-8 et 5 du site atelier Guyaflux et du sol de la plantation. Les teneurs en carbone (C) et en azote (N) (en %), le rapport C/N et le pH sont donnés pour les horizons de surface des quatre types de sol.

Parcelle	Profondeur (cm)	C	N	C/N	pH (eau)
P1	0-5	6.78	0.40	17	4.1
P4-8	0-5	1.55	0.11	14	4.4
P5	15	0.89	0.06	14	4.7
Plantation	2	1.62	0.10	16	4.9

1.2.4. Caractéristique forestière

A l'échelle de l'Amazonie, la Guyane compte parmi les régions ayant les plus fortes valeurs de surface

terrière (Malhi *et al.* 2006). Cependant, à l'échelle du massif guyanais des comparaisons intersites positionnent la forêt de Paracou dans la bande côtière, derrière des forêts situées à l'intérieur des terres (Chave *et al.* 2001).

La figure 1.8 synthétise la structuration spatiale des cinq parcelles à partir d'une détermination taxonomique et de mesures diamétriques (dbh¹⁷). Elle permet de constater que les deux parcelles les plus densément peuplées sont P10 et P1 avec environ 680 et 570 tiges à l'hectare respectivement. La parcelle 5 est celle qui compte le moins d'individus mais, contrairement à P10 (avec 17 % seulement), plus de 25 % de son peuplement sont constitués d'arbres de plus de 30 cm de diamètre.

¹⁷ Acronyme de « diameter at breast height » qui désigne la méthode de mesure des diamètres des arbres à hauteur de poitrine (*i.e.* 1.30m).

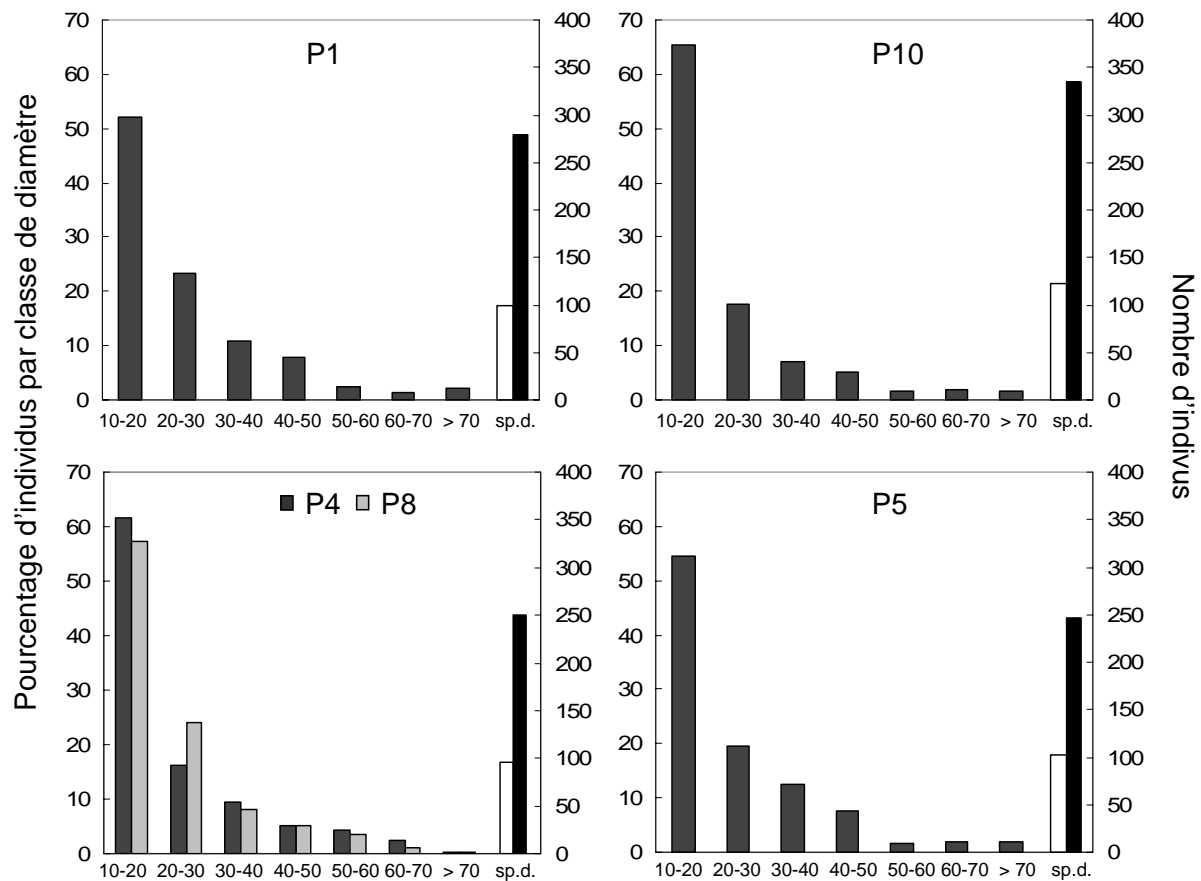


Figure 1.8 : Distribution des fréquences de diamètre (%), densité (d.) de tige (nb tiges/ parcelle) et nombre d'espèces (sp.) recensées pour les parcelles 1, 10, 4-8 et 5 de Guyaflux. Seuls les arbres de plus de 10 cm de diamètre (dbh) sont recensés. Chaque parcelle a une surface de 0.49 ha. Données D. Bonal.

La structuration forestière (surface terrière et densité d'arbre) de ces parcelles est cohérente avec celle estimée par Gourlet-Fleury et Houlliet en 2000 sur le dispositif expérimental voisin du CIRAD (surface terrière de 31 m²/ha comparé à 26 et 36 m²/ha pour P8 et P1 respectivement ; figure 1.9a)). Les deux parcelles 4 et 8 ont une faible surface terrière et le peuplement le moins dense comparé aux parcelles 5, 1 et 10.

Bien qu'il n'existe pas (ou très localement seulement) d'espèces dominantes en forêt tropicale guyanaise, certaines familles sont massivement représentées, avec dans l'ordre : les Lecythydaceae (20% sur l'ensemble du dispositif et pouvant représenter le quart des espèces dans les parcelles 4 et 8), les Chrysobalanaceae (8%) et les trois grandes familles des Sapotaceae, Caesalpiniaceae et Clusiaceae qui couvrent environ 7% des familles. La plus grande proportion de Caesalpiniaceae face aux Burseraceae (7.6 contre 2.3%) à l'échelle du dispositif catégorise bien la forêt de Paracou parmi les facies à Caesalpiniaceae (Morneau 2007 d'après Sabatier & Prévost 1990).

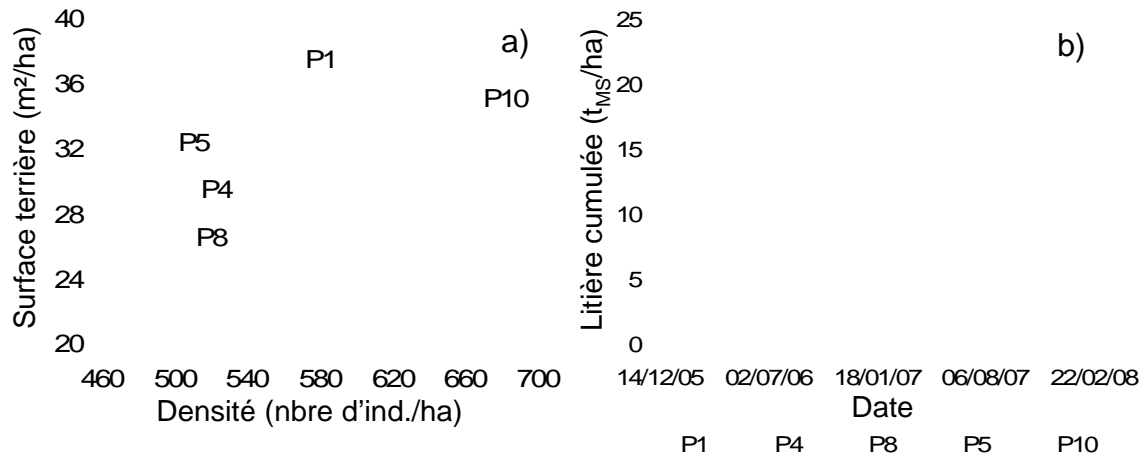


Figure I.9 : a) Structure forestière des cinq parcelles d'étude sur Guyaflux selon les deux principaux critères que sont la surface terrière et la densité de tiges. b) Production de litière des parcelles 1, 4-8, 5 et 10 du dispositif Guyaflux pour les années 2006-2007.

Pour caractériser les variations de la production de litière des différentes parcelles dans le temps et dans l'espace, à partir de 2003, 40 bacs disposés à chaque angle des dix parcelles sont mis en place. Bonal *et al.* en 2008 estiment une variabilité interannuelle moyenne pour l'ensemble du dispositif Guyaflux à 4.3 et 4.6 tC/ha/an en 2004 et 2005 respectivement. Pour la période 2006 - 2007, sur les cinq parcelles (P1, P4-8, P5 et P10) la production moyenne est de 9.71 et 8.64 t_{MS}/ha/an respectivement. Les productions cumulées ne montrent toutefois pas de différence significative entre parcelles, que ce soit sur une ou deux années (2006, $p > 0.29$, $n = 20$ et 2006-2007, $p > 0.12$, $n = 20$ respectivement). La variabilité intra-annuelle mesurée à partir de prélèvements mensuels est présentée en figures I.9b) et I.10. Il apparaît que la production de litière est plus élevée en fin de saison des pluies et début de saison sèche.

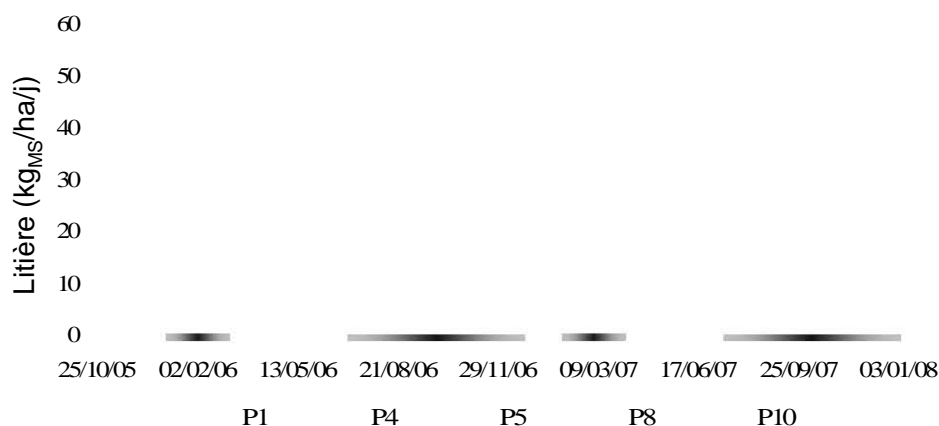


Figure I.10: Dynamique des chutes de litière sur 2006-2007 dans les parcelles 1, 4-8, 5 et 10 de Guyaflux. Les variations saisonnières en abscisse sont symbolisées en foncé pour la saison sèche et en clair pour la saison humide.

Chapitre II

Chapitre II : Variabilité spatiale de plusieurs composantes du bilan de carbone du sol

2.1. Introduction

Réalisées sur le sol du site-atelier Guyaflux, les études de la respiration du sol (Rsol) ont toutes mis en évidence une variabilité spatiale élevée à l'échelle du mètre carré (Epron *et al.* 2006 ; Ponton com. pers.). Afin de mieux identifier les facteurs responsables de cette variabilité spatiale en forêt naturelle, plusieurs composantes du bilan de carbone (C) du sol pouvant également être des facteurs d'influence de Rsol (*e.g.* biomasse racinaire) ont été examinées. Le Chapitre II expose les résultats de l'étude des effets du type de sol sur la variabilité spatiale de la biomasse racinaire et les répercussions de cette variabilité sur Rsol (Section 2.2.) et de la dynamique des racines fines (Section 2.3.), d'une part, et ceux des effets de la structure forestière sur Rsol (Section 2.4.), d'autre part.

2.2. Variabilité spatiale de la biomasse racinaire : influence sur la respiration du sol

2.2.1. Introduction

La biomasse racinaire a un rôle de régulateur prépondérant dans le cycle du C des sols des écosystèmes forestiers. Son estimation constitue le point clé de l'étude. Les recherches entreprises sur les parties souterraines des espèces ligneuses depuis ces quinze dernières années ont permis de mieux comprendre la tendance globale de l'enracinement en profondeur (Canadell *et al.* 1996 ; Jackson *et al.* 1996 ; Schenk & Jackson 2002a ; 2002b), de la production de racines fines (Jackson *et al.* 1997) et du turnover racinaire (Gill & Jackson 2000). Toutefois, de nombreuses incertitudes quant à l'estimation de la densité de la biomasse de toutes les racines (masse de racines par unité de surface) à l'échelle du mètre carré, persistent pour deux raisons. La première est d'ordre méthodologique. En effet, bien qu'il existe un grand nombre de méthodes pour quantifier la masse de racines dans le sol, la biomasse du système racinaire reste difficilement mesurable dans de nombreux écosystèmes (Sanford & Cuevas 1996). La deuxième raison est le déficit de connaissances relatives aux facteurs responsables des variations de la quantité et de la distribution des racines dans le sol (Santantonio *et al.* 1977 ; Vogt *et al.* 1996 ; Cairns *et al.* 1997). Mieux comprendre l'allocation de la biomasse dans les milieux forestiers apparaît capital (Brown *et al.* 1993 ; Dixon *et al.* 1994 ; Sanford & Cuevas 1996) en

raison des changements climatiques qui affectent potentiellement les cycles biogéochimiques et autres nombreux mécanismes écosystémiques. Les végétaux établissent sans cesse un équilibre entre la quantité de C attribuée aux parties aériennes et souterraines, équilibre communément étudié à travers le rapport partie souterraines / parties aériennes (« root / shoot ratio »). Les données obtenues dans divers écosystèmes forestiers n'ont pas mis en relief de relation évidente entre ce rapport de biomasses et les facteurs climatiques ou les différents types de sol (Vogt *et al.* 1996 ; Cairns *et al.* 1997). En revanche, la synthèse réalisée par Cairns *et al.* en 1997 laisse penser que dans les milieux forestiers la biomasse des parties souterraines peut être directement estimée à partir du ratio cité. Il n'en reste pas moins qu'il existe des interactions complexes entre les masses aériennes et souterraines (Raich & Nadelhoffer *et al.* 1989 ; Hendricks *et al.* 1993 ; Van Noordwijk *et al.* 1998) qui modifient l'allocation du carbone sur la base bénéfice / coût de construction des racines (Eissenstat 1992 ; Schenk & Jackson 2002b).

Les études antérieures réalisées pour partie dans des forêts tropicales ont mis en évidence le fait qu'une part dominante du stock de C du sol est contenue dans la tranche 0-30 cm. De même, la biomasse racinaire se trouve principalement concentrée à cette profondeur. Dans les forêts tropicales, les horizons superficiels sont caractérisés par une vitesse élevée de la décomposition des litières et d'une biomasse importante des communautés microbiennes (Luizao *et al.* 1992).

La biomasse microbienne dans le sol regroupant les populations de bactéries et de champignons, est un important régulateur des divers processus biologiques tels que la décomposition de la matière organique, les flux d'énergie, le stockage du C ou les échanges gazeux (Swift *et al.* 1979 ; Paul & Clark 1997 ; Schlesinger 1997). L'activité des micro-organismes, étroitement dépendante de leur diversité et / ou de leur quantité, va conditionner le flux de CO₂ au niveau du sol (Li *et al.* 2006). Ce flux, aussi appelé respiration hétérotrophe, constitue l'une des deux principales composantes de la respiration du sol. La seconde connue sous la dénomination de respiration autotrophe résulte de la respiration des racines vivantes (croissance et maintenance) et des micro-organismes rhizosphériques associés (Hanson *et al.* 2000).

Sur la base de ces constats, l'objectif de la présente étude consistait à mieux comprendre l'interaction qui s'exerce entre le système racinaire des végétaux, la biomasse microbienne, le type de sol et la conjugaison des trois à partir de la respiration du sol. Pour y parvenir, les 30 premiers centimètres de sol de trois sites distincts de forêt naturelle ont été étudiés à partir d'une i) quantification de la biomasse totale de racines, ii) estimation de la répartition de cette biomasse selon trois classes de diamètre ($\emptyset < 2$ mm = fines, 2 mm $< \emptyset < 5$ mm = moyennes et $\emptyset > 5$ mm = grosses) et deux profondeurs de sol (0-15 et 15-30 cm), iii) détermination des concentrations en carbone et azote microbiens et iv) estimation des flux de CO₂ du sol (Rsol).

2.2.2. Matériels et méthodes

2.2.2.1. Mesures de la respiration du sol

La respiration du sol (Rsol) a été mesurée à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge (EGM-4, PP-Systems, Hitchin, UK) relié à une chambre de respiration cylindrique en PVC de 5.0 dm³ munie d'un ventilateur. Des embases cylindriques en PVC, ayant une hauteur de 7 cm, un diamètre de 20 cm, enfoncées de 4 cm en moyenne dans le sol, servent de joint entre la chambre et le sol. Le volume total de la chambre, incluant le volume de l'embase, est de 6.3 dm³. Le flux d'air qui circule entre l'analyseur et la chambre est de 0.3 L/min. Lorsque la chambre est posée sur l'embase, l'ensemble se comporte comme un système fermé dynamique. L'augmentation de la concentration en CO₂ à l'intérieur de la chambre est alors mesurée pendant un minimum de 120 secondes jusqu'à la stabilisation du flux. La mesure est validée lorsque le flux de CO₂ observé est stable, soit une variation n'excédant pas 0.05 gCO₂ m²/h pendant les cinquante dernières secondes.

Rsol a été estimée dans cinq zones (ou placeaux) distinctes dans les quatre parcelles, 1, 10, 4-8 et 5 sur le dispositif Guyaflux. Ces cinq placeaux étaient matérialisés par la présence de deux embases installées de manière définitive sur le terrain pendant toute la durée des mesures. Parmi les données de flux de CO₂ du sol disponibles, nous n'avons conservé que celles qui étaient les plus proches des prélèvements de biomasses racinaires. Elles ont été enregistrées entre 9h et 15 h le 22/11/05 et le 08/12/05 durant la petite saison des pluies 2005-2006, soit 80 mesures de Rsol.

2.2.2.2. Estimation de la biomasse racinaire et de sa composition chimique

La biomasse racinaire totale a été extraite entre le 25 avril et le 25 mai 2006. Les prélèvements de sol ont été effectués à l'emplacement même où les mesures de Rsol avaient été effectuées cinq mois plus tôt. Sur les deux embases qui matérialisaient les placeaux de Rsol, seul le sol sous et autour de l'une des deux embases a été ramassé, soit cinq volumes de sol par parcelle (20 prélèvements sur l'ensemble du dispositif). Chaque prélèvement dans P10, 1, 5, et 4-8 (Figure I.2), a été subdivisé en deux sous-prélèvements selon les profondeurs 0-15 cm et 15-30 cm. La cinquième parcelle (P7) localisée dans une zone de bas-fond où le phénomène d'engorgement hydrique enregistre les plus fortes intensités et durées, n'a pas été étudiée. Avant chaque prélèvement, la litière présente à la surface de sol échantillonné a été gardée, lavée, séchée à 60°C pendant trois jours jusqu'à la stabilisation de la masse et pesée. Puis, afin d'avoir une meilleure estimation de la biomasse des racines fines, deux méthodes d'extraction ont été réalisées chronologiquement :

- La première consistait à récupérer une carotte de sol de 7 cm de diamètre sur 15 cm de hauteur (0.58 L), au centre même de l'embase. Ce petit volume de sol a été tamisé

(maillage de 0.5 mm) sous un filet d'eau et les racines fines de diamètre ≤ 2 mm ont été triées à l'aide d'une pince fine. Cette extraction a été réitérée aux deux profondeurs.

- La deuxième consistait à prélever un volume de sol plus large de 27 L incluant l'embase (et l'emplacement de la carotte). Cette nouvelle quantité de sol a été tamisée *in situ* à l'aide d'un tamis dont la taille de maille est de 6.3 mm. La biomasse racinaire récupérée a été ensuite lavée, séchée et les racines triées visuellement par classe de diamètre : i) les racines fines : $\emptyset < 2$ mm, ii) les racines moyennes : $2 < \emptyset < 5$ mm, et iii) les grosses racines : $\emptyset > 5$ mm (Granier *et al.* 2000 ; Epron *et al.* 1999).

Une fois les deux lots de racines fines extraits et regroupés, la masse sèche a été estimée pour les 2 × 20 échantillons (après stabilisation de la masse). Afin de ne pas altérer la qualité de la matière végétale¹⁸ par la perte partielle des composés volatiles (acides gras, ammoniac, alcool...) et la dénaturation de certaines protéines (Van Soest & Robertson 1985), la masse des racines fines a été séchée à 55°C seulement. Les moyennes et grosses racines aux tissus plus denses et ne faisant pas l'objet d'analyse de composition chimique ont été séchées à 105°C.

La composition chimique pour les composés élémentaires C et N contenus dans chaque échantillon de racines fines a été mesurée avec un analyseur élémentaire CHN (CHN NA2000, ThermoFisher, Courtaboeuf, France). Le principe de mesure consiste en une combustion totale de la matrice végétale suivant la méthode de Dumas (1831)¹⁹. La teneur en cendres, issues de la combustion de ces mêmes échantillons à 500°C durant 4 heures a permis d'évaluer les impuretés minérales.

¹⁸ La température limite est 65°C car au delà certains composés azotés peuvent se volatiliser.

¹⁹ Dans notre étude des broyats de feuilles de chêne ont servi d'étalon interne.

2.2.2.3. Calcul des variables sol

Une aliquote d'environ 45 g a été récupérée pour les 40 prélèvements (première méthode d'extraction) et a permis d'estimer la densité apparente des sols. La masse et le volume des éléments minéraux et végétaux grossiers ont été mesurés ainsi que les masses fraîches et sèches (à 105°C) du substrat de chaque aliquote. La densité apparente a été calculée de la façon suivante :

$$DA = \frac{[(M_{cf} - M_{EG}) \times (\frac{M_{As}}{M_{Af}})]}{(V_c - V_{EG})} \quad (II.1)$$

Où DA la densité apparente (g/cm³), M_{Af} et M_{As} les masses fraîches et sèches de l'aliquote (g), M_c et M_{EG} les masses fraîches respectives de la carotte et des éléments grossiers (g), V_c et V_{EG} les volumes respectifs de la carotte et des éléments grossiers (cm³).

Une série additionnelle de prélèvements de sol réalisés le 20/06/07 dans les parcelles 1, 4-8 et 5 du dispositif Guyaflux avait pour objet de compléter la caractérisation des sols des parcelles par une quantification de la biomasse microbienne. Dans chaque parcelle cinq carottes de sol ont été effectuées à proximité des placeaux de Rsol, et obtenues à l'aide d'une tarière. Les quantités de carbone et d'azote microbiens de chacune d'elles ont été mesurées par la méthode de fumigation-extraction (Brookes *et al.* 1985). Les carottes ont été subdivisées en deux prélèvements successifs associés aux profondeurs 0-15 cm et 15-30 cm. Chaque prélèvement de sol frais a été immédiatement tamisé à 4 mm. La terre fine obtenue a été partagée en deux échantillons transférés au laboratoire pour y subir différents traitements :

- une extraction par une solution de K₂SO₄ à 0.05M opérée sur le premier échantillon de sol humide qui n'est pas fumigé (40 g),
- une extraction par une solution de K₂SO₄ à 0.05M réalisée sur le deuxième échantillon de sol humide (40 g) après fumigation.

Pour tous les extraits fumigés et non fumigés, ont été réalisés par colorimétrie (spectrométrie moléculaire) sur un analyseur automatique TRAACS 800 (Tarrytown, NY, USA). les dosages de l'azote minéral N-NO₃⁻ et N-NH₄⁺ et avec un analyseur de carbone organique total (TOC 5050 / TN Shimadzu, Japon) les dosages de l'azote et du carbone total. Une aliquote de sol humide a servi à estimer l'humidité pondérale de chaque échantillon.

L'azote et le carbone microbiens sont estimés selon l'équation :

$$X = \frac{(X_{EF} - X_{ENF})}{k_X} \quad (II.2)$$

Où X_{EF} est la teneur en carbone ou en azote contenue dans l'échantillon de sol fumigé, X_{ENF} la teneur en carbone ou en azote contenue dans l'échantillon de sol non fumigé et k_X le coefficient associé au carbone ($k_C = 0.35$) ou à l'azote ($k_N = 0.68$) d'après Vanlauwe *et al.* (1999).

2.2.2.4. Analyses statistiques

Le traitement des données est effectué avec les logiciels Excel et SAS (version 9.1). Les effets des différents types de sol sur la distribution des racines et leur qualité sont testés par des analyses de variance (ANOVA) à un ou plusieurs facteurs. Un test post-hoc de Bonferroni permet de comparer les moyennes inter- et intra- parcelle. Dans le texte, les valeurs moyennes sont présentées avec les valeurs des écarts-types (moyenne \pm écart-type).

2.2.3. Résultats

2.2.3.1. La respiration du sol (Rsol)

Au cours de la petite saison des pluies 2005-2006, des fluctuations de Rsol en fonction des parcelles ont été mises en évidence. La valeur moyenne de Rsol de 5.61 ± 1.15 gC/m²/j varie d'un minimum de 5.36 ± 0.80 dans la parcelle 4-8 à un maximum de 6.00 ± 1.32 dans la parcelle 1. Les différences significatives (test de Bonferroni, $p < 0.05$) de Rsol entre les parcelles sont observées et représentées dans la figure II.1. Une étude de la variance met en évidence un effet « plateau » ($F = 6.7$ $p < 0.0005$, $n = 78$) et un effet « parcelle » ($F = 4.3$ $p < 0.05$, $n = 78$).

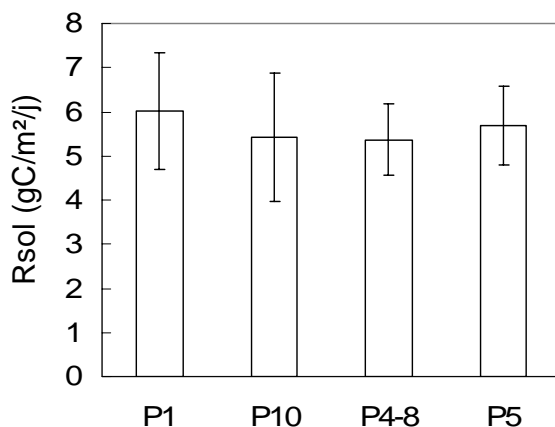


Figure II.1 : Comparaison des valeurs moyennes de la respiration du sol (Rsol) mesurée le 22/11/05 et le 08/12/05 sur les parcelles 1, 10, 4-8 et 5 du dispositif Guyaflux. Les valeurs des écarts-types sont symbolisées par les barres verticales (n = 78).

2.2.3.2. Les caractéristiques de sol

Il existe un effet « parcelle » significatif sur la densité apparente et sur le volume des éléments grossiers des quatre types de sol ($F = 4.5$, $p < 0.05$, $n = 40$ et $F = 55.1$, $p < 0.0001$, $n = 40$, respectivement) mais pas d'effet « horizon » ni même d'interaction profondeur \times parcelle. Les sols des parcelles 1 et 10 présentent les plus faibles valeurs de densité apparente pour les plus grandes quantités d'éléments grossiers, comparés aux sols des parcelles 4-8 et 5. Pour ces deux variables, dans l'horizon 0-15 cm, le sol de P1 est significativement différent du sol de P5 (Tableau II.1). Par ailleurs, la quantité d'éléments grossiers entre 0-15 et 15-30 cm dans le sol est significativement corrélée à la qualité biochimique des racines fines de l'horizon de sol 15-30 cm avec $r_{\text{pearson}} = 0.56$, $p < 0.05$, $n = 20$ et $r_{\text{pearson}} = 0.70$, $p < 0.0005$, $n = 20$, respectivement.

Tableau II.1 : Mesures de la densité apparente (DA, g/cm³) et du volume des éléments grossiers (ml, EG) dans les couches 0-15 (en gras) et 15-30 cm des parcelles 1, 10, 4-8 et 5 du dispositif Guyaflux. Les différences significatives observées entre les parcelles sont représentées par une lettre ($p < 0.05$, $n = 20$).

Parcelle	Profondeur (cm)	DA	EG
P1	0-15	1.25b	137a
	15-30	1.43	161a
P10	0-15	1.29ab	32b
	15-30	1.17	68b
P4-8	0-15	1.37ab	3b
	15-30	1.52	18bc
P5	0-15	1.49a	6b
	15-30	1.44	2c

2.2.3.3. La biomasse racinaire

L'estimation de la biomasse racinaire a révélé une très grande variabilité entre les sites (Figure II.2). La valeur moyenne de la biomasse totale de racines entre 0 et 30 cm de profondeur, est de 2925 ± 800 g/m² et varie d'un facteur 1.8 entre les parcelles 4-8 et 5 avec 2027 g/m² et 3627 g/m² respectivement.

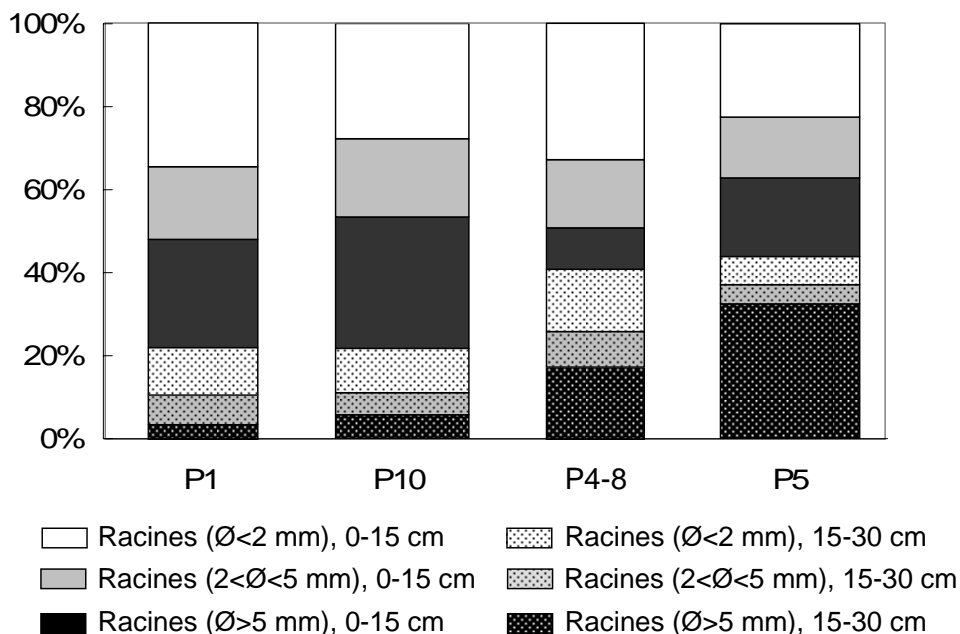


Figure II.2 : Répartition de la biomasse racinaire dans la couche 0-30 cm du sol des parcelles 1, 10, 4-8 et 5 sur Guyaflux. Chaque couleur représente une classe de diamètre de racine (fines : $\varnothing < 2$ mm, moyennes : $2 < \varnothing < 5$ mm et grosses : $\varnothing > 5$ mm). La distribution verticale des racines est découpée selon les deux horizons 0-15 (couleurs unies) et 15-30 cm (couleurs tachetées) et la largeur des barres du graphique est proportionnelle à la quantité totale des biomasses de racines.

Sur la totalité de la masse racinaire extraite, 68% sont contenus dans l'horizon de sol 0-15 cm. Les résultats présentés dans le tableau II.2 mettent en évidence une répartition verticale inégale entre les parcelles. La végétation de la parcelle 1 (et P10) présente un enracinement plus superficiel que celle de P5 (et P4-8) avec 78% et 56% de la biomasse totale de racines compris entre 0 et 15 cm de profondeur, respectivement (Tableau II.2). Par contre, aucune des différences observées entre les placeaux et les parcelles n'est significative, ce qui traduit une importante variabilité spatiale à l'échelle du prélèvement.

Tableau II.2 : Comparaison de chaque type racinaire selon les deux horizons de sol 0-15 cm (en gras) et 15-30 cm, pour les parcelles 1, 10, 4-8 et 5 en proportion (en %) et en biomasse (g/m²) sur Guyaflux.

Parcelle	Profondeur (cm)	Racines fines (∅ < 2 mm)	Racines moyennes (2 < ∅ < 5 mm)	Grosses racines (∅ > 5 mm)	Total de racine (g/m ²)
P1	0-15	75	70	88	1927
	15-30	25	30	12	548
Total (g/m ²)		1140	602	732	
P10	0-15	72	78	85	2800
	15-30	28	22	15	771
Total (g/m ²)		1375	867	1329	
P4-8	0-15	69	66	37	1199
	15-30	31	34	63	827
Total (g/m ²)		963	505	558	
P5	0-15	77	77	37	2036
	15-30	23	23	63	1591
Total (g/m ²)		1069	691	1867	

Par ailleurs, dans P1 et P10 les deux tiers des racines fines et moyennes et plus des trois quarts des grosses racines sont groupés entre 0 et 15 cm de profondeur, alors que dans les sols de P5 et P4-8 la masse totale de racines est quasi équivalente entre l'horizon 0-15 cm et l'horizon 15-30 cm. Quelle que soit la parcelle considérée, plus des deux tiers de la biomasse de racines inférieures à 2 mm se trouvent concentrés dans le premier horizon de sol (0-15 cm). En fonction de la profondeur, la masse de racines fines et la masse totale présentent une hétérogénéité spatiale relativement forte. Une étude de la variance montre un effet significatif de la répartition des racines fines et totales entre 0-15 et 15-30 cm de profondeur ($F = 82.7$, $p < 0.0001$, $n = 40$ et $F = 11.8$, $p < 0.0017$, $n = 40$, respectivement) mais pas d'effet « parcelle » ni d'interaction parcelle × profondeur.

La litière récoltée à la surface du sol ne présente pas de différence significative entre les parcelles ($F = 0.5$, $p = 0.69$, $n = 20$). Elle est en moyenne de 44 ± 14 g et varie de 39 ± 18 g à 51 ± 18 entre P10 et P1, respectivement.

2.2.3.4. La composition biochimique des racines fines

La composition chimique des racines fines varie significativement en fonction de la parcelle et de la profondeur dans le sol. La teneur moyenne en azote (N) des racines fines (0-30 cm) de $1.0 \pm 0.2\%$ varie d'un facteur 1.2 entre P5 (0.95%) et P1 (1.15%), respectivement. Qui plus est, les valeurs moyennes des quantités de N des racines fines sont de $1.1 \pm 0.1\%$ et $0.9 \pm 0.1\%$ entre 0-15 et 15-30

cm de profondeur, respectivement (Tableau II.3). Les différences de N entre les profondeurs de sol ($F = 21.9, p < 0.0001, n = 40$) et entre les parcelles ($F = 4.4, p < 0.05, n = 40$) sont significatives, mais aucune interaction profondeur \times parcelle n'est constatée. Quant aux teneurs en carbone (C) des racines fines, seul un effet « parcelle » significatif ($F = 5.7, p < 0.005, n = 40$) ressort du modèle qui inclut les facteurs « horizon », « parcelle » et une interaction entre les deux. Sur la profondeur 0-30 cm, la teneur moyenne en C des racines inférieures à 2 mm est de $42.5 \pm 2.9\%$ et varie d'un facteur 1.1 seulement entre P1 et P4-8. Les différences de C/N entre les profondeurs de sol ($F = 13.3, p < 0.005, n = 40$) et entre les parcelles ($F = 3.9, p < 0.05, n = 40$) sont significatives.

Tableau II.3 : Concentrations en carbone (C) et azote (N), exprimées en %, et rapport C/N des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) dans les couches 0-15 (en gras) et 15-30 cm, des parcelles 1, 10, 4-8 et 5 sur Guyaflux. Les différences significatives observées entre profondeurs sont représentées par (*) ($p < 0.05, n = 10$), celles observées entre parcelles sont représentées par une lettre ($p < 0.05, n = 20$).

Parcelle	Profondeur (cm)	C	N	C/N
P1	0-15	45.5a(*)	1.2	38.4
	15-30	43.2	1.1a	40.5
P10	0-15	45.4a(*)	1.1 (*)	40.1
	15-30	43.0	1.0ab	43.5
P4-8	0-15	39.9b	1.1	36.2 (*)
	15-30	40.8	0.9b	46.2
P5	0-15	44.9a	1.1 (*)	42.4 (*)
	15-30	43.0	0.8b	52.3

2.2.3.5. La biomasse microbienne

La biomasse moyenne de carbone (C) microbien du sol de Paracou est de 324 ± 156 mg/kg de sol. Celle de P5 (247 mg/kg) et celle de P1 (373 mg/kg) ne sont pas significativement différentes. Néanmoins, les différences entre les parcelles apparaissent significatives lorsque les deux horizons de sol 0-15 et 15-30 cm sont pris en compte. Dans un modèle qui intègre à la fois les facteurs « parcelle », « horizon » et l'interaction entre les deux, seuls les effets « parcelle » et « horizon », ressortent significatifs ($F = 15.5, p < 0.0001, n = 30$ et $F = 178.5, p < 0.0001, n = 30$, respectivement). Quel que soit l'horizon considéré, le sol de la parcelle 1 est significativement plus concentré en C microbien que celui de la parcelle 5 avec pour P1 et P5, 522 et 353 mg/kg de sol ($F = 9.7, p < 0.005, n = 15$) dans l'horizon 0-15 cm et 224 et 140 mg/kg de sol ($F = 5.9, p < 0.05, n = 15$) dans l'horizon 15-30

cm, respectivement (Figure II.3a)). La biomasse moyenne en N microbien est de 32 ± 14 mg/kg de sol et suit exactement la même tendance que la biomasse de C microbien. En effet, les différences des valeurs moyennes de N microbien des trois types de sol (et P1, P4-8 et P5) ne sont significatives que lorsque la profondeur de sol est considérée. Il existe des effets « parcelle » et « horizon » significatifs, mais pas d'interaction entre les deux ($F = 26.7$, $p < 0.0001$, $n = 30$ et $F = 242.7$, $p < 0.0001$, $n = 30$, respectivement). Quel que soit l'horizon considéré, le sol de P1 présente des teneurs en N microbien significativement plus fortes que celles du sol de P5, avec 51 et 34 mg/kg de sol ($F = 17.8$, $p < 0.0005$, $n = 15$) dans l'horizon 0-15 cm et 23 et 14 mg/kg de sol ($F = 9.2$, $p < 0.005$, $n = 15$) dans l'horizon 15-30 cm, respectivement (Figure II.3b)).

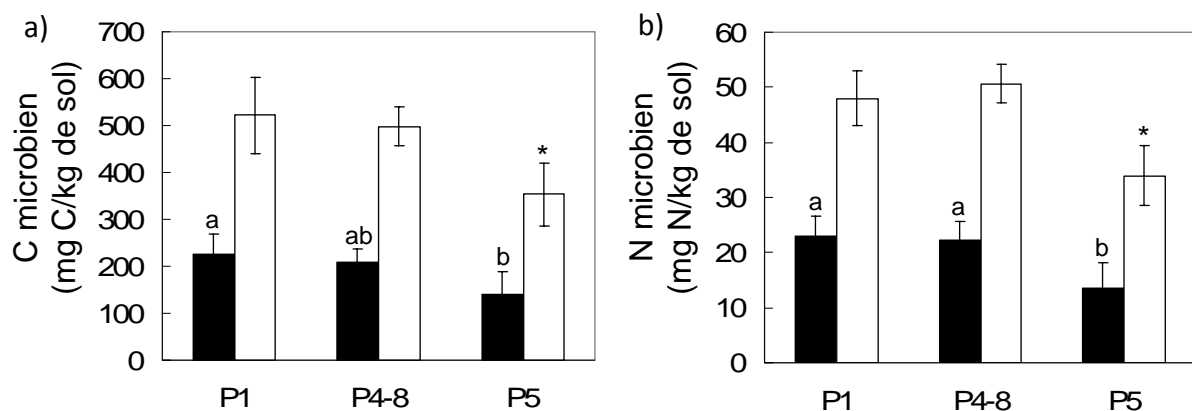


Figure II.3 : a) Teneurs en carbone et b) azote microbien dans les horizons 0-15 cm (barres blanches) et 15-30 cm (barres noires) des parcelles 1, 4-8 et 5 sur Guyaflux. Les concentrations significativement différentes entre les parcelles sont symbolisées par une étoile pour la profondeur 0-15 cm ($p < 0.005$, $n = 15$ pour C microbien et $p < 0.0005$, $n = 15$ pour N microbien) et par des lettres pour la profondeur 15-30 cm ($p < 0.05$, $n = 15$ pour C microbien et $p < 0.005$, $n = 15$ pour N microbien).

En revanche, les différences du rapport C/N microbien entre les trois types de sol sont peu marquées. En moyenne, le rapport C/N de 5.19 ± 0.45 varie significativement d'un facteur 1.1 entre P1 (5.58) et P4-8 (5.06) dans l'horizon 0-15 cm uniquement ($F = 5.5$, $p < 0.05$, $n = 15$).

Enfin, les biomasses de C et N microbiens sont significativement et négativement corrélées à la biomasse totale de racines dans la profondeur 0-30 cm de sol ($r_{\text{pearson}} = -0.60$ pour N et C, $p < 0.05$, $n = 15$). Aucune relation significative entre le C/N microbien et la biomasse totale de racines n'est constatée.

2.2.3.6. Relation Rsol / végétation

La biomasse de litière ramassée à la surface du sol met en évidence une variabilité intra-parcelle très

forte qui est positivement et significativement corrélée aux données de Rsol saisies cinq mois plus tôt au même endroit ($r_{\text{pearson}} = 0.61$, $p < 0,005$ et $n = 20$, Figure II.5b)). Aucune des relations entre Rsol et les quantités de racines n'est significative ($r_{\text{pearson}} = 0.20$, $p = 0,40$ et $n = 20$).

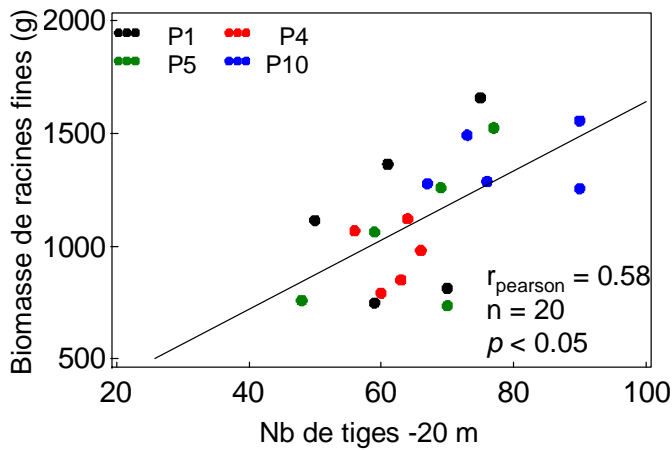


Figure II.4 : Corrélation entre la quantité totale de racines fines prélevée en avril 2006 entre 0 et 30 cm de profondeur et la densité d'arbres présents dans un périmètre de 20 m sur les parcelles 1, 4-8 (4), 5 et 10 sur Guyaflux. La significativité de la relation est déterminée par la valeur de r_{pearson} ainsi que la valeur de p ($n = 20$).

Il existe des relations positives et significatives entre la respiration du sol et la surface terrière des arbres présents dans un cercle de vingt mètres autour des points de mesure de flux ($r_{\text{pearson}} = 0.56$, $p < 0,05$ et $n = 20$ Figure II.5a)) ainsi qu'entre Rsol et la biomasse de litière ($r_{\text{pearson}} = 0.61$, $p < 0,005$ et $n = 20$ Figure II.5b)).

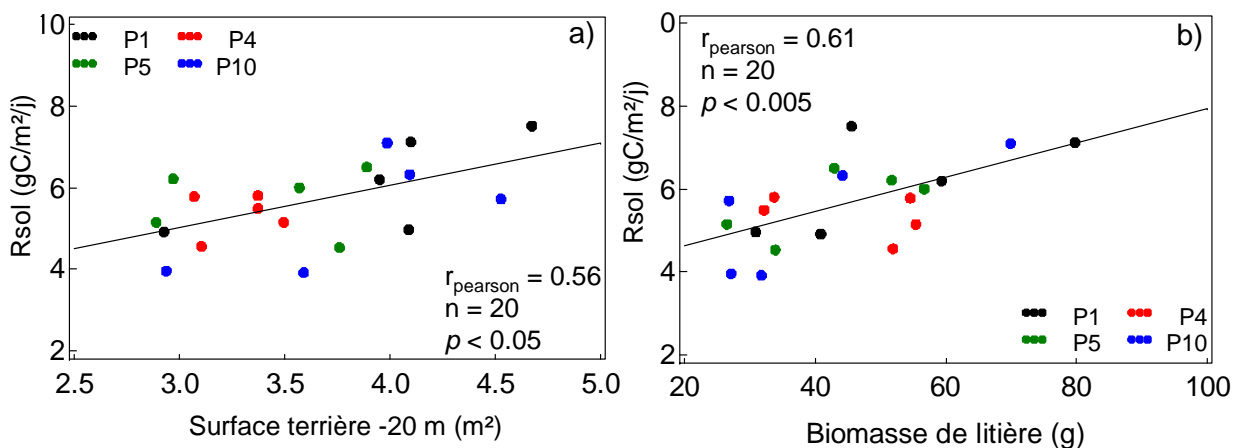


Figure II.5 : Corrélation entre la respiration du sol (Rsol) mesurée durant la petite saison des pluies 2005-2006 et a) la surface terrière des arbres présents dans un périmètre de 20 m autour et b) la biomasse de litière sur les parcelles 1, 4-8 (4), 5 et 10 sur Guyaflux. La significativité des relations est déterminée par la valeur de r_{pearson} et la valeur de p ($n = 20$).

2.2.4. Discussion

2.2.4.1. Relation sol / biomasse microbienne

Des études antérieures ont mis en évidence que sous un climat pour un sol donné, sa texture (proportions en argile, sable et limon) est un bon indicateur de ses conditions microclimatiques, conditions qui vont fortement influencer la disponibilité en nutriments, en eau et en oxygène ou la dynamique des racines (Cuevas & Medina 1986 ; 1988 ; Silver *et al.* 2000 ; McGroddy 2002). Dans la présente étude, nous avons remarqué l'opposition des sols à tendance argilo-sableuse et sablo-argileuse sur Guyaflux : le premier type a une plus grande proportion en éléments grossiers et une plus faible densité apparente, alors qu'il en va de l'inverse pour le second type. Ces caractéristiques pédologiques opposent significativement les sols de P10 et de P5. Dans une étude dont l'objectif est d'analyser les effets de la texture du sol sur les stocks de carbone et d'azote des sols d'une forêt tropicale, Silver *et al.* (2000) mettent en exergue un gradient de densité apparente compris entre 1.34 et 1.02 g/cm³. Dans la profondeur 0-10 cm, ce gradient sépare le sol riche en particules sableuses (80% de sable et 18% d'argile) du sol riche en particules argileuses (60% d'argile et 38% de sable). Une gamme de densités apparentes relativement large (1.49-1.25 g/cm³) est observée pour les sols peu contrastés que sont P5 (58% de sable et 18% d'argile) et P10 (33% d'argile et 27% de sable), dans la profondeur 0-15 cm. Par ailleurs, à ces différences de texture sont associées les différences de biomasse de C et N microbiens estimées sur le même site. Sur les quatre types de sol étudiés, la proportion en argile serait positivement corrélée aux teneurs en C et N microbiens. Les particules argileuses ont deux effets distincts sur la matière organique du sol. La première particularité est de créer une protection physique et chimique autour de la matière organique (Chapin *et al.* 2002). Dans les sols argileux, ces protections sont conditionnées par la formation du complexe argilo-humique, formation qui lie les charges négatives des argiles aux charges positives de la matière organique (groupes amines) ou favorise la liaison entre les cations polyvalents des argiles et les groupes carboxyles de la matière organique. Mais ces mécanismes qui tendent à ralentir les processus de décomposition ne concernent souvent que la matière organique ancienne dans le sol. La deuxième particularité (des particules fines) est de limiter les pertes des nutriments issus de la décomposition des litières fraîches par drainage. Cette caractéristique est d'autant plus marquée que le milieu est soumis à de nombreuses et intenses périodes de pluie. La fertilité du sol de meilleure qualité influence alors l'activité des microbes qui se nourrissent des nutriments disponibles. Ainsi, la biomasse microbienne dans notre site se trouve-t-elle positivement reliée à la proportion en particules argileuses et aux teneurs relativement élevées en C et N de P1 comparée au sol de P5.

Des réserves sont à émettre puisqu'il est difficile actuellement d'établir une analogie entre la masse

microbienne estimée (concentrations en C et N microbiens) et l'activité des microbes *in situ* en fonction de la nature du substrat, des conditions climatiques et du type de végétation dans le milieu.

2.2.4.2. Variabilité spatiale de la biomasse racinaire

La biomasse moyenne de racines (2925 g/m²) estimée dans la profondeur 0-30 cm des sols forestiers du dispositif de Paracou, est sensiblement plus faible que celle évaluée par d'autres auteurs dans d'autres forêts tropicales. En effet, Humbel (1978) évalue entre 3700 et 4600 g/m² la biomasse racinaire moyenne rencontrée dans la couche 0-20 cm de deux sols forestiers guyanais caractérisés par un drainage superficiel. Ces résultats apparaissent néanmoins plus proches de ceux de la présente étude lorsque la seconde couche de sol (20-40 cm, découpage issu de l'étude de Humbel 1978) est prise en compte. Dans ce dernier horizon les racines ont une densité égale à 1/5^{ème} de la biomasse racinaire comprise dans l'horizon 0 et 20 cm (Humbel 1978). Chauvel *et al.* (1987) estiment à 3400 g/m² la biomasse racinaire d'un sol forestier brésilien dans la profondeur 0-20 cm, puis Luizao *et al.* (1992) l'estiment à 4200 g/m² dans un site voisin et pour la même profondeur. La biomasse racinaire présente des variations temporelles dont l'importance change selon les caractéristiques climatiques et pédologiques du milieu. Luizao *et al.* (1992) observent, par exemple, que la masse totale de racines dans un même type de sol varie de 3500 à 5300 g/m² entre le mois le plus sec (octobre) et un des mois les plus humides (avril) avec environ 280 et 500 mm de pluie cumulée, respectivement. En conséquence, il est relativement difficile de comparer les résultats des différentes études. Aux variations liées à la période d'échantillonnage *in situ* et à la nature physicochimique du milieu, s'ajoute l'aspect méthodologique. Les techniques utilisées conduisent à des résultats différents d'une étude à l'autre. En effet, malgré la saison de prélèvement identique (saison humide dans les deux cas), Luizao *et al.* (1992) font état de résultats nettement plus élevés (pour $\varnothing < 1$ mm 1260 g/m² dans 0-20 cm) que ceux de la présente étude (pour $\varnothing < 2$ mm 830 g/m² dans 0-15 cm ou 1140 g/m² dans 0-30 cm). Cet écart peut s'expliquer non seulement par les choix des catégories des types racinaires et la méthode de tri mais aussi par le découpage du sol.

Malgré le fait que les deux parcelles 5 et 4-8 sur Guyaflux présentent approximativement la même densité d'arbres (≈ 250 ind. par parcelle de 0.50 ha) la masse des parties souterraines dans ces deux sites varie d'un facteur 1.8. Aussi, la végétation qui colonise la parcelle sur le sol à tendance sablo-argileuse (P5) semble-t-elle développer une biomasse racinaire plus abondante, dans l'horizon 0-30 cm, que celle qui occupe le sol de transition (intermédiaire dans notre gamme de sols, P4-8). L'importante biomasse racinaire observée dans le sol forestier sableux (P5 *versus* P10) peut être due à une faible disponibilité en nutriments. Dans les sols relativement pauvres, les végétaux sont en effet contraints d'élargir le périmètre d'expansion de leur système racinaire. En outre, la texture du sol à

forte proportion de particules grossières (quantité de sable plus élevée dans le sol de P5) peut influencer le développement des racines en i) créant un milieu relativement peu stable, ii) diminuant la résistance du matériau face à la croissance des racines et iii) privilégiant les situations de stress hydrique engendré par la faible rétention de l'eau (Nepstad *et al.* 1994). Aussi, ces contraintes environnementales sont-elles susceptibles d'orienter le développement des racines vers une répartition verticale plus dense et plus homogène dans le sol. A partir de ce constat, les sols de P5 de de P4-8, sites dans lesquels le profil racinaire met en évidence une masse quasi égale dans les deux couches de sol (0-15 et 15-30 cm), peuvent être regroupés. Inversement, dans les sols argileux de P1 et P10 l'enracinement est notablement plus superficiel. Les écarts observés entre sites, bien que non significatifs, laissent supposer que les dissimilitudes d'enracinement sont liées à des différences i) de fertilité des sols, ii) de structure physique des sols et / ou une action conjuguée.

De même, nous pouvons remarquer que 72% de la biomasse totale de racines fines sont contenus dans les 15 premiers centimètres de sol. Ce résultat est en accord avec la diminution rapide de racines fines (75 %, 0-20 cm dans le sol) observée par Yang *et al.* en 2004 (b). Russell *et al.* (2007) estiment aussi à 68% la proportion de racines fines dans l'horizon 0-15 cm, à 14% uniquement celle présente dans l'horizon 15-30 cm (Valverde-Barrantes *et al.* 2007) et pour les autres horizons à 18%. L'importance de la densité des racines en surface peut s'expliquer par la forte concentration en nutriments issus, dans des conditions favorables d'humidité du sol, de la décomposition des litières fraîches (Ford & Deans 1977). Oades (1995) évoque de son côté une diminution exponentielle des teneurs en carbone du sol avec la profondeur. Il semble donc que dans notre système, les sols plus riches en argile (P1 et 10, Tableau I.1 et Figure I.7, 1. 2. 3. d.) présentent une meilleure rétention des éléments (carbone, azote) à la surface pouvant agir sur la dispersion des racines fines des végétaux dans l'horizon 0-15 cm. Mais cette prolifération peut être limitée dans les horizons sous-jacents par l'apparition d'éléments grossiers (graviers et roches lithorelitiques²⁰). Sayer *et al.* (2006) montrent,

²⁰ Fragments de roche mère altérée, enrichis en fer et ayant gardé une structure plus ou moins conservée.

dans un travail récent réalisé au Panama, l'influence de la quantité de litière foliaire au sol sur le développement des racines, en surface et en profondeur.

2.2.4.3. Variabilité spatiale des litières de feuilles

Notre étude ne met pas en évidence de différence significative des quantités de litière à la surface du sol entre les parcelles. La valeur moyenne obtenue de 0.50 ± 0.05 kg/m² représente la moitié de celles citées dans le travail de synthèse de Vitousek (1984), dans lequel 11 articles constatent une quantité moyenne de 0.96 kg/m² de litière au sol. Le classement des parcelles en fonction de la quantité moyenne de litière à la surface du sol donne P1 > P4-8 > P5 > P10. Il met en évidence une plus grande variabilité spatiale dans les parcelles 1 et 10 que dans les parcelles 4-8 et 5. Cette hiérarchisation semble assez cohérente avec les données de production de litière (Section 1.2.4.) qui montrent que la parcelle 10 est relativement peu productive malgré une densité élevée de son peuplement.

2.2.4.4. Relation qualité chimique des racines fines / qualité chimique du sol

La texture du sol conditionne la circulation de l'eau et celle des nutriments. De cette texture dépend également la disponibilité en éléments (C, N, P) en particulier dans les sols fortement lessivés des milieux tropicaux (Silver *et al.* 2000). Aussi, dans les sols à tendance sableuse, les éléments sont-ils drainés et moins concentrés à la surface qu'en profondeur. Parallèlement, la comparaison des rapports respectifs carbone sur nutriments (*i.e.* C/N) du sol et des tissus végétaux, peut permettre d'estimer le contrôle potentiel de la dynamique des éléments à travers les réseaux trophiques (Vitousek *et al.* 1988). En forêt naturelle sur le site Guyaflux, dans l'horizon 0-15 cm le rapport C/N des racines fines du sol sablo-argileux est supérieur à celui du sol argilo-sableux. Ces résultats concordent avec ceux de l'étude de Silver *et al.* (2000) qui, en comparant différents types de sol brésiliens, montrent que le rapport C/N des racines fines est manifestement plus élevé dans un sol à tendance sableuse que dans un sol à tendance argileuse. Cette dernière étude réalisée entre 0 et 100 cm souligne que cette tendance est conservée en profondeur. Quant au rapport C/N du sol mesuré à la surface dans notre étude, il est à l'inverse bien plus élevé dans le sol argilo-sableux de P1 que dans celui sablo-argileux de P5. Une analyse comparative des deux milieux (P1 et P5) met en évidence que le cycle de nutriments dans le sol à tendance argileuse a le meilleur rendement dans la mesure où les racines fines, plus abondantes dans l'horizon 0-15 cm, assimilent efficacement les nutriments (N) issus des processus de la décomposition des litières fraîches (aériennes et souterraines). Cette efficacité détermine la qualité chimique des tissus racinaires des végétaux. Elle se mesure à partir du rapport C/N et dans notre étude classe donc P1 supérieur à P5. Toutefois, il serait intéressant de voir si cette tendance est la même pour d'autres nutriments tels que le phosphore qui est reconnu comme étant très limitant dans les sols tropicaux. Certaines études ont montré que les concentrations élevées en

nutriments, comme l'azote, dans les tissus des végétaux coïncident avec l'activité métabolique de l'organe considéré. Pregitzer *et al.* (1997 ; 1998) relie, en effet, la qualité biochimique des racines à leur activité respiratoire.

2.2.4.5. Relation R_{sol} / végétation

La valeur moyenne de la respiration du sol (5.61 gC/m²/j) estimée pendant la petite saison des pluies 2005-2006 est du même ordre de grandeur que celles mentionnées par d'autres auteurs en milieu tropical : Davidson *et al.* (2000) (5.49 gC/m²/j), Chambers *et al.* (2004) (3.94 gC/m²/j) et Epron *et al.* (2006) dans un site voisin (4.42 gC/m²/j). Les faibles écarts constatés entre notre valeur et celles des autres études, peuvent s'expliquer par les variations temporelles de R_{sol} dont les flux sont moindres en saison sèche (Chambers *et al.* 2004 ; Davidson *et al.* 2000 ; Bonal *et al.* 2008).

Les mesures de respiration du sol effectuées sur les quatre sites d'étude P1, P4-8, P5 et P10 ont mis en exergue le fait qu'en moyenne, les flux de CO₂ du sol sont les plus importants sur le sol à tendance argileuse (P1). Ces résultats ne convergent pas avec ceux de Silver *et al.* (2005) qui montrent qu'en moyenne, durant approximativement un an de mesures sur un site Brésilien, les flux augmentent avec la proportion en sable dans le sol.

Nos données révèlent que la variabilité spatiale de R_{sol} est la plus forte dans les deux parcelles à tendance argileuse (P1 et P10). La proportion en éléments grossiers dans ces sols crée une hétérogénéité spatiale plus ou moins grande. Elle peut influencer la capacité de rétention des éléments et de l'eau ainsi que la diffusivité des gaz en fonction de la saison. Les relations positives et significatives entre R_{sol} et la quantité de litière en surface ainsi que la surface terrière des arbres présents dans un périmètre de 20 m montrent l'influence forte de la biomasse ligneuse sur le fonctionnement du sol. En revanche, l'absence de relation entre R_{sol} et la biomasse racinaire induit le fait que nos résultats ne coïncident pas avec ceux de Epron *et al.* (2006) qui montrent, le long d'un gradient topographique d'un site voisin, l'influence de la biomasse racinaire sur les flux de CO₂ du sol. Cette influence citée dans d'autres études (Fang *et al.* 1998) concorde avec une estimation moyenne du flux respiratoire attribué aux racines vivantes de 50% de la respiration totale du sol (Ewel *et al.* 1987 ; Nakane *et al.* 1996 ; Epron *et al.* 1999). Dans la présente étude, l'absence de relation entre la masse racinaire (racines fines ou totale) et le flux de CO₂ peut provenir d'une modification de la masse racinaire (racines fines ou totale) liée au décalage temporel entre les mesures.

En conclusion, la variabilité intrasite de la composante racinaire et celle des flux constatées dans la présente étude sont associées à une diversité de processus métaboliques et physiologiques des systèmes racinaires (entre espèces) tels que les respirations de croissance et de maintenance des tissus, le turnover et la décomposition de la matière morte.

2.3. Variabilité spatiale de la production des racines fines

2.3.1. Introduction

Les racines fines constituent un important puits pour le carbone (C) issu des processus de la photosynthèse (Nadelhoffer & Raich 1992 ; Hendrick & Pregitzer 1996 ; Jackson *et al.* 1997). Bien qu'elles ne représentent que quelques pour-cents (\approx 5% en forêt tropicale humide, Deans *et al.* 1996) de la biomasse totale des arbres, la part de la production primaire produite sur une année qui leur est allouée, atteint 30% à 50% (Ruess *et al.* 1996 ; Vogt *et al.* 1996 ; Xiao *et al.* 2003). Dans les milieux forestiers, les deux particularités que sont la croissance rapide et le turnover élevé, font des racines fines l'une des composantes du cycle de C les plus actives (Silver *et al.* 2005). En conséquence, les racines fines peuvent avoir un rôle central dans le contexte général des réponses des forêts aux perturbations d'origine anthropique (*i.e.* modification d'affectation des terres). Orienter nos recherches sur la compréhension des différents mécanismes qui contrôlent le turnover des racines fines est capital si l'on veut pouvoir prédire les impacts des changements climatiques sur le cycle du carbone et des nutriments ou sur la croissance et la productivité des plantes (Eissenstat & Yanai 1997).

De nombreux facteurs environnementaux (exogènes) et physiologiques (endogènes) participent à la dynamique de la biomasse, de la croissance et de la décomposition des racines (Vogt *et al.* 1986 ; Jackson *et al.* 1990 ; Silver & Miya 2001). Parmi les facteurs exogènes, la température et la texture du sol sont les principaux. Il est établi que le sol sous-couvert forestier des milieux tropicaux n'enregistre pas de fortes variations saisonnières des températures. En revanche, la texture est connue pour être un bon indicateur de différenciation et d'analyse des conditions microclimatiques qui conditionnent le développement du système racinaire et la disponibilité en nutriments, eau et oxygène (Cuevas & Medina 1986, 1988 ; Silver *et al.* 2000 ; McGroddy 2002). A titre d'exemple, les sols sableux de certaines forêts tropicales humides montrent une plus forte biomasse de racines fines, une plus faible capacité de rétention d'eau, de plus faibles flux azotés ainsi qu'une plus grande disponibilité en phosphore comparés aux sols argileux (Silver *et al.* 2000).

Quant aux facteurs endogènes, ils prévalent chez les plantes à travers la relation bénéfice / coût. Le bénéfice d'un tissu végétal correspond à la quantité de ressources acquises par ce tissu tandis que le coût correspond aux ressources utilisées pour sa construction et sa maintenance (coût de construction, Bloom *et al.* 1985). De récents travaux ont ainsi mis en relief l'influence de la morphologie des racines sur leur coût de construction, les relations entre l'entretien des tissus et la croissance de même que les relations entre l'entretien des tissus et l'activité racinaire (Espeleta &

Donovan 2002). Ces aspects morphologiques et physiologiques conditionnent le turnover et par conséquent la dynamique du carbone dans le sol (Eissenstat *et al.* 2000 ; Comas *et al.* 2002). Certains auteurs ont montré qu'il pouvait être bénéfique aux plantes des milieux riches en nutriments (sol fertile) d'avoir un turnover racinaire élevé. Ce caractère présente alors l'avantage de renouveler rapidement le système racinaire en diminuant la durée de vie des racines, en augmentant l'efficacité des prélèvements de nutriments et en réduisant le coût d'entretien des tissus (Crick & Grime, 1987) et *vice versa* : les plantes poussant dans les milieux pauvres augmentent la durée de vie de leurs racines afin de limiter les pertes de nutriments (Ryser 1996). Le niveau de fertilité du milieu influence (disponibilité en N, P, S, Mg...) donc le turnover et la chimie des racines. Bien qu'il soit difficile d'établir une tendance claire entre le turnover des racines fines et leur composition physico-chimique, composition étroitement dépendante de la fertilité du substrat et variable dans le temps, il semblerait qu'aux racines fines coûteuses en C soit associé un turnover élevé (Janssens *et al.* 2002).

Différentes techniques d'estimation de la production racinaire sont actuellement employées. Les plus pratiquées sont : les carottes séquentielles de sol (Persson 1980 ; Makkonen & Helmisaari 2001 ; Ostonen *et al.* 2005), les carottes de recolonisation (Lukac *et al.* 2003 ; Ostonen *et al.* 2005), les rhizotrons (Flower-Ellis & Persson 1980 ; Vogt & Persson, 1991) et mini-rhizotrons (Hendrick & Pregitzer 1993 ; Majdi & Öhrvik 2004) et enfin l'approche du budget azoté (Nadelhoffer *et al.* 1985). La méthode des carottes de recolonisation, peu coûteuse, présente l'atout de donner une information directe lorsque le milieu est très productif (Majdi *et al.* 2005) tel que celui des écosystèmes forestiers tropicaux.

Le milieu tropical compte parmi les écosystèmes les moins bien renseignés en ce qui concerne la dynamique des racines fines. La rareté des données est en partie due aux difficultés de mesure et à la complexité des interactions sol / végétation. Qui plus est, rares sont les publications qui abordent simultanément la production, le turnover et le coût de construction des racines fines et ce pour plusieurs types de sol. L'objectif de la présente étude a résidé en l'estimation de la production de racines fines ($\varnothing < 2$ mm) dans deux types de sol d'une forêt naturelle tropicale et en l'évaluation du turnover et du coût de construction de cette production.

2.3.2. Matériels et méthodes

2.3.2.1. Estimation de la production de racines fines et de leur composition chimique

La production racinaire est une masse de racine rapportée à une surface pour une certaine période de temps. Cette variable peut être estimée par la méthode de carottes de recolonisation (Lund *et al.*

1970, Steen 1991). Les trois parcelles retenues étaient P10, P4-8 et P5 sur Guyaflux. Trois placeaux ont été délimités (2 × 3 m) dans chaque parcelle de façon à couvrir au mieux, à l'échelle de la parcelle, la variabilité spatiale liée à la végétation et au sol.

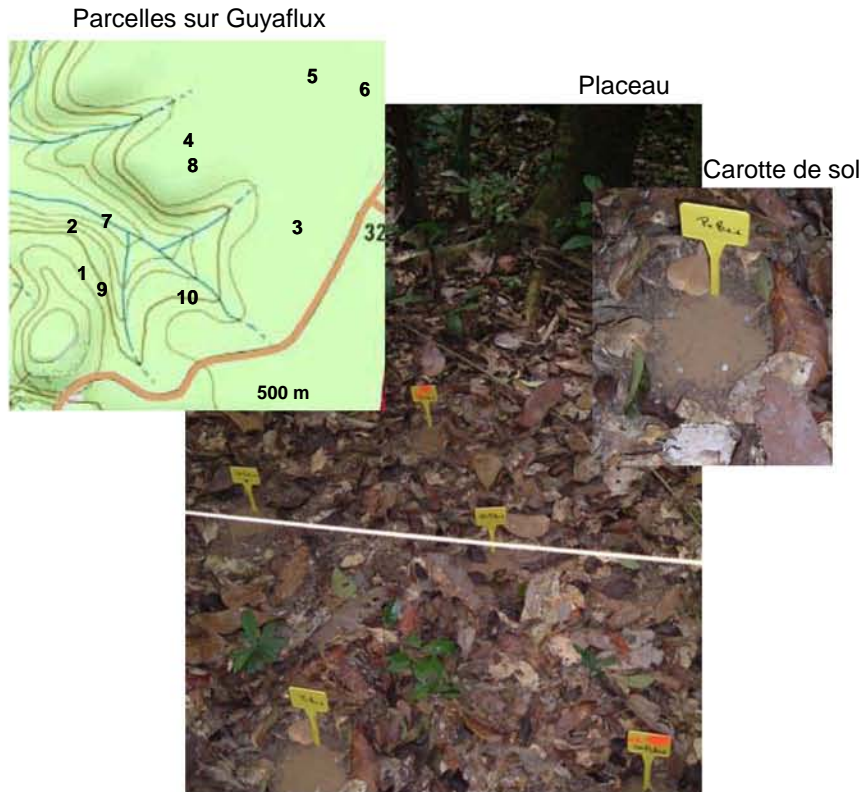


Figure II.6 : Localisation des carottes de recolonisation dans un placeau sur les parcelles 4-8, 5 et 10 sur Guyaflux.

Quinze carottes de sol ont été prélevées entre les 4 et 11 octobre 2006 dans chaque placeau (Figure II.6), à l'aide d'une tarière racinaire manuelle de 8 cm de diamètre sur 15 cm de profondeur (SDEC-France). Dans un premier temps, le sol issu de ces extractions a été pesé afin de réintroduire un sol tamisé sans racines et de même densité par carotte. Dans un deuxième temps, les biomasses racinaires issues de la phase de tamisage ont été triées selon trois classes de diamètre i) les racines fines $\varnothing < 2$ mm, ii) les racines moyennes $2 < \varnothing < 5$ mm et iii) les grosses racines $\varnothing > 5$ mm ; elles constituent la masse racinaire initiale.

Chaque carotte de sol frais a été tamisée à 6,3 mm puis à 1 mm. Le tri le plus fin a été effectué sous un filet d'eau et les plus petites racines ont été séparées des éléments minéraux, puis récupérées à l'aide d'une pince fine. La biomasse racinaire a été ensuite entièrement lavée, séchée (3 jours à l'étuve à 60°C) et pesée. Afin d'augmenter la précision de mesure de la masse sèche de racines (qui bien que précautionneusement rincées, conservent des impuretés) une mesure du taux de cendres a été réalisée à partir de broyats racinaires (broyeur à bille, Mixer Mill MM200, Retsch, Haan, Germany) par

calcination à 500°C durant 6 heures. Une partie des broyats a servi à déterminer les teneurs en azote et carbone (en %) à l'aide d'un analyseur élémentaire (CHN NA2000, ThermoFisher, Courtaboeuf, France). Les détails des analyses de composition biochimique du matériel végétal sont donnés dans la Section 2.2.2.2. Ce protocole est réitéré pour l'ensemble des carottes récoltées à chaque campagne de prélèvement.

Suite à l'installation des carottes de sol en octobre 2006, trois récoltes ont été réalisées en janvier et juillet 2007 et janvier 2008. Cinq carottes de sol par plateau ont été récupérées à chaque récolte. Trois parcelles ont été retenues sur la base de trois plateaux par parcelle et de cinq carottes par plateau soit 45 prélèvements effectués par période de récolte. La première récolte après trois mois a permis de définir un premier poids sec de racines (t_0) devant servir de correction. Les carottes de recolonisation créent, au cours de la première extraction, un traumatisme au niveau des racines coupées qui peut être compensé par un phénomène de réitération²¹ de la part de la végétation. Dans ce cas précis la production racinaire calculée n'est pas représentative d'une production racinaire moyenne propre au milieu. Les deux récoltes suivantes, espacées de six mois chacune (t_1-t_0 et t_2-t_1), permettent, quant à elles, d'estimer l'effet des variations saisonnières sur la production racinaire.

La production de racines fines est estimée à partir de l'incrément de la biomasse entre deux dates de prélèvement considérées, soit entre t_0 et t_1 ou entre t_1 et t_2 , rapportée au nombre de jours écoulés entre ces dates. En considérant le volume de la carotte, il est ensuite possible d'exprimer la production racinaire par unité de surface en $\text{g/m}^2/\text{j}$ puis en $\text{g/m}^2/\text{an}$.

2.3.2.2. Calcul du coût de construction des racines fines

Le coût de construction des racines est évalué à partir des teneurs en azote, carbone et cendres selon

²¹ Phénomène par lequel une racine termine sa croissance de manière soudaine et crée un certain nombre de racines de remplacement.

la formule de Vertregt & Penning de Vries 1987 ; modifiée par Poorter H. *et al.* (1994) :

$$CC = \left(-1.041 + 5.077 \times \left(\frac{\text{Carbone}}{(1000 - \text{cendre})} \right) \times \left(\frac{(1000 - \text{cendre})}{1000} \right) + \left(5.325 \times \frac{\text{Azote}}{1000} \right) \right) \quad (\text{II.3})$$

Où CC est le coût de construction d'un organe, exprimé en g de glucose/g de matière sèche produite, et carbone, azote et cendres, les teneurs respectives en carbone, azote et en éléments minéraux des masses sèches des racines, exprimées en mg/g.

2.3.2.3. Calcul du turnover des racines fines

Le turnover est estimé à partir de l'hypothèse d'un système à l'équilibre où la **production** racinaire ($\text{g/m}^2/\text{an}$) est égale à la **mortalité** racinaire. Le turnover est alors (Aerts *et al.* 1992 ; Burke & Raynal 1994) :

$$TR = \frac{NPPracinesfines}{Bracinesfines} \quad (\text{II.4})$$

Où TR le turnover des racines (an^{-1}), NPP la production primaire nette des racines fines exprimée en $\text{g/m}^2/\text{an}$ et B la biomasse initiale des racines fines exprimée en g/m^2 . La durée de vie moyenne des racines est alors l'inverse du turnover et est exprimée en année.

2.3.2.4. Analyses statistiques

Le traitement des données est effectué avec les logiciels Excel et SAS (version 9.1). Les effets des différents types de sol sur la biomasse racinaire initiale, la production des racines fines, le turnover et le coût de construction des racines fines sont testés par des analyses de variance (ANOVA) à un ou plusieurs facteurs. La comparaison de moyennes inter et intra parcelle est réalisée par des tests de Bonferroni. Dans le texte, les valeurs moyennes sont suivies de la valeur des écarts-types (moyenne \pm sd).

2.3.3. Résultats

2.3.3.1. La production des racines fines

La biomasse initiale totale de racines extraite lors de la mise en place des carottes de recolonisation est en moyenne de $1505 \pm 905 \text{ g/m}^2$ et varie significativement d'un minimum de $1150 \pm 168 \text{ g/m}^2$ dans la parcelle 5 à un maximum de 1720 ± 188 dans la parcelle 10 sur Guyaflux. En effet, le modèle

qui inclut les facteurs « parcelle » et « plateau » et une interaction entre les deux, met en évidence un effet « parcelle » ($F = 8.5, p < 0.0005, n = 135$) et une interaction ($F = 10.1, p < 0.0001, n = 135$) significatifs. Les variations de masse de racines fines présentent la même tendance que celle de la masse totale de racines à savoir un effet « parcelle » significatif ($F = 45.2, p < 0.0001, n = 135$, Figure II.7) qui oppose la biomasse de racines fines prélevée dans le sol de P5 ($654 \pm 168 \text{ g/m}^2$) à celle prélevée dans le sol de P10 ($911 \pm 256 \text{ g/m}^2$) ainsi qu'une interaction parcelle \times plateau significative ($F = 29.1, p < 0.0001, n = 135$).

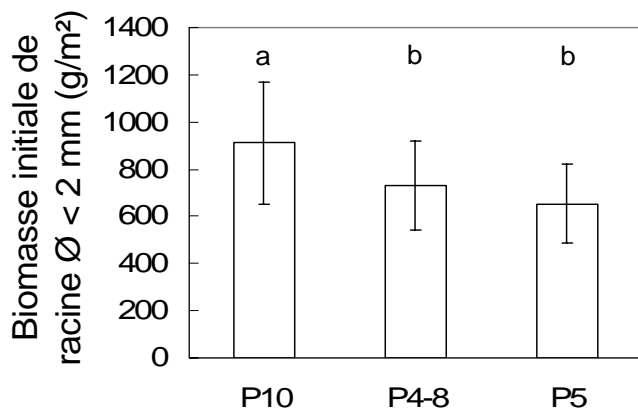


Figure II.7 : Comparaison des biomasses initiales de racines fines ($\varnothing < 2 \text{ mm}$) issues des carottes de sol réalisées entre le 4 et 11 octobre 2006, des parcelles 10, 4-8 et 5 sur Guyaflux. Les valeurs d'écart-type calculées sur les moyennes sont représentées par des barres verticales et les différences significatives entre les parcelles sont symbolisées par des lettres différentes ($F = 45.2, p < 0.0001, n = 135$).

La masse de racines fines recolonisatrices, dans le sol de P4-8, P5 et P10 change au cours du temps. De plus, cette variation temporelle n'est pas constante. En effet, en moyenne les quantités de racines fines récoltées dans le sol de 126 g/m^2 (après 3 mois), de 322 g/m^2 (après 15 mois) et de 428 g/m^2 (après 9 mois) sont significativement différentes. Un modèle qui inclut les facteurs « récolte », « parcelle » et une interaction entre les deux, révèle un effet significatif pour les trois (effet « récolte » $F = 84.3, p < .0001$; effet « parcelle » $F = 23.5, p < 0001$ et interaction $F = 5.8, p < .0005$ et $n = 135$). Cela souligne l'influence du type de sol sur la production racinaire en milieu forestier tropical.

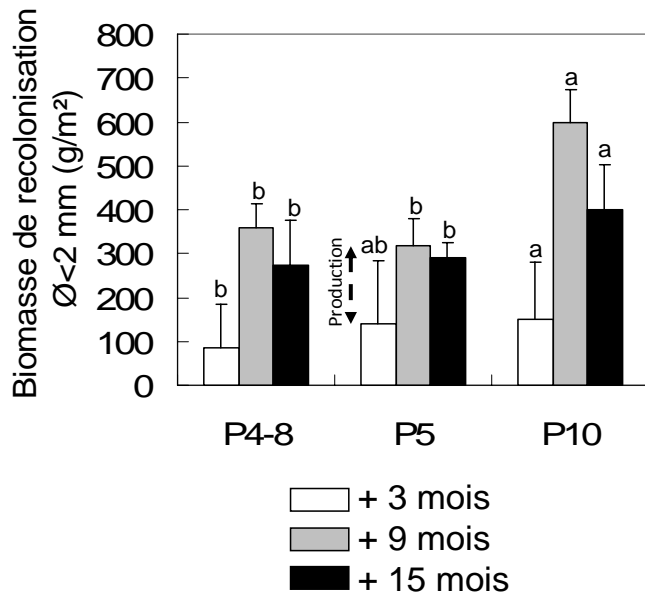


Figure II.8 : Comparaison des masses moyennes de racine ($\varnothing < 2$ mm) par parcelle en fonction de la récolte : après 3, 9 et 15 mois. Les différences entre les parcelles 4-8, 5 et 10 sur Guyaflux (pour une même récolte) sont symbolisées par des lettres différentes. La production est le delta des quantités entre 3 et 9 mois.

Les biomasses racinaires issues du premier prélèvement (+ 3 mois, janvier 2007, Figure II.8) montrent des différences significatives entre les parcelles ($F = 4.1$, $p < 0.05$ et $n = 45$), mais pas entre les plateaux ni même d'interaction plateau \times parcelle. La quantité de racines fines extraite du sol de P10 (151 g/m²) est plus grande que celle de P4-8 (86 g/m²). La masse de racines fines recolonisatrice issue de la deuxième récolte (+ 9 mois, juillet) du sol de P10 (599 g/m²) est significativement plus élevée que celle de P5 (319 g/m²). Pour cette même date, il existe un effet « parcelle » significatif ($F = 23.2$, $p < 0.0001$ et $n = 45$) et un effet « plateau » à peine significatif ($F = 3.3$, $p = 0.05$ et $n = 45$) mais pas d'interaction entre les deux. Enfin, dans la troisième récolte (+ 15 mois, janvier 2008) le sol de P10 est toujours celui qui compte la plus grande quantité de racines fines avec 401 g/m² tandis que le sol de P5 présente la plus faible biomasse avec 275 g/m², soit un facteur de 1.5. Une étude de la variance met en évidence des différences significatives entre les parcelles ($F = 6.9$, $p < 0.005$ et $n = 45$) et une interaction parcelle \times plateau ($F = 5.8$, $p < 0.005$ et $n = 45$).

La production racinaire moyenne, calculée comme la différence entre la masse racinaire après 9 mois et la masse racinaire après 3 mois (delta sur 6 mois, Figure II.8) par plateau et par parcelle, est de 605 ± 278 g/m²/an. La tendance observée est une production racinaire significativement plus élevée dans la parcelle 10 que dans la parcelle 5 avec respectivement 908 g/m²/an et 353 g/m²/an ($F = 9.7$, $p < 0.05$, $n = 3$). Le taux de mortalité élevé des racines fines entre 9 et 15 mois donne des valeurs de production plus faibles ou négatives telles que P5 (237 g/m²/an) > P4-8 (4 g/m²/an) > P10 (-95 g/m²/an).

2.3.3.2. Le coût de construction des racines fines

Les teneurs moyennes en azote des racines fines, sur les trois sites (P4-8, P5 et P10), présentent des variations temporelles qui différencient significativement la valeur issue de la troisième récolte (1.3%) de celle issue de la seconde récolte (1.17%, $F = 6.2$, $p < 0.005$, $n = 135$). En fonction du temps, il existe aussi des variations significatives des concentrations d'azote des racines fines entre les parcelles qui ne sont pas systématiques. La teneur en azote des racines récoltées en juillet 2007 (deuxième récolte) varie significativement entre P5 (1.28) et P4-8 (1.09%, $F = 4.8$, $p < 0.05$, $n = 45$). Enfin sur un même site, les différences significatives entre les récoltes ne sont visibles que pour les racines fines prélevées dans le sol de P4-8 ($F = 13.4$, $p < 0.0001$, $n = 45$, Figure II.9a)). La figure II.9 illustre les variations saisonnières des teneurs en carbone des racines fines des sols des parcelles 4-8, 5 et 10. Les teneurs moyennes en carbone des racines fines varient d'un minimum de 34.1% pour la deuxième récolte à un maximum de 39.3% pour la première récolte. Dans un modèle qui intègre les facteurs « récolte » et « parcelle » et une interaction entre les deux, seul l'effet « récolte » est significatif (1.1%, $F = 30.1$, $p < 0.0001$, $n = 135$). Les faibles écarts observés entre les racines des différentes parcelles sont significatifs uniquement pour les biomasses issues de la troisième récolte (38.4% dans P4-8 et 36.4% dans P10, $F = 3.6$, $p < 0.05$, $n = 45$).

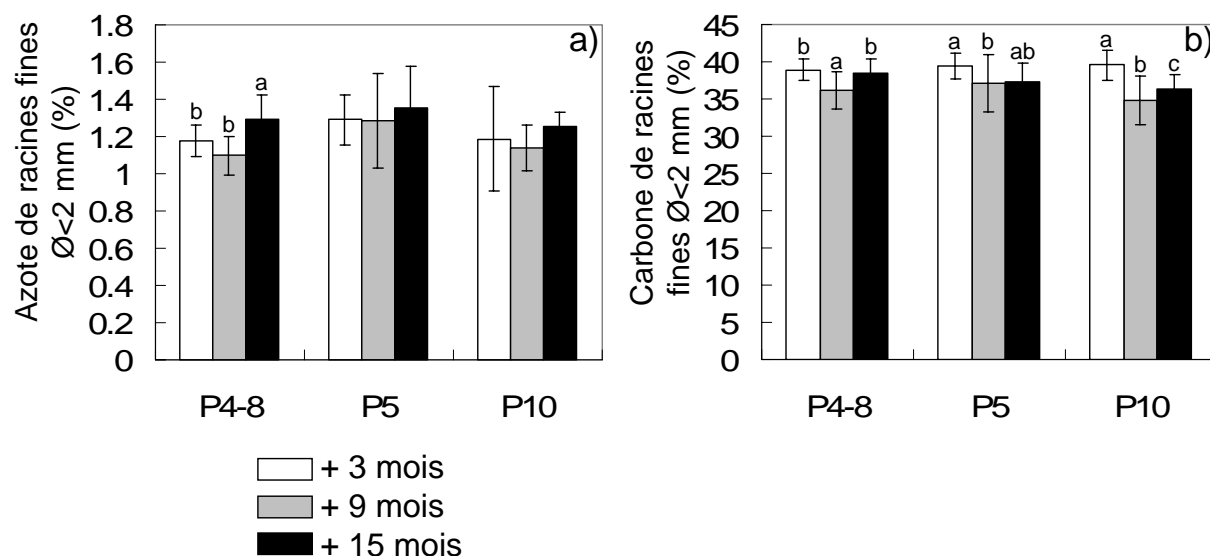


Figure II.9 : Variations temporelles (après 3, 9 et 15 mois) des teneurs en a) azote et b) carbone des racines fines prélevées dans les sols des parcelles 4-8, 5 et 10 sur Guyaflux. Les différences entre les récoltes dans chaque type de sol sont représentées par des lettres différentes ou rien si non significatif et les valeurs d'écart-type sur les moyennes par des barres verticales ($n = 15$).

Le calcul du coût de construction (CC) des racines fines dépend de la composition biochimique de celles-ci et en particulier de leur proportion en azote, carbone et cendres. Ces valeurs du CC des

racines issues des sols des parcelles 4-8, 5 et 10 sur Guyaflux, apparaissent peu diversifiées et ont une valeur moyenne pour la seconde récolte (juillet 2007) de l'ordre de 1.17 ± 0.03 g glucose/g_{MS}. Le CC est sensiblement plus faible pour les racines du sol de P10 que celles du sol de P5 avec 1.15 ± 0.11 à 1.21 ± 0.13 g glucose/g_{MS}, respectivement (soit 5 % de différence, Tableau II.4). Ces valeurs moyennes par parcelle sont relativement constantes au cours du temps avec une différence de 4% maximum pour les racines de P4-8.

2.3.3.3. Le turnover des racines fines

L'estimation moyenne du turnover des racines fines est de 0.84 an^{-1} , elle varie d'un minimum de 0.59 an^{-1} pour les racines fines du sol de P5 à un maximum de 1.12 an^{-1} pour celles du sol de P10 (Tableau II.4). Le calcul de la production de carbone (C) repose sur les estimations des proportions de C des masses sèches de racines fines, proportions moyennes par plateau et par récolte.

Tableau II.4 : Valeurs de turnover, production et coût de construction des racines fines ($\varnothing < 2 \text{ mm}$) de l'horizon 0-15 cm du sol des parcelles 10, 4-8 et 5 sur Guyaflux. Les différences significatives entre les parcelles sont symbolisées par des lettres différentes (n = 3).

Parcelle	Profondeur (cm)	Turnover des racines fines (an^{-1})	Production (g C/m ² /an)	Coût de construction (g glucose/g _{MS})
P10	0-15	1.12	317a	1.15
P4-8	0-15	0.82	201ab	1.16
P5	0-15	0.59	131b	1.21

La tendance des variations des valeurs de turnover des racines fines estimées classent les parcelles selon l'ordre : P5 < P4-8 < P10, ordre qui est conservé pour les valeurs de CC des racines. Le turnover des racines augmente lorsque le coût de construction de ces dernières diminue.

2.3.4. Discussion

Bien que la technique des carottes de recolonisation soit simple et relativement bien adaptée à ce type de forêt (Neill *et al.* 1992) la distinction *in situ* des effets liés au climat et / ou à la nature du sol reste difficilement réalisable. Cette méthode de mesure directe compte quatre inconvénients majeurs. La production et la mortalité des racines ne sont pas observées en temps réel. La production d'un grand nombre de racines résulte des dommages issus des coupes lors de l'installation des carottes. La structure et la disponibilité en nutriments dans les carottes sont modifiées. Enfin, comme pour la méthode des carottes séquentielles, la compétition entre individus lors de la croissance et de la mort des racines pendant les intervalles de recolonisation, n'est pas mesurable (Majdi *et al.* 2005).

Par ailleurs, les nombreuses possibilités de calcul de la production des racines : méthode de maximum-minimum, de matrice de décision, du modèle des flux et du modèle de décomposition, rendent difficiles les comparaisons entre études. Une remarque essentielle au cours de ce travail porte sur l'absence de différenciation des types racinaires. Les racines vivantes et mortes qui révèlent des critères très subjectifs (Trumbore *et al.* 2006) peuvent fortement surestimer la production racinaire. Ceci est d'autant plus vrai que le milieu (tropical) est hautement dynamique (durée de racines < 1 an).

Que ce soit en moyenne ou en fonction du type de sol, la biomasse racinaire des carottes de recolonisation diffère de celle des excavations racinaires étudiées précédemment (Section 2.2.3.). Plusieurs études ont mis en relief les variations saisonnières de la biomasse racinaire dans différents types d'écosystème (Delitti *et al.* 2001 ; Fukuzawa *et al.* 2007 ; Green *et al.* 2005). Cette variabilité est principalement due aux changements de température et d'humidité du sol (Fukuzawa *et al.* 2007 ; Thongo M'bou *et al.* 2008 ; Section 3.3. de la présente thèse). Malgré une méthodologie différente, les masses de racines fines récoltées durant la grande saison des pluies (Section 2.2.3.) sont plus importantes que la masse initiale obtenue durant la saison sèche. Les facteurs climatiques peuvent agir sur la mortalité (*i.e.* action des précipitations, Green *et al.* 2005) et / ou sur la production (*i.e.* action de la température, Fukuzawa *et al.* 2007) des racines fines et modifier ainsi leur masse. Les travaux de Sanford (1989), Cavelier *et al.* (1999) et Green *et al.* (2005) en milieu tropical évoquent une diminution de la biomasse de racines fines due à une faible disponibilité en eau, et en nutriments dans le sol et une forte résistance du substrat face à la croissance des racines.

La production des racines fines a déjà été estimée par plusieurs auteurs en milieu tropical (Tableau II.5). La comparaison des résultats n'est cependant pas toujours aisée car ceux-ci proviennent d'études dont les méthodes, la durée et la saison des mesures diffèrent. Dans notre étude, la production des racines fines est l'augmentation de la masse de racines entre trois et neuf mois. Elle a été calculée sur la période qui inclut la petite saison sèche et la majeure partie de la grande saison des pluies. Comparés à deux autres études démontrant l'effet du type de sol sur la production des racines fines, nos résultats (353-908 g/m²/an entre t₀ et t₁) apparaissent comparables à ceux de Metcalfe *et al.* (300-700 g/m²/an, 2008) mais bien plus élevés que ceux de Silver *et al.* (149-204 g/m²/an, 2005). Néanmoins, notre analyse ne repose que sur un point de mesure. La production racinaire calculée pendant les six premiers mois de l'année 2007, la période la plus humide dans une année climatique, peut être fortement biaisée par les saisons concernées. Nos mesures qui portent sur la production des racines fines sont en moyenne plus faibles que celles calculées par Roderstein *et al.* (510 à 2080 g/m²/an, 2005) et Priess *et al.* (990 g/m²/an, 1999). Ces deux dernières valeurs proviennent de forêts

tropicales de montagne dans l'ouest de l'Amazonie, régions dont les sols sont extrêmement pauvres, mais dont les productions de racines fines sont parmi les plus élevées.

Tableau II.5 : Synthèse bibliographique de 7 études traitant de la production de racines fines en forêt tropicale obtenue à partir de différentes méthodes. Les différences significatives entre sites pour la présente étude sont symbolisées par des lettres différentes.

Lieu	Diamètre ²²	Production de racines fines ²³	Horizon de sol ²⁴	Méthode (nombre de mois)	Références
Venezuela, San Carlos de Rio Negro	Tous	210 ± 30 (17)	40	Excavation (20)	[Jordan et Escalante 1980]
Venezuela, San Carlos de Rio Negro	< 4	1117 (9)	10	Carottes de recolonisation (4)	[Cuevas et Medina 1988]
Venezuela, San Carlos de Rio Negro	< 2	190 ± 20 (28)	10	Carottes de recolonisation (6)	[Sanford 1990]
Panama, Barro Colorado	< 2	352 (5)	25	Carottes de recolonisation (2)	[Cavelier <i>et al.</i> 1999]
Brésil, Santarem	< 2		10	Carottes séquentielles (1), modèle de flux compartimentés	[Silver <i>et al.</i> 2005]
Sol argileux (1 ^{ère} année)		204 ± 22 (9)			
Sol sableux (1 ^{ère} année)		254 ± 72 (9)			
Sol argileux (2 ^{ème} année)		157 ± 22 (15)			
Sol sableux (2 ^{ème} année)		149 ± 54 (9)			
Brésil, Para State	Tous	370 ± 20 (16)	30	Carottes de recolonisation (3)	[Metcalf <i>et al.</i> 2007a]

²² Diamètre des racines en mm.

²³ Production de racines fines moyenne (± valeur d'écart type (n)) exprimée en g/m²/an.

²⁴ Profondeur exprimée en cm.

2.3. Variabilité spatiale de la production des racines fines

Colombie, Porce ²⁵		15	Carottes de recolonisation (6)	[Sierra <i>et al.</i> 2007]
Pour le 1 ^{er} intervalle	242 ± 124			
Pour le 2 ^{ème} intervalle	438 ± 104			
Brésil, Para State	< 5	30	Carottes de recolonisation (3)	[Metcalf <i>et al.</i> 2008]
Sol sableux	400 (16)			
Sol sec	300 (16)			
Sol argileux	400 (16)			
Sol fertile	700 (16)			
Guyane française, Paracou	< 2	15	Carottes de recolonisation (6)	Cette étude
Sol argileux (P10)	908 ± 203 (15)a			
Sol de transition (P4-8)	554 ± 156 (15)ab			
Sol sableux (P5)	353 ± 88 (15)b			

La production de racines est soumise à l'action conjuguée des facteurs endogènes et exogènes au système racinaire. Parmi les facteurs endogènes, la nature des composants biochimiques qui structurent les tissus accroît ou ralentit la croissance des racines des végétaux. Pour estimer ce que coûte cette croissance à la plante, nous avons déterminé le coût de construction (CC) qui représente le coût de biosynthèse de tous les constituants (lipides, protéines, lignines, phénols, acides organiques et sucres structuraux et non structuraux) des racines fines. D'après notre étude la valeur de CC des racines prélevées dans les différents types de sol varie peu (5%). Ce constat est également fait par Poorter (1997) qui, malgré une large gamme de compositions chimiques de différents organes (tiges,

²⁵ Production de racines fines recalculée à partir des résultats exprimés en gC/ha/an (teneur en C correspond à 50% du poids de la biomasse sèche).

feuilles et racines) de 24 espèces de plantes, ne note pas ou note peu de variation de CC, une variation qui dépasse rarement 10 % (Poorter 1997 ; Martinez *et al.* 2002 ; Roumet *et al.* 2006). Quant aux différences entre sites, il semble que les végétaux présents sur le sol le plus argileux aient des racines fines sensiblement moins coûteuses (1.15 g glucose/g_{MS}, P10) que celles des végétaux installés sur le sol le plus sableux (1.21 g glucose/g_{MS}, P5). Cette observation est néanmoins nuancée par des concentrations en azote et en carbone variables au cours du temps. Les dosages en azote effectués précédemment (Section 2.2.3.4.) ont montré que les racines issues de P10 étaient plus riches que celles issues de P5 tandis que ceux de la présente étude mettent l'accent sur une tendance inverse. A cette variabilité temporelle s'ajoute une forte variabilité spatiale des compositions biochimiques et des valeurs de CC des racines fines à l'échelle de la parcelle.

A une augmentation des teneurs en azote dans les tissus des végétaux est associée un accroissement de CC (McDermitt & Loomis 1981). Hendrick *et al.* (1993) émettent l'hypothèse que le turnover des racines fines croît lorsque les teneurs en azote dans les racines augmentent. Le turnover des racines fines, ratio de la production des racines sur la moyenne de la biomasse annuelle, varie proportionnellement à la production des racines fines calculée grâce aux carottes de recolonisation (Burke & Raynal 1994). La biomasse prélevée après quinze mois, plus faible que celle prélevée après neuf mois montre que le turnover des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) sur Paracou est, dans l'ensemble, élevé. En moyenne, notre résultat de (0.84 an^{-1}) est très proche de celui calculé par Gill *et al.* en 2000 (0.80 an^{-1}). Dans leur synthèse, Gill *et al.* calculent le turnover à partir des données de taux de renouvellement des racines ($\varnothing < 5$ mm) issues de 190 publications de travaux réalisés de par le monde (forêt, prairie, tundra et zone humide des milieux tempérés, tropicaux et boréaux). A l'échelle des écosystèmes, le turnover des racines croît lorsque le rapport entre les deux facteurs climatiques, précipitations et températures, augmente. De cette synthèse, relative à des études réalisées en forêt tropicale, il découle une très grande variabilité des valeurs de turnover des racines ($\varnothing < 2$ mm) comprise entre 0.59 an^{-1} et 2.38 an^{-1} (Cuevas & Medina 1988 ; Cuevas *et al.* 1991 ; Schroth & Zech 1995). Ces mêmes écosystèmes souffrent d'une carence notable d'informations.

Les facteurs édaphiques, *e.g.* disponibilité en nutriments, acidité du sol, contenu en eau du sol et la température du sol ont une forte influence sur le turnover des racines fines. A l'échelle du site atelier Guyaflux, notre étude montre que le turnover des racines fines qui varie d'un facteur 1.9 entre la texture sablo-argileuse (P5) et celle argilo-sableuse (P10) augmente avec les proportions en argile dans l'horizon 0-15 cm. Cette tendance trouve une équivalence dans les résultats de Silver *et al.* (2005) qui estiment, dans différents sols forestiers brésiliens, à 0.59 an^{-1} et 0.71 an^{-1} les valeurs respectives de turnover des racines ($\varnothing < 2$ mm) des sols à texture sableuse et argileuse. Certaines études ont aussi mis en évidence que la durée de vie des racines fines est positivement corrélée à la

fertilité du milieu puisque le coût de construction est faible en raison d'un faible coût de maintenance des tissus végétaux (Eissenstat *et al.* 2000 ; King *et al.* 2002). Nos résultats montrent de la même manière que la durée de vie des racines fines dont le coût de construction est le plus faible, apparaît sensiblement plus courte dans le sol de P10 que dans celui de P5, ce qui suggère une disponibilité en nutriments potentiellement plus élevée dans le sol argilo-sableux que celui sablo-argileux. En outre, les études de Pregitzer *et al.* (1993) et Hendrick & Pregitzer (1996) soulignent un effet positif de l'humidité du sol sur la durée de vie des racines. Mais cette dernière relation fait l'objet de controverses car d'autres auteurs rapportent un turnover racinaire plus élevé dans les sols à microporosités humides (Joslin *et al.* 2000 ; Muñoz & Beer 2001 ; Jones *et al.* 2003)

En conclusion, cette étude fait valoir une variabilité spatiale importante de la production racinaire entre les différents types de sol du dispositif de Paracou. Néanmoins, si nous considérons les deux caractères racinaires examinés, nous pouvons affirmer que si le turnover des racines fines présente une forte variabilité entre les parcelles (facteur 1.8 entre les parcelles 5 et 10), le coût de construction des racines fines est au contraire relativement constant d'un type de sol à un autre. La tendance observée est une durée de vie des racines fines au coût de biosynthèse moins élevée, plus courte dans le sol argilo-sableux que dans celui sablo-argileux. Il serait intéressant de consolider cette tendance à l'échelle tropicale mais plusieurs travaux font état de la rareté des informations disponibles sur la dynamique et les traits de la composante racinaire (biomasse de racines, composition chimique, production, turnover et coût de construction des racines) d'une manière générale, et sur les milieux tropicaux en particulier (Poorter 1997 ; Clark *et al.* 2001 ; Roumet *et al.* 2006).

2.4. Variabilité spatiale de la respiration du sol

2.4.1. Introduction

Les émissions de CO₂ provenant du sol (Rsol) comptent parmi les principales composantes de la respiration totale des écosystèmes. Dans la plupart de ces derniers, Rsol domine (Law *et al.* 1999 ; Bolstad *et al.* 2004 ; Borken *et al.* 2006 ; Euskirchen *et al.* 2006). En conséquence, dans le cadre des changements globaux une faible modification de ce flux peut accroître les pertes nettes de carbone (C) vers l'atmosphère (Knorr *et al.* 2005 ; Powlson 2005) et avoir un impact considérable sur le bilan de C à l'échelle de la planète. Une simple altération des processus du sol peut impacter la variation de la production nette des écosystèmes (Medlyn *et al.* 2000 ; Wan *et al.* 2005). Il est alors crucial d'avoir une bonne connaissance des flux de CO₂ provenant du sol à différents niveaux de résolution afin de réduire les incertitudes relatives à la quantification du C qui y est séquestré.

La respiration du sol est en général la moyenne temporelle mesurée sur le sol d'un plateau d'une parcelle d'un écosystème précis. Les mesures alors effectuées gommement la résultante de la relation qui lie Rsol aux conditions pédoclimatiques du plateau et de la parcelle. Il est désormais possible d'estimer mais aussi de modéliser le taux annuel de Rsol. Très souvent, les relations empiriques sont utilisées pour examiner les variations temporelles de Rsol (Vanhala 2002 ; Savage & Davidson 2003 ; Martin & Bolstad, 2005). Mais l'utilisation de ces dernières, à des fins de quantification de la variabilité spatiale de Rsol est beaucoup plus rare puisque, quelle que soit l'échelle spatiale étudiée, peu de ces modèles incluent les mécanismes qui contrôlent l'hétérogénéité spatiale des processus.

Rsol est une variable intégrative des processus du sol. Elle est étroitement dépendante de l'activité des micro-organismes décomposeurs de la matière organique (respiration hétérotrophe), de la respiration des racines des végétaux et de la rhizosphère (racines + micro-organismes) associée (respiration autotrophe) et dans une moindre mesure de l'oxydation chimique de composés organiques (Burton & Beauchamps 1994). Elle varie significativement dans le temps et l'espace en fonction des modifications des propriétés physiques, chimiques et biologiques du milieu (Xu & Qi 2001). Les variations temporelles de Rsol associées aux fluctuations de la température et de l'humidité du sol, ont été étudiées dans divers écosystèmes de par le monde (Hibbard *et al.* 2005). Dans les régions tropicales, l'humidité qui peut être fortement limitante durant la saison sèche, est le facteur dont l'influence prévaut sur celle de la température (Davidson *et al.* 2000 ; Hashimoto *et al.* 2004). Aucune tendance n'est cependant clairement définie lorsque les deux facteurs humidité et température présentent des conditions favorables toute l'année (Medina *et al.* 1980).

Par ailleurs les informations concernant la variabilité spatiale de la respiration du sol sont nettement moins nombreuses, bien que tout aussi importantes pour estimer les flux de CO₂ à l'échelle de la parcelle et de la région.

De nombreux facteurs peuvent modifier spatialement R_{sol}, tels que des conditions différentes du taux d'humidité, teneurs en carbone, biomasse microbienne et répartition du système racinaire (Xu & Qi 2001). Une étude antérieure a montré que sous un même couvert forestier, la température du sol change peu à l'échelle de la dizaine de mètres. Pourtant à cette même échelle l'humidité ainsi que la composition du sol (biomasse racinaire, quantité d'éléments grossiers, densité apparente, biomasse de litière) peuvent considérablement varier (Martin & Bolstad 2005). D'autres études supposent qu'une variation de la répartition de la faune du sol (termites, vers de terre...) qui constitue une source de CO₂, contribue à augmenter l'hétérogénéité spatiale de R_{sol} (Khalil *et al.* 1990 ; Stoyan *et al.* 2000 ; Risch *et al.* 2005). Malgré cela, les deux facteurs essentiels de la variabilité spatiale de la respiration totale du sol semblent provenir des racines et de la litière (Li *et al.* 2004). Les traits des espèces ligneuses tels que la qualité chimique des feuilles, du bois et des racines, la phénologie de croissance des organes ou de production de litière et le turnover des organes (...), représentent une importante source de variation à la surface du sol capable d'en altérer les propriétés (Monokrousos *et al.* 2004). Une récente étude, réalisée dans une plantation tropicale, a mis en évidence à travers une analyse comparative de 16 espèces ligneuses plantées en monoculture, l'influence des quantités et qualités des litières ainsi que la conjugaison des deux sur la chimie du sol et R_{sol} (Bréchet *et al.* 2009). Une étroite relation a également été remarquée entre R_{sol} observée sous chaque espèce d'arbre et leur surface terrière.

A l'échelle du mètre carré et en supprimant l'effet temporel, la complexité du déterminisme de la variabilité spatiale de R_{sol} réside dans la compréhension des interactions entre la diversité des espèces animales, végétales et des conditions pédoclimatiques du sol.

Dans la présente étude, pour pallier le biais généré par les variations temporelles, nous nous sommes attachés à limiter à une semaine les mesures de R_{sol}. Afin d'éclaircir l'impact de l'importance de la taille des arbres (*i.e.* surface terrière) sur les flux de CO₂ mesurés au niveau du sol d'une parcelle de forêt naturelle tropicale d'un hectare, deux approches ont été envisagées. La première approche, de nature corrélative, a consisté à modéliser la zone d'influence de la biomasse aérienne et souterraine d'un arbre. Plusieurs formes de zone d'influence ont été testées et caractérisées par un indice de contribution locale « Ic » ; les relations entre « Ic » et les mesures de R_{sol} ont ensuite été analysées. La seconde, de nature statistique, a consisté à analyser *in situ* sur la parcelle d'étude l'hétérogénéité

spatiale de la répartition des arbres et des valeurs de flux mesurées. La géostatistique a permis en l'occurrence de répondre à la question du phénomène d'auto-corrélation des données de circonférence et de flux, relatif à la structuration spatiale.

2.4.2. Matériels et méthodes

2.4.2.1. Dispositif expérimental et mesures

La variabilité spatiale de la respiration du sol a été estimée grâce à un dispositif d'échantillonnage qui consistait en 25 placeaux circulaires de 10 m de diamètre disposés dans la plus grande parcelle du site atelier Guyaflux. Le choix s'est donc arrêté sur les deux parcelles voisines 4 et 8. Les placeaux ont été choisis de manière à couvrir toute la gamme de surface terrière (un algorithme permet de choisir la meilleure combinaison parmi tous les placeaux possibles, Tableau II.6). Pour résoudre le problème de l'effet de bordure des parcelles, des mesures de diamètre des arbres présents dans un périmètre d'environ 20 m autour des placeaux ont été réalisées les 3 et 10 mai 2007, mesures qui expliquent l'aspect non rectangulaire de la parcelle 4-8 (Figure II.10).

Tableau II.6 : Gamme de variations et valeur moyenne de la surface terrière (m²/ha) des 25 placeaux de respiration du sol sur la parcelle 4-8 sur Guyaflux.

Variable	n	Moyenne	Gamme	
			Minimum	Maximum
Surface terrière (m ² /ha)	25	43.3	0	156.8

Chacun de ces placeaux a été matérialisé par l'agencement sur le sol de 13 embases séparées les unes des autres de 2.25 m, comme l'illustre la figure II.10.

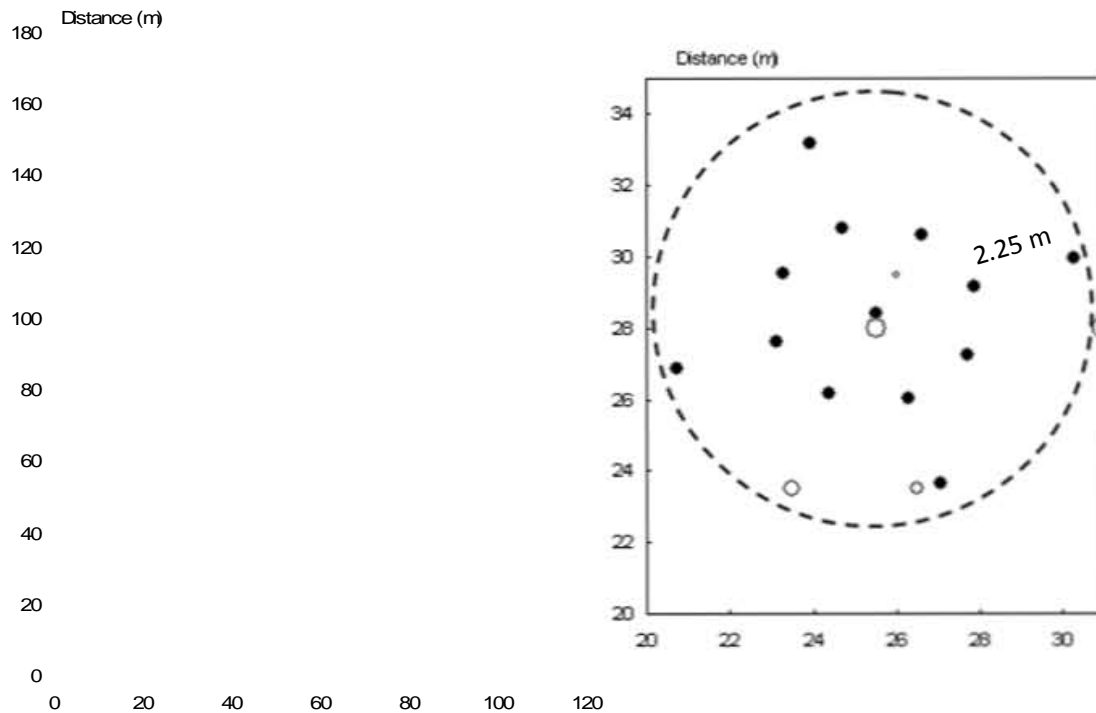


Figure II.10 : Schéma de gauche : répartition des arbres (cercles blancs) et des placeaux mis en place pour la caractérisation de la respiration du sol (cercles noirs) sur la parcelle 4-8 sur Guyaflux. Chaque cercle noir symbolise 13 embases disposées en forme de flocon comme l'illustre le schéma de droite (points noirs). Cette étude compte 25 cercles c'est à dire 325 points de mesure.

2.4.2.2. Mesures de la respiration du sol

Le principe de mesure de la respiration du sol (R_{sol}) est identique à celui détaillé dans la section 2.2.2.1. à l'exception près du temps de mesure qui est de 250 secondes, temps au bout duquel tous les flux de CO_2 du sol sont stabilisés.

Le choix de la période de mesures pour estimer la variabilité spatiale de R_{sol} , repose sur les résultats issus du projet SAMERESO (décrit dans le Chapitre IV du présent manuscrit) qui montrent que deux périodes dans l'année sont caractérisées par des valeurs élevées de flux. Il s'agit des périodes de transition saisonnière (1) entre la fin de la grande saison des pluies et le début de la grande saison sèche (début août) et (2) entre la fin de la grande saison sèche et le début de la petite saison des pluies (fin octobre). La campagne de mesures s'est donc déroulée entre la fin de la grande saison des pluies et le début de la grande saison sèche (entre le 28/07/06 et le 04/08/06). Afin de limiter le biais d'échantillonnage lié à la variabilité nyctémérale de la respiration, toutes les mesures ont été réalisées dans une même tranche horaire (*i.e.* 9h30-18h), tout de même suffisamment large pour

permettre d'effectuer l'ensemble des mesures en un minimum de jours (*i.e.* 7). A noter que les mesures ont été interrompues pendant les heures qui suivirent les grosses pluies de cette période.

2.4.2.3. Principes d'analyse

Analyses statistiques

Le traitement des données est effectué avec les logiciels Excel et SAS (version 9.1). Une procédure Univariée permet de décrire les variables en détaillant la distribution des données et la gamme de variations. Dans le texte, les valeurs moyennes sont suivies de la valeur des écarts-types (moyenne \pm écart-type). Les deux variables que sont R_{sol} et la surface terrière (ou la circonférence) sont analysées à l'échelle des 25 placeaux et à l'échelle des 325 points de mesure.

Création d'un indice de contribution locale des arbres

Par la présence de leurs racines et / ou de leurs litières aériennes et souterraines, il s'agit de caractériser l'influence des arbres sur l'activité du sol estimée à travers la respiration du sol. Cette influence est symbolisée par un indice de contribution locale (I_c) calculé à partir de la taille des arbres et de leur distance par rapport aux points de mesure de R_{sol} . I_c peut être calculé en tout point de coordonnées x et y de la parcelle à partir de la cartographie précise des arbres (coordonnées et diamètre) sur le site et détermine la contribution d'un ou plusieurs arbres (somme des I_c) sur une zone précise. Le calcul de cet indice repose sur plusieurs hypothèses :

- l'influence d'un arbre *via* sa biomasse aérienne et souterraine est isotrope (la même dans toutes les directions),
- chaque arbre contribue indépendamment les uns des autres,

Dans ces deux hypothèses les deux aspects compétition et plasticité des arbres au niveau du développement de leur système racinaire et rhizosphère associée ou de leur couronne sont négligés.

- la dimension de la zone d'influence d'un arbre est proportionnelle à la dimension de l'arbre.

Cette hypothèse suppose que tous les arbres répondent de la même façon au rapport entre son diamètre et sa zone d'influence et supprime ainsi tout effet ontogénique et toute différence entre espèces.

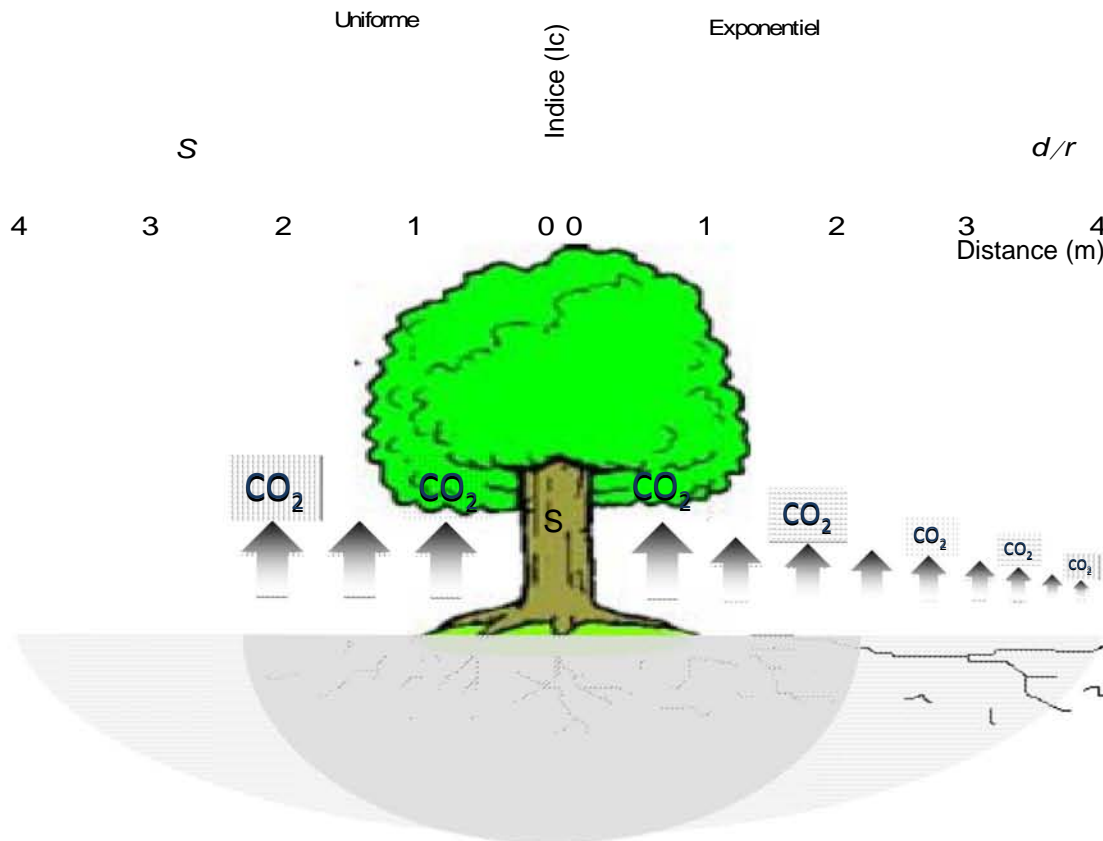


Figure II.11 : Exemple de modélisation de la zone d'influence d'un arbre sur la respiration du sol : contribution uniforme ou atténuation exponentielle. Avec S , la surface terrière de l'arbre, d , la distance entre l'arbre et le point de mesure et r , le paramètre de forme à ajuster.

Aussi, l'influence d'un arbre ne dépend-elle que du rapport entre sa distance au point normé et le paramètre d'extension caractérisant sa distance limite d'action. Différents modèles ont alors été considérés. Parmi les six modèles testés (Tableau II.7) deux d'entre eux sont illustrés sur la figure II.11 : le type exponentiel et le type uniforme. A partir d'une zone d'influence « z », dans un modèle uniforme le poids d'importance d'un arbre est le même que l'on soit à une distance « $z-2$ » ou « $z-4$ » autour de son tronc, tandis que dans un modèle exponentiel, le poids d'importance d'un arbre diminue quand le degré d'éloignement au tronc augmente tel que « $z-2$ » \ll « $z-4$ » (Figure II.11 et Tableau II.7).

Tableau II.7 : Expression des différents modèles de l'indice de contribution locale (Ic). Avec les paramètres S : surface terrière de l'arbre ; d : distance entre l'arbre et le point de mesure ; r : paramètre à ajuster pour chacun des modèles déterminant à quelle distance cet indice explique le mieux la variabilité de Rsol ; a : coefficient de forme et k : coefficient d'extinction de la zone d'influence de l'arbre. Les dimensions sont le mètre et le mètre carré.

Modèle	Ic
M1 Uniforme	$Ic = S$
M2 Linéaire	$Ic = S \times (1 - (\frac{d}{r}))$
M3 Parabolique	$Ic = S \times (1 - (\frac{d}{r})^2)$
M4 Puissance	$Ic = S \times (1 - (\frac{d}{r})^a)$
M5 Exponentiel	$Ic = S \times e^{(\frac{-d}{r})}$
M6 Puissance et rmax limite $r = r_{\max} \times (1 - e^{(-k \times S)})$	$Ic = S \times [1 - (\frac{d}{r_{\max} \times (1 - e^{(-k \times S)})})^a]$

Dans tous les modèles précédents (M1-M5), excepté M6, le paramètre r ajusté est identique pour tous les arbres. Dans cette modélisation la contribution d'un petit arbre positionné très loin du point de mesure de Rsol va être très faible. Néanmoins, il serait préférable que celle-ci soit nulle. Cet ajustement a été testé dans le cas de M6 où le paramètre r devient dépendant de la taille de l'arbre soit de S. Il s'agit alors d'ajuster r_{\max} et non plus r, r_{\max} étant la distance maximale à laquelle les plus gros arbres contribuent. Puis un paramètre k qui est un coefficient d'extinction, est introduit de manière à faire décroître exponentiellement cette distance. Dans le modèle M6 nous obtenons donc : pour une distance d entre l'arbre et l'embase inférieure à un seuil r variable : $r = r_{\max} \times (1 - e^{(-k \times S)})$, les différentes fonctions (ou formes de modèle) peuvent ensuite être utiliser pour calculer la contribution locale des arbres.

A chaque point de mesure ou plateau de Rsol est associée une valeur d'indice.

Analyses géostatistiques

La géostatistique a été développée dans le but d'étudier les phénomènes *quantitatifs*, naturels la plupart du temps qui, bien que très variables et irréguliers, présentent une structuration statistiquement significative dans le temps et / ou l'espace. Dans notre étude, les deux variables testées sont la surface terrière des arbres et Rsol. Les statistiques spatiales permettent de calculer l'auto-corrélation entre les données d'une même variable. Derrière le terme statistique « auto-

corrélation » se trouve la notion d'hétérogénéité des données dans l'espace qui peut être estimée à travers le calcul de la part de ressemblance entre deux valeurs voisines distantes d'un vecteur h . Dans ce cas, l'auto-corrélation ne dépend que de h . L'analyse de la semivariance qui compte parmi les nombreuses méthodes de géostatistique, est la plus appliquée dans les études de sol. Les deux principales raisons sont la robustesse des calculs et le développement accru des techniques d'analyses statistiques en géologie. Aussi avons-nous utilisé les semi-variogrammes statistiques $\gamma(h)$ qui sont une représentation graphique de la différence de la variance totale d'une variable et de la covariance en fonction d'une gamme d'intervalles de distance h par couple de mesures, suivant la formule :

$$\gamma(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{i=1}^n [z(\mathcal{S}_i) - z(\mathcal{S}_i + h)]^2 \quad (II.5)$$

Avec $N(h)$ le nombre de paires (ou couples) observées séparées d'une distance h , $z(\mathcal{S}_i)$ une valeur (ou mesure) de la variable d'intérêt pour une localité (\mathcal{S}_i), et $z(\mathcal{S}_i + h)$ cette valeur à une distance h de cette localité (\mathcal{S}_i). La stratégie de modélisation a reposé sur les semi-variogrammes directionnels (*i.e.* selon différentes directions 0° , 45° , 90° et 135°), ainsi que des semi-variogrammes omnidirectionnels (*i.e.* sans tenir compte de la direction). On parle d'anisotropie lorsque les résultats varient selon la direction considérée. Nous avons testé différentes valeurs de $N(h)$ en ajustant la tolérance angulaire ou le pas de calcul. L'usage d'une tolérance permet de lisser la fonction tout en augmentant le nombre de couples intervenant dans le calcul. La représentation graphique du phénomène d'auto-corrélation est de la forme :

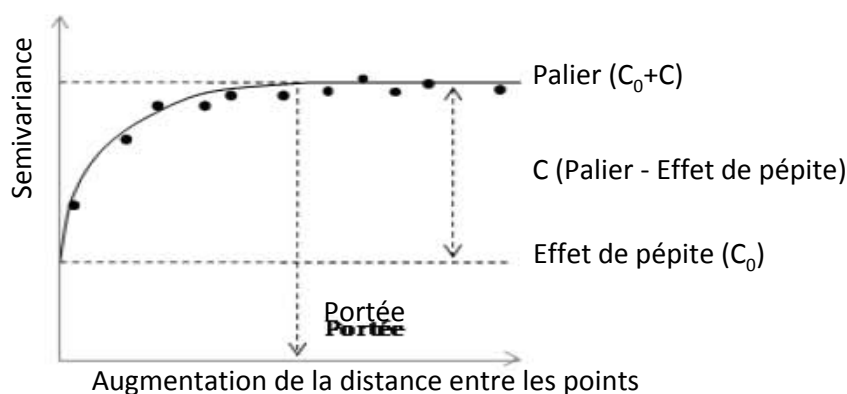


Figure II.12 : Exemple de semi-variogramme d'une variable mesurée, présentant une estimation de la semivariance pour des classes de distances hypothétiques (points noirs) et un modèle adapté (ligne noire).

Le palier (C_0+C) définit la variance totale de la population (Figure II.12), C représente la variance

associée à la structuration spatiale et C_0 la variance attribuée à un effet de pépite (variance indépendante de la distance). La présence de cette dernière variance est souvent due à des biais dans les mesures et / ou à la présence d'une microstructure nécessitant un sous-échantillonnage plus précis de la variable. Par contre, quand les données présentent une auto-corrélation parfaite l'effet de pépite est absent, situation très rare caractérisée par un semi-variogramme proche de 0 quand la distance de l'intervalle (h) est proche de 0. La distance pour laquelle l'asymptote du semi-variogramme expérimental atteint son maximum correspond à la portée, c'est à dire à la taille des patches de variabilité rencontrés sur le terrain. Au-delà de ces patches, les données présentent une indépendance aléatoire. Les influences très fortes de la méthode d'échantillonnage et du choix des distances extrêmes entre les points (valeurs minimum ou maximum de h) représentent l'inconvénient majeur de l'utilisation de la géostatistique.

Dans la plupart des études, la (ou les) variable(s) analysée(s) est décrite à partir de la moyenne, l'écart-type, le coefficient de variation et la part de la variance totale expliquée par la structuration spatiale telle que :

$$V_{spatiale} = \frac{C}{[C + C_0]} \quad (II.6)$$

Pour réaliser cette étude, nous avons fait appel à l'outil de géostatistique ISATIS qui calcule la covariance généralisée de façon automatique. Le logiciel Géovariance dans ISATIS nous a permis de faire les graphiques.

2.4.3. Résultats

2.4.3.1. Variabilité spatiale de R_{sol} à l'échelle du plateau

Les mesures de respiration du sol réalisées durant la période de transition entre la grande saison des pluies et la grande saison sèche 2006, montrent une forte variabilité spatiale en fonction du plateau (Tableau II.8). La valeur moyenne de ce flux, sur le sol de la parcelle 4-8, est de 4.68 ± 0.70 gC/m²/j et varie d'un facteur 1.7 entre le plateau 1 (6.45 gC/m²/j) et le plateau 20 (3.70 gC/m²/j).

Tableau II.8 : Statistiques élémentaires : valeurs moyenne, maximum, minimum, écart-type, coefficient de variation (CV), nombre d'individus (n) et valeurs de Skewness (symétrie de la distribution) et de Kurtosis (étendue de la queue de distribution), de la variable respiration du sol (Rsol) mesurée sur la parcelle 4-8 sur Guyaflux. Les statistiques sont réalisées sur les valeurs moyennes obtenues par placeau.

Variable	Moyenne	Gamme		Ecart-type	CV (%)	Variable non transformée		
		Minimum	Maximum			Skewness	Kurtosis	n
Rsol (gC/m ² /j)	4.68	3.70	6.45	0.70	15	0.72	0.13	25

Parmi les différents tests effectués, résumés dans le tableau II.9, il apparaît que la meilleure relation entre l'indice « Ic » de contribution locale des arbres et la respiration du sol moyenne par placeau est observée avec un modèle de type puissance. Les résultats montrent également que les flux de respiration du sol sont influencés par la taille (surface terrière) des arbres situés à 12 et 17 m autour du point de mesure ($r_{\text{pearson},12} = 0.41$ et $r_{\text{pearson},17} = 0.41$, respectivement, $p < 0.05$, $n = 25$).

Tableau II.9 : Bilan des relations obtenues entre les 6 modèles d'indice de contribution (Ic) testés et les 25 mesures moyennes de respiration du sol. La limite r définit la distance pour laquelle la zone d'influence des arbres paraît la mieux corrélée à Rsol. Le paramètre a est le coefficient de forme et k est le coefficient d'extinction de la zone d'influence de l'arbre. Le meilleur coefficient de Pearson (tel que $p < 0.05$, *) est obtenu avec une forme puissance et un rayon d'influence limite fonction de la taille de l'arbre.

Modèles	Ic	Limite r (en m)	a	k	r_{pearson}	n
M1	Uniforme	15			0.05	25
M2	Linéaire	15			0.26	25
M3	Parabolique	15			0.26	25
M4	Puissance	15	1.2		0.27	25
M5	Exponentiel	15			0.15	25
M6	Puissance et r_{max} limite	12 (r_{max})	1.8	0.00026	0.41*	25
		17 (r_{max})	1.5	0.000255	0.40*	25

2.4.3.2. Variabilité spatiale de Rsol à l'échelle de l'embase

A l'échelle de l'embase, la respiration du sol met en évidence une très forte variabilité spatiale (Tableau II.10) comprise entre un minimum de 1.51 gC/m²/j et un maximum de 12.62 gC/m²/j. Quant à la circonférence des arbres, elle présente aussi une très large gamme de variations dans laquelle le plus petit arbre a une circonférence de 30.5 cm (≈ 10 cm de diamètre) alors que le plus gros a une

circonférence de 305 cm. Ces deux variables ont un coefficient de variation relativement élevé de l'ordre de 32.26% pour Rsol et de 59.58% pour la circonférence. Elles décrivent des courbes plus ou moins dissymétriques, caractéristiques des distributions non Gaussiennes.

Tableau II.10 : Statistiques élémentaires : valeurs moyenne, maximum, minimum, écart-type, coefficient de variation (CV), nombre d'individus (n) et valeurs de Skewness (symétrie de la distribution) et de Kurtosis (étendue de la queue de distribution), des variables circonférence des arbres et respiration du sol (Rsol) mesurées sur la parcelle 4-8 sur Guyaflux. Les statistiques sont réalisées sur les 325 points de mesure de Rsol et sur les 687 arbres de plus de 10 cm de diamètre recensés pour l'étude (Figure I.17).

Variable	Gamme				Variable non transformée			
	Moyenne	Minimum	Maximum	Ecart-type	CV (%)	Skewness	Kurtosis	N
Rsol (gC/m ² /j)	4.68	1.51	12.62	1.51	32.26	1.30	3.78	319
Circonférence (cm)	71.26	30.5	305	42.46	59.58	1.68	2.98	687

La figure II.13 illustre deux résultats de semi-variogrammes omnidirectionnels calculés avec une tolérance de 50% et un pas de 5 m, sur 687 puis 683 données de circonférence des arbres. Ces deux résultats révèlent une forte instabilité variographique qui peut être expliquée par la non normalité de la distribution. L'effet des quatre valeurs extrêmes est nettement visible et montre qu'une diminution de seulement 0.6 % de l'effectif total (683 au lieu de 687 mesures) entraîne un décrochement du palier variographique de l'ordre de 25%. Cette différence n'a, toutefois, aucun effet sur la forme générale du variogramme.

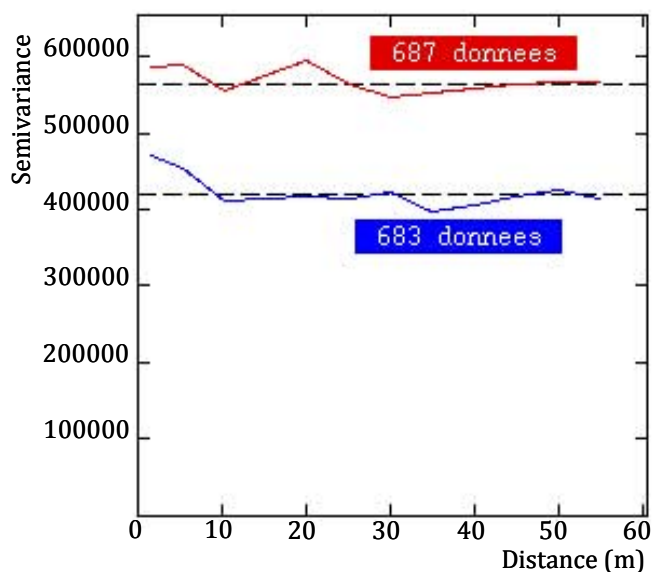


Figure II.13 : Présentation des 2 semi-variogrammes calculés avec un pas de 5 m pour une tolérance de 50% avec l'ensemble du jeu de données (courbe rouge, 687 valeurs), dont les 4 valeurs extrêmes de circonférence ont été retirées (courbe bleue, 683 valeurs).

L'analyse géostatistique des variogrammes directionnels réalisés sur les 683 données met en évidence une absence totale de structuration. La variable présente une réponse très forte sous la forme d'un effet de pépite pur qui ne laisse rien transparaître : ni distances caractéristiques, ni anisotropie, ou même dérive (Figure II.14).

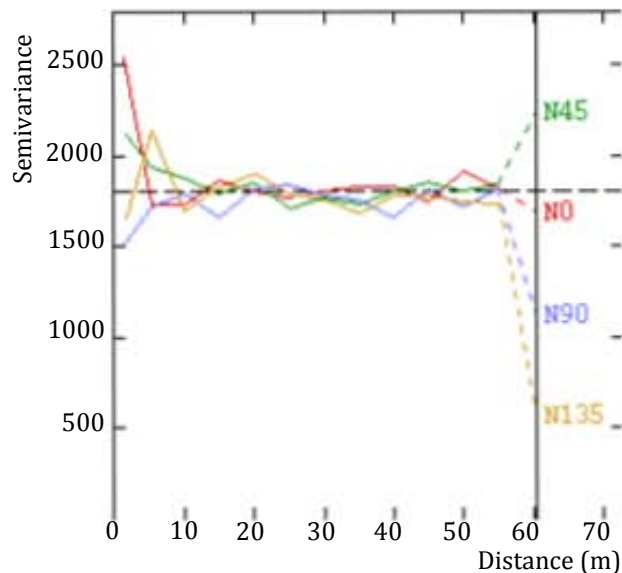


Figure II.14 : Exemples de semi-variogrammes directionnels couvrant des angles de 0°, 45°, 90° et 135°N calculés à partir des données de circonférence. Le calcul est réalisé sur 683 mesures.

La figure II.15 illustre huit résultats de semi-variogrammes calculés, avec des valeurs de tolérance et de pas variables sur 319 données de R_{sol}. La comparaison de ces huit semi-variogrammes met en relief une tendance générale conservée sur laquelle repose le calcul de deux modèles : modèle 1 avec un pas de 5 m et une tolérance de 50% et modèle 2 avec un pas de 4 m et une tolérance de 50%. Le modèle 2 étant différent du modèle 1 par un effet de pépite plus marqué. Dans l'estimation des modèles, il semble assez raisonnable de ne pas tenir compte du grand nombre d'oscillations qui pourrait être lié à la méthode d'échantillonnage.

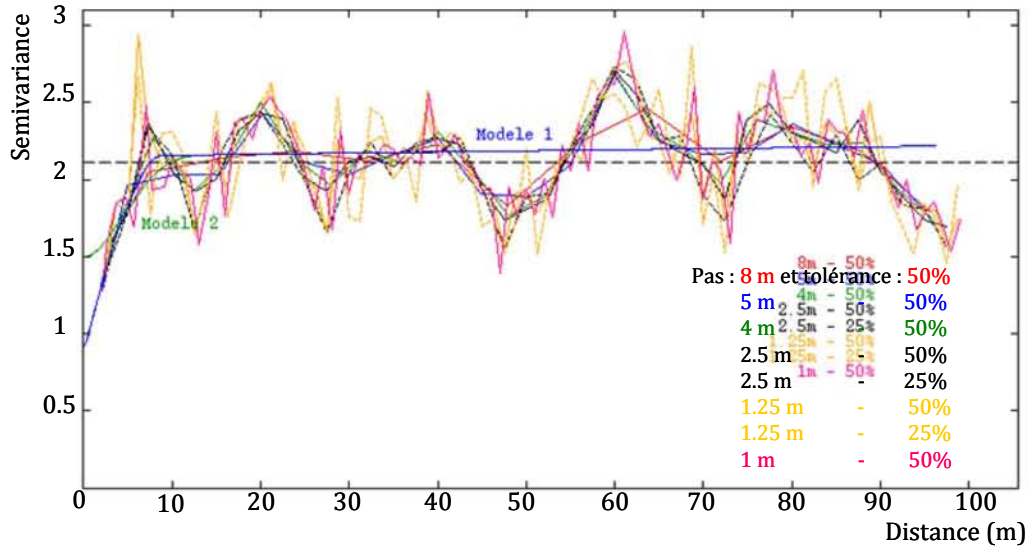


Figure II.15 : Différents exemples de semi-variogrammes omnidirectionnels calculés à partir des données de Rsol, en faisant varier les paramètres de calcul que sont le pas et la tolérance (lignes de couleur). Deux modèles sphériques sont ajustés : modèle 1 avec un pas de 5 m et une tolérance de 50% et le modèle 2 avec un pas de 4 m et une tolérance de 50%.

Les tendances variographiques analogues observées sur les huit semi-variogrammes ne permettent pas de sélectionner l'un ou l'autre des deux modèles proposés. De surcroit, la ressemblance entre ces deux modèles, deux parmi de multiples possibilités, suppose que Rsol présente une certaine structuration spatiale pour des distances inférieures à la dizaine de mètres. La valeur de la portée est de l'ordre de 11 m (Tableau II.11) à laquelle s'ajoute un fort effet de pépite représenté par 877 couples de points (non représentés).

Tableau II.11 : Paramètres des semi-variogrammes stationnaires et variances des deux variables que sont la circonférence des arbres de plus de 10 cm de diamètre et Rsol.

Variable	Modèle	C_0	C $[C + C_0]$	Portée	S^2	Pas (m)	Nombre de pas	Tolérance (%)	Direction
Circonférence	Sphérique	1800	-	-	1803	5	12	50	4
Rsol (modèle 1)	Sphérique	0.9	0.58	11	2.13	5	12	50	1

C_0 est la variance associée à l'effet de pépite, $C/[C+C_0]$ est la proportion de variance structurée, Portée est la distance au-delà de laquelle la variance structurée disparaît. Modèle sphérique : pour $h < 0$, $\gamma(h) = C_0 + (C - C_0) \times (1.5 \times h \text{ Portée}) - [0.5 \times (h \text{ Portée})^3]$; pour $h \geq 0$, $\gamma(h) = C$, où $\gamma(h)$ est le semi-variogramme d'intervalle de distance h.

L'interpolation des données de respiration du sol (en $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) sur l'ensemble de la parcelle, a été

réalisée à partir de la méthode de krigeage ordinaire qui est la méthode la plus robuste et la mieux adaptée à notre jeu de données. Afin de limiter l'impact sur la carte de la structure en « flocon » de l'échantillonnage (Figure II.10), cette étape de krigeage est obtenue en voisinage unique pour les deux modèles retenus. Les cartographies qui en résultent sont présentées dans la figure II.16. Malgré le choix de la méthode, ces cartes font apparaître une alternance de valeurs fortes et faibles de R_{sol} associée au dégradé de couleur de blanc à noir. Les flux présentent une répartition spatiale sous la forme d'agrégat.

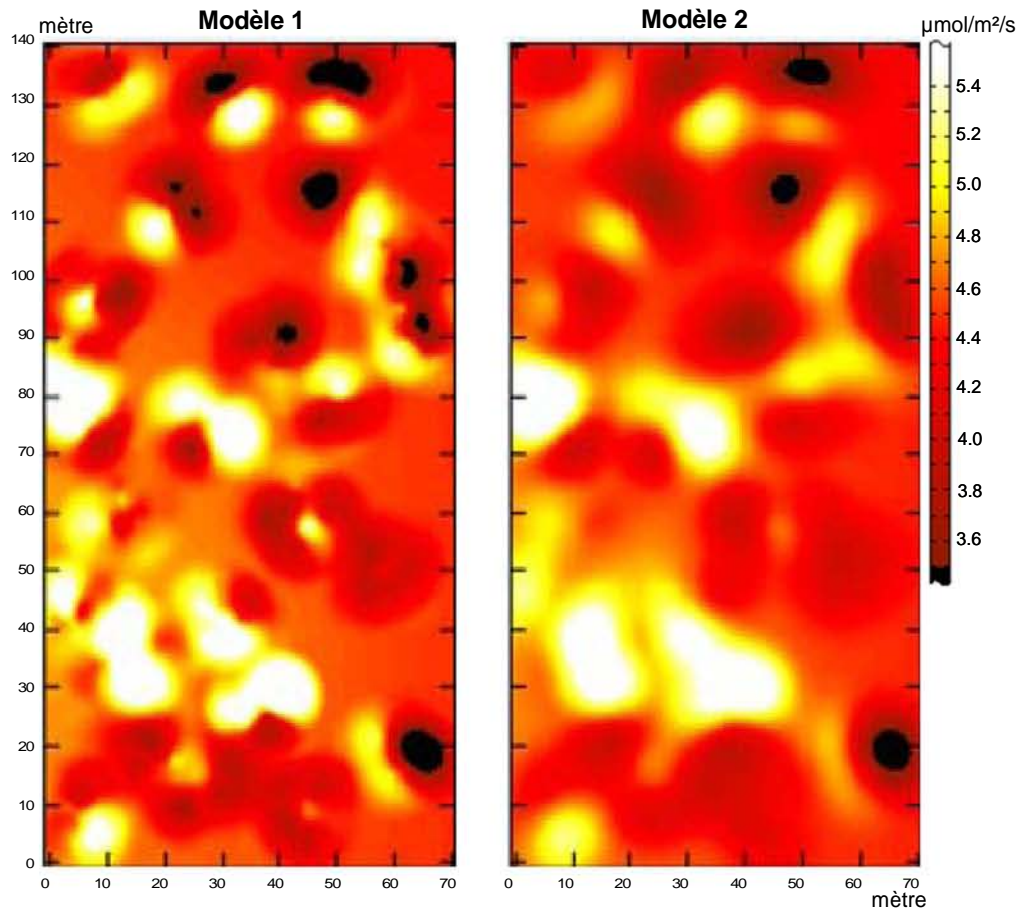


Figure II.16 : Résultats de l'étape de krigeage. Les arbres des parcelles 4-8 sont symbolisés par des points verts sur la carte, leur taille est fonction de leur diamètre dans la réalité, et la variabilité spatiale des flux de CO_2 du sol suivant un gradient de couleur allant du noir au blanc selon l'intensité du flux. Les points noirs représentent les mesures de respiration du sol.

2.4.4. Discussion

Les résultats des mesures de respiration du sol sur la parcelle 4-8 donnent une valeur moyenne de l'ordre de $4.68 \text{ gC/m}^2/\text{j}$. Cette valeur est très proche de celle estimée par Epron *et al.* (2006) lors d'une étude de l'effet des variations topographique sur R_{sol} dans un site voisin ($4.42 \text{ gC/m}^2/\text{j}$). Elle est également comparable aux résultats d'autres travaux réalisés en forêt tropicale comme ceux de Buchmann *et al.* ($4.87 \text{ gC/m}^2/\text{j}$, 1997), Davidson *et al.* ($5.49 \text{ gC/m}^2/\text{j}$, 2000), Chambers *et al.* (3.94

gC/m²/j, 2004) et Sotta *et al.* (6.69 gC/m²/j, 2004).

En moyenne, la variabilité de R_{sol} entre les vingt cinq placeaux (surface de 78.5 m²) est relativement modérée (facteur 1.7). Pourtant, malgré les hypothèses fortes sous-tendues dans notre étude : « biomasse végétale isotrope et indépendante de celle d'un autre arbre » et « influence proportionnelle à la taille de l'arbre », une relation corrélative entre la structure forestière caractérisée par un indice de contribution locale (I_c) des arbres et les processus du sol estimés à partir de R_{sol}, a été mise en évidence. A l'échelle de la dizaine de mètres carrés, l'action conjuguée de la densité et de la taille des arbres agit sur l'activité biologique du sol forestier. La meilleure relation est observée lorsque l'influence d'un arbre diminue selon un modèle de type puissance en fonction du degré d'éloignement depuis son tronc. Notre approche souligne l'importance de la surface terrière d'un arbre pour son empreinte sur le milieu et surtout la complexité de la relation végétation / sol qui ne peut être abordée par la seule variable surface terrière.

A l'échelle du point de mesure de R_{sol}, cette étude a montré qu'il existait sur une surface d'environ un hectare de parcelle de forêt naturelle tropicale, une grande variabilité de flux CO₂ au niveau du sol. Sur les huit jours de mesures, la respiration du sol varie en effet d'un facteur 8 entre la plus faible et la plus forte valeur (1.51-12.17 gC/m²/j). Bien qu'en moyenne notre valeur de R_{sol} apparaisse sensiblement plus faible que celle calculée par Sotta *et al.* (2004) nous constatons une variabilité spatiale nettement plus forte caractérisée par des valeurs d'écart-type et de coefficient de variation de R_{sol} élevées. Néanmoins il existe une grande dissimilitude entre les méthodes d'échantillonnage dans ces deux études. Sotta *et al.* (2004) disposent d'un jeu de données huit fois plus restreint que le nôtre. Nous remarquerons que les forêts des deux études diffèrent autant par la nature de leur sol que par la structure du peuplement.

Sur un site forestier présentant peu ou pas de variation spatiale de la température au niveau sol (entre 0 et 10 mètre ou plus), d'autres facteurs comme l'humidité et la composition physico-chimique du sol (masse racinaire, quantité d'éléments grossiers, densité apparente et masse de litière) peuvent être fortement hétérogènes pour une même échelle d'étude (Martin & Bolsad 2005). Silver *et al.* (2005) montrent, par exemple, que les sols forestiers brésiliens à tendance argileuse respirent moins que ceux dotés d'une tendance sableuse. La texture va influencer la diffusivité des gaz mais aussi la disponibilité en nutriments, en oxygène et en eau dans le sol. Sur une même parcelle Epron *et al.* (2006) ne montrent pas de relation significative entre les mesures de flux de CO₂ et celles du contenu en eau du sol. A cette échelle, l'hétérogénéité spatiale de la quantité de la matière organique, la distribution des racines, la distance à un arbre ou la distribution des agrégats microbiens dans le sol

sont autant de facteurs de variation qui peuvent agir sur les flux CO₂ mesurés *in situ*.

Sur notre parcelle d'étude, l'utilisation de la géostatistique a permis de mettre en évidence une absence complète de structuration spatiale au niveau de la répartition des arbres en fonction de leur taille. Elle a permis de mettre en évidence que R_{sol} est spatialement structurée selon une distance comparable à celles rencontrées dans la littérature. En revanche, nous avons aussi pu constater que notre dispositif d'échantillonnage qui est un facteur clé dans la modélisation géostatistique, n'est pas adapté à l'interpolation cartographique (krigeage).

Toutefois, en modérant notre interprétation, nous pouvons observer que nos résultats trouvent une équivalence avec ceux issus des travaux récents d'Ishizuka *et al.* (2005) et Kosugi *et al.* (2007). Ces deux études réalisées dans des conditions spatiales à l'échelle du mètre, et temporelle pendant une période de transition saisonnière (Kosugi *et al.* 2007) donnent des valeurs moyennes de R_{sol} de 3.7 et 3.3 gC/m²/j en forêt de Sumatra (Ishizuka *et al.* 2005) et de Malaisie (Kosugi *et al.* 2007) respectivement. Qui plus est, les coefficients de variation calculés dans ces deux études de 36% et 30% pour Ishizuka *et al.* (2005) et Kosugi *et al.* (2007) respectivement, sont en accord avec notre valeur de 32%. Dans la présente étude, l'autocorrélation spatiale des mesures de R_{sol} semble exister pour une distance inférieure à 11 m. Notre résultat (en négligeant les possibles effets du dispositif) est cohérent avec ceux des études réalisées par Ishizuka *et al.* (2005) et Kosugi *et al.* (2007) qui estiment la structure spatiale des flux de CO₂ du sol à 10 m et 24.7 m respectivement. Stoyan *et al.* (2000) qui étudient d'une façon plus générale les effets des propriétés des plantes sur l'hétérogénéité spatiale de R_{sol}, mentionnent une autocorrélation des valeurs pour une distance comprise entre 11 m et 18 m. A cette échelle, les aspects physico-chimiques du sol ont un rôle déterminant dans la répartition spatiale :

- des racines fines, liée aux actions conjuguées de la porosité et des concentrations en macroéléments tels que l'azote (Rasse *et al.* 2002 ; Kosugi *et al.* 2007),
- des micro-organismes, étroitement dépendante des concentrations en carbone et en azote dans le sol (Soe *et al.* 2005). *Via* les pluviolessivats et la litière, les propriétés biochimiques des parties aériennes des espèces végétales influencent la qualité chimique du sol. Les apports quantitatifs et qualitatifs des litières aériennes conditionnent effectivement la qualité du sol (Bréchet *et al.* 2009) ainsi que l'abondance et la diversité de ses communautés microbiennes (Orwin *et al.* 2005).

La variabilité spatiale élevée a également été observée à différentes échelles : les travaux de La Scala *et al.* (2000) montrent un coefficient de variation de flux de CO₂ du sol compris entre 30% et 43% sur

une parcelle brésilienne de deux hectares avec seulement 65 points de mesure. De manière analogue les travaux de Hanson *et al.* (1993), Davidson *et al.* (1998) et Stoyan *et al.* 2000 montrent une forte hétérogénéité des flux à des échelles plus fines. Stoyan *et al.* (2000) utilisent en effet le terme de « hot spot » pour décrire l'importante diversité de flux rencontrée sur des surfaces inférieures à 7 cm². La présence de ces « hot spot » est en grande partie expliquée par un substrat pédologique aux propriétés physiques très hétérogènes caractérisées par une alternance de micro-agrégats et microporosités pouvant favoriser ou non l'agglomération de micro-organismes. Ce résultat de structuration spatiale à petite échelle se recoupe avec la présence, dans notre cas, d'un effet de pépite caractéristique.

Les résultats des deux approches présentés dans cette étude ne sont pas incompatibles.

L'approche corrélative a mis en évidence que la structure forestière, en particulier la surface terrière des arbres, a un poids influent sur la variabilité spatiale des flux. Le flux de CO₂ du sol mesuré en un point précis sur la parcelle apparaît sensiblement dépendant de la biomasse végétale aérienne et souterraine des gros arbres situés à 12 m.

L'analyse par les statistiques spatiales dans la deuxième approche, montre que les arbres selon leur critère circonférence ont une répartition aléatoire. Il semble par contre, que la respiration du sol présente une structuration spatiale sous la forme de patches d'approximativement 11 m. Ce résultat, bien que cohérent avec ceux d'autres études peut être fortement dépendant de notre dispositif (cercle de 10 m).

La complexité des interactions entre les variables de sol (texture *versus* disponibilité en nutriments, texture *versus* porosité...) et les variables biologiques (qualité et quantité des litières *versus* quantité et diversité des micro-organismes...) prouvent que la seule mesure de circonférence (ou surface terrière) ne suffit pas à modéliser la variabilité spatiale de R_{sol}. Concernant les mécanismes physiques, il aurait été intéressant de compléter les mesures de flux par des mesures de densité apparente qui permettent de quantifier la porosité et donc le niveau de diffusion des gaz dans le sol. Concernant les mécanismes biologiques, des mesures d'humidité mais aussi d'indice foliaire, de concentration en carbone et azote microbien, de composition biochimique des litières et de biomasse racinaire dans un dernier temps, auraient certainement aidé à mieux comprendre l'hétérogénéité des flux observée. Enfin l'utilisation de certains modèles semi mécanistes ou mécanistes peut permettre de mieux décrypter les processus inhérents à la respiration du sol en forêt. Dans ces outils il est relativement aisé de modifier la valeur des variables telles que l'humidité du sol ou la biomasse des litières et de quantifier les effets sur les flux de CO₂.

Chapitre III

Chapitre III : Variabilité interspécifique

3.1. Introduction

Les trois précédentes expérimentations (estimation de la biomasse racinaire, production des racines fines et respiration du sol) ont révélé la présence d'une hiérarchisation de la variabilité spatiale de ces composantes du bilan de C du sol selon l'échelle de l'étude (inter- et intra-parcelle). A l'échelle locale (intra-parcelle), les processus fins inhérents à la respiration du sol semblent étroitement dépendants de l'exceptionnelle hétérogénéité des processus biogéochimiques qui caractérisent les sols des forêts tropicales naturelles (Townsend *et al.* 2008). Cette disparité trouve son origine dans les effets conjugués de la diversité de facteurs abiotiques et biotiques. La richesse des forêts tropicales traduit une grande variabilité de traits chimiques et physiques propres aux espèces de plantes. Les facteurs de nature biotique affectent directement et indirectement la production, la décomposition ainsi que le cycle des nutriments dans le milieu (Wardle 2002). Les résultats de l'étude de la variabilité spatiale de la respiration du sol réalisée en 2005 dans le système simplifié de la plantation d'« Essences locales » renforcent ce constat (Bréchet *et al.* 2009). Les seize placettes monospécifiques génèrent entre elles de façon factuelle et incontestable une large gamme de flux. Ces flux de CO₂ au niveau du sol ne sont corrélés ni à la variabilité temporelle ni à la variabilité spatiale des facteurs abiotiques que sont l'humidité et la température du sol. En revanche, de fortes relations significatives sont établies entre la respiration du sol et les caractères quantitatif et qualitatif de certains facteurs biotiques comme la litière de feuilles, la surface terrière et la teneur en phosphore dans le sol. C'est à travers trois études que ce chapitre aborde l'effet « espèce » de plusieurs composantes du bilan de C du sol telles que la décomposition des racines fines (Section 3.2.), la phénologie de croissance en longueur des racines fines (Section 3.3.) et la recolonisation des racines dans les litières (Section 3.4.).

3.2. Etude de la décomposition de racines fines de huit espèces ligneuses

3.2.1. Introduction

La quantité de matière organique dans un sol de forêt dépend de l'équilibre qui s'établit entre la production de litière et le taux de décomposition de cette litière. Par définition, la décomposition de la matière organique (*i.e.* d'origine végétale ou animale) est le processus de dégradation physique et chimique des débris qui aboutit à la libération des éléments minéraux dans une forme assimilable

par les plantes (Begon *et al.* 2005). Les conditions pédoclimatiques, l'activité des micro-organismes décomposeurs dans le sol et la qualité physico-chimique de la matière détritique sont les facteurs qui régulent le taux de décomposition et de fait le flux des nutriments dans un milieu (Swift *et al.* 1979 ; Berg & McLaugherty 2003). A l'échelle du globe néanmoins, les facteurs climatiques tels que la température et l'humidité sont les principaux acteurs des variations du taux de décomposition des litières. Les valeurs de ce taux sont donc plus fortes dans les régions tropicales où la température et l'humidité sont élevées presque toute l'année, que dans n'importe quel autre milieu terrestre (Tripathi & Singh 1992 ; Aerts 1997 ; Takeda 1998).

Au cours de ces dernières années, de nombreuses études scientifiques ont eu pour objet de déterminer les facteurs influents sur la décomposition des litières aériennes à la surface du sol (*i.e.* Berg & Ekbohm 1991). Dans de nombreux écosystèmes forestiers, les résultats de ces études ont souligné le rôle majeur de la composition biochimique des litières de feuilles dans les processus de décomposition et de dynamique de la matière organique et des nutriments dans le sol (*i.e.* carbone, azote ; Swift *et al.* 1979 ; Berg & Staaf 1980 ; Melillo *et al.* 1982 ; Taylor *et al.* 1989 ; Tripathi & Singh 1992 ; Couteaux *et al.* 1995 ; Hirobe *et al.* 2004). Parmi les principaux facteurs figurent l'azote (N) ou le rapport carbone sur azote (C/N) (Berg & Staaf 1980) ainsi que la lignine (L) ou le rapport lignine sur azote (L/N) (Melillo *et al.* 1982 ; Aber *et al.* 1990).

Par ailleurs certaines études menées sur la production des parties souterraines dans un sol forestier, ont mis en évidence l'importance quasi égale des productions des litières de racines fines et de feuilles (Harris *et al.* 1977 ; Persson 1980 ; McLaugherty *et al.* 1982). En conséquence, les processus de décomposition des racines fines des espèces ont un effet prépondérant dans la dynamique globale de la matière organique et des nutriments (*i.e.* carbone, azote, celluloses, hémicelluloses et lignine...). En fonction du type d'écosystème, les litières de racines fines ($\varnothing < 2$ mm) contribueraient au stockage annuel du carbone dans le sol à la hauteur de 25% et 80% (McLaugherty *et al.* 1982). Pourtant, peu d'études ont examiné avec précision leur cinétique de décomposition dans le sol (*i.e.* Berg 1984 ; Fahey *et al.* 1988 ; Bloomfield *et al.* 1993 ; Ostertag & Hobbie 1999). Les dynamiques de décomposition issues de ces quelques travaux divergent fortement. En effet, en référence à la vitesse de dégradation des litières foliaires, les résultats de Hobbie (1996) et de Ostertag & Hobbie (1999) montrent que les litières racinaires se décomposent plus rapidement, alors que les résultats d'Aber *et al.* (1990) et de Bloomfield *et al.* (1993) démontrent que les racines ont une vitesse de décomposition plus lente. Ces différences seraient conditionnées par les teneurs initiales en composés tels que la lignine et l'azote des racines (Bloomfield *et al.* 1993 ; Hobbie 1996 ; Berg & McLaugherty 2003). Quant à la nature du substrat, elle a de toute évidence un fort impact sur la décomposition des parties

souterraines. Dans le sol, ce sont des conditions différentes de température et d'humidité qui prévalent sur le type de substrat (Dormaar & Willms 1993). Dans les écosystèmes tropicaux marqués par l'alternance des saisons sèches et humides et la faible variation des températures, les conditions pédoclimatiques et la capacité de rétention de l'eau dans le sol peuvent modifier de manière significative la vitesse de dégradation des litières souterraines (Gijsman *et al.* 1997).

Les efforts entrepris pour modéliser les processus biologiques qui sont à l'origine de la dynamique des flux de matière et d'énergie quelle que soit l'échelle, s'inspirent essentiellement des résultats des études expérimentales de la décomposition des litières. Actuellement, plusieurs modèles savent simuler la dynamique du carbone, de l'azote, de la matière organique et du contenu en eau du sol dans divers milieux. Les modèles pluri-compartimentés tels que CANDY (Franko *et al.* 1995 ; 1997) et RothC (Coleman & Jenkinson 2005) initialement développés sur des agrosystèmes, ou CENTURY (Parton *et al.* 1987 ; Parton 1996 ; Kelly *et al.* 1997) sur une prairie, s'appuient sur un modèle de décomposition de premier ordre. Ils tiennent compte de la texture du sol et de la qualité chimique des litières, à partir des rapports C/N ou L/N, qui constituent un « pool » de carbone à part entière.

Les objectifs de l'étude de la décomposition des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) de huit espèces ligneuses étaient de : i) estimer les variations entre espèces des quantités de masse de racines fines non décomposées, ii) mettre en relation la composition biochimique des racines fines et leur vitesse de décomposition selon les espèces, iii) étudier les effets de deux types de sol sur les vitesses de décomposition et iv) mettre en évidence l'influence des variations saisonnières sur la dynamique de la décomposition. Pour y parvenir, des échantillons de racines fines ont été prélevés dans des placettes monospécifiques permettant l'identification par espèce des racines sans ambiguïté.

3.2.2. Matériels et méthodes

3.2.2.1. Choix des espèces et échantillonnage

Les racines fines d'un diamètre inférieur à 2 mm ont été récoltées dans les placettes monospécifiques de la plantation d'« Essences locales ». Parmi les vingt trois essences présentes dans la plantation, huit espèces ligneuses ont été choisies en fonction de : leur statut vis-à-vis de l'azote qui leur confère une concentration azotée élevée dans les tissus et leur appartenance à des familles dominantes en forêt naturelle (Caesalpiniaceae, Lecythidaceae, ou Sapotaceae). Les espèces sélectionnées étaient : *Carapa procera*, *Dicorynia guianensis*, *Diploptropis purpurea*, *Eperua falcata*, *Protium sagotianum*, *Simarouba amara*, *Sterculia pruriens*, *Symphonia Spl* (Tableau III.1). Trois de ces huit espèces sont des légumineuses mais seule *Diploptropis purpurea*, caractérisée par la présence de nodules racinaires, est

une espèce fixatrice d'azote (Guehl *et al.* 1998).

Tableau III.1 : Caractéristiques des huit espèces étudiées.

Espèces	Famille	Statut vis-à-vis de l'azote	Tempérament écologique vis-à-vis de la lumière	Placette
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	Non fixatrice	Héliophile	4
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	Légumineuse	Hémi-tolérante	2
<i>Diploptropis purpurea</i>	Caesalpiniaceae	Légumineuse fixatrice	Hémi-tolérante	15
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	Légumineuse	Hémi-tolérante	7
<i>Protium sagotianum</i>	Burseraceae	Non fixatrice	-	5
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	Non fixatrice	Héliophile	8
<i>Sterculia pruriens</i>	Sterculiaceae	Non fixatrice	Héliophile	3
<i>Symphonia spl</i>	Clusiaceae	Non fixatrice	Héliophile	11

3.2.2.2. Confection des sachets de décomposition et installation in situ

Les racines de l'horizon superficiel (0-10 cm) ont été soigneusement coupées et prélevées dans chacune des huit placettes monospécifiques de la plantation. Puis elles ont été lavées, ensachées ou stockées au réfrigérateur durant quatre heures maximum. Pour l'étape d'ensachage, des filets de 10 cm × 10 cm de côté ayant un maillage de 3 mm de large, ont été choisis. Ce choix permettait de limiter autant que possible, la perte de matériel lors des récoltes sans pour autant supprimer l'accès aux organismes décomposeurs (macro et méso-faunes). La quantité initiale de racines introduites dans ces sachets, était de 1.5 g de matériel frais. Une aliquote de racines de chaque espèce a été simultanément prélevée de façon à obtenir cinq échantillons témoins, de même masse fraîche et dont la masse sèche a été estimée après une période de trois²⁶ jours à l'étuve à 60°C.

²⁶ Temps nécessaire à la stabilisation d'une masse de biomasse sèche stable.

Les filets ont ensuite été déposés à plat à environ 5 cm de profondeur dans le sol forestier. Deux parcelles présentant des types de sol contrastés ont été sélectionnées pour l'étude. La première est la parcelle 10 du site atelier Guyaflux dont le sol présente des caractéristiques physico-chimiques proches de celles de la parcelle 1. P10 est installée sur un haut de versant et en sommet de colline, le sol est à tendance argilo-sableuse dans les 15 premiers centimètres (33% d'argile, 30% de sable fin et 27% de sable grossier) avec des rapports C/N total et C/N microbien de l'ordre de 17 et 5.58 et un pH d'environ 4.1. La présence de *djougoung pete*²⁷ dans les secteurs avoisinants indique que ce sol a potentiellement un drainage latéral et une période d'engorgement durant la saison des pluies. La deuxième est le sol de la parcelle 5 de Guyaflux. P5 est installée sur un haut de versant, le sol est à tendance sablo-argileuse (19% d'argile, 17% de sable fin et 58% de sable grossier) avec des rapports C/N microbien (Section 2.2.3.5.) et C/N total de l'ordre de 5.34 et 14 respectivement et un pH d'environ 4.7 (Section 1.2.3.4.).

²⁷ Dépression locale dans le sol, d'environ un mètre de large sur cinquante centimètres de profondeur, remplie d'eau en saison des pluies. Les chablis seraient à l'origine de leur formation (issu de Ferry *et al.* 2003).

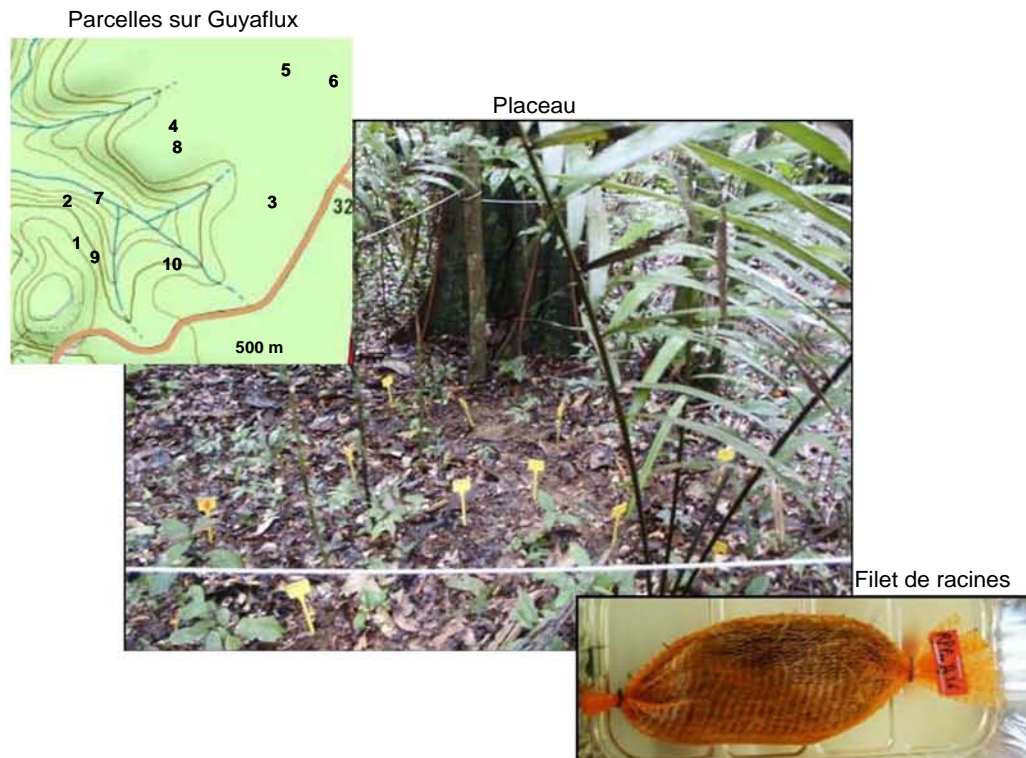


Figure III.1 : Localisation des filets de décomposition dans un placeau sur les parcelles 5 et 10 sur Guyaflux.

Dans chacune des parcelles, trois zones (3 × 2 m) qualifiées de « placeaux » (Figure III.1) ont été arbitrairement définies dans le but de couvrir au mieux les variations de la structure forestière (changement de végétation). Un placeau comptait deux répétitions de filets de racines fines par espèce. A chaque campagne de décomposition 144 filets (3 filets × 3 zones × 2 parcelles × 8 espèces) ont été ramassés.

3.2.2.3. Protocole de mesures et analyses biochimiques

Afin de mettre en évidence les effets des variations saisonnières sur la décomposition des racines fines, deux expérimentations décalées de 6 mois ont été installées. La première expérimentation, mise en place entre le 28 juin et le 10 juillet 2006, a intégré durant les 6 premiers mois la grande saison sèche. Elle a été menée sur les racines fines de huit espèces ligneuses. La seconde expérimentation, mise en place entre les 2 et 7 février 2007, a intégré au cours des 6 premiers mois la grande saison des pluies et n'a concerné que trois des huit espèces de racines fines (*Carapa procera*, *Eperua falcata* et *Protium sagotianum*). Ces deux expérimentations ont couvert, respectivement, les deux périodes : de juillet 2006 à juillet 2007 et de janvier 2007 à janvier 2008 (Figure III.2).

Chacune de ces deux périodes d'étude a ensuite été découpée en deux campagnes de récolte. Un premier ramassage des filets a été réalisé après 6 mois et un second après 12 mois de décomposition. Les quatre périodes étaient donc : du 05/07/06 au 11/01/07 (190 jours), du 05/07/06 au 03/07/07

(363 jours), du 06/02/07 au 04/07/07 (148 jours) et du 06/02/07 au 09/01/08 (337 jours).

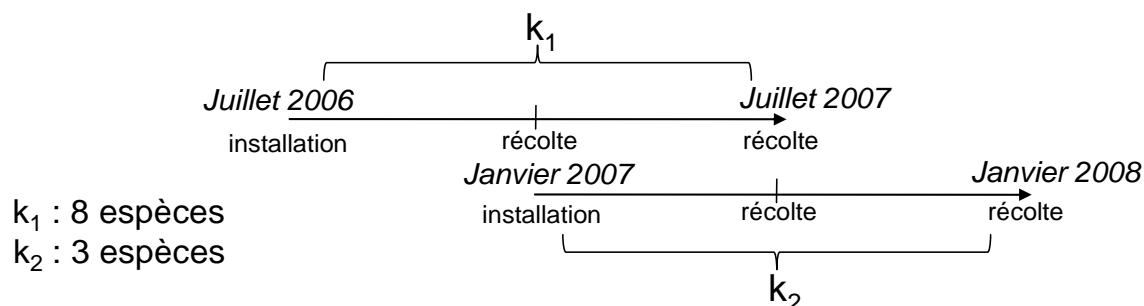


Figure III.2 : Déroulement chronologique des trois campagnes de récolte des filets. Les variations saisonnières ont été évaluées à partir d'une superposition de deux installations décalées dans le temps (de 6 mois). La première installation a été réalisée sur les racines fines des huit espèces (elle permettra le calcul d'une constante de décomposition nommée k_1), et la seconde installation sur les racines fines de trois des huit espèces (constante de décomposition k_2).

Les échantillons récoltés ont immédiatement été triés au laboratoire ou conservés au frais. Le matériel racinaire en décomposition a été récupéré dans un tamis de 1 mm sous un filet d'eau afin d'éliminer la plus grande quantité de particules minérales fines. Cependant, une partie des racines très fines restait à séparer des petits gravats à l'aide d'une pince fine. Les échantillons ont été pesés après trois jours à l'étuve à 60°C. Bien que le tri ait été réalisé avec minutie, des impuretés de sol restaient collées à la surface des racines fines et ont dû être déduites de la biomasse racinaire. Cette opération a été réalisée en mesurant la quantité de matière minérale (ou cendres) restant dans les échantillons en décomposition et les échantillons témoins. Il s'agissait de broyer à l'aide d'un broyeur à bille (Mixer Mill MM200, Retsch, Haan, Germany) la biomasse racinaire sèche (*e.g.* pendant trois jours à l'étuve à 60°C). Les broyats ont également été utilisés pour déterminer, après 6 mois de décomposition, les teneurs en C et N des masses racinaires des huit espèces selon la même méthode que celle décrite dans la Section 2.2.2.2. D'une étude antérieure, des dosages des composants de parois végétales (*e.g.* lignine, cellulose et hémicelluloses) réalisés sur les racines fines des biomasses présentes dans les 10 premiers centimètres des sols de la plantation (Roy com. pers. Section 4.2.1.2.), ont été utilisés.

3.2.2.4. Calcul des variables de décomposition

Le pourcentage de masse restante (Mr) a été calculé pour chaque échantillon à partir de la masse initiale de racines ensachées (M_0) et de la masse finale corrigée par le taux de cendres des racines récoltées et pesées (M_t). Pour chaque espèce considérée, les teneurs initiales moyennes en cendres des échantillons témoins ont été soustraites des teneurs en cendres des échantillons de racines fines en cours de décomposition. Quand ce calcul était négatif, la teneur initiale en cendres était conservée (cas de 29 échantillons).

Pour les quatre périodes étudiées nous avons estimé un pourcentage de masse de racines non décomposée moyen par espèce, et/ou site, et/ou période de mesure :

$$Mr = \left(\frac{M_t}{M_0}\right) \times 100 \quad (\text{III.1})$$

La relation entre le pourcentage de masse restante (Mr) après 6 et 12 mois de décomposition en fonction du temps, a permis de définir des valeurs de constante de décomposition (k_1 et k_2 , Figure III.2) par espèce. Pour cette relation la fonction retenue est une fonction exponentielle décroissante (Olson *et al.* 1963) :

$$k = -\left(\frac{\ln\left(\frac{M_t}{M_0}\right)}{t}\right) \quad (\text{III.2})$$

Où M_t est la masse de racine restante au temps t , M_0 la masse de racine initiale et t le temps de séjour dans le sol (en nombre de jours).

Afin d'évaluer l'influence des variations saisonnières, une valeur de correction a été calculée et appliquée sur les masses racinaires restantes de la première expérimentation. Ce test a été réalisé sur les trois espèces communes aux deux expérimentations. Une masse « théorique » pour chaque échantillon racinaire a été calculée à l'aide des k_1 spécifiques pour 148 et 190 jours ainsi que pour 337 et 363 jours, les temps respectifs des périodes de 6 et 12 mois des deux expérimentations. Selon l'espèce, la moyenne de chaque temps a été estimée puis le delta moyen entre les temps de chaque période (*e.g.* 6 et 12 mois) a été calculé. Cette valeur de delta propre à chaque type racinaire est la valeur de correction. Conjointement, les masses « réelles » non décomposées ont été mesurées après 6 et 12 mois durant les deux expérimentations, à l'aide des échantillons récoltés *in situ*. Une valeur moyenne a été estimée selon l'espèce, la parcelle, la période et l'expérimentation. Enfin, pour chaque espèce, une comparaison a été faite entre les proportions moyennes de masse restante de la seconde expérimentation mesurées après 6 et 12 mois et de la première expérimentation après 6 et 12 mois auxquelles ont été ajoutées les valeurs de correction correspondantes.

3.2.2.5. Mesures d'humidité du sol

Cinq mesures d'humidité ont été prises au centre et aux angles des placeaux à une fréquence bimensuelle et à l'aide d'une sonde à humidité portable (ML2x, Theta Probe, Delta-T Devices Ltd.,

Cambridge, UK) dans les 5 premiers centimètres de profondeur entre le 09/01/07 et le 08/01/08. Ces mesures d'humidité qui ne couvrent qu'une partie de la première expérimentation et l'ensemble de la deuxième ont été associées aux données de précipitations journalières enregistrées sur la tour à flux du site.

3.2.2.6. Analyses statistiques

Le traitement des données a été effectué à l'aide des logiciels Excel et SAS (version 9.1). Les différences entre les espèces, les placeaux, les parcelles et les périodes de prélèvement, observées sur le pourcentage de masse restante des racines fines après 6 et 12 mois de décomposition, ont été testées par des analyses de variance (ANOVA) à un ou plusieurs facteurs. La comparaison de moyennes entre les espèces et entre les périodes a été obtenue par un test post-hoc de Bonferroni. Les coefficients de corrélation de Pearson ainsi que les régressions linéaires simples ont été utilisés comme outil exploratoire pour la mise en évidence de relations entre la qualité chimique des racines ou la masse des racines non décomposées et les variables de composition chimique. Dans le texte, les valeurs moyennes sont présentées avec leur écart-type (moyenne \pm écart-type).

3.2.3. Résultats

3.2.3.1. Composition chimique initiale des racines fines de huit espèces ligneuses

L'analyse de la qualité chimique des racines fines des huit espèces ligneuses (présentées dans le tableau III.2) met en évidence une large gamme de variations pour les teneurs en carbone, azote, lignine, cellulose et pour les rapports C/N, L/C_{structural} et L/N. La teneur en azote des racines fines est en moyenne de $1.2 \pm 0.3\%$ et varie d'un facteur 2 entre les racines de *Diploptropis p.* (1.91%) et celles d'*Eperua f.* (0.98%). *Diploptropis p.* qui est une espèce fixatrice d'azote, a la plus forte teneur en N et le plus faible rapport C/N des racines. Les différences observées entre espèces sont significatives pour ce composé (*e.g.* N) ainsi que pour les teneurs en C dont la valeur moyenne est de $48.2 \pm 1.3\%$.

Tableau III.2 : Composition chimique initiale des racines fines des huit espèces ligneuses pour les composés : C, N, L, cellulose, hémicelluloses (en %) et les rapports C/N et L/N. Les espèces sont classées suivant un ordre croissant des valeurs de L/N. Les moyennes et les différences entre espèces sont reportées dans les deux dernières lignes du tableau. Les résultats des comparaisons interspécifiques de moyennes (ANOVA à un facteur) sont donnés uniquement pour C, N et C/N (valeur de F , *** $p < 0.0005$, $n = 5$) en raison de l'absence de répétition intra-spécifique pour les mesures de L, cellulose et C structural total.

Espèces	C	N	Lignine	Cellulose	Hémicelluloses	C/N	L/C _{structural} total	L/N
<i>Diploptropis p.</i>	49.8	1.91	42.9	3.4	16.0	26.1	0.71	22.6
<i>Symphonia sp.</i>	49.7	1.05	31.4	23.4	16.1	46.4	0.44	28.5
<i>Dicorynia g.</i>	47.9	1.27	44.0	19.4	14.1	37.9	0.57	33.8
<i>Simarouba a.</i>	48.0	1.28	45.0	12.0	13.2	37.7	0.64	34.6
<i>Carapa p.</i>	48.0	1.23	44.5	19.4	9.9	39.0	0.60	37.1
<i>Sterculia p.</i>	46.2	1.07	44.6	22.8	13.0	43.8	0.56	40.5
<i>Eperua f.</i>	48.8	0.98	41.8	15.6	8.9	49.9	0.63	42.7
<i>Protium s.</i>	47.6	1.03	45.0	18.0	10.1	46.4	0.62	45.0
Moyenne	48.2	1.23	42.4	16.8	12.7	40.9	0.60	35.6
F (valeur de p)	15.5***	104.4***	-	-	-	75.8***	-	-

Il existe également une grande diversité de valeurs des rapports C/N, L/C_{structural} et L/N des racines fines dont les variations sont de 47%, 38% et 50% respectivement. Le rapport C/N varie significativement entre les espèces ($F = 75.8$, $p < 0.0005$, $n = 5$; Tableau III.2). Il n'y a pas de corrélation significative entre les rapports L/N et C/N des racines fines (Figure III.3) mais *Symphonia sp.* est la seule espèce à ne pas être alignée avec les autres points.

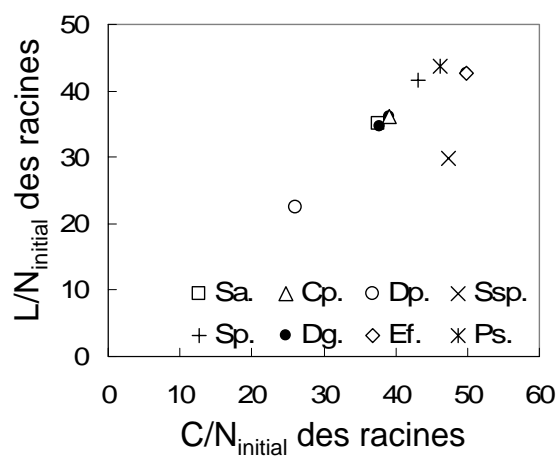


Figure III.3 : Comparaison du rapport L/N initial des racines fines et du rapport C/N initial des racines fines des huit espèces ligneuses ($r_{\text{pearson}} = 0.76$, $p < 0.05$, $n = 8$; $r_{\text{pearson}} = 0.93$, $p < 0.0005$ sans Ssp. Et Dp. et $r_{\text{pearson}} = 0.97$, $p < 0.0005$ sans Ssp.).

La modification de la qualité chimique au cours de la décomposition se traduit par une évolution des rapports C/N. Pour toutes les espèces, excepté pour *Diploptropis p.* le rapport C/N des racines diminue au cours du temps, diminution qui dépend de l'espèce et du type de sol (Tableau III.3).

Tableau III.3 : Pourcentage d'évolution du rapport C/N des racines fines des huit espèces ligneuses après 6 mois de décomposition. Les espèces sont classées selon un ordre croissant de leur rapport C/N_{initial}.

Espèces	$\Delta C/N$ (%)	
	P10	P5
<i>Diploptropis p.</i>	2.5	-0.4
<i>Simarouba a.</i>	-23.5	-18.2
<i>Dicorynia g.</i>	-11.6	-8.5
<i>Carapa p.</i>	-6.5	-9.6
<i>Sterculia p.</i>	-8.4	-3.8
<i>Symphonia sp.</i>	-3.1	-1.1
<i>Protium s.</i>	-13.9	-19.0
<i>Eperua f.</i>	-4.8	-8.7

Une corrélation de rang (Spearman) réalisée entre les teneurs initiales en éléments (C, N et rapport C/N) et les teneurs de ces mêmes éléments après 180 jours de décomposition, montre une plus forte variation (du rang) pour les concentrations en C que pour les concentrations en N ($r_{\text{spearman}} = 0.63$ et $r_{\text{spearman}} = 0.91$ respectivement, Tableau III.4).

Tableau III.4 : Corrélations de Spearman entre les teneurs initiales en composés et les teneurs de ces mêmes composés dans les racines fines après 6 mois de décomposition (r , $*p < 0.0005$, $**p < 0.05$, ns. pour non significatif, $n = 16$).**

	C _{initial}	N _{initial}	C/N _{initial}
C	0.63**	-	0.15 ns.
N	-	0.91***	-0.91***
C/N	-0.14 ns.	-0.88***	0.91***

3.2.3.2. Les variations saisonnières de l'humidité du sol

Les campagnes de ramassage des filets de décomposition s'étendent sur deux périodes contrastées quant aux conditions d'humidité du sol, appréciées soit par de mesures directes soit par des mesures

de précipitations journalières (Figure III.4) :

- la première période (S1) début juillet 2006-début janvier 2007, comprend la grande saison sèche durant laquelle le cumul de précipitations est de 304 mm (juillet-octobre) et la petite saison des pluies durant laquelle le cumul de précipitations est de 527.2 mm (novembre-décembre).
- la deuxième période (S2) début janvier-mi-juillet 2007 inclut la grande saison des pluies 2007 au cours de laquelle le cumul mensuel des précipitations varie entre 130 mm d'eau pour le mois de février et 640 mm d'eau pour le mois d'avril.
- la troisième période (S3) mi-juillet 2007-début janvier 2008, compte les mois les plus secs (moins de 100 mm de précipitation mensuelle pour août, octobre et novembre). S3 inclut également un pic exceptionnel de pluie enregistré le 22/09/07 (155 mm d'eau) et les deux dernières mesures (20/12/07 et 08/01/08) réalisées au cours de la petite saison des pluies (638 et 412 mm d'eau pour décembre et janvier respectivement).

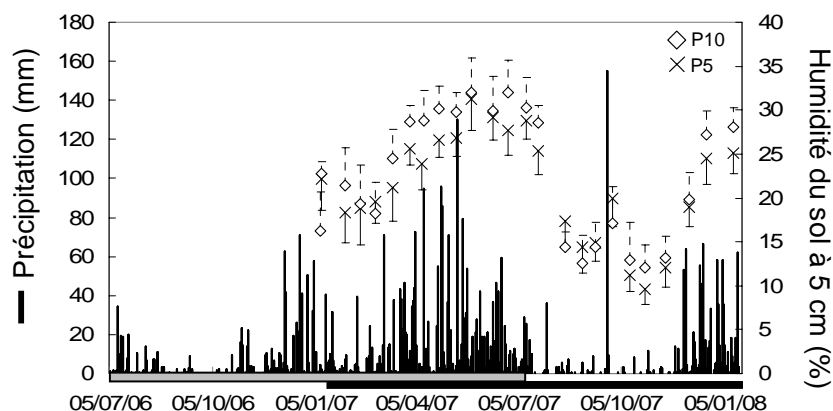


Figure III.4 : Représentation des variations journalières des précipitations enregistrées en 2006-07 au niveau de la tour à flux (Guyaflex) et des mesures d'humidité du sol moyennes à 5 cm de profondeur dans le sol de la parcelle 10 (losange blanc) et 5 (croix). Chaque point d'humidité correspond à trois fois cinq mesures sur le terrain. Les barres horizontales grises et noires correspondent aux expérimentations faites à partir de 8 et 3 espèces de racines fines respectivement.

L'humidité moyenne du sol enregistrée pendant la période S2 apparaît significativement plus élevée dans P10 que dans P5 avec des taux respectifs de 27.6% et 25.4% ($F = 14.6, p < 0.0005, n = 165$ mesures entre le 04/02/07 et le 17/07/07). L'humidité mesurée pendant la période plus sèche qui caractérise S3 ne conserve pas cette tendance et montre des valeurs relativement similaires entre P10 et P5 avec respectivement 15.4% et 15.0% d'humidité (mesurée dans la période du 21/07/07 au 20/11/07). La forte pluie du 22/09/07 de la période S3, qui représente presque la moitié des pluies cumulées sur la période, n'a induit aucune différence significative entre les deux parcelles.

3.2.3.3. Effet de l'espèce sur la décomposition des racines fines

Après 6 mois, $70 \pm 13\%$ en moyenne de la biomasse des racines fines des huit espèces ne sont pas décomposés et après 12 mois, $51 \pm 15\%$ de la biomasse sont encore intacts. Un fort effet « espèce » apparaît significatif après 6 et 12 mois de décomposition ($F = 23.1, p < 0.0005, n = 137$ après 6 mois et $F = 21.6, p < 0.0005, n = 137$ après 12 mois, Figure III.5) sur les masses restantes de racines fines. Que ce soit après 6 ou 12 mois de décomposition, les huit types racinaires présentent une série de valeurs régulières des biomasses dans laquelle seul *Simarouba a.* se détache clairement par sa décomposition plus rapide.

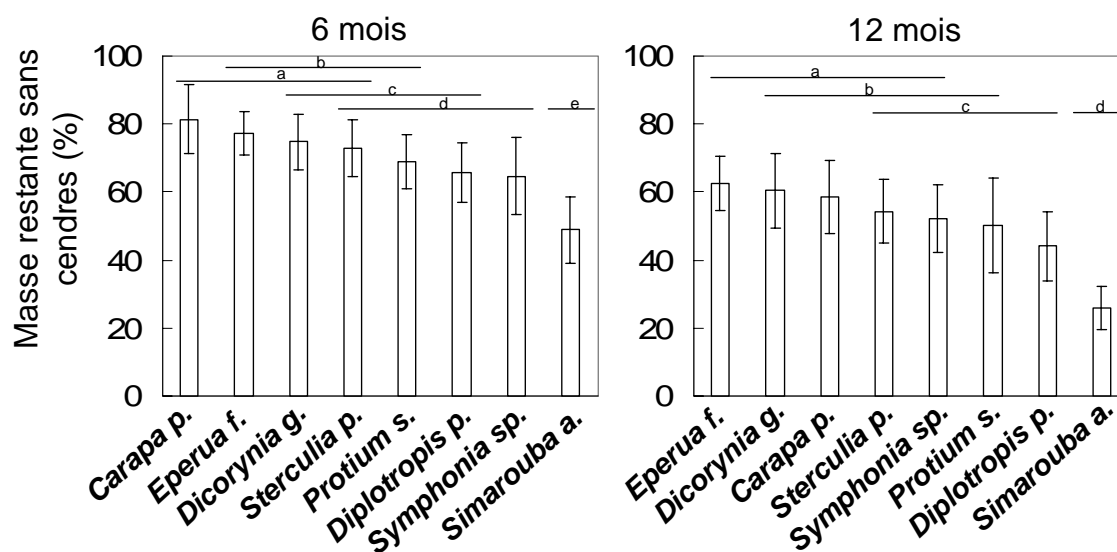


Figure III.5 : Valeurs moyennes de la masse des racines fines non décomposées après 6 et 12 mois pour les huit espèces ligneuses étudiées. Les espèces regroupées sous une même lettre ne sont pas significativement différentes ($F = 23.1, p < 0.0005, n = 137$ après 6 mois et $F = 21.6, p < 0.0005, n = 137$ après 12 mois), les barres d'erreur représentent les écarts-types ($n = 18$).

La cinétique générale de la décomposition met en évidence une perte de la matière organique nettement plus élevée au cours des six premiers mois qu'entre 6 et 12 mois avec en moyenne $31 \pm 10\%$ et $18 \pm 6\%$ de masse décomposée, respectivement. Ces pertes diffèrent d'un facteur 2.7 entre espèces. Pour exemple, au cours des six premiers mois, 19% seulement de la biomasse des racines fines de *Carapa p.* se sont décomposés contre 51% pour les racines fines de *Simarouba a.* En revanche, entre 6 et 12 mois, les écarts entre espèces sont nettement plus atténués et varient d'un facteur 1.8 seulement. *Carapa p.* et *Simarouba a.* présentent alors des pertes de biomasse proches, de l'ordre de 23% et 22% respectivement.

Aucune variable relative à la composition des racines (*i.e.* teneurs initiales en N, C, L, cellulose et

hémicelluloses, rapports C/N (Figure III.6 a), $L/C_{\text{structural}}$ et L/N des racines) ne présente de corrélation significative avec le taux de décomposition après 6 mois. Ce résultat est retrouvé dans les deux parcelles (P5 et P10). Mais après 12 mois, dans les deux parcelles confondues, la biomasse restante est significativement et positivement corrélée au rapport C/N et à la teneur en azote des racines fines ramassées après 6 mois de décomposition ($r_{\text{pearson}} = -0.59, p = 0.05$ et $n = 16$ et $r_{\text{pearson}} = -0.57, p = 0.05$ et $n = 16$ pour le rapport C/N (Figure III.6 b)) et les teneurs en N après 6 mois respectivement) et non au rapport C/N initial. Il n'y a pas non plus de corrélation significative entre la biomasse restante après 12 mois de décomposition et le rapport C/N initial.

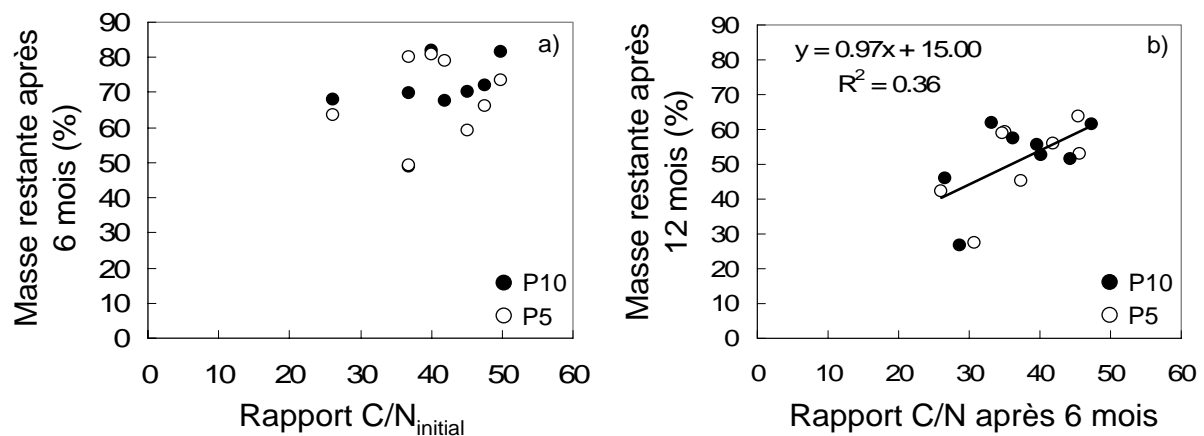


Figure III.6 : a) Relation entre le pourcentage de biomasse de racines fines non décomposées après 6 mois de décomposition et le rapport C/N_{initial}, b) Relation entre la biomasse estimée après 12 mois de décomposition et le rapport C/N mesuré après 6 mois de décomposition. ($p < 0.05, n = 16$).

Les constantes de décomposition, calculées à partir de trois points (e.g. 0, 6 et 12 mois) selon un modèle de type exponentiel décroissant (e.g. perte de la matière végétale plus importante durant les stades jeunes de décomposition) sont en moyenne de $k = 0.82$ et $k = 0.78$ dans P5 et P10 respectivement. Elles varient d'un maximum de 1.49 pour les racines fines de *Simarouba a.* à un minimum de 0.54 pour celles d'*Eperua f.* dans la parcelle 5 (Figure III.7).

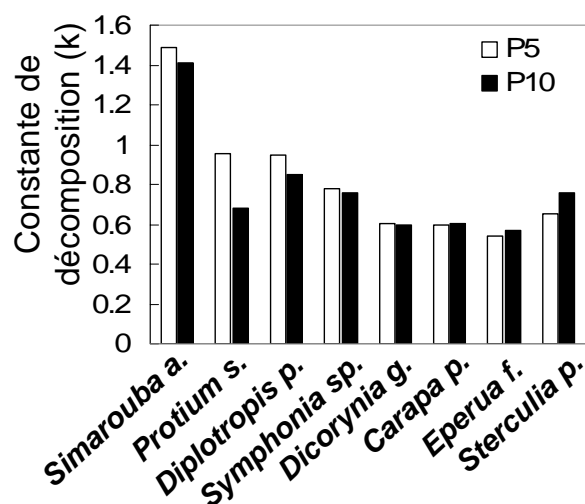


Figure III.7 : Valeurs des constantes de décomposition des huit espèces sur les parcelles 5 et 10 du dispositif Guyaflux.

De la même manière que pour les quantités de masse restante, on obtient les plus fortes corrélations entre les k et la qualité chimique des racines après 6 mois de décomposition. Selon la parcelle et l'espèce, il existe une corrélation positive et significative entre k et les teneurs en N des racines ($r_{\text{pearson}} = 0.51$, $p = 0.05$ et $n = 16$) et une corrélation négative et significative entre k et le rapport C/N des racines fines ($r_{\text{pearson}} = -0.54$, $p < 0.05$ et $n = 16$). En revanche, aucune relation n'est significative entre k et les rapports L/C_{structural} et L/N ($r_{\text{pearson}} = 0.27$, $p = 0.30$ pour L/C_{structural} et $r_{\text{pearson}} = -0.23$, $p = 0.38$ pour L/N et $n = 16$).

3.2.3.4. Effet de la parcelle sur la décomposition des racines fines

Il n'y a pas de différence significative du taux de décomposition des huit types de racines fines entre les plateaux au sein d'une même parcelle ($F = 0.2$, $p = 0.82$, $n = 90$). Au cours de la première expérimentation (8 espèces), il n'apparaît pas d'effet « parcelle » significatif sur la biomasse de racines non décomposées, que ce soit après 6 mois ou 12 mois. En moyenne, après 6 mois, 71% et 69% de la biomasse ne sont pas décomposés dans les parcelles 10 et 5 respectivement. Après 12 mois, environ la moitié de la biomasse racinaire s'est décomposée dans les deux parcelles (52% et 51% pour P10 et P5 respectivement). La relation linéaire entre les deux parcelles est par ailleurs plus forte après 12 mois ($r_{\text{pearson}} = 0.92$, $p < 0.005$ et $n = 8$) qu'après 6 mois ($r_{\text{pearson}} = 0.71$, $p < 0.05$ et $n = 8$) de décomposition (Figure III.8). La figure III.9 illustre également le fait que certaines espèces (*Dicorynia g.*, *Eperua f.*, *Sterculia p.* et *Symphonia sp.*) présentent des différences significatives de quantités de racines non décomposées entre les parcelles après 6 mois, ce qui n'est plus vrai après un an.

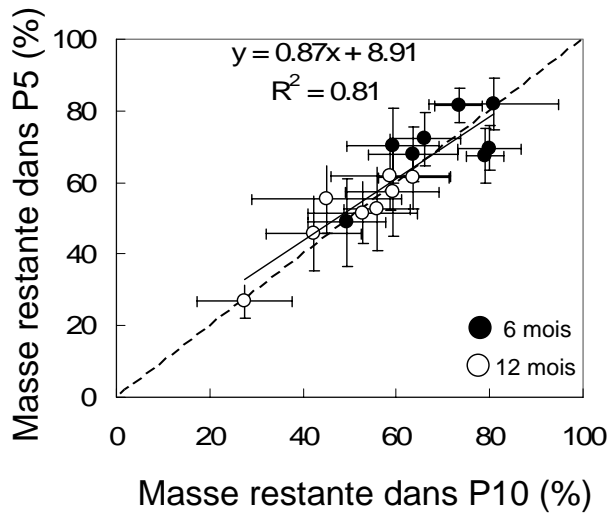


Figure III.8 : Corrélation entre les valeurs moyennes de masse de racines fines restantes, pour une même espèce, dans les sols des parcelles 5 et 10. Les huit espèces sont représentées par des cercles noirs pour la biomasse non décomposée après 6 mois et des cercles blancs pour la biomasse non décomposée après 12 mois. Les barres d'erreur représentent les écarts-types (n = 18).

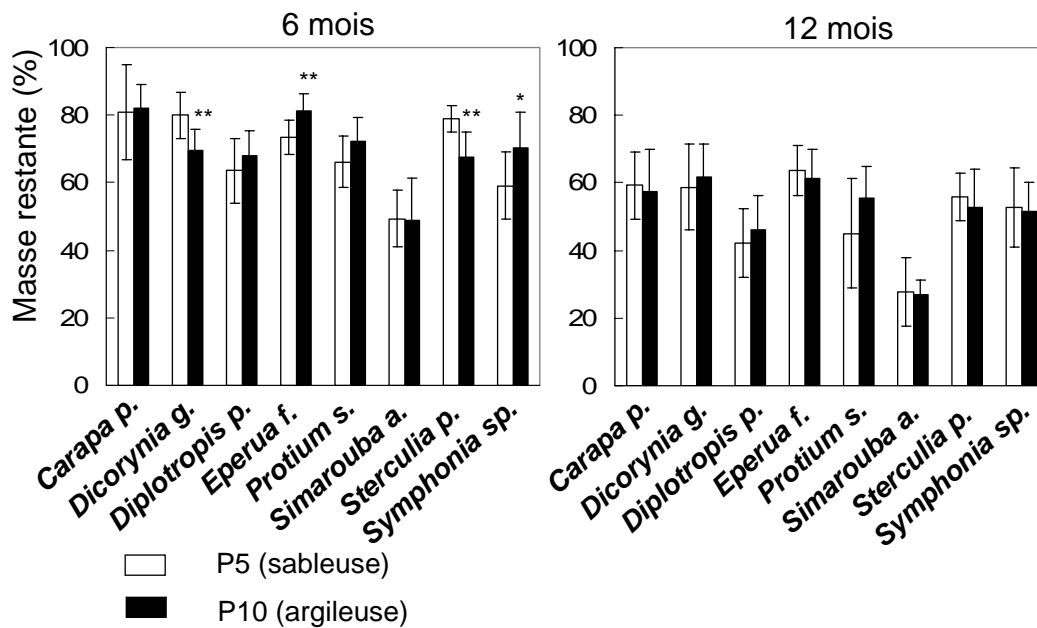


Figure III.9 : Pourcentages de biomasse non décomposée après 6 et 12 mois pour les huit types de racines fines dans la parcelle 5 à tendance sableuse (barres blanches) et dans la parcelle 10 à tendance argileuse (barres noires). Les barres d'erreur représentent les écarts-types (n = 9). Les différences significatives de biomasse entre les parcelles pour chaque espèce sont symbolisées comme suit : ** = $p < 0.005$ et * = $p < 0.05$, n = 18.

Une ANOVA incluant l'effet « espèce » (8 modalités) et l'effet « parcelle » (2 modalités) met en évidence une interaction significative entre ces deux facteurs après 6 mois de décomposition ($F = 4.3$, $p < 0.0005$). Au cours de la deuxième expérimentation, la décomposition des biomasses des trois espèces, *Carapa p.*, *Eperua f.* et *Protium s.*, communes aux deux expérimentations ne montre pas de différence significative entre les placeaux au sein d'une même parcelle.

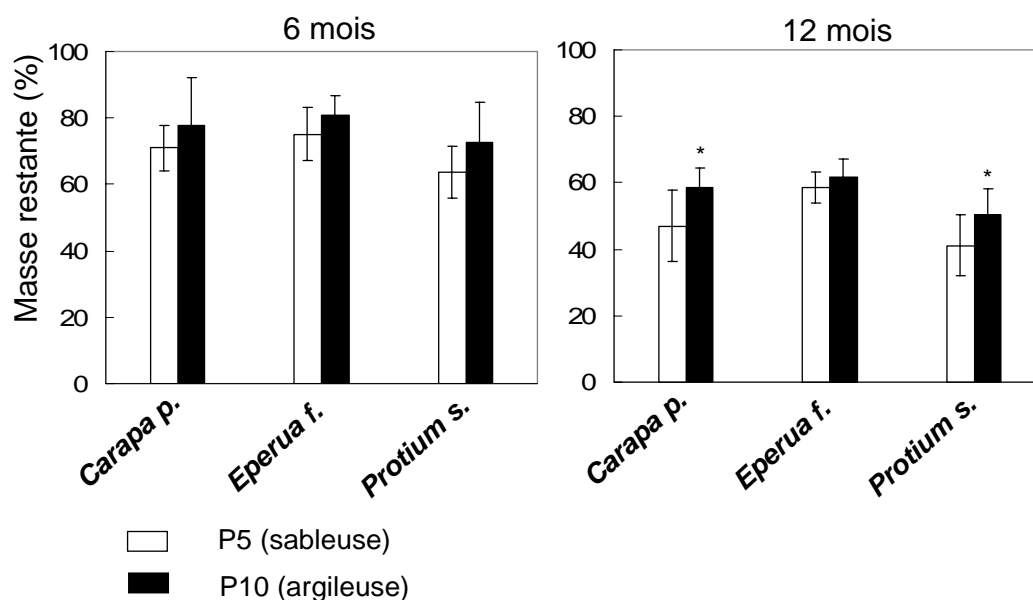


Figure III.10 Pourcentages de biomasse non décomposée après 6 et 12 mois pour trois types de racines fines (*i.e.* appartenant à trois espèces) dans la parcelle 5 à tendance sableuse (barres blanches) et dans la parcelle 10 à tendance argileuse (barres noires). Les barres d'erreur représentent les écarts-types ($n = 9$). Les différences significatives de biomasse entre les parcelles pour chaque espèce sont symbolisées par un * pour $p < 0.05$, $n = 18$.

En revanche, un effet « parcelle » clairement significatif s'ajoute à l'effet « espèce » sur la décomposition de ces trois types de racines fines ($F = 7.1$, $p = 0.002$ après 6 mois, $F = 14.3$, $p = 0.0005$, après 12 mois). Qui plus est, ce résultat est conservé lorsque *Protium s.* qui présente les plus faibles quantités de matière comparées à celles des deux autres types racinaires, est retiré du groupe ($F = 12.8$, $p = 0.0005$ après 6 mois et $F = 6.6$, $p = 0.05$ après 12 mois). Cet effet « parcelle » varie d'une espèce à l'autre (Figure III.10). Selon les parcelles, les écarts de masse restante observés dans les deux expérimentations sont présentés dans la figure III.11. Sur les trois espèces, en moyenne 77% et 70% des biomasses de racines fines ne sont pas décomposés après 6 mois dans P10 et P5 respectivement, et en moyenne 57% et 49% ne le sont pas après 12 mois dans P10 et P5 respectivement.

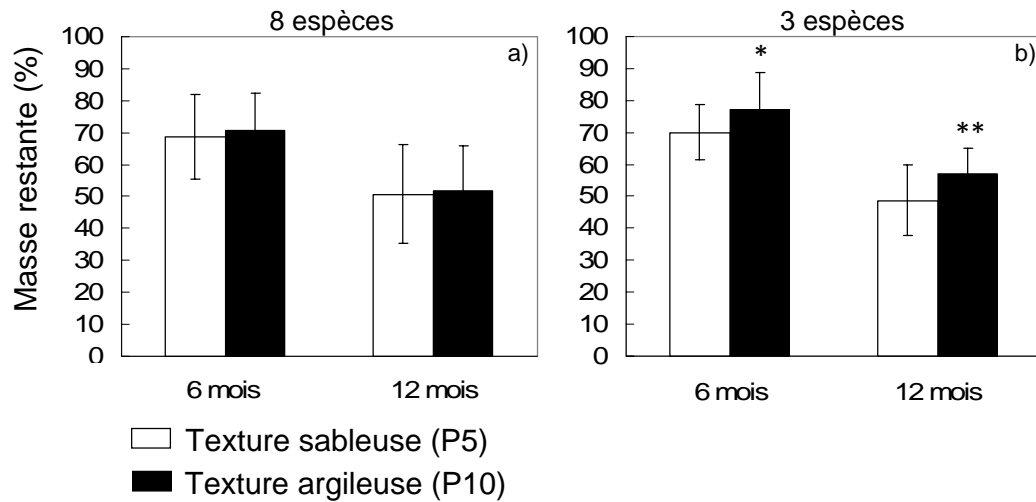


Figure III.11 : Pourcentages moyens de biomasse de racines fines non décomposée après 6 et 12 mois a) pour huit espèces pour la première expérimentation et b) pour trois espèces pour la seconde expérimentation, en fonction de la parcelle, les barres d'erreur représentent les écarts-types ($n = 69$ a) et $n = 27$ b)). Les différences significatives entre les deux parcelles en fonction de la période sont symbolisées par ** pour $p < 0.005$ ($F = 9.4$) et * pour $p < 0.05$ ($F = 6.4$).

3.2.3.5. Les variations saisonnières et la décomposition des racines fines

Le tableau III.5 compare les biomasses non décomposées observées d'une part entre les deux parcelles après 6 et 12 mois, et d'autre part entre les deux expérimentations. La significativité des différences de masse des racines fines restantes a pu être statistiquement testée en calculant une valeur de correction (Section 3.2.2.4.).

Seules les masses de racines fines de *Carapa p.* présentent après 6 et 12 mois de décomposition des différences significatives dans le sol de la parcelle 5. Ces écarts entre les proportions de masse racinaire non décomposée calculées, et celles mesurées s'élèvent à 20% et 23% après 6 et 12 mois dans la parcelle 5.

Tableau III.5 : Proportions des masses de racines fines non décomposées (en %) des trois espèces ligneuses communes aux deux expérimentations (*Carapa p.*, *Eperua f.*, *Protium s.*). Les masses racinaires non décomposées « réelles » et « théoriques » après 6 et 12 mois selon l'espèce et la parcelle (P5 et P10) figurant en gras dans le tableau sont comparées. Les différences significatives sont notées * avec $p < 0.05$, $n = 9$.

	P5			P10		
	1 ^{ère} exp. (190 jours)	2 ^{ème} exp. (148 jours)	1 ^{ère} exp.+Correction	1 ^{ère} exp. (190 jours)	2 ^{ème} exp. (148 jours)	1 ^{ère} exp.+Correction
6 mois						
<i>Carapa p.</i>	81	71	85*	82	78	86
<i>Eperua f.</i>	73	75	77	81	81	86
<i>Protium s.</i>	66	64	70	72	72	76
12 mois						
	1 ^{ère} exp. (363 jours)	2 ^{ème} exp. (337 jours)	1 ^{ère} exp.+Correction	1 ^{ère} exp. (363 jours)	2 ^{ème} exp. (337 jours)	1 ^{ère} exp.+Correction
<i>Carapa p.</i>	59	47	60*	57	59	51
<i>Eperua f.</i>	64	59	65	61	62	63
<i>Protium s.</i>	45	41	46	55	50	57

En moyenne, pour les trois types racinaires des deux sites, après 6 mois 28% et 26.5% de la masse sont décomposés dans la première et la deuxième expérimentation, respectivement, et après 12 mois, 45.2% et 47.0% de la masse se sont dégradés. Sur une année d'étude, les derniers résultats (*e.g.* 45.2% et 47.0%) montrent une décomposition plus importante au cours des 6 derniers mois de la deuxième expérimentation (20.5) que les 6 derniers mois de la première (17.2%). La figure III.12 a) illustre la tendance observée de la décomposition moyenne des racines fines sur les trois espèces en fonction de la parcelle et de l'expérimentation. Les quantités de masse décomposée pendant les périodes sèches apparaissent systématiquement plus élevées que celles calculées pendant les périodes humides. Ce résultat est également retrouvé pour les trois espèces excepté pendant les 6 premiers mois de décomposition des racines fines de *Carapa p.*

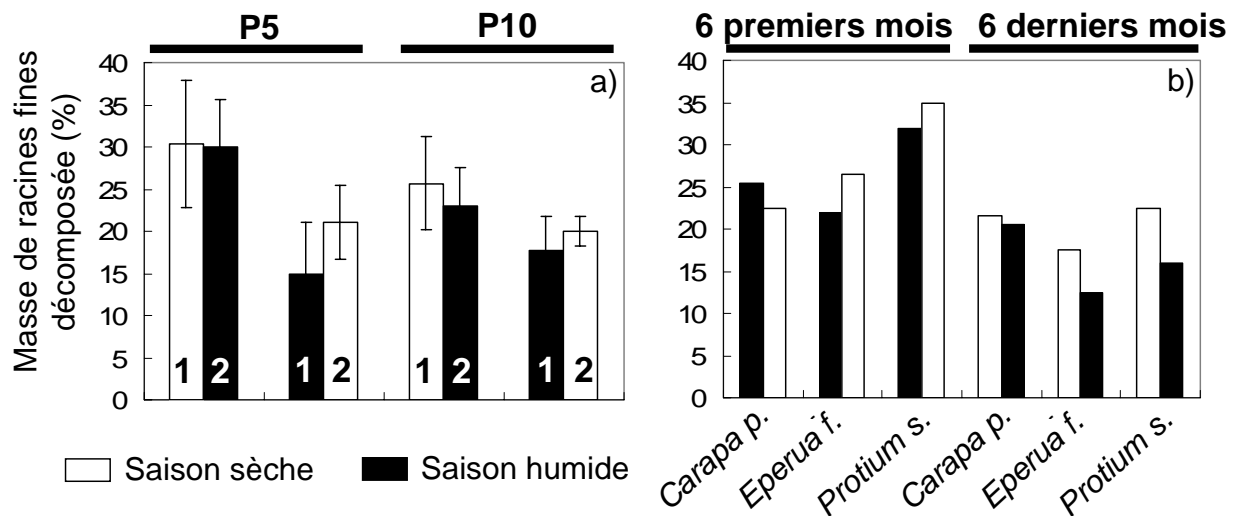


Figure III.12 : Comparaison des masses de racines fines décomposées en fonction d'une part a) de la saison, sèche ou humide selon l'expérience 1 ou 2, et de la parcelle, P5 ou P10 et d'autre part b) de la saison et de l'espèce ligneuse considérée, *Carapa procera*, *Eperua falcata* et *Protium sagotianum*. Les barres d'erreur représentent les valeurs d'écart-type des moyennes (n = 3, a)). Dans les deux parcelles a), les deux premières barres représentent les 6 premiers mois de décomposition tandis que les deux dernières barres sont les différences calculées entre les masses décomposées après 12 mois et celles décomposées après 6 mois (correspond aux 6 derniers mois).

Au cours des six premiers mois d'observation (e.g. 0-6 mois) malgré 42 jours de différence, les précipitations de la première expérience sont deux fois et demie inférieures à celles de la deuxième (Figure III.13). A l'inverse, durant les six derniers mois d'étude (e.g. 6-12 mois) la première expérience reçoit une quantité deux fois plus importante de pluie que la deuxième et ce malgré 16 jours de différence.

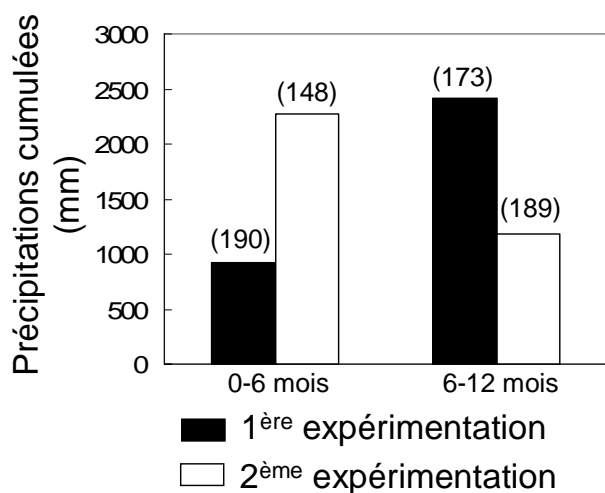


Figure III.13 : Somme des précipitations exprimées en millimètres d'eau enregistrées sur les périodes de 0 à 6 mois et 6 à 12 mois des deux expérimentations. Les valeurs entre parenthèses correspondent à la durée (en jours).

3.2.4. Discussion

3.2.4.1. Des limites dans les mesures

La méthode des filets utilisée pour estimer la décomposition des racines fines, est une technique couramment employée (Silver & Miya 2001). Toutefois, Burke & Raynal (1994) et Wachendorf *et al.* (1997) précisent qu'elle peut fortement limiter l'intervention des macro- et méso-faunes du sol dans la dégradation de la litière. Pourtant, dans une étude comparative, Silver & Miya (2001) ne montrent pas d'effet négatif significatif des filets sur la décomposition des racines fines. Cette méthode ne permet pas de préserver les racines fines des impuretés de sol qui deviennent d'autant plus difficiles à éliminer que la décomposition est à un stade avancé. Nettoyer les racines en décomposition est effectivement une étape délicate qui peut occasionner des biais dans la mesure des masses.

D'une manière plus générale, les prélèvements de racines vivantes destinées à mourir posent la question de la qualité chimique réelle de ce même matériel végétal mort dans le sol. Le phénomène de résorption qui est très étudié dans les feuilles, est un processus important capable de modifier la composition biochimique (Newman & Hart 2006) de l'organe considéré et d'influencer ainsi son taux de décomposition. Ce processus caractérise la période de sénescence des organes au cours de laquelle la plante réabsorbe des nutriments contenus dans les futurs tissus morts. Bien que ce phénomène soit plus difficile à quantifier au niveau des racines, une étude montre des différences dans les proportions de certains éléments (Na et P) des racines mortes comparées à celles des racines fines vivantes (Gordon & Jackson 2000). En conséquence, le taux de décomposition calculé dans la présente étude est potentiellement surestimé.

3.2.4.2. Les variables associées à la composition chimique

Bien que la décomposition des racines fines soit nettement moins documentée que celle des litières aériennes (essentiellement des feuilles), nous avons émis l'hypothèse que les principaux facteurs d'influence sont les mêmes. Parmi ces facteurs, nous avons testé celui de la qualité chimique à partir de variables biochimiques comme les teneurs en azote, carbone, lignine ainsi que les rapports C/N et L/N des racines fines. Pour ce faire, nous avons avant tout présumé que les racines fines ($\emptyset < 2$ mm) des huit espèces ligneuses choisies pour cette étude, couvraient une large gamme de composition chimique.

Jackson *et al.* en 1997 citent dans une synthèse qui regroupe les résultats de 250 publications d'études réalisées dans divers écosystèmes, des proportions moyennes de 1.17% en azote et de 48.8% en carbone des racines ($\emptyset \leq 2$ mm) de différentes espèces végétales. Les concentrations

moyennes en azote et en carbone mesurées dans les racines fines des huit espèces ligneuses sélectionnées dans la présente étude, sont très proches de ces valeurs avec 1.2% et 48.2%, respectivement. Quant aux gammes de variations, les teneurs en azote des huit types de racine varient d'un facteur 2 alors que celles estimées sur six espèces d'arbre tropicales, par Valverde-Barrantes *et al.* (2007) varient d'un facteur 1.5 seulement. Les valeurs des rapports C/N initiaux (26.1-49.9) des huit espèces de racines fines sont également plus élevées et bien plus variables que celles mesurées sur six espèces par Valverde-Barrantes *et al.* en 2007 (22.8-32.6 pour les racines vivantes et 21.8-31.2 pour les racines mortes). Dans le cas présent, le rapport C/N moyen (41) est légèrement plus faible que celui estimé sur les racines ($\emptyset < 2$ mm) d'un grand nombre d'espèces (43-45 ; Gordon & Jackson 2000 ; Jackson *et al.* 1997). La large gamme de variations de C/N observée sur les huit espèces de racine est conservée au cours du temps. Aussi, après 6 mois de décomposition les valeurs de C/N varient-elles d'un facteur 1.8 comparé au facteur 1.9 initial. Les proportions en lignine qui sont généralement moins bien documentées en raison des difficultés de mesure, apparaissent, pour notre échantillonnage racinaire, plus fortes que celles issues des deux travaux de synthèse réalisés par Arunachalam *et al.* (1996) et Silver & Miya (2001). Dans ces travaux effectués sur différentes espèces végétales issues d'écosystèmes variés, les teneurs moyennes en lignine des racines fines ($\emptyset < 2$ mm) sont environ deux fois plus faibles que celles de la présente étude (27% et 42% respectivement). Notre valeur moyenne de rapport L/N est moins élevée que celle estimée par Silver & Miya (2001) (36 et 44, respectivement).

Notre étude réalisée dans un sol de forêt tropicale a révélé une grande variabilité de la décomposition des racines fines entre espèces avec des valeurs variant de 26% à 63% de masse non décomposée après un an. Alors qu'aucune étude, à notre connaissance, ne compare directement les effets « espèce » sur la décomposition des racines fines, le travail de Yang *et al.* (2004a) réalisé sur deux espèces uniquement permet de comparer les ordres de grandeur des masses végétales restantes. En moyenne 27% de masse de racines fines inférieures à deux millimètres pour l'arbre de Tsoong et 39% pour le sapin de Chine, ne sont pas décomposés après un an d'étude dans un sol de forêt mélangée subtropicale.

La plupart des travaux étudie les cinétiques de décroissance des biomasses racinaires au cours du temps pour déterminer une constante de décomposition (k). Bien que notre analyse qui ne repose que sur trois dates de suivi de la décomposition reste moins précise, nous avons calculé néanmoins une valeur de k par espèce. En nous appuyant à la fois sur la littérature et la tendance observée pour les deux mesures (après 6 et 12 mois) chacune des huit constantes de décomposition est calculée à partir d'un modèle de décroissance exponentielle. Dans un important travail bibliographique, Silver & Miya (2001) rapportent que sur 32 études de la décomposition de racines fines ($\emptyset < 2$ mm), 18

utilisent la méthode des filets, 15 d'entre elles répondent à une cinétique de décroissance exponentielle. Notre étude met en évidence une diversité de k variant de 0.54 à 1.49. Ces valeurs obtenues sur huit espèces sont comparables aux résultats d'autres études réalisées en milieu tropical. Singh *et al.* (1984) estiment effectivement une gamme de k comprise entre 0.6 et 1.9 pour les racines fines ($\varnothing < 2$ mm) de Teck d'une forêt tropicale, et Bloomfield *et al.* (1993) estiment des k de 0.6 et de 0.83 pour les racines fines ($\varnothing < 2$ mm) de *Prestoea montana* et *Dauyodes excelsa* d'une forêt subtropicale, respectivement. Par ailleurs, nous pouvons observer que parmi les k qui caractérisent la décomposition de nos huit types de racines fines, aucune valeur n'est inférieure à 0.50 contrairement à celles des racines fines de la plupart des espèces ligneuses des régions tempérées ($0.16 < k < 0.60$, Arunachalam *et al.* 1996 en plantation, Chapin *et al.* 2000, Tableau III.6).

Tableau III.6 : Comparaison interspécifique des constantes de décomposition (par an) des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) dans différents types d'écosystème en fonction des teneurs en lignine (L, %) et des rapports L/N et C/N des racines.

Références	Site	Espèce	L			k
Ecosystème tempéré						
[Persson 1982]	Forêt mélangée (Suisse)	<i>Calluna vulgaris</i>	Nc			0.50-0.60
-	Forêt (Suisse)	<i>Pinus sylvestris</i>	26.8			0.20
[Vogt <i>et al.</i> 1983]	Forêt (USA)	<i>Abies amabilis</i> *	11.6			0.71
Ecosystème subtropical						
[Bloomfield <i>et al.</i> 1993]	Forêt humide (Puerto Rico)	<i>Prestoea montana</i>	26.8			0.60
[Bloomfield <i>et al.</i> 1993]	Forêt humide (Puerto Rico)	<i>Dauyodes excelsa</i>	28.7			0.83
Ecosystème tropical						
[Singh <i>et al.</i> 1984]	Forêt de Teck (Inde)	Teck	nr			0.60-1.90
[Tripathi & Singh 1992]	Savane (Inde)	Bambou	19.9			1.71
			Comparaison interspécifique			
[Cusack <i>et al.</i> 2009]	Forêt humide (Costa Rica**)	<i>Drypetes glauca</i>	16.1	21.2	63.5	0.73
-	-	<i>Andropogon gerardii</i>	10.5	16.7	58.7	0.94
-	-	<i>Pinus elliottii</i>	34.9	42.7	60.4	0.42
-	-	<i>Pinus resinosa</i>	28.2	23.2	39.9	0.33
			Comparaison inter-site			
			Précipitations (mm)		Température (°C)	

[Cusack <i>et al.</i> 2009]	Forêt sèche (Puerto Rico)	<i>Drypetes glauca</i>	508	26.4	0.42
-	Forêt brumeuse (Costa Rica)	-	2685	17.7	0.52
-	Forêt semi-humide (Panama)	-	2692	27.2	1.00
-	Forêt de montagne (Puerto Rico)	-	3363	23.5	1.01
-	Forêt humide (Costa Rica)	-	4100	26.2	0.69

*racines fines < 1 mm, ** moyennes annuelles des précipitations 4100 mm et des températures 26.2°C.

Que ce soit dans la parcelle à tendance argilo-sableuse ou sablo-argileuse, le rapport C/N des racines fines mesuré après 6 mois de décomposition explique plus de 30% de la variabilité interspécifique des masses de racines fines non décomposées après 12 mois (34% et 38% dans P5 et P10, respectivement et 36% en moyenne Figure III.6). L'âge des litières conditionne la libération progressive des éléments, la valeur du rapport C/N et en conséquence, la relation entre leur qualité et leur taux de décomposition (Figures 4 b) et 13). En effet, la litière fraîche peut perdre jusqu'à 5% de sa masse en 24h par la seule action du lessivage (Chapin *et al.* 2002). La masse rapidement dégradée correspond aux composés solubles qui peuvent être en quantité d'importance variable selon l'espèce ligneuse. Cette perte par lessivage est observée dans le cadre de l'étude de la décomposition des litières (de feuilles) à la surface du sol et qui se trouve sous l'influence directe des variations climatiques. Or le sol est un environnement plus tamponné, ce qui suppose que la « Phase 1 » de la cinétique de décomposition des litières souterraines est plus longue dans le sol qu'en surface (Figure III.14). La relation entre le rapport C/N des litières et leur taux de décomposition a déjà été remarquée pour des litières de feuilles (Berg & Staaf 1980). Elle est également constatée pour des litières de racines fines à l'échelle du globe (Silver & Miya 2001). Quant au rapport L/N, nous n'avons pas observé de relation significative avec le taux de dégradation des racines. Cependant le faible nombre de répétitions des mesures de concentration en lignine des biomasses initiales d'une part et des biomasses plus âgées (décomposées de 6 mois) d'autre part, fragilise considérablement ces données.

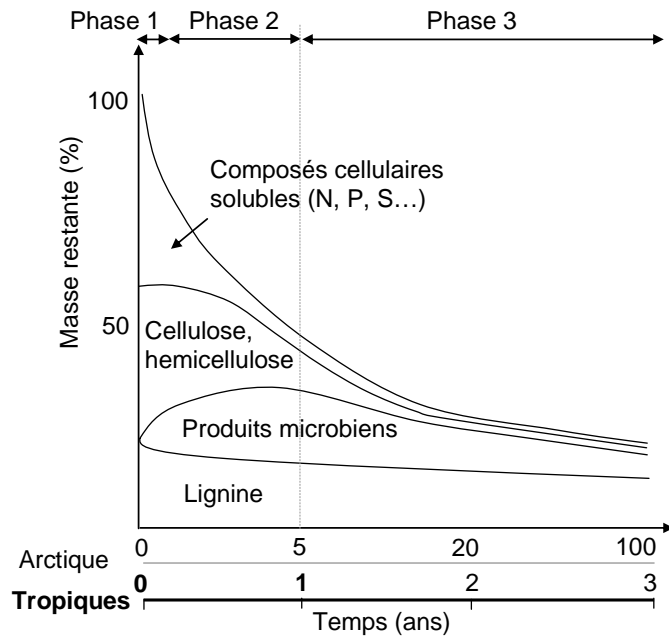


Figure III.14 : Représentation d'un modèle, comportant trois phases principales, de la décomposition de la litière pour un climat froid de type arctique et un climat chaud de type tropical. La phase initiale (Phase 1) de la décomposition correspond à une perte de masse non ligneuse contenant des concentrations élevées en nutriments comme l'azote (N), le phosphore (P) et le soufre (S). La seconde phase (Phase 2) est une phase intermédiaire. La phase tardive (Phase 3) correspond à la dégradation de la masse ligneuse des litières, elle est conditionnée par le taux de décomposition de la lignine (d'après Chapin *et al.* 2000 ; Coleman *et al.* 2004).

3.2.4.3. Les variables climatiques et environnementales

La température et l'humidité du sol sont les principaux facteurs qui, en raison de leur influence sur les réactions chimiques, physiques et microbiologiques, conditionnent la décomposition. L'humidité du sol est le seul de ces deux facteurs à présenter de très fortes variations dans un sol de forêt tropicale. Pour répondre à l'hypothèse plus générale de l'effet des variations saisonnières sur la décomposition, nous avons réalisé deux expérimentations décalées de six mois. Dans le cadre de ces dernières, les écarts de masse racinaire décomposée sont faibles mais les tendances interspécifiques (*e.g. Carapa p., Eperua f. et Protium s.*) observées sur les deux parcelles, sont les mêmes. En moyenne les racines fines se décomposent plus vite en période sèche qu'en période humide, généralement marquée par le phénomène d'hydromorphie. La vitesse de décomposition dépend aussi de l'ordre des saisons et de leur durée, ce que notre étude n'a pas pu révéler en raison d'un découpage des suivis trop large (6 mois minimum). Parmi les variables environnementales, l'une d'origine abiotique, la texture du sol influence la décomposition des racines fines d'après les travaux de Silver & Miya (2001) et Silver *et al.* (2005). A travers leurs résultats, le sol argileux ($k = 0.96 \pm 0.10$) apparaît plus favorable à la décomposition des litières que le sol sableux ($k = 0.61 \pm 0.15$). La variabilité inter-site observée dans

notre étude et les résultats de Silver & Miya (2001) et Silver *et al.* (2005) divergent. En effet, en moyenne, les racines fines des huit espèces ligneuses se décomposent plus vite dans le sol de la parcelle 5 ($k = 0.82 \pm 0.31$) à tendance sablo-argileuse que dans le sol de la parcelle 10 ($k = 0.78 \pm 0.27$) à tendance argilo-sableuse. Les divergences observées entre les deux études résident probablement dans des différences de proportion en éléments (sable, argile, limon et azote, carbone). Les travaux menés au Brésil par Silver *et al.* (2005) opposent des *acrisols* et des *ferralsols* à forte proportion en argile (60%) à des *acrisols* à forte proportion en sable (80%). Ces sols sont nettement plus contrastés que ceux des parcelles 10 (33% d'argile et 27% de sable grossier) et 5 (19% d'argile et 58% de sable grossier). De surcroît, le site brésilien extrêmement sableux apparaît fortement appauvri (rapport C/N = 11.6 entre 0 et 40 cm de profondeur), un appauvrissement qui peut être le résultat d'un lessivage important des nutriments vers les profondeurs (Silver *et al.* 2000). En conséquence, le sol de P5 semble être un intermédiaire dans lequel les conditions pédologiques (texture, porosité, teneur en azote, carbone total et rapport carbone sur azote microbien) sont plus propices à la décomposition des litières souterraines (rapport C/N = 14.4 entre 15 et 40 cm de profondeur) que le sol sableux décrit par Silver *et al.* (2000) ou même que le sol à tendance argileuse de la parcelle 10. La porosité du sol de cette parcelle agit sur la capacité de rétention en eau (*i.e.* différences significatives du taux d'humidité entre P10 et P5) et en nutriments utilisables par les décomposeurs et les végétaux. En revanche, la conséquence d'un taux d'humidité élevé est une diminution importante des concentrations en oxygène dans les pores du sol qui devient alors un milieu anoxique défavorable à l'activité des micro-organismes. Quant aux variables environnementales d'origine biotique, elles comptent la structure forestière (*e.g.* surface terrière, densité...) qui modifie la répartition des biomasses souterraine et aérienne. La biomasse racinaire vivante exude des composés qui nourrissent et stimulent les micro-organismes. Nos travaux réalisés au cours de la présente thèse ont mis en évidence une biomasse racinaire sensiblement plus élevée dans P5 que dans P10 dans l'horizon 0-30 cm. Quant à la biomasse aérienne, elle peut affecter l'éclairement au niveau du sol et modifier sa température et donc la dynamique de la décomposition des litières souterraines. Dans notre étude le peuplement plus dense de la parcelle 10 se distingue aussi du peuplement de la parcelle 5 par une surface terrière plus élevée (Section 1.2.4). Néanmoins, des mesures d'indice foliaire issues de travaux antérieurs, ne montrent pas de différence importante entre les parcelles de Guyaflux (6.5, Bonal comp. pers.).

3.2.5. Conclusion

Cette étude de la décomposition des racines fines de huit espèces tropicales nous a permis de mieux apprécier la variabilité inter-spécifique des compositions biochimiques d'une part, et des constantes de décomposition d'autre part. Et *in fine* de comprendre l'étroite relation entre C/N et k , laquelle est

fortement soumise aux variables environnementales et climatiques. Le taux d'humidité du sol, conditionné par la texture, accélère ou non, selon les phénomènes d'hydromorphie, les processus de décomposition des racines fines. Il serait intéressant de compléter cette étude par des mesures de température du sol dans l'horizon 5-10 cm suivant une périodicité fine, des mesures de qualité chimique du sol (pH, teneur en C, N) et des mesures de texture à petite échelle (mètre carré). Nous avons également constaté qu'une période de six mois pour une telle étude paraît limitante au regard de la vitesse de décomposition de la biomasse racinaire en milieu tropical.

3.3. Etude de la phénologie de l'élongation des racines fines de cinq espèces ligneuses

3.3.1. Introduction

Alors que de nombreuses études dans les écosystèmes tropicaux orientent leur recherche sur les estimations de la production des litières aériennes (*i.e.* Proctor 1984 ; Vitousek & Sanford 1986), rares sont celles qui se concentrent sur la dynamique des parties souterraines. Or, aujourd'hui il ne subsiste plus de doute sur le fait que le turnover (taux de renouvellement) des racines représente un apport important de la matière organique (et des nutriments) dans le sol (McClougherty *et al.* 1982 ; Raich & Nadelhoffer 1989 ; Fogel 1991). La production de racines fines apparaît en effet égale ou supérieure à la production des litières aériennes dans de multiples forêts et semble contribuer à plus de la moitié de la production primaire nette (Keyes & Grier 1981 ; Burke & Raynal 1994 ; Fahay & Hughes 1994). Qui plus est, de nombreux travaux ont mis en évidence la simultanéité de la production et de la mortalité des racines au cours du temps, de telle sorte que l'accumulation des racines fines dans un système résulte de l'équilibre qui s'opère entre ces deux processus (Santantonio & Grace 1987). Estimer et comparer la dynamique (production et mortalité) des racines fines de plusieurs espèces constitue une étape clé dans l'identification des contrastes de stratégie de développement qui existent entre les espèces.

Les facteurs qui contrôlent la dynamique du système racinaire sont relativement peu compris (Hendrick & Pregitzer 1996). Quant aux racines fines, les estimations disponibles sur leur durée de vie (Eissenstat & Yanai 1997), ou leur dynamique saisonnière de production et de mortalité sont peu nombreuses. La dynamique des racines des végétaux dépend des mécanismes de contrôle interne (*i.e.* signaux physiologiques de la phénologie) qui agissent sur la répartition des carbohydrates entre les organes (Joslin *et al.* 2001). Elle dépend aussi des mécanismes qui relèvent du contrôle externe tels que la température, la fertilité et la disponibilité en eau dans le sol (Cote *et al.* 1998). Parmi ces trois derniers facteurs, la température est celui qui présente les plus faibles amplitudes de variation dans les régions tropicales humides. Des études réalisées dans des forêts tropicales sèches ont fait apparaître que la croissance des racines a lieu pendant la saison humide suggérant une synchronisation avec une humidité élevée dans le sol, le développement des feuilles et une libération des nutriments (Kavanagh & Kellman 1992 ; Lopez *et al.* 1998 ; Thongo M'Bou 2008). En 2001, une expérimentation basée sur différents degrés d'irrigation, réalisée par Yavitt et Wright dans une forêt à saisonnalité marquée du Panama, confirme l'influence prépondérante de la disponibilité en eau dans le sol sur la croissance des racines. La nature du sol relative aux proportions en éléments argileux et

sableux, proportions qui dans certains cas peuvent freiner le développement du système racinaire, influe aussi de manière importante et peut engendrer une phénologie de l'élongation des racines spécifique au site.

Comme le soulignent nos résultats dans l'étude de la production des racines fines *via* la méthode des carottes de recolonisation (Section 2.3.), l'inconvénient majeur des méthodes destructives est l'absence d'information sur les variations de la croissance et de la mortalité des racines sur un pas de temps fin. La technique des rhizotrons (et mini-rhizotrons) permet de suivre, par une observation directe non destructive, la croissance, l'architecture et la mortalité des racines fines derrière une vitre *in situ*. Néanmoins, les estimations de la production et du turnover des racines fines soulèvent actuellement une vive controverse en raison des difficultés des mesures *in situ* (King *et al.* 2002 ; Pregitzer 2002 ; 2003). La mort des racines est en effet définie comme étant un processus graduel au cours duquel un segment de racines mortes est rarement accompagnée d'une perte complète de ses fonctions (Comas *et al.* 2000). De surcroît, ce passage progressif d'un état vivant à un état mort peut présenter des variations morphologiques telles que le brunissement ou le flétrissement des tissus qui ne sont néanmoins pas toujours distinguables. Pourtant, les images collectées à partir des rhizotrons semblent fournir les mesures de la croissance en longueur des racines les plus complètes pour un minimum de perturbation (Jackson *et al.* 2001).

Dans l'étude présentée ci-après nous avons observé la dynamique saisonnière des racines fines de diamètre inférieur à 2 mm chez cinq espèces ligneuses tropicales plantées en monoculture. Notre objectif principal, à partir de la méthode des rhizotrons, a été de comparer la phénologie de l'élongation des racines fines des cinq espèces. Nous avons parallèlement supposé que les dynamiques saisonnières de l'élongation racinaire est principalement influencée par les variations de l'humidité du sol.

3.3.2. Matériels et méthodes

3.3.2.1. Installation des rhizotrons

L'utilisation de rhizotrons doit permettre de caractériser la dynamique de croissance comme la rythmicité de l'élongation, la mortalité et la durée de vie des racines (De Ruijter *et al.* 1996 ; Lauenroth & Gill 2003). Dans notre étude, cette méthode qui est couramment utilisée pour les racines d'arbres tropicaux (Jourdan & Rey 1997 ; Green *et al.* 2005 ; Metcalfe *et al.* 2007a), a été appliquée pour mettre en évidence des différences de phénologie de croissance individuelle des racines fines ($\emptyset < 2$ mm) entre plusieurs espèces ligneuses. Pour ce faire, 15 rhizotrons ont été installés dans cinq des

16 placettes monospécifiques retenues sur la plantation d' « Essences locales ». Le choix des espèces tient compte à la fois de l'état sanitaire des arbres et de leur présence dans les expérimentations précédentes. Les espèces conservées sont : *Carapa procera*, *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata*, *Protium sagotianum* et *Simarouba amara* (Tableau III.1, Section 3.2.2.1.).

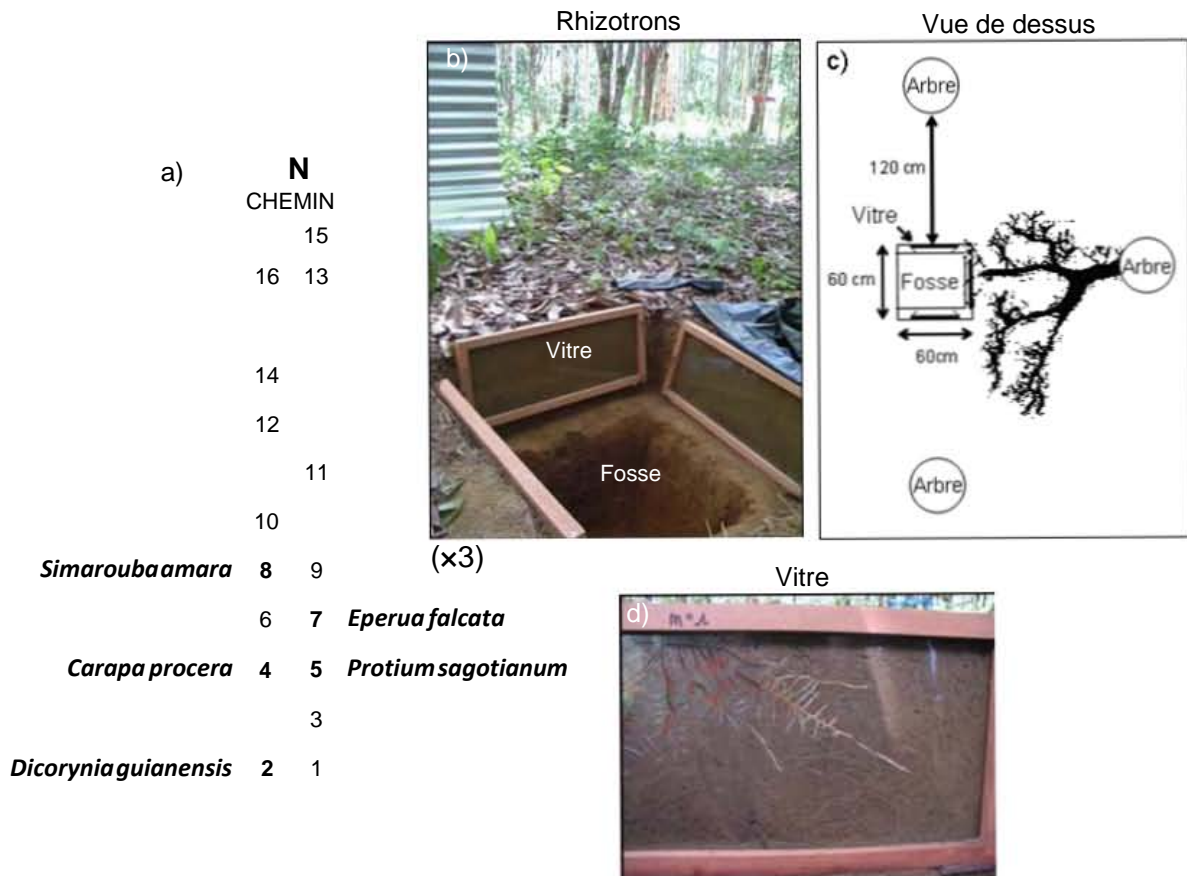


Figure III.15 : Vue d'ensemble de a) la localisation des rhizotrons dans cinq placettes monospécifiques, c) la disposition des fosses par rapport aux arbres, b) l'agencement des trois rhizotrons dans une fosse et d) des racines en croissance derrière la vitre d'un rhizotron. Tous ces rhizotrons sont en position verticale le long des parois de sol.

Le principe du rhizotron consiste à appliquer une vitre (ou d'un plexiglas) contre la paroi d'une fosse creusée (Swords 1998 ; Green *et al.* 2005). Nous avons creusé cinq fosses de 70 cm de côté entre les 20 et 23 septembre 2006. Chaque fosse disposait sur trois de ses quatre côtés, de vitres plaquées sur les 20 premiers centimètres de profondeur (Figure III.15). Ces vitres qui étaient de la dimension de deux feuilles A4 en position horizontale (60 cm de long sur 20 cm de haut) ont été installées en prenant soin de reconstituer, autant que possible, derrière chaque surface la densité du sol de la placette. Afin de limiter l'impact de la lumière sur la croissance des racines le long des vitres, ces dernières ont été recouvertes d'un plastique noir opaque. Une plaque de polystyrène superposée d'une tôle obstruait la fosse pour préserver l'intérieur des fortes chaleurs et des fortes précipitations qui arrivent au sol. Les premiers impacts racinaires sont apparus sur la vitre un mois seulement après

la mise en place des rhizotrons. La première mesure a été effectuée lorsque qu'une première ramification racinaire a été observée sur la vitre.

3.3.2.2. Principes de mesure

L'étude réalisée entre le 9 novembre 2006 et le 14 février 2008 a été répartie sur trois campagnes de mesure :

- Campagne 1 : du 09/11/2006 au 24/01/2007,
- Campagne 2 : du 14/03/2007 au 12/07/2007,
- Campagne 3 : du 26/07/2007 au 14/02/2008.

Chacune de ces campagnes comptait en moyenne une mesure par semaine. Elles ont été séparées de deux phases de rafraîchissement le 07/02/07 et le 18/07/07, qui ont consisté à couper les racines trop nombreuses qui obstruaient la vitre. Les vitres ont donc été soigneusement retirées puis, après la coupe, réinstallées contre le profil de sol.

Les racines fines (de diamètre ≤ 2 mm) ont été decalquées sur une feuille transparente plastifiée à l'aide de fins marqueurs de couleur de telle sorte qu'à une couleur corresponde une date de suivi. Tous les transparents ont été scannés et les tracés correspondant aux racines ont été digitalisés à l'aide du logiciel WinRhizo Tron MF (Regent Instruments, Canada). Ce logiciel permet de gérer une base de données incluant les longueurs des racines, exprimées en centimètre, pour chaque date de suivi. Puis le calcul de la vitesse d'élongation des racines (V_{cr}), exprimée en cm/j a été effectué à partir du logiciel de statistique SAS (version 9.1). Il s'exprime sous la forme :

$$V_{cr} = \frac{(L_{t_1} - L_{t_0})}{t_1 - t_0} \quad (\text{III.3})$$

Où L_{t_0} est la longueur d'une racine au temps t_0 , L_{t_1} est la longueur de cette même racine au temps t_1 et t_1-t_0 le nombre de jours écoulés entre les deux dates de suivi.

3.3.2.3. Mesures d'humidité du sol

A chaque suivi de croissance racinaire, ont été associées trois mesures d'humidité du sol par rhizotron. Ces mesures ont été faites à 10 cm des vitres et à 15 cm de profondeur à l'aide d'une sonde à humidité portable (ML2x, Theta Probe, Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK). Afin de mieux observer l'alternance des saisons sèches et des saisons humides, enregistrées entre le 09/11/06 et le 14/02/08, elles ont été comparées aux données de précipitations journalières prises au niveau du site de la tour à flux.

3.3.2.4. Analyses statistiques

Le traitement des données a été effectué à l'aide des logiciels Excel et SAS (version 9.1). La comparaison de moyennes entre espèces a été réalisée par un test post-hoc de Bonferroni. Le calcul des coefficients de corrélation de Pearson ainsi que des régressions linéaires simples ont été utilisés comme outil exploratoire pour la mise en évidence de relation entre la vitesse d'élongation des racines fines et le pourcentage des humidités dans le sol à 15 cm de profondeur. Dans le texte, les valeurs moyennes ont été présentées avec leur écart-type (moyenne \pm sd).

3.3.3. Résultats

Les périodes de mesure, dans notre étude (09/11/06-14/02/08) couvrent quatre saisons qui se distinguent par les quantités d'eau enregistrées au niveau du sol :

- la petite saison des pluies 2006-07, de début novembre à fin janvier (noté S1), qui reçoit 417 mm d'eau,
- la grande saison des pluies 2007, de mi-février à mi-juillet (noté S2), qui reçoit environ 757 mm d'eau,
- la grande saison sèche 2007, de mi-juillet à fin novembre (noté S3), qui reçoit 81 mm d'eau, et
- la petite saison des pluies 2007-08, de fin novembre à début février (noté S4), qui enregistre environ 340 mm de pluie.

Par contre, le rafraîchissement réalisé le 07/02/07 sur l'ensemble des rhizotrons ne permet pas de faire apparaître la petite saison sèche 2007 dans les séries de mesure des élongations racinaires et des humidités du sol (partie hachurée grise sur les figures 17 et 18). Les humidités du sol mesurées dans les cinq placettes de la plantation, mettent en évidence ces variations saisonnières avec S3 (20%) < S1 (21%) < S4 (26%) < S2 (29%), S2 étant significativement différente de S3 ($p < 0.0005$, $F = 0.02$ et $n = 34$, Figure III.16).

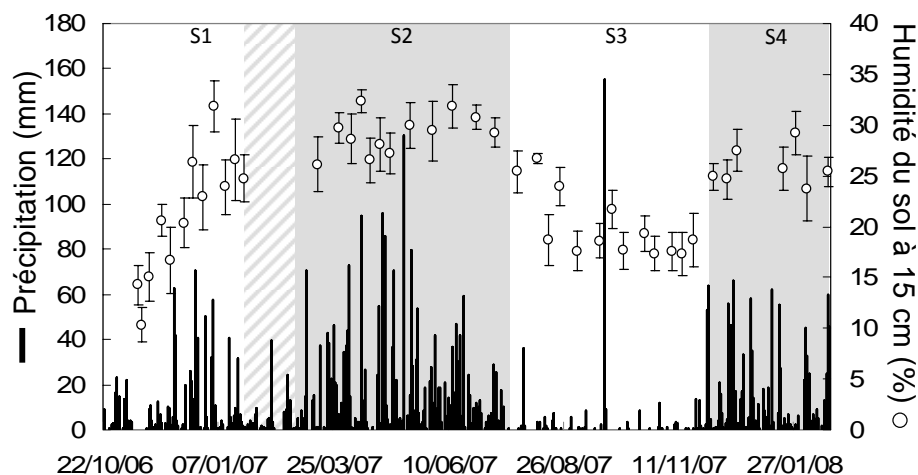


Figure III.16 : Variations journalières, entre le 09/11/06 et le 14/02/08, des précipitations enregistrées au niveau de la tour à flux et des humidités du sol prises à proximité des rhizotrons à 15 cm de profondeur. Chaque point d'humidité du sol correspond à une valeur moyenne de 45 mesures (9 mesures par placettes monospécifiques sur la plantation). Les barres verticales représentent les valeurs d'écart-type. La période d'étude est découpée sur la base des saisons climatiques, en quatre saisons de mesure (S1, S2, S3 et S4).

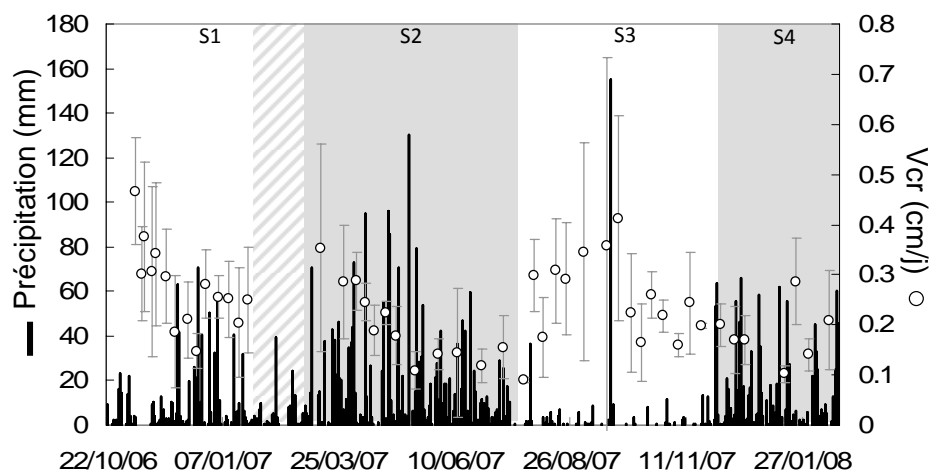


Figure III.17 : Variations journalières, entre le 09/11/06 et le 14/02/08, des précipitations et des vitesses d'élongation moyenne (Vcr). Chaque point de croissance en longueur est une valeur moyenne de 5 estimations pour 5 espèces ligneuses. Les barres verticales représentent les valeurs d'écart-type. La période d'étude est découpée sur la base des saisons climatiques, en quatre saisons de mesure (S1, S2, S3 et S4).

La vitesse d'élongation moyenne de racines fines, pendant un peu plus d'un an d'observation, est de 0.24 ± 0.13 cm/j. Cette vitesse d'élongation varie d'un minimum de 0.04 cm/j pendant la grande saison des pluies (S2) à un maximum de 0.90 cm/j pendant la grande saison sèche (S3). La vitesse moyenne de croissance racinaire est significativement plus élevée pendant la petite saison des pluies 2006-07 (S1, 0.27 ± 0.12 cm/j) que pendant la grande saison des pluies (S2, 0.19 ± 0.10 cm/j, $p < 0.005$, $F = 4.9$ et $n = 224$, Figure III.17).

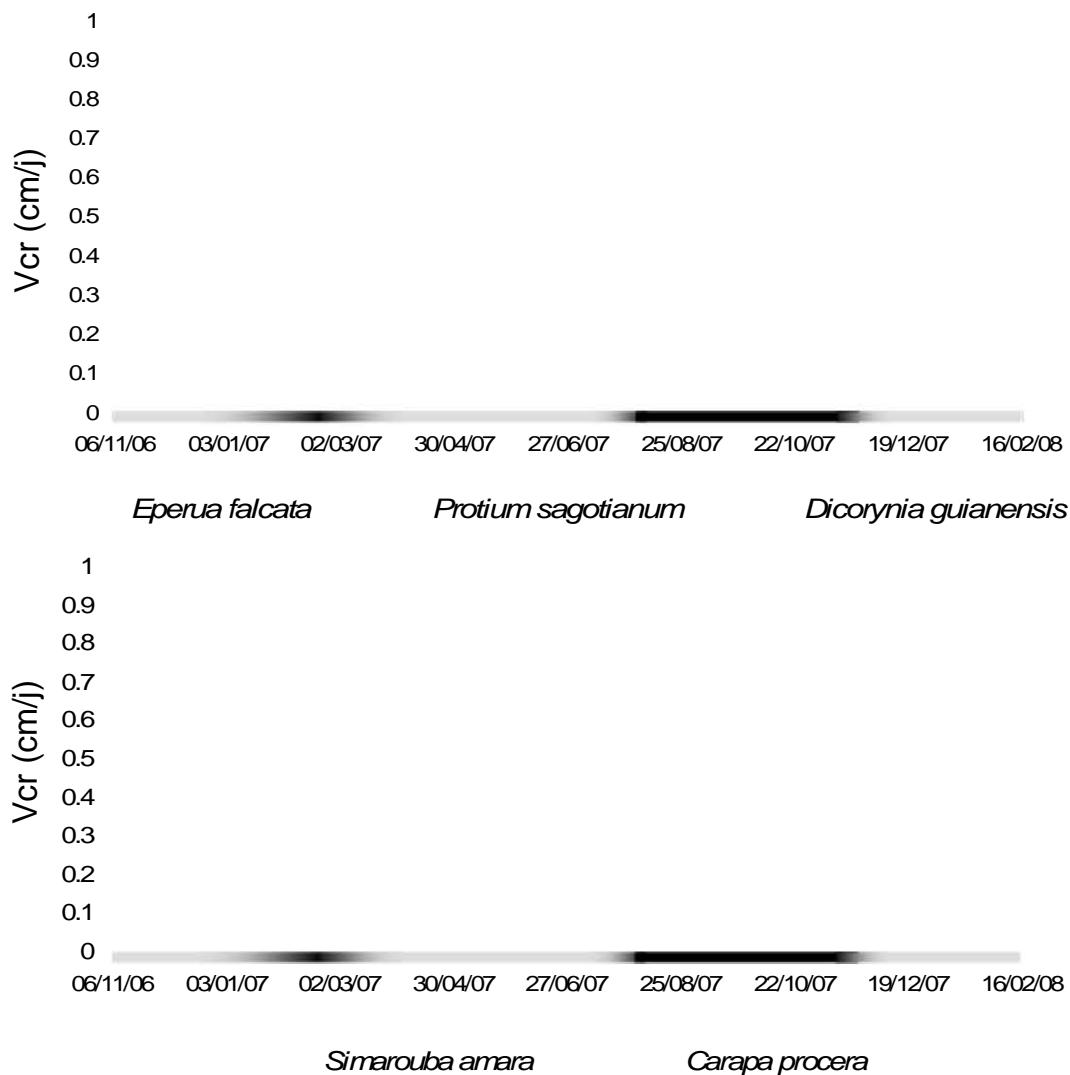


Figure III.18 : Dynamique saisonnière de l'élongation des racines fines de cinq espèces ligneuses tropicales. Chaque point est une moyenne des vitesses de croissance en longueur (Vcr) estimées sur plusieurs racines. Les symboles grisés sont des estimations sur trois ou moins de trois segments racinaires.

Il existe des variations interspécifiques significatives des vitesses moyennes d'élongation des racines fines ($F = 6.7, p < 0.0005$ et $n = 43$ pour *Eperua f.* et $n = 24$ pour *Simarouba a.*). *Simarouba a.* est, en moyenne, l'espèce qui présente la plus faible valeur d'élongation racinaire avec environ 0.14 ± 0.08 cm/j alors qu'*Eperua f.* est celle qui présente la plus forte valeur d'élongation avec 0.29 ± 0.17 cm/j (Figure III.18). Bien que les différences interspécifiques soient globalement peu marquées, la dynamique de croissance en longueur des racines fines de chaque espèce varie en fonction de la saison. Pour deux espèces, la vitesse d'élongation racinaire est significativement et négativement corrélée au taux d'humidité du sol mesuré ($r_{\text{pearson}} = 0.44, p < 0.005$ pour *Dicorynia g.*, $r_{\text{pearson}} = 0.46, p = 0.005$ pour *Eperua f.*). Un découpage selon les saisons montre que cette relation est toujours vraie

et particulièrement forte pendant S1. A l'inverse, pendant la grande saison sèche (S3), la croissance en longueur des racines fines d'*Eperua f.* est significativement et positivement corrélée à l'humidité enregistrée à 15 cm de profondeur dans le sol.

Une étude plus approfondie montre qu'il y a, pour *Dicorynia g.* et *Eperua f.*, un effet négatif significatif, prolongé (sur S1 et S2) des valeurs élevées des humidités dans le sol (15 cm) sur la production en longueur des racines fines (Figure III.19).

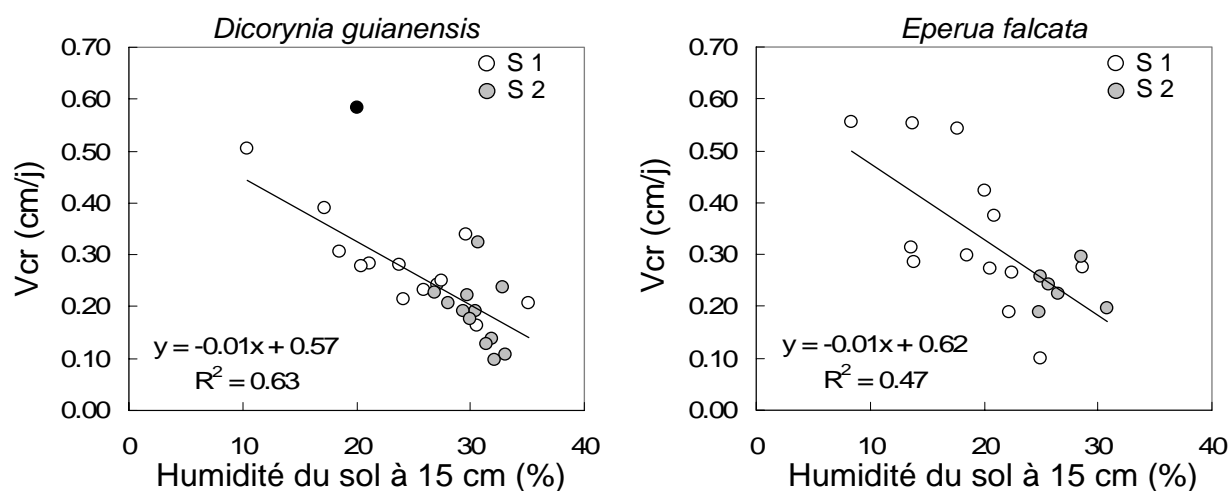


Figure III.19 : Relation entre la vitesse de l'élongation des racines fines (Vcr) et l'humidité dans le sol (15 cm) pour les deux premières saisons (S1 et S2), dans les placettes monospécifiques de *Dicorynia g.* ($F = 38.4$, $p < 0.0005$ sans le point noir, sinon $R^2 = 0.57$, $F = 31.4$, $p < 0.0005$) et *Eperua f.* ($F = 17.4$, $p < 0.005$).

3.3.4. Discussion

Bien que la méthode des rhizotrons soit une technique directe d'observation couramment employée en milieu tropical, son utilisation comporte plusieurs inconvénients. Le premier est la perturbation occasionnée lorsque la fosse est creusée et que les parois de sol sont dégagées. Ce même type de perturbation provoqué pendant l'installation initiale est reproduit durant les phases de rafraîchissement des vitres. En réponse à ce dommage, les racines ont recours à la stratégie de réitération qui consiste à se développer en abondance et rapidement, à partir d'un grand nombre de segments. Cette stratégie qui tend à surestimer la croissance en longueur des racines, a été observée de manière significative sur l'un des rhizotrons de *Dicorynia g.* Pour estimer cette perturbation, lors du deuxième rafraîchissement, une vitre, la moins colonisée des trois dans chaque fosse, n'est pas « nettoyée » de manière à pouvoir comparer les croissances selon l'état des vitres (e.g. nettoyées ou non). Mais, le résultat escompté n'a pas pu être obtenu en raison de l'obstruction des vitres non-modifiées. Le deuxième inconvénient, retrouvé également dans la méthode des mini-rhizotrons,

concerne la croissance des racines au contact des vitres ou des tubes (Vogt *et al.* 1998). Ce problème n'a pas pu être évalué au cours de la présente étude mais une humidité plus importante derrière les vitres pourrait expliquer les très faibles croissances des racines à certaines périodes de l'année. Une deuxième année de suivi serait donc nécessaire pour confirmer la croissance faible des racines au cours de la saison humide. Enfin, la description de la croissance des racines ou de l'architecture du système racinaire en deux dimensions constitue le troisième désavantage majeur des rhizotrons (Lecompte *et al.* 2001). Plusieurs auteurs ont cherché à développer des méthodes permettant de convertir la production en longueur en production en masse (Steele *et al.* 1997 ; Bernier *et al.* 2005 ; Metcalfe *et al.* 2007a). Cependant, toutes ces méthodes nécessitent une caractérisation plus précise des racines étudiées avec, en complément, des mesures de diamètre et de masse racinaire. Les travaux de Metcalfe *et al.* réalisés en 2007(a), soulignent les limites de ces méthodes de conversion qui, lorsqu'elles sont utilisées simultanément dans la même étude, donnent des résultats contradictoires. La méthode des rhizotrons est couramment utilisée pour estimer la durée de vie des racines. Néanmoins dans cette utilisation, une grande part des mesures repose sur l'appréciation subjective de l'aspect morphologique général du segment racinaire à partir de caractéristiques comme la couleur, l'état de flétrissement et la présence de moisissure autour de la racine. Dans ce cas précis, l'état physiologique n'est pas pris en compte. Dans notre étude, ces aspects ont été considérés sur l'ensemble des espèces. Mais les modifications morphologiques des racines au cours du temps n'ont jamais vraiment permis de déduire la nature vivante ou morte des racines. Cette difficulté est évoquée dans le travail de Comas *et al.* (2000) qui détaillent le processus graduel de la mortalité, en montrant par exemple que des racines, mortes en apparence, continuent à respirer. La durée de vie des racines fines des cinq espèces ligneuses n'a donc pas été estimée.

Cette étude met en évidence une vitesse maximale d'élongation des racines fines (0.90 cm/j) plus élevée que celle déjà estimée au Congo dans une jeune plantation d'Eucalyptus âgée de neuf mois (0.59 cm/j, Thongo M'bou *et al.* 2008). Elle est néanmoins voisine de celle calculée par Misra *et al.* (1999) dans une plantation beaucoup plus jeune, âgée de quatre mois (0.6-2 cm/j). En moyenne, la production en longueur des racines fines que nous observons dans la plantation de 21 ans, est sensiblement plus élevée que celle estimée par A. Thongo M'bou au cours de sa thèse, sur un peuplement d'Eucalyptus de 14 ans avec 0.24 et 0.18 cm/j respectivement. Elle est néanmoins plus faible que celle obtenue dans un peuplement d'Eucalyptus de neuf mois (0,45 cm/j, Thongo M'bou *et al.* 2008).

Bien que l'absence de racines sur les vitres des rhizotrons après les périodes de rafraîchissement n'ait pas permis de suivre la croissance durant la petite saison sèche 2007 (mois de mars), la croissance

moyenne des racines fines des cinq espèces ligneuses semble continue sur l'année. Ses mesures permettent de constater des amplitudes de variation de vitesse d'élongation plus ou moins importantes selon la saison. Les facteurs responsables des variations saisonnières de la croissance des racines peuvent être d'origine endogène (Joslin *et al.* 2001) ou exogène (*i.e.* température, disponibilité en nutriments et en eau dans le sol, Cote *et al.* 1998). Dans notre étude, comme dans d'autres études réalisées en milieu tropical, l'humidité du sol apparaît être le facteur exogène prédominant (Delitti *et al.* 2001 ; Green *et al.* 2005 ; Thongo M'bou *et al.* 2008). A l'inverse des autres études, la tendance générale est une vitesse relativement forte pendant la saison sèche ou semi-sèche qui tend à diminuer nettement jusqu'à atteindre les plus faibles valeurs pendant la grande saison des pluies. En outre, la croissance en longueur des racines fines n'est pas très différente d'une espèce à l'autre que ce soit sur la moyenne annuelle ou sur les moyennes saisonnières. Le résultat majeur de cette étude est l'effet négatif des valeurs élevées de l'humidité du sol, entre 0 et 20 centimètres de profondeur, sur la croissance des racines fines de certaines espèces ligneuses. Ce résultat, assez surprenant, diverge des observations issues des études sur la production des racines fines réalisées dans différents sols forestiers tropicaux (Sanford 1989, Cavelier *et al.* 1999 et Green *et al.* 2005, Thongo M'bou *et al.* 2008). Thongo M'bou *et al.* (2008) qui sous-entendent que l'élongation des racines fines d'*Eucalyptus* est positivement corrélée à la photosynthèse (*e.g.* allocation du carbone aux parties souterraines), citent que la plus forte croissance a lieu durant la saison des pluies. Toutefois, une simple comparaison du site congolais étudié par Thongo M'bou *et al.* (2008) et de notre site montre des conditions environnementales très différentes. Les précipitations annuelles en Guyane sont de l'ordre de 3000 mm, d'eau soit un peu plus du double de celles enregistrées au Congo. Par ailleurs, le sol de la plantation guyanaise apparaît plus riche en particules argileuses. Or cette proportion plus élevée en particules fines contribue à ralentir le drainage de l'eau vers les horizons plus profonds du sol. Pendant les saisons humides, les pores plus petits dans ce type de sol contribueraient alors à ralentir la diffusivité des gaz et à restreindre la quantité d'oxygène disponible, indispensable à l'activité métabolique des racines et d'une partie des communautés microbiennes (Jassal *et al.* 2004). Ces deux caractéristiques, climatique et pédoclimatique, peuvent expliquer le fait que sur le site congolais la disponibilité en eau, facteur limitant, est positivement reliée à la croissance racinaire. A l'inverse, le taux moyen d'humidité du sol guyanais pendant la saison sèche, taux cinq fois supérieur à celui du site congolais, favoriserait en tant que réserve utile le développement des racines fines dans la première couche de sol.

Dans son étude Misra (1999), comparent deux espèces d'*Eucalyptus* pour lesquelles le facteur de variation de la croissance en longueur ne dépasse pas 2.5 (0.6 à 1.5 cm/j pour *Eucalyptus nitens* et de 1 à 2cm/j pour *Eucalyptus globulus*), alors que nous constatons un facteur de variation de 13.5 de la

vitesse d'élongation racinaire chez la seule espèce *Protium s.* Bien que les vitesses de croissance soient relativement peu contrastées entre nos cinq espèces ligneuses, les différences de croissance qui opposent *Simarouba a.* (0.14 cm/j) et *Eperua f.* (0.29 cm/j) s'accompagnent également de différences dans la composition biochimique de leurs racines fines (Tableau III.2, Section 3.2.3.1.). Les espèces végétales montrent, dans un même milieu, une plus ou moins grande diversité des proportions en composés organiques (lipides, carbohydrates, lignine, acides organiques, etc) et en éléments minéraux. De surcroît, la synthèse de chaque type de composés représente un coût particulier pour les plantes. Poorter et Bergkotte (1992) montrent dans une étude qui compare les compositions biochimiques de 24 espèces de plantes, que le taux de croissance relatif des feuilles, des tiges et des racines est étroitement dépendant de leur qualité physico-chimique. Par ailleurs, les racines fines de *Simarouba a.* présentent des concentrations relativement élevées en lignine et en carbone structural. Or ces deux derniers composés figurent parmi ceux qui sont les plus coûteux à élaborer pour les plantes (Poorter & Bergkotte 1992), ce qui peut, en partie, expliquer la faible vitesse de croissance en longueur des racines fines de *Simarouba a.*

Pour la construction de nouveaux tissus, les plantes ont besoin des composés carbonés résultant de la photosynthèse ainsi que de l'eau et des éléments minéraux prélevés dans le sol. Dans le premier horizon 0-20 cm, une partie des nutriments disponibles provient des processus de la décomposition des litières aériennes. En plus d'une contribution à l'enrichissement en éléments dans le sol, les litières aériennes créent également une interface entre l'atmosphère et le sol qui peut atténuer les effets des forts rayonnements pendant la saison sèche et, de fait, le protéger des évolutions brutales de température. Les résultats d'une étude antérieure quantifiant les chutes de feuilles pour les cinq espèces ligneuses présentement étudiées, montrent que les plus grandes quantités de litière aérienne sont observées entre les mois d'août et novembre (Roy & Couteaux com. pers.). Cette tendance est également retrouvée dans un site voisin de forêt naturelle (Bonal *et al.* 2008). Les contraintes hydriques qui caractérisent la saison sèche limitent largement la décomposition des litières au niveau du sol (Wieder & Wright 1995). Cependant une couche plus épaisse de cette litière peut favoriser la croissance des racines en surface et modifier la répartition de la biomasse dans les vingt premiers centimètres de profondeur (Sayer *et al.* 2006) en limitant le dessèchement du sol et en libérant des pluviolessivats lors des pluies épisodiques. Dans une plantation, site choisi pour notre étude, l'absence de végétation de sous-bois ainsi que l'espacement régulier des arbres accentuent les effets des facteurs climatiques (précipitations, rayonnement direct au sol, température, etc.).

3.3.5. Conclusion

Cette étude a montré que la phénologie de croissance des racines fines de *Carapa procera*, *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata*, *Protium sagotianum* et *Simarouba amara* varie au cours du temps. En fonction de l'espèce ligneuse tropicale considérée, ces variations temporelles semblent suivre les fluctuations saisonnières du taux d'humidité du sol. Pour confirmer ce résultat, il serait nécessaire de distinguer clairement la période de rafraîchissement des rhizotrons de la saison sèche afin d'obtenir la complétude de la phénologie de croissance des racines fines sur une année climatique.

La relation élongation *versus* humidité devrait être couplée à une relation élongation *versus* masse par la méthode de carottes de recolonisation ou de carottes séquentielles (*e.g.* quantification d'une production massique par unité de surface) pour expliquer la saisonnalité de production racinaire observée en forêt naturelle.

Enfin, une meilleure estimation des traits des espèces tels que le coût de construction, calculé à partir des compositions biochimiques des tissus, permettrait d'apprécier intégralement la variabilité interspécifique de la phénologie de croissance des racines fines.

3.4. Etude de la colonisation de quatre types de litière par les racines fines

3.4.1. Introduction

Les forêts tropicales présentent, de façon générique, la particularité d'être installées sur des sols extrêmement pauvres en nutriments (Jordan 1985 ; Richards 1996) et fortement lessivés, sans pour autant compromettre la croissance des arbres. Ce paradoxe trouve une explication dans les mécanismes de conservation des nutriments. En effet, ces derniers ont un cycle biogéochimique très rapide qui excède largement celui des forêts tempérées (Vitousek & Sanford 1986). Facteurs limitants et nouvellement minéralisés, ils sont efficacement recyclés par les espèces ligneuses tropicales qui développent, dans certaines forêts, un mat racinaire abondant dans l'horizon Of, inclus dans l'horizon A. Cet horizon est constitué de matériel décomposé et alimenté par la couche de litière fraîche supérieure (Medina *et al.* 1977 ; Herrera *et al.* 1978 ; Laclau *et al.* 2004). En l'absence de mat racinaire, due à une forte décomposition de la litière aérienne et à un horizon organique quasi-absent (Sayer *et al.* 2006), la prolifération des racines en surface demeure souvent importante (Hertel *et al.* 2003). Il est évident que l'expansion du système de racines fines ne se limite pas à l'horizon de litière décomposée mais colonise également la couche de litière fraîche (Herrera *et al.* 1978 ; Jordan & Escalante 1980). Certains écologistes ont d'ailleurs évoqué que les forêts tropicales « vivent de leur humus » (Jordan 1985 ; Maberley 1992).

Une étude antérieure a montré que les litières au contact des racines se décomposent d'autant plus vite que la qualité des litières (teneur en Mg et Ca) conditionne la prolifération des racines fines (Cuevas & Medina 1988). Il est à noter qu'à l'exception de cette dernière étude, peu d'investigations examinent l'effet de la qualité chimique des litières sur la production des racines à la surface d'un même substrat. L'une des réponses attendues des écosystèmes forestiers tropicaux aux changements climatiques et à l'augmentation des concentrations en CO₂ atmosphérique, est une augmentation de la production de litière aérienne (DeLucia *et al.* 1999 ; Allen *et al.* 2000 ; Finzi *et al.* 2001 ; Schlesinger & Lichter 2001 ; Zak *et al.* 2003) qui serait elle-même accompagnée d'une diminution de sa qualité (Berntson & Bazzaz 1998 ; Hättenschwiler *et al.* 1999 ; King *et al.* 2001 ; Norby *et al.* 2001).

L'étude réalisée dans la parcelle 4-8 a testé l'influence du type de litière sur la production de racines fines en surface. En effet, dans le sol de cette parcelle dont les conditions texturales sont un intermédiaire dans la gamme des sols du site atelier Guyaflux, plus de 30% de la masse totale de racines sont des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) entre 0 et 15 cm. Bien que la masse totale de racines dans la

profondeur 0-30 cm soit environ 1.8 fois plus importante dans le sol de P5 que dans celui de P4-8, 23% seulement de cette masse correspondent à des racines fines entre 0 et 15 cm. Quant au peuplement, il apparaît en moyenne aussi diversifié et dense dans P4-8 que dans P5 (Figure I.6, Section 1.2.4). L'hypothèse sous-jacente est qu'il existe une diversité de conditions stoechiométriques liées à l'hétérogénéité des litières, à la surface du sol capable d'agir sur les décomposeurs, aux cycles des nutriments et aux mécanismes de régulation des composés entre le sol et les plantes (Hättenschwiler *et al.* 2008). Les deux objectifs principaux de cette étude étaient d'estimer la production des racines fines dans l'horizon A et de mettre en évidence l'influence de la qualité des litières sur la production de ces racines colonisatrices.

3.4.2. Matériels et méthodes

3.4.2.1. Choix des litières

Pour cette étude, les litières de trois espèces ligneuses ont été choisies parmi les seize espèces présentes dans la plantation. Afin de disposer des litières les plus contrastées, ce choix a tenu compte de la composition biochimique des feuilles en litière (Bréchet *et al.* 2009) ainsi que de la présence des espèces du site d'étude en forêt naturelle. Nous avons sélectionné (Tableau III.7) :

- la litière riche en azote d'une légumineuse²⁸ fixatrice d'azote *Dicorynia guianensis* qui est relativement abondante en forêt naturelle,
- la litière d'*Eperua falcata* pour ses valeurs de rapports C/N et L/N moyennes et son abondance en forêt,
- et la litière de *Caryocar glabrum* pour ses valeurs de C/N et L/N élevées.

²⁸ Espèces jouant un rôle majeur dans le cycle de l'azote en augmentant les intrants azotés dans le sol et sa disponibilité (Vitousek *et al.* 1987). Ces espèces présentent une meilleure qualité de litière caractérisée par une faible valeur de C/N (Siddique *et al.* 2008).

Tableau III.7 : Composition chimique initiale des litières foliaires des trois espèces présentes dans la plantation d'« Essences Locales » retenues pour l'étude.

	C	N	P	Lignin	Cellulose	Hemi-cellulose	C/N	L/N
<i>Caryocar g.</i>	48.4	1.0	0.028	34.6	14.1	21.0	50.3	35.8
<i>Dicorynia g.</i>	50.2	1.3	0.031	44.4	20.5	10.9	39.5	34.7
<i>Eperua f.</i>	49.9	1.2	0.034	34.1	18.2	13.4	41.0	27.9

Un quatrième type de litière a été retenu. Il était composé d'un mélange d'un minimum de trois espèces de feuilles présentes sur le sol de la parcelle d'étude (parcelle 4-8).

3.4.2.2. Confection des filets de recolonisation et disposition sur le site

Les trois litières monospécifiques ont été collectées en septembre 2006 dans des filets de 0.33 m² positionnés à 1 m au dessus du sol dans la plantation d'« essences locales » (Bréchet *et al.* 2009). Le quatrième type de litière désigné sous le terme « Forêt naturelle » était plurispécifique, il était constitué des feuilles en mélange ramassées sur le sol de la parcelle.

Un poids de 5.5 g à 7 g de ces litières fraîches ré-humectées a été introduit dans des filets en nylon. Dans ces filets, d'environ 13 cm de côté et de 4 à 6 mm de taille de maille, les feuilles ont été mises à plat. Simultanément, une aliquote de feuille de chaque type de litière est gardée de façon à obtenir quatre échantillons témoins permettant d'estimer la conversion masse fraîche / masse sèche (après 3 jours à l'étuve à 60°C) des litières mises en sachet. Des dosages permettant de définir les concentrations initiales en azote, carbone et cendres, similaires à ceux décrits dans le précédent paragraphe de la Section 2.2.2.2., ont également été effectués sur ces quatre échantillons témoins.

3.4. Etude de la recolonisation de quatre types de litière par les racines fines

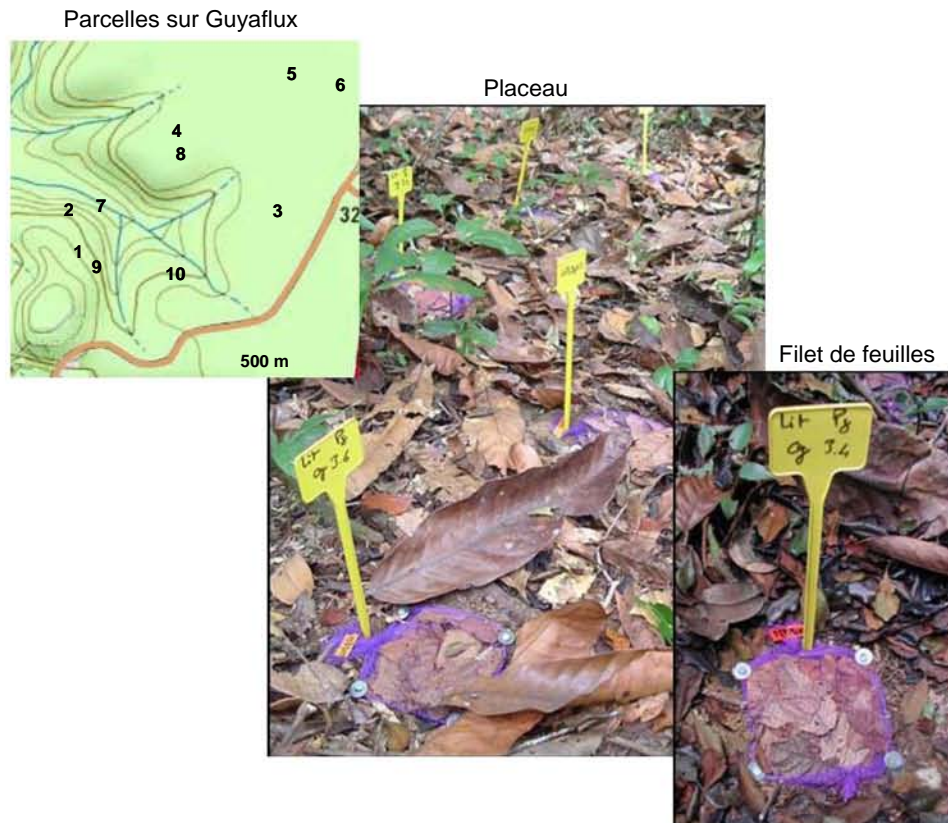


Figure III.20 : Localisation des filets de recolonisation (la photo de droite correspond à un filet) dans un plateau (photo au centre) sur les parcelles 5 et 10 sur Guyaflux.

Le sol de la parcelle 4-8 installée sur un haut de versant, présente une texture intermédiaire entre les sols sablo-argileux et les sols argilo-sableux qui caractérisent le site expérimental de Guyaflux. Il comporte environ 22% d'argile, 17% de sable fin et 55% de sable grossier, les rapports C/N microbien (Section 2.2.3.5.) et C/N total sont de l'ordre de 5.1 et 14 et le pH est d'environ 4.4 (Section 1.2.3.4.). Dans la parcelle, trois zones (3 × 2 m) qualifiées de plateaux (Figure III.20), ont été choisies arbitrairement dans le but de couvrir au mieux la parcelle 4-8 sur Guyaflux. Dans chaque plateau, cinq filets par type de litière ont été déposés sur un sol nu, débarrassé de sa litière initiale. La totalité des 180 filets a été installée en octobre 2006. Les filets ont été régulièrement nettoyés des feuilles des litières fraîches qui tombent sur le sol pendant toute la durée de l'expérimentation.

3.4.2.3. Protocole de récolte, tri et analyses chimiques

Afin de mettre en évidence un effet de saisonnalité sur la recolonisation des racines et la décomposition des litières de feuilles, trois récoltes ont été effectuées en janvier 2007, juillet 2007 et janvier 2008. Après avoir été récoltés, les filets ont immédiatement été triés ou placés au frais à 4°C pendant 2 jours maximum afin de stopper les processus de décomposition. Pour le tri, les filets ont été découpés et les racines soigneusement séparées des feuilles en décomposition à l'aide d'une

pince fine. Le matériel a été rincé à l'eau puis placé à l'étuve pendant trois jours à 60°C avant d'être pesé (masse en g). La biomasse sèche est broyée avec un broyeur à bille (Mixer Mill MM200, Retsch, Haan, Germany). Les teneurs initiales en C et N sont déterminées par analyse élémentaire (CHN NA2000, ThermoFisher, Courtaboeuf, France). Les teneurs en cendres des broyats sont mesurées par la méthode de combustion à 500°C dans le but d'évaluer les proportions en éléments minéraux des fragments de feuilles en décomposition.

Le pourcentage de masse de feuilles des litières non décomposées ainsi que la constante de décomposition ont été calculés suivant les méthodes présentées dans la Section 3.2.2.4. Les proportions de C en N restant dans les litières pour un temps donné ont été estimées selon la formule :

$$Mr_C = \left(\frac{M_t C_t}{M_0 C_0} \right) \times 100 \quad (\text{III.4})$$

Où Mr est le pourcentage de masse carbonée (C) ou azotée (N) des litières de feuilles non décomposées (%), C_0 et C_t (ou N_0 et N_t) les concentrations initiales en composés et après un temps t de décomposition (g/g) et M_0 et M_t les masses de litière foliaire initiale et après ce même temps t (g).

3.4.2.4. Analyses statistiques

Le traitement des données a été effectué à partir des logiciels Excel et SAS (version 9.1). Les différences entre les espèces, les placeaux et les périodes de prélèvement, observées sur le pourcentage de masse restante des litières de feuilles après 3, 9 et 15 mois de décomposition ainsi que sur la quantité de racines fines pour les mêmes périodes, ont été testées par des analyses de variance (ANOVA) à un ou plusieurs facteurs. La comparaison de moyennes entre les espèces et entre les périodes a été obtenue par des tests post-hoc de Bonferroni. Les coefficients de corrélation de Pearson ainsi que les régressions linéaires simples ont été utilisés comme outil exploratoire pour mettre en évidence toute relation entre la masse des feuilles non décomposées et les variables de composition chimique d'une part, entre la quantité des racines et la masse des feuilles non décomposées ou la qualité chimique des litières d'autre part. Dans le texte, les valeurs moyennes sont présentées avec leur écart-type (moyenne \pm sd).

3.4.3. Résultats

3.4.3.1. Les variations saisonnières de l'humidité du sol

Le taux d'humidité du sol est en moyenne de $23.6 \pm 6.9\%$ et varie de $27.2 \pm 4.8\%$ pendant la période humide (22/01/07 au 23/07/07) à $17.6 \pm 5.6\%$ pendant la période sèche (24/7/07 au 03/01/08) (Figure III.21).

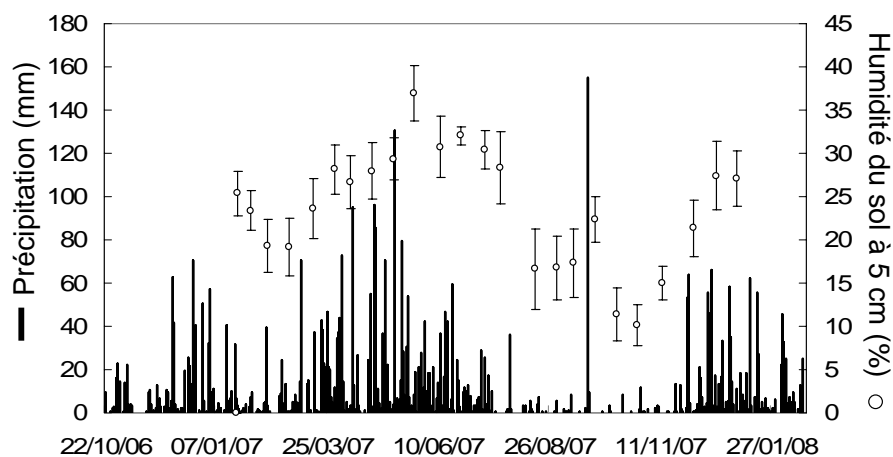


Figure III.21 : Précipitations quotidiennes (enregistrées au niveau de la tour à flux) et humidité du sol quotidienne (mesurée à 5 cm de profondeur dans la parcelle 4-8 du dispositif Guyaflux). Les humidités sont des valeurs moyennes sur 15 mesures et les écarts-types sont représentés par des barres verticales.

3.4.3.2. Composition chimique des litières de feuilles

Les résultats montrent que la diversité des compositions chimiques des quatre types de litière foliaire évolue au cours du temps. Les teneurs en C dans les feuilles des litières sont en moyenne de 51.4% pour la concentration initiale puis de 47.4%, 42.4% et 40.7% après 3, 9 et 15 mois de décomposition, respectivement. Pour les quatre types de feuilles, ces concentrations en C évoluent significativement au cours du temps. De surcroît cette diminution progressive des concentrations carbonées est globalement bien conservée d'un type de litière à un autre. Après 15 mois, les feuilles des litières de *Dicorynia g.* et les feuilles en mélange de forêt naturelle ont des proportions significativement plus fortes en C que les litières foliaires d'*Eperua f.* et *Caryocar g.* (Figure III.22 a)). Seules les valeurs des concentrations en C des litières de *Caryocar g.* montrent un effet « plateau » significatif après 9 mois de décomposition ($F = 4.7, p < 0.05$ et $n = 5$).

Les concentrations en N dans les feuilles de litière sont en moyenne de 1.14%, 1.32%, 1.37% et 1.28% pour des feuilles intactes et en décomposition depuis 3, 9 et 15 mois, respectivement. Excepté pour

les feuilles de *Caryocar g.*, ces concentrations évoluent au cours du temps sur toute la période de suivi. Les teneurs en N des feuilles de *Dicorynia g.* et des feuilles en mélange de forêt naturelle sont significativement plus élevées au-delà de 9 mois qu'à 3 et 15 mois de décomposition. Ces quantités de N varient aussi entre les espèces pour une même période. Que ce soit après 3, 9 ou 15 mois, les litières foliaires de *Caryocar g.* sont significativement moins concentrées en N que les trois autres types de litière (Figure III.22 b)). Les teneurs en N des feuilles de litière « forêt naturelle » ($F = 6.3, p < 0.05$ et $n = 5$) et de *Eperua f.* ($F = 7.7, p < 0.05$ et $n = 5$) après 3 mois de décomposition montrent un effet « plateau » significatif.

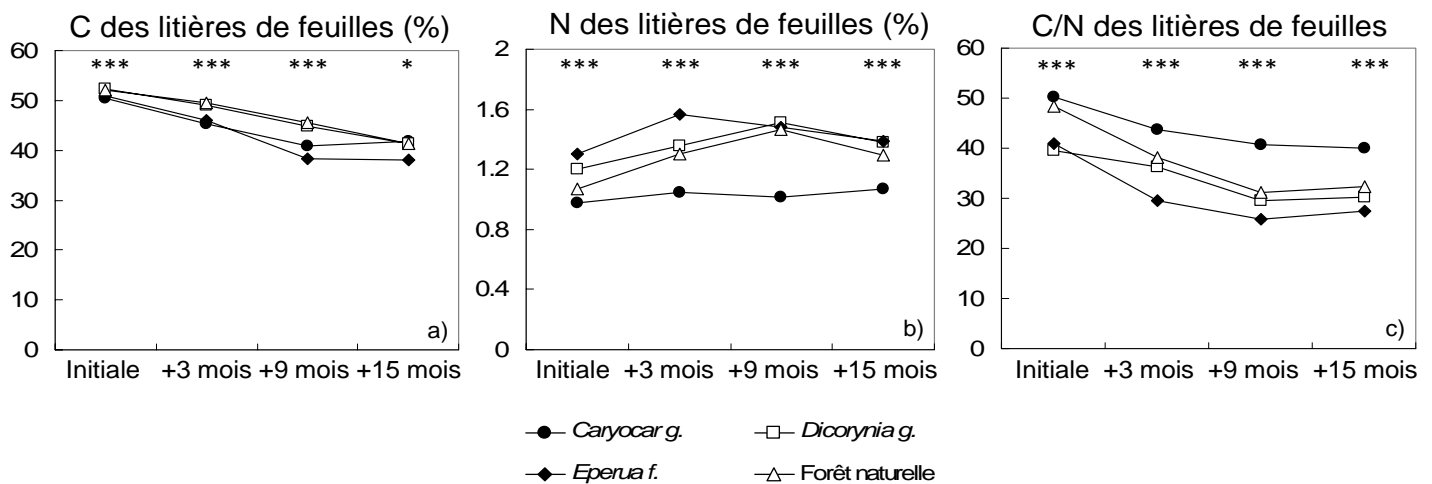


Figure III.22 : Evolution des teneurs en a) carbone (C), b) azote (N) et c) du rapport C/N des litières de *Dicorynia g.*, d'*Eperua f.*, de *Caryocar g.* et de mélange « forêt naturelle » après 3, 9 et 15 mois de décomposition. Les différences significatives entre les espèces par période sont symbolisées par *** pour $p < 0.0005$ et par * pour $p < 0.05$ ($n = 4$ pour les teneurs initiales, sinon $n = 15$).

Les valeurs des rapports C/N des feuilles de litière sont résumées dans la figure III.22 c). La qualité chimique des litières (C/N) de *Caryocar g.*, « Forêt naturelle », *Dicorynia g.* et *Eperua f.* sont initialement de 51.6, 48.5, 43.3 et 39.3 respectivement. Après 3, 9 ou 15 mois, seuls les rapports C/N des litières foliaires de « Forêt naturelle » et *Dicorynia g.* ne sont pas significativement différents.

3.4.3.3. La décomposition des litières de feuilles

Quel que soit le temps de décomposition étudié, les modèles d'analyse de variance incluant des effets « espèce », « plateau » et leur interaction, mettent uniquement en évidence un effet significatif de l'espèce. En revanche, une analyse entre les espèces montre qu'après 15 mois, les feuilles de litière de *Caryocar g.* ne se sont pas toutes décomposées à la même vitesse entre les plateaux ($F = 14.4, p < 0.005$ et $n = 5$). En moyenne les proportions de litière de feuilles non-décomposées sont de 75.4% après 3 mois et de 38.1% et 13.6% après 9 et 15 mois, respectivement. Pour les quatre types de

litière, il y a un effet significatif du temps sur la décomposition des feuilles et seules les litières d'*Eperua f.* mettent également en évidence un faible effet « plateau ». Au cours du temps, les quatre types de litière s'organisent en deux groupes de vitesse de décomposition distincts. En effet, la décomposition estimée sur 3 mois (d'après la masse de feuilles restantes) permet de distinguer, de façon statistiquement significative, trois groupes : *Dicorynia g.* / « forêt naturelle », *Eperua f.* et *Caryocar g.* Après 9 et 15 mois, l'analyse de la décomposition sépare significativement les biomasses des litières de forêt naturelle et de *Dicorynia g.* d'une part, de celles des litières de *Eperua f.* et *Caryocar g.* d'autre part (Figure III.23).

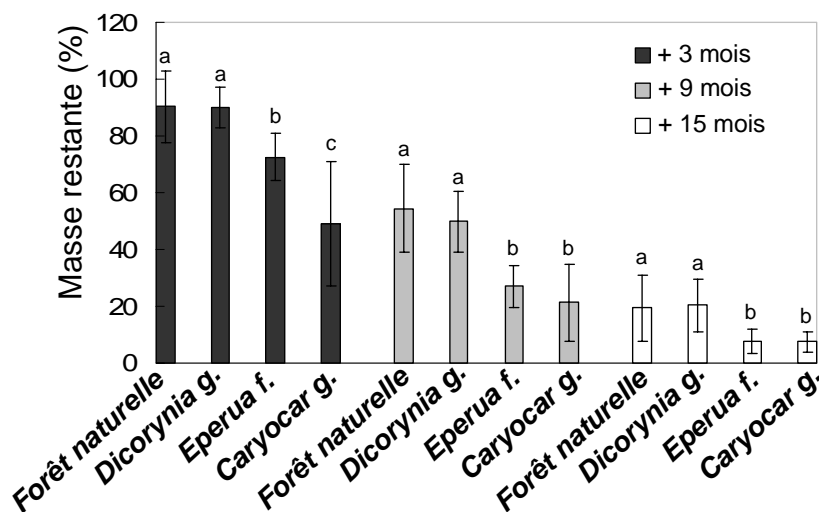


Figure III.23 : Valeurs moyennes de la masse des feuilles non décomposées après 3, 9 et 15 mois sur un sol de forêt naturelle du site-atelier Guyaflux. Les barres de même couleur portant des lettres distinctes représentent des valeurs significativement différentes de masse de feuilles restantes ($F = 29.6, p < 0.0001, n = 15$ après 3 mois ; $F = 25.7, p < 0.0001, n = 15$ après 9 mois et $F = 13.0, p < 0.0001, n = 15$ après 15 mois). Les barres d'erreur représentent les écarts-types.

Quel que ce soit le temps de décomposition (3, 9 ou 15 mois), la masse des feuilles des quatre types de litière est significativement et positivement corrélée aux teneurs en carbone initiales des litières (Tableau III.8). La plus forte relation est observée entre les concentrations en carbone des litières foliaires décomposées après 3 mois et la masse restante de ces litières de feuilles décomposées après 9 mois. En revanche, quel que soit le temps de décomposition considéré, les quantités de litière foliaire non décomposées ne sont pas significativement corrélées à leur teneur en azote.

Tableau III.8 : Coefficient de corrélation (r) des relations entre les pourcentages des masses de litière de feuilles non décomposées après 3, 9 et 15 mois, et les concentrations en carbone, des feuilles intactes (C_{initial}) et des feuilles décomposées de 3 mois ($C_{+3 \text{ mois}}$). ** $p < 0.005$, * $p < 0.05$, non significatif sinon, (n = 4).

Masse restante	C_{initial}	$C_{+3 \text{ mois}}$
+ 3 mois	0.96*	0.91
+ 9 mois	0.97*	0.99***
+ 15 mois	0.97*	0.98*

Après trois mois de décomposition il reste en moyenne 87.5% et 70% des quantités d'azote et de carbone dans les quatre types de litière de feuilles, respectivement. La masse azotée non décomposée après 3 mois varie d'un minimum de 53% à un maximum de 100% entre les feuilles de litière de *Caryocar g.* et de forêt naturelle en mélange respectivement. Quant aux quantités de C restantes, pour la même durée (*i.e.* 3 mois) elles varient d'un minimum de 44% à un maximum de 86% entre les feuilles de litière de *Caryocar g.* et de forêt naturelle en mélange, respectivement.

La perte de masse au cours du temps des litières de feuilles suit une décroissance exponentielle, fonction qui est utilisée pour le calcul des constantes de décomposition (k). Les valeurs de k par espèce diminuent suivant l'ordre : *Eperua f.* (2.84) < *Caryocar g.* (2.83) < forêt naturelle (1.81) < *Dicorynia g.* (1.72).

3.4.3.4. La colonisation des racines dans les litières de feuilles

L'estimation moyenne de la biomasse racinaire fait apparaître une quantité de racines fines colonisatrices plus grande après 9 mois qu'après 3 mois et 15 mois avec 5.51 g/m², 2.90 g/m² et 4.09 g/m² respectivement. Quelle que soit la campagne de mesure considérée, les biomasses de racines fines ne varient pas significativement entre les quatre types de litière (Figure III.24). En moyenne pour chacune des périodes étudiées, les masses de racines fines ne sont pas significativement différentes entre les placeaux. Par contre, les quantités de racines fines estimées dans les litières de feuilles d'*Eperua f.* montrent un effet « plateau » significatif après 9 et 15 mois (F = 4.3, $p < 0.05$ et n = 5 après 9 mois et F = 5.0, $p < 0.05$ et n = 5 après 15 mois).

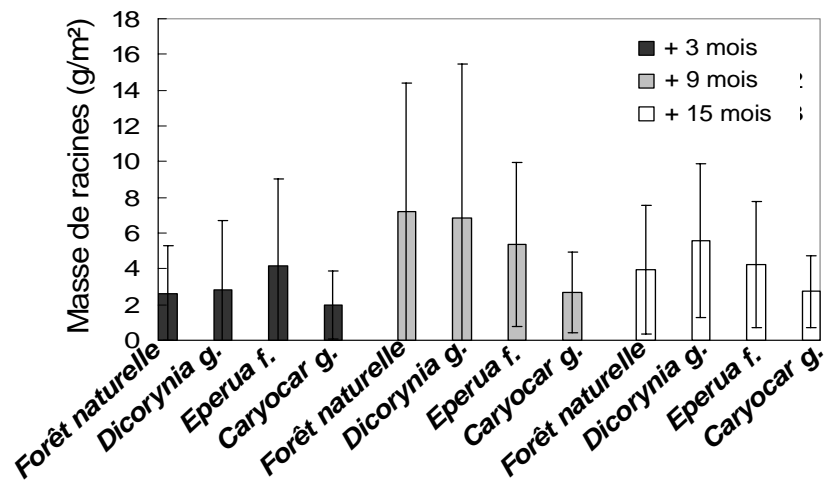


Figure III.24 : Evolution des biomasses moyennes de racines fines colonisatrices extraites des filets des quatre types de litière de feuilles après 3, 9 et 15 mois sur un sol de forêt naturelle du site-atelier Guyaflux. Les moyennes sont calculées à partir de 15 filets et les valeurs des écarts-types sont représentées par des barres verticales.

Pour chacune des trois périodes étudiées (3, 9 et 15 mois), il existe une très grande diversité des masses de racines fines dans les filets. Cela traduit une grande variabilité spatiale de la croissance des racines fines dans les litières qui n'est, dans cette étude, pas significativement influencée par la période.

La vitesse de croissance dans les litières est calculée uniquement entre 3 mois et 9 mois. Entre janvier et juillet 2007, la croissance des racines fines à la surface du sol varie selon la nature des litières de feuilles telle que : *Dicorynia g.* ($1.43 \text{ g/m}^2/\text{an}$) < *Caryocar g.* ($2.40 \text{ g/m}^2/\text{an}$) < *Eperua f.* ($9.20 \text{ g/m}^2/\text{an}$) < forêt naturelle ($12.48 \text{ g/m}^2/\text{an}$). En revanche, après 15 mois, l'étude met en évidence une forte mortalité racinaire à la surface du sol puisque la masse de racines fines colonisatrices récoltée après 15 mois est inférieure à celle récoltée après 9 mois.

La vitesse de croissance des racines fines n'est influencée ni par les quantités des litières non décomposées ni par la qualité de ces dernières (teneurs en C, N et rapport C/N). Par contre, la masse de racines fines ayant colonisé les filets pendant 9 mois est significativement et positivement corrélée à la quantité de biomasse de feuilles non décomposées après 3 mois ($r_{\text{pearson}} = 0.99$, $p < 0.005$ et $n = 4$). Cette même quantité de racines fines colonisatrices est également significativement et positivement corrélée à la quantité d'azote non décomposée après 3 mois ($r_{\text{pearson}} = 0.98$, $p < 0.05$ et $n = 4$). Il existe une relation positive et significative entre les biomasses de racines fines ayant colonisé les litières durant 9 mois et les proportions d'azote restant dans les litières de feuilles décomposées de 3 mois ($r_{\text{pearson}} = 0.99$, $p < 0.005$, $n = 4$, Figure III.25).

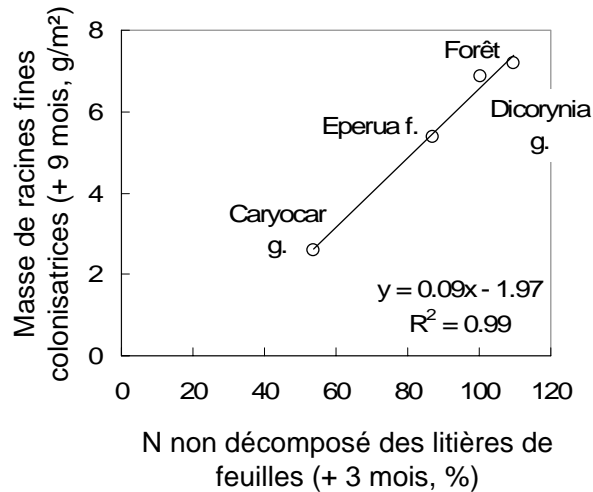


Figure III.25 : Corrélation entre la quantité de racines fines colonisatrices après 9 mois et les proportions d'azote des litières de feuilles, de *Dicorynia g.*, *Eperua f.*, *Caryocar g.* et de forêt naturelle en mélange, non décomposées après 3 mois (%), sur un sol de forêt naturelle du site-atelier Guyaflux ($r_{\text{pearson}} = 0.99$, $p < 0.005$, $n = 4$).

3.4.4. Discussion

3.4.4.1. La décomposition des litières de feuilles

D'après la synthèse bibliographique proposée par Takeda en 1998 qui compare la décomposition des litières d'écosystèmes très contrastés, notre valeur moyenne de k foliaire (2.30 an^{-1}) est du même ordre de grandeur que celle estimée pour des espèces tropicales (1.85 an^{-1} sur 51 espèces) mais bien plus élevée que celle calculée pour des espèces tempérées (0.93 an^{-1} sur 115 espèces). En effet, les k estimées sur les feuilles des litières de *Dicorynia g.*, *Caryocar g.*, *Eperua f.* et forêt naturelle variant entre 1.72 et 2.84, donnent une gamme de valeurs comparables à celles calculées par Hirobe *et al.* (2004) sur les litières de quinze espèces ligneuses tropicales d'une forêt malaisienne sur un an d'observation (0.38-2.36). Elles apparaissent au contraire bien plus élevées que celles évaluées par Vivanco & Austin (2008) sur les litières de trois espèces ligneuses tempérées (0.30-0.38) d'une forêt argentine sur un peu plus d'un an d'observation.

A l'heure actuelle, il existe une diversité de valeurs de k des litières foliaires d'espèces ligneuses tropicales. Rahman Barbhuiya *et al.* (2008) par exemple, établissent sur une dizaine d'espèces d'arbre du Nord Est de l'Inde, une gamme de valeurs de k comprises entre 1.04 an^{-1} et 5.40 an^{-1} , valeurs calculées sur 13 mois de décomposition. Ce résultat leur permet de discerner les espèces à décomposition rapide ($2.46 < k < 5.37$) des espèces à décomposition lente ($1.04 < k < 2.05$) et d'observer que la litière se décompose d'autant plus vite que la concentration en N est élevée. Cette relation est également retrouvée dans les travaux de Melillo *et al.* (1982), Vogt *et al.* (1991), Coûteaux

et al. (1995) et Mfilinge *et al.* (2002). Aussi, les feuilles de litière les plus riches en azote et / ou les plus pauvres en lignine conduisent-elles à une décomposition rapide et *vice versa* (Constantinides & Fownes 1994). Certains auteurs montrent effectivement une relation négative entre les teneurs initiales en lignine et la constante de décomposition des feuilles (Couteaux *et al.* 1995 ; Arunachalam *et al.* 1998). Dans cette étude, l'absence d'analyse chimique des composants des parois cellulaires végétales tels que la lignine dans les litières en mélange de forêt naturelle, limite les comparaisons entre les types de feuille. En revanche, sur les deux composés étudiés (N et C), il s'avère que ce sont plutôt les concentrations (initiales et après trois mois) en C qui régulent la décomposition des quatre types de feuilles. Une étude comparative de la décomposition de litière foliaire de quatre espèces ligneuses d'une région subtropicale montre également l'importance des teneurs en C des feuilles sur les cinétiques de décomposition (Alhamd *et al.* 2004). De surcroît, deux vitesses de décomposition caractérisent nos litières et différencient *Caryocar g.* et *Eperua f.* de *Dicorynia g.* et forêt naturelle. Les deux premiers types de litière présentent des teneurs en L et en C relativement faibles. La variation de la qualité chimique des litières au cours du temps est une caractéristique qui crée de nouvelles conditions pour les micro-organismes décomposeurs (Prescott *et al.* 2004) et / ou les racines colonisatrices.

Dans cette étude, nous avons été confrontés à la disparition précoce des litières de *Caryocar g.* qui étaient partiellement ou complètement décomposées dans certains filets dont la taille des mailles ne limite pas l'intrusion des macro- et méso-faunes. En guise de palliatif, le nombre de filets a été augmenté. La constante de décomposition calculée sur cette espèce de feuille apparaît élevée mais cohérente avec les résultats d'une autre étude qui montre également une forte décomposition pour ce type de feuille ($k = 1.84$ sur 482 jours pour des feuilles de *Caryocar g.* en forêt naturelle, Cuevas & Medina 1988).

3.4.4.2. La colonisation des racines dans les litières

La production des racines fines a une grande importance pour évaluer la productivité d'un écosystème forestier. En forêt tropicale, l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la croissance des racines fines peut avoir une action déterminante sur la quantité des intrants carbonés dans le sol. Cependant, comme a pu le mettre en évidence l'étude de la variabilité spatiale de la production des racines fines (Section 2.3.), la difficulté des mesures *in situ* est grande et probablement à l'origine de la grande diversité de données retrouvées dans la littérature (Tableau III.9). Les résultats de la présente étude montrent que la production racinaire varie au cours du temps (*i.e.* différences selon les dates de récolte) et du type de litière. Cette variation est très hétérogène. La production des racines fines dans les litières suit la même cinétique que celle des racines fines présentes dans l'horizon 0-15 cm dans le

sol (Section 2.3.3.1., Figure I.8). La quantité de racines est plus faible après 15 mois qu'après 9 mois ce qui suggère une forte mortalité des racines fines et probablement une diminution de la production durant les six mois qui différencient ces deux dates. Des facteurs exogènes et endogènes peuvent expliquer cet écart. Parmi les premiers, il y a ceux qui sont associés aux variations saisonnières comme les changements de conditions hydriques du milieu auxquels les racines fines sont très sensibles (Persson 1980). L'excès d'eau crée des milieux asphyxiants dans lesquels les racines qui n'ont plus accès à l'oxygène ont alors une respiration très faible. Dans les milieux tropicaux humides, ce phénomène de sursaturation en eau est fréquemment constaté dans le sol et en surface. Inversement, le déficit hydrique constitue aussi une cause de mortalité ou de ralentissement de la croissance des racines. Cette deuxième situation, propre à la saison sèche, va affecter d'autant plus fortement les racines qu'elles se trouvent à la surface du sol (Joslin & Henderson 1987). Dans la présente étude, cette saison marque précisément la période de six mois qui sépare les mesures de 9 et 15 mois. Parmi les facteurs endogènes, le turnover des racines fines estimé à 0.82 an^{-1} (≈ 299 jours) à l'aide de la méthode des carottes de recolonisation, apparaît inférieur à la plus longue durée d'étude (≈ 450 jours) ce qui peut également justifier la forte mortalité constatée entre 9 et 15 mois. Par ailleurs, les résultats de l'étude de la phénologie de croissance des racines fines réalisée en plantation (Section 3.3.) tendraient plus vers un turnover élevé que vers une faible croissance individuelle des racines en saison sèche. La croissance de l'arbre et la phénologie de la production des litières aériennes en particulier, sont aussi des facteurs d'influence importants. Ils vont agir sur le développement du système racinaire à partir des variations d'apports carbonés issus de la photosynthèse et des changements d'épaisseur de la couche de litière qui modifient le microclimat à la surface du sol.

Cette étude met en évidence une production de racines fines dans la litière en mélange jusqu'à 25 fois plus faible que celle rapportée par Cuevas et Medina (1988) issue d'une expérimentation réalisée sur six mois dans un site de forêt tropicale. Pour expliquer cette production élevée, les auteurs évoquent un problème méthodologique et expliquent que l'utilisation de cylindre peut stimuler la croissance des racines en créant un espace libre. Une deuxième explication est citée : celle d'une différence de vitalité du mat racinaire qui dépend de la nature du peuplement (densité, âge, taille) autour du point de mesure. Sanford (1987) met en évidence que le mat racinaire est plus épais à proximité d'un tronc en forêt naturelle.

Tableau III.9 : Synthèse bibliographique de la production des racines fines (g/m²/an) dans différents types de litière à la surface de sol d'écosystèmes tempérés et tropicaux.

Références	Site	Production des racines fines (g/m ² /an)
Ecosystème tempéré		
[Persson 1980]	Forêt mélangée de 10-15 ans (Suisse), <i>Calluna vulgaris</i> , <i>Pinus sylvestris</i>	108
[McClagherty <i>et al.</i> 1982]	Forêt de feuillus de 80 ans (Massachusetts, USA)	270
-	Plantation <i>Pinus resinosa</i> de 53 ans (Massachusetts, USA)	130
Ecosystème tropical		
[Cuenca 1981]	Plantation café, IVIC, Venezuela	10
[Jordan & Escalante 1980]	Forêt naturelle, San Carlos à Rio Negro (Venezuela)	123
[Cuevas & Medina 1988]	Forêt naturelle, San Carlos à Rio Negro (Venezuela)	311
-	Caatinga âgée, site d' <i>Eperua leucantha</i> , San Carlos à Rio Negro (Venezuela)	25
[Luizao & Luizao 2007]	Forêt naturelle, litière de <i>Clitoria fairchildiana</i> (Brésil)	42
Cette étude	Forêt naturelle, Paracou (Guyane française)	12.5

Cependant, notre mesure reste étonnamment faible et ne trouve de valeurs comparables que dans deux études : l'une réalisée dans une plantation (Cuenca 1981) et l'autre obtenue dans une forêt Caatinga (Cuevas & Medina 1988). Ce dernier type de forêt présente les particularités d'avoir un horizon organique très peu épais et d'être prédisposé à des périodes d'inondation (Cuevas & Medina 1988). La parcelle 4-8 ne montre pas de mat racinaire très développé mais pour autant n'est pas soumise à de fortes périodes d'engorgement hydrique du sol. Par contre, parmi les quatre sites étudiés au cours du présent travail de thèse, nous pouvons constater que la parcelle 4-8 est celle qui a la plus faible surface terrière et est le moins densément peuplée (Section 1.2.4. Figure I.9a)). Ces deux critères liés à la structuration forestière peuvent influencer la quantité de litière au niveau du sol ainsi que la quantité et la répartition des biomasses racinaires, et modifier la température du sol du fait d'une canopée plus hétérogène et localement moins dense.

Dans notre étude, il existe un lien fort entre la quantité des litières de feuilles et leur qualité chimique et la quantité de racines fines qui colonisent la surface du sol. Cette relation a déjà été observée dans

différents types de forêt au Venezuela par Cuevas & Medina 1988 et au Brésil par Luizao & Luizao 2007. Mais contrairement à la nôtre, ces deux dernières études ne notent pas d'effet significatif des teneurs en azote des litières de feuilles sur la masse de racines colonisatrices. De plus, notre étude met en évidence une corrélation significative entre la quantité de masse de litière restante et la quantité de racines fines, relation qui n'est retrouvée ni dans les résultats des travaux Cuenca *et al.* (1983) ni dans ceux de Luizao & Luizao (2007) réalisés en milieu tropical. Il semble donc que les interactions soient complexes et différentes entre les sites d'étude, différences qui peuvent être liées à la diversité des communautés d'organismes décomposeurs des litières, aux caractéristiques pédoclimatiques qui vont agir sur la disponibilité en nutriments dans le milieu et à la conjonction des deux. Par ailleurs, nous n'avons pas étudié le rôle des champignons mycorhiziens dans la colonisation racinaire. Or dans leur étude, Lodge *et al.* (1994) suggèrent que les champignons, dominant dans certains sols tropicaux acides, peuvent mettre en réserve et recycler des nutriments issus des litières partiellement décomposées dans la couche de litière fraîche.

Finalement, cette analyse a montré que la prolifération des racines dans la couche de litière fraîche est un phénomène relativement marginal sur le sol mi-sableux mi-argileux de la parcelle 4-8. Ce résultat n'est pas surprenant au regard de ceux des études précédentes puisque que la plus faible quantité de racines est trouvée dans le sol de P4-8 (Section 2.2.), puisque par ailleurs la production de racines fines entre 0 et 15 cm est moindre comparée à celle calculée dans P10 (554 g/m²/an et 908 g/m²/an respectivement, Section 2.3.3.1.). Néanmoins, il semble exister une interdépendance entre la croissance des racines et la perte massique en azote des feuilles à la surface du sol. Pour mieux comprendre les mécanismes de cette relation, il aurait été intéressant de disposer, au stade initial ainsi qu'aux différentes dates de décomposition, du jeu complet de données de la composition biochimique des quatre types de litière. Plusieurs études montrent effectivement que c'est la perte de certains éléments des litières (Ca et Mg pour Cuevas & Medina 1988 ; confirmé par Luizao & Luizao 2007 avec aussi Mn et Zn) et non la perte de masse de litière, qui renforce le lien racine / litière. Des études complémentaires sont donc nécessaires pour mieux discerner l'action des micro-organismes décomposeurs de la litière qui peuvent stimuler la croissance des racines en améliorant la disponibilité en nutriments dans le milieu, et le rôle des racines fines qui peuvent également accélérer la dégradation des litières *via* la sécrétion d'exsudats.

Chapitre IV

Chapitre IV : Etude de sensibilité de la respiration hétérotrophe et autotrophe d'un sol forestier tropical

4.1. Introduction

Les modèles mathématiques sont aujourd'hui couramment utilisés dans de nombreux domaines scientifiques. Les processus ou les systèmes naturels souvent très complexes trouvent une représentation simplifiée dans la formalisation mathématique qui construit ces modèles. Ces derniers deviennent alors des outils multifonctionnels. La première fonction, probablement la plus connue et la plus importante en écologie, est de *prédire* l'évolution d'une variable dans un système. Cela permet d'étudier l'évolution d'un milieu en fonction de différentes contraintes climatiques ou environnementales. La deuxième fonction est *d'organiser les connaissances* d'un système, organisation qui peut recentrer les recherches expérimentales nécessaires à l'étude de nouveaux paramètres. La troisième consiste à *synthétiser* les connaissances acquises dans un domaine. Enfin, l'utilisation d'un modèle aide à *améliorer* notre compréhension des processus inhérents à un système. Ce dernier point peut être traité à travers deux applications : la prédiction des valeurs d'une variable à partir d'hypothèses précises, hypothèses fondées sur les comparaisons des mesures *in situ* et l'étude des effets de différents paramètres sur certains processus qui sont dans des milieux hautement complexes inaccessibles *in situ*. C'est sur ce critère méthodologique, défini sous les termes d'« analyse de sensibilité », que la présente étude s'appuie.

Il existe de manière synthétique, deux grandes familles de modèles : les modèles empiriques et les modèles mécanistes. Le principe de la première famille consiste à établir une relation statistique entre deux variables mesurées dans certaines conditions qualifiées d'« initiales ». Pour ces conditions, la relation permet de calculer et prédire, de façon précise, l'une des deux variables à partir de l'autre. Cette méthode présente le grand avantage de ne nécessiter aucune connaissance préalable des mécanismes qui relient les deux variables. Elle comporte néanmoins l'inconvénient d'être fortement dépendante du site et de la gamme de valeurs ou des conditions pour lesquelles le modèle a été établi. Parmi les nombreux exemples, il y a celui de l'étude des effets des fluctuations de la température du sol sur la respiration du sol en forêt. Cette relation est couramment modélisée suivant la forme d'une équation exponentielle telle que la relation en Q_{10} et la fonction d'Arrhenius.

Le facteur Q_{10} représente l'augmentation de la respiration du sol suite à l'augmentation de la température de 10°C (Winkler *et al.* 1996) autrement dit un Q_{10} de 2 signifie que la respiration double lorsque la température augmente de 10°C.

La deuxième famille de modèles a pour principe de détailler, de formaliser le plus précisément possible l'ensemble des processus qui relient deux variables entre elles. La démarche est plus analytique et repose sur des notions théoriques robustes qui permettent d'évaluer l'importance des processus les uns par rapport aux autres. Les prédictions à long et à court terme de la décomposition de la matière organique du sol, du modèle mécaniste SOMKO par exemple, reposent sur l'action des microbes en simulant les variations de la structure et de la biomasse de ces derniers (Gignoux *et al.* 2001). Ce modèle formalise l'action des microbes par un système de compartimentation qui tient compte de l'âge (cohorte), de la composition biochimique des litières et de la matière organique. D'autres modèles mécanistes ou semi-mécanistes ont été développés pour simuler les flux de matière et d'énergie dans le sol (Annexe B). Les atouts majeurs de cette approche plus réductionniste sont : une bonne compréhension des mécanismes fins à l'origine des phénomènes, le caractère générique et la robustesse des calculs. La structure de ces modèles doit toutefois être un bon compromis entre la précision des mécanismes décrits et la complexité des équations utilisées afin de conserver une paramétrisation simple, tant dans le nombre de paramètres que dans le type de mesures à effectuer *in situ*.

Dans les modèles, la séparation de ces deux approches est rarement aussi évidente. Si les modèles mécanistes intègrent une part d'empirisme dans la description des mécanismes, ils diffèrent néanmoins des modèles empiriques par la complexité de leur structure.

Dans cette seconde famille, la plupart des modèles biogéochimiques qui simulent les processus de la dynamique de la biomasse carbonée et / ou azotée, ont vu durant la dernière décennie leur développement orienté sur la problématique des changements globaux. Leur finalité principale est devenue la prédiction des modifications des stocks de carbone des sols au cours du prochain siècle. Certains d'entre eux permettent aussi d'étudier les processus de production de CO_2 . Cette modélisation de la respiration du sol repose sur les connaissances actuelles des facteurs d'influence de cette variable et apporte de potentielles explications aux variations spatiales et temporelles des flux de CO_2 du sol observées dans différents types d'écosystème. Les modèles représentent les différents temps de résidence de la matière organique dans le sol qui sont conditionnés par le ou les facteurs environnementaux estimés. En 1990 Jenkinson a décrit quatre catégories de modèle « sol » selon que leur structure repose sur un, deux ou plusieurs compartiments homogènes. Parmi les

modèles pluri compartimentés, Paustian en 1994, dissocie ceux qui ciblent principalement l'action des micro-organismes sur la décomposition de la matière organique du sol, de ceux qui sont plutôt orientés sur les processus contrôlant la transformation de la matière.

Dans le premier cas, la décomposition de la matière organique est simulée à travers les réseaux trophiques. Les évolutions de la taille et de la diversité des populations microbiennes sont alors prises en compte. Plusieurs arguments étayent cette approche : l'évolution de la biomasse et de l'activité des microbes en fonction de la disponibilité en nutriments dans le milieu et de la période dans l'année (Schmidt *et al.* 2007) ou bien une minéralisation plus rapide de la matière organique dans le sol par les micro-organismes avec des apports de litière fraîche (phénomène de « priming effect²⁹ », Kuzyakov 2000 ; Fontaine *et al.* 2003 ; Schimel & Weintraub 2003).

Dans le deuxième cas, les organismes sont représentés par un « pool » de matière organique qui est qualifié d'« actif » en raison d'une valeur de turnover élevée. Une des hypothèses sur laquelle repose ce type de modèle est la présence d'une biomasse microbienne non limitante dans le sol contrairement à la matière organique (Jenny 1941). En 1997, Smith *et al.* confirment la validité de cette hypothèse pour les premiers centimètres de profondeur dans le sol. La dynamique de décomposition du C organique, dans ces modèles, suit une cinétique de premier ordre qui est fonction d'un taux de décomposition relatif au compartiment de sol et des facteurs environnementaux d'influence (humidité, température...).

Par ailleurs certains modèles tiennent compte de la distribution verticale de la matière organique en fonction des horizons pédologiques. Les variations spatiales des entrées, du brassage et de la décomposition de la matière organique entre les profondeurs, créent une composante spatiale indépendante du pas de temps de simulation. Les plus importants mouvements de la matière organique se retrouvent dans le groupe des bioturbations tel le transfert des matières dissoutes et des colloïdes organo-minéraux par percolation de l'eau dans les podzols, tel le transport des matières

²⁹ Désigne tout effet, positif ou négatif, de l'apport d'un substrat sur la minéralisation d'un autre substrat.

organiques associées aux argiles dans les sols illuviaux ou encore le transport des particules de matière organique dans les macro-pores du sol (Bruun *et al.* 2007).

L'objectif essentiel de cette étude fut de hiérarchiser les facteurs responsables de la variabilité spatiale de la respiration hétérotrophe et de la respiration totale du sol en forêt tropicale. Les modèles hétérotrophes, semi-mécaniste (CENTURY) et couplé Ra / Rh (CENTURY / McCree) ont été utilisés pour simuler les flux carbonés sur la parcelle 1 du dispositif Guyaflux. Ces modèles semi-mécanistes présentent effectivement une structure pluri-compartmentée classique qui repose sur le compromis d'une description relativement fine des processus tout en restant simple à paramétrer (intermédiaire entre précision et généralité de la formalisation des processus). Ces caractéristiques permirent de réaliser une analyse de sensibilité des flux carbonés du sol vis à vis de certains facteurs d'influence connus en milieu tropical. Ces facteurs d'origine abiotique tels que l'humidité du sol et biotique tels que la quantité et la composition biochimique des litières ont été testés.

4.2. Matériels et Méthodes

Le modèle CENTURY et le modèle couplé, capables de simuler de nombreux processus, dépendent d'un grand nombre de paramètres d'entrée qui sont pour la plupart mesurables. La démarche adoptée a consisté dans un premier temps à tester les prédictions des modèles. Il était nécessaire de disposer au niveau d'un site du jeu de paramètres le plus complet possible et de confronter les prédictions des modèles à des flux et des stocks mesurés. Dans les trois paragraphes suivants sont détaillées les différentes étapes qui ont consisté à 1) regrouper les données disponibles sur le site d'étude, 2) décrire et paramétrer les modèles et 3) expliciter les protocoles de simulation permettant i) le test et ii) l'analyse.

4.2.1. Les données disponibles

Pour réaliser ce travail, nous avons choisi la parcelle 1 en particulier sur laquelle de nombreuses données sont disponibles en terme de météorologie (Bonal com. pers.), de caractéristiques physiques et chimiques de sol (Freycon *et al.* 2003 ; le présent travail de thèse) de biomasse des litières aériennes et souterraines (Bréchet 2005 ; Roy com. pers. 2006, 2007 ; Bonal *et al.* 2008) et de composition biochimique de ces litières (Roy com. pers. 2006 ; Hättenschwiler *et al.* 2008 ; Bréchet *et al.* 2009). Travailler sur cette parcelle représente un autre atout majeur : celui de bénéficier de mesures continues de respiration du sol.

L'ensemble de ces données a été utilisé pour paramétrer et valider les modèles au pas de temps journalier sur un peu moins de 8 mois pour le modèle hétérotrophe et sur 12 mois pour le modèle

couplé.

4.2.1.1. Forçage météorologique

Les données météorologiques journalières en 2006-2007 qui constituent les variables d'entrée du modèle ont été calculées à partir des mesures semi-horaires enregistrées depuis décembre 2003 au niveau du dispositif Guyaflux (Bonal *et al.* 2008). La *température de l'air* (°C) a été enregistrée à 20 m de haut au dessus du couvert (HMP45, Vaisala, Helsinki, Finlande). La *température de sol* (°C) a été enregistrée à 3 cm et à 18 cm de profondeur (107 ; Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA).

D'autres variables telles que l'humidité du sol, proviennent de mesures réalisées dans et à proximité de la parcelle 1 sur Guyaflux. L'*humidité volumique du sol* (m^3/m^3) mesurée à 5 cm de profondeur a été prise au niveau du dispositif SAMERESO sur la parcelle 1 (4.2.1.5.). L'*humidité relative du sol* (%) enregistrée à 20 cm de profondeur provient des mesures bimensuelles obtenues à l'aide d'une sonde portable (TRIME FM-3, IMKO). L'objectif de ces mesures a consisté à décrire l'évolution de l'humidité entre 0 et 3 mètres de profondeur dans différents types de sol.

4.2.1.2. Caractéristiques du sol et végétation

- Sol

Une étude pédologique réalisée en 2003 (Section 1.2.3.3. et Section 1.2.3.4.) a permis de déterminer la nature physico-chimique du sol de la parcelle 1 à partir des estimations des proportions en argile, sable et limons fins, ainsi qu'à partir de dosages de *carbone organique total* (Freycon *et al.* 2003, Section 1.2.3.4. et Annexe D).

Les concentrations en *carbone microbien*, pour l'horizon 0-15 cm, ont été estimées à l'aide de la méthode de fumigation-extraction (Brookes *et al.* 1985) réalisée sur des échantillons de sol de carottes prélevées le 20/06/07, Section 2.2.2.3.).

Les données de biomasse des litières aériennes et souterraines fraîches proviennent de prélèvements réalisés en 2006 et 2007 dans la parcelle 1 sur Guyaflux.

- Feuilles

La *production de litière aérienne* (Section 1.2.4.), en 2006 et 2007 dans la parcelle 1 sur Guyaflux, a été évaluée à partir des récoltes bimensuelles des feuilles, des fleurs et des fruits qui tombent dans des bacs. Ces bacs couvrent une surface de 0.45 m² et sont maintenus à 1.50 m au dessus du sol, ils sont au nombre de 4 par parcelle, 1 pour chaque angle. L'intégralité de la biomasse récoltée a été séchée à l'étuve (60°C) pendant trois jours puis pesée. Sans distinguer les espèces des litières, une valeur moyenne par mois (gC/m²) a été calculée.

Les teneurs en azote, lignine, cellulose et hémicelluloses des *litières de feuilles* proviennent de deux séries de données obtenues à deux dates différentes. La première série, plus restrictive, correspond aux dosages des composés des feuilles des litières de 16 espèces de la plantation (Bréchet *et al.* 2009). La deuxième série, plus récente et plus large, a été obtenue à partir des dosages des composés des feuilles des litières de 45 espèces ligneuses de forêt tropicale naturelle (Hättenschwiler *et al.* 2008).

- Racines

La production des *litières souterraines* a été calculée à partir des estimations des biomasses de racines fines ($\varnothing < 2$ mm), moyennes ($2 < \varnothing < 5$ mm) et grosses ($\varnothing > 2$ mm) des prélèvements réalisés dans la parcelle 1 entre avril et mai 2006 (Section 2.2.2.2.).

Les teneurs en azote, lignine, cellulose et hémicellulose ont été estimées dans trois séries de biomasse des *racines fines* ($\varnothing < 2$ mm) :

- La première série, plus ancienne (avril-juin 2005) et plus complète, provient des racines fines prélevées dans les 30 premiers centimètres de profondeur du sol de la plantation (16 espèces, Bréchet 2005). Pour cette série, les teneurs en azote ont été mesurées en avril 2007 (Roy com. pers., Montpellier) à l'aide d'un analyseur élémentaire CHN (CHN NA2000, ThermoFisher, Courtaboeuf, France) tandis que les concentrations en lignine, cellulose et hémicellulose sont mesurées en octobre 2007 (Roy com. pers., Montpellier) à partir de la méthode Van Soest. Cette méthode consiste en une digestion séquentielle des fibres à partir d'un gramme de broyat racinaire. Il y a trois étapes successives : une première extraction réalisée avec un détergent neutre³⁰ permet d'extraire le carbone structural, une seconde extraction réalisée à partir d'un détergent acide permet d'isoler les composés ligno-cellulosiques³¹, et une dernière étape d'hydrolyse à partir d'une solution de H₂SO₄ à 72%

³⁰ NDF, acronyme anglais « Neutral Detergent Fibre ». Cette étape libère l'ensemble des composés hémicellulosiques, cellulosiques et ligneux.

³¹ ADF, acronyme anglais « Acid Detergent Fibre ». Les composés ligno-cellulosiques regroupent la lignine et la cellulose.

sépare la lignine (L)³². Les hémicelluloses sont la différence entre les composés NDF et ADF tandis que la cellulose résulte de la différence entre les composés ADF et ADL.

- La deuxième série de biomasse racinaire acquise pour l'étude de la décomposition des racines fines (Section 3.2.2.3.) a été utilisée pour le dosage des teneurs en azote. Ces mesures sont plus récentes et plus précises mais aussi plus restreintes en terme de nombre d'espèces (8) et de composés analysés (2).
- La troisième série issue des prélèvements de biomasse effectués dans les 10 premiers centimètres de profondeur du sol de la plantation (septembre 2006, Roy com. pers.) a permis d'estimer les concentrations en lignine, cellulose et hémicellulose des racines fines à partir de la méthode Van Suess (décrite au niveau de la première puce). Ces dernières mesures également plus récentes (octobre 2007 à Montpellier, Roy com. pers.) et plus précises que celles de la première série, restent néanmoins incomplètes (*Symphonia Spl* est l'espèce non échantillonnée).

4.2.1.3. Flux de CO₂

Installé depuis le premier semestre 2005 sur la parcelle 1 du site atelier Guyaflux, le Système Automatique de MEsure de la REspiration du SOI SAMERESO enregistre en continu et sur un pas de temps fin des mesures de *respiration du sol* (Ponton com. pers.). Pour cela, le système est muni de huit chambres dont les systèmes d'ouverture et de fermeture sont automatisés et dont le fonctionnement s'effectue en circuit fermé avec un analyseur (Li-840, Li-Cor, Lincoln, NE). Le principe de mesure repose sur le calcul de l'augmentation linéaire au cours du temps des concentrations en CO₂ dans la chambre. Cette augmentation est calculée toutes les secondes pendant 255 secondes sur un cycle de 30 minutes. Le système d'acquisition des données (CR10X, Campbell Scientific, UK) enregistre toutes les 10 secondes une moyenne des concentrations en CO₂. D'autres mesures sont

³² ADL, acronyme anglais « Acid Detergent Lignin ». Cette dernière étape donne la proportion en lignine.

enregistrées sur un pas de temps semi horaire comme l'humidité volumique du sol (m^3/m^3) prise à 5 cm de profondeur (réflectomètre CS616, Campbell Scientific, UK). A chacune des chambres automatiques de respiration du sol est associée une sonde à humidité.

Le dispositif compte deux séries de quatre chambres installées sur quatre placeaux contrôles (CP, *Control Plot*) d'une part, et quatre placeaux tranchés (TP, *Trench Plot*) d'autre part dont la première installation date de mars 2006. Le dispositif présente l'avantage de fournir des mesures précises de flux dans les deux types de placeau. Cette méthode couramment utilisée et qui permet de distinguer les deux composantes autotrophe et hétérotrophe dans la respiration totale du sol, est celle de l'exclusion racinaire par tranchage. Il s'agit par des tranchées (70 cm) d'isoler du reste de la parcelle une surface de sol dépourvue d'arbres et de végétaux. Son objet est alors d'estimer la respiration des micro-organismes décomposeurs de la matière organique du sol uniquement (respiration hétérotrophe) en supprimant celle des racines vivantes et la rhizosphère associée. Plusieurs inconvénients majeurs connus conditionnent néanmoins le flux de CO_2 mesuré sur le sol :

- Un flux de CO_2 additionnel, après la mise en place des placeaux, engendré par l'apport massif de la nécro-masse des racines qui sont tuées lors du tranchage (Ewel *et al.* 1987 ; Uchida *et al.* 1998). Une correction peut être faite en calculant le flux de CO_2 lié à la décomposition des racines (Epron *et al.* 1999 ; Lavigne *et al.* 2003 ; Lee *et al.* 2003 ; Bond-Lamberty *et al.* 2004).
- La suppression du turnover des racines fines dans les placeaux tranchés (Nakane *et al.* 1983 ; Lee *et al.* 2003).
- Une augmentation importante de l'humidité du sol dans les placeaux (Epron *et al.* 1999 ; Lee *et al.* 2003). Deux raisons sont à l'origine de ce taux élevé de l'humidité, l'une est liée à l'absence d'arbres sur la zone qui supprime les pertes en eau par transpiration, tandis que l'autre est liée à l'installation de bâches dans les tranchées qui suppriment les pertes en eau par drainage latéral. Les conséquences sont une modification de la décomposition de la matière organique et des communautés microbiennes du sol.
- La non prise en compte du flux des micro-organismes associés aux racines.

La rénovation de quatre placeaux tranchés dont sont issues nos données, a été réalisée entre le 07/04/06 et le 25/04/06.

Les mesures semi-horaires de flux de CO_2 du sol enregistrées sur les deux séries de quatre chambres automatiques ainsi que les mesures des humidités du sol associées, ont permis de calculer des moyennes journalières. Si des mesures de flux de CO_2 du sol d'une chambre venaient à manquer, une

méthode de *gap-filling* était utilisée. Le principe de cette méthode consiste à estimer des valeurs à partir de modèles de régression multiples spécifiques à chaque chambre (Ponton com. pers.). Toutes les valeurs de flux de C présentées dans la suite du présent chapitre ont été exprimées en $\text{gC/m}^2/\text{j}$.

4.2.1.4. Décomposition de la litière

Les valeurs de masse non décomposée de racines fines ($\varnothing < 2 \text{ mm}$) après 6 mois et 12 mois sont les résultats d'une étude de la décomposition des racines fines *in situ* réalisée dans le présent travail de thèse (Section 3.2.). Ce travail a été effectué dans la parcelle 10, qui présente les mêmes conditions pédologiques et le même peuplement que la parcelle 1 (Section 1.2.3.4.).

4.2.2. Le modèle « couplé »

4.2.2.1. Choix des modules

Modèle hétérotrophe

Le modèle hétérotrophe est une version modifiée du modèle CENTURY (Annexe C), modèle de la dynamique de la matière organique du sol développé par Parton *et al.* en 1987. Initialement testé sur des milieux simplifiés de prairie (Parton *et al.* 1987 ; 1989 ; 1994), CENTURY a ensuite montré une bonne adéquation pour des systèmes plus complexes de culture (Smith *et al.* 1997) et de forêts tempérées (Kelly *et al.* 1997 ; Le Dantec 2000 ; Epron *et al.* 2001) et tropicales (Sanford *et al.* 1991 ; Motavalli *et al.* 1994 ; Wang *et al.* 2002). Le choix du modèle s'est porté sur la version de CENTURY utilisée par V. Le Dantec au cours de sa thèse (2000) puis Epron *et al.* (2001, Figure IV.1). Cette version simule la dynamique des flux de carbone dans le sol au pas de temps journalier. Dans CENTURY, la température de surface ainsi que la température et l'humidité à différentes profondeurs dans le sol sont les variables d'entrée du modèle. Le modèle distingue sur la base du rapport L/N, deux fractions de litière : fractions « métabolique » et « structurale ». La fraction « métabolique », facilement dégradable regroupe les composés riches en azote tandis que la fraction « structurale », plus lente à décomposer réunit l'ensemble des composés structuraux constitutifs des tissus des végétaux. Ces composés sont riches en polysaccharides tels que la cellulose, les hémicelluloses, et la lignine. Quant à la matière organique dans le sol, elle est séparée selon trois « pools » de C organique : rapide, lent et stable qui diffèrent les uns des autres par leur taux de décomposition. Ces taux de décomposition sont modifiés par la température et l'humidité du sol. C'est la proportion de lignine de la fraction structurale qui conditionne le taux de décomposition de ce « pool » de C. Le « pool » de C rapide est alimenté par le C issu de la décomposition du matériel métabolique et de la partie du C structural non lignifiée. Il représente les microbes du sol et leurs produits dérivés. Dans le modèle, ce « pool » de C

rapide est présent dans toutes les couches de sol. A la surface du sol, le « pool » microbien qui est intimement lié à la litière de surface, a un taux de renouvellement indépendant de la texture du sol. Par ailleurs, la texture du sol régule les flux de matière entre les compartiments de telle sorte que plus un sol est riche en particules sableuses plus le turnover du « pool » de C rapide est élevé, au contraire plus un sol est riche en particules argileuses plus le C organique du « pool » rapide est stabilisé dans le « pool » de C lent. La teneur en argile agit aussi sur le taux de transfert de la matière organique du sol entre les fractions lentes et stables. Ces deux derniers « pools » sont alimentés par la lignine. Enfin, à chaque transfert de matière entre les différentes fractions, est associée une perte de C par production de CO₂ due à la respiration des micro-organismes.

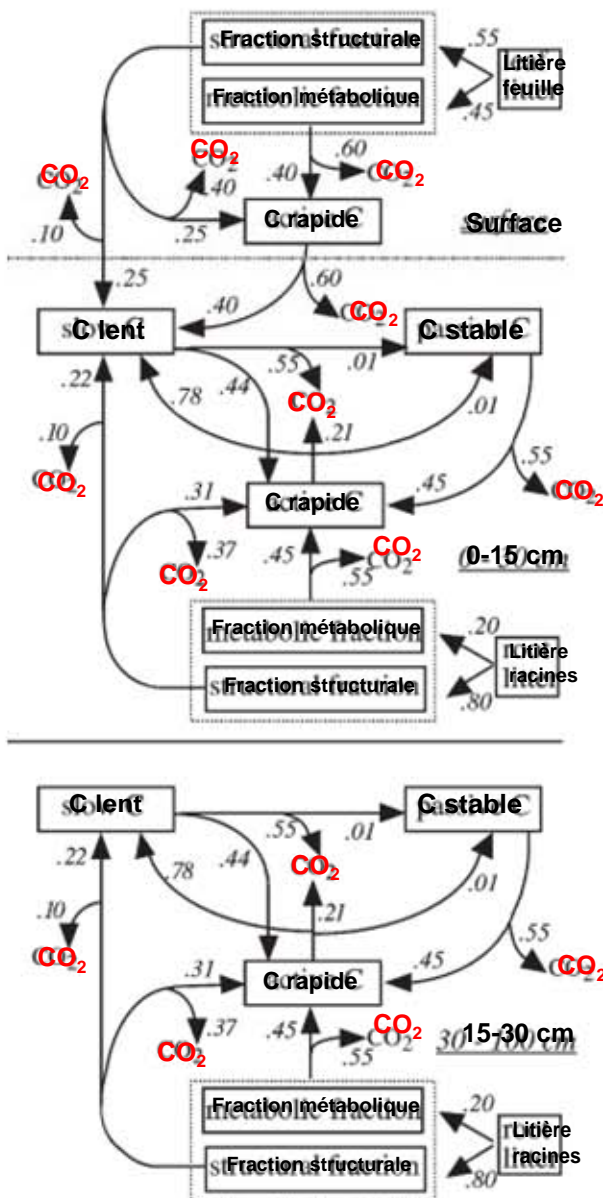


Figure IV.1 : Représentation schématique des flux de carbone entre les différents « pools » de matière organique des trois compartiments dans le sol : surface, 0-15 cm et 15-30 cm de profondeur. Chaque flux de matière organique entre les « pools » est accompagné d'un flux de CO₂, l'ensemble de tous les flux de CO₂ du sol constitue la respiration hétérotrophe, une composante de la respiration du sol (Epron *et al.* 2001). Trois facteurs abiotiques influencent ces flux de C dans le modèle CENTURY : la température de l'air et du sol, l'humidité du sol et la texture du sol.

Le modèle CENTURY présente plusieurs points faibles qui ne doivent pas être occultés. Le premier concerne les micro-organismes qui n'apparaissent qu'à travers un « pool » de C dans le modèle. Bien que la répartition de cette biomasse carbonée tienne compte de la profondeur dans le sol (en surface et dans le sol) cette modélisation dans CENTURY n'est pas mécaniste. En effet, elle ne simule pas les changements de la dynamique de la matière organique en fonction des variations de l'activité et / ou de la composition (quantité et / ou diversité) des communautés microbiennes dans le sol. Le second porte sur la paramétrisation des taux de décomposition maximale qui sont mesurés en laboratoire. Quant à l'initialisation de la répartition des stocks de carbone du sol entre les différents « pools » dans le modèle, elle fait l'objet de sa dernière faiblesse. En revanche, ce modèle distingue les litières d'origine épigée de celles d'origine endogée. Il simule l'action des protections physiques (effet de la texture) et chimique (effet des teneurs en lignine) sur la décomposition puis la minéralisation de la matière organique dans le sol. Il est capable de décrire sur un pas de temps court de l'ordre de la journée les variations de la respiration du sol (Le Dantec 2000 ; Epron *et al.* 2001 ; Wang *et al.* 2002). Enfin, CENTURY présente le grand avantage d'avoir une structure relativement simple qui est un point incontournable dans l'étape de paramétrisation.

Adaptation du modèle au milieu tropical

La version du modèle CENTURY appliquée à une forêt de hêtre monospécifique d'un écosystème tempéré (Epron *et al.* 2001) ne tient pas compte des contraintes environnementales tropicales rencontrées dans notre étude, telles que la faible épaisseur du sol, la végétation plurispécifique en mélange (compositions biochimiques des litières) et les fortes pluies (humidité du sol). En guise de palliatif, les adaptations suivantes ont été apportées :

1) La différenciation des profondeurs de sol dans le modèle (Le Dantec 2000 ; Epron *et al.* 2001) correspond dans notre étude aux horizons 0-15 et 15-30 cm. La majeure partie de la matière organique du sol en forêt tropicale est concentrée dans les trente premiers centimètres et diminue rapidement avec la profondeur (Odum & Pigeon 1970 ; Lugo *et al.* 1986, 1995 ; Weaver & Murphy 1990 ; Silver *et al.* 1994 ; Wang *et al.* 2002). Jackson *et al.* (1996, 1997) par leurs calculs, évaluent qu'en moyenne 69% de la biomasse totale de racines et 57% de la biomasse de racines fines se trouvent dans cette même couche de sol (0-30 cm).

2) Les équations (Annexe C) décrivant la répartition du C organique entre la fraction « métabolique » (Fm) et la fraction « structurale » des litières de feuilles et de racines fines ($\emptyset < 2$ mm) (Epron *et al.* 2001) sont modifiées sur la base des dosages en lignine, azote, cellulose et hémicellulose des racines fines (Bréchet 2005, 2007 ; Roy com. pers.) et des feuilles (Hättenschwiler *et al.* 2008). Pour les litières de feuilles, les valeurs moyennes du rapport L/N et de la fraction « métabolique » de 45 types de litière sont de 33% et 31.2% respectivement, ce qui correspond à une

valeur de pente de 0.016 (Equation III.1). Pour les racines fines, sur 5 espèces, les valeurs moyennes du rapport L/N et de la fraction « métabolique » sont de 33.8% et de 33.3% respectivement, il en résulte une valeur de pente de 0.015. Ces deux calculs donnent des résultats relativement proches, constat qui fixe la valeur de la pente à 0.016. L'équation associée est la suivante :

$$Fm = 0.85 - 0.016L / N \quad (IV.1)$$

Où Fm est la fraction « métabolique » exprimée en pourcent.

En l'absence d'information, l'équation appliquée pour le calcul de la fraction « métabolique » de la litière des grosses racines ($\varnothing > 2$ mm) est non modifiée.

3) Les équations (Annexe C) décrivant les actions de l'humidité du sol à la surface et dans les deux horizons de sol (0-15 et 15-30 cm) ont été modifiées par rapport à celles trouvées dans la version originale de CENTURY. La réponse de la respiration du sol aux variations de l'humidité en milieu tropical est de type parabolique avec une diminution importante des flux carbonés pour des conditions extrêmes de sécheresse ou d'humidité (Hashimoto *et al.* 2007). Les fortes pluies relativement fréquentes en forêt tropicale humide contribuent à :

- limiter d'une part la décomposition de la matière organique du sol en favorisant un milieu anoxique capable d'inhiber l'activité des décomposeurs du sol,
- freiner d'autre part la diffusivité des gaz en obstruant les pores de la matrice sol (Linn & Doran 1984 ; Davidson *et al.* 2000 ; McGroddy *et al.* 2000 ; Chamber *et al.* 2004 ; Sotta *et al.* 2004 ; Jia *et al.* 2006 ; Kosugi *et al.* 2007 ; Luysaert *et al.* 2007 ; Bréchet *et al.* 2009).

Or les effets de cette sursaturation en eau du sol sur les flux de C qui s'expriment par une « inhibition » de la respiration du sol (opposition de phase entre Rh et Hv, Figure IV.2 a)), ne sont pas formalisés dans la version originale du modèle.

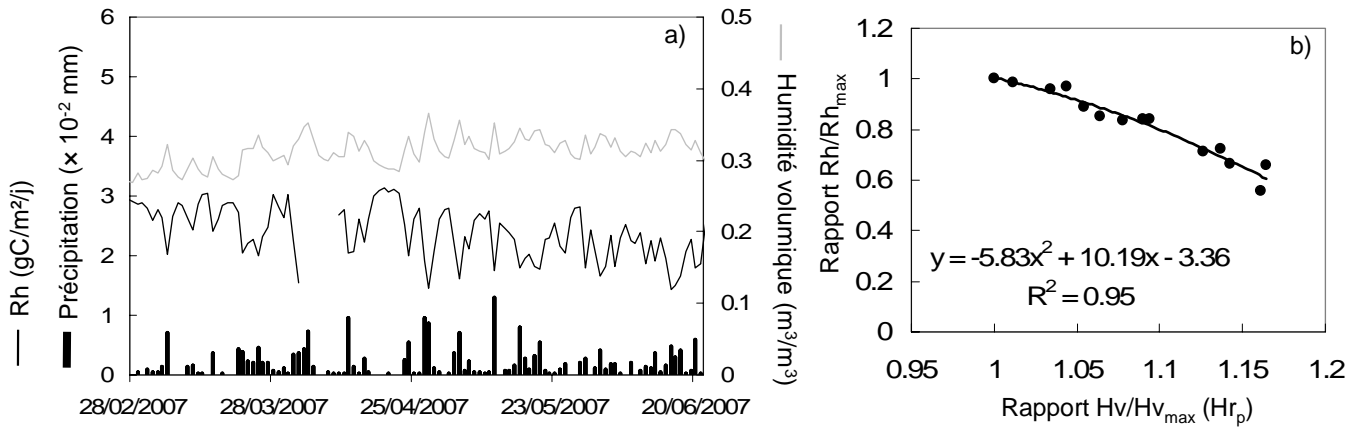


Figure IV.2 : a) Variations saisonnières de la respiration hétérotrophe (courbe noire) et de l'humidité du sol à 5 cm de profondeur (courbe grise, CS616) en relation avec les variations des précipitations entre le 28/02/07 et le 21/06/07 (barres noires), et b) corrélation entre les proportions des respirations hétérotrophes (Rh) qui sont invariantes et les rapports des humidités (H_{r_p}). L'équation de type polynomiale, obtenue sur 10 jours de données en 2007, est l'équation additionnelle utilisée dans le modèle pour calculer A_w lorsque les rapports H_{r_p} sont supérieurs à 1.

L'objectif est d'obtenir un outil capable de prendre en compte tous les facteurs contrôlant la variabilité spatiale de R_{sol} . La démarche adoptée (approche empirique) pour modéliser les effets négatifs des taux élevés des humidités sur la respiration, consiste à conserver l'équation d'origine de CENTURY pour le calcul de A_w (équation, Figure IV.3) quand le rapport H_{r_p} ³³ varie entre 0 et 1 et à faire décroître le facteur A_w selon une équation polynomiale d'ordre 2 quand H_{r_p} est supérieur à 1 (Figure IV.2 b)). Cette fonction a été établie sur une période de 10 jours de mesures entre le 30/03/07 et le 12/04/07 (saison des pluies).

La première équation a la forme d'une sigmoïde dans laquelle l'augmentation de l'humidité relative entre 0 et 1 entraîne une augmentation progressive, puis rapide de la valeur de A_w qui conditionne le taux de décomposition et donc les flux de C entre compartiments. Au-delà de 1, A_w est calculé à partir de l'équation polynomiale d'ordre 2 qui, à l'inverse, fait fortement diminuer la valeur du facteur

³³ Rapport des humidités journalières sur l'humidité maximale propre au sol du plateau « p ».

pour une faible augmentation de l'humidité relative jusqu'à atteindre 0 quand $A_w \approx 1.3$ (Figure IV.3).

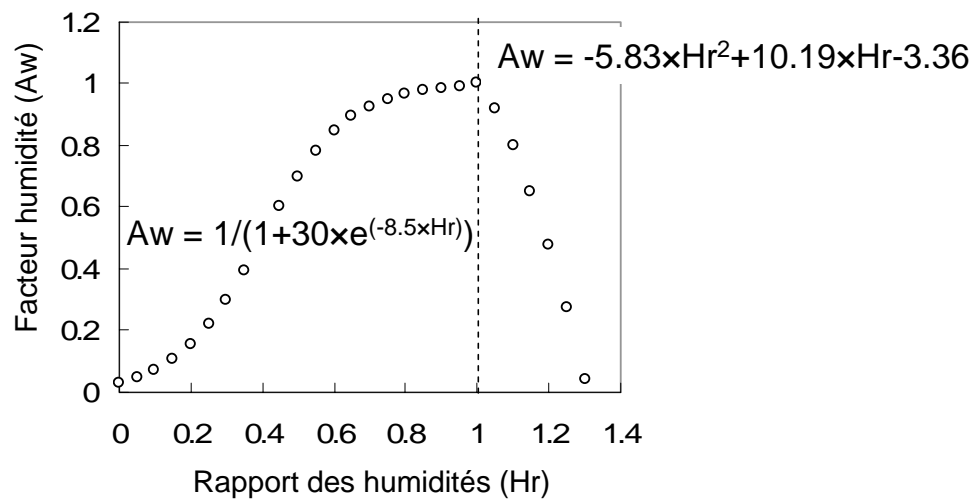


Figure IV.3 : Effet de l'humidité sur les flux de CO_2 du sol modélisé dans CENTURY à partir des données, sur 2006-2007, des rapports des humidités du sol des placeaux tranchés. Le facteur humidité est le deuxième facteur abiotique avec la température à contrôler les flux de C entre les compartiments en modifiant le taux de décomposition. Le facteur humidité

se calcule : $A_w = \frac{1}{(1 + 30 \times e^{(-8.5 \times Hr)})}$ quand $Hr < 1$, $A_w = -5.8289 \times Hr^2 + 10.191 \times Hr - 3.3575$ quand

$Hr > 1$.

Ces deux équations sont considérées comme identiques pour tous les horizons (surface, 0-15 et 15-30 cm) dans le modèle.

Module autotrophe

Jusqu'alors l'utilisation du modèle CENTURY dont le rôle est de simuler uniquement la décomposition de la matière organique dans le sol, ne permettait d'obtenir que la composante hétérotrophe (R_h) de la respiration totale du sol (R_{sol}). La démarche suivante a donc consisté à coupler au modèle CENTURY un module capable de simuler la composante autotrophe (R_a), composante qui résulte de la dynamique des racines et de la rhizosphère associée.

Les modèles les plus simples simulent la respiration des végétaux en multipliant le contenu en carbone des organes (feuilles, bois ou racines) avec leur taux respiratoire respectif. Quant aux modèles plus mécanistes, ils simulent la respiration des végétaux en intégrant les processus fonctionnels liés à la croissance et à l'entretien des tissus (McCree 1970 ; Thornley 1970). La respiration résulte alors des mécanismes d'oxydation des molécules carbonées, telles que le glucose ou l'amidon, issues de la photosynthèse, qui fournissent l'énergie nécessaire à la croissance (en terme

d'énergie et de matière) et à la maintenance des cellules des tissus (pour renouveler essentiellement les protéines). Dans le module McCree (1970), la respiration de croissance ($RC_{racines}$) des fines et grosses racines est calculée au pas de temps journalier suivant la démarche de Penning de Vries *et al.* (1974) et Penning de Vries (1975a et b). Le calcul de ce flux de C repose sur le coût de construction des racines qui dépend de leur composition biochimique (Dufrêne *et al.* 2005) et de la phénologie de croissance.

$$RC_{racines} = (CC_{racines} - 1) \times P_{racines} \quad (IV.2)$$

Où CC est le coût de construction, exprimé en gC/gC, égal à 1.32 (Damesin *et al.* 2002) et 1.27 (Agren & Axelsson 1980) pour les racines fines ($\emptyset < 2$ mm) et grosses ($\emptyset > 2$ mm) respectivement et $P_{racines}$ la production journalière de fines et grosses racines en gC/m²/j. La production racinaire, variable de forçage dans le modèle, est issue de mesures réalisées sur la parcelle 1 (Section 2.3.3.1. et 3.3.3.). Le calcul est détaillé en Annexe F.

Concernant la respiration d'entretien, le module utilise une relation exponentielle pour simuler l'influence de la température sur les réactions biochimiques essentielles à l'entretien des racines. Cette fonction exponentielle est une relation empirique connue sous le nom de loi du Q₁₀. Elle permet de calculer une respiration à partir du coefficient respiratoire d'entretien qui tient compte des teneurs en azote dans les racines et d'un facteur constant d'augmentation de la respiration (Q₁₀) quand la température change de 10°C.

$$RM_{racine} = B_{racinesvivantes} \times MRN \times N_{racines} \times Q_{10racine}^{(T_{sol} - T_{base})/10} \quad (IV.3)$$

Où MRN est le coefficient respiratoire relatif à la quantité d'azote requise pour la maintenance des organes, exprimée en mol_{CO2}/g_N/h, égale à 5.5×10^{-4} (Ryan 1991), N_{racine} la teneur en azote dans les racines (g_N/g_{MS}), Q₁₀ indice égal à 2 (Ise *et al.* 2006), T_{sol} la température moyenne journalière à 3 et 18 centimètres dans le sol et T_{base} égale à 25°C qui est bien adaptée aux écosystèmes forestiers tropicaux et $B_{racinesvivantes}$ la biomasse de racines vivantes exprimée en gC/m².

4.2.2.2. Paramétrisation

Variables climatiques

Les données des *humidités du sol* (Hr) enregistrées à 5 cm de profondeur dans les placeaux tranchés (TP) et non tranchés (CP) ont été utilisées pour les deux horizons, à la surface et entre 0-15 cm, dans

le modèle CENTURY.

L'humidité relative du sol (%) enregistrée à 20 cm de profondeur est une mesure bimensuelle utilisée pour l'horizon 15-30 cm dans le modèle CENTURY. Pour reconstituer une cinétique journalière, le calcul s'appuie sur les variations des mesures de Hr enregistrées à la station à 5 cm de profondeur. Ce calcul a reposé sur la relation entre ces humidités à 20 cm et les mesures d'humidité volumique saisies à 5 cm de profondeur au niveau de la tour à flux (réflectomètre CS615 ; Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA ; données D. Bonal). La meilleure relation a été obtenue avec les données de 2006 et un jour de décalage entre les mesures (Figure IV.4). Elle a permis de calculer les variations de l'humidité (à 20 cm) au pas de temps journalier sur l'ensemble de la période 2006-2007.

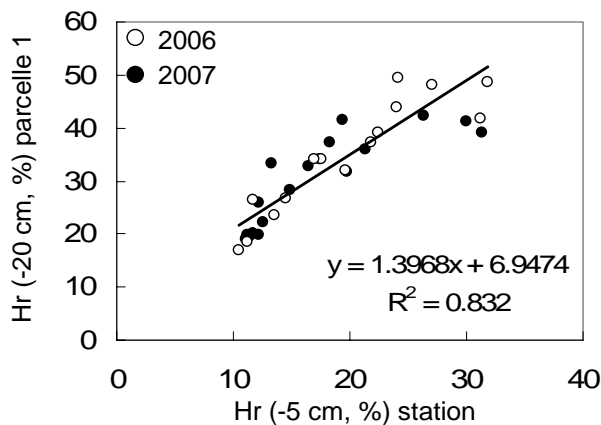


Figure IV.4 : Relation entre les mesures d'humidité bimensuelles réalisées à 20 cm de profondeur dans le sol à proximité de P1 et les mesures d'humidité journalières enregistrées à 5 cm de profondeur au pied de la tour à flux pour 2006 et 2007.

Paramètres de sol et de végétation

Les études pédologiques antérieures caractérisent le sol de la parcelle 1 de type argilo-sableux dans les 15 premiers centimètres avec environ 33.2% d'argile et 57.3% de sable (Freycon com. pers. 2003).

La *biomasse initiale de C organique* contenue dans les trois compartiments de sol (surface, 0-15 et 15-30 cm) a été estimée à partir des dosages de carbone total effectués à 5 cm, 15 cm, 45 cm et 90 cm de profondeur dans le sol de la parcelle 1 (Freycon com. pers. 2003). Le détail des calculs de la répartition des biomasses dans les différents compartiments de C organique du sol sont présentés dans l'Annexe C et sont résumés dans le tableau IV.3.

La *biomasse initiale de C microbien* a été évaluée à environ 522 mgC/kg dans l'horizon 0-15 cm tandis qu'elle est estimée à 224 mgC/kg dans l'horizon 15-30 cm (Annexe D et Section 2.2.3.5., Figure II.3 a)). Dans l'horizon 0-15 cm, nos résultats sont comparables à ceux cités par Xu *et al.* (2007) dans une

étude de comparaison de différents types de forêt et sont particulièrement proches de ceux obtenus dans les sols de forêts tempérée mélangée et tropicale humide de Chine. Nos résultats sont également du même ordre de grandeur que ceux observés par Motavalli *et al.* (1994) dans une étude d'estimation des quantités de C simulée par CENTURY, dans différents types de sol tropicaux (smectiques et kaolinitique, Tableau IV.1). De plus, les écarts observés dans ces deux comparaisons d'étude, et plus importants encore si l'on se réfère au travail de Motavalli *et al.* (1994), peuvent être dûs à des différences dans les saisons d'échantillonnage de sol, précision non donnée dans les deux études.

Tableau IV.1 : Comparaison des quantités de carbone microbien, exprimé en g/gC, entre 0-15 ou 0-20 cm de profondeur dans des sols forestiers de différents écosystèmes.

Site	Référence	Surface (cm)	C microbien (g/gC)
Forêt tropicale (Manaus, Brésil)	[Motavalli <i>et al.</i> 1994]	0-20	0.018*
Forêt tropicale de Bambou (Burriga, Colombie)	[Motavalli <i>et al.</i> 1994]	0-20	0.016*
Forêt tempérée de feuillu (Bouleau, Chine)	[Xu <i>et al.</i> 2007]	0-15	0.016
Forêt tempérée de feuillu mélangée (Pin, Chine)	[Xu <i>et al.</i> 2007]	0-15	0.023
Forêt de conifères tempérée (Epicéa, Chine)	[Xu <i>et al.</i> 2007]	0-15	0.015
Plantation de 60 ans (Thé, Chine)	[Xu <i>et al.</i> 2007]	0-15	0.022
Forêt tropicale humide à saisons marquées (Chine)	[Xu <i>et al.</i> 2007]	0-15	0.025
Forêt tropicale humide à saisons marquées (Guyane française)	Cette étude	0-15	0.024

* Valeurs estimées par le modèle CENTURY pour un sol à tendance smectique (Colombie) et un sol à tendance kaolinitique (Brésil).

Les apports carbonés de la *litière fraîche aérienne* sont calculés au pas de temps journalier à partir de mesures mensuelles des chutes de litière. Les teneurs en C des biomasses sèches de ces litières est de l'ordre de 49.5% (Hättenschwiler *et al.* 2008). Les biomasses récoltées ont été rapportées par unité de surface et par jour, supposant un apport journalier constant au cours du mois (Figure IV.5).

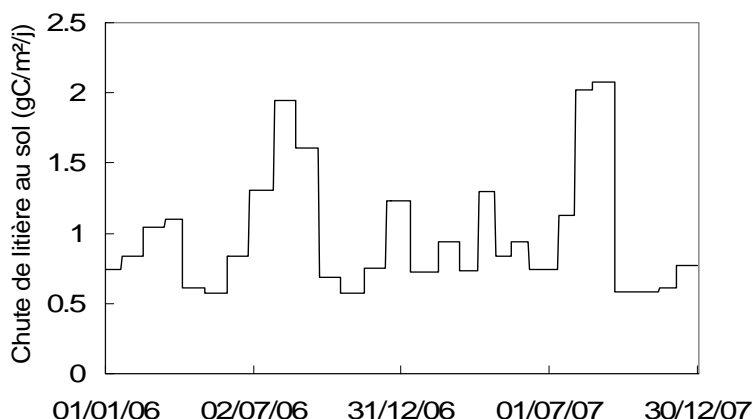


Figure IV.5 : Dynamique journalière des chutes moyennes des litières aériennes estimées à partir de collectes mensuelles réalisées au cours des années 2006 et 2007 dans la parcelle 1 de Guyaflux. Ces apports de litière aérienne ne tiennent pas compte des apports massifs et occasionnels de bois mort.

Le calcul de la répartition de la *biomasse de C organique des racines* a reposé sur les résultats des prélèvements *in situ* répartis suivant deux catégories de racines : fines ($\varnothing < 2$ mm) et grosses ($\varnothing > 2$ mm), dans les deux horizons de sol : 0-15 cm et 15-30 cm (Tableau IV.2). Les estimations des quantités de C organique contenu dans les racines supposent une teneur en C de 48% de la matière sèche.

Tableau IV.2 : Répartition de la biomasse de C organique en fonction du type racinaire (fines $\varnothing < 2$ mm ou grosses $\varnothing > 2$ mm) et de l'horizon de sol 0-15 et 15-30 cm.

Profondeur (cm)	C des racines ($\varnothing < 2$ mm, gC/m ²)	C de racines ($\varnothing > 2$ mm, gC/m ²)
0-15	412	513
15-30	135	127

L'apport journalier de C des *litières racinaires* (gC/m²/j) est alors le produit de ces biomasses carbonées et des valeurs de turnover issues de l'étude de Gill *et al.* (2000). Les auteurs estiment à 80% et 10% les taux de renouvellement des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) et grosses ($\varnothing > 2$ mm) respectivement en forêt tropicale. Bien que cette estimation du turnover des racines fines soit cohérente avec notre valeur moyenne de turnover (Section 2.3.3.1.), la valeur de 80% apparaît un peu faible comparée aux résultats spécifiques à la parcelle 1 (108%). Le calcul de cette dernière mesure ne porte, néanmoins, que sur une période précise et non sur l'ensemble d'une année climatique. Nous conserverons donc la valeur moyenne de 80% issue d'une compilation de travaux sur les milieux tropicaux.

Une fois initialisé avec les valeurs des biomasses de C organique total mesuré dans le sol de P1 sur la base des travaux de Wang *et al.* (2002) pour le C stable, lent et rapide, nous avons procédé à une étape de mise à l'« équilibre ». Cette étape définit un état de pseudo « équilibre » de la répartition des quantités de C des différents « pools » à partir des paramètres physico-chimiques du milieu (texture du sol, composition chimique), des données d'entrée (apport de litières), des données de sortie (flux de carbone) et des conditions climatiques. Le modèle CENTURY a donc simulé la dynamique de la décomposition de la matière organique du sol sur 20 ans à partir de l'année climatique 2006. Il s'agit du temps nécessaire à la stabilisation des « pools » de C rapide sans toutefois affecter les « pools » de C lent et stable. Le résultat de la nouvelle répartition des biomasses carbonées est présenté dans le tableau IV.3. La biomasse totale de C organique, après 20 ans, est de 13976 gC/m² contre 17072 gC/m² au départ. Malgré l'évolution de la teneur totale en C organique (0-30 cm), le résultat final reste cohérent avec les valeurs obtenues dans différents types de sol des forêts tropicales du site expérimental de Luquillo à Puerto Rico (10100-18600 gC/m² pour des forêts de moyenne à haute altitude, Wang *et al.* 2002). Le détail des calculs de cette étape de mise à l'« équilibre » des 8 « pools » de C dans le modèle est présenté dans l'Annexe D.

Tableau IV.3 : Résultats de la dynamique de la matière organique du sol de chacun des « pools », simulée par le modèle CENTURY sur 20 ans à partir de la seule année climatique 2006. Le tableau résume les répartitions du C organique initiales et finales après 20 ans (gC/m²/j).

Fraction de C organique	0-15 cm		15-30 cm	
	Initial	20 ans	Initial	20 ans
C structural feuilles	462.5	472.9	-	-
C métabolique feuilles	215.1	12.2	-	-
C structural racines	263.2	441.3	58.1	113.9
C métabolique racines	0.64	7.4	0.18	2.1
C microbien sol	151.8	94.2	34.1	19.6
C « lent »	5219.4	3070.1	1149.7	470.0
C « stable »	8353.9	8008.7	1841.0	1748.7

L'estimation des variations saisonnières de la *production des racines* nécessaire à la simulation de la respiration de croissance totale du sol s'est appuyée sur deux études de la présente thèse : carottes de recolonisation (production de biomasse, Section 2.3.3.1.) et rhizotrons (cinétique de croissance, Section 3.3.3.). Compte tenu de l'information disponible, nous avons émis l'hypothèse

forte d'une croissance constante par mois. La méthode adoptée pour le calcul de cette production au pas de temps journalier sur 2006 et 2007 est expliquée dans l'Annexe F. La phénologie racinaire suit une distribution bimodale sur une année climatique (Figure IV.6).

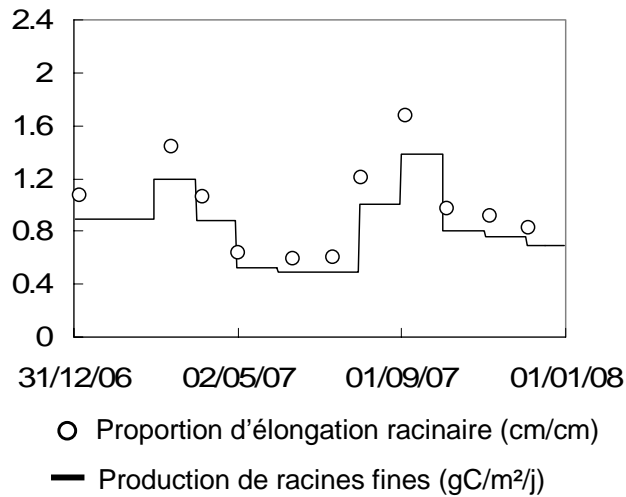


Figure IV.6 : Production moyenne de racines fines exprimée en gC/m²/j. Les variations saisonnières sont calculées mois à mois et suppose une production constante au sein de chaque mois.

En l'absence d'information sur les qualités chimiques des racines de plus gros diamètre ($\varnothing > 2$ mm), nous supposons que le rapport L/N des racines inférieures à 2 mm est égal à celui des racines supérieures à 2 mm.

Synthèse

Le tableau IV.4 synthétise l'ensemble des paramètres utilisés par les modèles (Rh et couplé Ra / Rh) pour la paramétrisation et les analyses de sensibilité.

4.2. Matériels et Méthodes

Tableau IV.4 : Liste des paramètres moyens utilisés et références correspondantes ainsi que les gammes de variations des paramètres de biomasse et de composition chimique des litières de feuilles et de racines (Min = minimum, intervalles réguliers 1, 2, 3, 4 et Max = maximum) utilisées pour les analyses de sensibilité du modèle. Les valeurs de la plupart de ces paramètres proviennent de mesures réalisées dans la parcelle 1 sur Guyaflux ou, en l'absence de données, sont extraites de la littérature.

	Unités	Paramètres moyens	Min	1	2	3	4	Max				
Litière foliaire												
Lignine	%	35 (32.8, 16 espèces)	18.2	23.4	28.7	33.9	39.2	44.4	50.3	56.0		
Azote	%	1.09 (1.17, 16 espèces)	0.68	0.79	0.90	1.01	1.12	1.24	1.35	1.46	1.73	2
C structural			0.50	0.64	0.78	0.92	1.06	1.20				
L/C structural		0.51 (0.48, 16 espèces)										
Biomasse litières foliaires surface	gC/m ² /j		mois à mois (Annexe)									
Litière de racines fines ($\varnothing < 2$ mm)												
Lignine	%	35 (34.63, 16 espèces)	20.1	25.9	30.0	34.0	38.1	42.1	46.2			
Azote	%	0.91	0.56*	0.73	0.91	1.08	1.26	1.43				
C structural			0.44	0.51	0.59	0.66	0.74	0.81				
L/C structural		0.51 (0.52, 16 espèces)										
Turnover racinaire												
Taux de renouvellement des racines ($\varnothing < 2$ mm)	%	80	Gill <i>et al.</i> 2000									
Taux de renouvellement des racines ($\varnothing > 2$ mm)	%	10	Gill <i>et al.</i> 2000									

Chapitre IV : Etude de sensibilité de la respiration hétérotrophe et autotrophe

Suite du tableau.	Unités	Paramètres moyens	1	2	3	4	5	Turnover	70% et 10%	90% et 10%	100% et 10%	110% et 10%
Apport racinaire par placeaux												
Biomasse racines ($\varnothing < 2\text{mm}$) 0-15 cm	gC/m ² /j	0.90	1.33	1.14	0.56	0.82	0.66		0.79	1.02	1.13	1.24
Biomasse racines ($\varnothing < 2\text{mm}$) 15-30 cm	gC/m ² /j	0.30	0.41	0.30	0.23	0.35	0.19		0.26	0.33	0.37	0.41
Biomasse racines ($\varnothing > 2\text{mm}$) 0-15 cm	gC/m ² /j	0.14	0.15	0.18	0.21	0.03	0.13		0.14	0.14	0.14	0.14
Biomasse racines ($\varnothing > 2\text{mm}$) 15-30 cm	gC/m ² /j	0.03	0.06	0.01	0.005	0.08	0.01		0.03	0.03	0.03	0.03
Coût de construction des racines fines ($\varnothing < 2\text{mm}$)	gC/gC	1.32	Damesin <i>et al.</i> 2002									
Coût de construction des grosses racines ($\varnothing > 2\text{mm}$)	gC/gC	1.27	Agren & Axelsson 1980									
Coefficient respiratoire des racines	mol _{CO2} /g _N /h	5.5×10 ⁻⁴	Ryan 1991									
Fraction structurale surface	gC/m ²	462.8	Cumul de litière sur 2 ans, Bonal <i>et al.</i> (com. pers.)									
Fraction métabolique surface	gC/m ²	221.2	Cumul de litière sur 2 ans, Bonal <i>et al.</i> (com. pers.)									
Fraction structurale horizon 0-15 cm	gC/m ²	263.0	Motavalli <i>et al.</i> 1994, Manaus									
Fraction métabolique horizon 0-15 cm	gC/m ²	0.44	Motavalli <i>et al.</i> 1994, Manaus									
Fraction structurale horizon 15-30 cm	gC/m ²	58.0	Motavalli <i>et al.</i> 1994, Manaus									
Fraction métabolique horizon 15-30 cm	gC/m ²	0.10	Motavalli <i>et al.</i> 1994, Manaus									
C microbien de surface	gC/m ²	89.5	Wang <i>et al.</i> 2002									
C microbien horizon 0-15 cm	gC/m ²	152.2	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) P1									

4.2. Matériels et Méthodes

Suite du tableau	Unités	Paramètres moyens	
C microbien horizon 15-30 cm	gC/m ²	34.2	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) P1
C « lent » horizon 0-15 cm	gC/m ²	5220.5	Wang <i>et al.</i> 2002
C « lent » horizon 15-30 cm	gC/m ²	1150.5	Wang <i>et al.</i> 2002
C « stable » horizon 0-15 cm	gC/m ²	8353.8	Wang <i>et al.</i> 2002
C « stable » horizon 15-30 cm	gC/m ²	1841.0	Wang <i>et al.</i> 2002
Teneur en argile 0-15 cm	%	33.2	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) fosse pédologique à proximité de P1
Teneur en argile 15-30 cm	%	41.4	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) fosse pédologique à proximité de P1
Teneur en sable 0-15 cm	%	57.3	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) fosse pédologique à proximité de P1
Teneur en sable 15-30 cm	%	50.9	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) fosse pédologique à proximité de P1
Teneur en particules fines 0-15 cm	%	42.8	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) fosse pédologique à proximité de P1
Teneur en particules fines 15-30 cm	%	49.2	Freycon <i>et al.</i> (com. pers.) fosse pédologique à proximité de P1

4.2.3. Protocole de simulation

4.2.3.1. Validation du module Rh

Il s'agit dans la première phase de tester le flux de CO₂ simulé par le module de la dynamique de C organique (CENTURY) grâce aux mesures de respiration du sol réalisées sur des plateaux tranchés (TP). La valeur d'humidité maximale (Hvc_p) est alors la moyenne des humidités maximales estimées sur les quatre TP (0.29³⁴ m³/m³). Les valeurs de température utilisées sont celles mesurées au niveau de la tour à flux. Tous les paramètres environnementaux propres au site ont une valeur moyenne. Le dernier point concerne la répartition de la biomasse de C dans les différents compartiments du sol dont les calculs tiennent compte de l'apport de litière racinaire (le 20/04/06) engendré par la mise en place des TP (Epron *et al.* 2001). Une fois la paramétrisation effectuée, le modèle n'est validé que pour la période comprenant des flux relativement stabilisés. Cette période n'inclut donc ni les flux carbonés associés à la décomposition de la nécro-masse racinaire excédante (13/05/2006 et 16/11/2006) ni les flux carbonés associés à la respiration des racines re-colonisatrices (phénomène observé dès le 23/07/2007).

Dans la deuxième phase, la dynamique de la matière organique du sol simulé par CENTURY est testée en terme de stock de C grâce aux résultats des masses non décomposées de racines fines de cinq espèces ligneuses. La simulation est donc réalisée à partir d'une paramétrisation monospécifique. Trois points clés sont modifiés dans la paramétrisation initiale utilisée pour valider le module Rh.

³⁴ Valeur moyenne calculée à partir des quatre valeurs de la capacité au champ propres à chaque plateau tranché (TP 11 = 0.23 m³/m³, TP 13 = 0.29 m³/m³, TP 15 = 0.30 m³/m³ et TP 17 = 0.32 m³/m³). C'est également la valeur estimée par le calculateur de paramètres du sol du site internet du modèle CENTURY (<http://www.nrel.colostate.edu/projects/century/>), qui calcule la capacité au champ à partir des proportions moyennes en sable (57.25%), argile (33.2%) et limon (9.55%) du sol de P1 pour la profondeur 0-15 cm.

- Le premier point concerne les rapports des humidités du sol qui sont ceux des placeaux non tranchés (CP).

- La modification des paramètres biochimiques (teneurs en azote, lignine, cellulose et hémicellulose) des litières aériennes et surtout souterraines qui ont alors des valeurs propres à une espèce, constitue le deuxième point.

- Quant au troisième point, il porte sur les apports de litière racinaire au cours du temps, apports considérés comme nuls. Comme dans l'expérimentation *in situ*, il s'agit de simuler une cohorte de C organique racinaire. Le principe consiste à comparer la somme des biomasses des fractions « métabolique » et « structurale » du « pool » de C associé aux litières souterraines (0-15 cm) non décomposées dans le modèle et, pour le même laps de temps, la masse restante de racines mesurée *in situ*.

Le protocole précis de la paramétrisation relatif aux périodes simulées est détaillé dans l'Annexe G.

4.2.3.2. Validation du modèle couplé

Dans cette analyse il s'agit de tester la respiration totale du sol simulée par le modèle couplé Ra / Rh (module McCree associé au modèle CENTURY) grâce aux mesures de R_{sol} réalisées sur des placeaux non tranchés (CP), zones intactes de sol. Bien que l'humidité dans ces placeaux soit environ 23% plus faible que celle mesurée dans les TP (sur la période de validation du 16/11/06 au 04/07/07), il existe de très fortes valeurs d'humidité associées à de brutales inhibitions des flux à la surface. Ces humidités sont supposées correspondre aux humidités maximales. La moyenne des humidités maximales estimées sur les quatre CP est de $0.24^{35} \text{ m}^3/\text{m}^3$.

³⁵ Valeur moyenne calculée à partir des quatre valeurs de la capacité au champ propre à chaque plateau non tranché (CP 2 = $0.28 \text{ m}^3/\text{m}^3$, CP 4 = $0.28 \text{ m}^3/\text{m}^3$, CP 6 = $0.21 \text{ m}^3/\text{m}^3$ et CP 8 = $0.21 \text{ m}^3/\text{m}^3$).

4.2.3.3. Etude de sensibilité

Par définition une analyse de sensibilité d'un modèle mathématique consiste à étudier comment les variables de sortie de ce dernier réagissent aux modifications de l'un des paramètres d'entrée au moins. Le but de l'étude est alors de quantifier la sensibilité d'une grandeur aux variations d'un paramètre caractéristique du système de manière à hiérarchiser ces paramètres entre eux. Pour y parvenir nous procédons à un certain nombre de simulations en choisissant de modifier, pour chaque scénario, la valeur d'un (ou plusieurs) paramètre(s) en fonction d'une gamme (Tableau IV.5) définie qui lui est propre.

Une simulation dite de « **référence** » résulte de la paramétrisation de validation du module Rh, dans laquelle le calcul de la biomasse initiale des compartiments de C du sol ne tient plus compte de la nécro-masse racinaire additionnelle des TP, mais d'un apport constant de la litière souterraine des CP. Cette dernière paramétrisation donne, sur la période du 16/11/06 au 04/07/07, la **respiration hétérotrophe de référence** « $Rh_{réf}$ » qui constitue le point de comparaison nécessaire aux différentes analyses de sensibilité.

Les paramètres d'entrée du modèle retenus pour les différentes analyses de sensibilité du flux simulé sont d'origine biotique (*i.e.* quantité et qualité des litières aériennes, quantité et qualité des litières de racines fines) et abiotique (*i.e.* humidité du sol).

Sensibilité « théorique » sur Rh

Cette étude de sensibilité est qualifiée de « théorique » car elle teste une variabilité théorique des valeurs des paramètres. La paramétrisation repose sur les valeurs moyennes pour tous les paramètres à l'exception du paramètre testé. A chaque modification de cette valeur est associée une simulation. L'objectif de cette analyse est de hiérarchiser les paramètres en fonction de l'importance de leur effet sur la respiration hétérotrophe. Pour y parvenir des gammes de valeurs des paramètres sont calculées. Le calcul consiste à définir, entre deux valeurs extrêmes mesurées *in situ* (valeurs de biomasse ou de chimie des litières...) quatre valeurs à intervalle régulier. Un indice, dont le calcul tient compte de la respiration hétérotrophe simulée de référence ($Rh_{réf}$), permet d'estimer la proportion de l'influence du paramètre modifié sur la respiration hétérotrophe (Rh).

Cette influence est testée sur deux périodes de temps. Les effets à « court terme » du paramètre sur Rh sont testés sur les deux années climatiques 2006 - 2007, les effets à « long terme » le sont sur 20 fois l'année climatique 2006 (simulation réalisée avec une mise à l'« équilibre » sur 20 ans). L'année climatique 2007 n'est pas conservée en raison de l'absence de données d'humidité pour

certaines périodes. Pour ce dernier test, la paramétrisation a été faite en deux temps. L'un a consisté à tester la valeur modifiée du paramètre sur vingt années successives dans des conditions de plateau intact (mise à l'« équilibre » avec Hr des CP). Dans un deuxième temps, la nouvelle répartition des biomasses dans les huit « pools » de C est utilisée pour réinitialiser le modèle et tester le paramètre sur les deux années climatiques 2006 - 2007 dans des conditions de plateau tranché (Hr des TP). L'influence de la valeur modifiée du paramètre est estimée en comparant cette dernière simulation et Rh_{ref} sur la période du 16/11/06 au 04/07/07.

Sensibilité « réaliste » sur Rh

La différence avec l'analyse de sensibilité « théorique » qui testait l'amplitude des gammes de valeurs mesurées *in situ*, réside dans le fait que l'analyse de sensibilité « réaliste » teste l'ensemble des valeurs mesurées. La paramétrisation est celle de la simulation de **référence** dans laquelle une ou plusieurs valeurs de paramètres sont modifiées. Chaque modification donne lieu à une simulation. Cet exercice teste les facteurs biotiques comme l'effet de l'espèce (L, N et C structural total des feuilles et des racines fines en litière), celui de la biomasse aérienne (à partir des quatre bacs) et souterraines (à partir des cinq prélèvements) et le facteur abiotique qui est Hr du sol. Ce dernier facteur montre, il est vrai, d'importantes variations dans la parcelle.

Le choix des espèces repose d'une part sur leur présence conjointe dans la plantation et dans la parcelle 1 en forêt naturelle, et d'autre part sur l'étude de décomposition des racines fines *in situ* (cf Chapitre II). La contrainte de l'information disponible oblige à ne retenir que cinq espèces ligneuses : *Carapa procera*, *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata*, *Platonia insignis*, *Symphonia spl* (Tableau IV.5).

Tableau IV.5 : Espèces communes, en nombre d'individus, de la plantation et de la parcelle 1 sur Guyaflux (0.49 ha), Guyane française.

Espèces	Famille	Nombre d'individus
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	6
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	2
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	5
<i>Platonia insignis</i>	Clusiaceae	1
<i>Symphonia spl</i>	Clusiaceae	3

Les caractéristiques chimiques spécifiques aux litières de feuilles et de racines ($\emptyset < 2$ mm) sont utilisées dans la paramétrisation en mono-espèce (Tableau IV.6).

Tableau IV.6 : Composition biochimique des litières de feuilles et des racines fines des cinq espèces ligneuses tropicales que sont *Carapa procera*, *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata*, *Platonia insignis*, et *Symphonia spl.*

Espèces	Feuilles				Racines ($\varnothing < 2$ mm)			
	Lignine	N	L/N	L/Cstru.	Lignine	N	L/N	L/Cstru.
<i>Carapa p.</i>	37.6	1.1	34.9	0.54	44.5	1.2	37.1	0.60
<i>Dicorynia g.</i>	44.4	1.3	34.7	0.59	44.0	1.3	33.8	0.57
<i>Eperua f.</i>	34.1	1.2	27.9	0.52	41.8	1.0	42.7	0.63
<i>Platonia i.</i>	18.2	1.4	12.8	0.30	20.1	0.8*	26.1	0.45
<i>Symphonia spl.</i>	22.5	1.1	19.7	0.34	31.4	1.1	28.5	0.44

Le même protocole que celui utilisé pour l'analyse de sensibilité « théorique » est appliqué pour tester les effets à « court terme » et à « long terme » des biomasses et des compositions chimiques sur Rh (*i.e.* avec ou sans mise à l'« équilibre »).

D'un point de vue biologique, les effets à « court terme » simulent l'impact ponctuel dans le temps et l'espace, d'un type de litière sur un sol forestier moyen. Cette hétérogénéité pouvant être qualifiée de patch, est caractéristique des milieux forestiers hautement diversifiés. Les effets à « long terme » simulent l'influence prolongée des traits d'un individu (caractère quantitatif) ou d'une espèce (caractère qualitatif) sur les processus du sol. Cette influence peut être retrouvée sous la couronne d'un arbre adulte ou, dans une moindre mesure, dans une plantation monospécifique.

Deux dernières études entrent dans le cadre de l'analyse de sensibilité « réaliste ».

La première étude s'attache à tester les variations spatiales des humidités du sol mesurées au niveau des quatre placeaux tranchés, sur le flux de C prédit par le modèle. Les rapports des humidités spécifiques (H_{r_p}), humidité du sol des placeaux (H_{v_p}) à 5 cm sur l'humidité maximale propre au placeau ($H_{v_{c_p}}$), sont calculés. La première méthode consiste à calculer la moyenne des H_{r_p} spécifiques, tandis que la seconde consiste à effectuer quatre forçages à partir des quatre H_{r_p} spécifiques. Pour cette dernière, le résultat est la moyenne des quatre simulations (Annexe E).

Sensibilité « réaliste » sur le modèle couplé Ra / Rh

Dans cette étude, il s'agit de créer un grand nombre de scénarii différents. Aussi, 4000 paramétrisations correspondent-elles à 4000 scénarii. La diversité des scénarii générés a pour objectif de représenter l'hétérogénéité spatiale mesurée sur le sol forestier de notre parcelle d'étude. Cette hétérogénéité est présente sous la forme de patch à l'échelle du mètre carré. Quant

à la méthode adoptée, elle consiste à créer les scénarii, combinaison de valeurs des paramètres, à partir d'un choix aléatoire avec remise d'une valeur parmi celles de chaque gamme paramétrique disponible. Il y a donc 1 choix possible parmi 4 dans le cas des rapports des humidités et des bacs à litière, 1 choix parmi 5 dans le cas des prélèvements de biomasse racinaire par fosse et d'une proportion par espèce (composition chimique) comprise entre 0% (absence de l'espèce dans la parcelle) et 100% (cas de la parcelle forestière monospécifique) (Figure IV.7).

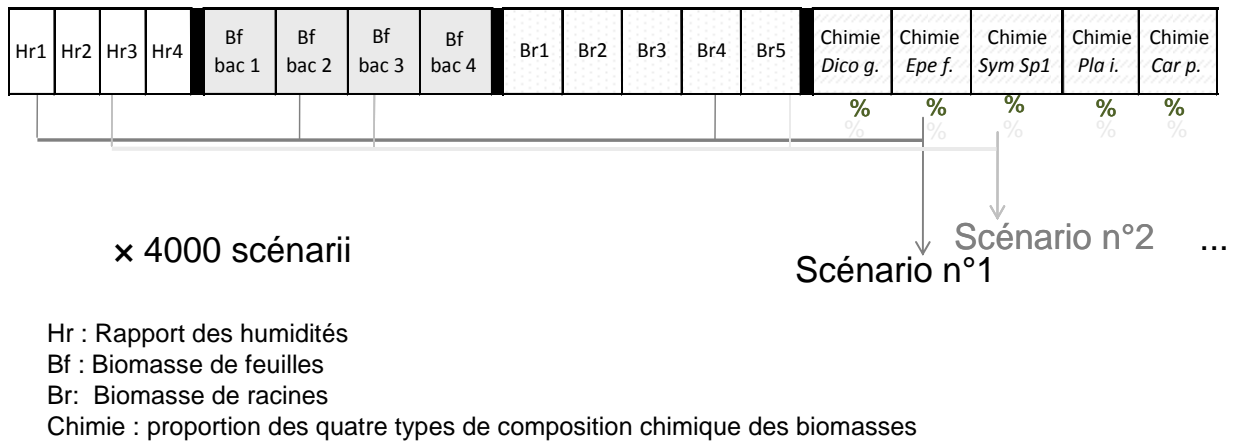


Figure IV.7 : Représentation schématique du tirage aléatoire avec remise effectué dans les différentes gammes des rapports des humidités du sol, de quantité de litière aérienne, de biomasse racinaire et de composition chimique (azote, lignine, cellulose et hémicellulose des litières foliaire et racinaire) qui permettent de constituer les 4000 scénarii. Pour chaque scénario il y a une mise à l'« équilibre » sur 20 ans.

Ce schéma inclut, pour chaque scénario, une mise à l'« équilibre » sur 20 ans. Les moyennes de R_{sol} des 4000 simulations ainsi que son écart-type sont calculés. La comparaison à la valeur de R_{sol} mesurée est faite sur la période du 01/02/06 au 23/11/07.

Calcul d'un indice de sensibilité

Pour l'analyse de sensibilité « théorique », le calcul d'un indice de sensibilité (Le Maire 2005) permet d'estimer la proportion de l'influence précise de chaque paramètre étudié sur la respiration hétérotrophe (R_h).

La sensibilité d'une sortie y d'un modèle à un paramètre d'entrée x est exprimée à travers la

dérivée $\frac{\delta y}{\delta x}$. L'approximation de cette expression est obtenue par une différence finie. Dans notre

étude, si nous prenons l'exemple de l'analyse de sensibilité de la respiration hétérotrophe du sol (R_h) au rapport L/N des litières, nous obtenons : R_{h0} le flux de référence de sortie du modèle obtenu avec le paramètre d'entrée L/N_0 (avec l'indice 0 pour qualifier de « référence », Figure IV.8). Ce paramètre d'entrée peut alors varier de $\pm \Delta x$ telle que $L/N_- = L/N_0 - \Delta x$ et $L/N_+ = L/N_0 + \Delta x$

avec les sorties respectives Rh_- et Rh_+ .

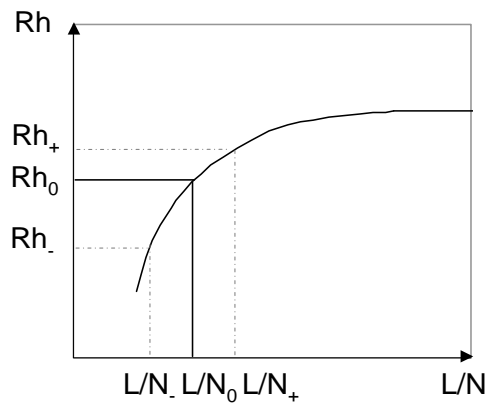


Figure IV.8 : Représentation graphique des variations de réponse (Rh) à des modifications d'un paramètre d'entrée (L/N).

L'approximation de la dérivée partielle est :

$$E_{(L/N_0)} = \left(\frac{Rh_+ - Rh_-}{2\Delta x} \right) \quad (IV.4)$$

Où :

$$2\Delta x = L/N_+ - L/N_- \quad (IV.5)$$

Cela permet de calculer un indice sans dimension :

$$I_{(L/N_0)} = \left[\frac{Rh_+ - Rh_-}{2\Delta x} \times \frac{L/N_0}{Rh_0} \right] \times 100 \quad (IV.6)$$

Les réponses de Rh aux variations du paramètre L/N n'étant pas systématiquement positives, nous retiendrons la valeur absolue de cet indice de telle sorte que la sensibilité est proportionnelle à la valeur de I_{L/N_0} . De surcroît, I_{L/N_0} vaut 0 lorsque les variations du paramètre considéré n'ont aucune influence sur la variable de sortie et 1 lorsque le pourcentage de variation du paramètre d'entrée est le même que celui de la réponse (variable de sortie).

4.3. Résultats

4.3.1. Validation du modèle couplé

4.3.1.1. Validation du modèle Rh

La validation du modèle repose sur la comparaison des variations temporelles de la respiration hétérotrophe prédite par le modèle et du flux de CO₂ mesuré *in situ* sur les plateaux tranchés (TP) (Figure IV.9).

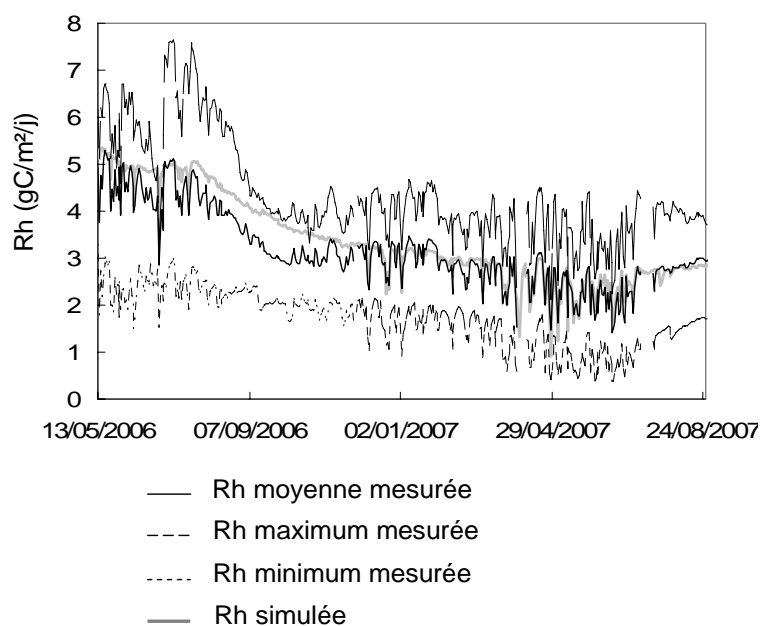


Figure IV.9 : Comparaison de la dynamique saisonnière de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY, de la moyenne des Rh calculée sur TP et des données extrêmes des deux chambres à flux, sur la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française). La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, des apports en litière racinaire et des rapports des humidités sur TP.

D'après la figure IV.9, trois périodes distinctes se dessinent. La première période, du 13/05/2006 au 16/11/2006, est caractérisée par des valeurs très fortes de flux qui résultent, en partie, de la décomposition de la nécro-masse racinaire excédentaire engendrée par l'ouverture des tranchées. La seconde, du 16/11/06 au 04/07/07, comprend des variations de flux carbonés relativement stables. Cette période est conservée pour la suite des analyses. La dernière, à partir du 23/07/2007, présente une augmentation progressive des valeurs de respiration hétérotrophe probablement due à la respiration de racines re-colonisatrices (Ponton com. pers.).

Durant la période « stable » (16/11/06 - 04/07/07), les valeurs moyennes de flux de CO₂ mesurés au niveau du sol varient d'un facteur 2.7 entre le plateau qui respire le plus et celui qui respire le

moins. A partir de ces résultats, nous avons émis deux hypothèses : le modèle est assez sensible pour reproduire cette diversité de flux et sa structure suffisamment détaillée et précise pour renseigner sur le ou les facteurs responsables de cette diversité.

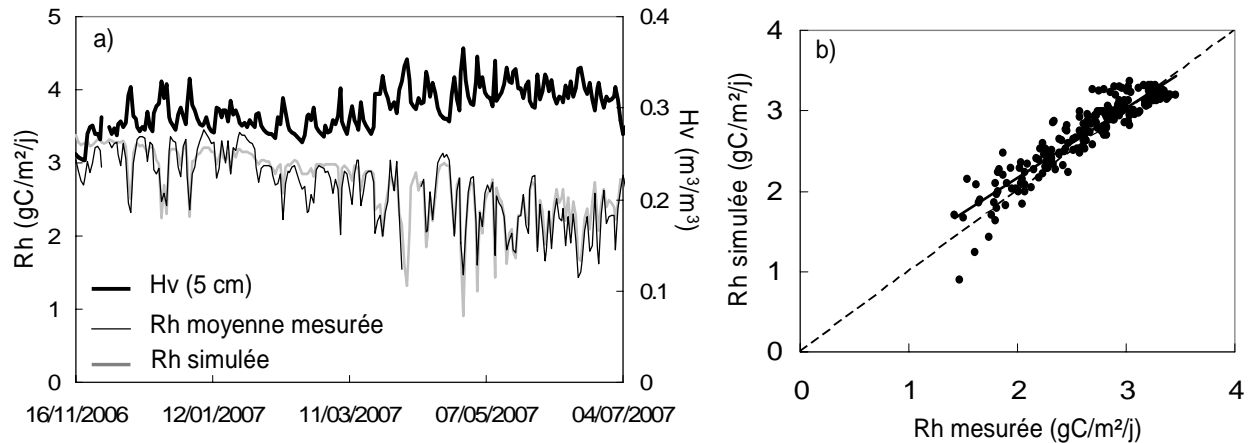


Figure IV.10 : a) Comparaison de la dynamique saisonnière de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY, de la moyenne des Rh calculée sur TP et de la moyenne des humidités du sol à 5 cm de profondeur, entre le 16/11/06 et le 04/07/07, sur la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française). b) Corrélation entre les valeurs mesurées et simulées sur les TP : $Rh\ simulée = 0.87Rh\ mesurée + 0.419$ avec $r^2 = 0.86$, $n = 223$. La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, des apports en litière racinaire et des rapports des humidités sur TP.

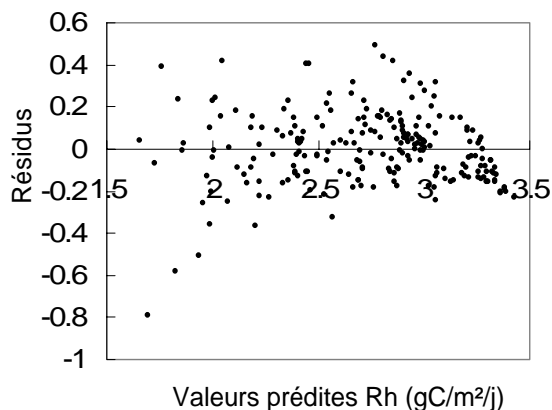


Figure IV.11 : Relation entre les résidus de la corrélation de la figure IV.10 b) et les valeurs prédites par le modèle de régression.

Entre le 16/11/06 et le 04/07/07, la dynamique saisonnière des flux de CO₂ de la parcelle 1, modélisée par le modèle CENTURY (composante hétérotrophe de la respiration du sol), apparaît très proche de celle mesurée ($r^2=0.86$, Figure IV.10 a)). On constate toutefois, que le modèle sous-estime d'environ 0.42 gC/m²/j les faibles valeurs de flux carbonés qui sont associées à de fortes valeurs d'humidité de sol (Figure IV.11).

Une analyse plus fine montre que le modèle surestime le flux de C mesuré entre le 17/02/07 et le

25/02/07. Cet écart ne trouve cependant pas d'explication dans les mesures *in situ*. Aussi, l'écart sur la moyenne observé entre simulation et mesure *in situ* suppose-t-il que la méthode de calcul du facteur humidité (A_w) dans le modèle n'est pas complètement satisfaisante. La fonction polynomiale du calcul tend à accroître les effets restrictifs de A_w sur les flux lorsque le taux des humidités dans le sol est élevé (Figure IV.11). Ce phénomène est appuyé par la répartition légèrement structurée des résidus. La sous-estimation des flux simulés par le module hétérotrophe, entre le 06/01/07 et le 31/01/07, peut être associée à la décomposition de l'excédent de nécro-masse racinaire issu de la mise en place des placeaux tranchés (TP). Il est effectivement difficile de simuler les variations des flux carbonés du sol durant les 130 jours (d'après graphique de la figure IV.9) qui suivent l'installation des TP. Au cours de cette même période, nous avons testé différents temps de mortalité des racines (Annexe E). Dans l'étude de Uchida *et al.* (1998, Canada) la stabilisation du flux respiratoire, après la coupe et la mort des racines, est observée après 5 jours environ pour les racines fines (< 1 mm). En revanche, les racines de plus gros diamètre montrent des variations de flux de C nettement moins marquées et aucune décroissance n'est encore visible après 20 jours d'étude (Uchida *et al.* 1998).

4.3.1.2. Décomposition des racines fines : études comparées

Une autre façon de valider le modèle (stock de C organique) à partir de notre jeu de données consiste à étudier la décomposition de la biomasse de C organique simulée par CENTURY. L'étude comparative, présentée dans la figure IV.12, de la décomposition des racines fines des quatre espèces ligneuses simulée par le modèle et mesurée *in situ* (Chapitre II), a pu se faire étant donné les faibles variations au cours du temps des concentrations en C dans les tissus végétaux. Le plus grand écart entre les concentrations initiales et celles mesurées après 6 mois de décomposition étant de 2% dans les racines fines de *Carapa p.*, nous avons supposé une proportion en C constante après 12 mois de décomposition.

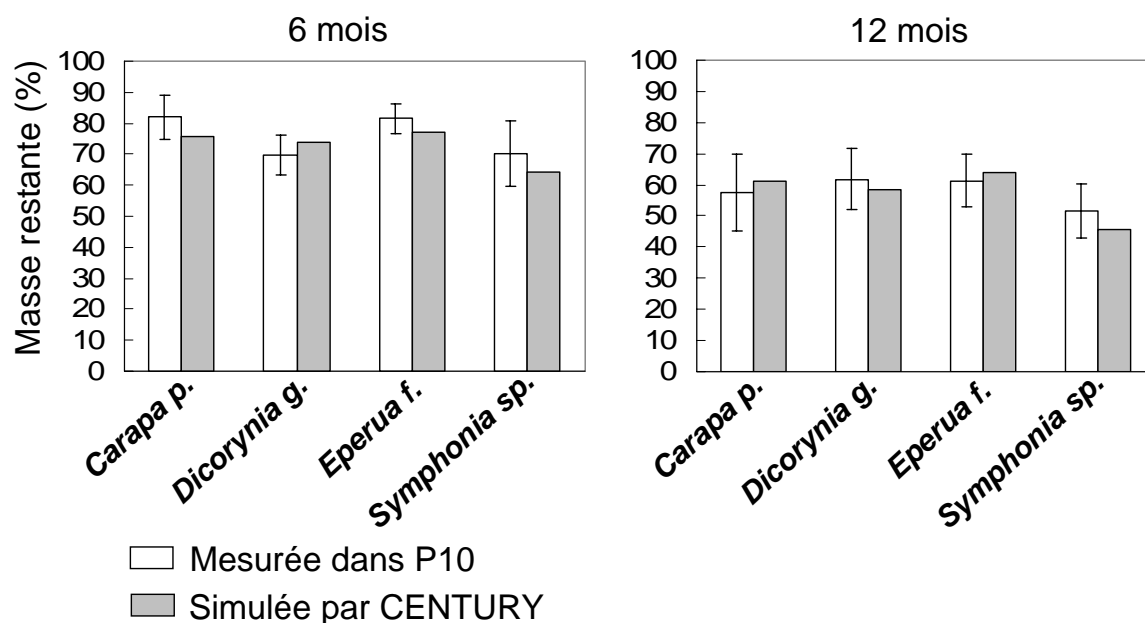


Figure IV.12 : Proportions des biomasses non décomposées de racines fines de quatre espèces ligneuses après 6 et 12 mois. Comparaison entre l'étude de la décomposition de racines fines réalisée *in situ* dans le sol de la parcelle 10 sur Guyaflux (de nature proche de la parcelle 1) et la décomposition du « pool » de C organique de la litière racinaire (0-15 cm) simulée par le modèle CENTURY. La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs spécifiques des paramètres biochimiques, des apports nuls en litière et des rapports des humidités du sol sur CP. Les barres verticales noires représentent les valeurs d'écart-type sur les moyennes des biomasses mesurées (n = 9).

Les variations interspécifiques de la décomposition de la biomasse de C organique racinaire sont plutôt bien reproduites par le modèle CENTURY (Figure IV.12). Les faibles différences observées entre la décomposition mesurée sur le terrain et la décomposition simulée varient entre 5% et 9% et entre 4% et 11% pour les périodes de 6 et 12 mois respectivement. Plusieurs travaux soulignent les performances de l'utilisation du modèle CENTURY en milieu tropical (Sanford *et al.* 1991 ; Gijssman *et al.* 2002 ; Wang *et al.* 2002), aucun d'entre eux cependant ne traite cet aspect novateur de la décomposition. La structure actuelle du modèle peut expliquer certains des écarts observés entre les biomasses non décomposées :

- la non différenciation dans le « pool » de C considéré des litières de racines fines ($\emptyset < 2$ mm) des litières de grosses racines ($\emptyset > 2$ mm).
- l'absence de certains facteurs environnementaux d'influence dans le calcul des processus de décomposition modélisés dans CENTURY tels que la topographie, les propriétés physico-chimiques des fractions organiques du sol, le pH du sol, l'état minéralogique de l'argile et les disponibilités en phosphore et en azote dans le sol (Motavalli *et al.* 1995). L'étude de la décomposition des racines fines réalisée *in situ* (Chapitre II, Section 3.2.) montre également que la composition biochimique de la

biomasse végétale et l'humidité du sol ne sont pas les deux seuls facteurs d'influence.

- la non représentativité de l'évolution dans le sol, de la taille et de la diversité des populations microbiennes au cours du temps, évolution qui peut accroître la dégradation de la matière (Fontaine *et al.* 2005, Wutzler & Reichstein 2008).

4.3.1.3. Simulation de Rh

En conclusion, la simulation obtenue avec des paramètres environnementaux et biologiques moyens donne un résultat très satisfaisant comparé aux valeurs mesurées *in situ*. Une dernière simulation faite à partir d'un apport continu et régulier de litière racinaire donne donc le **flux de C de « référence »** ($Rh_{réf}$, Figure IV.13), flux qui constitue le point de comparaison pour l'étude de sensibilité.

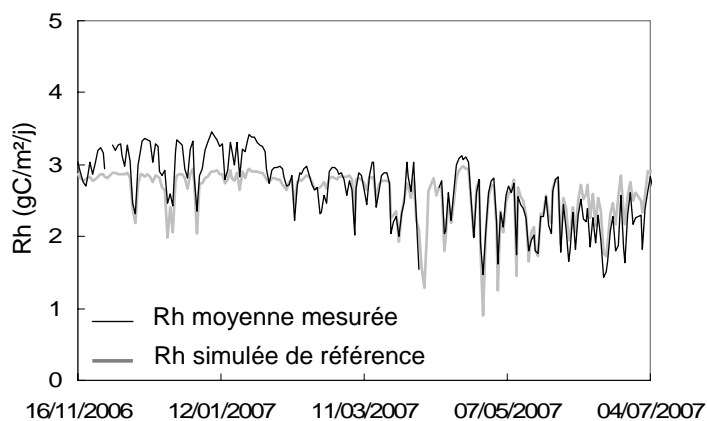


Figure IV.13 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée de « référence » et de la moyenne des Rh calculée sur TP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française). La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, des apports constants en litière racinaire et des rapports des humidités sur TP.

4.3.1.4. Validation du modèle Ra / Rh

La simulation de la respiration totale présentée dans le graphique IV.14 est obtenue dans des conditions de placeaux intacts (CP), où l'ensemble des paramètres ont des valeurs moyennes sur des mesures réalisées *in situ* (Section 4.2.3.2.).

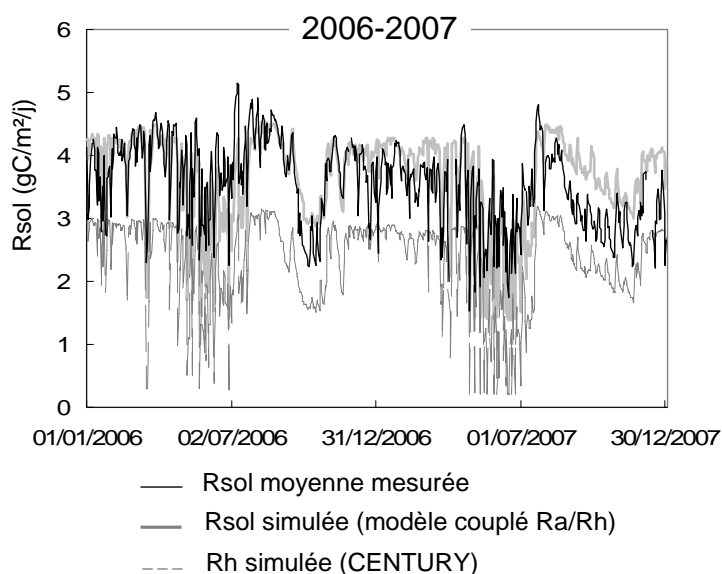


Figure IV.14 : Comparaison de la dynamique saisonnière (2006-07) de la respiration du sol (Rsol) et de la respiration hétérotrophe (Rh) simulées par le modèle couplé Ra/Rh et de la moyenne des Rsol mesurée sur les CP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française). La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, de la phénologie de croissance des racines et des rapports des humidités sur CP.

Les valeurs moyennes calculées sur les deux années successives 2006-2007 sont de l'ordre de 3.54 ± 0.67 gC/m²/j pour Rsol mesurée sur les quatre placeaux contrôles et de 3.66 ± 0.72 gC/m²/j pour Rsol simulée par le modèle. Par ailleurs, un peu moins de 64% du flux de C simulé par le modèle couplé correspondent à la part hétérotrophe dans la respiration totale du sol. Bien que les types d'écosystème diffèrent fortement, la proportion de Rh dans Rsol simulée dans notre étude, est comparable à celle estimée par Ewel *et al.* en 1987 (51% < Rh < 62%) dans une plantation tempérée de Pin et Bowden *et al.* en 1993 (51% < Rh < 67%) dans une forêt tempérée mélangée à l'aide de la méthode des TP. Silver *et al.* (2005) observent, à partir de la même méthode, qu'une part essentielle du flux de CO₂ de sols argileux et sableux de forêt tropicale correspond à la respiration des micro-organismes décomposeurs du sol (65% < Rh < 76%) ce qui est cohérent avec notre estimation. En revanche, les estimations par le calcul (Rh = Rsol - Ra) réalisées par Chambers *et al.* (2004) en milieu tropical, accordent nettement moins d'importance à cette respiration hétérotrophe dont la contribution à Rsol ne s'élève alors qu'à 40% ou 50%. De même, dans différentes forêts tropicales, Metcalfe *et al.* (2007b) calculent, sur une année, une part moyenne de Rsol attribuée à Rh proche de 40% à 52%.

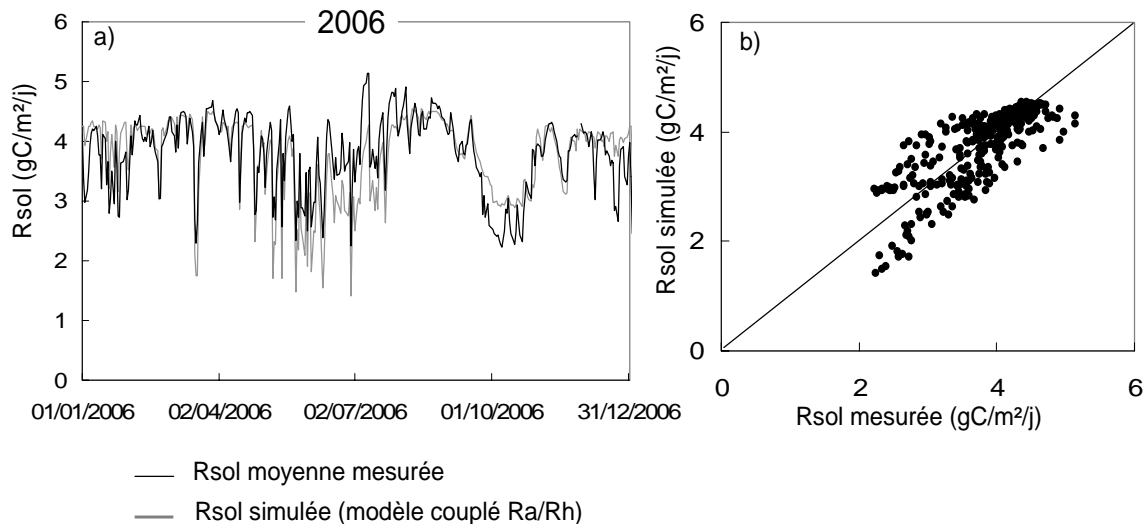


Figure IV.15 : a) Comparaison de la respiration du sol (Rsol) sur l'année 2006 simulée par le modèle couplé Ra/Rh et de la moyenne des Rsol mesurée sur les CT de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française), b) comparaison de la relation entre Rsol simulée et Rsol mesurée. La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, de la phénologie de croissance des racines et des rapports des humidités sur CP.

Bien que le résultat de simulation obtenu avec le modèle couplé Ra / Rh soit moins précis (Figure IV.15 b)) que celui issu du module « hétérotrophe » seul, la respiration du sol simulée suit globalement bien la respiration du sol moyenne mesurée (Figure IV.15 a)). De plus, la prédiction du modèle couplé Ra / Rh apparaît plus satisfaisante sur l'année 2006 ($r^2 = 0.62$) que sur l'année 2007 ($r^2 = 0.54$). Certains biais identifiés dans la mesure *in situ* de l'humidité du sol (dégradation des contacts entre sonde et sol au cours du temps) ou de la respiration du sol (*e.g.* augmentation de la température due à l'ouverture progressive du couvert), peuvent expliquer les écarts observés entre les prédictions et les mesures.

Toutefois, la sous-estimation du modèle, entre le 06/07/06 et le 11/07/06, de l'ordre de 0.96 gC/m²/j n'est pas expliquée. Cet écart repose sur la prise en compte de six très fortes valeurs de flux carbonés mesurés qui ne sont pas accompagnés de variations conséquentes d'humidité du sol. Le début du mois de juillet ne correspond pas non plus à une modification particulière du couvert forestier (*i.e.* pas de chablis). Les hypothèses sous-tendues supposent donc des variations de i) respiration hétérotrophe engendrée par une augmentation de la décomposition des litières fraîches, ii) respiration autotrophe occasionnée par un accroissement précoce des racines fines à la surface et dans l'horizon de sol 0-15 cm (Section 2.3.3.), iii) la diffusion des gaz ou de la conjugaison des trois. Ces trois phénomènes pouvant être stimulés à une période moins humide propre à la fin de la saison des pluies (*i.e.* diminution de l'eau contenue dans le sol).

La surestimation du modèle d'environ 23.4% (0.60 gC/m²/j) observée sur la période du 25/09/06 au 08/10/06, correspond à une partie de la saison sèche 2006, ce qui suppose que le modèle simule moins bien les flux carbonés en période de sécheresse. Or l'étude réalisée sur les TP qui n'intègre pas de saison sèche (entre approximativement le 22/07 et le 31/10 pour 2006 et le 17/07 et 22/11 pour 2007), ne permet pas de statuer sur une faiblesse du modèle dans les calculs de la composante autotrophe ou dans les calculs de la composante hétérotrophe.

Une des sources d'erreur dans la simulation de Rsol concerne la prise en compte de la croissance racinaire dans le calcul de la composante (Annexe F). Deux hypothèses structurent les estimations de la production des racines et peuvent être à l'origine des surestimations de Rsol par le modèle couplé. La première hypothèse suppose que le résultat de la production des racines fines estimée sur six mois (janvier - juillet 2007) en forêt naturelle et les valeurs des élongations racinaires moyennes estimées en plantation, donnent une production racinaire annuelle représentative. La seconde hypothèse suppose que la mortalité racinaire est constante sur l'année pour l'ensemble des racines. La simulation présentée dans la figure IV.16 justifie ces hypothèses car elle montre que le modèle tend à surestimer d'environ 14% le flux comparé à la mesure lorsque la production racinaire est considérée constante sur l'année, tandis qu'il ne le surestime que de 7% lorsqu'une phénologie de croissance des racines est prise en compte (Figure IV.16).

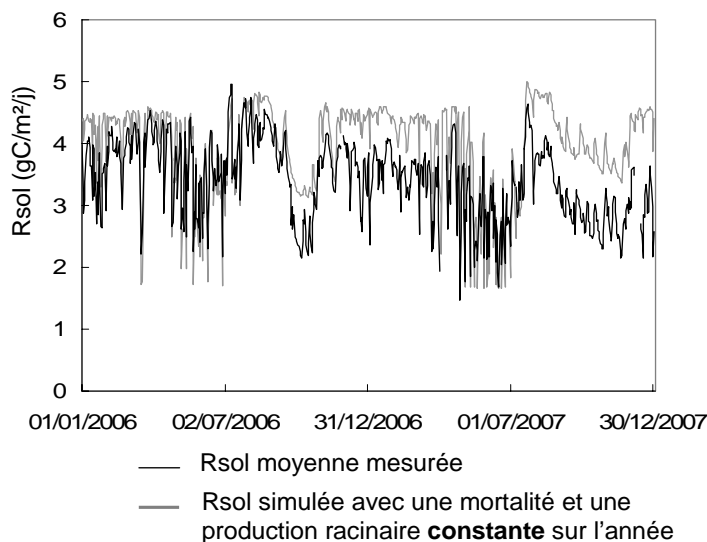


Figure IV.16 : Comparaison de la respiration du sol (Rsol) sur 2006-2007 simulée par le modèle couplé Ra/Rh, et de la moyenne des Rsol mesurée sur les CT de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française). La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, d'une production et d'une mortalité racinaire ($\varnothing < 2$ mm et $\varnothing > 2$ mm) constantes et des rapports des humidités sur CP.

4.3.2. Sensibilité « théorique » sur Rh

Le bilan concernant les effets à « court terme » (sur 2006 et 2007, sans mise à l'« équilibre ») des trois paramètres chimiques (concentration en lignine, azote, cellulose et hémicellulose) ainsi que ceux de la biomasse des litières de feuilles (F) et des racines fines (Rf) sur la respiration hétérotrophe, est présenté dans les Figures 17 et 18. Excepté pour les teneurs en lignine, la respiration hétérotrophe simulée augmente lorsque la valeur du paramètre foliaire ou racinaire augmente. Dans le modèle, le « pool » de C lent dépend de la concentration en lignine des litières. Cette dernière crée une protection chimique qui limite la décomposition du C organique. Il faut noter aussi que les plus fortes réponses de Rh aux variations d'un paramètre diffèrent selon la nature du paramètre (foliaire ou racinaire).

En résumé, quel que soit l'organe considéré (feuille ou racine), il existe un fort effet des teneurs en lignine sur Rh. Une classification selon le degré d'importance sur Rh positionne la biomasse (feuilles) en deuxième position et l'azote en dernier (feuille ou racines).

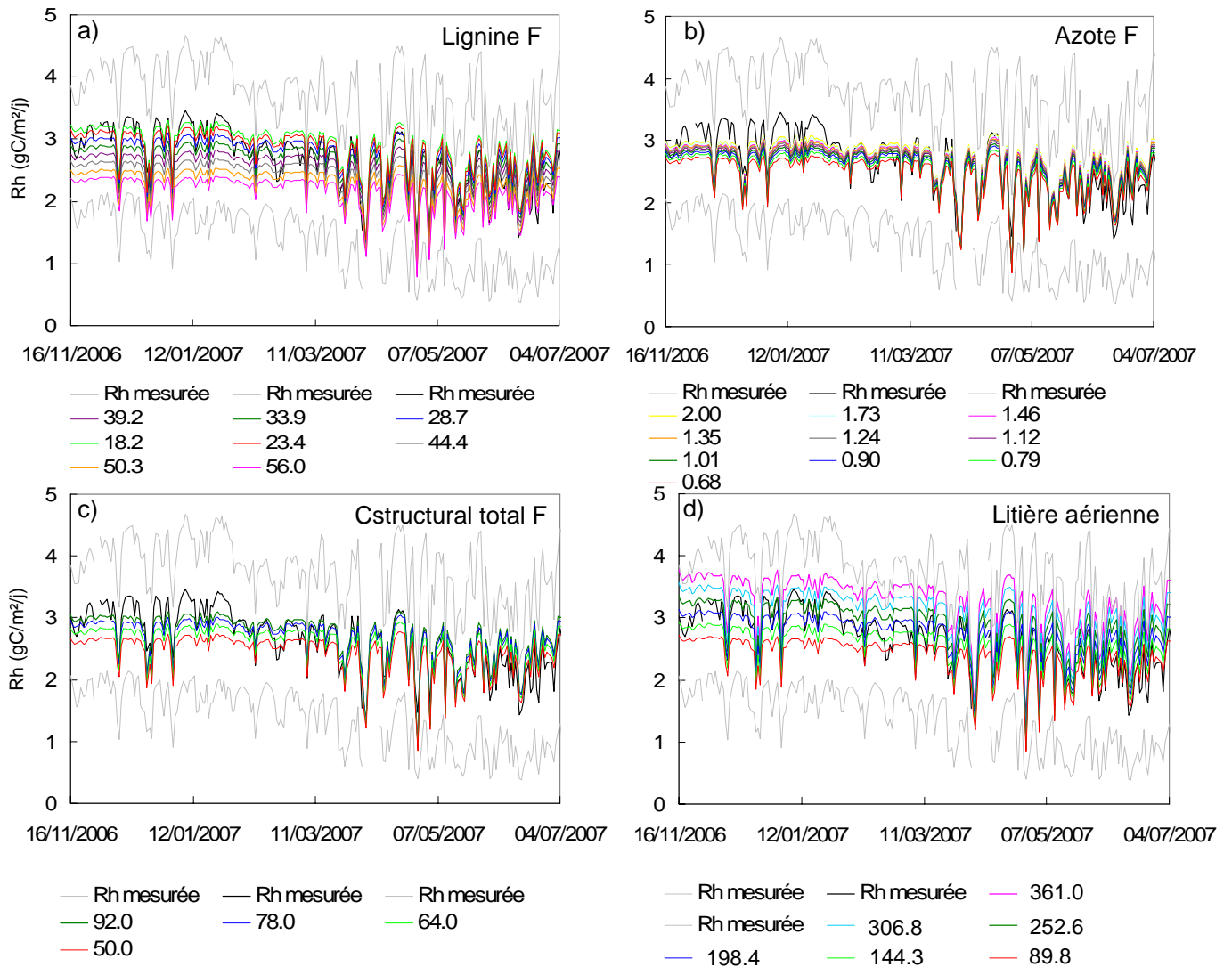


Figure IV.17 : Variations entre le 16/11/06 et le 04/07/07, de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY en fonction des modifications des teneurs en a) lignine (%), b) azote (%), et c) lignine, cellulose et hémicellulose (% Cstructural total) des litières de feuilles et en fonction d) de la biomasse cumulée de litière sur 2006-2007 (gC/m²). La biomasse est testée sur la base des modifications mois à mois des apports. La simulation de Rh « Minimum » (courbe rouge) est calculée avec les quantités minimales de litière propres à chaque mois. Les flux minimum et maximum sont représentés par les courbes grises.

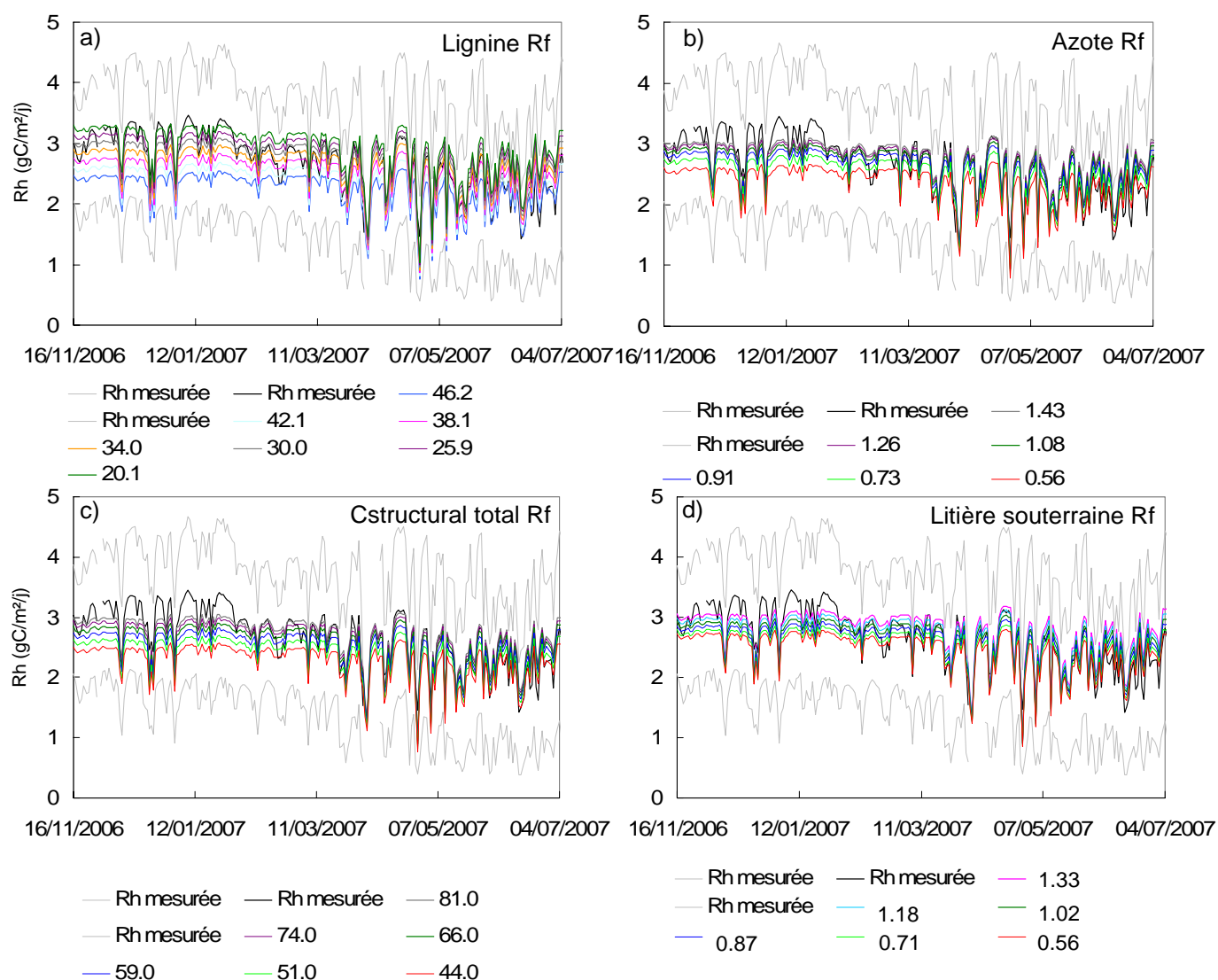


Figure IV.18 : Variations entre le 16/11/06 et le 04/07/07, de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY en fonction des modifications des teneurs en a) lignine (%), b) azote (%) et c) lignine, cellulose et hémicellulose (% Cstructural total) des litières de racines fines (Rf) et en fonction d) de la biomasse de litière des racines fines (gC/m²). La biomasse testée correspond aux apports journaliers des litières fines entre 0-15 et 15-30 cm de profondeur, recalculés à partir des prélèvements de racines fines réalisés sur P1. Les flux minimum et maximum sont représentés par les courbes grises.

Le calcul d'un indice de sensibilité « I » qui tient compte à la fois de l'amplitude de variation du paramètre considéré et de l'amplitude de la réponse observée par paramètre, est résumé dans le graphique de type radar dans la figure IV.19. Les valeurs de I comprises entre 10 et 40 sont relativement peu élevées mais très contrastées d'un paramètre à un autre. Quel que soit le type de litière, les plus fortes valeurs de I correspondant à la plus grande sensibilité de Rh vis-à-vis des paramètres étudiés, sont observées pour les concentrations en lignine des litières de racines fines (I = 35) et de feuilles (I = 25). Parmi ces deux facteurs, la valeur de I la plus élevée est observée pour la teneur en lignine des racines fines. En considérant séparément les deux types de litière, le

deuxième paramètre d'influence est la quantité des litières dans le cas des litières aériennes et la teneur en lignine, cellulose et hémicellulose (Cstructural total) dans le cas des litières souterraines.

La plus grande sensibilité des flux de C aux variations des teneurs en lignine s'explique par la structure même du modèle. Dans le modèle, les litières racinaires, contrairement aux litières aériennes, interviennent à deux niveaux dans le sol : 0-15 et 15-30 cm. Par ailleurs, il s'appuie tout particulièrement sur les proportions en lignine contenues dans les litières pour d'une part différencier les deux fractions des litières (*i.e.* « métabolique » et « structurale ») via le rapport lignine / azote et d'autre part réguler le taux de décomposition des différents « pools » de C. Cette dernière raison explique aussi pourquoi les teneurs en lignine dans la litière aérienne sont le deuxième paramètre d'influence. La composition chimique des litières aériennes et souterraines, bien que seules les racines inférieures à deux millimètres aient été considérées, semble prévaloir sur leur quantité.

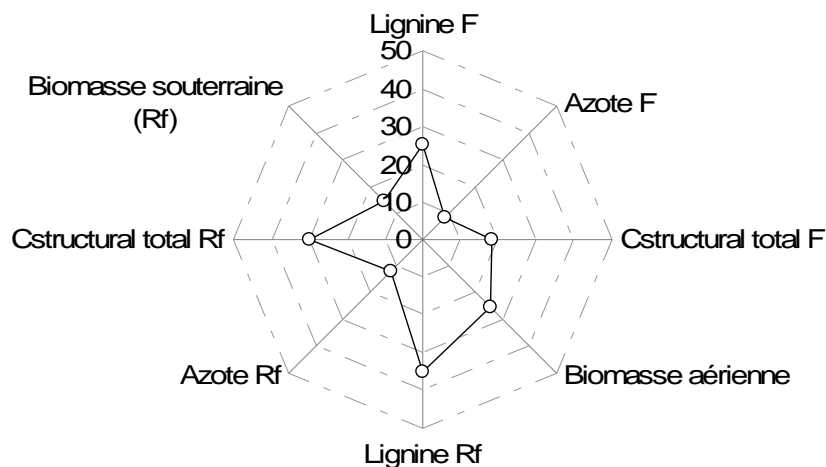


Figure IV.19 : Sensibilité de la respiration hétérotrophe aux variations des concentrations en lignine, azote et en carbone structural total (lignine + cellulose + hémicellulose) dans les feuilles et les racines fines des litières, ainsi qu'aux variations des quantités de ces litières. Plus la valeur de I est élevée plus Rh est sensible aux variations du paramètre, et plus les branches de l'étoile sont « pointues » plus la sensibilité de Rh d'un paramètre à un autre est contrastée.

L'azote contenu dans les litières de feuilles (Figure IV.17) ou de racines fines (Figure IV.18) est le seul paramètre pour lequel un phénomène de saturation de la respiration hétérotrophe est observé. Le module hétérotrophe n'inclut pas le cycle de l'azote. En conséquence, la concentration d'azote n'intervient que dans la séparation des fractions « métabolique » et « structurale » des litières, une séparation limitée. Les figures 20 et 21 mettent en évidence une absence de linéarité dans les réponses de la respiration hétérotrophe vis-à-vis des modifications des paramètres

(concentrations en azote). La respiration de référence, simulée par le modèle correspondant au calcul d'un flux de C moyen pour lequel l'ensemble des paramètres a une valeur moyenne, est en majeure partie au centre des gammes des paramètres ($Rh_{réf}$ symbolisée par un triangle noir dans les figures 20 et 21).

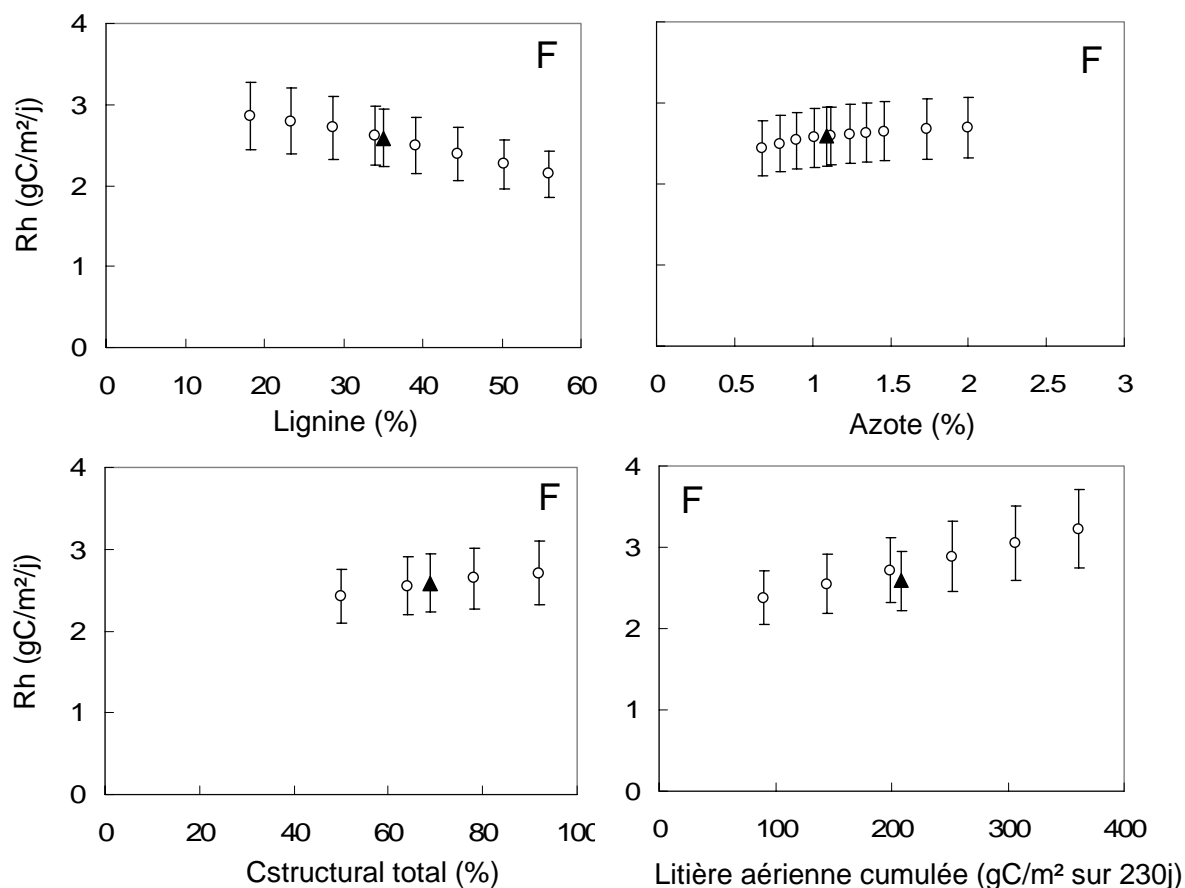


Figure IV.20 : Evolution de la moyenne de la respiration hétérotrophe ($gC/m^2/j$) calculée pour la période entre le 16/11/06 et le 04/07/07 en fonction de l'évolution successive des valeurs des paramètres foliaires suivant les gammes. Les paramètres sont : la teneur en lignine (%), en azote (%), et en lignine, cellulose et hémicellulose (% (Cstructural total) et la biomasse (gC/m^2). La respiration hétérotrophe de « référence » calculée à partir des valeurs moyennes de tous les paramètres est représentée par un triangle noir. Les barres verticales sont les valeurs d'écart-type.

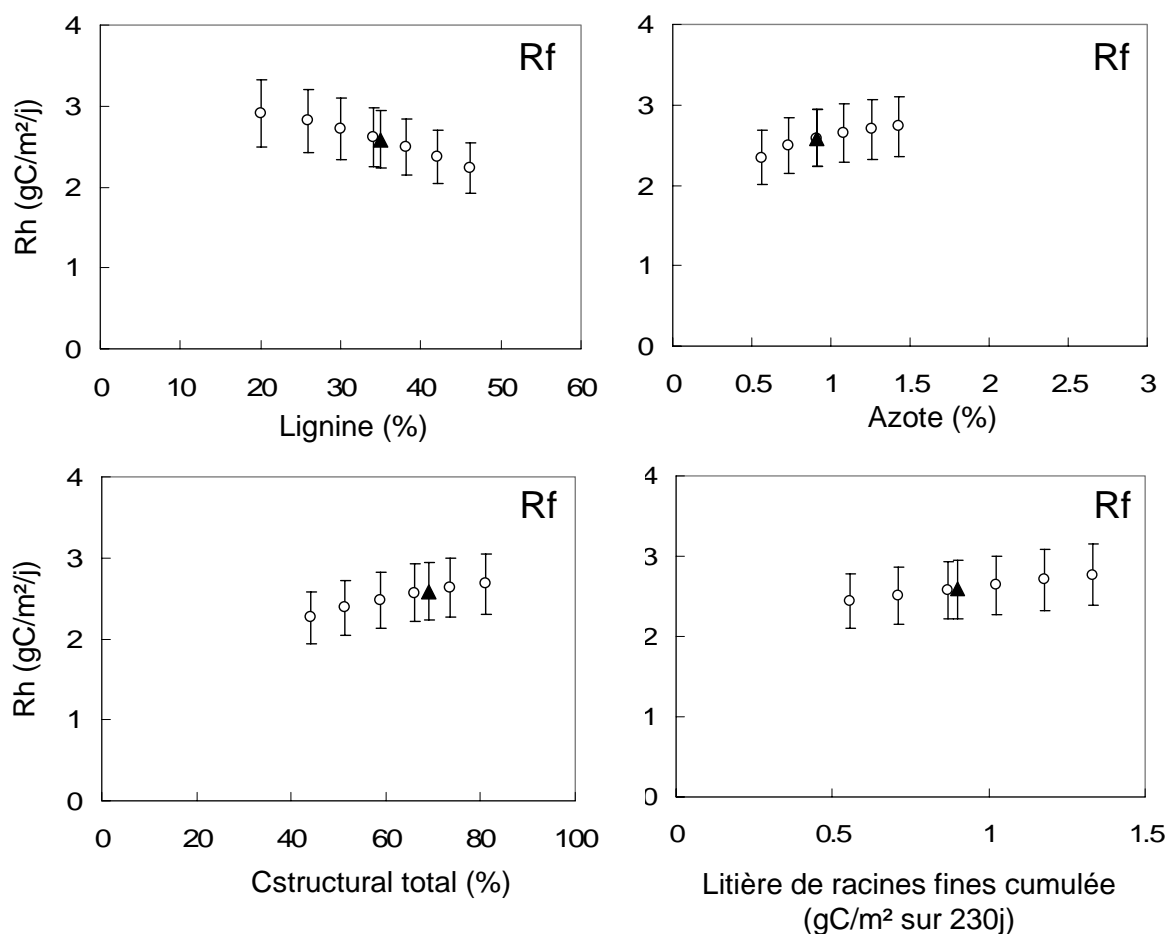


Figure IV.21 : Evolution de la moyenne de la respiration hétérotrophe ($\text{gC/m}^2/\text{j}$) calculée pour la période entre le 16/11/06 et le 04/07/07 en fonction de l'évolution successive des valeurs des paramètres des racines fines suivant les gammes. Les paramètres sont : la teneur en lignine (%), en azote (%), et en lignine, cellulose et hémicellulose (% Cstructural total) et la biomasse (gC/m^2). La respiration hétérotrophe de « référence » calculée à partir des valeurs moyennes de tous les paramètres est représentée par un triangle noir. Les barres verticales sont les valeurs d'écart-type.

4.3.3. Sensibilité « réaliste » sur Rh

Les effets à « court terme » (sans mise à l'« équilibre ») des humidités du sol, de la biomasse des litières de feuilles et de racines ($\varnothing < 2 \text{ mm}$ et $\varnothing > 2 \text{ mm}$) et des « espèces » sur la respiration hétérotrophe, sont présentés dans les figures 22, 23, 24, 25 et 26.

- Hv

La première analyse de sensibilité repose sur les variations des humidités du sol en fonction du TP observées *in situ*. Il s'agit de voir si ce facteur abiotique est à l'origine d'une variabilité sensible des simulations de Rh. Le résultat de la simulation dont la paramétrisation repose sur le calcul du rapport des humidités, soit la moyenne des rapports des humidités spécifiques à chaque TP (H_{r_p} ,

Annexe E) est présenté dans les figures 22 et 23 b). La relation entre le flux de C simulé et le flux de C moyen mesuré est améliorée. Cette amélioration se traduit principalement par une modification de la pente de la droite de régression linéaire ($a = 0.99$ au lieu de 0.87 initialement, $Rh_{réf}$). Une plus forte valeur de la pente signifie, dans le cas présent, que la sous-estimation des faibles valeurs de flux carbonés et la surestimation des fortes valeurs de flux carbonés observées dans $Rh_{réf}$ (Figure IV.9 et 23 a)) sont corrigées (Figure IV.23 b)).

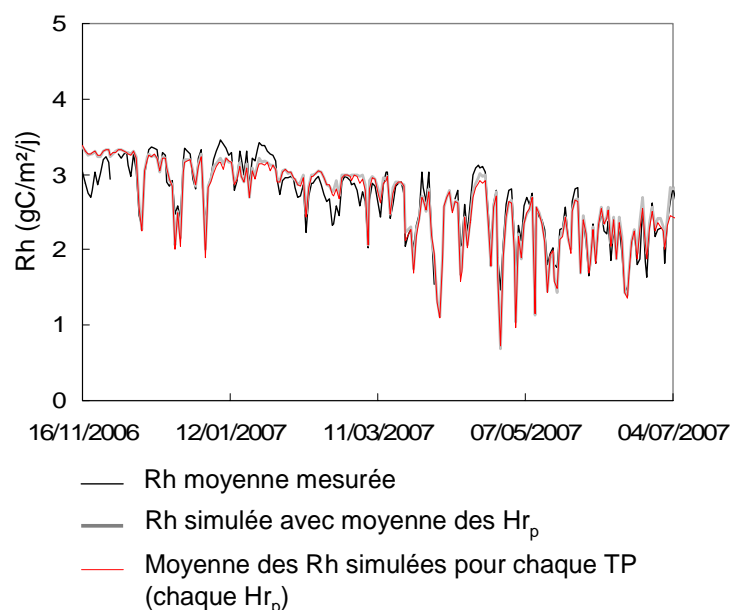


Figure IV.22 : Dynamique saisonnière pour la période entre le 16/11/06 et le 04/07/07, de la respiration hétérotrophe moyenne mesurée sur les quatre TP, de la respiration hétérotrophe simulée à partir de la moyenne des rapports des humidités spécifiques aux TP (Hr_p) et de la moyenne des respirations hétérotrophes simulées pour chaque rapport des humidités de TP ($n = 4$).

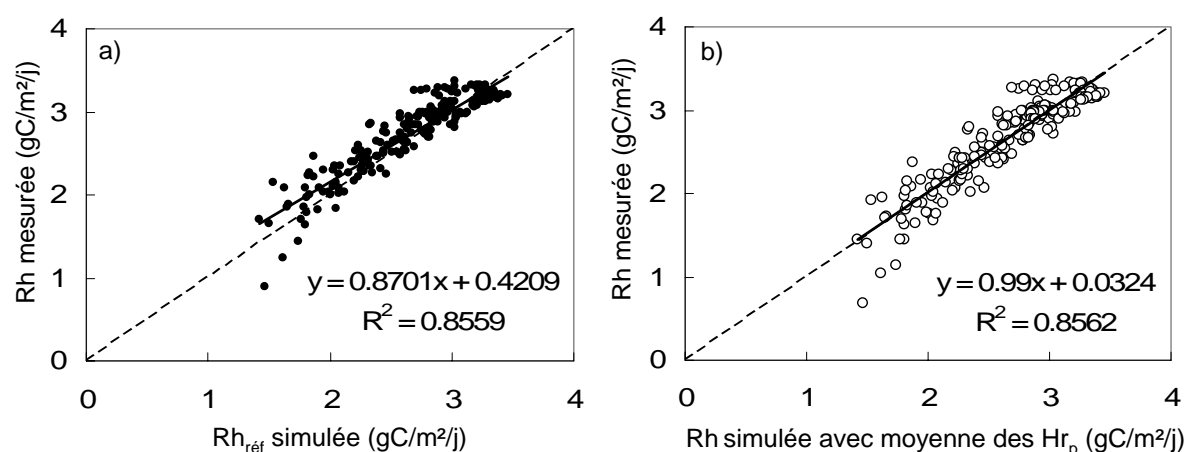


Figure IV.23 : Comparaison de la moyenne des Rh mesurée sur TP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française) et de a) la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY, entre le 16/11/06 et le 04/07/07, avec la moyenne des rapports des humidités ($Hr_{réf}$) et b) la moyenne des quatre simulations, chacune associée à un rapport des humidités d'un TP (Hr_p) et de.

- Biomasse aérienne (litière foliaire)

Le résultat de l'étude de sensibilité « réaliste » obtenu à partir des récoltes des litières aériennes qui correspond à quatre secteurs différents de la parcelle, met en évidence un important contraste dans les réponses simulées (Figure IV.24). La paramétrisation qui tient compte des quantités de litière régulièrement prélevées dans le bac numéro 2 entraîne une augmentation moyenne de l'ordre de 15% de la valeur de R_h simulée par rapport à $R_{h_{réf}}$. Les valeurs moyennes des respirations hétérotrophes simulées, associées à la période du 16/11/06 au 04/07/07, varient de - 2.9% à + 15% de la moyenne de $R_{h_{réf}}$ (2.59 ± 0.36 gC/m²/j). La valeur de l'indice I, calculée uniquement sur les apports « réalistes » aériens (Figure IV.24) est très dépendante de la période considérée. Pour preuve, sur la période stricte du 16/11/06 au 04/07/07, I est de l'ordre de 35% tandis que sur une période plus large (01/01/06 - 04/07/07) incluant les forts apports en litière responsables des fortes valeurs de R_h , I est environ de 16%.

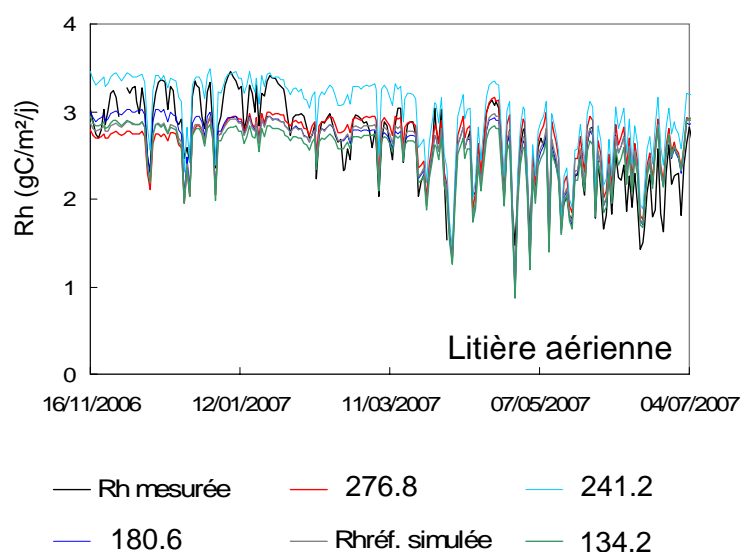


Figure IV.24 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (R_h) simulée par CENTURY à partir des apports de litière aérienne cumulée sur 2006-2007 propres à chacun des quatre bacs (ou filet) (gC/m²), de $R_{h_{réf}}$ et de la moyenne des R_h calculée sur TP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française).

- Biomasse souterraine (litière racinaire)

Les variations de la respiration hétérotrophe observées avec les différentes valeurs de biomasse racinaire (propres à chaque prélèvement, Figure IV.25) sont moindres comparées à celles engendrées par les différentes quantités de litière aérienne. La gamme de variations des valeurs moyennes des respirations hétérotrophes simulées pour la période du 16/11/06 au 04/07/07

s'étend de -6.3% à $+9.6\%$ de la moyenne de $Rh_{réf}$ ($2.59 \pm 0.36 \text{ gC/m}^2/\text{j}$). Ce résultat est cohérent avec ceux de l'analyse de sensibilité « théorique ».

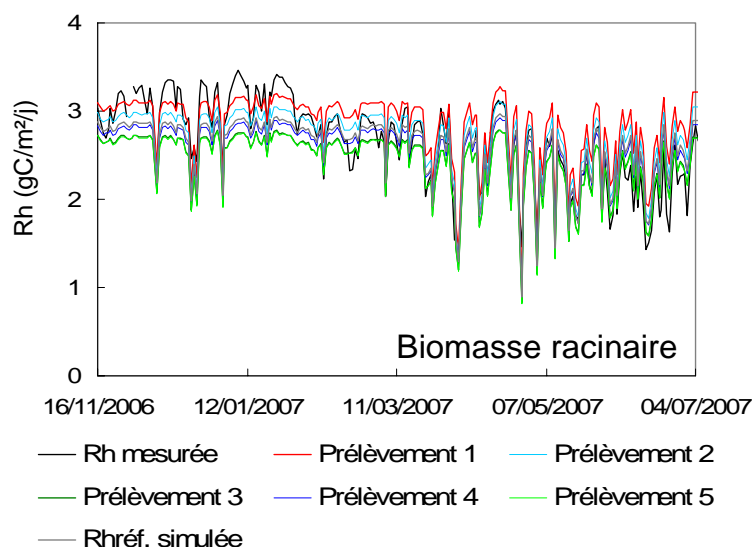


Figure IV.25 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY à partir des apports des litières racinaires propres à chacun des cinq prélèvements (valeurs par type racinaire détaillées dans la Section 4.2.2.2. Synthèse), de $Rh_{réf}$ et de la moyenne des Rh calculée sur TP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française).

- Composition biochimique des litières

In fine, la plus large gamme de variations des valeurs moyennes de Rh simulée, calculées sur la période du 16/11/06 au 04/07/07, est obtenue avec une paramétrisation « espèce à espèce », paramétrisation qui intègre la composition biochimique foliaire et racinaire, propre à une espèce. Les valeurs moyennes de Rh simulées varient en effet d'un minimum de $2.4 \text{ gC/m}^2/\text{j}$ pour *Eperua f.* à un maximum de $3.0 \text{ gC/m}^2/\text{j}$ pour *Platonia i.*, soit des valeurs qui oscillent entre -6.8% à $+18\%$ de la valeur moyenne de $Rh_{réf}$ (Figure IV.26). Que ce soit pour les apports en litière souterraine ou pour les compositions biochimiques propres à une espèce, les deux types de paramétrisation impliquent la modification des valeurs de plusieurs paramètres qui ne permet pas de calculer un indice de sensibilité (I).

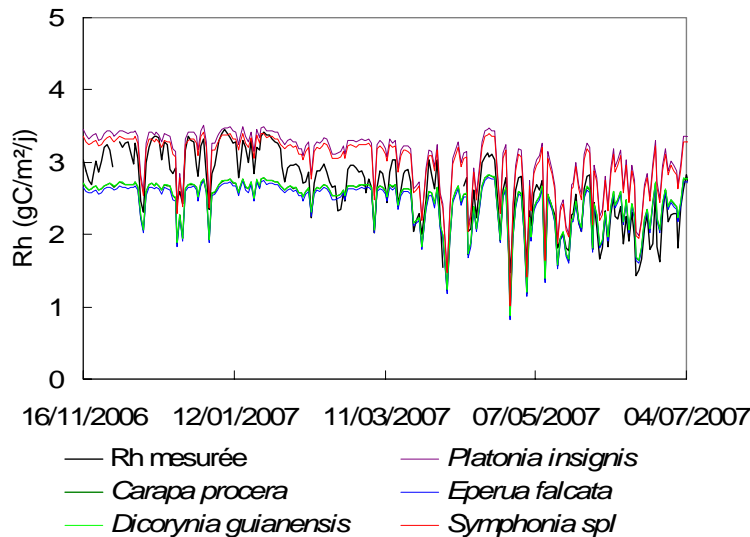


Figure IV.26 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY à partir des paramètres biochimiques des litières de feuilles et de racines fines propres à cinq espèces ligneuses, effet espèce à court terme (sur 2006-07) observé entre le 16/11/06 et le 04/07/07, et de la moyenne des Rh calculée sur TP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française).

A l'échelle des deux années climatiques 2006-2007, les modifications des compositions biochimiques des litières de feuilles et de racines fines ont un fort impact sur les variations des flux carbonés simulés par CENTURY. Durant la première moitié de la période d'étude (du 16/11/2006 au 11/03/2007), les écarts s'élèvent en moyenne à 0.70 gC/m²/j entre Rh simulée avec les paramètres biochimiques de *Platonia i.* et Rh obtenue avec les paramètres biochimiques d'*Eperua f.* Cette différence représente 149% de celle observée à la même période avec les litières aériennes (Figure IV.24). Les amplitudes entre les flux simulés varient au cours du temps et tendent à diminuer de 22% en moyenne entre la première et la seconde moitié de l'étude (du 11/03 au 04/07/2007). Ce résultat sous-entend que l'effet de l'humidité du sol plus élevée de 4% entre la première à la deuxième période d'étude, l'emporte sur les facteurs de variations spatiales de Rh. En d'autres termes, l'effet des variations spatiales des conditions de sursaturation en eau et donc de diffusion des gaz dans le sol prévaut sur les variations spatiales des quantités et des qualités des sources (litières aériennes et souterraines) dans le modèle. En outre, la conservation des écarts entre les flux simulés pendant un certain temps est probablement dû aux conditions très différentes d'humidité entre les TP qui se neutralisent.

Parmi cinq espèces ligneuses étudiées, deux d'entre elles se distinguent nettement par les compositions biochimiques de leur litière. Que ce soit dans les feuilles ou dans les racines fines, *Platonia i.* et *Symphonia sp.* ont des teneurs particulièrement faibles en lignine. Aussi les variations

interspécifiques des qualités chimiques des cinq types de litière utilisés dans des paramétrisations spécifiques du modèle, sont-elles accompagnées de modifications des valeurs de respiration hétérotrophe. Dans le cas des litières de *Platonia i.* et de *Symphonia sp.*, les valeurs élevées de la respiration hétérotrophe sont dues à une vitesse accrue de la décomposition de la matière organique d'un âge variable. Une quantité importante de cette matière se retrouve dans la fraction « métabolique » des litières, caractérisée par un taux élevé de décomposition, qui alimente principalement les « pools » de C rapide et de C lent dans le sol. D'un point de vue biologique, les composés facilement assimilables (protéines, glucose, composés pectiques, amidon) des litières pauvres en lignine (faibles valeurs des rapports lignine / azote et lignine / C structural total) sont plus accessibles pour les micro-organismes. Cela contribue à augmenter la consommation de ces derniers qui accélèrent la décomposition de la matière organique récente, et à accroître leur respiration. Les quantités de litière aérienne qui arrivent au niveau du sol agissent de la même façon mais de manière beaucoup plus ponctuelle dans le temps et l'espace (variations entre les bacs à litière). Dans ce contexte, nous n'avons pas pu tester l'association *production / qualité chimique des litières* propres à une espèce ligneuse. Les variations interspécifiques de la phénologie des litières aériennes et souterraines en forêt naturelle sont actuellement très peu renseignées en milieu tropical.

Les figures 27 et 28 présentent les résultats précédents (biomasse de la litière aérienne et compositions biochimiques de cinq espèces respectivement) dans des conditions de placeaux non tranchés. La part de la variabilité de Rh est liée aux variations de composition biochimique de cinq espèces ligneuses et aux variations des différentes quantités de litière aérienne sur la respiration totale du sol mesurée.

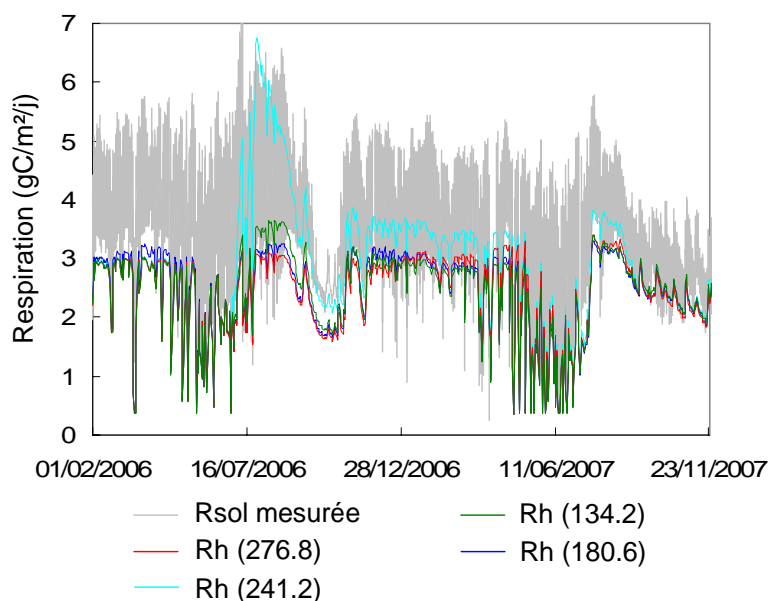


Figure IV.27 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY à partir des quantités de litière aérienne cumulées sur 2006-2007 propres aux quatre bacs (gC/m^2) et des rapports des humidités du sol sur CP, effet à court terme (sur 2006-07) observé entre le 16/11/06 et le 04/07/07, et de la moyenne des respirations totales du sol mesurée sur CP (courbe grise = moyenne + écart-type) de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française).

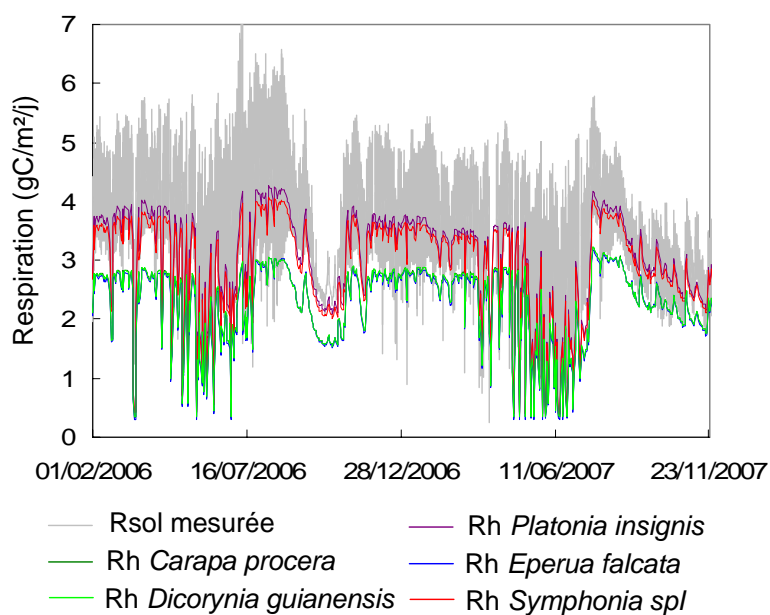


Figure IV.28 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY à partir des paramètres biochimiques des litières de feuilles et de racines fines propres à cinq espèces ligneuses et des rapports des humidités du sol sur CP, effet à court terme (sur 2006-07) observé entre le 16/11/06 et le 04/07/07, et de la moyenne des respirations totales du sol mesurées sur CP (courbe grise = moyenne + écart-type) de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française).

Le coefficient de variation moyen de la respiration du sol mesurée entre le 01/02/06 et le 01/10/07 (ensemble des données disponibles) est de 28% tandis que celui de la respiration hétérotrophe mesurée entre le 16/11/06 et le 04/07/07 est de l'ordre de 37%. Quant aux coefficients de variation moyens associés aux flux de C simulés par le module « hétérotrophe » (Rh) entre le 01/02/06 et le 01/10/07, ils sont de 8% et 14% lorsque les quantités de litière aérienne et les variations interspécifiques des compositions chimiques des litières sont considérées respectivement (Figure IV.29).

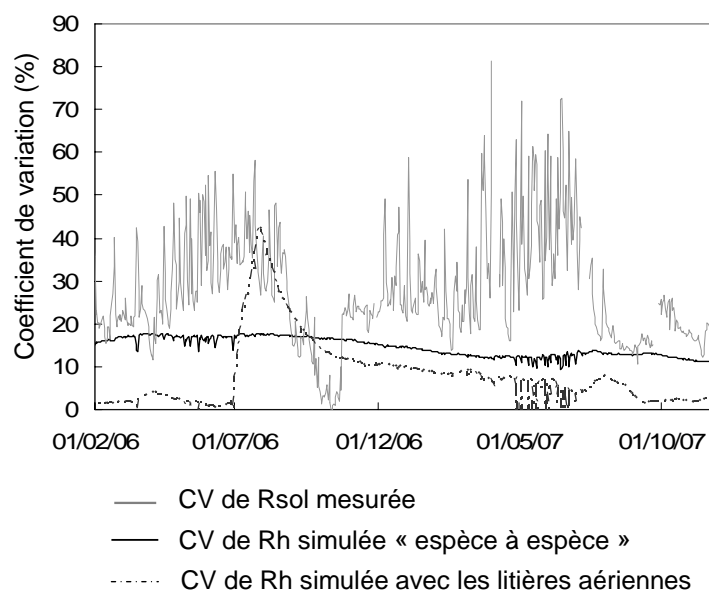


Figure IV.29 : Coefficient de variation des respirations hétérotrophes simulées par le modèle CENTURY dans des conditions de placeaux non tranchés, issues des variations des compositions biochimiques des litières de cinq espèces ligneuses et des variations des quantités de litière aérienne, et de la respiration du sol mesurée sur la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française), entre le 01/02/06 et le 01/10/07.

Les effets à « long terme » des « espèces » sur la respiration hétérotrophe sont présentés dans les figures 30 et 31. Les respirations hétérotrophes simulées par le modèle en interspécifique sont d'un point de vue global plus faibles que le flux de C mesuré. La respiration hétérotrophe moyenne sur les cinq simulations est en moyenne de $2.47 \pm 0.023 \text{ gC/m}^2/\text{j}$, sur la période du 16/11/06 et le 04/07/07, comparée à $2.59 \pm 0.36 \text{ gC/m}^2/\text{j}$ pour $R_{h,\text{réf.}}$. Les différences avec le flux de C de « référence » n'excèdent pas 6% en moyenne (Figure IV.30). Aucun des deux paramètres les plus influents (teneurs en lignine des litières de feuilles et des litières de racines fines) ne diffère fortement du flux de référence, après une mise à l'« équilibre » sur 20 ans, en moyenne ou à l'échelle de la journée. Pas plus de 6% des différences ne sont observés entre les simulations à valeurs de paramètre changeantes et $R_{h,\text{réf}}$ (Figure IV.31).

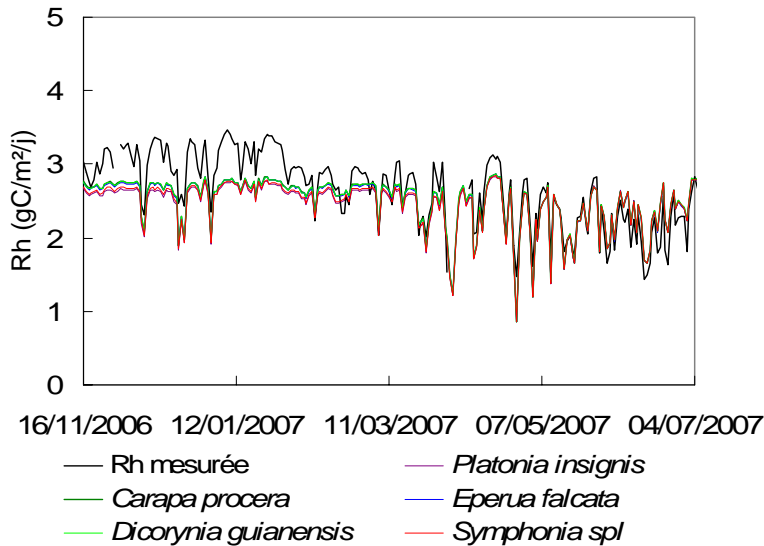


Figure IV.30 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh), simulée par CENTURY à partir des paramètres biochimiques des feuilles et des racines fines de cinq espèces, effet à long terme (sur 20 ans) observé entre le 16/11/06 et le 04/07/07, et de la moyenne des Rh mesurée sur TP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française).

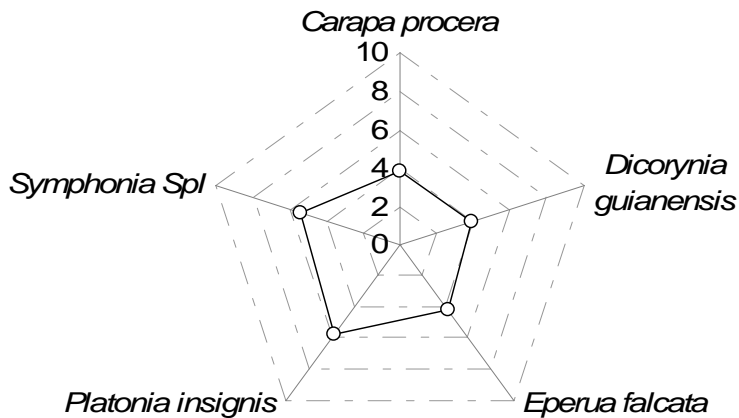


Figure IV.31 : Observation des effets à long terme (avec une mise à l'« équilibre » sur 20 ans) des paramètres de composition chimique des litières de feuilles et de racines fines de cinq espèces ligneuses sur la respiration hétérotrophe. Les proportions (%) des variations de la respiration hétérotrophe sont calculées à partir de la simulation de « référence » obtenue à partir des paramètres moyens (Rh_{ref}).

Une analyse des amplitudes de variation des effets des paramètres sur Rh, obtenues à partir des deux approches avec et sans mise à l'« équilibre », montrent que la variabilité spatiale du flux dépend principalement des variations à « court terme » des facteurs biotiques et abiotiques dans le milieu. Nous pouvons alors en déduire que l'influence de la diversité des espèces végétales, établie sur plus de 20 ans, ne constitue pas la première cause de la variabilité spatiale des flux carbonés mesurée au niveau du sol. Cette étude repose néanmoins sur une étape initiale de mise à

l'« équilibre » dont est issue une répartition artificielle de la biomasse de C dans les différents « pools » du modèle. Dans des conditions naturelles, il existe effectivement des durées et des intensités variables des facteurs climatiques au cours du temps dont les effets sont négligés puisque la seule année climatique 2006 (même paramétrisation) est utilisée sur 20 ans.

4.3.4. Sensibilité « réaliste » sur le modèle couplé Ra / Rh

Sur les 4000 simulations la moyenne de R_{sol} est de 3.90 ± 0.98 $gC/m^2/j$ et varie d'un minimum de 1.0 $gC/m^2/j$ à un maximum de 6.9 $gC/m^2/j$ (Figure IV.32). Le premier constat est que l'amplitude de la variabilité journalière moyenne calculée à partir des 4000 simulations de R_{sol} est dans l'ensemble plus faible que celle obtenue à partir des mesures réalisées sur le terrain. Elle n'est toutefois pas constante au cours du temps. La figure IV.33 compare cette variabilité à l'intervalle de confiance pour une probabilité de 0.05, calculé sur la respiration totale du sol en dynamique journalière.

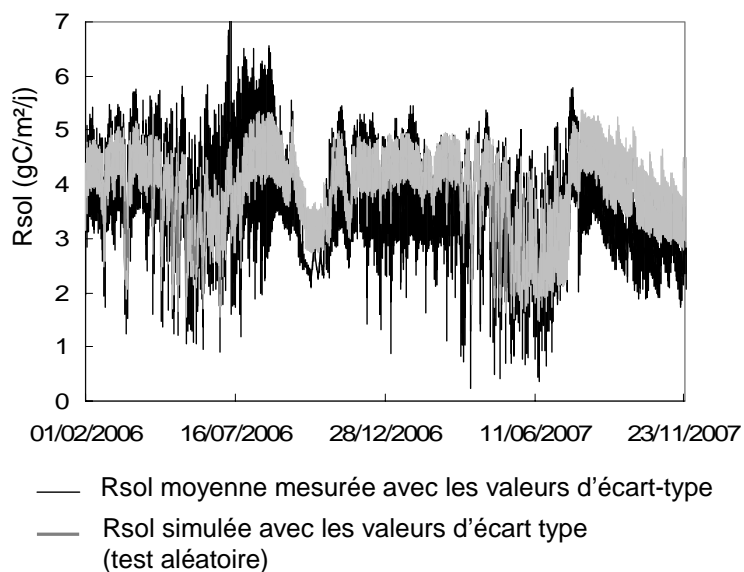


Figure IV.32 : Comparaison de la respiration totale du sol (R_{sol}) simulée par le modèle couplé Ra/Rh à partir d'un tirage aléatoire des rapports des humidités sur CP et des paramètres de biomasse et de chimie des feuilles et des racines fines, effet à long terme (sur 20 ans) observé entre le 01/02/06 et le 23/11/07, et de la moyenne des R_{sol} mesurée sur CP de la parcelle 1 sur Guyaflux (Guyane française). La moyenne sur 4 mesures et sur 4000 simulations et les valeurs d'écart-type respectives sont présentées.

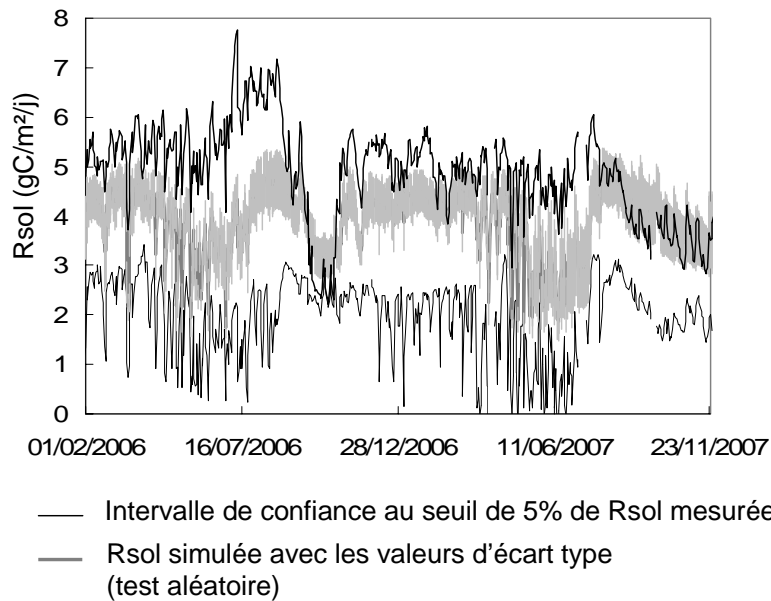


Figure IV.33 : Dynamique saisonnière de la respiration totale du sol (Rsol) simulée par le modèle couplé Ra/Rh à partir d'un tirage aléatoire des rapports des humidités sur CP et des paramètres de biomasse et de chimie des feuilles et des racines fines, effet à long terme (sur 20 ans) observé entre le 01/02/06 et le 23/11/07, et de l'intervalle de confiance pour une probabilité de 5% calculé sur Rsol mesurée. La moyenne sur 4000 simulations et les valeurs d'écart-type sont présentées.

Dans la respiration totale du sol, l'estimation de la part de la respiration hétérotrophe est de l'ordre de 61%, alors que les flux autotrophes, respiration d'entretien et respiration de croissance des racines représentent respectivement 28% et 11% (Figure IV.34). Dans la respiration autotrophe, la participation de la respiration d'entretien est de 72% alors que celle de la respiration de croissance n'est que de 28% seulement. Quant à la litière, elle représente environ 22% de la respiration hétérotrophe et environ 13% de la respiration totale du sol.

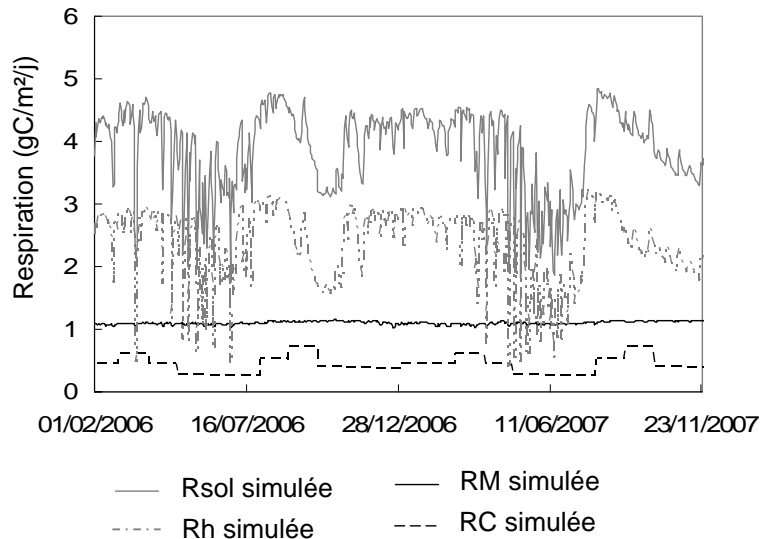


Figure IV.34 : Dynamique saisonnière de la respiration totale du sol (Rsol) simulée par le modèle couplé Ra/Rh et de ses composantes (respiration d'entretien (RM), respiration de croissance (RC) racinaire et respiration hétérotrophe (Rh)), entre le 01/02/06 et le 23/11/07. Valeurs moyennes calculées à partir de 4000 simulations avec un effet à long terme (sur 20 ans) observé entre le 01/02/06 et le 23/11/07.

L'amplitude issue des prédictions de flux, incontestablement plus faible que celle mesurée *in situ*, montre que le modèle n'est pas capable de reproduire l'intégralité de la variabilité spatiale à partir de ce dernier type d'analyse de sensibilité. Celle-ci inclut, pour chaque scénario, une mise à l'« équilibre » sur 20 ans. La simplicité de la structure du modèle couplé Ra / Rh est un avantage indéniable pour la paramétrisation. Cette qualité peut néanmoins négliger certains facteurs ou processus importants de la respiration du sol. Les variations spatiales de la répartition des microbes en surface et dans le sol ne sont effectivement pas prises en compte. De même le modèle hétérotrophe, dans le modèle couplé, construit pour simuler la dynamique de la matière organique dans le sol (variations des sources) n'intègre pas les mécanismes de diffusion des gaz (flux). Or ces mécanismes étroitement liés à l'état hydrique du sol, peuvent avoir un rôle déterminant sur l'intensité de la respiration du sol en période humide (*i.e.* problème d'engorgement en eau). La variabilité spatiale de ces facteurs va évidemment dépendre des variations des conditions pédologiques du milieu : de la nature chimique du sol telle que ses teneurs en C et particulièrement en C soluble qui peuvent accroître les processus de décomposition, et surtout de la nature physique du sol telle que sa texture qui peut autant modifier la diffusion des gaz que la décomposition de la matière organique *via* des actions de protection. Enfin, la distribution spatiale de certains facteurs biotiques comme les espèces (phénomène agrégation) sur le site et les systèmes racinaires, n'est pas modélisée et peut potentiellement affecter les flux de CO₂ au niveau du sol.

4.4. Discussion

4.4.1. La variabilité saisonnière

Le modèle s'est avéré être un bon outil pour simuler la respiration du sol moyenne mais aussi les deux composantes hétérotrophe et autotrophe. Sur un peu plus d'un an, les prédictions, au pas de temps journalier, de la respiration hétérotrophe et de la respiration totale du sol présentent de réelles analogies avec les flux comparables mesurés *in situ*. En effet, la dynamique saisonnière des flux de CO₂ de la parcelle 1 modélisés par CENTURY (composante hétérotrophe de la respiration du sol) sur le dispositif Guyaflux, apparaît très proche de ceux mesurés ($r^2=0.86$, Figure IV.9). Le modèle couplé, qui intègre le module McCree (composante autotrophe) au modèle CENTURY, montre davantage de dissimilitudes ($r^2 = 0.62$ et $r^2 = 0.54$ pour 2006 et 2007, respectivement). Malgré les précieuses données acquises durant les expérimentations *in situ*, les connaissances des facteurs responsable de la dynamique du système racinaire manquent. Les imprécisions sur la phénologie de croissance ainsi que l'absence d'information sur celle de mortalité, sont potentiellement à l'origine des dissimilitudes observées.

La qualité de la simulation varie au cours du temps. Ces variations, dans le cas de la respiration totale du sol, semblent suivre les changements de saison avec des écarts plus importants entre les flux simulés et mesurés pour les périodes de transition saisonnière (*i.e.* saison des pluies / saison sèche) et de saison sèche. Ces périodes sous-entendent que le modèle simule moins bien la décomposition de la matière organique dans des sols plus secs. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces écarts. La première hypothèse, plus spécifiquement attribuée à la composante hétérotrophe, présume un problème dans la formalisation mathématique de l'effet des humidités du sol sur la décomposition. La seconde concerne la composante autotrophe et suppose un biais dans le forçage de la phénologie de croissance et de mortalité des racines. Pour mieux comprendre l'origine de ces écarts il serait intéressant d'ajouter un module plante et de tester le modèle sol / plante avec les mesures d'Eddy Covariance du dispositif Guyaflux. La dynamique du système racinaire serait alors un mécanisme dépendant de celle des parties aériennes et pouvant être calculée à partir des variations d'indice foliaire et de la qualité biochimique des feuilles. Un troisième facteur de variation porte sur les mesures *in situ*. Bien que relativement exceptionnelles, certaines périodes étudiées sont en effet marquées par une absence de mesures de flux engendrée par une défaillance matérielle sur l'une (ou plus) des quatre chambres de respiration (*i.e.* enregistrement sur deux chambres au lieu de quatre). Cette mesure sensiblement moins précise peut engendrer les écarts observés entre les flux mesurés et simulés.

Malgré ces points faibles notables, la part du flux hétérotrophe simulée par le modèle couplé Ra / Rh (64%) est du même ordre de grandeur que celle estimée par Silver *et al.* (2005) à l'aide de la méthode des TP dans une forêt tropicale mature sempervirente ($65\% < Rh < 76\%$). Nous avons constaté que la prédiction du flux total calculée par le modèle tend à sous-estimer globalement, sur la période 2006-2007, le flux mesuré (Rsol). Or, en admettant que ce biais soit majoritairement dû à Ra et non Rh dans le modèle couplé, la part hétérotrophe dans la respiration totale mesurée *in situ* s'élève alors à 68%. Cette proportion estimée sur un sol modérément argileux (35% d'argile dans P1 sur Guyaflux) reste cohérente avec les résultats des travaux de Silver *et al.* (2005) qui montrent une part plus importante et plus variable de Ra (35%) dans un sol sableux (80% de sable) qu'argileux (60% d'argile).

La dynamique saisonnière des flux prédits par le module hétérotrophe a été testée par comparaison avec les flux de CO₂ mesurés *in situ*. Il en est de même pour la dynamique temporelle des stocks de C organique qui constitue un deuxième point clé dans la validation du module. Le jeu de données utilisé pour tester le comportement du modèle vis-à-vis de la dynamique de la décomposition de la matière organique correspond aux résultats issus de l'étude de la décomposition des racines fines de huit espèces ligneuses (Section 3.2.). Malgré la modification initiale apportée sur le calcul de la fraction « métabolique » des litières, la prédiction par CENTURY de la décomposition du « pool » de litière racinaire dans l'horizon de sol 0-15 cm est très proche de celle estimée à partir de mesures *in situ*. Le premier constat satisfaisant de cette étude interspécifique de la décomposition du « pool » de C racinaire est la sensibilité du module vis-à-vis des variations de composition chimique en mono-espèce. Les bonnes prédictions du module hétérotrophe montrent qu'il est raisonnable d'affirmer que l'humidité du sol et la qualité des litières sont les deux acteurs principaux des processus de décomposition de celles-ci. Suivant la même méthode que celle appliquée pour les racines fines, il serait intéressant de tester le module sur la décomposition des litières de feuilles en mono-espèce et en mélange. Subsiste alors le problème des variations des humidités dans les litières qui n'a pu être résolu à partir des mesures de terrain. Il peut aussi être une source d'erreur dans les estimations des flux carbonés prédits puisque cela suppose que la décomposition de la litière à la surface n'est pas correctement reproduite par le module. Cela pose alors la question de la fiabilité des estimations de la variabilité spatiale du flux de CO₂ du sol simulée par le module hétérotrophe.

Le module hétérotrophe s'est avéré être un outil intéressant dans l'analyse de la décroissance des flux carbonés mesurés sur le terrain juste après l'ouverture des tranchées. En effet, la meilleure

prédiction du flux de C comparée à celui mesuré sur les placeaux tranchés, concernant la cinétique de décroissance et la quantité de C respiré, suppose une mortalité des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) environ douze fois plus rapide que celle des grosses racines ($\varnothing > 2$ mm). Or, cette différenciation temporelle de mortalité des racines en fonction de leur taille, est actuellement peu connue en raison de la complexité des mesures en condition naturelle. Dans le modèle, deux classes de diamètre seulement sont représentées et il est probable que la prise en compte d'une classe de diamètre intermédiaire améliorerait la prédiction pendant cette phase critique.

L'objectif consista ensuite à tester les paramètres environnementaux susceptibles d'être responsables de la variabilité spatiale du flux de CO₂ observée sur le sol d'une forêt naturelle.

4.4.2. La variabilité spatiale

L'étude à court terme, symbolisant un changement brutal des conditions environnementales, a mis en relief un fort effet de la qualité et de la quantité des litières sur le flux de C simulé. La haute sensibilité du module hétérotrophe vis à vis des variations des quantités de litière et de leur composition biochimique « espèce à espèce », suppose une forte influence des traits des espèces (phénologie de chute de feuilles, de mortalité racinaire, composition physicochimique de ces organes) sur le fonctionnement du sol : une influence qui doit être très largement sous-estimée à l'échelle des cinq espèces et de quatre bacs à litière testés, comparé au milieu hautement diversifié en forêt naturelle. L'hétérogénéité caractéristique de ces forêts plurispécifiques est faiblement représentée dans notre étude. Quant aux parties souterraines, le manque d'information est d'autant plus grand qu'elles concernent les forêts tropicales. Les études de la dynamique des racines fines et des estimations de la répartition de la biomasse racinaire, réalisées au cours de la présente thèse, ont apporté des éléments de réponse cruciaux pour la paramétrisation du modèle couplé Ra / Rh. Parmi les exemples, la phénologie des racines et la composition chimique spécifiques des racines fines sont des données de manière générale rarement renseignées dans les publications scientifiques.

Les effets « espèces » et quantité des litières aériennes et souterraines ont mis en évidence des variations temporelles pouvant être associées à des variations saisonnières. Ces effets montrent une atténuation entre le début et la fin de la période d'étude. Ce résultat suppose qu'il y a, pendant la période la plus avancée dans l'année qui correspond par ailleurs à la saison la plus humide, un effet additionnel des humidités du sol sur les précédents. L'intégration des effets des variations de condition d'humidité (humidité spécifique au TP) a effectivement mis en exergue une évolution des valeurs de flux simulés.

Il semble que certains processus non modélisés fassent défaut pour une étude de la variabilité spatiale des flux de CO₂ du sol. Outre les mesures sur le terrain (de paramètre et de flux), les limites de l'étude se trouvent dans l'utilisation du modèle CENTURY. Ce modèle de la dynamique de la décomposition de la matière organique n'a pas été développé pour étudier les flux de C et en ce sens, n'intègre pas les processus physiques de diffusion des gaz dans la matrice sol. En effet, dans le calcul du flux le facteur porosité n'intervient pas, de même ne sont pas considérées les variations de la diversité et de la quantité des communautés microbiennes au cours du temps. Et en postulat, la texture du sol est considérée comme homogène sur l'ensemble de la parcelle.

L'étude à « long terme » montre relativement peu d'écarts entre les différentes prédictions (Rh) du module hétérotrophe. Elles sont aussi très proches du flux de C de référence (Rh_{réf}) et dans une moindre mesure, du flux de C mesuré *in situ*. Dans cette étude, la répartition du C entre les différents « pools » est différente. Après une période de 20 ans c'est l'enrichissement du « pool » de C organique lent qui est privilégié et ce d'autant plus que les litières sont riches en lignine. *In fine* ces modifications affectent donc la valeur des flux carbonés. Ce scénario comparable à un peuplement monospécifique de 20 ans, ne correspond néanmoins pas à la réalité. En effet, une homogénéité des paramètres environnementaux, telle qu'une même quantité et qualité de litière entre différents peuplements, ne suffit pas à donner des valeurs similaires de flux au niveau du sol. L'atténuation des amplitudes de variation entre les simulations (obtenues à partir des paramétrisations « théoriques » d'une part, et « réalistes » d'autre part) suppose donc qu'une grande partie de la variabilité spatiale mesurée *in situ* résulte des effets à court terme des apports récents de litière sur et dans le sol. Il semble que la vérité soit quelque part entre les deux types d'étude à « court » et « long terme ». La diminution sensible au cours du temps (au cours de la saison) de l'effet « espèce » observé est probablement due aux raisons citées précédemment, à savoir un effet conjugué des effets espèce et humidité sur la décomposition du C organique. Le dernier point porte sur la mise à l'« équilibre » des biomasses carbonées dans les différents « pools » qui est obtenue à partir de la même année climatique 2006, année qui est la plus humide depuis les quatre dernières années (2003, 2004 et 2005 < 2800 mm et 2006 > 3400 mm de pluie cumulée sur l'année).

En conclusion, la surprenante adaptabilité du modèle CENTURY et du modèle couplé Ra / Rh aux conditions de forêt tropicale est plutôt encourageante pour la suite des travaux dans la compréhension des mécanismes fins à l'origine de la variabilité spatiale des flux carbonés du sol. Ce travail nous a permis de mieux estimer le rôle prépondérant de l'humidité et d'une importance égale ou moindre de la composition biochimique des litières sur la variabilité spatiale de R_{sol}. En

résultent également les effets importants à « court terme » des variables environnementales sur les variations spatiales des flux. Compléter la validation du module hétérotrophe et / ou du modèle couplé Ra / Rh consisterait à tester les prédictions sur un autre site présentant des conditions pédologiques distinctes, telles que la parcelle 5 sur le dispositif Guyaflux. Son sol a une texture sablo-argileuse qui favorise un meilleur drainage dans les 30 premiers centimètres de profondeur ce qui permet de disposer de caractéristiques hydriques différentes. Parallèlement, il serait intéressant de compléter les études avec un modèle du cycle de l'azote ou du cycle du phosphore, éléments comptant parmi les plus limitants dans ce type d'écosystème. Ajouter au module hétérotrophe et au modèle couplé Ra / Rh, un module de processus physique de diffusion des gaz constitue une étape clé dans la modélisation future de la variabilité spatiale des flux de CO₂ du sol. Ces améliorations présentent néanmoins l'inconvénient majeur de complexifier le modèle et la paramétrisation associée. Le risque en effet réside dans l'ajout de bruit non réel lié à la rareté des informations disponibles relatives à la porosité ou à la structure du sol.

Enfin, les structures actuelles des modèles couplé Ra / Rh et CENTURY favorisant une application relativement simple de ceux-ci, néglige néanmoins certains facteurs et processus pouvant contrôler la variabilité spatiale des flux de CO₂ du sol. Ainsi, le fait que les modèles ne tiennent compte ni de facteurs abiotiques comme la diffusion des gaz, la variabilité spatiale de la texture et de la disponibilité en nutriments dans le sol, ni de facteurs biotiques comme la structure du peuplement, la répartition des systèmes racinaires et des communautés microbiennes, peut engendrer des biais dans les calculs des flux. La migration verticale par lessivage du carbone dans les différentes profondeurs du sol n'est également pas formalisée dans les modules autotrophe et hétérotrophe. L'utilisation des modèles pour la compréhension des processus d'un système a donné des résultats encourageants et confirme l'importance de soutenir les efforts dans l'amélioration de la modélisation de la répartition initiale des biomasses de C ou des effets de certains facteurs comme l'humidité du sol. Conjointement, comme les données de phénologie de croissance racinaire ont pu le mettre en évidence, la précision des mesures réalisées sur le terrain est un point clé de l'utilisation des modèles en multi-site.

Chapitre V

Chapitre V : Conclusion générale

Les résultats des différentes études des composantes du bilan de C du sol menées au cours de cette thèse, contribuent à mieux appréhender l'origine de sa variabilité spatiale à travers celle de ses composantes en forêt tropicale.

Une étude antérieure avait montré que la respiration du sol variait significativement le long d'un gradient topographique, en relation avec les caractéristiques pédologiques changeantes sur Guyaflux (Epron *et al.* 2006 ; Ponton *com pers.*). Cette composante du bilan de C (Rsol) résulte de processus biologiques (*i.e.* maintenance et croissance des tissus des racines des végétaux et activité de décomposition et modification des communautés microbiennes) et physiques (*i.e.* diffusivité et altération des roches) dans le sol. En conséquence, chaque modification d'un paramètre de ces différents processus est potentiellement responsable des variations de flux de CO₂ mesurés à la surface du sol (Xu & Qi 2001 ; Reichstein *et al.* 2003 ; Hibbard *et al.* 2005). Les informations concernant la dynamique de la composante racinaire manquent incontestablement, bien que les racines contribuent à Rsol à travers la respiration des racines vivantes ainsi que la décomposition des litières carbonées dues au turnover des racines fines et aux exsudats (Gower *et al.* 1996 ; Ryan *et al.* 1997 ; Davidson *et al.* 2002). Mon premier objectif a donc été d'étudier la variabilité spatiale des traits des racines des espèces ligneuses en mélange en forêt ou en plantation monospécifique, *via* l'acquisition de données sur la dynamique du système racinaire (*e.g.* masse, production / élongation, turnover, coût de construction, composition chimique). Dans les deux premières études du présent mémoire (Sections 2.2. et 2.3.), les résultats ont mis en évidence le fait que la masse totale des racines varie d'un facteur 1.8, la qualité varie d'un facteur 1.2 et 1.1 pour les teneurs en N et C dans les racines fines et la production des racines varie d'un facteur 2.6, en fonction du type de sol (Figure V.1.). Les expérimentations réalisées simultanément sur un ou deux ans ont également montré que la variabilité spatiale de ces composantes du bilan de C du sol change en fonction du temps. A l'échelle de la parcelle, l'ensemble des analyses présentées découlent d'une démarche avant tout corrélative. Ces analyses ont permis de mettre en évidence le fait que les relations entre le fonctionnement du sol et la végétation se traduisent en terme de dynamique (*e.g.* phénologie des litières, croissance et durée de vie des racines), de répartition spatiale (*e.g.* distribution des racines et des litières) et de taille des arbres. En revanche, elles ne permettent pas de répondre à la question des phénomènes ou des mécanismes qui sont à l'origine de ces relations.

Chapitre V : Conclusion générale

Par ailleurs, quelle que soit la composante du bilan de C du sol considéré, il existe en forêt une variabilité spatiale importante à l'échelle du plateau pour un même type de sol. Cette variabilité peut correspondre à des changements ponctuels de condition pédoclimatique (*e.g.* présence d'éléments grossiers), de l'espèce ligneuse (*e.g.* qualité et quantité des litières aériennes et souterraines) ou des deux conjugués.

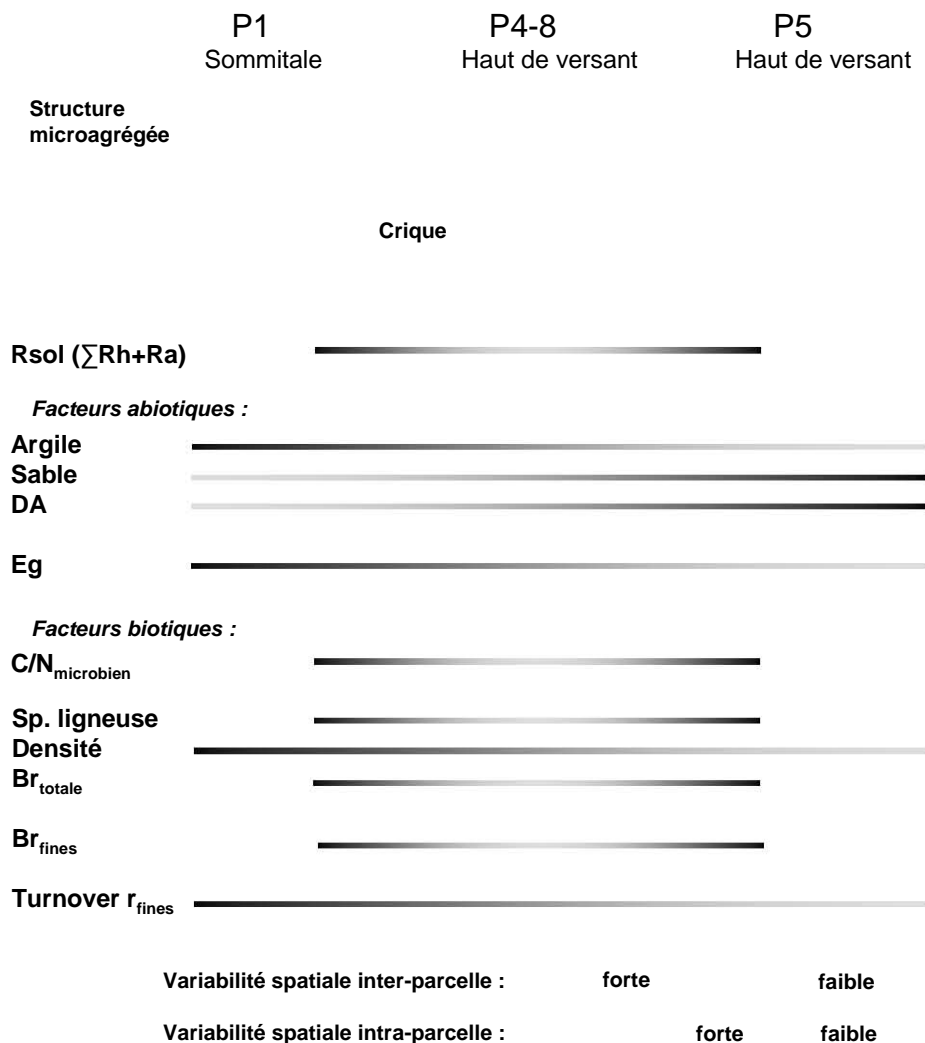


Figure V.1 : Synthèse de la variabilité spatiale de différents facteurs d'origine abiotique (Argile, argile ; Sable, sable ; DA, densité apparente ; Eg, élément grossier) ou biotique (C/N, rapport carbone sur azote ; Sp. ligneuse, espèce ligneuse ; Densité, densité ; Br_{totale}, biomasse racinaire totale ; Br_{finest}, biomasse de racines fines ; Turnover r_{finest}, turnover de racines fines) influençant la respiration du sol, une composante du bilan de C du sol, mesurée sur les parcelles 1, 4-8 et 5 du dispositif Guyaflux, aux deux échelles : parcelle et plateau.

Pour répondre avec précision à la question de l'impact des traits des espèces ligneuses sur la respiration du sol ou l'une de ses composantes (Rh) et établir ainsi des liens de causalité, j'ai utilisé un modèle mécaniste. Le modèle semi-mécaniste hétérotrophe (CENTURY) ainsi que le modèle couplé Ra / Rh s'est révélé bien adapté au contexte de la de forêt tropicale. Une analyse de sensibilité réalisée dans un premier temps sur la composante hétérotrophe a mis en évidence le

fait que les aspects relatifs à la qualité des litières de feuilles ou de racines fines (*i.e.* teneurs en lignine) de quatre espèces ligneuses affectent fortement les quantités de CO₂ libérées par les décomposeurs de la matière organique dans le sol (Figure V.2.). L'hypothèse que la diversité des litières des espèces ligneuses joue un rôle clé dans la détermination des flux de C d'un sol forestier tropical, est donc renforcée. De plus, alors qu'aucune étude à notre connaissance n'a examiné la variabilité spatiale à partir d'une approche mécaniste des processus du sol, les résultats présentés dans le dernier chapitre (Chapitre IV) du présent mémoire montrent qu'environ la moitié de la variabilité spatiale de R_{sol} mesurée peut être expliquée par celle des facteurs biotiques (*i.e.* les masses et qualités chimiques des litières de feuilles ou de racines fines d'arbres) telle qu'elle existe *in situ*.

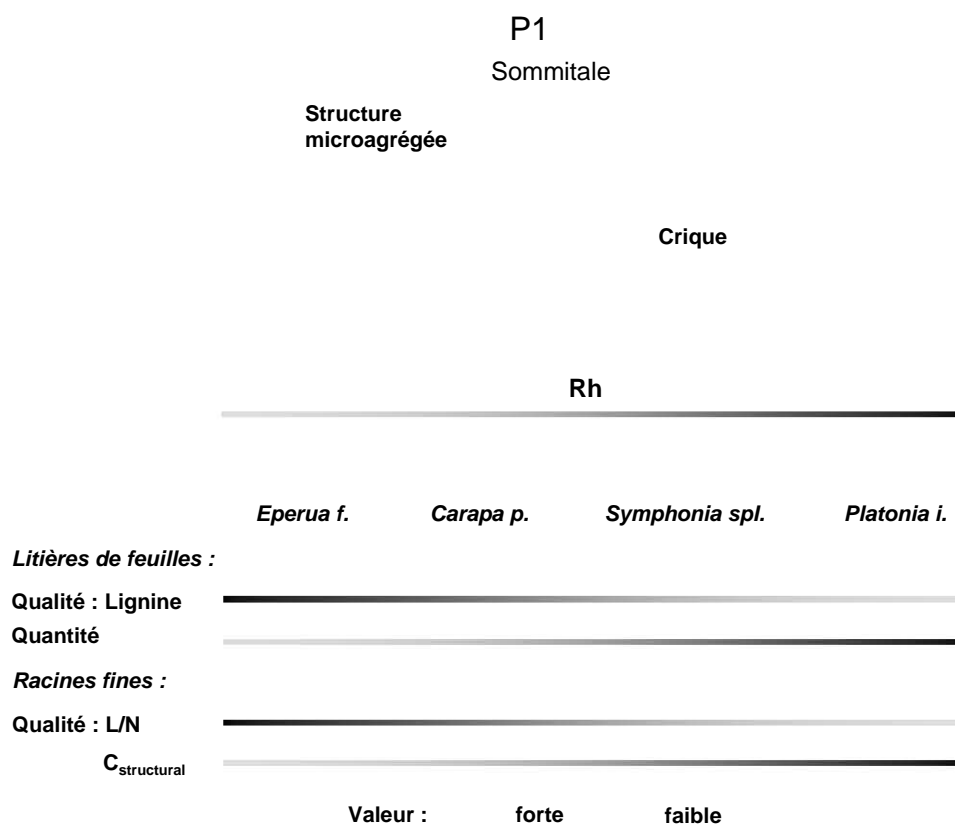


Figure V.II : Synthèse des effets des principaux facteurs relatifs à la quantité ou la qualité des litières (teneurs en lignine (%); C_{structural} (%) ou rapport lignine sur azote) de feuilles ou de racines fines d'un échantillon de quatre espèces ligneuses sur la respiration hétérotrophe, une composante de la respiration du sol, mesurée sur la parcelle 1 du dispositif Guyaflux.

Toutefois, plusieurs limites sont apparues dans cette dernière étude comme dans l'ensemble des travaux réalisés au cours de cette thèse. Les premières sont contingentes à la quantité des données utilisées et au site d'étude. Les secondes sont plutôt d'ordre méthodologique.

Quelle que soit l'échelle d'étude choisie, la caractérisation de la variabilité spatiale des

composantes du bilan de C du sol s'est heurtée au problème d'échantillonnage (*i.e.* nombre de mesures), inhérent à la plupart des milieux mais renforcé en forêt tropicale. D'un point de vue méthodologique, notre difficulté à comparer nos résultats de biomasse racinaire à ceux d'autres études réalisées en forêt tropicale illustre clairement la nécessité d'améliorer et d'homogénéiser les techniques de mesure. Le même constat a été fait pour les estimations de la variabilité spatiale de la production des racines fines en forêt ainsi que celle de la croissance en longueur des racines fines de différentes espèces ligneuses en plantation. La méthode des rhizotrons, par exemple, n'a effectivement pas permis de déterminer la variabilité interspécifique de la durée de vie des racines fines. Cette estimation repose actuellement sur des critères subjectifs non vérifiables.

Les activités anthropiques et les changements d'utilisation des sols qui sont vraisemblablement à l'origine de l'augmentation nette de CO₂ dans l'atmosphère observée depuis 1850, exercent une pression grandissante sur les écosystèmes et les forêts tropicales. Ces derniers milieux qui sont particulièrement riches en terme d'espèces végétales, d'habitats et de climats, apparaissent également comme potentiellement importants dans le rôle de puits de C. Ils sont aussi extrêmement vulnérables aux variations de certains facteurs environnementaux. C'est pourquoi mieux estimer les stocks de C dans ces régions signifie avant tout mieux comprendre le fonctionnement de cet écosystème et les relations sol / végétation. Aussi, s'il n'a pas été possible de répondre de manière stricte à la question de l'effet des espèces ligneuses sur la variabilité spatiale des composantes du bilan de C d'un sol de forêt tropicale, quelques pistes peuvent néanmoins *in fine* être dégagées.

Cette thèse a mis en évidence la nécessité d'améliorer davantage encore notre connaissance de la variabilité spatiale des parties souterraines en forêt naturelle afin de mieux définir le rôle des espèces ligneuses sur le fonctionnement du sol et le cycle du C. Une voie d'amélioration passera par l'élargissement et l'enrichissement des bases de données (*e.g.* suivis de la production ou de la décomposition des racines fines sur un pas de temps fin afin de mieux identifier les effets des changements des saisons). Par ailleurs, le travail novateur de paramétrisation d'un modèle de dynamique de la matière organique du sol réalisé au cours de cette thèse pourra être complété par l'ajout d'un modèle plante de manière à simuler les flux carbonés à l'échelle de l'arbre, puis du massif forestier. Afin d'intégrer au mieux la variabilité spatiale des composantes du bilan de C au niveau du sol, il sera alors indispensable de prendre en considération la précision de la résolution spatiale à travers l'échelle d'étude. Ainsi la conjugaison de ces outils et méthodes devrait nous permettre de mieux appréhender la variabilité spatiale du cycle du C au niveau tropical et par extension au niveau planétaire.

Références

Références

- ABER, J. D., J. M. MELILLO AND C. A. McCLAUGHERTY (1990). "PREDICTING LONG-TERM PATTERNS OF MASS LOSS, NITROGEN DYNAMICS, AND SOIL ORGANIC MATTER FORMATION FROM INITIAL FINE LITTER CHEMISTRY IN TEMPERATE FOREST ECOSYSTEMS." *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY* 68: 2201-2208.
- AERTS, R., C. BAKKER AND H. DECALUWE (1992). "ROOT TURNOVER AS DETERMINANT OF THE CYCLING OF C, N AND P IN A DRY HEATHLAND ECOSYSTEM." *BIOGEOCHEMISTRY* 15: 175-190.
- AERTS, R. (1997). "CLIMATE, LEAF LITTER CHEMISTRY AND LEAF LITTER DECOMPOSITION IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS: A TRIANGULAR RELATIONSHIP." *OIKOS* 79: 439-449.
- AGREN G. I. AND B. AXELSSON (1980). "A TREE GROWTH MODEL." IN: PERSSON, T. (ED.), *STRUCTURE AND FUNCTION OF NORTHERN CONIFEROUS FORESTS, AN ECOSYSTEM STUDY*. *ECOLOGY BULLETIN*, STOCKHOLM, PP. 525-536.
- ALHAMD, L., S. ARAKAKI, ET AL. (2004). "DECOMPOSITION OF LEAF LITTER OF FOUR TREE SPECIES IN A SUBTROPICAL EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST, OKINAWA ISLAND, JAPAN." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 202: 1-11.
- ALLEN, A. S., J. A. ANDREWS, ET AL. (2000). "EFFECTS OF FREE-AIR CO₂ ENRICHMENT (FACE) ON BELOWGROUND PROCESSES IN A PINUS TAEDA FOREST." *ECOLOGICAL APPLICATIONS* 10: 437-448.
- ARUNACHALAM, A., H. N. PANDEY, ET AL. (1996). "FINE ROOT DECOMPOSITION AND NUTRIENT MINERALIZATION PATTERNS IN A SUBTROPICAL HUMID FOREST FOLLOWING TREE CUTTING." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 86: 141-150.
- ARUNACHALAM A., K. MAITHANI, ET AL. (1998). "LEAF LITTER DECOMPOSITION AND NUTRIENT MINERALIZATION PATTERNS IN REGROWING STANDS OF A HUMID SUBTROPICAL FOREST AFTER TREE CUTTING." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 109: 151-161.
- ASHTON, P. S. (1976). "MIXED DIPTEROCARP FOREST AND ITS VARIATION WITH HABITAT IN THE MALAYAN LOWLANDS: A RE-EVALUATION AT PASOH." *MALAYSIAN FORESTER* 39: 56-72.
- BEGON, M., ET AL. (2005). "AN INTRODUCTION TO THE ECOLOGICAL RELATIONS BETWEEN ORGANISMS AND THEIR ENVIRONMENTS AT THE ECOSYSTEM AND COMMUNITY LEVELS OF ORGANIZATION." TOPICS INCLUDE PRIMARY PRODUCTION AND DECOMPOSITION, MIGRATION AND DISPERSAL ACROSS LANDSCAPES, AND FOOD WEBS. BLACKWELL PUBLISHERS, OXFORD UK.
- BERG, B. AND H. STAAF (1980). "DECOMPOSITION RATE AND CHEMICAL CHANGES OF SCOTS PINE NEEDLE LITTER." *ECOLOGY BULLETIN* 32: 373-390.
- BERG, B. (1984). "DECOMPOSITION OF ROOT LITTER AND SOME FACTORS REGULATING THE PROCESS. LONG-TERM ROOT LITTER DECOMPOSITION IN A SCOTS PINE FOREST." *SOIL BIOLOGY BIOCHEMISTRY* 16: 609-617.
- BERG, B. AND G. EKBOHM (1991). "LITTER MASS-LOSS RATES AND DECOMPOSITION PATTERNS IN SOME NEEDLE AND LEAF LITTER TYPES: LONG-TERM DECOMPOSITION IN A SCOTS PINE FOREST." VII. *CANADIAN JOURNAL OF BOTANY* 69: 1449-1456.
- BERG, B. AND C. A. McCLAUGHERTY (2003). "PLANT LITTER, DECOMPOSITION, HUMUS FORMATION, CARBON SEQUESTRATION." SPRINGER, BERLIN.
- BERNIER, P. Y., G. ROBITAILLE, ET AL. (2005). "ESTIMATING THE MASS DENSITY OF FINE ROOTS OF TREES FOR MINIRHIZOTRON-BASED ESTIMATES OF PRODUCTIVITY." *CANADIAN JOURNAL FOREST RESEARCH* 35: 1708-1713.
- BERNTSON, G. M. AND F. A. BAZZAZ (1998). "REGENERATING TEMPERATE FOREST MESOCOSMS IN ELEVATED CO₂: BELOWGROUND GROWTH AND NITROGEN CYCLING." *OECOLOGIA* 113: 115-125.

- BLOOM, A. J., F. S III CHAPIN, AND H. A. MOONEY (1985). "RESOURCE LIMITATION IN PLANTS; AN ECONOMIC ANALOGY." ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS 16: 363-392.
- BLOOMFIELD, J., K. A. VOGT, ET AL. (1993). "DECAY-RATE AND SUBSTRATE QUALITY OF FINE ROOTS AND FOLIAGE OF 2 TROPICAL TREE SPECIES IN THE LUQUILLO-EXPERIMENTAL-FOREST, PUERTO-RICO." PLANT AND SOIL 150: 233-245.
- BOLSTAD, P. V., K. DAVIS, ET AL. (2004). "COMPONENT AND WHOLE SYSTEM RESPIRATION FLUXES IN NORTHERN DECIDUOUS FORESTS." TREE PHYSIOLOGY 24: 493-504.
- BONAL, D., A. BOSC, ET AL. (2008). "SEVERE DRY PERIODS ARE ASSOCIATED WITH HIGHER NET ECOSYSTEM CARBON STORAGE IN THE NEOTROPICAL RAINFOREST OF FRENCH GUIANA." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 14: 1-17.
- BOND-LAMBERTY, B., C. WANG, ET AL. (2004). "A GLOBAL RELATIONSHIP BETWEEN THE HETEROTROPHIC AND AUTOTROPHIC COMPONENTS OF SOIL RESPIRATION?" GLOBAL CHANGE BIOLOGY 10: 1756-1766.
- BORKEN, W., K. SAVAGE, ET AL. (2006). "EFFECTS OF EXPERIMENTAL DROUGHT ON SOIL RESPIRATION AND RADIOCARBON EFFLUX FROM A TEMPERATE FOREST SOIL." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 12: 177-193.
- BOULET, R., E. FRITSCH AND F-X. HUMBEL (1979). "LES SOLS DES TERRES HAUTES ET DE LA PLAINE COTIERE ANCIENNE EN GUYANE FRANÇAISE SEPTENTRIONALE. ORGANISATION EN SYSTEMES ET DYNAMIQUE ACTUELLE DE L'EAU." RAPPORT N° P 122. ORSTOM, CAYENNE. 170 PAGES.
- BOWDEN, R. D., K. J. NADELHOFFER, ET AL. (1993). "CONTRIBUTIONS OF ABOVEGROUND LITTER, BELOWGROUND LITTER, AND ROOT RESPIRATION TO TOTAL SOIL RESPIRATION IN A TEMPERATURE MIXED HARDWOOD FOREST." CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH-REVUE CANADIENNE DE LA RECHERCHE FORESTIERE 23: 1402-1407.
- BOYE, M. (1976). GEOMORPHOLOGIE. "IN: ATLAS DES DEPARTEMENTS FRANÇAIS D'OUTRE-MER - IV. LA GUYANE." CENTRE D'ETUDES DE GEOGRAPHIE TROPICALE CNRS/ORSTOM, 36 PLANCHES + NOTICES.
- BRECHET, L. (2005). "LA RESPIRATION DU SOL AU SEIN D'UNE PLANTATION TROPICALE ET LES FACTEURS BIOTIQUES QUI L'INFLUENCENT". DIPLOME D'ETUDES APPROFONDIES DE BIOLOGIE FORESTIERE. UNIVERSITE HENRI POINCARÉ NANCY I.
- BRECHET, L., S. PONTON, ET AL. (2009). "DO TREE SPECIES CHARACTERISTICS INFLUENCE SOIL RESPIRATION IN TROPICAL FORESTS? A TEST BASED ON 16 TREE SPECIES PLANTED IN MONOSPECIFIC PLOTS." PLANT AND SOIL 319: 235-246.
- BROOKES, P. C., A. LANDMAN, ET AL. (1985). "CHLOROFORM FUMIGATION AND THE RELEASE OF SOIL NITROGEN-A RAPID DIRECT EXTRACTION METHOD TO MEASURE MICROBIAL BIOMASS NITROGEN IN SOIL." SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY 17: 837-842.
- BROWN, S., L. R. IVERSON, ET AL. (1993). "GEOGRAPHICAL DISTRIBUTIONS OF CARBON IN BIOMASS AND SOILS OF TROPICAL ASIAN FORESTS." GEOCARTO INTERNATIONAL 8: 45-59.
- BROWN, S. (1996). "ROLE ACTUEL ET FUTUR DES FORET DANS LE DEBAT SUR LE CHANGEMENT CLIMATIQUE MONDIAL." UNASYLVA 185: 3-10.
- BRUUN, S., B. T. CHRISTENSEN, ET AL. (2007). "MODELING VERTICAL MOVEMENT OF ORGANIC MATTER IN A SOIL INCUBATED FOR 41 YEARS WITH C-14 LABELED STRAW." SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY 39: 368-371.
- BUCHMANN, N., J. M. GUEHL, ET AL. (1997). "INTERSEASONAL COMPARISON OF CO₂ CONCENTRATIONS, ISOTOPIC COMPOSITION, AND CARBON DYNAMICS IN AN AMAZONIAN RAINFOREST (FRENCH GUIANA)." OECOLOGIA 110: 120-131.
- BURKE, M. K. AND D. J. RAYNAL (1994). "FINE ROOT GROWTH PHENOLOGY, PRODUCTION, AND TURNOVER IN A NORTHERN HARDWOOD FOREST ECOSYSTEM." PLANT AND SOIL 162: 135-146.
- BURTON, D. AND E. BEAUCHAMPS (1994). "PROFILE NITROUS OXIDE AND CARBON DIOXIDE CONCENTRATIONS IN A SOIL SUBJECT

- TO FREEZING." SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL 58: p. 115-122.
- CANADELL, J., R. B. JACKSON, ET AL. (1996). "MAXIMUM ROOTING DEPTH OF VEGETATION TYPES AT THE GLOBAL SCALE." OECOLOGIA 108: 583-595.
- CAIRNS, M. A., S. BROWN, ET AL. (1997). "ROOT BIOMASS ALLOCATION IN THE WORLD'S UPLAND FOREST." OECOLOGIA 111: 1-11.
- CAVELIER, J., S. J. WRIGHT, ET AL. (1999). "EFFECTS OF IRRIGATION ON LITTERFALL, FINE ROOT BIOMASS AND PRODUCTION IN A SEMIDECIDUOUS LOWLAND FOREST IN PANAMA." PLANT AND SOIL 211: 207-213.
- CHAMBERS J. Q., E. S. TRIBUZY, ET AL. (2004). "RESPIRATION FROM A TROPICAL FOREST ECOSYSTEM: PARTITIONING OF SOURCES AND LOW CARBON USE EFFICIENCY." ECOLOGICAL APPLICATIONS 14: 72-88.
- CHAPIN III, F. S., E. S. ZAVALA, ET AL. (2000). "CONSEQUENCES OF CHANGING BIODIVERSITY." NATURE 405: 234-242.
- CHAPIN III, F. S., P. A. MATSON AND H. A. MOONEY (2002). "PRINCIPLES OF TERRESTRIAL ECOSYSTEM ECOLOGY." SPRINGER-VERLAG, NEW YORK.
- CHAUVEL A., Y. LUCAS AND R. BOULET (1987). "ON THE GENESIS OF THE SOIL MANTLE OF THE REGION OF MANAUS, CENTRAL AMAZONIA, BRAZIL." EXPERIENTIA 43: 234-240.
- CHAVE, J., B. RIERA AND M. A. DUBOIS (2001). "ESTIMATION OF BIOMASS IN A NEOTROPICAL FOREST OF FRENCH GUIANA: SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY." JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY 17: 79-96.
- CHOUBERT, B. (1974). "LE PRECAMBRIEN DES GUYANES." BRGM: 213 PAGES.
- CLARK, D. A., S. BROWN, ET AL. (2001). "MEASURING NET PRIMARY PRODUCTION IN FORESTS: CONCEPTS AND FIELD METHODS." ECOLOGICAL APPLICATIONS 11: 356-370.
- COLEMAN, D. C., D. A. CROSSLEY, JR., AND P. F. HENDRIX. (2004). "FUNDAMENTALS OF SOIL ECOLOGY." ELSEVIER ACADEMIC PRESS, BURLINGTON, MASSACHUSETTS.
- COLEMAN K. AND D. S. JENKINSON (2005). "ROTHC-26.3. A MODEL FOR THE TURNOVER OF CARBON IN SOIL." MODEL DESCRIPTION AND WINDOWS USERS GUIDE, IACR-ROTHAMSTED, HARPENDEN PP. 45.
- COMAS, L. H., D. M. EISSENSTAT AND A. N. LAKSO (2000). "ASSESSING ROOT DEATH AND ROOT SYSTEM DYNAMICS IN A STUDY OF GRAPE CANOPY PRUNING." NEW PHYTOLOGIST 147: 171-178.
- COMAS, L. H., T. J. BOUMA, ET AL. (2002). "LINKING ROOT TRAITS TO POTENTIAL GROWTH RATE IN SIX TEMPERATE TREE SPECIES." OECOLOGIA 132: 34-43.
- CONSTANTINIDES, M. AND J. H. FOWNES (1994). "NITROGEN MINERALIZATION OF LEAF AND LITTER OF TROPICAL PLANTS: RELATIONSHIP TO NITROGEN, LIGNIN AND SOLUBLE POLY-PHENOL CONCENTRATIONS." SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY 26: 49-55.
- COTE, B., W. H. HENDERSHOT, ET AL. (1998). "THE PHENOLOGY OF FINE ROOT GROWTH IN A MAPLE DOMINATED ECOSYSTEM: RELATIONSHIPS WITH SOME SOIL PROPERTIES." PLANT AND SOIL 201: 59-69.
- COUTEAUX, M. M., P. BOTTNER, ET AL. (1995). "LITTER DECOMPOSITION, CLIMATE AND LITTER QUALITY." TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION 10: 63-66.
- CRICK, J. C. AND J. P. GRIME (1987). "MORPHOLOGICAL PLASTICITY AND MINERAL NUTRIENT CAPTURE IN TWO HERBACEOUS SPECIES OF CONTRASTED ECOLOGY." NEW PHYTOLOGIST, 107: 403-414.
- CUENCA, G. (1981). "PAPEL DE LAS RAICES MICORRICICAS DEL CAFE (COFFEA ARABICA) EN LA DESCOMPOSICION DE LA HOJARASCA." TESIS M. SC. IN STITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS. CARACAS.

- CUENCA, G., J. L. ARANGUREN AND R. HERRERA (1983). "ROOT GROWTH AND LITTER DECOMPOSITION IN A COFFEE PLANTATION UNDER SHADE TREES." *PLANT AND SOIL* 71: 447-486.
- CUEVAS, E. AND E. MEDINA (1986). "NUTRIENT DYNAMICS IN AMAZONIAN FOREST ECOSYSTEMS. I. NUTRIENT FLUX IN FINE LITTER FALL AND EFFICIENCY OF NUTRIENT UTILIZATION." *OECOLOGIA* 68: 466-472.
- CUEVAS, E. AND E. MEDINA (1988). "NUTRIENT DYNAMICS WITHIN AMAZONIAN FORESTS. II. FINE ROOT-GROWTH, NUTRIENT AVAILABILITY AND LEAF LITTER DECOMPOSITION." *OECOLOGIA* 76: 222-235.
- CUEVAS, E., S. BROWN AND A. E. LUGO (1991). "ABOVE- AND BELOWGROUND ORGANIC MATTER STORAGE AND PRODUCTION IN A TROPICAL PINE PLANTATION AND A PAIRED BROADLEAF SECONDARY FOREST." *PLANT AND SOIL* 135: 257-268.
- CUSACK, D., W. W. CHOU, ET AL. (2009). "CONTROLS ON LONG-TERM ROOT AND LEAF LITTER DECOMPOSITION IN NEOTROPICAL FORESTS." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 15: 1339-1355.
- DAMESIN, C., E. CESCHIA, ET AL. (2002). "STEM AND BRANCH RESPIRATION OF BEECH: FROM TREE MEASUREMENTS TO ESTIMATIONS AT THE STAND LEVEL." *NEW PHYTOLOGIST* 153: 159-172.
- DAVIDSON, E. A., E. BELK, ET AL. (1998). "SOIL WATER CONTENT AND TEMPERATURE AS INDEPENDENT OR CONFOUNDED FACTORS CONTROLLING SOIL RESPIRATION IN A TEMPERATE MIXED HARDWOOD FOREST." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 4.
- DAVIDSON, E. A., L. V. VERCHOT, ET AL. (2000). "EFFECTS OF SOIL WATER CONTENT ON SOIL RESPIRATION IN FORESTS AND CATTLE PASTURES OF EASTERN AMAZONIA." *BIOGEOCHEMISTRY* 48: 53-69.
- DAVIDSON, E. A., K. SAVAGE, ET AL. (2002). "BELOWGROUND CARBON ALLOCATION IN FORESTS ESTIMATED FROM LITTERFALL AND IRGA-BASED SOIL RESPIRATION MEASUREMENTS." *AGRICULTURAL AND FOREST METEOROLOGY* 113: 39-51.
- DAWS, M. I., C. E. MULLINS, ET AL. (2002). "TOPOGRAPHIC POSITION AFFECTS THE WATER REGIME IN A SEMIDECIDUOUS TROPICAL FOREST IN PANAMÁ." *PLANT AND SOIL* 238: 79-89.
- DEANS, J. D., C. J. MORAN, ET AL. (1996). "BIOMASS RELATIONSHIPS FOR TREE SPECIES IN REGENERATING SEMI-DECIDUOUS TROPICAL MOIST FOREST IN CAMEROON." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 88: 215-225.
- DE LUCIA E. H., J. G. HAMILTON, ET AL. (1999). "NET PRIMARY PRODUCTION OF A FOREST ECOSYSTEM WITH EXPERIMENTAL CO₂ ENRICHMENT." *SCIENCE* 284: 1177-1179.
- DE RUIJTER, F. J., B. W. VEEN, AND M. VAN OIJEN (1996). "A COMPARISON OF SOIL CORE SAMPLING AND MINIRHIZOTRONS TO QUANTIFY ROOT DEVELOPMENT OF FIELD-GROWN POTATOES." *PLANT AND SOIL* 182: 301-312.
- DELITTI, W. B. C., J. G. PAUSAS AND D. M. BURGER (2001). "BELOWGROUND BIOMASS SEASONAL VARIATION IN TWO NEOTROPICAL SAVANNAHS (BRAZILIAN CERRADOS) WITH DIFFERENT FIRE HISTORIES." *ANNALES DES SCIENCES FORESTIERES* 58: 713-721.
- DIXON, R. K., S. BROWN, ET AL. (1994). "CARBON POOLS AND FLUX OF GLOBAL FOREST ECOSYSTEMS." *SCIENCE* 263: 185-190.
- DORMAAR J. F. AND W. D. WILLMS (1993). "DECOMPOSITION OF BLUE GRAMA AND ROUGH FESCUE ROOTS IN PRAIRIE SOILS." *JOURNAL OF RANGE MANAGEMENT* 46: 207-213.
- DUFRENE, E., H. DAVI, ET AL. (2005). "MODELLING CARBON AND WATER CYCLES IN A BEECH FOREST PART I: MODEL DESCRIPTION AND UNCERTAINTY ANALYSIS ON MODELLED NEE." *ECOLOGICAL MODELLING* 185: 407-436.
- DUMAS, J. B. A. (1831). "PROCÉDÉS DE L'ANALYSE ORGANIQUE." *ANNALES DE CHIMIE ET DE PHYSIQUE* 2: 198-213.
- EISSENSTAT, D. M. (1992). "COSTS AND BENEFITS OF CONSTRUCTING ROOTS OF SMALL DIAMETER." *JOURNAL OF PLANT NUTRITION* 15: 763-782.
- EISSENSTAT, D. M. AND R. D. YANAI (1997). "THE ECOLOGY OF ROOT LIFESPAN." *ADVANCED ECOLOGICAL RESEARCH* 27: 2-60.

- EISSENSTAT, D. M., C. E. WELLS, ET AL. (2000). "BUILDING ROOTS IN A CHANGING ENVIRONMENT: IMPLICATIONS FOR ROOT LONGEVITY." *NEW PHYTOLOGIST* 147: 33-42.
- EPRON, D., L. FARQUE, ET AL. (1999). "SOIL CO₂ EFFLUX IN A BEECH FOREST: THE CONTRIBUTION OF ROOT RESPIRATION." *ANNALS FOREST SCIENCES* 56: 289-295.
- EPRON, D., V. LE DANTEC, ET AL. (2001). "SEASONAL DYNAMICS OF SOIL CARBON DIOXIDE EFFLUX AND SIMULATED RHIZOSPHERE RESPIRATION IN A BEECH FOREST." *TREE PHYSIOLOGY* 21: 145-152.
- EPRON, D., A. BOSC, ET AL. (2006). "SPATIAL VARIATION OF SOIL RESPIRATION ACROSS A TOPOGRAPHIC GRADIENT IN A TROPICAL RAIN FOREST IN FRENCH GUIANA." *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY* 22: 565-574.
- ESPELETA, J. F. AND L. A. DONOVAN (2002). "FINE ROOT DEMOGRAPHY AND MORPHOLOGY IN RESPONSE TO SOIL RESOURCES AVAILABILITY AMONG XERIC AND MESIC SANDHILL TREE SPECIES." *FUNCTIONAL ECOLOGY* 16: 113-121.
- EUSKIRCHEN, E. S., K. S.PREGITZER AND J. CHEN (2006). "CARBON FLUXES IN A YOUNG, NATURALLY REGENERATING JACK PINE ECOSYSTEM." *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH* 111, D01101, DOI: 10.1029/2005JD005793.
- EWEL, K. C., W. P. CROPPER, ET AL. (1987). "SOIL CO₂ EVOLUTION IN FLORIDA SLASH PINE PLANTATIONS. 2. IMPORTANCE OF ROOT RESPIRATION." *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH-REVUE CANADIENNE DE LA RECHERCHE FORESTIERE* 17: 330-333.
- FAHEY, T. J., J. W. HUGHES, ET AL. (1988). "ROOT DECOMPOSITION AND NUTRIENT FLUX FOLLOWING WHOLE-TREE HARVEST OF NORTHERN HARDWOOD FOREST." *FOREST SCIENCE* 34: 744-768.
- FAHEY, T. J. AND J. W. HUGHES (1994). "FINE ROOT DYNAMICS IN A NORTHERN HARDWOOD FOREST ECOSYSTEM, HUNNARD BROOK EXPERIMENTAL FOREST, N H." *JOURNAL OF ECOLOGY* 82: 533-548.
- FANG, C., J. B. MONCRIEFF, ET AL. (1998). "SOIL CO₂ EFFLUX AND ITS SPATIAL VARIATION IN A FLORIDA SLASH PINE PLANTATION." *PLANT AND SOIL* 205: 135-146.
- FAO, (1995). "EVALUATION DES RESSOURCES FORESTIERES 1990 - SYNTHESE GLOBALE." *ETUDE FAO, FORETS N°124, ROME.*
- FAO, ISRIC ET AISS (1999). "BASE DE REFERENCE MONDIALE POUR LES RESSOURCES EN SOLS." *D'APRES LE RAPPORT SUR LES RESSOURCES EN SOLS DU MONDE* 84.
- FEARNSIDE, P. M. (2000). "GLOBAL WARMING AND TROPICAL LAND-USE CHANGE: GREENHOUSE GAS EMISSIONS FROM BIOMASS BURNING, DECOMPOSITION AND SOILS IN FOREST CONVERSION, SHIFTING CULTIVATION AND SECONDARY VEGETATION." *CLIMATIC CHANGE* 46: 115-158.
- FERRY, B., V. FREYCON AND D. PAGET (2003). "GENESE ET FONCTIONNEMENT HYDRIQUE DES SOLS SUR SOCLE CRISTALLIN EN GUYANE." *REVUE FORESTIERE FRANÇAISE (NUMERO SPECIAL):* 37-59.
- FINZI, A. C., A. S. ALLEN, ET AL. (2001). "FOREST LITTER PRODUCTION CHEMISTRY AND DECOMPOSITION FOLLOWING TWO YEARS OF FREE-AIR CO₂ ENRICHMENT." *ECOLOGY* 82: 470-484.
- FLOWER-ELLIS J. G. K. AND H. PERSSON (1980). "INVESTIGATION OF STRUCTURAL PROPERTIES AND DYNAMICS OF SCOTS PINE STANDS." *ECOLOGY BULLETIN* 32: 125-138.
- FOGEL, R. (1991). "ROOT SYSTEM DEMOGRAPHY AND PRODUCTION IN FOREST ECOSYSTEMS." IN *PLANT ROOT GROWTH: AN ECOLOGICAL PERSPECTIVE.* (ED. D ATKINSON) SPECIAL PUBLICATION No 10 OF THE BRITISH ECOLOGICAL SOCIETY.
- FONTAINE, S., A. MARIOTTI, ET AL. (2003). "THE PRIMING EFFECT OF ORGANIC MATTER: A QUESTION OF MICROBIAL COMPETITION?" *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 35: 837-843.
- FONTAINE, S. AND S. BAROT (2005). "SIZE AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF MICROBE POPULATIONS CONTROL PLANT PERSISTENCE

- AND LONG-TERM SOIL CARBON ACCUMULATION." *ECOLOGY LETTERS* 8: 1075-1087.
- FORD E. D. AND J. D. DEANS (1977). "GROWTH OF A SITKA SPRUCE PLANTATION: SPATIAL DISTRIBUTION AND SEASONAL FLUCTUATIONS OF LENGTHS, WEIGHTS AND CARBOHYDRATE CONCENTRATIONS OF FINE ROOTS." *PLANT AND SOIL* 47: 463-485.
- FRANKO, U., B. OELSCHLAGEL, ET AL. (1995). "SIMULATING OF TEMPERATURE, WATER AND NITROGEN DYNAMICS USING THE MODEL CANDY." *ECOLOGICAL MODELLING* 81: 213-222.
- FRANKO, U., G. J. CROCKER, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS IN SOIL ORGANIC CARBON IN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE CANDY MODEL." *GEODERMA* 81: 109-120.
- FREYCON, V., D. SABATIER, ET AL. (2003). "INFLUENCE DU SOL SUR LA VEGETATION ARBORESCENTE EN FORET GUYANAISE : ETAT DES CONNAISSANCES." *REVUE FORESTIERE FRANÇAISE (NUMERO SPECIAL)*: 60-73.
- FUJISAKA, S., G. ESCOBAR AND E. VENEKLAAS (1998). "PLANT COMMUNITY DIVERSITY RELATIVE TO HUMAN LAND USES IN AMAZONIAN FOREST COLONY." *BIODIVERSITY AND CONSERVATION* 7: 41-57.
- FUKUZAWA, K., H. SHIBATA, ET AL. (2007). "VERTICAL DISTRIBUTION AND SEASONAL PATTERN OF FINE-ROOT DYNAMICS IN A COOL-TEMPERATE FOREST IN NORTHERN JAPAN: IMPLICATION OF THE UNDERSTORY VEGETATION, SASA DWARF BAMBOO." *ECOLOGICAL RESEARCH* 22: 435-495.
- GIEC (2007). "RESUME A L'INTENTION DES DECIDEURS: CONTRIBUTION AU QUATRIEME RAPPORT D'ÉVALUATION DU GROUPE D'EXPERTS INTERGOUVERNEMENTAL SUR L'ÉVOLUTION DU CLIMAT." *BILAN DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES: RAPPORT DE SYNTHÈSE* PP. 37.
- GIGNOUX, J., J. HOUSE, ET AL. (2001). "DESIGN AND TEST OF A GENERIC COHORT MODEL OF SOIL ORGANIC MATTER DECOMPOSITION: THE SOMKO MODEL." *GLOBAL ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY* 10: 639-660.
- GIJSMAN, A. J., H. F. ALARCON, ET AL. (1997). "ROOT DECOMPOSITION IN TROPICAL GRASSES AND LEGUMES, AS AFFECTED BY SOIL TEXTURE AND SEASON." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 29: 1443-1450.
- GIJSMAN, A. J., G. HOOGENBOOM, ET AL. (2002). "MODIFYING DSSAT CROP MODELS FOR LOW-INPUT AGRICULTURAL SYSTEMS USING A SOIL ORGANIC MATTER-RESIDUE MODULE FROM CENTURY." *AGRONOMY JOURNAL* 94: 462-474.
- GILL, R. A. AND R. B. JACKSON (2000). "GLOBAL PATTERNS OF ROOT TURNOVER FOR TERRESTRIAL ECOSYSTEMS." *NEW PHYTOLOGIST* 147: 13-31.
- GORDON, W. S. AND R. B. JACKSON (2000). "NUTRIENT CONCENTRATIONS IN FINE ROOTS." *ECOLOGY* 81: 275-280.
- GOURLET-FLEURY, S. AND F. HOULLIER (2000). "MODELLING DIAMETER INCREMENT IN A LOWLAND EVERGREEN RAIN FOREST IN FRENCH GUIANA." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 131: 269-289.
- GOURLET-FLEURY, S., B. FERRY, ET AL. (2004). "PARACOU EXPERIMENTAL PLOTS: KEY FEATURES." IN GOURLET-FLEURY, S., GUEHL, J.-M., ET LAROUSSINIE, O. (EDS), *ECOLOGY AND MANAGEMENT OF A NEOTROPICAL RAINFOREST. LESSONS DRAWN FROM PARACOU, A LONG-TERM EXPERIMENTAL RESEARCH SITE IN FRENCH GUIANA*. ELSEVIER, PARIS: 3-60.
- GOWER, S. T., S. PONGRACIC AND J. J. LANDSBERG (1996). "A GLOBAL TREND IN BELOWGROUND CARBON ALLOCATION - CAN WE USE THE RELATIONSHIP AT SMALLER SCALES?" *ECOLOGY* 77: 1750-1755.
- GRANIER, A., E. CESCHIA, ET AL. (2000). "THE CARBON BALANCE OF A YOUNG BEECH FOREST." *FUNCTIONAL ECOLOGY* 14: 312-325.
- GREEN, I. J., L. A. DAWSON, ET AL. (2005). "FINE ROOT DYNAMICS IN A TROPICAL RAIN FOREST IS INFLUENCED BY RAINFALL." *PLANT AND SOIL* 276: 23-32.

- GRIMALDI, M. AND R. BOULET (1989). "RELATION ENTRE L'ESPACE PORAL ET LE FONCTIONNEMENT HYDRODYNAMIQUE D'UNE COUVERTURE PEDOLOGIQUE SUR SOCLE DE GUYANE FRANÇAISE." CAHIERS DE L'ORSTOM, SERIE PEDOLOGIE 25: 263-275.
- GRIMALDI, C. AND G. PEDRO (1996). "IMPORTANCE DE L'HYDROLYSE ACIDE DANS LES SYSTEMES PEDOLOGIQUES DES REGIONS TROPICALES HUMIDES." COMPTES RENDUS DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE PARIS 323: 483-492.
- GUEHL, J.-M. (1984). "DYNAMIQUE DE L'EAU DANS LE SOL EN FORET TROPICALE HUMIDE GUYANAISE. INFLUENCE DE LA COUVERTURE PEDOLOGIQUE." ANNALES DES SCIENCES FORESTIERES 41: 195-236.
- GUEHL, J. M., A. M. DOMENACH, ET AL. (1998). "FUNCTIONAL DIVERSITY IN AN AMAZONIAN RAINFOREST OF FRENCH GUYANA: A DUAL ISOTOPE APPROACH (DELTA N-15 AND DELTA C-13)." OECOLOGIA 116: 316-330.
- GUILLAUME, J. (1992). "CARTOGRAPHIE DU SOL SOUS FORET NATURELLE EN GUYANE FRANÇAISE. INFLUENCE DES CARACTERES PEDOLOGIQUES SUR LA STRUCTURE DE LA FORET : ETUDE PRELIMINAIRE." MEMOIRE DE FIN D'ETUDES, ENSAR. RENNES: 47 PAGES.
- HANSON, P. J., S. D. WULLSCHLEGER, ET AL. (1993). "SEASONAL AND TOPOGRAPHIC PATTERNS OF FOREST FLOOR CO₂ EFFLUX FROM AN UPLAND OAK FOREST." TREE PHYSIOLOGY 13: 1-15.
- HANSON, P. J., N. T. EDWARDS, ET AL. (2000). "SEPARATING ROOT AND SOIL MICROBIAL CONTRIBUTIONS TO SOIL RESPIRATION: A REVIEW OF METHODS AND OBSERVATIONS." BIOGEOCHEMISTRY 48: 115-146.
- HARRIS, W. F., R. S. KINERSON ET AL. (1977). "COMPARISON OF BELOWGROUND BIOMASS OF NATURAL DECIDUOUS FOREST AND LOBLOLLY PINE PLANTATIONS." PEDOBIOLOGIA 17: 369-381.
- HASHIMOTO, S., N. TANAKA, ET AL. (2004). "SOIL RESPIRATION AND SOIL CO₂ CONCENTRATION IN A TROPICAL FOREST, THAILAND." JOURNAL OF FOREST RESEARCH 9: 75-79.
- HASHIMOTO, S., N. TANAKA, ET AL. (2007). "SEASONALITY OF VERTICALLY PARTITIONED SOIL CO₂ PRODUCTION IN TEMPERATE AND TROPICAL FOREST." JOURNAL OF FOREST RESEARCH 12: 209-221.
- HÄTTENSWILER, S., S. BUHLER AND C. KÖRNER (1999). "QUALITY, DECOMPOSITION AND ISOPOD CONSUMPTION OF TREE LITTER PRODUCED UNDER ELEVATED CO₂." OIKOS 85: 271-281.
- HÄTTENSWILER, S., B. AESCHLIMANN, ET AL. (2008). "HIGH VARIATION IN FOLIAGE AND LEAF LITTER CHEMISTRY AMONG 45 TREE SPECIES OF A NEOTROPICAL RAINFOREST COMMUNITY." NEW PHYTOLOGIST 179: 165-175.
- HENDRICK, R. L. AND K. S. PREGITZER (1993). "THE DYNAMICS OF FINE ROOT LENGTH, BIOMASS, AND NITROGEN CONTENT IN TWO NORTHERN HARDWOOD ECOSYSTEMS." CANADIAN JOURNAL FOREST RESEARCH 23: 2507-2520.
- HENDRICK, R. L. AND K. S. PREGITZER (1996). "TEMPORAL AND DEPTH RELATED PATTERNS OF THE FINE ROOT DYNAMICS IN NORTHERN HARDWOOD FORESTS." JOURNAL OF ECOLOGY 84: 167-176.
- HENDRICKS, J. J., K. J. NADELHOFFER AND J. D. ABER. (1993). "ASSESSING THE ROLE OF FINE ROOTS IN CARBON AND NITROGEN CYCLING." TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION 8: 174-178.
- HERRERA, R., C. F. JORDAN, ET AL. (1978). "AMAZON ECOSYSTEMS. THEIR STRUCTURE AND FUNCTIONING WITH PARTICULAR EMPHASIS ON NUTRIENTS." INTERCIENCIA 3: 223-232.
- HERTEL, D., C. LEUSCHNER AND D. HOLSCHER (2003). "SIZE AND STRUCTURE OF FINE ROOT SYSTEMS IN OLD-GROWTH AND SECONDARY TROPICAL MONTANE FORESTS (COSTA RICA)." BIOTROPICA 35: 143-153.
- HIBBARD, K. A., B. E. LAW, ET AL. (2005). "AN ANALYSIS OF SOIL RESPIRATION ACROSS NORTHERN HEMISPHERE TEMPERATE ECOSYSTEMS." BIOGEOCHEMISTRY 73: 29- 70.

- HIROBE, M., J. SABANG, B. K. BHATTA AND H. TAKEDA (2004). "LEAF-LITTER DECOMPOSITION OF 15 TREE SPECIES IN A LOWLAND TROPICAL RAIN FOREST IN SARAWAK: DECOMPOSITION RATES AND INITIAL LITTER CHEMISTRY." *JOURNAL OF FOREST RESEARCH* 9: 341-346.
- HOBBIE, S. E. (1996) "TEMPERATURE AND PLANT SPECIES CONTROL OVER LITTER DECOMPOSITION IN ALASKAN TUNDRA." *ECOLOGICAL MONOGRAPHS* 66: 503-522.
- HOUGHTON, R. A. (1999). "THE ANNUAL NET FLUX OF CARBON OF THE ATMOSPHERE FROM CHANGES IN LAND USE, 1850-1990." *TELLUS SERIES B – CHEMICAL AND PHYSICAL METEOROLOGY* 51: 298-313.
- HUEBER, R., P. MAURANGES (1984). "NOTE SUR LES ESSAIS MIS EN PLACE EN 1983 ET 1984." *STATION DE PARACOU ET DE COMBI* 1-7.
- HUMBEL, F.-X. (1978). "CARACTERISATION PAR DES MESURES PHYSIQUES, HYDRIQUES ET D'ENRACINEMENT, DE SOLS DE GUYANE FRANÇAISE A DYNAMIQUE DE L'EAU SUPERFICIELLE." *SCIENCES DU SOL, BULLETIN DE L'ASSOCIATION FRANÇAISE POUR L'ETUDE DU SOL* 2: 83-94.
- ISE, T. AND P. MOORCROFT (2006). "THE GLOBAL-SCALE TEMPERATURE AND MOISTURE DEPENDENCIES OF SOIL ORGANIC CARBON DECOMPOSITION: AN ANALYSIS USING A MECHANISTIC DECOMPOSITION MODEL." *BIOGEOCHEMISTRY* 80: 217-231.
- ISHIZUKA, S., A. ISWANDI, ET AL. (2005). "SPATIAL PATTERNS OF GREENHOUSE GAS EMISSION IN A TROPICAL RAINFOREST IN INDONESIA." *NUTRIENT CYCLING IN AGROECOSYSTEMS* 71: 55-62.
- JACKSON, R. B., MANWARING, J. H. AND M. M. CALDWELL (1990). "RAPID PHYSIOLOGICAL ADJUSTMENT OF ROOTS TO LOCALIZED SOIL ENRICHMENT." *NATURE* 344: 58-60.
- JACKSON, R. B., J. CANADELL, ET AL. (1996). "A GLOBAL ANALYSIS OF ROOT DISTRIBUTIONS FOR TERRESTRIAL BIOMES." *OECOLOGIA* 108: 389-411.
- JACKSON, R. B., H. A. MOONEY, ET AL. (1997). "A GLOBAL BUDGET FOR FINE ROOT BIOMASS, SURFACE AREA, AND NUTRIENT CONTENTS." *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA* 94: 7362-7366.
- JACKSON, R. B., M. J. LECHOWICZ, ET AL. (2001). "PHENOLOGY, GROWTH, AND ALLOCATION IN GLOBAL TERRESTRIAL PRODUCTIVITY." *TERRESTRIAL GLOBAL PRODUCTIVITY* (EDS J. ROY, B. SAUGIER AND H. A. MOONEY), PP. 61-82. ACADEMIC PRESS, SAN DIEGO.
- JANDL, R., M. LINDNER, ET AL. (2007). "HOW STRONGLY CAN FOREST MANAGEMENT INFLUENCE SOIL CARBON SEQUESTRATION?" *GEODERMA* 137: 253-268.
- JANSSENS, I. A., D. A. SAMPSON, ET AL. (2002). "THE CARBON COST OF FINE ROOT TURNOVER IN A SCOTS PINE FOREST." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 168: 231-240.
- JASSAL, R. S., T. A. BLACK, ET AL. (2004). "A MODEL OF THE PRODUCTION AND TRANSPORT OF CO₂ IN SOIL: PREDICTING SOIL CO₂ CONCENTRATIONS AND CO₂ EFFLUX FROM A FOREST FLOOR." *AGRICULTURAL AND FOREST METEOROLOGY* 124: 219-236.
- JENKINSON, D. S. (1990). "THE TURNOVER OF ORGANIC CARBON AND NITROGEN IN SOIL." *PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON SERIES B-BIOLOGICAL SCIENCES* 329: 361-368.
- JENNY, H. (1941). "FACTORS OF SOIL FORMATION." MCGRAW-HILL, NEW-YORK.
- JIA, B. R., G. S. ZHOU, ET AL. (2006). "PARTITIONING ROOT AND MICROBIAL CONTRIBUTIONS TO SOIL RESPIRATION IN *LEYMUS CHINENSIS* POPULATIONS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 38: 653-660.
- JONES, R. H., R. J. MITCHELL, ET AL. (2003). "CONTROLS OF FINE ROOT DYNAMICS ACROSS A GRADIENT OF GAP SIZES IN A PINE

- WOODLAND." *OECOLOGIA* 134: 132-143.
- JORDAN, C. F. AND G. ESCALANTE (1980). "ROOT PRODUCTIVITY IN AN AMAZONIAN RAIN FOREST." *ECOLOGY* 61: 14-18.
- JORDAN, C. F. (1985). "NUTRIENT CYCLING IN TROPICAL FOREST ECOSYSTEMS." JOHN WILEY AND SONS LTD. CHICHESTER.
- JOSLIN, J. D. AND G. S. HENDERSON (1987). "ORGANIC MATTER AND NUTRIENTS ASSOCIATED WITH FINE ROOT TURNOVER IN A WHITE OAK STAND." *FOREST SCIENCE* 33: 330-346.
- JOSLIN, J. D., M. H. WOLFE AND P. J. HANSON (2000). "EFFECTS OF ALTERED WATER REGIMES ON FOREST ROOT SYSTEMS." *NEW PHYTOLOGIST* 147: 117-129.
- JOSLIN, J. D., M. H. WOLFE, ET AL. (2001). "FACTORS CONTROLLING THE TIMING OF ROOT ELONGATION INTENSITY IN A MATURE UPLAND OAK STAND." *PLANT AND SOIL* 228: 201-212.
- JOURDAN, C. AND H. REY (1997). "ARCHITECTURE AND DEVELOPMENT OF THE OIL-PALM (*Elaeis guineensis* Jacq.) ROOT SYSTEM." *PLANT AND SOIL* 189: 33-48.
- KHALIL, M. A. K., R. A. RASMUSSEN, ET AL. (1990). "THE INFLUENCE OF TERMITES ON ATMOSPHERIC TRACE GASES: CH₄, CO₂, CHCl₃, N₂O, CO, H₂, AND LIGHT HYDROCARBONS." *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH*, 95: 3619-3634.
- KAVANAGH, T. AND M. KELLMAN (1992). "SEASONAL PATTERN OF FINE ROOT PROLIFERATION IN A TROPICAL DRY FOREST." *BIOTROPICA* 24: 157-165.
- KELLY, R. H., W. J. PARTON, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS IN SOIL ORGANIC CARBON IN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE CENTURY MODEL." *GEODERMA* 81: 75-90.
- KEYES, M. R. AND C. C. GRIER (1981). "ABOVE AND BELOW GROUND ROOT PRODUCTION IN 40 YEAR OLD DOUGLAS FIR STANDS IN LOW AND HIGH PRODUCTIVITY SITES." *CANADIAN JOURNAL FOREST RESEARCH* 11: 599-605.
- KING, J. S., K. S. PREGITZER, ET AL. (2001). "CORRELATION OF FOLIAGE AND LITTER CHEMISTRY OF SUGAR MAPLE, *ACER SACCHARUM*, AS AFFECTED BY ELEVATED CO₂ AND VARYING N AVAILABILITY, AND EFFECTS ON DECOMPOSITION." *OIKOS* 94: 403-416.
- KING, J. S., T. J. ALBAUGH, ET AL. (2002). "SEASONAL DYNAMICS OF FINE ROOTS RELATIVE TO FOLIAGE AND STEM GROWTH IN LOBLOLLY PINE (*PINUS TAEDA* L.) AS AFFECTED BY WATER AND NUTRIENT AVAILABILITY." *NEW PHYTOLOGIST* 154: 389-398.
- KNORR, W., I. C. PRENTICE, ET AL. (2005). "LONG-TERM SENSITIVITY OF SOIL CARBON TURNOVER TO WARMING." *NATURE* 430: 298-301.
- KOSUGI, Y., T. MITANI, ET AL. (2007). "SPATIAL AND TEMPORAL VARIATION IN SOIL RESPIRATION IN A SOUTHEAST ASIAN TROPICAL RAINFOREST." *AGRICULTURAL AND FOREST METEOROLOGY* 147: 35-47.
- KUZYAKOV, Y., J. K. FRIEDEL, ET AL. (2000). "REVIEW OF MECHANISMS AND QUANTIFICATION OF PRIMING EFFECTS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 32: 1485-1498.
- LACLAU, J. P., F. TOUTAIN, ET AL. (2004). "THE FUNCTION OF THE SUPERFICIAL ROOT MAT IN THE BIOGEOCHEMICAL CYCLES OF NUTRIENTS IN CONGOLESE EUCALYPTUS PLANTATIONS." *ANNALS OF BOTANY* 93(3).
- LAL, R. (2005). "FOREST SOILS AND CARBON SEQUESTRATION." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 220: 242-258.
- LA SCALA, N., J. MARQUES, ET AL. (2000). "CARBON DIOXIDE EMISSION RELATED TO CHEMICAL PROPERTIES OF A TROPICAL BARE SOIL." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 32: 1469-1473.
- LAUDELLOT, H. AND J. MEYER (1954). "LES CYCLES D'ÉLÉMENTS MINÉRALES ET DE MATIÈRE ORGANIQUE EN FORÊT ÉQUATORIALE CONGOLAISE." *FIFTH INTERNATIONAL CONGRESS OF SOIL SCIENCE II*: 267-272.

- LAUENROTH, W. K. AND R. GILL (2003). "TURNOVER OF ROOT SYSTEMS." IN: DE KROON H., AND VISSER E.J.W. (EDS.), ROOT ECOLOGY, SPRINGER, BERLIN, HEIDELBERG, NEW YORK, 2003, PP. 61-89.
- LAURANCE, S. G. W., W. F. LAURANCE, ET AL. (2009). "LONG-TERM VARIATION IN AMAZON FOREST DYNAMICS." JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE 20: 323-333.
- LAVIGNE, M. B., R. BOUTIN, ET AL. (2003). "SOIL RESPIRATION RESPONSES TO TEMPERATURE ARE CONTROLLED MORE BY ROOTS THAN BY DECOMPOSITION IN BALSAM FIR ECOSYSTEMS." CANADIAN JOURNAL FOREST RESEARCH 33: 1744-1753.
- LAW, B. E., M. G. RYAN AND P. M. ANTHONI (1999). "SEASONAL AND ANNUAL RESPIRATION OF A PONDEROSA PINE ECOSYSTEM." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 5: 169-182.
- LE DANTEC, V. (2000). "MODELISATION DES ECHANGES CARBONES ET HYDRIQUES DANS UN ECOSYSTEME FORESTIER : UN MODELE COUPLE SOL-PLANTE." THESE DE DOCTEUR EN SCIENCES, UNIVERSITE PARIS SUD, ORSAY 140 PAGES + ANNEXES.
- LECOMPTE, F., H. OZIER-LAFONTAINE, ET AL. (2001). "THE RELATIONSHIPS BETWEEN STATIC AND DYNAMIC VARIABLES IN THE DESCRIPTION OF ROOT GROWTH. CONSEQUENCES FOR FIELD INTERPRETATION OF ROOTING VARIABILITY." PLANT AND SOIL 236: 19-31.
- LEE, M.-S., K. NAKANE, ET AL. (2003). "SEASONAL CHANGES IN THE CONTRIBUTION OF ROOT RESPIRATION TO TOTAL SOIL RESPIRATION IN A COOL-TEMPERATE DECIDUOUS FOREST." PLANT AND SOIL 255: 311-318.
- LE MAIRE, G. (2005). "DETERMINATION DU BILAN DE CARBONE DE LA FORET DE FONTAINEBLEAU : APPORT DE LA TELEDETECTION POUR LA SPATIALISATION DES PARAMETRES D'ENTREE." THESE DE DOCTEUR EN SCIENCES, UNIVERSITE PARIS SUD, ORSAY 201 PAGES + ANNEXES.
- LESCURE, J.-P. AND R. BOULET (1985). "RELATIONSHIPS BETWEEN SOIL AND VEGETATION IN A TROPICAL RAIN FOREST IN FRENCH GUIANA." BIOTROPICA 17: 155-164.
- LEWIS, S. L., Y. D. MALHI, ET AL. (2005). "PREDICTING THE IMPACTS OF GLOBAL ENVIRONMENTAL CHANGES ON TROPICAL FORESTS." IN "TROPICAL FORESTS AND GLOBAL ATMOSPHERIC CHANGE" BY MALHI, Y., D. AND PHILLIPS O. L. OXFORD UNIVERSITY PRESS PP. 260.
- LI, Y., M. XU, ET AL. (2004). "EFFECTS OF ROOT AND LITTER EXCLUSION ON SOIL CO₂ EFFLUX AND MICROBIAL BIOMASS IN WET TROPICAL FORESTS." SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY.
- LI, Y., M. XU AND X. ZU (2006). "HETEROTROPHIC SOIL RESPIRATION IN RELATION TO ENVIRONMENTAL FACTORS AND MICROBIAL BIOMASS IN TWO WET TROPICAL FORESTS." PLANT AND SOIL 281: 193-201.
- LINN, D. M. AND J. W. DORAN (1984). "EFFECT OF WATER-FILLED PORE-SPACE ON CARBON-DIOXIDE AND NITROUS-OXIDE PRODUCTION IN TILLED AND NONTILLED SOILS." SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL 48: 1267-1272.
- LODGE, D. J., W. H. MCDOWELL AND C. P. McSWINEY (1994). "THE IMPORTANCE OF NUTRIENT PULSES IN TROPICAL FORESTS." TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION 9: 384-387.
- LOPEZ, B., S. SABATE AND C. GRACIA (1998). "FINE ROOT DYNAMICS IN A MEDITERRANEAN FOREST: EFFECTS OF DROUGHT AND STEM DENSITY." TREE PHYSIOLOGY 18: 601-606.
- LUKAC, M., C. CALFAPIETRA AND D. L. GODBOLD (2003). "PRODUCTION, TURNOVER AND MYCORRHIZAL COLONISATION OF ROOT SYSTEMS OF THREE POPULUS SPECIES GROWN UNDER ELEVATED CO₂ (POPFACE)." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 9: 838-848.
- LUGO, A. E. AND M. J. SANCHEZ (1986). "LAND-USE AND ORGANIC-CARBON CONTENT OF SOME SUBTROPICAL SOILS." PLANT AND SOIL 96: 185-196.

- LUGO, A. E., A. BOKKESTIJN AND F. N. SCATENA (1995). "STRUCTURE, SUCCESSION AND SOIL CHEMISTRY OF PALM FORESTS IN THE LUQUILLO EXPERIMENTAL FOREST." IN: LUGO, ARIEL E., LOWE, CAROL (EDS.), TROPICAL FORESTS: MANAGEMENT AND ECOLOGY. SPRINGER-VERLAG, PP. 142-177.
- LUIZAO, F., R. LUIZAO AND A. CHAUVEL (1992). "PREMIERS RESULTATS SUR LA DYNAMIQUE DES BIOMASSES RACINAIRES ET MICROBIENNES DANS UN LATOSOL D'AMAZONIE CENTRALE (BRESIL) SOUS FORET ET SOUS PATURAGE." CAHIER ORSTOM, SÉRIE PÉDOLOGIE, VOL. XXVII, N°1: 69-79.
- LUIZAO, R. C. C., F. LUIZAO, ET AL. (2007). "FINE ROOT GROWTH AND NUTRIENT RELEASE IN DECOMPOSING LEAF LITTER IN THREE CONTRASTING VEGETATION TYPES IN CENTRAL AMAZONIA." PLANT ECOLOGY 192: 225-236.
- LUND, Z., R. PEAKSON AND G. BUCHANAN (1970). "A IMPLANTED SOIL MASS TECHNIQUE TO STUDY HERBICIDE EFFECTS ON ROOT GROWTH. WEED SCIENCE 18: 279-281.
- LUYSSAERT, S., I. INGLIMA, ET AL. (2007). "CO₂ BALANCE OF BOREAL, TEMPERATE, AND TROPICAL FORESTS DERIVED FROM A GLOBAL DATABASE." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 13: 2509-2537.
- MABBERLEY, D. J. (1992). "TROPICAL RAIN FOREST ECOLOGY." 2ND EDN. NEW YORK: CHAPMAN AND HALL.
- MAKKONEN, K. AND H. S. HELMISAARI (2001). "FINE ROOT BIOMASS AND PRODUCTION IN SCOTS PINE STANDS IN RELATION TO STAND AGE." TREE PHYSIOLOGY 21: 193-198.
- MAJDI, H. AND J. OHRVIK (2004). "INTERACTIVE EFFECTS OF SOIL WARMING AND FERTILIZATION ON ROOT PRODUCTION, MORTALITY, AND LONGEVITY IN A NORWAY SPRUCE STAND IN NORTHERN SWEDEN." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 10: 182-188.
- MAJDI, H., K. PREGITZER, ET AL. (2005). "MEASURING FINE ROOT TURNOVER IN FOREST ECOSYSTEMS." PLANT AND SOIL 276: 1-8.
- MALHI, Y. AND J. GRACE (2000). "TROPICAL FORESTS AND ATMOSPHERIC CARBONE DIOXYDE." TREE 15: 332-337.
- MALHI, Y., D. AND J. WRIGHT (2005). "LATE TWENTIETH-CENTURY PATTERNS AND TRENDS IN THE CLIMATE OF TROPICAL FOREST REGIONS." IN "TROPICAL FORESTS AND GLOBAL ATMOSPHERIC CHANGE" BY MALHI, Y., D. AND PHILLIPS O. L. OXFORD UNIVERSITY PRESS PP. 260.
- MALHI, Y., D. WOOD, ET AL. (2006). "THE REGIONAL VARIATION OF ABOVEGROUND LIVE BIOMASS IN OLD-GROWTH AMAZONIAN FORESTS." GLOBAL CHANGE BIOLOGY 12: 1107-1138.
- MARTIN, J. G. AND P. V. BOLSTAD (2005). "ANNUAL SOIL RESPIRATION IN BROADLEAF FORESTS OF NORTHERN WISCONSIN: INFLUENCE OF MOISTURE AND SITE BIOLOGICAL, CHEMICAL, AND PHYSICAL CHARACTERISTICS." BIOGEOCHEMISTRY 73: 149-182.
- MARTIN, J. G. AND P. V. BOLSTAD (2009). "VARIATION OF SOIL RESPIRATION AT THREE SPATIAL SCALES: COMPONENTS WITHIN MEASUREMENTS, INTRA-SITE VARIATION AND PATTERNS ON THE LANDSCAPE." SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY 41: 530-543.
- MARTINEZ, F., Y. O. LAZO, ET AL. (2002). "CHEMICAL COMPOSITION AND CONSTRUCTION COST FOR ROOTS OF MEDITERRANEAN TREES, SHRUB SPECIES AND GRASSLAND COMMUNITIES." PLANT CELL AND ENVIRONMENT 25: 601-608.
- MCCLAUGHERTY, C. A., J. D. ABER, ET AL. (1982). "THE ROLE OF FINE ROOTS IN THE ORGANIC-MATTER AND NITROGEN BUDGETS OF 2 FORESTED ECOSYSTEMS." ECOLOGY 63: 1481-1490.
- MCCREE, K. J. (1970). "AN EQUATION FOR THE RATE OF RESPIRATION OF WHITE CLOVER PLANTS GROWN UNDER CONTROLLED CONDITIONS." IN PREDICTION AND MEASUREMENT OF PHOTOSYNTHETIC PRODUCTIVITY (ED. I. SETLIK): 221-229.

- (PUDOC, WAGENINGEN).
- McDERMITT, D. K. AND R. S. LOOMIS (1981). "ELEMENTAL COMPOSITION OF BIOMASS AND ITS RELATION TO ENERGY CONTENT, GROWTH EFFICIENCY, AND GROWTH YIELD." *ANNALS OF BOTANY* 48: 275-290.
- MCGRODDY, M. AND W. L. SILVER (2000). "VARIATIONS IN BELOWGROUND CARBON STORAGE AND SOIL CO₂ FLUX RATES ALONG A WET TROPICAL CLIMATE GRADIENT." *BIOTROPICA* 32: 614-624.
- MCGRODDY, M. E. (2002). "THE FATE OF PHOSPHORUS IN A SEASONAL, LOWLAND AMAZONIAN ECOSYSTEM: BIOLOGICAL CYCLING VS. GEOCHEMICAL SEQUESTRATION." PHD THESIS, UNIVERSITY OF CALIFORNIA, BERKELEY CA USA PP. 157.
- MEDINA, E., R. HERRERA, ET AL. (1977). "THE AMAZON PROJECT OF THE VENEZUELAN INSTITUTE FOR SCIENTIFIC RESEARCH." *NATURE AND RESOURCES UNESCO* 13: 4-6.
- MEDINA, E., H. KLINGE, ET AL. (1980). "SOIL RESPIRATION IN AMAZONIAN RAIN FORESTS IN THE RIO NEGRO BASIN." *FLORA* 170: 240-250.
- MEDLYN, B. E., R. E. MCMURTRIE, ET AL. (2000). "SOIL PROCESSES DOMINANT THE LONG-TERM RESPONSE OF FOREST NET PRIMARY PRODUCTIVITY TO INCREASED TEMPERATURE AND ATMOSPHERIC CO₂ CONCENTRATION." *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH* 30: 873-888.
- MELILLO, J. M., J. D. ABER, ET AL. (1982). "NITROGEN AND LIGNIN CONTROL OF HARDWOOD LEAF LITTER DECOMPOSITION DYNAMICS." *ECOLOGY* 63: 621-626.
- METCALFE, D. B., P. MEIR, ET AL. (2007A). "A COMPARISON OF METHODS FOR CONVERTING RHIZOTRON ROOT LENGTH MEASUREMENTS INTO ESTIMATES OF ROOT MASS PRODUCTION PER UNIT GROUND AREA." *PLANT AND SOIL* 301: 279-288.
- METCALFE, D. B., P. MEIR, ET AL. (2007B). "FACTORS CONTROLLING SPATIO-TEMPORAL VARIATION IN CARBON DIOXYDE EFFLUX FROM SURFACE LITTER, ROOTS, AND SOIL ORGANIC MATTER AT FOUR RAIN FOREST SITES IN THE EASTERN AMAZON." *JOURNAL OF GEOPHYSICAL RESEARCH* 12: 1-9.
- METCALFE, D. B., P. MEIR, ET AL. (2008). "THE EFFECTS OF WATER AVAILABILITY ON ROOT GROWTH AND MORPHOLOGY IN AN AMAZON RAINFOREST." *PLANT AND SOIL* 311: 189-199.
- MIFILINGE, P. L., N. ATTA AND M. TSUCHIYA (2002). "NUTRIENT DYNAMICS AND LEAF LITTER DECOMPOSITION IN A SUBTROPICAL MANGROVE FOREST AT OURA BAY, OKINAWA, JAPAN." *TREES* 16: 172-180.
- MISRA, R. K. (1999). "ROOT AND SHOOT ELONGATION OF RHIZOTRON-GROWN SEEDLINGS OF EUCALYPTUS NITENS AND EUCALYPTUS GLOBULUS IN RELATION TO TEMPERATURE." *PLANT AND SOIL* 206: 37-46.
- MONOKROUSOS, N., E. M. PAPTAEODOROU, ET AL. (2004). "TEMPORAL AND SPATIAL VARIABILITY OF SOIL CHEMICAL AND BIOLOGICAL VARIABLES IN A MEDITERRANEAN SHRUBLAND." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 202: 83-91.
- MORNEAU, F. (2007). "EFFET D'UN GRADIENT D'ENGORGEMENT HYDRIQUE SUR LA STRUCTURE ET LA DYNAMIQUE D'UNE FORET TROPICALE HUMIDE (PARACOU, GUYANE FRANÇAISE)." THESE EN SCIENCES FORESTIERES, 256 PAGES.
- MOTAVALLI, P. P., C. A. PALM, ET AL. (1994). "COMPARISON OF LABORATORY AND MODELLING SIMULATION METHODS FOR ESTIMATING SOIL CARBON POOLS IN TROPICAL FOREST SOILS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 26: 935-944.
- MOTAVALLI, P. P., C. A. PALM, ET AL. (1995). "SOIL PH AND ORGANIC C DYNAMICS IN TROPICAL FOREST SOILS: EVIDENCE FROM LABORATORY AND SIMULATION STUDIES." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 27: 1589-1599.
- MUNOZ, F. AND J. BEER (2001). "FINE ROOT DYNAMICS OF SHADED CACAO PLANTATIONS IN COSTA RICA." *AGROFORESTRY SYSTEMS* 51: 119-130.

- MURDIYARSO, D., M. VAN NOORDWIJK, ET AL. (2002). "ENVIRONMENTAL BENEFITS AND SUSTAINABLE LAND USE OPTIONS IN THE JAMBI TRANSECT, SUMATRA." *JOURNAL OF VEGETATION SCIENCE* 13: 429-438.
- NADELHOFFER, K. J., J. D. ABER AND J. M. MELILLO (1985). "FINE ROOTS, NET PRIMARY PRODUCTION, AND SOIL NITROGEN AVAILABILITY: A NEW HYPOTHESIS." *ECOLOGY* 66: 1377-1390.
- NADELHOFFER K. J. AND J. W. RAICH (1992). "FINE ROOT PRODUCTION ESTIMATES AND BELOWGROUND CARBON ALLOCATION IN FOREST ECOSYSTEMS." *ECOLOGY* 7: 1139-1147.
- NAKANE, K., M., YAMAMOTO AND H. TSUBOTA (1983). "ESTIMATION OF ROOT RESPIRATION RATE IN A MATURE FOREST ECOSYSTEM." *JAPANESE JOURNAL OF ECOLOGY* 33: 397-408.
- NAKANE, K., T. KOHNO AND T. HORIKOSHI (1996). "ROOT RESPIRATION RATE BEFORE AND JUST AFTER CLEAR-FELLING IN A MATURE, DECIDUOUS, BROAD-LEAVED FOREST." *ECOLOGICAL RESEARCH* 11: 111-119.
- NEILL, C. (1992). "COMPARISON OF SOIL CORING AND INGROWTH METHODS FOR MEASURING BELOWGROUND PRODUCTION." *ECOLOGY* 73: 1918-1921.
- NEPSTAD, D. C., C. R. DE CARVALHO, ET AL. (1994). "THE ROLE OF DEEP ROOTS IN THE CARBON CYCLES OF AMAZONIAN FORESTS AND PASTURES." *NATURE* 372: 666-9.
- NEWMAN, G. S. AND S. C. HART (2006). "NUTRIENT COVARIANCE BETWEEN FOREST FOLIAGE AND FINE ROOTS." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 236: 136-141.
- NORBY, R. J., M. F. COTRUFO, ET AL. (2001). "ELEVATED CO₂, LITTER CHEMISTRY AND DECOMPOSITION: A SYNTHESIS." *OECOLOGIA* 127: 153-165.
- NYE, P. H. (1961). "ORGANIC MATTER AND NUTRIENT CYCLES UNDER MOIST TROPICAL FOREST." *PLANT AND SOIL* 13: 333-345.
- OADES, J. M. (1995). "KRASNOZEMS-ORGANIC-MATTER." *AUSTRALIAN JOURNAL OF SOIL RESEARCH* 33: 43-57.
- ODUM H. T. AND R. F. PIGEON (1970). "A TROPICAL RAIN FOREST." DIVISION OF TECHNICAL INFORMATION, US ATOMIC ENERGY COMMISSION, WASHINGTON.
- OLSON, J. S. (1963). "ENERGY STORAGE AND BALANCE OF PRODUCERS AND DECOMPOSERS IN ECOLOGICAL SYSTEMS." *ECOLOGY*, 44: 322.
- ORWIN, K. H. AND D. A. WARDLE (2005). "PLANT SPECIES COMPOSITION EFFECTS ON BELOWGROUND PROPERTIES AND THE RESISTANCE AND RESILIENCE OF THE SOIL MICROFLORA TO A DRYING DISTURBANCE." *PLANT AND SOIL* 278: 205-221.
- OSTERTAG, R. AND S. E. HOBIE (1999). "EARLY STAGES OF ROOT AND LEAF DECOMPOSITION IN HAWAIIAN FORESTS: EFFECTS OF NUTRIENT AVAILABILITY." *OECOLOGIA* 121: 564-573.
- OSTONEN, I., K. LOHMUS, ET AL. (2005). "FINE ROOT BIOMASS, PRODUCTION AND ITS PROPORTION OF NPP IN A FERTILE MIDDLE-AGED NORWAY SPRUCE FOREST: COMPARISON OF SOIL CORE AND INGROWTH CORE METHODS." *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT* 212: 264-277.
- PARTON, W. J., D. S. SCHIMEL, ET AL. (1987). "ANALYSIS OF FACTORS CONTROLLING SOIL ORGANIC MATTER LEVELS IN GREAT PLAINES GRASSLANDS." *SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL* 51: 1173-1179.
- PARTON, W. J., C. V. COLE, ET AL. (1989). "SIMULATING REGIONAL PATTERNS OF SOIL C, N, AND P DYNAMICS IN THE U.S. CENTRAL GRASSLANDS REGION." *ECOLOGY OF ARABLE LAND*: 99-108.
- PARTON, W. J., D. S. OJIMA, ET AL. (1994). "ENVIRONMENTAL CHANGE IN GRASSLANDS-ASSESSMENT USING MODELS." *CLIMATIC CHANGE* 28: 111-141.
- PARTON, W. J. (1996). "ECOSYSTEM MODEL COMPARISON: SCIENCE OR FANTASY WORLD." IN: POWLSON, D. S., SMITH, P.,

- SMITH, J. U. (Eds.), EVALUATION OF SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING EXISTING LONG-TERM DATASETS. NATO ASI SERIES I, VOL, 38, SPRINGER-VERLAG, HEIDELBERG PP. 133-142.
- PAUL, E. A. AND F. E. CLARK. (1997). "SOIL MICROBIOLOGY AND BIOCHEMISTRY." ACADEMIC PRESS, SAN DIEGO, CALIFORNIA.
- PAUSTIAN, K. (1994). "MODELLING SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMICAL PROCESSES FOR SUSTAINABLE AGRICULTURE RESEARCH." IN: MANAGEMENT OF SOIL BIOTA IN SUSTAINABLE FARMING SYSTEMS, PANKHURST C., DOUBE B. M., GUPTA V. V. S. R. AND GRACE P. R. (Eds), CSIRO PUBLICATIONS, MELBOURNE 182-196.
- PENNING DE VRIES, F. W. T., A. H. M. BRUNSTING AND H. H. VAN LAAR (1974). "PRODUCTS, REQUIREMENT AND EFFICIENCY OF BIOSYNTHESIS: A QUANTITATIVE APPROACH." JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY 45: 339-377.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. (1975A). "USE OF ASSIMILATES IN HIGHER PLANTS." IN: PHOTOSYNTHESIS, PRODUCTIVITY IN DIFFERENT ENVIRONMENTS, COOPER, J.P. (Eds.), INTERNATIONAL BIOLOGICAL PROGRAMME 3. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, LONDON PP. 459-480.
- PENNING DE VRIES, F. W. T. (1975B). "THE COST OF MAINTENANCE PROCESSES IN PLANT CELLS." ANNALS OF BOTANY 39: 77-92.
- PERSSON H. A. (1980). "SPATIAL DISTRIBUTION OF FINE-ROOT GROWTH, MORTALITY AND DECOMPOSITION IN A YOUNG SCOTS PINE STAND IN CENTRAL SWEDEN." OIKOS 34: 77-87.
- PERSSON, H. (1982). "CHANGES IN THE TREE AND DWARF SHRUB TINE ROOTS AFTER CLEAR CUTTING IN A MATURE SCATS PINE STAND." SWEDISH CONIFEROUS FOREST PROJECT. TECHNICAL REPORT 3I.
- PHILLIPS, O. L., Y. MALHI, ET AL. (1998). "CHANGES IN THE CARBON BALANCE OF TROPICAL FORESTS: EVIDENCE FROM LONG-TERM PLOTS." SCIENCE 182: 439-442.
- POORTER, H. AND M. BERGKOTTE (1992). "CHEMICAL COMPOSITION OF 24 WILD-SPECIES DIFFERING IN RELATIVE GROWTH-RATE." PLANT CELL AND ENVIRONMENT 15: 221-229.
- POORTER, H. (1994). "CONSTRUCTION COSTS AND PAYBACK TIME OF BIOMASS: A WHOLE PLANT PERSPECTIVE." IN "A WHOLE PLANT PERSPECTIVE ON CARBON-NITROGEN INTERACTIONS" (J. ROY AND E. GARNIER, Eds.), PP. 111-127. SPB ACADEMIC PUBLICATION, THE HAGUE.
- POORTER, H. AND R. VILLAR (1997). "THE FATE OF ACQUIRED CARBON IN PLANTS: CHEMICAL COMPOSITION AND CONSTRUCTION COSTS." PLANT RESOURCE ALLOCATION. F. A. BAZZAZ AND J. GRACE, ACADEMIC PRESS: 39-72.
- POWLSON, D. (2005). "WILL SOIL AMPLIFY CLIMATE CHANGE?" NATURE 430: 204-205.
- PRESCOTT, C. E., L. VESTERDAL, ET AL. (2004). "INFLUENCE OF INITIAL CHEMISTRY ON DECOMPOSITION OF FOLIAR LITTER ON CONTRASTING FOREST TYPES IN BRITISH COLUMBIA." CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH 34: 1714-1729.
- PREGITZER, K. S., R. L. HENDRICK AND R. FOGEL (1993). "THE DEMOGRAPHY OF FINE ROOTS IN RESPONSE TO PATCHES OF WATER AND NITROGEN." NEW PHYTOLOGIST 125: 575-580.
- PREGITZER, K. S., M. E. KUBISKE, ET AL. (1997). "RELATIONSHIPS AMONG ROOT BRANCH ORDER, CARBON, AND NITROGEN IN FOUR TEMPERATE SPECIES." OECOLOGIA 111: 302-308.
- PREGITZER, K. S., M. J. LASKOWSKI, ET AL. (1998). "VARIATION IN SUGAR MAPLE ROOT RESPIRATION WITH ROOT DIAMETER AND SOIL DEPTH." TREE PHYSIOLOGY 18: 665-670.
- PREGITZER, K. S. (2002). "FINE ROOTS OF TREES-A NEW PERSPECTIVE." NEW PHYTOLOGIST 154: 267-273.
- PREGITZER, K. S. (2003). "WOODY PLANTS, CARBON ALLOCATION AND FINE ROOTS." NEW PHYTOLOGIST 158: 421-424.
- PRIESS, J., C. THEN, ET AL. (1999). "LITTER AND FINE-ROOT PRODUCTION IN THREE TYPES OF TROPICAL PREMONTANE RAIN FOREST

- IN SE VENEZUELA." *PLANT ECOLOGY* 143: 171-187.
- PROCTOR, J. (1984). "TROPICAL FOREST LITTERFALL. II THE DATA SET." *TROPICAL RAIN-FOREST: THE LEEDS SYMPOSIUM* EDS S. L. SUTTON AND A. C. CHAWICK BLACKWELL SCIENTIFIC PUBLICATIONS, OXFORD.
- RAICH, J. W., (1983). "EFFECTS OF FOREST CONVERSION ON THE CARBON BUDGET OF A TROPICAL SOIL." *BIOTROPICA* 15: 177-184.
- RAICH, J. W. AND K. J. NADELHOFFER (1989). "BELOWGROUND CARBON ALLOCATION IN FOREST ECOSYSTEMS: GLOBAL TRENDS." *ECOLOGY* 20: 1346-1354.
- RAHMAN BARBHUIYA, A., A. ARUNACHALAM, ET AL. (2008). "LEAF LITTER DECOMPOSITION OF DOMINANT TREE SPECIES OF NAMDAPHA NATIONAL PARK, ARUNACHAL PRADESH, NORTHEAST INDIA." *JOURNAL FOREST RESEARCH* 13: 25-34.
- RASSE, D. P. (2002). "NITROGEN DEPOSITION AND ATMOSPHERIC CO₂ INTERACTIONS ON FINE ROOT DYNAMICS IN TEMPERATE FORESTS: A THEORETICAL MODEL ANALYSIS." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 8: 486-503.
- REICHSTEIN M., A. REY, ET AL. (2003). "MODELLING TEMPORAL AND LARGE-SCALE SPATIAL VARIABILITY OF SOIL RESPIRATION FROM SOIL WATER AVAILABILITY, TEMPERATURE AND VEGETATION PRODUCTIVITY INDICES." *GLOBAL BIOGEOCHEMICAL CYCLES*, 17, 15/11–15/15, doi: 10.1029/2003GB002035.
- REINERS, W. A., A. F. BOUWMAN, ET AL. (1994). "TROPICAL RAIN FOREST CONVERSION TO PASTURE - CHANGES IN VEGETATION AND SOIL PROPERTIES." *ECOLOGICAL APPLICATIONS*. 4: 363-377.
- RICHARDS, P. W. (1996). "THE TROPICAL RAINFOREST." 2ND EDN. CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS, CAMBRIDGE. 599 PP.
- RISCH, A. C., M. F. JURGENSEN, ET AL. (2005). "THE CONTRIBUTION OF RED WOOD ANTS TO SOIL C AND N POOLS AND CO₂ EMISSIONS IN SUBALPINE FORESTS." *ECOLOGY* 86: 419- 430.
- RODERSTEIN, M., D. HERTEL AND C. LEUSCHNER (2005). "ABOVE- AND BELOW-GROUND LITTER PRODUCTION IN THREE TROPICAL MONTANE FORESTS IN SOUTHERN ECUADOR." *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY* 21: 483-492.
- ROUMET, C., C. URCELAY, ET AL. (2006). "SUITES OF ROOT TRAITS DIFFER BETWEEN ANNUAL AND PERENNIAL SPECIES GROWING IN THE FIELD." *NEW PHYTOLOGIST* 170: 357-368.
- RUESS, R. W., K. VAN CLEVE, ET AL. (1996). "CONTRIBUTIONS OF FINE ROOT PRODUCTION AND TURNOVER TO THE CARBON AND NITROGEN CYCLING IN TAIGA FORESTS OF THE ALASKAN INTERIOR." *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH* 26: 1326-1336.
- RUSSELL, A. E., J. W. RAICH, ET AL. (2007). "TREE SPECIES EFFECTS O SOIL PROPERTIES IN EXPERIMENTAL PLANTATIONS IN TROPICAL MOIST FOREST." *SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL* 71: 1389-1397.
- RYAN, G. M. (1991). "EFFECTS OF CLIMATE CHANGE ON PLANT RESPIRATION." *ECOLOGICAL APPLICATIONS* 1: 157-167.
- RYAN, G. M., D. BINKLEY AND J. H. FOWNES (1997). "AGE-RELATED DECLINE IN FOREST PRODUCTIVITY: PATTERN AND PROCESS." *ADVANCES IN ECOLOGICAL RESEARCH* 27: 213-262.
- RYSER, P. (1996). "THE IMPORTANCE OF TISSUE DENSITY FOR GROWTH AND LIFE SPAN OF LEAVES AND ROOTS: A COMPARISON OF FIVE ECOLOGICALLY CONTRASTING GRASSES." *FUNCTIONAL ECOLOGY* 10: 717-723.
- SABATIER, D. AND M. F. PRÉVOST (1990). "QUELQUES DONNEES SUR LA COMPOSITION FLORISTIQUE ET LA DIVERSITE DES PEUPELEMENTS FORESTIERS DE GUYANE FRANÇAISE." *BOIS ET FORETS DES TROPIQUES* 219: 31-55.
- SABATIER, D., M. GRIMALDI, ET AL. (1997). "THE INFLUENCE OF SOIL COVER ORGANIZATION ON THE FLORISTIC AND STRUCTURAL HETEROGENEITY OF A GUIANAN RAIN FOREST." *PLANT ECOLOGY* 131: 81-108.
- SANFORD, R. L. (1987). "APOGEOTROPIC ROOTS IN AN AMAZONIAN RAINFOREST." *SCIENCE (WASH. DC)* 235: 1062-1064.

- SANFORD, R. L. (1989). "FINE ROOT BIOMASS UNDER A TROPICAL FOREST LIGHT GAP OPENING IN COSTA-RICA." *JOURNAL OF TROPICAL ECOLOGY* 5: 251-256.
- SANFORD, R. L. (1990). "FINE ROOT BIOMASS UNDER LIGHT GAP OPENINGS IN AN AMAZONIAN RAIN-FOREST." *OECOLOGIA* 83: 541-545.
- SANFORD, R. L., W. J. PARTON, ET AL. (1991). "HURRICANE EFFECTS ON SOIL ORGANIC MATTER DYNAMICS AND FOREST PRODUCTION IN THE LUQUILLO EXPERIMENTAL FOREST, PUERTO RICO: RESULTS OF SIMULATION MODELING." *BIOTROPICA* 23: 364-372.
- SANFORD, R. L. AND E. CUEVAS (1996). "ROOT GROWTH AND RHIZOSPHERE INTERACTIONS IN TROPICAL FORESTS." IN: MULKEY S. S., CHAZDON R. L., SMITH A. P. (EDS) *TROPICAL FOREST PLANT ECOPHYSIOLOGY*. CHAPMAN AND HALL, NEW YORK, PP 268-300.
- SANTANTONIO, D., R. K. HERMANN AND W. S. OVERTON (1977). "ROOT BIOMASS STUDIES IN FOREST ECOSYSTEMS." *PEDOBIOLOGIA* 17: 1-31.
- SANTANTONIO, D. AND J. GRACE (1987). "ESTIMATING FINE-ROOT PRODUCTION AND TURNOVER FROM BIOMAS AND DECOMPOSITION DATA: A COMPARTMENT-FLOW MODEL." *CANADIAN JOURNAL FOREST RESEARCH* 17: 900-908.
- SAVAGE, K. E. AND E. A. DAVIDSON (2003). "A COMPARISON OF MANUAL AND AUTOMATED SYSTEMS FOR CO₂ FLUX MEASUREMENTS: TRADE-OFFS BETWEEN SPATIAL AND TEMPORAL RESOLUTION." *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BOTANY* 54: 891-899.
- SAYER, E. J., E. V. J. TANNER, ET AL. (2006). "INCREASED LITTERFALL CHANGES FINE ROOT DISTRIBUTION IN A MOIST TROPICAL FOREST." *PLANT AND SOIL* 281: 5-13.
- SCHENK, H. J. AND R. B. JACKSON (2002A). "THE GLOBAL BIOGEOGRAPHY OF ROOTS." *ECOLOGICAL MONOGRAPHS* 72: 311-328.
- SCHENK, H. J. AND R. B. JACKSON (2002B). "ROOTING DEPTHS, LATERAL SPREADS, AND BELOW-GROUND / ABOVE-GROUND ALLOMETRIES OF PLANTS IN WATER-LIMITED ECOSYSTEMS." *JOURNAL OF ECOLOGY* 90: 480-494.
- SCHIMEL, J. P. AND M. N. WEINTRAUB (2003). "THE IMPLICATIONS OF EXOENZYME ACTIVITY ON MICROBIAL CARBON AND NITROGEN LIMITATION IN SOIL: A THEORETICAL MODEL." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 35: 1-15.
- SCHLESINGER, W. H. (1997). "BIOGEOCHEMISTRY: AN ANALYSIS OF GLOBAL CHANGE." ACADEMIC PRESS, SAN DIEGO, CALIFORNIA.
- SCHLESINGER, W. H. AND J. LICHTER (2001). "LIMITED CARBON STORAGE IN SOIL AND LITTER OF EXPERIMENTAL FOREST PLOTS UNDER INCREASED ATMOSPHERIC CO₂." *NATURE* 411: 466-469.
- SCHMITT, L. AND M. BARITEAU (1989). "GESTION DE L'ECOSYSTEME FORESTIER GUYANAIS. ÉTUDE DE LA CROISSANCE ET DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE." *DISPOSITIF DE PARACOU. BOIS ET FORETS DES TROPIQUES* 220: 3-24.
- SCHMIDT, S. K., E. K. COSTELLO, ET AL. (2007). "BIOGEOCHEMICAL CONSEQUENCES OF RAPID MICROBIAL TURNOVER AND SEASONAL SUCCESSION IN SOIL." *ECOLOGY* 88: 1379-1385.
- SCHROTH, G. AND W. ZECH (1995). "ABOVE- AND BELOW-GROUND BIOMASS DYNAMICS IN A SOLE CROPPING AND AN ALLEY CROPPING SYSTEM WITH *GLIRICIDIA SEPIUM* IN THE SEMI-DECIDUOUS RAINFOREST ZONE OF WEST AFRICA." *AGROFORESTRY SYSTEMS* 31: 181-198.
- SIDDIQUE, I., V. L. ENGEL, ET AL. (2008). "DOMINANCE OF LEGUME TREES ALTERS NUTRIENT RELATIONS IN MIXED SPECIES FOREST RESTORATION PLANTINGS WITHIN SEVEN YEARS." *BIOGEOCHEMISTRY* 88: 89-101.

- SIERRA, C. A., M. E. HARMON, ET AL. (2007). "SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY OF NET ECOSYSTEM PRODUCTION IN A TROPICAL FOREST: TESTING THE HYPOTHESIS OF A SIGNIFICANT CARBON SINK." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 13: 838-853.
- SILVER, W. L., F. N. SCATENA, ET AL. (1994). "NUTRIENT AVAILABILITY IN A MONTANE WET TROPICAL FOREST-SPATIAL PATTERNS AND METHODOLOGICAL CONSIDERATIONS." *PLANT AND SOIL* 164: 129-145.
- SILVER, W. L., J. NEFF, ET AL. (2000). "EFFECTS OF SOIL TEXTURE ON BELOWGROUND CARBON AND NUTRIENT STORAGE IN A LOWLAND AMAZONIAN FOREST ECOSYSTEM." *ECOSYSTEMS* 3: 193-209.
- SILVER, W. L. AND R. K. MIYA (2001). "GLOBAL PATTERNS IN ROOT DECOMPOSITION: COMPARISONS OF CLIMATE AND LITTER QUALITY EFFECTS." *OECOLOGIA* 129: 407-419.
- SILVER, W. L., A. W. THOMPSON, ET AL. (2005). "FINE ROOT DYNAMICS AND TRACE GAS FLUXES IN TWO LOWLAND TROPICAL FOREST SOILS." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 11: 1-17.
- SINGH, J. S., W. K. LAUENROTH, ET AL. (1984). "BIAS AND RANDOM ERRORS IN ESTIMATORS OF NET ROOT PRODUCTION: A SIMULATION APPROACH." *ECOLOGY* 65: 1760-1764.
- SMITH, P., J. U. SMITH, ET AL. (1997). "A COMPARISON OF THE PERFORMANCE OF NINE SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING DATASETS FROM SEVEN LONG-TERM EXPERIMENTS." *GEODERMA* 81: 153-225.
- SOE, A. AND N. BUCHMANN (2005). "SPATIAL AND TEMPORAL VARIATIONS IN SOIL RESPIRATION IN RELATION TO STAND STRUCTURE AND SOIL PARAMETERS IN AN UNMANAGED BEECH FOREST." *TREE PHYSIOLOGY* 25: 1427-1436.
- SOTTA, E. D., P. MEIR, ET AL. (2004). "SOIL CO₂ EFFLUX IN A TROPICAL FOREST IN THE CENTRAL AMAZON." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 10: 601-617.
- SOUCEMARIANADIN, L. (2004). "RECHERCHE DE CRITERES DU SOL INFLUENÇANT LA STRUCTURE ET LA COMPOSITION FLORISTIQUE D'UNE FORET TROPICALE HUMIDE (PARACOU, GUYANE FRANÇAISE)." MEMOIRE DE FIN D'ETUDES, ENSA RENNES: 51 PAGES.
- STEELE, S. J., S. T. GOWER, ET AL. (1997). "ROOT MASS, NET PRIMARY PRODUCTION AND TURNOVER IN ASPEN, JACK PINE AND BLACK SPRUCE FORESTS IN SASKATCHEWAN AND MANITOBA, CANADA." *TREE PHYSIOLOGY* 17: 577-587.
- STEEN, E. (1991). "USEFULNESS OF THE MESH BAG METHOD IN QUANTITATIVE ROOT STUDIES." IN D. ATKINSON (ED.). *PLANT ROOT GROWTH: AN ECOLOGICAL PERSPECTIVE*, BLACKWELL SCIENTIFIC, OXFORD, ENGLAND: 75-86.
- STOYAN, H., H. DE-POLLI, ET AL. (2000). "SPATIAL HETEROGENEITY OF SOIL RESPIRATION AND RELATED PROPERTIES AT THE PLANT SCALE." *PLANT AND SOIL* 222: 303-214.
- SWIFT, M. J., O. W. HEAL, ET AL. (1979). "DECOMPOSITION IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS." BLACKWELL SCIENTIFIC, OXFORD.
- SWORD, M. A. (1998). "SEASONAL DEVELOPMENT OF LOBLOLLY PINE LATERAL ROOTS IN RESPONSE TO STANDS DENSITY AND FERTILIZATION." *PLANT AND SOIL* 200: 21-25.
- TAKEDA, H. (1998). "DECOMPOSITION PROCESSES OF LITTER ALONG A LATITUDINAL GRADIENT." IN: SASSA K (ED) *ENVIRONMENTAL FOREST SCIENCE*. KLUWER ACADEMIC PUBLISHERS, LONDON, PP. 197-206.
- TAYLOR, B. R., D. PARKINSON AND W. F. J. PARSONS (1989). "NITROGEN AND LIGNIN CONTENT AS PREDICTORS OF LITTER DECAY RATES: A MICROCOSM TEST." *ECOLOGY* 70: 97-104.
- THONGO M'BOU, A., C. JOURDAN, ET AL. (2008). "ROOT ELONGATION IN TROPICAL EUCALYPTUS PLANTATIONS: EFFECT OF SOIL WATER CONTENTS." *ANNALES DES SCIENCES FORESTIERES* 65: 1-7.
- THORNLEY, J. H. M. (1970). "RESPIRATION, GROWTH AND MAINTENANCE IN PLANTS." *NATURE* 227: 304-305.
- THORNLEY, J. H. M. AND E. L. J. VERBERNE (1989). "A MODEL OF NITROGEN FLOWS IN GRASSLAND." *PLANT CELL AND*

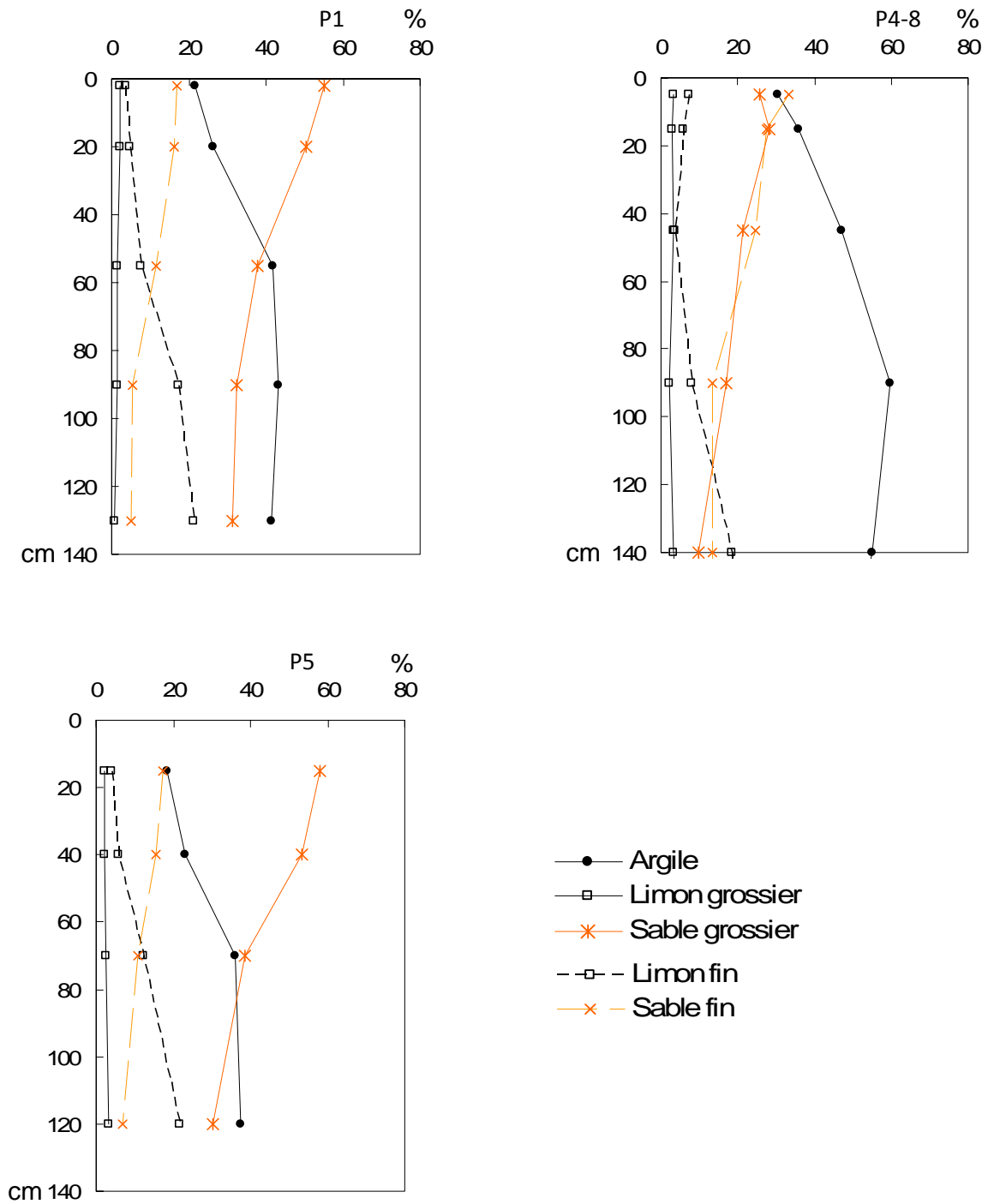
- ENVIRONMENT 12: 863-886.
- TOUTAIN, F. (1984). "LES PHÉNOMÈNES DE BIODÉGRADATION ET D'HUMIDIFICATION DANS LES ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS TROPICAUX." RÔLE ET CONSÉQUENCES DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE. *BIOLOGY INTERNATIONAL* 6: 19-29.
- TOWNSEND, A. R., G. P. GREGORY AND C. CLEVELAND (2008). "THE BIOGEOCHEMICAL HETEROGENEITY OF TROPICAL FORESTS." *TRENDS IN ECOLOGY AND EVOLUTION* 23: 424-431.
- TRIPATHI, S. K. AND K. P. SINGH (1992). "ABIOTIC AND LITTER QUALITY CONTROL DURING THE DECOMPOSITION OF DIFFERENT PLANT PARTS IN DRY TROPICAL BAMBOO SAVANNA IN INDIA." *PEDOBIOLOGIA* 36: 241-256.
- TRUMBORE, S. E., E. S. DA COSTA, ET AL. (2006). "DYNAMICS OF FINE ROOT CARBON IN AMAZONIAN TROPICAL ECOSYSTEMS AND THE CONTRIBUTION OF ROOTS TO SOIL RESPIRATION." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 12: 217-229.
- UCHIDA, M., T. NAKATSUBO, ET AL. (1998). "CONTRIBUTION OF MICRO-ORGANISMS TO THE CARBON DYNAMICS IN BLACK SPRUCE (PICEA MARIANA) FOREST SOIL IN CANADA." *ECOLOGICAL RESEARCH* 13: 17-26.
- UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE (USDA) (1999). "SOIL TAXONOMY: A BASIC SYSTEM OF SOIL CLASSIFICATION FOR MAKING AND INTERPRETING SOIL SURVEYS". SECOND EDITION BY SOIL SURVEY STAFF (NUMBER 436) 871 PAGES.
- VALVERDE-BARRANTES, O. J., J. W. RAICH, ET AL. (2007). "FINE-ROOT MASS, GROWTH AND NITROGEN CONTENT FOR SIX TROPICAL TREE SPECIES." *PLANT AND SOIL* 290: 357-370.
- VANHALA, P. (2002). "SEASONAL VARIATION IN THE SOIL RESPIRATION RATE IN CONIFEROUS FOREST SOILS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 34: 1375-1379.
- VANLAUWE, B., O. C. NWOKE, ET AL. (1999). "EVALUATION OF METHODS FOR MEASURING MICROBIAL BIOMASS C AND N AND RELATIONSHIPS BETWEEN MICROBIAL BIOMASS AND SOIL ORGANIC MATTER PARTICLE SIZE CLASSES IN WEST-AFRICAN SOILS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 31: 1071-1082.
- VAN NOORDWIJK, M., P. MARTIKAINEN, ET AL. (1998). "GLOBAL CHANGE AND ROOT FUNCTION." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 4: 759-772.
- VAN SOEST, P. J. AND J. B. ROBERTSON (1985). "ANALYSIS OF FORAGES AND FIBROUS FOODS." CORNELL UNIVERSITY, NEW YORK, NEW YORK, USA.
- VERTREGT, N. AND F. W. T. PENNING DE VRIES (1987). "A RAPID METHOD FOR DETERMINING THE EFFICIENCY OF BIOSYNTHESIS OF PLANT BIOMASS." *JOURNAL OF THEORETICAL BIOLOGY* 128: 109-119.
- VITOUSEK, P. M. (1984). "LITTERFALL, NUTRIENT CYCLING, AND NUTRIENT LIMITATION IN TROPICAL FORESTS." *ECOLOGY* 65: 285-298.
- VITOUSEK, P. M. AND R. L. SANFORD (1986). "NUTRIENT CYCLING IN MOIST TROPICAL FOREST." *ANNUAL REVIEW OF ECOLOGY AND SYSTEMATICS* 17: 137-167.
- VITOUSEK, P. M., L. R. WALKER, ET AL. (1987). "BIOLOGICAL INVASION BY MYRICA FAYA ALTERS ECOSYSTEM DEVELOPMENT IN HAWAII." *SCIENCE*, 238: 802-804.
- VITOUSEK, P. M. (1988). "FOLIAR AND LITTER NUTRIENTS, NUTRIENT RESORPTION, AND DECOMPOSITION IN HAWAIIAN METROSIDEROS POLYMORPHA." *ECOSYSTEMS* 1: 401-7.
- VIVANCO, L. AND A. T. AUSTIN (2008). "TREE SPECIES IDENTITY ALTERS FOREST LITTER DECOMPOSITION THROUGH LONG-TERM PLANT AND SOIL INTERACTIONS IN PATAGONIA, ARGENTINA." *JOURNAL OF ECOLOGY* 96: 727-736.
- VOGT, K. A., C. C. GRIER, ET AL. (1983). "ORGANIC MATTER AND NUTRIENT DYNAMICS IN FOREST OF YOUNG AND MATURE ABIES AMABILIS STANDS IN WESTERN WASHINGTON, AS AFFECTED BY FINE ROOT INPUT." *ECOLOGICAL MONOGRAPHS* 53: 139-

- 157.
- VOGT, K. A., C. C. GRIER, ET AL. (1986). "OVERESTIMATION OF NET ROOT PRODUCTION: A REAL OR IMAGINARY PROBLEM?" *ECOLOGY* 67: 577-579.
- VOGT, K. AND H. PERSSON (1991). "MEASURING GROWTH AND DEVELOPMENT OF ROOTS." IN *TECHNIQUES, APPROACHES IN FOREST TREE ECOPHYSIOLOGY* Eds. JP LASOIE T AND HINCKLEY. PP. 477-501. CRS PRESS INC, FLORIDA.
- VOGT, K. A., D. J. VOGT, ET AL. (1996). "REVIEW OF ROOT DYNAMICS IN FOREST ECOSYSTEMS GROUPED BY CLIMATE, CLIMATIC FOREST TYPE AND SPECIES." *PLANT AND SOIL* 187: 159-219.
- VOGT, K. A., D. J. VOGT, ET AL. (1998). "ANALYSIS OF SOME DIRECT AND INDIRECT METHODS FOR ESTIMATING ROOT BIOMASS AND PRODUCTION OF FORESTS AT AN ECOSYSTEM LEVEL." *PLANT AND SOIL* 200: 71-89.
- WACHENDORF, C., U. IRMLER AND H-P. BLUME (1997). "RELATIONSHIPS BETWEEN LITTER FAUNA AND CHEMICAL CHANGES OF LITTER DURING DECOMPOSITION UNDER DIFFERENT MOISTURE REGIMES." IN: CADISCH G., GILLER K. E. (EDS) *DRIVEN BY NATURE: PLANT LITTER QUALITY AND DECOMPOSITION*. CAB INTERNATIONAL, WALLINGFORD, OXFORDSHIRE PP. 135-144.
- WAN, S., D. JUI, ET AL. (2005). "DIRECT AND INDIRECT EFFECTS OF EXPERIMENTAL WARMING ON ECOSYSTEM CARBON PROCESSES IN A TALLGRASS PRAIRIE." *GLOBAL BIOGEOCHEMICAL CYCLES* 19: GB 2014.
- WANG, H. Q., J. D. CORNELL, ET AL. (2002). "SPATIAL AND SEASONAL DYNAMICS OF SURFACE SOIL CARBON IN THE LUQUILLO EXPERIMENTAL FOREST, PUERTO RICO." *ECOLOGICAL MODELLING* 147: 105-122.
- WARDLE, D. A. (2002). "COMMUNITIES AND ECOSYSTEMS: LINKING THE ABOVEGROUND AND BELOWGROUND COMPONENTS." PRINCETON UNIVERSITY PRESS, PRINCETON.
- WEAVER, P. L. AND P. G. MURPHY (1990). "FOREST STRUCTURE AND PRODUCTIVITY IN PUERTO RICO'S LUQUILLO MOUNTAINS." *BIOTROPICA* 22: 69-82.
- WIEDER, R. K. AND S. J. WRIGHT (1995). "TROPICAL FOREST LITTER DYNAMICS AND DRY SEASON IRRIGATION ON BARRO COLORADO ISLAND, PANAMA." *ECOLOGY* 76: 1971-1979.
- WINKLER, J. P., R. S. CHERRY AND W. H. SCHLESINGER (1996). "THE Q10 RELATIONSHIP OF MICROBIAL RESPIRATION IN A TEMPERATE FOREST SOIL." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 28: 1067-1072.
- WRIGHT, S. J. (2002). "PLANT DIVERSITY IN TROPICAL FORESTS: A REVIEW OF MECHANISMS OF SPECIES COEXISTENCE." *OECOLOGIA* 130: 1-14.
- WUTZLER, T. AND M. REITCHSTEIN (2008). "COLIMITATION OF DECOMPOSITION BY SUBSTRAT AND DECOMPOSERS-A COMPARISON OF MODEL FORMULATIONS." *BIOGEOSCIENCES DISCUSSIONS* 5: 163-190.
- XIAO, C. W., J. CURIEL YUSTE, ET AL. (2003) "ABOVE- AND BELOWGROUND BIOMASS AND NET PRIMARY PRODUCTION IN A 73-YEAR-OLD SCOTS PINE FOREST." *TREE PHYSIOLOGY* 23: 505-516.
- XU, M. AND Y. QI (2001). "SOIL-SURFACE CO₂ EFFLUX AND ITS SPATIAL AND TEMPORAL VARIATIONS IN A YOUNG PONDEROSA PINE PLANTATION IN NORTHERN CALIFORNIA." *GLOBAL CHANGE BIOLOGY* 7: 667-677.
- XU, X. K., L. HAN, ET AL. (2007). "INFLUENCE OF VEGETATION TYPES AND SOIL PROPERTIES ON MICROBIAL BIOMASS CARBON AND METABOLIC QUOTIENTS IN TEMPERATE VOLCANIC AND TROPICAL FOREST SOILS." *SOIL SCIENCE AND PLANT NUTRITION* 53: 430-440.
- YANG, Y. S., G.-S. CHEN, ET AL. (2004A). "DECOMPOSITION DYNAMIC OF FINE ROOTS IN A MIXED FOREST OF CUNNINGHAMIA LANCEOLATA AND TSOONGIODENDRON ODORUM IN MID-SUBTROPICS." *ANNALS OF FOREST SCIENCE* 61: 65-72.

- YANG, Y.-S., G.-S. CHEN, ET AL. (2004b). "FINE ROOT DISTRIBUTION, SEASONAL PATTERN AND PRODUCTION IN FOUR PLANTATIONS COMPARED WITH A NATURAL FOREST IN SUBTROPICAL CHINA." *ANNALS OF FOREST SCIENCES* 61: 617-627.
- YAVITT, J. B. AND S. J. WRIGHT (2001). "DROUGHT AND IRRIGATION EFFECTS ON FINE ROOT DYNAMICS IN A TROPICAL MOIST FOREST, PANAMA." *BIOTROPICA* 33: 421-434.
- ZAK, D. R., W. E. HOLMES, ET AL. (2003). "SOIL NITROGEN CYCLING UNDER ELEVATED CO₂: A SYNTHESIS OF FOREST FACE EXPERIMENTS." *ECOLOGICAL APPLICATIONS* 13: 1508-1514.
- ZONN, S. V. AND C.-K. LI (1962). "DYNAMICS OF THE BREAKDOWN OF LITTER, AND SEASONAL CHANGES IN THEIR ASH COMPOSITION, IN TWO TYPES OF TROPICAL BIOGEOCOENOSES." *SOOBSHCHENIYE LABORATORY LESOVED. MOSKUA* 6: 144-152.

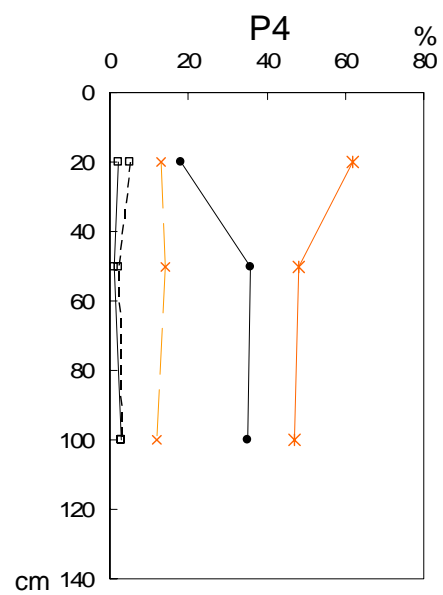
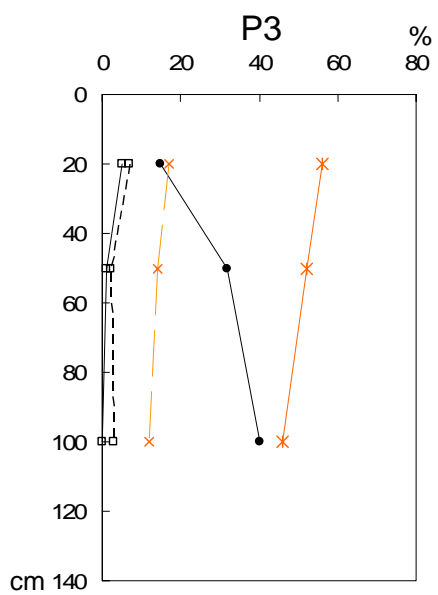
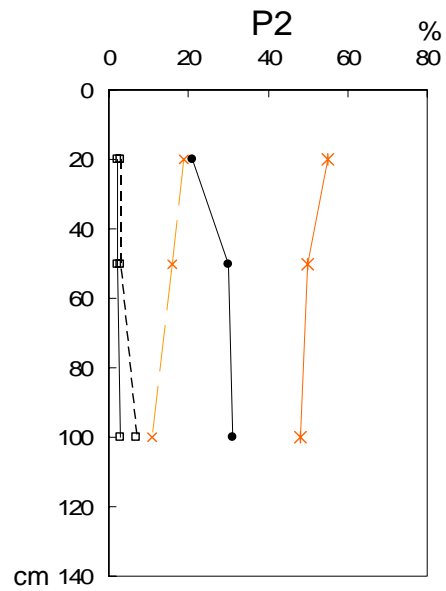
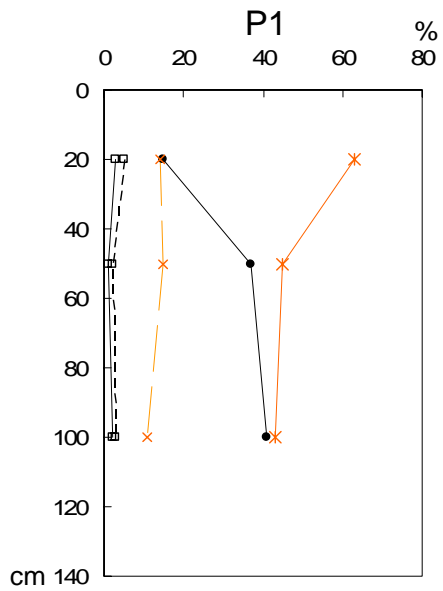
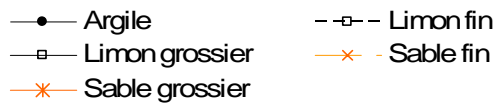
Annexe A – Profils de sol

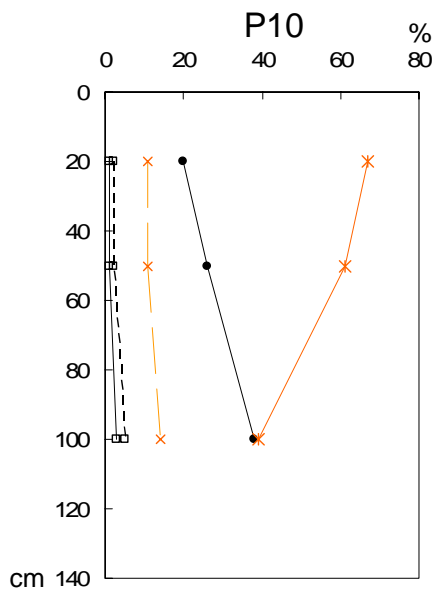
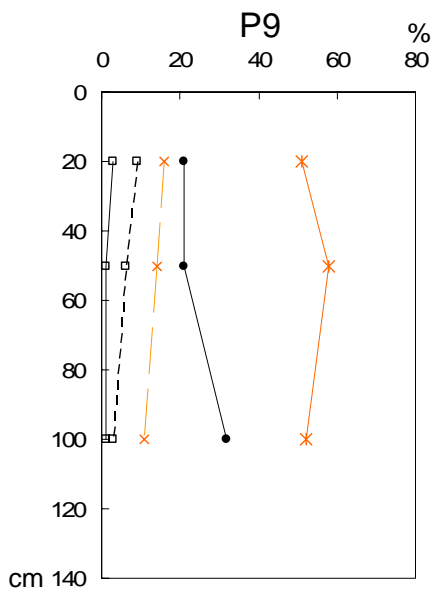
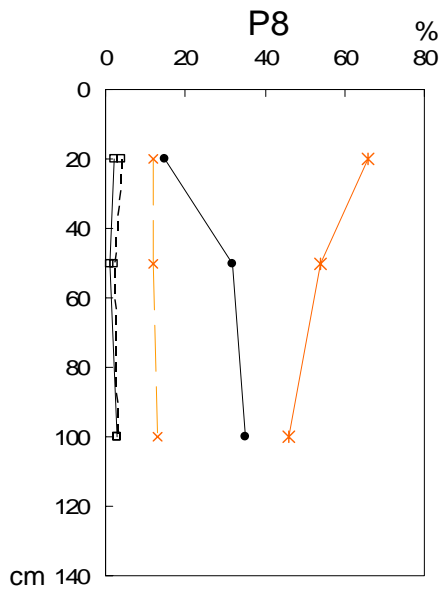
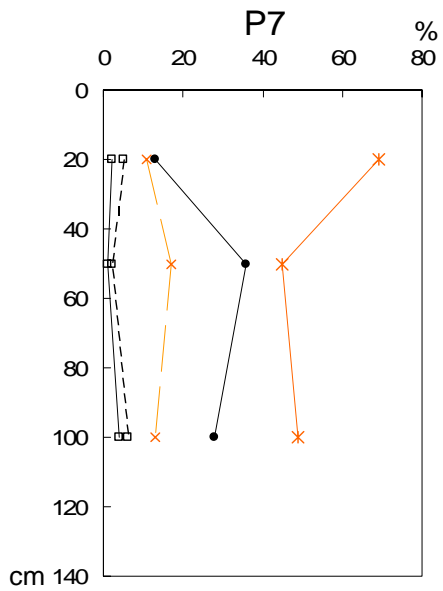
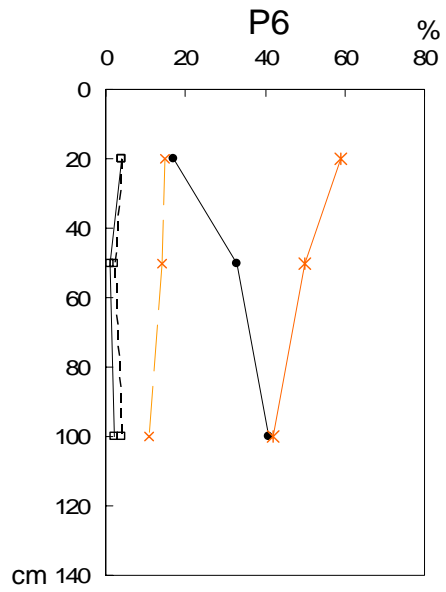
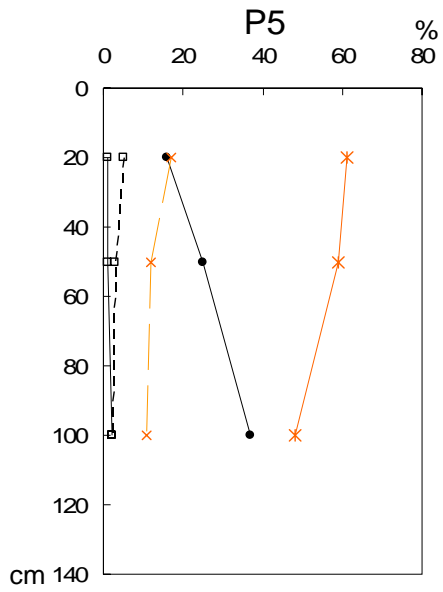
Le dispositif expérimental de Guyaflux

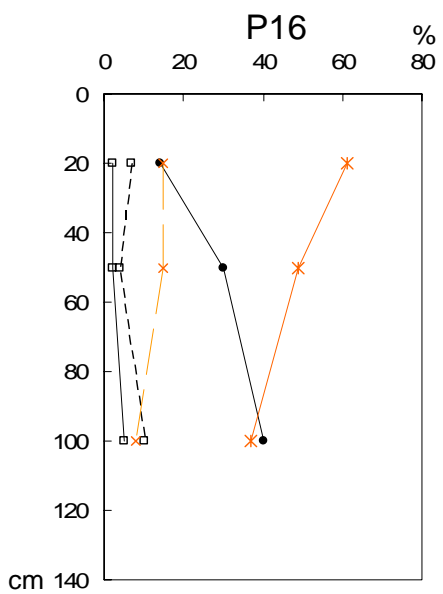
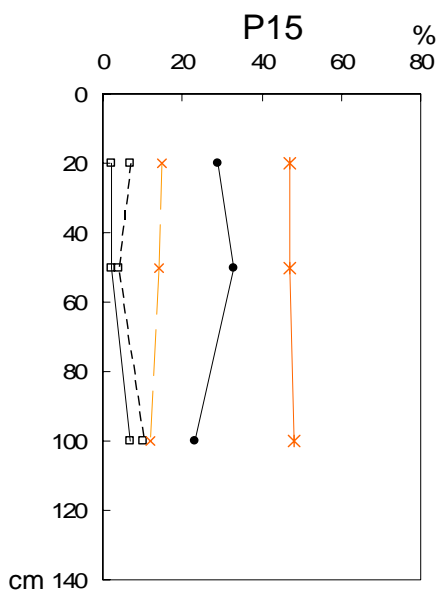
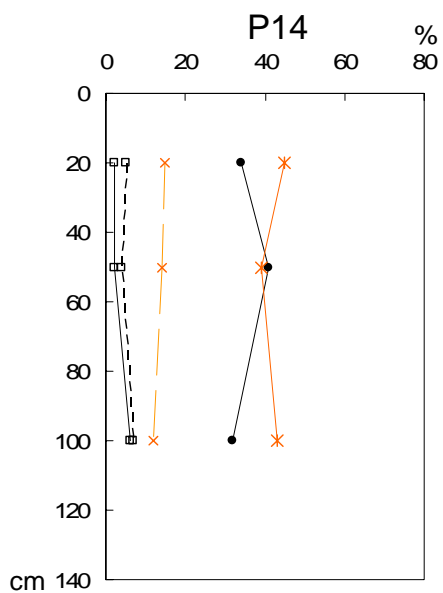
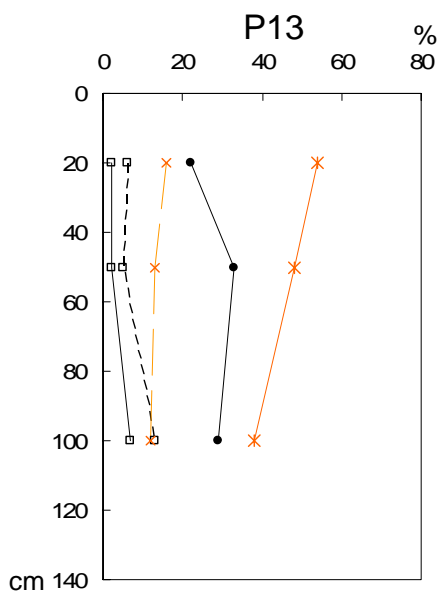
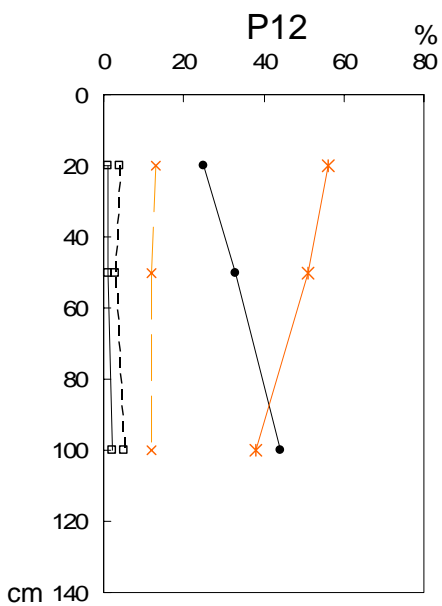
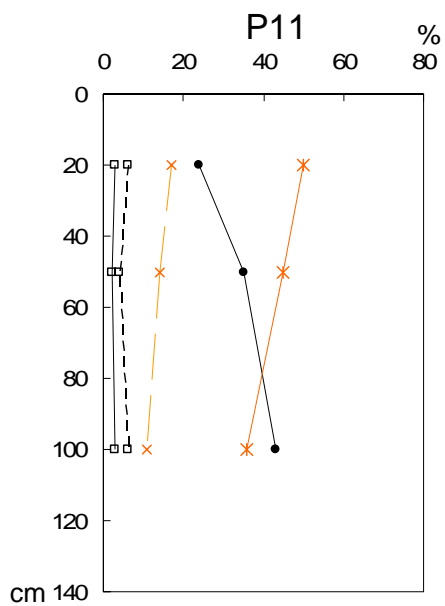


La plantation « d'Essences locales »

Légende :







Annexe B – Comparaison de 14 modèles sol

Tableau B.1 : Comparaison de 14 modèles simulant la dynamique de la matière organique du sol (MOS) en fonction de 7 critères structuraux : la résolution, la distinction entre la composante litière et la composante MOS, la présence d'un « pool » de décomposeurs, les types de « pool » de MOS, l'influence de facteurs environnementaux comme la texture du sol, la dynamique de décomposition et les autres éléments étudiés en plus du carbone.

Modèle	Résolution		Distinction litière/MOS	« Pool » associé aux décomposeurs	« Pools » de la MOS		Influence de la texture du sol	Taux de décomposition	Autre éléments	Ecosystème / Région climatique
	Spatiale	Temporelle			Nombre	Nom				
CANDY [Franko <i>et al.</i> 1995 ; 1997]	Pl, Pa, S	J, A	Séparée	Non	4	Litière fraîche, MOS active, MOS stabilisée, MOS inerte	Oui	Premier ordre	N	A-CT ; A-WTST ; G- CT ; H-CT
CENTURY [Parton <i>et al.</i> 1987 ; Parton 1996 ; Kelly <i>et al.</i> 1997]	Pl, Pa, R, C, G	Mo, J*	Séparée	Non	5	Fraction structurale, Fraction métabolique, MOS active, MOS lente, MOS stable	Oui	Premier ordre	N, P, S	N-CTB ; N-CT ; N- WTST ; N-T ; G-CT ; G- WTST ; G-T ; A-CT ; A- WTST ; A-T ; F-CT ; F- WTST ; F-T
DAISY [Hansen <i>et al.</i> 1991 ; Mueller <i>et al.</i> 1996]	Pl, Pa, S	H	Séparée	Non	7	Apport litière 1, 2 (lente, rapide), MO racinaire 1, 2, MOS 1, 2, MOS inerte	Oui	Michaelis-Menton, Premier ordre	N	A-CT ; A-WTST ; G-CT
DNDC [Li <i>et al.</i> 1992a ; b ; 1997]	Pl	H, J	Séparée	Non	5	Litière très labile, Litière labile, Litière récalcitrante, Humus (« humads »)-labile, Humus-résistant	Oui	Premier ordre	N	A-CT ; A-WTST ; A-T ; G-CT

Annexes

ECOSYS [Grant <i>et al.</i> 1993a ; b ; Grant 2001]	S, Pl, Pa	Mi, H	Séparée	Oui	7	MOS soluble, MOS adsorbée, MOS microbienne, Résidus microbiens, MOS active, MOS lente, MOS particulaire	Oui	Monod	N, P	A-CTB ; A-CT ; A-WTST
« Soil food web »										
Modèle [Hunt <i>et al.</i> 1984 ; 1987]	Pl, Pa	Mi, H	Séparée	Oui	4	Litière labile, Litière résistante, MOS stable, MOS inerte	Non	Michaelis-Menton, Logistique, Premier ordre	N	G
ITE [Thornley & Verberne 1989 ; Thornley & Cannell 1992]	Pl, Pa	Mi	Séparée	Oui	2	Biomasse, MOS	Non	Michaelis-Menton, Premier ordre	N	N-CT ; G-CT ; F-CT
NCSOIL [Molina <i>et al.</i> 1983 ; 1997]	M	J	Séparée	Non	5	Litière Pool I-labile, « Pool » I-résistant, « Pool » II-labile, « Pool » II-résistant	Non	Premier ordre	N	N-CTB ; N-CT ; N-WTST ; A-CT ; A-WTST ; G-CT
PHOENIX [McGill <i>et al.</i> 1981]	Pl, Pa	J, Se, Mo	Séparée	Oui	4	Litière métabolique, Litière structurale, Humus, MOS résistante	Non	Monod, Pseudo-premier ordre	N	G
Q-SOIL [Bosatta & Agren 1985 ; 1994]	Pl, Pa	A	Combinée	Non	1	« Pool » unique	Non	Pseudo-premier ordre	-	A-CTB ; F-CTB ; F-WTST
RothC [Jenkinson <i>et al.</i> 1987 ; Jenkinson 1990]	Pl, Pa, S, R, C, G	Mo	Séparée	Non	4	Litière décomposable, Litière résistante, Humus, MOS inerte	Oui	Premier ordre	-	N-CT ; G-CTB ; G-CT ; G-WTST ; G-T ; A-CTB ; A-CT ; A-WTST ; A-T ; F-CT ; F-WTST ; A-T

SOMM [Chertov 1990 ; Chertov <i>et al.</i> 1997]	Pl, Pa, G	J	Combinée	Non	3	L-litière, F-humus / débris organiques, H-argile / humus liés	Non	Premier ordre	N	N-PSP ; N-CTB ; N-CT ; N-WTST ; N-T ; G-CT ; G-WTST ; G-T ; F-PSP ; F-CTB ; F-T
VVV [Van Veen & Paul 1981 ; Van Veen <i>et al.</i> 1984]	Pl, Pa	J	Séparée	Non	6	Litière non ligneuse, Litière ligneuse, MOS active protégée, MOS active non protégée, MOS récalcitrante protégée, MOS récalcitrante non protégée	Non	Premier ordre	N	
VVV [Verberne <i>et al.</i> 1990]	Pl, Pa	J	Séparée	Non	6	Litière labile, Litière structurale, Litière récalcitrante, MOS active protégée, MOS active non protégée, MOS âgée	Non	Premier ordre	N	G-CT ; A-CTB ; A-CT ; A-WTST ; F-CT

D'après Paustian (1994), McGill (1996), et Molina & Smith (1998) ; M, micropore ; Pl, Placeau ; Pa, Parcelle ; S, Secteur ; R, Région ; C, Continent ; G, Globe, Mi, Minute ; H, Heure ; J, Jour ; Se, Semaine ; Mo, Mois ; A, Année.

* pas de temps adopté dans la présente étude.

D'après Smith *et al.* (2000), Ecosystème : N = végétation naturelle, G = prairie (cultivée et non cultivée), A = terre arable, H = horticulture, F = forêt / milieux boisés, Région climatique : PSP = polaire / subpolaire, CTB = boréale tempérée froide, CT = tempérée froide, WTST = tempérée chaude / subtropicale, T = tropicale.

Annexe C – Description du modèle hétérotrophe

Le modèle CENTURY a été choisi pour simuler la composante hétérotrophe de la respiration du sol. Ce modèle générique de dynamique de la matière organique du sol simule les flux de CO₂ à partir du processus de décomposition (Parton *et al.* 1987). Dans ce modèle, le sol est découpé en huit « pools » dans lesquels se répartit la matière organique. Chaque « pool » est caractérisé par une constante de décomposition (*e.g.* k) qui est conditionné par la température, l'humidité ainsi que la qualité texturale du sol. La version de CENTURY que nous avons utilisée tient compte des trois profondeurs : surface et deux horizons sous-jacents (0-15 cm et 15-30 cm).

Les huit valeurs de taux de décomposition (Annexe H) issues de l'initialisation originale du modèle CENTURY, ont été calculées dans des conditions optimales où ni la température, ni l'humidité du sol ne sont des facteurs limitants. Elles ont ensuite été adaptées au pas de temps journalier (Waelbroeck 1995 ; Le Dantec 2000). Les litières épigées (*i.e.* feuilles mortes, fruits, fleurs ou bois mort) et endogées (*i.e.* racines mortes) constituent la biomasse carbonée qui alimente les différents « pools ». La répartition de cette biomasse repose sur sa composition biochimique et plus particulièrement sur le rapport lignine / azote. Il y a deux fractions dont l'une qualifiée de « structurale » (F_s), réunit les composés structuraux constitutifs des tissus des végétaux qui sont riches en polysaccharides tels que la cellulose, les hémicelluloses et la lignine, et l'autre qualifiée de « métabolique » (F_m), regroupe les composés riches en azote. Cette répartition entre les fractions F_m et F_s est formalisée selon les équations :

Pour les litières de feuilles et les racines fines ($\varnothing < 2$ mm), l'équation adaptée à notre type d'écosystème (Section 4.2.2.1.) est :

$$F_m = 0.85 - 0.016L / N \quad (C.1)$$

Et pour les grosses racines ($\varnothing > 2$ mm) :

$$F_m = 0.85 - 0.014L / N \quad (C.2)$$

La fraction structurale se calcule :

$$F_s = 1 - F_m \quad (C.3)$$

La vitesse de décomposition de la F_s plus lente que celle de F_m dépend des teneurs en lignine et se

calcule selon l'équation :

$$Lc = \exp^{(-3 \times Ls)} \quad (C.4)$$

Où Lc est le facteur de décomposition de la fraction « structurale » directement dépendant de Ls la teneur en lignine.

Les produits de décomposition de ces deux fractions alimentent les « pools » de matière organique aux différentes profondeurs de sol, qui sont regroupés en trois compartiments : rapide, lent et stable. Le C issu des produits de décomposition de F_m et de F_s sans lignine va directement alimenter le compartiment de C microbien appelé « pool » de C rapide. Ce dernier représente les microbes du sol et leurs produits dérivés. Dans le sol (*e.g.* horizons 0-15 et 15-30 cm), il est caractérisé par une vitesse de décomposition élevée dépendante de la texture du sol. Celle-ci va agir sur k de ce compartiment, ainsi que sur k des deux autres, et donc influencer le transfert de la matière organique dans les « pools » de C lent et stable. En d'autres termes, plus le sol est riche en particules sableuses plus le turnover du compartiment de C considéré est élevé, et plus un sol est riche en particules argileuses plus le C organique est stabilisé dans les « pools » de C lent et stable. Quant à la lignine, elle va alimenter le compartiment de C lent. Les flux de C entre les différents compartiments sont conditionnés par le contenu en eau du sol ainsi que la température.

Ces deux facteurs abiotiques agissent sur la décomposition de la matière organique en modifiant les valeurs de k de l'ensemble des « pools » de C organique. Le facteur température (At) est calculé à partir d'une fonction exponentielle qui a la forme d'une courbe en cloche. Les trois équations utilisées simultanément à la surface, entre 0-15 ou entre 15-30 cm de profondeur dans le sol sont identiques et conformes aux équations initialement développées par Parton *et al.* (1987).

$$At_{surface} = At_{(0-15cm)} = At_{(15-30cm)} = \left(\frac{45-T}{45-35}\right)^{0.2} \exp\left(0.076 \times \left(1 - \left(\frac{45-T}{45-35}\right)^{2.63}\right)\right) \quad (C.5)$$

Où T est la température de l'air et du sol à différentes profondeurs. Dans la présente étude, les deux compartiments sol sont définis suivant les profondeurs 0-15 et 15-30 cm.

Quant au facteur humidité (Aw), il est calculé à partir de la fonction sigmoïdale d'origine couplée à une fonction exponentielle (Section 4.2.2.1.). L'ajout de cette dernière fonction permet d'exprimer le phénomène d'inhibition des flux carbonés qui est observé lorsque le sol en surface et à faible profondeur est saturé en eau durant les fortes pluies. Les trois facteurs d'humidité calculés dans

les trois niveaux de sol (à la surface, entre 0-15 cm et 15-30 cm de profondeur) sont calculés à partir des mêmes équations :

$$Aw_{surface} = Aw_{(0-15cm)} = Aw_{(15-30cm)} = \frac{1}{(1 + 30 \times e^{(-8.5 \times Hr)})} \quad (C.6)$$

Et,

$$Aw_{surface} = Aw_{(0-15cm)} = Aw_{(15-30cm)} = -5.8289 \times Hr^2 + 10.191 \times Hr - 3.3575 \quad (C.7)$$

Où Hr est le rapport de l'humidité volumique du sol et de la valeur de la capacité au champ (Hv / Hv_{max}), humidité volumique à laquelle correspond la plus forte valeur de respiration.

Ainsi, la décomposition de la matière organique des différents compartiments s'exprime selon les trois équations suivantes :

- pour la fraction structurale des litières foliaires et racinaires :

$$\frac{dCi}{dt} = Ki \times At \times Aw \times Lc \times Ci \quad (C.8)$$

Où Ki est la constante de décomposition maximale du compartiment de sol i, At le facteur température et Aw le facteur humidité du sol et Ci la biomasse de C organique du compartiment i.

- pour le « pool » de C rapide :

$$\frac{dCi}{dt} = Ki \times At \times Aw \times Tm \times Ci \quad (C.9)$$

Où Tm est lié à la nature du substrat et en particulier à la proportion en particules fines (argile plus limon) dans le sol.

- et pour les « pools » lent et stable :

$$\frac{dCi}{dt} = Ki \times At \times Aw \times Ci \quad (C.10)$$

Enfin, chaque niveau de décomposition, résultant de l'activité des micro-organismes décomposeurs du sol est accompagné d'un flux de dioxyde de C issu de leur respiration. La somme de ces flux carbonés donne la respiration hétérotrophe (Rh).

Annexe D – Répartition des biomasses de C organique du sol dans les différents compartiments

La litière aérienne est l'une des principales sources de carbone dans le sol. La biomasse de cette litière a été calculée en utilisant les ramassages bimensuels réalisés dans la parcelle 1 sur Guyaflux (données D. Bonal). Quatre bacs à litière disposés aux angles de la parcelle permettent de caractériser les chutes de biomasse végétale au sol (fruits, fleurs, feuilles et branches). En s'accordant sur le fait que le bois mort au sol, provenant de grosses branches ou même de chablis³⁶, constitue des situations particulières, nous n'avons conservé que la litière fine (fruits, fleurs et feuilles) pour le travail de paramétrisation (Annexe E). La biomasse cumulée sur les deux années successives 2004 et 2005 représente environ 13.8 t_{MS}/ha soit l'équivalent de 684 gC/m² en supposant une teneur en C de 49.5% de la matière sèche (Hättenschwiler *et al.* 2008).

Les milieux tropicaux sont caractérisés par une vitesse de décomposition très rapide, 95% de la biomasse du compartiment « métabolique » sont décomposés entre la date de la chute de litière et le premier jour de l'année suivante.

La répartition du C organique dans le sol et plus précisément entre les deux horizons 0-15 et 15-30 cm, est calculée à partir des dosages réalisés par V. Freycon (2003, com. pers.) à différentes profondeurs le long du profil vertical des fosses pédologiques (Figure D.1).

³⁶ Chutes d'arbres.

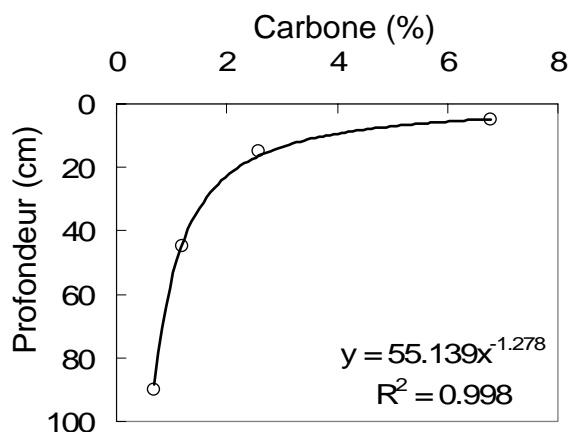


Figure D.1 : Evolution des quantités de C organique du sol (exprimé en %) estimées à partir des quatre mesures réalisées à 5, 15, 45 et 90 cm de profondeur (cercles blancs). Ces mesures proviennent du profil de sol de la fosse pédologique située à proximité de P1 sur Guyaflux (Freycon 2003, Section 1.2.3.4.).

La quantité totale de C organique est d'abord estimée à 13840 gC/m² et à 3050 gC/m², en tenant compte de l'épaisseur de l'horizon, pour les profondeurs respectives 0-15 cm et 15-30 cm. Ainsi, la quantité de C calculée dans le sol à proximité de P1 sur Guyaflux est de 168.9 tC/ha pour la profondeur 0-30 cm. Cette estimation est cohérente avec la gamme de variations (25-225 tC/ha) obtenue pour la même profondeur dans les sols de différentes forêts du site expérimental de Luquillo (Wang *et al.* 2002 ; Porto Rico). Notre estimation apparaît cependant relativement élevée comparée aux sols des forêts de même altitude (25-150 tC/ha, Wang *et al.* 2002). Les forêts de basse altitude comme celles rencontrées sur le site de Guyaflux, présentent généralement un taux de décomposition de la matière organique élevé comparé à celui des sols de haute altitude dans lesquels les faibles températures et teneurs en oxygène limitent l'activité des décomposeurs du sol. Par ailleurs, les différentes quantités de C des sols de faible altitude des deux études ne s'expliquent ni par des différences dans la nature des sols des deux sites, nature de type Acrisol à tendance argileuse, ni par des différences dans les saisons des prélèvements de sol pour les deux études, prélèvements réalisés durant la saison des pluies.

Puis, la répartition du C organique total est calculée dans les différents « pools » propres aux deux compartiments de sol (0-15 cm et 15-30 cm de profondeur). Ces « pools » sont qualifiés de « rapide », « lent » et « stable » en fonction de la valeur du taux de décomposition du C organique. Pour cela nous nous appuyons sur les travaux de Wang *et al.* (2002) qui consistent en une estimation du stock de carbone de sol de forêt tropicale. Son estimation s'élève à 37.72% et à 60.36% des proportions respectives des « pools » lents et des « pools » stables entre 0-30 cm de profondeur (Tableau D.1).

Tableau D.1 : Répartition des biomasses de C organique, exprimées en gC/m², des « pools » lents et stables entre 0 -15 et 15-30 cm de profondeur.

Profondeur (cm)	C lent (gC/m ²)	C stable (gC/m ²)
0-15	5220.5	8353.8
15-30	1150.5	1841.0

La quantité totale de ces deux « pools » couvre 98% du C organique, il reste alors 2% du C total à répartir entre le «pool» microbien et la fraction « métabolique » et « structurale » de la biomasse racinaire. Des mesures de carbone microbien ayant été réalisées dans le sol de cette parcelle (Section 2.2.3.5.), les estimations des fractions de C « rapide » sont calculées pour les deux profondeurs 0-15 cm et 15-30 cm. Le C microbien contenu dans 0-15 cm de profondeur est d'environ 522 mgC/kg de sol, ce qui représente 1.1% du C total dosé pour la profondeur correspondante, tandis que le C microbien contenu dans 15-30 cm de profondeur est de 224 mgC/kg de sol soit un peu plus de 1.12% du C total mesuré pour la même profondeur (Section 2.2.3.5. Figure II.3). Plusieurs études réalisées en forêt tropicale rapportent des proportions de C microbien du même ordre de grandeur (1.6% d'après Motavalli *et al.* 1994 et 1.39% d'après Wang *et al.* 2002). De plus, ne connaissant pas la quantité exacte de C microbien présent à la surface du sol, nous avons utilisé les résultats de Wang *et al.* (2002) qui citent une proportion de 0.53%. L'initialisation du modèle repose également sur les résultats des parts respectives des fractions « structurale » et « métabolique » des litières racinaires, obtenus par Motavalli *et al.* 1994 sur le site de Manaus (Brésil) dont les caractéristiques pédologiques (teneurs en argile, pH) sont les plus proches des nôtres. La proportion de C organique total dans la fraction « structurale » des litières racinaires est alors de 1.9% tandis que celle de la fraction « métabolique » est de 0.0032% dans la profondeur de sol 0-30 cm (Tableau D.2).

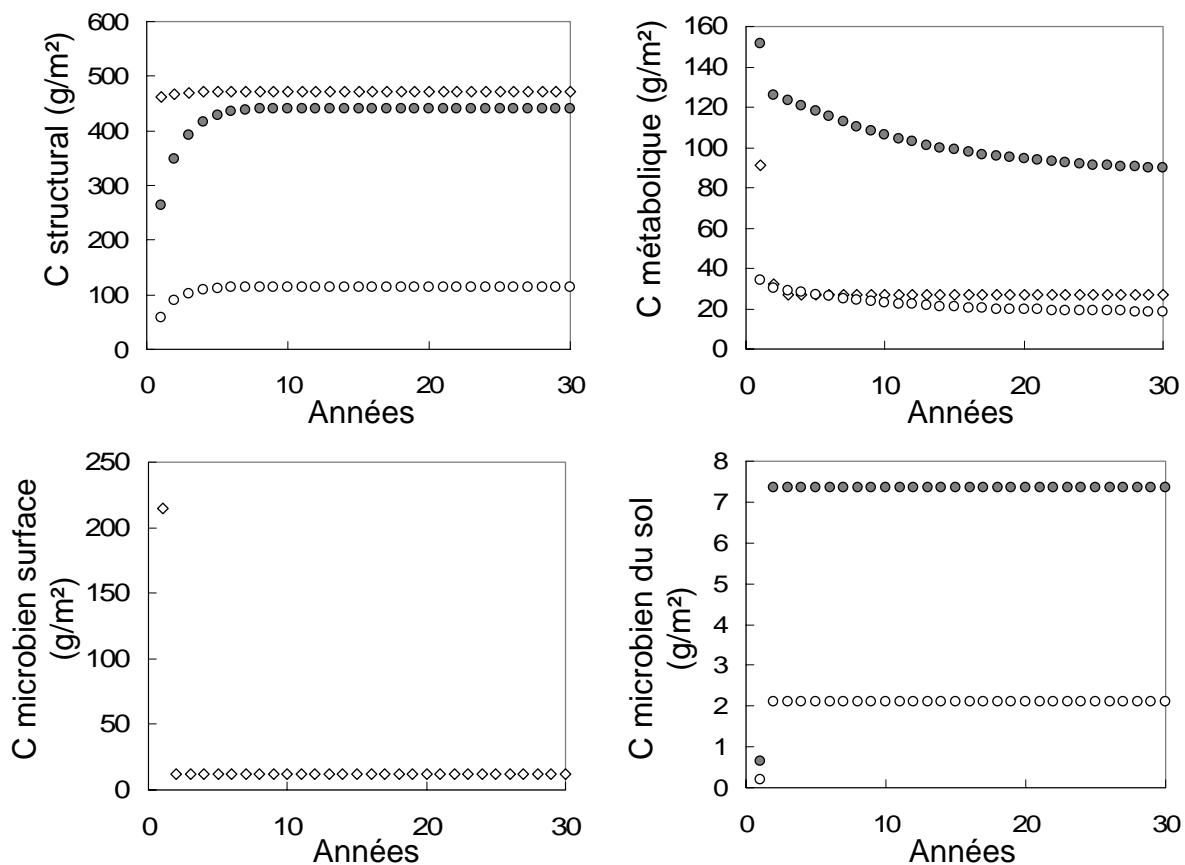
Tableau D.2 : Répartition des biomasses de C organique, exprimées en gC/m², des « pools » rapides et des « pools » de litière entre 0 -15 et 15-30 cm de profondeur.

Profondeur (cm)	C microbien (gC/m ²)	C structural des racines (gC/m ²)	C métabolique des racines (gC/m ²)
0-15	152.2	263.0	0.44
15-30	34.2	58.0	0.10

La différence entre la quantité de C organique estimée avec le profil vertical de sol et la somme de C organique par horizon et par compartiment recalculée (17073 gC/m²), est environ de 1.1%.

Annexe E – Mise à l'« équilibre » du C organique dans les différents compartiments du sol

D'un point de vue mathématique, cette étape vise à définir un état de pseudo « équilibre » de la répartition des quantités de C dans les différents « pools » à partir des paramètres physico-chimiques du milieu (texture du sol, composition chimique), des données d'entrée (apport de litières), des données de sortie (flux de carbone) et des conditions climatiques (Figure D.1 et D.2). Cet exercice de mise à l'« équilibre » repose sur l'année climatique 2006 pour des conditions de plateaux contrôles (CP) et sur une initialisation établie sur les valeurs moyennes de chacun des paramètres environnementaux mesurés sur la parcelle d'étude (P1).



Légende : ◇ surface
○ 0-15 cm
● 15-30 cm

Figure E.1 : Dynamique sur 30 ans du C organique des fractions « structurales » et « métaboliques » d'une part des litières de feuilles et de racines, et du C microbien d'autre part. Cette évolution de la matière organique simulée par le modèle concerne la surface, et les deux profondeurs de sol 0-15 cm et 15 et 30 cm.

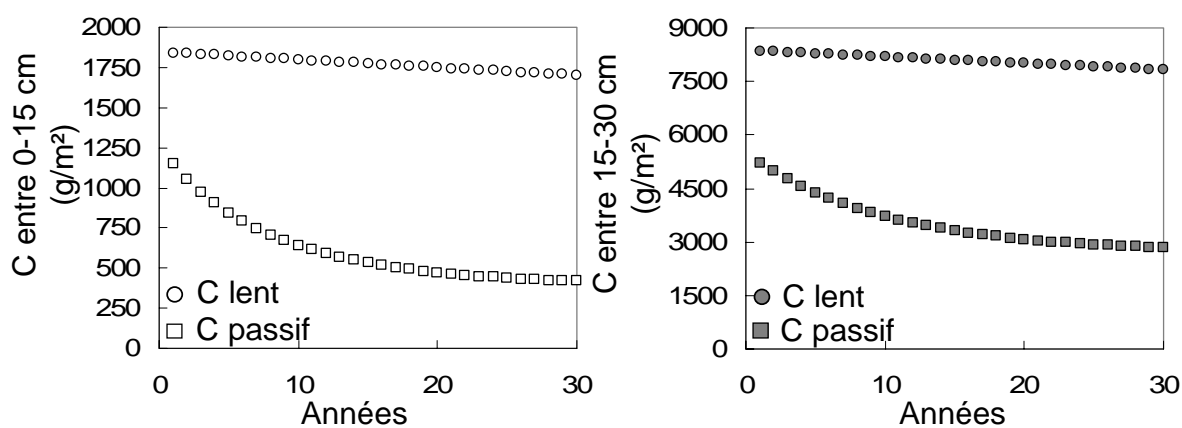


Figure E.2 : Evolution du C organique des « pools » de C lents et des « pools » de C stables du sol entre 0-15 cm et 15-30 cm de profondeur sur 30 ans.

La mise à l'« équilibre » est testée sur plusieurs périodes de temps : 10 ans, 20 ans et 100 ans. La figure E.3. illustre l'importance du choix du temps de mise à l'« équilibre » et l'impact des répartition de C sur les flux de CO₂.

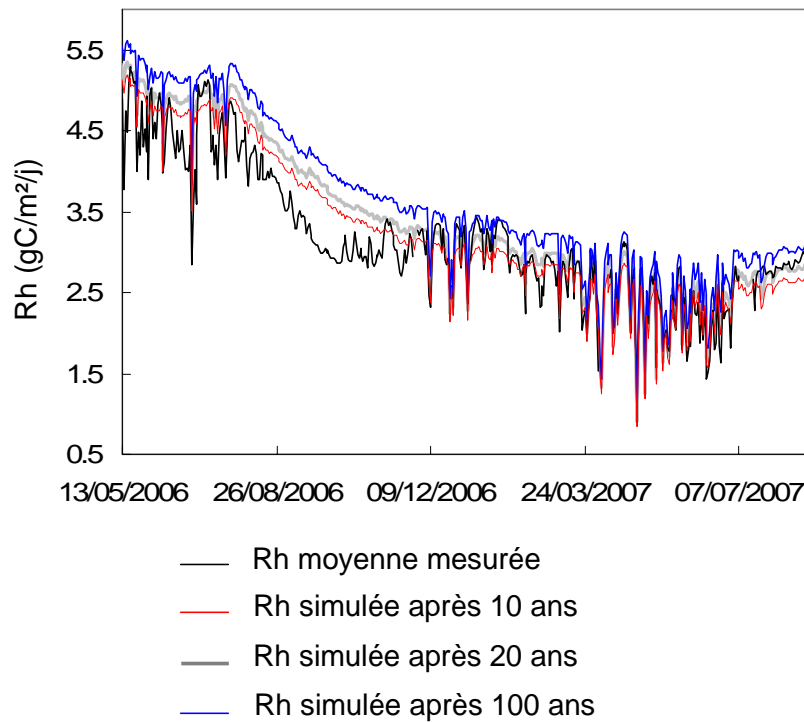


Figure E.3 : Effet de trois différentes mises à l'« équilibre » sur la respiration hétérotrophe (courbes rouge, grise et bleue) comparée aux flux mesurés sur les placeaux tranchés entre le 27/04/06 et le 31/12/07 (courbe noire).

Bien que le choix de la période soit en partie arbitraire, 20 ans est le temps retenu et nécessaire pour qu'il y ait stabilisation des « pools » de carbone rapides sans que les « pools » de C lents et « stables » ne soient dégradés. Après 10 ans de mise à l'« équilibre » la biomasse des « pools de C rapides » évolue encore tandis qu'après 100 ans de mise à l'« équilibre » les biomasses de C organique du « pool » lent et du « pool » stable sont modifiées de 66% et 24% respectivement, pour l'horizon 15-30 cm. La biomasse totale de C organique obtenue après 20 ans est de 13976 gC/m² contre 17072 gC/m² au départ. Une diminution nette de 17% et 24% des biomasses de C organique contenues dans les deux profondeurs 0-15 et 15-30 cm respectivement est observée entre les concentrations initiales et finales (Tableau D.1). Ces nouvelles valeurs de biomasse de C organique, pour la profondeur 0-30 cm, sont plus proches des valeurs obtenues dans des sols d'autres forêts tropicales rencontrées sur le site expérimental de Luquillo (10100-18600 gC/m² pour des forêts de moyenne à haute altitude, Puerto Rico, Wang *et al.* 2002).

Tableau E.1 : Résultats de la dynamique de la matière organique du sol, de chacun des «pools» simulée par le modèle CENTURY sur 20 ans à partir de la seule année climatique 2006. Le tableau résume les répartitions du C organique initiales et finales après 20 ans (gC/m²/j).

Fraction de C organique	0-15 cm		15-30 cm	
	Initial	20 ans	Initial	20 ans
C structural feuilles	462.5	472.9	-	-
C métabolique feuilles	215.1	12.2	-	-
C structural racines	263.2	441.3	58.1	113.9
C métabolique racines	0.64	7.4	0.18	2.1
C microbien sol	151.8	94.2	34.1	19.6
C « lent »	5219.4	3070.1	1149.7	470.0
C « stable »	8353.9	8008.7	1841.0	1748.7

Après 20 ans, la somme des proportions en C organique du « pool » lent et du « pool » stable entre 0 et 30 cm de profondeur a sensiblement évolué et représente 95% du C organique total contre 97% initialement. Pour ces deux fractions, la modification de la biomasse de C organique est en faveur du « pool » de C stable pour la profondeur 0 et 30 cm (70% contre 60% initialement).

Annexe F – Effet de l’humidité du sol sur Rh

Les mesures de respiration mettent en évidence une importante variabilité entre les plateaux tranchés (TP³⁷). La variabilité inter-placeaux (entre TP) est également présente dans les mesures d’humidité du sol. De plus, les gammes de variations par TP, pour la variable humidité, présentent des valeurs extrêmes qui leur sont propres. En d’autres termes, l’humidité maximale mesurée dans le sol du TP 11 est différente de l’humidité maximale mesurée dans le sol du TP 17 qui présente d’une façon plus générale les extrêmes en humidité (Figure F.1).

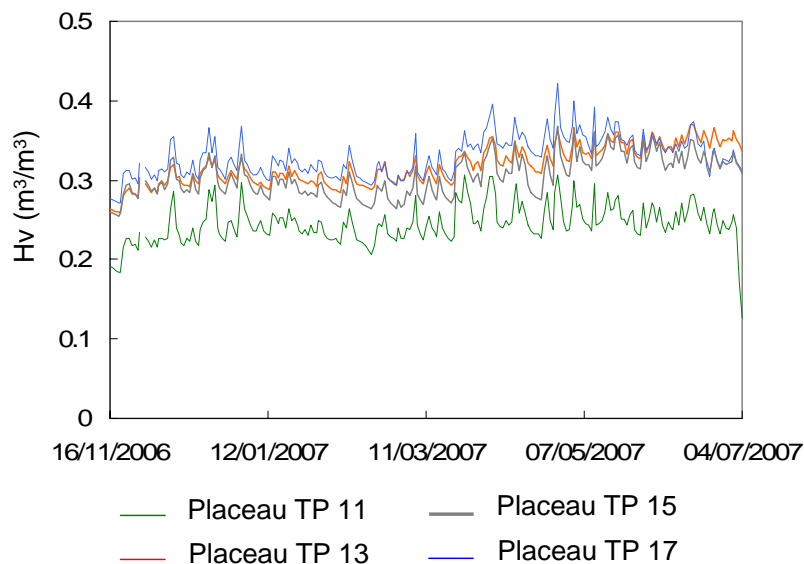


Figure F.1 : Humidité du sol (Hv) mesurée par *trench-plot* (TP) entre le 16/11/06 et le 04/07/07.

Or la simulation de référence comparée à la respiration moyenne des mesures effectuées sur les

³⁷ Acronyme de « Plateaux Tranchés » et du mot anglais « Trench-Plot ».

quatre TP, est le résultat d'une paramétrisation « moyenne » où l'ensemble des paramètres environnementaux et climatiques sont des valeurs moyennes de mesure. Dans le cas de l'humidité du sol qui est en réalité le rapport des humidités journalières sur la moyenne des humidités à la capacité au champ (H_r d'après l'équation F1), ce type de paramétrisation ne rend pas compte de la variabilité spatiale mesurée (d'après l'équation F2).

$$Hr_p = \frac{Hv_p}{Hvc_p} \quad (F1)$$

Où Hr_p est l'humidité relative et une des variables météorologiques d'entrée du modèle, Hv_p l'humidité volumique journalière exprimée en m^3/m^3 mesurée sur le plateau p où « p » peut avoir la valeur 11, 13, 15 ou 17 et Hvc_p ³⁸ la valeur de la capacité au champ propre au sol du plateau p . De cette première équation découle le calcul de H_r de référence qui permet d'obtenir la respiration du sol de référence telle que :

$$Hr_{réf} = \frac{\text{moyenne}Hv_p}{Hvc_p \text{moyen}} \quad (F2)$$

Où $\text{moyenne}Hv_p$ est la moyenne jour à jour des humidités volumiques mesurées sur chaque TP et $Hvc_p \text{moyen}$ la valeur moyenne des capacités au champ spécifique à chaque TP soit $0.29 m^3/m^3$.

L'hypothèse qui découle de ces observations repose sur le fait qu'en intégrant la variabilité spatiale des Hr_p (une valeur de Hr_p par plateau), une part de la variabilité spatiale des flux mesurés comparés aux flux simulés est expliquée. Deux méthodes permettent de répondre à cette hypothèse. La première méthode (1.) consiste à calculer la moyenne des Hr_p spécifiques à chaque

³⁸ $0.23 m^3/m^3$, $0.29 m^3/m^3$, $0.30 m^3/m^3$ et $0.32 m^3/m^3$ pour les plateaux tranchés n° 11, 13, 15 et 17 respectivement.

TP, tandis que la seconde méthode (2.) consiste à effectuer quatre forçages différents sur la base des quatre H_{r_p} spécifiques à chaque TP. L'absence de données pour les humidités de sol dans la plus grande profondeur (15-30 cm) ne permet pas de tester l'impact de cette variable sur R_h .

1. Les résultats de la première méthode montrent une amélioration du flux simulé comparé à la moyenne des flux mesurés qui se traduit par une modification de la pente de la relation. Une plus forte valeur de la pente signifie dans le cas présent, que la sous-estimation des faibles valeurs de flux et la surestimation des fortes valeurs de flux observées dans la simulation de référence (Figures F.2 et F.3 a)) sont corrigées (Figure F.3 b)).

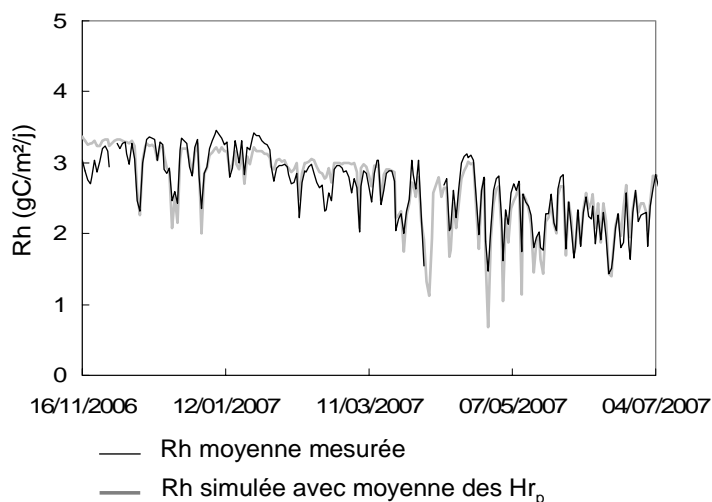


Figure F.2 : Dynamique saisonnière pour la période entre le 16/11/06 et le 04/07/07, de la respiration hétérotrophe moyenne mesurée sur les quatre TP et de la respiration hétérotrophe simulée à partir de la moyenne des humidités relatives spécifiques aux TP (H_{r_p}).

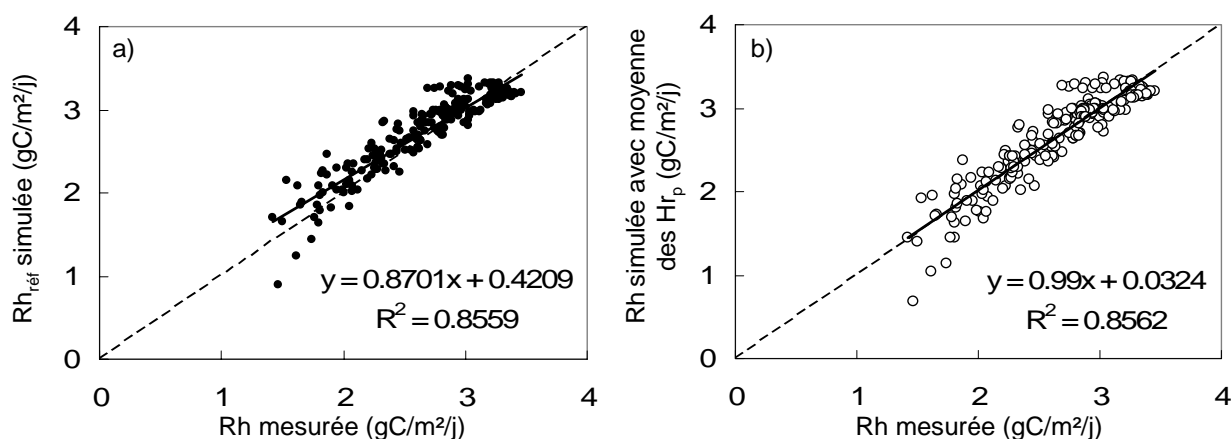


Figure F.3 : Comparaison entre la respiration hétérotrophe moyenne mesurée sur les quatre TP et a) la respiration hétérotrophe simulée à partir d'une humidité relative moyenne ($H_{r_{ref}}$) et b) simulée à partir de la moyenne des humidités relatives spécifiques aux TP (H_{r_p}) pour la période entre le 16/11/06 et le 04/07/07.

2. Les résultats de la seconde méthode sont globalement identiques aux précédents avec une sensible amélioration de la valeur de la pente de la relation entre la moyenne des Rh mesurées sur chaque TP et la moyenne des Rh simulées à partir des humidités relatives spécifiques (Figure F.4). La relation presque parfaite obtenue entre les résultats des deux méthodes (« Rh simulée avec moyenne » des H_{r_p} versus « moyenne des Rh simulées par TP ») montre l'importance du calcul du rapport des humidités incluant la valeur de l'humidité maximale propre au milieu (ici à l'échelle du plateau).

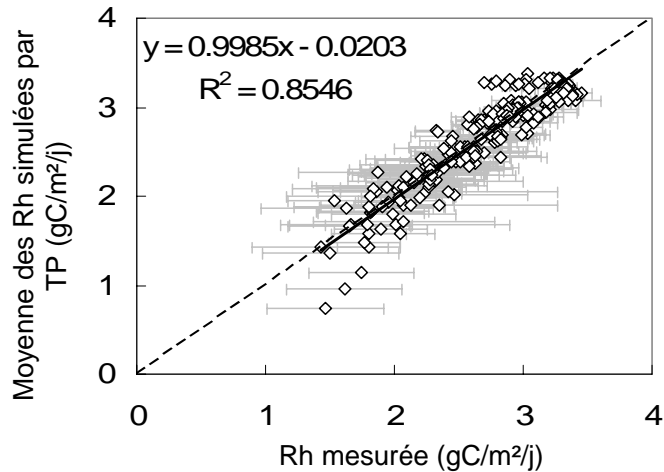


Figure F.4 : Comparaison entre la respiration hétérotrophe moyenne mesurée sur les quatre TP et la moyenne des quatre simulations de respiration hétérotrophe de chaque TP pour la période comprise entre le 16/11/06 et le 04/07/07. Les valeurs d'écart-type sont représentées par les barres grises.

Globalement, le rapport des humidités calculé sur la base des moyennes des humidités divisées par $0.29 \text{ m}^3/\text{m}^3$ tend systématiquement à sous-estimer la valeur des humidités relatives propres aux TP (Figure F.5).

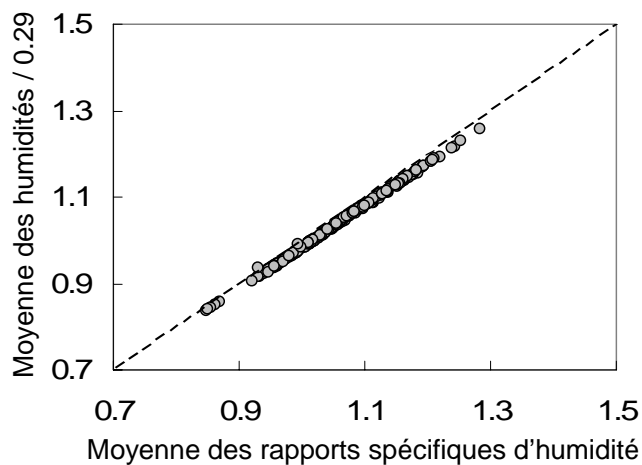


Figure F.5 : Comparaison entre le rapport de la moyenne des humidités des TP sur 0.29 (Hc moyen) et la moyenne des rapports propres à chaque TP. L'humidité relative calculée à partir de 0.29 est utilisée pour simuler $Rh_{\text{réf}}$.

Une conséquence directe de cette sous-estimation des humidités est une atténuation des effets restrictifs de l'humidité sur les flux. En effet, durant la période comprise entre le 16/11/06 et le 04/07/07 qui inclut principalement la grande saison des pluies tout en « évitant » la grande saison sèche, le facteur humidité (A_w) a un impact physique et biologique négatif sur Rh . D'un point de vue biologique, la sursaturation en eau du sol agit sur la diffusivité des gaz dans le sol ainsi que sur l'activité des micro-organismes décomposeurs en favorisant un milieu anoxique.

Annexe G – Estimation des variations journalières de la croissance des racines fines

Dans la composante autotrophe de la respiration du sol, nous pouvons distinguer deux flux. L'un est la respiration de croissance, il correspond à la quantité de carbone qui est nécessaire à la mise en place de nouveaux tissus chez les végétaux. L'autre est la respiration de maintenance, il correspond à la quantité de carbone indispensable au maintien des tissus ou structure vivante. L'évolution de ces flux au cours du temps n'est pas linéaire et est étroitement dépendante de la dynamique de croissance de la plante. Dans le contexte racinaire, la respiration autotrophe est donc liée à la phénologie des racines. Ce point clé, souvent peu renseigné, implique une étude précise du suivi de la croissance des racines au cours du temps. Deux études du présent travail de thèse sont couplées de manière à obtenir l'information la plus complète possible sur la dynamique de production des racines inférieures à 2 mm. La première expérimentation est le suivi de la croissance en longueur des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) *via* la méthode des rhizotrons, tandis que la seconde expérimentation est l'estimation de la production de racines fines ($\varnothing < 2$ mm) *via* la méthode des carottes de recolonisation.

La phénologie des racines fines, calculée au pas de temps mensuel est une production de racines entre 0 et 15 cm de profondeur dans le sol exprimée en $\text{gC/m}^2/\text{j}$.

Nous estimons, en premier lieu, une élongation racinaire moyenne sur la base des suivis de la croissance individuelle des racines fines de cinq espèces ligneuses de la plantation. La méthode des rhizotrons qui est une technique d'observation directe et non destructive est utilisée pour ces suivis de croissance au cours de l'année 2007. Pour chaque mois une moyenne de l'élongation racinaire est calculée à partir de deux dates de suivi minimum, puis est rapportée à la moyenne annuelle des élongations mesurées (Figure G.1).

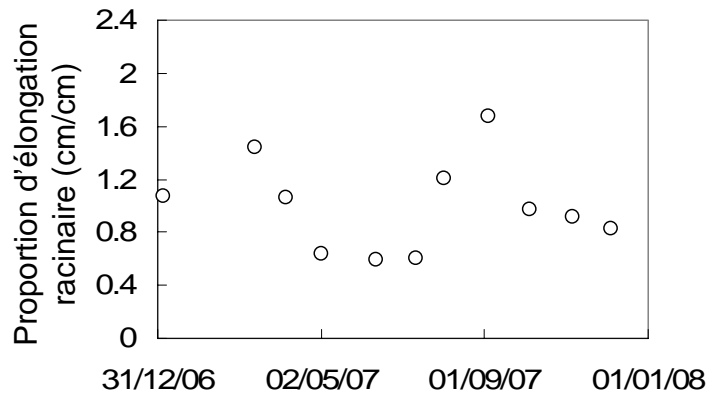


Figure G.1 : Phénologie des racines fines ($\emptyset < 2$ mm) de l'année 2007. Chaque point est le rapport d'une moyenne mensuelle calculée sur 2, 3 ou 4 dates de suivi selon le mois considéré, sur la moyenne annuelle des croissances racinaires mesurées.

Conjointement, la biomasse des racines fines produite dans le sol à tendance argileuse de la parcelle 10 sur Guyaflux, est estimée avec les carottes de recolonisation en 2007. Cette seconde méthode permet de passer d'une élongation racinaire à deux dimensions à une production racinaire à trois dimensions. La plus grande difficulté est ensuite d'ajuster les dates de mesure des deux méthodes pour lesquelles les pas de temps diffèrent. En effet, le suivi de croissance en longueur donne une information sur une dynamique mensuelle (Figure G.1) tandis que la production racinaire, telle qu'elle a pu être estimée, donne une information ponctuelle dans l'année. C'est la différence de biomasse récoltée entre deux dates : janvier 2007 et juillet 2007. En supposant une quantité de carbone à 48% de la biomasse sèche, nous obtenons une valeur de production de 436 gC/m²/an ou 1.19 gC/m²/j. Cependant, les résultats extraits de la littérature (Section 2.3.4.) montrent que notre production est particulièrement élevée. L'hypothèse alors avancée est que cette estimation correspond, pour la période considérée, au mois qui présente la plus forte élongation racinaire. De manière cohérente avec les valeurs d'élongation racinaire, la production calculée mois à mois est supposée constante à l'échelle de la journée (Figure G.2).

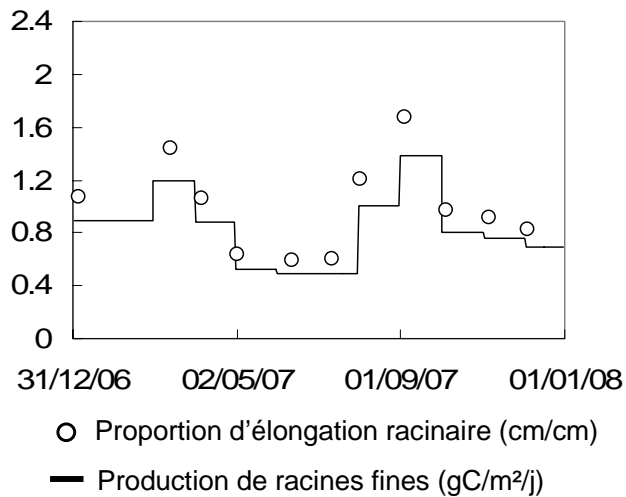


Figure G.2 : Production moyenne de racines fines exprimée en gC/m²/j. Les variations saisonnières sont calculées mois à mois et suppose une production constante au sein de chaque mois.

En fonction de ces estimations et de la part que représente la quantité des racines de diamètre inférieur à 2 mm dans le compartiment de sol 0-15 cm, les productions des racines de plus gros diamètre dans les profondeurs 0-15 cm et 15-30 cm, et des racines fines ($\varnothing < 2$ mm) dans la profondeur 15-30 cm, sont extrapolées. Contrairement à la croissance racinaire, la phénologie de la mortalité racinaire, par manque d'information, est supposée constante sur l'année.

Annexe H – Etude comparée de la décomposition des litières de racines

Cette annexe a pour vocation de décrire la paramétrisation qui permet de comparer la décomposition des litières racinaires (0-15 cm) simulée par le modèle CENTURY et la décomposition des racines fines mesurée *in situ*.

La décomposition de la matière organique dans le modèle de « processus » CENTURY, résulte des échanges qui s'opèrent entre différents « pools » de C dans le sol. Le modèle distingue, sur la base du rapport L/N, deux fractions différentes de litière : la fraction métabolique et la fraction structurale. Ces fractions alimentent trois « pools » de C organique dans lesquels se répartit la Matière Organique du Sol (MOS) : le « pool » de C rapide, le « pool » de C lent et le « pool » de C stable (Parton *et al.* 1987). Chacune des fractions et chacun des « pools » sont caractérisés par un taux de décomposition qui leur est propre et qui est conditionné par les trois facteurs environnementaux : la température, l'humidité et la texture du sol. La structure du modèle en partie modifiée par V. Le Dantec (2000), privilégie une différenciation des litières selon leur origine (aérienne et souterraine), un découpage du sol selon différentes profondeurs (surface, 0-15 et 15-30 cm) ainsi que la possibilité de simuler la dynamique de la décomposition sur un pas de temps journalier. Aussi cette représentation du sol dans CENTURY présente-t-elle l'avantage d'être relativement facile à paramétrer et d'obtenir des simulations comparables à notre analyse réalisée *in situ*.

Le suivi de la décomposition de la matière organique dans le sol simulée par le modèle CENTURY nécessite trois étapes :

Construction des fichiers comportant les variables d'entrée : les variations journalières des variables météorologiques et biologiques du milieu sont fixées en fonction des dates d'installation de l'étude de la décomposition des racines fines réalisées *in situ*. Les périodes de décomposition retenues coïncident avec les dates : **période de 6 mois** entre le 05/07/06 et le 10/01/07 et **période de 12 mois** entre le 05/07/06 et le 03/07/07. Dans le but d'avoir des conditions environnementales les plus proches possible entre les simulations et le milieu de forêt naturelle, seuls les résultats de

décomposition provenant du sol argilo-sableux de la parcelle 10 sont conservés dans l'étude *in situ*. Les simulations sont faites à partir des paramètres moyens dans des situations de placeaux non tranchés (rapports des humidités du sol, à 5cm *in situ*, du compartiment 0-15 cm, dans CENTURY, propres aux placeaux non tranchés, CP). Par ailleurs, aucun apport de litière n'intervient durant la période de décomposition simulée par le modèle, de telle sorte que le calcul correspond à une perte brute de C organique des « pools » concernés (« pool » de litière de l'horizon 0-15 cm).

Paramétrisation du modèle espèce à espèce : la teneur en azote et lignine des feuilles et des racines fines ainsi que les rapports lignine sur carbone structural des feuilles et des racines fines sont les paramètres qui changent dans le modèle en fonction de l'espèce ligneuse considérée. Le choix des quatre espèces ligneuses : *Carapa procera*, *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata* et *Symphonia Spl* est en accord avec l'étude de la décomposition des racines fines réalisée *in situ*, étude détaillée dans le chapitre II du présent manuscrit. Ce choix prend également en compte les résultats estimés *in situ* en incluant les espèces qui présentent des taux de décomposition des racines fines les plus contrastés.

Calcul de la biomasse non décomposée : la biomasse de litière racinaire non décomposée est calculée à partir de la dynamique de C organique des deux fractions « métabolique » et « structurale » des litières dans la profondeur de sol 0-15 cm. La proportion de biomasse non décomposée est le rapport entre la quantité finale de C organique contenu dans les deux fractions et la quantité initiale de C organique de ces deux mêmes fractions de litière racinaire.

Lors de la paramétrisation du modèle, deux séries de constante de décomposition ont été testées pour notre type d'écosystème. La première série provient de la paramétrisation originale du modèle CENTURY (Parton *et al.* 1987) mais adaptée au pas de temps journalier (Waelbroeck 1995 ; Le Dantec 2000). La seconde série résulte des modifications apportées par Kirschbaum & Paul (2002) dans une version de CENTURY adaptée à des sols forestiers, série recalculée à partir des valeurs originales (Tableau H.1).

Tableau H.1 : Valeurs des constantes de décomposition de Waelbroeck (1995) et de Kirschbaum *et al.* (2002) spécifiques aux huit réservoirs de carbone dans le modèle CENTURY.

Réservoir	Horizon	Constante de décomposition ($\times 10^{-2}$) (Waelbroeck 1995)	Constante de décomposition ($\times 10^{-2}$) (Kirschbaum & Paul 2002)
<i>Fraction structurale</i>	Surface	1.1	2.2
<i>Fraction métabolique</i>	Surface	4.1	8
<i>Fraction microbienne</i>	Surface	1.6	4
<i>Fraction structurale</i>	Sol	1.3	2.7
<i>Fraction métabolique</i>	Sol	5.1	10
<i>Fraction microbienne</i>	Sol	2	4
« Pool » lent	Sol	5×10^{-2}	11×10^{-2}
« Pool » stable	Sol	1.2×10^{-3}	3.8×10^{-3}

La paramétrisation associée dont la finalité est d'avoir les tests les plus explicites possible, correspond à un milieu de forêt naturelle monospécifique. Les valeurs de composition biochimique des feuilles et des racines de *Carapa proceral* sont donc utilisées dans le modèle afin d'estimer les effets de différentes constantes de décomposition sur la décomposition (Figure G.1 et G.2). Le temps de décomposition mesuré et simulé correspond à la période de 12 mois entre le 05/07/06 et le 03/07/07.

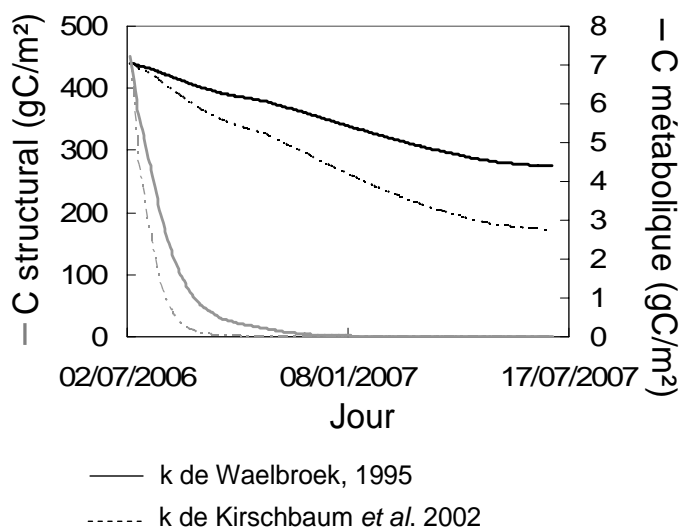


Figure H.1 : Cinétique de décomposition de la fraction « métabolique » et « structurale » de la biomasse de C racinaire (gC/m²) simulé par CENTURY. Le modèle est paramétré pour l'espèce ligneuse *Carapa p.* dans des conditions de placeaux intacts. Deux séries de constante de décomposition sont testées : l'une issue de la version originale de CENTURY (Waelbroeck 1995, traits pleins) l'autre issue des travaux de Kirschbaum & Paul 2002 (traits en pointillé).

La figure H.2 illustre les résultats de la décomposition mesurée *in situ* et de la décomposition du « pool » de C des litières racinaires (0-15 cm) simulée à partir de la composition biochimique de *Carapa p.* Le modèle tend à sous-estimer de 6% la décomposition mesurée sur le terrain avec les valeurs de k de Waelbroeck (1995) tandis qu'il tend à surestimer cette dernière de 30% avec les valeurs de k de Kirschbaum & Paul (2002).

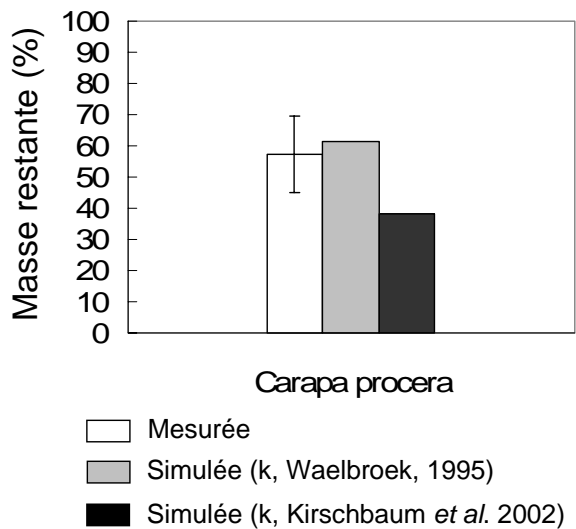


Figure H.2 : Comparaison du pourcentage de masse de racines fines de *Carapa p.* non décomposée après 12 mois mesurée (barre blanche), simulée par le modèle CENTURY à partir des taux de décomposition initiaux (barre grise, Waelbroeck, 1995) et simulée par le modèle à partir des taux de décomposition adaptés par Kirschbaum *et al.* (barre noire, 2002). Les barres d'erreur représentent les valeurs d'écart-type des moyennes (n = 18).

Bien que la mise à l'« équilibre » des différents « pools » de C ne corresponde pas aux valeurs de k calculés par Kirschbaum *et al.* (2002), ces valeurs relativement fortes ne semblent pas appropriées à notre type d'écosystème.

Annexe I – Estimation de la mortalité racinaire sur Rh

Les résultats de mesures de flux de CO₂ du sol réalisées dès l'ouverture des tranchées mettent en évidence un pic de respiration du sol en partie lié aux racines fraîchement tuées. Sur la mesure, ce flux de CO₂ est environ 37% plus élevé pour la période du 27/04/06 (date de début de mesure des flux sur les TP) au 06/09/06 comparé à celui mesuré pour la période du 07/09/06 au 04/07/07, période au cours de laquelle les flux carbonés sont « stabilisés ». Pour reproduire ce flux carboné, différents temps de mortalité racinaire déduits de différentes expérimentations (Ostertag *et al.* 1998 ; Epron & Ponton com. pers.) ont été testés. La paramétrisation est identique à celle utilisée pour valider le module Rh. Toutefois, le calcul de la biomasse de C dans les compartiments du sol change. Les modifications portent non pas sur la date de l'apport massif de nécro-masse (20/04/06), mais sur la ou les périodes de temps au cours desquelles les deux catégories de racines meurent. La durée de la mortalité est testée pour chaque type de racine dans les deux profondeurs de sol 0-15 et 15-30 cm. Trois premiers tests consistent à faire mourir l'ensemble de la biomasse racinaire sur 4, 8 et 100 jours. Le quatrième test repose sur l'hypothèse que la mortalité des racines inférieures à 2 mm diffère de celle des racines de plus gros diamètre. La mortalité des racines fines ($\varnothing < 2$ mm), plus courte, est supposée se dérouler sur 8 jours tandis que celle des grosses racines ($\varnothing > 2$ mm) s'effectue sur 100 jours. La biomasse calculée est résumée dans le tableau I.1 suivant.

Tableau I.1 : Biomasse de C organique (gC/m²/j), associée aux apports massifs de litière de racines fines ($\varnothing < 2$ mm) et grosses ($\varnothing > 2$ mm) engendrée par la mise en place des placeaux tranchés dans les deux profondeurs (0-15 et 15-30 cm), calculée pour différents temps de mortalité 4, 8 et 100 jours.

		Mortalité (en gC/m ² /j sur 4, 8 et 100 jours)			
Biomasse racines (diamètre)	Profondeur (cm)	4	8	100	8 ($\varnothing < 2$ mm)
					100 ($\varnothing > 2$ mm)
$\varnothing < 2$ mm	0-15	103.0	51.5	4.1	51.5
$\varnothing > 2$ mm	0-15	128.2	64.1	5.1	5.1
$\varnothing < 2$ mm	15-30	33.9	16.9	1.4	16.9
$\varnothing > 2$ mm	15-30	31.9	15.9	1.3	1.3

Enfin, quel(s) que soi(en)t le(s) paramètre(s) étudié(s), chaque résultat de simulation est comparé à la simulation de référence : $Rh_{réf}$ sur la période du 16/11/06 au 04/07/07.

Les flux de C obtenus à partir des différents temps de mortalité des racines sont présentés dans la figure I.1.

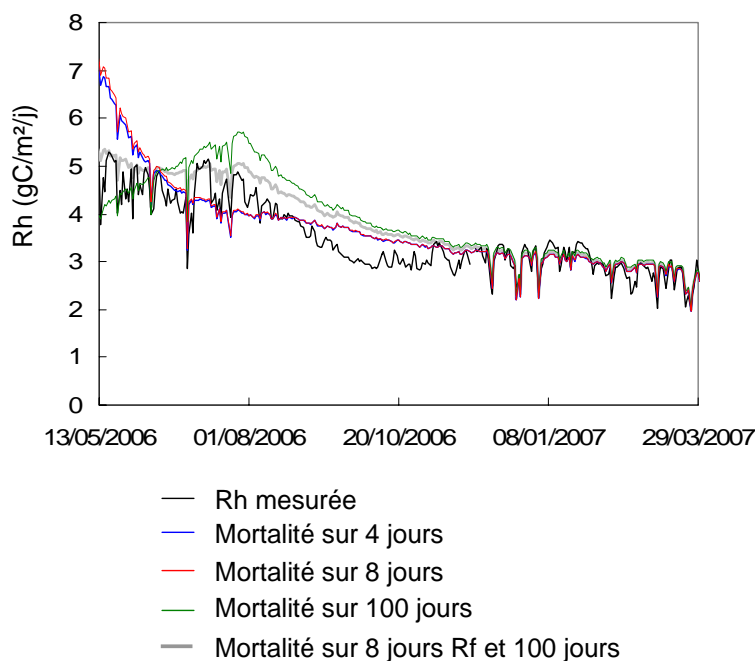


Figure I.1 : Comparaison de la respiration hétérotrophe (Rh) simulée par CENTURY pour différents temps de mortalité racinaire après l'ouverture des tranchées et de la moyenne des Rh calculée sur TP de la parcelle 1 sur Gyaflux (Guyane française). La paramétrisation de la simulation tient compte des valeurs moyennes des paramètres, des 4 types d'apport en litière racinaire et des rapports des humidités sur TP.

La structure actuelle du modèle CENTURY permet de dissocier deux catégories de racines (fines < 2 mm et grosses > 2 mm). Les résultats obtenus pour la période du 27/04/06 au 06/09/06, supposent que toutes les racines ne meurent probablement pas en même temps. Les racines fines, d'après la cinétique de décroissance de Rh (Figure I.1) ainsi que la proportion de C dégagé (Tableau I.2) de la simulation en gris sur la figure E.1, se décomposeraient plus de dix fois plus vite que les grosses racines (8 jours et 100 jours respectivement). Cette simulation compte, pour la période considérée (environ 130 jours après ouverture des tranchées), environ 12% en plus de C dégagé comparé à la mesure réalisée *in situ* (valeur moyenne sur les quatre TP). Mais, au-delà de cette période de 130 jours, quel que soit le temps de mortalité testé, les flux simulés, entre le 16/11/06 et le 04/07/07, ne sont pas ou sont très peu différents les uns des autres.

Tableau I.2 : Sensibilité de la respiration hétérotrophe à différents temps de mortalité. Le tableau résume les quantités, en terme de moyenne, de somme et de proportion par rapport au flux mesurés, de carbone libéré sur la période du 27/04/06 au 06/09/06, lorsque l'ensemble des racines meurt en même temps ou lorsque les racines fines ($\varnothing < 2$ mm) meurent plus vite que les grosses racines ($\varnothing > 2$ mm).

Mortalité (en gC/m ² /j sur 4, 8 et 100 jours)	Flux de C entre le 27/04/06 et le 06/09/06 (en gC/m ² /j)		
	Moyenne	Somme	Proportion sur la mesure
4	4.99	663.9	-14.3
8	5.07	674.0	-16.1
100	4.86	645.9	-11.2
8 ($\varnothing < 2$ mm), 100 ($\varnothing > 2$ mm)	4.89	649.8	-11.9
Mesures	4.37	580.7	-

Références

- BOSATTA, E. AND G. I. AGREN (1985). "THEORETICAL-ANALYSIS OF DECOMPOSITION OF HETEROGENEOUS SUBSTRATES." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 17: 601-610.
- BOSATTA, E. AND G. I. AGREN (1994). "THEORETICAL-ANALYSIS OF MICROBIAL BIOMASS DYNAMICS IN SOILS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 26: 143-148.
- CHERTOV, O. G. (1990). "SPECOM-A SINGLE TREE MODEL OF PINE STAND / RAW HUMUS SOIL ECOSYSTEM." *ECOLOGICAL MODELLING* 50: 107-132.
- CHERTOV, O. G., A. S. KOMAROV, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS OF SOIL ORGANIC CARBON IN SEVEN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE SOMM MODEL OF THE HUMUS TYPES." *GEODERMA* 81: 121-135.
- FRANKO, U., B. OELSCHLAGEL, ET AL. (1995). "SIMULATING OF TEMPERATURE, WATER AND NITROGEN DYNAMICS USING THE MODEL CANDY." *ECOLOGICAL MODELLING* 81: 213-222.
- FRANKO, U., G. J. CROCKER, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS IN SOIL ORGANIC CARBON IN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE CANDY MODEL." *GEODERMA* 81: 109-120.
- GRANT, R. F., N. G. JUMA, ET AL. (1993A). "SIMULATION OF CARBON AND NITROGEN TRANSFORMATIONS IN SOIL-MINERALIZATION." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 25: 1317-1329.
- GRANT, R. F., N. G. JUMA, ET AL. (1993B). "SIMULATION OF CARBON AND NITROGEN TRANSFORMATIONS IN SOIL-MICROBIAL BIOMASS AND METABOLIC PRODUCTS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 25: 1331-1338.
- GRANT, R. F. (2001). A REVIEW OF THE CANADIAN ECOSYSTEM MODEL ECOSYSTEM. IN "MODELLING CARBON AND NITROGEN DYNAMICS FOR SOIL MANAGEMENT." (M. J. SHAFFER ET AL., EDS.) PAGES 173-264. CRC PRESS, BOCA RATON, FL.
- HANSEN, S., H. E. JENSEN, ET AL. (1991). "SIMULATION OF NITROGEN DYNAMICS AND BIOMASS PRODUCTION IN WINTER WHEAT USING THE DANISH SIMULATION MODEL DAISY." *FERTILIZER RESEARCH* 27: 245-259.
- HÄTTENSCHWILER, S., B. AESCHLIMANN, ET AL. (2008). "HIGH VARIATION IN FOLIAGE AND LEAF LITTER CHEMISTRY AMONG 45 TREE SPECIES OF A NEOTROPICAL RAINFOREST COMMUNITY." *NEW PHYTOLOGIST* 179: 165-175.
- HUNT, H. W., D. C. COLEMAN, ET AL. (1984). "SIMULATION MODEL OF A FOOD WEB WITH BACTERIA, AMOEBAE, AND NEMATODES IN SOIL." *AMERICAN SOCIETY FOR MICROBIOLOGY* PAGES 346-352.
- HUNT, H. W., D. C. COLEMAN, ET AL. (1987). "THE DETRITAL FOOD WEB IN SHORTGRASS PRAIRIE." *BIOLOGY AND FERTILITY OF SOILS* 3: 57-68.
- JENKINSON, D. S., P. B. S. HART ET AL. (1987). "MODELLING THE TURNOVER OF ORGANIC MATTER IN LONG-TERM EXPERIMENTS." *INTECOL BULLETIN*. 15: 1-8.
- JENKINSON, D. S. (1990). "THE TURNOVER OF ORGANIC CARBON AND NITROGEN IN SOIL." *PHILOSOPHICAL TRANSACTIONS OF THE ROYAL SOCIETY OF LONDON B* 329: 361-368.
- KELLY, R. H., W. J. PARTON, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS IN SOIL ORGANIC CARBON IN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE CENTURY MODEL." *GEODERMA* 81: 75-90.
- KIRSCHBAUM, M. U. F. AND K. I. PAUL (2002). "MODELLING C AND N DYNAMICS IN FOREST SOILS WITH A MODIFIED VERSION OF THE CENTURY MODEL." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 34: 341-354.
- LE DANTEC, V. (2000). "MODELISATION DES ECHANGES CARBONES ET HYDRIQUES DANS UN ECOSYSTEME FORESTIER : UN MODELE COUPLE SOL-PLANTE." THESE DE DOCTEUR EN SCIENCES, UNIVERSITE PARIS SUD, ORSAY 140 PAGES + ANNEXES.

- LI, C., S. FROLKING, ET AL. (1992A). "A MODEL OF NITROUS OXIDE EVOLUTION FROM SOIL DRIVEN BY RAINFALL EVENTS, 1. MODEL STRUCTURE AND SENSITIVITY." *JOURNAL GEOPHYSICAL RESEARCH* 97: 9759-9776.
- LI, C., S. FROLKING, ET AL. (1992B). "A MODEL OF NITROUS OXIDE EVOLUTION FROM SOIL DRIVEN BY RAINFALL EVENTS, 2. MODEL APPLICATIONS." *JOURNAL GEOPHYSICAL RESEARCH* 97: 9777-9783.
- LI, C., S. FROLKING, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS IN SOIL ORGANIC CARBON IN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE DNDC MODEL." IN: SMITH, P. POWLSON, D. S., SMITH, J. U., ELLIOTT, E. T. (EDS.), *EVALUATION AND COMPARISON OF SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING DATASETS FROM SEVEN LONG-TERM EXPERIMENTS*. *GEODERMA* 81: 45-60.
- MCGILL, W. B. AND C. V. COLE (1981). "COMPARATIVE ASPECTS OF CYCLING OF ORGANIC C, N, S AND P THROUGH SOIL ORGANIC-MATTER." *GEODERMA* 26: 267-286.
- MCGILL, W. B. (1996). "REVIEW AND CLASSIFICATION OF TEN SOIL ORGANIC MATTER (SOM) MODELS." IN: *EVALUATION OF SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING EXISTING, LONG-TERM DATASETS*, EDITED BY: POWLSON, D. S., SMITH, P., AND SMITH, J. U., VOL. 38 OF NATO ASI SERIES I, 111-132, SPRINGER, BERLIN HEIDELBERG 30 NEW YORK.
- MOLINA, J. A. E., C. E. CLAPP, ET AL. (1983). "NCSOIL, A MODEL OF NITROGEN AND CARBON TRANSFORMATIONS IN SOIL: DESCRIPTION, CALIBRATION, AND BEHAVIOR." *SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL* 47: 85-91.
- MOLINA, J. A. E., G. J. CROCKER, ET AL. (1997). "SIMULATING TRENDS IN SOIL ORGANIC CARBON IN LONG-TERM EXPERIMENTS USING THE NCSOIL AND NCSWAP MODELS." IN: SMITH, P. POWLSON, D. S., SMITH, J. U., ELLIOTT, E. T. (EDS.), *EVALUATION AND COMPARISON OF SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING DATASETS FROM SEVEN LONG-TERM EXPERIMENTS*. *GEODERMA* 81: 91-107.
- MOLINA, J. A. E. AND P. SMITH (1998). "MODELLING CARBON AND NITROGEN PROCESSES IN SOILS." *ADVANCES IN AGRONOMY* 62: 253-298.
- MOTAVALLI, P. P., C. A. PALM, ET AL. (1994). "COMPARISON OF LABORATORY AND MODELLING SIMULATION METHODS FOR ESTIMATING SOIL CARBON POOLS IN TROPICAL FOREST SOILS." *SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMISTRY* 26: 935-944.
- MUELLER, T., L. S. JENSEN, ET AL. (1996). "SIMULATING SOIL CARBON AND NITROGEN DYNAMICS WITH THE SOIL-PLANT-ATMOSPHERE SYSTEM MODEL DAISY." IN: POWLSON, D. S., SMITH, P., SMITH, J. U. (EDS.), *EVALUATION OF SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING EXISTING LONG-TERM DATASETS*. NATO ASI SERIES I, VOL. 38, SPRINGER-VERLAG, HEIDELBERG PAGES 275-282.
- OSTERTAG R. (1998) "BELOWGROUND EFFECTS OF CANOPY GAPS IN A TROPICAL WET FOREST." *ECOLOGY* 79: 1294-1304.
- PAUSTIAN, K. (1994) "MODELLING SOIL BIOLOGY AND BIOCHEMICAL PROCESSES FOR SUSTAINABLE AGRICULTURAL RESEARCH." IN: *SOIL BIOTA. MANAGEMENT IN SUSTAINABLE FARMING SYSTEMS*, EDITED BY: PANKHURST, C., DOUBE, B., GUPTA, V., AND GRACE, P. R., CSIRO INFORMATION SERVICES, MELBOURNE.
- PARTON, W. J., D. S. SCHIMEL, ET AL. (1987). "ANALYSIS OF FACTORS CONTROLLING SOIL ORGANIC MATTER LEVELS IN GREAT PLAINES GRASSLANDS." *SOIL SCIENCE SOCIETY OF AMERICA JOURNAL* 51: 1173-1179.
- PARTON, W. J. (1996). "ECOSYSTEM MODEL COMPARISON: SCIENCE OR FANTASY WORLD." IN: POWLSON, D. S., SMITH, P., SMITH, J. U. (EDS.), *EVALUATION OF SOIL ORGANIC MATTER MODELS USING EXISTING LONG-TERM DATASETS*. NATO ASI SERIES I, VOL. 38, SPRINGER-VERLAG, HEIDELBERG PAGES 133-142.
- SMITH, P., P. FALLOON, K. COLEMAN, ET AL. (2000). "MODELING SOIL CARBON DYNAMICS IN TROPICAL ECOSYSTEMS." IN: *GLOBAL CLIMATE CHANGE AND TROPICAL ECOSYSTEMS* (EDS LAL R, KIMBLE J, STEWART BA), PP. 341-364. CRC PRESS, BOCA RATON.

-
- THORNLEY, J. H. M. AND E. L. J. VERBERNE (1989). "A MODEL OF NITROGEN FLOWS IN GRASSLAND." *PLANT CELL AND ENVIRONMENT* 12: 863-886.
- THORNLEY, J. H. M. AND M. G. R. CANNELL (1992). "NITROGEN RELATIONS IN A FOREST PLANTATION-SOIL ORGANIC MATTER ECOSYSTEM MODEL." *ANNALES BOTANICA* 70: 137-151.
- VAN VEEN, J. A. AND E. A. PAUL (1981). "ORGANIC-CARBON DYNAMICS IN GRASSLAND SOILS.1. BACKGROUND INFORMATION AND COMPUTER-SIMULATION." *CANADIAN JOURNAL OF SOIL SCIENCE* 61: 185-201.
- VAN VEEN, J. A., J. N. LADD, ET AL. (1984). "MODELING C AND N TURNOVER THROUGH THE MICROBIAL BIOMASS IN SOIL." *PLANT AND SOIL* 76: 257-274.
- VERBERNE, E. L. J., J. HASSINK, ET AL. (1990). "MODELLING SOIL ORGANIC MATTER DYNAMICS IN DIFFERENT SOILS." *NETHERLANDS JOURNAL OF AGRICULTURAL SCIENCE* 38: 221-238.
- WAELEBROECK, C. (1995). "MODELISATION DES ECHANGES DE CO₂ ENTRE LA BIOSPHERE ET L'ATMOSPHERE DANS LA TOUNDRA." THESE DE DOCTORAT, UNIVERSITE LIBRE DE BRUXELLES, BRUXELLES : 182.
- WANG, H. Q., J. D. CORNELL, ET AL. (2002). "SPATIAL AND SEASONAL DYNAMICS OF SURFACE SOIL CARBON IN THE LUQUILLO EXPERIMENTAL FOREST, PUERTO RICO." *ECOLOGICAL MODELLING* 147: 105-122.

Publication

Do tree species characteristics influence soil respiration in tropical forests? A test based on 16 tree species planted in monospecific plots

Laëtitia Bréchet · Stéphane Ponton · Jacques Roy ·
Vincent Freycon · Marie-Madeleine Coûteaux ·
Damien Bonal · Daniel Epron

Received: 10 June 2008 / Accepted: 15 December 2008
© Springer Science + Business Media B.V. 2009

Abstract The high spatial variability of soil respiration in tropical rainforests is well evaluated, but influences of biotic factors are not clearly understood. This study underlines the influence of tree species characteristics on soil respiration across a 16-monospecific plot design in a tropical plantation of French Guiana. A

large variability of soil CO₂ fluxes was observed among plots (i.e. 2.8 to 6.8 μmol m⁻² s⁻¹) with the ranking being constant across seasons. There were no significant relationships between soil respiration and soil moisture or soil temperature, neither spatially, nor seasonally. The variability of soil respiration was mainly explained by quantitative factors such as leaf litterfall and basal area. Surprisingly, no significant relationship was observed between soil respiration and root biomass. However, the influence of substrate quality was revealed by a strong relationship between soil respiration and litterfall P (and litterfall N, to a lesser extent).

Responsible Editor: Klaus Butterbach-Bahl.

L. Bréchet · S. Ponton · V. Freycon · D. Bonal
INRA, UMR Ecologie des Forêts de Guyane,
Campus Agronomique,
BP 709, 97387 Kourou Cedex, French Guiana, France

J. Roy · M.-M. Coûteaux
CNRS, UMR Centre d'Ecologie
Fonctionnelle et Evolutive,
1919, Route de Mende,
34293 Montpellier Cedex 5, France

V. Freycon
CIRAD, UPR Dynamique des Forêts Naturelles,
Campus International de Baillarguet,
34398 Montpellier Cedex 5, France

D. Epron
Université Henri Poincaré Nancy 1,
UMR Ecologie et Ecophysiologie Forestière,
BP 239, 54506 Vandoeuvre-les-Nancy Cedex, France

S. Ponton (✉)
Forest Ecology and Ecophysiology Unit—UMR EEF,
National Institute for Agricultural Research
(INRA)—Centre de Recherche de Nancy,
54280 Champenoux, France
e-mail: ponton@nancy.inra.fr

Keywords Fine root · Litter quality · Nutrient cycling ·
Plant soil interactions · Soil respiration ·
Tropical plantations

Introduction

During the last two decades, a growing amount of studies has focused on describing and understanding soil respiration spatial and temporal variability, one of the largest fluxes in the global carbon (C) cycle (Raich and Schlesinger 1992). Despite their preponderant role in this global cycle (Grace et al. 2001; IPCC 2001), the tropical forests have been less studied than any other ecosystems and their C budget, sources or sinks of carbon, is still controversial (Saleska et al. 2003).

Whereas several studies dealt with the causes of the seasonal variability of soil respiration (Bonal et al. 2008; Chambers et al. 2004) that mainly involved abiotic factors (i.e. soil moisture and, in a lesser extent, temperature), very few have actually investigated the role of biotic factors on spatial variability. Neotropical rainforests are among the ecosystems exhibiting the highest tree species richness, with generally more than 200 species per hectare that attain a diameter at breast height of 10 cm (Phillips et al. 1994; Ter Steege et al. 2000). Tree species might influence soil processes through a variety of mechanisms, essentially by controlling quantity and quality of both aboveground and belowground litter production in one hand, and root-derived respiration (i.e. including both root respiration and root exudates) in the other hand. The significance of these mechanisms has been demonstrated in a range of contrasted situations. In particular, site fertility was shown to depend on the biological nutrient cycling, with a predominant role played by litter quality (Prescott 2002). Litter quality (usually appreciated through C/N ratio or lignin concentration) and decomposition, in turn, was proved to rely on initial leaf chemistry and nutrient resorption in senescing leaves (Aerts 1997; Coûteaux et al. 1995; Hättenschwiler et al. 2008), which covary with leaf life span (Eckstein et al. 1999). Tree species composition of a given forest ecosystem might also affect site fertility through litter quantity (Catovsky et al. 2002). Then, foliage characteristics of tree species might have both qualitative and quantitative influence on soil respiration. The influence of plant species richness on the abundance and activity of decomposers was related to both altered substrate quality (Chung et al. 2007) and quantity (i.e. reduction in plant biomass with a decrease in diversity; Spehn et al. 2000) in grassland studies. A strong effect of the plant cover type (annuals vs. perennials) on microbial activities related to nitrogen cycling has been found in a Mediterranean old-field soil (Pinay et al. 2007). The influence of tree species on microbial activities in the soil has also been recognized in temperate forest (Augusto et al. 2002; Bauhus et al. 1998; Binkley and Giardina 1998; Xu et al. 2006). Fine root chemistry, for instance, might affect the decomposition rate of soil organic matter by altering microbial community composition (Brant et al. 2006) and turnover (Russell et al. 2007). Root exudation was also recently found to affect litter

decomposition rate (Kuzyakov et al. 2007). A few recent studies assessed the effect of tree species on soil respiration by comparing pure stands together (Bruggemann et al. 2005; Jonard et al. 2007). However, very few data actually provides insights regarding the influence of the tree species on the spatial variability of soil respiration in tropical wet forests. This might be particularly sensitive in a context where most wet tropical forests grow on highly weathered soils that are depleted in “rock-derived” essential elements like phosphorus (P) (Vitousek and Sanford 1986; Cleveland et al. 2002).

The objectives of this study were to analyse the influence of tree species characteristics on soil respiration by using a set of 16 monospecific plots in a 21-year-old plantation of French Guiana as a mean to create a large range of biotic variations. We hypothesised that differences in soil respiration among the 16 plots would be explained by one or several of the following tree characteristics:

- plot basal area, which we considered as a general proxy for tree productivity,
- root biomass, considered as a predictor for root respiration,
- above ground litterfall, considered as a proxy for soil organic matter decomposition,
- chemical characteristics (i.e. C, N, P and lignin contents) of aboveground litterfall.

Materials and methods

Site description

The study was conducted in a 21-year-old experimental plantation including 24 monospecific forest tree plots. The plantation is located in the Paracou Experimental Station (5°18' N, 52°53' W), in the coastal part of French Guiana, 50 km NW from Kourou. The plantation was established on a natural forest land. Soil preparation included removal of all existing vegetation, stump holes filling-up and disc ploughing. Three-year-old seedlings of species selected for their timber value and their abundance in French Guiana were planted in 1983–1984. Some tree species did not get established or had a low tree density and consequently were not retained in this study. The 16 plots selected included both heliophilic

and hemitolerant species of the upper story (Table 1). Individual plot size was 21×21 m containing seven rows of seven trees each, except for *Diplotropis purpurea* whose plot surface was only half as large. The plots were kept free of understorey vegetation by mechanical mowing about every year and by regular hand weeding after a first application of herbicide (glyphosate) in October 2004.

The climate is tropical wet with two contrasted periods, namely a long dry season occurring from mid-August to mid-November and a long rainy season often interrupted by a short dry period in February/March. The mean annual precipitation in Paracou for the 1979–2001 period was 3,041 mm, with a minimum in September and a maximum in May. The mean annual temperature (1979–2001) was 26°C with low annual fluctuation (1.5°C; Gourlet-Fleury et al. 2004) and an average daily variation of about 8°C. In 2005, the mean air temperature was 25.5°C with an annual variation of daily means of 4.3°C. Precipitations were high in January, April, May and December and low in March, and from August to November (Fig. 1a).

The spatial homogeneity of the soil physical properties across the plantation was assessed by extracting a soil core in each plot down to 1.2 m depth. Soil texture, soil colour (Munsell soil color chart), as well as the presence of stones or coloured

Table 1 Shade tolerance type of the studied species

Species	Family	Shade tolerance type
<i>Carapa procera</i>	Meliaceae	Heliophilic
<i>Caryocar glabrum</i>	Caryocaraceae	Hemitolerant
<i>Dicorynia guianensis</i>	Caesalpiniaceae	Hemitolerant
<i>Diplotropis purpurea</i>	Caesalpiniaceae	Hemitolerant
<i>Eperua falcata</i>	Caesalpiniaceae	Hemitolerant
<i>Goupia glabra</i>	Goupiaceae	Heliophilic
<i>Hymenaea courbaril</i>	Caesalpiniaceae	Heliophilic
<i>Peltogyne venosa</i>	Caesalpiniaceae	Hemitolerant
<i>Platonia insignis</i>	Clusiaceae	Hemitolerant
<i>Protium sagotianum</i>	Burseraceae	
<i>Qualea rosea</i>	Vochysiaceae	Hemitolerant
<i>Simarouba amara</i>	Simaroubaceae	Heliophilic
<i>Sterculia pruriens</i>	Sterculiaceae	Heliophilic
<i>Symphonia sp1</i>	Clusiaceae	Heliophilic
<i>Virola surinamensis</i>	Myristicaceae	Heliophilic
<i>Vochysia tomentosa</i>	Vochysiaceae	Heliophilic

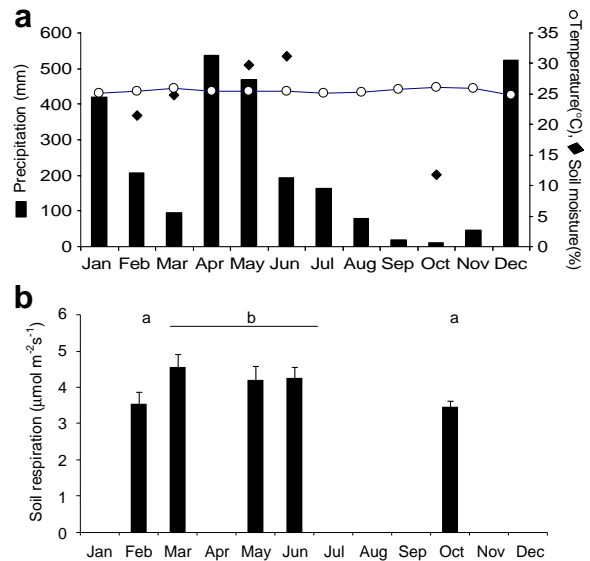


Fig. 1 a Seasonal courses of monthly mean precipitation (filled bars), mean temperature (open circles) and soil moisture of the 0–6 cm layer (filled diamonds) from January to December 2005. b Mean soil respiration for the five periods of measurement in February, March, May, June and October 2005. Error bars are standard errors of the mean ($n=16$). Common letters between periods of soil respiration measurements indicate no significant difference between months at the 95% confidence level ($n=80$)

spots were examined at depths of 0.2, 0.5 and 1.0 m (Table 2). Despite some texture variations between plots, the soil is uniformly described as a hypoferralic Acrisol (IUSS Working Group WRB 2006).

Soil respiration

Within each plot, two 4.5 m² subplots were selected for soil respiration measurements. Three 20 cm-diameter PVC collars were inserted in each subplot to a depth of about 3 cm. The collars were installed in November 2004, 3 months before the first soil respiration measurements. Soil respiration measurements were made during five campaigns in 2005: (a) once at the beginning of the short dry period in February (days 45–48), (b) once during the transition period between the short dry season and the rainy season, in March (days 84–92), (c, d) twice during the rainy season in May and June (days 129–133 and days 157–159, respectively), and (e) once in the middle of the long dry season (days 283–294). Each

Table 2 Soil texture profile average and range (in parentheses) over 16 monospecific plots

Horizon	Clay	Fine silt	Coarse silt	Fine sand	Coarse sand
20	20.0 (12.6–33.6)	5.3 (2.2–8.6)	2.2 (0.5–4.5)	14.8 (10.5–18.9)	57.7 (44.7–69.4)
50	31.9 (21.4–41)	3.2 (1.8–6.2)	1.3 (0.6–2.2)	13.6 (11–16.5)	50.0 (39.2–60.8)
100	35.6 (23.5–43.7)	5.6 (2.4–12.8)	3.3 (0.2–7.5)	11.7 (8.5–14.5)	43.8 (36.3–52.5)

Soil contents (in percentage) in clay, fine and coarse silts, and fine and coarse sands were measured from three horizons (20, 50 and 100 cm depth).

campaign duration was kept as short as possible to insure homogenous weather condition through the 96 measurements (i.e. 6 collars, 16 plots). However, in order to reduce the effect of soil temperature variations, soil respiration measurements were done between 10:00 A.M. and 4:00 P.M. Soil respiration was measured using an infra-red gas analyzer (EGM-4, PP-Systems, Hitchin, UK) coupled with a laboratory-made chamber consisting in a 5.0 dm³ PVC cylinder (diameter 20 cm, height 16 cm). Previous cross-calibration tests between EGM-4 and other respiration measurement systems underlined an overestimation of CO₂ fluxes with EGM attributed to inadequate air mixing in the chamber (Le Dantec et al. 1999; Pumpanen et al. 2004). In order to reduce induced-overpressure in the chamber, our laboratory-made chamber was equipped with a slow running fan, as recommended by Le Dantec et al. (1999). Besides, we tested the effect of the addition of a plastic mesh at the bottom of the chamber as suggested by Ngao et al. (2006) and did not find any significant change, which validated the benefit effect of the reduced speed fan. We consider that the small overpressure measured with this chamber design (Le Dantec et al. 1999) did not justify any equilibrium device addition that would bring as much drawbacks (i.e. wind bias) as improvement (Bain et al. 2005). Air was circulated between the analyzer and the chamber at a flow rate of 0.3 L min⁻¹. The total chamber volume, including the collar space, was calculated from collar height for each measurement and averaged 6.3 dm³. Fluxes were calculated automatically by the EGM program, using the quadratic fit option. To reduce the effect of the initial disturbance on CO₂ flux, experimenters generally take the first reading 60 to 180 s after the chamber is placed on the collar. In our study, the preliminary tests we performed showed that stabilization took 80 to 120 s, well in agreement with the general practice.

Simultaneously with soil respiration measurements, volumetric soil water content of the 0–6 cm layer was measured next to each collar with a portable soil moisture sensor (ML2x, Theta Probe, Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK) and soil temperature at 5 cm depth was determined with a hand-held soil temperature probe coupled to the IRGA (STP-1, PP-Systems, Hitchin, UK).

Litter production and chemical composition

Litterfall was collected using three 0.33 m² litter traps randomly installed 1 m above the soil surface in each plot. The traps were made from 1 mm² mesh net to promote a rapid drying and avoid decomposition. Litter trap collections were conducted twice a month from January 2005 to December 2005. In the lab, leaves were separated from flowers, fruits and branches and pooled to obtain monthly amounts. The leaves were dried to constant mass at 35°C, weighted, milled and kept dry until analyses.

Carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P), hemicellulose, cellulose, lignin, and ash contents of leaf litter were determined in March and August 2005 using a near-infrared reflectance spectroscopy (NIR-Systems 6500, Foss NIRSystems, Raamsdonksveer, The Netherlands). Calibration between spectral and chemical data were conducted according to the methods described by Joffre et al. (1992). Calibration curves were generated by subjecting 43 Guianian tree species (seven of which being common to the current study) to both analyses. The predicted values were obtained with standard errors of prediction of 0.8% for C, 0.2% for N, 0.01% for P, 4.4% for hemicellulose, 5.2% for cellulose, 3.9% for lignin and 0.6% for ash. As no significant differences of chemical composition were observed between the March and August samplings, average values were used in further analyses.

Root biomass

Within each plot, three 0.3×0.3 m area units were selected for root sampling. They were 0.20, 0.70 and 1.20 m distant from the nearest tree trunk. The combined surface area of the three samples represented 24% of the minimum elemental surface area, which is one eighth of the Voronoi polygon, i.e. the space defined by the half distances between the sampled tree and its neighbors (Saint-André et al. 2005). Roots were sampled only once (April–May 2005) to a depth of 30 cm and sorted in three diameter classes, namely (1) coarse roots (diameter > 10 mm), (2) small roots ($10 > \text{diameter} > 2$ mm) and (3) fine roots (diameter < 2 mm). Considering the labour involved in sorting fine roots, fine root biomass was estimated on an aliquot part corresponding to 10% of the total sifted soil volume. Roots were oven-dried at 60°C to constant mass and weighted.

Soil chemical analysis

Soil samples were collected for chemical analysis from the upper horizon (0–10 cm) in December 2004 at three random sampling points for each plot. The samples were air dried and sieved (2 mm). Total N and C concentration were determined on ground soil samples with an elemental analyser (CHN NA2000, ThermoFisher, Courtaboeuf, France). Extractable P was estimated colorimetrically on 2.5 g of soil as described in Olsen et al. (1954). Mean soil N, C and P contents were determined for each plot and the C/N and C/P ratios were calculated. Soil cation exchange capacity (CEC) was determined by the Metson's method (Metson 1956).

Plant area index and basal area

Plant area index (PAI) was measured in March 2005 in each plot ($n=4$) with a plant canopy analyzer (LAI 2000, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA). A 38° zenith angle was considered for the LAI-2000 measurements in order to avoid looking at the vegetation of the surrounding plots. Measurements were made at a height of 1.80 m above the soil surface early in the morning to avoid direct sun light. Plot basal area (BA) was computed from tree diameter measurements made for all trees at 1.30 m in January 1999 and May 2005. The basal area relative growth rate (RGR) was then calculated over the 1999–2005 period.

Data analysis

Data are presented as means \pm standard deviation of [n] replicates. Normality of distribution of data was assessed for all variables with Shapiro–Wilk's test. When data were not normally distributed, logarithmic (soil moisture, plot basal area, total and fine root biomasses) or rank transformations (leaf and soil carbon contents, lignin and cellulose leaf contents) were performed before any further statistical test. Repeated-measure analysis of variance was performed to test significant differences in soil respiration between plots, subplots (nested within plots) and seasons (Wilk's Lambda test), as well as their interactions. A standardized principal component analyse (PCA) was used to determine the pattern of relationships between variables and, by creating composite independent variables, to reduce the number of variables and avoid the confounding effect of multicollinearity among them. Due to the small number of observations ($n=16$) relative to the large number of variables, the PCA was done on a set of variables a priori selected, namely BA, PAI, fine root biomass, leaf litterfall biomass, leaf litterfall N, C, P and lignin, and soil N, C, P, CEC and pH. Component scores and principal component contribution were determined after Varimax axis rotation in order to strengthen the contrast between axes. Correlation analysis was used as explorative tools to examine influences of soil factors and tree properties (e.g. leaf chemistry, basal area, etc.) on soil respiration. Relative contribution of direct vs. indirect effects of soil P content, leaf P content and litterfall to soil respiration were examined through path analysis. Path coefficients were calculated as the standardized partial correlation coefficients (Wright 1934). SAS 9.1 (SAS Institute, Cary, NC, USA) was used for all statistical tests.

Results

Mean soil respiration displayed a seasonal trend ($F=30.2$, $p<0.0001$, $n=96$, Wilk's Lambda test) with the highest value in March, at the end of the short dry period ($4.5 \pm 1.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $n=96$) and the lowest value during the long dry season, in October ($3.4 \pm 1.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $n=96$; Fig. 1b). The dry season (February and October measurement campaigns) values of soil respiration were significantly segregated

from the rainy season (March, May and June) values (Bonferroni–Dunn test, Fig. 1b). Nevertheless, seasonal changes in soil respiration were not directly related to changes in soil water content (i.e. no significant relationship between soil respiration and soil water content in each plot). No significant relationship was observed between soil respiration and soil temperature, neither spatially, nor seasonally.

Differences in soil respiration among plots were highly significant ($F=33.4$, $p<0.0001$, $n=96$, repeated-measures ANOVA). The largest differences ($5.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were observed in May (rainy season) and the smallest ones ($2.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were observed in October (long dry season). Mean soil respiration over the five dates varied between 2.8 and $6.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ among plots, with an overall mean of $4.0 \pm 1.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($n=16$) (Fig. 2). *Vochysia tomentosa* and *Simarouba amara* plots showed the highest soil respiration values whereas *Qualea rosea* and *Protium sagotianum* plots were at the lower end of the range. Plot ranking was generally conserved between campaigns (i.e. all Spearman rank correlation coefficients were significant and varied from 0.52 to 0.83).

Soil pH varied between 4.4 and 5.6 across the plantation. As expected, CEC values were low, within the range 2.6–5.4 $\text{cmol}_c \text{kg}^{-1}$ of dry soil. C, N and P contents in the soil (displayed in Table 4) showed significant differences among plots ($F=7.0$ and $p<0.0001$, $F=8.2$ and $p<0.0001$, and $F=2.6$ and $p<0.05$, respectively), as well as soil pH, CEC and macronutrient contents ($p<0.01$).

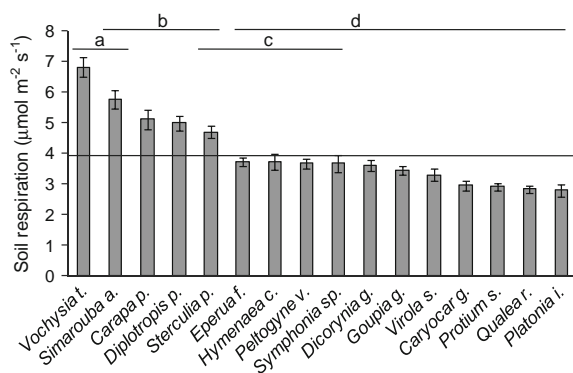


Fig. 2 Mean soil respiration among monospecific plots. Error bars are standard errors of the mean ($n=30$). The horizontal black line denotes the overall average soil respiration. Different letters indicate significant differences of soil respiration among plots ($p<0.05$, $n=476$, Bonferroni–Dunn test)

Carbon content in leaf litter ranged from 43.1% to 50.3% with a mean value (\pm SD) of $48.2 \pm 2.4\%$ (Table 3). Four species showed distinctively low values encompassed in the 43.1–45.7% range whereas the rest of them spanned a continuum above 48.2%. Consequently, strongly significant differences in leaf litter C content were observed between plots (Table 3). The leaf litter content of N was $1.2 \pm 0.2\%$ in average, with a continuum between a minimum value observed for *Qualea rosea* (0.9%) and a maximum for *Diplotropis purpurea* (1.5%). Differences between plots were also found significant. Phosphorus between-plots variations were the least significant among qualitative traits although they displayed a threefold range (0.017–0.051%). Plot effect was found significant for the C/N ratio and non-significant for the C/P ratio, although a rather large range of values were observed across the 16 plots (970–7,359). The lignin, cellulose and hemicellulose contents of leaf litter varied greatly and significantly between plots (Table 3), confirming the large range of litter quality offered by the experimental design.

Plot basal area, fine root biomass, leaf litterfall and PAI displayed large differences between plots (by a factor of 11, 6, 3.5 and 3, respectively; Table 4) but the statistical significance of these difference could not be tested.

The principal component analysis (PCA) could be summarized into three significant principal components (PCs) that accounted for 64% of the total normalized variance of the 15 selected variables (Fig. 3). The first PC (PC1) retained 29% of the variance and was clearly related to both the quality of the soil organic matter (with the strongest positive contribution being soil P and N contents) and leaf litter biomass and basal area. The second PC (PC2) retained 23% of the total variance and was clearly related to leaf litter chemical composition with strong positive contributions of leaf C and lignin content (and moderate positive contributions of leaf N and P), on one hand, and a negative contribution of leaf hemicellulose content, on the other hand. The third PC (PC3) was defined by positive relationships with both fine root biomass and PAI that explained 12% of the total variance.

Soil respiration was positively correlated with PC1 ($r=0.50$, $p<0.05$, $n=16$), which is mainly related to both soil P content and leaf litter biomass. The positive relationship between soil P and leaf litterfall

Table 3 Leaf litter chemical composition (in percentage) among 16 monospecific plots

	C	N	P	C/N	C/P	Lignin	Cellulose	Hemicellulose
<i>Carapa p.</i>	49.1	1.1	0.030	45.7	1,928	37.6	19.9	12.3
<i>Caryocar g.</i>	48.4	1.0	0.028	50.3	1,780	34.6	14.1	21.0
<i>Dicorynia g.</i>	50.2	1.3	0.031	39.5	1,690	44.4	20.5	10.9
<i>Diploptropis p.</i>	50.2	1.5	0.033	34.5	1,526	40.6	16.9	16.2
<i>Eperua f.</i>	49.9	1.2	0.034	41.0	1,579	34.1	18.2	13.4
<i>Goupia g.</i>	50.2	1.3	0.028	40.8	2,632	31.5	13.2	17.2
<i>Hymenaea c.</i>	48.8	1.4	0.051	35.4	970	34.6	19.9	14.0
<i>Peltogyne v.</i>	45.5	1.2	0.031	38.6	1,510	34.9	17.7	17.4
<i>Platonia i.</i>	48.6	1.4	0.026	34.5	2,155	18.2	18.8	24.6
<i>Protium s.</i>	45.7	1.0	0.035	44.9	1,336	34.9	18.7	16.5
<i>Qualea r.</i>	43.1	0.9	0.023	48.1	1,899	22.7	18.0	27.1
<i>Simarouba a.</i>	50.3	1.3	0.030	38.7	1,721	35.7	17.4	12.8
<i>Sterculia p.</i>	50.3	1.1	0.035	45.5	1,472	40.8	20.2	11.5
<i>Symphonia sp.</i>	48.2	1.1	0.017	42.6	7,359	22.5	21.1	22.9
<i>Virola s.</i>	49.1	1.0	0.035	51.4	1,408	34.5	11.8	18.8
<i>Vochysia t.</i>	44.1	1.0	0.032	42.9	1,383	23.0	18.4	20.3
<i>F (p value)</i>	67.4***	10.6***	4.2***	6.1***	1.6	26.9***	9.4***	31.2***

Plots differences were tested using one-way ANOVA, corresponding *F* values were reported at the last line of the table

ns non-significant

****p*<0.001

biomass was confirmed ($r=0.77$, $p<0.001$, $n=16$) and even improved when considering leaf litterfall P ($r=0.84$, $p<0.0001$, $n=16$). Although soil P, leaf litterfall biomass and leaf litterfall P appeared to be significantly correlated with soil respiration, path analysis revealed that the largest direct path was the one connecting leaf litterfall P to soil respiration ($rp=0.28$ vs. $rp=0.11$ for the partial correlation of soil P with soil respiration). There was no relationship between soil respiration and either root biomass or PAI, neither directly nor through the PC they respectively contributed to (i.e. PC3).

Discussion

We hypothesized that a set of 16 monospecific plots would provide a large range of biotic variations where the influence of both quantitative and qualitative tree characteristics on soil respiration could be appropriately assessed. Studying seasonal variation of soil respiration was not the main purpose of this work. Nevertheless, the repeated measurements of soil respiration made along the year provided interesting insights regarding their seasonal time scale of varia-

tion. The observed seasonal pattern of variation was consistent with the decrease in soil respiration during the dry season reported by Bonal et al. (2008) in the nearby Paracou forest, or with other studies conducted in Neotropical rainforests or plantations (Davidson et al. 2000; Epron et al. 2004). However, the highest rates of soil respiration were not observed while soil water availability was maximal, but rather for intermediate values. This could reflect the general observation that CO₂ fluxes decline in both saturated and dry soils (Schwendenmann et al. 2003). Furthermore, seasonal variation in soil respiration was likely the result of the seasonality of soil or tree processes (e.g. plant root allocation, which in turn affects root respiration; root mortality and leaf litterfall that provide large sources of labile C for microorganisms) driven not only by water availability but also by light variations (Bhupinderpal et al. 2003) and nutrients availability (Cavelier et al. 1999). Several recent results showed that periods of minimum precipitation, that also correspond to maximum temperature and global radiation in the Neotropical rainforests of the Amazon, lead to increased gross primary productivity (Bonal et al. 2008; Hutyra et al. 2007; Saleska et al. 2007). As a consequence, the highest values of soil

Table 4 Mean, minimal and maximal values for annual leaf litterfall biomass, annual leaf litterfall N, annual leaf litterfall C, annual leaf litterfall P, annual leaf litterfall lignin, basal area (BA), plant area index (PAI), fine root biomass, total root biomass, soil nitrogen content, soil carbon content and soil phosphorus content across 16 monospecific plots

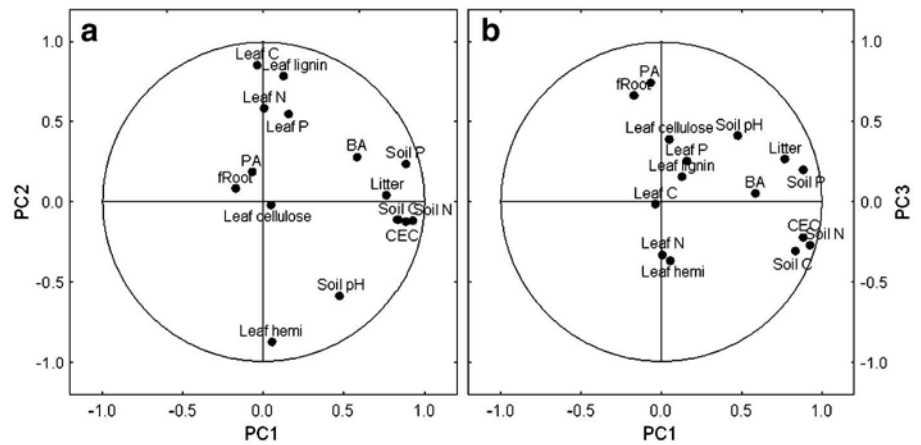
	Leaf litterfall (kg m ⁻² year ⁻¹)	Litterfall C (kg m ⁻² year ⁻¹)	Litterfall N (g m ⁻² year ⁻¹)	Litterfall P (g m ⁻² year ⁻¹)	Litterfall Lignin (kg m ⁻² year ⁻¹)	Basal area (m ² ha ⁻¹)	PAI (m ² m ⁻²)	Fine root biomass (g m ⁻²)	Root biomass (g m ⁻²)	Soil N (g kg ⁻¹)	Soil C (g kg ⁻¹)	Soil P (g kg ⁻¹)
Mean	0.46	0.22	5.4	0.14	0.15	28.39	3.87	521	2,734	1.00	16.20	0.006
Min	0.24	0.11	2.5	0.04	0.06	8.89	2.22	239	1,099	0.70	11.43	0.004
Max	0.81	0.41	9.0	0.28	0.33	100.11	6.06	1,389	5,836	1.41	23.83	0.008
Pearson (p value)	0.50(*)	0.52*	0.57*	0.60*	0.51*	0.58*	0.04	-0.05	-0.25	0.42	0.40	0.54*

The last line of the table displays the Pearson coefficient (and its associated *p* value) of the correlations between the above mentioned variables and soil respiration (*n*=16) (**p*<0.10; ***p*<0.05 and *p*>0.10 otherwise)

respiration were generally observed after dry periods, once the onset of rain events allowed sufficient levels of moisture in soil and litter to be restored (Davidson et al. 2000, 2002; Epron et al. 2004). The same processes might have occurred at our plantation site since the highest soil respiration values were found in March, at the end of the short dry season.

For a given date, a large variability in soil respiration was found among plots, with a 2.5-fold difference between the *Platania insignis* plot and the *Vochysia tomentosa* plot. The range of average values (i.e. 2.8 to 6.8 μmol m⁻² s⁻¹) observed across the plantation by far exceeded the one measured in the nearby Paracou forest on the same soil type (i.e. hypoferralic acrisol) and rather approached the one observed across the whole topographic gradient studied encompassing five soil types (i.e. 2.2 to 6.5 μmol m⁻² s⁻¹, Epron et al. 2006), thus highlighting the role of tree species as a source of variation. Much of the spatial variation of soil respiration obtained across the topographic gradient was explained by variations in soil water content, bulk density, root biomass and soil organic matter (Epron et al. 2006). In the current study, variations in soil respiration were associated with variations in litterfall biomass and basal area. Litterfall definitely represents a major flux of C from the vegetation to the soil (Bowden et al. 1993; Davidson et al. 2002; Valverde-Barrantes 2007) and our experimental design clearly offered a large spatial variation in litterfall, prone to enhance this relationship. Although root turnover is also expected to be a major C supply to the soil (Valverde-Barrantes 2007) and despite large variations of root biomass among plots, soil respiration was not correlated with fine root biomass. This result was rather surprising as roots contribute to soil respiration indirectly by fueling microbial decomposition as well as directly via root respiration, the latter accounting for about half of total soil respiration in forest ecosystems (Adachi et al. 2006; Epron et al. 1999; Nakane et al. 1996; Soe and Buchmann 2005; Stoyan et al. 2000). One possible explanation for this result is that the microscale variation (i.e. within-plot variation) of root biomass was large enough, considering our sampling design, to hamper the correct estimation of the between-plot pattern of variation. Alternatively, root biomass could be an inadequate proxy for root respiration if species differ in root morphology and chemistry (e.g. for a given biomass,

Fig. 3 Ordination of 15 soil variables along the axes of the first and second (a) and first and third (b) PCA principal components: plot basal area (*BA*), plant area index (*PAI*), fine root biomass (*fRoot*), leaf litterfall biomass (*Litter*), leaf litterfall N, C, P and lignin, and soil N, C, P, CEC and pH



respiration rate is much larger in fine roots than in large roots; roots with higher N-content are expected to generate higher respiration rates).

Our observations link together soil respiration and basal area, notably through litter production (as shown by the close association of leaf litterfall and basal area by the PCA), although belowground processes might also partially account for it. The relationship between soil respiration and basal area, although expected, contrasts with recent results found in an Amazonian forest (Sotta et al. 2004) where a lack of relationship was found. This might be related to the smaller gradient in basal area observed in the forest as compared to the one in the studied plantation. Root respiration often appears to be closely related to tree productivity (Betson et al. 2007). Hence the best predictor of root respiration might be tree productivity—for which the relevant measures could be basal area, PAI and leaf litter mass. However, as these factors also predict C flow through the litter pathway, they cannot help disentangling soil respiration influences from tree via root respiration and exudation versus aboveground litter input.

Besides the influence of the quantity of aboveground litter inputs, our results also suggest significant effects of the quality of leaf litterfall on soil respiration. Although the quantitative effect of the litterfall partially overrode it, the influence of the chemical composition of leaf litterfall was revealed by the stronger relationship observed between soil respiration and litterfall P (and to a lesser extent between soil respiration and litterfall N) than with litterfall biomass. This observation is consistent with the idea that substrate quality, such as concentration

of nutrients, is an important factor regulating microbial activity (Coûteaux et al. 1995; Hättenschwiler et al. 2005; Hobbie 1992). The strongest relationship observed between soil respiration and soil P/litterfall P, as well as the high C/P values, likely reveal the stronger dependency of soil processes on P availability in tropical ecosystems as previously reported (Gower 1987; Vitousek and Sanford 1986). Numerous studies emphasized the role of chemical litter composition, essentially related to the nitrogen content (generally expressed as C/N ratio), on decomposition rate (Aerts 1997; Hättenschwiler et al. 2005). Lately, Xu and Hirata (2005) suggested that C/N ratio might influence the initial phase of litter decomposition, while C/P ratio control was more involved in the later decomposition phases. In a study carried out in the nearby Paracou forest, Hättenschwiler et al. (2008) showed that the largest variations of leaf litter chemical composition observed between species co-occurring in the same environment was for P (sevenfold variations). Furthermore, by observing even larger interspecific differences of P content during leaf senescence, the authors showed how tree species, with different recycling strategies of a limiting resource, might create spatially highly heterogeneous litter quality input to the soil.

Conclusion

In this study, we made the assumption that tree species influenced soil CO₂ efflux both through their specific physiological activity (root-derived respiration) and litter input quantity and quality (microbial

respiration). Comparing to natural forest, monospecific plantations certainly appeared as oversimplified systems. It is well known that the multiplication of interactions, as it would inevitably occur in complex forest ecosystem, lead to emergent properties, as shown for instance with non-additive litter mixture effects on decomposition processes (Hättenschwiler et al. 2005). However, species-specific effects on soil respiration can hardly be retrieved from measurements in multi-species vegetation. Here, our purpose was to create a large range of biotic variations, without considering species effect as such. Soil respiration variation was found to be related to both quantity and quality of litterfall, but not to root biomass. As significant and positive relationship was also observed between soil respiration and basal area, we hypothesized that tree productivity, for which root biomass did not appear to be a suitable proxy, might be the main driver of soil respiration variations, both through aboveground litter production and C flux to roots. Further experimentations are needed to disentangle the effect of tree productivity on litter production and root respiration.

Acknowledgments We thank CIRAD-Forêt for permission to conduct research in the Paracou plantations. This research was supported by a FNS program (ACI PNBC) from the French Ministry of Research. We are grateful to Jean-Yves Goret, Audin Patient and Cyril Douthe and all casual workers for assistance with the field measurements. We also thank J-Y. Goret for providing the meteorological data. Finally, we are grateful for the comments of two anonymous reviewers, which greatly improved the manuscript.

References

- Adachi M, Bekku YS, Rashidah W, Okuda T, Koizumi H (2006) Differences in soil respiration between different tropical ecosystems. *Appl Soil Ecol* 34:258–265 doi:10.1016/j.apsoil.2006.01.006
- Aerts R (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79:439–449 doi:10.2307/3546886
- Augusto L, Ranger J, Binkley D, Rothe A (2002) Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann For Sci* 59:233–253 doi:10.1051/forest:2002020
- Bain WG, Hutyrá L, Patterson DC, Bright AV, Daube BC, Munger JW, Wofsy SC (2005) Wind-induced error in the measurement of soil respiration using closed dynamic chambers. *Agric For Meteorol* 131:225–232 doi:10.1016/j.agrformet.2005.06.004
- Bauhus J, Pare D, Cote L (1998) Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biol Biochem* 30:1077–1089 doi:10.1016/S0038-0717(97)00213-7
- Betson NR, Göttlicher SG, Hall M, Wallin G, Högberg P (2007) No diurnal variation in rate or carbon isotope composition of soil respiration in a boreal forest. *Tree Physiol* 27:749–756
- Bhupinderpal S, Nordgren A, Lofvenius MO, Hogberg MN, Mellander PE, Hogberg P (2003) Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant Cell Environ* 26:1287–1296 doi:10.1046/j.1365-3040.2003.01053.x
- Binkley D, Giardina CP (1998) Why do tree species affect soils? The warp and woof of tree–soil interactions. *Biogeochemistry* 42:86–106 doi:10.1023/A:1005948126251
- Bonal D, Bosc A, Ponton S, Goret JY, Burban B, Gross P, Bonnefond JM, Elbers J, Longdoz B, Epron D, Guehl JM, Granier A (2008) Severe dry periods are associated with higher net ecosystem carbon storage in the Neotropical rainforest of French Guiana. *Glob Chang Biol* 14:1917–1933 doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01610.x
- Bowden RD, Nadelhoffer KJ, Boone RD, Melillo JM, Garrison JB (1993) Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to total soil respiration in a temperature mixed hardwood forest. *Can J For Res* 23:1402–1407 doi:10.1139/x93-177
- Brant JB, Myrold DD, Sulzman EW (2006) Root controls on soil microbial community structure in forest soils. *Oecologia* 148:650–659 doi:10.1007/s00442-006-0402-7
- Bruggemann N, Rosenkranz P, Papen H, Pilegaard K, Butterbach-Bahl K (2005) Pure stands of temperate forest tree species modify soil respiration and N turnover. *Biogeosciences Discussions* 2:303–331
- Catovsky S, Bradford MA, Hector A (2002) Biodiversity and ecosystem productivity: implications for carbon storage. *Oikos* 97:443–448 doi:10.1034/j.1600-0706.2002.970315.x
- Cavelier J, Wright SJ, Santamaria J (1999) Effects of irrigation on litterfall, fine root biomass and production in a semideciduous lowland forest in Panama. *Plant Soil* 211:207–213 doi:10.1023/A:1004686204235
- Chambers JQ, Tribuzy ES, Toledo LC, Crispim BF, Higuchi N, dos Santos J, Araujo AC, Kruijt B, Nobre AD, Trumbore SE (2004) Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecol Appl* 14:S72–S88 doi:10.1890/01-6012
- Chung HG, Zak DR, Reich PB, Ellsworth DS (2007) Plant species richness, elevated CO₂, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function. *Glob Chang Biol* 13:980–989 doi:10.1111/j.1365-2486.2007.01313.x
- Cleveland CC, Townsend AR, Schmidt SK (2002) Phosphorus limitation of microbial processes in moist tropical forests: evidence from short-term laboratory incubations and field studies. *Ecosystems (N Y, Print)* 5:680–691
- Coûteaux MM, Bottner P, Berg B (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends Ecol Evol* 10:63–66 doi:10.1016/S0169-5347(00)88978-8
- Davidson EA, Verchot LV, Cattanio JH, Ackerman IL, Carvalho JEM (2000) Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry* 48:53–69 doi:10.1023/A:1006204113917

- Davidson EA, Savage K, Bolstad P, Clark DA, Curtis PS, Ellsworth DS, Hanson PJ, Lawg BE, Luoh Y, Pregitzer K, Randolph JC, Zak D (2002) Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agric For Meteorol* 113:39–51 doi:[10.1016/S0168-1923\(02\)00101-6](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(02)00101-6)
- Eckstein RL, Karlsson PS, Weih M (1999) Leaf life span and nutrient resorption as determinants of plant nutrient conservation in temperate–arctic regions. *New Phytol* 143:177–189 doi:[10.1046/j.1469-8137.1999.00429.x](https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00429.x)
- Epron D, Farque L, Lucot E, Badot P-M (1999) Soil CO₂ efflux in a beech forest: the contribution of root respiration. *Ann Sci For* 56:289–295 doi:[10.1051/forest:19990403](https://doi.org/10.1051/forest:19990403)
- Epron D, Nouvellon Y, Rouspard O, Mouvondy W, Mabiála A, Saint-André L, Joffre R, Jourdan C, Bonnefond JM, Berbigier P, Hamel O (2004) Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *For Ecol Manag* 202:149–160 doi:[10.1016/j.foreco.2004.07.019](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.019)
- Epron D, Bosc A, Bonal D, Freycon V (2006) Spatial variation of soil respiration across a topographic gradient in a tropical rainforest in French Guiana. *J Trop Ecol* 22:565–574 doi:[10.1017/S02664674060003415](https://doi.org/10.1017/S02664674060003415)
- Gourlet-Fleury S, Ferry B, Molino JF, Petronelli P, Schmitt L (2004) Experimental plots: key features. In: Gourley-Fleury S, Guehl JM, Laroussinie O (eds) *Ecology and management of a Neotropical rainforest*. Elsevier, Paris, pp 3–30
- Gower ST (1987) Relation between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rican tropical wet forest: a hypothesis. *Biotropica* 19:171–175 doi:[10.2307/2388741](https://doi.org/10.2307/2388741)
- Grace J, Malhi Y, Higuchi N, Meir P (2001) Productivity and carbon fluxes of tropical rain forests. In: Mooney HA, Roy J, Saugier B (eds) *Terrestrial global productivity: past, present, and future*. Academic, London, pp 401–428
- Hättenschwiler S, Tiunov AV, Scheu S (2005) Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 36:191–218 doi:[10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932)
- Hättenschwiler S, Aeschlimann B, Bonal B, Coüteaux MM, Roy J (2008) Variation in leaf litter quality among 45 neotropical rainforest tree species and its implications for nutrients recycling. *New Phytol* 179:165–175 doi:[10.1111/j.1469-8137.2008.02438.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02438.x)
- Hobbie SE (1992) Effects of plant-species on nutrient cycling. *Trends Ecol Evol* 7:336–339 doi:[10.1016/0169-5347\(92\)90126-V](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90126-V)
- Hutyra LR, Munger JW, Saleska SR, Gottlieb E, Daube BC, Dunn AL, Amaral DF, De Camargo PB, Wofsy SC (2007) Seasonal controls on the exchange of carbon and water in an Amazonian rain forest. *J Geophys Res* 112:G03008 doi:[10.1029/2006JG000365](https://doi.org/10.1029/2006JG000365)
- IPCC (2001) *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge University Press, Cambridge, 881 pp
- IUSS Working Group WRB (2006) *World reference base for soil resources 2006, 2nd edn*. World Soil Resources Reports 103, FAO, Rome, 128pp
- Joffre R, Gillon D, Dardenne P, Agneessens R, Biston R (1992) The use of near-infrared reflectance spectroscopy in litter decomposition studies. *Ann Sci For* 49:481–488 doi:[10.1051/forest:19920504](https://doi.org/10.1051/forest:19920504)
- Jonard M, Andre F, Jonard F, Mouton N, Proce P, Ponette Q (2007) Soil carbon dioxide efflux in pure and mixed stands of oak and beech. *Ann Sci For* 64:141–150 doi:[10.1051/forest:2006098](https://doi.org/10.1051/forest:2006098)
- Kuzyakov Y, Hill PW, Jones DL (2007) Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant Soil* 290:293–305 doi:[10.1007/s11104-006-9162-8](https://doi.org/10.1007/s11104-006-9162-8)
- Le Dantec V, Epron D, Dufrière E (1999) Soil CO₂ efflux in a beech forest: comparison of two closed dynamic systems. *Plant Soil* 214:125–132 doi:[10.1023/A:1004737909168](https://doi.org/10.1023/A:1004737909168)
- Metson AJ (1956) *Methods of chemical analysis for soil survey samples*. DSIR, Wellington
- Nakane K, Kohno T, Horikoshi T (1996) Root respiration rate before and just after clear-felling in a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecol Res* 11:111–119 doi:[10.1007/BF02347678](https://doi.org/10.1007/BF02347678)
- Ngao J, Longdoz B, Perrin D, Vincent G, Epron D, Le Dantec V, Soudani K, Aubinet M, Willm F, Granier A (2006) Cross-calibration functions for soil CO₂ efflux measurement systems. *Ann For Sci* 63:477–484 doi:[10.1051/forest:2006028](https://doi.org/10.1051/forest:2006028)
- Olsen SR, Cole CV, Watanabe FS, Dean LA (1954) Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. In *USDA Circular 939*. US Government Print Office, Washington, DC, pp 1–19
- Phillips OL, Hall P, Gentry AH, Sawyer SA, Vasquez R (1994) Dynamics and species richness of tropical rain-forests. *Proc Natl Acad Sci USA* 91:2805–2809 doi:[10.1073/pnas.91.7.2805](https://doi.org/10.1073/pnas.91.7.2805)
- Pinay G, Barbera P, Carreras-Palou A, Fromin N, Sonie L, Coüteaux MM, Roy J, Philippot L, Lensi R (2007) Impact of atmospheric CO₂ and plant life forms on soil microbial activities. *Soil Biol Biochem* 39:33–42 doi:[10.1016/j.soilbio.2006.05.018](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.05.018)
- Prescott CE (2002) The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiol* 22:1193–1200
- Pumpanen J, Kolari P, Ilvesniemi H, Minkkinen K, Vesala T, Niinisto S, Lohila A, Larmola T, Morero M, Pihlatie M, Janssens I, Yuste JC, Grunzweig JM, Reth S, Subke JA, Savage K, Kutsch W, Ostregg G, Ziegler W, Anthoni P, Lindroth A, Hari P (2004) Comparison of different chamber techniques for measuring soil CO₂ efflux. *Agric For Meteorol* 123:159–176 doi:[10.1016/j.agrformet.2003.12.001](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.12.001)
- Raich JW, Schlesinger WH (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* 44B:81–99
- Russell AE, Raich JW, Valverde-Barrantes OJ, Fisher RF (2007) Tree species effects on soil properties in experimental plantations in tropical moist forest. *Soil Sci Soc Am J* 71:1389–1397 doi:[10.2136/sssaj2006.0069](https://doi.org/10.2136/sssaj2006.0069)
- Saint-André L, M'Bou AT, Mabiála A, Mouvondy W, Jourdan C, Rouspard O, Deleporte P, Hamel O, Nouvellon Y (2005) Age-related equations for above- and below-ground biomass of a Eucalyptus hybrid in Congo. *For Ecol Manag* 205:199–214 doi:[10.1016/j.foreco.2004.10.006](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.006)
- Saleska SR, Miller SD, Matross DM, Goulden ML, Wofsy SC, da Rocha HR, de Camargo PB, Crill P, Daube BC, de Freitas HC, Hutyra L, Keller M, Kirchhoff V, Menton M, Munger JW, Hammond Pyle E, Rice AH, Silva H (2003)

- Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science* 302:1554–1557 doi:[10.1126/science.1091165](https://doi.org/10.1126/science.1091165)
- Saleska SR, Didan K, Huete AR, da Rocha HR (2007) Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science* 318:612–612 doi:[10.1126/science.1146663](https://doi.org/10.1126/science.1146663)
- Schwendenmann L, Veldkamp E, Brenes T, O'Brien JJ, Mackensen J (2003) Spatial and temporal variation in soil CO₂ efflux in an old-growth neotropical rain forest, La Selva, Costa Rica. *Biogeochemistry* 64:111–128 doi:[10.1023/A:1024941614919](https://doi.org/10.1023/A:1024941614919)
- Soe ARB, Buchmann N (2005) Spatial and temporal variations in soil respiration in relation to stand structure and soil parameters in an unmanaged beech forest. *Tree Physiol* 25:1427–1436
- Sotta ED, Meir P, Malhi Y, Nobre AD, Hodnett M, Grace J (2004) Soil CO₂ efflux in a tropical forest in the central Amazon. *Glob Chang Biol* 10:601–617 doi:[10.1111/j.1529-8817.2003.00761.x](https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2003.00761.x)
- Spehn EM, Joshi J, Schmid B, Alphei J, Körner C (2000) Plant diversity effects on soil heterotrophic activity in experimental grassland ecosystems. *Plant Soil* 224:217–230 doi:[10.1023/A:1004891807664](https://doi.org/10.1023/A:1004891807664)
- Stoyan H, De-Polli H, Böhm S, Robertson GP, Paul EA (2000) Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale. *Plant Soil* 222:303–214 doi:[10.1023/A:1004757405147](https://doi.org/10.1023/A:1004757405147)
- Ter Steege H, Sabatier D, Castellanos H, Van Andel T, Duivenvoorden J, De Oliveira AA, Ek R, Lilwah R, Maas P, Mori S (2000) An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana shield. *J Trop Ecol* 16:801–828 doi:[10.1017/S0266467400001735](https://doi.org/10.1017/S0266467400001735)
- Valverde-Barrantes OJ (2007) Relationships among litterfall, fine-root growth, and soil respiration for five tropical tree species. *Can J For Res* 37:1954–1965 doi:[10.1139/X07-057](https://doi.org/10.1139/X07-057)
- Vitousek PM, Sanford RL Jr (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu Rev Ecol Syst* 17:137–167 doi:[10.1146/annurev.es.17.110186.001033](https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.001033)
- Wright S (1934) The method of path coefficients. *Ann Math Stat* 5:161–215 doi:[10.1214/aoms/1177732676](https://doi.org/10.1214/aoms/1177732676)
- Xu XN, Hirata EJ (2005) Decomposition patterns of leaf litter of seven common canopy species in a subtropical forest: N and P dynamics. *Plant Soil* 273:279–289 doi:[10.1007/s11104-004-8069-5](https://doi.org/10.1007/s11104-004-8069-5)
- Xu XK, Inubushi K, Sakamoto K (2006) Effect of vegetations and temperature on microbial biomass carbon and metabolic quotients of temperate volcanic forest soils. *Geoderma* 136:310–319 doi:[10.1016/j.geoderma.2006.03.045](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2006.03.045)