



HAL
open science

Dynamics of organic matter under eucalyptus clonal plantations in Congo

Rémi d'Annunzio

► **To cite this version:**

Rémi d'Annunzio. Dynamics of organic matter under eucalyptus clonal plantations in Congo. Life Sciences [q-bio]. AgroParisTech, 2008. English. NNT : 2008AGPT0005 . pastel-00005236

HAL Id: pastel-00005236

<https://pastel.hal.science/pastel-00005236>

Submitted on 17 Sep 2009

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.

THESE

présentée au centre INRA de Nancy par

Rémi d'Annunzio

pour l'obtention du grade de
Docteur de l'ENGREF/AgroParisTech

Spécialité : Sciences Forestières

**Etude de la dynamique de la matière organique
sous plantation clonale d'Eucalyptus au Congo**

Soutenue publiquement, le 31 janvier 2008, devant le jury constitué de :

Directeur de thèse

Jean-François Dhôte

Directeur de recherche, INRA Nancy

Rapporteurs

Christian Feller

Directeur de recherche, IRD Madagascar

Jérôme Balesdent

Directeur de recherche, INRA Aix en Provence

Examineurs

Göran Ågren

Professeur, SLU Uppsala

Dr Bruno Ferry

Maître de conférence, ENGREF Nancy

Dr Laurent Saint-André

Ingénieur chercheur, CIRAD Montpellier

Remerciements

De Montpellier à Nancy, en passant par Pointe-Noire et Niangouloubaka, merci :

A Laurent Saint-André, pour m'avoir accordé sa confiance et m'avoir fait partager sa vision du développement ; que sa formidable capacité de travail et de synthèse, sa disponibilité et sa volonté positive de porter des projets profitent à bien d'autres derrière moi. A l'excellent Bernd Zeller pour sa gentillesse, son goût du travail bien fait, son soutien et son Blutwurscht. Ils ont tous deux ma plus sincère amitié.

A Jean-François Dhôte, directeur de l'UMR 1092, Laboratoire d'Etude des Ressources Forêts-Bois (LERFoB), unité mixte de l'Institut National pour la Recherche en Agronomie (INRA) et de l'ENGREF (Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts) pour avoir encadré cette thèse. A Hélène Busch, pour son efficacité, sa bienveillance et son courage.

A Jean-Pierre Bouillet, directeur de l'UPR 80, Ecosystèmes de Plantation, de la Coopération Internationale pour la Recherche en Agronomie et le Développement (CIRAD), pour m'avoir accueilli dans son laboratoire pendant deux ans à Montpellier et pour avoir cofinancé ce projet. A Martine Bourcier, pour sa gentillesse et sa disponibilité. A Jean-Michel Harmand et Jean-Paul Laclau pour leur réactivité et la qualité de leurs conseils scientifiques. Au bâtiment D du CIRAD de Baillarguet, notamment Guillaume Cornu, Nicolas Picard et Jean-François Trébuchon pour les coups de main et l'accueil.

Au sein du CEFÉ/CNRS, à Richard Joffre pour ses conseils mordants et justes en comité de pilotage et à Bruno Buatois pour les explications, le temps et le matériel accordés à la mise en culture des sols.

Au sein de SeqBio de l'IRD Montpellier, à Bernard G. Barthès, Jean-Luc Chotte et Joële Toucet-Louri pour leur accueil, la mise à disposition du laboratoire pour les analyses NIRS et le fractionnement granulométrique. A Didier Brunet en particulier pour sa patience et le temps accordé à l'acquisition des spectres.

A Sofian Conche pour avoir supporté avec bonne humeur la charge de travail demandée et pour la grande qualité des fractionnements qu'il a effectués.

A Laurent Veyssière de l'IRD de Pointe-Noire pour avoir mis à disposition le laboratoire des sols . A toute l'équipe : Pierre Mabiala, Jean-Baptiste et Mr Pemo ; A Séraphin Sita en particulier pour la qualité et la quantité des fractionnements effectués.

A Jean-Noël Marien, Rosalie Safou-Matondo, Philippe Deleporte et au général Aubin Rachel Saya à l'Unité de Recherche pour la Productivité des Plantations Industrielles de Pointe-Noire, pour m'avoir accueilli au sein du laboratoire et facilité les démarches administratives congolaises.

A tous les journaliers, gardiens, chauffeurs, techniciens et personnels de l'UR2PI avec qui j'ai pu travailler au cours de ces deux années ; notamment Daniel Ossebi, Maurice Kanga,

Henri, Maman Julienne, tata ya mounou Charles Moanda, mère Mélanie Toto, bokilo général André Mabilia, colonel Séraphin Dzomambou, toraboreur Antoine Kinana, Jean-Claude Mazoumbou, David, Celestin Koli, Evariste, le Français, Rodrigue, Monrovia, Monsolo, Bemba. A Sydney et Boris également pour leur efficacité sur le terrain.

A Corine Rouland pour les leçons pratiques sur les termites et à Philippe pour le tour en ULM.

Aux BEFs de l'INRA Nancy : merci à Etienne Dambrine, Isabelle Martin, Jacques Ranger, Nathalie Schvester, Jacqueline Maillard, Serge Didier, Louis Mareschal, Arnaud Legout, Claude Nys, Karine Clement, Gilles Nourrisson, Pascal Bonnaud et Benoit Pollier pour l'accueil chaleureux dans leurs locaux, bureaux et labos.

A Göran Ågren pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail et son accueil en pays suédois, à Lisette pour les chaussettes, les chaussures et le manteau.

A Delphine Derrien pour ses talents de nageuse en eaux troubles, de co-pilote en terre australe, son dynamisme, son optimisme et son aide précieuse pendant la dernière année pour tout ce qui concerne les sciences du sol.

A la jeune équipe DYNACN en général, avec qui j'espère que les collaborations futures seront fructueuses et riches.

Kimbassi Kimbassi...

A Patricia Vassy et Kimberley Castillo Morales qui ne savent probablement pas encore à quel point elles m'ont aidé. Qu'elles soient mille fois bénies de m'avoir apporté énergie, amour et joie pendant deux ans. A Laetitia Bayle pour avoir partagé son amitié et ouvert l'oreille à mes calculs. A Anne-Violette Lavoit pour les cafés, les potins et les déménagements. A Etienne et Philou, pour les connexions et la logistique.

A Angélique Grandgirard pour m'avoir porté sur ses épaules de géant, même luxées.

A Yann Nouvellon pour avoir cru en la liaison Pointe-Noire Dolisie et à sa famille embarquée sur une planète qui ralliera, bientôt, les foules de toutes nationalités. A Séraphin et Arsène pour leur joie. A Joffrey Louchard pour le LOSC, les safous et l'absence de fin. A Emilie Villard pour avoir adopté Spoutnik et chicoté tant de gens qui le méritaient. A Amande Reboul Massala pour avoir engendré tant de petits bembés. A Agnès De Grancourt pour les flims et les gateaux. Mouno zimbana vé : Pape François Mankessi, YeriYeri Hugues Gomat mpé Mounzali Armel Thongo M'Bou.

A Jeanne Bodin, Blandine Caquet, Pascal Courtois, Aurélie Deveau et François Rineau, parce que je vous aime.

A Emmanuel Fleurence d'être l'alternative ; à Khali d'avoir bien voulu naître ce jour là.

Aux vedettes Ahmed Ifreh, Alexandre Rivier, Michael Létang, François Doud, Chloé Geller et Stéphanie Murat pour être encore debouts. A Wafae Iraqui parce que c'est une reine.

...Kanda Kanda

En particulier à Elsa Tchikaya Lembe d'Annunzio ; tiens bon Jeannine.

Matondo mingi na Guy Dieudonne Moukandi Nkaya Beaulieu mpé Sylvain Ngoyi ; mangez vous les enfants.

Yu wiri vé !

Préambule

Cette thèse a été réalisée dans le cadre de travaux sur la durabilité d'un système de plantation à croissance rapide d'eucalyptus à Pointe Noire, Congo. Après dix années de recherches sur les cycles biogéochimiques, la productivité des arbres et la durabilité nutritionnelle du système (en termes de quantités et de flux d'éléments minéraux), il est apparu nécessaire de s'engager vers une meilleure compréhension du fonctionnement biologique du sol et de son rôle dans le maintien de la fertilité.

Dans cette étude, la matière organique en tant qu'interface plantes/milieu a été envisagée à travers plusieurs approches : l'utilisation d'isotopes stables du carbone et de l'azote, le fractionnement granulométrique et la modélisation.

Le chapitre **Introduction** a vocation à présenter la matière organique du sol comme un déterminant essentiel de la fertilité dans ces systèmes en milieu tropical : cependant nous n'avons pas cherché à réécrire les nombreux livres de pédobiologie et les informations que nous y donnons sur les relations entre matière organique et milieu sont essentiellement orientées pour des systèmes de plantation, sur des sols pauvres en milieu tropical.

Le chapitre **Matériel et Méthode** détaille les informations sur la zone d'étude, le matériel utilisé et la méthodologie employée alors que le chapitre suivant (**Modèle**) est assez théorique et expose le formalisme mathématique qui a permis d'aboutir à plusieurs solutions de modélisation du carbone et de l'azote dans la litière au sol. Le chapitre **Résultats** expose les résultats obtenus pendant les expériences menées.

Pour ces chapitres, des encadrés à la fin de chaque section donnent l'essentiel de l'information à retenir.

Les deux derniers chapitres (**Discussion** et **Conclusion**) reprennent ces résultats, en discutent la validité ainsi que les pistes à explorer pour poursuivre l'étude du sol vivant en tant que régulateur de la fertilité des écosystèmes de plantation. Une partie des figures et des tables a été renvoyée en annexe pour plus de lisibilité. Dans ce cas, les références sont notées a.x où **x** est le numéro de la figure ou de la table dans les annexes.

Mots-clés : matière organique, isotopes stables, modélisation, plantation d'eucalyptus

Abbreviations utilisées

CIFOR	:	Center for International Forestry Research
CIRAD	:	Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement
CTFT	:	Centre Technique Forestier Tropical
INRA	:	Institut National de Recherche Agronomique
IRD	:	Institut pour la Recherche et le Développement
UR2PI	:	Unité de Recherche pour la Productivité des Plantations Industrielles
CEC	:	Capacité d'Echange Cationique
CHN	:	Carbon Hydrogen Nitrogen (analyseur élémentaire)
EH	:	Expérience d'Epanchage de litière installée en saison Humide
ES	:	Expérience d'Epanchage de litière installée en saison Sèche
FGMO	:	Fractionnement Granulométrique de la Matière Organique
LAI	:	Leaf Area Index (surface réelles des feuilles par unité de surface au sol)
LBH	:	Expérience de décomposition (en Litter Bag) installée en saison Humide
LBS	:	Expérience de décomposition (en Litter Bag) installée en saison Sèche
MAI	:	Mean Annual Increment (accroissement moyen annuel en volume)
MO	:	Matière Organique
NIRS	:	Near Infra Red Spectroscopy
PLFA	:	PhosphoLipids Fatty Acids

NB : Deux termes qui peuvent être considérés comme des barbarismes ont été utilisés dans ce mémoire.

Le premier est **racinaire**, adjectif que l'on doit comprendre comme "relatif aux racines". On parle de processus racinaires (prélèvement de l'eau ou des éléments minéraux par exemple) ou de système racinaire (ensemble des racines d'une plante).

Le deuxième est **calibration** qui est un anglicisme et signifie à la fois étalonnage d'un appareil et ajustement des paramètres d'un modèle à partir de données mesurées. C'est d'ailleurs dans ces deux sens qu'il a été utilisé ici, en français.

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Le cycle du carbone et de l'azote à l'interface sol/plante	3
1.2	Les plantations industrielles d'eucalyptus au Congo	8
1.3	Objectifs et questions scientifiques	9
1.4	Approche expérimentale et modélisation	12
2	Matériel et méthodes	17
2.1	Zone d'étude	19
2.2	Terrain	23
2.3	Devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais	27
2.4	Devenir de l'azote dans la litière en décomposition	33
2.5	Répartition granulométrique du carbone dans le sol	39
2.6	Chronologie des missions, analyses	43
2.7	Formalisme, unités, variables	46
2.8	Analyses statistiques	51
3	Modèles développés	53
3.1	Théorie de la qualité	55
3.2	Modèles de décomposition	64
3.3	Modèle d'évolution du carbone et de l'azote	69
4	Résultats	75
4.1	Devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais	77
4.2	Devenir de l'azote dans la litière en décomposition	93
4.3	Dynamique du carbone issu d'apports de MO	101
4.4	Ajustements des modèles	109
5	Discussion	123
5.1	Méthodologies	125
5.2	Fonctionnement physiologique	131
5.3	Gestion des résidus d'exploitation	135

5.4	Modélisation	137
5.5	Perspectives	143
	Conclusion	147
	Annexes	149
A.1	Figures supplémentaires	151
A.2	Fonction de Dirac	167
A.3	Dérivées Partielles	167
A.4	Calibration du CHN	168
A.5	Données sol pour l’homogénéité des parcelles	169
A.6	Article 1	171
A.7	Article 2	179

Chapitre 1

Introduction

« *Wayeme Wayemene* »

Sommaire

1.1	Le cycle du carbone et de l'azote à l'interface sol/plante	3
1.1.1	La matière organique dans les écosystèmes forestiers	4
1.1.2	Processus de décomposition	4
1.1.3	Influence des facteurs du milieu	6
1.1.4	Quels systèmes modèles?	7
1.2	Les plantations industrielles d'eucalyptus au Congo	8
1.3	Objectifs et questions scientifiques	9
1.3.1	Perspectives à court terme, expériences locales	11
1.3.2	Echelle d'une ou plusieurs rotations	11
1.4	Approche expérimentale et modélisation	12
1.4.1	Les isotopes stables	12
1.4.2	Le fractionnement granulométrique	14
1.4.3	Le modèle d'évolution continue de la matière organique	15

1.1 Le cycle du carbone et de l'azote à l'interface sol/plante

Biochimiquement, les plantes vasculaires terrestres sont avant tout constituées d'oxygène (O, environ 80%), d'hydrogène (H, 10%), de carbone (C, 10%) et d'azote (N, 1%). Le carbone représente de façon assez constante environ 50% de la masse sèche d'un organisme vivant. L'azote est souvent considéré comme l'élément limitant principal de la croissance des plantes : il est présent dans toutes les cellules vivantes, dans les protéines et les enzymes, il intervient dans les processus métaboliques et la synthèse et le transfert d'énergie (c'est un constituant de la chlorophylle par exemple). D'autres éléments minéraux sont essentiels pour la constitution des cellules végétales mais n'ont pas été étudiés ici.

L'hydrogène et l'oxygène présents dans le milieu cellulaire se retrouvent essentiellement sous forme d'eau (H_2O), absorbée par les racines (eau liquide du sol). Le carbone vient de la fixation, par le biais de la photosynthèse, du dioxyde de carbone (CO_2) présent dans l'atmosphère. Pour ces trois éléments, les plantes sont dites **autotrophes**, c'est-à-dire qu'elle peuvent les assimiler directement, sans l'intermédiaire d'autres organismes vivants. Pour l'azote en revanche, la majorité des plantes sont incapables de fixer l'azote atmosphérique, à l'exception des légumineuses et de quelques autres plantes comme *Robinia pseudoacacia* L. par exemple. Elles doivent donc le prélever dans le sol et nécessitent pour ce faire la médiation d'un champignon en symbiose dans la rhizosphère (ensemble des racines d'un arbre). Ce type de champignon est dit mycorhizien et il en existe presque autant que d'espèces d'arbres. Les plantes non-fixatrices sont dites **hétérotrophes** pour l'azote. Celui-ci est présent dans le sol sous diverses formes, et on estime de façon grossière que 95% de l'azote du sol se trouve sous forme organique, et seulement 5% sous forme minérale (Gobat et al., 2003).

Le fertilité d'un sol peut se définir de nombreuses manières car elle est contingente des systèmes de culture considérés et du climat. Elle dépend d'abord de la quantité des éléments minéraux du sol et les stocks en sont ainsi une première bonne approximation. Elle dépend aussi des processus biologiques du sol puisque une certaine partie de ces éléments minéraux sont présents sous forme de réserves qu'il faut transférer vers des formes plus disponibles pour la plante cible. Pour finir, la fertilité ne peut se définir qu'en fonction de l'équilibre dynamique entre le climat, le système de végétation en place et les organismes du sol vivant, les interactions entre ces composantes et les besoins de l'organisme cible (celui pour lequel on définit la fertilité) pouvant être très diverses.

Prenons l'exemple de l'azote. Les plantes en ont besoin en certaine quantité pour survivre, et de nombreuses expériences ont montré la réaction à l'apport par fertilisation ou à la suppression d'azote (Cutter et al., 2004; Nadelhoffer et al., 2004). Sous sa forme minérale dans le sol, celui-ci peut être présent sous diverses formes, comme l'ammonium ou le nitrate, plus ou moins accessibles aux arbres (Providoli et al., 2006). Sous sa forme organique, il peut être soit libre soit adsorbé sur la surfaces des argiles et rester inaccessible pendant de très longues périodes (Von Lütow et al., 2006). S'il est généralement admis que c'est sous une forme minérale qu'il est préférentiellement assimilable, de récentes études ont montré que des formes organiques simples (monomères) contenant de l'azote pouvaient être assimilées directement (Schimel et Bennett, 2004).

De façon générale, les transformations chimiques et les processus physiques dans le sol ont pour moteur un ensemble d'organismes vivants, dont la fonction écosystémique principale est la décomposition de la MO (Dommergues et Mangenot, 1970). Nous considérerons le sol dans cette étude comme un milieu vivant complexe, siège d'échanges entre matière organique,

éléments minéraux et organismes vivants, i.e. les plantes et les décomposeurs.

1.1.1 La matière organique dans les écosystèmes forestiers

La **matière organique** (MO) du sol est constituée des apports successifs de matières d'origine végétale et animale, à différents stades de décomposition. Pour les écosystèmes forestiers, l'essentiel des apports de matière vient de la production de litière végétale et de la mortalité des organismes décomposeurs : d'après [Dommergues et Mangenot \(1970\)](#), la production de MO issue des animaux supérieurs représente entre 0.1 et 1% de la production de litière végétale dans les écosystèmes forestiers. Par **litière** nous entendons tous les résidus organiques aériens (branches, feuilles, écorces, fruits et, lors de la mort de l'arbre, tronc) et souterrains (renouvellement rapide des racines très fines et lors de la mort de l'arbre, l'ensemble du squelette racinaire).

Le carbone dans la matière végétale en décomposition est présent sous forme de tanins, phénols et carbohydrates différents dont on distingue plusieurs grands types : cellulose (polymère du glucose), hémicellulose (polymère d'autres sucres) et lignine (assemblage de composés phénoliques). Ces composés sont présents en proportion variable selon l'organe végétal considéré. Ainsi les feuilles contiennent plus de cellulose, les branches plus de lignine. Les celluloses sont des fibres (qui sont le constituant essentiel de la pâte à papier) enchevêtrées dans la lignine qui fait office de ciment et qui confère au bois sa rigidité. Parallèlement, l'azote est présent dans les cellules végétales sous forme de protéines, acides aminés et acides nucléiques.

Ces matières végétales représentent donc une réserve d'énergie et d'éléments minéraux pour les organismes du sol, à la prédation desquels elles sont soumises par le biais de processus chimiques et biophysiques qui en font un ensemble complexe en perpétuelle évolution ([Craswell et Lefroy, 2001](#)). Les temps de résidence de la MO (entre le moment où elle est incorporée dans le sol et le moment où elle est complètement transformée en éléments inorganiques) sont très variables, de l'ordre de quelques jours pour des racines fines à des centaines d'années pour des composés ligneux très récalcitrants. Cette variabilité est liée, d'une part, à la composition chimique du matériel en décomposition : par exemple, [Berg \(1991\)](#) a observé les effets inhibiteurs de la lignine sur la croissance des hyphes mycéliens. D'autre part, de nombreux facteurs biotiques (succession de communautés d'organismes décomposeurs), abiotiques (conditions aérobies ou anaérobies, température, humidité) ou physiques (protection des MO dans les argiles du sol matriciel, porosité du sol) ont une influence sur la composition chimique du matériau.

1.1.2 Processus de décomposition

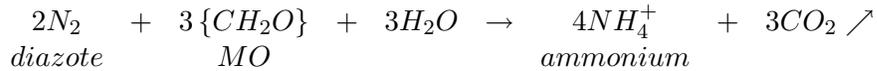
Cette étude ne rentre pas dans le champ de la microbiologie à proprement parler, mais il est essentiel de présenter les grandes étapes de la décomposition avant de s'intéresser à l'évolution de la MO dans le sol. Prenons l'exemple d'une feuille sénéscente qui se détache d'une branche. Les processus qui l'ont amené à l'abscission sont généralement le résultat de processus purement chimiques et hormonaux ([Kozłowski et Pallardy, 1997](#)). La première étape de la dégradation est liée à l'action d'un champignon dont les hyphes (filaments mycéliens) se propagent à travers les espaces libres du tissu végétal ou mésophylle, provoquant une modification des parois cellulaires sans pénétrer dans les cellules : on parle de colonisation fongique primaire. Ce champignon peut être présent sur l'arbre ou coloniser le matériel seulement au

contact du sol (Ponge, 1991). Une fois la feuille au sol, celle-ci est colonisée par des champignons saprophytes qui provoquent la lyse des cellules végétales. Par ailleurs, la faune des détritivores (macro- avec les annélides et les isoptères et micro- avec les nématodes et les microarthropodes) fragmente, ingère, digère et rejette sous forme de fécès le matériel colonisé et le met en contact avec un cortège de bactéries, elles aussi dites saprophytes. Les bactéries et les champignons saprophytes sont capables de dégrader les fécès non digérés par les détritivores et opèrent la dernière transformation de la MO. Les molécules carbonées du matériel en décomposition constituent ainsi l'énergie de ces organismes que l'on appelle **organismes décomposeurs**.

Les réactions chimiques associées à cette dégradation nécessitent de l'eau et de l'azote. Celui-ci se trouve sous forme de diazote gazeux (N_2) dans l'atmosphère ou dissous dans les solutions du sol (azote minéral ammoniacal ou nitrate), ou bien provient de la MO en décomposition elle-même. Dans les premières phases de décomposition où l'azote organique n'est pas disponible pour les décomposeurs, une grande partie provient du N_2 atmosphérique. Parallèlement, les protéines, acides aminés et acides nucléiques des cellules végétales sont dégradés et une partie de l'azote est transformé en ammonium ou nitrate, utilisable par les décomposeurs pour le cycle de décomposition du carbone. Nous verrons plus loin que la distinction entre ces deux sources d'azote est une des questions fondamentales posées dans cette étude.

Plusieurs réactions chimiques ont lieu au cours de la décomposition et peuvent s'écrire de façon simplifiée comme suit :

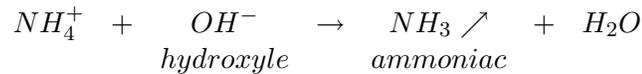
- La fixation de l'azote atmosphérique peut être réalisée par des bactéries dites chimioorganotrophes (comme *Cytophaga*, *Pseudomonas* ou *Azotobacter* en milieu tempéré et *Beijerinchia* ou *Derria* en milieu tropical), ainsi que des actinomycètes (comme *Frankia* ou des streptomycètes). La réaction chimique de la fixation peut s'écrire :



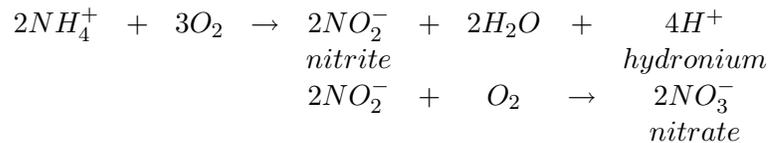
- Parallèlement, les composés azotés de la MO peuvent subir une réaction très similaire, l'ammonification :



- Les ions ammonium peuvent être soit volatilisés sous forme de gaz ammoniac :

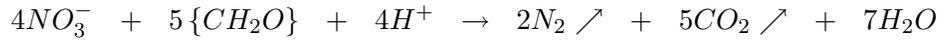


soit être nitrifiés, réaction réalisée par des bactéries comme *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* :



- Enfin les ions nitrates dans le sol peuvent réagir avec la matière organique, selon le

processus de dénitrification qui rejette du diazote gazeux.



Retenons au vu de ces réactions, que la fixation d'azote et la minéralisation de la matière organique consomment du dioxygène, produisent de l'eau et du gaz carbonique (ainsi que du gaz ammoniac en milieu basique). De façon similaire, la dénitrification produit de l'eau, du dioxyde de carbone et du diazote, et elle est favorisée en cas d'anoxie.

Les devenir de l'azote et du carbone au cours de la décomposition sont donc intimement liés puisque la dégradation des composés carbonés nécessite de l'azote et que la décomposition des protéines et autres composés aminés est réalisée par des organismes dont le carbone est la principale source d'énergie.

Les réactions chimiques et enzymatiques qui aboutissent à la dégradation de la MO ont donc pour moteur un ensemble d'organismes vivants, sur lequel les facteurs du milieu exercent des influences diverses.

1.1.3 Influence des facteurs du milieu

L'eau est essentielle pour le fonctionnement bactérien puisqu'elle est le vecteur principal des enzymes qui permettent la fragmentation de nutriments de poids moléculaire élevé : les bactéries ne peuvent pas ingérer de nutriments directement et se développent sur un substrat en fabriquant et en activant des enzymes (Davet, 1996). L'hydrolyse et la diffusion de ces enzymes sont impossibles sans eau. Les limites de l'activité microbienne sont de -1 MPa pour *Azotobacter*, -1 à -5 MPa pour *Nitrobacter*, -6 à -8 MPa pour les bactéries et actinomycètes responsables de l'ammonification.

Ainsi, au cours d'une sécheresse, certains processus sont inhibés avant d'autres. La fixation, la plus sensible, s'arrête en premier, puis la nitrification et enfin l'ammonification. En cas de réhydratation, les cellules microbiennes mortes et les MO désorbées des argiles constituent un substrat libéré, immédiatement disponible, qui génère souvent la minéralisation de C et de N, et favorise la dénitrification si l'oxygène du sol a été consommé (Orchard et Cook, 1983). Les cycles de dessiccation/ressuyage peuvent ainsi appauvrir les sols en N puisqu'ils génèrent des flushs très rapides qui peuvent être impossibles à prélever par la végétation.

En comparaison, les champignons sont beaucoup plus résistants et peuvent survivre et avoir une activité biologique jusqu'à des potentiels de -20 à -65 MPa. Certains champignons saprophytes sont même incapables de germer et de se développer à des potentiels relativement hauts, mais présentent une forte activité à des potentiels très bas (Griffin, 1972, pages 92 à 100). Ceci explique pourquoi ils sont plus présents que les bactéries en surface, les couches superficielles du sol étant les premières à subir les effets d'une baisse de régime hydrique à laquelle ils sont plus résistants. L'état d'humidité du sol détermine l'activité des différents types de bactéries et de champignons. Des temps de résidence très différents pour le carbone et l'azote peuvent ainsi être observés dans la MO du sol en fonction du niveau d'humidité (Fisk et al., 1998).

Les bactéries se répartissent en divers groupes présentant des fonctionnements allant de l'aérobie stricte (pour lesquels l'oxygène est indispensable à la survie, c'est le cas des bactéries responsables de la nitrification ou de la fixation d'azote) à l'anaérobie obligatoire (pour lesquels la présence d'oxygène même à une faible concentration dans l'atmosphère du sol est létale,

e.g. pour certaines bactéries responsables de la dénitrification). Pour les champignons c'est plutôt la concentration en CO_2 qui détermine les seuils d'activité, avec des degrés variables d'inhibition résultant d'une élévation de la concentration. Dans cette étude, nous ne sommes pas intéressés à la structure et l'agencement spatial des agrégats qui déterminent la composition de l'atmosphère du sol et le facteur aération du sol n'a pas été pris en compte.

La température a un effet sur l'activité et la survie de la plupart des microorganismes, chaque espèce présentant un optimum d'activité très dépendant des conditions de l'environnement. [Keith et al. \(1997\)](#) ont ainsi montré l'influence claire de la température du sol sur la respiration microbienne dans des forêts d'eucalyptus. Cette étude ouvre d'ailleurs la discussion sur l'influence croisée de la température et l'humidité du sol, montrant qu'il faut pouvoir considérer un des facteurs constant pour étudier l'autre.

Les argiles sont des structures de silicates cristallins, constituées de feuillets chargés plus ou moins négativement. Il en existe divers types, aux liaisons plus ou moins fortes : la kaolinite par exemple présente les liaisons hydrogène les plus fortes entre feuillets mais la CEC parmi les plus faibles. Le type et la teneur en argile d'un sol permettent de définir sa capacité d'échange cationique (CEC) ; c'est la capacité des argiles et des matières organiques (chargés négativement) à fixer et échanger des cations (chargés positivement). Les MO peuvent être piégées entre les feuillets des argiles, ou bien protégées à la surface de ces argiles par des mécanismes chimiques : les argiles se lient au MO sur les sites spécifiques d'action enzymatique et les MO sont protégées de ces enzymes, dont l'action est inhibée.

Pour finir, les communautés microbiennes et fongiques ainsi que la faune du sol sont souvent spécifiques de la végétation de l'écosystème considéré. De récentes études ont montré l'importance des interactions entre plantes et microorganismes dans le processus de la décomposition, illustrant les concepts de boucle microbienne ([Raynaud et al., 2006](#)) ou de "priming effect" ([Fontaine et al., 2003](#)). Par exemple les racines des arbres ont une activité très forte et peuvent avoir une influence sur les organismes du sol en exsudant des sucres qui stimulent leur activité ([Derrien et al., 2004](#)).

1.1.4 Quels systèmes modèles ?

Malgré la présentation très globale, faite à ce point de la dissertation, des relations entre le sol vivant et son environnement dans un écosystème forestier, il apparaît que les interactions entre les différents facteurs sont complexes. Pour étudier *in situ* l'influence d'un facteur en s'affranchissant de celle des autres, il faut donc pouvoir disposer de systèmes expérimentaux simples et dans des conditions sinon contrôlées, du moins homogènes.

A ce titre, les systèmes de plantations clonales constituent des outils privilégiés puisqu'ils permettent de minimiser la variabilité du facteur végétation. Les conditions climatiques offertes par les milieux tropicaux sont également d'un intérêt certain puisque les variations de température y sont limitées : les variations de croissance des arbres sont généralement liées à l'alternance de saison sèche et humide qui sont souvent plus simples à quantifier que les phénomènes de dormance et d'activité observés en milieu tempéré. Les conditions générales du milieu ont aussi pour conséquence que les cycles forestiers y sont généralement courts et parfois entièrement à portée d'étude. En outre, certains sols très évolués en milieu tropical ont des caractéristiques homogènes qui permettent l'étude de la variabilité de certaines de leur propriétés à des échelles assez larges.

Inversement, les systèmes clonaux de plantations d'essence à croissance rapide en milieu

tropical ont une incidence sur les milieux où ils sont implantés qui ne cesse d'alimenter la polémique. L'idée centrale peut se résumer ainsi (Laclau, 2001, p.3 Incidence écologique) : dans quelle mesure l'aspect positif du reboisement en terme de fourniture de bois, de retombées économiques pour les populations et de réduction de la pression humaine sur les forêts naturelles est-il compensé par l'aspect négatif de l'appauvrissement des sols, de la suppression de la végétation de sous bois favorisant l'érosion et la réduction de la biodiversité et, de manière plus générale, de l'exploitation d'une partie des richesses du sol au profit d'une minorité. Les systèmes de plantations représentent des enjeux économiques très importants : selon la FAO (2006) ils occupaient en 2000, 5% de la surface forestière mondiale mais assuraient 35% de la fourniture totale en bois. Depuis plusieurs années où le concept de durabilité émerge comme un prérequis à la mise en place de systèmes d'exploitation forestière, l'étude du maintien de la fertilité des sols est donc pleinement justifiée. Dans ce cadre, des études à l'échelle du massif sur la durabilité nutritionnelle et les cycles biogéochimiques ont été menées depuis 2000 dans les plantations industrielles d'eucalyptus dans la zone de Pointe-Noire.

1.2 Les plantations industrielles d'eucalyptus au Congo

La très grande efficacité d'utilisation des éléments minéraux, la capacité de prélèvement racinaire et la profondeur de l'enracinement pour chercher de l'eau (Harmand et al., 2003) font des eucalyptus une essence prisée pour les plantations à croissance rapide implantées sur sols pauvres. C'est ainsi la première essence à croissance rapide plantée sous les tropiques, avec une surface de 7 millions d'hectares occupés en 2000 (soit 10% de la surface mondiale des plantations tropicales selon la FAO).

Depuis 1978, 43000 ha environ de plantation clonale d'eucalyptus ont été mis en place sur la zone côtière de Pointe-Noire : le climat présente une saison sèche de 3/4 mois ; la pluviométrie est de 1200 mm en moyenne par an, avec des variations inter-annuelles, intra-annuelles et spatiales parfois importantes ; les sols sont sableux à plus de 90%, avec une capacité de rétention d'eau faible et sont pauvres en éléments nutritifs (Nzila et al., 2002). L'épaisseur du "sol" peut atteindre jusqu'à 80 m entre la surface et la roche mère, ce qui représente malgré la faible capacité de rétention, une quantité d'eau utilisable potentiellement importante. Les plantations comprennent actuellement près de 100 clones, dont une dizaine couvrent environ 60% de la surface. Les eucalyptus y produisent entre 15 et 20 m³ha⁻¹an⁻¹ sur une révolution de 7 ans. A titre de comparaison, les rotations en futaie tempérée de hêtre sont de 80 à 120 ans ; pour les plantations à croissance rapide (peuplier) elle se situent autour de 20 ans et peuvent descendre à 7 ans pour certains taillis à courte rotation. La productivité observée à Pointe-Noire est assez faible pour une plantation d'eucalyptus : Gonçalves et Benedetti (2003) par exemple, relèvent des MAI deux fois plus élevés en moyenne au Brésil.

Les plantations sont, à l'heure actuelle, gérées par une entreprise canadienne (MagIndustries, repreneur de Eucalyptus Fiber Congo), et sont destinées à la production de pâte à papier essentiellement. Le développement de nouvelles unités est prévu (copeaux et poteaux) pour multiplier les débouchés industriels de la production (Devey, 2007). Depuis 1997, des études sur la durabilité nutritionnelle, les cycles bio-géochimiques et l'amélioration génétique ont été menées par une structure de recherche originale (UR2PI) qui associe l'industriel planteur, la République du Congo et le CIRAD. Elles sont, depuis 2001, complétées par des dispositifs spécifiques à l'estimation des flux de carbone, d'eau et d'énergie à l'échelle d'une parcelle située au sein d'une chronoséquence. L'étude des cycles bio-géochimiques a déjà montré que

le bilan en fin de rotation était, après apport limité d'engrais et par rapport à l'écosystème d'origine constitué d'une savanne de graminées, négatif pour N ($-24 \text{ kgN ha}^{-1}\text{an}^{-1}$ dans le sol en moyenne) mais équilibré pour les autres éléments minéraux (Laclau et al., 2005). Au fur et à mesure des rotations, les intrants de fertilisation azotée (ammonium/nitrate) doivent être de plus en plus importants pour pallier ce déficit (Bouillet et al., 2004), entraînant potentiellement un certain nombre de problèmes d'ordre économique (coût de l'engrais) et écologique (lessivage de nitrate dans des sols très drainant).

Les effets de la gestion des résidus d'exploitation (houppiers, bois de diamètre inférieur à 2 cm, écorces, souches et racines) sur la productivité de ces plantations ont été étudiés dans le cadre d'un essai mis en place par le CIFOR (Nzila et al., 2002), et ont montré que de meilleures productions étaient obtenues en laissant au sol le plus de rémanents possible ($13 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{an}^{-1}$ en laissant le sol nu contre $22 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}\text{an}^{-1}$ avec un apport de 37 t ha^{-1}). La dynamique de décomposition de la matière organique et la libération des éléments minéraux issus de ces résidus ont été quantifiées par Kazotti (2003), montrant une forte influence de la saisonnalité, liée au niveau de pluviométrie. Ces résultats ont été synthétisés par Saint-André et al. (2007). Par ailleurs, les dynamiques de chute de litière et leurs variations en fonction de la saison, du clone et de l'âge du peuplement ont été modélisées à partir de données récoltées sur une période de 6 ans (d'Annunzio, 2004).

1.3 Objectifs et questions scientifiques

Les objectifs globaux de cette étude étaient :

- de comprendre quels sont les déterminants de l'évolution de la litière en décomposition (relation entre l'activité des organismes décomposeurs et facteurs du milieu, point de vue local, court terme).
- de comprendre le cycle de l'azote dans la MO en décomposition et de quantifier les proportions réellement disponibles (absorbable par les arbres) issues des différentes phases de décomposition.
- de mettre au point un modèle analytique (dont les paramètres explicites ont une signification biologique claire) de décomposition de la litière et d'évolution de la MO, qui puisse rendre compte des données observées sur le terrain (biomasse et minéralomasse de litière au sol, respiration, minéralisation, échelle de une ou plusieurs rotations, moyen terme).

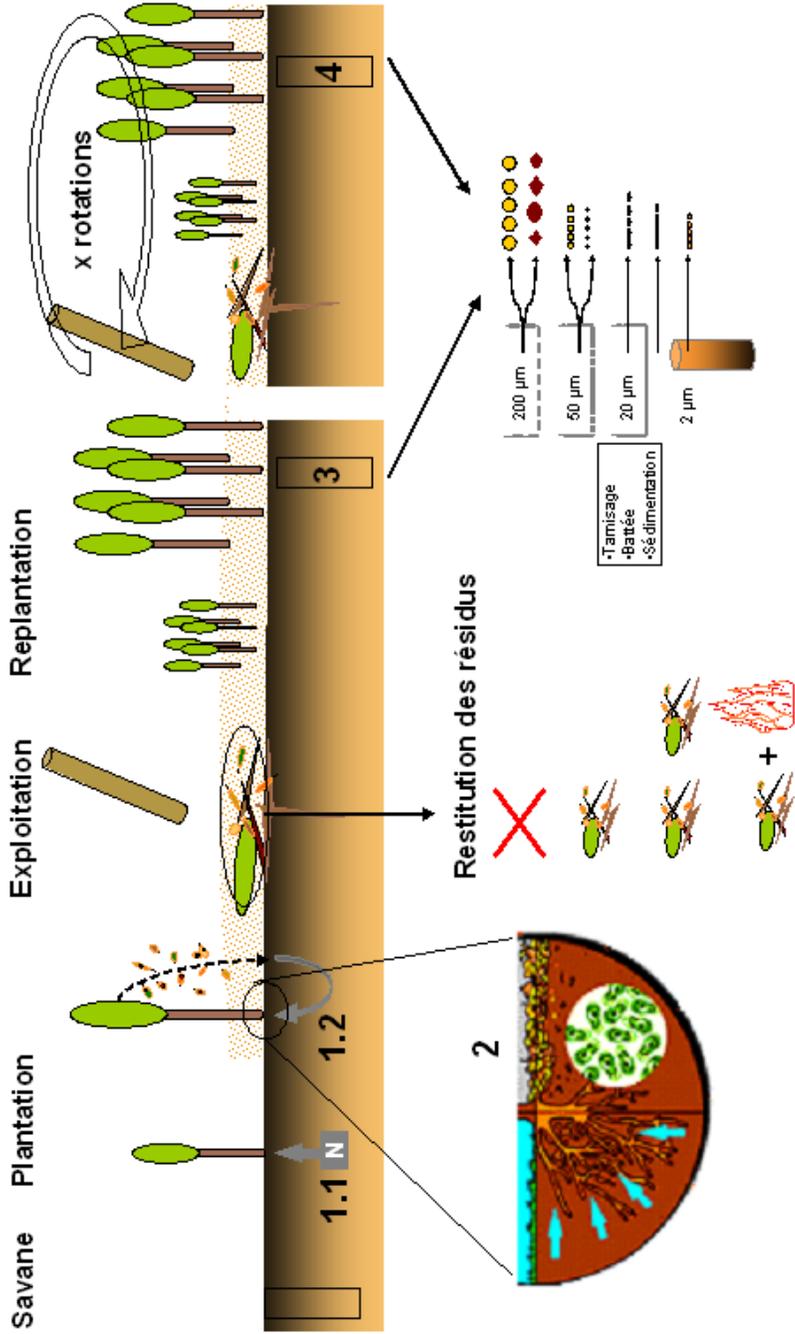


FIG. 1.1 – Représentation schématique du processus d'afforestation. Les numéros renvoient aux différentes questions posées dans cette étude.

Afin de remplir ces objectifs, plusieurs questions se sont posées. De ces questions découlent les différentes approches abordées dans cette thèse, caractérisées par des échelles d'espace et de temps différentes. Le schéma 1.1 replace ces questions, en fonction de l'échelle d'étude, dans les différentes étapes du processus d'afforestation.

1.3.1 Perspectives à court terme, expériences locales

Q1 Quel est la proportion et le devenir de l'azote minéral assimilable par les arbres ?

- 1.1 Quelle est la quantité d'azote issue d'un apport par fertilisation (directement assimilable) qui se retrouve dans la biomasse des arbres ? Comment évolue cette quantité dans le temps ? Y a-t-il une différence entre clones ?
- 1.2 Quelle est la quantité d'azote issue de la litière en décomposition qui se retrouve dans la biomasse des arbres ? Comment évolue cette quantité dans le temps ? Y a-t-il une différence entre clones ?

Q2 Comment caractériser la dynamique de décomposition de la litière aérienne ?

- 2.1 La dynamique de décomposition est elle déterminée par : le clone ? l'âge du peuplement ? la saison ? la qualité de la litière ? la qualité du sol ?
- 2.2 Quelles sont les relations entre facteurs biotiques (organismes décomposeurs) et abiotiques (conditions environnementales) ?

Ces questions ont été abordées à l'échelle de 2 ans, sur deux sites particuliers.

1.3.2 Echelle d'une ou plusieurs rotations

Q3 Quel est l'impact de la gestion de résidus d'exploitation sur la fertilité du sol ?

- 3.1 Quelle est l'incidence des quantités de rémanents amenées au sol lors de l'exploitation sur les quantités de MO ? Est ce que les différences de productivité peuvent s'expliquer par des différences qualitatives de MO ?
- 3.2 Peut on, à partir de modèles calibrés sur du court terme, extrapoler les résultats à des données sur les stocks de litière au sol, la respiration hétérotrophe du carbone ou la minéralisation de l'azote au bout d'une ou plusieurs rotations ?

Q4 Quel est l'impact du changement de végétation savanne/eucalyptus sur la fertilité du sol ?

Comment concilier le bilan déficitaire en N et la baisse de productivité associée avec les résultats d'une expérience de comparaison de paires savanne/eucalyptus, qui montre que les stocks de MO sont stables entre savanne et eucalyptus, même pour les plantations les plus âgées (Landais, 2003) ? Y a-t-il un effet qualitatif de la MO, notamment sur la distribution granulométrique ?

1.4 Approche expérimentale et modélisation

Pour répondre à ces différentes questions, plusieurs dispositifs expérimentaux basés sur des méthodes de traçage du carbone et de l'azote par des isotopes stables ont été mis en place. Une technique de fractionnement granulométrique d'échantillons de sol a été utilisée pour séparer des composantes de la MO ayant des caractéristiques physico-chimiques et une dégradabilité différentes. Enfin une approche de modélisation d'évolution continue de la MO a été entreprise pour synthétiser et mettre en forme les résultats obtenus.

1.4.1 Les isotopes stables

Les isotopes d'un même élément possèdent le même nombre de protons, mais un nombre de neutrons différent. Il en résulte que deux isotopes stables (la stabilité de la structure électronique confère une demi-vie infinie) ont un comportement très semblable dans les réactions biochimiques car ils possèdent la même structure électronique. Ils ont en revanche une masse différente, et la spectrométrie de masse permet de les détecter à des niveaux de dilution très forts.

Ils peuvent être introduits dans un système sans générer de modification sensible du milieu et servir de traceur d'un élément au cours d'un processus donné, un peu à la manière d'un colorant inodore et chimiquement neutre (qui n'interagit pas ou très peu avec le milieu, la faune ou la flore), introduit en amont d'un cours d'eau et que l'on peut détecter le long du bassin versant afin de connaître, en aval, les différents chemins possibles empruntés par ce cours d'eau. Cette propriété de traçage isotopique a été utilisée pour deux éléments dans cette étude, l'azote et le carbone. La plupart des processus biologiques étudiés ici n'entraînent que très peu de fractionnement isotopique (enrichissement préférentiel en un isotope par rapport à l'autre) : [Connin et al. \(2001\)](#) pour l'azote ou [Ekblad et al. \(2002\)](#) pour le carbone ne relèvent que des fractionnements isotopiques de quelques δ seulement au cours de la décomposition et de la respiration microbienne.

La variable utilisée pour décrire la composition isotopique d'un matériau donné n'est pas la teneur (pour des raisons de lisibilité) mais une variable différentielle par rapport à un standard, notée δ . Soit I_1 et I_2 deux isotopes d'un élément, et $[I_1]$ et $[I_2]$ les teneurs en ces isotopes d'un matériau. Si R est le ratio $R = \frac{[I_2]}{[I_1]}$ du matériau et R_{std} le ratio du standard, alors

$$\delta = \frac{R - R_{std}}{R_{std}} * 1000$$

L'isotope stable de l'azote ^{15}N

L'azote possède deux isotopes stables, le ^{14}N , largement majoritaire dans l'ensemble de la biosphère (abondance naturelle atmosphérique : 99.63%) et le ^{15}N présent de façon homogène dans l'atmosphère à 0.3667%. Le standard utilisé est le N_2 atmosphérique.

Deux types d'expériences ont été menés. Le premier consiste à suivre le devenir d'azote minéral enrichi en ^{15}N , introduit dans le sol au pied des arbres sous forme d'engrais (ammonium nitrate assimilable par les plantes et les organismes décomposeurs). Dans des sols très sableux et pauvres en MO, cet apport d'engrais constitue une source privilégiée d'azote que l'on retrouve dans les compartiments de la plante, à des degrés de dilution qui permettent

d'évaluer

- la dynamique temporelle de prélèvement racinaire
- l'allocation de l'azote dans les différents compartiments végétaux (Caner et al., 2004)

Par ailleurs, en étudiant la dynamique temporelle de marquage du sol à différentes profondeurs et celle d'arbres voisins des arbres marqués, il est possible d'effectuer des bilans (répartition du ^{15}N retrouvé dans les différents compartiments de l'écosystème en fonction du ^{15}N initialement introduit) et de quantifier un certain nombre de processus (lessivage profond, dispersion latérale par le biais du mat racinaire, compétition entre individus).

Ces méthodes ont ainsi permis d'étudier l'influence d'additions de fertilisants sur la dynamique de décomposition (Nadelhoffer et al., 2004), les transferts verticaux d'azote entre différentes strates de la litière (Setälä et Aarnio, 2002) ou les effets de la qualité de la litière sur l'immobilisation de N (Blair et al., 1992). En comparaison, très peu d'études ont été menées qui utilisaient de la litière enrichie comme source d'azote : retenons Berg (1988) ou Downs et al. (1996) qui ont suivi le devenir de l'azote dans une litière enrichie et Schimel et Hättenschwiler (2007) qui se sont intéressés aux transferts de N dans une litière mixte de feuilles présentant un gradient de N.

Le deuxième type d'expériences de traçage concerne ainsi l'azote organique de la litière (Zeller et al., 2001). Comme évoqué plus haut, les différentes transformations de l'azote organique dans le sol se déroulent simultanément sous l'action de plusieurs agents qui interagissent de façon complexe. Le dosage de l'azote au cours de la décomposition de la litière végétale ne renseigne que sur la minéralisation nette. Celle-ci est la résultante de plusieurs flux entrant et sortant de la litière

- la minéralisation brute et dans les premières phases le lessivage de l'azote organique (flux sortants)
- le dépôt et le lessivage de l'azote atmosphérique (flux entrant)
- l'incorporation par les microorganismes d'azote inorganique du sol dans la litière (flux entrant)

En utilisant de la litière enrichie en ^{15}N par rapport à l'abondance naturelle, il est possible de dissocier le devenir de l'azote organique issu de la litière (enrichi) de celui provenant d'autres sources, organiques et minérales, utilisées par les microorganismes du sol (non enrichi). Ainsi, dans la dégradation des composés carbonés de la litière, une partie de l'azote utilisé par les décomposeurs est minérale et une autre organique, qui peut a priori provenir elle-même de la litière en décomposition.

La validité du traçage repose là encore sur une bonne connaissance des processus de recyclage interne de l'azote organique, ou à défaut, d'hypothèses vérifiables par l'expérience ou la modélisation qui tiennent compte de ce recyclage. Un certain nombre de contraintes méthodologiques vis-à-vis de la mise en place de ce genre d'expérience, notamment en termes d'homogénéité du signal initial, seront évoqués plus loin.

Une parcelle de savane a ainsi été plantée avec deux clones et certains arbres sur la parcelle ont été marqués : une partie pour suivre le devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais marqué et l'autre pour produire de la litière marquée. Cette litière marquée a été mise à décomposer sur un autre site (exempt d'enrichissement ^{15}N) et suivie pendant un an et demi. Ces deux expériences ont pour modèle les travaux menés par des chercheurs du laboratoire BEF (Caner et al., 2004; Zeller et al., 2001, 2000, 1998) sur des écosystèmes de hêtre en milieu tempéré. Les protocoles expérimentaux ont été adaptés, et les données disponibles

utilisées dans un premier temps pour tester différentes solutions de modélisation de la litière en décomposition.

L'isotope stable du carbone ^{13}C

Le carbone possède plusieurs isotopes dont deux isotopes stables, le ^{12}C et le ^{13}C . La proportion de l'un et de l'autre se mesure par rapport à un standard fossile (PDB belemnite) qui comporte 1.11% de ^{13}C .

Entre autres caractéristiques, la plupart des arbres se distinguent des graminées par l'enzyme utilisée lors de la première réaction du cycle photosynthétique pour fixer une molécule de CO_2 . L'une produit un composé hydrocarboné à 3 atomes de carbone (cycle C3) et l'autre à 4 atomes de carbone (cycle C4). Il s'agit de la RuBP-carboxylase dans le cas des arbres (qui font partie des plantes en C3) et de la PEP-carboxylase pour les graminées qui font ainsi partie des plantes en C4. La réaction catalysée par la RuBPc conduit à un fractionnement isotopique important et les valeurs isotopiques des plantes en C3 varient entre -24 et -34‰. Le fractionnement qui intervient lors de la réaction catalysée par la PEPc entraîne un appauvrissement beaucoup plus faible que celui de la RuBPc et la matière organique des plantes en C4 présente des valeurs comprises entre -9 et -15‰. Ainsi, les composés végétaux issus des arbres et ceux issus des graminées de savane présentent des signatures distinctes en terme de ^{13}C .

Cette propriété a été très utilisée dans des successions culturales en agronomie ou dans le cadre du changement d'utilisation des terres en foresterie pour étudier les temps de renouvellement de MO dans le sol quand un type de végétation succède à un autre ([Chen et al., 2005](#)).

Sur le site de Pointe-Noire, une savane de graminée s'est installée il y a 3000 ans environ, favorisée par les feux annuels d'origine anthropique et par un processus de recul de la forêt ([Schwartz, 1991](#)). La matière organique d'origine forestière (C3) dans le sol a ainsi été graduellement remplacée par de la matière organique en C4. Jusqu'à 200 cm de profondeur, la MO peut être considérée comme strictement C4, avec une signature isotopique définie. L'introduction des plantations d'eucalyptus depuis une trentaine d'année a provoqué un changement de la signature du sol le long du profil et plusieurs études ont déjà été menées pour étudier les grandes caractéristiques du renouvellement des MO dans la transition savane/eucalyptus ([Trouvé et al., 1994](#)). Ce principe a été appliqué à des échantillons de sol issus d'une expérience visant à étudier l'impact de différents niveaux de restitution des résidus d'exploitation sur la fertilité du système. Ces échantillons ont auparavant été soumis à un fractionnement granulométrique qui permet de séparer le sol en fractions aux caractéristiques spécifiques.

1.4.2 Le fractionnement granulométrique

Le fractionnement granulométrique de la MO est une méthode qui permet de séparer un échantillon de sol en différentes fractions de taille donnée : ces fractions correspondent à des états de décomposition plus ou moins avancés et possèdent des dynamiques de décomposition bien différentes, les fractions fines étant généralement plus décomposées et plus stables que les fractions grossières ([Feller et Beare, 1997](#); [Balesdent, 1996](#)). Dans les études sur le changement d'utilisation des terres, cette méthode a montré son utilité pour la définition de pools de C aux propriétés et aux temps de résidence variables ([Paul et al., 2002](#); [Christensen, 2001](#)). Une bonne méta analyse des différentes méthodes de fractionnement, leurs applications à la

définition de pools de C et la possibilité d'utiliser ces pools dans les modèles d'évolution et de stabilisation de la MO du sol a été réalisée par [Von Lützow et al. \(2006\)](#).

Nous avons utilisé sur les sols sableux de Pointe-Noire une technique relativement simple de fractionnement physique de la MO, sur deux jeux de données :

- le premier est issu d'une expérience visant à définir l'impact du changement de végétation sur le C du sol ([Landais, 2003](#)). Les résultats issus de fractionnement ont fait l'objet d'une première publication ([d'Annunzio et al., 2008a](#)).
- le deuxième est issu d'un essai du CIFOR visant à déterminer l'impact de différents niveaux de restitution des résidus d'exploitation sur la fertilité du sol.

L'ensemble de ces données (suivi de l'azote apporté sous forme d'engrais, étude de la décomposition de litière marquée, devenir du carbone apporté par les eucalyptus dans la MO du sol) a été utilisé pour calibrer et/ou tester un modèle d'évolution de la litière au sol.

1.4.3 Le modèle d'évolution continue de la matière organique

Les dynamiques de décomposition de la MO en forêt sont influencées par les conditions pédoclimatiques ([Meentemeyer, 1978](#); [Dorrepaal et al., 2005](#)), la qualité de la litière ([Fioretto et al., 2005](#)) et l'activité des décomposeurs ([Càrcamo et al., 2000](#)). Ces facteurs interagissent fortement les uns avec les autres ([Aerts, 1997](#)) et certains outils de modélisation permettent de comprendre leur influence respective sur le cycle de l'azote et du carbone dans les écosystèmes forestiers.

La plupart des modèles de décomposition sont basés sur des pools de matière organique aux temps de résidence plus ou moins longs, dont l'évolution est décrite de manière individuelle par des équations de perte de masse exponentielle du premier ordre. Des fonctions de transfert entre pools permettent de décrire le fonctionnement de l'ensemble de la MO du sol ([Gartner et Cardon, 2004](#)). Ces modèles, initialement développés pour des systèmes agricoles ([Parton et al., 1987](#)) puis étendus à des systèmes forestiers ([Corbeels et al., 2002](#)) ont donné des résultats intéressants pour la détermination des stocks de C à différentes échelles. Récemment, la nécessité d'utiliser des données de calibration spécifiques à chaque zone d'étude a été mise en évidence par [Ludwig et al. \(2007\)](#) qui remettent ainsi en cause la genericité des modèles de pools de C.

Plus spécifiquement, certaines études relient les taux de décomposition avec des facteurs environnementaux de façon empirique ([Asaeda et al., 2002](#); [Vaieretti et al., 2005](#)) mais peu de ces relations permettent de modéliser la dynamique de l'azote en tenant compte des processus d'incorporation et de libération qui sont mis en avant dans cette étude ([Alhamd et al., 2004](#)). De façon générale, le manque de flexibilité de ces modèles vis-à-vis de tels phénomènes vient la plupart du temps de ce qu'ils ne considèrent pas les décomposeurs comme un moteur mais comme un pool parmi les autres ([Fang et al., 2005](#)). D'autres approches considèrent le sol et la litière comme un continuum spatial et temporel dont le moteur est les décomposeurs ([Ågren et al., 2001](#); [Gignoux et al., 2001](#)) : ces approches permettent d'obtenir des relations analytiques explicites mais dont l'interprétation des paramètres peut être difficile car très conceptuelle. Parmi ces approches, nous avons choisi celle qui a été testée et validée pour un certain nombre d'expériences ([Ågren et Bosatta, 1998](#)). La théorie utilisée est explicitée au chapitre 3. Un de ces modèles a été calibré sur les données hêtre mentionnées ci-dessus : les résultats ont fait l'objet d'une deuxième publication ([d'Annunzio et al., 2008b](#)).

Chapitre 2

Matériel et méthodes

« *Kisalu kélé mpasi. Il faut mouiller le maillot* »

Sommaire

2.1	Zone d'étude	19
2.1.1	Climat	19
2.1.2	Pédologie	21
2.1.3	Végétation	21
2.2	Terrain	23
2.2.1	Variabilité et échantillonnage du sol	25
2.3	Devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais	27
2.3.1	Préparation de la parcelle ^{15}N	27
2.3.2	Abattages et prélèvements. Verticalité/Individus	29
2.3.3	Prélèvement des voisins. Horizontalité/Peuplement	31
2.4	Devenir de l'azote dans la litière en décomposition	33
2.4.1	Ramassage des litières marquées	33
2.4.2	Décomposition de litière marquée	33
2.4.3	Epannage de litière marquée	37
2.5	Répartition granulométrique du carbone dans le sol	39
2.5.1	Fractionnement Granulométrique de la Matière Organique	39
2.5.2	Série Afforestation	41
2.5.3	Série CIFOR	41
2.6	Chronologie des missions, analyses	43
2.6.1	Broyage, Micropesées, Analyse Chimiques	43
2.6.2	NIRS	45
2.7	Formalisme, unités, variables	46
2.7.1	Calcul de bilan en enrichissement ^{15}N	46
2.7.2	Variables utilisées pour les mesures de C et N des fractions du sol	48
2.7.3	Calcul de N_{endo} et N_{exo}	48
2.7.4	Calcul des contributions en abondance naturelle ^{13}C	50
2.8	Analyses statistiques	51
2.8.1	Comparaison de moyennes	51
2.8.2	Modélisation	51
2.8.3	Représentations graphiques, Conventions	51

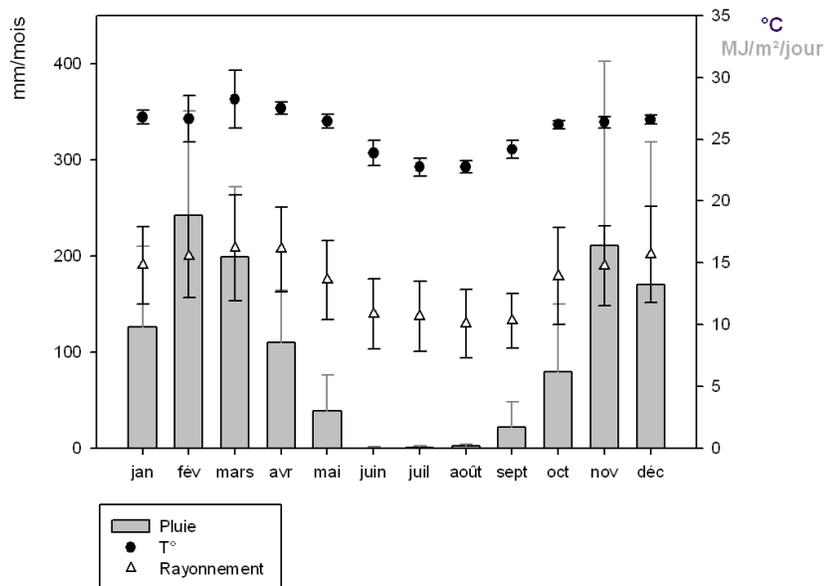


FIG. 2.1 – Situation géographique et diagramme ombrothermique de la zone de Pointe-Noire. Valeurs moyennes mensuelles de la station météo de l'aéroport Agostino Neto de 1992 à 2003 (à partir de 1998 pour le rayonnement).

2.1 Zone d'étude

2.1.1 Climat

Le climat de la zone de Pointe-Noire est de type tropical humide. Il a été largement décrit dans de précédentes études (Mpounza et Samba-Kimbata, 1990; Bigot, 1997) et se caractérise par l'alternance de deux saisons. Les données qui suivent sont les moyennes des mesures effectuées de 1992 à 2003 à l'aéroport de Pointe-Noire :

- Une saison sèche, avec une température moyenne de 23.4°C et une pluviométrie mensuelle inférieure à 10 mm, qui s'étend de mi-mai à fin septembre.
- Une saison des pluies, avec une température moyenne de 26.7°C et une pluviométrie mensuelle moyenne de 162 mm, de octobre à mai.

L'humidité relative de l'air est constante tout au long de l'année (82 % d'humidité relative \pm 4%) et la pluviométrie annuelle est de 1200 mm environ.

La saison des pluies résulte du passage dans l'hémisphère sud de la Zone de Convergence Inter Tropicale qui atteint sa position la plus méridionale en janvier (jusqu'à 20° Sud). Cette zone de basse pression caractérisée par une température élevée s'accompagne d'épisodes orageux et venteux assez irréguliers et 90 % de la pluviométrie annuelle a lieu pendant cette saison. Inversement, l'influence de hautes pressions subtropicales australes à partir de juin empêche la précipitation des nuages pendant la saison sèche. Le rayonnement présente ainsi des variations saisonnières très caractéristiques et, alors que l'insolation est maximale pendant la saison humide, une mince couverture nuageuse pendant la saison sèche est quasi permanente (**Figure 2.1**), et diminue le rayonnement incident de 30% environ par rapport à la saison humide.

Les variations interannuelles de température sont très faibles et tamponnées par la présence de l'océan Atlantique. En revanche la pluviométrie présente de fortes variations d'une année sur l'autre (CV de 30 % sur 40 ans), avec par exemple 1007 mm en 2004, 1385 mm en 2005 et 1482 mm en 2006 sur le site de Kondi.

La langue vernaculaire de cette partie Sud du Congo (Munukutuba) distingue en fait quatre saisons caractérisées par leur régime pluviométrique et les pratiques agricoles associées.

- La petite saison des pluies (Mvula Tété, littéralement les premières pluies) qui correspond à l'automne en milieu tempéré est la période de récolte des mangues et de plantation des arachides.
- La petite saison sèche (Moanga) en janvier/février : récolte des safous, avocats et arachides.
- La grande saison des pluies (Ndolo, littéralement les pluies violentes) de mars à mai : récolte des agrumes.
- La grande saison sèche (Kisifu, la sécheresse) de mai à septembre correspond au travail de la terre et au brûlis annuel de savane en fin de saison.

Dans le cadre de notre étude qui s'intéresse essentiellement aux processus biologiques du sol, la distinction entre deux grandes saisons (saison des pluies et saison sèche) correspond à deux situations distinctes en termes d'humidité du sol. Sur la **figure 2.2**, l'humidité du sol en surface tombe en début de saison sèche en dessous de 5 % et elle monte rapidement autour de 8% en début de saison des pluies. Or c'est essentiellement l'humidité du sol qui détermine les périodes de croissance des eucalyptus dans cette région. Nous retiendrons pour cela les termes de saison sèche (de mi-mai à mi-septembre) et de saison humide (de octobre à mai).

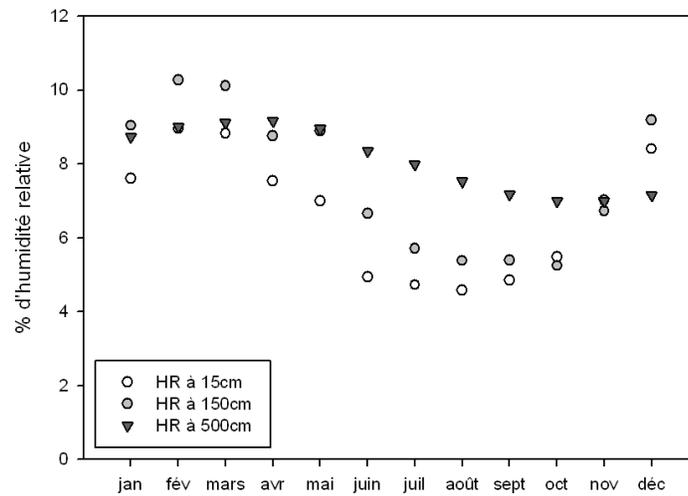


FIG. 2.2 – Humidité relative du sol à différentes profondeurs, moyenne mensuelle de valeurs journalières mesurées entre 2001 et 2003 sur le site de Hinda.



FIG. 2.3 – Mosaïque caractéristique du paysage de végétation de la bande côtière autour de Pointe-Noire.

2.1.2 Pédologie

Les sols de la région de Pointe-Noire ont été décrits en terme de granulométrie et de minéralogie par Nzila et al. (2004) et des profils pédologiques ont été réalisés par Laclau (2001) jusqu'à une profondeur de 12m. Ce sont des sols très évolués (sableux) présentant des teneurs de moins de 2% de limons et moins de 8% d'argiles, avec une faible réserve en éléments minéraux et de faibles teneurs en matière organique (0.5 à 2%). Ils possèdent en conséquence une faible capacité de rétention d'eau (Laclau, 1997), due à un drainage fort et à des teneurs faibles en MO et argiles, avec dominance de la kaolinite, argile non gonflante.

Ils sont classés selon la FAO (1988) en tant que *Ferralic Arenosol*. L'appartenance au groupe des arenosols est indiquée dans la classification par la présence sur une profondeur de plus d'un mètre :

- d'une texture sableuse,
- de moins de 35 % en volume de fragments grossiers (le tamisage à 2 mm donne en fait 0 % de rejet pour un échantillon sec),
- et l'absence d'horizons diagnostics autres que ochric, yermic ou albic, ou un horizon de type plinthic, pétroplinthic ou salic au-delà de 50 cm de profondeur, ou un horizon de type argic ou spodic au-delà de 2 m de profondeur.

Le qualificatif *ferralic* est attribué à ces sols en raison de la dominance des kaolinites, argiles peu actives associées à une capacité d'échange cationique faible ($4 \text{ cmol}_c \text{ kg}^{-1}$).

Selon la Soil Taxonomy de l'USDA (United State Department of Agriculture) ces sols seraient classés en tant que Ustic QuartzipsammEnts, ce qui renseigne de façon peut-être plus adaptée dans le cadre de cette étude sur les processus biologiques du sol :

- Entisols indique une texture sableuse évoluée et moins de 35 % de rejet à 2 mm
- QuartzipsammEnts une teneur en minéraux résistants supérieure à 90 % dans la fraction 20-2000 μm
- Ustic un sol organique caractérisé par un régime d'humidité bimodal dans les 50 premiers centimètres du sol : 180 jours cumulés de sol humide et 90 jours cumulés de sol sec pour une année normale.

La dénomination de l'USDA met en avant le fait que les teneurs en MO sont très faibles et le sol organique soumis à au moins une saison sèche et une saison humide. Rappelons ici qu'une faible capacité de rétention d'eau n'est pas forcément un critère négatif pour la fertilité d'un sol forestier, car il est souvent lié à un caractère meuble favorable à la prospection racinaire profonde et à un accès à l'eau en période de sécheresse. Ainsi un sol sableux à 15% d'humidité peut fournir suffisamment d'eau à des plantes peu exigeantes alors qu'une plante mésophile se flétrit définitivement dans une tourbière à 50% d'humidité (Gobat et al., 2003). La teneur en eau résiduelle a été mesurée par Moukandi N'Kaya (2004) dans plusieurs sites : elle est de 3% en moyenne à 15 cm de profondeur mais atteint 6% environ à 200 cm.

2.1.3 Végétation

La bande côtière qui encadre la ville de Pointe-Noire était, jusque dans les années 70, occupée par une savane de graminées dominée par deux espèces, *Loudetia simplex* et *Hyparrhenia diplandra*, et par des bandes de forêt galerie se trouvant dans les bas-fonds, de type forêt tropicale humide, avec des palmiers et des palétuviers. Depuis 1978, 43000 ha de plantations clonales d'eucalyptus ont été progressivement installés. Le paysage, en évolution constante du fait de la pression démographique notamment, est donc composé d'une mosaïque de savane, de forêt naturelle et de parcelles d'eucalyptus (Photo 2.3).

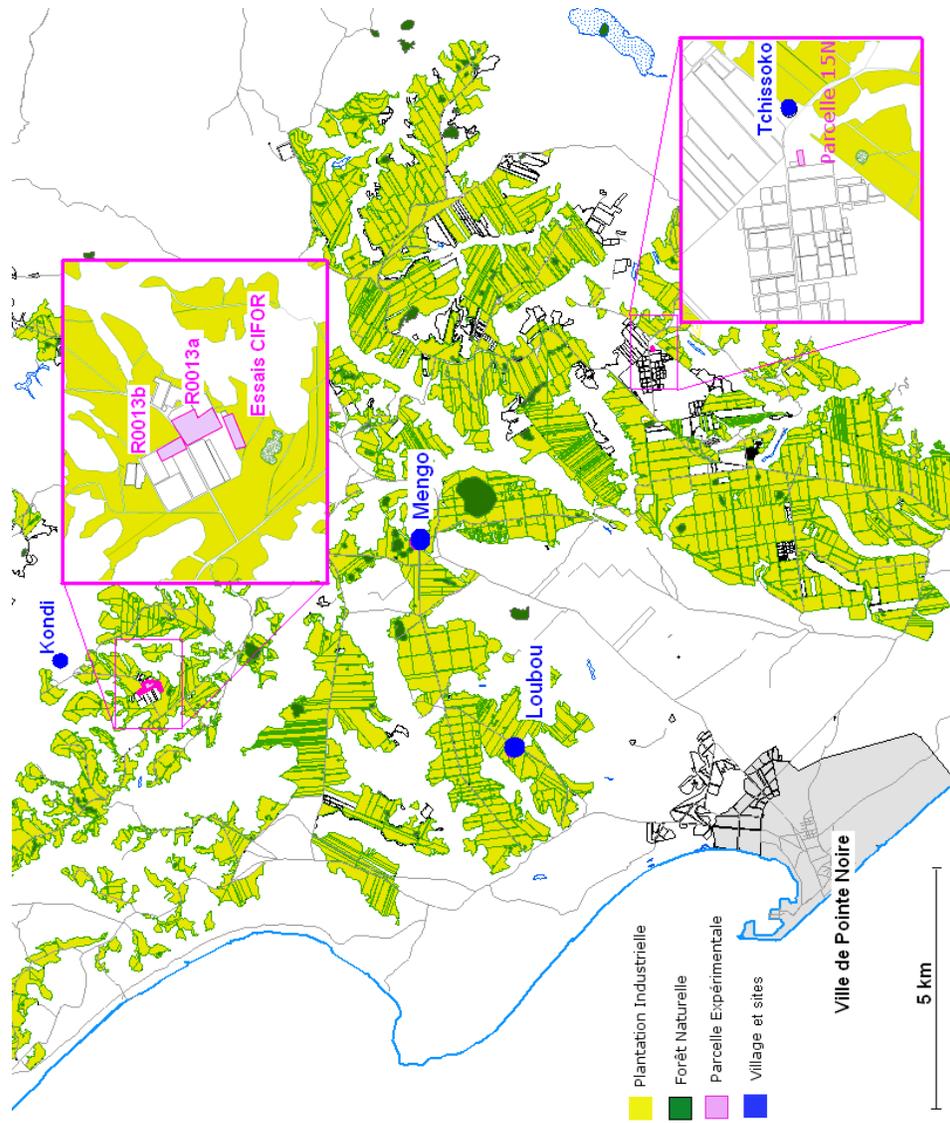


FIG. 2.4 – Plan des sites

Deux clones d'eucalyptus ont été étudiés, le clone PF1-41 et le clone 18-52, contrastés en termes de morphologie, de conductance stomatique, d'efficacité d'utilisation de l'eau et, par conséquent de performances de croissance. Le clone PF1-41 a été pendant longtemps le clone le plus planté par l'industriel, en raison d'une grande robustesse et d'une bonne productivité. Il provient d'un croisement naturel entre deux ou trois individus d'*Eucalyptus alba* (Reinw. ex Blume, arbre femelle) et d'un groupe d'hybrides mal identifiés (arbre mâle), venant d'un arboretum brésilien et comprenant probablement : *E. grandis*, *E. robusta*, *E. urophylla*, *E. botryoides* (Bouvet, 1995).

Le clone 18-52, issu d'un programme d'amélioration génétique entrepris à l'UR2PI est un hybride *E. urophylla***E. grandis* (Cornillon et al., 2003). Il tend à remplacer le PF1-41 en raison de ses meilleures performances industrielles. Une étude comparative (biomasse et minéralomasse) incluant ces deux clones a été réalisée par Safou-Matondo et al. (2005) et certaines de ces caractéristiques sont rappelées dans le **tableau 2.1**. Dans le cadre d'une étude globale sur la séquestration du carbone, Nouvellon et al. (2005) ont montré qu'un clone plein frère du 18-52 (18-65) avait une efficacité d'utilisation de l'eau plus forte que celle du PF1-41, notamment en raison d'une meilleure régulation de la conductance stomatique et des pertes par évapotranspiration. Le clone 18-52 est ainsi plus productif que le clone PF1-41 (85% de biomasse en plus pour une même quantité d'eau utilisée) et développe un LAI plus grand, ses feuilles étant plus fines pour une surface équivalente (d'Annunzio, 2004). Proportionnellement à la biomasse de l'arbre, le 18-52 alloue enfin plus de biomasse aux feuilles. Il est aussi plus sensible aux maladies et aux feux et présente une plus grande mortalité en pépinière.

2.2 Terrain

Les expériences ont été menées pendant cette thèse sur deux sites, distants d'une trentaine de kilomètres l'un de l'autre (**Figure 2.4**). Le premier, situé à proximité du village de Kissoko, était une savane originelle en début d'expérience et n'ayant jamais été plantée en eucalyptus. Il a servi de parcelle test pour l'enrichissement en ^{15}N . Le devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais marqué y a été suivi pendant 21 mois et deux zones particulières ont servi de lieux de production de litière marqué. Ce site est appelé **parcelle ^{15}N** dans l'ensemble de ce mémoire.

Le deuxième site, situé à proximité du village de Kondi était constitué des parcelles UR2PI R0013A et B, et des blocs 3 et 4 de l'essai CIFOR. Les parcelles R0013A et B, très instrumentalisées en termes de cycles biogéochimiques, ont été mises en place pendant la thèse de Laclau (2001). Pour notre étude en particulier, elles ont servi aux différentes expériences de décomposition et de suivi de l'azote apporté sous forme de litière marquée ^{15}N . L'essai CIFOR a pour but d'étudier l'influence du mode de gestion des résidus d'exploitation sur la croissance des arbres et la fertilité du sol. Des prélèvements de sol y ont été faits pour observer les différences de composition isotopique du C ainsi que la répartition granulométrique de la MO. Les échantillons prélevés par Damien Landais (comparaison par paire eucalyptus/savanne) ayant été fractionnés proviennent de trois sites repérés sur la carte : Kondi, Mengo et Loubou.

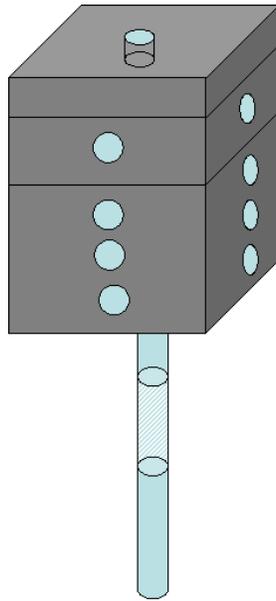


FIG. 2.5 – Echantillonnage du sol. Jusqu'à une profondeur de 50 cm, le prélèvement se fait par mélange des contenus de cylindres horizontaux aux faces de la fosse. A partir de 50cm, le prélèvement se fait à la tarière hélicoïdale.

TAB. 2.1 – Caractéristiques de croissance et biomasse à 99 mois des deux clones étudiés, d'après [Safou-Matondo et al. \(2005\)](#).

Clone	H (m)	c130 (cm)	V (m ³ ha ⁻¹)	BioM (t ha ⁻¹)	MAI (t ha ⁻¹ an ⁻¹)	Slash (t ha ⁻¹)	LMA (g m ²)	BioF % BioM
18-52	27.9	66.4	275.0	155.2	18.8	19.1	110.2	2.7
PF1-41	27	57.5	207	109.4	13.3	11.3	124.6	1.9

H est la hauteur moyenne, c130 la circonférence moyenne à hauteur de poitrine, V le volume total, BioM la biomasse totale, Slash la quantité de résidus laissée au sol après exploitation.

2.2.1 Variabilité et échantillonnage du sol

Dans sa thèse, [Laclau \(2001\)](#) a utilisé un dispositif par grappes pour déterminer la variabilité des propriétés chimiques du sol à 15 m et 50 m. Il montre que, aux deux échelles, les teneurs en éléments minéraux dans le sol sont suffisamment homogènes pour pouvoir estimer les stocks à partir d'un petit nombre de profils et que cette homogénéité augmente avec la profondeur. Cependant, aucune des parcelles sur lesquelles il a travaillé ne présentait de pente, facteur qui peut jouer sur la mise en place d'un gradient de fertilité. Plusieurs études ont en effet montré que plusieurs caractéristiques de croissance étaient déterminées partiellement par la topologie du terrain ([Banzounzi, 2007](#)). Par ailleurs, [Landais \(2003\)](#) a mis en évidence une grande variabilité à l'échelle du massif des stocks de carbone dans le sol jusqu'à 3 m de profondeur.

Par conséquent, les prélèvements de sol dans cette étude ont été faits en respectant le plus possible deux règles :

- chaque échantillon doit être un composite de plusieurs échantillons prélevés à la même profondeur sur une échelle décimétrique
- chaque mesure doit être une moyenne de mesures réalisées sur des échantillons prélevés à l'échelle décimétrique

Par ailleurs, pour les situations de replantation (i.e. toutes sauf la parcelle ^{15}N), l'échantillonnage a été réalisé en prenant en compte la variabilité liée à la compaction du sol par les machines d'exploitation (vérification d'un éventuel effet ligne de passage/ligne d'accumulation de résidus/ligne d'exploitation). Pour ce faire, le protocole utilisé est le suivant : pour un point de mesure donné, trois fosses carrées d'environ 60 cm de côté, chacune écartée des autres de 5 à 10 m, sont creusées à la pelle. Les faces de la fosse doivent être aussi verticales que possible. Le prélèvement est effectué au moyen d'un cylindre de pédologue de 5 cm de diamètre et 5 cm de profondeur, enfoncé latéralement sur trois des faces des fosses ; à chaque profondeur le contenu des cylindres est mélangé dans une bassine sur le terrain et conditionné dans un sachet plastique, séché à l'air libre au laboratoire et sous échantillonné au moyen d'un répartiteur (**Photo a.1**). Dans cette étude on appellera fosse de sol de telles fosses. Au-delà de 70 cm de profondeur, les prélèvements ont systématiquement été réalisés à la tarière hélicoïdale sur le fond de la fosse de sol (**Photo a.2** et **Figure 2.5**).

En bref : Diverses expériences de suivi de l'azote apporté sous forme d'engrais et de suivi de l'azote apporté sous forme de litière en décomposition ont été menées sur deux sites, grâce à un traçage isotopique ^{15}N . Dans ces expériences, deux clones aux caractéristiques contrastées ont été étudiés : le PF1-41 et le 18-52. Des prélèvements ont été effectués sur des dispositifs en place pour étudier l'influence des restitutions de résidus d'exploitation sur la distribution granulométrique et la signature isotopique ^{13}C de la MO dans le sol.

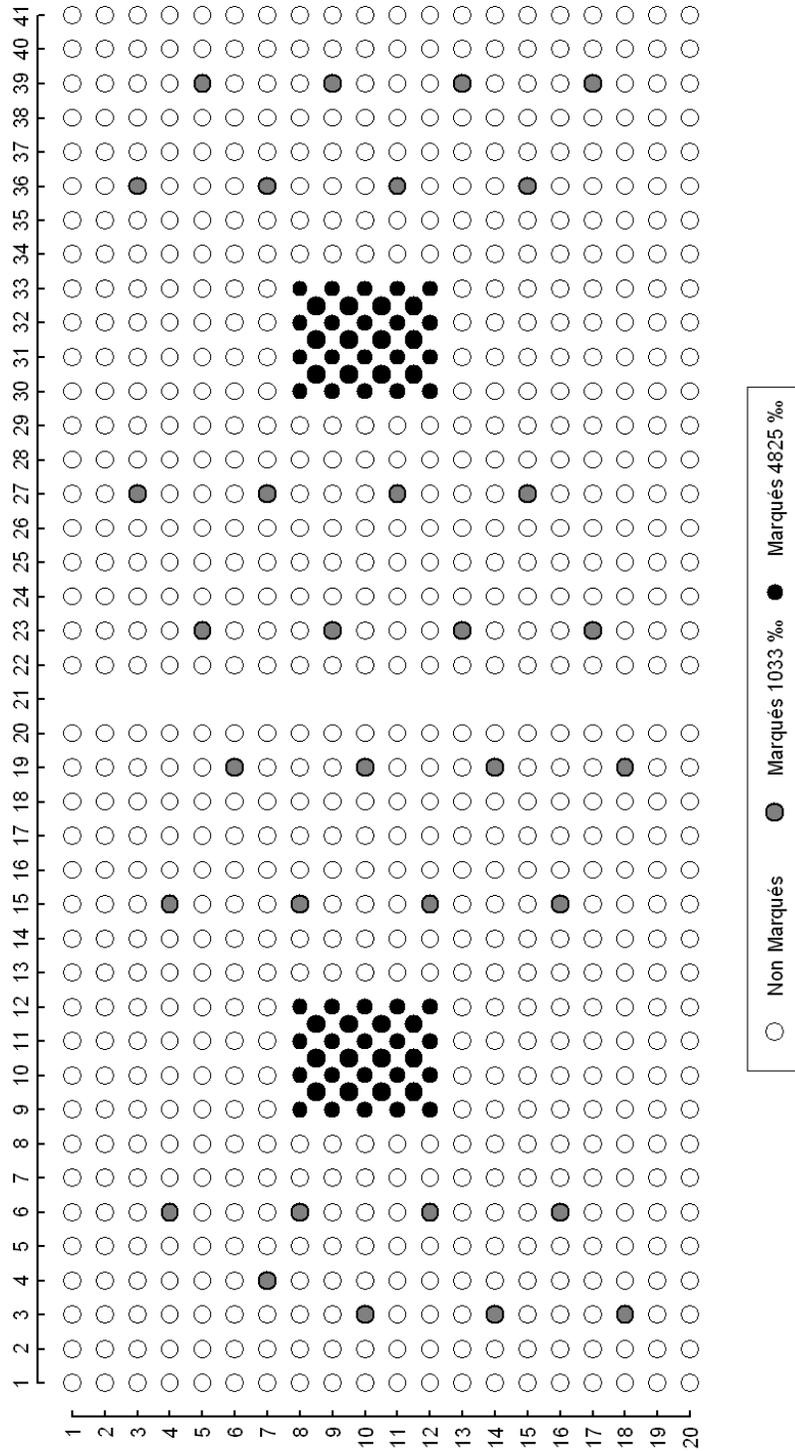


FIG. 2.6 – Schéma de la parcelle ^{15}N .

2.3 Devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais

2.3.1 Préparation de la parcelle ^{15}N

Le terrain choisi pour cette expérience se trouve sur le plateau CTFT, à proximité du bloc supérieur du village de Kissoko (4.74° Sud et 12.02° Est). Il était occupé, avant la mise en place de l'essai, par une savane de 3.5 ha, bordée de vieilles plantations d'Eucalyptus. Le terrain présentait des zones planes et des zones pentues pouvant aller jusqu'à plus de 15 %. Ces zones ont été exclues ainsi que celle utilisée pour une expérience sur l'effet du travail du sol sur la respiration hétérotrophe par [Nouvellon et al. \(2007\)](#). Une zone relativement plane, bordée par la route et une très vieille plantation d'un côté et la parcelle R8906 de l'autre a finalement été choisie pour l'expérience (**Figure 2.6**). Cette parcelle mesure 64 m par 147 m.

Afin d'avoir la place nécessaire à l'établissement de deux zones productrices de litière (une pour chaque clone), de 32 arbres marqués si possible indépendamment les uns des autres et enfin d'arbres qui puissent servir de témoins, il a été décidé de planter la zone en deux blocs distincts et jointifs. Le bloc planté avec du PF1-41 est plan, bordé de deux côtés par la route et la parcelle Laclau. Celui en 18-52 présente une pente plus forte et des zones de compaction locale (pistes, passages probables d'engins).

Du fait de la disposition choisie en deux blocs jointifs et en raison des pentes locales non négligeables sur la parcelle (**Figure a.4**), des prélèvements de sol ont été effectués afin de déterminer les différences intrinsèques de fertilité entre les deux zones où ont été plantés les clones. La variabilité spatiale de la fertilité du sol a été contrôlée selon un dispositif par grappe semblable à celui employé par [Laclau \(2001\)](#). Sur huit points répartis sur la parcelle selon le schéma de la **figure 2.9**, trois fosses de sol de 70 cm de profondeur ont été creusées à 5 m de distance l'une de l'autre et les horizons 0-5, 5-15, 15-25 et 25-50 cm prélevés dans chaque fosse. Les échantillons d'un même point ont été mélangés pour réaliser des composites et 32 échantillons de sol ont ainsi été analysés par NIRS.

En plus des graminées de savane (*Loudetia simplex* et *Hyparrhenia diplandra* majoritaires), étaient présents sur le site choisi des buissons d'*Annona senegalensis* avec une densité de 283 tiges à l'hectare. On trouvait également répartie en taches, la légumineuse fixatrice d'azote *Eriosema psoraleoides* ainsi que quelques pieds d'*Anthocleista schweinfurthii* (**Photos a.3**).

Les pieds d'*Annona* et d'*Anthocleista* ont été coupés à la machette et débarrassés du terrain. Les graminées ont été éliminées avec du glyphosate (Round-Up[®]) répandu au moyen d'un pulvérisateur sur toute la parcelle deux semaines avant la plantation. Les résidus ont été laissés sur place (maintien de la fertilité, protection du sol par paillage contre les échauffements). Au moyen de câbles métalliques jalonnés, l'emplacement de chaque arbre a été repéré, piqué (piquets de 25 cm de hauteur) puis troué à l'aide de plantoirs (profondeur 15 cm). Le dispositif résultant est un quadrillage de 20 lignes (espacées de 3.42 m) et 41 colonnes (espacées de 3.70 m). Chaque arbre sur la parcelle est repéré par deux nombres : le numéro de colonne et le numéro de ligne. La densité initiale de plantation était de 800 tiges/ha. La colonne centrale (n° 21) a été laissée vide. Dans chaque bloc (20 lignes par 20 colonnes), une zone centrale a été réservée à la production de litière marquée. La plantation y a été effectuée à une densité de 1600t/ha, suffisamment élevée pour permettre de fermer rapidement le couvert et profiter au maximum du premier pic de chute de litière de saison humide prévu aux alentours d'octobre 2005 ([d'Annunzio, 2004](#)).



FIG. 2.7 – Opérateurs Bemba et Monsolo. Prélèvement de sol et tri des racines.

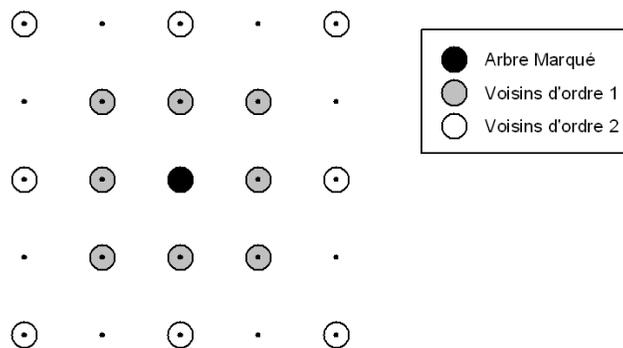


FIG. 2.8 – Définition des populations de voisins autour d'un arbre marqué.

La plantation a été effectuée le 18 mars 2005 avec un arrosage le même jour au moyen d'une citerne et un deuxième arrosage le 26 mars (5L/pied).

La fertilisation starter a eu lieu le 23 mars 2005. Chaque arbre a reçu une dose de 200 g d'ammonitrate (35% d'azote) répartis en 4 doses de 50 g enterrées à 15 cm de profondeur et à une distance de 20 cm environ autour de chaque bouture. Dans chacun des deux blocs, 16 arbres ont reçu un mélange de 180 g d'ammonitrate non enrichi et de 20 g enrichis (avec une composition isotopique de 10% ^{15}N). Ces arbres ont ainsi reçu 700 mg de ^{15}N pur. Dans la zone de production centrale, la fertilisation était composée de 160 g d'ammonitrate non enrichi et 40 g d'enrichi, non pas répartis en quatre doses mais répandus à une profondeur de 15 cm dans une bande rectangulaire entourant complètement la bouture.

La zone centrale a ainsi été marquée fortement et de façon la plus homogène possible et trois niveaux de marquage ont été obtenus sur cette parcelle de 1 ha : les arbres témoins (abondance naturelle, niveau 0), les arbres marqués destinés à l'abattage ($\delta^{15}\text{N} = 1033\text{‰}$, niveau 1) et les arbres marqués destinés à produire de la litière ($\delta^{15}\text{N} = 4825\text{‰}$, niveau 2). Voir la **figure 2.6** pour le schéma de plantation et la répartition des arbres marqués, ainsi que la **figure 2.14** pour le calendrier des opérations effectuées sur la parcelle.

2.3.2 Abattages et prélèvements. Verticalité/Individus

Un abattage de trois arbres marqués ^{15}N (niveau 1, 1033‰) par clone a été effectué tous les six mois environ. Le premier a eu lieu juste avant la première saison humide (mi-novembre 2005, âge 8 mois), le second juste après, soit au début de la deuxième saison sèche (fin avril 2006, âge 13 mois) et le dernier en début de deuxième saison humide (octobre 2006, 19 mois). Des mensurations de hauteur à l'aide d'un Vertex et de circonférence à 130 cm à l'aide d'un ruban couturier ont été réalisées préalablement aux abattages. A chaque date les trois arbres abattus par clone ont été sélectionnés de façon à couvrir l'ensemble du nuage hauteur/circonférence, soit un gros, un moyen et un petit arbre, relativement à la population.

Les arbres ont été abattus selon un protocole identique : les branches mortes situées sous le houppier sont retirées et pesées, l'arbre est scié à la base et déposé sur une bâche. Sa longueur totale est mesurée avec un décimètre, ainsi que la circonférence à 130 cm au moyen d'un mètre ruban de couturière. Toutes les branches sont coupées au ras du tronc avec un sécateur et séparées en branches primaires et branches secondaires. L'ensemble du houppier est effeuillé. Le tronc est ensuite débité en billons de 1 m de longueur à l'exception du premier billon qui mesure 1.30 m.

Pour le sol, le protocole est le suivant : une tranchée de circulation de 70 cm de profondeur et 30 cm de large est creusée autour de la souche à une distance de 1 m environ. L'excavation du sol et des racines est faite au moyen de cadres métalliques carrés de 60 cm de côté et 5 cm de haut (resp 10cm) pour l'horizon superficiel (resp horizon 5-15 et 15-25 cm). Les cadres sont placés quatre fois autour de la souche afin de compartimenter le sol en quatre zones (**Photo 2.7**). Dans chaque zone et pour chaque horizon jusqu'à 25 cm, la totalité du sol contenu dans le cadre est enlevé à la truelle et déposé sur une bâche de 3m \times 3m. Les racines grosses ($\varnothing > 3$ mm), moyennes ($3 > \varnothing > 1$ mm) et fines ($\varnothing < 1$ mm) sont extraites à la main de ce sol. De plus, pour l'horizon 0-5 cm qui contient une grande partie des racines fines, en raison notamment du chevelu racinaire décrit par Bouillet et al. (2002), une bâche sur quatre est laissée à sécher le temps de l'excavation du sol. L'intégralité du sol étalé sur cette bâche est ensuite passé au tamis de 1 mm pour récupérer toutes les racines fines.

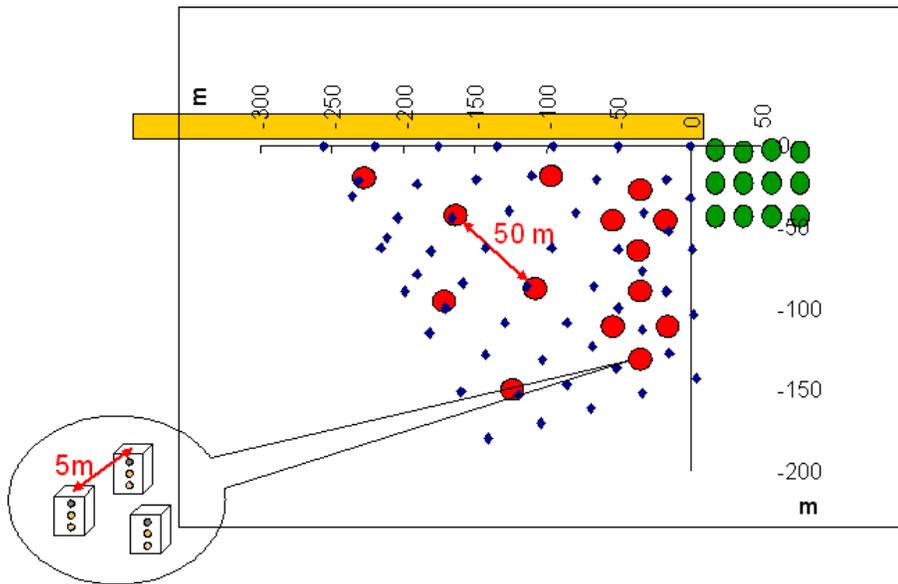


FIG. 2.9 – Représentation schématique des points de prélèvement initial de sol sur le terrain.

Pour chaque zone, aux horizons 0-5, 5-15 et 15-25 cm, une aliquote représentative de 150 g environ a été prélevée sur le sol débarrassé des racines. Pour les horizons 25-50, 50-100 et 100-200 cm, les échantillons ont été prélevés à la tarière pédologique hélicoïdale à raison d'une colonne par zone et par horizon à 8 mois et 2 à 13 et 19 mois. Le prélèvement a été fait jusqu'à 100 cm seulement à 8 mois.

Quand la biomasse considérée était suffisamment importante, chaque organe a été pesé humide avec une balance de terrain (précision 20 g). Sinon l'ensemble a été enfermé dans un sac en plastique et ramené au laboratoire pour une pesée plus fine. Une aliquote pour chaque compartiment d'organe a été prélevée sur le terrain et emballée immédiatement dans un sachet plastique afin de conserver l'humidité : pour les billons, une rondelle de 5 cm d'épaisseur environ, pour les branches ou les racines, une coupe au sécateur faite au milieu d'un fagot, pour les feuilles environ 50 feuilles prises aléatoirement après mélange de l'ensemble du houppier et pour la souche une partie transverse du coeur de souche, découpée à la scie et la machette. Ces aliquotes ont été pesées humides en rentrant au laboratoire, mises à sécher pendant une semaine environ à 60°C jusqu'à stabilisation de la masse puis repesées. En utilisant le coefficient d'humidité ainsi obtenu et les masses humides mesurées sur l'ensemble des organes à l'abattage, la masse sèche de chaque organe de l'arbre a été finalement déterminée. Les aliquotes sèches ont été conditionnées dans des sacs à zip puis ramenées en France pour broyage et analyse.

2.3.3 Prélèvement des voisins. Horizontalité/Peuplement

A 8 et 13 mois, une campagne de prélèvement de feuilles sur les arbres voisins des arbres marqués (niveau 1) a été menée. Deux populations de voisins ont été définies pour chaque arbre. Les voisins d'ordre 1 sont les huit voisins immédiats sur la maille rectangulaire. Les voisins d'ordre 2 sont constitués des huit arbres situés dans les mêmes directions que les voisins d'ordre 1 et placés derrière (**Figure 2.8**). Ce dispositif permet d'explorer la variabilité de la diffusion du ^{15}N en fonction de la distance à l'arbre (deux cercles concentriques représentés par 8 arbres à chaque fois). A 19 et 21 mois, la campagne de prélèvement des feuilles a été étendue à tous les arbres de la parcelle, soit 714 échantillons de 5 à 10 feuilles (363 arbres du clone PF1-41 et 351 du clone 18-52, en tenant compte des arbres morts et des arbres abattus). Les prélèvements à 19 mois ont été effectués avant les premières pluies en octobre 2006, ceux à 20 mois après un mois et demi de saison des pluies en décembre 2006. Ces feuilles ont été séchées sous air conditionné dans des enveloppes en kraft, ramenées en France, broyées et stockées dans des piluliers. Les feuilles prélevées à 20 mois ont été conservées entières.

En bref : La parcelle ^{15}N , initialement sous savane, a été plantée avec les deux clones suivant trois types de marquages : niveau 0 pour les arbres témoins, niveau 1 (1033‰) pour les arbres destinés à être abattus et niveau 2 (4825‰) pour les arbres producteurs de litière. Les trois campagnes d'abattage ont eu lieu à 8, 13 et 19 mois, pour détermination de la biomasse, des teneurs en C et N et de la composition isotopique en ^{15}N . Des feuilles d'arbres marqués de niveau 0 (voisins) ont été prélevées autour des arbres marqués de niveau 1, à 8 et 13 mois. A 19 et 20 mois, quelques feuilles ont été prélevées sur tous les arbres sur pied de la parcelle.

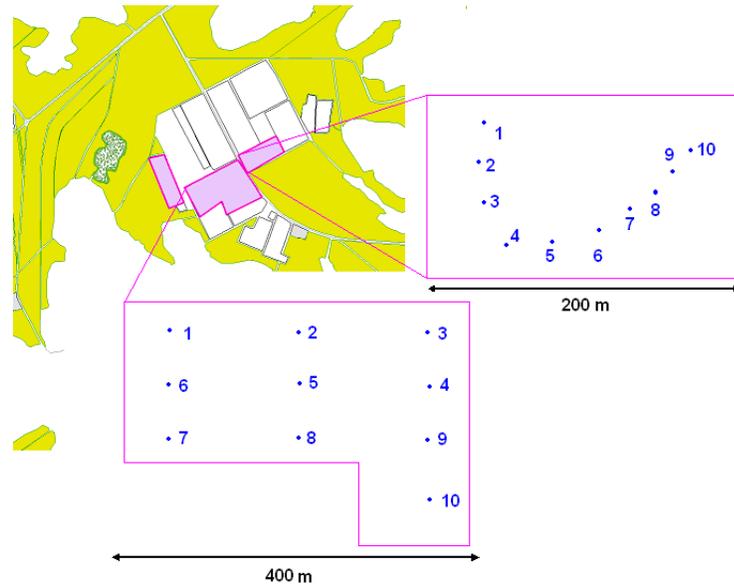


FIG. 2.10 – Positionnement approximatif des 10 blocs où ont été déposés les sacs de litière, dans les deux parcelles R0013 A et B, pour les deux séries LBH et LBS

TAB. 2.2 – Calendrier de ramassage des sacs à litières pour les deux séries. A chaque date, un sac dans les blocs impairs, les blocs pairs ou tous les blocs a été prélevé. Un tiret indique qu'aucun prélèvement n'a été fait pour la série.

Date	LBH	LBS
16/12/2005	Impairs	-
03/01/2006	Pairs	-
03/02/2006	Impairs	-
03/03/2006	Tous	-
05/04/2006	Pairs	-
04/05/2006	Impairs	-
29/05/2006	Pairs	Tous
15/06/2006	Tous	Tous
30/06/2006	-	Tous
28/07/2006	Impairs	Tous
06/09/2006	Pairs	Tous
19/10/2006	Impairs	Tous
28/11/2006	Pairs	Tous
19/12/2006	-	Tous

2.4 Devenir de l'azote dans la litière en décomposition

2.4.1 Ramassage des litières marquées

Dans les deux zones centrales de la parcelle ^{15}N (niveau 2, $\delta^{15}\text{N}=4825\text{‰}$), la litière a été régulièrement ramassée pour les expériences de décomposition au champ. Le premier ramassage a été effectué fin octobre 2005 (masse sèche récoltée : 240 g pour le 18-52 vs. 376 g pour le PF1-41), le deuxième fin avril 2006 (4.3 kg vs. 4.1 kg), le troisième en juillet 2006 (supervisé par A.Kinana, 2.8 kg vs. 3.3 kg) et un quatrième en novembre 2006 (9.4 kg vs. 10.3 kg).

Ce calendrier a été planifié pour effectuer les ramassages peu de temps après les deux pics de chute de litière. Celles-ci présentent en effet une dynamique annuelle bimodale (d'Annunzio, 2004), avec un pic en début de saison sèche (stress hydrique conduisant à cavitation puis embolie et abscission des pétioles) et un autre en début de saison sèche (à la reprise de la saison de croissance, mécanisme de remplacement des vieilles feuilles concomitant à l'élaboration de nouvelles). La litière a été ramassée en prenant les feuilles non emprises dans le mat racinaire au pied des arbres de la parcelle centrale (hors bordure, soit 18 arbres). Ce mode de prélèvement induit un certain gradient de qualité des feuilles, dont l'incidence sur l'homogénéité du marquage pour les expériences de décomposition est discuté dans la partie 5.1.2. Une autre solution aurait été de placer un filet légèrement surélevé au pied des arbres, mais cette solution n'a pas été retenue en raison de contraintes techniques et sociales (risque de vol sur cette parcelle non surveillée, d'un filet pouvant servir à de nombreux usages). Les feuilles ont été ramenées au laboratoire et séchées à l'air libre sur une table à treillis pendant deux semaines (dans la "serre" de l'UR2PI).

2.4.2 Décomposition de litière marquée

Sur la parcelle de Kondi, deux expériences de décomposition ont été réalisées en utilisant la technique des sacs de litière (litterbag). La première a été installée en début de saison humide le 2 décembre 2005 (Pool LBH pour LitterBag saison Humide) et la deuxième en début de saison sèche le 17 mai 2006 (Pool LBS pour LitterBag saison Sèche). Pour les deux parcelles, dix blocs ont été définis et répartis de façon à couvrir au maximum le terrain (**Figure 2.10**). Dans chaque bloc, 8 sacs pour le pool LBH et 12 pour le pool LBS ont été déposés et maintenus au sol par un clou planté à un coin du sac, la distance entre les sacs des deux pools étant de l'ordre de 5 m. Chaque sac contenait en moyenne entre 3 et 5 g de feuilles sèches. Le pool LBH a été constitué à partir des feuilles ramassées en octobre 2005 et le pool LBS à partir de celles d'avril 2006. Les litières utilisées pour les deux pools étaient donc différentes, en terme de concentrations de N, de composition isotopique et d'homogénéité.

Pour préparer les sacs de litière, de la toile moustiquaire de maille 1 mm a été utilisée en bandes de 50 cm par 25 cm., la largeur de maille permettant de laisser passer la plupart de la faune des détritivores excepté éventuellement certains termites (de Grandcourt, com. pers.). L'étiquetage a été fait en écrivant avec un crayon en carbone graphite (qui résiste à l'effacement causé par l'eau et le ressuyage) sur les deux faces de morceaux de tube PVC industriel (résistant à la prédation par la faune du sol). Les sacs ont été pesés à vide, puis remplis de litière, fermés avec des agrafes, mis à sécher pour 48 heures à 40°C et pesés pleins avant d'être amenés sur le terrain. Chaque mois à partir de l'installation, un sac par bloc a été ramassé, dans cinq blocs pour le pool LBH et dix pour le pool LBS (**Tableau 2.2**).

Pour chaque sac de litière, le protocole suivant de ramassage a été observé. Le sac de litière est enlevé du sol et mis dans un sac plastique. Quand il est disponible, un échantillon de mat racinaire situé sous le sac est également prélevé. Les cinq premiers cm de sol situés sous le sac sont extraits avec un cylindre de pédologue, puis une carotte est réalisée pour prélever les horizons 5-15 et 15-25 cm au moyen d'une tarière hélicoïdale (lame 20 cm). Les échantillons sont ramenés au laboratoire et séchés à l'étuve à 40°C pendant 48 heures pour les sacs contenant la litière, à l'air libre ou climatisé pour le sol.

Une fois le matériel végétal sec, il faut extraire les feuilles décomposées du sac, les nettoyer au pinceau du sable qui s'y est déposé puis les peser. Le matériel ainsi pesé a été conditionné sous sac à zip et ramené en France, puis broyé et analysé au spectromètre de masse. Par ailleurs, la litière en décomposition présente une quantité de matière minérale (taux de cendre) qui peut varier avec le temps de décomposition suite à l'agrégation de sables fins qui n'ont pu être nettoyés au pinceau. 60 échantillons de la série LBS (30 pour chaque clone) à divers stades de décomposition (0, 12, 155, 195, 216 et 360 jours) ont été sélectionnés pour mesurer ce taux de cendre.

Les échantillons sont séchés à 65°C pendant 48h, et environ 0.5 g sont pesés (masse initiale avant passage au feu, M_i) et introduits dans un creuset. Les creusets sont placés dans un four à 500°C pendant 4 heures puis pesés (masse résiduelle après passage au feu, M_r). Les teneurs en matière organique pure (TauxMO) et en cendres (TauxCendres) pour chaque échantillon sont calculées comme suit :

$$\begin{aligned} \text{TauxMO} &= \frac{M_i - M_r}{M_i} * 100 \\ \text{TauxCendres} &= \frac{M_r}{M_i} * 100 \end{aligned}$$

A partir d'une régression linéaire entre le taux de MO et le temps de décomposition

$$\text{TauxMO} = a \cdot \text{Jour} + \text{TauxInitial},$$

il est possible d'introduire une correction pour toutes les masses et toutes les concentrations. Si M_r est la masse restante d'un échantillon au bout d'un temps t de décomposition (en % de la masse initiale), la masse corrigée ($M_{r_{corr}}$) vaut :

$$M_{r_{corr}}(t) = M_r(t) \frac{a \cdot t + \text{TauxInitial}}{\text{TauxInitial}}$$

De même si $[i]$ est la concentration en i (carbone ou azote) au temps t , la concentration corrigée vaut :

$$[i]_{corr}(t) = [i](t) \frac{\text{TauxInitial}}{a \cdot t + \text{TauxInitial}}$$



FIG. 2.11 – Dispositif d'épandage de litière marquée sur la surface de Voronoï d'un arbre.

2.4.3 Epandage de litière marquée

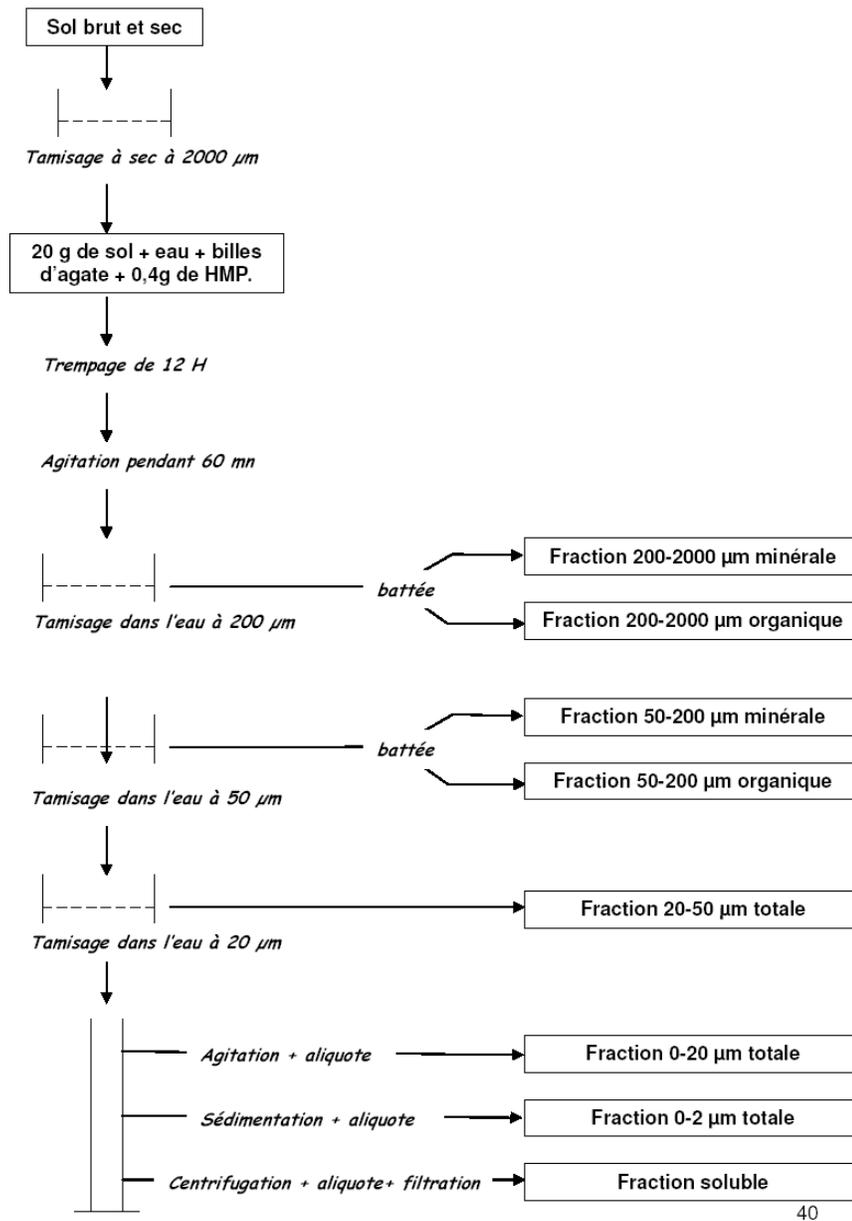
La litière marquée au ^{15}N et ramassée à Kissoko n'ayant pas servi à confectionner les sacs de litière a été utilisée pour deux expériences d'épandage de litière réalisées à Kondi.

Le but de ces expériences était d'évaluer la quantité d'azote provenant de la litière et immobilisé dans l'arbre au bout d'un certain temps de décomposition (un an dans le cadre de cette étude). La première a été mise en place en début de saison sèche en mai 2006 (Pool ES pour Epandage Sèche), la deuxième pendant la saison humide en décembre 2006 (Pool EH pour Epandage Humide). La litière ramassée a été mélangée et répartie, pour chaque clone, en quinze sachets de 300 g environ pour la série ES (700 à 900 g en moyenne pour la série EH). Trois lots de cinq sachets ont été choisis de manière à avoir à peu près la même masse entre lots (1400 g pour ES, 4000g pour EH). Pour chaque pool, dans chacune des deux parcelles de Kondi (R0013A et B), trois arbres ont été sélectionnés de manière à avoir une circonférence de même classe et tous leurs voisins immédiats sur pied.

En plus de ces conditions, les arbres présentant des premières branches vivantes assez basses (15 m environ) ont été préférés pour effectuer les prélèvements ultérieurs. Sur la surface de Voronoï de l'arbre, toute la litière au sol a été enlevée et une tranchée de 25 cm de profondeur (large de 25 cm) a été creusée autour de la surface. La litière marquée a ensuite été déposée sur la surface du sol nue puis recouverte d'un filet à oiseaux, sur lequel l'ancienne litière a été remise (**Photo 2.11**).

Après six mois (en novembre 2006), un premier prélèvement au pied des arbres du pool ES a été fait. Pour cinq points répartis régulièrement autour de l'arbre (distance de 50 cm), une coupe de litière et de sol de surface a été réalisée en prenant : la litière située au dessus du filet, la litière située en dessous du filet, le mat racinaire, les horizons 0-5 cm, 5-15 cm et 15-25 cm. De plus, sur les quatre côtés de la surface, deux échantillons de racines fines ont été pris de part et d'autre de la tranchée. Enfin quelques feuilles vertes et quelques branches ont été prélevées directement sur l'arbre au moyen d'échelles emboîtables et d'un échenilloir (**Photo a.5**). Les parcelles de Kondi faisant l'objet de mesures de biomasse régulières, les arbres utilisés pour cette expérience seront inclus dans un plan d'abattage prochain.

En bref : Les trois campagnes d'abattages ont été l'occasion de ramasser de la litière marquée au pied des arbres producteurs (niveau 2) de la parcelle ^{15}N . Ce matériel a servi à mettre en place, sur les parcelles de Kondi R0013 A et B, deux expériences de décomposition en sacs de litière (LBH installée en saison humide, et LBS en saison sèche) ainsi que deux expériences d'épandage de litière marquée (ES installée en saison sèche et EH en saison humide). Des sacs de litière ont été régulièrement prélevés (tous les mois) pendant un an pour les deux séries LBH et LBS, et un prélèvement (litières, sol, racines, feuilles, branches) a été effectué au bout de 6 mois au pied des arbres sélectionnés pour la série ES.



40

FIG. 2.12 – Représentation schématique des opérations réalisées pendant le fractionnement. D'après Conche (2006).

2.5 Répartition granulométrique du carbone dans le sol

2.5.1 Fractionnement Granulométrique de la Matière Organique

Cette technique de traitement d'un échantillon de sol a pour but de séparer les différentes fractions minérales et organiques en fonction du diamètre des particules. Elle a été appliquée principalement à deux séries d'échantillons. La première série, appelée série afforestation, provient d'un dispositif de comparaison par paire de parcelles savane/eucalyptus décrit dans le rapport de DESS de Damien Landais (Landais, 2003). Le but du dispositif était de déterminer les différences de stock de carbone pour statuer sur l'effet de l'afforestation des savanes par une plantation clonale d'eucalyptus. Les échantillons issus de cette étude ont servi de matériel de travail au mémoire de fin d'étude de l'ESAA (Ecole d'ingénieur agronome d'Angers) de Sofian Conche, encadré pendant cette thèse. La deuxième série provient d'un dispositif appelé essai CIFOR, mis en place pour étudier l'impact sur la MO du sol de différents modes de gestion des résidus d'exploitation. Les objectifs et modalités expérimentales de ces essais sont résumés plus bas. Dans ces deux dispositifs, des échantillons de sol ont été prélevés à différents horizons puis un FGMO a été réalisé sur ces prélèvements.

Le fractionnement granulométrique de la MO (FGMO) est fait à partir d'un échantillon de sol de 30 g environ, en utilisant un protocole adapté de Gavinelli et al. (1995). Cet échantillon est introduit dans un pot contenant, 200 ml d'eau permutée, 0.4 g d'héxametaphosphate de sodium (HMP), et 10 billes d'agate de 1cm de diamètre. Le pot est stocké à 4°C pendant toute une nuit. Cette opération de trempage permet de favoriser le contact entre l'eau, le dispersant et le sol. Ensuite la suspension est agitée pendant 60 minutes dans un agitateur rotatif (45 rotations par minutes), puis tamisée sous eau permutée avec 3 tamis d'ouverture 200-, 50- et 20 μm successivement. Au fur et à mesure du tamisage, la fraction qui reste dans le tamis est lavée avec de l'eau, et le filtrat est ajouté à la suspension passée dans le tamis. Les trois fractions 200-2000, 50-200 et 20-50 μm sont séchées dans une étuve à 40°C, puis pesées. Pour les fractions 200-2000 μm et 50-200 μm , un fractionnement densimétrique dans l'eau est effectué pour séparer les particules minérales et organiques ; cette opération est communément appelée la battée. La suspension inférieure à 20 μm est transvasée dans une allonge d'un litre, puis complétée avec de l'eau. L'allonge est agitée à la main (30 retournements). Une aliquote de 100 ml est immédiatement prélevée à l'aide d'une pipette et mise à sécher à 40°C (fraction 0-20 μm). Les 900 ml restant dans l'allonge sont laissés à sédimenter pendant 6 à 8 heures en fonction de la température de la pièce (Loi de Stockes) et à l'aide d'une pipette, une aliquote de 100 ml est à nouveau prélevée dans les 10 cm supérieurs de l'allonge, puis mise à sécher à 40°C (0-2 μm). Pour ces deux fractions, la masse sèche de l'aliquote est rapportée au volume pour obtenir la masse réelle. L'ensemble de ces étapes est rappelé sur la **figure 2.12**. A l'issue du fractionnement, on obtient ainsi les fractions suivantes :

- fractions grossières organiques notées 200-2000o et 50-200o μm
- fractions grossières minérales notées 200-2000m et 50-200m μm
- fractions organominérales notées 20-50, 0-20 et 0-2 μm

Ces fractions sont ensuite analysées en spectrométrie de masse pour leur teneur en C, N et éventuellement leur composition isotopique en ^{13}C (pour la série CIFOR uniquement). Pour la série afforestation, le FGMO a été réalisé par Sofian Conche au sein du laboratoire SeqBio de l'IRD de Montpellier, pendant l'été 2005. Pour la série CIFOR, le FGMO a été réalisé par Séraphin Sita au sein du laboratoire des sols de l'IRD de Pointe-Noire, à l'automne 2005.

TAB. 2.3 – Caractéristiques des parcelles d’eucalyptus échantillonnées pour la série Afforestation.

Site	Groupe	Sylviculture	Plant.	Exploit.	Dernière	Feux
Loubou1	Vieille brûlée	Taillis	1983	2	1995	2002/03
Loubou2	Vieille non brûlée	Taillis	1983	1	1992	-
Loubou3	Vieille non brûlée	Futaie	1983	1	1992	-
Kondi	Jeune	Futaie	2001	0	-	-
Mengo	Vieille brûlée	Futaie	1984	2	1997	2001/02

Plant. est la date de première plantation, **Exploit.** le nombre d’exploitations, **Dernière** la date de la dernière exploitation et **Feux** les années où les feux ont atteint les parcelles d’eucalyptus.

La méthode utilisée a été choisie pendant la première partie du stage de S.Conche après plusieurs essais visant à tester l'effet du temps de trempage et d'agitation sur la dispersion et l'abrasion des particules. Les résultats de ces tests sont disponibles dans son mémoire de fin d'étude (Conche, 2006). Pour les deux séries (CIFOR et Afforestation), les résultats présentés dans cette étude ont été obtenus en appliquant le même protocole.

2.5.2 Série Afforestation

Les résultats concernant cette série ont fait l'objet d'une publication (d'Annunzio et al., 2008a) et nous ne rappellerons ici que l'essentiel des objectifs sans s'attarder sur les détails expérimentaux. Suite aux conclusions de Landais (2003) sur les différences de quantités de carbone présentes dans le sol sous une savane et celles présentes dans une plantation d'eucalyptus d'âge variable (stock mesuré jusqu'à une profondeur de 3 m), il a paru intéressant de voir si des différences qualitatives de carbone et d'azote pour les horizons superficiels du sol pouvaient être observées. En effet, Landais montre que les stocks de carbone ne sont pas, sur un nombre de site assez élevé, significativement différents entre savane et eucalyptus, relativisant ainsi le rôle potentiel de puit de carbone attribué aux plantations d'eucalyptus. Cependant, le fait d'introduire artificiellement une espèce peut également avoir un impact sur la qualité des MO et si les stocks ne changent statistiquement pas, la distribution de carbone et d'azote en fonction de la taille des particules (et donc de leur degré de décomposabilité) peut, elle, changer. Sur les 19 sites échantillonnés par Landais, nous avons limité cette étude à 5 sites seulement pour diverses raisons, d'ordre pratique essentiellement. Les contraintes qui nous ont limité à ce choix sont :

- la quantité de sol nécessaire pour réaliser un fractionnement (> 20 g)
- le nombre de répétitions par sites pour lesquels cette quantité était disponible
- le temps pris par le fractionnement pour chaque échantillon

Les sites choisis étaient d'âges et de mode de sylviculture différents, certains ayant été atteints par des feux de brousse de forte intensité, d'autres non (Tableau 2.3). L'ensemble du mode opératoire pour cette série est disponible dans Conche (2006).

2.5.3 Série CIFOR

Le réseau CIFOR a mené dans plusieurs plantations d'eucalyptus (Chine, Brésil, Australie, Inde, Congo, Afrique du Sud) une série d'essais respectant le même protocole et destinés à évaluer l'impact de la gestion des résidus d'exploitation sur la productivité (Tiarks et al., 1998).

Nous parlerons par la suite de l'essai CIFOR pour nommer cet essai : sur le terrain initial, une première plantation d'eucalyptus est faite. Au bout de la première rotation (7 ans), l'essai est exploité et les résidus gérés selon un gradient croissant de retour de MO au sol. Les modalités sont notées BL et répondent aux niveaux suivants d'exportation des résidus :

- BL0 : Tous les résidus organiques (sol balayé)
- BL1 : Tous les composants aériens ($D_{130} > 11$ cm)
- BL2 : Billons+écorce (Diamètre en fin bout > 2 cm)
- BL3 : BL2+ajout de la litière de BL1
- BL4 : Billons seulement (pratique de l'industriel)
- BL5 : BL4 + brûlis des résidus

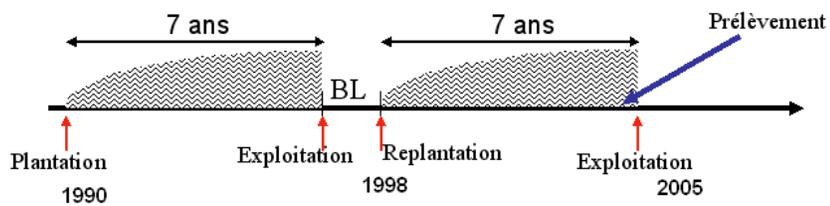


FIG. 2.13 – Chronologie schématique de l'essai CIFOR. Les différents mode de gestion des résidus sont appliqués après une première rotation, et les prélèvements de sol effectués en fin de seconde rotation en octobre 2004.

Tous ces traitements sont alors replantés à la même densité et des mesures de hauteur et circonférence sont utilisées pour étudier l'évolution de la structure et du volume des peuplements grâce à un modèle dendrométrique de croissance (Saint-André et al., 2002, article fondateur d'Eucalypt-Dendro). Les prélèvements de sol ont eu lieu avant la deuxième exploitation comme schématisé sur la **figure 2.13**.

Les résultats concernant les différences de productivité ont été publiés par Nzila et al. (2002); Saint-André et al. (2007) et montrent un gradient croissant selon l'ordre suivant :

$$BL0 == BL5 < BL1 < BL2 < BL4 < BL3$$

Le but de l'analyse par FGMO des fractions du sol dans ces traitements était de voir si les différences de productivité pouvaient s'expliquer par une différence de fertilité du sol associée aux teneurs en MO.

En 2005, la même expérience a été reconduite aux mêmes endroits avec les mêmes modalités afin d'observer l'effet cumulé de ces pratiques sylvicoles sur plusieurs rotations successives.

En bref : Un fractionnement granulométrique de la MO a été réalisé sur deux séries d'échantillons : 72 échantillons de sol prélevés dans l'essai CIFOR (impact de la gestion des résidus d'exploitation) et 29 échantillons de sol issus d'un dispositif de paires eucalyptus/savane (impact de l'afforestation et des feux). Un échantillon est séparé en 6 fractions organiques et minérales, dont les teneurs en C, N et ^{13}C sont déterminées.

2.6 Chronologie des missions, analyses

Le travail de terrain a été découpé en quatre missions à Pointe-Noire.

- Mission 1. 11 semaines, du 18 janvier au 3 avril 2005 : Installation de la parcelle ^{15}N . Prélèvement de sol pour les points initiaux de la parcelle ^{15}N et l'essai CIFOR.
- Mission 2. 7 semaines, du 20 octobre 2005 au 5 décembre 2005 : Abattage 8 mois, installation du pool LBH de décomposition.
- Mission 3. 8 semaines, du 22 mars au 19 mai 2006 : Abattage 13 mois, installation du pool LBS de décomposition, du pool ES d'épandage.
- Mission 4. 12 semaines, du 6 octobre au 29 décembre 2006 : Abattage 19 mois, installation du pool EH d'épandage.

La figure **2.14** propose une représentation schématique de cette chronologie, avec les différentes mises en place d'expériences, ainsi que le nombre de prélèvements et analyses effectués.

2.6.1 Broyage, Micropesées, Analyse Chimiques

Le broyage du sol et du végétal a été réalisé sur du matériel séché à 65°C pendant 48 h, en utilisant un broyeur à galets de marque Sodemi. L'échantillon et deux anneaux concentriques sont introduits dans un bol en inox. Le bol est placé dans un agitateur où il est bloqué par air comprimé. Le broyage dure de 2 à 3 minutes selon le matériau à broyer.

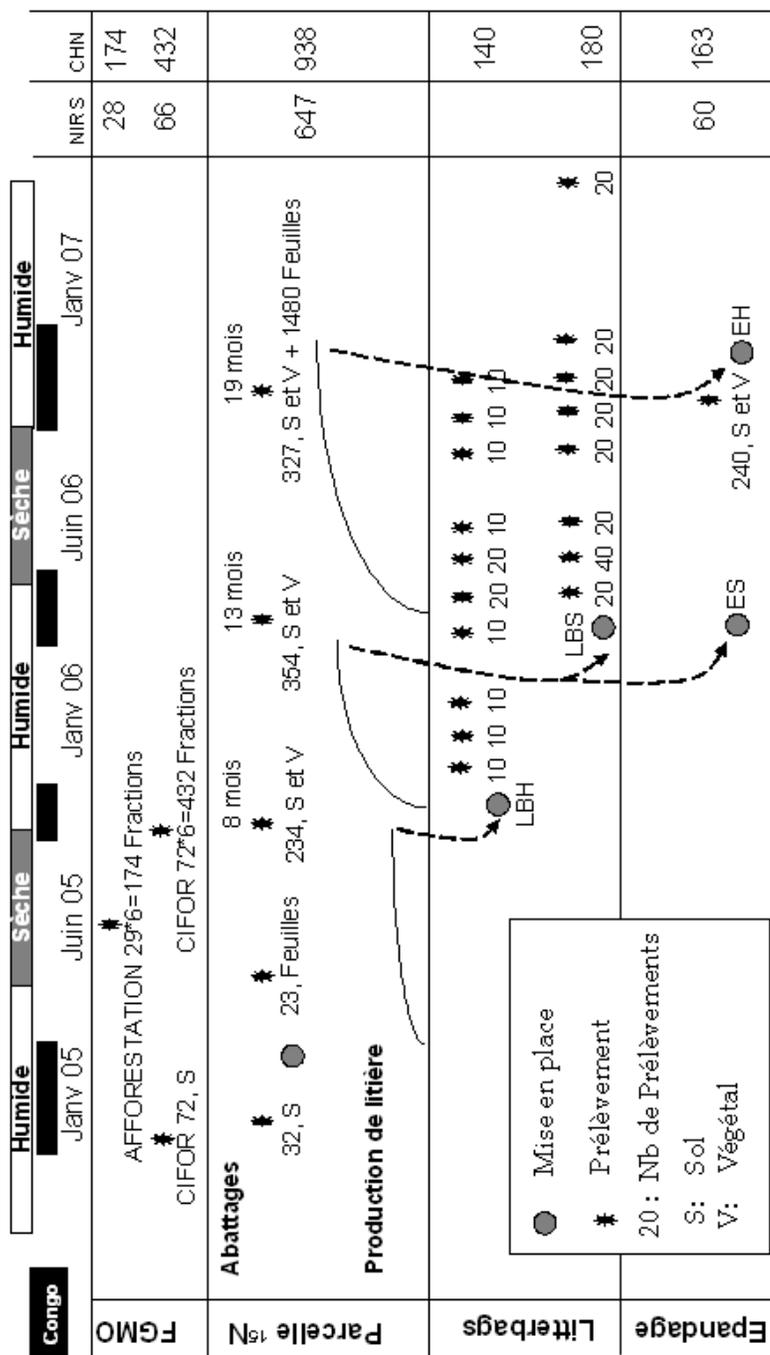


FIG. 2.14 – Représentation chronologique des prélèvements effectués sur le terrain. Les deux colonnes à gauche représentent le nombre d'analyses faites au NIRS (total 802) et au CHN (2027) sur ces échantillons. Dans la barre du haut, les parties en noir représentent les périodes de présence de l'auteur à Pointe-Noire.

Le contenu du bol est versé sur une feuille de papier, puis transféré dans un pilulier en plastique étiqueté. La feuille est jetée et le bol et les anneaux intégralement nettoyés à l'eau chaude et à l'éthanol. Ce broyage permet d'obtenir une poudre très fine (passage au tamis de 200 μm) et réduit très fortement les risques d'hétérogénéité pour les analyses chimiques qui sont faites sur des quantités de l'ordre du mg.

Pour les litières en décomposition et les feuilles prélevées sur les arbres de la parcelle ^{15}N en octobre 2006, un broyeur de marque Cyclotec a été utilisé pour effectuer des analyses en spectroscopie : le broyeur Cyclotec centrifuge les échantillons et les fait passer à travers une maille métallique d'ouverture 1 mm, ce qui réduit fortement l'échauffement des échantillons, condition nécessaire pour conserver les structures moléculaires détectées par NIRS. Les éventuels inconvénients de ce type de broyage, en terme d'homogénéité du broyat notamment, ont fait l'objet d'un test de répétabilité sur un jeu de 24 échantillons de feuilles vertes et 24 échantillons de feuilles de litière de compositions en C, N et ^{15}N différentes.

Pour les fractions organiques et organominérales issues du FGMO, le broyage a été effectué à la main dans un mortier en agate, lavé à l'eau chaude et à l'éthanol entre chaque échantillon.

Quelle que soit la technique de broyage, les analyses chimiques ont toutes été réalisées de la même manière : une aliquote représentative de chaque échantillon (environ 2 mg pour le végétal et la matière organique, de 10 à 50 mg selon les laboratoires d'analyse pour le sol, prélevés avec une micro spatule au milieu du pilulier) est introduite dans une capsule en aluminium et pesée sur une balance micrométrique (marque MT/UMT, Mettler Toledo). Les capsules sont placées dans une plaque stérile (96 puits) et les plaques envoyées pour analyse sur un spectromètre de masse :

- au laboratoire SeqBio de l'IRD Montpellier pour les fractions de sol de la série Afforestation (Analyseur Élémentaire CHN Fisons, de marque Carlo Erba, NA 2000).
- à l'INRA de Nancy pour les fractions de sol de la série CIFOR (Delta Advantage de marque Thermo-Electron, Bremen, Deutchland).
- à l'INRA de Lâon pour le végétal et le sol de la parcelle ^{15}N , ainsi que les litières en décomposition (Euro EA, de marque EUROVECTOR, Milano, Italia).

2.6.2 NIRS

La spectroscopie en proche infrarouge (NIRS) est une méthode non destructive d'analyse physique, basée sur l'absorption sélective des radiations électromagnétiques de certaines longueurs d'onde situées dans le domaine du proche infrarouge (1100 - 2500 nm) par les molécules organiques qui contiennent des liaisons entre atomes de carbone, hydrogène, oxygène et azote. L'absorbance d'un rayonnement infrarouge par un matériau donné est caractérisée par l'agencement des liaisons atomiques qui détermine lui-même la composition chimique du matériau étudié, mais également par de nombreux facteurs physiques comme la granulométrie de l'échantillon ou l'indice de réfraction.

En pratique, des échantillons (broyés au cyclotec pour du végétal ou simplement tamisés pour du sol) sont passés au spectrophotomètre (NIRSystem 6500) où ils sont illuminés par une source de radiations monochromatiques dont la longueur d'onde varie de 400 à 2500 nm, avec une illumination tous les 2 nm. La quantité de radiations lumineuses réfléchie par la surface de l'échantillon aux différentes longueurs d'onde est mesurée et l'ensemble de ces mesures permet d'obtenir un spectre d'absorbance (pas 2 nm).

Le spectre d'un échantillon est la résultante de nombreux et larges pics d'absorption sélective qui se superposent : contrairement à la spectroscopie en moyen ou lointain infrarouge où les pics d'absorption spécifique d'un élément peuvent être identifiés, l'information d'un spectre NIRS est trop complexe pour être interprétée directement. Pour utiliser le NIRS comme méthode d'analyse *per se*, il faut donc réaliser une calibration avec des mesures issues d'analyses traditionnelles (analyseur CHN par exemple) et traiter les données obtenues par des méthodes statistiques d'analyse chimométrique.

Plusieurs études ont montré la puissance et la simplicité d'utilisation de la spectroscopie NIR (Goh et al., 2007; Joffre et al., 2001, 1992; Barthès et al., 2008) dans les études de décomposition de litière, de propriétés du bois ou du sol, quand la calibration est appropriée à la série étudiée. Plus simplement, les spectres d'une série d'échantillons peuvent apporter des informations sur l'homogénéité de la série sans avoir besoin d'utiliser une méthode de référence. C'est ce qui a été fait dans cette étude pour vérifier l'homogénéité du sol de la parcelle ^{15}N .

2.7 Formalisme, unités, variables

A partir des données obtenues après analyse des échantillons récoltés, diverses variables de travail ont été calculées.

2.7.1 Calcul de bilan en enrichissement ^{15}N

Pour une aliquote d'un échantillon de végétal (issu de la parcelle ^{15}N ou des expériences de décomposition), les données suivantes sont disponibles après analyse au spectromètre :

- la masse sèche de l'aliquote (MS_{aliQ}), la masse fraîche de l'aliquote (MF_{aliQ}) et la masse fraîche de l'échantillon (MF_{ech})
- la teneur en azote de l'aliquote $[N]$ (en $\text{gN}\cdot\text{kg}^{-1}\text{MS}$)
- l'excès isotopique de l'aliquote $[^{15}\text{N}]$ (en %) par rapport au standard atmosphérique $[^{15}\text{N}_{std}]$

La masse sèche (MS_{ech}) de l'échantillon se calcule proportionnellement à celle de l'aliquote :

$$MS_{ech} = \frac{MS_{aliQ}}{MF_{aliQ}} \cdot MF_{ech}$$

La masse d'un volume de Voronoï de sol situé sous l'arbre (MS_{Sol}) est calculée à partir du volume considéré (surface unitaire du cadre $S=3600 \text{ cm}^2$ par épaisseur de l'horizon e en cm) et de la densité apparente mesurée (DA en $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) :

$$MS_{Sol} = S \cdot e \cdot DA$$

Pour les arbres "voisins" sur la parcelle ^{15}N , la minéralomasse et en particulier la quantité d'azote présent dans la biomasse sur pied ont été calculées à partir des données dendrométriques (hauteur et circonférence) et des équations établies par Laclau (1997). Le marquage attribué aux différents compartiments est celui des feuilles analysées pour le cercle des 8 voisins concernés. Cette attribution repose sur l'hypothèse qu'il n'y pas de discrimination isotopique de l'azote au cours de la croissance, et donc que le marquage est, pour une date donnée, homogène entre les compartiments de l'arbre.

A cette date, les analyses pour le marquage ^{15}N dans les feuilles des arbres de 19 mois n'ayant pas été réalisées, il a fallu extrapoler des valeurs moyennes de marquage à partir de celles à 13 mois au *pro rata* de la différence observée dans les arbres marqués entre 13 et 19 mois. Si $[^{15}\text{N}13\text{Voisins}]$ est la moyenne du marquage mesuré sur les voisins à 13 mois, et $[^{15}\text{N}13\text{Arbre}]$ et $[^{15}\text{N}19\text{Arbre}]$ les valeurs moyennes de marquage sur les arbres abattus à 13 et 19 mois, alors $[^{15}\text{N}19\text{Voisins}]$, le marquage moyen attribué aux voisins à 19 mois, vaut :

$$[^{15}\text{N}19\text{Voisins}] = \frac{[^{15}\text{N}19\text{Arbre}]}{[^{15}\text{N}13\text{Arbre}]} [^{15}\text{N}13\text{Voisins}]$$

Dans la mesure où l'aliquote est considérée représentative de l'échantillon, les teneurs mesurées en N et ^{15}N sont attribuées à l'échantillon. La quantité de ^{15}N ($Q^{15}\text{N}$ en mg de ^{15}N) présent dans la masse (MS) de l'échantillon, du volume de sol ou des voisins se calcule alors comme suit :

$$Q^{15}\text{N} = [\text{N}] \cdot \frac{([^{15}\text{N}] + [^{15}\text{N}_{std}])}{100} \cdot \text{MS}$$

Viennent ensuite les trois quantités suivantes (en mg ^{15}N) :

1. Somme des quantités de ^{15}N dans les compartiments i de l'arbre

$$Q^{15}\text{N}_{\text{Arbre}} = \sum_i Q^{15}\text{N}_i$$

2. Somme des quantités de ^{15}N dans les ensembles j du volume de Voronoï de sol situé sous l'arbre

$$Q^{15}\text{N}_{\text{Sol}} = \sum_j Q^{15}\text{N}_j$$

3. Somme des quantités de ^{15}N dans la biomasse des voisins k

$$Q^{15}\text{N}_{\text{Voisins}} = \sum_k Q^{15}\text{N}_k$$

La quantité de ^{15}N retrouvée dans ces trois ensembles est rapportée à la quantité initiale de ^{15}N apportée sous forme d'ammonitrate marqué (700 mg, cf. 2.3.1) pour obtenir le bilan de recouvrement (%)

$$\text{Bilan}_{^{15}\text{N}} = \frac{Q^{15}\text{N}_{\text{Arbre}} + Q^{15}\text{N}_{\text{Sol}} + Q^{15}\text{N}_{\text{Voisins}}}{700} * 100$$

2.7.2 Variables utilisées pour les mesures de C et N des fractions du sol

Différentes grandeurs caractéristiques ont été utilisées pour déterminer le contenu, la concentration ou la contribution de carbone (ou d'azote) présent dans une fraction du sol (**Figure 2.15**). Dans toute cette étude, nous entendons par :

- concentration d'une fraction F en un élément i la quantité de cet élément rapporté à la masse de la fraction. Elle est notée $[i]$, d'unité $gi \cdot kg^{-1}$ fraction.
- contenu d'une fraction F en un élément i , nous entendons la quantité de cet élément rapporté à la masse du sol total, noté $Qi(F)$, exprimé en $gi \cdot kg^{-1}$ sol.
- contribution d'une fraction F en un élément i au sol total est la quantité de cet élément dans la fraction rapporté à la quantité d'élément dans le sol total, noté Contribution en i de F , exprimé en %.

Le contenu en un élément d'une fraction est calculé en multipliant la concentration de l'élément par la biomasse relative de la fraction considérée. Les contenus sont utilisés pour comparer une même fraction entre plusieurs échantillons (comparaison inter échantillons), et les contributions pour comparer plusieurs fractions entre elles au sein d'un même échantillon (comparaison intra échantillon). Pour un échantillon de sol total, le contenu et la concentration représentent la même grandeur.

2.7.3 Calcul de N_{endo} et N_{exo}

La méthodologie utilisée dans cette thèse pour le traçage de l'azote de la litière au cours de la décomposition, repose sur des expériences préalables mises au point par [Zeller et al. \(2001\)](#) dans des écosystèmes tempérés largement dominés par du hêtre. En utilisant du matériel enrichi ^{15}N mis à décomposer en milieu naturel, il est possible de distinguer :

- une composante endogène de l'azote correspondant au processus de décomposition : il s'agit d'une libération d'azote enrichi en ^{15}N depuis la litière
- une composante exogène correspondant à une incorporation d'azote non enrichi dans la litière, par l'intermédiaire des filaments mycéliens et du pluvio-lessivage

A partir des valeurs d'excès isotopique ^{15}N obtenues pour chaque contenu de sac de litière, si $^{15}N(t)$ est la quantité de ^{15}N dans la litière à un moment t , et $N(0)$ et $^{15}N(0)$ les quantités initiale de N et ^{15}N , la grandeur N_{endo} est définie de la manière suivante :

$$N_{endo}(t) = \frac{^{15}N(t)}{^{15}N(0)} \cdot N(0)$$

L'azote incorporé à la litière (N_{exo}) se calcule par différence :

$$N_{exo}(t) = N(t) - N_{endo}(t)$$

Du fait de la stabilité des deux isotopes, ces deux composantes sont considérées comme des flux bruts qui ont lieu simultanément. Cependant, une part de l'azote enrichi libéré par la litière (dégradation des protéines et acides nucléiques des parois cellulaires) est assimilable par les décomposeurs ([Davet, 1996](#)) pour la dégradation des composés carbonés de la MO (cellulose, hémicellulose, composés phénoliques, tanins) et est probablement réincorporé dans la litière au fur et à mesure de la décomposition. Ainsi le flux de ^{15}N de la litière est la somme d'une libération brute et d'une réincorporation.

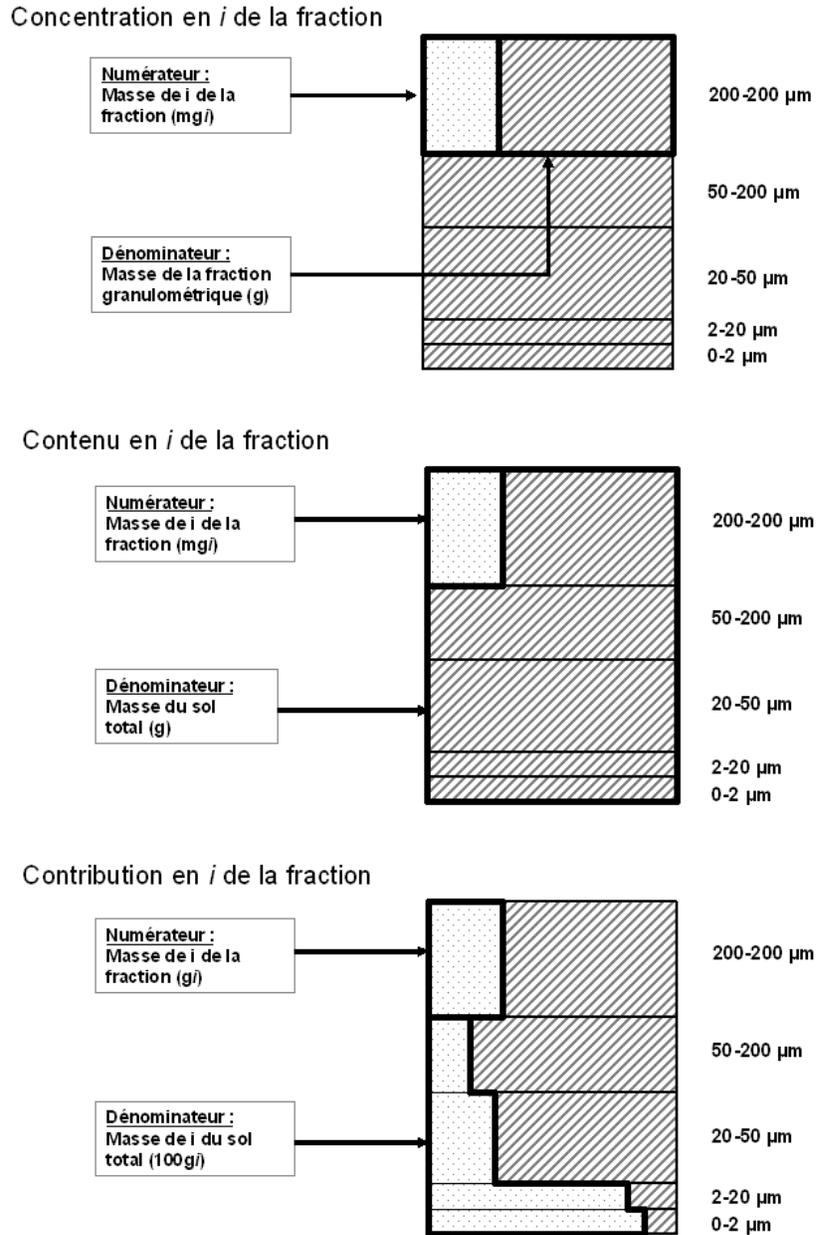


FIG. 2.15 – Représentation schématique des unités utilisées pour décrire les concentrations, contenus et contributions en un élément i d'une fraction donnée, d'après [Conche \(2006\)](#).

TAB. 2.4 – Caractéristiques des litières ramassées en octobre 2005 et en avril 2006 pour la confection des sacs de litière

	Quantité (g)	n	[C] (gC kg ⁻¹ MS)	[N] (gN kg ⁻¹ MS)	δ ¹⁵ N ‰	C/N
PF LBH	376	1	500.7	9.0	2502	56
Uro LBH	240	-	-	-	-	-
PF LBS	4100	3	503 ± 6	8.8 ± 1.4	3986 ± 196	58
Uro LBS	4300	3	498 ± 3	11.2 ± 1.2	3098 ± 66	45

La part de ce recyclage interne est difficile à mesurer expérimentalement mais des solutions de modélisation permettent d’appréhender ce phénomène. Remarquons que la mesure des quantités initiales de N et ¹⁵N (temps 0 de la décomposition) détermine fortement les deux variables nouvellement introduites. Ces valeurs initiales ont été déterminées à partir de plusieurs mesures d’échantillons représentatifs de chaque pool (LBH et LBS, PF1-41 et 18-52), afin de prendre en compte l’hétérogénéité du matériel utilisé. Les caractéristiques de ces mesures sont données dans le **tableau 2.4**.

2.7.4 Calcul des contributions en abondance naturelle ¹³C

La savane de Pointe-Noire est installée sur la bande côtière depuis 3000 ans environ, et les eucalyptus ont été implantés depuis une trentaine d’année. La matière organique du sol est ainsi un mélange de matières issues de ces deux sources, et possède une signature isotopique intermédiaire entre la végétation C3 et C4. Grâce à une équation de mélange à deux composantes (Cerri et al., 1985), il est possible de déterminer pour un échantillon de signature isotopique donnée, quelle proportion du carbone est de source C4 et quelle de source C3 (P_s et P_{ek} en % carbone total). Si $[^{13}C_s]$, $[^{13}C_{ek}]$, $[^{13}C]$ sont les excès isotopiques de la savane pure, de l’eucalyptus pur et du mélange, et si C_s et C_{ek} sont les quantités de carbone issue de savane et d’eucalyptus pour une quantité totale C, alors :

$$C_s + C_{ek} = C$$

$$C_s \cdot [^{13}C_s] + C_{ek} \cdot [^{13}C_{ek}] = C \cdot [^{13}C]$$

Après résolution du système, on obtient la proportion du carbone issu de la plantation d’eucalyptus et de la savane :

$$P_s = \frac{[^{13}C] - [^{13}C_{ek}]}{[^{13}C_s] - [^{13}C_{ek}]} \cdot 100$$

$$P_{ek} = \frac{[^{13}C] - [^{13}C_s]}{[^{13}C_{ek}] - [^{13}C_s]} \cdot 100$$

Les valeurs utilisées pour les excès sources viennent de mesures ¹³C sur divers matériel végétal pour l’eucalyptus ($\delta^{13}C = -30.3\text{‰} \pm 1\text{‰}$, n=343, cette étude) et de valeurs issues de Trouvé et al. (1994, 1991) pour la savane ($\delta^{13}C = -13.7\text{‰}$, valeur moyenne de deux extrêmes mesurés à -13.1 et -14.4 ‰). Les valeurs utilisées par Trouvé et al. (1994) pour l’eucalyptus

se situent dans la même gamme ($\delta^{13}\text{C}=-27.7$ à -31.0%) que celles mesurées et utilisées dans cette étude.

2.8 Analyses statistiques

2.8.1 Comparaison de moyennes

La totalité des analyses statistiques et des ajustements de modèle a été réalisée avec le logiciel SAS (1989). Les analyses de variances ont été réalisées avec la procédure proc MEANS, les régressions linéaires avec proc GLM, les régressions non-linéaires avec proc NLIN. Les comparaisons de moyenne ont été faites en utilisant le critère de Scheffé pour des groupes équilibrés (Zar, 1996), et un test non paramétrique de Wilcoxon/Mann and Whitney (proc NPAR1WAY) pour des comparaisons de distributions non normales. Les biais sur les différents bilans (variables corrélées) ont été vérifiés en utilisant un test F simultané comme recommandé par Mayer et Butler (1993).

2.8.2 Modélisation

L'ajustement des différents modèles aux jeux de données disponibles a été réalisé avec proc MODEL, avec un maximum de 200 itérations pour atteindre un niveau de convergence à 95%. Le choix du meilleur ajustement entre plusieurs modèles emboîtés a été fait sur la base d'un test F prenant en compte la SSE, le nombre d'observations et le nombre de degrés de liberté pour chaque modèle (Brown et Rothery, 1994). Des tests ont été réalisés entre variables observées et variables prédites pour déterminer si les modèles étaient biaisés de façon globale, sur l'intercepte uniquement ou sur la pente uniquement (proc REG).

2.8.3 Représentations graphiques, Conventions

Les barres d'erreurs représentent un écart type quand ils sont disponibles (suffisamment de répétitions). Les modalités sur lesquelles sont calculées les moyennes sont indiquées dans la légende pour chaque graphique.

Chapitre 3

Modèles développés

« *Kima ké nkaka* »

Ce chapitre a pour but d'expliquer comment ont été construits les modèles de décomposition de la litière et d'évolution de la MOS. Le contexte théorique est d'abord présenté avec les équations différentielles générales qui caractérisent la dynamique du C et du N dans un substrat en décomposition. Différentes solutions sont ensuite tirées de ces équations en considérant le substrat comme un ensemble homogène (seules les quantités de C et N varient avec le temps) ou hétérogène (notion de qualité du substrat), en utilisant ou non des données ^{15}N . Cinq modèles de décomposition d'une cohorte de litière, qui correspondent à différentes combinaisons de ces options, sont ainsi explicités. Enfin, à partir d'un de ces modèles, l'intégration sur plusieurs cohortes (apports de MO) permet d'établir des modèles d'évolution de la litière au sol. Deux solutions sont présentées : la première correspond à des apports réguliers de litière dans un peuplement en croissance, la seconde à un apport de résidus en une seule fois suite à l'exploitation.

Sommaire

3.1	Théorie de la qualité	55
3.1.1	Récapitulatif	61
3.2	Modèles de décomposition	64
3.2.1	Substrat homogène	64
3.2.2	Substrat hétérogène	65
3.2.3	Variations saisonnières : dépendance des paramètres aux conditions du milieu	68
3.3	Modèle d'évolution du carbone et de l'azote	69
3.3.1	Cas des apports réguliers de litière : approche continue	70
3.3.2	Cas d'un apport par flush	73

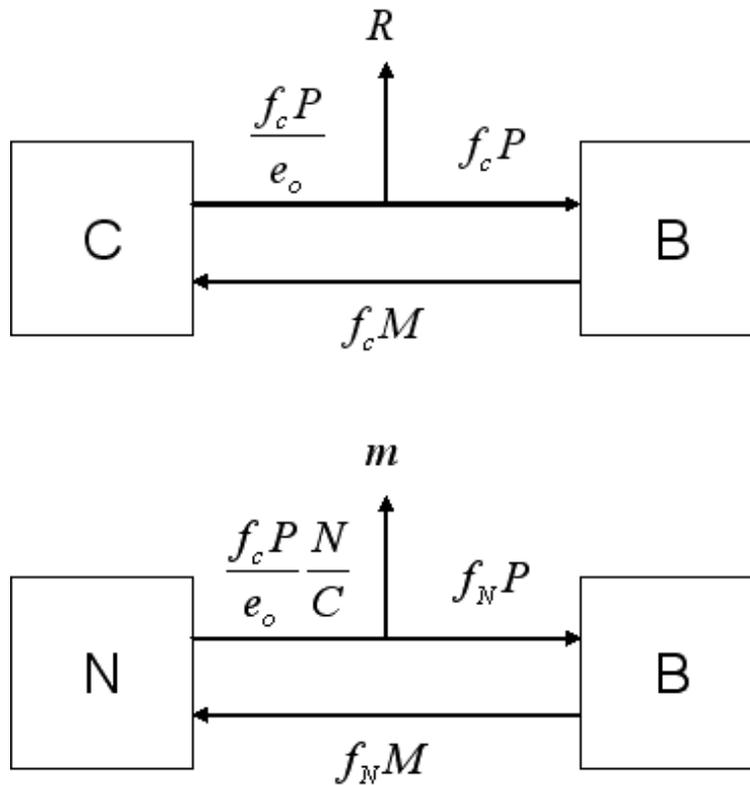


FIG. 3.1 – Diagramme schématique des processus liés à la décomposition d'un substrat contenant une quantité C et N de carbone et d'azote. B est la biomasse des décomposeurs, P le taux de production des décomposeurs et M le taux de mortalité. Dessiné d'après Ågren et Bosatta (1998).

3.1 Théorie de la qualité

L'ensemble des équations et propositions qui sont décrites dans cette partie sont issues de l'ouvrage « *Theoretical Ecosystem Ecology* » par Ågren et Bosatta (1998). Nous proposons ici un résumé synthétique, en français, des étapes de la construction de la théorie de la qualité, afin de faciliter au lecteur la compréhension du modèle en tant que tel. Toutefois, nous recommandons vivement la lecture de cet ouvrage qui présente de façon claire et progressive bon nombre de pistes intéressantes pour décrire et modéliser les cycles biogéochimiques d'écosystèmes agroforestiers.

Le premier concept est la cohorte, définie comme une unité de litière de composition physico chimique donnée arrivant sur le sol à un moment donné. Cette cohorte entre en contact avec une communauté d'organismes décomposeurs (champignons et bactéries), qui consomme une partie du substrat pour accroître sa biomasse au taux u (*taux de croissance* des décomposeurs). La manière dont la communauté utilise le substrat est définie par une fonction e_o , l'*efficacité*, qu'on peut voir comme le ratio de la matière produite à la matière assimilée et qui détermine par ailleurs la perte d'un élément par le système (respiration du carbone ou minéralisation de l'azote dans notre cas). Enfin les décomposeurs ont une certaine durée de vie et une partie de la biomasse produite retourne au substrat.

On peut représenter ce cycle par le **schéma 3.1**, que l'on formalise de la manière suivante pour le carbone : Soit C la quantité de carbone présente dans le substrat, B la biomasse des décomposeurs de concentration f_c , P le taux de production de cette biomasse avec une efficacité e_o : alors le taux de respiration R de carbone est la différence entre ce qui est prélevé dans le substrat et ce qui est produit réellement.

Définition 3.1

$$R = \frac{f_C P}{e_o} - f_C P$$

De façon similaire, sous l'hypothèse que les décomposeurs sont carbone limités (Hypothèse 3.1), pour un substrat de ratio $r=N/C$ donné, le taux de minéralisation m de l'azote est

Définition 3.2

$$m = \frac{f_C}{e_o} P r - f_N P$$

Hypothèse 3.1 *Les organismes décomposeurs sont carbone limités, et l'utilisation de l'azote dépend de celle du carbone. Cela suppose que si le substrat est pauvre en azote, les organismes décomposeurs utilisent les sources inorganiques d'azote du sol.*

Sous cette hypothèse, il est possible d'interpréter les deux définitions précédentes en termes de mécanismes et ratio C/N . De manière générale, les microorganismes sont plus concentrés en azote que la litière (Dommergues et Mangenot, 1970). En prenant une teneur en carbone dans la litière et les décomposeurs identique, il vient $r < \frac{f_N}{f_C}$.

Définition 3.3

$$r_c = \frac{e_o f_N}{f_C}$$

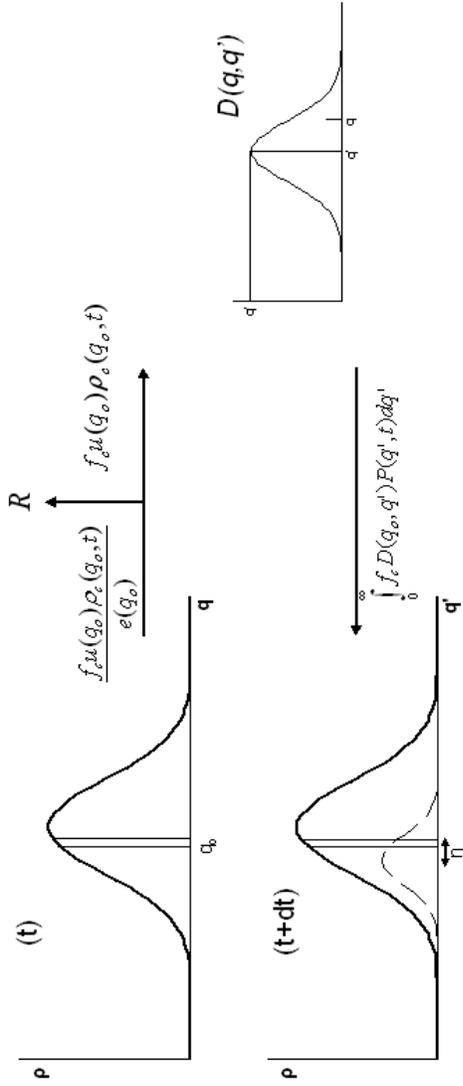


FIG. 3.2 – Modification du schéma 3.1 : au temps t , une partie $\frac{f_C u(q_0) \rho_c(q_0, t)}{e(q_0)}$ de la distribution $e(q_0)$ par les décomposeurs est assimilée avec une efficacité $f_C u(q_0) \rho_c(q_0, t)$ au taux $u(q_0)$ par unité de carbone. Le carbone retourne au substrat après avoir subi un déplacement η moyen de qualité vers les qualités plus basses. η est le moment d'ordre 1 de la fonction de distribution $D(q, q')$ appelée fonction de dispersion. Dessiné d'après [Ågren et Bosatta \(1998\)](#).

La définition 3.2 peut s'écrire :

$$m = \left(\frac{r}{r_c} - 1 \right) f_N P$$

Le paramètre r_c correspond au niveau de demande d'azote des décomposeurs compte tenu du carbone disponible dans le substrat. Selon que $r < r_c$ ou $r \geq r_c$, la minéralisation m peut être soit positive, soit négative.

Si $r < r_c$, l'azote minéralisable de la litière est en quantité insuffisante pour les décomposeurs qui doivent utiliser les réserves minérales du sol pour dégrader le substrat : $m < 0$, et il y a un flux net entrant d'azote dans la litière, l'incorporation l'emporte. Par contre si $r > r_c$ il y a assez d'azote dans la litière pour fournir de l'énergie aux décomposeurs pour dégrader le carbone et produire de la biomasse, $m > 0$ et il y a bien libération de l'azote. r_c est le ratio critique à partir duquel l'azote est libéré ou immobilisé. Notons que, à ce stade du formalisme pour une cohorte donnée, on ne définit pas m comme une différence entre deux flux bruts mais entre un flux net sortant de la litière et ce qui est demandé par les décomposeurs.

Supposons maintenant que le substrat en cours de décomposition subisse des transformations qualitatives, i.e. que l'accessibilité à la dégradation varie au cours du temps. Cela revient à considérer qu'il n'y a pas que la quantité d'élément (C ou N) qui change dans la litière, mais aussi la proportion de telle ou telle molécule (lignine et cellulose par exemple) qui sera plus ou moins susceptible d'être dégradée. Une deuxième notion conceptuelle est alors introduite, la qualité : le substrat peut se décrire par une variable notée q , qui prend en compte les divers chemins possibles permettant le passage d'une matière organique fraîche et facilement décomposable à un matériau réfractaire et quasiment indécomposable. Ainsi, une cohorte de litière décrite initialement par une valeur unique de qualité, produit, sous l'influence d'interactions chimiques, physiques et biologiques, des composés couvrant une gamme de qualités différentes. On parle de *dispersion* de la distribution de qualités, qui est une mesure de l'hétérogénéité du substrat. On l'introduit de manière formelle par une fonction de distribution, qui décrit le changement dans la distribution de qualité après un passage par la biomasse des décomposeurs. Elle transforme une distribution q en une distribution q' et on la note $D(q, q')$. Par ailleurs l'activité des décomposeurs dépend de la qualité du substrat et le taux de croissance et l'efficacité sont donc des fonctions de la qualité : $u(q)$, $e(q)$.

A différents stades de décomposition, la litière, la matière organique du sol ou l'humus peuvent être considérés comme des substrats hétérogènes distribués selon un gradient de qualités. Le formalisme qui suit repose sur cette idée que l'ensemble de la matière organique du sol (dans son sens le plus large) est considéré comme un continuum. Ceci explique pourquoi on parle de modèle d'évolution continue de la MO (MEC).

L'introduction de la notion de qualité (la MO de qualité q qui passe par les décomposeurs retourne au substrat avec une qualité q') transforme le schéma 3.1 en 3.2, que l'on formalise comme suit, pour le carbone dans un premier temps.

Formalisme pour le carbone

La quantité de carbone dans le substrat est décrite par une fonction de densité ρ_c telle que $\rho_c(q, t) dq$ est la quantité de carbone présente au temps t , dans le substrat, dans un intervalle de qualité $[q, q+dq]$. De façon plus simple, ρ_c peut être vu comme une concentration de carbone

relative à la qualité (il s'exprime par exemple en $\text{gC gMS}^{-1}\text{q}^{-1}$). Remarquons que la quantité de carbone dans le substrat au temps t s'écrit

Définition 3.4

$$C(t) = \int_0^{\infty} \rho_c(q, t) dq$$

Il en va de même pour le carbone des décomposeurs, décrits par une fonction de densité ρ_b . $P(q, t)$ est le taux de production des décomposeurs se développant sur un substrat de qualité q au temps t . La mortalité des décomposeurs dépend *a priori* elle aussi de la qualité, $\mu_b(q, t)$.

L'évolution de la quantité de carbone dans le substrat est due à la fois à une perte par consommation des décomposeurs, $-\frac{f_C P(q, t)}{e(q)}$, et à un gain par mortalité des décomposeurs, $\mu_b(q, t)\rho_c(q, t)$. Le principe de conservation de la masse du substrat et de la biomasse des décomposeurs donne les deux équations suivantes :

Equation 3.1

$$\frac{\partial \rho_c(q, t)}{\partial t} = -\frac{f_C P(q, t)}{e(q)} + \mu_b(q, t)\rho_b(q, t)$$

Equation 3.2

$$\frac{\partial \rho_b(q, t)}{\partial t} = \int_0^{\infty} f_C D(q, q') P(q', t) dq' - \mu_b(q, t)\rho_b(q, t)$$

L'intégrale dans l'équation 3.2 traduit que sur un substrat de qualité q , les décomposeurs produisent de la biomasse couvrant une gamme de qualité théoriquement infinie mais dont la distribution est restreinte par D .

La deuxième hypothèse qui permet d'avancer dans ce formalisme est la suivante :

Hypothèse 3.2 *Les changements dans la biomasse des décomposeurs se font à une échelle de temps très inférieure à celle des changements dans le substrat, i.e. les décomposeurs réagissent très rapidement aux conditions extérieures en comparaison avec la dynamique de décomposition.*

Nous ne développons pas ici les preuves mathématiques justifiant cette approximation (état stationnaire ou adiabaticisme) mais en donnons une interprétation mécaniste : soit τ la durée de vie moyenne des microbes alors $P(t-\tau) = M(t)$ (ce qui est produit à $t-\tau$, meurt à t) et si $\tau \ll \bar{t}$ (la durée de vie des décomposeurs dans la chaîne trophique est inférieure à l'échelle moyenne de temps d'évolution de la litière, par exemple le semestre ou le mois dans nos expériences), alors le développement de $P(t-\tau)$ à l'ordre 1 est une bonne approximation et donne $P(t-\tau) = P(t)$. Cela revient à dire que ce qui entre dans la biomasse des décomposeurs peut être considéré comme du substrat disponible immédiatement pour le reste des décomposeurs et il n'y a pas de variations de la biomasse des décomposeurs.

L'hypothèse d'« état stationnaire » 3.2 se traduit par

$$\frac{\partial \rho_b(q, t)}{\partial t} = 0,$$

et l'hypothèse « carbone limitant » 3.1 par

$$P(q, t) = u(q)\rho_c(q, t),$$

c'est-à-dire que l'utilisation d'une fraction de carbone est proportionnelle à sa concentration en carbone uniquement (relativement à la qualité).

L'équation différentielle régissant la dynamique du carbone se déduit alors à partir de 3.1 et 3.2 :

Equation 3.3

$$\frac{\partial \rho_c(q, t)}{\partial t} = -\frac{f_C u(q)\rho_c(q, t)}{e(q)} + \int_0^{\infty} f_C D(q, q') u(q') \rho_c(q', t) dq'$$

Cette équation n'est pas résoluble en général; on peut néanmoins en exhiber les solutions pour certaines fonctions D bien choisies. Les conditions sur $e(q)$ et/ou $D(q, q')$ conduisant à des solutions exactes ont été définies dans (Bosatta et Ågren, 2003).

Par exemple, on peut prendre le cas très simple où D est la fonction de Dirac (ou masse de Dirac), $D(q, q') = \delta(q - q')$. Rappelons que cette fonction de distribution est nulle partout sauf en $q = q'$ où elle est infinie. Cela correspond à un changement uniquement quantitatif de la litière en décomposition : une fraction de qualité q retourne au substrat avec la même qualité q . Posons :

Définition 3.5

$$k(q) = f_C \frac{1 - e(q)}{e(q)} u(q)$$

L'équation 3.3 se transforme alors en une équation différentielle d'ordre 1,

$$\frac{\partial \rho_c(q, t)}{\partial t} = -k(q)\rho_c(q, t),$$

dont la solution est une exponentielle décroissante avec un taux $k(q)$. En considérant qu'il y a un nombre fini de taux de décomposition k possibles, on retrouve les compartiments des modèles de décomposition par boîte. Le choix d'un opérateur D adéquat décrivant les flux entre compartiments (descendants comme ascendants) permet ainsi de retrouver les équations des modèles de pool de MO (de type Century), qui apparaissent comme une approximation discrète d'ordre zéro de la théorie présentée ici.

L'approximation à l'ordre 1, signifie que la distribution se déplace, à chaque passage dans les décomposeurs, d'une distance moyenne $\eta(q)$ vers les qualités plus basses. On se limitera dans cette étude à cette approximation d'ordre 1, pour la raison qu'elle donne des solutions interprétables facilement en termes mécanistes (Ågren et Bosatta, 1998). Ceci donne la fonction de distribution suivante :

$$D(q, q') = \delta(q - q') + \eta(q) \frac{\partial}{\partial q} \delta(q - q')$$

L'équation 3.3 s'écrit alors

$$\frac{\partial \rho_c(q, t)}{\partial t} = -\frac{f_C u(q) \rho_c(q, t)}{e(q)} + \int_0^\infty f_C \delta(q-q') u(q') \rho_c(q', t) dq' + \int_0^\infty f_C \eta(q) \frac{\partial}{\partial q} \delta(q-q') u(q') \rho_c(q', t) dq'$$

En utilisant les propriétés de la fonction de Dirac (voir AA.2), il vient :

Equation 3.4

$$\frac{\partial \rho_c(q, t)}{\partial t} = -\frac{1-e(q)}{e(q)} f_C u(q) \rho_c(q, t) + f_C \frac{\partial}{\partial q} [\eta(q) u(q) \rho_c(q, t)]$$

Le premier terme correspond à la dynamique des pertes par respiration et le deuxième à celle du flux net de carbone vers les qualités plus basses, i.e. l'humification.

En posant à $t=0$, $\rho_c(q, 0) = C_o \delta(q-q_o)$ (conditions initiales où C_o est la quantité de carbone dans un substrat de qualité fixée q_o), et en posant \hat{q} solution de

Equation 3.5

$$\frac{d\hat{q}}{dt} = -f_C \eta(\hat{q}) u(\hat{q}),$$

alors la solution de l'équation 3.4 est (cf. AA.3)

Equation 3.6

$$\rho_c(q, t) = C_o e^{-\int_q^{q_o} \frac{1-e(q')}{\eta(q') e(q')} dq'} \delta(\hat{q} - q)$$

Le carbone présent au temps t dans le substrat est l'intégrale sur toutes les qualités de la fonction de densité $\rho_c(q, t)$ (Définition 3.4). Alors, d'après l'équation 3.3, l'équation qui régit la dynamique du carbone s'écrit

$$\frac{dC(t)}{dt} = -\int_0^\infty k(q) \rho_c(q, t) dq$$

Soit en injectant l'équation 3.6

Equation 3.7

$$\frac{dC(t)}{dt} = -k(\hat{q}) C(t)$$

Le système d'équations 3.5 et 3.7 régit ainsi la dynamique du carbone, par le biais de deux équations découplées. Le carbone est une fonction de la qualité, qui est elle-même une fonction du temps. Ce système présente de nombreux avantages, notamment pour comparer des systèmes en termes de qualité équivalente plutôt qu'en fonction du temps.

Formalisme pour l'azote

La fonction de densité pour l'azote, ρ_n , est définie de la même manière que précédemment. La quantité $N(t)$ d'azote présent dans le substrat au temps t s'écrit :

Définition 3.6

$$N(t) = \int_0^{\infty} \rho_n(q, t) dq$$

Dans la succession trophique des organismes qui décomposent le substrat, les teneurs en azote varient. Les bactéries possèdent des ratio C/N variant de 4 à 6 (Dommergues et Mangenot, 1970), les champignons de 5 à 12 (Kaye et Hart, 1997; Raynaud et al., 2006). Pour prendre ceci en compte, la concentration en azote $f_N(q)$ dans les décomposeurs devrait pouvoir varier librement en fonction de q . Pour résoudre les systèmes différentiels, la concentration en N des décomposeurs a cependant été choisie constante (d'Annunzio et al., 2008b).

L'hypothèse 3.1 indique que le cycle de l'azote est régulé par celui du carbone : l'utilisation par les décomposeurs d'une quantité C de carbone entraîne celle d'une quantité $N = C \cdot \frac{\rho_n}{\rho_c}$ d'azote. Dans ce cas, l'équation qui régit la dynamique de la fonction densité de l'azote est (cf. Eq. 3.3)

Equation 3.8

$$\frac{\partial \rho_n(q, t)}{\partial t} = -\frac{f_C u(q)}{e(q)} \rho_n(q, t) + \int_0^{\infty} f_N(q) D(q, q') u(q') \rho_n(q', t) dq'$$

En intégrant sur l'ensemble des qualités q et en utilisant la même approximation du premier ordre que pour le carbone, avec \hat{q} comme défini précédemment (Eq. 3.5), il vient l'équation suivante pour l'azote total :

Equation 3.9

$$\frac{dN(t)}{dt} = -\frac{f_C u(\hat{q})}{e(\hat{q})} n(t) + f_N(\hat{q}) u(\hat{q}) C(t)$$

Les deux flux que constituent les termes de cette équation sont de signes opposés : le premier correspond à la minéralisation de l'azote de la litière, le deuxième à l'incorporation d'azote dans la biomasse des décomposeurs. On remarquera que l'on retrouve le même schéma qu'en début de chapitre sur le rôle du ratio r_c qui dépend toutefois maintenant de la qualité à travers $e(\hat{q})$ et $f_N(\hat{q})$.

3.1.1 Récapitulatif

Les dynamiques du carbone et de l'azote sont régies par un système de trois équations différentielles

$$\begin{aligned} \frac{dC(t)}{dt} &= -f_C \frac{1 - e(q)}{e(q)} u(q) C(t) \\ \frac{dN(t)}{dt} &= -\frac{f_C u(q)}{e(q)} N(t) + f_N(q) u(q) C(t) \\ \frac{dq}{dt} &= -f_C \eta(q) u(q) \end{aligned}$$

Elles sont obtenues en supposant :

Hypothèse 3.1, c'est la teneur en carbone du substrat qui détermine les processus de décomposition et pas la disponibilité en azote. Cela suppose que les sources d'azote minéral dans le sol sont suffisantes pour servir de tampon.

Hypothèse 3.2, l'échelle de temps qui caractérise la dynamique des décomposeurs en tant qu'individus est négligeable par rapport à celle caractérisant la décomposition. On considère ainsi qu'il n'y a aucun délai entre l'assimilation d'une fraction du substrat et la mortalité des décomposeurs qui aboutit au retour de cette fraction au substrat.

La relation entre la dynamique de la qualité et le temps est déterminée de façon unique par la dernière équation.

Rappelons la signification des paramètres de ce système d'équations différentielles :

- $C(t)$ et $N(t)$ sont les quantités de C et N dans la litière en décomposition, au cours du temps.
- la variable q décrit la qualité du substrat. Elle est sans dimension (faire un calcul d'homogénéité pour s'en convaincre). Elle a été interprétée en termes de composition chimique de la litière dans [Ågren et Bosatta \(1996\)](#) et de façon thermodynamique dans [Bosatta et Ågren \(1999\)](#). Mathématiquement, elle correspond à un changement de variable bien choisi, qui permet de résoudre simplement les équations et de comparer de nombreuses situations de décomposition entre elles, en s'affranchissant de la dépendance vis-à-vis du temps.
- $e(q)$ est l'efficacité des décomposeurs, sans dimension, définie comme le ratio de la biomasse produite sur la biomasse assimilée par les décomposeurs.
- $\eta(q)$ est le moment d'ordre 1 de la fonction de dispersion, il représente le déplacement moyen de qualité subi par une unité de substrat quand celle-ci passe par les décomposeurs.
- $u(q)$ est le taux de croissance des décomposeurs par unité de carbone et par unité de temps ($g\ gC^{-1}t^{-1}$).
- f_C et f_N sont les concentrations en carbone et azote de la biomasse des décomposeurs. Ces paramètres sont considérés constants.

Les différents modèles utilisés par la suite sont des solutions de ces équations obtenues pour certaines fonctions associées à $e(q)$, $u(q)$ et $\eta(q)$.

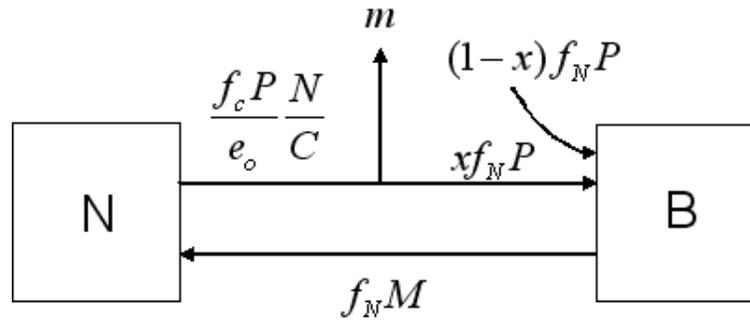


FIG. 3.3 – Modification du diagramme 3.1. Une partie de l'azote utilisé par la biomasse des décomposeurs provient de l'azote présent en solution dans le sol $((1-x)f_N P)$ et une partie provient de l'azote de la litière $(x f_N P)$. En utilisant une litière enrichie en ^{15}N , il est possible de distinguer ces deux composantes de signatures différentes (cf. paragraphe 2.7.3).

3.2 Modèles de décomposition

3.2.1 Substrat homogène

Si on choisit η nul, la qualité ne change pas au cours du temps. Les variables $f_N(q)$, $e(q)$ et $u(q)$ sont alors constantes, et le système d'équations devient :

$$\begin{aligned}\frac{dC(t)}{dt} &= -f_C \frac{1 - e_o}{e_o} u_o C(t) \\ \frac{dN(t)}{dt} &= -\frac{f_C u_o}{e_o} N(t) + f_N u_o C(t)\end{aligned}$$

Soient $C_o = C(0)$, $N_o = N(0)$ et $r_o = \frac{N_o}{C_o}$ les valeurs initiales de C, N et r. Les solutions du système d'équations sont :

Modèle 1

$$\left\{ \begin{array}{l} C(t) = C_o e^{-kt} \\ N(t) = C_o e^{-kt} \left[\frac{f_N}{f_C} - \left(\frac{f_N}{f_C} - r_o \right) e^{-f_C u_o t} \right] \\ k = f_C \frac{1 - e_o}{e_o} u_o \end{array} \right.$$

Le carbone de la litière est une fonction exponentiellement décroissante du temps, dont le taux de décomposition est explicitement relié aux paramètres des décomposeurs.

Rappelons que si $r_o < r_c = e_o \frac{f_N}{f_C}$, i.e. si la quantité d'azote présent initialement dans la litière est au-dessous d'un seuil critique, la fonction N est nécessairement croissante et on observe une accumulation initiale. Quand r atteint sa valeur critique r_c la fonction N devient décroissante et la minéralisation nette commence. Si $r_o > r_c$, i.e. si la litière contient initialement suffisamment d'azote, l'azote est minéralisé dès le départ et il n'y a pas d'accumulation.

Ces processus de minéralisation/accumulation d'azote sont la résultante de deux flux bruts qui prennent place dès le début de la décomposition. Le premier est une libération de l'azote de la litière, il s'agit de la minéralisation brute. Le deuxième correspond à l'incorporation d'azote (atmosphérique ou présent en solution dans le sol) vers la litière par les filaments mycéliens.

Supposons qu'à chaque cycle unitaire de décomposition (i.e. à chaque passage dans les décomposeurs représenté sur le **schéma 3.3**) une proportion x de l'azote qui est utilisé par les décomposeurs vient de la litière, et qu'une proportion (1-x) vient des ressources extérieures (organique ou inorganique).

En notant N_{endo} l'azote de la litière et N_{exo} l'azote provenant du sol ou de l'atmosphère, le système d'équations est sensiblement modifié :

$$\begin{aligned}\frac{dC(t)}{dt} &= -f_C \frac{1 - e_o}{e_o} u_o C(t) \\ \frac{dN_{endo}(t)}{dt} &= -\frac{f_C u_o}{e_o} N_{endo}(t) + x f_N u_o C(t) \\ \frac{dN_{exo}(t)}{dt} &= -\frac{f_C u_o}{e_o} N_{exo}(t) + (1 - x) f_N u_o C(t) \\ k &= f_C \frac{1 - e_o}{e_o} u_o\end{aligned}$$

Avec les conditions initiales $N_{endo}(0)=N(0)=N_o$ et $N_{exo}(0)=0$, les solutions du système d'équations sont :

Modèle 2

$$\left\{ \begin{array}{l} C(t) = C_o e^{-kt} \\ N_{endo}(t) = C_o e^{-kt} r_o e^{-f_C u_o t} + x \left[C_o e^{-kt} \frac{f_N}{f_C} (1 - e^{-f_C u_o t}) \right] \\ N_{exo}(t) = (1 - x) \left[C_o e^{-kt} \frac{f_N}{f_C} (1 - e^{-f_C u_o t}) \right] \end{array} \right.$$

La proportion x correspond à la part de recyclage interne de l'azote de la litière utilisé par les décomposeurs qui retourne à la litière. Si on considère que le pool d'azote minéral dans le sol est beaucoup plus grand que la quantité d'azote libérée par la litière et que les décomposeurs utilisent préférentiellement l'azote minéral, x doit être proche de 0. En revanche pour les sols où la disponibilité en azote est très faible, une partie de l'azote doit nécessairement venir de la litière pour fournir de l'énergie aux décomposeurs.

Sous réserve que x puisse être considéré constant, les flux bruts de minéralisation et d'immobilisation apparaissent donc explicitement dans ce modèle 2 : N_{exo} correspond au flux brut d'immobilisation, le premier terme de N_{endo} à la minéralisation brute de l'azote de la litière et le deuxième terme au cycle de l'azote de la litière minéralisé puis utilisé par la biomasse des décomposeurs. Ce modèle de décomposition peut être calibré et testé expérimentalement à partir de matériel marqué au ^{15}N . Les termes N_{endo} et N_{exo} définis au paragraphe 2.7.3 correspondent en effet aux deux flux identifiés ici.

Les modèles 1 et 2 ont été calibrés sur les jeux de données hêtre et eucalyptus et comparés. Les biais induits par la théorie des substrats homogènes nous ont amené à considérer des solutions plus complexes en prenant en compte la notion de qualité.

3.2.2 Substrat hétérogène

En prenant η non nul, il faut choisir une certaine forme pour les fonctions e , u et η . L'efficacité des décomposeurs dépend de la qualité du substrat et du type de décomposeur en activité. Ainsi [Davet \(1996\)](#) qui définit, de façon similaire à notre approche, « l'efficacité d'un

décomposeur comme le rapport entre le carbone qu'il a réussi à incorporer dans son protoplasme et la carbone qui était contenu dans le substrat », donne des valeurs moyennes de 0.35 à 0.55 pour le champignons et de 0.02 à 0.1 pour les bactéries. Plus la qualité du substrat est basse, plus il est récalcitrant et plus l'efficacité des décomposeurs diminue. La forme la plus simple est une fonction linéaire croissante de q . Il en va de même pour le déplacement moyen de qualité qui a été choisi comme une fonction linéaire croissante de q .

Le taux de croissance des décomposeurs doit aussi être une fonction croissante de q . Si les atomes de carbone étaient parfaitement accessibles, la relation serait linéaire. Cependant les atomes de carbone sont plus ou moins protégés physiquement de la décomposition, notamment par les phénomènes d'adsorption dans les argiles du sol (Von Lützow et al., 2006; Schmidt et Kögel-Knabner, 2002; Baldock et Skjemstad, 2000).

Cette protection physique augmente au fur et à mesure que le substrat réside longtemps dans la matrice du sol. Le taux de croissance des décomposeurs est donc relativement plus bas pour un substrat de basse qualité que ce qu'on pourrait attendre d'un point de vue strictement chimique. La fonction choisie est une fonction puissance de q , où le facteur β , supérieur ou égal à 1 représente la force de la protection physique. Si $\beta = 1$ on est dans le cas limite où le substrat est complètement libre. Les fonctions qui caractérisent la dynamique des décomposeurs pour une qualité q donnée se formalisent de la manière suivante :

$$\begin{aligned} e(q) &= e_o + e_1 q \\ u(q) &= u_o q^\beta \\ \eta(q) &= \eta_o + \eta_1 q \end{aligned}$$

Rappelons que $0 < e(q) < 1$, $u_o \geq 0$ et $\beta \geq 1$.

Examinons des cas particuliers simples, dont les solutions ont été testées sur divers jeux de données. La première solution consiste à choisir $\eta(q) = \eta_o$ constant. Le système est résoluble assez simplement.

Modèle 3

$$\left\{ \begin{aligned} q(t) &= \frac{q_o}{\left[1 + (\beta - 1) \cdot \eta_o \cdot f_C \cdot u_o \cdot q_o^{\beta-1} \cdot t\right]^{\frac{1}{\beta-1}}} \\ C(q) &= C_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1}{\eta_o \cdot e_1}} \cdot e^{\frac{q_o - q}{\eta_o}} \\ N(q) &= N_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1}{\eta_o \cdot e_1}} \cdot \left[\frac{f_N}{f_C \cdot r_o} \cdot e^{\frac{q_o - q}{\eta_o}} + \left(1 - \frac{f_N}{f_C \cdot r_o}\right) \right] \end{aligned} \right.$$

Le paramètre e_o est fixé à zéro pour imposer qu'une cohorte soit, au bout d'un temps infini, complètement décomposée. Ce modèle a été utilisé sur le jeu de données de décomposition de litière marquée de hêtre. Le modèle s'ajuste sans biais et convient ainsi à des données de décomposition de litière aérienne, mais il existe un certain nombre de problèmes liés à la paramétrisation en intégrant sur le long terme : en effet, choisir η constant revient à admettre que pour une qualité nulle la fonction de dispersion n'est pas nulle, i.e. qu'un matériel indécomposable (donc à l'état stationnaire) subit des changements. Cette propriété aboutit là

aussi à une accumulation infinie de C et N et le modèle intégré sur une infinité de cohortes apportées régulièrement au sol diverge. Il ne peut donc servir que pour décrire les premières phases de la décomposition. Il a cependant donné des résultats intéressants sur les différents comportements microbiens possibles liés au ratio C/N relatifs de la litière et de l'humus. L'ensemble des résultats liés à l'ajustement de ce modèle ont été publiés dans [d'Annunzio et al. \(2008b\)](#).

La solution alternative consiste à prendre pour η une fonction linéaire de q , i.e. $\eta(q) = \eta_o + \eta_1 q$. Pour des raisons de convergence numérique (si les degrés de liberté du système d'équations excèdent les contraintes imposées par les données à ajuster, on obtient généralement des valeurs de paramètres absurdes ou bien une divergence du modèle), la solution la plus simple consiste à fixer $e_1 = 0$, et $\eta_o = 0$. L'efficacité est donc indépendante de la qualité, ce qui est une approximation raisonnable pour des faibles variations de $e(q)$. On notera que ces deux couples de contraintes ($\eta_1|e_o$ et $\eta_o|e_1$ égaux à zéro) sont équivalents en termes d'intégration (les solutions sont symétriques) mais que les comportements asymptotiques sont différents. La solution associée à $\eta_o|e_1=0$ s'écrit de la manière suivante :

Modèle 4

$$\left\{ \begin{array}{l} q(t) = \frac{q_o}{\left[1 + \beta \eta_1 f_C u_o q_o^\beta t\right]^{\frac{1}{\beta}}} \\ C(q) = C_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1-e_o}{\eta_1 e_o}} \\ N(q) = C_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1-e_o}{\eta_1 e_o}} \left[\frac{f_N}{f_C} - \left(\frac{f_N}{f_C} - r_o\right) \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1}{\eta_1}} \right] \end{array} \right.$$

Avec cette solution de modélisation, une cohorte de litière aboutit au bout d'un temps infini à un matériel complètement décomposé dont le ratio N/C converge vers celui des décomposeurs $\frac{f_N}{f_C}$. C'est à partir de ce modèle, appelé modèle II dans [Ågren et Bosatta \(1998\)](#), que l'on a construit les modèles utilisés pour la dynamique de décomposition sous plantation d'eucalyptus. Il y a théoriquement quatre paramètres à ajuster : η_1 , e_o , u_o et β . La signification du paramètre β qui décrit la protection physique de la MO dans la matrice du sol n'est à ce jour pas encore bien expliquée par les auteurs de la théorie. Elle a été interprétée de manière thermodynamique dans [Bosatta et Ågren \(1999\)](#) en prenant en compte l'énergie de liaison des molécules de carbone entre elle et avec le sol (énergie libre ou enthalpie d'un complexe chimique) et a été relié aux taux d'argiles dans le sol dans [Bosatta et Ågren \(1997\)](#) pour illustrer leur rôle de protection de la MO. A l'instar des autres publications utilisant cette théorie, nous avons choisi d'affecter à β une valeur constante par défaut de 7 (sans dimension), afin de permettre une comparaison des paramètres avec ceux obtenus dans d'autres études. Les paramètres η_1 et e_o sont sans dimension. Le paramètre $u(q)$ s'exprime en $g \text{ gC}^{-1} \text{ t}^{-1}$, où t est l'unité de temps choisie. En reprenant les principes utilisés pour le modèle 2 un dernier modèle dérivé permet de distinguer les flux bruts de minéralisation et d'immobilisation d'azote :

Modèle 5

$$\left\{ \begin{array}{l} q(t) = \frac{q_o}{\left[1 + \beta \eta_1 f_C u_o q_o^\beta t\right]^{\frac{1}{\beta}}} \\ C(q) = C_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1-e_o}{\eta_1 e_o}} \\ N_{endo}(q) = C_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1-e_o}{\eta_1 e_o}} \left[r_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1}{\eta_1}} + x \frac{f_N}{f_C} \left(1 - \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1}{\eta_1}}\right) \right] \\ N_{exo}(q) = C_o \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1-e_o}{\eta_1 e_o}} (1-x) \frac{f_N}{f_C} \left(1 - \left(\frac{q}{q_o}\right)^{\frac{1}{\eta_1}}\right) \end{array} \right.$$

A l'échelle de l'année ou du semestre, l'utilisation d'un paramètre u_o constant suffit amplement pour ajuster des données C et N. En revanche, (voir par exemple la **figure 4.11**), si on cherche à ajuster des données à l'échelle de la quinzaine de jours ou du mois, il faut prendre en compte les variations saisonnières du climat qui influencent fortement la dynamique de décomposition.

3.2.3 Variations saisonnières : dépendance des paramètres aux conditions du milieu

Dans une discussion sur les effets croisés de la température et de l'humidité sur la respiration du sol, [Keith et al. \(1997\)](#) répertorient un certain nombre d'études mettant en relation l'humidité du sol avec l'activité microbienne. Retenons que dans des environnements où la température est stable et relativement élevée, comme c'est le cas au Congo, l'humidité du sol peut expliquer 42 à 82 % de la variance observée sur les flux de CO₂ respiré par le sol ([Orchard et Cook, 1983](#); [Rout et Gupta, 1989](#); [Holt et al., 1990](#)). Ce phénomène a déjà été souligné dans les plantations d'eucalyptus de Pointe-Noire par [Epron et al. \(2004\)](#) qui montre une relation logarithmique claire entre l'humidité volumique du sol et la respiration, elle-même fortement déterminée par l'activité microbienne liée à la décomposition. Par ailleurs, dans une expérience d'incubation à 20 °C de Ray Grass (*Lolium multiflorum* Lamarck.) sur des sols limoneux à argileux (gradient de textures de sol), [Thomsen et al. \(1999\)](#) montrent que l'activité microbienne est reliée de façon linéaire à la réserve d'eau accessible aux microbes (EAM), définie comme la différence entre l'humidité volumique totale et l'eau inaccessible (humidité volumique au point de flétrissement multipliée par la densité apparente).

A partir de ces considérations, nous avons testé l'EAM et la pluviométrie comme facteurs abiotiques de variabilité, via le paramètre u_o , taux de croissance des décomposeurs par unité de carbone. On remarquera ici que l'on n'utilise pas la réserve utile (RU=Humidité volumique après drainage libre-Point de flétrissement) qui caractérise l'eau utilisable par les plantes, car du fait du potentiel très fort de pénétration des hyphes mycéliens dans le milieu, ceux-ci (et a fortiori les bactéries) peuvent utiliser de l'eau beaucoup moins libre que ce que font les racines ([Davet, 1996](#)). Cette dépendance vis-à-vis du facteur *eau* a été choisie de manière linéaire :

$$u_o = u_{Base} + u_{Contrôle} \cdot Contrôle,$$

où *Contrôle* est soit la pluviométrie cumulée entre deux dates de prélèvement de sacs de litière, soit l'EAM à un temps donné. Le paramètre u_{Base} est le taux de croissance minimum quand le facteur de contrôle est nul. Le paramètre $u_{Contrôle}$ caractérise la réactivité des décomposeurs à un changement de disponibilité de l'eau (c'est la pente de la relation linéaire). A priori, ce paramètre doit dépendre de la température, mais encore une fois nous considérons que celle-ci ne variait pas et qu'elle était suffisamment élevée pour être sans incidence sur la communauté des décomposeurs.

3.3 Modèle d'évolution du carbone et de l'azote

A partir des modèles de décomposition utilisés pour décrire l'évolution d'une cohorte de litière (qui expérimentalement correspond à la mise en place d'un jeu de sacs de litière par exemple), il est possible de développer un modèle d'évolution du carbone et de l'azote dans la litière au sol, en intégrant l'apport de cohortes sur un certain laps de temps, c'est-à-dire en utilisant des modèles de chute de litière. De façon théorique, si $L(t_0)$ est la quantité de litière apportée au temps t_0 au substrat en décomposition, au temps t elle possède une qualité $q(t-t_0)$ et des teneurs $C(t-t_0)$ et $N(t-t_0)$ en carbone et azote (décrites par l'un des modèles présentés ci avant).

Alors les dynamiques du carbone et de l'azote dans la litière au sol s'écrivent :

Equation 3.10

$$\widehat{C}(t) = \int_0^t L(t-a)C(a)da$$

$$\widehat{N}(t) = \int_0^t L(t-a)N(a)da$$

Ces deux équations traduisent que la litière du sol au temps t , est formée de l'ensemble des cohortes d'âge a , ayant été produites à la date $t-a$, a variant entre 0 et t . Dans une étude précédente (d'Annunzio, 2004, mémoire de DEA), les caractéristiques de la dynamique de chute de litière pour le clone PF1-41 et le clone 18-52 ont été étudiées et modélisées à l'échelle annuelle et mensuelle.

Rappelons en ici les principales caractéristiques : Les chutes de litière totale annuelles ainsi que les chutes de litière foliaire annuelles sont des fonctions croissantes de l'âge du peuplement. Aucune différence significative n'est observée entre les deux clones. Elles croissent de façon linéaire jusqu'à un âge proche de la fermeture du couvert puis se stabilisent autour d'un palier, avec de fortes variations interannuelles. Les chutes sont par ailleurs très inégalement réparties au cours de l'année : elles ont lieu essentiellement à deux périodes, en début de saison humide et en début de saison sèche. Les processus biologiques et climatiques qui sont à l'origine de ce schéma bimodal ont déjà été discuté (d'Annunzio, 2004). Retenons que les chutes de litières peuvent être vues soit comme une fonction linéaire segmentée (approche continue), soit comme une succession de pics (approche discrète). Nous ne développerons pas ici un modèle prenant en compte la quinzaine de pics qui ont lieu au cours d'une rotation (deux pics pendant 7 à 8 ans). Quoique mathématiquement possible, la solution analytique serait

assez lourde (environ 45 termes pour le carbone et le double pour l'azote, voir les conclusions de la partie suivante). En revanche, le cas d'un seul pic est étudié et mis en relation avec le flush de matière organique apporté au sol lors de l'exploitation, avec la restitution des résidus (feuilles, écorces, branches).

3.3.1 Cas des apports réguliers de litière : approche continue

Diverses fonctions permettent de modéliser le schéma de chute de litière (meilleur ajustement obtenu avec une fonction logistique). Pour des raisons d'intégration des équations 3.10, le modèle retenu est de type affine segmenté. Si a est l'âge du peuplement, $L(a)$ les chutes à cet âge et a_c l'âge critique où le palier L_s est atteint, alors :

Equation 3.11

$$\text{Si } a < a_c \quad L(a) = \frac{a}{a_c} L_s$$

$$\text{Si } a > a_c \quad L(a) = L_s$$

En utilisant le Modèle 4 pour décrire l'évolution du carbone en décomposition, avec

$$C(t) = C_o \frac{1}{(1 + \lambda t)^\mu}$$

$$\lambda = \beta f_C \eta_1 u_o q_o^\beta$$

$$\mu = \frac{1 - e_o}{\eta_1 e_o \beta},$$

l'équation 3.10 peut alors s'écrire :

$$\begin{aligned} \widehat{C}(t) &= \int_0^t L(a) C(t-a) da \\ &= \int_0^{a_c} L(a) C(t-a) da + \int_{a_c}^t L(a) C(t-a) da \\ &= \int_0^{a_c} \frac{a \frac{L_s C_o}{a_c}}{(1 + \lambda(t-a))^\mu} da + \int_{a_c}^t \frac{L_s C_o}{(1 + \lambda(t-a))^\mu} da \\ &= -\frac{L_s C_o}{a_c \lambda} \int_0^{a_c} \frac{1 + \lambda(t-a) - (1 + \lambda t)}{(1 + \lambda(t-a))^\mu} da + \int_{a_c}^t \frac{L_s C_o}{(1 + \lambda(t-a))^\mu} da \end{aligned}$$

Remarquons à ce stade que la fonction $\widehat{C}(t)$ converge vers une valeur finie pour $t \mapsto \infty$ si et seulement si $\mu > 1$.

En posant f_t la fonction du temps t telle que :

$$f_t : (t_1, t_2, \mu) \mapsto \frac{1}{(1 + \lambda(t - t_1))^\mu} - \frac{1}{(1 + \lambda(t - t_2))^\mu},$$

la dernière expression s'écrit de façon analytique $\widehat{g}_\mu(t)$

$$\widehat{g}_\mu(t) = \frac{L_s C_o}{a_c \lambda} \left[-\frac{f_t(a_c, 0, \mu - 2)}{\lambda(\mu - 2)} + (1 + \lambda t) \frac{f_t(a_c, 0, \mu - 1)}{\lambda(\mu - 1)} + t_c \frac{f_t(t, a_c, \mu - 1)}{\mu - 1} \right]$$

La quantité de carbone au temps t dans la litière au sol vaut

$$\widehat{C}(t) = \widehat{g}_\mu(t)$$

En procédant de façon similaire pour l'azote dans le substrat (Modèle 4), avec

$$\begin{aligned} \widehat{N}(t) &= C_o \left[\frac{f_N}{f_C} \frac{1}{(1 + \lambda t)^\mu} + \left(\frac{f_N}{f_C} - r_o \right) \frac{1}{(1 + \lambda t)^\nu} \right] \\ \lambda &= \beta f_C \eta_1 u_o q_o^\beta \\ \mu &= \frac{1 - e_o}{\eta_1 e_o \beta} \\ \nu &= \frac{1}{\eta_1 e_o \beta} \end{aligned}$$

La quantité d'azote au temps t dans la litière au sol vaut

$$\widehat{N}(t) = \frac{f_N}{f_C} \widehat{g}_\mu(t) - \left(\frac{f_N}{f_C} - r_o \right) \widehat{g}_\nu(t)$$

Enfin, en reprenant le **schéma 3.2**, la quantité $R(t)$ de carbone respiré au temps t ainsi que la quantité $m(t)$ d'azote minéralisé peuvent s'écrire :

$$\begin{aligned} R(t) &= f_C u(t) \widehat{C}(t)^{\frac{1-e_o}{e_o}} \\ m(t) &= \frac{f_C}{e_o} u(t) \widehat{N}(t) - f_N u(t) \widehat{C}(t) \end{aligned}$$

L'ensemble des équations et paramètres qui régissent, en fonction du temps, l'évolution du carbone \widehat{C} et de l'azote \widehat{N} de la litière au sol, ainsi que les taux de respiration du carbone R et de minéralisation de l'azote m provenant de cette litière se résument ainsi (pour la signification des paramètres, voir le récapitulatif 3.1.1) :

Modèle 6

$$\widehat{C}(t) = \widehat{g}_\mu(t)$$

$$\widehat{N}(t) = \frac{f_N}{f_C} \widehat{g}_\mu(t) - \left(\frac{f_N}{f_C} - r_o \right) \widehat{g}_\nu(t)$$

$$R(t) = \frac{u_o}{1 + \lambda t} f_C \widehat{C}(t) \frac{1 - e_o}{e_o}$$

$$m(t) = \frac{u_o}{1 + \lambda t} \left[\frac{f_C \widehat{N}(t)}{e_o} - f_N \widehat{C}(t) \right]$$

Les paramètres et fonctions utilisées dans ce modèle sont définis comme suit :

$$\lambda = \beta f_C \eta_1 u_o q_o^\beta$$

$$\mu = \frac{1 - e_o}{\eta_1 e_o \beta}$$

$$\nu = \frac{1}{\eta_1 e_o \beta}$$

$$f_t(t_1, t_2, \mu) = \frac{1}{(1 + \lambda(t - t_1))^\mu} - \frac{1}{(1 + \lambda(t - t_2))^\mu}$$

$$\widehat{g}_\mu(t) = \frac{L_s C_o}{a_c \lambda} \left[-\frac{f_t(a_c, 0, \mu - 2)}{\lambda(\mu - 2)} + (1 + \lambda t) \frac{f_t(a_c, 0, \mu - 1)}{\lambda(\mu - 1)} + t_c \frac{f_t(t, a_c, \mu - 1)}{\mu - 1} \right]$$

3.3.2 Cas d'un apport par flush

Lors de l'exploitation, la litière est apportée au sol en une seule fois et l'évolution du carbone et de l'azote issus de cet apport se déduit simplement du modèle 4.

Modèle 7

$$\begin{aligned}\widehat{C}(t) &= C_o \frac{1}{(1 + \lambda t)^\mu} \\ \widehat{N}(t) &= C_o \left[\frac{f_N}{f_C} \frac{1}{(1 + \lambda t)^\mu} - \left(\frac{f_N}{f_C} - r_o \right) \frac{1}{(1 + \lambda t)^\nu} \right] \\ R(t) &= \frac{u_o}{(1 + \lambda t)} f_C \widehat{C}(t) \frac{1 - e_o}{e_o} \\ m(t) &= \frac{u_o}{(1 + \lambda t)} \left[\frac{f_C \widehat{N}(t)}{e_o} - f_N \widehat{C}(t) \right]\end{aligned}$$

Chapitre 4

Résultats

« Moi aussi, je me suis penché sur les traces sensibles, mais pour leur demander uniquement d'entrer dans le cercle qu'avait dessiné ma raison. Ah ! bien des fois le cercle fut si étroit, si étroit. Mais si étroit était-il, il était immense puisqu'il ne contenait que de la vérité. »

Le mystère de la Chambre Jaune, Gaston Leroux

Sommaire

4.1	Devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais	77
4.1.1	Caractéristiques des arbres abattus	77
4.1.2	Bilan ^{15}N	87
4.2	Devenir de l'azote dans la litière en décomposition	93
4.2.1	Perte de masse, taux de cendres, concentration en C et N	93
4.2.2	Valeurs de N et ^{15}N au point initial	97
4.2.3	Dynamique de C, N et ^{15}N dans les litières en décomposition	97
4.2.4	Dynamique du ^{15}N dans les litières marquées épandues au pied des arbres	99
4.3	Dynamique du carbone issu d'apports de MO	101
4.3.1	CIFOR	101
4.3.2	Afforestation	107
4.4	Ajustements des modèles	109
4.4.1	Décomposition d'une cohorte : ajustement sur les données sacs de litière	111
4.4.2	Décomposition de la litière du sol	113

TAB. 4.1 – Croissance comparée en hauteur et circonférence des deux clones. d.r. est la différence relative entre PF1-41 et 18-52

	8 mois (Nov 05)	13 mois (Avr 06)	19 mois (Oct 06)	20 mois (Déc 06)
Circonférence (cm)				
PF1-41	4.6 ± 1.5	13.2 ± 4.2	19.6 ± 5.3	21.6 ± 5.4
18-52	3.2 ± 1.5	10.5 ± 2.9	15.6 ± 3.4	17.7 ± 3.5
d.r.	30	20	20	18
Hauteur (m)				
PF1-41	1.5 ± 0.3	4.5 ± 0.9	7.4 ± 1.4	8.3 ± 1.5
18-52	1.2 ± 0.3	4.3 ± 0.8	6.6 ± 1.2	7.1 ± 1.2
d.r	20	4	11	14

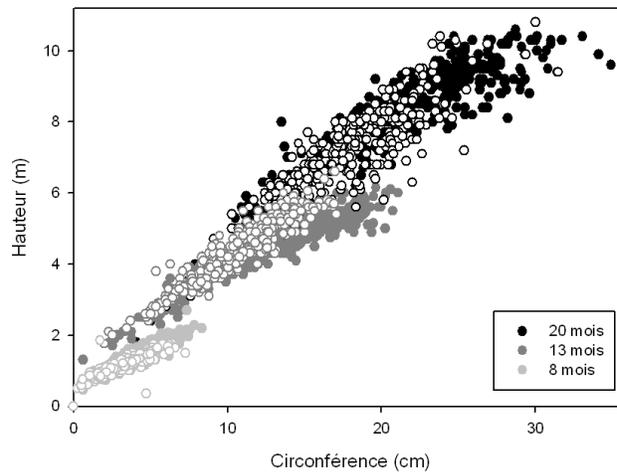


FIG. 4.1 – Nuage Hauteur/Circonférence à 8, 13 et 20 mois des arbres de la parcelle, pour le PF1-41 (symboles pleins) et le 18-52 (symboles vides).

4.1 Devenir de l'azote apporté sous forme d'engrais

4.1.1 Caractéristiques des arbres abattus

Biomasse et croissance

Les données de croissance pour les deux clones aux âges de 8, 13 et 20 mois sont représentées sur la **figure 4.1**. Aux trois dates, le clone PF1-41 était en moyenne significativement plus gros et plus grand que le clone 18-52 (**Tableau 4.1**). Des tests de normalité (d'Agostino et al., 1990) ont été effectués sur les distributions normalisées réduites pour la hauteur et la circonférence, pour chaque clone et à chaque date. Les résultats sont présentés dans le **tableau a.1** et montrent que, de façon globale, les distributions en hauteur et circonférence étaient centrées pour le 18-52 aux trois dates (léger décalage à 8 mois en hauteur et 19 mois en circonférence) alors qu'à partir de 19 mois, les distributions étaient asymétriques pour le PF1-41, avec un fort décalage sur la droite (**Figure a.6**). Le peuplement de 18-52, plus petit et moins gros que celui de PF1-41, est donc également plus homogène en terme de caractéristiques dendrométriques.

Variabilité de la fertilité de la parcelle

La **figure 5.2** (page 126) montre le gradient de fertilité observé sur la parcelle, avec en premier lieu un effet de bord parallèle à la route (gradient croissant en s'éloignant de la route). Ceci est probablement dû à la présence des arbres de la très vieille parcelle CTFT, dont les racines ont pu être trouvées jusqu'à la troisième ligne de la parcelle ^{15}N (lignes 1 à 3) et qui étaient donc en compétition pour la ressource en engrais. Cet effet de bord explique probablement la traîne observée sur la distribution des hauteurs et des circonférences des PF1-41. Un effet semblable, à proximité de la parcelle R8906 (colonnes 1 à 3, lignes 1 à 8), est également probable.

Ensuite, les deux zones plantées en PF1-41 et 18-52 sont manifestement différentes. Cette différence est soit liée à un effet clone, soit à un effet terrain, et relève probablement de l'interaction de ces deux facteurs. L'analyse par NIRS des échantillons de sol prélevés avant la plantation révèle qu'il existe bien des différences entre les deux zones. L'axe 1 de l'ACP réalisée sur les spectres des échantillons discrimine les horizons de sol, et ce même axe montre un décalage systématique, horizon par horizon, entre la zone PF1-41 et la zone 18-52 (**Figure a.7**). Le décalage entre les deux zones va dans le même sens que le gradient avec la profondeur.

Pour le PF1-41 et le 18-52 respectivement, la mortalité était de 1.8 et 6.8% à 6 mois, 1.9 et 7.4 % à 13 mois et de 2 et 8.2 % à 19 mois. La parcelle ^{15}N présentait donc des différences intrinsèques de fertilité, liées par exemple à la pente. Le but n'étant pas de faire une comparaison stricte de la dynamique de croissance des deux clones, mais plutôt de proposer différentes stratégies de croissance et d'utilisation de l'engrais apporté à la fertilisation, les résultats qui suivent doivent être interprétés en gardant ceci en mémoire.

TAB. 4.2 – Concentrations en azote des compartiments des deux clones à tous les âges. Valeurs moyennes plus ou moins un écart-type, en mgN g^{-1} MS

		Feuilles	Branches	Tronc	Souche	Racines
8 mois	PF1-41	28.4 ± 3.4	6.6 ± 1.2	4.4 ± 1	3.7 ± 0.3	8.5 ± 2
	18-52	24.5 ± 0.8	6.3 ± 1.3	5 ± 0.7	4.4 ± 0.1	6.9 ± 1.1
13 mois	PF1-41	18.8 ± 0.8	3.2 ± 0.7	2.8 ± 2.1	1.3 ± 0.3	4.3 ± 1.6
	18-52	16 ± 1.3	2.6 ± 0.8	2.9 ± 1.8	2.1 ± 0.2	3.4 ± 0.9
19 mois	PF1-41	14.6 ± 2.3	2.6 ± 1	2.9 ± 2.2	1.3 ± 0.1	4.8 ± 1.3
	18-52	12.9 ± 2.5	2.4 ± 0.7	2.3 ± 1.1	1.9 ± 0.4	3.7 ± 0.6

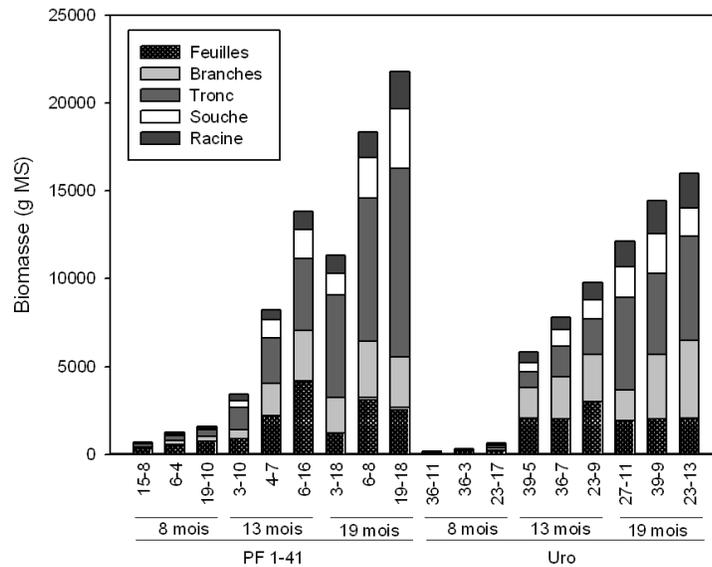


FIG. 4.2 – Biomasse par compartiments des arbres marqués abattus à 8, 13 et 19 mois.

Biomasse

Les trois arbres marqués abattus à chaque date pour chaque clone ont été sélectionnés pour être représentatifs de l'ensemble du nuage global (**Figure a.9**). Un arbre petit, un moyen et un grand ont ainsi été choisis dans la mesure du possible. Les biomasses par compartiments des arbres abattus sont représentées sur la **figure 4.2**. Les différences de répartition de biomasse entre les deux clones concernent essentiellement tronc et branches. Le clone PF1-41 possédait jusqu'à 20 mois un tronc plus grand et plus gros que le clone 18-52 mais avec (relativement à la biomasse totale) moins de branches et de feuilles. Ces différences ont été observées dans d'autres études : [Safou-Matondo et al. \(2004\)](#) par exemple, montrent que le 18-52 possède 36% de biomasse foliaire relative de plus que le PF1-41, au moment de l'exploitation (8 ans). A 8 mois, la biomasse moyenne des PF1-41 était significativement plus grande que celle des 18-52. A 13 et 19 mois, ces différences n'étaient plus significatives.

Ces différences sont caractéristiques des deux stratégies de croissance des clones. Le PF1-41 alloue plus de réserves à la fabrication du tronc et développe un LAI moins grand que le 18-52 ([Nouvellon et al., 2005](#)). Le retard de croissance du 18-52 observé dans cette étude peut être une conséquence de ce trait : ce clone investit dans les premiers stades de la croissance dans l'élaboration de nombreuses branches et feuilles, plus fines que celles du PF1-41. Cet investissement lui permet par la suite de développer des capacités de croissance qui donnent les rendements observés avec des différences de MAI à l'âge d'exploitation de 43% entre les deux clones ([Safou-Matondo et al., 2005](#)) : à partir de 24 mois environ, la courbe de croissance du 18-52 dépasse normalement celle du PF1-41 (Aubin Saya, com. pers.). En raison de la durée de nos observations (20 mois), ce schéma n'a pu être observé.

Sous estimation de la biomasse racinaire

Le root/shoot ratio était inférieur à celui attendu (0.25 pour les deux clones contre 0.31 et 0.47 attendus pour le PF1-41 et 18-52, respectivement, à un an, Philippe Deleporte, com. pers.). Cette sous-estimation a plusieurs origines : les racines en profondeur et les racines se trouvant hors de la zone prospectée (particulièrement à 8 mois) et qui n'ont ainsi pas été comptées dans le bilan de biomasse, ainsi que la méthode de prélèvement et de tri des racines qui reste tributaire de la méticulosité des opérateurs.

Azote

Le **tableau 4.2** donne les concentrations en azote par âge, par clone et par compartiments. De façon générale, le PF1-41 présentait une plus forte concentration que le 18-52. Ces différences ne sont significatives que pour les racines et pour les feuilles à 13 mois. Pour les autres compartiments, il n'y avait pas de différence entre les clones, âge par âge.

Pour les deux clones, la concentration en azote dans l'arbre diminuait avec l'âge pour tous les compartiments. En moyenne dans l'arbre, elle était significativement plus élevée à 8 mois qu'à 13 et 19 mois. Il n'y avait pas de différence de concentration moyenne de N entre 13 et 19 mois, pour les deux clones. De même, âge par âge et pour les deux clones, aucun effet individu n'était significatif en terme de concentration de N. La concentration en N était donc homogène entre tous les individus du même âge, et elle diminuait avec l'âge.

Les feuilles étaient le compartiment le plus concentré, suivi des racines puis des autres

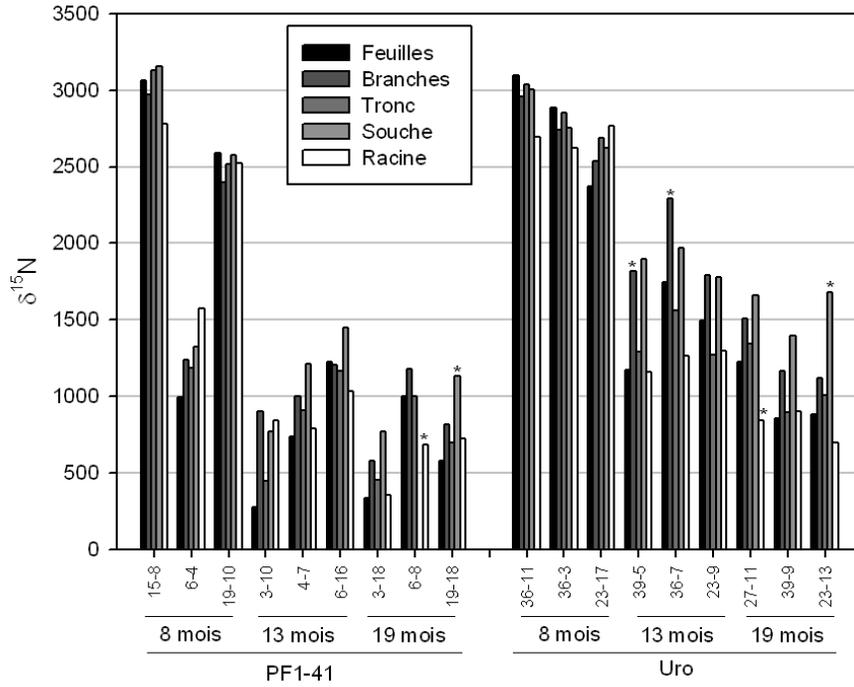


FIG. 4.3 – $\delta^{15}\text{N}$ dans les compartiments des arbres marqués abattus, à tous les âges, pour les deux clones.

TAB. 4.3 – $\delta^{15}\text{N}$ à 3, 8, 13 et 19 mois dans les arbres marqués. Les moyennes sont données en ‰, les valeurs entre parenthèses un écart-type. Les signes \vee et $>$ indiquent des différences significatives entre deux valeurs, le signe $=$ aucune différence.

	3 mois		8 mois		13 mois		19 mois
18-52	3359 (423)	$>$	2740 (386)	$>$	1424 (376)	$>$	1013 (304)
	\parallel		\vee		\vee		\vee
PF1-41	3555 (935)	$>$	2283 (788)	$>$	903 (370)	$=$	699 (336)

compartiments. A chaque date et pour les deux clones, ces différences étaient significatives :

Feuilles>Racines>Branches=Tronc=Souche

Pour les deux clones, à toutes les hauteurs dans l'arbre, l'écorce était 4 fois plus concentrée en N que le bois.

La concentration en N dans les feuilles est passée pour le PF1-41 (resp. 18-52) de 2.9% à 8 mois, 1.9% à 13 mois et 1.5% à 19 mois (resp. 2.5, 1.5 et 1.3%). L'azote des feuilles représentait à 8 mois 80% de l'azote de l'arbre et 50% à 19 mois, alors que le tronc passait de 1 à 25 % (moyenne pour les deux clones, **Figure a.10**).

La concentration en azote dans le bois augmentait avec la hauteur dans l'arbre (**Figure a.11**). Les jeunes organes sont en effet plus concentrés que les parties lignifiées du fait de la translocation des éléments minéraux, i.e. transfert des réserves vers les parties en croissance ([Laclau et al., 2004](#)). La différence n'est cependant significative que pour le dernier billon (plus concentré au sommet que les autres qui ne présentent pas de différence significative), pour le PF1-41 uniquement. Ce schéma a été largement mis en évidence et expliqué par [Saint-André et al. \(2002\)](#), dans une étude chrono séquentielle des teneurs en éléments minéraux dans les cernes de croissance, sur les plantations d'eucalyptus au Congo.

De même, à 19 mois, les feuilles sénescentes et les feuilles très jeunes étaient présentes en nombre suffisant pour faire des analyses. Les feuilles jeunes étaient les plus concentrées (2.2%), les feuilles adultes légèrement moins (1.8 %) alors que les feuilles sénescentes et les feuilles de litière avaient une concentration beaucoup plus faible (0.4 à 0.6 %). Il s'agit là aussi de la translocation foliaire largement mise en évidence pour de nombreuses espèces d'arbres ([Saur et al., 2000](#)). En moyenne, la concentration en N dans les feuilles de litière représentait 35% de celle dans les feuilles vertes. Aucune différence de translocation n'a été observée entre les deux clones, mais en raison du faible nombre de mesures (3 par clone), il est impossible de conclure à ce stade quant à une translocation identique entre clones.

Le profil des concentrations d'azote dans le sol est donné sur la **figure a.12**. Il décroît de 0.43 mgN g⁻¹sol en surface à 0.11 mgN g⁻¹sol pour l'horizon [100-200cm]. Ce schéma était observé à tous les âges et aucune différence n'était observée entre les deux clones, âge par âge. La gamme de valeurs observées coïncide avec celles obtenues lors de précédentes études ([Bernhard Reversat, 1996](#); [d'Annunzio et al., 2008a](#)).

Excès ¹⁵N

Dans les arbres abattus

Le $\delta^{15}\text{N}$ moyen était significativement plus élevé (sauf à trois mois) et plus homogène pour le clone 18-52 que pour le clone PF1-41 (**Tableau 4.3**). A 8 et 19 mois pour le PF1-41, et à 19 mois pour le 18-52, il existait des différences significatives entre marquage moyen par individu (forte variabilité inter arbres).

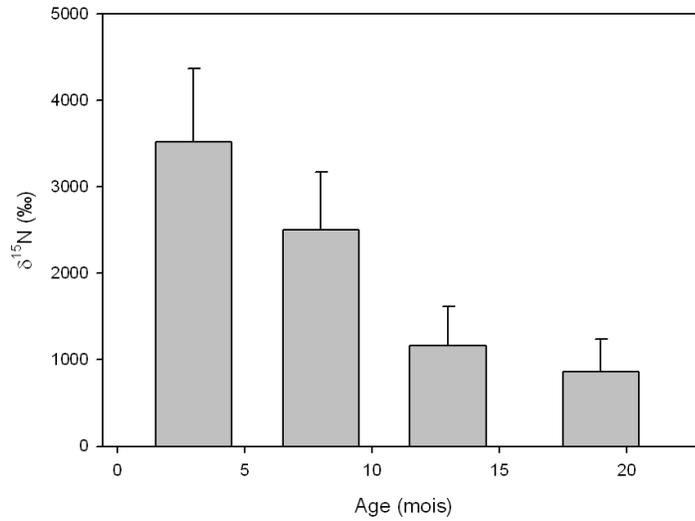


FIG. 4.4 – $\delta^{15}\text{N}$ moyen dans la biomasse de tous les arbres marqués abattus (clones confondus) en fonction de l'âge.

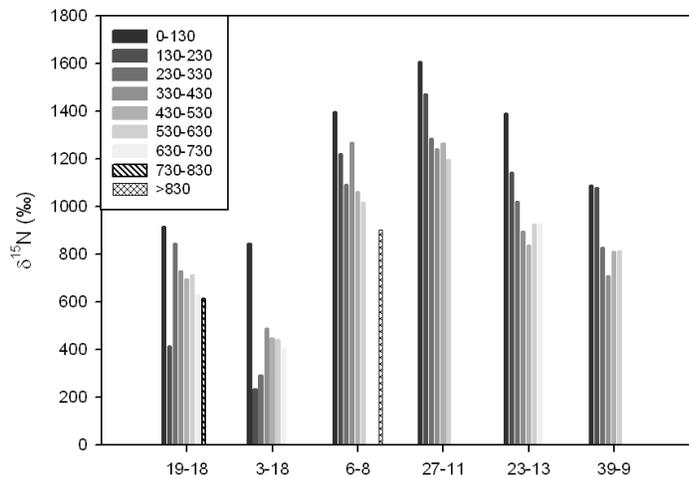


FIG. 4.5 – $\delta^{15}\text{N}$ dans les rondelles du tronc (bois et écorces mélangées) des arbres marqués, abattus à 19 mois.

En revanche, la variabilité intra arbre était assez faible : la **figure 4.3** montre l'homogénéité inter compartiment pour chaque arbre abattu. Cette homogénéité dans l'arbre se traduit aussi au niveau des compartiments :

- à hauteur de billon donnée, il n'y avait pas de différence significative de marquage entre l'écorce et le bois
- à 19 mois, âge où différents types de feuilles ont pu être prélevés, il n'y avait pas de différence de marquage entre feuilles sénescentes, feuilles jeunes et feuilles normales, i.e. pas de fractionnement induit par la translocation alors que les niveaux de N étaient très différents entre feuilles vivantes et feuilles sénescentes ou mortes
- il n'y avait pas de différence entre branches primaires et branches secondaires, pour les deux clones à tous les âges
- enfin, à 8 mois pour les deux clones et à 13 mois et 20 mois pour le PF1-41, il n'y avait pas de différence entre racines fines, moyennes ou grosses au niveau du marquage. Par âge et par clone, aucune différence n'a été observée par ailleurs pour le marquage des racines aux différentes profondeurs.

Pour les deux clones, le $\delta^{15}\text{N}$ moyen diminuait avec l'âge (**Figure 4.4**). Il est passé en 16 mois de 3500 à 850‰ environ. Dans les premières phases de la croissance, l'azote minéral apporté sous forme d'engrais, et fortement enrichi, fournit l'essentiel des besoins de l'arbre. Au fur et à mesure de la croissance, cette quantité de ^{15}N se dilue dans l'arbre alors que celui-ci utilise d'autres formes non enrichies (azote atmosphérique fixé par des organismes décomposeurs, eux-mêmes activés par les apports de matière organique, azote organique du sol minéralisé, azote minéral en solution). De plus, une partie de l'engrais apporté doit être régulièrement lessivée dans le sol et drainée vers les horizons profonds, en deçà de la rhizosphère, et la source s'épuise au fur et à mesure de la croissance.

Cette dilution avec l'âge a été observée de façon indirecte à travers certains compartiments également :

- L'excès isotopique dans les billons du tronc diminuait avec la hauteur dans l'arbre, à tous les âges. La **figure 4.5** montre les résultats obtenus à 19 mois uniquement, pour plus de lisibilité, mais le même schéma est observé à tous les âges. Ce schéma décroissant s'explique par la structure emboîtée des unités de croissance de l'arbre. Les premiers cernes formés au début de la croissance correspondent à un marquage fort. À fur et à mesure de la croissance, les nouveaux cernes recouvrent les précédents, alors que le signal ^{15}N diminue. Le tronc est ainsi constitué de différentes « couches d'oignon » au marquage décroissant. En réalisant des coupes de 5 cm tous les mètres, un gradient de marquage lié à la croissance apparaît ainsi comme représenté schématiquement sur la **figure a.13**.
- les branches vivantes à 13 et 19 mois présentaient un excès isotopique inférieur à celui des branches mortes (significatif pour le 18-52 à 13 mois uniquement, **Figure a.14**). Les branches mortes prélevées à une date donnée ont en effet été produites à une date antérieure, et possédaient un marquage correspondant. Le marquage général étant décroissant, ceci explique probablement les différences observées par dates entre branches vivantes et branches mortes. Remarquons ici que les feuilles ayant une durée de vie moyenne de 184 jours ([Laclau, 2001](#)), il est raisonnable d'attribuer une durée de vie du même ordre pour les branches de petit diamètre qui ont été récoltées comme branches mortes. La correspondance entre le marquage moyen dans l'arbre à une date et le marquage des branches mortes à une date ultérieure (fréquence d'abattage tous les 200 jours environ) concorde avec l'hypothèse proposée.

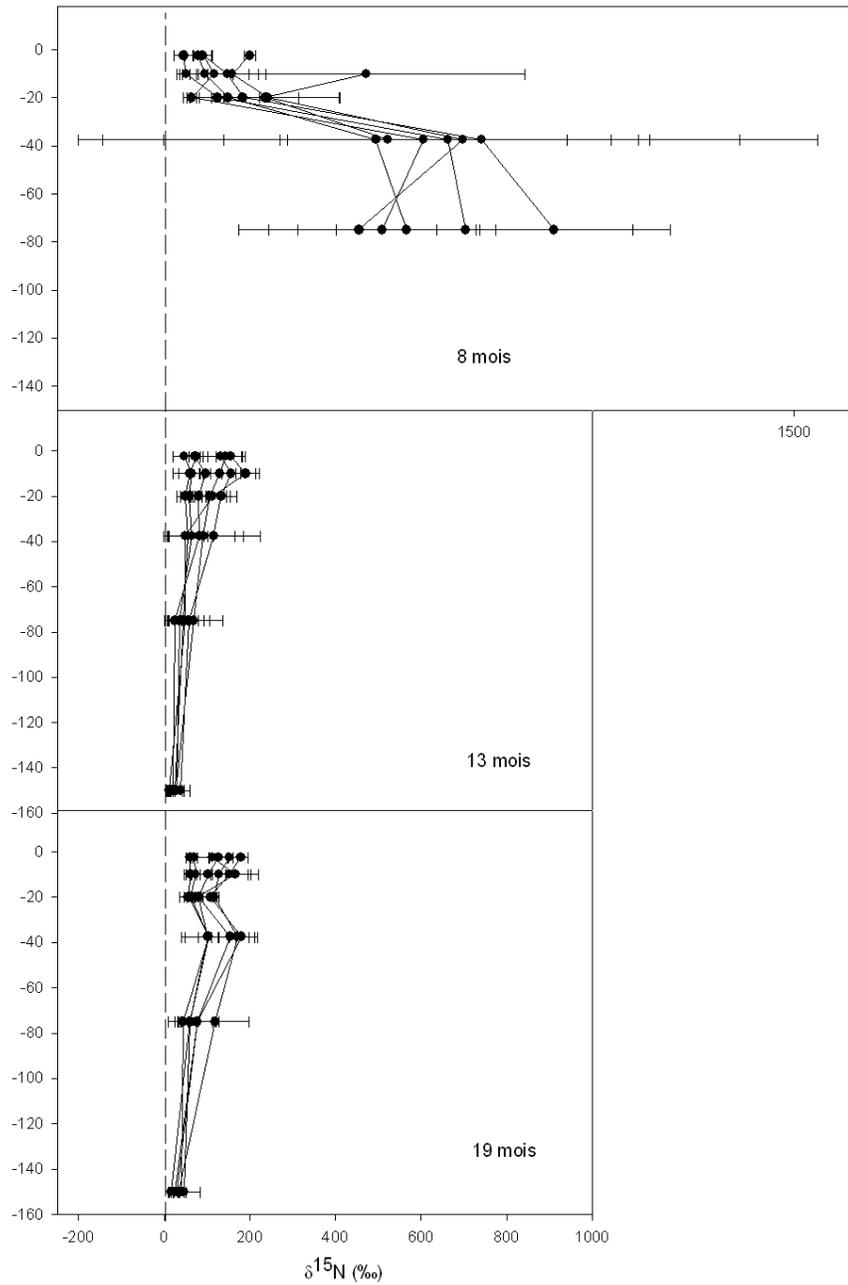


FIG. 4.6 – $\delta^{15}\text{N}$ aux trois âges dans le sol sous les arbres abattus (6 par âge), en fonction de la profondeur.

Au bout d'un certain temps, les chutes de litière du peuplement en croissance sont susceptibles d'intervenir dans le cycle de l'azote et il est probable qu'une partie du N enrichi soit recyclé dans l'arbre via la décomposition et la minéralisation de la litière. L'organe le plus susceptible de profiter de cet apport supplémentaire de ^{15}N se situe au niveau des racines fines (Laclau et al., 2004). Or, à 13 mois et 19 mois pour le 18-52, les racines fines avaient un $\delta^{15}\text{N}$ significativement plus élevé que les racines moyennes ou grosses. Si le recyclage par les chutes était exclu, le schéma attendu serait que les racines fines aient un marquage identique aux racines moyennes ou grosses. L'inverse étant observé, l'hypothèse qu'une partie du ^{15}N soit recyclé par les racines fines paraît plausible. De plus, cette différence n'est pas observée (à ce stade) chez le PF1-41 qui développe un mat racinaire beaucoup moins important que le 18-52, ce qui expliquerait pourquoi le schéma n'est pas symétrique entre les deux clones. Le fait que le niveau de marquage pour le 18-52 soit, date par date, plus homogène que celui observé dans le PF1-41 est par ailleurs cohérent avec la plus grande densité observée sur le terrain du réseau de racines fines.

Dans le sol

A 8 mois, le marquage dans le sol augmentait avec la profondeur : il était de $\delta^{15}\text{N} = 101\%$ en surface et atteignait un maximum dans l'horizon [25-50] cm ($\delta^{15}\text{N} = 826\%$) indiquant un transfert probable vers le bas par entraînement gravitaire. La **figure 4.6** montre que le marquage était très hétérogène aux profondeurs 25-50 et 50-100 cm, probablement en raison de la méthode d'échantillonnage utilisée à cette date (cf paragraphe 2.3.2). A 13 et 19 mois, le marquage en surface était identique à celui observé à 8 mois, mais tombait à des valeurs plus basses à partir de 25 cm. La différence de marquage entre 8 et 13 ou 19 mois était significative au delà de 15 cm de profondeur. Ceci montre qu'une partie du ^{15}N a été soit entraînée hors du système (drainage) soit incorporée dans l'arbre (immobilisation).

A 13 mois, le marquage augmentait légèrement de la surface ($\delta^{15}\text{N} = 103\%$) jusqu'à 15 cm de profondeur ($\delta^{15}\text{N} = 116\%$, différence entre horizons non significative), puis décroissait de façon linéaire jusqu'à disparaître quasiment en bas du profil étudié ($\delta^{15}\text{N} = 25\%$). Aucune différence significative de marquage n'a été observée horizon par horizon entre 13 et 19 mois. Le renflement du profil observé (à 15 cm à 13 mois et 25 cm à 19 mois) peut correspondre à la présence résiduelle de l'engrais ^{15}N introduit initialement à cette profondeur. Il peut s'agir également d'une récrétion racinaire, le réseau de racines fines étant au maximum de densité à ces profondeurs (Bouillet et al., 2002).

Dans les arbres voisins

A 8 mois, aucun enrichissement significatif dans les feuilles des arbres voisins des arbres marqués n'a été détecté, pour aucun des deux clones ($\delta^{15}\text{N} = 7\% \pm 1\%$, pour l'ensemble des feuilles des voisins). Le système racinaire ne s'est donc pas propagé jusqu'aux voisins à cette date : le prélèvement a eu lieu à 8 mois, après 5 mois de saison sèche pendant laquelle la croissance racinaire est très limitée pour le PF1-41 comme l'a montré Thongo M'Bou (2003).

A 13 mois, certains groupes de voisins ont montré un enrichissement en ^{15}N (**Figure 4.7**), ce qui indique que le système racinaire s'est probablement développé jusqu'au contact des voisins. Le marquage est particulièrement visible pour les arbres voisins des arbres abattus à 8 mois : celui-ci était au minimum de $\delta^{15}\text{N} = 100\%$ et allait jusqu'à 300 pour les voisins de l'arbre 6-4. Il existe une corrélation négative (non représentée) entre le marquage moyen des arbres abattus à 8 mois et le marquage de leurs voisins à 13 mois, ce qui montre que moins l'arbre a prélevé dans l'engrais et plus celui-ci est disponible pour les voisins.

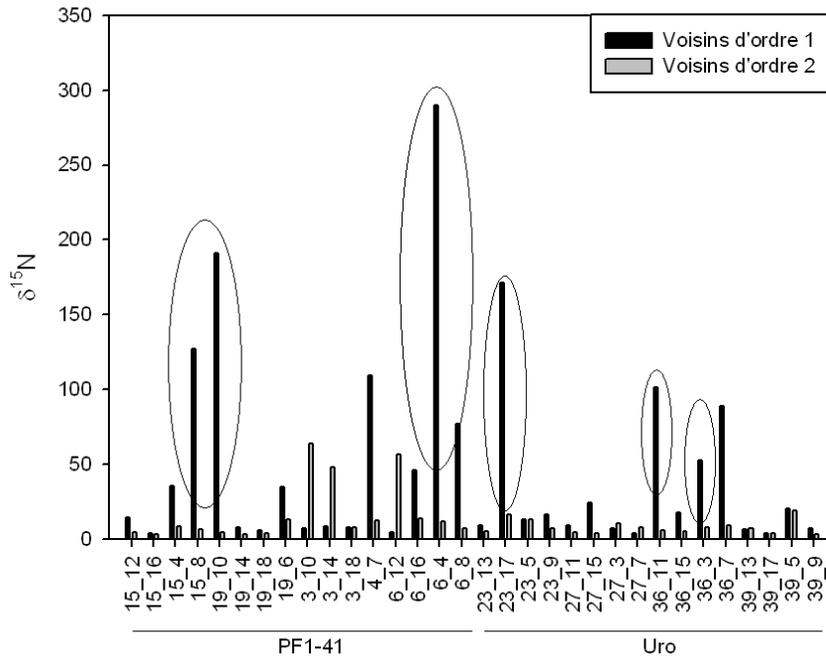


FIG. 4.7 – $\delta^{15}\text{N}$ à 13 mois dans les deux cercles de voisins de chaque arbre marqué.

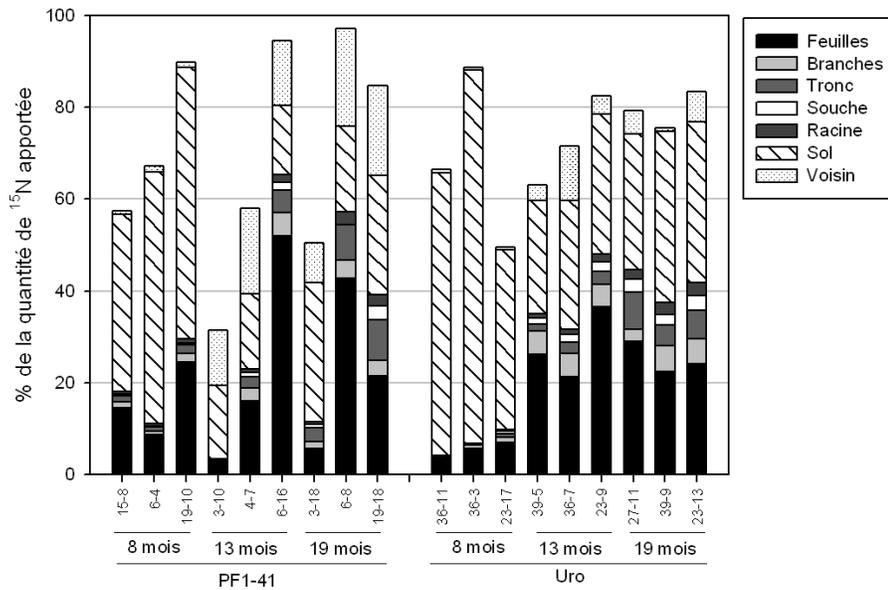


FIG. 4.8 – Bilan ^{15}N dans le sol, la biomasse et les voisins, pour chaque arbre

La relation est quasi-linéaire ($R^2=0.89$, $n=5$), en excluant l'arbre 36-3 dont le marquage des voisins à 13 mois était assez faible. Cet arbre était situé sur une zone de fertilité basse, ce qui a probablement affecté aussi les voisins et a limité leur extension racinaire. Pour l'arbre 4-7, les voisins d'ordre 1 présentaient un marquage relativement fort à 13 mois, du fait de leur proximité avec les arbres 3-10, 6-4 et 6-8, marqués de niveau 1 (**Figure 2.6**).

En général, les voisins d'ordre 1 (les plus près de la source de ^{15}N) étaient, à 13 mois, plus marqués que les voisins d'ordre 2. Les voisins d'ordre 2 des arbres 6-12 et 3-10 étaient cependant plus marqués que ceux d'ordre 1, en raison de leur proximité avec d'autres sources de ^{15}N (parcelle centrale pour le 6-12, voisinage du 4-7 pour le 3-10).

4.1.2 Bilan ^{15}N

Les résultats par individus sont donnés dans la **figure 4.8**. Exceptés les individus 3-10, 3-18 et 23-17 (dont le bilan moyen était de 43%), le bilan moyen de ^{15}N était de 78% d'azote marqué recouvert dans le sol, les voisins et l'arbre. Pour le bilan dans le sol à 8 mois, il est probable qu'une partie non négligeable ait été lessivée vers les horizons inférieurs à 100 cm dès le début de la plantation. Ceux-ci n'ayant pas été échantillonnés, les 24.2% manquant dans le bilan par rapport aux dates suivantes pourraient provenir de ce lessivage non pris en compte. La sous-estimation de la biomasse racinaire peut également expliquer le déficit observé ainsi que la méthode d'estimation du ^{15}N contenu dans la biomasse des voisins, qui attribue, à 8 et 13 mois, une valeur d'excès ^{15}N pour 8 (voisins d'ordre 1) ou 16 individus (voisins d'ordre 2) à partir d'une valeur unique moyenne. La méthode présente un biais d'autant plus grand à 19 mois que les mesures d'excès ont été calculées à partir des valeurs moyennes de 13 mois. La distribution du ^{15}N retrouvé varie en fonction de l'âge, du clone, et de la taille de l'arbre par âge et par clone.

Effet de l'âge du peuplement sur le bilan ^{15}N

À 8 mois, la majorité du ^{15}N retrouvé se trouvait encore dans le sol (71 et 89% du ^{15}N pour le PF1-41 et le 18-52 respectivement). Ces proportions descendaient à 18 et 36 % à 13 mois, puis sont restées stables (31 et 45 % à 19 mois, pas de différence significative à partir de 13 mois).

Ainsi à 8 mois, après une saison sèche caractérisée par une croissance limitée, la majeure partie de l'engrais n'avait pas encore été utilisée par les arbres, et restait dans le sol. Dès les premières pluies en revanche, le prélèvement a commencé et 61 et 45% (PF1-41 et 18-52, respectivement) du ^{15}N initialement introduit sous forme d'engrais étaient situés à cet âge dans la biomasse sur pied (Arbre+Voisins, **Figure 4.9**).

À 19 mois cette quantité est restée stable dans la biomasse sur pied (64 et 45% du ^{15}N introduit, pour le PF1-41 et le 18-52 respectivement), ce qui indique que le prélèvement au sol était en équilibre avec le retour par les chutes de litière (soit les deux flux sont presque nuls, soit ils se compensent). De même la quantité de ^{15}N dans le sol ne présentait pas de différence significative entre 13 et 19 mois, pour chacun des deux clones. Les prélèvements limités entre 0 et 8 mois et importants entre 8 et 13 mois sont probablement liés à la dynamique saisonnière : pas de prélèvement en saison sèche, prélèvement fort en saison humide.

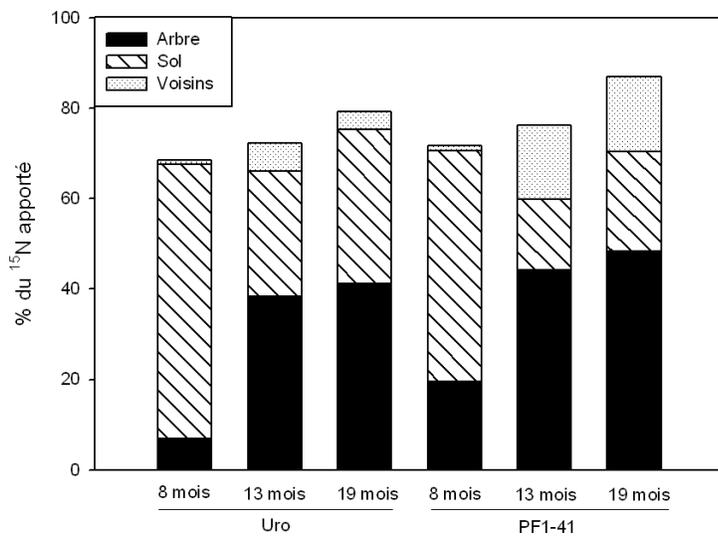


FIG. 4.9 – Bilan ^{15}N moyen dans les arbres, le sol et dans la biomasse des voisins en % du ^{15}N apporté sous forme d’engrais pour chaque clone et chaque âge.

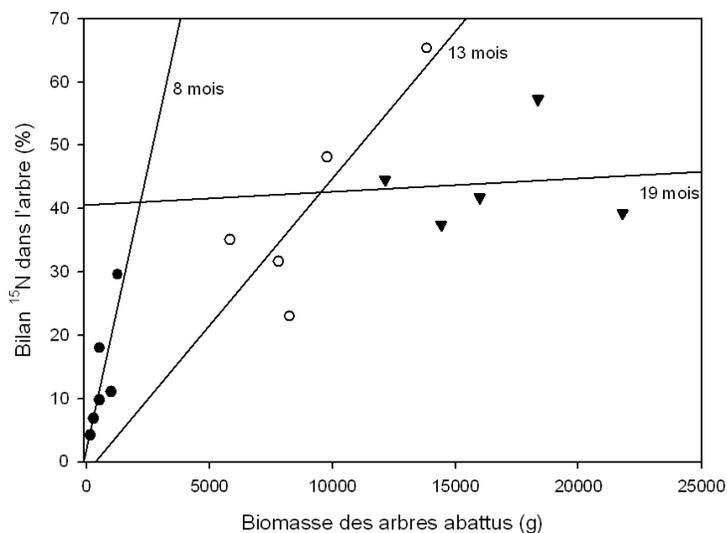


FIG. 4.10 – Régressions linéaires entre biomasse des arbres et proportion du ^{15}N retrouvé aux trois âges dans la biomasse sur pied, sans prendre en compte les deux arbres en bordure de parcelle.

Relation entre biomasse des arbres et quantité de ^{15}N retrouvée

La **figure 4.10** montre la relation linéaire qui existe aux trois âges entre le bilan de ^{15}N retrouvé dans l'arbre et sa biomasse. La pente de la régression est très forte à 8 mois, correspondant aux forts excès isotopiques observés (une petite augmentation de biomasse augmente de beaucoup le bilan). A 13 mois, cette relation est toujours nette et la fertilisation joue donc encore un rôle certain à cet âge (les arbres ayant eu la plus forte croissance sont ceux ayant le mieux prélevé l'azote disponible sous forme d'engrais) même si la pente est plus faible (excès isotopique plus faible). Par contre la relation n'existe quasiment plus à 19 mois où les bilans inter arbres sont assez proches alors que les biomasses varient fortement. Par ailleurs, la quantité estimée de ^{15}N qui se trouve dans les voisins des arbres marqués à 19 mois représente 12.7% du ^{15}N retrouvé dans la biomasse totale (arbre abattu+voisins). Elle était au minimum de 2% (arbre 39-9, de biomasse faible car situé sur une zone peu fertile) et pouvait atteindre 33% (arbre 19-18, forte biomasse sur une zone *a priori* fertile pour laquelle la prospection racinaire était étendue). Il y a donc eu une dispersion dans le peuplement de l'azote apporté sous forme d'engrais. L'analyse des feuilles systématiquement prélevées en octobre et décembre 2006 devrait permettre d'obtenir une vision à l'échelle de la parcelle de cette dispersion : un jeu de 1480 échantillons de feuilles est ainsi disponible mais les analyses n'ont pas été faites dans le cadre de cette étude.

Capacité de prélèvement de l'engrais

Les deux clones présentaient des différences de prélèvement de l'engrais. La **figure a.15** montre que le bilan dans la biomasse des arbres abattus et les voisins est supérieur à tous les âges pour le clone PF1-41, essentiellement à cause de la plus grande biomasse par rapport au clone 18-52. Inversement, le bilan dans le sol est toujours plus grand pour le clone 18-52, donc l'utilisation d'engrais a été (au moins jusqu'à 19 mois) plus faible que pour le clone PF1-41.

Effet bordure et problèmes de méthodologie

Les arbres 3-10 et 3-18 présentaient des taux faibles de recouvrement d'azote marqué dans leur biomasse et dans celle de leur voisins (15 et 20 %), comparés aux autres arbres abattus à cette date (45 à 80%). Pourtant les quantités de ^{15}N retrouvées dans le sol ne présentaient pas de différence significative avec les autres arbres (i.e. PF1-41 à 13 et 19 mois). Une des raisons les plus probables de ce défaut de bilan vient de la présence des grands arbres situés de l'autre côté de la route. Il a déjà été constaté que ces arbres entraînent en compétition pour la ressource en observant la dynamique de croissance des arbres de bordure, jusqu'en ligne 3 ou 4, très ralentie par rapport au reste du peuplement. Pendant l'abattage de ces deux arbres, des grosses racines traçantes provenant de la parcelle voisine ont été trouvées au pied de l'arbre en cours d'abattage (malgré une distance de 20 m minimum entre la ligne 3 et les premiers arbres de la parcelle voisine). Par l'intermédiaire de ces grosses racines qui possédaient une ramification importante de racines secondaires très fines, les arbres de la parcelle voisine sont vraisemblablement entrés en compétition pour l'utilisation de l'engrais starter déposé au pied des arbres marqués.

En bref :

- Les PF1-41 étaient, jusqu'à 20 mois, plus gros (21.6 cm vs 17.7 cm de circonférence) et plus grands (8.3 m vs 7.1 m de hauteur) que les 18-52. Ceci peut s'expliquer en partie par des différences spécifiques aux schémas de croissance des deux clones et en partie à cause du dispositif adopté : la zone plantée en PF1-41 présentait des différences avec celle plantée en 18-52.
- La concentration en N des feuilles présentait une diminution au cours du temps (2.6% à 8 mois, 1.4% à 19 mois). Les feuilles du PF1-41 étaient sensiblement plus concentrées que celle du 18-52 à 13 mois.
- Le signal ^{15}N dans les arbres abattus diminuait avec le temps pour se stabiliser entre 13 et 19 mois : pendant la première année de croissance, le prélèvement d'azote se fait essentiellement dans l'engrais, puis d'autres sources sont mobilisées qui diluent progressivement le signal. La stabilisation entre 13 et 19 mois de la quantité de ^{15}N dans le sol et la biomasse sur pied indiquerait que l'azote disponible sous forme d'engrais se trouve en cycle fermé dès l'âge d'un an.
- Sur la base du bilan effectué à 19 mois, les pertes par lessivage seraient de 20% environ pour les deux clones. Le déficit de bilan aux âges précédents est lié à la méthodologie employée (sous-estimation de la biomasse racinaire, profil de sol non exploré au-delà de 100 cm à 8 mois).
- Une forte variabilité de marquage inter arbres était observée âge par âge, surtout pour le PF1-41. Cette variabilité est liée à la variabilité de la biomasse des arbres abattus, ce qui montre une relation forte entre la capacité de prélèvement de l'engrais et les performances de croissance. Le marquage était plus homogène chez le 18-52 qui présentait un réseau racinaire plus dense et plus développé.
- Pour un arbre donné, le marquage était assez homogène entre compartiments formés au même moment, indiquant une mobilité de l'azote et une absence de fractionnement isotopique lors de la formation des organes.
- L'extension racinaire d'un arbre n'atteignait pas ses voisins directs à 8 mois mais l'atteignait à partir de 13 mois avec une capacité manifeste de prélèvement de l'engrais quand celui-ci était disponible (cas des voisins des arbres abattus auparavant).

Le cas de l'arbre 23-17 pose un problème d'ordre méthodologique et organisationnel. Signalons que c'est le premier arbre à avoir été abattu. La méthode de prélèvement de sol a été mise au point au cours de cet abattage, ainsi que le traitement des échantillons pour évaluer la biomasse racinaire. Tout le sol de la zone jusqu'à 25 cm de profondeur a été ramené au laboratoire (soit une demi tonne de sable) et une partie devait être tamisée sous eau courante pour extraction des racines fines. L'opération était très lourde et, dès le deuxième arbre, il a été décidé de ne ramener en laboratoire qu'un sous échantillon de chaque cadre de sol.

Entre temps, les directives données par l'auteur de cette étude pour le tamisage n'ont pas été clairement interprétées et l'intégralité de l'horizon [0-5] cm a été tamisé. Le sol de cet horizon, relativement riche en MO a ainsi fini au tout à l'égout de Pointe Noire, perte dont le même auteur assume, avec une pointe d'amertume cependant, l'entière responsabilité. Un malheur n'arrivant jamais seul, les horizons inférieurs à 50 cm, stockés dans le hangar de l'UR2PI n'ont jamais été retrouvés.

Ainsi s'explique le bilan déficitaire de ^{15}N du sol pour l'arbre 23-17, qui n'a pas été pris en compte pour les calculs statistiques présentés dans ce chapitre. *Mayela mabuatu mokotolo*, disait Anselme Mambalou de Mantsoumba, chasseur d'exception, patriarche et détenteur de sagesse. Littéralement : « rentre dans la pirogue intelligemment », ou plus académiquement, « c'est le premier pas qui compte ». Celui-ci aura plutôt eu valeur de galop d'essai, avec le mérite de servir de leçon, les prélèvements et le traitement des échantillons de sol ayant été réalisés de façon plus rigoureuse par la suite.

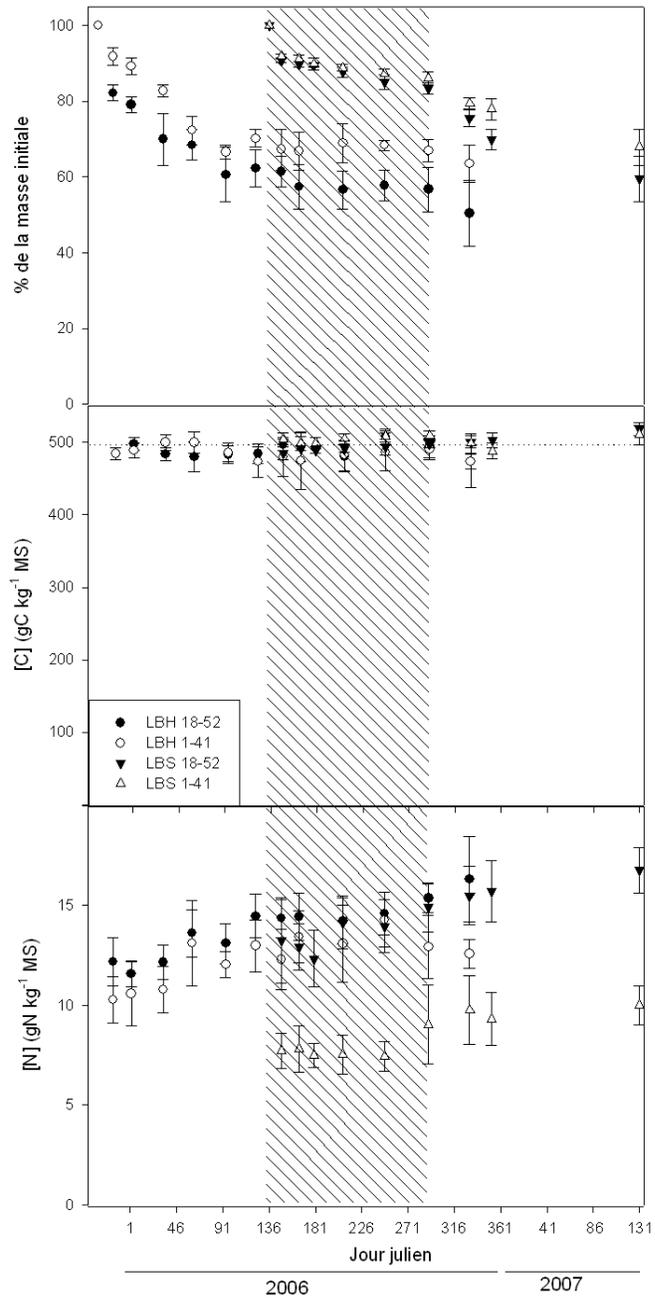


FIG. 4.11 – Perte de masse, concentration en C et N dans les sacs de litière au cours de la décomposition. La zone hachurée correspond à la saison sèche.

4.2 Devenir de l'azote dans la litière en décomposition

4.2.1 Perte de masse, taux de cendres, concentration en C et N

La teneur moyenne en cendres était, sur l'ensemble des échantillons mesurés, de 6.4%, avec une tendance nette à l'augmentation en fonction du temps de décomposition (**Figure a.16**), liée à l'agrégation progressive de sables fins dans la litière. A partir de la régression entre taux de matière organique pure et temps de décomposition, l'équation générale de correction de la perte de masse ainsi que celle des concentrations en C et N ont été établies (voir partie 2.4.2) :

$$Mr_{corr}(t) = Mr(t) \frac{-0.0137 \cdot t + 96.1359}{96.1359}$$

$$[i]_{corr}(t) = [i](t) \frac{96.1359}{-0.0137 \cdot t + 96.1359}$$

La **figure 4.11a** montre la dynamique de perte de masse pour les deux clones en fonction du moment d'installation de l'expérience (saison humide, LBH, et saison sèche, LBS). Après un an de décomposition, pour LBH, la perte moyenne était de 41% et pour LBS de 33%. La dynamique de décomposition était plus rapide pour le 18-52 que pour le PF1-41 aux deux saisons et pour les deux clones, elle était manifestement inhibée pendant la saison sèche. Pour l'installation en saison humide, au bout de 160 jours de décomposition, 30 et 38% de la masse initiale ont été respectivement perdus pour le PF1-41 et le 18-52. Pour l'installation en saison sèche, au bout d'une durée équivalente, le perte moyenne a été de 14 et 17% respectivement. Or, pour les deux expériences, la perte de masse pendant les quinze premiers jours a été de 15 et 9% (LBH et LBS respectivement). La pluviométrie entre le 2 et le 16 décembre 2005 (installation et premier prélèvement pour la série LBSH) a été assez forte avec 31.3 mm cumulés en deux semaines. A l'inverse entre le 17 et le 29 mai 2006 (idem, LBSS), seulement 2.8 mm de pluie sont tombés et l'humidité du sol en surface était déjà à son minimum de 6% d'humidité relative. Le lessivage ne peut donc pas expliquer la perte moyenne de masse observée. Il est possible que l'effet manipulation des sacs (perte de petits fragments de feuilles) soit du même ordre que le lessivage initial (8 et 7% en approximation grossière si on considère qu'il y a eu perte par manipulation et lessivage pour LBH et perte par manipulation exclusivement pour LBS). Cependant la maille des sacs était assez fine (1 mm) et la préparation des sacs a été faite en utilisant, autant que faire se peut, des feuilles entières, non fragmentées. Une autre explication réside peut être dans une colonisation fongique primaire très rapide du substrat, avec un taux de consommation élevé des composés labiles comme la cellulose, qui peut représenter de 15 à 30% de la masse sèche foliaire des arbres ([Dommergues et Mangenot, 1970](#)).

Ainsi pendant les 155 jours de la saison sèche, pour LBS, la perte a été de 5 et 4% pour le 18-52 et le PF1-41 respectivement. La première pluie après la saison sèche a eu lieu le 18 octobre (33 mm) et le prélèvement de sacs de litière a eu lieu le lendemain (dernier prélèvement de saison sèche). Pendant les 40 jours suivant, la perte de masse a été de 8 et 7 % pour le 18-52 et le PF1-41 respectivement, indiquant une nette reprise du processus.

Les concentrations en carbone pour les deux clones sont restées relativement stables au cours de la décomposition, comme indiqué sur la **figure 4.11b**, sauf pour la série LBS qui, à la dernière date (360 jours de décomposition), présentait une augmentation.

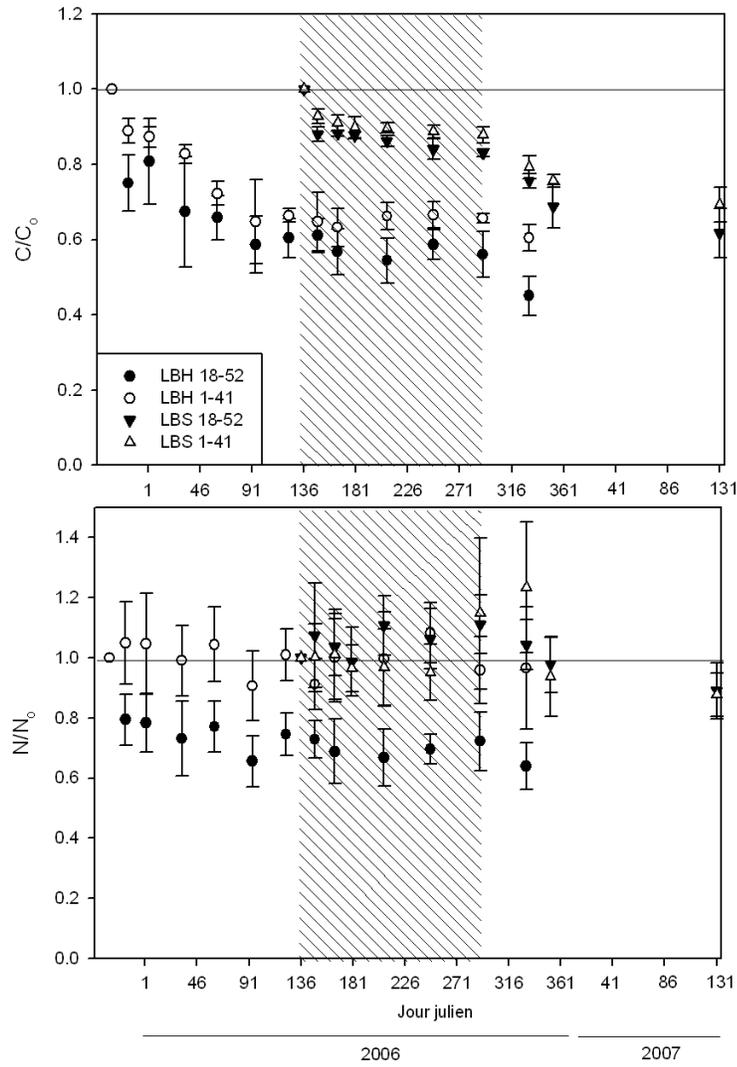


FIG. 4.12 – Evolution au cours de la décomposition des quantités de C et N relativement aux quantités initiales contenues dans les sacs, pour les deux séries et les deux clones.

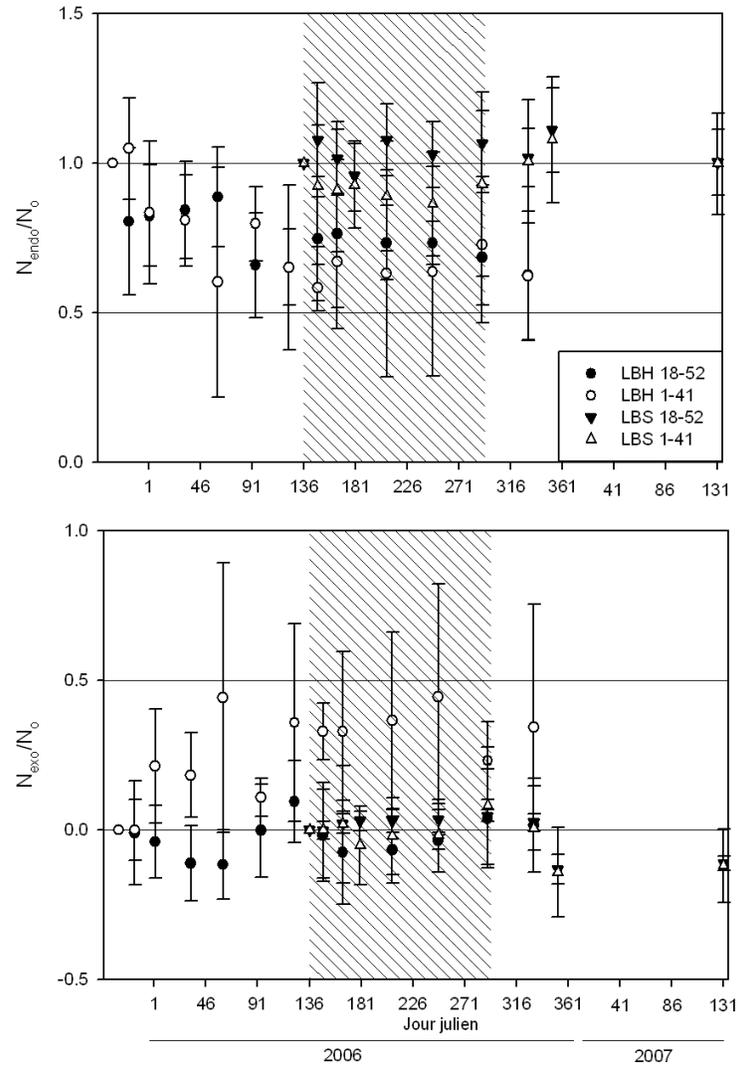


FIG. 4.13 – Evolution de N_{endo} et N_{exo} au cours de la décomposition, pour les deux séries et les deux clones. Ces deux variables sont définies dans la partie 2.7.3.

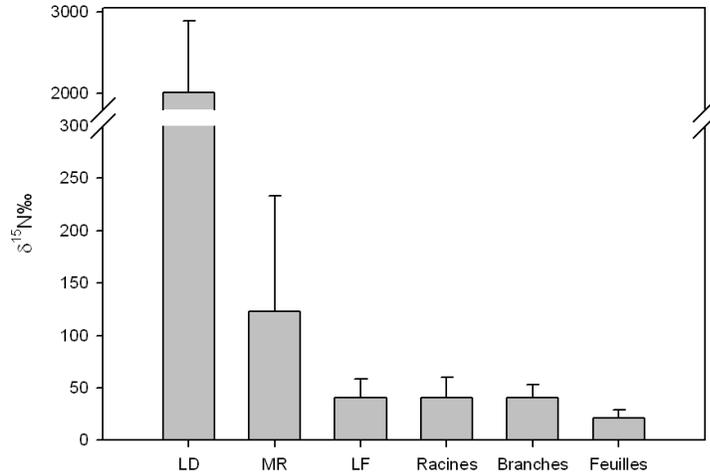


FIG. 4.14 – $\delta^{15}\text{N}$ moyen dans les différents compartiments prélevés, au bout de 6 mois de résidence. Moyenne pour les 6 arbres au pieds desquels la litière marquée a été épandue. LD : Litière en décomposition (sous le filet). MR : Mat racinaire. LF : Litière fraîche (au dessus du filet).

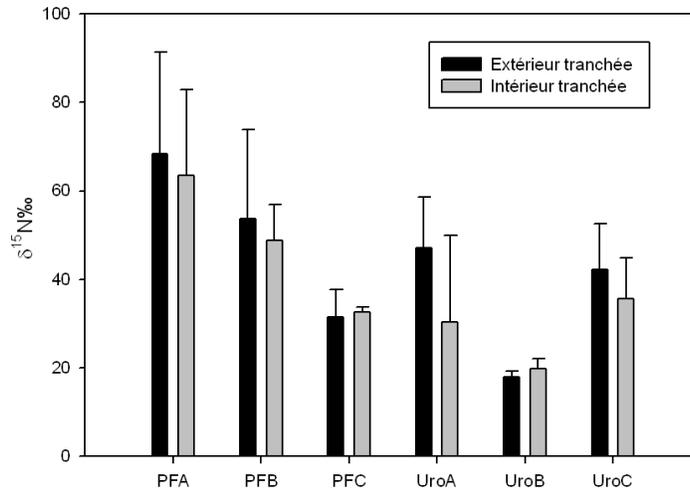


FIG. 4.15 – $\delta^{15}\text{N}$ moyen, arbre par arbre, pour les racines fines en surface, de part et d'autre de la tranchée qui définit la surface de Voronoï sur laquelle la litière a été épandue.

Les feuilles de litière ayant servi à confectionner les sacs pour LBS étaient en moyenne plus concentrées en C (+2.1%) que celles pour LBH pour le clone 18-52 (resp. +4.2% pour le clone PF1-41). Au cours de l'expérience, la concentration en C pour LBH est passée de 48.4 à 46.1% en moyenne pour les deux clones, sans différence significative entre chaque date. Pour LBS elle est passée de 49.4 à 51.4%, en moyenne pour les deux clones. La différence est légèrement significative entre la dernière date et les précédentes. La concentration en N dans les sacs présentait une variabilité plus grande que pour le carbone, avec une augmentation significative pour les deux clones pendant la saison humide (**Figure 4.11c**). Cette augmentation était beaucoup moins forte pendant la saison sèche. Les litières du clone 18-52 étaient significativement plus concentrées en N que celles du clone PF1-41, date par date. Pour LBH, la concentration en N est passée en un an, pour le clone 18-52, de 1.2 à 1.5% et de 1.0 à 1.3% pour le PF1-41. Les mesures effectuées sur la litière au point initial pour LBS montrent la même tendance. Pour cette série, la concentration en N est passée en un an, pour le clone 18-52, de 1.3 à 1.5% et de 0.8 à 1.0% pour le PF1-41.

Or les mesures effectuées à tous les âges sur la parcelle ^{15}N indiquent une plus forte concentration en N des feuilles vertes pour le PF1-41 que pour le 18-52. Il est donc probable que la translocation ait été plus forte pour le PF1-41 que pour le 18-52.

4.2.2 Valeurs de N et ^{15}N au point initial

Pour l'installation en saison humide (LBH), le marquage initial a été mesuré sur un seul échantillon, pour le PF1-41 uniquement, en raison des très faibles quantités de litière disponible, comme indiqué dans le **tableau 2.4**. Pour l'installation en saison sèche (LBS), les mesures ont été faites sur trois échantillons pour chaque clone.

La **figure a.17** souligne deux problèmes pour la validité des mesures d'excès isotopique ^{15}N . D'abord la grande variabilité des niveaux de marquage pour les deux clones : la moyenne des coefficients de variation date par date est, pour le 18-52 et le PF1-41 respectivement, de 27 et 43% pour la série LBH, et de 5 et 20% pour la série LBS. Ensuite, les mesures de ^{15}N effectuées sur les litières avant la décomposition donnent des valeurs moyennes plus basses que l'ensemble des mesures effectuées à chaque date, en particulier pour le 18-52 dans la série LBS.

Comme discuté dans la partie 5.1.2, les mesures initiales pour LBS n'ont pas été considérées comme valides et nous avons préféré prendre comme point de référence de chaque clone et chaque série, les valeurs moyennes de C, N et ^{15}N obtenues au bout de deux semaines de décomposition. Ces valeurs sont présentées dans le **tableau a.3**, sur la base desquelles on peut utiliser les formules données dans la partie 2.7.3 pour calculer les termes N_{endo} et N_{exo} .

4.2.3 Dynamique de C, N et ^{15}N dans les litières en décomposition

La **figure 4.12** donne les dynamiques d'évolution des quantités de carbone et d'azote relativement aux quantités initiales dans les sacs de litière. Les dynamiques du carbone et de la masse restante dans les sacs étaient très semblables, avec une inhibition du processus pendant la saison sèche, pour les deux séries et pour les deux clones. Pour l'azote, des différences apparaissent : pour la série LBH, le clone 18-52 présentait une décroissance de la quantité de N dans les sacs alors que pour le clone PF1-41, la quantité d'azote est restée la même au cours de l'expérience et présentait une légère augmentation à la reprise de la saison des pluies.

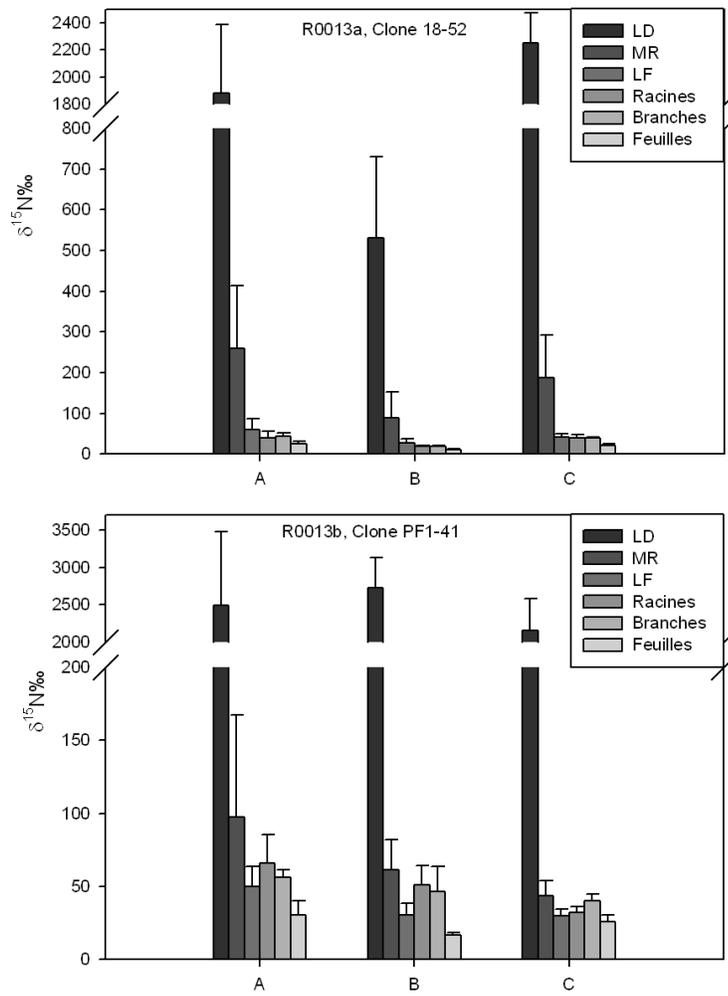


FIG. 4.16 – $\delta^{15}\text{N}$ moyen, arbre par arbre, dans les différents compartiments prélevés, au bout de 6 mois de résidence. LD : Litière en décomposition (sous le filet). MR : Mat racinaire. LF : Litière fraîche (au dessus du filet).

Pour la série LBS, la quantité d'azote dans les litières est restée statistiquement constante au cours du processus, pour les deux clones. Ce schéma est cohérent avec les résultats présentés dans la **figure 4.13** : pendant la saison sèche, l'azote n'est ni libéré depuis la litière ni incorporé dans la litière ($N_{endo}=1$ et $N_{exo}=0$). En revanche deux schémas de fonctionnement s'opposent entre les deux clones pour la saison humide. On observe une libération d'azote qui commence dès le début de la décomposition, plus prononcée pour le clone 18-52, et de façon concomitante, une incorporation d'azote dans la litière pour le clone PF1-41 uniquement.

4.2.4 Dynamique du ^{15}N dans les litières marquées épandues au pied des arbres

Les résultats présentés ici concernent un seul prélèvement, effectué en novembre 2006 sur 6 arbres (3 par clone), après un temps de résidence au sol de 6 mois (dont 4 en saison sèche).

La **figure a.18** montre que la concentration en N des feuilles vertes était plus élevée pour le PF1-41 ($2.2\% \pm 0.2\%$) que pour le 18-52 ($1.5\% \pm 0.05\%$), alors que c'est le contraire pour la litière ($0.88 \pm 0.07\%$ vs. $1.1 \pm 0.2\%$ pour le PF1-41 et le 18-52, respectivement). Ceci étaye l'hypothèse que la translocation est plus forte chez le PF1-41 que chez le 18-52 (cf fin du paragraphe 4.2.1). Il n'y avait pas de différence de concentration en C entre les deux clones, dans les différents compartiments (**Figure a.19**).

La litière en décomposition située sous le filet (**Figure 4.14**) présentait les plus forts excès isotopiques ($\delta^{15}\text{N}=2007 \pm 455\text{‰}$). Venait ensuite le mat racinaire ($\delta^{15}\text{N}=120 \pm 70\text{‰}$) suivi des racines, branches et litière fraîche qui présentaient les mêmes niveaux ($\delta^{15}\text{N}=40 \pm 10\text{‰}$). Les feuilles prélevées dans les arbres avaient les valeurs les plus faibles ($\delta^{15}\text{N}=20 \pm 4\text{‰}$), légèrement supérieures aux valeurs d'abondance naturelle ($\delta^{15}\text{N}=3.3 \pm 1\text{‰}$, moyenne mesurée sur les arbres témoins et les voisins à 6 mois dans la parcelle ^{15}N), ce qui montre une faible immobilisation de l'azote issu de la litière, pour les deux clones.

La **figure 4.16** montre qu'il existe tout de même une forte variabilité au niveau des processus de transfert de l'azote, en particulier pour l'arbre B du 18-52. Les niveaux de marquage pour cet arbre étaient significativement plus bas que pour les autres arbres, pour tous les compartiments. Deux hypothèses ont été retenues pour expliquer ce décalage :

- une incorporation d'azote non enrichi a eu lieu, par l'intermédiaire de filaments mycéliens et/ou par un lessivage local très fort.
- la litière mise à décomposer n'était pas homogène, en accord avec la discussion entamée dans la partie 5.1.2, et celle épandue pour cet arbre était moins concentrée en ^{15}N .

Ces hypothèses ne peuvent cependant qu'expliquer partiellement le phénomène, la litière ayant été initialement brassée et répartie de façon aléatoire pour les arbres, et les arbres ayant été choisis de la manière la plus homogène possible (même classe de circonférence, même pression sociale).

Enfin la **figure 4.15** montre que la dispersion latérale était forte : les racines situées à l'extérieur de la tranchée de 25cm creusée autour des arbres ayant reçu de la litière marquée présentaient le même niveau de marquage que les racines situées à l'intérieur de la tranchée. La tranchée n'était pourtant que partiellement remplie de litière et les racines en question n'étaient pas connectées par le mat racinaire (au moins jusqu'à 25 cm de profondeur). Ceci pourrait illustrer le rôle de la propagation mycélienne assurant un transfert de l'azote disponible en surface comme suggéré par [Frey et al. \(2003\)](#).

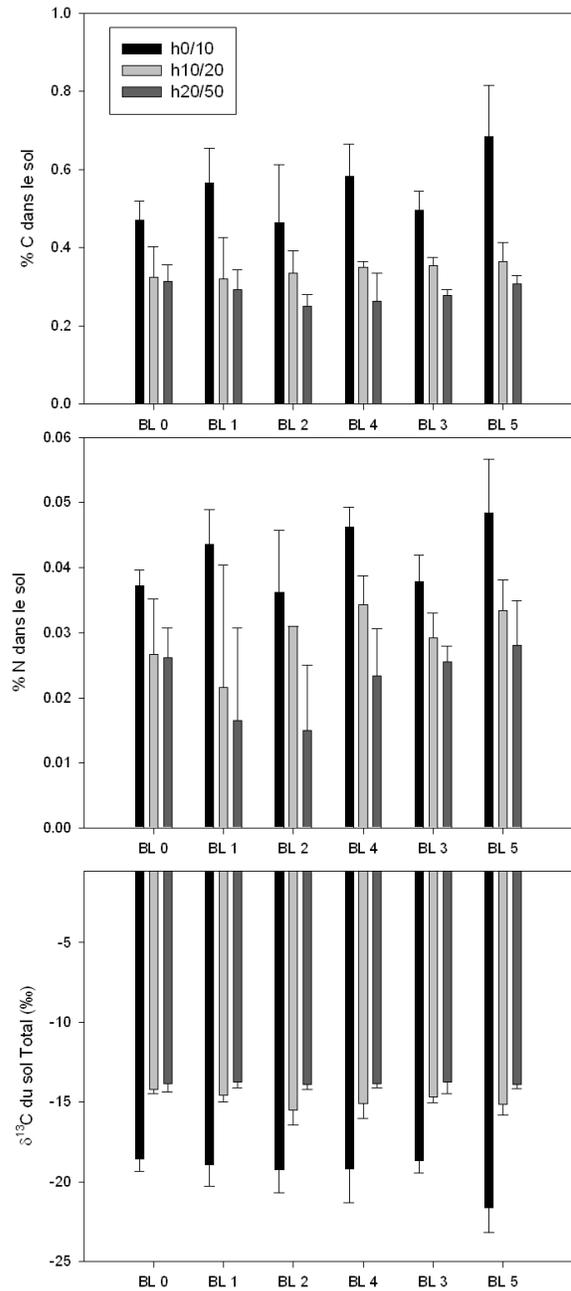


FIG. 4.17 – Profil moyen de concentrations en C , N et composition isotopique ¹³C du sol sous l'essai CIFOR, pour tous les BL (niveaux de restitution de résidus d'exploitation)

En bref :

- La perte de masse au cours de la décomposition était plus rapide pour le 18-52 que pour le PF1-41.
- Le processus de décomposition était inhibé pendant la saison sèche, et au bout d'un an de décomposition, la litière mise à décomposer au début de la saison des pluies était plus dégradée que celle mise à décomposer en début de saison sèche.
- La concentration en carbone est restée stable dans les litières en décomposition.
- La concentration en azote augmentait dans les litières pendant la saison humide, et restait stable pendant la saison sèche.
- A chaque date de prélèvement, les concentrations en N dans les litières du 18-52 étaient plus fortes que dans celles du PF1-41, alors que les feuilles vertes du PF1-41 étaient plus (ou autant) concentrées en N que celles du 18-52. Un plus fort phénomène de translocation chez le 18-52 pourrait expliquer ces schémas opposés.
- Le marquage des litières présentait une très forte hétérogénéité, liée à la variabilité du marquage des arbres producteurs et aux faibles quantités de litières mises dans chaque sac.
- Cette variabilité du marquage a posé d'importants problèmes d'interprétation des résultats.

4.3 Dynamique du carbone issu d'apports de MO

4.3.1 CIFOR

Sol total

En moyenne, la teneur en carbone dans le sol présentait un profil décroissant pour tous les traitements. Elle était de $0.54 \pm 0.09\%$ en moyenne dans l'horizon [0-10] cm, $0.34 \pm 0.05\%$ et $0.29 \pm 0.04\%$ dans les horizons [10-20] et [20-50] cm (**Figure 4.17**). Pour tous les traitements, les différences entre horizons étaient significatives uniquement entre l'horizon [0-10] cm et les deux autres. Pour l'horizon [0-10] cm, aucun effet traitement n'a été décelé, mais la concentration dans le BL5 était significativement plus forte que dans le BL0, en comparant uniquement BL5 et BL0 ($p=0.04$ avec proc *GLM*, option *contrast*).

Le même profil décroissant était observé pour l'azote, avec $0.044 \pm 0.009\%$, $0.028 \pm 0.009\%$ et $0.021 \pm 0.008\%$ pour les trois horizons. Les différences entre horizons n'étaient pas significatives pour les traitements BL0 et BL1, significatives entre la surface et les autres horizons pour le BL4 et significatives entre l'horizon de surface et l'horizon profond pour les BL2, 3 et 5. Horizon par horizon, les concentrations en N ne présentaient aucun effet traitement, même en comparant les traitements les plus contrastés uniquement.

Pour tous les traitements, le profil de composition isotopique était croissant avec des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de -19.5 ± 1.9 , -14.9 ± 0.7 et $-13.9 \pm 0.6\%$, pour les trois profondeurs respectivement. La différence était (comme pour le carbone) significative entre l'horizon de surface et les deux autres. A aucune profondeur les différences entre traitements n'étaient significatives. Cependant, en surface, le $\delta^{13}\text{C}$ du BL5 était significativement plus bas que celui des autres traitements ($p=0.02$, avec une option *contrast*).

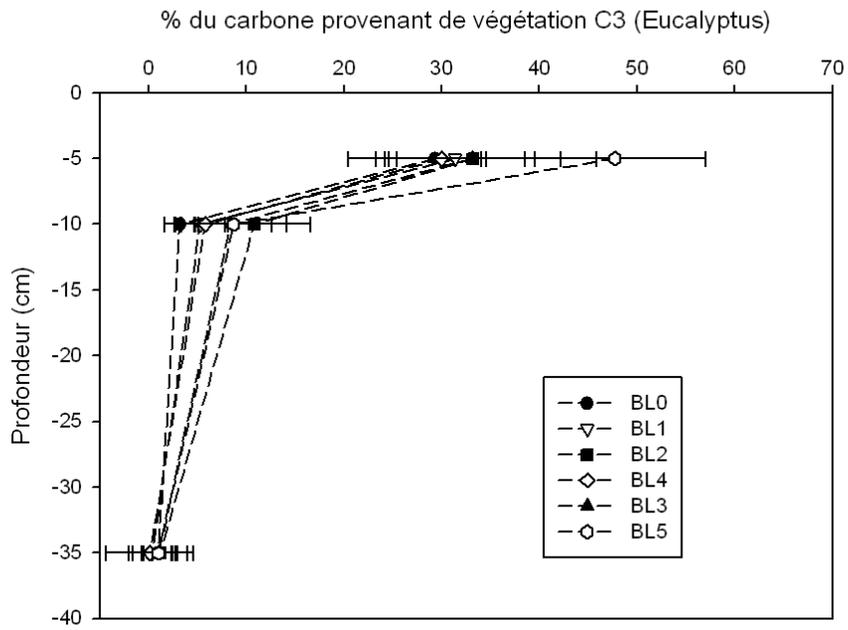


FIG. 4.18 – Profil de contribution de MO d’origine C3 à la MO totale dans le sol pour tous les traitements en fonction de la profondeur. Essai CIFOR.

Ces valeurs de composition isotopique indiquent les proportions de carbone provenant de végétation d'origine C3 (Eucalyptus) et d'origine C4 (Savane) dans le carbone du sol (**Figure 4.18**) : elles vont de 30% pour le BL0 à 48% pour le BL5 en surface, et sont de 0.8% en moyenne, pour tous les traitements, dans l'horizon [20-50]cm.

Ainsi, selon les traitements après deux rotations d'eucalyptus, d'un tiers à la moitié du carbone présent en surface provient des plantations alors qu'à partir de 20cm de profondeur, tout le carbone présent est hérité de la savane. Ces valeurs sont en accord avec celles observées par [Trouvé et al. \(1994, 1991\)](#) pour des mesures similaires. Le but de cette expérience était de voir si des différences d'ordre qualitatif apparaissaient entre traitements au niveau des fractions granulométriques, et les mêmes mesures de C, N et ^{13}C ont été effectuées sur les fractions.

Bilans de recouvrement

Le bilan de recouvrement en masse était de $100.1 \pm 0.5\%$, ce qui est satisfaisant pour un fractionnement granulométrique ([Gavinelli et al., 1995](#)).

Pour le carbone, le bilan était de $87.8 \pm 12.7\%$. Outre les problèmes de précision de mesures qui sont amplifiés par la méthode de l'aliquote pour les fractions fines, ce déficit est dû au carbone soluble qui n'a pas été mesuré pour ce fractionnement. Or celui-ci peut représenter 10% du carbone contenu dans un échantillon de sol argileux ([Christensen, 1992](#)). Dans un sol sableux contenant très peu d'argiles susceptibles de retenir ce carbone, la proportion du carbone soluble doit être d'autant plus forte, ce qui explique probablement le biais observé.

La distribution des bilans de recouvrement pour l'azote était sensiblement identique (**figure a.20**), avec un bilan moyen de $86.3 \pm 19.5\%$ et probablement les mêmes biais à l'origine du déficit, i.e. erreurs amplifiées par la méthode des aliquotes et surtout perte d'azote soluble, non mesuré dans notre protocole.

Fractions

On rappelle que la fraction 200/2000org correspond aux débris organiques grossiers (DG), la fraction 50/200org aux débris organiques fins (DF), la fraction 20/50 aux limons grossiers (LG), la fraction 0/20 aux argiles plus limons fins (A+LF) et la fraction 0/2 aux argiles (A). Quelle que soit la fraction étudiée, le profil de contribution de matériel végétal issu d'eucalyptus à la matière organique du sol diminuait avec la profondeur (**Figure a.21**). Ainsi en surface l'eucalyptus contribuait majoritairement à la MO alors qu'en profondeur la MO était essentiellement héritée de la savane. Par exemple, pour les débris grossiers, la MO était composée à 73% d'eucalyptus en surface (horizon 0-10 cm) contre 20% à 30 cm, et la fraction argileuse passait de 31 à 9%. A toutes les profondeurs, la contribution en eucalyptus diminuait avec la taille des fractions, mais l'effet n'était pas significatif. Ces caractéristiques (décroissance avec la taille des fractions à chaque profondeur, et décroissance avec la profondeur pour chaque taille de fraction) sont valables pour tous les traitements de résidus d'exploitation.

Les fractions A+LF sont celles qui contiennent le plus de carbone (**Figure a.22**). A chaque profondeur, les fractions A+LF et les fractions A ont un contenu en C significativement plus élevé que les autres fractions : 3 fois plus que les fractions grossières en surface, 7 à 8 fois plus en profondeur. Il en va de même pour l'azote avec 10 fois plus dans les argiles et limons fins que les sables grossiers en surface, 70 fois plus en profondeur.

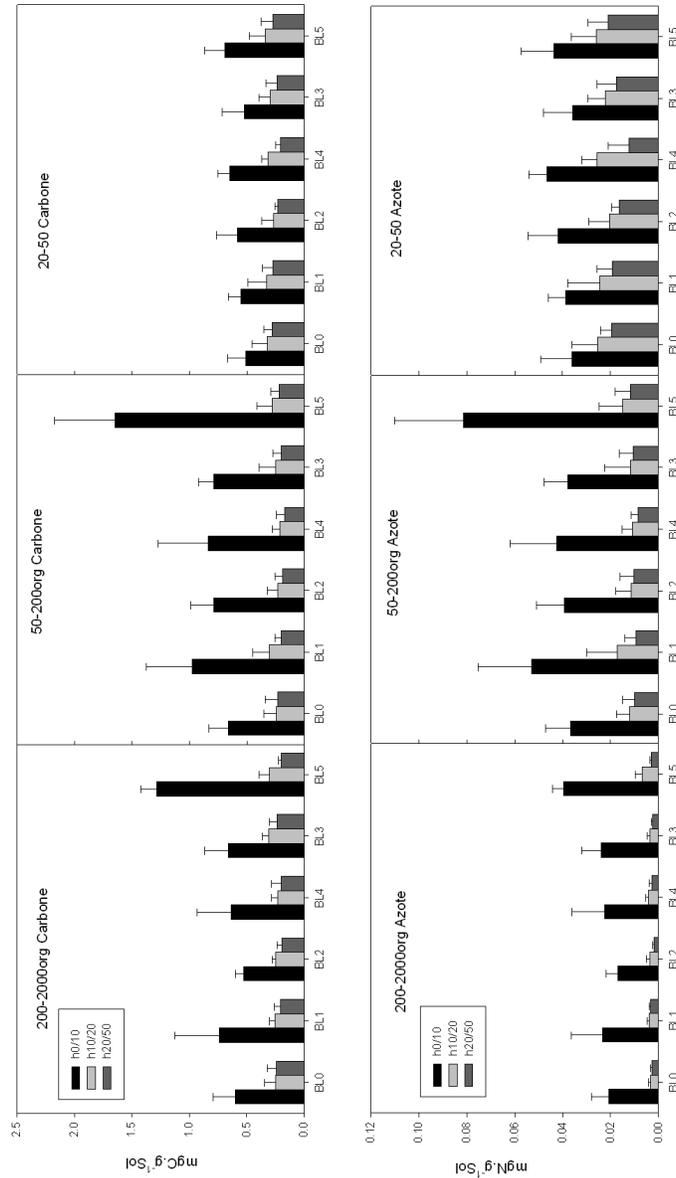


FIG. 4.19 – C et N des fractions 200-2000org, 50-2000org et 20-50 μm en fonction des traitements aux trois profondeurs. Essai CIFOR.

Pour chaque fraction prise séparément, les contenus en carbone diminuaient avec la profondeur. Les différences étaient significatives entre l'horizon de surface et les deux autres horizons, pour toutes les fractions. Le schéma est identique pour l'azote dans les fractions grossières (DG,DF et LG), où l'horizon de surface était significativement plus élevé que les deux autres. Pour les fractions A et A+LF, il n'y avait pas de différence entre l'horizon [0-10] et [10-20] cm, mais l'horizon [20-50] cm contenait significativement moins de N que les deux autres.

Le ratio C/N des débris grossiers augmentait avec la profondeur. Pour toutes les autres fractions, ce ratio est resté constant avec la profondeur. Le ratio C/N diminuait avec la taille des fractions, à toutes les profondeurs. Ces profils sont valables quel que soit le traitement étudié.

Du fait des caractéristiques différentes des fractions grossières (débris grossiers, débris fins, limons grossiers) par rapport aux fractions fines (limons fins et argiles), ces deux groupes sont analysés séparément dans ce qui suit. Dans les trois fractions grossières, les contenus en carbone et en azote étaient les mêmes pour tous les traitements, à toutes les profondeurs (**Figure 4.19**). L'effet traitement n'était ainsi pas significatif de façon globale. En utilisant des contrastes (un traitement contre tous les autres par exemple), le BL5 présentait cependant, en surface, dans les débris grossiers et fins, des contenus en C significativement plus élevés que les autres traitements. La différence entre le BL5 et les autres traitements était significative pour l'azote, en surface, dans les débris fins uniquement. Rappelons que le BL5 est le traitement où tous les résidus d'exploitation sont brûlés sur place juste avant la replantation. L'apport observé de C et N dans les fractions de grande taille est ainsi probablement dû à l'incorporation de composés ligneux carbonisés. La signature isotopique de ces fractions grossières, significativement plus basse pour le traitement BL5 que pour les autres traitements (**Figure 4.20**), montre par ailleurs que l'augmentation de C et N est bien due à un apport de MO d'origine C3, i.e. d'eucalyptus.

Dans les fractions fines, aucune différence significative n'était observée sur l'ensemble des traitements (**Figure 4.21**). En revanche, une tendance à l'augmentation le long du gradient d'apport de MO ($BL0 < BL1 < BL2 < BL4 < BL3$) était visible pour C et N, pour la fraction A+LF particulièrement. Cette tendance existe aux trois profondeurs mais elle est plus prononcée en surface. Plusieurs hypothèses discutées dans les chapitres suivants sont possibles pour expliquer cet apport de C et N dans les fractions fines.

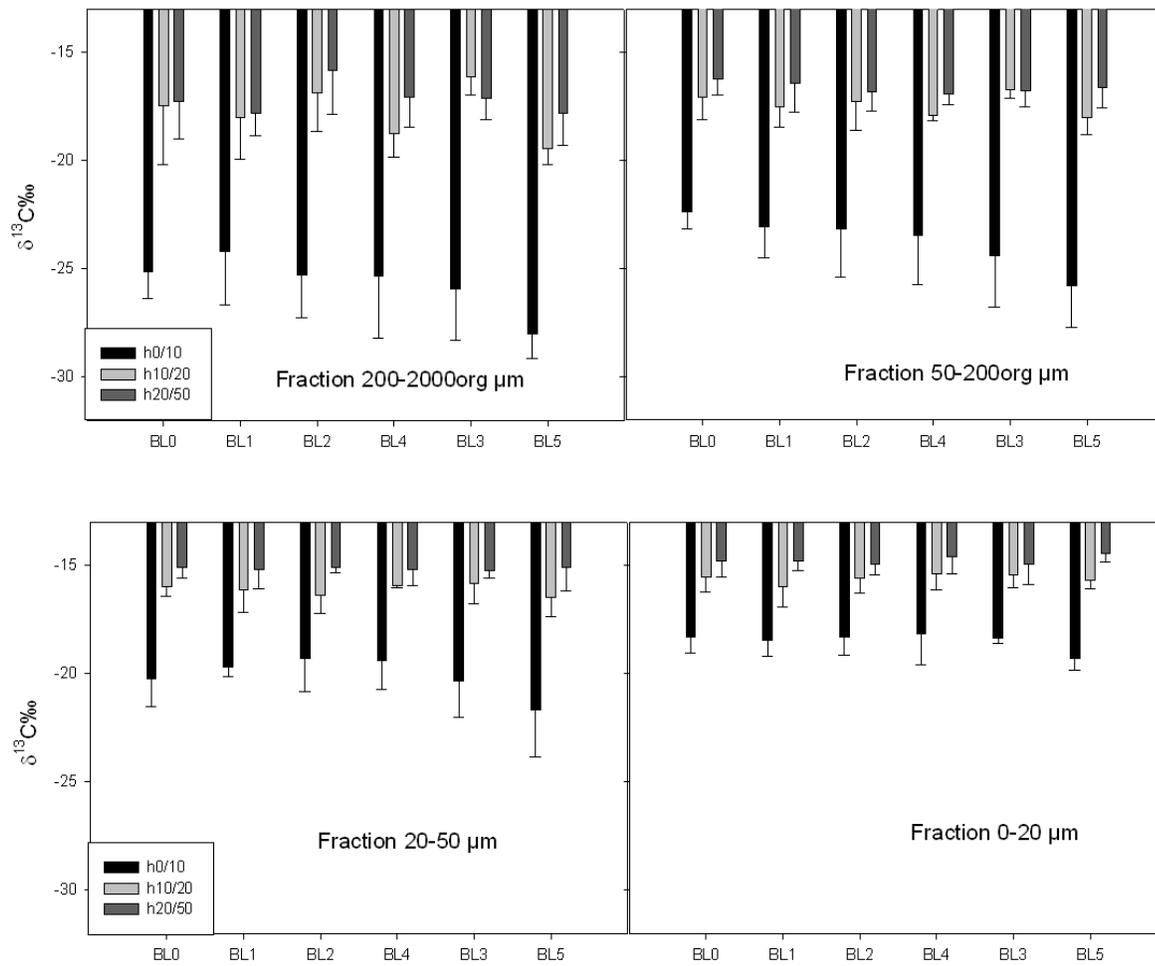


FIG. 4.20 – Valeur de $\delta^{13}\text{C}$ des fractions pour tous les traitements, aux trois profondeurs. Essai CIFOR.

4.3.2 Afforestation

Le travail de laboratoire sur les échantillons de cette série a été réalisé dans le cadre du mémoire de fin d'études de l'ESAA de Sofian Conche. Les détails des résultats obtenus et des conclusions partielles sont disponibles dans son rapport et nous ne rappèlerons ici que les éléments essentiels, par ailleurs publiés dans [d'Annunzio et al. \(2008a\)](#).

Sur l'ensemble des sites, aucune différence n'a été observée entre savane et eucalyptus pour les concentrations en C et N du sol (0-10cm), mais le ratio C/N était significativement plus élevé pour les plantations d'eucalyptus (22.6 vs. 17.1). En différenciant les sites selon l'âge et l'occurrence des feux, des tendances plus nettes sont apparues. Dans les vieilles plantations n'ayant pas subi de feux, le contenu en C du sol (0-10cm) était deux fois plus élevé que dans la savane, et l'augmentation était principalement localisée dans les fractions grossières (i.e. $> 50 \mu\text{m}$). Dans les vieilles plantations affectées par un ou plusieurs feux (qui brûlent tous les résidus de surface), le contenu en C était resté identique mais le contenu en N était de 26% inférieur à celui obtenu dans la savane. Cette différence était essentiellement localisée dans la fraction 50-200 μm . Enfin, aucune différence au niveau des contenus en C et N n'a été observée entre jeune plantation et savane.

Le changement d'utilisation des terres a donc modifié la MOS en surface comme prévu ([Paul et al., 2002, 2003](#)), et ces changements étaient fortement dépendants de l'âge de la plantation et d'événements extérieurs, comme l'occurrence de feux. Dans tous les cas, le C/N a augmenté au bout d'un certain temps d'afforestation, dans les fractions grossières essentiellement. Dans les parcelles épargnées par le feu, il s'agit d'une augmentation du C de l'horizon de surface, possiblement liée à la mauvaise décomposabilité de la litière d'eucalyptus qui s'accumule dans les fractions grossières. Cependant ces fractions grossières sont peu stables comparées à des fractions plus fines ([Balesdent, 1996](#)), et cette augmentation de C du sol disparaît lors de passages de feux, qui sont par ailleurs probablement responsables d'une perte d'azote du sol par volatilisation ([Deleporte et al., 2004](#)).

En bref :

- Pour le sol total, un profil décroissant des teneurs en C, N et des proportions de carbone d'origine C3 (eucalyptus) est observé
- L'effet des traitements (niveau de restitution des résidus) est observé uniquement en surface, avec le BL5 (résidus brûlés) qui contenait plus de C que les autres traitements. Ce C était par ailleurs plus marqué d'origine C3 (48% contre 31% en moyenne pour les autres traitements). Cet apport significatif de carbone se fait probablement sous forme de charbons.
- Les bilans de recouvrement obtenus pour la masse, et les contenus en C et en N des fractions étaient satisfaisants. Les déficits s'expliquent en partie par le C et N soluble qui n'a pas été mesuré.

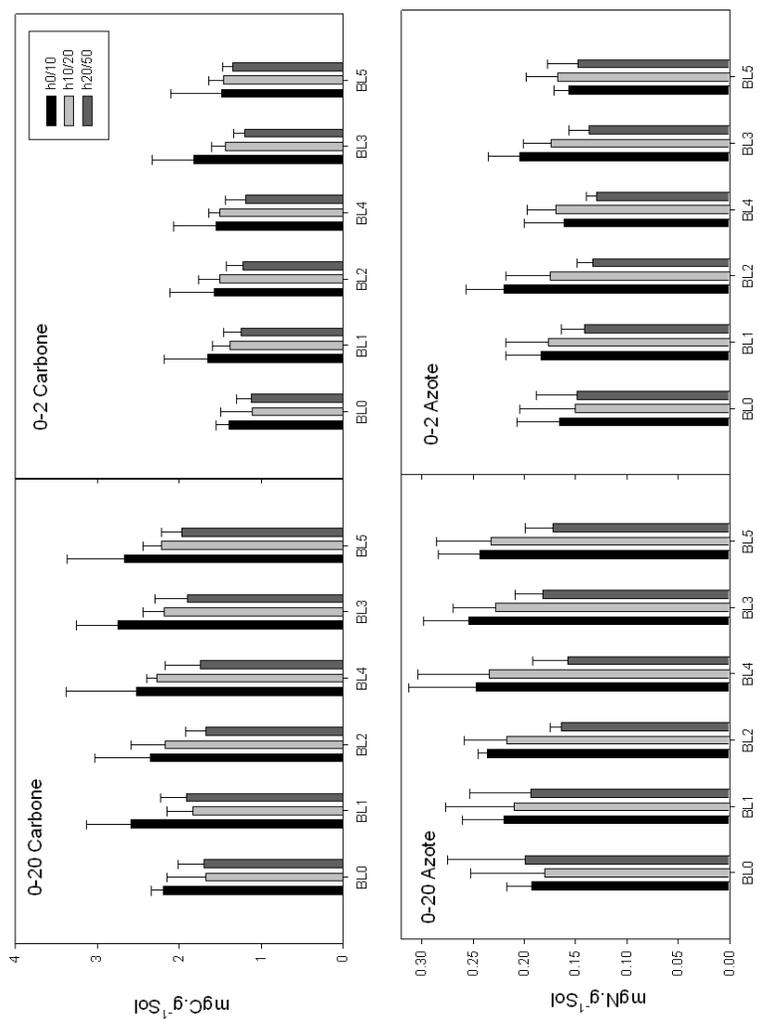


FIG. 4.21 – C et N des fractions 0-2 et 0-20 μ m en fonction des traitements aux trois profondeurs. Essai CIFOR.

4.4 Ajustements des modèles

L'approche de modélisation a été faite en deux temps. D'abord une calibration des modèles de décomposition d'une cohorte de litière (modèle 1 à 5 sur des données *in situ*), qui permet d'obtenir des valeurs de paramètres. Les modèles 1 et 2 ne prennent pas en compte la qualité du substrat (théorie des substrats homogènes), les autres oui (théorie des substrats hétérogènes). Les ajustements ont été faits sur les valeurs de C et N au cours du temps pour les modèles 1 et 3, sur les valeurs de C, N_{endo} et N_{exo} pour les modèles 2 et 5.

A partir des paramètres obtenus, l'intégration d'un de ces modèles permet d'obtenir un modèle d'évolution du C et N dans la litière au sol, ainsi que la respiration de C et la minéralisation nette de N (modèles 6 et 7). Celles-ci sont partiellement disponibles parmi les mesures effectuées à Pointe Noire mais leur mise en forme nécessite un travail important qui n'a pu être réalisé dans cette thèse. Pour illustrer le comportement des modèles, nous les avons donc simplement simulés, à partir des paramètres obtenus avec les expériences de décomposition et des données de chute de litière et d'apport de résidus à l'exploitation. C_o et N_o sont les quantités de C et N apportées par la litière ou les résidus. L_s est le taux d'accroissement des chutes de litières, de 0 à l'âge critique a_c .

Modèles	Calibration					Simulation	
	1	2	3	4	5	6	7
Paramètres	$u_o e_o$	$u_o e_o x$	$u_o e_1 \eta_0$	$u_o e_0 \eta_1$	$u_o e_0 \eta_1 x$	$u_o e_0 \eta_1$	$u_o e_0 \eta_1$
Qualité	non	non	oui	oui	oui	$C_o N_o L_s a_c$	$C_o N_o$
^{15}N	non	oui	non	non	oui	non	non

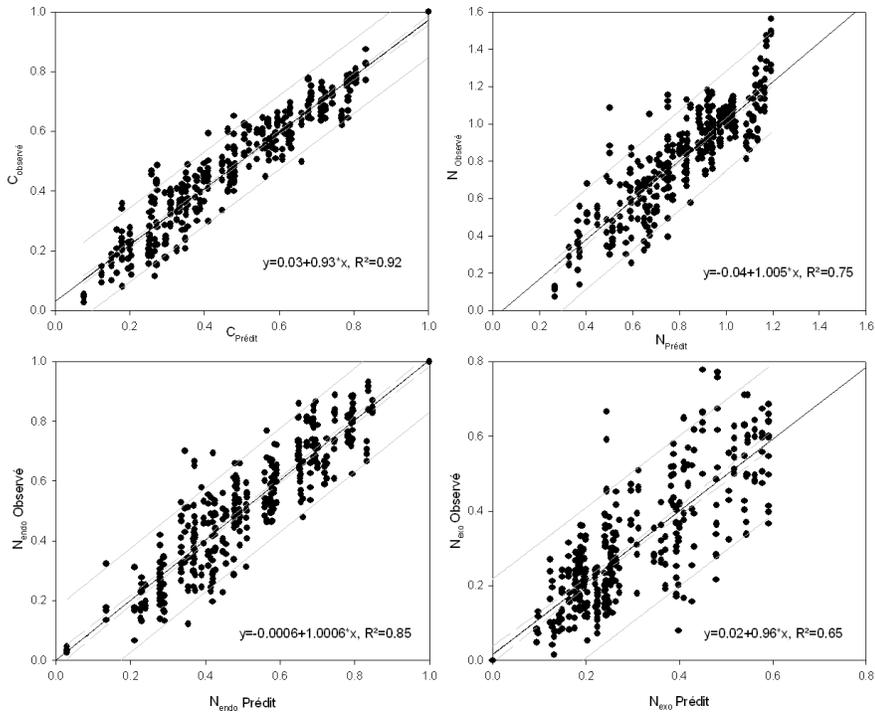


FIG. 4.22 – Ajustement du modèle 5 sur les données hêtre.

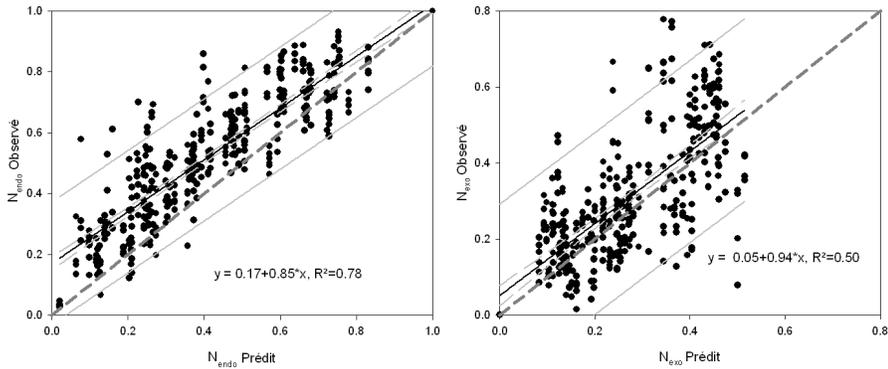


FIG. 4.23 – Ajustement du modèle 5 sur les données C et ^{15}N , pour le hêtre, en imposant x nul. Biais significatif pour N_{endo} .

4.4.1 Décomposition d'une cohorte : ajustement sur les données sacs de litière

Données hêtre

L'acquisition des données de décomposition de litière d'eucalyptus a été finalisée en août 2007. La calibration des modèles a donc été initiée auparavant sur le jeu de données hêtre, qui a servi à comprendre et tester les modèles en question. Comme décrit dans [d'Annunzio et al. \(2008b\)](#), il est constitué de 14 sites de forêts monospécifiques de hêtre, appartenant à trois réseaux de recherche forestière ([F-ORE-T, 2002](#); [RENECOFOR, 1997](#); [FORCAST, 2000](#)). Ces sites, âgés de 30 à 160 ans, présentent des situations pédoclimatiques très contrastées. Des cadres de décomposition (25 cm de côté, 5 cm de hauteur) recouvert d'une toile maillée (5 mm) et contenant initialement 18 g environ de litière marquée ($\delta^{15}\text{N}=1000$ à 5000 ‰) y ont été déposés, puis régulièrement prélevés pendant 3 à 6 ans, à la fréquence du semestre ou de l'année. La taille de la maille utilisée laisse l'accès libre à la majorité de la macrofaune du sol responsable de la décomposition.

Les ajustements sont bons pour le modèle 1, mais présentent des biais pour une majorité de sites, essentiellement pour l'azote. Ces biais sont supprimés quand le modèle 4 est utilisé (**Figure 4.22**). Les paramètres obtenus sont présentés dans le tableau 4.4 et correspondent aux valeurs obtenues dans d'autres études conduites en milieu tempéré ([Ågren et al., 2001](#); [Bosatta et Ågren, 1999](#)). L'utilisation du modèle 5 donne des valeurs sensiblement identiques (par rapport au modèle 4) pour u_o , e_o et η_1 et les flux N_{endo} et N_{exo} sont bien ajustés. A titre de comparaison, en forçant $x=0$ dans le modèle, les paramètres u_o , e_o et η_1 prennent des valeurs assez différentes et les ajustements sont moins bons, essentiellement pour N_{endo} qui est fortement biaisé (sous-estimation pour N_{endo} , légère surestimation pour N_{exo} , voir **figure 4.23**). La validité des mesures obtenues pour x repose sur la base de cette comparaison des performances du modèle selon que x est laissé libre de varier ou qu'il est forcé à zéro. Les valeurs obtenues pour x vont de 0.14 à 0.63, indiquant que 14 à 63% de l'azote utilisé par les décomposeurs provient de la litière elle-même. Ces valeurs sont corrélées négativement avec la teneur en azote du sol en surface (**Figure 4.24**) et la régression est très bonne en excluant quatre sites pour lesquels d'autres phénomènes sont à prendre en compte (discuté dans le chapitre suivant). Dans le cas des sols pauvres en N, la part d'azote minéralisé et réutilisé par les décomposeurs pour dégrader le substrat pourrait ainsi être prépondérante par rapport à la fixation atmosphérique ou à l'utilisation de l'azote minéral du sol. Il y a par ailleurs une forte relation linéaire négative entre le niveau d'incorporation défini dans [d'Annunzio et al. \(2008b\)](#) et le ratio x ($R^2=0.72$, $p<0.001$), indiquant (de façon cohérente par ailleurs) que plus le recyclage est fort et moins l'azote extérieur à la litière est incorporé (**Figure 5.5a**).

L'utilisation du modèle constitue un outil de valeur puisque, sous réserve d'un formalisme adapté et d'hypothèses raisonnables, il donne accès à une information difficile à chercher expérimentalement. Il faudrait en effet pouvoir suivre indépendamment l'azote microbien, l'azote organique du sol, celui de la litière et enfin l'azote inorganique (atmosphère et sol) pour réellement déterminer quels sont les voies de circulation de l'azote dans le cycle sol/plante/atmosphère.

TAB. 4.4 – Paramètres des modèles 2 et 5 pour les données hêtre. Les paramètres sont sans dimension sauf u_o en an^{-1} .

Site	Modele 5				Modele 2		
	η_1	u_o	e_o	x	u_o	e_o	x
F2	0.13	0.18	0.16	0.47	0.22	0.2	0.49
F4	0.19	0.31	0.27	0.23	0.35	0.34	0.26
F5	0.07	0.3	0.29	0.2	0.37	0.35	0.23
HESSE	0.53	0.17	0.12	0.1	0.18	0.15	0.14
HET 02	-0.14	0.39	0.25	0.18	0.53	0.27	0.21
HET 26	0.61	0.29	0.2	0.13	0.26	0.26	0.16
HET 30	0.04	0.16	0.2	0.18	0.2	0.25	0.21
HET 60	0.48	0.52	0.19	0.43	0.49	0.23	0.47
HET 88	0.72	0.23	0.14	0.6	0.22	0.18	0.63
L1	0.06	0.16	0.15	0.25	0.19	0.18	0.28
L2	0.03	0.18	0.18	0.37	0.23	0.22	0.4
L3	0.17	0.23	0.15	0.36	0.28	0.19	0.39
L4	-0.25	0.17	0.21	0.24	0.26	0.25	0.28
Soro	0.55	0.32	0.25	0.33	0.27	0.32	0.36

TAB. 4.5 – Paramètres du modèle 4 ajusté sur les données C et N et des modèles 5 et 2 pour les données de décomposition de litière d'eucalyptus. Les paramètres sont sans dimension sauf u_o en an^{-1} .

	Modèle 4			Modèle 5				Modèle 2		
	η_1	e_o	u_o	η_1	e_o	u_o	x	e_o	u_o	x
18-52A	6.15	0.08	0.6	7.07	0.07	0.55	1.30	0.09	0.25	1.27
18-52B	2.99	0.23	1.01	6.95	0.21	2.84	1.04	0.28	1.19	0.91
PF1-41A	3.1	0.22	2.04	3.52	0.20	1.81	0.18	0.25	0.62	0.21
PF1-41B	1.78	0.22	0.38	3.87	0.12	0.19	1.32	0.13	0.32	0.95

Données eucalyptus

L'utilisation du modèle homogène 1 donne des ajustements assez médiocres, biaisés notamment pour le carbone (**Figure 4.26**). En revanche l'utilisation du modèle hétérogène 4 corrige ces biais (**Figure 4.27**). Ce résultat n'est pas étonnant au vu de la dynamique de décomposition liée aux variations saisonnières, que le modèle 1 ne peut pas prendre en compte.

Les valeurs obtenues pour les paramètres ajustés pour les données C et N avec le modèle 4 sont données dans le tableau 4.5, ainsi que les valeurs des paramètres obtenus avec les modèles 2 et 5 sur les données ^{15}N . Les valeurs de e_o (0.07 à 0.24) sont du même ordre que celles obtenues en milieu tempéré (Hyvönen et al., 2005; Ågren et al., 2001). Les valeurs de u_o ou η_1 en revanche sont plus fortes que celles obtenues dans la littérature (Hyvönen et al., 2000). Cependant, notons que O'Connell (1997) obtient pour des feuilles de *Trymalium spathulatum* dans une forêt d'eucalyptus en Australie un coefficient u_o de 2.08 an^{-1} et que les valeurs associées à un climat méditerranéen pour des feuilles d'eucalyptus sont plus hautes que celles obtenues dans des climats boréaux. Les valeurs de η_1 sont rares dans la littérature et généralement prises constantes et égales à celles données dans les premières études utilisant la théorie présentée (Hyvönen et al., 2000; Ågren et Bosatta, 1998). Les valeurs obtenues sur le jeu de données eucalyptus sont relativement élevées indiquant un forte activité des décomposeurs. Les valeurs du coefficient x obtenues avec le modèle 5 se situent autour de 1 sauf pour la série LBS pour le clone PF1-41 (environ 0.2). Ceci signifie que la quasi-totalité de l'azote utilisé par les décomposeurs dans ces sols très pauvres en azote provient de l'azote organique de la litière.

Du fait de la variabilité des teneurs en N dans la litière en décomposition, l'utilisation de facteurs de corrections prenant en compte l'eau du sol n'a pas amélioré les ajustements. Par exemple en utilisant le modèle 4 avec u_o fonction linéaire de la pluie cumulée entre deux dates, les ajustements sont à peine meilleurs que avec u_o constant, et un test de Brown et Rothery (1994) montre que l'adjonction d'un paramètre supplémentaire ne justifie l'amélioration en erreur résiduelle que pour l'ajustement du carbone pour la série LBH pour le 18-52. Dans tous les autres cas le modèle avec u_o constant est préféré. Les résultats sont encore moins bons en utilisant l'humidité du sol, qui varie assez peu étant donné le fort drainage sur ces sols sableux. Les cycles de dessiccation/réhumectation peuvent être plus déterminants de l'activité des décomposeurs que les valeurs de teneurs en eau (Dommergues et Mangenot, 1970; Davet, 1996), et il est ainsi vraisemblable que les décomposeurs réagissent mieux à la teneur en eau de la litière (donc indirectement à la pluviométrie cumulée entre deux dates) qu'à celle du sol. Quoiqu'il en soit, dans le cadre de cette étude, les facteurs de corrections saisonnières n'ont pas été pris en compte et les modèles ont été ajustés en prenant u_o constant.

4.4.2 Décomposition de la litière du sol

Les quatre jeux de paramètres obtenus pour les deux clones et les deux séries donnent des valeurs de μ inférieures à 1. (0.16 à 0.28). D'après ce qui a été signalé dans la partie 3.3.1, cela implique que les valeurs de C et N accumulés au cours du temps, pour un schéma de chute de litière donné, divergent. Ceci vient du fait que les ajustements ont été réalisés sur une période de 1 an au bout de laquelle la décomposition n'était pas assez avancée. Le modèle a ainsi été ajusté avec une limite asymptotique non nulle, qui se traduit par $\mu < 1$.

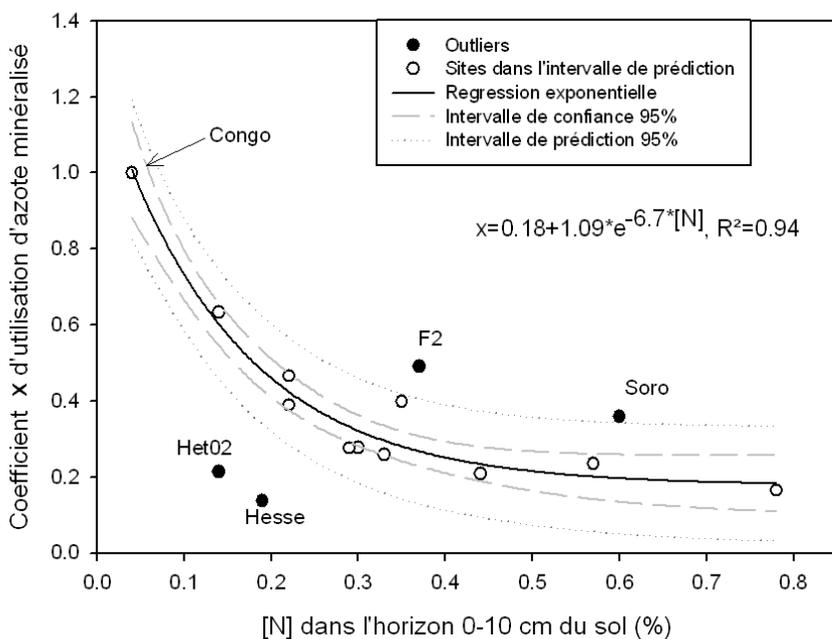


FIG. 4.24 – Regression exponentielle décroissante entre le taux d'azote minéralisé et réutilisé par les décomposeurs et la teneur en N de l'horizon de surface du sol.

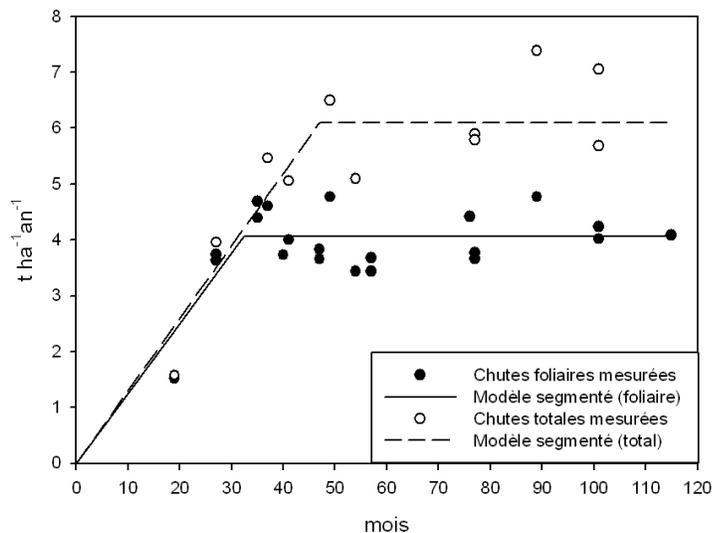


FIG. 4.25 – Chute de litière foliaire annuelle, chute de litière totale annuelle et modèles segmentés, pour les clones PF1-41 (n=17) et 18-52 (n=4).

Si le modèle était ajusté sur des périodes plus longues (deux saisons humides minimum) où les données tendent vers une décomposition complète, les valeurs de paramètres seraient également cohérentes et devraient aboutir à $\mu > 1$. Cependant en première approximation, les résultats d'intégration à 7 ans sont donnés ici pour illustrer les différents comportements du modèle intégré.

Apports réguliers de litière aérienne

Les chutes totales sont en moyennes, à 7 ans, de $5.9 \pm 0.8 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ et les chutes foliaires de $4.1 \pm 0.4 \text{ t ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (d'Annunzio, 2004). L'âge de stabilisation des chutes a été estimé à 2.6 ans (**Figure 4.25**). En utilisant ces valeurs pour la litière totale avec les quatre jeux de paramètres obtenus, la **figure 4.28** montre les quantités simulées de C et N au sol et la **figure 4.29** le cumul simulé de C et N respirés et minéralisés au cours d'une rotation.

Décomposition des résidus

Lors de l'exploitation en 2001 de la parcelle R9280 plantée en PF1-41, puis reconduite en 18-52 (R0013A), $10.53 \pm 0.31 \text{ t ha}^{-1}$ de résidus aériens (écorce, feuilles, branches mortes et petites branches), et $22.2 \pm 0.73 \text{ t ha}^{-1}$ de résidus souterrains (racines et souche) ont été apportés. Cette parcelle étant juste à côté de l'essai CIFOR et plantée avec le même clone (PF1-41), l'estimation des apports de résidus a été faite sur la base de cette exploitation considérée équivalente au BL4. En utilisant ces valeurs avec les quatre jeux de paramètres obtenus, la **figure 4.30** montre les quantités simulées de C et N dans les résidus en décomposition au cours d'une rotation, et la **figure 4.31** le cumul simulé de C et N respirés et minéralisés au cours d'une rotation.

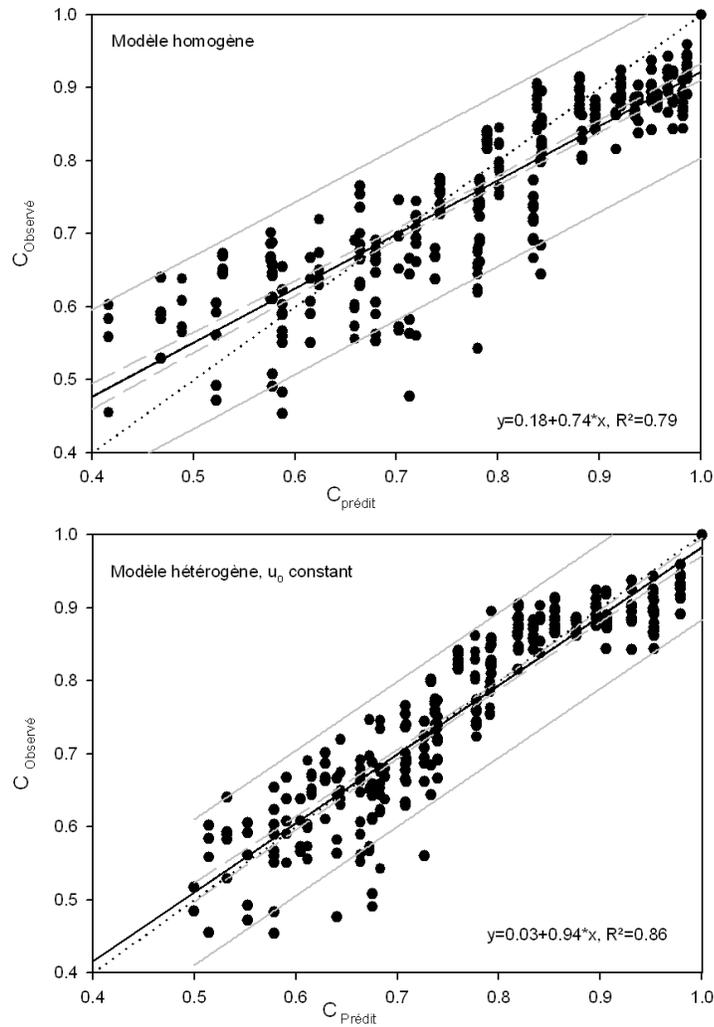


FIG. 4.26 – Comparaison des ajustements obtenus avec les modèles 1 et 4 pour le carbone sur les données de décomposition de litière d’Eucalyptus.

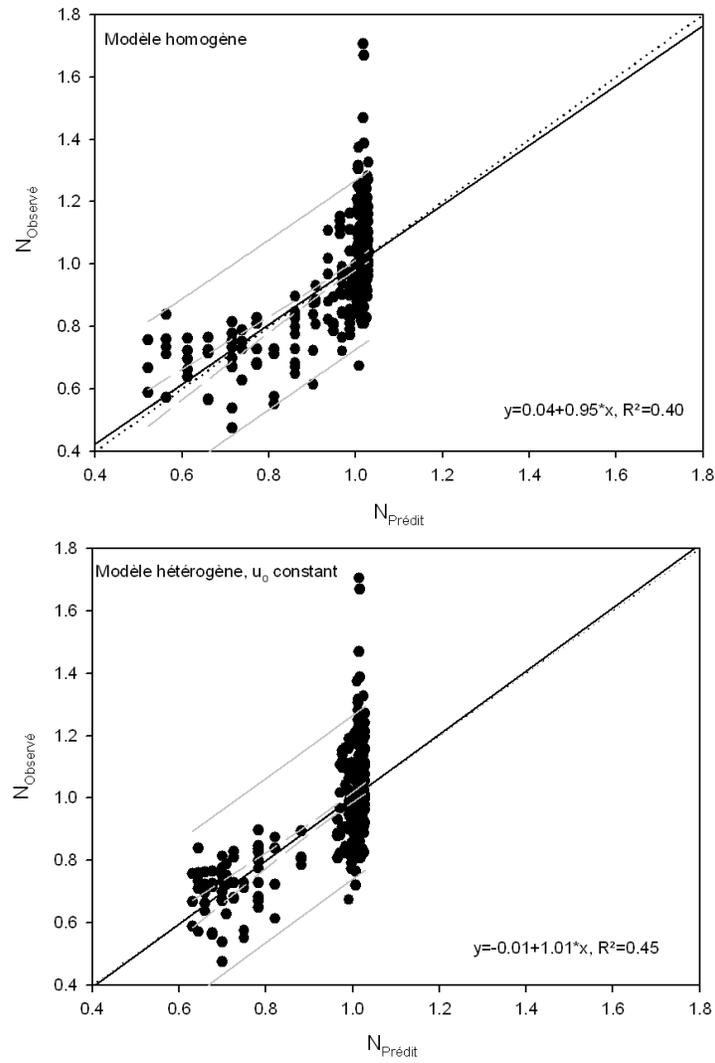


FIG. 4.27 – Comparaison des ajustement obtenus avec les modèles 1 et 4 pour l'azote sur les données de décomposition de litière d'Eucalyptus.

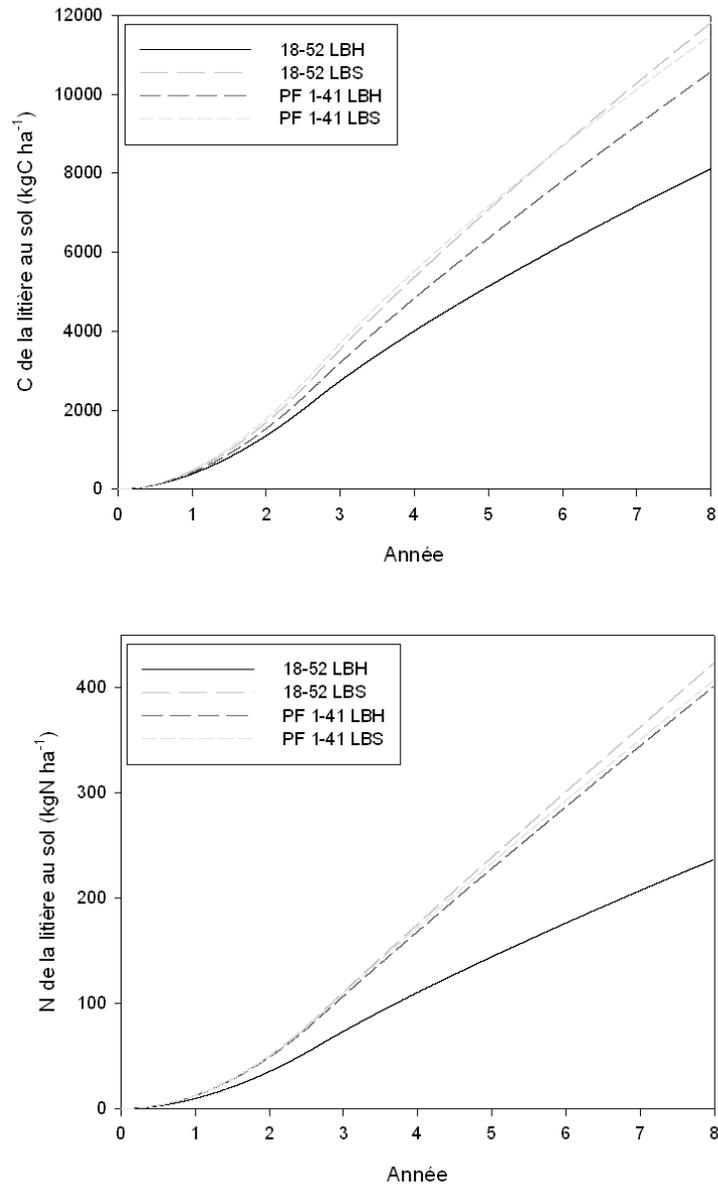


FIG. 4.28 – Simulation des quantités de C et N accumulées au sol au cours d'une rotation.

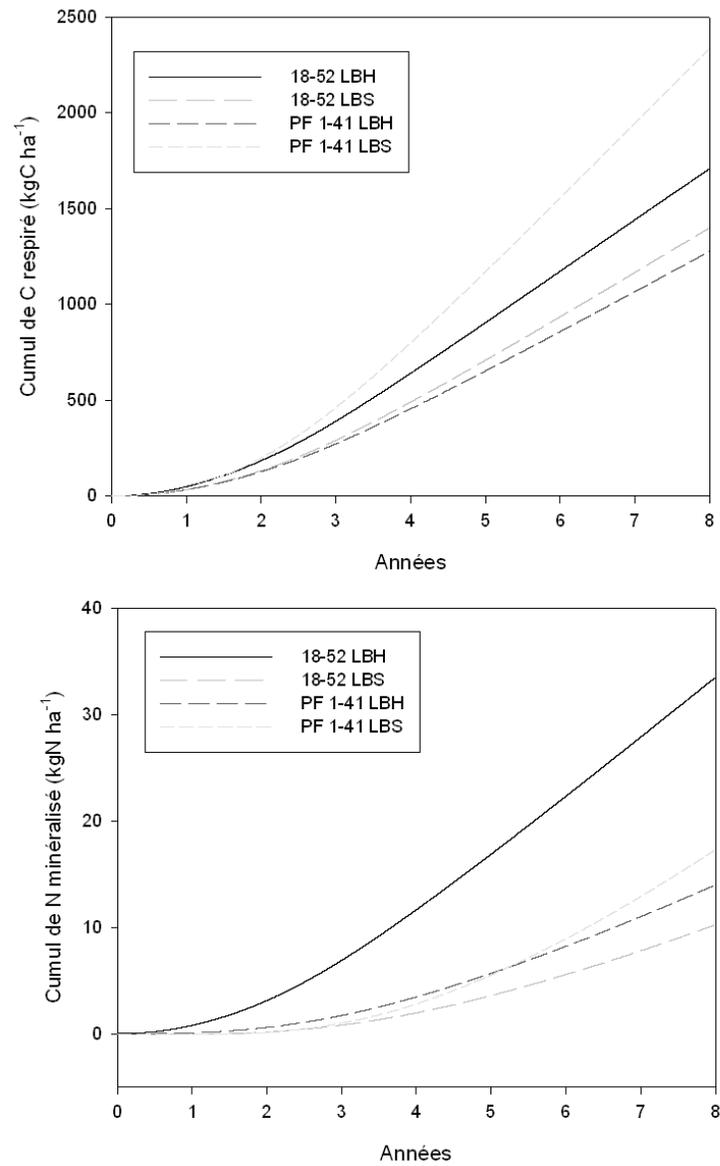


FIG. 4.29 – Simulation des quantités de C respiré et N minéralisé depuis la litière aérienne au cours d'une rotation.

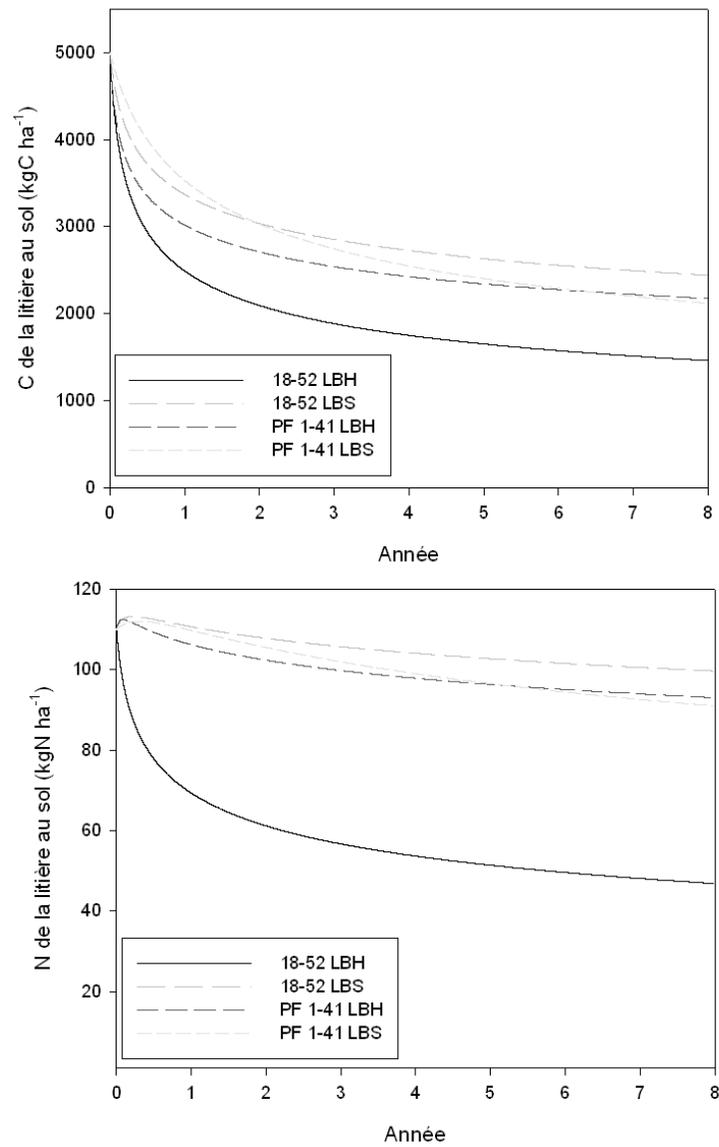


FIG. 4.30 – Simulation des quantités de C et N au sol dans les résidus d'exploitation.

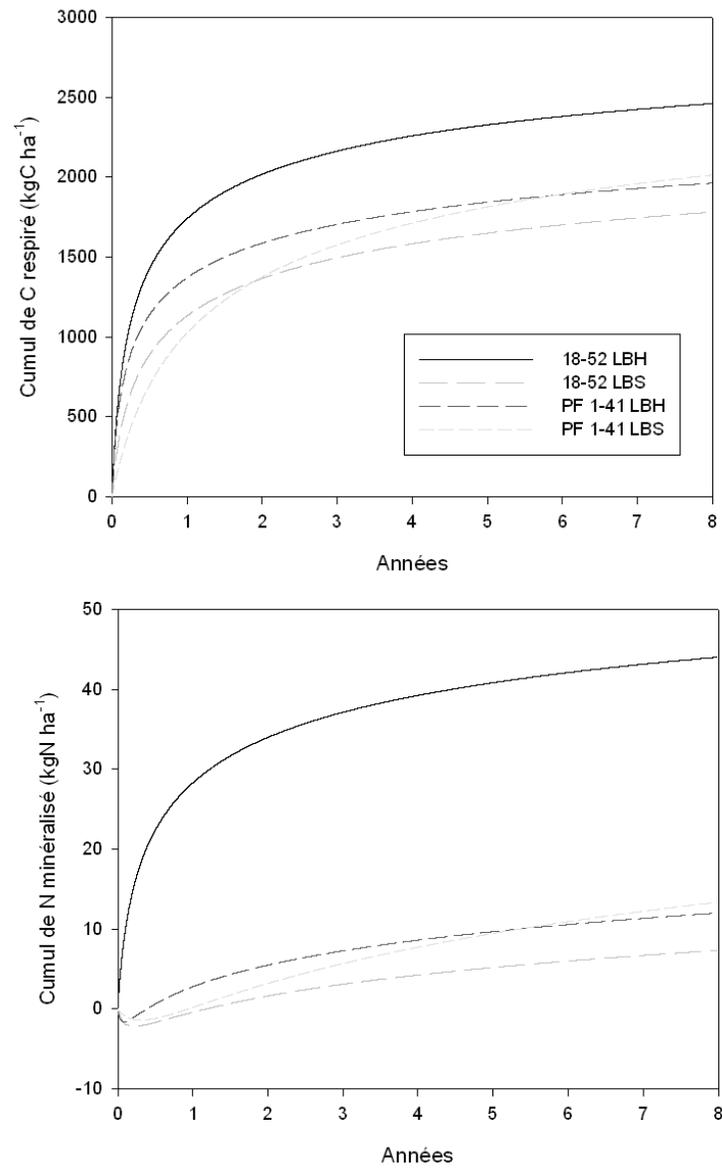


FIG. 4.31 – Simulation des quantités de C respiré et N minéralisé depuis la litière aérienne au cours d'une rotation.

Chapitre 5

Discussion

« *Tia Mutu Tia Mutu, Tia Nzambe Tia Nzambe* »

Esäü, Jean-Bedel Mpiana

Sommaire

5.1	Méthodologies	125
5.1.1	Dispositifs	125
5.1.2	Hétérogénéité du marquage	127
5.1.3	Méthodologie FGMO	130
5.2	Fonctionnement physiologique	131
5.2.1	Prélèvement racinaire	131
5.2.2	Translocation	132
5.2.3	Dynamique de décomposition	133
5.2.4	Retour sur le bilan ^{15}N	133
5.3	Gestion des résidus d'exploitation	135
5.3.1	Effets des feux	135
5.3.2	Apports de MO et productivité : signature isotopique des fractions	135
5.4	Modélisation	137
5.4.1	Justification des hypothèses utilisées pour développer la théorie	137
5.4.2	Approche couplée pour comprendre la qualité	137
5.4.3	Utilisation de l'azote organique par les décomposeurs	138
5.4.4	Nombre de passages dans la boucle microbienne	141
5.4.5	Modèle d'évolution de la litière au sol	141
5.5	Perspectives	143
5.5.1	Expériences et analyses à poursuivre	143
5.5.2	Autres pistes de modélisation	144

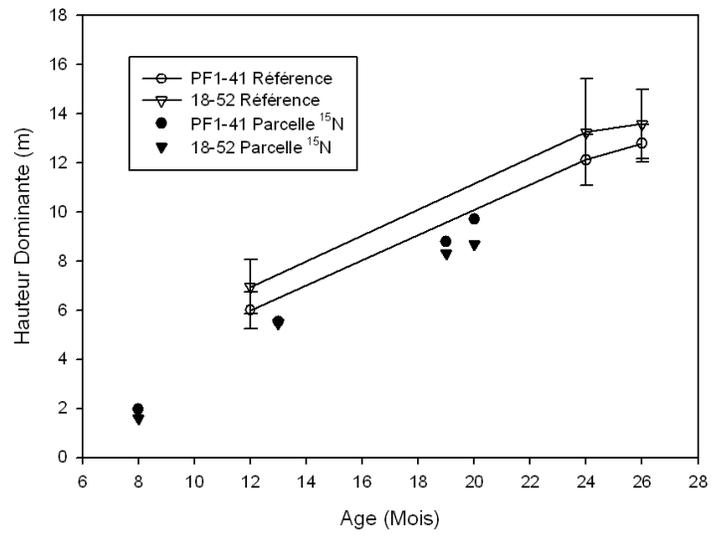


FIG. 5.1 – Courbes de croissance en hauteur dominante comparées avec celles obtenues pour les essais multisite/multitopo, (Banzounzi, 2007)

5.1 Méthodologies

5.1.1 Dispositifs

Deux clones d'eucalyptus (PF1-41 et 18-52) ont été utilisés dans cette étude pour tout ce qui concerne le cycle de l'azote. De nombreuses comparaisons de moyenne ont été faites à partir des résultats obtenus pour établir des différences de fonctionnement entre ces deux clones. Les dispositifs choisis (parcelle ^{15}N et parcelles de Kondi), en ce qui concerne l'influence du clone, ne présentent pourtant pas de répétition sur plusieurs sites et ne s'affranchissent pas forcément de biais liés à l'interactions d'autres facteurs comme la fertilité. Il s'agit en effet de dispositifs par paire : dans chaque cas, deux blocs situés à une faible distance l'un de l'autre et contenant chacun un des clones ont été installés avec les mêmes modalités (même traitement du sol et des plantes, même nombre de répétitions inter bloc, mêmes dates ou périodes de prélèvement). Du fait de la proximité des deux blocs (150m pour les parcelles R0013 et 10m pour la parcelle ^{15}N) les conditions climatiques (pluie et température) ont été considérées identiques, dans les deux cas, entre les deux blocs. La validité des comparaisons effectuées repose donc sur l'homogénéité des propriétés du sol entre chaque bloc, et à l'intérieur de chaque bloc.

Parcelle ^{15}N

S'appuyant sur un dispositif de comparaison intra- (échelle 5 à 15 m) et inter- (échelle 50 à 100 m) grappe, [Laclau \(2001\)](#) affirme que les teneurs en éléments minéraux et en carbone des horizons de sols jusqu'à 50 cm sont homogènes, et que cette homogénéité augmente ensuite avec la profondeur. Il conclut ainsi que les stocks d'éléments minéraux peuvent être évalués correctement à partir d'un faible nombre de profils. Conformément à cette hypothèse, les teneurs en C, N et ^{13}C pour les sols de la parcelle ^{15}N à 13 et 19 mois (n=12 pour chaque bloc et chaque âge jusqu'à 200 cm de profondeur) ne présentaient aucune différence significative entre les deux zones (AA.5). Pourtant l'analyse par NIRS des échantillons de sols prélevés avant la plantation (n=4 dans chacune des deux zones, jusqu'à 50 cm de profondeur) a montré un décalage entre la zone PF1-41 et la zone 18-52 dans le même sens que le décalage, pour un point donné, avec la profondeur. Ceci révèle une différence probable de fertilité ([Barthès et al., 2008](#)) mais qui n'a pas été vérifiée par des analyses chimiques et/ou de texture. Le travail de Fanny Bikindou ([Bikindou, En cours](#)) devrait permettre de mettre au point une méthode d'évaluation de la fertilité à partir d'analyses NIRS. Rappelons que la zone PF1-41 est plane alors que la zone 18-52 présente une légère pente qui va en s'accroissant vers le fond de la parcelle (ligne 41 colonne 20 étant le point le plus bas) et que des essais multisite/multitopo ([Banzounzi, 2007](#)) montrent que la croissance et la production sont moins bonnes dans les sites de pente que sur les plateaux ou dans les bas-fonds.

La différence de fertilité entre les deux zones apparaît de façon claire en comparant les courbes de croissance en hauteur dominante du PF1-41 et du 18-52 obtenues dans cette étude avec celles disponibles pour les essais multisite/multitopo. La **figure 5.1** montre que la zone de PF1-41 est de fertilité moyenne (elle se situe à moins d'un écart type des moyennes obtenues sur l'essai multisite multitopo) alors que celle de la zone plantée en 18-52 est manifestement plus basse que celle attendue. Les résultats sont identiques en prenant l'ensemble des clones d'*Urophylla*Grandis* comme référence.

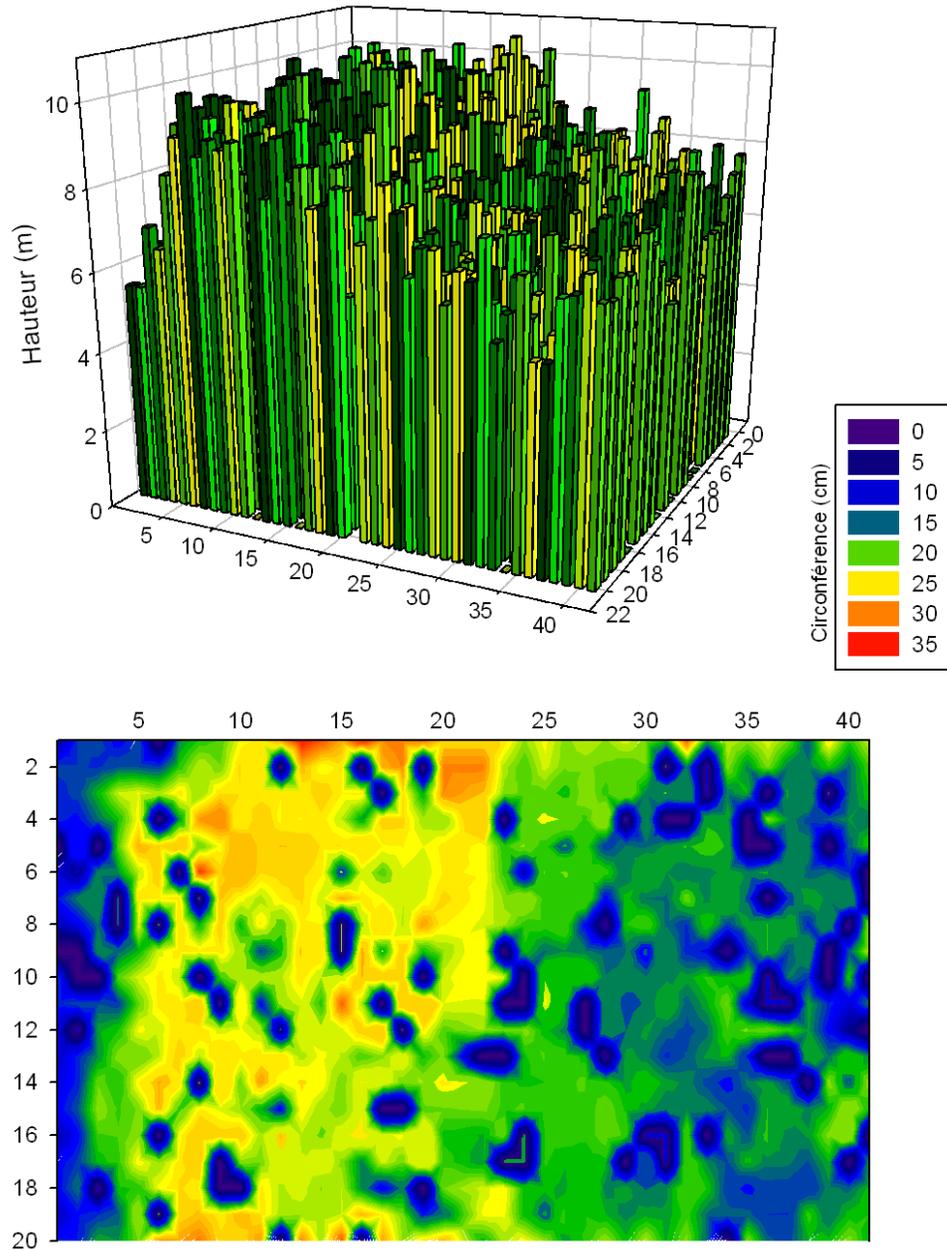


FIG. 5.2 – Variabilité de la fertilité : représentation de la hauteur (en haut) et de la circonférence par classe de 5 cm (en bas) pour tous les arbres de la parcelle ^{15}N , à 19 mois.

Pour finir, la plus forte mortalité du 18-52 est bien visible sur le graphique des circonférences à 19 mois (**Figure 5.2**). Encore une fois, ceci peut venir soit de la fragilité du clone vis-à-vis des maladies (notamment en pépinière) et des attaques d’insectes lignivores (**figure a.8**), soit d’un effet pathogène accentué de la zone où a été planté le 18-52. Les pathogènes dans le sol peuvent en effet être très localisés (**Felton, 1972, in Florence, 1996**).

Comme nous l’avons déjà souligné dans les résultats, l’objectif de cette étude n’était pas de faire une comparaison quantitative entre les deux clones, mais plutôt de mettre en relation deux clones aux stratégies et aux fonctionnements physiologiques différents. L’idéal aurait été d’utiliser un bloc randomisé complet (**Cochran et Cox, 1957**) mais pour garder une bonne distance entre arbres marqués et produire de la litière marquée il aurait fallu une surface très grande et des moyens financiers supplémentaires. Par ailleurs cette enquête a permis de vérifier que les seules déterminations des teneurs en C et N ne définissaient pas entièrement la fertilité d’une parcelle. De nombreux facteurs entrent en effet en jeu, comme certains éléments minéraux majeurs indispensables à la croissance (P et K par exemple), la capacité de drainage, l’érosion du sol ou la compaction.

Parcelles R0013 A et B

Les teneurs en C et N pour les parcelles R0013A et B ont été évaluées à partir de spectres NIRS sur la base d’une calibration au CHN (**Landais, 2003**, $n=3$ pour chaque bloc jusqu’à 300 cm de profondeur). Aucune différence n’était observée entre les deux parcelles, sauf dans l’horizon de surface qui était significativement plus concentré en C pour la R0013A que pour la R0013B (annexe A.5). La différence vient de ce que la R0013A est une replantation (11 ans d’afforestation au moment du prélèvement) alors que la R0013B est une première plantation. Conformément à ce qui a été obtenu dans les expériences de fractionnement granulométrique de la matière organique ou dans de précédentes études (**Trouvé et al., 1994**), la mise en place d’une plantation d’eucalyptus sur savane provoque une augmentation des teneurs en C en surface avec le temps d’afforestation. La première rotation sur la R0013A a donc partiellement changé la fertilité du sol (dans son sens large) et, bien que les expériences de décomposition aient été menées après 3 années supplémentaires (ce qui a éventuellement permis de réduire la différence de teneur en C entre les deux parcelles), les interprétations faites pour les comparaisons ont dû prendre ceci en compte.

5.1.2 Hétérogénéité du marquage

Comme mentionné en 2.7.3, la validité des termes N_{endo} et N_{exo} repose, entre autres,

- sur l’hypothèse que la décomposition n’induit pas de fractionnement isotopique significatif sur du matériel fortement enrichi
- sur une mesure initiale représentative de l’ensemble du matériel mis à décomposer

La première hypothèse a été vérifiée dans de nombreuses études (**Gioacchini et al., 2006**) et nous la considérons pour acquise. En comparaison, la représentativité de la mesure initiale pose plus de problèmes. Elle suppose avant tout qu’une telle mesure existe, i.e. qu’un pool donné de sacs de litière soit, au temps zéro, homogène en termes de concentrations (C, N et ^{15}N). Or, la décomposition a été effectuée avec du matériel très hétérogène en termes de concentrations en N et surtout ^{15}N (**Figure a.17**).

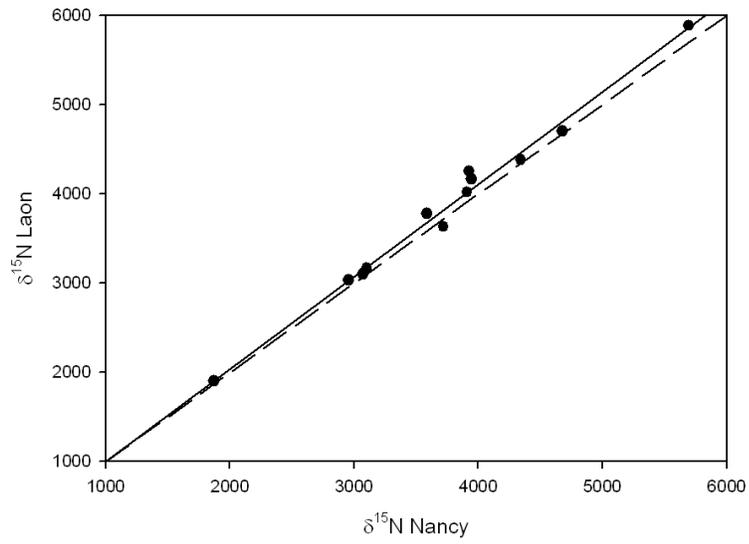


FIG. 5.3 – Regression linéaire entre les mesures de ^{15}N effectuées sur le spectromètre de Nancy et sur celui de Laon. $R^2=0.98$, $p<0.0001$, biais non-significatif.

Les mesures de ^{15}N effectuées sur les litières avant la décomposition donnent des valeurs moyennes plus basses que l'ensemble des mesures effectuées à chaque date, en particulier pour le 18-52 dans la série LBS. L'hypothèse d'enrichissement en ^{15}N pendant les quinze premiers jours de décomposition est peu probable et impliquerait un fractionnement isotopique fort, par lessivage de ^{14}N préférentiellement par exemple. Ceci remettrait en cause la propriété de stabilité des deux isotopes et, faute d'une étude approfondie sur le sujet, n'a pas été pris en compte.

Afin d'écartier la possibilité d'une erreur de manipulation (changement de calibration du spectromètre de masse par exemple, entre les mesures effectuées au point initial et les mesures au cours de la décomposition), les valeurs de ^{15}N obtenues ont été vérifiées en reprenant un jeu de 12 échantillons pour lequel les mesures (C, N ^{15}N) ont été refaites sur le spectromètre de Nancy. Ce jeu comportait les 6 échantillons du point initial et 3 échantillons par clone représentant l'étendue des valeurs ^{15}N observées dans les litières en décomposition (minimum, moyenne et maximum pour chaque clone). La **figure 5.3** montre la cohérence entre les deux séries de mesure ($R^2=0.98$, $p<0.001$, sans biais) et exclut les erreurs possibles de calibration. Par ailleurs, vu les niveaux de N mesurés au point initial (1.18% pour le 18-52 et 0.94% pour le PF1-41), la possibilité d'une interversion des échantillons entre les deux clones pour ce point initial a également été écartée : les litières du 18-52 présentent en effet une concentration plus élevée en N que celles du PF1-41(cf paragraphe précédent).

L'explication retenue pour ce décalage entre le point initial et les points suivants est donc que les litières prises pour mesurer le point initial n'étaient pas représentatives de l'ensemble des litières mises à décomposer. La variabilité du marquage des feuilles ramassées sur la parcelle ^{15}N peut s'expliquer par les fortes différences de prélèvement entre les différents arbres producteurs de litière. Comme mentionné précédemment (cf **figure 4.10, page 88**), le niveau de marquage moyen d'un arbre est, jusqu'à 13 mois, fortement lié à sa biomasse.

Selon Kolb et Evans (2002) qui ont étudié le fractionnement isotopique au cours de la translocation et la réallocation de l'azote pour plusieurs espèces de feuillus, les différences d'abondance naturelle observées au cours de ces phénomènes restent d'une magnitude assez faible (quelques δ). Au vu du marquage appliqué dans cette étude (plusieurs milliers de δ) l'approximation que le $\delta^{15}\text{N}$ moyen de l'arbre soit une mesure représentative du marquage de ces compartiments est donc tout à fait correcte.

Il s'ensuit que le marquage des feuilles et des litières doit être proche de celui de l'arbre en moyenne, et qu'il est donc soumis à la même variabilité.

Or pour les 18 arbres au pied desquels la litière a été ramassée, le coefficient de variation de la circonférence était de 47% à 8 mois (litière produite pour LBH) et de 32% à 13 mois (litière produite pour LBS). Il est du même ordre de grandeur pour la hauteur, et de l'ordre de 100% pour le volume. Il est donc probable que la variation du marquage des litières ait été de cet ordre également, entraînant la forte hétérogénéité observée au cours de la décomposition.

Les mesures effectuées pour représenter le point initial (pour LBS) ont été faites en prenant trois échantillons de 20 à 30 g de feuilles alors que les quantités présentes dans les sacs de litières étaient plus faibles (3 à 5 g). Les échantillons du point initial étaient donc beaucoup plus homogènes que ceux des sacs de décomposition, ce qui explique pourquoi les niveaux de marquage présentaient peu de variations (**Tableau 2.4, page 50**).

Pour ces raisons, les valeurs moyennes de C, N et ^{15}N obtenues au bout de deux semaines de décomposition ont été attribuées, pour chaque série et pour chaque clone, comme valeurs de

référence de chaque sac de litière au temps 0. Cette approximation est valable dans les limites du lessivage initial. [Bernhard-Reversat et al. \(1999\)](#) ont montré que le lessivage initial de la litière d'Eucalyptus fraîchement tombée au sol entraînait un drainage de certains éléments minéraux accompagné d'une perte de matière organique pouvant atteindre plus de 25%. Ce lessivage est très rapide et se stabilise au bout de quelques pluies. La litière ayant été ramassée au sol sur la parcelle ^{15}N , il est probable que le lessivage des éléments solubles ait déjà été réalisé et que les sacs de litière déposés au champ n'aient pas été beaucoup plus lessivés. Ceci est d'autant plus vrai pour la série LBS installée en début de saison sèche qui a reçu une pluviométrie beaucoup plus faible que la série LBH installée en saison humide (2.8 mm vs. 31.3 mm en deux semaines) : le **figure 4.11** (page 92) montre que la série LBS est plus homogène en termes de perte de masse dans les 15 premiers jours que la série LBH, pour les deux clones.

Pour les prochaines expériences de décomposition de litière marquée, la parcelle ^{15}N devrait produire du matériel plus homogène à partir duquel il sera possible d'affiner les résultats obtenus ici. Cependant, la représentativité des points initiaux devra être rigoureusement vérifiée en réalisant un nombre suffisant de mesures au départ. De plus les quantités de litière utilisées devraient être plus importante dans chaque sac. [Caner et al. \(2004\)](#) ont utilisé 18 g par boîte de décomposition en milieu tempéré avec des taux de décomposition de 0.25 à 0.73 an^{-1} qui couvrent les valeurs obtenues ici. Nous préconisons d'utiliser une quantité de matière du même ordre (autour de 15 g).

5.1.3 Méthodologie FGMO

Le fractionnement granulométrique d'un échantillon de sol est une méthode assez lourde en temps (16 échantillons/semaine en régime continu pour un opérateur à temps plein) mais elle permet de fournir de précieux renseignements sur la qualité de la matière organique en séparant des fractions ayant des propriétés bien différentes comme les associations aux argiles et le degré de protection subséquent, la teneur en C et N ou encore le temps moyen de résidence dans le sol ([Christensen, 1992](#); [Feller et Beare, 1997](#)). La validité d'un fractionnement dépend en partie des taux de recouvrement des variables mesurées, dans notre cas la masse, le C et le N. En comparaison avec d'autres études ([Tchienkoua et Zech, 2004](#)), les bilans sont bons pour la série des échantillons issus de l'essai CIFOR. Ils sont en fait rarement présentés dans la littérature, la plupart des auteurs préférant souvent exprimer le C et N des fractions en fonction de leur somme ([Zinn et al., 2002](#)). Pour la série afforestation, ces bilans étaient moins bons, pour N essentiellement. Des problèmes au niveau de l'analyse sont peut-être à l'origine d'incertitudes sur ces mesures ([d'Annunzio et al., 2008a](#), également annexe A.4).

Les échantillons de ces deux séries ont été analysés par spectroscopie proche infrarouge. La calibration des spectres pour la série afforestation sur les données C, N et sur les proportions des fractions a été faite dans [Barthès et al. \(2008\)](#). Elle permet une bonne prédiction des masses pour toutes les fractions et une prédiction correcte des concentrations en C et N des fractions $<20\mu\text{m}$. Les prédictions sont plus décevantes pour les contenus en C et N dans cette fraction, et pour les concentrations dans les autres fractions. La calibration n'a pas été faite pour les échantillons issus de l'essai CIFOR, mais pourrait être très utile dans le cas d'un prélèvement semblable au bout de la reconduction de l'essai (prévu en 2012).

Elle permettrait en effet de prédire les fractions sans avoir à réaliser physiquement ce fractionnement sur la totalité des échantillons. Elle permettrait également de prédire la distribu-

tion granulométrique pour les échantillons des horizons plus profonds (prélevés jusqu'à 100 cm mais non analysés).

5.2 Fonctionnement physiologique

5.2.1 Prélèvement racinaire

Plusieurs études ont déjà montré les différences existant entre les deux clones en termes de croissance (Cornillon et al., 2003), d'allocation de biomasse (Safou-Matondo et al., 2005) ou d'efficacité d'utilisation de l'eau (Nouvellon et al., 2005), ce dernier facteur étant déterminant dans la meilleure productivité du 18-52 par rapport à celle du PF1-41. L'efficacité d'utilisation de l'eau est liée à la régulation des pertes par transpiration et à l'importance du LAI. La capacité de prélèvement des éléments minéraux en revanche, est un phénomène essentiellement racinaire.

Laclau et al. (2004) ont étudié le rôle crucial du mat racinaire dans le cycle des éléments minéraux, pour le PF1-41 uniquement. Les observations de terrain réalisées sur la parcelle ^{15}N ont montré des différences nettes d'architecture racinaire, le 18-52 développant plus de racines, plus profondes, avec en surface un mat racinaire plus dense et plus précoce. Le mat racinaire aérien était en effet déjà visible à 13 mois sur le 18-52, alors qu'il était encore quasiment absent à 19 mois pour certains arbres du PF1-41. Nous ne disposons pas de données comparatives pour déterminer si ces observations sont caractéristiques du 18-52, ou si elles sont spécifiques à la parcelle ^{15}N . Quoiqu'il en soit, la plus grande homogénéité des concentrations en N et du marquage chez le 18-52 est probablement liée au développement plus homogène du réseau racinaire.

Les données sur les voisins ont montré qu'aucune connexion racinaire n'était faite à 8 mois entre les arbres. A 13 mois, un marquage très net apparaissait pour les voisins des arbres abattus à 8 mois et un marquage plus faible (environ 10 fois) était remarqué chez les voisins des arbres non abattus. L'extension racinaire a donc été faite jusqu'au contact des voisins à une date comprise entre 8 et 13 mois. Au cours de l'abattage à 8 mois, le sol autour de la souche a été mélangé jusqu'à 60 cm de profondeur au moins, sans dispersion à l'extérieur (utilisation des bâches). Le ^{15}N présent dans le sol a donc été largement redistribué dans cette zone qui a été rendue meuble. D'après Bouillet et al. (2002), pour le PF1-41 à un an, les racines fines sont présentes autour de la souche des arbres jusqu'à 100 cm de profondeur et jusqu'à une profondeur de 25 cm seulement au delà d'une distance de 75 cm environ de la souche. L'extension des racines traçantes est ainsi très superficielle.

La présence d'un intermédiaire pour le transfert de l'azote entre les sources minérales et la plante est donc très probable. Le rôle des champignons doit ici être signalé : Griffin (1972) et plus récemment Frey et al. (2003) soulignent que les filaments mycéliens jouent un rôle crucial et unique parmi la faune du sol, de par leur capacité à déplacer et rendre disponible pour les plantes l'azote réparti de façon très hétérogène dans le sol. Or quelques termitières trouvées sur la parcelle étaient construites par des termites champignonnistes qui réalisent une symbiose digestive avec un champignon Basidiomycète du genre *Termitomyces* (Rouland, 1994).

Le champignon se développe à l'intérieur de la termitière sur des structures végétales (meules) construites par des termites ouvriers et le termite se nourrit de la partie inférieure

de la meule pré dégradée par le champignon. Les champignons Basidiomycètes ont souvent un développement spatial assez grand et peuvent très probablement avoir joué ce rôle dans la mise à disposition de l'azote. Pour se convaincre de la forte probabilité d'un actif réseau mycélien dans les transferts de l'azote, une dernière remarque s'impose : la savane de Kissoko est traditionnellement brûlée chaque année pour la chasse du gibier qui s'ouvre à la fin de la saison sèche (Deleporte et al., 2004). L'autre application de ce brûlis qui intervient juste avant les premières pluies est la grande quantité de champignons qui poussent alors pendant quelques semaines. La zone de Kissoko est particulièrement riche en ces champignons, comestibles et même fort bons (Mankessi et d'Annunzio, observations personnelles). On remarquera enfin que les termites eux-mêmes sont par ailleurs probablement responsable d'une partie des transferts horizontaux d'azote de par leur déplacements et le brassage de la MO qu'ils effectuent.

Il est ainsi possible qu'une meilleure utilisation des éléments minéraux soit due à une interaction positive entre les racines du PF1-41 et une association de champignons (incluant les champignons mycorrhiziens qui sont éventuellement les mêmes que le *Termitomyces* évoqué plus haut). Peu d'études ont porté sur la macrofaune du sol dans ces plantations (Mboukou-Kimbatsa et al., 2007) et aucune sur la microfaune. Son rôle est pourtant fondamental pour un certain nombre de processus liés à la décomposition et la mise à disposition des faibles réserves du sol. Comme signalé par Laclau et al. (2004), le rôle des champignons et des microorganismes dans l'activité du mat racinaire pourrait être fondamental. Les expériences de marquage en cours pourraient être grandement valorisées en poursuivant les prélèvements permettant de mettre en lumière la dispersion latérale du ^{15}N (dispersion dans les arbres de la parcelle ^{15}N , flux latéraux de N autour des arbres où la litière marquée a été épandue). Ces prélèvements devraient idéalement être faits en prenant en compte le rôle des hyphes mycéliens dans les transferts.

5.2.2 Translocation

Laclau et al. (2001) ont montré l'importance de la translocation des éléments minéraux majeurs (N, P, K, Ca, Mg) de la tige vers les organes en croissance chez le PF1-41, expliquant ainsi les très fortes différences de teneurs entre sève brute et sève élaborée. Les auteurs insistent particulièrement sur la rapidité de la translocation pour N et K et montrent que pendant la première année après la formation d'un cerne, 80% de l'azote dans ce cerne est transféré vers les compartiments en croissance. Les très forts taux de translocation pour le potassium semblent aussi être en relation avec une forte capacité de prélèvement de cet élément. Les résultats obtenus dans la présente étude semblent montrer que, au moins pour l'azote foliaire, la translocation est plus importante pour le PF1-41 que pour le 18-52 (60% vs. 26% en utilisant les données de l'expérience d'épandage). Si cette meilleure translocation est maintenue pour les autres organes, il est probable que la différence ait été répercutée aussi sur l'efficacité d'utilisation des éléments minéraux, menant à une plus grande productivité des PF1-41.

L'efficacité d'utilisation de l'azote (NUE) a été calculée selon Safou-Matondo et al. (2005), par

$$NUE = \frac{\text{Biomasse aérienne}}{\text{Quantité d'azote dans la biomasse aérienne}}$$

Aucune différence n'a été observée entre les deux clones, aux trois âges, avec 63 kgMS kgN⁻¹ à 8 mois, 132 kgMS kgN⁻¹ à 13 mois et 204 kgMS kgN⁻¹ à 19 mois en moyenne pour les deux

clones. [Safou-Matondo et al. \(2005\)](#) observaient en comparaison une plus grande efficacité pour le 18-52 à 99 mois (438 vs. 395 kgMS kgN⁻¹). Ceci montre encore une fois que la zone 18-52 était de fertilité plus basse que celle du PF1-41.

En faisant le même calcul pour le ¹⁵N uniquement (biomasse aérienne sur quantité de ¹⁵N dans la biomasse), nous avons même obtenu une efficacité d'utilisation significativement plus élevée pour le PF1-41 que pour le 18-52 (38, 168 et 84 % supérieure à 8, 13 et 19 mois). La meilleure translocation du PF1-41 pourrait expliquer qu'avec la même quantité d'engrais azoté, le PF1-41 ait, sur cette parcelle, produit plus de biomasse que le 18-52. Le fait que la NUE pour l'azote soit par ailleurs égale entre les clones suppose que le PF1-41 ait été capable de capter du N non enrichi, par exemple provenant de la fertilisation non marquée des voisins. Pour comprendre plus en avant ces phénomènes, les données de marquage des feuilles sur toute la parcelle pourraient encore une fois être très précieuses.

5.2.3 Dynamique de décomposition

Les feuilles du PF1-41 sont plus épaisses que celles du 18-52, ce qui peut expliquer pourquoi la dynamique de décomposition est plus rapide pour le 18-52. Cependant, les différences de dynamique de décomposition doivent être interprétées dans les limites de différences intrinsèques entre les deux parcelles R0013 A et B : la première a reçu des apports continus de MO pendant 8 ans ainsi qu'une grande quantité de MO *via* les résidus d'exploitation, alors que la seconde était à l'origine une savane ayant reçu comparativement très peu de MO. Or, des changements de communautés ont lieu au fur et à mesure des processus de décomposition ([Grayston et Prescott, 2005](#)), en fonction de la qualité des résidus.

[Berg \(1991\)](#) a étudié les relations entre l'activité fongique et les taux de lignine de la litière, indiquant une limitation de la décomposition en présence de composés riches en lignine due à une limitation de l'extension des hyphes mycéliens. [Raynaud et al. \(2006\)](#) ont montré l'importance de l'exsudation racinaire sur l'activation des populations microbiennes et [Fontaine et al. \(2003\)](#) ont modélisé les comportements de décomposeurs vis-à-vis d'un apport de MO fraîche.

Enfin, à l'échelle de la macrofaune, les espèces de termites sont différentes dans la savane et dans les plantations, plus de xylophages étant présents sous plantation (Rouland, com. pers.). Il est donc très probable que les chutes de litières et l'apport de résidus issus de la première plantation aient eu un impact dans la parcelle R0013A. Ainsi, la meilleure décomposition du 18-52 est peut être autant héritée de l'histoire des deux parcelles que des propriétés intrinsèques de la litière du 18-52 (composition physico-chimique des feuilles) ou de la population de décomposeurs associée à ce clone. Aucune expérience croisée (litière de PF1-41 placée dans la parcelle de 18-52 et vice versa) n'ayant été menée, nous ne discuterons pas plus loin sur ces différences de décomposabilité. Pour de futures expériences de décomposition, une vérification expérimentale de ce type semble toutefois être nécessaire.

5.2.4 Retour sur le bilan ¹⁵N

En excluant les arbres situés en bordure de la parcelle ¹⁵N et ceux pour lesquels les horizons profonds du sol n'ont pas été comptabilisés, le bilan moyen de ¹⁵N pour tous les âges était de 78% d'azote marqué recouvré. Entre 45 et 60 % étaient retrouvés dans la biomasse sur pied et entre 15 et 33% dans le sol.

A titre de comparaison, en milieu tempéré, [Nadelhoffer et al. \(2004\)](#) retrouvent dans la biomasse sur pied entre 8 et 12 % du ^{15}N introduit dans des forêts de feuillus (*Quercus*, *Fagus*, *Betula*) ou de résineux (*Pinus*), 7 ans après la fin d'applications régulières. Dans ces mêmes études, 50 à 60% du ^{15}N se retrouvent dans les horizons organiques (humus). [Zeller et al. \(2000\)](#) ou [Preston et Mead \(1994\)](#) aboutissent à la conclusion que l'essentiel du ^{15}N introduit sous forme d'engrais dans un peuplement forestier se retrouve après 1, 3 ou 8 ans dans l'humus du sol. Toujours dans [Nadelhoffer et al. \(2004\)](#), les auteurs relèvent à travers la littérature des valeurs de 5 à 43% d'azote retrouvé dans la biomasse sur pied, en fonction du temps d'expérience ou du type de forêt.

Les mêmes études menées sur *Araucaria cunninghamii* par [Bubb et al. \(1999\)](#), donnent des bilans de 56% retrouvés dans biomasse et 21% perdus par lessivage après 9 mois (peuplement de 5 ans, climat subtropical en Australie). Les résultats obtenus dans cette étude sont donc nettement plus proches de ceux obtenus par [Bubb et al. \(1999\)](#) en milieu tropical que les autres études menées en milieu tempéré. Environ 22% de l'engrais apporté serait donc perdu par lessivage dans les premiers temps de la croissance. Les pertes par lessivage d'engrais dans les plantations d'eucalyptus ont un impact élevé au niveau des coûts de production ([Mackensen et Fölster, 2000](#)) mais aussi en termes de pollution potentielle de la nappe phréatique ([Binkley et al., 1999](#); [Moukandi N'Kaya, 2004](#)). La question d'évaluer la juste quantité d'engrais pour assurer un optimum de production en limitant les pertes est donc particulièrement importante.

Le bilan total de ^{15}N augmente de 8 à 13 mois puis reste stable jusqu'à 19 mois. Il est très probable que le déficit entre 8 et 13 mois vienne des horizons de sol non échantillonnés. En revanche le fait que la quantité de ^{15}N retrouvée dans la biomasse sur pied augmente entre 8 et 13 mois ne provient pas d'un artefact expérimental et montre que le prélèvement n'a presque pas eu lieu pendant la saison sèche. Ce schéma suppose également que l'engrais entraîné au delà de 100 cm pendant les premiers mois est resté de façon inerte dans le sol pendant la saison sèche, mais a été rendu disponible dès que les conditions ont été favorables. [Bubb et al. \(1999\)](#) proposent, pour expliquer la résidence du ^{15}N dans le sol, un processus d'incorporation et de protection dans la MO. Dans notre cas, vu les très faibles teneurs en argile susceptibles de fixer les ions ammonium ou nitrate, l'absence quasi complète de pluie pendant la saison sèche n'ayant pas entraîné un lessivage trop important constitue une explication préférable.

La stabilité du bilan de ^{15}N entre 13 et 19 mois dans les arbres pourrait être liée soit à un recyclage fort *via* la décomposition de la litière, soit à une immobilisation de l'azote dans les réserves (processus de translocation). Dans les deux cas, elle semble indiquer que la capacité de prélèvement de l'arbre est saturée. L'absence de relation entre la biomasse des arbres et la quantité de ^{15}N retrouvée à 19 mois dans la biomasse confirme l'hypothèse qu'une majeure partie de l'engrais "starter" a été consommé à 19 mois, et que le ^{15}N introduit fonctionne à partir de cette date sur un cycle fermé *via* les chutes de litière.

[Bubb et al. \(1999\)](#) ont montré que la réponse à la fertilisation était meilleure dans une plantation d'*Araucaria* quand celle-ci est âgée et qu'elle a de grandes demandes de N.

En revanche, [Kye-Han et Shibu \(2005\)](#) montrent bien, pour des plantations de pin et de peuplier en Floride, que si la capacité de prélèvement de l'arbre est dépassée alors les ajouts de fertilisants azotés ont un effet nul et se retrouvent entièrement drainés vers les horizons profonds. Si l'engrais est stabilisé vis-à-vis du lessivage et qu'il est toujours disponible pour les arbres quand ceux-ci sont capables de le prélever (conditions de croissance favorables), alors la quantité de ^{15}N retrouvée dans la biomasse devrait encore augmenter avec le temps.

Un abattage en fin de troisième saison humide (à partir d'avril 2008 par exemple) donnerait de plus amples détails sur le prélèvement de l'engrais et permettrait de voir si la stabilisation entre 13 et 19 mois est due à un effet de la saison sèche ou si elle est le résultat de la saturation des eucalyptus à la fertilisation. Dans les deux cas, l'analyse des feuilles prélevées en octobre et décembre 2006 sur tous les arbres de la parcelle pourrait donner une cartographie de la dispersion latérale du ^{15}N et permettrait de quantifier l'utilisation et/ou les pertes de l'engrais à l'échelle de la parcelle. Un prélèvement identique fin 2007, peu coûteux en termes de moyens et de temps (quatre hommes/jour) pourrait également être riche en enseignements.

5.3 Gestion des résidus d'exploitation

5.3.1 Effets des feux

Dans la série Afforestation, l'impact du changement de végétation sur les teneurs et la qualité de la MO du sol a été discuté dans d'Annunzio et al. (2008a). Une augmentation de C est observée, uniquement dans les horizons de surface et essentiellement dans les fractions grossières du sol. Cette augmentation qui dépend du temps d'afforestation est particulièrement sensible aux aléas : ainsi les résultats sur le long terme montrent que dans les parcelles ayant subi le passage de feux moyennement intenses (qui brûlent tous les résidus au sol), l'apport de carbone généré par les chutes de litière provenant des eucalyptus n'est pas significatif, mais que la perte de N par volatilisation par rapport à la savane d'origine est significative.

Des conclusions semblables peuvent être tirées de l'essai CIFOR puisque l'apport essentiel de C et N a eu lieu par l'incorporation de charbons dans le traitement brûlé (BL5), comme observé dans une autre étude par Bauhus et al. (2002). Les effets sur la durabilité des sols de plantation de ces apports par les charbons peuvent être remis en cause : dans une méta-analyse concernant une large gamme de types de forêts et de climats, Johnson et Curtis (2001) ont observé des effets tantôt positifs et tantôt négatifs du feu sur le C du sol en surface et Bird et al. (2000), par exemple, observent dans les savanes sub-humides du Zimbabwe une perte de C dans les fractions grossières liées au passage du feu.

5.3.2 Apports de MO et productivité : signature isotopique des fractions

Les effets de l'afforestation sur la capacité de stockage du C de ces sols sont donc très relatifs puisqu'ils concernent essentiellement un compartiment peu stable (Von Lützow et al., 2006) et sensible à des événements anthropiques récurrents (Deleporte et al., 2004). Cependant, le double apport de résidus (BL3) dans l'essai CIFOR a abouti à une meilleure productivité par rapport au traitement sans apport (Saint-André et al., 2007), alors qu'aucune modification n'a été remarquée quant aux contenus en azote du sol total ou des fractions. Deux phénomènes possibles pour expliquer le changement de fertilité ont alors été retenus :

- un fort recyclage et un prélèvement direct des éléments minéraux apportés dans les résidus *via* le mat racinaire aérien.
- une augmentation, liée à l'apport de carbone, de la fixation d'azote atmosphérique (Harmand et al., 2003) et/ou de la mobilisation de l'azote inorganique du sol par les décomposeurs (Recous et al., 1999).

En termes de fonctionnement, savoir quelle est l'importance relative de ces deux phénomènes peut être d'un intérêt majeur. Pour estimer le premier, il faudrait disposer d'un bilan de

^{15}N réalisé dans la biomasse des arbres au pied desquels la litière marquée a été épandue. Les abattages de ces arbres n'ayant pas été réalisés, l'information n'est pas encore disponible. La vérification expérimentale de l'hypothèse que l'apport de MO stimule la productivité des arbres par le biais des décomposeurs est plus délicate. Nous verrons dans la partie suivante comment elle a pu être appréhendée par l'approche de modélisation.

La tendance observée dans les fractions fines mérite ici d'être commentée : une légère augmentation des contenus en C et N a été observée dans les argiles, suivant le gradient d'apport de résidus.

La première hypothèse pour expliquer cette augmentation est que la matière végétale fraîche, apportée sous forme de résidus purement C3, a été transférée dans les fractions fines sous forme de carbone dissous ou bien à l'issue de la dégradation de matière organique particulaire au turn over élevé. Dans ces deux cas, sous réserve que le processus de dégradation ne provoque qu'un fractionnement isotopique limité à un ou deux δ (Bird et al., 2003), la signature des fractions fines devrait être la même que la MO source, donc plutôt de type C3. De plus, les argiles du BL3 devraient avoir une signature plus C3 que celles du BL0 par exemple. Or les mesures effectuées montrent clairement que les fractions fines dans tous les traitements ont une signature beaucoup plus C4 que les fractions grossières, sans différences entre traitements. Ce transfert rapide de la MO vers des fractions fines et stables est donc peu probable.

Une autre hypothèse possible est que dans les peuplements ayant reçu un apport important de MO (et conduisant à une meilleure production observée), la croissance et l'activité racinaire ont pu favoriser l'activité microbologique d'organismes décomposeurs. Frey et al. (2003) ont ainsi montré l'existence de transferts réciproques de C et de N entre les systèmes racinaires et les hyphes mycéliens. L'enrichissement en C des fractions fines du sol dans les traitements ayant reçu le plus d'apports organiques par restitution des résidus serait lié à la stimulation de l'activité microbienne, et le C incorporé dans les fractions fines proviendrait de MO d'origine C4, stabilisée dans le sol et transférée par "priming effect" dans son sens strict (Fontaine et al., 2003). Von Lützw et al. (2006) ont montré que les limons (20-50 μm) pouvaient être des fractions très stables. Or la signature isotopique de ces fractions est fortement C4 et la stimulation des décomposeurs par apport de MO fraîche a pu favoriser leur dégradation.

L'augmentation dans les fractions fines devrait alors théoriquement s'accompagner d'une baisse dans ces fractions (Anaxagore, env. 430 av. J-C, "Rien ne se perd, rien ne se crée, tout se transforme"). Cette symétrie n'est pas observée (Figure 4.19, page 104) car la variabilité des propriétés du sol masque les éventuels effets dans les fractions grossières. Retenons qu'à ce stade (deux rotations et un seul apport de résidus) il ne s'agit que d'une tendance et que les quantités absolues (résultats sur le sol total) de C ne sont pas affectées par les traitements, à toutes les profondeurs, à part pour le BL5.

Pour vérifier réellement ces hypothèses, l'utilisation de biomarqueurs moléculaires qui distinguent les sucres d'origine microbienne et les sucres d'origine végétale pourrait être opportune dans le cadre de ce site avec une transition C4 C3. De nouvelles expériences, qui viennent compléter cette étude sur la durabilité des sols de plantation d'eucalyptus s'orientent déjà dans ce sens. Par ailleurs, l'identification des communautés microbiennes en utilisant les outils de la biologie moléculaire pourrait permettre de progresser sur la question du fonctionnement du sol (utilisation des PLFA par exemple pour distinguer communautés bactériennes et fongiques).

Notons enfin que l'amélioration de la productivité dans les traitements ayant reçu de grands apports de matière est peut être due à d'autres éléments nutritifs, non étudiés dans la pré-

sente : ainsi [Harmand et al. \(2004\)](#) montrent que la restitution des résidus en jachère arborée d'eucalyptus représente un apport essentiel de Ca, Mg et K, eux mêmes fortement impliqués dans la croissance des arbres ([Laclau et al., 2004](#)).

5.4 Modélisation

5.4.1 Justification des hypothèses utilisées pour développer la théorie

La première hypothèse qui sous-tend la théorie utilisée est que l'activité microbienne est limitée par la disponibilité du carbone dans le substrat. S'il existe des preuves que des apports importants de N ou P peuvent stimuler de forts taux de respiration microbienne ([Rout et Gupta, 1989](#)), dans des conditions naturelles, l'hypothèse 3.1 est généralement admise et nous l'avons considérée comme telle ([Fontaine et Barot, 2005](#)). La deuxième hypothèse (3.2) que le cycle microbiologique était très court au regard des processus de décomposition dans leur ensemble, a été montré par [Stark et Hart \(1997\)](#) ou plus récemment [Schmidt et al. \(2007\)](#). Ces auteurs insistent sur le rôle prépondérant du recyclage de la MO de la litière par la biomasse microbienne comme source d'azote pour les plantes. Une autre façon de justifier que la biomasse microbienne ne change pas revient à considérer que, au regard de la matière organique totale du sol, la biomasse des décomposeurs représente une partie faible de la matière organique totale du sol ([Anderson, 1994](#)). L'hypothèse a donc été considérée comme valide pour les processus étudiés ; il est cependant clair que si l'on veut modéliser le comportement des décomposeurs à une échelle plus restreinte (à l'échelle journalière par exemple) des solutions de modélisation qui ne supposent pas l'état stationnaire devraient être utilisées ([Neill et Gignoux, 2006](#)).

5.4.2 Approche couplée pour comprendre la qualité

La notion de qualité de la litière remonte au moins à [Minderman \(1968\)](#) qui est parmi les premiers à établir un modèle de décomposition multi composants et ouvre la voie pour les modèles par pools de MO : il montre en effet que des composés de nature chimique différente ne décomposent pas au même rythme et propose un modèle où les différentes fractions évoluent parallèlement à des rythmes différents. Par la suite, ce concept a été affiné en supposant des transferts possibles entre les pools (ensemble plus ou moins homogène de composés aux temps de résidence du même ordre) qui a abouti aux modèles actuels de type RothC ([Jenkinson et al., 1991](#)). [Heal et al. \(1997\)](#) donnent un aperçu synthétique des différentes approches mettant en relation qualité de litière et décomposition.

Dans le cadre de la théorie présentée et utilisée ici, la qualité peut être définie de manière intuitive comme la capacité de la MO à être dégradée par les décomposeurs ([Paustian et al., 1997](#)). Elle peut également l'être par la composition chimique de la litière ([Ågren et Bosatta, 1996](#)) ou par une approche thermodynamique qui fait intervenir la température comme facteur clé de l'activité des décomposeurs ([Bosatta et Ågren, 1999](#)). Enfin, à partir d'une calibration des spectres en proche infrarouge de litières mises à décomposer dans des conditions identiques ([Joffre et al., 2001](#)), la qualité de différentes litières a pu être estimée en tant que variable à part entière.

Les paramètres de cette théorie ont ensuite été étudiés spécifiquement. [Hyvönen et al. \(2000\)](#) ont donné (sur du Pin) différentes valeurs de u_o pour des aiguilles et des branches d'un

diamètre allant de quelques millimètres à un mètre en montrant que le taux de croissance par unité de carbone des décomposeurs dépendait du type de litière. Dans une autre étude (Hyvönen et Ågren, 2001), une relation analytique explicite a été trouvée pour décrire dans le cadre de la théorie de la qualité comment modéliser la colonisation radiale d'une branche ou d'un tronc en fonction de son diamètre. Bosatta et Ågren (1997) ont également mis en relation le paramètre de forme β avec la teneur en argile du sol, illustrant le rôle de la protection de la MO par les argiles dans la résistance à la dégradation.

Nous n'avons pas cherché dans cette étude à expliciter la notion de qualité sur la base de critères mesurables mais plutôt à utiliser cette notion pour comprendre les dynamiques d'évolution de l'azote dans la litière en décomposition.

Dans d'Annunzio et al. (2008b), nous avons tenté de comprendre pourquoi des taux de décomposition forts étaient obtenus sur des sites à humus de type Moder et des taux bas sur des sites à humus de type Mull. Par taux de décomposition, nous entendons le taux de décroissance exponentielle utilisé par Olson (1963) pour décrire la perte de masse. L'utilisation du modèle 3 a permis de montrer, dans un premier temps, que plus la qualité d'une litière décroît vite, plus le matériau devient difficile à dégrader et plus la décomposition est incomplète. Le taux de décomposition était, dans certains cas, lié à la vitesse d'évolution de la qualité (décomposition rapide et complète, ou à l'opposé lente et incomplète) alors qu'il ne l'était pas dans d'autres. Dans ces cas là, l'utilisation de données ^{15}N a permis de montrer que la vitesse de libération de l'azote était un meilleur indicateur que la perte de masse pour déterminer la décomposabilité d'une litière.

Le dispositif expérimental (utilisation d'une même litière sur plusieurs sites présentant des caractéristiques pédoclimatiques différentes) est pour beaucoup dans l'obtention de ces conclusions car il convenait à la solution de modélisation adoptée : le fait d'utiliser une même litière a permis d'utiliser un paramètre q_0 constant, d'ajuster les autres paramètres et de les comparer site à site en s'affranchissant des temps relatifs de décomposition. Selon Ågren (communication personnelle) il faut en effet limiter à 3 le nombre de paramètres à ajuster pour 2 variables (C et N), sous peine d'obtenir une divergence du modèle. De manière générale nous avons montré que la différence entre le C/N de l'humus et celui de la litière fraîche pouvait servir à définir la décomposabilité de la litière, et que pour une différence donnée, les décomposeurs pouvaient procéder à la dégradation plus ou moins rapidement.

5.4.3 Utilisation de l'azote organique par les décomposeurs

A partir de ces conclusions partielles, nous avons cherché à modéliser directement les flux d'azote libéré par la litière et les flux d'azote incorporé par mortalité microbienne dans la litière, afin de comprendre ce qui déterminait, pour une différence de C/N donnée, la vitesse à laquelle les décomposeurs procèdent à la dégradation.

Cette démarche avait été initiée par Ågren et Bosatta (1998) en utilisant, sur un seul site, des données de Berg (1988) semblables à celles présentées dans cette étude. Rappelons que x est la proportion d'azote incorporée dans la litière par les décomposeurs qui provient de la litière elle-même. Ågren et Bosatta (1998) ont utilisé l'approximation $x=0$ (i.e. tout l'azote utilisé par les décomposeurs et réincorporé dans la litière provient de sources externes, donc non enrichie) et généraient des biais sur les deux flux N_{endo} et N_{exo} . Ces biais (surestimation de N_{exo} , sous-estimation de N_{endo}) sont semblables à ceux présentés dans la partie 4.4.1 en utilisant la même approximation.

En laissant x libre de varier, les ajustements obtenus dans cette étude sur C , N_{endo} et N_{exo} étaient sans biais (Modèle 5). De plus, par rapport à l'ajustement sur des données C et N , les valeurs des autres paramètres (u_o , e_o , η_1) étaient très proches (Modèle 4). Ceci constitue une première justification de la validité des valeurs de x obtenues.

Entre la quantité d'azote (organique et minéral) présent dans les 10 premiers cm du sol et les valeurs du facteur x de recyclage obtenues, la forte relation de régression exponentielle est cohérente et implique que dans les sols riches en N , les décomposeurs utilisent cet azote plutôt que celui de la litière. Sur la **figure 4.24** (page 114), quatre sites ont été écartés. A Sorø, une pourriture blanche est apparue à un stade avancé de la décomposition qui a probablement opéré un recyclage fort des nutriments de la litière (**Figure 5.4**). Comme la séparation entre la litière et le champignon n'a pas été faite pour les analyses, le ^{15}N mesuré provenait des deux sources et a probablement conduit à une surestimation du recyclage malgré un sol parmi les plus riches en azote de la série. Ce point serait ainsi un artefact dans notre relation entre azote du sol et recyclage par les décomposeurs et a été enlevé. De même pour Hesse où le dernier prélèvement a montré une très forte variabilité de l'azote mesuré qui peut supposer une contamination par un champignon.

Enfin la **figure 5.5a** montre que le ratio x obtenu est négativement lié au niveau d'incorporation de la litière défini dans [d'Annunzio et al. \(2008b\)](#) : plus l'azote est recyclé et moins il y a d'incorporation dans la litière.

En ce qui concerne les expériences menées sous plantation d'eucalyptus au Congo, le marquage ^{15}N de la litière a posé un certain nombre de problèmes méthodologiques déjà évoqués plus haut (cf. partie Résultats, 5.1.2). Vu la variabilité des niveaux de ^{15}N dans les litières en décomposition, les résultats d'ajustement des modèles qui prennent en compte ces données doivent être considérés à titre indicatif seulement.

En utilisant le modèle 5, les valeurs du paramètre x se situent autour de 1, sauf pour le PF1-41 pour la série LBH. Ceci est en accord avec les résultats obtenus qui montrent que après un an de décomposition, si 40% de la masse a été perdue, les niveaux de ^{15}N dans la litière n'ont pas (en moyenne) varié, indiquant que tout l'azote libéré a été réincorporé dans la litière. Dans les limites de la variabilité du matériau utilisé pour cette expérience, le modèle 5 fournit donc des résultats cohérents avec les schémas observés et le jeu de données obtenu au Congo sur de la litière d'eucalyptus peut être considéré comme un cas limite des données obtenues sur le hêtre en climat tempéré.



FIG. 5.4 – Invasion (1720 jours) des cadres de litière mis à décomposer sur le site de Sorø par une pourriture blanche.

5.4.4 Nombre de passages dans la boucle microbienne

En reprenant le concept de cyclage x de l'azote de la litière dans le modèle 2 ou 5, il est théoriquement possible de compter le nombre de passages d'une unité élémentaire de N dans la boucle litière/biomasse microbienne avant d'être minéralisée. Reprenons le **schéma 3.3** (page 63) : le flux brut sortant de la litière vaut $f_C \frac{u_a}{e_o} N$. Ce flux peut soit être minéralisé directement (flux sortant m) soit être utilisé par les décomposeurs et donc réintégré dans la litière (flux recyclé $x f_N u_o C$). La probabilité p qu'un atome d'azote soit recyclé est égale au ratio du flux recyclé sur le flux initial et vaut donc :

$$p = x \frac{f_N}{f_C} e_o \frac{C}{N}$$

Cette probabilité varie donc comme le C/N de la litière. En première approximation on peut la considérer constante et égale à :

$$p = x \frac{f_N}{f_C} e_o \frac{C_o}{N_o}$$

La probabilité $P(n)$ qu'un atome sorte au bout de n passages dans la boucle microbienne vaut naturellement :

$$P(n) = p^n (1 - p)$$

L'espérance de cette probabilité représente le nombre moyen NB de passages dans la boucle microbienne :

$$\begin{aligned} NB &= \lim_{n \rightarrow \infty} \sum_{k=0}^n k p^k (1 - p) \\ &= \frac{p}{1 - p} \end{aligned}$$

Ce résultat est une première approximation, valable au moins de manière relative entre sites. Il serait une approche intéressante pour définir l'activité microbienne. La gamme de valeurs varie d'un facteur 30 entre les extrêmes sur l'ensemble de jeux de données hêtre et eucalyptus. Dans les sites pauvres en N par exemple comme pour la R0013A, un atome d'azote serait ainsi réutilisé trente fois plus que dans un site riche comme à Hesse.

La **figure 5.5b** semble montrer que le nombre de cycles n'a pas de lien avec la vitesse de minéralisation initiale, en concordance avec les résultats trouvés dans [d'Annunzio et al. \(2008b\)](#).

5.4.5 Modèle d'évolution de la litière au sol

A partir du modèle 4, [Ågren et Bosatta \(1998\)](#) ont développé un modèle de litière au sol sur la base d'un flux constant de litière. Ce choix est motivé par le type de données utilisées, i.e. des forêts en milieu tempéré à boréal dont les rotations se font à l'échelle du siècle, étudiées sur des périodes de 10 à 20 ans. Malgré la forte variabilité inter annuelle des chutes de litière ([d'Annunzio, 2004](#)), l'approximation d'avoir un flux constant de chute peut être faite sur ces périodes en considérant un état de quasi équilibre.

Dans le cas des plantations à croissance rapide avec une exploitation tous les 7 à 10 ans qui amène au sol une grande quantité de résidus (5 tC ha⁻¹ de résidus aériens, le double en souterrain), nous avons préféré distinguer deux composantes.

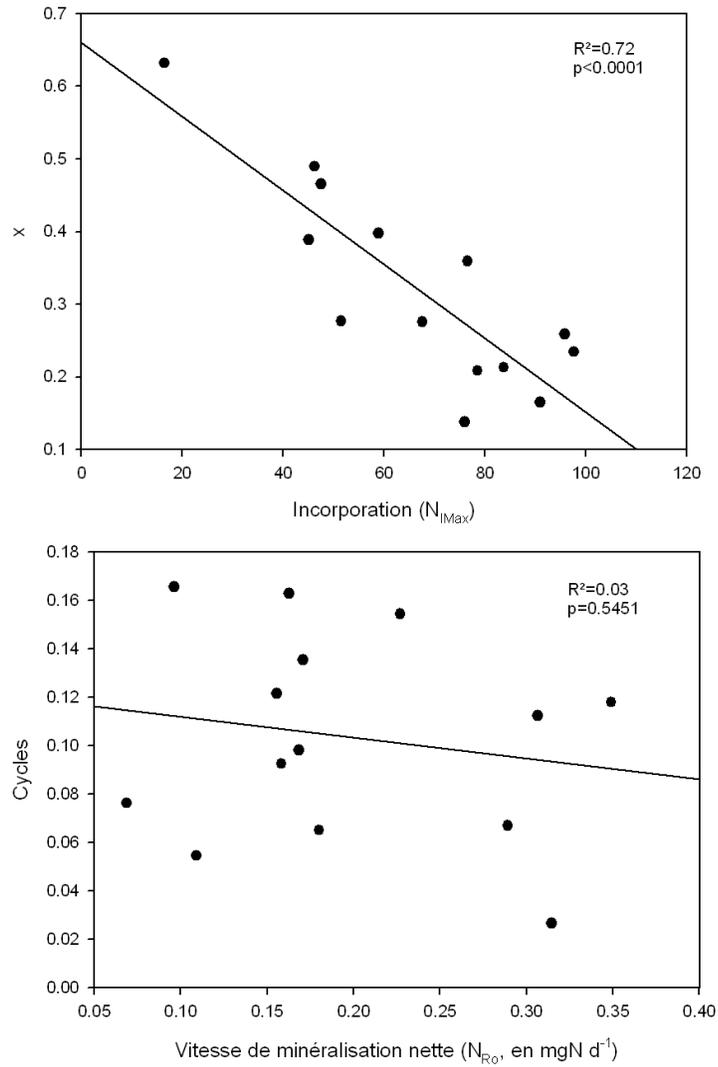


FIG. 5.5 – (a) Régression entre le facteur x de recyclage et l’incorporation. (b) Régression entre le nombre de passage dans la boucle microbienne et la vitesse de minéralisation nette. Les paramètres renvoient à [d’Annunzio et al. \(2008b\)](#)

La première est un flux de litière arrivant au sol par les chutes selon un modèle segmenté (flux croissant jusqu'à fermeture du couvert, puis constant jusqu'à l'exploitation). Le deuxième est un flush de matières organiques diverses lors de l'exploitation. Ainsi ont été construits les modèles 6 et 7.

Malgré la variabilité de teneurs en N, les ajustements réalisés sont bons pour C et N et non biaisés. L'extrapolation à une rotation et l'utilisation des modèles intégrés de litière au sol est donc raisonnable même si elle est forcément surestimée.

Par exemple les valeurs de litière au sol obtenues après une première rotation donnent, selon la série, entre 8 et 12 tC ha⁻¹ et 200 à 450 kgN ha⁻¹. Elles sont donc du bon ordre de grandeur pour le carbone puisque Laclau (2001) mesure sur la parcelle de Kondi à 8 ans une quantité de litière au sol de 16226 kg ha⁻¹, soit 8113 kgC ha⁻¹. Il trouve en revanche une quantité d'azote de 109 kg ha⁻¹ soit deux fois moins que ce qui a été simulé ici. Cette surestimation vient de ce que le modèle a été ajusté pour de la litière foliaire, riche en azote, et que les paramètres obtenus ont été utilisés pour simuler de la litière totale, beaucoup plus pauvre. Il est ainsi normal que le modèle surestime, au bout de 7 ans, la quantité d'azote présente au sol.

En ce qui concerne les rémanents, Kazotti (2003) prend l'exemple de 7.3 t ha⁻¹ de résidus apportés et trouve qu'il reste au bout d'un an de décomposition, 3900 kg ha⁻¹ de masse sèche (soit environ 1950 kgC ha⁻¹) et 47 kgN ha⁻¹ d'azote au sol. Le modèle présenté ici, pour les mêmes valeurs initiales en prenant les coefficients obtenus avec le 18-52 en saison humide, prédit au bout d'un an une quantité résiduelle de C et N de 1748 kgC ha⁻¹ et 48 kgN ha⁻¹. Les valeurs obtenues pour la perte de C et N (que l'on peut en première approximation assimiler au C respiré et N minéralisé) sont aussi cohérentes, avec 1700 kgC ha⁻¹ et 24.6 kgN ha⁻¹ observés par Kazotti (2003) contre 1739 kgC ha⁻¹ respiré et 28.3 kgN ha⁻¹ minéralisés prédits par le modèle.

On remarquera que, malgré un ajustement fait uniquement sur de la litière foliaire pour un an de décomposition, les valeurs du modèle sont très cohérentes. Avec un ajustement sur le bon type de données et pour des périodes suffisamment longues, il devrait donner des résultats fiables. L'avantage majeur présenté par ce modèle est que les équations en sont toutes explicitées et que son intégration peut se faire directement dans les modèles de croissance.

5.5 Perspectives

5.5.1 Expériences et analyses à poursuivre

Un certain nombre d'expériences pourraient être menées pour valoriser les résultats obtenus dans cette étude.

En premier lieu, il faudrait poursuivre les abattages sur la parcelle ¹⁵N afin de déterminer à quel rythme le ¹⁵N apporté sous forme d'engrais est perdu dans le système par lessivage et drainage profond. Les résultats obtenus après 19 mois d'expérience semblent montrer une stabilité de cet azote, qui ne pourra être confirmée qu'en réalisant un suivi des arbres marqués. Si l'abattage pose trop de problèmes de méthodologie, une alternative simple serait de prélever au moins un certain nombre de feuilles. En supposant que le marquage est homogène dans l'arbre et en utilisant les prédictions de biomasse et minéralomasse du modèle de croissance à partir de données dendrométriques, un bilan simplifié pourrait ainsi être réalisé (méthode

employée dans cette étude pour le bilan dans les arbres voisins).

Il faudrait également faire les analyses sur les feuilles prélevées en octobre et décembre 2006 pour déterminer la vitesse de propagation latérale de l'engrais. Un prélèvement identique fin 2007 pourrait se révéler utile avec l'avantage de pouvoir être fait rapidement et simplement. Les résultats combinés de ces deux informations pourraient donner des éléments de réponse à la question de savoir quelle quantité d'engrais doit être appliquée en fonction de la densité, et d'optimiser éventuellement la gestion des fertilisants.

L'utilisation du modèle pour comprendre certains aspects du fonctionnement microbien nécessite de reprendre une série de décomposition de litière marquée en modifiant le protocole utilisé dans cette étude. Il faudrait ainsi utiliser des quantités de matière de 15 à 20 grammes par échantillon, et réaliser un certain nombre de mesures sur des échantillons initiaux de même quantité de matière pour s'assurer de l'homogénéité du marquage. A priori, celle-ci devrait augmenter dans le temps au fur et à mesure que l'engrais marqué se répand sur la parcelle ^{15}N . Cependant il faudra prendre garde de ne pas attendre trop longtemps sous peine d'obtenir un signal trop fortement dilué. Un ramassage au plus tôt serait ainsi le mieux (programmé pour début décembre 2007). L'analyse de sol sous les sacs de litière n'a pas été faite dans cette étude mais pourrait également apporter des informations sur les flux de N. Il en va de même pour l'abattage des arbres au pied desquels la litière a été épandue, avec l'établissement d'un bilan de l'azote issu de la litière en décomposition et immobilisé dans la biomasse.

On notera que, pour faire des ajustements meilleurs du modèle et procéder à une intégration dans les simulateurs de croissance, il n'est pas besoin de matériel marqué, mais uniquement d'expériences sur du plus long terme. Il est cependant nécessaire de mettre en oeuvre des expériences avec d'autres types de litière que de la litière foliaire (au moins : branches, écorces et racines) afin d'estimer des paramètres de décomposition spécifiques à ces composés puis de valider un modèle d'évolution de la litière au sol dans son ensemble. Ces expériences devraient être menées idéalement sur toute une rotation et au minimum en prenant deux saisons sèches et deux saisons humides.

Parallèlement, passer les échantillons de litière (broyés à 1 mm) au NIRS et effectuer une calibration avec les données de décomposition pourrait se révéler une bonne méthode pour simplifier l'obtention future de paramètres du modèle. Cette méthode a donné des résultats prometteurs pour des expériences de décomposition en microcosme (Joffre et al., 2001; d'Annunzio, 2004).

5.5.2 Autres pistes de modélisation

L'ajustement à des données de long terme nécessitera probablement d'utiliser les facteurs de correction de u_o en fonction de l'humidité du sol ou de la pluviométrie. L'intégration à un modèle d'évolution de la MO pourrait alors être plus compliquée et n'a pas été examinée ici. Les solutions développées par Gignoux et al. (2001) pour mettre au point un modèle d'évolution de la MO (SOMKO) partent des mêmes hypothèses que celles présentées dans la théorie de Ågren et Bosatta (1998) en utilisant en plus les notions de biomasse dormante et de biomasse active. Le modèle est donné sous une forme différentielle de façon explicite et pourrait convenir de façon très intéressante aux données de décomposition obtenue au Congo avec la succession de phase d'activation et d'inhibition de la décomposition. Leurs auteurs soulignent que des données de décomposition utilisant les isotopes stables comme marqueur pourraient être adaptées à tester leur modèle, et cette solution peut être envisagée comme

alternative au modèle présenté dans cette étude si l'influence des facteurs climatiques ne donne pas les résultats escomptés.

Conclusion

« *Imen Imeni* »

La fertilité des sols d'un écosystème donné est contingente de nombreux facteurs ; elle doit être vue dans l'ensemble des interactions biotiques et physiques du sol pour être correctement appréhendée et elle dépend avant tout du point de vue de celui ou celle qui veut la définir. Dans le cadre d'une plantation clonale d'eucalyptus où l'on cherche à établir les conditions nécessaires à la durabilité de l'écosystème, elle doit être vue de façon dynamique, sur le long terme, et non pas comme la mesure ponctuelle d'un critère de fertilité, comme la quantité de certains éléments minéraux limitants. Nous avons utilisé une approche couplée d'outils isotopiques et de modélisation pour formaliser l'idée que la matière organique du sol, siège de la fertilité pour de tels écosystèmes implantés sur des sols pauvres, est un continuum entre le vivant, l'organique et le minéral.

Le premier axe de cette étude concernait le cycle de l'azote et avait pour objectif général de déterminer le devenir de celui-ci lorsqu'il était apporté au sol sous deux formes, minérale et organique. L'aspect "minéral" (apport d'engrais) nous a permis de quantifier certains phénomènes comme la mobilité de l'azote dans les compartiments des clones d'eucalyptus utilisés, la dynamique d'expansion racinaire, les pertes par lessivage, le temps de rétention dans le sol ou la translocation. Par ailleurs, si le dispositif adopté n'a pas permis de statuer rigoureusement sur l'effet de la variabilité clonale vis-à-vis de ces processus, l'expérience a révélé une variabilité spatiale assez forte de la fertilité, impossible à soupçonner au vu des seules mesures de quantités de carbone ou d'azote du sol.

La variabilité du marquage ^{15}N de la litière produite sur ce dispositif a par ailleurs limité la validité des résultats pour l'aspect "organique". Cette variabilité ayant tendance à diminuer au fur et à mesure de la croissance du peuplement, les zones de production de litière marquée pourront être réutilisées pour de futures études.

Le deuxième axe de l'étude concernait la distribution granulométrique de la MO du sol en rapport avec les changements d'utilisation des terres et la gestion des résidus d'exploitation. Une des conclusions majeures est que l'apport de grandes quantités de MO provoque des changements de distribution, localisés en surface, pour les fractions les plus grossières essentiellement.

Ces fractions de la matière organique sont les plus labiles et sont particulièrement sensibles à l'influence de facteurs anthropiques comme l'occurrence de feux accidentels qui peuvent volatiliser rapidement le carbone accumulé sous de vieilles plantations. Le rôle du sol sous plantation d'eucalyptus en tant que puits potentiel de carbone a ainsi été partiellement remis en cause, sans toutefois déprécier celui de l'écosystème dans son ensemble.

En effet, les apports de MO sont une source d'énergie importante pour les organismes décomposeurs qui, une fois stimulés, peuvent avoir un effet positif sur la productivité des arbres en mobilisant et rendant disponibles un certain nombre d'éléments minéraux. L'augmentation de la productivité des parcelles pour lesquelles des résidus ont été apportés par rapport à celles où ils ont été enlevés serait ainsi une conséquence de la stimulation des organismes décomposeurs. Le rôle du recyclage microbien de l'azote dans le processus de décomposition a été abordé par le biais de la modélisation. La proportion moyenne de l'azote utilisé par les décomposeurs et provenant de la litière elle-même, a été quantifiée en donnant des résultats cohérents avec d'autres systèmes forestiers comme les hêtraies en milieu tempéré.

Examiner *in situ* les interactions entre décomposeurs, les racines et la MO au niveau moléculaire apparaît comme la prochaine étape dans la compréhension des mécanismes de minéralisation/stabilisation de la matière organique. L'étude à une échelle moléculaire des communautés de décomposeurs permettra d'identifier leurs rôles respectifs (PLFA biomarqueurs lipidiques distinguant microbien et fongique) ; l'utilisation de GC-IRMS permettra également de trancher sur les hypothèses faites pour l'augmentation de MO dans les fractions fines, suite à un possible "priming effect". La séparation entre les sucres d'origine microbienne et ceux d'origine végétale, associée aux marquage naturel C3 C4, constitue en effet un outil puissant pour comprendre les mécanismes de remplacement de la MO : si la tendance à l'augmentation du contenu en C et N dans les fractions fines s'avère une conséquence de la dégradation de fractions stables par des décomposeurs stimulés par l'apport de MO fraîche, cela se verra sur la signature microbien/végétal des fractions concernées.

Les modèles développés ont donné de très bons ajustements sur les données de décomposition en sacs de litière. Ces résultats sont valables à la fois pour le carbone et l'azote et ne nécessitent pas de prendre en compte les outils isotopiques. Ils sont par ailleurs relativement génériques puisqu'ils ont pu être utilisés pour des écosystèmes de hêtraies tempérée et de plantation d'eucalyptus en milieu tropical avec les mêmes bons résultats.

En outre, ils ont permis de calibrer un modèle d'évolution de la litière au sol dont le comportement est satisfaisant vis-à-vis de données indépendantes, de respiration et de minéralisation. Le modèle, couplé carbone/azote, est développé de façon explicite et les paramètres utilisés ont tous une signification en termes physiologiques. Plusieurs possibilités d'adaptation du modèle vis-à-vis de données à plus long terme, prenant en compte les variations saisonnières de l'activité des décomposeurs, ont également été proposées.

Le modèle d'évolution de la matière organique a ainsi constitué un outil efficace, et parfois indispensable, pour comprendre le fonctionnement biologique du sol ; au-delà de ces questions scientifiques il est également nécessaire pour développer des outils d'application industrielles.

Afin d'évaluer les pratiques sylvicoles qui assureront la durabilité des systèmes de plantation à croissance rapide, il faudra intégrer ce modèle de sol dans les chaînes de modèle dendrométrique de croissance et tester différents scénarios. L'ensemble du cycle du carbone et de l'azote doit en effet être pris en compte pour simuler l'évolution de la fertilité, qui a été à la fois vue en termes de stocks d'éléments minéraux dans le sol et de productivité des arbres sur le long terme.

Annexes

Sommaire

A.1	Figures supplémentaires	151
A.2	Fonction de Dirac	167
A.3	Dérivées Partielles	167
A.4	Calibration du CHN	168
A.5	Données sol pour l'homogénéité des parcelles	169
A.6	Article 1	171
A.7	Article 2	179

A.1 Figures supplémentaires



FIG. a.1 – Répartiteur fabriqué à Pointe-Noire.



FIG. a.2 – Prélèvement de sol à la tarière dans une fosse. Essai CIFOR



FIG. a.3 – Photos des espèces végétales principales présentes sur la savane.

TAB. a.1 – Tests de normalité pour les distributions de hauteurs (H) et circonférences (C) à tous les âges, pour les deux clones. En fonction de l'âge du peuplement et du clone, le test a donné $\sqrt{B1} < 0$ (d'Agostino et al., 1990), i.e. une asymétrie à droite, soit pour H, soit pour C soit pour les deux.

	8 mois	13 mois	19 mois	20 mois
18-52	H	-	C	-
PF1-41	-	-	H et C	H et C

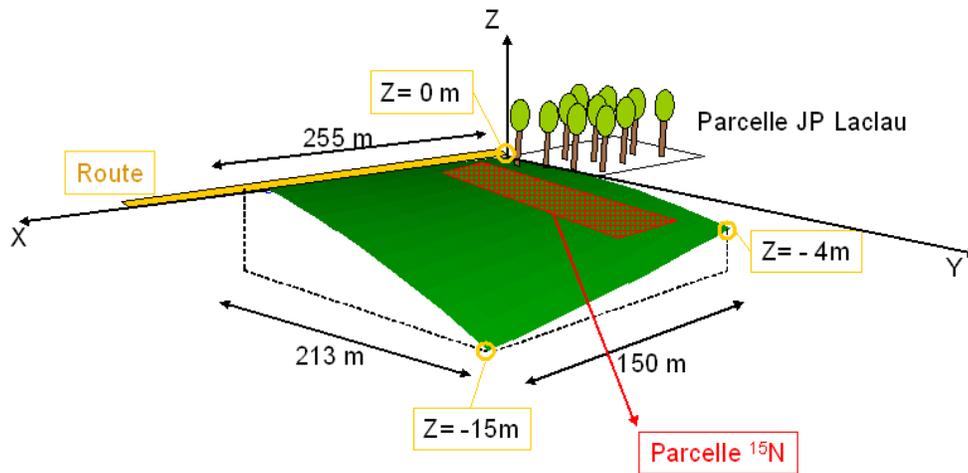


FIG. a.4 – Schéma 3D de la zone de Kissoko. La parcelle ¹⁵N est représentée par la zone quadrillée.



FIG. a.5 – Prélèvement de feuilles et de branches dans la parcelle R0013A, sur un arbre ayant reçu de la litière marquée au pied.

TAB. a.2 – Récapitulatif du nombre d'échantillons fractionnés pour chacune des deux séries. Répétitions est le nombre de fosses creusées pour un site, dans chaque modalité.

	CIFOR	Afforestation
Modalités	6 traitements des résidus	2 modes d'occupation
Sites	2 blocs adjacents	5 sites répartis sur le massif
Répétitions	2	2 à 5
Horizons	0-10, 10-20, 20-50 cm	0-10 cm
TOTAL	72	29

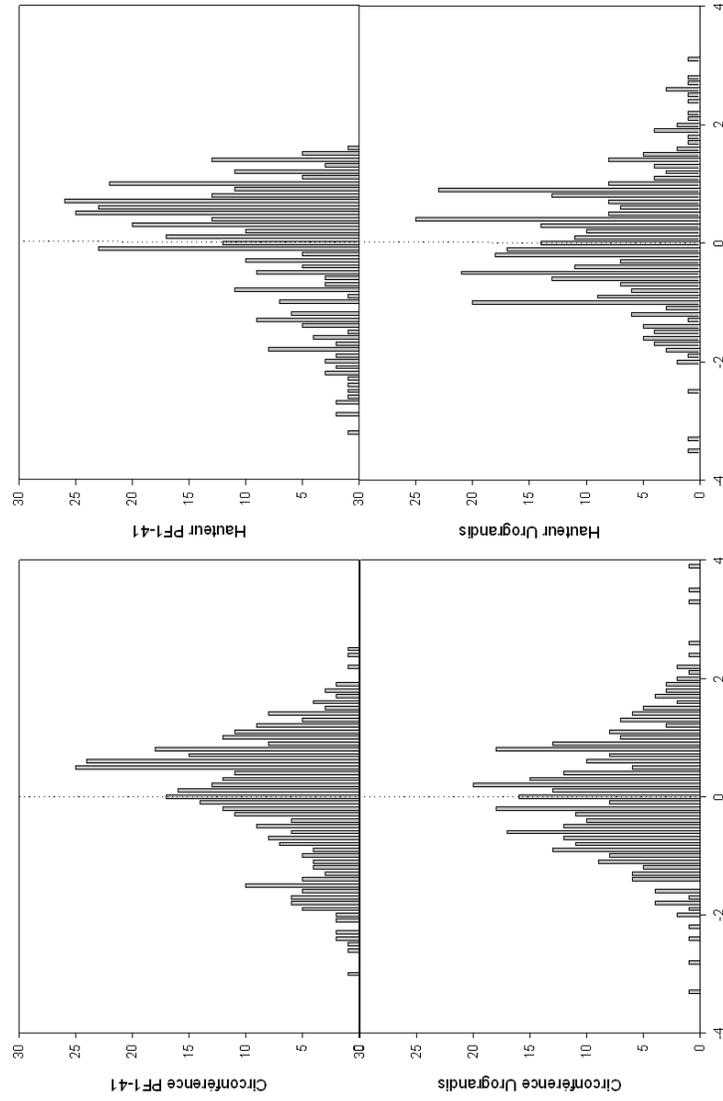


FIG. a.6 – Distribution des hauteurs et circonférences normalisées centrées, pour les deux clones, des arbres de la parcelle ^{15}N , à 20 mois.

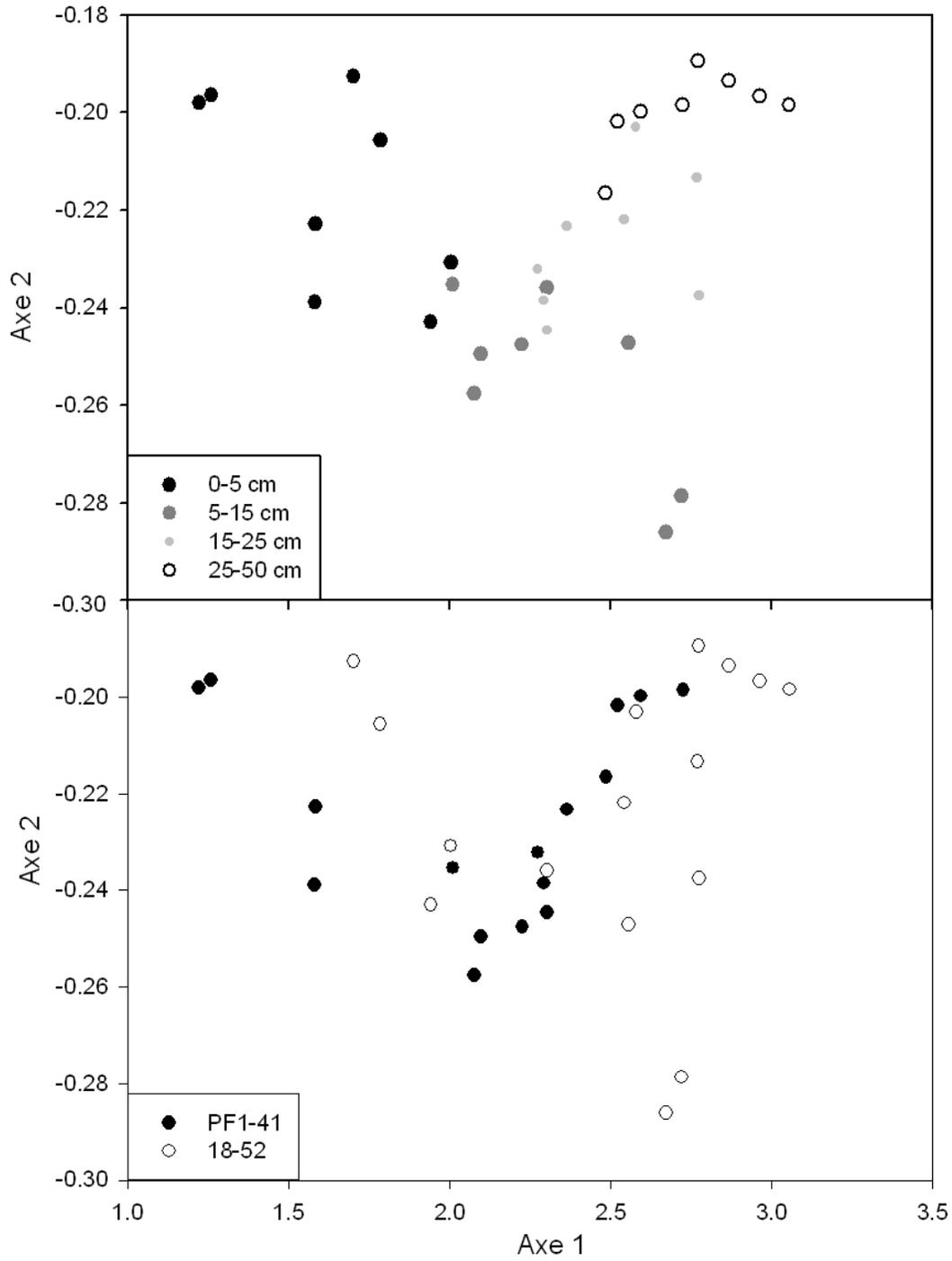


FIG. a.7 – Axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les spectres, en fonction de la profondeur dans le sol (en haut) et de la zone prévue pour chaque clone (en bas), pour les sols de la parcelle ^{15}N avant plantation.



FIG. a.8 – Mortalité chez le 18-52. En haut à gauche, die-up à 19 mois. En haut à droite, galle rouge. En bas à droite, colonisation d'un arbre mort par des termites xylophages. En bas à gauche, criquet ravageur *Zonocerus variegatus* (L.).

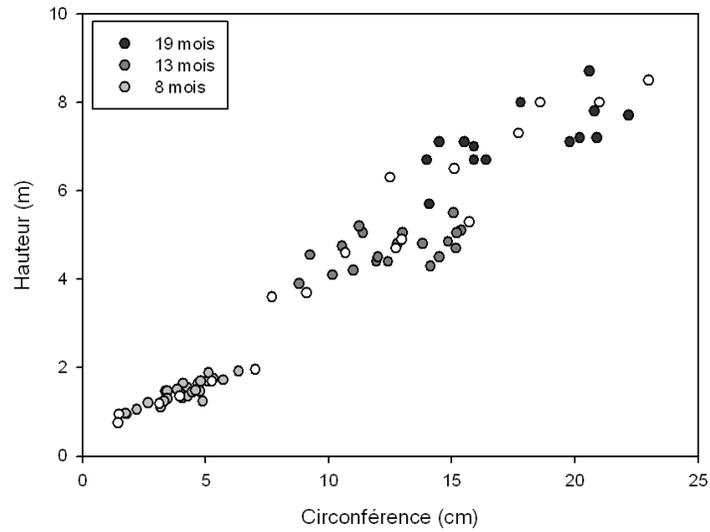


FIG. a.9 – Nuage Hauteur/Circonférence à 8, 13 et 19 mois des arbres marqués uniquement. Les deux clones sont confondus sur ce graphique. En symboles vides, les arbres marqués et abattus sont répartis dans l'ensemble du nuage pour chaque âge.

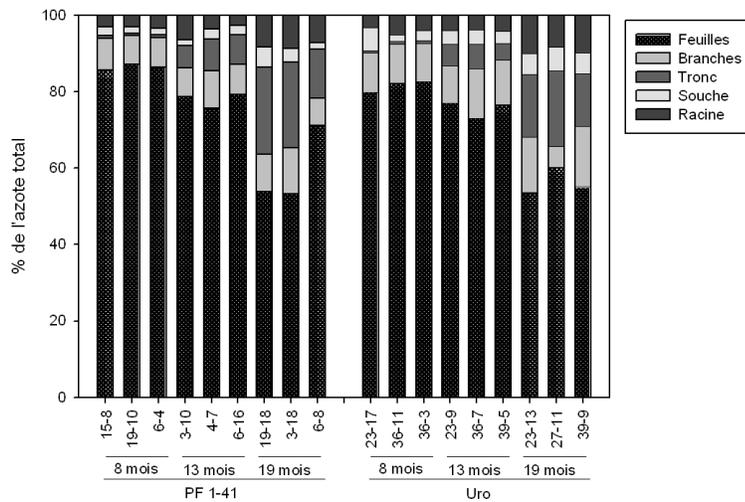


FIG. a.10 – Répartition de l'azote dans les différents compartiments des arbres marqués abattus.

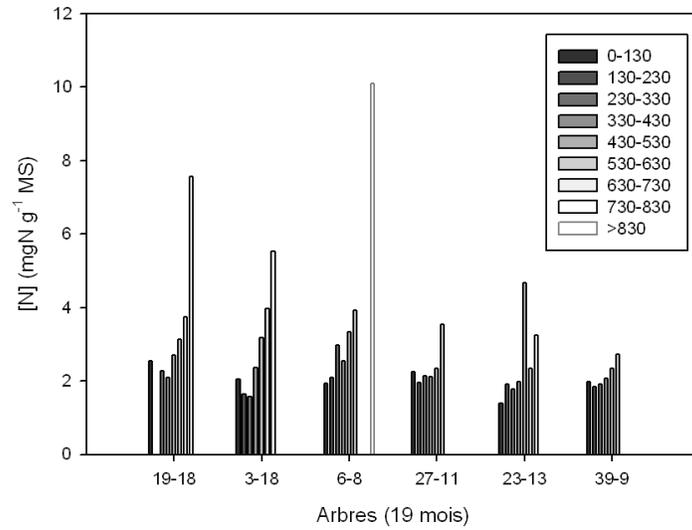


FIG. a.11 – Gradient de concentration d’azote dans le tronc en fonction de la hauteur dans les arbres marqués, abattus à 19 mois. Un schéma similaire est observé à tous les âges.

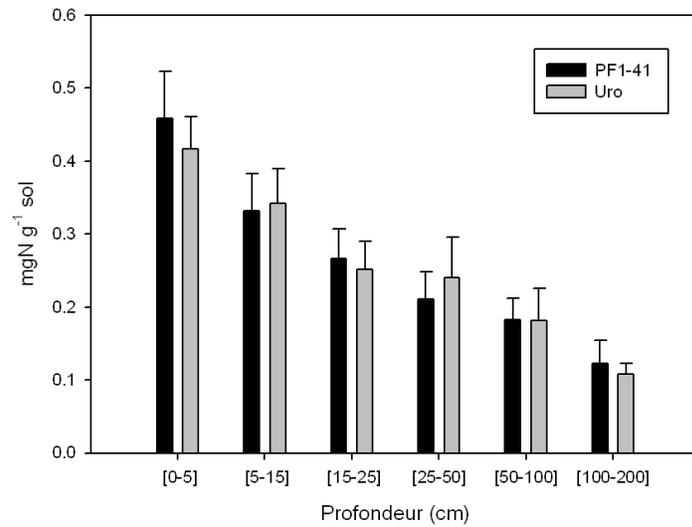


FIG. a.12 – Moyenne de teneurs en azote dans le sol à tous les âges, pour les deux clones, dans la parcelle ¹⁵N.

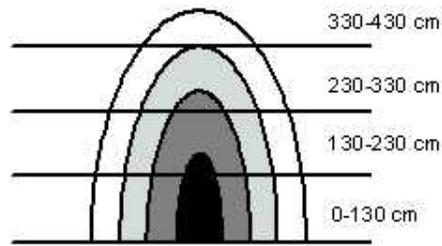


FIG. a.13 – Coupe schématique transversale d'un tronc. Le marquage diminue avec l'âge, les cernes formés plus tôt sont donc plus marqués. L'analyse de coupes régulièrement espacées révèle cette structure. Les niveaux décroissants de marquage sont indiqués abstraitement par un niveau de gris décroissant.

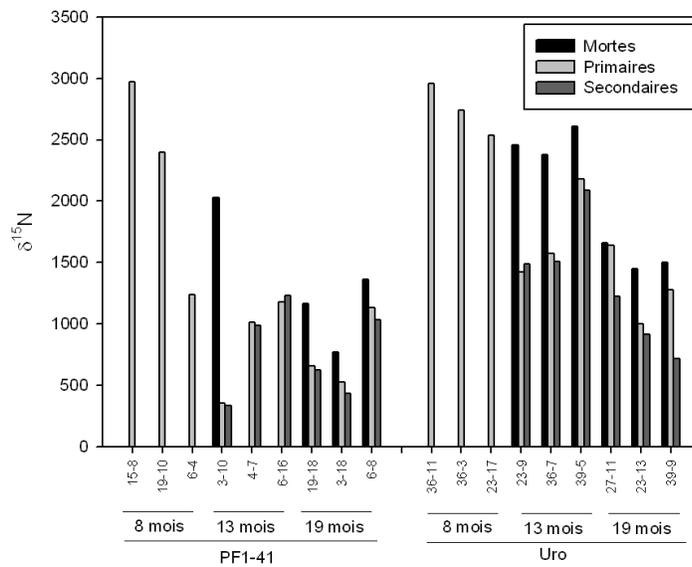


FIG. a.14 – $\delta^{15}\text{N}$ dans les branches primaires, secondaires et les branches mortes à tous les âges, pour les deux clones.

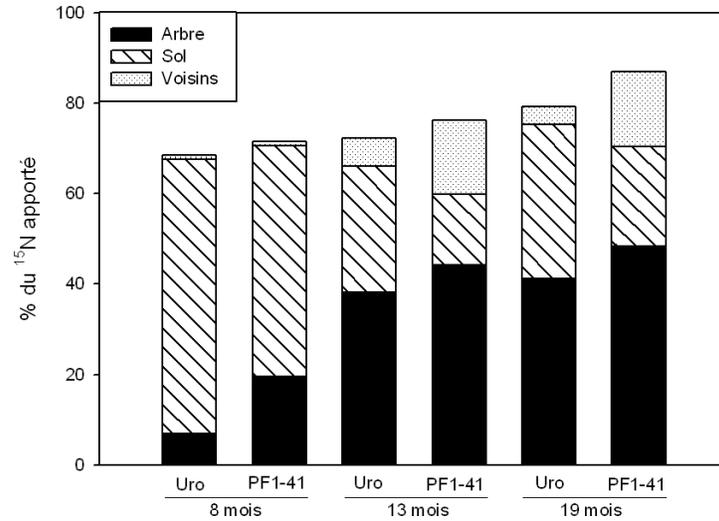


FIG. a.15 – Bilan ^{15}N moyen dans les arbres, le sol et dans la biomasse des voisins en % du ^{15}N apporté sous forme d'engrais, à chaque âge et pour chaque clone.

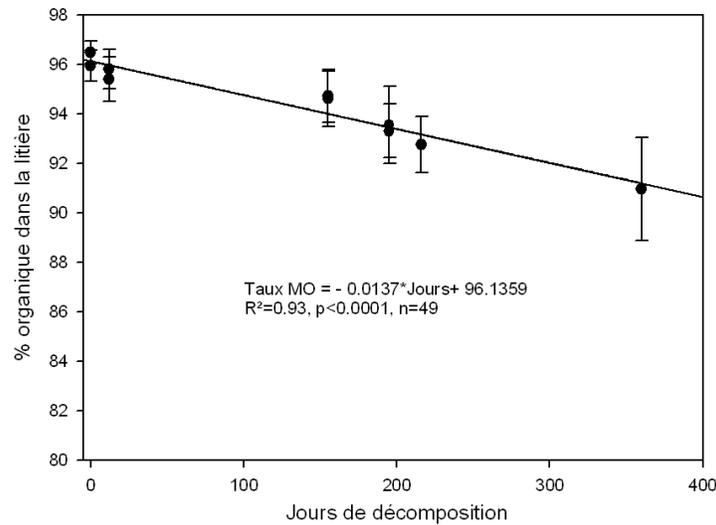


FIG. a.16 – Taux de matière organique dans la litière en fonction du temps de décomposition. La régression linéaire a été effectuée pour 49 points de la série LBS à divers stades de décomposition, pour les deux clones.

TAB. a.3 – Valeurs de [C], [N] et $\delta^{15}\text{N}$ mesurées après deux semaines de décomposition, utilisées comme valeurs de référence pour l'état initial. Valeur moyenne \pm Ecart-type

	[C] (gC kg ⁻¹ MS)	[N] (gN kg ⁻¹ MS)	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
PF1-41 LBH	483 \pm 9	10.3 \pm 1.1	4464 \pm 568
18-52 LBH	474 \pm 6	12.2 \pm 1.2	2110 \pm 695
PF1-41 LBS	504 \pm 8	7.7 \pm 0.9	4200 \pm 954
18-52 LBS	484 \pm 9	13.2 \pm 2.2	4464 \pm 155

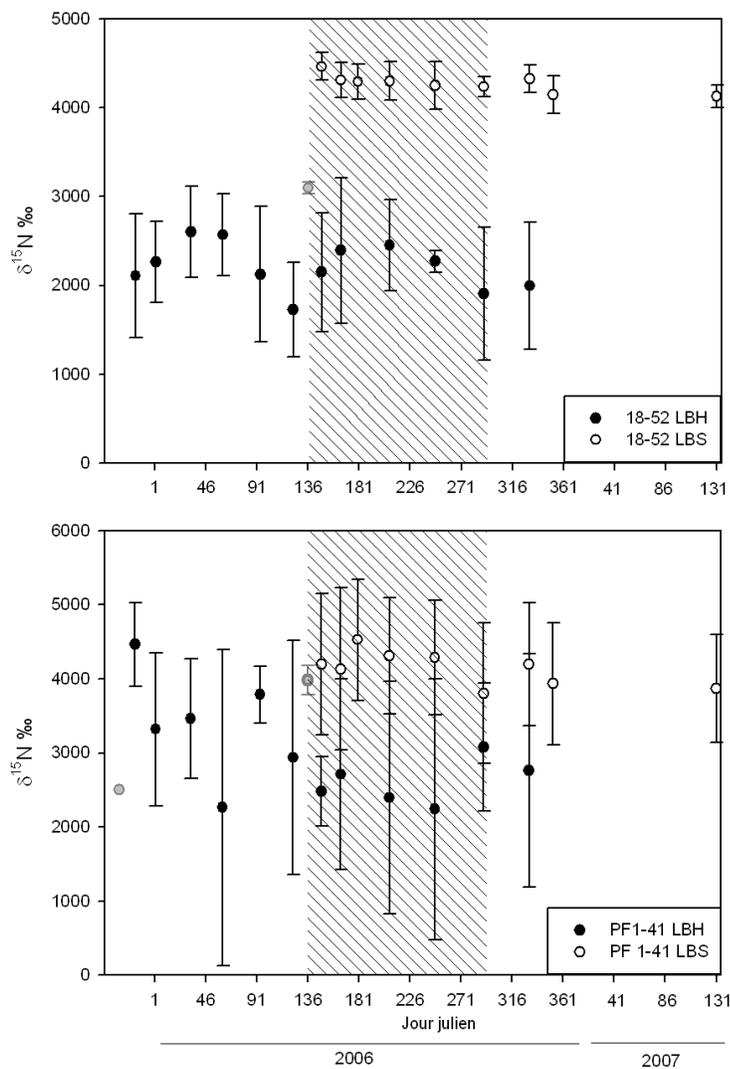


FIG. a.17 – $\delta^{15}\text{N}$ dans les litières en décomposition. Les points initiaux sont signalés en gris.

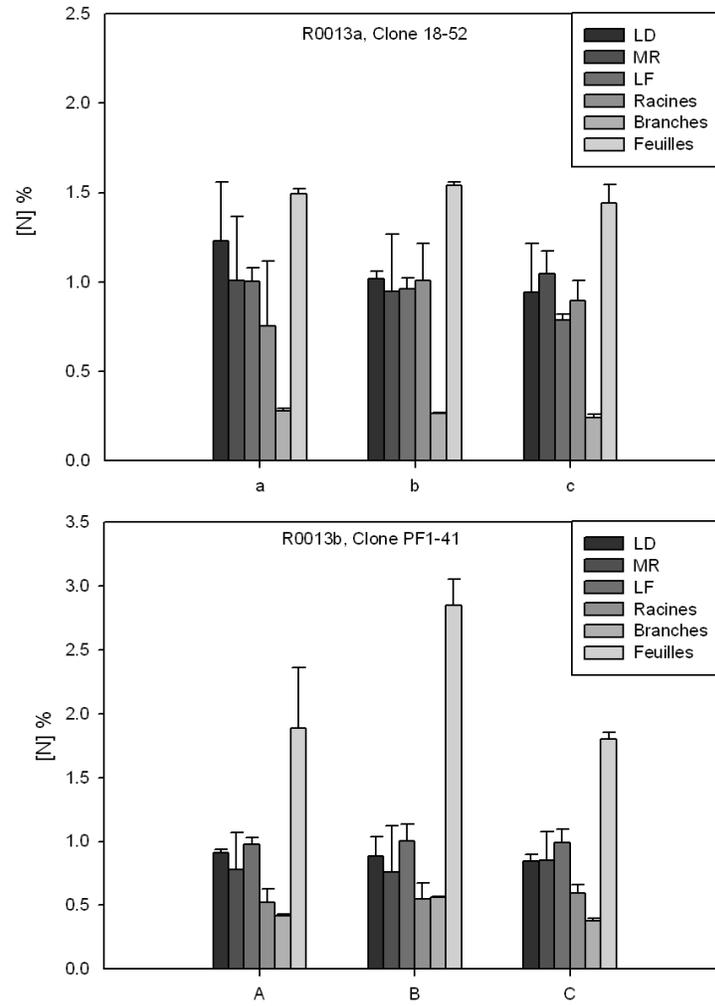


FIG. a.18 – Valeurs moyennes de la concentration en N dans les différents compartiments, arbre par arbre, pour l'expérience d'épandage de litière marquée. LD : Litière en décomposition (sous le filet). MR : Mat racinaire. LF : Litière fraîche (au dessus du filet).

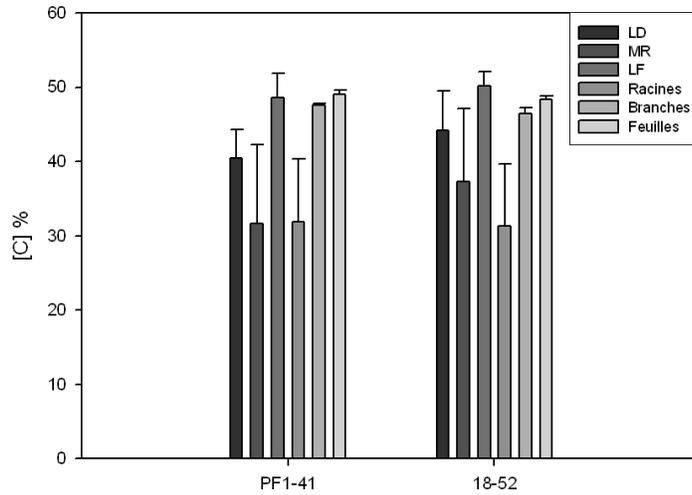


FIG. a.19 – Valeurs moyennes de la concentration en C dans les différents compartiments, arbre par arbre, pour l’expérience d’épandage de litière marquée. LD : Litière en décomposition (sous le filet). MR : Mat racinaire. LF : Litière fraîche (au dessus du filet).

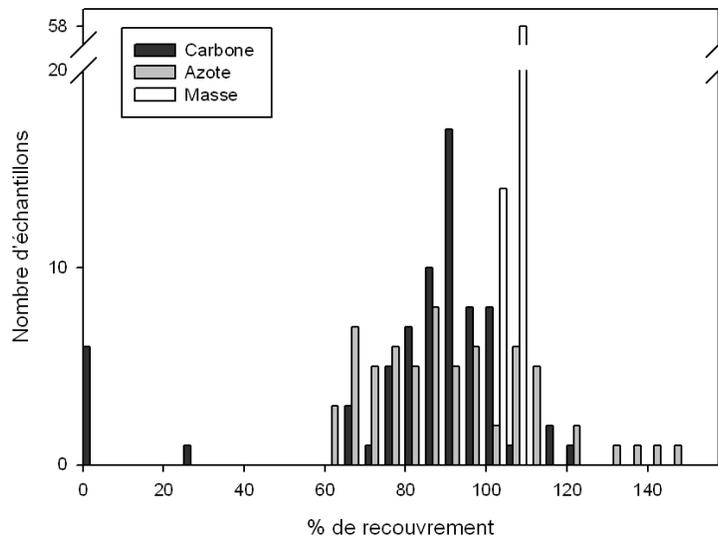


FIG. a.20 – Distributions des taux de recouvrement en masse, carbone et azote, pour les 72 échantillons de l’essai CIFOR ayant été soumis au fractionnement granulométrique.

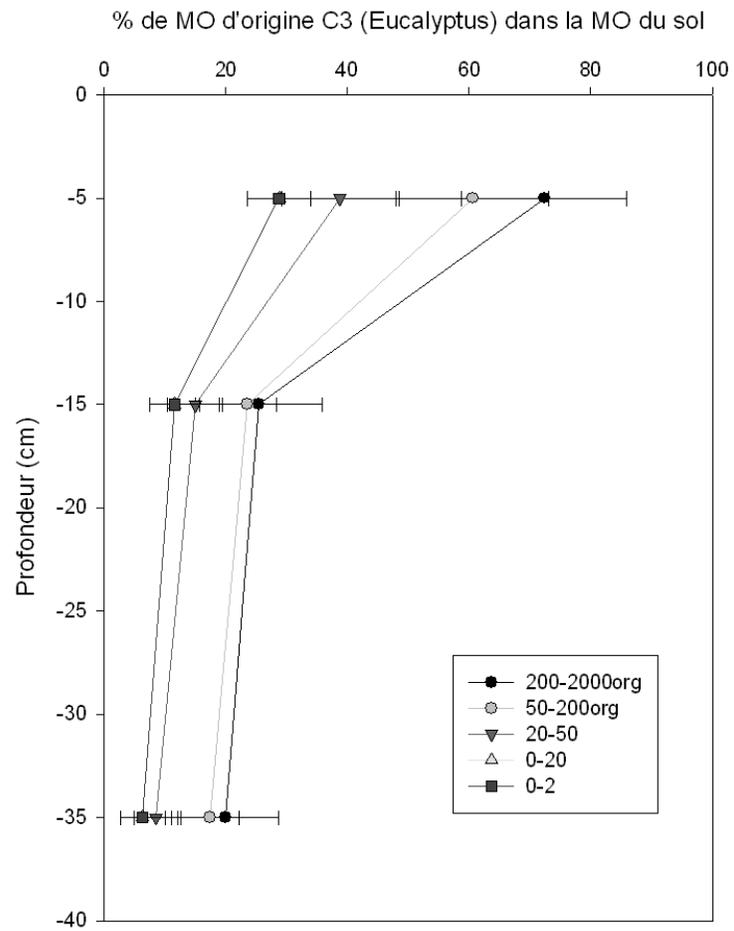


FIG. a.21 – Profil de contribution de MO d'origine C3 aux fractions granulométriques de la MO du sol en fonction de la profondeur (tous traitements confondus). Essai CIFOR.

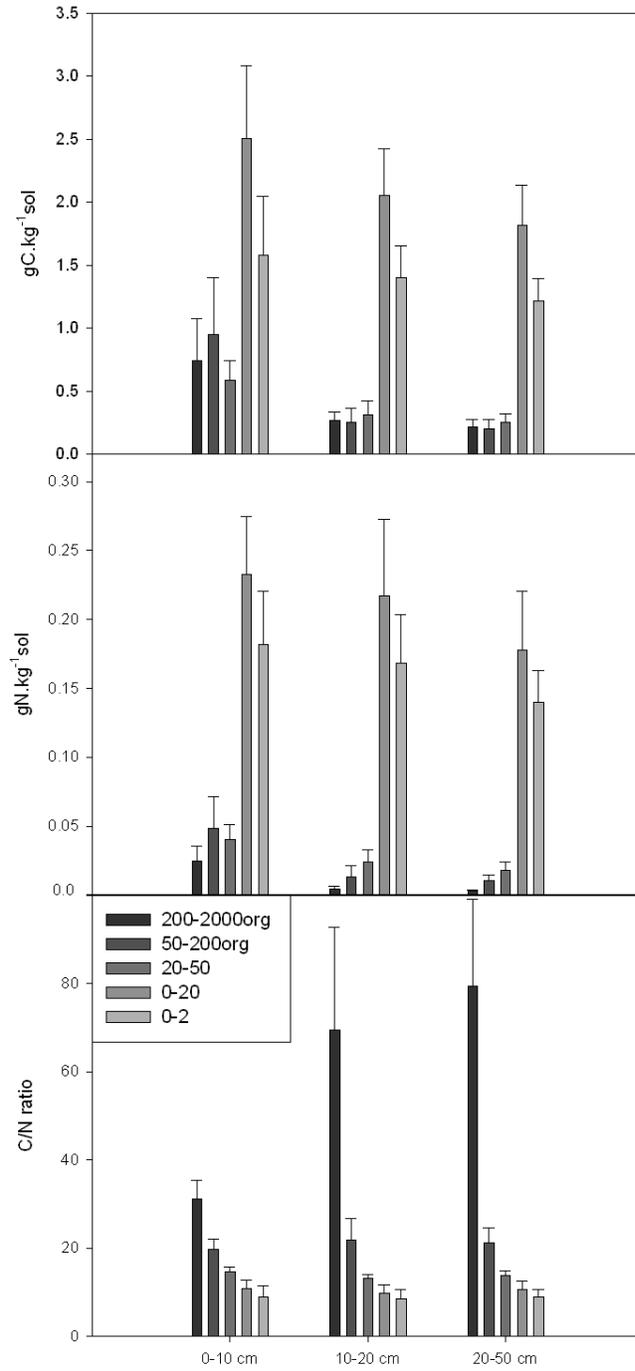


FIG. a.22 – C, N et rapport C/N des fractions organominérales étudiées. Moyenne pour tous les traitements. Essai CIFOR.

A.2 Fonction de Dirac

La fonction de Dirac est une fonction nulle partout sauf en zéro où elle tend vers une valeur infinie. Une des définitions peut être

$$\delta(q - q_0) = \lim_{\sigma \rightarrow 0} \frac{1}{\sigma\sqrt{\pi}} e^{-\frac{(q-q_0)^2}{\sigma^2}}$$

C'est une fonction de distribution et son intégrale sur n'importe quel intervalle symétrique vaut 1. Par ailleurs une des propriétés utiles de cette fonction est, pour tout $\epsilon > 0$:

$$\int_{q_0-\epsilon}^{q_0+\epsilon} f(q) \delta'(q - q_0) dq = -f'(q_0)$$

A.3 Dérivées Partielles

Rappelons que pour une fonction de deux variables $\rho(q, t)$,

$$d\rho = \frac{\delta\rho}{\delta t} dt + \frac{\delta\rho}{\delta q} dq$$

$$\frac{\delta\rho}{\delta t} = \frac{\delta}{\delta q} \left(\frac{\delta q}{\delta t} \rho \right) - \frac{\delta\rho}{\delta q} \cdot \frac{dq}{dt}$$

En utilisant cette propriété des dérivées partielles, on vérifie aisément que l'équation 3.6 avec 3.5 et les conditions initiales données est bien solution de l'équation 3.4.

A.4 Calibration du CHN

Les mesures de concentration en C et N sur un analyseur élémentaire peuvent réserver des surprises pour des échantillons aux teneurs très faibles. Si la concentration de l'étalon ou la masse de l'échantillon introduit dans la colonne ne permettent pas d'avoir des quantités de l'élément considéré dans la même gamme, il est possible de générer des sur- ou des sous-estimations très fortes des concentrations tout en ayant une très bonne droite de calibration. Un sol de savane de la série Afforestation a été passé au CHN (SeqBio Montpellier) avec des poids allant de 2.8 mg à 20.7 mg. Deux à trois répétitions par poids ont été faites. Cet échantillon avait des concentrations de l'ordre de 0.33% en C et 0.029% en N. Cela donne des quantités de C et de N qui s'échelonnent de 0.0091 mg à 0.068 mg et de 0.0008 mg à 0.0059 mg dans les capsules.

L'étalonnage du CHN a été réalisé à l'aide d'un échantillon étalon ayant des concentrations connues de 1.21% en C et 0.13% en N. La courbe étalon a d'abord été réalisée avec des poids allant de 4.8 mg à 8 mg, soit des quantités de C et de N qui vont de 0.05832 mg à 0.0972 mg pour C et de 0.00624 à 0.0104 mg pour N (de façon à être décalé par rapport au sol que l'on souhaitait mesurer). Puis avec des poids allant de 1 mg à 8 mg, soit des quantités de C et de N qui vont de 0.01215 mg à 0.0972 mg pour C et de 0.0013 à 0.0104 mg pour N (de façon à englober globalement les quantités attendues sur le sol que l'on souhaite mesurer).

Les deux figures ci-dessous donnent le résultat de cette expérience. Les ronds noirs indiquent les concentrations données par le CHN lorsqu'il est étalonné sur une gamme différente de l'échantillon que l'on souhaite analyser. Les ronds blancs indiquent les concentrations que l'on obtient lorsque le CHN est étalonné sur une gamme proche de celle de l'échantillon. Le décalage de calibration a plus d'effet sur le carbone que sur l'azote. Le biais généré est d'autant plus grand que le poids d'échantillon est petit. Pour la gamme de calibration n°1, il faudrait des échantillons de sol de 18mg au minimum (pour avoir une quantité de C correspondant aux $4.8 \times 1.215 / 100$ mg et ainsi entrer dans la gamme de calibration). Si on prend environ 2 à 3 fois moins de sol que ce poids minimal, c'est-à-dire entre 7 et 10 mg, la teneur en C est alors surestimée et le biais est de l'ordre de 12 à 25%. Pour l'azote, le schéma est identique mais dans une moindre mesure (légère surestimation).

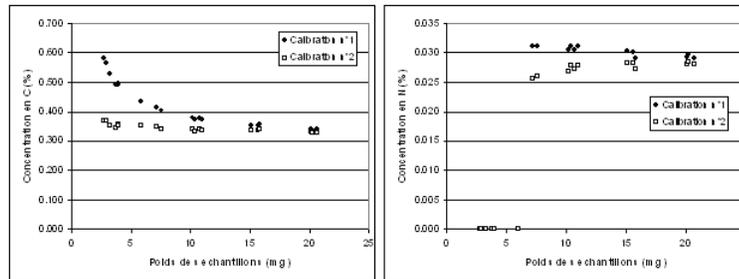


FIG. a.23 – Influence de la courbe étalon sur les concentrations estimées d'un échantillon de sol.

A.5 Données sol pour l'homogénéité des parcelles

La figure a.24 montre les différences de teneur en C dans l'horizon de surface entre les parcelles R0013A et R0013B : la première est une replantation (qui a donc reçue un apport de résidus au moment de l'exploitation) et la deuxième une plantation (pas d'apports initiaux). Les deux peuplements avaient 3 ans au moment du prélèvement.

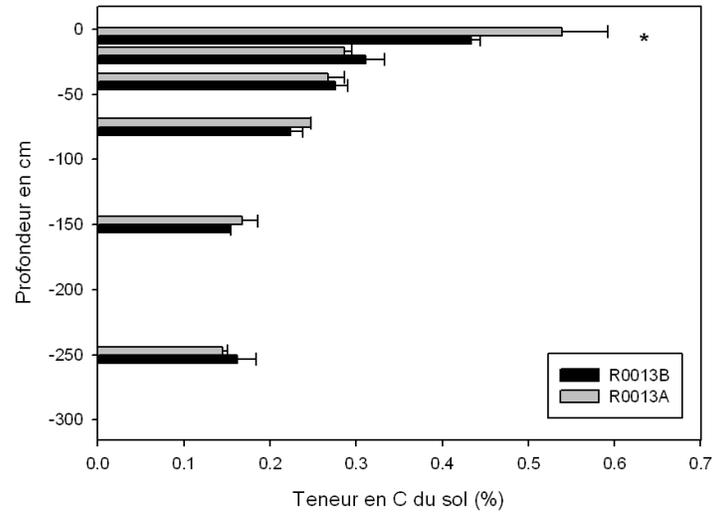


FIG. a.24 – Différence significative de teneur en C pour l'horizon de surface, entre les parcelles R0013A et R0013B en 2002.

La figure a.25 montre qu'il n'y avait à 13 mois, aucune différence de teneur en C, N ou en ^{13}C entre les prélèvements de sol faits dans la zone PF1-41 et la zone 18-52, à aucune profondeur. La différence de fertilité entre les deux parties de la parcelle provient donc d'un autre facteur.

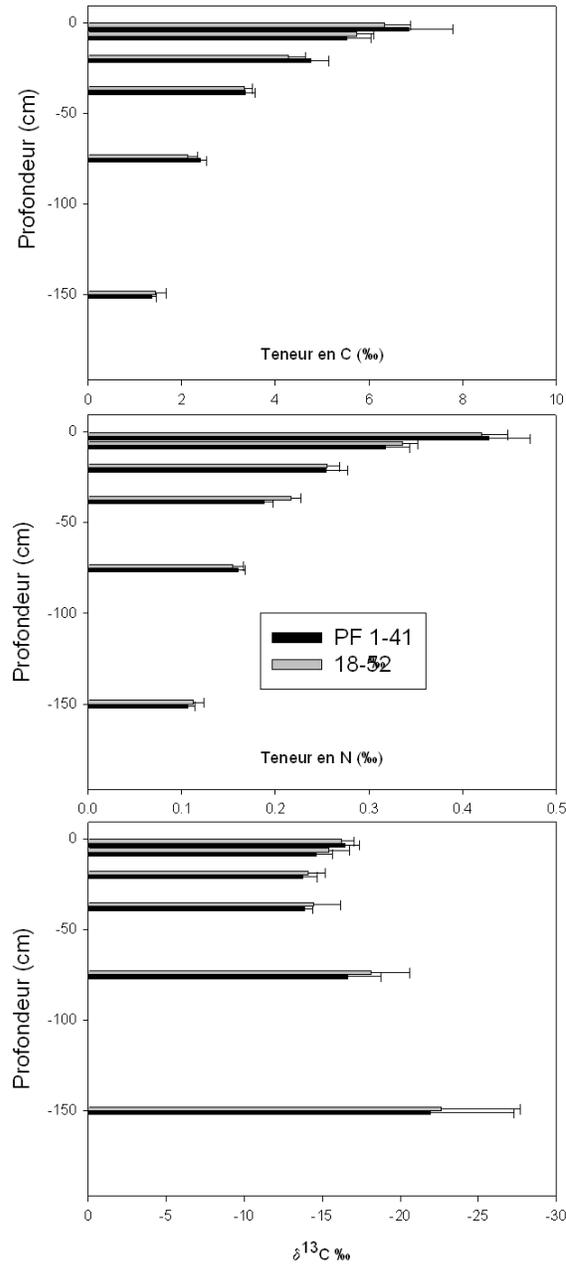


FIG. a.25 – Pas de différence de teneurs en C, N ou ^{13}C entre les zones PF1-41 et 18-52, à 13 mois.

A.6 Article 1

Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and Eucalyptus plantations in Congo

d'Annunzio, R., Conche, S., Landais, D., Saint-André, L., Joffre, R. and Barthès, B.G.
Forest Ecology and Management, 2008, volume 255, pages 1050 à 1056

Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and Eucalyptus plantations in Congo

Rémi d'Annunzio^{a,b,*}, Sofian Conche^c, Damien Landais^d,
Laurent Saint-André^{b,e}, Richard Joffre^d, Bernard G. Barthès^c

^a INRA, UMR 1092, LERFoB, Champenoux F-54280, France

^b CIRAD, UPR 80, Ecosystèmes de Plantation, Montpellier F-34398, France

^c IRD, UR 179, SeqBio, Montpellier F-34060, France

^d CNRS, UMR 5175, CEFÉ, Montpellier F-34293, France

^e INRA, UR 1138, BEF, Nancy F-54280, France

Received 21 May 2007; received in revised form 3 October 2007; accepted 7 October 2007

Abstract

Conversion of native vegetation into fast-growing tree plantations is known to affect soil organic matter (SOM): soil carbon (C) and nitrogen (N) content and their distribution in particle-size fractions can be modified in various ways depending on numerous factors, such as soil properties, SOM levels prior to conversion, climatic conditions, silvicultural practices and fire occurrence. Since 1978, 43,000 ha of clonal eucalyptus plantations have been established on sandy coastal plains under savannas near Pointe-Noire, Congo. We investigated the effects of afforestation on topsoil (0–10 cm) C and N through the analysis of their distribution in particle-size fractions using a pairwise experimental design that compared adjacent savannas and plantations. The studied plantations were of different ages (2–30-year-old stands) and differently affected by accidental fires. No significant difference in total topsoil C, N or C/N was observed between young plantations and savanna. In old plantations that had not been affected by fire, total topsoil C content was twice as high as in savanna ($p = 0.0016$), on average, mostly involving fractions $> 50 \mu\text{m}$. By contrast, total topsoil N did not differ significantly at these sites. In old plantations affected by fire, total topsoil C content did not differ significantly from that in savanna, but total topsoil N was 26 % lower in plantations than in savanna ($p = 0.0063$), on average, and the decrease affected fractions $< 200 \mu\text{m}$ especially. Whatever the fire occurrence, total topsoil C/N was higher in old plantations than in savanna, in fractions $> 20 \mu\text{m}$ especially.

© 2007 Elsevier B.V. All rights reserved.

Keywords: Soil organic matter; Particle-size fractionation; Savanna; Eucalyptus; Fire

1. Introduction

Soil organic matter (SOM) is an important determinant of soil fertility and productivity, and is a key factor in the global carbon cycle. Indeed, SOM affects soil chemical, physical, and biological processes, and thus fulfils a wide range of functions. It is an ion exchange material, it promotes the formation of soil aggregates and thereby influences water infiltration, water-holding capacity and root penetration, and it is a source of energy and nutrients for many soil organisms (Fernandes et al., 1997; Craswell and Lefroy, 2001). Moreover, SOM is an

essential reservoir of carbon (C), including a larger C pool than the combined atmosphere and vegetation pools, and is thus a critical component of the global C balance (Lal et al., 1995). In fast-growing tree plantations prone to nutrient deficiencies (Bouillet et al., 2004), the role of SOM is even more important as it represents a major nitrogen (N) source through litterfall and decomposition cycles (Nzila et al., 2002). Particle-size fractionation has proven to be a valuable tool in studies about SOM dynamics and the effects of land use change (Christensen, 2001). It separates SOM pools that are in different states of decay and have different decomposition rates, fine fractions being generally more decomposed and more stable than coarser ones (Balesdent, 1996).

Land use changes (e.g. conversion of native vegetation into cropland or plantations) strongly affect SOM. Studying conversion of pasture into forest, Paul et al. (2002) outlined

* Corresponding author at: INRA, UMR 1092 LERFoB, Route d'Amance, 54280 Champenoux, France.

E-mail address: dannunzio@nancy.inra.fr (R. d'Annunzio).

the following general pattern: an initial decrease in C and N stocks due to the decomposition of pasture-originating SOM, followed by a gradual increase as the forest grows and returns residues to the soil. Paul et al. (2003) ascribed the strong sensitivity of these dynamics (decrease then increase) to numerous factors, such as soil properties, SOM level prior to conversion, silvicultural practices and climatic conditions. Among these factors, fire occurrences appear to have various effects on the fate of soil C. Bauhus et al. (2002) showed that burning slashes in a eucalyptus forest strongly increased topsoil C as a result of charcoal inputs. However, in a meta-analysis covering many forest and climate types, Johnson and Curtis (2001) observed either positive or negative effects of fire on topsoil C. This is not only true for total SOM but also for SOM in particle-size fractions. In sub-humid Zimbabwean savannas, Bird et al. (2000) observed that the decrease in soil C stocks upon regular fires resulted from a strong decrease in C content in coarse particle-size fractions, whereas C content increased in fine fractions. Fire therefore appears to change not only the soil C stocks but also its size distribution and quality.

In south-western Congo-Brazzaville, near Pointe Noire, 43,000 ha of native savannas have been afforested with eucalyptus since 1978. Because of the short rotations, there are concerns about the sustainability of these plantations and a comprehensive study on the whole biogeochemical cycle started 10 years ago. While nutrient cycling has been well documented, few studies have been devoted to SOM despite its importance in such ecosystems (Nzila et al., 2002). Annual savanna burning is a traditional practice in this area (Deleporte et al., 2004) and propagation of fire often reaches the nearby plantations. A local study showed that after 19 years, soil organic C content at 0–5 cm increased from 6.5 to 8.8 g kg⁻¹ when savanna was afforested with eucalyptus (Trouvé et al., 1996). Yet, the effect of fire occurrence on soil C or its distribution within the different particle-size fractions of the soil was not fully assessed. The objective of the present study was therefore to compare, through a pairwise experimental design, the distribution and the quantity of topsoil (0–10 cm) C and N in particle-size fractions in savanna and eucalyptus plantations, as affected by plantation age and fire occurrence.

2. Material and method

2.1. Geographical context

This study was carried out in the Congolese eucalyptus clonal plantations that cover a strip of about thirty by seventy

kilometres along the Atlantic coast around Pointe-Noire (04°07' S, 12°00' E). Climate is characterised by the alternation of a dry season (from May to September) and a wet season. Temperature is nearly constant over the year and averages 25 °C. Mean annual rainfall is about 1200 mm with great inter-annual variability (variation coefficient is 30% over a 40-year period). The geological substratum is composed of thick sandy Plio-Pleistocene formations (Jamet, 1975). According to the FAO classification (FAO-ISRIC-ISSS, 1998), the soils near Pointe-Noire are ferralic arenosols, characterised by high sand content and low clay and silt contents (respectively 80–90%, 5–10% and 2–2.5%). In addition, they have limited nutrient availability, a very low level of exchangeable cations and a low level of organic matter and cation exchange capacity (Nzila et al., 2002).

2.2. Sites under study

The native vegetation is savanna dominated by an herbaceous layer of *Loudetia arundinacea* (Hoschst) and *Hyparrhenia diplandra* (Hack). For the past 30 years, this savanna has been progressively planted with Eucalyptus clones, the most commonly used being clone PF1, which originates from a crossing between *E. alba* Reinw. Ex Blume (mother tree) and a poorly identified hybrid (father tree) that probably includes *E. grandis*, *E. robusta*, *E. urophylla* and *E. botryoides* (Bouvet, 1995). Tree density is between 625 and 800 stems ha⁻¹ and no tillage is done prior to replantation. Native grasses are eliminated with herbicide application and trees starter-fertilized 2 weeks after planting. Rotation length is from 7 to 10 years. Two management regimes are used on the industrial plantation: high forest (succession of plantation, harvest and replantation after each rotation) and coppice (plantation, harvested after a first rotation and re-grown as a coppice once or twice). For both regimes, out of three lines, one is used for circulation of engines and the slash is taken away (circulation line), one is used for storing the slash of the circulation line (double slash line) and one has a standard slash level (normal line). Five sites, each including a PF1 eucalyptus stand and an adjacent savanna (at least 1 ha each), were chosen throughout the plantation area. The plantations from the five sites differed in age, silvicultural practices and fire occurrence. One was a young stand planted for the first time in 2001, two were old (first plantation in 1983 and 1984) and had undergone fires since their last harvest and two were old and had not been affected by fires (Table 1). Due to social habits (mainly hunting as there is no grazing), the savanna is traditionally burnt every year at the

Table 1
Characteristics of the studied plantations

Site	Group	Replicates	Management	Plant.	Harv.	Last harvest	Fires
Loubou 1	Old burnt	3	Coppice	1983	2	1995	2002/2003
Loubou 2	Old unburnt	3	Coppice	1983	1	1992	–
Loubou 3	Old unburnt	2	High forest	1983	1	1992	–
Kondi	Young	3	High forest	2001	0	–	–
Mengo	Old burnt	3	High forest	1984	2	1997	2001/2002

Plant. is the date of first eucalyptus plantation, Harv. the number of harvests, Last harvest the date of last harvest and Fires the years when fire occurred.

end of the dry season. For the studied eucalyptus stands, data on fire occurrence were recorded by the plantation manager. These fires are always accidental and burn the entire superficial litter layer.

2.3. Soil sampling

In May 2003, three composite soil samples were collected at 0–10 cm depth in a 1 ha area of every eucalyptus stand (except for site Loubou 3 where only two samples were taken in the eucalyptus stand) and adjacent savanna. Each of these composite samples resulted from the mixing of elementary samples collected with a 1 dm³ cylinder on the sides of a 1-m² wide pit. The three pits were situated in a 100 m × 100 m square at a 50 m distance from each other. They were located in the middle of inter-rows (on the normal slash lines) in the eucalyptus plantations and randomly in the savannas. The distance between a eucalyptus stand and the adjacent savanna was around 150 m in order to avoid eucalyptus root occurrence in the savannas.

2.4. Soil analyses

The 29 collected soil samples were air-dried and manually sieved through a 2 mm mesh. The particle-size fractionation of soil organic matter was carried out on 20 g soil samples, using a protocol adapted from Gavinelli et al. (1995). Each sample was pre-soaked overnight at 4 °C in 200 mL deionised water with 0.4 g sodium hexametaphosphate. It was then shaken with ten agate balls (1 cm diameter) in a rotary shaker for 1 h (45 rpm). Next, the soil suspension was wet-sieved through 200-, 50-, and 20- μm sieves, successively. After each sieving, the fraction remaining in the sieve was washed with water and the washing added to the suspension that had passed the screen. The three fractions 200–2000, 50–200 and 20–50 μm were oven-dried at 40 °C and weighed. The suspension < 20 μm was transferred to a 1-L glass cylinder, where water was added to bring the volume to 1 L. Then the cylinder was shaken by hand (30 end-over-end tumblings) and a 100-mL aliquot of the suspension was withdrawn immediately after, oven-dried at 40 °C, weighed, and referred to the cylinder volume. Carbon and nitrogen concentrations were determined on finely ground (< 200 μm) oven-dried (40 °C) aliquots of whole soils and fractions by dry combustion (145 analyses), using an Elemental Analyser CHN Fisons/Carlo Erba NA 2000 (Milano, Italy). In the absence of carbonates, all C was assumed to be organic. These concentrations are given in mg g⁻¹ of dry matter. In order to compare fractions originating from different samples, we calculated C amounts as follows:

$$C_{\text{amount}}(\text{Fraction}_i) = \frac{C_{\text{concentration}}(\text{Fraction}_i) \cdot \text{Mass}(\text{Fraction}_i)}{\text{Mass}(\text{Total soil})}$$

Fraction N amounts were similarly calculated. C (and N) amounts are therefore given in mg C g⁻¹ soil (respectively mg N g⁻¹ soil), whereas C (and N) concentrations are

expressed in mg C g⁻¹ fraction (respectively mg N g⁻¹ fraction). Concentrations are used to compare different fractions within a sample, and amounts to compare a particular fraction between all samples.

2.5. Statistical analyses

Statistical analyses were performed with SAS software (SAS, 1989). Biases in weight, C and N yields (comparison between total soil and sum of soil fractions) were checked using a simultaneous *F*-test as recommended by Mayer and Butler (1993). Statistical comparisons were performed by means of a two-step procedure: first, a pairwise comparison was performed between savanna and eucalyptus. It was carried out site by site on fraction C and N concentrations and amounts, using a linear model (proc GLM). For this first step, a nested model was used (site effect, and eucalyptus/savanna effect within sites) because eucalyptus stands were not strictly comparable from one site to another, due to differences in clones and silvicultural regimes. Results of these comparisons are given in Table 2. In a second stage, after grouping sites into young, old unburnt, old burnt and savanna, the group effect was tested on C and N (amount and concentrations) for every particle-size fraction, using the non-parametric dissymmetrical Mann and Whitney test (proc Npar1way).

3. Results

Concentrations and amounts of C and N in total soil and particle-size fractions are presented in Table 2, for each site separately (data regarding total soil are included in the lines denoted NF).

3.1. Total soil C and N contents

Total topsoil C and N showed great variability and considering all sites together, neither C nor N contents were significantly different between eucalyptus plantations and savannas (7.8 mg C g⁻¹ versus 6.4 mg C g⁻¹, and 0.34 mg N g⁻¹ versus 0.37 mg N g⁻¹). Nevertheless, old plantations that had not been affected by fires had significantly higher C content than adjacent savannas (10.9 mg C g⁻¹ versus 5.5 mg C g⁻¹ in Loubou 2 and Loubou 3). By contrast, in either young plantations or plantations that were affected by fires, soil C did not differ significantly from that in adjacent savannas (6.0 mg C g⁻¹ versus 5.8 mg C g⁻¹), except at Mengo where it was significantly higher in the savanna than in the plantation (9.3 mg C g⁻¹ versus 7.1 mg C g⁻¹). Old plantations that underwent regular fires (Loubou 1 and Mengo) also had lower soil N content than the adjacent savannas (Table 2). Elsewhere, soil N was greater in plantation (young or unburnt) than in adjacent savanna, but the difference was not significant (0.38 mg N g⁻¹ versus 0.34 mg N g⁻¹). The C/N ratio of the total soil was significantly higher for eucalyptus than for savanna over all the studied sites (22.6 versus 17.1, on average). Site by site however, the difference was significant for Loubou 1 only.

Table 2

Pairwise comparisons: means and standard deviations of weight, C and N concentrations and amounts and C/N ratio of topsoil particle-size fractions (200–2000, 50–200, 20–50, 0–20 μm) and of the total soil (NF, non-fractionated soil)

	Site (group)									
	Loubou 1 (old burnt)		Loubou 2 (old unburnt)		Loubou 3 (old unburnt)		Kondi (young)		Mengo (old burnt)	
	Eucalyptus	Savanna	Eucalyptus	Savanna	Eucalyptus	Savanna	Eucalyptus	Savanna	Eucalyptus	Savanna
Particle-size distribution										
200–2000	63.1 ± 9.7*	49.8 ± 5.6	62.1 ± 0.6*	57.1 ± 3.5	54.4 ± 1.5	53.6 ± 5.4	26.4 ± 1.1	30.8 ± 0.6*	64.6 ± 2.1	61.9 ± 2.2
50–200	32.8 ± 9.3*	43.2 ± 5.4	34.2 ± 1.1	36.6 ± 4.0	40 ± 1.6	40.9 ± 4.4	66.4 ± 0.6*	63.6 ± 1.0	28.2 ± 1.7	31.2 ± 2.2*
20–50	1.1 ± 0.1	1.4 ± 0.4	0.8 ± 0.1	1.7 ± 0.4*	1.0 ± 0.1	1.3 ± 0.3	1.8 ± 0.3	1.6 ± 0.3	1.2 ± 0.2	1.7 ± 0.2*
0–20	3.3 ± 0.5	5.0 ± 2.8	3.9 ± 0.6	5.2 ± 0.7	4.5 ± 0.9	5.0 ± 1.3	5.6 ± 0.9	4.2 ± 0.7	5.6 ± 0.6	5.0 ± 0.2
Carbon concentration										
200–2000	2.0 ± 0.4	2.3 ± 0.4	7.4 ± 1.8*	1.5 ± 0.9	4.1 ± 0.0	1.4 ± 0.4	1.5 ± 0.4	1.9 ± 0.4*	1.7 ± 0.4	1.9 ± 0.2
50–200	5.7 ± 2.2	4.0 ± 1.0	11.8 ± 2.7*	4.4 ± 1.5	9.3 ± 2.7	4.1 ± 1.7	2.8 ± 0.7	3.5 ± 0.3	6.4 ± 2.5	8.2 ± 1.1*
20–50	43.3 ± 6.4**	27.8 ± 8.0	79.5 ± 3.0*	46.9 ± 4.8	76.5 ± 19.9	50.3 ± 15.2	34.3 ± 4.7	37.4 ± 2.1	50.1 ± 3.5	48.8 ± 3.6
0–20	47.8 ± 11.7*	34.3 ± 6.0	38.1 ± 8.1	52.8 ± 9.1	51.4 ± 5.1	49.7 ± 8.9	50.3 ± 5.6*	44.4 ± 1.3	52.5 ± 7.8	48.4 ± 1.5
Carbon amount										
200–2000	1.3 ± 0.3	1.2 ± 0.2	4.6 ± 1.1*	0.8 ± 0.6	2.2 ± 0.1	0.8 ± 0.3	0.4 ± 0.1	0.6 ± 0.1*	1.1 ± 0.2	1.2 ± 0.1
50–200	1.7 ± 0.5	1.7 ± 0.6	4.1 ± 0.9*	1.6 ± 0.3	3.7 ± 1.2	1.6 ± 0.5	1.8 ± 0.5	2.2 ± 0.2	1.8 ± 0.8	2.6 ± 0.2*
20–50	0.5 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.1	0.7 ± 0.3	0.6 ± 0.2	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.1*
0–20	1.6 ± 0.5	1.7 ± 1.1	1.5 ± 0.2*	2.7 ± 0.2	2.4 ± 0.7	2.4 ± 0.5	2.8 ± 0.2*	1.9 ± 0.3	2.9 ± 0.5	2.4 ± 0.1
NF	6.0 ± 1.1	5.9 ± 0.4	11.9 ± 3.2	5.3 ± 0.4	10.0 ± 1.5	5.7 ± 0.8	6.1 ± 0.3	5.7 ± 0.7	7.1 ± 0.4	9.3 ± 0.8*
Nitrogen concentration										
200–2000	0.08 ± 0.02	0.10 ± 0.01	0.27 ± 0.04*	0.07 ± 0.02	0.18 ± 0.03	0.07 ± 0.02	0.08 ± 0.03	0.12 ± 0.02*	0.08 ± 0.03	0.10 ± 0.02
50–200	0.27 ± 0.15	0.25 ± 0.07	0.46 ± 0.09	0.31 ± 0.13	0.37 ± 0.14	0.26 ± 0.13	0.21 ± 0.04	0.27 ± 0.02*	0.28 ± 0.08	0.52 ± 0.05
20–50	2.53 ± 0.51	1.93 ± 0.61	3.85 ± 0.50	3.21 ± 0.28	3.83 ± 0.93	3.64 ± 1.42	2.49 ± 0.25	2.76 ± 0.21	2.88 ± 0.18	3.04 ± 0.21
0–20	3.72 ± 0.75	3.13 ± 0.63	3.18 ± 0.63	5.16 ± 1.42	4.62 ± 0.75	4.18 ± 0.86	4.32 ± 0.39	4.12 ± 0.28	4.23 ± 0.72	3.60 ± 0.19
Nitrogen amount										
200–2000	0.05 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.17 ± 0.02*	0.04 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.04 ± 0.01*	0.05 ± 0.02	0.06 ± 0.01
50–200	0.08 ± 0.02	0.11 ± 0.04	0.16 ± 0.03	0.11 ± 0.03	0.15 ± 0.06	0.10 ± 0.04	0.14 ± 0.03	0.17 ± 0.01	0.08 ± 0.03	0.16 ± 0.01
20–50	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.05 ± 0.01*	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.05 ± 0.01
0–20	0.12 ± 0.03	0.16 ± 0.10	0.12 ± 0.02	0.26 ± 0.06*	0.21 ± 0.07	0.20 ± 0.02	0.24 ± 0.02*	0.17 ± 0.04	0.24 ± 0.05	0.18 ± 0.01
NF	0.27 ± 0.03	0.35 ± 0.01*	0.39 ± 0.07	0.32 ± 0.04	0.38 ± 0.09	0.33 ± 0.04	0.39 ± 0.02	0.36 ± 0.07	0.34 ± 0.03	0.50 ± 0.03*
C/N										
200–2000	26.1 ± 3.5	23.2 ± 4.2	27.0 ± 2.8	21.3 ± 7.8	23.1 ± 3.7	19.7 ± 3.5	20.1 ± 5.4	16.5 ± 1.3	22.1 ± 4.7	19.1 ± 1.2
50–200	22.8 ± 4.3**	15.9 ± 1.6	25.5 ± 3.0*	14.8 ± 1.5	25.9 ± 2.6	16.7 ± 3.1	13.4 ± 0.9	13.0 ± 1.5	22.3 ± 3.7*	15.7 ± 0.6
20–50	17.3 ± 1.9*	14.6 ± 1.0	20.9 ± 2.3*	14.6 ± 0.4	19.9 ± 0.3	14.4 ± 2.7	13.7 ± 0.5	13.6 ± 1.6	17.4 ± 1.7	16.1 ± 0.1
0–20	12.9 ± 1.6	11.0 ± 0.6	11.9 ± 0.4	10.5 ± 1.5	11.2 ± 0.7	12.0 ± 1.2	11.6 ± 0.3	10.8 ± 0.7	12.5 ± 1.5	13.5 ± 0.3
NF	21.7 ± 1.5*	17.1 ± 0.7	29.9 ± 2.7	16.6 ± 0.8	26.3 ± 2.5	17.2 ± 0.7	15.8 ± 1.2	15.9 ± 1.5	21.0 ± 2.1	18.7 ± 1.7

Means are over three replicates except for the eucalyptus stand in Loubou 3 which has two. Particle-size distributions are in % of the total sample weight, concentrations in mg g^{-1} fractions and amounts in mg g^{-1} soil. Asterisks (*) indicate that the value differs significantly between the eucalyptus stand and the adjacent savanna (bold fonts).

3.2. Soil fractions

The cumulative yield of fraction weights ranged from 99.1 to 101.9%. The particle-size distribution of the studied top soils was dominated by sands ($> 50 \mu\text{m}$), which accounted for 93% of the total soil weight. In general, the coarse sand fraction ($> 200 \mu\text{m}$) was the largest, representing 50–65% of total soil, except for the Kondi site where the proportion of fine sands (50–200 μm) reached 64–66%. Soil content in clay plus fine silts ($< 20 \mu\text{m}$) was low, between 3.3 and 5.6% on average. Soil content in coarse silts (20–50 μm) was even lower: 0.8–1.8% on average.

The cumulative yield of fraction carbon was 89.1% ($\pm 10.1\%$). Fraction C concentrations (in mg C g^{-1} fraction) tended to increase when particle size decreased (Fig. 1a). The 200–2000, 50–200, and 20–50 μm fractions were significantly more

concentrated in C in old plantations not affected by fires than elsewhere (savannas, young plantations and regularly burnt plantations). Carbon concentration in the 0–20 μm fraction was not significantly affected by vegetation cover or fire occurrence. Fraction C amounts (in mg C g^{-1} soil) generally ranged as follows: 0–20 \geq 50–200 \geq 200–2000 \geq 20–50 μm (Fig. 1b). However, in old unburnt plantations, fraction C amounts tended to be the greatest in the 50–200 μm fraction and then in the 200–2000 μm fraction. Carbon amounts in the 200–2000 and 50–200 μm fractions were significantly greater in unburnt old plantations than elsewhere (3.4 mg C g^{-1} soil versus 0.9 mg C g^{-1} soil, on average, in the 200–2000 μm fraction, and 3.9 mg C g^{-1} soil versus 1.9 mg C g^{-1} soil, on average, in the 50–200 μm fraction). Carbon amount in the 200–2000 μm fraction was smaller in young plantations than elsewhere (0.4 mg C g^{-1} soil versus 1.5 mg C g^{-1} soil, on average).

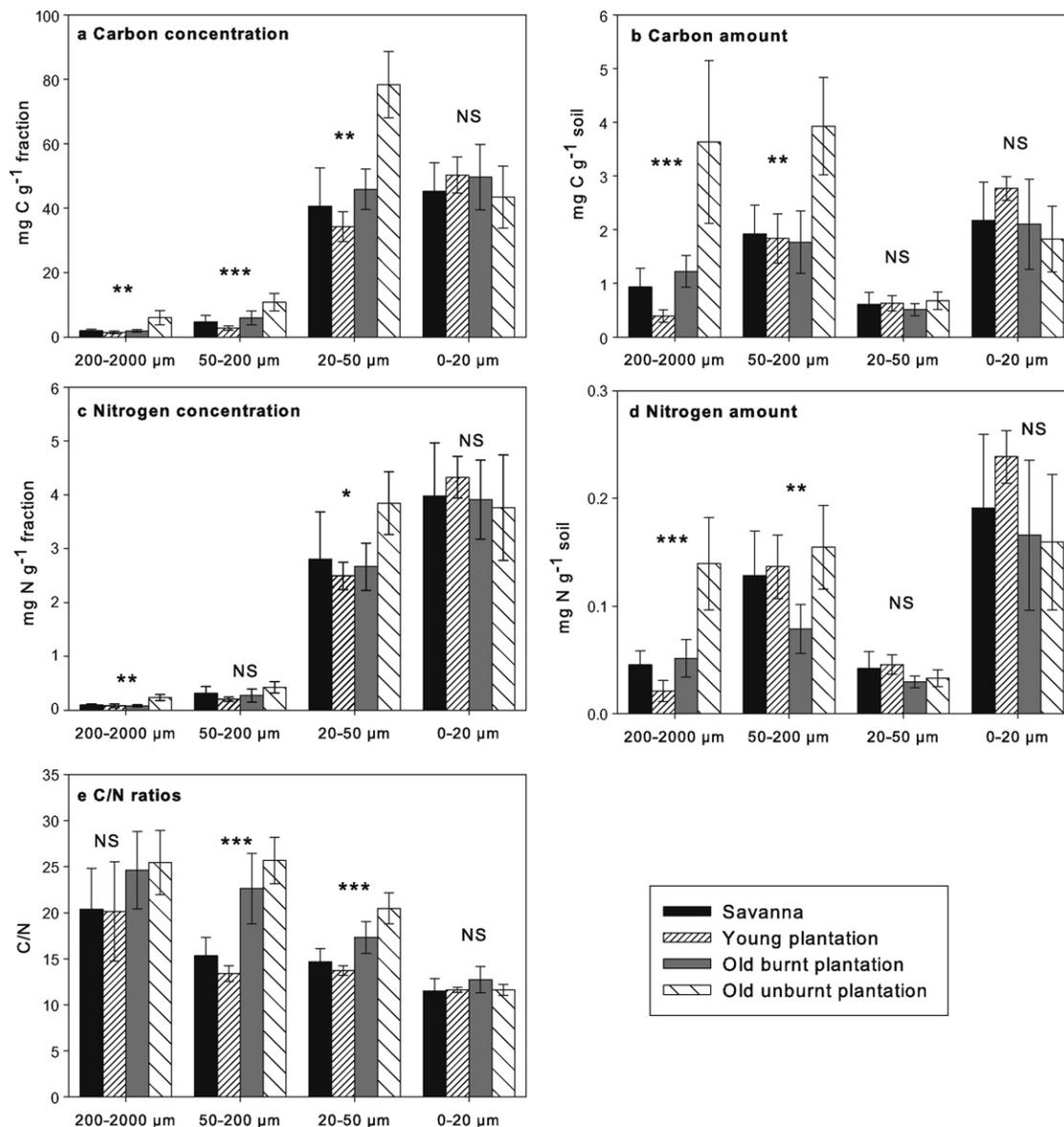


Fig. 1. Group effect: mean carbon concentration (a), carbon amount (b), nitrogen concentration (c), nitrogen amount (d) and C/N ratio (e) of the different particle-size fractions (error bars represent the standard deviations). For each fraction, stars indicate if the group effect is significant. Number of replicates per group: savanna ($n = 15$), young ($n = 3$), old burnt ($n = 6$) and old unburnt plantation ($n = 5$). NS stands for not significant.

The cumulative yield of fraction nitrogen was 112.0% ($\pm 17.7\%$). Fraction N concentration (in mg N g^{-1} fraction) also increased when particle size decreased (Fig. 1c). In the 200–2000 and 20–50 μm fractions, it was significantly higher in old unburnt plantations than elsewhere (0.22 mg N g^{-1} fraction versus 0.09 mg N g^{-1} fraction, on average, in the 200–2000 μm fraction and 3.84 mg N g^{-1} fraction versus 2.60 mg N g^{-1} fraction, on average, in the fraction 20–50 μm), otherwise fraction N concentrations were not significantly affected by vegetation cover or fire occurrence. On the whole, the rank of fraction N amounts (in mg N g^{-1} soil) was similar to that of fraction C amounts: $0-20 \geq 50-200 \geq 200-2000 \geq 20-50 \mu\text{m}$ (Fig. 1d). Nitrogen amount in the 200–2000 μm fraction was significantly greater in unburnt old plantations than elsewhere (0.13 mg N g^{-1} versus 0.04 mg N g^{-1} , on average). N amount was smaller in the 50–200 μm fraction

in regularly burnt old plantations than elsewhere (0.08 mg N g^{-1} versus 0.14 mg N g^{-1} , on average).

The C/N ratio tended to decrease with particle size (Fig. 1e). In the 200–2000, 50–200 and 20–50 μm fractions, it was higher in old plantations than elsewhere (though not significantly in the 200–2000 μm fraction). In these fractions, C/N did not differ significantly between savannas and young plantations on the one hand, and between unburnt and regularly burnt old plantations on the other. In the 0–20 μm fraction, C/N was not significantly affected by vegetation cover or fire occurrence.

4. Discussion and conclusion

In this study, when considering the whole data set, conversion of savanna into eucalyptus plantation significantly

changed the C/N ratio, but not bulk soil C or N concentrations. However, despite the low number of replicates for some groups, significant effects for C and N were observed when considering groups. In old plantations where fire had never occurred, topsoil C content was significantly higher than in the adjacent savanna. In eucalyptus plantations where fire regularly occurred, topsoil C content was maintained but N content significantly decreased. In the young plantations, neither topsoil C nor N was significantly different from that in the adjacent savanna. These results are in agreement with the general pattern observed by Paul et al. (2003): no effect for relatively young stands (the initial decrease in SOM after 2 years must have been compensated for by eucalyptus litter inputs) and an increase after a certain time that can be strongly influenced by anthropic events, like fire occurrence. The high sensitivity of the effects of afforestation was previously mentioned by Polglase et al. (2000), Guo and Gifford (2002) and Paul et al. (2002) who showed in meta-analyses that effects of afforestation on soil C could either be positive, neutral or negative, depending on many factors. As far as conversion of savannas into tree plantations is concerned, opposite effects for afforestation can be found in the literature. In the Brazilian Cerrados, for instance, SOM contents in the superficial layer of a clayey and a sandy soil were respectively 13% higher and 16–33% lower in a eucalyptus plantation than in the native sub-humid bush savanna (Resck et al., 2000; Zinn et al., 2002). These authors stated that this was probably due to the low capacity of adsorption of soluble products from decomposition in soils with low clay content.

Land use prior to conversion (uncultivated savanna), soil texture (i.e. clay plus fine silts / sand ratio) and genetic material used for afforestation (full brothers of hybrid PF1) were the same for all the studied sites. Moreover, the soil was not tilled (either before or after plantation) and no slash was burnt at harvest. We therefore considered that the factors affecting the different levels of C and N in the soil were afforestation time, forest management and fire occurrence. It could be argued that, as burnt plantations are precisely those that had been harvested twice (Loubou 1 and Mengo), topsoil C decrease could be due to repeated harvests rather than fire occurrence. However, Epron et al. (2006) showed in a nearby stand that 1 year after clear-cutting, total C losses by heterotrophic respiration during the year were 32% lower than the initial C inputs from harvest residues left on the soil, suggesting that initial losses by mineralization had been compensated. Another study (Nouvelon, personal communication) additionally showed, for the plantation area under study, that soil disturbance prior to plantation or re-plantation had no significant effect on soil CO₂ efflux and soil C balance. It is therefore more likely that the low levels of soil C in the old burnt plantations were due to fire rather than to repeated harvests, especially as these stands had received around 20 years of litter input. As far as N is concerned it is less obvious that the observed changes were due to fire rather than exportation by harvest. Previous studies in these plantations Laclau et al. (2005) showed that soil N balance after one rotation had a 140 kg N ha⁻¹ deficit. However, N volatilisation by burning might have also had an

influence on this negative N balance, as suggested by Deleporte et al. (2004).

Cumulated yields of fraction weights were considered satisfactory (Gavinelli et al., 1995). The relatively low recoveries for C could be attributed, at least partly, to soluble fractions: Christensen (1992) reported that SOM dissolved during the particle size separation could account for more than 10% of total SOM. The excess observed for the cumulative yield of fraction N might come from the aliquot method used, which probably emphasized measurement uncertainties. However, when excluding five samples for which N concentration was very high in the 0–20 μm fraction, the recoveries fell to 107%, which lies within what can be found in the literature (Tchienkoua and Zech, 2004), albeit seldom.

In the sandy soils under study, C and N concentrations in particle-size fractions tended to increase with decreasing particle size. This could be attributed to the SOM dilution effect (Amelung et al., 1998): in coarse textured soils, SOM tends to be diluted in the coarse fractions and concentrated in the fine fractions. Considering that SOM existed in a size continuum, Zinn et al. (2007) suggested that the dilution effect resulted from the relatively constant distribution pattern of SOM between particle size fractions.

Particle-size distributions of C and N were also affected by afforestation time and occurrences of fire. We clearly showed that organic fractions most affected by conversion into plantation were coarse fractions (200–2000 μm, and to a lesser extent, 50–200 μm). This agrees with Feller and Beare (1997) who reported that, in coarse-textured soils, coarse fractions were the most affected by land use change. These authors also noticed that after land use change, the accumulation of new SOM in a given size fraction tended to decrease with particle size, whatever the soil texture. Eucalyptus litter has high tannin and soluble polyphenol contents that can inhibit nitrogen mineralization capacity and lignin degradation (Corbeels et al., 2002; Bernhard-Reversat and Schwartz, 1997). It might therefore be assumed that accumulation of eucalyptus-derived SOM accumulated in the coarsest compartments because of its low decomposability, possibly leading to little SOM transfer to the fine fractions.

Topsoil C and N in fine organic fractions (0–20 and 20–50 μm) were not significantly affected by plantation age and fire occurrence, and therefore by land-use change and land-use. According to the isotopic signature of topsoil (0–5 cm) fraction C in a neighbouring eucalyptus stand of the same age, SOM in the clay fractions (0–2 μm) originated from both the plantation and the former savanna (Trouvé et al., 1994). This suggested that the apparent stability of C and N in fractions < 50 μm actually resulted from the mineralization of savanna-originating fine SOM and its compensation through the humification of plantation-originating coarser SOM.

As a conclusion, a shift in SOM happened after a certain afforestation time and this change was highly dependent on local conditions (fire occurrence) and silvicultural practices (stand age, number of harvests). It mainly concerned the coarsest particle-size fractions of the soil as a result of a

possible decomposition inhibition and, in any case, led to an increase in the soil C/N ratio. In these fast-growing plantations where SOM plays a major role in soil fertility, prevention of fire is therefore an essential issue in terms of C and N budget. In terms of plantation sustainability, however, fire prevention should be associated with silvicultural practices that counter-balance the relative plantation-induced N depletion, either by soil fertilization or association with legume species, as suggested by Bouillet et al. (2004).

Acknowledgments

This study was funded by the Observatoire de Recherche en Environnement F-ORE-T (France) and the European Integrated Project Ultra Low CO₂ Steelmaking (ULCOS—Contract No 515960). We thank Eucalyptus Fiber Congo S.A. for providing data on history of fire occurrence in the studied stands. We also thank Jole Toucet-Louri for her help in the laboratory and Jean-Michel Harmand and Jean-Paul Laclau for useful comments on the manuscript, as well as two anonymous reviewers for their constructive remarks.

References

- Amelung, W., Zech, W., Zhang, X., Follett, R.F., Tiessen, H., Knox, E., Flach, K.W., 1998. Carbon, nitrogen, and sulfur pools in particle-size fractions as influenced by climate. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 62, 172–181.
- Balesdent, J., 1996. The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *Eur. J. Soil Sci.* 47, 485–493.
- Bauhus, J., Khannab, P.K., Hopman, P., Weston, C., 2002. Is soil carbon a useful indicator of sustainable forest soil management?—A case study from native Eucalypt forests of south-eastern Australia. *Forest Ecol. Manage.* 171, 59–74.
- Bernhard-Reversat, F., Schwartz, D., 1997. Change in lignin content during litter decomposition in tropical forests (congo): comparison of exotic plantations and native stands. *Earth Planet. Sci.* 325, 427–432.
- Bird, M.I., Veenendaal, E.M., Moyo, C., Lloyd, J., Frost, P., 2000. Effect of fire and soil texture on soil carbon in a sub-humid savanna (Matopos, Zimbabwe). *Geoderma* 94, 71–90.
- Bouillet, J.P., Safou-Matondo, R., Laclau, J.P., Nzila, J.D.D., Ranger, J., Deleporte, P., 2004. Pour une production durable des plantations d'eucalyptus au Congo. *Bois et Forêts des Tropiques* 279, 23–36.
- Bouvet, J., 1995. Evolution de la variabilité avec l'âge et corrélation juvénile-adulte dans les populations d'Eucalyptus. Thèse de doctorat. INA-PG.
- Christensen, B.T., 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Adv. Soil Sci.* 20, 1–90.
- Christensen, B.T., 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *Eur. J. Soil Sci.* 52, 345–353.
- Corbeels, M., O'Connell, A.M., McMurtrie, R.E., Grove, T.S., Mendham, D.S., 2002. Modelling changes in nitrogen mineralisation following conversion of improved pasture to eucalypt plantation. *Agronomie* 22, 801–815.
- Craswell, E.T., Lefroy, R.D.B., 2001. The role and function of organic matter in tropical soils. *Nutr. Cycling Agroecosyst.* 61, 7–18.
- Deleporte, P., Laclau, J.P., Saint-André, L., Kinana, A., 2004. Impacts of forest fires on Eucalyptus stand production in Congo. In: Borralho, N.M.G., Pereira, J.S., Marques, C., Coutinho, J., Madeira, M., Tomé, M. (Eds.), *Eucalyptus in a changing world. Proceedings of IUFRO Conference, Aveiro, 11–15 October, RAIZ Instituto de Investigação da Floresta e Papel, Portugal*, pp. 444–453.
- Epron, D., Nouvellon, Y., Deleporte, P., Ifo, S., Kazotti, G., Thongo M'Bou, A., Mouvondy, W., Saint-André, L., Rounsard, O., Jourdan, C., Hamel, O., 2006. Soil carbon balance in a clonal Eucalyptus plantation in Congo: effects of logging on carbon inputs and soil CO₂ efflux. *Global Change Biol.* 12, 1021–1031.
- (FAO-ISRIC-ISSS), 1998. Food and Agriculture Organization of the United Nations, International Soil Reference and Information Centre, International Society for Soil Science. World Reference Base for Soil Resources. FAO, Rome.
- Feller, C., Beare, M.H., 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* 79, 69–116.
- Fernandes, E.C.M., Motavalli, P.P., Castilla, C., Mukurumbira, L., 1997. Management control of soil organic matter dynamics in tropical land-use systems. *Geoderma* 79, 49–67.
- Gavinelli, E., Feller, C., Larré-Larrouy, M.C., Bacye, B., Djegui, N., Nzila, J.D.D., 1995. A routine method to study soil organic matter by particle-size fractionation: examples for tropical soils. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 26, 1749–1760.
- Guo, L.B., Gifford, R.M., 2002. Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biol.* 8, 345–360.
- Jamet, R., 1975. Evolution des principales caractéristiques des sols de reboisement de Pointe Noire. *Cahiers de l'Orstom Brazzaville*, p. 189.
- Johnson, D.W., Curtis, P.S., 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: meta analysis. *Forest Ecol. Manage.* 140, 227–238.
- Laclau, J.P., Ranger, J., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Marlet, S., Bouillet, J.P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo 3. Input output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecol. Manage.* 210, 375–391.
- Lal, R., Kimble, J.M., Stewart, B.A., 1995. World soils as a source of sink for radiatively-active gases. In: Lal, R., Kimble, J.M., Stewart, B.A. (Eds.), *Soil Management and Greenhouse Effect*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1–7.
- Mayer, D.G., Butler, D.G., 1993. Statistical validation. *Ecol. Model.* 68, 21–32.
- Nzila, J.D.D., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., Ranger, J., 2002. The effects of slash management in nutrient cycling and tree growth in Eucalyptus plantations in the Congo. *Forest Ecol. Manage.* 171, 209–221.
- Paul, K.I., Polglase, P.J., Nyakuengama, J.G., Khanna, P.K., 2002. Change in soil carbon following afforestation. *Forest Ecol. Manage.* 154, 395–407.
- Paul, K.I., Polglase, P.J., Richards, G.P., 2003. Predicted change in soil carbon following afforestation or reforestation, and analysis of controlling factors by linking a C accounting model (CAMFor) to models of forest growth (3PG), litter decomposition (GENDEC) and soil C turnover (RothC). *Forest Ecol. Manage.* 177, 485–501.
- Polglase, P.J., Paul, K.I., Khanna, P.K., Nyakuengama, J.G., O'Connell, A.M., Grove, T.S., Battaglia, M., 2000. Change in Soil Carbon Following Afforestation or Reforestation—Review of Experimental Evidence and Development of a Conceptual Framework. NCAS. Australian Greenhouse Office, Canberra, Australia.
- Resck, D.V.S., Vasconcellos, C.A., Vilela, L., Macedo, M.C.M., 2000. Impact of conversion of Brazilian Cerrados to cropland and pastureland on soil carbon pool and dynamics. In: Lal, R., Kimble, J., Stewart, B. (Eds.), *Global Climate Change and Tropical Ecosystems. Advances in Soil Science*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 169–196.
- SAS, 1989. SAS/STAT(®) User's Guide Version 6, fourth ed. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Tchienkoua, M., Zech, W., 2004. Organic carbon and plant nutrient dynamics under three land uses in the highlands of West Cameroon. *Agriculture. Ecosyst. Environ.* 104, 673–679.
- Trouvé, C., Disnar, J.R., Mariotti, A., Guillet, B., 1996. Changes in the amount and distribution of neutral monosaccharides of savannah soils after plantation of Pinus and Eucalyptus in the Congo. *Eur. J. Soil Sci.* 47, 51–59.
- Trouvé, C., Mariotti, A., Schwartz, D., Guillet, B., Guillet, B., 1994. Soil organic carbon dynamics under Eucalyptus and Pinus planted on savannahs in the Congo. *Soil Biol. Biogeochem.* 2, 287–295.
- Zinn, Y.L., Lal, R., Bigham, J.M., Resck, D.V.S., 2007. Edaphic control on soil organic carbon retention in the Brazilian Cerrado: texture and mineralogy. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 71, 1204–1214.
- Zinn, Y.L., Resck, D.V.S., Da Silva, J.E., 2002. Soil organic carbon as affected by afforestation with *Eucalyptus* and *Pinus* in the Cerrado region of Brazil. *Forest Ecol. Manage.* 166, 285–294.

A.7 Article 2

Decomposition of European beech *Fagus sylvatica* litter : combining quality theory and ^{15}N -labelling experiments

d'Annunzio, R., Zeller, B., Nicolas, M., Dhôte, J.F. et Saint-André, L.
Soil Biology and Biochemistry, 2008, volume 40, pages 322 à 333



ELSEVIER

Soil Biology & Biochemistry 40 (2008) 322–333

**Soil Biology &
Biochemistry**

www.elsevier.com/locate/soilbio

Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter: Combining quality theory and ^{15}N labelling experiments

Remi d'Annunzio^{a,c,*}, Bernd Zeller^b, Manuel Nicolas^b, Jean-François Dhôte^a,
Laurent Saint-André^c

^aINRA, LERFoB, Champenoux, F-54280 France

^bINRA, BEF, Champenoux, F-54280 France

^cCIRAD, UPR Ecosystèmes de Plantations, Montpellier, F-34398 France

Received 28 March 2007; received in revised form 26 July 2007; accepted 20 August 2007

Available online 25 September 2007

Abstract

A multi-site and multi-age set of in situ ^{15}N -labelled litter decomposition experiments was carried out in various European beech forests. The sites presented contrasted situations of climate and humus type that were representative of northern Europe temperate forests. ^{15}N -labelled leaf litter was produced by urea spraying in an experimental beech plot, and was used in litter decomposition experiments over a 3–6-year period, depending on the site. Schemes of decomposition covered a wide range of situations, some of them not expected, like high decay rate on Moder humus forms or slow decomposition on Mull humus form. The objectives of this study were to determine how nitrogen release and/or incorporation rates could characterize litter decomposition dynamics. A carbon and nitrogen coupled model of decomposition based on the quality theory was used to fit the given data. High correlation coefficients and unbiased fitting were obtained both for carbon ($R^2 = 0.96, p \leq 0.0001, n = 392$) and nitrogen ($R^2 = 0.86, p \leq 0.0001, n = 367$). The theoretical concept of quality was somewhat lightened and related to decomposer activity: low rates of quality decrease were associated with high decomposition rates, showing that when decomposers are sufficiently supplied with labile carbon from the humus they decompose litter more completely than when they are carbon limited. Provided that the degrading substrate stoichiometry was kept constant (i.e. C loss / N loss ratio), the same litter decomposition could be processed at different rates. Taking seasonal variations of the parameters into account is likely to improve our understanding, but further experiments at more frequent intervals are needed.

© 2007 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: ^{15}N labelling; Nitrogen cycle; Modelling; Quality theory; Leaf decomposition; Humus; Beech

1. Introduction

Plant litter decomposition is a major determinant of nutrient cycling and soil organic matter dynamics in forested ecosystems (Santa Regina, 2001; Vaieretti et al., 2005). In particular, mineralization of soil organic matter provides the main source of N for most forest trees (Zeller et al., 2000). As decomposition dynamics are mainly influenced by environmental conditions (Meentemeyer, 1978; Dorrepaal et al., 2005), litter quality (Bosatta and Ågren, 1999; Fioretto et al., 2005) and soil microfauna activity (Reichle, 1977; Càrcamo et al., 2000), these factors

interact strongly one with another (Aerts, 1997; Gartner and Cardon, 2004) and it is essential to distinguish their respective influences in order to understand nitrogen cycling in forest ecosystems.

Previous studies (Downs et al., 1996; Zeller et al., 2001) based on ^{15}N -labelled litter decomposition experiments provided interesting tools to determine which part of litter nitrogen is accumulated from external sources (exogenous component) during decomposition and which part is actually released from the litter and redistributed to the soil (endogenous component). Results from these experiments (Zeller et al., 2001; Caner et al., 2004) showed that:

- (i) nitrogen release from the litter was proportional to mass loss;

*Corresponding author. Tel.: +33 383394077; fax: +33 383397319.
E-mail address: dannunzio@nancy.inra.fr (R. d'Annunzio).

- (ii) exogenous nitrogen incorporation to the litter occurred concomitantly, partly through fungal hyphae. Throughfall solutions (Zeller et al., 2000) during the first year and transfers from leaching of the above litter from the second year on are also likely to be sources of exogenous nitrogen;
- (iii) tree uptake of the litter released nitrogen was weak even after 3 years (between 0.3% and 2.6% only).

The variability observed between sites for both nitrogen release and incorporation was very high and depended strongly on the soil and humus form. Moreover, the fate of nitrogen released during litter decomposition and its distribution in the soil/plant system was still not well identified, mainly due to the short experimentation times and limited number of sites to be compared.

On the other hand, most of the decomposition models in the literature are based on a first-order exponential mass loss equation (Gartner and Cardon, 2004). Some studies attempt to link decomposition rates with environmental factors through empirical relationships (Asaeda et al., 2002; Albers et al., 2004; Vaieretti et al., 2005), but few try to model nitrogen dynamics through both incorporation and release during the decomposition process (Alhamd et al., 2004). Other approaches considering litter and soil organic matter as a spatial and temporal continuum (Ågren et al., 2001; Gignoux et al., 2001) make it possible to take nitrogen uptake into account, but the conceptual variables driving these models (i.e. litter quality) are difficult to determine.

The main objective of this paper was to connect nitrogen incorporation and release processes with the latter type of model (Q theory, Ågren and Bosatta, 1998) for a given decomposition data set. Data used come from a multi-site and multi-age set of in situ ^{15}N -enriched litter decomposition experiments, carried out with litter boxes decomposing

in 14 European beech (*Fagus sylvatica*) forests. Dry remaining mass (DRM), nutrient concentration and isotopic composition of the substrate in these litter boxes were measured over 3–6 years depending on the site. The present study was designed to:

- Reproduce the ^{15}N -labelling experiments over a larger data set and over longer time scales in order to check the hypotheses proposed in previous studies for the origin of N incorporation and the factors influencing N release.
- Use a model derived from the Q theory to study C and N dynamics simultaneously during the decomposition process and identify patterns between contrasted sites.
- Combine results on N release dynamics with these patterns in order to assess decomposer behaviour schemes.

2. Material and methods

2.1. Sites

Leaf litter decomposition experiments were carried out in 14 temperate monospecific European beech forests belonging to three forest monitoring and research networks (F-ORE-T, 2002; RENECOFOR, 1997; FORCAST, 2000). Available soil and climate variables for these sites were tested against the model parameters (Tables 1 and 2).

The studied sites cover a wide range of soil type, age and climate combinations. Two age series are presented with stands ranging from 30 to 150 years old. The first (Fougères, France) was composed of stands with Moder form humus (C/N ratio around 20) on acid soils. The second (Leinefelde, Germany) was composed of stands with Mull form humus (C/N ratio around 30) on more neutral soils. Sites from the RENECOFOR network

Table 1
Geographic and climatic characteristics of the different sites

Network	Site	Latitude	Longitude	T (°C)	Rain (mm)	m.a.s.l. (m)	Age (y)	LF (t ha ⁻¹ y ⁻¹)	Rep.
ORE	F2	48°23'40"	01°10'57"	11	890	190	35	4.20	6
ORE	F4	48°23'40"	01°09'02"	11	890	190	150	4.90	6
ORE	F5	48°23'40"	01°09'02"	11	890	190	80	5.70	6
ORE	Hesse	48°40'00"	07°05'00"	9	885	300	34	4.60	6
RENECOFOR	Het 02	42°55'53"	01°16'56"	5	753	145	53	3.30	4
RENECOFOR	Het 26	44°55'04"	05°17'46"	5	1544	1320	158	1.65	4
RENECOFOR	Het 30	44°06'55"	03°32'36"	5	1894	1400	143	2.59	4
RENECOFOR	Het 60	49°19'27"	02°52'34"	5	736	138	62	3.26	4
RENECOFOR	Het 88	48°06'21"	06°14'50"	5	1109	400	68	2.93	4
FORCAST	L1	51°05'00"	10°28'00"	7	750	445	30	4.08	6
FORCAST	L2	51°05'00"	10°28'00"	7	750	445	62	4.64	6
FORCAST	L3	51°05'00"	10°28'00"	7	750	445	110	4.82	6
FORCAST	L4	51°05'00"	10°28'00"	7	750	445	153	3.88	6
FORCAST	Sorø	55°29'00"	11°38'00"	8	510	466	84	3.89	6

m.a.s.l. is the mean altitude over sea level, LF is the annual litter fall, Rep. is the number of litter boxes put to decompose.

Table 2
Soil and humus characteristics of the different sites

Site	Humus	C/N _{hum}	C _{hum} (%)	N _{hum} (%)	Soil	pH	C/N _{soil}	C _{soil} (%)	N _{soil} (%)	ex _{Ca} (cmol kg ⁻¹)	Base (%)	CEC (cmol kg ⁻¹)
F2	DysMull	21	38.03	1.79	Alocrisol Luvisol	3.83	18	6.70	0.37	0.33	15.6	6.47
F4	DysModer	20	43.20	2.11	Alocrisol Luvisol	3.72	20	6.54	0.33	0.39	14.6	6.43
F5	DysMull	21	45.42	2.21	Alocrisol Luvisol	3.87	17	9.59	0.57	0.71	23.4	7.19
Hesse	MesoMull	30	33.37	1.12	Gleyic Luvisol	n.c	14	2.74	0.19	6.99	62.1	13.48
Het 02	HemiModer	31	35.61	1.15	Stagnic Luvisol	3.90	15	2.06	0.14	15.7	40.9	5.04
Het 26	OligoMull	28	38.51	1.38	Rendzic Leptosol	5.90	14	10.62	0.78	421.2	99.8	43.47
Het 30	DysModer	23	35.60	1.52	Cambic Podzol	3.70	22	9.87	0.44	11.6	17.8	9.05
Het 60	OligoMull	35	42.93	1.24	Calcic Luvisol	4.90	16	3.53	0.22	169.9	96.7	17.76
Het 88	OligoMull	32	38.68	1.20	Dystric Cambisol	3.90	15	2.10	0.14	3.7	14.1	4.44
L1	MesoMull	30	38.19	1.27	Luvisol	5.50	13	3.95	0.30	27.8	99.7	31.60
L2	MesoMull	28	34.78	1.24	Cambisol	4.70	10	3.59	0.35	11.1	96.6	15.80
L3	OligoMull	27	40.94	1.52	Cambisol	4.50	14	3.18	0.22	7.1	86.8	10.80
L4	OligoMull	32	40.68	1.26	Cambisol	5.00	14	4.12	0.29	1.5	97.7	16.10
Sorø	DysModer	22	39.98	1.79	Cambisol	4.35	18	10.53	0.60	8.78	30.0	12.6

ex_{Ca} is the quantity of exchangeable cations, Base is the saturation in base, CEC is the cationic exchange capacity.

covered a wide variety of soils ranging along acidity (from calcareous to podzol), age (from 53 to 153 years) and altitude gradients. The site at Sorø (Denmark) was the latitudinal extreme with acid soils, and the Hesse site (eastern France) had non-hydromorphic clay soils.

2.2. Labelling and sampling

¹⁵N-labelled beech litter was obtained by foliar application of ¹⁵N-urea to 10-year-old trees (Zeller et al., 1998), growing on a calcisol (FAO, 1988). Beech leaves received a single ¹⁵N-urea spray in 1993, 1994 and 1995, so the label was not the same for the litter collected in 1996, 1997, 1998, 1999 and 2000, which had been used for the decomposition experiments. The label decreased in the litter collected after 1995 and the N concentration varied slightly according to annual climatic variations. We used litter from different years because 1-year production was not enough to supply all experiments. Nevertheless, the chemical composition of the beech litters was similar and we considered that the quality of the initial litter was the same for all sites. Sampling decomposition boxes are described in detail in Caner et al. (2004). Square plastic boxes, containing 18 g of labelled litter ranging from 0.5 to 2 at.% ¹⁵N excess ($\delta^{15}\text{N} = 1000$ to 5000‰), were installed on the soil of the stands after removing fresh non-decomposed litter. The size of the mesh used (5 mm) enabled almost all soil invertebrates to access the decomposing substrate. In the sites belonging to F-ORE-T and FORECAST networks, six litter boxes were removed every spring and autumn for 3 to 6 years. For the RENECOFOR network, four litter boxes were removed every autumn for 4 years. After cleaning debris and drying at 65 °C, dry remaining mass (DRM %), carbon and nitrogen concentrations (%) and isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$) were measured.

2.2.1. Nitrogen release and incorporation

¹⁵N-labelled litter was used to follow separately the fate of nitrogen from the litter (¹⁵N-enriched released nitrogen, N_{endo}) and nitrogen from exogenous sources (non-enriched incorporated nitrogen, N_{exo}). Nitrogen released from the litter was computed proportionally to the ¹⁵N of the decomposing litter. With ¹⁵N(*t*) the quantity of ¹⁵N at time *t* in each litter box and N(0) and ¹⁵N(0) the initial quantities of nitrogen and ¹⁵N, we defined

$$N_{\text{endo}}(t) = \frac{{}^{15}\text{N}(t)}{{}^{15}\text{N}(0)} \cdot \text{N}(0).$$

Incorporated nitrogen was computed as the difference between total N and the previously computed N_{endo}:

$$N_{\text{exo}}(t) = \text{N}(t) - N_{\text{endo}}(t).$$

In order to link these processes to environmental factors, Eqs. (1) and (2) were fitted to the data set obtained. Nitrogen release (N_{endo}) dynamics were typical of an exponential decrease, and incorporated nitrogen data (N_{exo}) were fitted with the following empirical relationship, where *t_f* is the number of days of the whole decomposition experiment. The _P subscript refers to a predicted variable:

$$N_{\text{endoP}}(t) = a_1 \cdot e^{(-b_1 \cdot t)}, \quad (1)$$

$$N_{\text{exoP}}(t) = a_2 \cdot \left(\frac{t}{t_f}\right)^{b_2-1} \cdot \left(1 - \frac{t}{t_f}\right)^{c_2-1}, \quad (2)$$

$$N_P(t) = N_{\text{exoP}}(t) + N_{\text{endoP}}(t). \quad (3)$$

N dynamics were therefore modelled by fitting five empirical parameters (*a*₁, *b*₁, *a*₂, *b*₂ and *c*₂) to the data.

- N_{R0} = *a*₁ · *b*₁ stands for the initial rate of nitrogen release in each litter box (mg N d⁻¹ · litter box⁻¹).
- N_{Ip} = *c*₂/*b*₂ can be defined as an incorporation occurring index (the higher the ratio, the sooner the

incorporation of nitrogen into the litter begins).

$$N_{\text{Imax}} = a_2 \cdot (b_2 - 1)^{(b_2-1)} \cdot (c_2 - 1)^{(c_2-1)} / (b_2 + c_2 - 2)^{(b_2+c_2-2)}$$

is the maximum of incorporation (mg N).

2.2.2. Nitrogen and carbon dynamics: CEM

An organic matter continuous evolution model (CEM) was tested on the given data to link parameters that drive decomposition (litter and decomposer C/N ratio, for instance) to nitrogen incorporation and release processes. As the theory has been extensively presented by Ågren and Bosatta (1998), and the resulting models used for different purposes in previous papers (Ågren et al., 2007; Hyvönen et al., 2005; Bosatta and Ågren, 2003), we only reiterate here the basic principles: organic matter decomposition is mainly driven by the activity of soil decomposers and the decomposing substrate can be described by a synthetic variable (q in Eq. (7)) referred to as quality. Quality is a decreasing function of time, driven by the activity of decomposers as well as edaphic parameters. It roughly stands for a physical and chemical degradability of the decomposing litter and can be interpreted in various ways: Ågren and Bosatta (1996) estimated quality from the litter chemical composition and Bosatta and Ågren (1999) proposed a thermodynamic definition. Decomposers feed on the substrate of a given quality and their behaviour is characterized by three major mechanisms: their efficiency (production to assimilation ratio, Eq. (5)), growth rate (Eq. (4)) and the average displacement in quality of the substrate cycling through the decomposer biomass (Eq. (6)). The different modelling solutions resulting from this theory mainly depend on how these three functions are related to quality. We used the Model I formulation for heterogeneous substrates (Ågren and Bosatta, 1998, pp. 51–54), which is convenient to describe aerial litter decomposition processes.

Decomposer growth rate as a function of q :

$$u(q) = u_0 q^\beta. \quad (4)$$

Decomposer efficiency as a function of q :

$$e(q) = e_1 \cdot q. \quad (5)$$

Mean shift in litter quality:

$$\eta(q) = \eta_{10}. \quad (6)$$

Litter is brought to the soil by cohorts defined as a material of given quality at a given time. We considered that each litter box constituted a cohort, leaving texture, chemical and physical composition of each cohort free to vary between sites (theory of heterogeneous substrates). The calculations that lead to Eqs. (7)–(9) are derived from Ågren and Bosatta (1998), assuming that decomposer efficiency is null when the substrate is entirely decomposed. $C(t)$ and $N(t)$ are the carbon and nitrogen concentrations of the litter at time t and C_0 and N_0 their initial values.

With $g(t) = C(t)/C_0$ and $h(t) = N(t)/N_0$, we obtain the following system of three equations that constitute the CEM:

Quality as a function of time:

$$q(t) = \frac{q_0}{[1 + (\beta - 1) \cdot \eta_{10} \cdot f_c \cdot u_0 \cdot q_0^{\beta-1} \cdot t]^{1/\beta-1}}. \quad (7)$$

Carbon as a function of quality:

$$g(q) = \left(\frac{q}{q_0}\right)^{1/\eta_{10} \cdot e_1} \cdot e^{(q_0-q)/\eta_{10}}. \quad (8)$$

Nitrogen as a function of quality:

$$h(q) = \left(\frac{q}{q_0}\right)^{1/\eta_{10} \cdot e_1} \cdot \left[\frac{f_n}{f_c \cdot r_0} \cdot e^{(q_0-q)/\eta_{10}} + \left(1 - \frac{f_n}{f_c \cdot r_0}\right) \right], \quad (9)$$

where

- q_0 is the initial value of q and takes the physical and chemical properties of the litter into account;
- β represents an organic matter protection factor;
- r_0 is the initial N/C ratio of the litter;
- f_c and f_n are the carbon and nitrogen concentrations of the decomposer biomass;
- u_0 is the decomposer basic growth rate per unit of carbon;
- e_1 is the decomposer efficiency (ratio of produced to assimilated quality);
- η_{10} represents the mean shift in substrate quality after being decomposed by the soil organisms;
- $dq_0 = \eta_{10} \cdot f_c \cdot u_0 \cdot q_0^{\beta-1}$ is the absolute value of the initial slope of $q(t)$ and characterizes its dynamics (the higher dq_0 is, the faster the quality shifts to low values).

Parameters q_0 and r_0 are characteristic of the initial litter used in this study. As it came from the same production site for every decomposition site, we hypothesized that these two parameters could be considered as constant across sites. Parameter r_0 was set to a mean value of 0.02 after direct measurements. Parameter q_0 was estimated from mean adjustment of the model on the given data and set to 0.98. The relevance of this hypothesis is discussed later. As we only considered the fate of litter above the soil surface and not the entire process that leads to soil organic matter, parameter β was assumed to be dependent of the initial litter only and was therefore set from mean fitting to a constant value of 1.9 for all sites. Parameters f_c and f_n were also considered constant across sites and their values were set to 0.5 and 0.06, respectively. The last three (u_0 , e_1 and η_{10}) are specific to local environmental and climatic conditions and were estimated by fitting the model to the available data.

2.3. Statistical analysis

Eqs. (1)–(3) were adjusted with the NLIN procedure of SAS (1989), whereas parameters of the CEM (Eqs. (7)–(9)) were adjusted with the MODEL procedure of SAS (1989). Linear regressions between predicted and observed values were done using the REG procedure of SAS (1989). Ultimately, correspondence was sought between environmental parameters, parameters of the ^{15}N dynamics and parameters of the CEM using the ascending STEPWISE method of the REG procedure of SAS (1989).

3. Results

3.1. Decomposition patterns

When a first-order decomposition model was adjusted for mass loss (Olson, 1963), mean decay rate over all sites was 0.0011 d^{-1} ($\pm 0.0004 \text{ d}^{-1}$, $n = 14$), corresponding to half-life times ranging from 326 to 997 days (Fig. 1). In the rest of the paper, k -Olson will refer to mass loss rates.

3.2. N dynamics

Nitrogen released from the litter was, as expected, closely correlated with mass loss ($R^2 = 0.83$, $p \leq 0.0001$, $n = 392$). On average for all sites, the sum of the nitrogen incorporated from exogenous sources into the litter over the whole experiment was 154% ($\pm 84\%$) of the initial content and neither the level nor the variability of this incorporation depended on the humus form. Table 3 provides the fitted values of the parameters for all studied sites. The regressions between observed values (measured N concentrations) and predicted values (Eq. (3)) showed significant and unbiased results for all sites, except for Het 30 and Het 60 (slope $\neq 1$ and intercept $\neq 0$) and Hesse (slope $\neq 1$).

3.3. Continuous evolution model (CEM)

Three parameters (u_0 , e_1 and η_{10}) were fitted site by site (Table 3). F -tests were used to determine whether slope and/or intercept of the linear regression differed significantly from 1 and 0, respectively, for every site. When this hypothesis was rejected (p -value ≥ 0.05), the regression was considered unbiased. Correlation levels and p -values for these F -tests are given in Table 4. For carbon, results were very satisfactory and the model was unbiased for all sites. For nitrogen, the model was globally unbiased but for some sites (6 out of 14) biases were significant (Fougères, Het 02, Het 60 and Sorø, for both slope and intercept). These biases seem to be linked to the high values of N as can be observed in Fig. 2. These high values correspond to nitrogen incorporation maxima that the model only partially reached. Solutions for correcting this bias are discussed in Part 4.

The different quality schemes showed a large decomposition behaviour range (Fig. 3a), spanning from quick exponential decrease (Sorø) to quasi-linear decrease (upper curve, L1). As no curve crosses over any other (the ranking between sites stays the same along the time axis), sites can be characterized in terms of quality dynamics by the value of the initial slope, dq_0 . On sites where decomposition is the quickest, quality shifts slowly to low values (k -Olson values, i.e. mass loss rates, are negatively correlated with dq_0).

Different behaviour schemes can also be observed with carbon dynamics relative to q (Fig. 3b). One site shows carbon changes that occur more slowly than quality changes (the curve is situated over the $y = x$ line), three sites show similar dynamics (the curves cross the $y = x$ line but are almost linear) and all other sites show quicker changes of carbon than quality with time (the curves are situated beneath the $y = x$ line). For a given quality and depending on the site, carbon is therefore consumed at different rates. Similar variability was observed with nitrogen dynamics (Fig. 3c) and three groups of nitrogen consumption rate were also considered: nitrogen changes are either slower (six sites), first slower then quicker (six sites) or always quicker (two sites) than the quality changes.

By crossing this information on carbon and nitrogen consumption rates, a classification of the sites can be established, relative to the ability of the decomposer community to degrade a substrate of given quality. Five groups can be proposed:

- CN-group 1, both carbon and nitrogen consumption rates are higher than the decrease in quality (two sites).
- CN-group 2, carbon consumption rate is higher but nitrogen is first consumed slower and then faster than the quality decreases (six sites).
- CN-group 3, both carbon and nitrogen shift from initially slow to faster dynamics (two sites).
- CN-group 4, carbon shifts but nitrogen is always consumed at a slower rate than quality (three sites).
- CN-group 5, both carbon and nitrogen dynamics are slower than quality dynamics (one site).

3.4. Parameter analysis

Multilinear regressions using an ascending stepwise method were performed to test the model parameters against the available environmental parameters. The initial nitrogen release rate (N_{R0}) was positively linked to the quantity of exchangeable cations and negatively linked to the carbon content and C/N ratio of the humus. Incorporation occurred sooner as temperature and rainfall were higher (N_{Ip} was positively linked to temperature and rainfall). Decomposer efficiency (e_1) was positively linked to nitrogen concentration in the humus ($R^2 = 0.66$, $p = 0.0004$). This implies that when feeding on a given substrate, decomposers were more efficient when

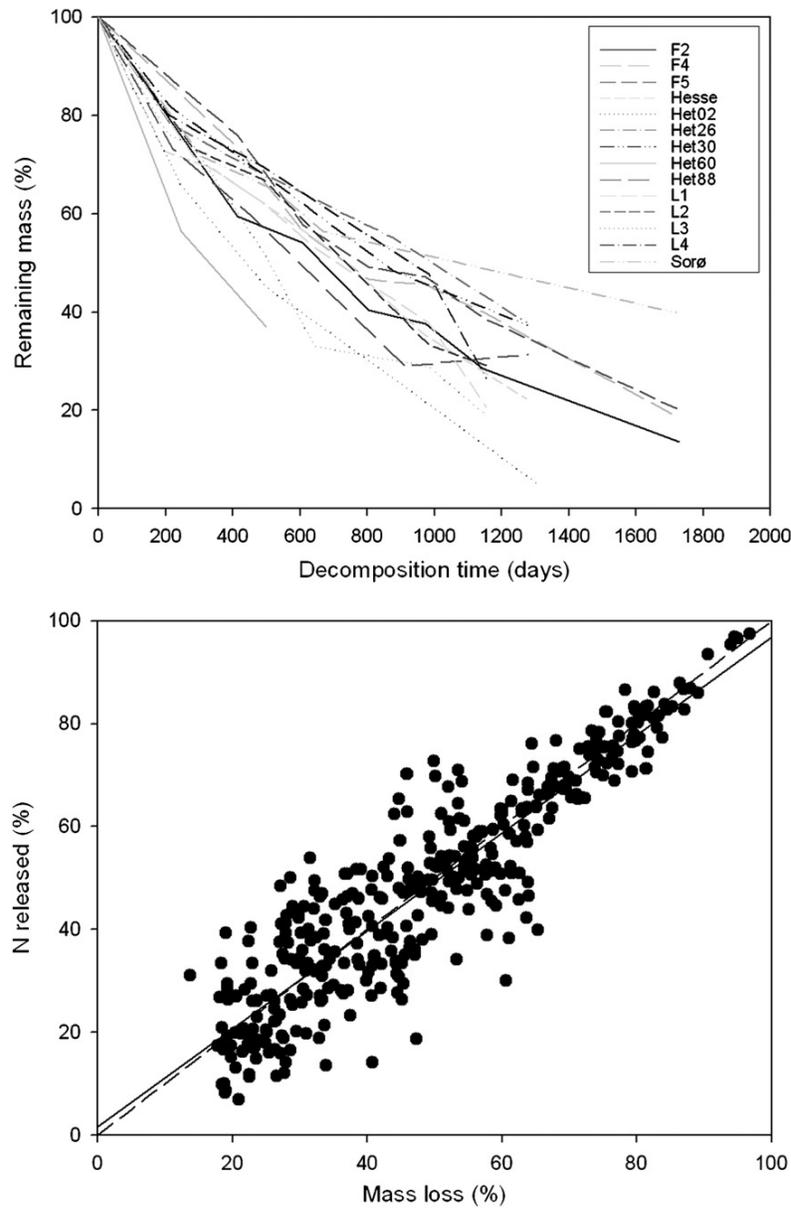


Fig. 1. Above: mass loss vs. decomposition time for all sites. Below: released nitrogen vs. mass loss. $R^2 = 0.83$, $p < 0.0001$.

nitrogen was available in the humus. Parameter e_1 was also negatively linked to the humus C/N ratio: the closer the C/N of the humus is to the C/N of the fresh litter, the less efficient the decomposers are. N_{R0} was negatively correlated with e_1 , i.e. nitrogen was released faster as the decomposers were less efficient. These relationships were not particularly relevant because they were hidden by strong group effects. Focusing on the Leinfelde time series, parameter e_1 was positively correlated with the age of the stand. This indicates that the efficiency of the decomposers increases with the age of the stand. The same tendency was observed for the other sites, but was either not significant (Fougeres) or was probably a consequence of other

interactions (e.g. with altitude for the RENECOFOR sites). N_{IP} showed a clear negative correlation with soil pH for sites with a Mull form humus only. For this type of site, incorporation occurred sooner if the soil was more acid. Incorporation of nitrogen into the litter ($N_{I_{max}}$) was also more important for Moder than for Mull humus forms. Though this was qualitatively observed in previous studies (Caner et al., 2004), the classification of sites by humus form was yet not discriminatory enough to give access to relevant relationships between parameters (low correlation level). The discriminatory ability of the CN-groups as well as the significance of some parameters (e_1 , for instance) is discussed further.

Table 3
Parameters obtained for mass loss, N dynamics (Eq. (3)) and CEM for all sites

Site	Mass loss <i>k</i> -Olson	¹⁵ N dynamics			CE model		
		N _{R0}	N _{Ip}	N _{I_{max}}	<i>e</i> ₁	<i>η</i> ₁₀	<i>u</i> ₀
F2	0.0011	0.31	0.17	46.3	0.24	3.22	0.39
F4	0.0009	0.17	0.52	95.9	0.39	1.63	0.51
F5	0.0008	0.16	0.57	97.6	0.41	1.65	0.58
Hesse	0.0011	0.31	0.41	76.0	0.44	3.51	0.71
Het 02	0.0017	0.29	0.51	83.7	0.14	1.12	0.17
Het 26	0.0008	0.11	0.63	90.9	0.24	0.66	0.49
Het 30	0.0008	0.07	0.58	78.5	0.27	1.93	0.31
Het 60	0.0021	0.16	0.32	47.5	0.23	1.05	0.20
Het 88	0.0012	0.16	0.09	16.4	0.21	0.57	0.44
L1	0.0011	0.18	0.29	51.5	0.19	2.76	0.28
L2	0.0010	0.23	0.26	58.9	0.16	0.56	0.17
L3	0.0014	0.35	0.20	45.1	0.20	1.14	0.23
L4	0.0009	0.17	0.36	67.6	0.18	1.64	0.30
Sorø	0.0007	0.10	0.39	76.5	0.24	1.23	0.26

k (mass loss rate) is in d⁻¹, N_{R0} (initial nitrogen release rate) is in mg N d⁻¹, N_{Ip} (nitrogen incorporation index), N_{I_{max}} (maximum nitrogen incorporation), *e*₁ (decomposer efficiency), *η*₁₀ (mean shift in quality) and *u*₀ (basic growth rate per unit of carbon) are dimensionless.

Table 4
Correlation coefficients and *F* test *p*-values for the CEM for all sites

Site	NITROGEN				CARBON			
	R ²	B Test	I Test	S Test	R ²	B Test	I Test	S Test
F2	0.85	0.008	0.002	0.003	0.91	0.361	0.160	0.213
F4	0.72	0.034	0.010	0.011	0.92	0.087	0.029	0.041
F5	0.78	0.043	0.013	0.015	0.91	0.092	0.031	0.048
Hesse	0.37	0.056	0.021	0.039	0.97	0.414	0.197	0.346
HET 02	0.94	0.009	0.002	0.003	0.84	0.703	0.418	0.477
HET 26	0.26	0.615	0.354	0.384	0.99	0.914	0.754	0.835
HET 30	0.91	0.822	0.538	0.541	0.99	0.679	0.405	0.473
HET 60	0.55	0.031	0.011	0.011	0.93	0.991	0.896	0.916
HET 88	0.71	0.997	0.955	0.966	0.91	0.997	0.987	0.967
L1	0.8	0.606	0.322	0.341	0.88	0.821	0.533	0.557
L2	0.65	0.427	0.204	0.227	0.94	0.092	0.033	0.076
L3	0.8	0.074	0.027	0.048	0.90	0.669	0.392	0.462
L4	0.74	0.084	0.029	0.035	0.88	0.610	0.339	0.393
Sorø	0.26	0.017	0.005	0.005	0.83	0.041	0.017	0.059

B test, test for global bias; I Test, test for intercept = 0; S test, test for slope = 1.

4. Discussion

4.1. N dynamics

The relationship between earliness of incorporation and soil pH is in accordance with the two hypotheses proposed in the introduction to justify the biological origin of this incorporation (throughfall and fungal hyphae). Stemflow and throughfall solutions are known to lower the pH of the soil (Axelsson and Berg, 1988; Stöckli, 1991), and incorporation of nitrogen through this path would naturally be related to acidification. Moreover, in forested

ecosystems with acid soils, fungi are more abundant than bacteria within the decomposer community, particularly in humus and in shallow horizons of the soil (Maraun and Scheu, 1996; Scholle et al., 1993). This would also indicate that nitrogen is preferentially incorporated through fungal rather than bacterial activity.

The negative correlation between initial nitrogen release rate and carbon content in the surface horizon was very strong for Moder humus. The same tendency was observed for Mull humus, but in a much weaker way. This contrast between Moder and Mull humus forms can be explained by differences in organic matter movements from litter to soil (Nicolas et al., 2006; Caner et al., 2004). In Moder humus forms, organic matter is accumulated at the soil surface. Thus, carbon content in the surface layer mainly depends on litter decomposition dynamics (which are linked to initial nitrogen release rate, see Fig. 1). In contrast, organic matter undergoes important vertical transfers due to earthworm activity in Mull humus forms, and carbon content in this humus does not only depend on decomposition dynamics, but also largely on faunal activity. Besides, calcareous soils usually have a high carbon content because of organic matter stabilization by carbonates (Clough and Skjemstad, 2000). This was the case of site HET 26 where earthworms were present.

4.2. CEM

4.2.1. Validation of hypotheses on parameter values

Eqs. (7) and (8) (which drive carbon dynamics only) were fitted at first to obtain values for β and q_0 . One of the initial hypotheses was that parameter q_0 was constant, i.e. a litter of identical initial quality was left to decompose at the different sites, though produced over a wide time range (from 1996 to 2000). To test this hypothesis, we included in the model the mean value of u_0 and re-ran the model simulation by adjusting q_0 , e_1 and η_{10} . The variations in q_0 were small around the mean value obtained at first (0.95 ± 0.23 , $n = 14$) and an analysis of variance gave a *p*-value of 0.4 for the effect of production date on q_0 . We therefore validated the hypothesis of constant q_0 . The same verification was done with parameter β , which can therefore be considered constant. This enabled us to consider the difference in decomposition dynamics between sites to be site-specific only (no effect of the initial litter).

Kaye and Hart (1997) report bacteria and fungi to have C/N ratios ranging from 4 to 12, and in their bacterial model Raynaud et al. (2006) use a C/N of 4 for nitrifiers and ammonifiers. Yet, Dommergues and Mangenot (1970) report narrower extremes (6–12), and we chose a mean C/N ratio of ca. 9 for the whole decomposer biomass. This was obtained with values of f_c and f_n of 0.5 and 0.06, which are in accordance with literature values (Alef and Nannipieri, 1995) and similar to the parameterization used by Ågren et al. (2001). The value used for β in the literature is usually 7 (Fang, 2005; Bosatta and Ågren, 1997). The value obtained from adjustment in this study was lower,

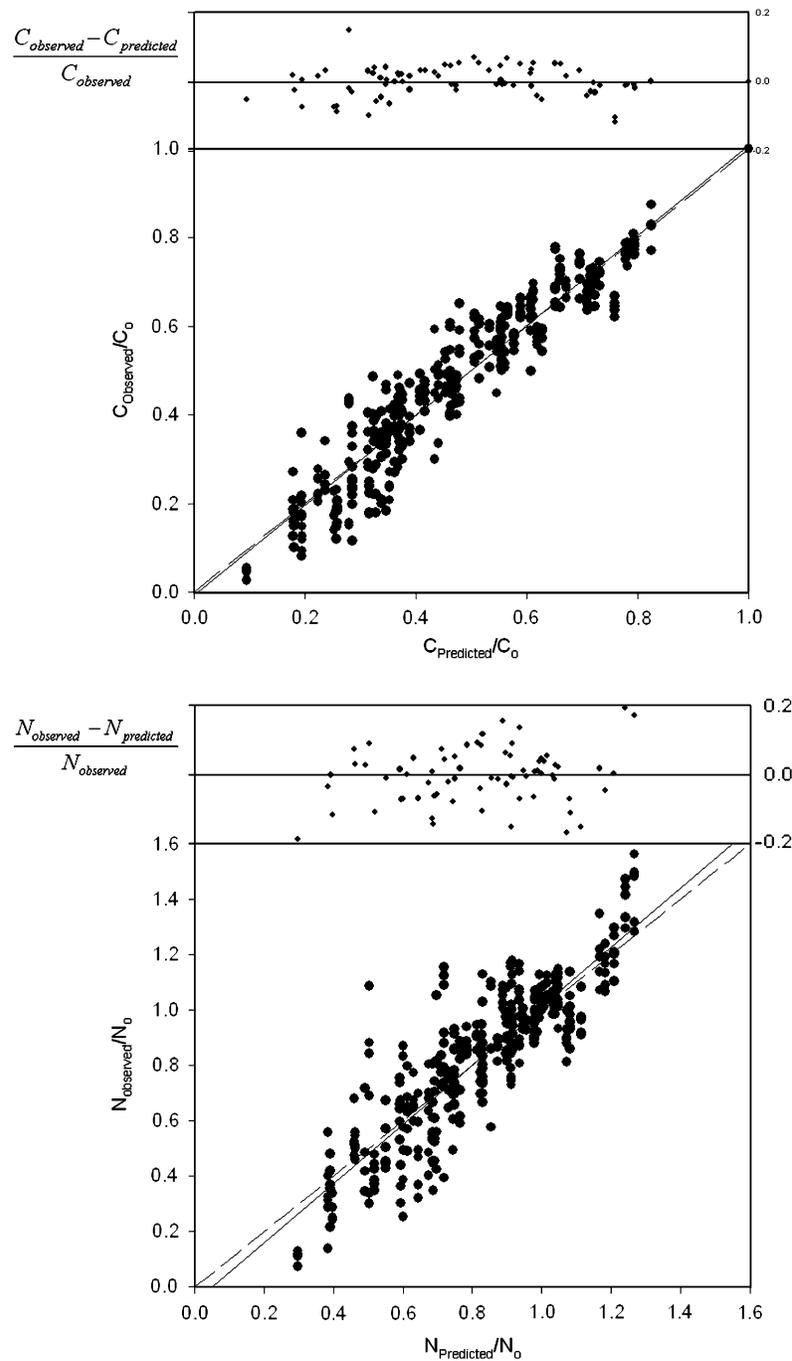


Fig. 2. CEM fit for all sites. Above: carbon, $R^2 = 0.92$, $p < 0.0001$. Below: nitrogen, $R^2 = 0.76$, $p < 0.0001$.

indicating possible higher accessibility of the substrate (beech leaves vs. pine needles). Yet as only above-ground decomposition processes are considered here, discussions about the value of β (physical accessibility of the organic matter in the soil) may be irrelevant.

4.2.2. Relating parameters to decomposition patterns

When quality quickly shifts to low values, typically like at Sorø, decomposition is slow or incomplete (both for

mass loss and carbon or nitrogen consumption rates). Conversely, when quality slowly decreases and stays at high values (site L1), decomposition tends to be complete. This is relevant because when decomposers degrade litter quickly, the substrate becomes more recalcitrant and difficult to decompose (Berg, 2000). High decomposition rates are therefore obtained with small (low values of η_{10}) and slow (low values of u_0) shifts towards low qualities.

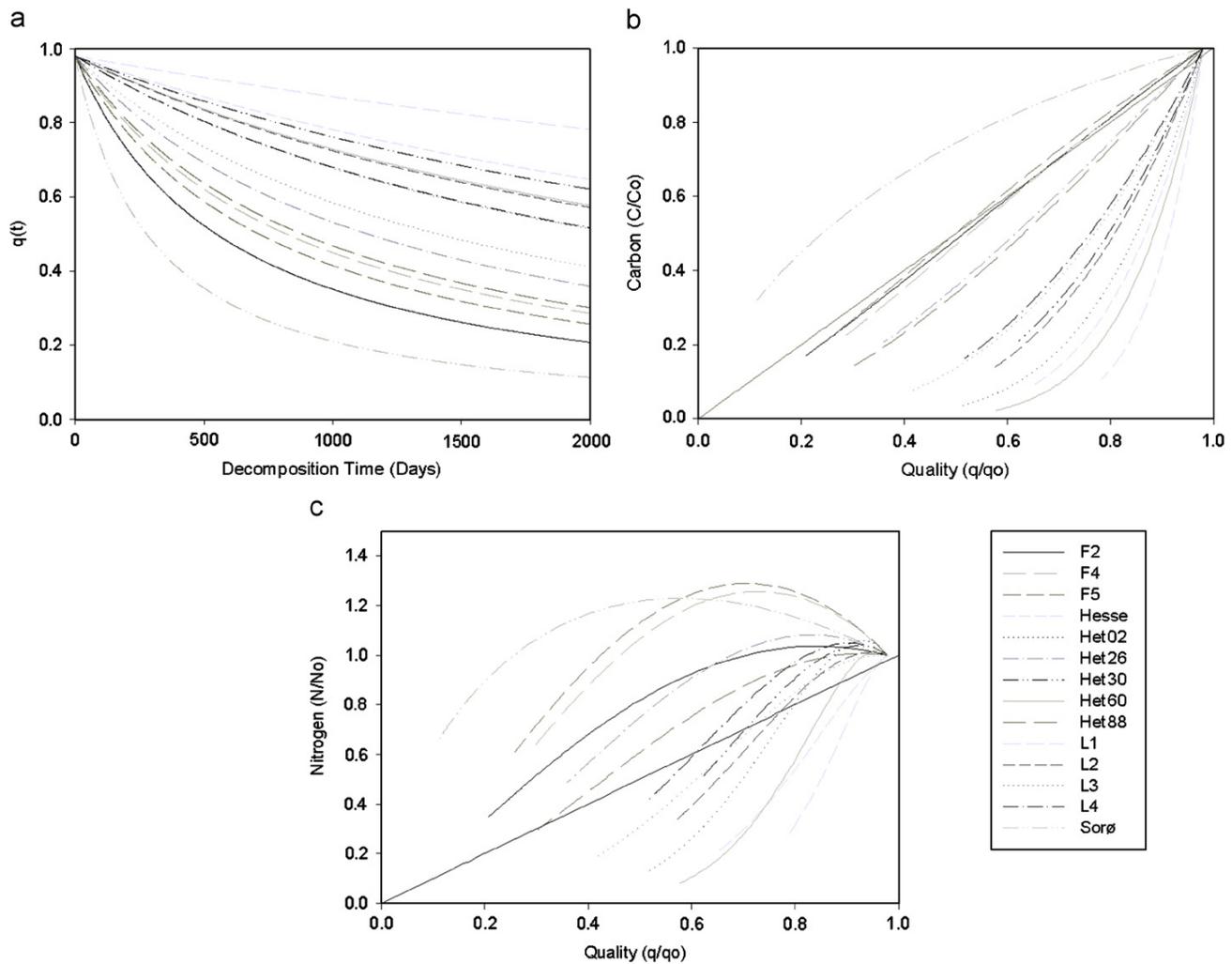


Fig. 3. Decrease of quality with time (a), and dynamics of carbon (b) and nitrogen (c) with respect to quality.

Parameter e_1 , which is defined as the decomposer efficiency, characterizes the tendency of the decomposer community to binge on the available substrate. Note that CN-groups are defined by a e_1 value. Parameter e_1 is higher at sites where the C/N ratio of the humus is low (where nitrogen availability is high in the humus compared with carbon). At these sites, the litter that is brought to the soil is chemically different from the humus (low humus C/N ratio compared with litter C/N) and decomposers that are carbon limited are strongly activated. This can be interpreted as a hunger behaviour: efficiency of the decomposers is a function of the difference between humus and litter, and decomposers are as efficient as they are hungry. Gignoux et al. (2001), who used a similar modelling approach, formalized this through an offer/demand relationship.

As q (Eq. (7)) does not depend on e_1 , it is theoretically possible to have, for a given parameterization of q , different carbon and nitrogen consumption schemes. This was actually observed in our data set (e.g. HET 88 and F4)

and, for a given value of dq_0 , sites with the highest decomposition rates were the ones with the lowest e_1 , i.e. where decomposers were not carbon limited compared with nitrogen availability (Fig. 4). The relative independence between u_0 and η_{10} on the one hand and e_1 on the other enabled us to deal with the diversity of soil/litter interactions of our data set. This was summarized by the CN-grouping as defined above.

4.2.3. Q-representation

Among the five CN-groups, all humus forms are represented, which implies that the humus form is not an obvious indicator for litter decomposition. We find sites with Moder humus on which decomposition is good (CN-group 2) and Mull form humus on which decomposition is incomplete or slow (CN-group 4). It should also be noticed that k -Olson values show great variability and are neither representative of the CN-grouping nor of the humus form (k -Olson of Sorø, CN-group 5, is higher than k -Olson of L1, CN-group 1). In contrast, values of dq_0 are significantly

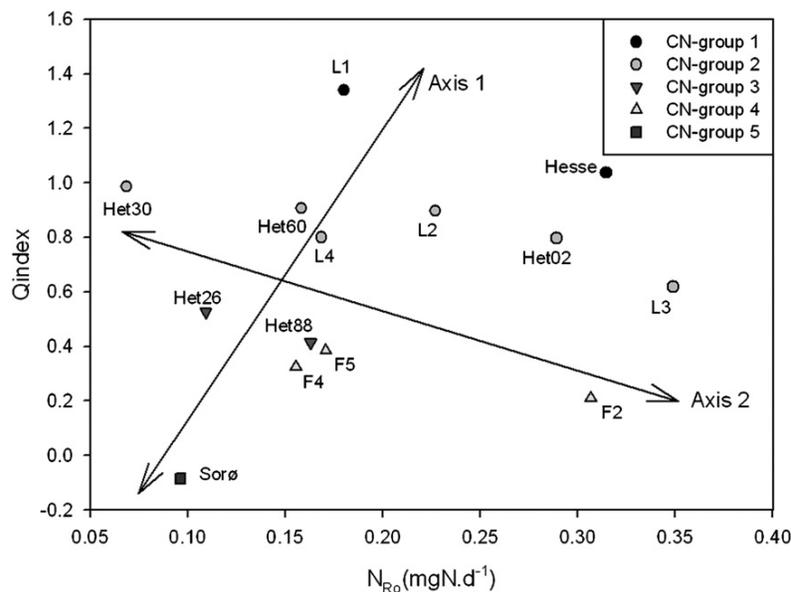


Fig. 4. Q_{index} as a function of the initial nitrogen release rate. Five schemes (CN-groups) of carbon and nitrogen consumption rates, interpretation of the two axes is given in the text.

different between groups and appear to be good discriminators between sites. Classes of dq_0 values can be used to characterize decomposition, but it is more convenient to have a high value of an index that corresponds to good decomposition dynamics, so we used $Q_{\text{index}} = -\log(dq_0) = -\log(\eta_{10} \cdot f_c \cdot u_0 \cdot q_0^{\beta-1})$ as a decomposition indicator.

The $[Q_{\text{index}}/N_{R0}]$ space represented in Fig. 4 helps understand the functioning of the decomposers. Several values of initial nitrogen release rate obtained with the ^{15}N experiment are present within each CN-group (except for CN-group 5, which is represented by one site only). As CN-groups are characteristic of a given equilibrium between litter and humus, this implies that the same humus can be reached through the functioning of various decomposer communities. For a given CN-group, there is a negative linear relationship between Q_{index} and N_{R0} , indicating that rate of nitrogen release and quality decrease are positively linked. Decomposers feed on the litter carbon and can use various sources of nitrogen, mainly nitrogen from the litter itself or external nitrogen (Caner et al., 2004; Nadelhoffer et al., 1995): this leads to two opposite processes in terms of dynamics that are illustrated in Fig. 4.

- On axis 1, C and N of the litter are consumed following opposite dynamics. Fast rates of consumption of carbon from the litter correspond to slow N release from the litter (and consequently to uptake from the mineral resources of the soil), a situation that was described earlier and that leads to a residual N-enriched litter, and later to accumulation and establishment of a humus with low C/N compared with fresh litter (Moder humus, Sorø). The other extreme of this axis is when C is consumed slowly and when nitrogen used by the

decomposers comes from the litter (fast initial release). The degraded substrate stays degradable throughout the decomposition process and this leads to formation of Mull humus forms, with no accumulation and a C/N ratio close to that of the fresh litter (Mull, Hesse).

- On axis 2, C and N are consumed following the same dynamics, and sites belong to the same CN group but the decay rate can change. If decomposers are active, they consume C and N at a high rate. Conversely, they can follow slow dynamics but consume C and N similarly, provided that the stoichiometry between C and released N is maintained. It is therefore not the C/N ratio of the degrading substrate that is relevant but the C/N_{endo} , and the stoichiometry of carbon and nitrogen consumption within the degrading substrate appears to be a powerful determinant of decomposition dynamics.

These two axes show that neither N release dynamics nor quality decrease rates considered alone can explain the apparently paradoxical decomposition results obtained (high mass loss rates on hemimoder humus type sites or contrasted sites belonging to the same CN groups). When crossed together, however, an interesting functional plane that maps the different decomposer behaviour schemes can be drawn.

4.2.4. Time-related data fitting

The proposed model gave good results but presented slight biases for some sites. Constraints imposed on the parameters are the crux of this problem. It is not realistic to consider the activity of decomposers as constant over time, especially over long periods (3–6 years). It is more likely that the activity within the decomposer biomass undergoes

gradual changes as the decomposition proceeds. The influence of climatic conditions is reported to be significant in many studies (Diaz-Ravina et al., 1995; Dilly O'Munch, 1996; Stockfisch et al., 1995) and was taken into account. We therefore let e_1 first and then e_1 and u_0 together vary with time, taking seasonal variations into account. The global fitting obtained was much better for both carbon ($R^2 = 0.96$, $p \leq 0.001$, $n = 392$) and nitrogen ($R^2 = 0.86$, $p \leq 0.001$, $n = 367$). Unbiased convergence was obtained for all sites, except for Sorø (slight bias on the intercept and the slope for nitrogen).

This bias comes from the last point of the series which showed very high levels of remaining nitrogen after more than 6 years of decomposition (88% of the initial nitrogen remained in the litter). For this site, the dynamics of the released nitrogen (proportional to the ^{15}N dynamics) showed a slow but regular decrease. The bias therefore comes from the high level of exogenous nitrogen incorporated into the litter at this point. Field observations showed that the litter box was invaded by a thick layer of fungi, which have a high nitrogen concentration: the model must have been too constrained to cope with this peculiar process.

Except for this bias in nitrogen at Sorø, incorporation peaks, interruptions and resumptions, as well as seasonal variations in the decomposition process, were well reproduced. Variations of e_1 or u_0 were small but regular around their mean value, indicating a very likely seasonal shift of activity. A modelling solution would be to introduce seasonal correction factors in the decomposer growth rate (Eq. (4)). Given the formulation of the model, this would not lead to major changes in the integration over many cohorts and could therefore be a helpful modification. On the contrary, changing the formulation of Eq. (5) would result in many problems of non-linearity if further integration was expected. The interest of working on seasonal data on a shorter time scale than a year or half-year is clear. Another solution would be to modify the microbial biomass behaviour in the model by introducing the concept of dormant and active decomposers that could be linked to seasonal conditions. This approach led to promising results in other studies where litterbag type decomposition data presented interruptions and resumptions, as observed in our data set (Gignoux et al., 2001).

5. Conclusion

This multi-site and multi-age set of decomposition experiments provided a large and contrasted range of situations. Fitting the CE model enabled us to understand the origin of unexpected decomposition results, like high decay rate on Moder humus or slow decomposition on Mull humus. We showed that high decomposition rates were obtained on sites where quality decrease was slow, i.e. on sites where litter stayed degradable throughout the decomposition process. Conversely, when decomposers were craving fresh litter, quality decreased quickly leading

to the formation of recalcitrant matter. Quality is therefore linked to the stoichiometry (roughly the C/N ratio) of the degrading substrate, which explains why decomposition is more complete at sites where the C/N ratio of the humus is as close as possible to that of the initial litter. The isotopic composition of the decaying labelled litter enabled us to follow the fate of the nitrogen released from the litter. We showed that on sites characterized by the same difference between humus C/N ratio and fresh litter C/N ratio, decomposers could behave similarly, but at different rates provided that the stoichiometry of the degrading substrate was kept constant during the decomposition process. This rate is determined by the nitrogen release rate and/or the whole decay rate. One should notice here that as the ^{15}N dynamics are closely related to mass loss rates, the quality theory could be tested on numerous decomposition experiment (that do not use ^{15}N -labelling) data sets, with the possibility of understanding and quantifying the environmental factors that regulate these processes. It would also be of great interest to outline and explain seasonal variations in leaf decomposition. The model used would need little modification to account for these seasonal effects, but more experimental data on a shorter time scale (monthly) would be needed to fit the model and identify the environmental factors responsible for these variations.

Acknowledgements

This study was funded by the Observatoire de Recherche en Environnement F-ORE-T. Data were provided by the F-ORE-T, RENECOFOR and FORCAST networks. The authors are thankful to Göran Ågren, Etienne Dambrine, Delphine Derrien and two anonymous reviewers for useful comments that considerably improved the manuscript.

References

- Aerts, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79, 439–449.
- Ågren, G., Bosatta, E., 1996. Quality: a bridge between theory and experiment in soil organic matter studies. *Oikos* 76, 522–528.
- Ågren, G., Bosatta, E., 1998. *Theoretical Ecosystem Ecology. Understanding Element Cycles*, second ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ågren, G., Bosatta, E., Magill, A., 2001. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia* 128, 94–98.
- Ågren, G., Hyvönen, R., Nilsson, T., 2007. Are Swedish forest soils sinks or sources for CO₂? Model analyses based on forest inventory data. *Biogeochemistry* 82.
- Albers, D., Migge, S., Schaefer, M., Scheu, S., 2004. Decomposition of beech leaves (*Fagus sylvatica*) and spruce needles (*Picea abies*) in pure and mixed stands of beech and spruce. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 155–164.
- Alef, K., Nannipieri, P., 1995. *Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry*. Academic Press, London.
- Alhamed, L., Arakaki, S., Hagihara, A., 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.
- Asaeda, T., Hung Nam, L., Hietz, P., Tanaka, N., Karunaratne, S., 2002. Seasonal fluctuations in live and dead biomass of *Phragmites australis*

- as described by a growth and decomposition model: implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation. *Aquatic Botany* 73, 223–239.
- Axelsson, G., Berg, B., 1988. Fixation of ammonia (^{15}N) to *Pinus sylvestris* needle litter in different stages of decomposition. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3, 273–279.
- Berg, B., 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 13–22.
- Bosatta, E., Ågren, G., 1997. Theoretical analysis of soil texture effects on organic matter dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1633–1638.
- Bosatta, E., Ågren, G., 1999. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1889–1891.
- Bosatta, E., Ågren, G., 2003. Exact solutions to the continuous-quality equation for soil organic matter turnover. *Journal of Theoretical Biology* 224, 97–105.
- Caner, L., Zeller, B., Dambrine, E., Ponge, J., Chauvat, M., Llanque, C., 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1861–1872.
- Cárcamo, H., Abe, T., Prescott, C., Holl, F., Chanway, C., 2000. Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 817–826.
- Clough, A., Skjemstad, J., 2000. Physical and chemical protection of soil organic carbon in three agricultural soils with different contents of calcium carbonate. *Australian Journal of Soil Research* 38, 1005–1016.
- Diaz-Ravina, M., Acea, M., Carballas, T., 1995. Seasonal changes in microbial biomass and nutrient flush in forest soils. *Biology and Fertility of Soils* 19, 220–226.
- Dilly O'Munch, J., 1996. Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forest. *Soil Biology and Biochemistry* 8, 1073–1081.
- Dommergues, Y., Mangenot, F., 1970. *Ecologie Microbienne Du Sol*. Masson, Paris.
- Dorrepaal, E., Cornelissen, J., Aerts, R., Wallén, B., Van Logtestijn, R., 2005. Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology* 93, 817–828.
- Downs, M., Nadelhoffer, K., Melillo, J., Aber, J., 1996. Immobilization of a ^{15}N -labelled nitrate addition by decomposing forest litter. *Oecologia* 105, 141–150.
- F-ORE-T, 2002. (<http://www.gip-ecofor.org/f-ore-t/>).
- Fang, C., 2005. A simple equation for simulating C decomposition in a multi-component pool of soil organic matter. *European Journal of Soil Science* 56, 815–820.
- FAO, 1988. *FAO/UNESCO soil map of the world. Revised legend 1989*. Reprint of the World Soil Resource, Report 60. Technical Report, FAO Rome.
- Fioretto, A., Di Nardo, C., Papa, S., Fuggi, A., 2005. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a Mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1083–1091.
- FORCAST, 2000. (www.bgc-jena.mpg.de/public/carboeur/projects/for.html).
- Gartner, T., Cardon, Z., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104, 230–246.
- Gignoux, J., House, J., Hall, D., Masse, D., Nacro, H., Abbadie, L., 2001. Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition: the SOMKO model. *Global Ecology and Biogeography* 10, 639–660.
- Hyvönen, R., Ågren, G., Panagiotis, D., 2005. Analysing temperature response of decomposition of organic matter. *Global Change Biology* 11, 770–778.
- Kaye, J., Hart, S., 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Tree* 12, 139–143.
- Maraun, M., Scheu, S., 1996. Changes in microbial biomass, respiration and nutrient status of beech (*Fagus sylvatica*) leaf litter processed by millipedes (*Glomeris marginata*). *Oecologia* 107, 131–140.
- Meentemeyer, V., 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59, 465–472.
- Nadelhoffer, K., Downs, M., Fry, B., Aber, J., Magill, A., Melillo, J., 1995. The fate of ^{15}N -labelled nitrate additions to a northern hardwood forest in eastern Maine, USA. *Oecologia* 103, 292–301.
- Nicolas, M., Zeller, B., Dambrine, E., Bienaimé, S., Ulrich, E., 2006. Etude isotopique du devenir de l'azote des litières dans les sols de six hêtraies du réseau RENECOFOR. *Etude et Gestion des Sols* 13, 33–51.
- Olson, J., 1963. Energy stockage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44, 322–331.
- Raynaud, X., Lata, J., Leadley, P., 2006. Soil microbial loop and nutrient uptake by plants: a test using a coupled C:N model of plant-microbial interactions. *Plant and Soil* 287, 95–116.
- Reichle, D., 1977. The role of invertebrates in nutrient cycling. In: Lohm, U., Persson, T. (Eds.), *Soil Organisms as Components of Ecosystems*, vol. 25. *Ecological Bulletin of Stockholm*, pp. 145–156.
- RENECOFOR, 1997. (<http://www.onf.fr/pro/Renecofor/pres.HTM>).
- SantaRegina, I., 2001. Litter fall, decomposition and nutrient release in three semi-arid forests of the Duero basin, Spain. *Forestry* 74, 347–358.
- SAS, 1989. *SAS/STAT® User's Guide, Version 6*, fourth ed. Technical Report, Cary, NC, SAS Institute Inc.
- Scholle, G., Jørgensen, R., Wolters, V., 1993. Mikrobieller Biomasse—Kohlenstoff und Ergosterol in einem natürlichen und gekalkten Moderprofil: litterbag experiment zur Wirkung der Mesofauna. *Mitteiln Dtsch Bodenkundl Gesellschl* 72, 627–630.
- Stöckli, H., 1991. Influence of stemflow upon the decomposing system in two beech stands. *Revue d'Ecologie et de Biologie des Sols* 28, 265–286.
- Stockfisch, N., Joergensen, R., Wolters, V., Klein, T., Eberhardt, U., 1995. Examination of microbial biomass in beech forest moder profiles. *Biology and Fertility of Soils* 19, 209–214.
- Vaieretti, M., Harguindeguy, N., Gurvich, D., 2005. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. *Plant and Soil* 278, 223–234.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 1998. ^{15}N partitioning and production of ^{15}N -labelled litter in beech trees following [^{15}N] urea spray. *Annals of Forest Science* 55, 375–383.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 2000. Decomposition of ^{15}N -labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. *Oecologia* 123, 550–559.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., Martin, F., 2001. Fate of nitrogen released from ^{15}N -labelled litter in European beech forests. *Tree Physiology* 21, 153–162.

Bibliographie

- Ågren, G. et Bosatta, E., 1996. Quality : a bridge between theory and experiment in soil organic matter studies. *Oikos* 76, 522–528.
- Ågren, G. et Bosatta, E., 1998. Theoretical ecosystem ecology. Understanding element cycles, second edition. Cambridge University Press.
- Ågren, G., Bosatta, E., et Magill, A., 2001. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia* 128, 94–98.
- Aerts, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems : a triangular relationship. *Oikos* 79, 439–449.
- Alhamd, L., Arakaki, S., et Hagihara, A., 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.
- Anaxagore, env. 430 av. J-C. Péri Physeos.
- Anderson, T., 1994. Physiological analysis of microbial communities in soil : applications and limitations. In *Beyond the Biomass. Compositional and Functional Analysis of Soil Microbial Communities*, édité par K. Ritz, J. Dighton, et K. Giller, pp. 67–76. Wiley, Chichester, UK.
- Asaeda, T., Hung Nam, L., Hietz, P., Tanaka, N., et Karunaratne, S., 2002. Seasonal fluctuations in live and dead biomass of phragmites australis as described by a growth and decomposition model : implications of duration of aerobic conditions for litter mineralization and sedimentation. *Aquatic Botany* 73, 223–239.
- Baldock, J. et Skjemstad, J., 2000. Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Organic Geochemistry* 31, 697–710.
- Balesdent, J., 1996. The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of Soil Science* 47, 485–493.
- Banzounzi, E., 2007. Etude des interactions génotype x environnement dans les tests clonaux multi topographiques. Rapport, MSC Université Marien Ngouabi, Brazzaville et UR2PI CIRAD.
- Barthès, B., Brunet, D., Hien, E., Enjalric, F., Conche, S., Freschet, G., d'Annunzio, R., et Toucet-Louri, J., 2008. Determining the distributions of carbon and nitrogen in particle size fractions of sandy soils using near infrared reflectance spectrum of bulk soil samples. *Soil Biology and Biochemistry* Sous Presse.

- Bauhus, J., Khannab, P.K., Hopman, P., et Weston, C., 2002. Is soil carbon a useful indicator of sustainable forest soil management ? - a case study from native Eucalypt forests of south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management* 171, 59–74.
- Berg, B., 1988. Dynamics of nitrogen (^{15}N) in decomposing Scots pine (*Pinus sylvestris*) needle litter. *Canadian Journal of Botany* 66, 1539–1546.
- Berg, B., 1991. FDA-active fungal mycelium and lignin concentrations in some needle and leaf litter types. *Scandinavian Journal of Forest Research* 6, 451–462.
- Bernhard Reversat, F., 1996. Nitrogen cycling in tree plantations grown on a poor sandy savanna soil in Congo. *Applied Soil Ecology* 4, 161–172.
- Bernhard-Reversat, F., Laclau, J., Loubana, P., Loumeto, J., I.M.C, M.K., et Reversat, G., 1999. Changes in biological factors of fertility in managed eucalyptus plantations on a savanna soil in Congo. In *Rehabilitation of degraded tropical forest ecosystems : workshop proceedings*, édité par S. Kobayashi, J. Turnbull, T. Toma, T. Mori, et N. M. N. A. Majid, pp. 179–189. CIFOR, Bogor, Indonesia.
- Bigot, S., 1997. Les précipitations et la convection profonde en Afrique centrale : Cycle saisonnier, variabilité interannuelle et impact sur la végétation. Rapport, Université de Bourgogne. Thèse de doctorat, CRC, pp. 282.
- Bikindou, F., En cours. Détermination et caractérisation de facteurs de production dans un massif de plantations clonales d'Eucalyptus à Pointe-Noire (Congo). Rapport, Thèse de doctorat, Université Marien Ngouabi, UR2PI CIRAD.
- Binkley, D., Burnham, H., et Allen, H., 1999. Water quality impacts of forest fertilization with nitrogen and phosphorus. *Forest Ecology and Management* 121, 191–213.
- Bird, M., Kracht, O., Derrien, D., et Zou, Y., 2003. The effects of soil texture and roots on the stable carbon isotope composition of soil organic carbon. *Australian Journal of Soil Research* 41, 77–94.
- Bird, M.I., Veenendaal, E.M., Moyo, C., Lloyd, J., et Frost, P., 2000. Effect of fire and soil texture on soil carbon in a sub-humid savanna (Matopos, Zimbabwe). *Geoderma* 94, 71–90.
- Blair, J., Crossley, D., et Callahan, L., 1992. Effects of litter quality and microarthropods on Ns dynamics and retention of exogenous ^{15}N in decomposing litter. *Biology and Fertility of Soils* 12, 241–252.
- Bosatta, E. et Ågren, G., 1997. Theoretical analysis of soil texture effects on organic matter dynamics. *Soil Biology and Biochemistry* 29, 1633–1638.
- Bosatta, E. et Ågren, G., 1999. Soil organic matter quality interpreted thermodynamically. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1889–1891.
- Bosatta, E. et Ågren, G., 2003. Exact solutions to the continuous-quality equation for soil organic matter turnover. *Journal of Theoretical Biology* 224, 97–105.
- Bouillet, J.P., Laclau, J.P., Arnaud, M., Thongo MBou, A., Saint-André, L., et Jourdan, C., 2002. Changes with age in the spatial distribution of roots of Eucalyptus clone in Congo. Impact on water and nutrient uptake. *Forest Ecology and Management* 171, 43–57.

- Bouillet, J.P., Safou-Matondo, R., Laclau, J.P., Nzila, J.D.D., Ranger, J., et Deleporte, P., 2004. Pour une production durable des plantations d'eucalyptus au Congo. *Bois et Forêts des Tropiques* 279, 23–36.
- Bouvet, J., 1995. Evolution de la variabilité avec l'âge et corrélation juvénile-adulte dans les populations d'Eucalyptus. Rapport, Thèse de doctorat INA-PG, 236 pp.
- Brown, D. et Rothery, P., 1994. *Models in Biology, Mathematics, Statistics and Computing*. John Wiley and Sons Ltd editors, Chichester England.
- Bubb, K., XU, Z., Simpson, J., et Saffigna, P., 1999. Growth response to fertilisation and recovery of ^{15}N -labelled fertiliser by young hoop pine plantations of subtropical Australia. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 54, 81–92.
- Caner, L., Zeller, B., Dambrine, E., Ponge, J., Chauvat, M., et Llanque, C., 2004. Origin of the nitrogen assimilated by soil fauna living in decomposing beech litter. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 1861–1872.
- Cerri, C., Feller, C., Balesdent, J., Victoria, R., et Plenecassagne, A., 1985. Application du traçage isotopique en ^{13}C à l'étude de la dynamique de la matière organique dans les sols. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* pp. 423–428.
- Chen, Q., Shen, C., Sun, Y., Peng, S., Yi, W., Li, Z., et Jiang, M., 2005. Spatial and temporal distribution of carbon isotopes in soil organic matter at the Dinghushan Biosphere Reserve, South China. *Plant and Soil* 273, 115–128.
- Christensen, B.T., 1992. Physical fractionation of soil and organic matter in primary particle size and density separates. *Advances in Soil Science* 20, 1–90.
- Christensen, B.T., 2001. Physical fractionation of soil and structural and functional complexity in organic matter turnover. *European Journal of Soil Science* 52, 345–353.
- Cochran, W.G. et Cox, G.M., 1957. *Experimental Designs*. New York : Wiley.
- Conche, S., 2006. Description, répartition et évolution de la matière organique dans les sols de Pointe-Noire. Rapport, Mémoire de fin d'étude, ESA, 144 pp.
- Connin, S., Feng, X., et Virginia, R., 2001. Isotopic discrimination during long-term decomposition in an arid land ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 41–51.
- Corbeels, M., O'Connell, A.M., McMurtrie, R.E., Grove, T.S., et Mendham, D.S., 2002. Modelling changes in nitrogen mineralisation following conversion of improved pasture to eucalypt plantation. *Agronomie* 22, 801–815.
- Cornillon, P., Saint André, L., Bouvet, J., Vignerot, P., Saya, A., et Gouma, R., 2003. Using B-splines for growth curve classification : application to selection of eucalyptus clones. *Forest Ecology and Management* 176, 75–85.
- Craswell, E.T. et Lefroy, R.D.B., 2001. The role and function of organic matter in tropical soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 61, 7–18.

- Càrcamo, H., Abe, T., Prescott, C., Holl, F., et Chanway, C., 2000. Influence of millipedes on litter decomposition, N mineralization, and microbial communities in a coastal forest in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 817–826.
- Cutter, B., Coggeshall, M., Phelps, J., et Stokke, D., 2004. Impacts of forest management activities on selected hardwood wood quality attributes : A review. *Wood and Fiber Science* 36, 84–97.
- d'Agostino, R., Belanger, A., et d'Agostino, R., 1990. A suggestion for using powerful and informative tests of normality. *The American Statistician* 44, 317–321.
- d'Annunzio, R., 2004. Modélisation des chutes de litières en quantité et qualité pour des clones d'Eucalyptus au Congo. Rapport, DEA Biologie Forestière, Nancy UHP, 20 pp.
- d'Annunzio, R., Conche, S., Landais, D., Joffre, R., Saint-André, L., et Barthès, B., 2008a. Pairwise comparison of soil organic particle-size distributions in native savannas and Eucalyptus plantations in Congo. *Forest Ecology and Management* 255, 1050–1056.
- d'Annunzio, R., Zeller, B., Nicolas, M., Dhôte, J., et Saint-André, L., 2008b. Decomposition of European beech (*Fagus sylvatica*) litter : combining quality theory and ¹⁵N labelling experiments. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 322–333.
- Davet, P., 1996. Vie microbienne du sol et production végétale. INRA Editions, Paris.
- Deleporte, P., Laclau, J.P., Saint-André, L., et Kinana, A., 2004. Impacts of forest fires on Eucalyptus stand production in Congo. In *Eucalyptus in a changing world*, édité par N. Borralho, J. Pereira, C. Marques, J. Coutinho, M. Madeira, et M. Tomé, pp. 444–453. Proc. IUFRO Conf., Aveiro, 11-15 oct, RAIZ Instituto de Investigação da Floresta e Papel, Portugal.
- Derrien, D., Marol, C., et Balesdent, J., 2004. The dynamics of neutral sugars in the rhizosphere of wheat. An approach by ¹³C pulse-labelling and GC/C/IRMS. *Plant and Soil* 267, 243–253.
- Devey, M., 2007. Feu de tout bois. *Jeune Afrique* 2431, 92–93.
- Dommergues, Y. et Manganot, F., 1970. *Ecologie Microbienne Du Sol*. Masson, Paris.
- Dorrepaal, E., Cornelissen, J., Aerts, R., Wallén, B., et Van Logtestijn, R., 2005. Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology* 93, 817–828.
- Downs, M., Nadelhoffer, K., Melillo, J., et Aber, J., 1996. Immobilization of a ¹⁵N-labelled nitrate addition by decomposing forest litter. *Oecologia* 105, 141–150.
- Ekblad, A., Nyberg, G., et Högberg, P., 2002. ¹³C-discrimination during microbial respiration of added C3-, C4- and ¹³C-labelled sugars to a C3-forest soil. *Oecologia* 131, 245–249.
- Epron, D., Nouvellon, Y., Roupsard, O., Mouvondy, W., Mabilia, A., Saint-André, L., Joffre, R., Jourdan, C., Bonnefond, J., Berbigiere, P., et Hamel, O., 2004. Spatial and temporal variations of soil respiration in a Eucalyptus plantation in Congo. *Forest Ecology and Management* 202, 149–160.

- F-ORE-T, 2002. <http://www.gip-ecofor.org/f-ore-t/>.
- Fang, C., Smith, P., et Smith, J., 2005. A simple equation for simulating C decomposition in a multi-component pool of soil organic matter. *European Journal of Soil Science* 56, 815–820.
- FAO, 1988. FAO/UNESCO soil map of the world. Revised legend 1989. Reprint of the World Soil Resource, Report 60. Rapport, FAO Rome.
- FAO, 2006. Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. FAO Forestry paper.
- Feller, C. et Beare, M.H., 1997. Physical control of soil organic matter dynamics in the tropics. *Geoderma* 79, 69–116.
- Felton, K., 1972. Eucalyptus diebacks in Tasmania. *Appita* 26, 207–208.
- Fioretto, A., Di Nardo, C., Papa, S., et Fuggi, A., 2005. Lignin and cellulose degradation and nitrogen dynamics during decomposition of three leaf litter species in a mediterranean ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1083–1091.
- Fisk, M., Schmidt, S., et Seastedt, T., 1998. Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in alpine tundra. *Ecology* 79, 2253–2266.
- Florence, R., 1996. Ecology and silviculture of Eucalypt forests. CSIRO, Collingwood Australia.
- Fontaine, S. et Barot, S., 2005. Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters* 8, 1075–1087.
- Fontaine, S., Mariotti, A., et Abbadie, L., 2003. The priming effect of organic matter : a question of microbial competition. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 837–843.
- FORCAST, 2000. www.bgc-jena.mpg.de/public/carboeur/projects/for.html.
- Frey, S., Six, J., et Elliott, E., 2003. Reciprocal transfer of carbon and nitrogen by decomposer fungi at the soil-litter interface. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 1001–1004.
- Gartner, T. et Cardon, Z., 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104, 230–246.
- Gavinelli, E., Feller, C., Larré Larrouy, M.C., Bacye, B., Djegui, N., et Nzila, J.D.D., 1995. A routine method to study soil organic matter by particle-size fractionation : examples for tropical soils. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* 26, 1749–1760.
- Gignoux, J., House, J., Hall, D., Masse, D., Nacro, H., et Abbadie, L., 2001. Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition : the SOMKO model. *Global Ecology and Biogeography* 10, 639–660.
- Gioacchini, P., Masia, A., Canaccini, F., Boldreghini, P., et Tonon, G., 2006. Isotopic discrimination during litter decomposition and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ soil profiles in a young artificial stand and in an old floodplain forest. *Isotopes in environmental and health studies* 42, 135–149.

- Gobat, J., Aragno, M., et Matthey, W., 2003. Le sol vivant, deuxième édition. Presses polytechniques et universitaires romandes.
- Goh, D., Chaix, G., Baillères, H., et Monteuis, O., 2007. Mass production and quality control of teak clones for tropical plantations. *Bois et Forêts des Tropiques* 293, 65–77.
- Gonçalves, J. et Benedetti, V., 2003. Forest nutrition and fertilization. Rapport, IPEF.
- Grayston, S. et Prescott, C., 2005. Microbial communities in forest floors under four tree species in coastal British Columbia. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 1157–1167.
- Griffin, D., 1972. Ecology of soil fungi. Syracuse University Press.
- Harmand, J., Donfack, P., et Njiti, C., 2003. Tree-root systems and herbaceous species-characteristics under tree species introduced into grazing lands in subhumid Cameroon. *Agroforestry Systems* 59, 131–140.
- Harmand, J., Njiti, C., Bernhard-Reversat, F., et Puig, H., 2004. Aboveground and below-ground biomass, productivity and nutrient accumulation in tree improved fallows in the dry tropics of Cameroon. *Forest Ecology and Management* 188, 249–265.
- Heal, O., Anderson, J., et Swift, M., 1997. Plant litter quality and decomposition : An historical overview. In *Plant Litter Quality and Decomposition*, édité par G. Cadisch et K. Giller, pp. 3–30. Driven by Nature, CAB International, Wallingford.
- Holt, J., Hodgen, M., et Lamb, D., 1990. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland. *Australian Journal of Soil Research* 28, 737–745.
- Hyvönen, R. et Ågren, G., 2001. Decomposer invasion rate, decomposer growth rate, and substrate chemical quality : how they influence soil organic matter turnover. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 1594–1601.
- Hyvönen, R., Ågren, G., et Panagiotis, D., 2005. Analysing temperature response of decomposition of organic matter. *Global Change Biology* 11, 770–778.
- Hyvönen, R., Olsson, B., Lundkvist, H., et Staaf, H., 2000. Decomposition and nutrient release from *picea abies* (l.) karst. and *pinus sylvestris* l. logging residues. *Forest Ecology and Management* 126, 97–112.
- Jenkinson, D., Adams, D., et Wild, A., 1991. Model estimates of CO₂ emissions from soil in response to global warming. *Nature* 351, 304–306.
- Joffre, R., Ågren, G., Gillon, D., et Bosatta, E., 2001. Organic matter quality in ecological studies : theory meets experiment. *OIKOS* 93, 451–458.
- Joffre, R., Gillon, D., Dardenne, p., Agneessens, R., et Biston, R., 1992. The use of near-infrared reflectance spectroscopy in litter decomposition studies. *Annales des sciences forestières* 49, 481–488.
- Johnson, D.W. et Curtis, P.S., 2001. Effects of forest management on soil C and N storage : meta analysis. *Forest Ecology and Management* 140, 227–238.

- Kaye, J. et Hart, S., 1997. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Tree* 12, 139–143.
- Kazotti, J., 2003. Dynamiques de décomposition et de minéralisation des rémanents d'*Eucalyptus PF1* (clone 1-41) sur un sol sableux du littoral congolais. Rapport, DEA Production végétale, Université Marien Ngouabi.
- Keith, H., Jacobsen, K., et Raison, R., 1997. Effects of soil phosphorus availability, temperature and moisture on soil respiration in *eucalyptus pauciflora* forest. *Plant and Soil* 190, 127–141.
- Kolb, K. et Evans, R., 2002. Implication of leaf nitrogen recycling on the nitrogen isotope composition of deciduous plant tissues. *New Phytologist* 156, 57–64.
- Kozlowski, T. et Pallardy, S., 1997. Physiology of woody plants. ISBN 0-12-424162-X. San Diego Academic Press.
- Kye-Han, L. et Shibu, J., 2005. Nitrate leaching in cottonwood and loblolly pine biomass plantations along a nitrogen fertilization gradient. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105, 615–623.
- Laclau, J., 1997. Dynamique d'incorporation des éléments minéraux majeurs (N, P, K, Ca, Mg) dans une futaie d'*Eucalyptus* au Congo. Rapport, Rapport de DEA, INA-PG/CIRAD FORET, 25 pp.+ Annexes.
- Laclau, J., 2001. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation d'eucalyptus. Effets du reboisement sur un sol de savane du littoral congolais ; conséquences pour la gestion des plantations industrielles. Rapport, Thèse INA-PG.
- Laclau, J.P., Bouillet, J., Ranger, J., Joffre, R., Gouma, R., et Saya, A., 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a eucalyptus hybrid. *Annals of botany* 88.
- Laclau, J.P., Ranger, J., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-André, L., Marlet, S., et Bouillet, J.P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of eucalyptus and an adjacent savanna ecosystem in Congo 3. Input output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management* 210, 375–391.
- Laclau, J.P., Toutain, F., Thongo M'bou, A., Arnaud, M., Joffre, R., et Ranger, J., 2004. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in congolese eucalyptus plantations. *Annals of Botany* 93, 249–261.
- Landais, D., 2003. Etudes quantitatives et qualitatives du carbone séquestré dans les sols après afforestation au Congo. Rapport, Mémoire de DESS, CNRS, 49 pp.
- Ludwig, B., Schulz, E., Rethemeyer, J., Merbach, I., et Flessa, H., 2007. Predictive modeling of C dynamics in the long-term fertilization experiment at Bad Lauchstädt with the Rothamsted Carbon Model. *European Journal of Soil Science* 58, 1155–1163.
- Mackensen, J. et Fölster, H., 2000. Cost-analysis for a sustainable nutrient management of fast growing-tree plantations in East-Kalimantan, Indonesia. *Forest Ecology and Management* 131, 239–253.

- Mayer, D.G. et Butler, D.G., 1993. Statistical validation. *Ecological Modelling* 68, 21–32.
- Mboukou-Kimbatsa, I., Bernhard-Reversat, F., Loumeto, J., Ngao, J., et Lavelle, P., 2007. Understory vegetation, soil structure and soil invertebrates in Congolese eucalypt plantations, with special reference to the invasive plant *Chromolaena odorata* and earthworm populations. *European Journal of Soil Biology* 43, 48–56.
- Meentemeyer, V., 1978. Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. *Ecology* 59, 465–472.
- Minderman, G., 1968. Addition, decomposition and accumulation of organic matter in forests. *Journal of Ecology* 56, 355–362.
- Moukandi N’Kaya, G., 2004. Paramétrisation de modèles de transfert hydrique dans le sol sous trois plantations d’eucalyptus dans la région de Pointe-Noire. Rapport, Mémoire de DEA, Université Marien Ngouabi, 64pp.
- Mpounza, M. et Samba-Kimbata, M., 1990. Aperçu sur le climat de l’Afrique centrale occidentale. *Paysages quaternaires de l’Afrique centrale atlantique*, ORSTOM pp. 31–41.
- Nadelhoffer, K., Colman, B., Currie, W., Magill, A., et Aber, J., 2004. Decadal-scale fates of ¹⁵N tracers added to oak and pine stands under ambient and elevated N inputs at the Harvard Forest (USA). *Forest Ecology and Management* 196, 89–107.
- Neill, C. et Gignoux, J., 2006. Soil organic matter decomposition driven by microbial growth : A simple model for a complex network of interactions. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 803–811.
- Nouvellon, Y., Epron, D., Laclau, J.P., Kinana, A., Mabilia, A., d’Annunzio, R., Deleporte, P., Saint-André, L., Marsden, C., Roupsard, O., Bouillet, J.P., et Hamel, O., 2007. Soil CO₂ efflux and soil carbon balance following savannah afforestation in Congo : comparison of two site preparation treatments. submitted to *Annals of Forest Science* .
- Nouvellon, Y., Saint-André, L., Bouillet, J., et Hamel, O., 2005. Carbon sequestration in fast growing tree plantations. Rapport, CIRAD-FORET pour le projet ULCOS (Ultra Low CO₂ Steelmaking).
- Nzila, J.D.D., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., et Ranger, J., 2002. The effects of slash management in nutrient cycling and tree growth in Eucalyptus plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* 171, 209–221.
- Nzila, J.D.D., Turpault, M.P., Laclau, J., et Ranger, J., 2004. Mineralogy and weathering of soils under Eucalypt Plantations in the region of Pointe-Noire, the Congo. In *Site management and productivity in tropical plantation forests.*, édité par E.-K.-S. Nambiar, J. Ranger, A. Tiarks, et T. Toma. *Proceedings of Workshop in Congo, July 2001 and China, February 2003*, CIFOR, 2004.
- O’Connell, A., 1997. Decomposition of slash residues in thinned regrowth eucalypt forest in western Australia. *Journal of Applied Ecology* 34, 111–122.
- Olson, J., 1963. Energy stockage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44, 322–331.

- Orchard, V. et Cook, F., 1983. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 15, 447–453.
- Parton, W., Schimel, D., Cole, C., et Ojima, D., 1987. Analysis of factors controlling soil organic levels of grasslands in the great plains. *Soil Science Society of America Journal* 51, 1173–1179.
- Paul, K.I., Polglase, P.J., Nyakuengama, J.G., et Khanna, P.K., 2002. Change in soil carbon following afforestation. *Forest Ecology and Management* 154, 395–407.
- Paul, K.I., Polglase, P.J., et Richards, G.P., 2003. Predicted change in soil carbon following afforestation or reforestation, and analysis of controlling factors by linking a C accounting model (CAMFor) to models of forest growth (3PG), litter decomposition (GENDEC) and soil C turnover (RothC). *Forest Ecology and Management* 177, 485–501.
- Paustian, K., Ågren, G., et Bosatta, E., 1997. Modelling litter quality effects on decomposition and soil organic matter dynamics. In *Driven by nature : plant litter quality and decomposition*, édité par G. Cadish et K. Giller, pp. 313–335. CAB international.
- Ponge, J., 1991. Succession of fungi and fauna during decomposition of needles in a small area of Scots pine litter. *Plant and Soil* 138, 99–113.
- Preston, C. et Mead, D., 1994. Growth response and recovery of ^{15}N -fertilizer one and eight growing seasons after application to lodgepole pine in British Columbia. *Forest Ecology and Management* 65, 219–229.
- Providoli, I., Bugmann, H., Siegwolf, R., Buchmann, N., et Schleppei, P., 2006. Pathways and dynamics of $^{15}\text{NO}_3^-$ and $^{15}\text{NH}_4^+$ applied in a mountain *Picea abies* forest and in a nearby meadow in central Switzerland. *Soil Biology and Biochemistry* 38, 1645–1657.
- Raynaud, X., Lata, J., et Leadley, P., 2006. Soil microbial loop and nutrient uptake by plants : a test using a coupled C :N model of plant-microbial interactions. *Plant and Soil* 287, 95–116.
- Recous, S., Aita, C., et Mary, B., 1999. In situ changes in gross N transformations in bare soil after addition of straw. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 119–133.
- RENECOFOR, 1997. <http://www.onf.fr/pro/Renecofor/pres.HTM>.
- Rouland, C., 1994. Les mécanismes de production de méthane par les termites en forêt tropicale. *Courrier de l'environnement de l'INRA* 23.
- Rout, S. et Gupta, S., 1989. Soil respiration in relation to abiotic factors, forest floor litter, root biomass and litter quality in forest ecosystems of Siwaliks in northern India. *Acta Oecologia, Oecologia Plantarum* 10, 229–244.
- Safou-Matondo, R., Deleporte, P. Saya, A., Laclau, J., et Bouillet, J., 2004. Impact of the replacement of natural hybrids by a more productive hybrid (*Eucalyptus urophylla***Eucalyptus grandis*) on nutrient accumulation in Eucalypt stands in the Congo. In *Site management and productivity in tropical plantation forests.*, édité par E.-K.-S. Nambiar, J. Ranger, A. Tiarks, et T. Toma. *Proceedings of Workshop in Congo, July 2001 and China, February 2003*, CIFOR, 2004.

- Safou-Matondo, R., Deleporte, P., Laclau, J.P., et Bouillet, J.P., 2005. Hybrid and clonal variability of nutrient content and nutrient use efficiency in Eucalyptus stands in Congo. *Forest Ecology and Management* 210, 193–204.
- Saint-André, L., Laclau, J., Deleporte, P., Gava, J., Gonçalves, J., Nzila, J., Smith, C., Du Toit, B., Xu, D., Sankaran, K., Marien, J., Nouvellon, Y., Bouillet, J., et Ranger, J., 2007. Slash and litter management effects on eucalyptus productivity : a synthesis using a growth and yield modelling approach. In *Proceedings of workshop in Brazil November 2004 and in Indonesia 2006*, édité par E. Nambiar, J. Ranger, A. Tiarks, et T. Toma, p. In press. CIFOR.
- Saint-André, L., Laclau, J.P., Deleporte, P., Ranger, J., Gouma, R., Saya, A., et Joffre, R., 2002. A generic model to describe the dynamics of nutrient concentrations within stemwood across an age series of a eucalyptus hybrid. *Annals of Botany* 90, 65–76.
- SAS, 1989. SAS/STAT ® User's Guide, Version 6, Fourth Edition. Rapport, Cary, NC, SAS Institute Inc.
- Saur, E., Nambiar, E., et Fife, D., 2000. Foliar nutrient retranslocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 1105, 1105–1112.
- Schimel, J. et Bennett, J., 2004. Nitrogen mineralization : challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85, 591–602.
- Schimel, J. et Hättenschwiler, S., 2007. Nitrogen transfer between decomposing leaves of different N status. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1428–1436.
- Schmidt, M. et Kögel-Knabner, I., 2002. Organic matter in particle size fractions from A and B horizons of a Haplic Alisol. *Soil Science* 53, 383–391.
- Schmidt, S., Costello, K., Nemergut, D., Cleveland, C., Reed, C., Weintraub, M., Meyer, A., et Martin, A., 2007. Biochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil. *Ecology* 88, 1379–1385.
- Schwartz, D., 1991. Intérêt de la mesure du ^{13}C des sols en milieu naturel équatorial pour la connaissance des aspects pédologiques et écologiques des relations savanes-forêts. Exemples du Congo. *Cahiers de l'ORSTOM* 26, 327–341.
- Setälä, H. et Aarnio, T., 2002. Vertical stratification and trophic interactions among organisms of a soil decomposer food web. A field experiment using ^{15}N as a tool. *European Journal of Soil Biology* 38, 29–34.
- Stark, J. et Hart, S., 1997. High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* 385, 61–64.
- Tchienkoua, M. et Zech, W., 2004. Organic carbon and plant nutrient dynamics under three land uses in the highlands of West Cameroon. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 104, 673–679.
- Thomsen, I., Schjønning, P., Jensen, B., Kristensen, K., et Christensen, B., 1999. Turnover of organic matter in differently textured soils. II Microbial activity as influenced by soil water regimes. *Geoderma* 89, 199–218.

- Thongo M'Bou, A., 2003. Caractérisation de la dynamique de croissance racinaire dans une chronoséquence d'eucalyptus au congo. Rapport, Université Marien Ngouabi, Brazzaville. DEA, pp. 54.
- Tiarks, A., Nambiar, E.K.S., et Cossalter, C., 1998. Site management and productivity in tropical plantations. In CIFOR occasional paper, volume 16. CIFOR, Bogor.
- Trouvé, C., Mariotti, A., Schwartz, D., et Guillet, B., 1991. Etude par le traçage naturel en ^{13}C de la dynamique du renouvellement des matières organiques des sols de savane après plantation de pins et d'*Eucalyptus* au congo. Cahiers de l'ORSTOM 26, 357–364.
- Trouvé, C., Mariotti, A., Schwartz, D., et Guillet, B., 1994. Soil organic carbon dynamics under *Eucalyptus* and *Pinus* planted on savannahs in the Congo. Soil Biology and Biogeochemistry 26, 287–295.
- Vaieretti, M., Harguindeguy, N., et Gurvich, D., 2005. Decomposition dynamics and physico-chemical leaf quality of abundant species in a montane woodland in central Argentina. Plant and Soil 278, 223–234.
- Von Lützw, M., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., et Flessa, H., 2006. Stabilization of organic matter in temperate soils : mechanisms and their relevance under different soil conditions, a review. European Journal of Soil Science 57, 426–445.
- Zar, J., 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., et Martin, F., 1998. ^{15}N partitionning and production of ^{15}N -labelled litter in beech trees following [^{15}N] urea spray. Annals of Forest Science 55, 375–383.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., et Martin, F., 2000. Decomposition of ^{15}N -labelled beech litter and fate of nitrogen derived from litter in a beech forest. Oecologia 123, 550–559.
- Zeller, B., Colin-Belgrand, M., Dambrine, E., et Martin, F., 2001. Fate of nitrogen released from ^{15}N -labelled litter in european beech forests. Tree Physiology 21, 453–462.
- Zinn, Y.L., Resck, D.V.S., et Da Silva, J.E., 2002. Soil organic carbon as affected by afforestation with *Eucalyptus* and *Pinus* in the Cerrado region of Brazil. Forest Ecology and Management 166, 285–294.

Liste des figures

1.1	Représentation des rotations sylvicoles en relation avec les sujets d'étude . . .	10
2.1	Situation géographique et diagramme ombrothermique	18
2.2	Humidité relative du sol à différentes profondeurs à Hinda	20
2.3	Mosaïque caractéristique du paysage de végétation	20
2.4	Plan des sites	22
2.5	Fosse d'échantillonnage	24
2.6	Schéma de la parcelle ^{15}N	26
2.7	Prélèvement de sol et tri des racines, parcelle ^{15}N	28
2.8	Définition spatiale des voisins, parcelle ^{15}N	28
2.9	Points de prélèvements de sol initial, parcelle ^{15}N	30
2.10	Positionnement des sacs de litière, parcelle R0013A et B	32
2.11	Dispositif d'épandage de litière marquée, parcelle R0013A	36
2.12	Etapes du fractionnement granulométrique	38
2.13	Représentation chronologique de l'essai CIFOR	42
2.14	Chronologie des prélèvements	44
2.15	Unités utilisées pour les fractions	49
3.1	Schéma de fonctionnement des modèles, théorie des substrats homogènes . . .	54
3.2	Schéma de fonctionnement des modèles, théorie des substrats hétérogènes . .	56
3.3	Schéma modifié du fonctionnement des modèles, théorie des substrats homogènes	63
4.1	Nuages Hauteur/Circonférence dans la parcelle ^{15}N	76
4.2	Biomasse par compartiments des arbres marqués abattus, parcelle ^{15}N	78
4.3	$\delta^{15}\text{N}$ dans les compartiments des arbres marqués abattus, parcelle ^{15}N	80
4.4	$\delta^{15}\text{N}$ moyen dans la biomasse de tous les arbres marqués abattus	82
4.5	$\delta^{15}\text{N}$ dans les rondelles du tronc, parcelle ^{15}N	82
4.6	$\delta^{15}\text{N}$ dans le sol, parcelle ^{15}N	84
4.7	$\delta^{15}\text{N}$ dans les voisins, parcelle ^{15}N	86
4.8	Bilan ^{15}N par individu, parcelle ^{15}N	86
4.9	Bilan ^{15}N en fonction de l'âge, parcelle ^{15}N	88

4.10	Relation biomasse/ ¹⁵ N retrouvé dans la biomasse	88
4.11	Perte de masse, concentration en C et N dans les sacs de litière	92
4.12	Dynamiques du C et N au cours de la décomposition	94
4.13	Dynamique de N _{endo} et N _{exo} au cours de la décomposition	95
4.14	δ ¹⁵ N moyen, expérience d'épandage	96
4.15	δ ¹⁵ N des racines, expérience d'épandage	96
4.16	δ ¹⁵ N dans les compartiments, expérience d'épandage	98
4.17	C, N et composition isotopique ¹³ C du sol, essai CIFOR	100
4.18	Contribution de MO d'origine C3 à la MO totale du sol, essai CIFOR	102
4.19	C et N des fractions 200-2000org, 50-200org et 20-50μm, essai CIFOR	104
4.20	δ ¹³ C des fractions, essai CIFOR	106
4.21	C et N des fractions 0-2 et 2-20μm, essai CIFOR	108
4.22	Ajustement du modèle 5 sur les données hêtre	110
4.23	Ajustement du modèle 5 avec x forcé en zéro	110
4.24	Relation entre le paramètre x et la teneur en N du sol	114
4.25	Modèle segmenté de chute de litière	114
4.26	Comparaison des modèles 1 et 4 pour le carbone, données eucalyptus	116
4.27	Comparaison des modèles 1 et 4 pour l'azote, données eucalyptus	117
4.28	Simulation du C et N au sol au cours d'une rotation d'eucalyptus	118
4.29	Simulation de la respiration et minéralisation au cours d'une rotation d'eucalyptus	119
4.30	Simulation du C et N au sol dans les résidus d'exploitation	120
4.31	Simulation de la respiration et minéralisation des résidus d'exploitation	121
5.1	Courbes de croissance en hauteur dominante	124
5.2	Variabilité de la fertilité à 19 mois, parcelle ¹⁵ N	126
5.3	Mesures comparées sur deux analyseurs élémentaires	128
5.4	Pourriture blanche à Sorø	140
5.5	Relations entre coefficient de recyclage, incorporation et vitesse de minéralisation	142
a.1	Répartiteur fabriqué à Pointe-Noire	151
a.2	Prélevement à la tarière	151
a.3	Végétation de savane	152
a.4	Schéma de la zone de Kissoko	153
a.5	Prélèvement de feuilles et de branches dans les arbres, expérience d'épandage	154
a.6	Distribution des hauteurs et circonférences normalisées centrées, parcelle ¹⁵ N	155
a.7	Axes 1 et 2 de l'ACP sur les spectres des points initiaux, parcelle ¹⁵ N	156
a.8	Mortalité chez le 18-52, parcelle ¹⁵ N	157
a.9	Nuages Hauteur/Circonférence des arbres abattus, parcelle ¹⁵ N	158

a.10 Répartition de l'azote dans les différents compartiments des arbres marqués, parcelle ^{15}N	158
a.11 Gradient de concentration d'azote dans le tronc en fonction de la hauteur, parcelle ^{15}N	159
a.12 Moyenne de teneurs en azote dans le sol, parcelle ^{15}N	159
a.13 Coupe schématique d'un tronc, parcelle ^{15}N	160
a.14 $\delta^{15}\text{N}$ dans les branches, parcelle ^{15}N	160
a.15 Bilan ^{15}N en fonction du clone, parcelle ^{15}N	161
a.16 Taux de cendres dans les sacs de litière	161
a.17 $\delta^{15}\text{N}$ dans les litières en décomposition	162
a.18 Teneur en N dans les compartiments, expérience d'épandage	163
a.19 Teneur en C dans les compartiments, expérience d'épandage	164
a.20 Taux de recouvrement en masse, C et N, essai CIFOR	164
a.21 Contribution de MO d'origine C3 aux fractions du sol, essai CIFOR	165
a.22 C, N et rapport C/N des fractions, essai CIFOR	166
a.23 Biais induits sur un CHN par une calibration mal adaptée	168
a.24 Teneurs en C du sol des parcelles R0013 A et B	169
a.25 Teneur en C, N et ^{13}C du sol de la parcelle ^{15}N à 13 mois	170

Liste des tableaux

2.1	Caractéristiques de croissance et biomasse des deux clones à 99 mois	24
2.2	Calendrier de ramassage des sacs à litières pour les deux séries	32
2.3	Caractéristiques des parcelles d'eucalyptus échantillonnées, série Afforestation	40
2.4	Valeurs de C, N et $\delta^{15}\text{N}$ pour les points initiaux	50
4.1	Croissance comparée en hauteur et circonférence des deux clones, parcelle ^{15}N	76
4.2	Teneur en N dans les compartiments des arbres abattus, parcelle ^{15}N	78
4.3	$\delta^{15}\text{N}$ à 3, 8, 13 et 19 mois dans les arbres marqués, parcelle ^{15}N	80
4.4	Paramètres des modèles 2 et 5 pour les données hêtre	112
4.5	Paramètres des modèles 4, 5 et 2 pour les données eucalyptus	112
a.1	Tests de normalité pour les distributions de hauteurs et circonférences, parcelle ^{15}N	153
a.2	Echantillonnage réalisé pour les séries Afforestation et CIFOR	154
a.3	Valeurs de C, N et $\delta^{15}\text{N}$ mesurées après deux semaines de décomposition . . .	162

ETUDE DE LA DYNAMIQUE DE LA MATIERE ORGANIQUE SOUS PLANTATION CLONALE D'EUCALYPTUS AU CONGO

Résumé : Dans les écosystèmes tropicaux de plantation à croissance rapide, la matière organique du sol (MOS) joue un rôle essentiel pour le maintien de la fertilité et la durabilité de la production. L'objectif principal de cette étude était de comprendre et de modéliser la dynamique de décomposition de la MOS sous plantation industrielle d'Eucalyptus, en relation avec les facteurs du milieu et les pratiques sylvicoles. L'utilisation couplée de traceurs isotopiques (^{13}C en abondance naturelle dans une transition savane/eucalyptus et ^{15}N en enrichissement) et de fractionnement granulométrique a permis de suivre le devenir d'intrants minéraux sous forme d'engrais marqué et organiques sous forme de chute de litière et de résidus d'exploitation. Des expériences de décomposition de litière enrichie en ^{15}N , mises au point sur des hêtraies en milieu tempéré et reproduites au Congo, ont servi à l'élaboration et la calibration d'un modèle d'évolution continue du carbone et de l'azote dans la MOS.

Mots-clés : matière organique, isotopes stables, modélisation, plantation d'eucalyptus

DYNAMICS OF ORGANIC MATTER UNDER EUCALYPTUS CLONAL PLANTATION IN CONGO

Abstract : In fast-growing plantation ecosystems under the tropics, soil organic matter (SOM) plays a key role with regards to soil fertility and production sustainability. The main objective of this study was to understand and model SOM decomposition dynamics under an industrial eucalyptus plantation, in relation with environmental factors and silvicultural practices. Combining isotopic tracing (in natural abundance of ^{13}C for a savannah/eucalyptus land use change and in enrichment with ^{15}N) and particle-size fractionation enabled us to follow the fate of mineral and organic nitrogen inputs. Decomposition experiments using ^{15}N labelled-litter, which were designed and tested in European beech forests and reproduced in the Congo, helped elaborate and calibrate a continuous evolution model of SOM carbon and nitrogen.

Keywords : organic matter, stable isotopes, modelling, eucalyptus plantation