



Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Fonctionnement biogéochimique
d'écosystèmes forestiers de production

Laurent Augusto
Chargé de Recherche à l'INRA

Soutenu le 18 novembre 2010 devant un jury composé de :

Didier Alard (Professeur à l'Université de Bordeaux 1) - Examineur
Jean-Pierre Bouillet (Directeur de Recherche au CIRAD de Montpellier) - Rapporteur
Richard Michalet (Professeur à l'Université de Bordeaux 1) - Examineur
Sylvain Pellerin (Directeur de Recherche à l'INRA de Bordeaux) - Examineur
Quentin Ponette (Professeur à l'Université Catholique de Louvain) - Rapporteur
Jérôme Viers (Professeur à l'Université Paul Sabatier de Toulouse) - Rapporteur



SOMMAIRE

Curriculum vitae	4
I. Etat civil	4
II. Diplômes	4
III. Carrière professionnelle	4
Activités de recherche	5
I. Publications	5
1. Revues internationales à comité de lecture	5
2. Revues nationales à comité de lecture	6
3. Participation à des colloques	7
4. Ouvrage	8
II. Animation de la communauté scientifique	8
1. Réseaux d'échanges	8
2. Conception et participation à des projets de recherche	9
III. Evaluation de la recherche	10
1. Activités de relecture dans des revues internationales	10
2. Participation à des comités éditoriaux	10
3. Evaluation de projets de recherche	10
4. Participation à des jurys	10
IV. Encadrement	11
1. Post-doctorants	11
2. Doctorants	11
3. Ingénieurs et Masters	11
Activités relevant de missions autre que la recherche	12
I. Enseignement	12
1. Master	12
2. ENITA de Bordeaux	12
II. Transferts de connaissances et expertises	12
1. Activités générales	12
2. Rapports	13
Principaux résultats de recherche	14
I. Biogéochimie forestière et développement durable	14
1. Contexte	14
2. Cycles biogéochimiques : concepts et approche générale	15
II. Etude de l'impact de quelques essences forestières sur les sols acides (Doctorat)	16
1. Contexte et approche méthodologique	16
2. Résultats	16
3. Conclusions générales de l'étude.	19
III. Fonctionnement biogéochimique d'écosystèmes forestiers cultivés (Chargé de Recherche)	20
1. Contexte	20
2. Approche générale	20
3. Caractérisation de l'écosystème-modèle	23
4. Quantification des flux d'éléments minéraux	25
Projet de recherche	32
I. Quantification des flux de nutriments	32
1. Flux de nutriments sous forme de biomasse	32
2. Flux de nutriments sous forme de solutés	32
II. Modélisation du fonctionnement biogéochimique d'un écosystème forestier de production	33
1. Etat d'avancement personnel	33
2. Modélisation biogéochimique dans les écosystèmes forestiers	34

Annexes	37
I. Présentation de l'écosystème-modèle	37
1. Milieu physique	37
2. Sols et végétation forestière	38
II. Etude bibliographique des flux de nutriments supposés négligeables dans le contexte de l'étude	41
1. Flux accessoires	41
2. Dénitrification	42
3. Erosion	42
4. Drainage latéral de la nappe	42
5. Altération des minéraux du sol	43
III. Dépôts atmosphériques	44
1. Modélisations des dépôts atmosphériques	44
2. Caractéristiques des dépôts atmosphériques	44
3. Variables modifiant l'effet filtre des couverts forestiers	47
Références bibliographiques	48
Notes subjectives	58
Résumé / Abstract	59
I. Résumé	59
II. Abstract	59

Curriculum vitae

I. Etat civil

AUGUSTO Laurent Olivier
né le 11 février 1972 à Mont-Saint-Aignan (76)
nationalité française
vie maritale, 3 enfants

Coordonnées professionnelles :

unité d'affectation UMR 1220 TCEM (INRA-ENITAB) "Transfert Sol-Plante et Cycle des Éléments Minéraux dans les Ecosystèmes Cultivés"
www.bordeaux-aquitaine.inra.fr/tcem

adresse postale : 71 av. Edouard-Bourlaux, BP 81, 33883 Villenave d'Ornon Cedex (France)

téléphone +33 (0)5 57 12 25 23

courriel laugusto@bordeaux.inra.fr

fax +33 (0)5 57 12 25 15

II. Diplômes

1999 Doctorat en Sciences de la Terre, Université de Nancy-I,
mention *très honorable avec les félicitations du jury*

1995 D.E.A. National de Science du Sol, Université de Nancy-I,
mention *très bien* (rang : 2/11)

1994 M.S.T. Sciences de l'Environnement, Université de Rouen,
mention *bien* (rang : 2/16)

III. Carrière professionnelle

2008-présent Animateur de l'équipe de recherche "Ecosystèmes Forestiers" au sein de l'UMR 1220 TCEM (unité notée A+ en *Stratégie, gouvernance et vie du laboratoire*)

2006-présent Chargé de Recherche (1^{ère} classe), INRA, UMR 1220 TCEM, Bordeaux

2002-2006 Chargé de Recherche (2^{ème} classe), INRA, UMR 1220 TCEM, Bordeaux

2001-2002 Ingénieur programmeur en CDI (société Lincoln : www.lincoln.fr), chargé de projets de programmation en langage SAS

2000-2001 Ingénieur d'Etude en CDD (Ministère de l'Agriculture), chargé de la rédaction d'une synthèse sur l'acidification des milieux naturels

2000 Ingénieur d'Etude en CDD (INRA de Nancy), chargé de la constitution d'une base de données dans le cadre du projet *RECOGNITION*

1996-1999 Doctorat en Sciences de la Terre

1995-1996 Service National

1994-1995 D.E.A. National de Science du Sol

Activités de recherche

I. Publications

1. Revues internationales à comité de lecture

- Achat, D.L., Bakker, M.R., Augusto, L., Saur, E., Dousseron, L., and Morel, C. 2009. Evaluation of the phosphorus status of P-deficient podzols in temperate pine stands: combining isotopic dilution and extraction methods. *Biogeochemistry* **92**(3): 183-200.
- Achat, D.L., Morel, C., Bakker, M.R., Augusto, L., Gallet-Budynek A., Gonzalez, M., and Pellerin, S. 2010. Assessing turnover of microbial biomass phosphorus: combination of an isotopic dilution method with a mass balance model. *Soil Biology and Biochemistry* (sous presse).
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Saur, E., Pellerin, S., Augusto, L., and Morel, C. 2010. Quantifying gross mineralization of P in dead soil organic matter: testing an isotopic dilution method. *Geoderma* (sous presse).
- Augusto, L., Bonnaud, P., and Ranger, J. 1998. Impact of tree species on forest soil acidification. *Forest Ecology and Management* **105**(1-3): 67-78.
- Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., and Rapp, M. 2000. Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science* **57**(4): 313-324.
- Augusto, L., Turpault, M.P., and Ranger, J. 2000. Impact of forest tree species on feldspar weathering rates. *Geoderma* **96**(3): 215-237.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Picard, J.F., and Ranger, J. 2001. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **22**(2): 87-98.
- Augusto, L., and Ranger, J. 2001. Impact of tree species on soil solutions in acidic conditions. *Annals of Forest Science* **58**(1): 47-58.
- Augusto, L., Ranger, J., Turpault, M.P., and Bonnaud, P. 2001. Experimental in situ transformation of vermiculites to study the weathering impact of tree species on the soil. *European Journal of Soil Science* **52**(1): 81-92.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., and Rothe, A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* **59**(3): 233-253.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., and Ranger, J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* **60**(8): 823-831.
- Augusto, L., and Bert, D. 2005. Estimating stemwood nutrient concentration with an increment borer: a potential source of error. *Forestry* **78**(4): 451-455.
- Augusto, L., Crampon, N., Saur, E., Bakker, M.R., Pellerin, S., de Lavaissiere, C., and Trichet, P. 2005. High rates of nitrogen fixation of *Ulex* species in the understory of maritime pine stands and the potential effect of phosphorus fertilization. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **35**(5): 1183-1192.
- Augusto, L., Bakker, M.R., and Meredieu, C. 2008. Wood ash applications to temperate forest ecosystems - potential benefits and drawbacks. *Plant and Soil* **306**(1-2): 181-198.
- Augusto, L., Meredieu, C., Bert, D., Trichet, P., Porte, A., Bosc, A., Lagane, F., Loustau, D., Pellerin, S., Danjon, F., Ranger, J., and Gelpe, J. 2008. Improving models of forest nutrient export with equations that predict the nutrient concentration of tree compartments. *Annals of Forest Science* **65**(8).
- Augusto, L., Bakker, M.R., De Lavaissiere, C., Jordan-Meille, L., and Saur, E. 2009. Estimation of nutrient content of woody plants using allometric relationships: quantifying the difference between concentration values from the literature and actuals. *Forestry* **82**(4): 463-477.

- Augusto, L., Zeller, B., Midwood, A.J., Swanston, C., Dambrine, E., Schneider, A., and Bosc, A. 2010. Two year dynamics of foliage labelling in eight-year-old *Pinus pinaster* trees with ^{15}N , ^{26}Mg and ^{42}Ca - Simulation of Ca transport in xylem using an upscaling approach. *Annals of Forest Science* (sous presse).
- Augusto, L., Bakker, M.R., Morel, C., Meredieu, C., Trichet, P., Badeau, V., Arrouays, D., Plassard, C., Achat, D.L., Gallet-Budynek, A., Merzeau, D., Canteloup, D., Najjar, M., and Ranger, J. 2010. Is 'grey literature' a reliable source of data to characterize soils at the scale of a region? - A case study in a maritime Pine forest in S.W. France. *European Journal of Soil Science* (sous presse).
- Bakker, M.R., Augusto, L., and Achat, D.L. 2006. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil* **286**(1-2): 37-51.
- Bakker, M.R., Jolicoeur, E., Trichet, P., Augusto, L., Plassard, C., Guinberteau, J., and Loustau, D. 2009. Adaptation of fine roots to annual fertilization and irrigation in a 13-year-old *Pinus pinaster* stand. *Tree Physiology* **29**(2): 229-238.
- Cavard, X., Augusto, L., Saur, E., and Trichet, P. 2007. Field effect of P fertilization on N_2 fixation rate of *Ulex europaeus*. *Annals of Forest Science* **64**: 875-881.
- De Schrijver, A., Geudens, G., Augusto, L., Staelens, J., Mertens, J., Wuyts, K., Gielis, L., and Verheyen, K. 2007. The effect of forest type on throughfall deposition and seepage flux: a review. *Oecologia* **153**(3): 663-674.
- De Schrijver, A., Staelens, J., Wuyts, K., Van Hoydonck, G., Janssen, N., Mertens, J., Gielis, L., Geudens, G., Augusto, L., and Verheyen, K. 2008. Effect of vegetation type on throughfall deposition and seepage flux. *Environmental Pollution* **153**(2): 295-303.
- Gonzalez, M., Mathieu, A., Augusto, L., Gire, C., Bakker, M.R., and Budynek, A. 2010. Gorse seed bank variability in maritime pine stands. *Seed Science Research* **20**(1): 31-38.
- Jonard, M., Augusto, L., Morel, C., Achat, D.L., and Saur, E. 2009. Forest floor contribution to phosphorus nutrition: experimental data. *Annals of Forest Science* **66**(5).
- Jonard, M., Augusto, L., Hanert, E., Achat, D.L., Bakker, M.R., Morel, C., Mollier, A., and Pellerin, S. 2010. Modeling forest floor contribution to phosphorus supply to maritime pine seedlings in two-layered forest soils. *Ecological Modelling* **221**(6): 927-935.
- Sciama, D., Augusto, L., Dupouey, J.L., Gonzalez, M., and Dominguez, C.M. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. *Forest Ecology and Management* **258**(5): 600-608.
- Trichet, P., Bakker, M.R., Augusto, L., Alazard, P., Merzeau, D., and Saur, E. 2009. Fifty Years of Fertilization Experiments on *Pinus pinaster* in Southwest France: The Importance of Phosphorus as a Fertilizer. *Forest Science* **55**(5): 390-402.

2. Revues nationales à comité de lecture

- Augusto, L., Ranger, J., and Bonneau, M. 2000. Influence des essences sur la fertilité chimique des sols ; Conséquences sur les choix sylvicoles. *Revue Forestiere Francaise* (Nancy) **52**(6): 507-518.
- Augusto, L., Badeau, V., Arrouays, D., Trichet, P., Flot, J.L., Jolivet, C., and Merzeau, D. 2006. Caractérisation physico-chimique des sols à l'échelle d'une région naturelle à partir d'une compilation de données. *Etude et Gestion des Sols* **13**: 7-22.
- Dupouey, J.-L., Pignard, G., Badeau, V., Thimonier, A., Dhote, J.-F., Nepveu, G., Berges, L., Augusto, L., Belkacem, S., and Nys, C. 1999. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Comptes Rendus de l'Academie d'Agriculture de France* **85**(6): 293-310.
- Dupouey, J.L., Pignard, G., Badeau, V., Thimonier, A., Dhote, J.F., Nepveu, G., Berges, L., Augusto, L., Belkacem, S., and Nys, C. 2000. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Revue Forestiere Francaise* (Nancy) **52**(Numero Special): 139-154.
- Jolivet, C., Augusto, L., Trichet, P., and Arrouays, D. 2007. Les sols du massif forestier des Landes de Gascogne : formation, histoire, propriétés et variabilité spatiale. *Revue Forestiere Francaise* (Nancy) **59**(1): 7-30.
- Ranger, J., Augusto, L., Berthelin, J., Berrier, J., Bonnaud, P., Calvaruso, C., Dambrine, E., Dreyer-Felix, C., Gonzales-Barrios, J.L., Hervio, M., Jaunet, A.M., Lapeyrie, F., Mareschal, L., Paris, F., Righi, D., Turpault, M.P., Veneau, G., and Robert, M. 2007. Etude du fonctionnement actuel des sols forestiers par la méthode des minéraux-tests. *Etude et Gestion des Sols* **14**: 267-286.

3. Participation à des colloques

- Achat, D.L., Bakker, M.R., Augusto, L., and Morel, C. 2008. Processes of soil solution P supply in a very low P sorbing forest soil. *In Eurosoil*, Vienna, Austria.
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Budynek, A., Gonzalez, M., and Augusto, L. 2010. When Siberia goes Atlantic - what about Atlantic forest root systems and P availability? *In Sustainability, biodiversity and ecophysiological traits of natural forest ecosystems under changing environmental conditions: when Siberia goes Atlantic*. Seminar INRA-RFBR, Nancy, France.
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Morel, C., and Augusto, L. 2010. Process-based assessment of phosphorus availability in forest soils. *In Phosphorus Workshop*, Université de Technologie, Berlin, Germany.
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Morel, C., and Augusto, L. 2010. Evaluation biogéochimique de la biodisponibilité du phosphore dans les sols forestiers des landes de Gascogne. *In Invited talk*, Campus de SupAgro, Montpellier, France.
- Ali, M.A., Meredieu, C., Bakker, M.R., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Loustau, D., and Plassard, C. 2007. Comparaison of soil P status, functional ectomycorrhizal diversity and growth of *Pinus pinaster* in field and in rhizobox. *In Rhizosphere 2 international conference* Montpellier, France.
- Ali, M.A., Meredieu, C., Bakker, M.R., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Loustau, D., and Plassard, C. 2007. Effets de la fertilisation et de l'irrigation sur le statut P du sol et les activités phosphatases des ectomycorhizes. *In IX-èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle*, Biarritz, France
- Andreasson, F., Gonzalez, M., Augusto, L., Gallet-Budynek, A., Achat, D.L., and Bakker, M.R. 2009. Fine root morphology of *Pinus pinaster* as affected by site fertility. *In RootRAP, 7th ISRR Symposium Root Research and Applications*. Himmelbauer M and Loiskandl W (eds), Vienna, Austria.
- Augusto, L., Ranger, J., Dupouey, J.L., and Turpault, M.P. 1999. Le choix de l'essence par le gestionnaire forestier : Impact sur la fertilité chimique des sols. *In VIème Journées Nationales de l'Etude des Sols*, Nancy, France.
- Augusto, L., Achat, D.L., Bakker, M.R., Budynek, A., and Gonzalez, M. 2010. Characterization of P status in forest soils: stocks, fluxes and models. *In Phosphorus in forest ecosystems*. Workshop DGF-Univ. Berlin, Berlin, Allemagne.
- Bakker, M.R., Achat, D.L., and Augusto, L. 2005. Nutrient availability and uptake by fine roots and ectomycorrhizae. *In Sustainable management of temperate forest*, New Zealand School of Forestry, University of Canterbury, New Zealand.
- Bakker, M.R., Achat, D.L., Nys, C., and Augusto, L. 2006. Variability in distribution of fine roots of *Pinus pinaster* and *Fagus sylvatica*: the consequences on estimates of biomass and turnover. *In COST E38 "Woody root processes - Roots, mycorrhizas and their external mycelia in carbon dynamics in forest soil »*, Rovaniemi, Finland
- Bakker, M.R., Jolicœur, E., Trichet, P., Augusto, L., and Loustau, D. 2007. Adaptations of fine roots to fertilization and irrigation in *Pinus pinaster*. *In Fourth International Symposium on Dynamics of Physiological Processes in Roots of Woody Plants.*, University of Wales, Bangor, UK.
- Bakker, M.R., Porte, A., Augusto, L., Achat, D.L., Meredieu, C., Gonzalez, M., Gallet-Budynek, A., and Saur, E. 2008. Importance of understory to total forest biomass in *Pinus pinaster* plantation forest. *In Symposium COST E38 "Woody root processes" entitled « Woody roots and ecosystem services »*, Lisbon, Portugal.
- Cavard, X., Augusto, L., and Saur, E. 2005. Calcul du taux de fixation symbiotique d'une légumineuse à l'aide des isotopes stables de l'azote. *In Colloque "jeunes chercheurs" sur les isotopes stables*. SFIS et AFES, Paris, France.
- Domergue, O., Plassard, C., Prin, Y., Guinberteau, J., Bakker, M.R., Augusto, L., Trichet, P., Saur, E., Hinsinger, P., Jaillard, B., Ali, M.A., M'Balla, J., Duponnois, R., Castells, C., and Galiana, A. 2007. Effect of P availability on the diversity and functioning of mycorrhiza and mycorrhizosphere bacteria in maritime pine stands of the Landes forest ecosystem. *In Rhizosphere 2 international conference* Montpellier, France.
- Domergue, O., Waseem, M., Prin, Y., Plassard, C., Guinberteau, J., Bakker, M.R., Augusto, L., Trichet, P., Saur, E., Hinsinger, P., Jaillard, B., M'Balla, J., Duponnois, R., and Galiana, A. 2008. Diversity and P-

solubilizing ability of mycorrhizosphere bacteria associated with *Pinus pinaster* in the Landes forest ecosystem. In 21st New Phytologist Symposium, Montpellier, France.

- Gonzalez, M., Augusto, L., Gallet-Budynek, A., Andreasson, F., and Bakker, M.R. 2009. Roots of understory species in maritime pine forests. In RootRAP, 7th ISRR Symposium Root Research and Applications. Himmelbauer M and Loiskandl W (eds), Vienna, Austria.
- Jonard, M., Augusto, L., Achat, D.L., Morel, C., Hanert, E., Bakker, M.R., Pellerin, S., and Ponette, Q. 2010. Phosphorus nutrition of forest trees: the role of the forest floor. In 4th International Symposium on Phosphorus Dynamics in the Soil-Plant Continuum (ISPDSPC), Beijing, China.
- Plassard, C., Meredieu, C., Bakker, M.R., Danjon, F., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Ali, M.A., and Loustau, D. 2006. Fine root density, branching pattern and mycorrhizal diversity across *Pinus pinaster* stands in south west France: methodology and first results. In COST E38 "Woody root processes - Roots, mycorrhizas and their external mycelia in carbon dynamics in forest soil », Rovaniemi, Finland
- Plassard, C., Bakker, M.R., Trichet, P., Meredieu, C., Danjon, F., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Muhammad, A.A., Hinsinger, P., Jaillard, B., Pellerin, S., and Loustau, D. 2007. Spring and autumnal P availability, fine root properties and functional mycorrhizal diversity across *Pinus pinaster* stands with different productivity in southwest France. In Fourth International Symposium on Dynamics of Physiological Processes in Roots of Woody Plants, Bangor, UK.
- Plassard, C., Meredieu, C., Bakker, M.R., Danjon, F., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Ali, M.A., Hinsinger, P., Jaillard, B., Pellerin, S., and Loustau, D. 2007. P availability, fine root properties and functional mycorrhizal diversity across *Pinus pinaster* stands with different productivity in South-western France. In Rhizosphere 2 international conference Montpellier, France.
- Turpault, M.P., Augusto, L., Ranger, J., Bonnaud, P., Uterano, C., and Nys, C. 2000. Measure soil minerals weathering rate using "test-minerals" method. Results expected and limits of this method. In Xth annual V.M. Goldsmidt Conference, Oxford, UK.

4. Ouvrage

- Augusto, L., and Dambrine, E. 2001. L'acidification dans le massif vosgien : Comprendre les mécanismes et apporter des solutions. INRA, Paris, France.

II. Animation de la communauté scientifique

1. Réseaux d'échanges

- co-animateur d'un groupe de réflexion "Construire et piloter des stratégies en vue de favoriser la durabilité des systèmes de production et des ressources renouvelables " au séminaire de réflexion prospective du département EFPA de l'INRA (10-12 mai 2010)
- animateur d'un groupe de travail INRA-Bordeaux sur la modélisation des teneurs en nutriments du pin maritime (Augusto et al. 2008b)
- co-animateur d'un réseau INRA-ONF-CEMAGREF-FCBA "Gestion de la végétation dans les plantations sur stations acides"
- co-animateur d'un groupe de travail INRA-IDF-FCBA sur les conséquences de la fertilisation phosphatée sur le fonctionnement biogéochimiques de l'écosystème (Trichet et al. 2009)
- membre du réseau "Cycles Biogéochimiques" du département Ecosystèmes Forestiers, Prairiaux et Aquatiques de l'INRA
- membre du Groupement d'Intérêt Scientifique INRA-IDF-CRPF-ONF-FCBA "Pin Maritime du Futur"
- membre du Conseil Scientifique des Utilisateurs de l'Unité Expérimentale "Forêt" de l'INRA-Aquitaine

2. Conception et participation à des projets de recherche

2.1 Projets internationaux

- participant du programme européen (IP) "Improving the sustainability of the Forestry-wood chain" (EFORWOOD)
- participant du projet européen FORSEE "gestion durable des FORêts : un réSEau de zones pilotes pour la mise en œuvre opérationnelle". Projet INTERREG III B - Espace Atlantique ; 2004-2006

2.2 Projets nationaux et régionaux

2.2.1) *Projets nationaux*

- coordinateur du projet "Marquage isotopique *in situ* d'arbres adultes" - Projet innovant INRA en collaboration avec le Macaulay Land Use Res. Inst. (UK) et le Federal Forest Service (USA)
- coordinateur régional du projet ANR INTENSIFIX "Intensification de la production de bois par l'association d'espèces fixatrices d'azote dans les plantations forestières - Mise en place d'un réseau expérimental multi-sites" (2008 ; projet placé en liste complémentaire).
- coordinateur de la proposition de projet INRA-CNRS "IniSol : Dégradation et stabilisation des matières organiques au stade initial de la formation du sol" (appel d'offre EC2CO-INSU-CNRS) ; soumis en 2010

2.2.2) *Projets régionaux*

- co-concepteur et membre du comité de directeur de la plateforme expérimentale à long terme INRA-Conseil Régional d'Aquitaine "ECOSYLVE"
- participant du projet ANR 'ECCO-PNBC' "Déterminants naturels et anthropiques de la biodiversité rhizosphérique et de la biodisponibilité du phosphore en forêt atlantique. Relation avec la production forestière et les cycles du carbone et de l'eau. (Ecosphère continentale - Fonctionnement et Dynamique de la Biosphère Continentale : processus, échanges de matières et d'énergie, modélisation)" ; 2005-2007
- participant du projet régional "Durabilité du système de production Forêt-Bois d'Aquitaine"
- participant du projet régional CLIMAQ "Adaptation des forêts au changement climatique et expérimentations de plantations forestières à but énergétique"
- participant du projet régional SYLVOGENE "Amplification du gain génétique et l'optimisation de la gestion des peuplements de Pin Maritime pour un essor industriel durable" (pôle de compétitivité "XYLOFUTUR")
- participant du projet régional MULTIFONCTIONALITE "Contribution des feuillus à la multifonctionnalité de la forêt landaise"

III. Evaluation de la recherche

1. Activités de relecture dans des revues internationales

J'ai été relecteur au total d'une trentaine d'articles environ durant la période 2004-2010 avec un rythme qui tend à s'accélérer (10 articles relus en 2009 et probablement ~15-20 en 2010). Les revues qui me sollicitent sont les suivantes (les catégories et le niveau de notoriété, tels que définies par le JCR et le CREBI apparaissent entre crochets) :

- Acta Oecologica [ecology ; **acceptable**]
- Annals of Forest Science [forestry ; **excellent**]
- Applied Vegetation Science [plant science ; **correct**]
- Ecological Applications [ecology ; **excellent**]
- Ecoscience [ecology ; **acceptable**]
- European Journal of Forest Research [forestry ; **excellent**]
- FEMS [microbiology ; **correct**]
- Forest Ecology and Management [forestry ; **excellent**]
- Journal of Biogeography [geography ; **exceptionnel**]
- Journal of Plant Physiology [plant science ; **excellent**]
- Open Forest Science Journal [non répertorié (créé en 2009)]
- Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics [ecology ; **excellent**]
- Plant and Soil [agronomy ; **excellent**]
- Tree Physiology [forestry ; **excellent**]

2. Participation à des comités éditoriaux

- Open Forest Science Journal (2009-present)

3. Evaluation de projets de recherche

- projet GESSOL-3 "Sols et Développement Durable"
- projet "Environmental effects of important introduced forest tree species"; Expertise auprès de la Czech Science Foundation

4. Participation à des jurys

4.1 Jurys et comités de pilotage de thèse

2005 (jury)	Jonard M., Université Catholique de Louvain (Belgique)
2010-2012	Van der Heijden G., INRA de Nancy

4.2 Jurys de Master, D.E.A., Ingénieur

- Mémoire d'Ingénieur de l'option « Ingénierie des Agrosystèmes », ENSA de Rennes
- Mémoire d'Ingénieur de l'INA-PG de Paris
- Mémoire de Master "Recherche", Université de Bordeaux I, Master de Sciences et technologies, mention « Systèmes écologiques », Spécialité « Fonctionnement et modélisation des écosystèmes terrestres »

IV. Encadrement

1. Post-doctorants

- 2008-2010 Andreasson, F., Université de Lund (Suède) ; *encadrant associé* (Andreasson et al. 2009)
- 2006-2007 Jonard, M., Université Catholique de Louvain (Belgique) ; *encadrant principal* (Jonard et al. 2009; Jonard et al. 2010)

2. Doctorants

- 2010-2013 Delerue F., Université de Bordeaux-I (France) ; *encadrant principal*
- 2010 Andivia, E., Université de Huelva (Espagne) ; *encadrant principal* (séjour 3 mois)
- 2006-2009 Achat, D., Université de Bordeaux-I (France) ; *encadrant associé* (Achat et al. 2009, 2010a, 2010b)

3. Ingénieurs et Masters

- Cavard, X. 2005. Ecologie de la fixation symbiotique de l'azote par les légumineuses. Univ. Bordeaux-I. Master report.
- Crampon, N. 2003. Effet de la fertilisation phosphatée sur les dynamiques de croissance des ajoncs d'Europe et nain. ENITA, Bordeaux. Licence report.
- de Lavaissière, C. 2003. Estimation du flux d'azote atmosphérique fixé par l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) dans le massif forestier des Landes de Gascogne. ENSA, Rennes. Master report.
- Dousseron, L. 2006. Quantification physique et chimique de l'effet perturbateur des opérations de gestion sylvicole sur les sols. Univ. Bordeaux-I. Master report (1st yr).
- Dupaquis, A. 1998. Etude de l'altération des minéraux du sol par la méthode des minéraux-tests. Univ. Nancy-I. Master report.
- Mathieu, A. 2007. Essai de quantification de la teneur en carbone organique du sol à partir d'analyses d'images. Univ. Bordeaux-I. Master report (1st yr).
- Mathieu, A. 2008. Modélisation de la dynamique de population de l'ajonc d'Europe et du genêt à balais dans le massif forestier cultivé des Landes de Gascogne. Univ. Bordeaux-I. Master report.

Activités relevant de missions autre que la recherche

I. Enseignement

1. Master

Mes interventions d'enseignement se sont faites dans le cadre du Master Recherche, mention "Systèmes écologiques", Spécialité "Fonctionnement et modélisation des écosystèmes terrestres" de l'Université de Bordeaux-I :

- cours "Gestion des écosystèmes forestiers"
- cours "Fonctionnement et contraintes dans les écosystèmes forestiers et agricoles"
- TD "Cycles Biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers - Aspects méthodologiques"

2. ENITA de Bordeaux

Je ne participe encore que peu à l'enseignement dispensé aux élèves ingénieurs-agronomes. Cependant, je souhaite développer cette activité et je suis en discussion avec mes collègues enseignants-chercheurs de l'UMR pour programmer un ensemble coordonné et construit de cours et de TD sur la notion générale de fertilité des écosystèmes terrestres gérés.

- TD "Calcul de bilans de nutriments dans les écosystèmes forestiers"

II. Transferts de connaissances et expertises

1. Activités générales

Mon activité entrant dans cette définition tourne essentiellement autour de l'expertise agronomique et environnementale de nouvelles pratiques de prélèvement de biomasse ou de restitution de produits résiduels. Il s'agit, entre autres, des interventions suivantes :

- 2004 : co-coordonateur d'une enquête sociologique (INRA-AFOCEL-IDF) visant à quantifier la diversité des pratiques culturelles des sylviculteurs privés du massif forestier landais.
- 2005-2010 : Participation régulière à des événements de transfert de connaissances vers la filière professionnelle Forêt-Bois :
 - salons professionnels internationaux FOREXPO
 - exposés de vulgarisation auprès de plusieurs réseaux d'animation de sylviculteurs
 - conférence sur l'amplification du gain génétique et l'optimisation de la gestion des peuplements de Pin Maritime pour un essor industriel durable (projet régional SYLVOGENE)
 - colloque "Forêts et Tempête" (CIAG: Carrefour de l'Innovation AGronomique))
- 2006-2010 : La commune de Biscarrosse souhaite épandre les eaux épurées par sa station d'épuration (mais encore substantiellement chargées en éléments nutritifs) sur les dunes forestières avoisinantes. Ce projet fait l'objet d'un essai *in situ* de type agronomique (INRA-ONF-BRGM) dont je suis le coordinateur pour l'INRA : "Opération pilote d'irrigation d'un peuplement dunaire de Pins maritimes avec les eaux de la station d'épuration de Biscarrosse-Birebrac".

- 2006-2009 : Face à la demande croissante en bois-énergie, les professionnels de la filière forêt-bois cherchent à optimiser la productivité des peuplements. Dans le cadre d'un programme du pôle de compétitivité XYLOFUTUR (www.xylofutur.fr), j'ai participé à l'élaboration et à la réalisation d'une étude visant à quantifier de manière objective les contributions relatives des conditions du milieu et de la gestion à la productivité des peuplements.
- 2006-2010 : Dans le cadre du même projet ci-dessus, les professionnels de la filière forêt-bois souhaitent quantifier l'impact de diverses intensités de prélèvement de biomasse sur la fertilité des sols. Un essai a donc été mis en place croisant quatre traitements de récolte avec quatre traitements de restitution d'éléments nutritifs. J'ai participé à la définition et à l'établissement des protocoles de cette étude. J'ai par ailleurs produit une synthèse scientifique (Augusto et al. 2008a) et je suis en contact avec l'ONF sur la question de l'épandage de cendres en forêt.
- 2008-2010 : En tant que chercheur d'une unité de recherche en *agronomie*, au sens large, je suis parfois contacté pour expertiser certains usages de matières fertilisantes en forêt (en étroite collaboration avec Monique Linères, chercheuse de référence à l'AFSSA sur ces questions)

2. Rapports

- Augusto, L. 2007. Evaluation de l'efficacité d'une culture en lagunage de bambous destinés à exporter des éléments nutritifs. INRA, Bordeaux, France.
- Augusto, L., Trichet, P., Bernier, F., Lagane, F., and Maugard, F. 2007. Opération pilote d'irrigation d'un peuplement dunaire de Pins maritimes avec les eaux de la station d'épuration de Biscarosse-Birebrac : Mise en place du dispositif expérimental et Analyse initiale des sols et des peuplements. INRA, Bordeaux, France.
- Augusto, L., Trichet, P., and Carnus, J.M. 2010. Evaluation des effets d'une irrigation de longue durée d'écosystèmes forestiers dunaires avec des résidus de papeteries. INRA, Bordeaux, France.
- Frayse, J.Y., Meredieu, C., Augusto, L., and Trichet, P. 2007. Gestion de la fertilisation en fonction de l'exportation de biomasse. Rapport projet Sylvogene (Pôle de Compétitivité IPMF).
- Meredieu, C., Augusto, L., Porte, A., and Najar, M. 2007. Evaluer au plan stationnel les potentialités de croissance initiale. Rapport projet Sylvogene (Pôle de Compétitivité IPMF).
- Trichet, P., Alazard, P., Augusto, L., and Bakker, M.R. 2007. Facteur limitant de la croissance : analyse expérimentale. Rapport projet Sylvogene (Pôle de Compétitivité IPMF).

Principaux résultats de recherche

I. Biogéochimie forestière et développement durable

1. Contexte

Il existe plusieurs définitions du développement durable. Un exemple de définition est "*approche intégrant les dimensions environnementales, sociales et économiques, afin de répondre aux besoins du présent sans compromettre l'avenir. Le développement durable suppose le maintien de l'intégrité écologique, l'équité sociale et l'efficacité économique*". Or, du fait du développement économique et démographique des sociétés humaines, les pressions sociales et économiques exercées sur les écosystèmes vont croissant (MEA 2005). C'est notamment le cas des écosystèmes forestiers soumis à des prélèvements croissants de biomasse afin de satisfaire les besoins anthropiques en bois, cellulose et énergie (EC 2000; Nicholls et al. 2009). Les écosystèmes forestiers ont majoritairement des sols plus pauvres que les sols agricoles (Badeau et al. 1999; Koerner et al. 1997)¹ alors que les pertes en nutriments causées par une exportation de biomasse intensive sont particulièrement élevées (Hopmans et al. 1987; Hopmans et al. 1993; Yanai 1998). La conjonction de ces deux facteurs peut conduire à une réduction à moyen terme de la productivité des écosystèmes forestiers, déjà observée dans quelques cas (Nzila et al. 2002). La demande croissante de nos sociétés en produits issus des forêts et les caractéristiques de celles-ci requièrent une bonne connaissance de la biogéochimie des forêts (Flueck 2009) afin d'assurer leur durabilité (Kimmins 1974; Toman and Ashton 1996).

Par ailleurs, le changement climatique observé actuellement (IPCC 2007) va probablement évoluer en interaction avec la biogéochimie des écosystèmes forestiers. En effet, de nombreuses simulations climatiques intègrent dans leur modélisation un effet positif des températures et de la concentration atmosphérique en CO₂ sur la croissance des végétaux, ce qui tendrait à atténuer l'augmentation et de cette dernière *via* la photosynthèse. Cette rétroaction repose sur l'hypothèse que la concentration en CO₂ est le premier facteur limitant la croissance des végétaux. Or, comme nous l'avons vu précédemment, les écosystèmes forestiers sont en majorité sur sols oligotrophes ou mésotrophes. Il est alors possible que les forêts ne puissent pas participer à une atténuation des changements globaux du fait d'une déficience en nutriments (Hunter and Schuck 2002; Sabate et al. 2002; van Groenigen et al. 2006). Tout comme l'accroissement des prélèvements de biomasse forestière, ces interactions nutriments-changements globaux requièrent une meilleure connaissance de la biogéochimie des écosystèmes forestiers.

Les nutriments qui limitent le plus souvent la croissance des forêts sont l'azote (N) et le phosphore (P) (Flueck 2009; Watt et al. 2005). Des cas plus minoritaires de déficience en potassium (K), calcium (Ca) ou magnésium (Mg) sont également répertoriés (Augusto and Dambrine 2001; Dambrine et al. 2000; Fichter et al. 1998; Huntington et al. 2000; Tripler et al. 2006). Ce sont les cycles biogéochimiques de ces éléments qui sont au cœur de mon travail de recherche sur les écosystèmes forestiers. Ma carrière peut être schématiquement découpée en deux périodes :

1. Le DEA et le doctorat à l'INRA de Nancy (1995-1999) durant lesquels je me suis formé à la biogéochimie forestière.
2. Le poste de Chargé de Recherche à l'INRA de Bordeaux (2002-2010) dans l'UMR 1220 TCEM. Cette unité, composée à la fois d'agronomes et de forestiers, a pour objectif de produire des connaissances génériques en biogéochimie.

Dans ce document mes résultats de recherche sont répartis selon ce plan en deux périodes. A l'issue de ces deux parties, je présenterai mon projet de recherche qui devrait constituer une troisième période de ma carrière car centrée sur la modélisation et non plus sur l'acquisition de connaissances.

Si la connaissance est indispensable pour comprendre un système, la modélisation *sensu lato* est nécessaire pour simuler et prédire.

¹ Ces différences sont le résultat de l'absence de fertilisation de la plupart des forêts et des choix historiques lors des périodes d'essartage (défrichage des meilleures terres pour l'agriculture) ou de déprise agricole (abandon des terres les moins productives).

2. Cycles biogéochimiques : concepts et approche générale

La *fertilité du sol* est une notion plutôt vague lorsqu'elle est évoquée en dehors de tout contexte. En effet, la définition générale de la fertilité d'un sol est « *sa capacité à produire de larges récoltes* ». Il est donc clair que ce concept est lié aux caractéristiques climatiques, physiques, chimiques, biologiques et anthropiques du site. Dans le présent document, la notion de *fertilité du sol* fera exclusivement référence à la fertilité chimique du sol, c'est-à-dire sa capacité à fournir, à plus ou moins court terme, des éléments nutritifs aux végétaux.

L'estimation de l'évolution de la fertilité d'un sol est particulièrement difficile à obtenir. Une première méthode consiste à suivre d'année en année la productivité d'une parcelle. Cependant, cette approche est longue à mettre en œuvre et sujet à caution du fait des variations météorologiques interannuelles. De plus, elle ne permet pas d'anticiper la baisse de productivité. L'approche privilégiée ici est celle des bilans de fertilité. Le bilan de fertilité d'un écosystème (ΔF) se définit comme la somme algébrique des flux entrant et sortant de l'écosystème :

$$(1) \quad \Delta F = \Sigma \text{flux entrant} - \Sigma \text{flux sortant}$$

L'écosystème s'enrichit lorsque le solde est positif et s'appauvrit lorsque le solde est négatif. Pour que l'exploitation d'un écosystème forestier se fasse dans le cadre d'une **gestion durable**, il convient de considérer ce bilan en fonction des propriétés du sol.

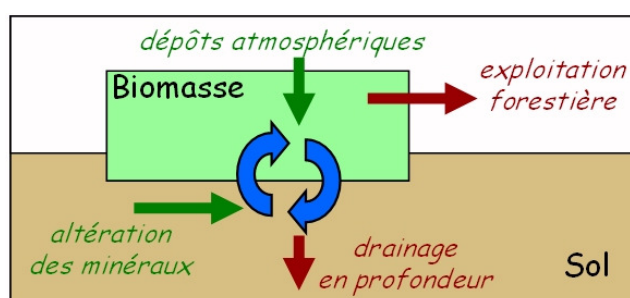
La méthode des bilans de fertilité est très utile à l'étude des écosystèmes forestiers (Gandois 2009; Watmough et al. 2005). Elle permet notamment de mettre en évidence des budgets déficitaires avant que la productivité ne diminue réellement (Akselsson et al. 2007; Huntington et al. 2000; Laclau et al. 2005; Ranger and Turpault 1999; Ranger et al. 2002; Sverdrup et al. 2006). De même, en fournissant des données chiffrées, la méthode permet l'élaboration de recommandations de gestion, notamment en considérant l'importance relative du bilan par rapport au stock total de l'élément ($\Delta F / F$). Toutefois, les bilans de fertilité ont également des limites et des inconvénients (Campbell et al. 2004; Ranger and Turpault 1999). En effet, cette méthode demande beaucoup de travail, ne produit que peu de renseignements sur les processus internes du système sol-plante et les résultats ne sont pas directement extrapolables à d'autres sites (Watmough et al. 2005). Concernant ce dernier point, l'extrapolation est possible lorsque les différents sites font partie d'un système relativement homogène et que les sources de variation des flux sont connues aussi bien en termes qualitatifs que quantitatifs.

Autrement dit, pour que la méthode des bilans de fertilité fournisse des résultats extrapolables à d'autres sites, elle doit : 1) intégrer le recyclage interne des nutriments au sein de l'écosystème (notion de cycles biogéochimiques ; cf. ci-dessous) et 2) dépasser le stade de la simple mesure pour aboutir à la modélisation des différents flux afin de pouvoir tenir compte des variabilités de gestion et du milieu (cf. § Projet de recherche).

A l'échelle du système sol+plante, les cycles biogéochimiques sont généralement schématisés selon le schéma ci-contre.

Le cas le plus simple fait apparaître, en plus du **recyclage** permanent des éléments entre le sol et la biomasse, deux **flux entrant** :

- les apports atmosphériques.
- la libération d'éléments par altération des minéraux du sol.



Ainsi que deux **flux sortant** :

- les exportations d'éléments lors de l'exploitation forestière.
- les éléments entraînés hors du système par les flux d'eau drainant vers la nappe.

A ce cas simple peuvent s'ajouter d'autres flux, comme :

- l'apport d'azote par fixation symbiotique de N_2 atmosphérique².
- les pertes d'azote par dénitrification lorsque le sol connaît des conditions anaérobies.
- des apports d'éléments par fertilisation ou amendements.
- des modifications du flux de drainage lorsqu'une nappe (permanente ou temporaire) remonte près de la surface du sol. On peut alors assister à des remontés d'éléments ou à un drainage latéral.

² La fixation symbiotique est généralement réalisée par des plantes de la famille des Fabacées.

II. Etude de l'impact de quelques essences forestières sur les sols acides (Doctorat)

1. Contexte et approche méthodologique

Afin de lutter contre le déficit structurel de la filière bois française (SCEES 1997; SESSI 2004), de vastes opérations de plantation en essences résineuses très productives ont été conduites depuis la fin du XIX^{ème} siècle. Ces opérations ont eu pour résultat une modification de la composition arborée de la forêt française³ (Augusto 1999). L'impact de l'introduction d'essences résineuses sur les sols a depuis longtemps fait l'objet d'études aux objectifs et aux méthodologies très variés. L'un des aspects importants de la **fertilité d'un sol** étant le maintien de la disponibilité en éléments nutritifs dans l'écosystème, les recherches se sont rapidement tournées vers la compréhension des **cycles biogéochimiques**.

L'étude conduite durant le doctorat a eu pour objectif de **comparer l'effet des principales essences**⁴ forestières sur les **cycles biogéochimiques** et la **fertilité chimique des sols**. La conception de l'étude a mis l'accent sur une approche **statistique** et **pluridisciplinaire** afin d'aborder plusieurs compartiments de l'écosystème.

Pour fournir des conclusions d'ordre général quant à l'effet des essences, *plusieurs essences ont été étudiées dans un grand nombre de cas de figures*. Ce sont 93 peuplements répartis sur 30 sites qui ont servi de base statistique à l'interprétation des résultats. Les peuplements qui servent à la comparaison sont situés dans les *mêmes conditions stationnelles*⁵.

Les expériences et les observations ont été réalisées *in situ* afin de rendre compte le plus possible de l'effet réel des essences sur les sols. L'étude est de type *pluridisciplinaire* (pédologie ; chimie des sols et des solutions ; minéralogie, sylviculture ...). Les résultats issus de chaque discipline de recherches sont *in fine* confrontés et fournissent, en cas de concordance, des conclusions générales quant à l'effet des essences sur la fertilité des sols⁶.

Les approches de l'étude sont :

- une analyse classique de la composition chimique des sols.
- un suivi de la composition des solutions capillaires des sols.
- des expériences *in situ* sur l'évolution de minéraux.
- une étude de la végétation du sous-bois.
- une estimation des pertes en éléments nutritifs lors des exportations de biomasse.
- une synthèse exhaustive de l'information scientifique sur le sujet.

2. Résultats

2.1 Analyse classique de la composition chimique des sols.

Cette première approche a pour but de **mettre en évidence des différences chimiques des sols en fonction de l'essence** constituant la strate arborée du peuplement. Les sols de tous les peuplements ont été analysés sur les 40 premiers centimètres de profondeur. Le plan d'échantillonnage n'étant pas orthogonal, les résultats ont été traités selon des méthodes statistiques adaptées. Cette analyse a pour l'essentiel montré que les horizons superficiels de sol sous l'épicéa commun et le pin sylvestre sont, par rapport aux feuillus (chênes ou hêtre) : *i*) plus acides et désaturés, *ii*) avec un rapport C/N plus élevé et *iii*) avec une teneur en aluminium amorphe plus élevée (Augusto et al. 2003).

2.2 Suivi de la composition des solutions capillaires des sols.

La solution capillaire du sol est la phase d'échange privilégiée entre les divers compartiments du système sol-végétation. Elle contient notamment une grande partie des réactifs et des produits des réactions du sol. La solution du sol a donc fait l'objet d'une investigation de terrain avec pour objectif de **mettre en**

³ Entre 1912 et 1994 le pourcentage des essences résineuses est passé de 20% à 37% de la surface totale de la forêt métropolitaine (données issues des statistiques forestières).

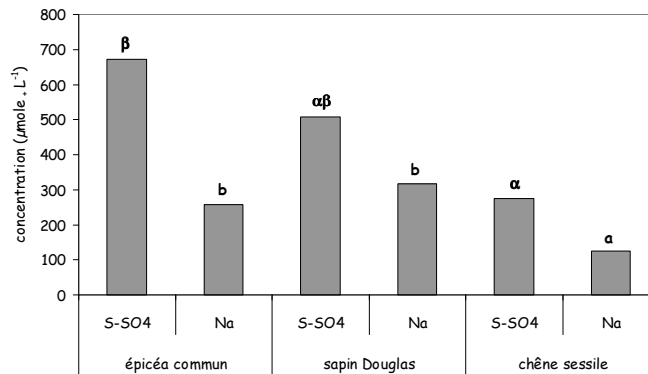
⁴ *Abies alba* (sapin pectiné), *Picea abies* (épicéa commun), *Pinus sylvestris* (pin sylvestre), *Pseudotsuga menziesii* (sapin Douglas), *Fagus sylvatica* (hêtre), *Quercus petraea* (chêne sessile), *Quercus robur* (chêne pédonculé).

⁵ Même sol et matériau parental ; expositions identiques ; stade similaire de développement des peuplements.

⁶ Les sols sélectionnés sont acides car ils représentent la majorité des sols forestiers en France.

évidence d'éventuelles variations de composition chimique entre des échantillons prélevés sous différentes essences. Les solutions du sol ont été échantillonnées pendant une année sur deux sites où les sols présentent une acidité contrastée (Augusto and Ranger 2001). Le suivi a montré que les échantillons de sol sont plus humides sous le chêne et l'épicéa que sous le Douglas. De même, les teneurs en SO_4^{2-} et Na^+ (des ions provenant essentiellement de l'atmosphère) des solutions de sol sous le chêne sont inférieures à celles des solutions de sol sous l'épicéa et le Douglas (Figure 1). Ces deux résultats indiquent que les essences résineuses interceptent plus les précipitations et les dépôts atmosphériques que les essences feuillues.

Figure 1 - Effet de l'essence sur la solution du sol



Par ailleurs, le pH des solutions du sol sous le chêne est supérieur d'au moins 0.3 unité à celui mesuré sous les peuplements résineux (notamment l'épicéa). La hiérarchie des essences pour la teneur en C est inverse à celle pour le pH des solutions. L'étude des solutions conforte donc celle sur la composition du sol quant à l'effet acidifiant de l'épicéa commun. La teneur en carbone suggère que l'acidification se fait au moins en partie par libération d'acides organiques.

2.3 Expériences in situ sur l'évolution de minéraux.

La phase minérale a, en plus de son rôle structural, de multiples fonctions au sein du sol et de l'écosystème. Ainsi, l'altération des minéraux du sol constitue un des flux d'éléments nutritifs entrant dans l'écosystème. Par ailleurs, la majorité des sols forestiers ne bénéficient pas de fertilisation ce qui renforce encore l'importance du flux d'altération pour la fertilité des sols. Certains minéraux, comme les phyllosilicates, jouent également un autre rôle important en servant de support à l'adsorption des cations nutritifs échangeables⁷. Les végétaux s'approvisionnent principalement avec des cations échangeables. Afin d'aborder l'effet des essences sur ces deux phénomènes, nous avons employé la méthode des minéraux-test (Ranger et al. 1991; Ranger et al. 2007).

2.3.1) Expérience quantitative in situ sur l'altération de minéraux.

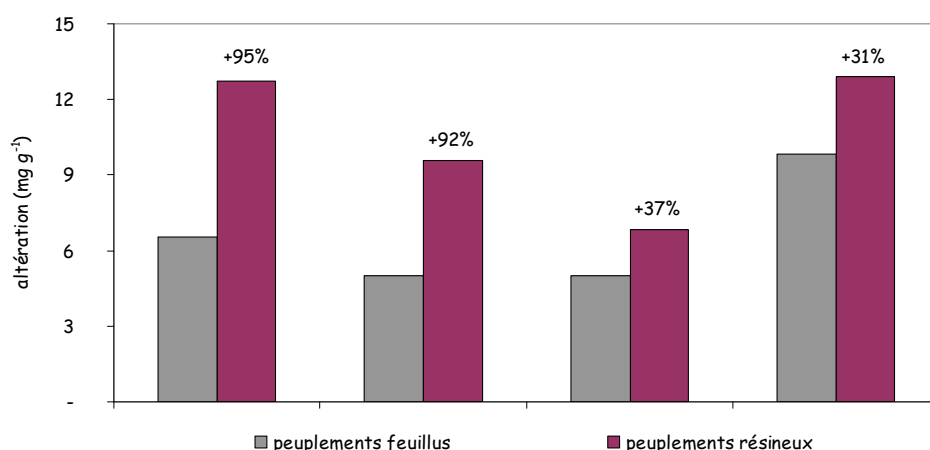
La méthode consiste ici à insérer une masse connue d'un minéral altérable dans les sols. Après plusieurs années de contact dans le sol, l'échantillon est retiré. La perte de masse consécutive à l'incubation dans le sol se déduit par soustraction de la masse finale à la masse initiale. Le minéral-test est ici un feldspath composé à plus de 99.9 % de plagioclase non zoné. Les minéraux-test ont été implantés dans cinq sites pendant trois et neuf ans. Dans chaque site, un peuplement résineux et un peuplement feuillu forment le dispositif expérimental.

Les résultats (Augusto et al. 2000c) montrent des différences notables entre les essences dans les quatre sites où l'acidité du sol est marquée (pH < 4.2; Figure 2)⁸. Pour ces quatre cas, on observe que les horizons de sol d'un même site sont plus acides sous le peuplement résineux que sous le peuplement feuillu. La vitesse d'altération étant en grande partie déterminé par le pH du milieu (Drever 1994), il est logique de constater que les pertes pondérales des minéraux sont plus élevées sous les résineux.

⁷ La capacité d'échange en cations d'un sol (CEC) dépend de ses phyllosilicates et de sa matière organique.

⁸ Il n'y a pas de différence significative entre les essences sur le site le moins acide (différence = 7 %).

Figure 2 - Effet de l'essence sur l'altération des minéraux-test (n=4 sites expérimentaux)



2.3.2) Expérience qualitative *in situ* sur l'évolution de minéraux échangeurs de cations.

La méthode consiste à insérer un minéral échangeur de cations dans les sols : un phyllosilicate de type vermiculite. Les minéraux-test ont été initialement saturés par du sodium⁹. Après plusieurs années de contact dans le sol, l'échantillon est retiré et analysé. La garniture cationique des minéraux-test après incubation fournit des informations sur les échanges ioniques dans les sols sous les différents peuplements. Les minéraux-test ayant séjourné dans les sols sous des peuplements résineux sont plus acidifiées que ceux sous les peuplements feuillus (acidité d'échange plus élevée et taux de saturation¹⁰ plus faible). Il apparaît que ce sont surtout l'épicéa commun et le sapin pectiné qui acidifient le plus la garniture cationique des minéraux-test. Il existe également des différences entre les autres essences résineuses et les feuillus, mais elles sont moins marquées.

Par ailleurs, les minéraux-test reproduisent *in situ* un comportement mis en évidence au laboratoire par des études de recherche fondamentale : la relation linéaire entre l'évolution de la capacité d'échange cationique (CEC) et la teneur en hydroxydes d'aluminium¹¹ (Al_T : quantité d'aluminium extrait par la méthode Tamura). Pour l'ensemble des vermiculites, une droite de régression hautement significative a été déterminée. Elle a pour équation (Augusto et al. 2001b) :

$$CEC = b - (a \cdot Al_T) ; \text{ avec } b = \text{CEC des vermiculites témoins.}$$

2.4 Etude de la végétation du sous-bois.

2.4.1) Effet de l'essence sur la biogéochimie du sol

La plupart des espèces végétales ont un optimum pour les facteurs écologiques du milieu. En utilisant **la végétation herbacée comme un indicateur des conditions de milieu**, cette approche cherche à estimer les différences environnementales liées à la nature de la strate arborée des peuplements. Des valeurs indicatrices (Ellenberg et al. 1992) ont été utilisées pour une caractérisation indirecte du milieu (e.g. luminosité, humidité, pH, richesse en azote du milieu).

La nature du peuplement influence les conditions stationnelles du milieu (Augusto et al. 2003) : la végétation herbacée sous les épicéas et les sapins est plus **acidiphile** que celle sous les essences feuillues.

2.4.2) Effet de l'essence sur la biodiversité floristique

En marge des controverses à propos de l'effet des essences résineuses sur la fertilité des sols, il a été souvent reproché à celles-ci de réduire la biodiversité végétale des parcelles où elles étaient introduites. Tirant profit du dispositif mis en place lors de l'étude précédente, nous avons cherché à **comparer l'effet de plusieurs essences sur la biodiversité végétale**. Deux compartiments de l'écosystème ont été

⁹ Le sodium est quasi absent des sols acides qui ne sont pas soumis aux influences océaniques.

¹⁰ Le taux de saturation (BS) est calculé de la manière suivante :

$$BS = \frac{\Sigma(\text{charges des cations échangeables non acides})}{\Sigma(\text{charges des cations échangeables})}$$

¹¹ En conditions acides et en l'absence d'acide complexant, les ions Al s'échangent avec un cation de l'espace interfoliaire d'une argile, puis s'hydroxylent. L'hydroxyde formé bloque un site d'échange cationique ce qui conduit à une baisse de la CEC.

étudiés : la végétation (biodiversité végétale actuelle) et le stock de graines du sol (biodiversité végétale potentielle).

L'étude a montré que ce n'est pas l'essence qui influence le plus la composition de la végétation et les indices de biodiversité mais *i*) l'acidité et la richesse en éléments nutritifs du sol et *ii*) l'intensité des opérations sylvicoles. Toutefois, l'influence des essences n'est pas nulle, notamment en interaction avec le régime des éclaircies sylvicoles (Augusto et al. 2003).

Le stock total de graines viables diminue avec l'âge du peuplement forestier. Pour les peuplements jeunes, il y a une forte proportion de graines d'espèces rudérales. Ce résultat suggère que les **opérations sylvicoles permettent l'apparition d'une végétation rudérale abondante** produisant un grand nombre de graines. Il apparaît aussi que les **espèces caractéristiques de forêts anciennes**¹² présentes dans le stock de graines des peuplements feuillus ont, pour la plupart, disparu des peuplements résineux à canopée dense (Augusto et al. 2001a).

2.5 Estimation des pertes en nutriments lors des exportations de biomasse.

Cette étude a pour but de **modéliser les quantités d'éléments nutritifs perdues par l'écosystème forestier lors des récoltes de biomasse** selon l'essence et le type de récolte. Des données de la littérature concernant les biomasses aériennes et les contenus en nutriments de quatre essences ont été compilées. La constitution de cette base de données a été suivie par des traitements statistiques en vue de l'établissement de relations entre les biomasses et les minéralomasses¹³. Pour les peuplements adultes, il existe des relations linéaires entre la biomasse aérienne et la minéralomasse de celle-ci (Augusto et al. 2000b). Les pertes d'éléments par exportation de biomasse dépendent plus du type de gestion que de l'essence considérée.

3. Conclusions générales de l'étude.

Les résultats de mes diverses expériences et observations *in situ* ont été confrontés entre eux ainsi qu'à l'abondante littérature scientifique traitant du sujet. Ces comparaisons nous ont permis de mettre en évidence plusieurs points relatifs à l'effet des essences sur les cycles biogéochimiques :

- En moyenne, les **essences résineuses interceptent plus les dépôts atmosphériques** que les essences feuillues. Les dépôts atmosphériques, et les litières de certains résineux, sont souvent acides ce qui explique l'**acidification** constatée sous certaines espèces (comme l'épicéa commun). Cette acidification, pour l'essentiel localisée dans la **partie superficielle du sol**, s'accompagne d'une **altération** plus rapide des minéraux, d'une **diminution du taux de saturation** et de pertes d'éléments **par drainage en profondeur**. Au total, la sylviculture actuelle appliquée aux peuplements de plusieurs essences résineuses se traduit par un **bilan de fertilité négatif**.
- Il existe une très forte **interaction** entre l'effet d'une essence sur le sol et la nature du site¹⁴. Ainsi, l'introduction de l'épicéa commun dans une zone n'est pas une condition suffisante pour acidifier le sol. Le résultat d'une telle opération dépendra de la **capacité du sol à résister à l'acidification**¹⁵ et du type de sylviculture adopté.

Ces conclusions ont été réunies dans un article de synthèse et de revue de la littérature coécrit avec un des spécialistes du sujet (Augusto et al. 2002). Cette expertise est à l'origine d'une part importante des demandes de relectures de manuscrits que je reçois. Au vue de ces conclusions, un **index d'aide à la décision** a été conçu afin de déterminer la sensibilité d'une station aux pertes de fertilité. L'index est suivi de **conseils de gestion** sylvicole destinés à limiter les pertes de fertilité pour les sols très sensibles et donc à assurer une gestion durable des forêts exploitées (Augusto et al. 2000a).

¹² Les forêts qui existent depuis au moins plusieurs siècles se distinguent de forêts plus récentes par la présence au sein de leur flore d'un certain nombre d'espèces typiques. Ces espèces ont pour points communs de ne pas se développer en pleine lumière et de toujours essaimer à très courte distance.

¹³ Une minéralomasse correspond à la masse d'un élément minéral pour un compartiment donné de l'écosystème.

¹⁴ Géologie ; climat ; topographie ; histoire.

¹⁵ Notamment grâce à un pouvoir tampon et des réserves en éléments nutritifs élevés.

III. Fonctionnement biogéochimique d'écosystèmes forestiers cultivés (Chargé de Recherche)

1. Contexte

Depuis plusieurs décennies, la planète connaît une demande croissante en produits ligneux, notamment dans le cadre de programmes énergétiques récents (EC 2000) destinés à limiter les effets des changements globaux (IPCC 2007). Pour satisfaire cette demande, la production s'est accrue (www.fao.org). Les produits forestiers récoltés proviennent de *i*) forêts naturelles (Russie, Canada, Brésil, Afrique de l'ouest, Asie du sud-est...) avec des risques de dégradation irréversible (www.fao.org/forestry), *ii*) de forêts régénérées naturellement après récolte (majorité des forêts feuillues françaises) et *iii*) des forêts de plantation à forte productivité (Fox 2000). Cette dernière catégorie ne représente que 5% de la surface forestière globale mais fournit 33% de la production annuelle (MEA 2005), contribution qui continue de croître très rapidement (projection pour 2020 = 44%). L'importance des plantations forestières dans la production mondiale réside dans leur productivité très élevée. Cette productivité a été obtenue en utilisant des essences à croissance rapide (e.g. *Eucalyptus* ou *Pinus*) gérées intensivement¹⁶ dans des peuplements équiens monospécifiques. Toutefois, une telle gestion pose la question de la durabilité de ces écosystèmes forestiers cultivés en raison du caractère souvent oligotrophe de ces milieux (MEA 2005). La communauté scientifique internationale est sollicitée pour fournir une réponse à cette question. En France, la forêt des Landes de Gascogne¹⁷ est le plus grand massif de production planté d'Europe. Composé de peuplements de pins maritimes (*Pinus pinaster* Ait.) gérés intensivement, ce massif constitue un bon support d'étude aux recherches consacrées à la durabilité des forêts plantées (cf. Annexe I pour une présentation de l'écosystème-modèle). Présente dans cette région depuis plusieurs décennies, l'INRA a lancé un programme de recherches sur la biogéochimie de la forêt des Landes de Gascogne dans les années 2000 via la création d'une petite équipe de chercheurs au sein de l'UMR 1220 TCEM. Le présent chapitre présente les résultats de mes recherches sur le fonctionnement biogéochimique de cet écosystème sur la période 2002-2010.

2. Approche générale

2.1 Programme de recherche de l'UMR TCEM

L'UMR "Transfert sol-plante et cycle des éléments minéraux dans les écosystèmes cultivés" (TCEM) a été créée en 2003 dans le cadre d'une recomposition du dispositif des départements "Environnement et Agronomie" (EA) et "Ecologie des Forêts, Prairies et Milieux Aquatiques" (EFPA) du centre INRA de Bordeaux-Aquitaine et de son rapprochement avec le dispositif d'enseignement supérieur local. L'objectif de la création de cette unité était de regrouper les chercheurs des départements EA et EFPA de l'INRA et les enseignants-chercheurs de l'ENITAB travaillant sur la biogéochimie des éléments minéraux dans les écosystèmes terrestres et de mettre en synergie les compétences apportées par ces différentes composantes. La création de l'UMR a notamment coïncidé avec le démarrage d'une activité de recherche sur le cycle biogéochimique des éléments minéraux dans les écosystèmes forestiers plantés.

La mission de l'unité est de produire des connaissances et des outils permettant *i*) de gérer durablement la fertilité chimique des sols agricoles et forestiers et *ii*) d'assurer la sécurité sanitaire des produits végétaux récoltés vis-à-vis du risque de contamination par les éléments traces. L'activité de recherche de l'UMR se décline en deux axes:

- l'étude et la modélisation du transfert sol-plante des éléments minéraux (Axe 1)
- l'étude et la modélisation du cycle des éléments minéraux dans les écosystèmes (Axe 2)

Les éléments étudiés sont les éléments nutritifs majeurs (P surtout, K et N dans une moindre mesure) et les éléments traces (oligo-éléments phytotoxiques à forte dose (Cu, Zn) ; éléments non essentiels toxiques (Cd, Pb)). Les échelles d'études sont adaptées à la notion d'unité de gestion ($m^2 \rightarrow ha$; $j \rightarrow an$).

L'UMR est organisée en trois équipes : 1) "BIOGéochimie des Eléments Traces", 2) "Nutrition Minérale et Gestion de la Fertilité" (étude de P et K en contexte agricole) et 3) "Ecosystèmes Forestiers" (étude de P et N en contexte forestier). Affecté à l'équipe Ecosystèmes Forestiers, je contribue à sa production de connaissances et j'en assure l'animation.

¹⁶ Sélection génétique voire clonage, fertilisation, travail du sol...

¹⁷ Régions forestières 330, 334, 401 et 404, telles que définies par l'Inventaire Forestier National. Les quatre principaux types stationnels de cette forêt sont : la dune, la lande sèche, la lande mésophile et la lande humide.

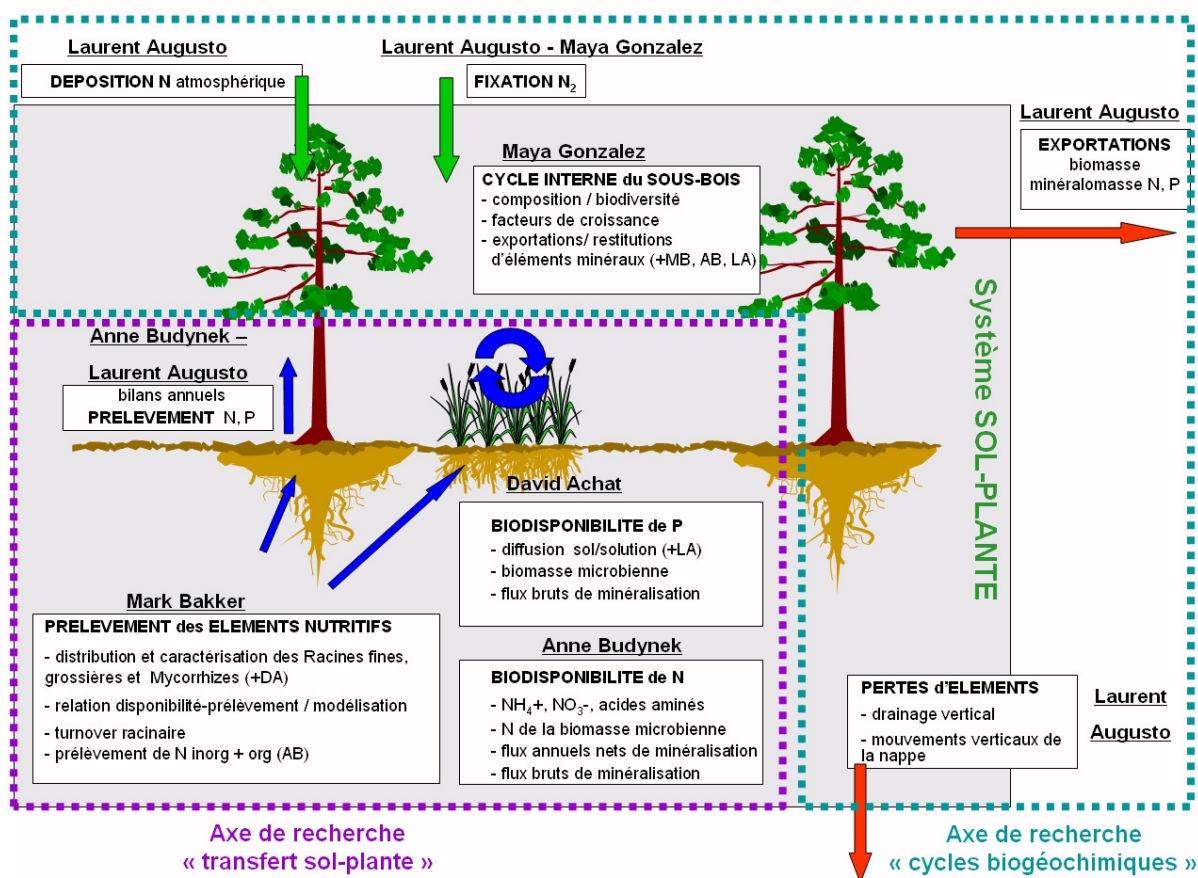
2.2 Programme de recherche personnel

2.2.1) Objectifs généraux

L'équipe Ecosystèmes Forestiers suit les objectifs scientifiques de l'UMR explicités sous la forme des axes de recherche "transfert sol-plante" et "cycles biogéochimiques". Toutefois, le programme de recherche de l'équipe est adapté afin de tenir compte des propriétés particulières des écosystèmes forestiers étudiés. Ces caractéristiques (et leurs conséquences en terme de recherche) sont principalement la **complexité** des écosystèmes (étude de nombreux processus) et l'**importance des compartiments et processus biologiques** (étude de N et des symbioses).

A titre personnel, je contribue majoritairement à l'axe de recherche "cycles biogéochimiques" (Figure 3). Je participe significativement à l'axe "transfert sol-plante" par le biais de collaborations internes.

Figure 3 - Schéma organisationnel de l'équipe "Ecosystèmes Forestiers" (2006-2009)



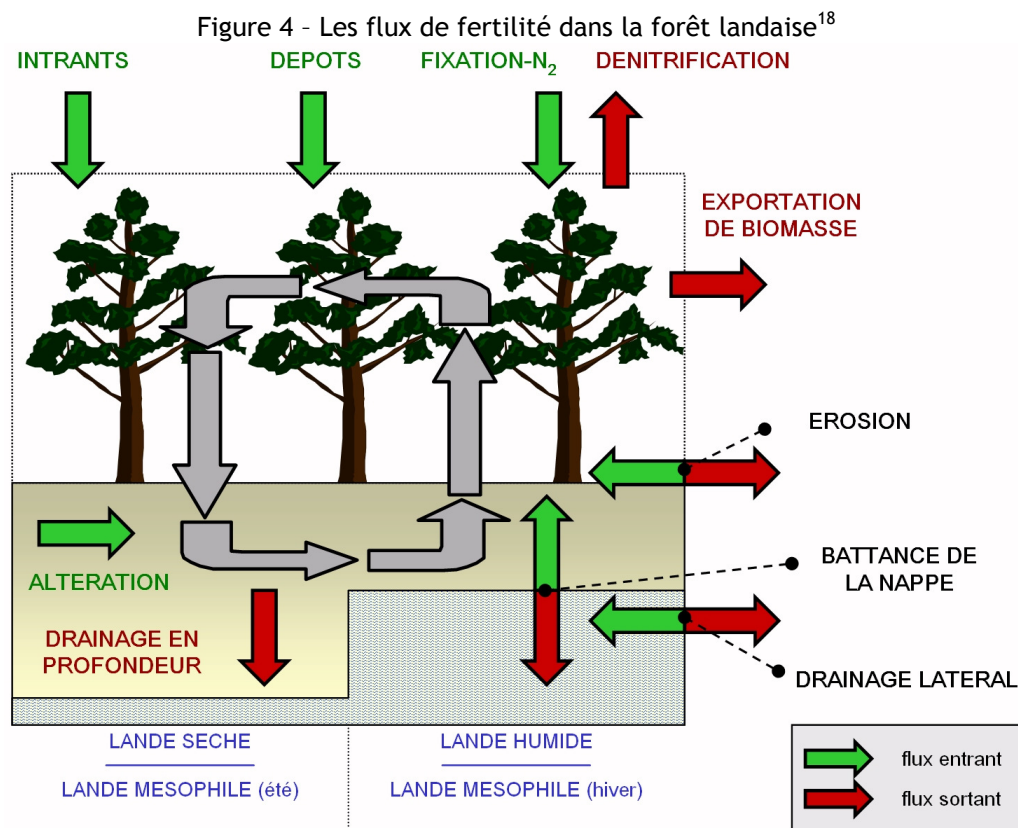
L'objectif appliqué de mon programme de recherche est d'évaluer la durabilité de ce système sur le plan de la fertilité des sols, et ce pour différents scénarii sylvicoles (e.g. intensification des récoltes pour la filière bois-énergie) et contraintes environnementales (e.g. changement de la productivité consécutif à un changement du climat).

Les objectifs scientifiques à moyen terme du programme sont les suivants :

- définir les compartiments et les processus de l'écosystème jouant un rôle significatif vis à vis de l'évolution de la fertilité chimique.
- quantifier et modéliser les flux d'éléments entre ces compartiments.
- coupler ces différents modèles avec les résultats acquis par les autres unités (modèles de croissance ; modèles de CO₂ et d'H₂O) afin de simuler les effets de diverses contraintes climatiques et scénarii sylvicoles sur le fonctionnement biogéochimique de l'écosystème et son bilan de fertilité.

2.2.2) Hiérarchisation des flux

Une première phase de réflexion sur les bilans de fertilité dans le cadre de mon écosystème-modèle a abouti à l'identification des flux pouvant intervenir en tant que termes du bilan (Figure 4).



Il s'avère que le nombre flux à prendre en compte dans une modélisation de la biogéochimie de l'écosystème est en inadéquation avec la capacité réaliste de production de l'équipe. En conséquence, il était indispensable de hiérarchiser les flux de manière à n'étudier que ceux qui étaient susceptibles de modifier sensiblement le fonctionnement biogéochimique de l'écosystème. Cette hiérarchisation a été faite sur base de synthèses bibliographiques spécifiques à chaque flux considéré. Elle a permis d'écartier dans un premier temps les flux de dénitrification (cf. Annexe II.2), d'érosion (cf. Annexe II.3), de drainage latéral (cf. Annexe II.4), d'altération des minéraux du sol (cf. Annexe II.5) ainsi que certains flux accessoires (cf. Annexe II.1). A l'inverse, les flux probablement important dans le fonctionnement biogéochimique de l'écosystème sont : *i*) les intrants (fertilisants ; amendements), *ii*) les dépôts d'origine atmosphériques, *iii*) la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique et *iv*) les exportations de biomasse. C'est l'étude de ces derniers flux qui constitue une part importante de mon programme de recherche (cf. ci-dessous).

Pour certains flux hydrologiques (battance de la nappe ; drainage en profondeur), les informations concernant leur caractérisation chimique étaient trop parcellaires pour déterminer s'ils méritaient d'être pris en compte dans les bilans biogéochimiques. Les flux de nutriments *via* les solutés du sol seront étudiés ultérieurement (cf. Projet de recherche).

Compte tenu des résultats de l'approche préliminaire, un programme initial de recherche a été écrit (disponible sur le site de l'UMR : www.bordeaux-aquitaine.inra.fr/tcem) et des opérations de recherche ont été initiées. Celles-ci s'articulent en trois chantiers principaux :

- 1) la caractérisation physico-chimique des sols de l'écosystème modèle,
- 2) la quantification des flux d'éléments minéraux,
- 3) la modélisation intégrée des bilans de fertilité (abordée dans la partie Projet du rapport).

¹⁸ Bien que les minéraux altérables fassent partie du sol et donc de l'écosystème, les éléments nutritifs constitutifs de ceux-ci ne sont pas directement assimilables par la végétation ou la microflore. C'est pourquoi le flux d'éléments issu de l'altération des minéraux est considéré comme un flux « entrant » de l'écosystème dans le cadre des bilans portant sur le stock d'éléments biodisponibles. De fait, il serait plus juste de parler de flux entrant et de flux sortant du cycle biogéochimique.

3. Caractérisation de l'écosystème-modèle

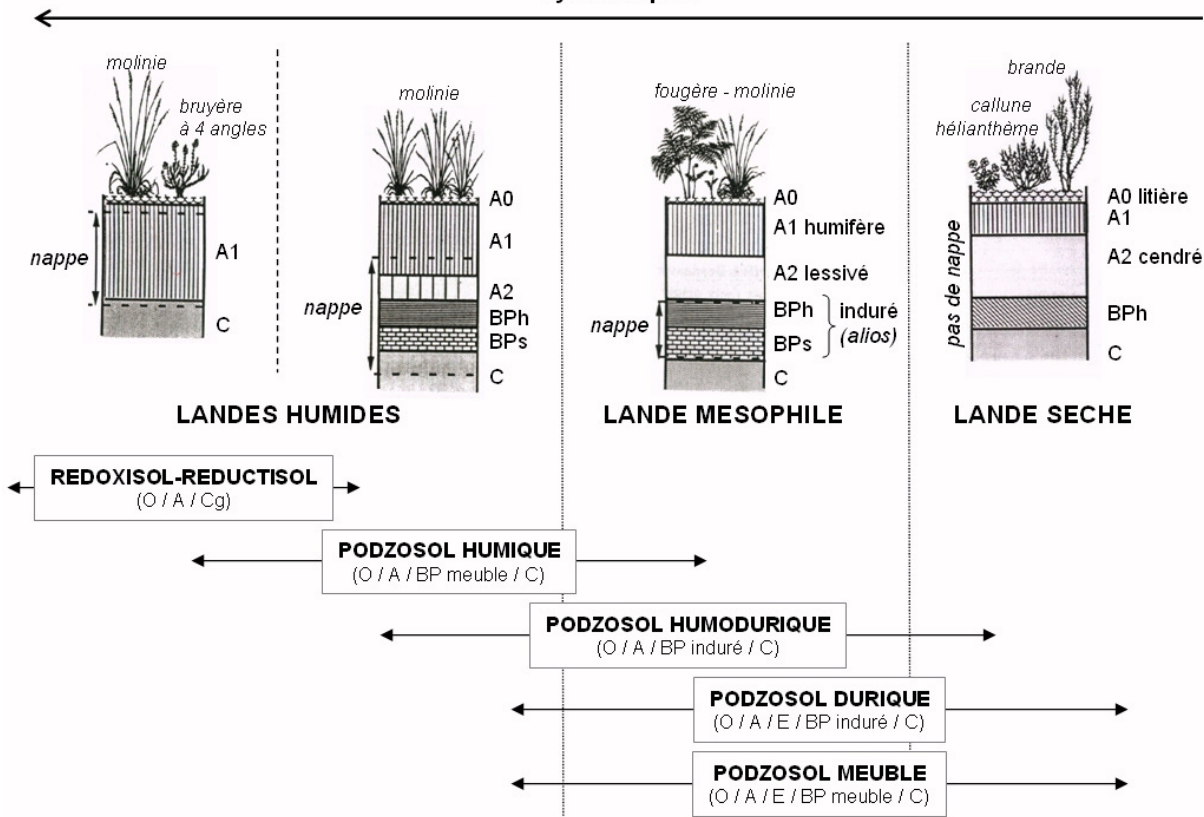
La modélisation du fonctionnement biogéochimique d'un écosystème forestier requière de bien connaître les caractéristiques biologiques et physico-chimiques de ses différents compartiments. Parmi ces compartiments, j'ai eu à étudier en particulier le compartiment "sols" ; les autres compartiments faisant l'objet de collaborations internes ou externes (sous-bois : M. Gonzalez (TECM) ; strate arborée : unités EPHYSE & BIOGECO).

Ce travail de "caractérisation physico-chimique des sols" s'est articulé en trois tâches principales qui sont *i)* une synthèse des connaissances disponibles, *ii)* une estimation des stocks en nutriments et *iii)* la caractérisation du fonctionnement biogéochimique des sols

3.1 Synthèse des connaissances disponibles

La caractérisation pédologique des sols et leurs distribution a fait l'objet de synthèses de type narratives (Augusto et al. 2006; Jolivet et al. 2007). De manière succincte (*cf.* Annexe I pour une présentation détaillée de l'écosystème-modèle), les peuplements forestiers se répartissent en quatre types stationnels en fonction de la profondeur du toit de la nappe, de la végétation et du type de sol : *i)* les dunes forestières à arenosols, *ii)* les landes sèches, *iii)* les landes mésophiles et *iv)* les landes humides. Dans les stations de landes, le type de sol est partiellement dépendant de la station (Figure 5).

Figure 5 - Caractérisation de la typologie stationnelle des Landes de Gascogne
Hydromorphie

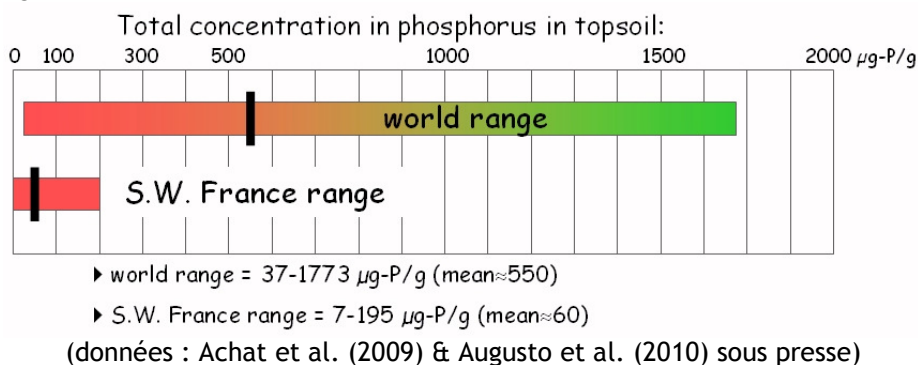


L'ensemble des informations quantitatives ont servi à alimenter une base de données régionale (Augusto et al. 2006; 2010 sous presse dans *European Journal of Soil Science*) qui devrait prochainement être mis à disposition de la communauté scientifique via la plateforme PIGMA du GIP ATeGeRi (*cf.* <http://cartogip.fr>).

3.2 Estimation des stocks de nutriments

Plusieurs campagnes d'échantillonnage¹⁹ couplés à un recueil systématique de l'information existante (Augusto et al. 2006) a permis d'estimer avec un niveau de fiabilité acceptable les stocks de nutriments contenus dans les sols (Augusto et al. 2010 sous presse). Les niveaux de stocks en nutriments sont variables d'une station à l'autre mais sont globalement indicateurs d'un niveau aigu d'oligotrophie. C'est particulièrement le cas des concentrations et des stocks en P qui placent les sols landais parmi les sols forestiers les plus pauvres de la planète (Figure 6).

Figure 6 - Gammes de valeurs des concentrations totales en P des sols étudiés



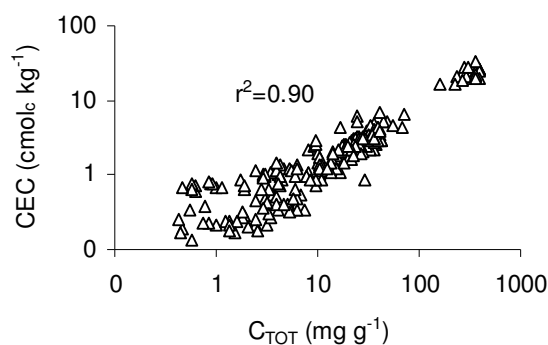
Un autre résultat saillant concernant les stocks en nutriments des sols de l'écosystème-modèle concerne la pauvreté en N des sols de dunes forestières. En effet, le ratio N_{TOT} / P_{TOT} est très faible pour ce type stationnel (~3.1) contre 8.5-11.0 pour les stations de lande. Il existe donc une forte suspicion de limitation de la croissance par N dans les dunes forestières et de limitation par P dans les stations de lande (des cas de co-limitation N-P pouvant exister, notamment dans les landes sèches).

3.3 Caractérisation du fonctionnement biogéochimique des sols

Outre les propriétés déjà connues (texture sableuse ; acidité ; oligotrophie), nos travaux ont mis en évidence un rôle primordial de la teneur en hydroxydes de Fe et Al dans la biodisponibilité du phosphore (cf. ci-dessous III.4.1.1) ainsi que de la teneur en matières organiques (Augusto et al. 2010 sous presse). En effet, les argiles minéralogiques (de type phyllosilicates) ne sont présents qu'à l'état de traces dans les sols de l'écosystème-modèle (Latouche 1971). Ainsi, les sols étudiés sont quasiment exclusivement composés de quartz (SiO_2 ; un minéral sans nutriment ni propriété réactionnel) et de matières organiques (Legigan 1979; Righi 1977; Righi and De Coninck 1977; Righi and Wilbert 1984). Dans ces conditions, il est logique d'observer de fortes corrélations entre la teneur en C (proportionnelle à la teneur en matières organiques) du sol et les principales propriétés (CEC ; cycle de P ; pH ; densité apparente) de celui-ci (Augusto et al. 2010 sous presse). Le rôle des matières organiques est particulièrement important pour la densité apparente (résultats non présentés) et la capacité d'échange cationique (CEC : Figure 7).

Il est fréquent d'observer une forte contribution des matières organiques d'un sol forestier à la CEC (Turpault et al. 1996). Toutefois, une CEC complètement dépendante de la teneur en C est un phénomène très rare (Ross et al. 2008), rapporté dans un seul cas autre que le notre (Johnson 2002)²⁰.

Figure 7 - Relation entre CEC et teneur en C



¹⁹ Collaborations avec plusieurs unités recherche de Bordeaux et de Montpellier, des instituts de recherche-développement et l'ONF.

²⁰ Dans le même type d'écosystème que le notre, à savoir un peuplement forestier résineux poussant sur des podzols à *Ericacées*.

4. Quantification des flux d'éléments minéraux

4.1 Transferts sol-plante de phosphore

Comme cela a été évoqué précédemment (cf. 2.2.1), la modélisation du transfert sol-plante de phosphore ne constitue pas le cœur de mon programme de recherche. J'y contribue toutefois de manière très active au travers de l'encadrement d'étudiants et de collaborations avec des collègues (de l'unité ou de l'extérieur).

Le transfert sol-plante de phosphore peut être décomposé en deux questions : *i*) quelle est la quantité de P présent sous forme assimilable (phosphates : $H_xPO_4^{(3-x)-}$) par la plante ? et *ii*) la partie du sol où le P assimilable est présent est-elle explorée par une racine fine de la plante (ou un filament mycorhizien) ? Le prélèvement effectif en P est la résultante de ces deux réponses.

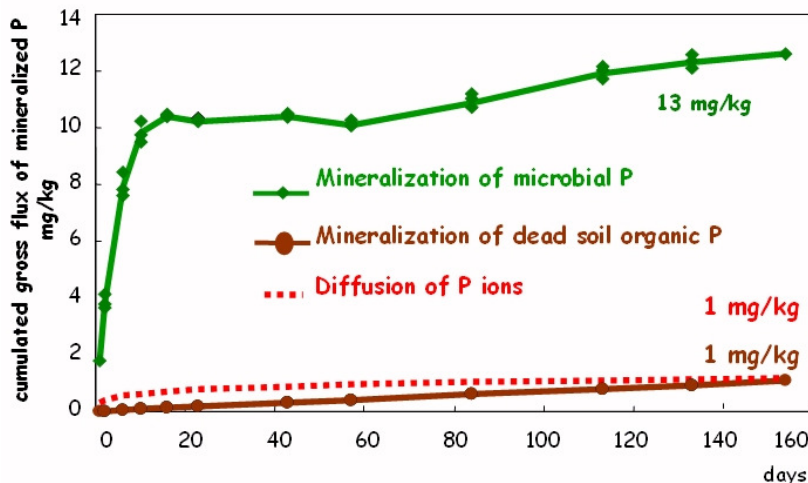
4.1.1) Offre du sol en P assimilable

Pour être effectivement prélevé par la plante, le P doit être présent dans la solution du sol sous une forme assimilable (Biddulph and Woodbridge 1952; Smil 2000). La quantité de PO_4 dans la solution du sol dépend (Morel 2007) : *i*) du flux de minéralisation des matières organiques mortes du sol, *ii*) du turnover de la microflore du sol ("*reminéralisation*") et *iii*) de la capacité d'échange en PO_4 du sol à son interface sol-solution.

A mon arrivée dans l'UMR TCEM, j'ai commencé à m'intéresser à la disponibilité du P dans le sol. Les premières mesures utilisant des radio-isotopes (^{32}P) ont été faites en collaboration avec le spécialiste de l'unité dans ce domaine (C. Morel). C'est suite à ces premiers résultats qu'un doctorat a eu lieu dans l'UMR pour lequel j'ai été encadrant associé (encadrants principaux : C. Morel & M.R. Bakker).

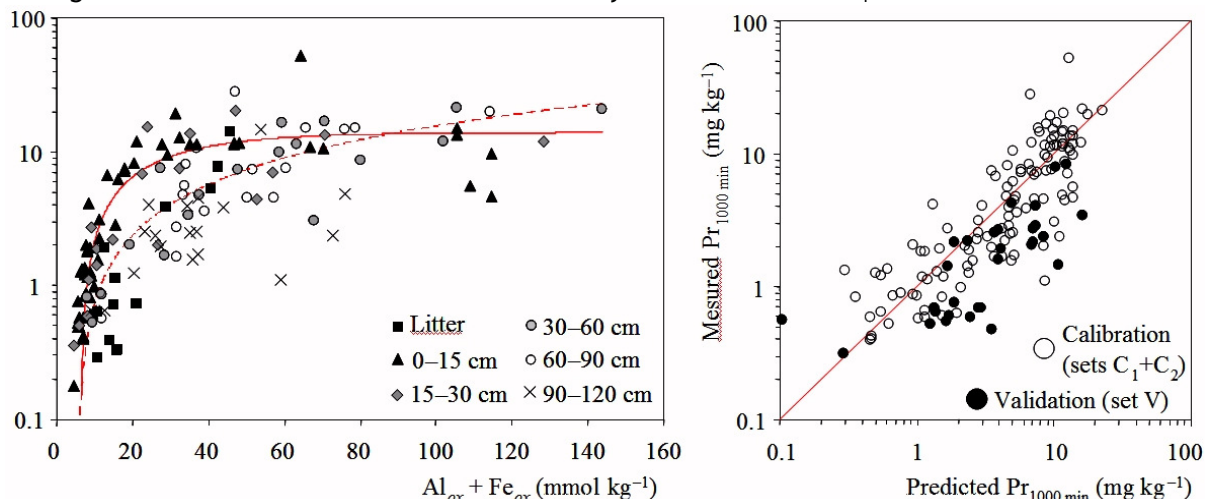
Durant ce doctorat, les flux de minéralisation et de reminéralisation ont été quantifiés par des méthodes isotopiques et des incubations de sols de longue durée (Achat et al. 2010 sous presse dans *Soil Biology and Biochemistry* ; Achat et al. 2010 sous presse dans *Geoderma*). L'un des principaux résultats de ce travail de collaboration a été de montrer que, en l'absence de perturbation du sol, le turnover microbien était le processus biologique majoritaire dans le contrôle de la production de PO_4 (Figure 8).

Figure 8 - Les flux biologiques de production de P assimilable dans le sol



Toujours dans le cadre de ce doctorat, j'ai mené conjointement avec le doctorant un travail de quantification du flux de diffusion de PO_4 à l'interface sol-solution par des approches isotopiques. Une modélisation a d'ailleurs permis de construire des fonctions de pédo-transferts estimant le flux de transfert de PO_4 à cette interface en fonction des propriétés physico-chimiques du sol (Achat et al. soumis à *Journal of Soils and Sediments*). Dans le cadre des sols acides étudiés, ce sont les quantités en oxydes de Fe et Al ainsi que les teneurs en matières organiques du sol qui expliquent le mieux la capacité du sol à échanger PO_4 (Figure 9). Dans le contexte de l'écosystème étudié, la quantité d'oxydes dans le sol est la première variable explicative de la croissance en hauteur des peuplements de pins maritimes (Meredieu et al. 2007), ce qui est concordant avec la déficience aiguë en P qui existe pour ces sols (Achat et al. 2009; Trichet et al. 2009).

Figure 9 - Relation entre la teneur du sol en oxydes et le flux de PO₄ à l'interface sol-solution

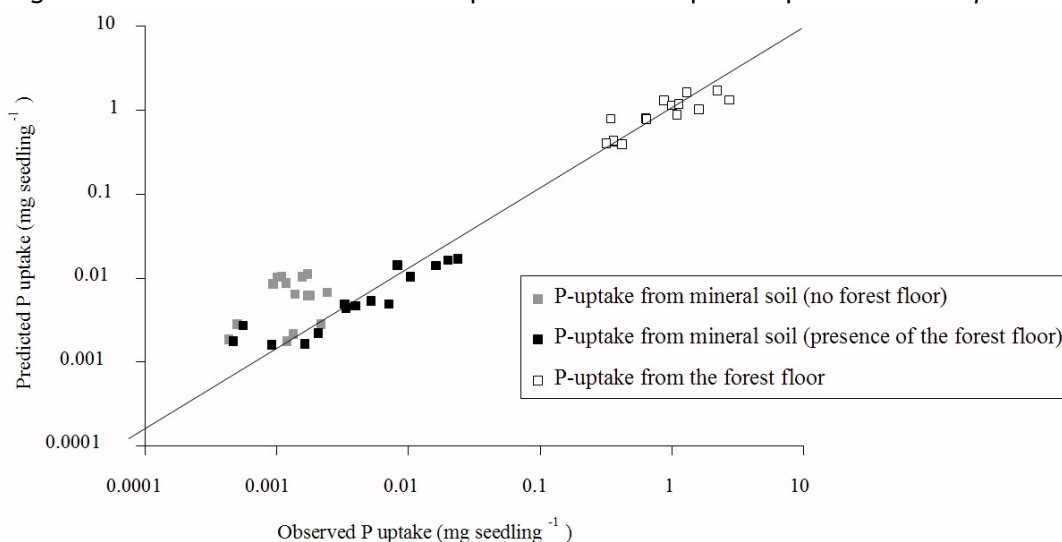


4.1.2) Capacité de prélèvement de la plante et prélèvement de P par la plante

Ma contribution à la modélisation de la capacité de prélèvement des plantes s'est faite essentiellement par le biais de collaborations internes et externes. Cela concernait à la fois la quantification du réseau de racines fines des arbres et des espèces compétitrices du sous-bois (Andreasson et al. 2009; Bakker et al. 2005; Bakker et al. 2006a; Bakker et al. 2007; Bakker et al. 2009; Gonzalez et al. 2009) et l'étude du cortège symbiotique mycorhizien (Ali et al. 2007a, b; Bakker et al. 2006b; Bakker et al. 2009; Domergue et al. 2007; Domergue et al. 2008; Plassard et al. 2006; Plassard et al. 2007a; Plassard et al. 2007b).

J'ai été d'avantage impliqué dans la modélisation du flux de prélèvement de P par la plante. En effet, un travail de conceptualisation de l'offre du sol en P (cf. III.4.1.1), de la capacité de prélèvement des arbres (cf. ci-dessus) et de la réponse de la plante en termes de croissance a été conduit dans le cadre d'un post-doctorat que j'ai encadré. Ce post-doctorat a conduit à l'élaboration d'un modèle mécaniste (Jonard et al. 2010) qui a été validé (Figure 10) par une expérience en conditions contrôlées utilisant des radio-isotopes (Jonard et al. 2009).

Figure 10 - Modélisation mécaniste du prélèvement de P par des plants de *Pinus pinaster*



4.2 Cycles biogéochimiques de nutriments

4.2.1) Flux de nutriments via les intrants de gestion sylvicole

L'écosystème-modèle (la forêt des Landes de Gascogne) est une forêt de plantation gérée intensivement. Pour accroître la productivité, les gestionnaires ont ainsi souvent recours à des intrants. Il s'agit ici le plus souvent²¹ de fertilisants-P. Avec le développement de la filière bois-énergie, il est probable que les peuplements recevront également des quantités croissantes de cendres de bois (résidus de combustion). J'ai eu à évaluer les impacts agronomiques et environnementaux de ces deux types de pratiques.

a) Fertilisation phosphatée

Une compilation des résultats de l'ensemble des essais de fertilisation ayant existés sur les cinquante dernières années a été faite (collaboration INRA-TCEM, INRA-EPHYSE & FCBA). Cette compilation a conduit à la création d'une base de données dont j'ai eu la charge et que j'ai analysée selon la méthode de la méta-analyse (Ainsworth et al. 2007; Gurevitch and Hedges 1999). Cette étude (Trichet et al. 2007; Trichet et al. 2009) a notamment confirmé que le phosphore était le principal nutriment limitant la croissance des peuplements dans les stations mésophiles et humides (Tableau 1). Elle corrobore également l'hypothèse du rôle probablement limitant de l'azote dans les stations sèches et surtout dunaires du massif forestier étudié. L'effet de la fertilisation phosphatée sur la croissance est sensible durant 10-15 années après le traitement.

Tableau 1 - Effet de la fertilisation phosphatée sur la vitesse de croissance des peuplements

Station	Gain de croissance (an an ⁻¹ par rapport au témoin)
lande sèche	+ 0.02 ± 0.03 ^{ns & a}
lande mésophile	+ 0.26 ± 0.06 ^{* & b}
lande humide	+ 0.20 ± 0.02 ^{* & b}

ns/* : différence non significative/significative par rapport au témoin
a/b : des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les stations

b) Apports de cendres et de déchets

Dans l'écosystème-modèle, il n'existait pas d'essai agronomique sur les effets d'un apport de cendres de bois. C'est pourquoi, cette question a été abordée en utilisant les méthodes de la méta-analyse (Ainsworth et al. 2007; Gurevitch and Hedges 1999). Une base de données regroupant les résultats déjà publiés sur le sujet a été montée et analysée. En conjonction avec une revue classique de la littérature (*i.e.* de type narrative), nous avons produit une synthèse quantitative et qualitative des effets d'un apport de cendres sur le fonctionnement d'un écosystème forestier (Augusto et al. 2008a). Nos principales conclusions sont les suivantes : *i*) l'apport de cendres a un triple effet sur l'écosystème (amendement carbonaté ; fertilisation en K, Ca, B, P... (Figure 11) ; contamination en éléments traces métalliques), *ii*) l'intensité des effets est principalement contrôlée par la dose en cendres et *iii*) l'apport de cendres ne stimule la croissance des peuplements que lorsque le sol est de nature organique, comme un sol tourbeux (Figure 12). Ce dernier point trouve son origine dans la composition de la base de données. En effet, la plupart des publications existantes proviennent d'études conduites dans des pays nordiques. Dans cette région, le principal nutriment limitant la croissance est l'azote (Ingerslev and Hallbacken 1999; Pettersson and Hogbom 2004). Dans les sols très organiques, cette limitation en N est liée à un faible flux de minéralisation consécutif à l'acidité du milieu. Dans ces conditions, l'effet neutralisant des cendres de bois (amendement carbonaté) stimule la minéralisation des matières organiques, la production de N assimilable et la croissance des arbres. De la même manière, l'absence de réponse des arbres poussant sur sols minéraux nordiques (Figure 12) ne doit pas être perçue comme une règle systématique : l'apport de cendres dans un écosystème fortement limité en K, Ca ou Mg aura probablement un effet significatif sur la croissance des arbres (Augusto et al. 2008b).

²¹ Des herbicides sont aussi utilisés ponctuellement lors des opérations de plantation.

Figure 11 - Effet d'un apport de cendres sur la composition foliaire des arbres (% / témoin)

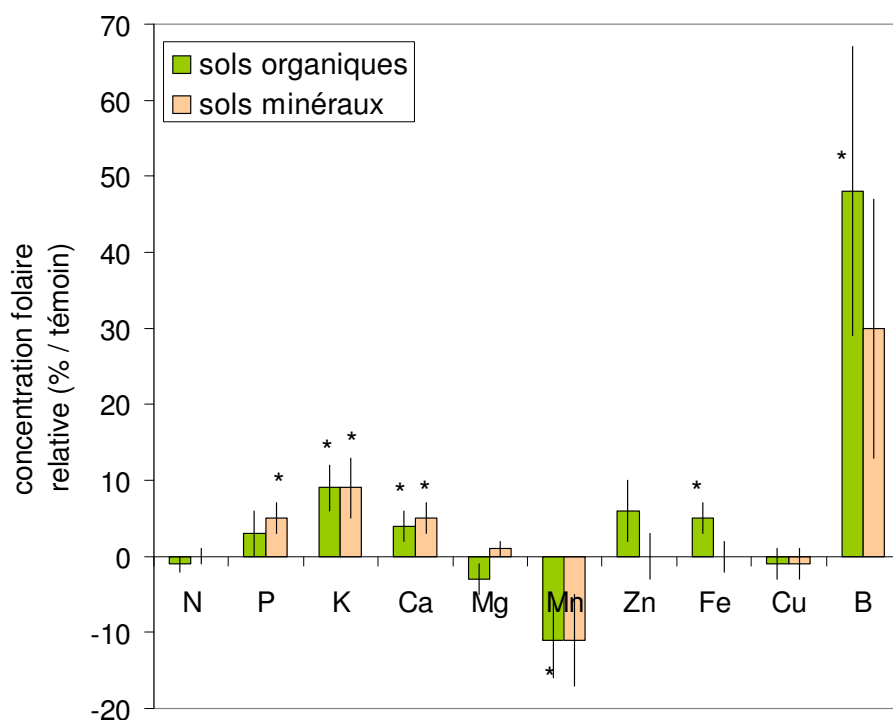
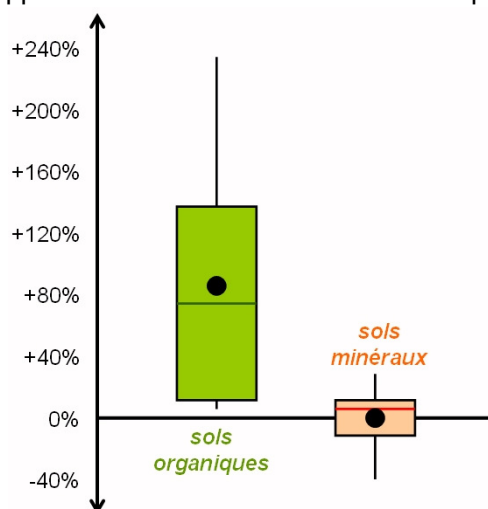


Figure 12 - Effet d'un apport de cendres sur la croissance des peuplements (% / témoin)



Il est à noter que les cendres de bois ne sont pas les seuls déchets qui sont épandus dans l'écosystème-modèle. En effet, des industries et des collectivités utilisent des forêts dunaires pour déverser *via* des réseaux d'aspersion des eaux de papeterie ou des eaux épurées de station d'épuration²². Dans ce contexte, j'ai eu à produire des expertises sur les impacts agronomique et environnemental de ces pratiques (Augusto 2007; Augusto et al. 2007; Augusto et al. 2010).

²² Il s'agit d'eaux ayant fait l'objet d'une épuration mais qui contiennent encore des quantités non négligeables de nutriments.

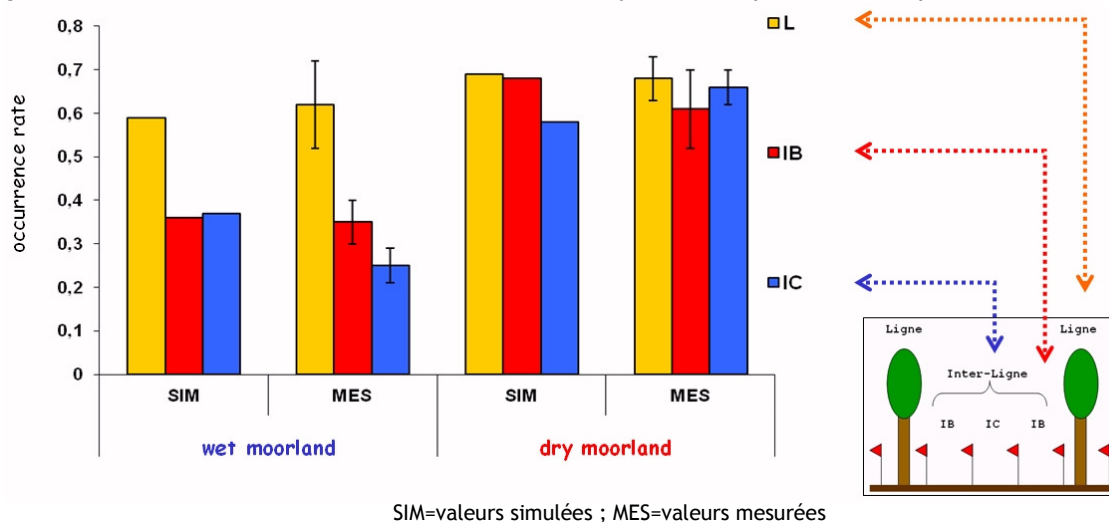
4.2.2) Fixation symbiotique de l'azote par les légumineuses du sous-bois

Les peuplements de pins maritimes, du fait de leur faible densité de couvert (Berbigier and Bonnefond 1995), ont un sous-bois très abondant (Bakker et al. 2008; Porte et al. 2009). Parmi les espèces du sous-bois, il y a plusieurs espèces de la famille des *Papilionacées* (i.e. "légumineuses") capables d'assimiler l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec certains genres bactériens (Galloway et al. 2004). La principale espèce de l'écosystème-modèle est l'ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*). Etant donné que l'ajonc d'Europe n'est pas introduit par le gestionnaire, le flux d'azote entrant dans l'écosystème par fixation symbiotique dépend à la fois *i*) de l'abondance spontanée de cette espèce dans une parcelle donnée et *ii*) des performances intrinsèques des individus à fixer l'azote (en $\text{g}_N \text{kg}_{\text{biomasse}}^{-1}$). Ces deux aspects de la quantification et la modélisation du flux de fixation font l'objet de deux volets de recherche de nature très différente, bien que complémentaire.

a) Modélisation de l'abondance spontanée en individus

Pour cette modélisation, je travaille en forte interaction avec une collègue écologue de l'unité (M. Gonzalez). Les études que nous conduisons portent sur les caractérisations autécologique et synécologiques de l'espèce fixatrice. Nous nous intéressons notamment à la dynamique des populations d'ajoncs d'Europe dans notre milieu (Gonzalez et al. 2010). Nous développons actuellement un modèle mécaniste (Mathieu 2008) dans le cadre d'un doctorat (F. Delerue), modèle qui donne déjà des résultats encourageants (Figure 13).

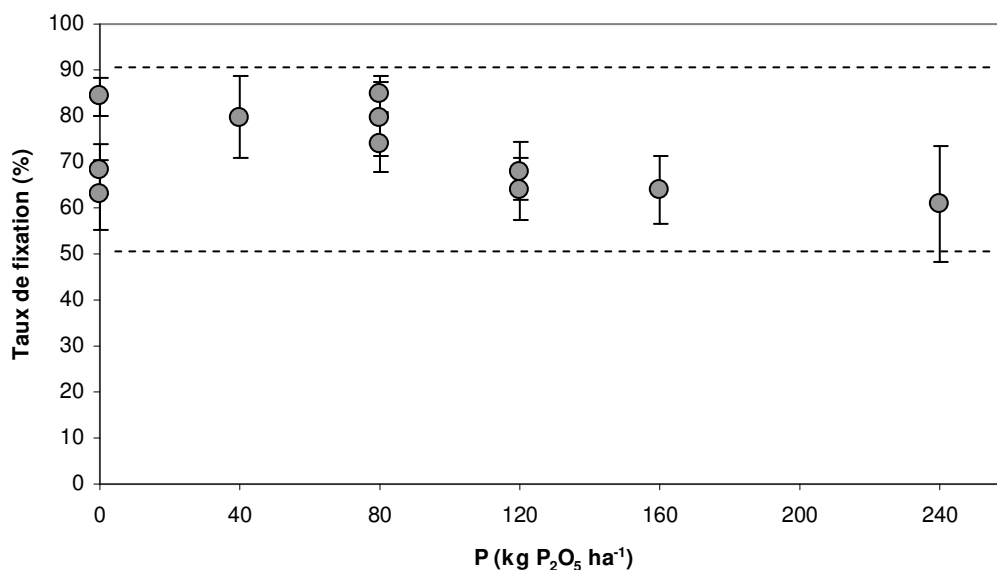
Figure 13 - Simulation mécaniste de l'abondance en ajonc d'Europe dans deux parcelles forestières



b) Etude des performances de l'espèce-cible à fixer l'azote atmosphérique

La capacité des légumineuses à fixer symbiotiquement l'azote dépend de plusieurs facteurs. Il s'agit principalement (Houlton et al. 2008; Rastetter et al. 2001; Schulze 2004; Vitousek et al. 2002) *i*) des conditions favorisant la photosynthèse (lumière ; CO_2 ; H_2O), *ii*) des ressources faibles du sol en N assimilable, et *iii*) de la disponibilité élevée en P assimilable. Les deux premiers facteurs sont respectivement étudiés dans le modèle ci-dessus (III.4.2.2)a)) ou considérés comme non limitant car très faibles (Combes 2000). Dans ces conditions, je me suis surtout intéressé à la vitesse de croissance de l'ajonc d'Europe (Augusto et al. 2009) sous diverses contraintes d'alimentation en P (Augusto et al. 2005) et à l'efficacité de fixation en azote de cette espèce (Cavard et al. 2005; Cavard et al. 2007). Les essais *in situ* montrent ainsi que la disponibilité croissante en P augmente le flux de fixation de N atmosphérique non pas par une augmentation de efficacité de fixation (Figure 14) mais par une production de biomasse accrue.

Figure 14 - Taux de fixation de l'azote d'*Ulex europaeus* après différentes doses de P



4.2.3) Modélisation de l'incorporation de nutriments dans la biomasse arborée

Lorsque le gestionnaire récolte de la biomasse forestière (surtout des troncs mais de plus en plus des rémanents²³), il exporte aussi les nutriments contenus dans celle-ci. L'étude et la modélisation de la distribution des nutriments dans l'arbre font l'objet du travail d'un groupe de chercheurs bordelais (collaboration TCEM-EPHYSE-BIOGECO), dont j'assure l'animation.

Dans un premier temps, nous avons cherché à développer, ou à valider, des méthodes permettant de s'affranchir de la très lourde logistique nécessaire pour ce genre d'études (Augusto and Bert 2005; Augusto et al. 2009).

Par la suite, nous avons procédé à un important échantillonnage de tissus au sein d'une chronoséquence forestière. Les résultats montrent que les nutriments ne sont pas distribués de manière homogène dans l'arbre (Frayse et al. 2007). En effet, les concentrations en nutriments sont d'autant plus élevées que le tissu de l'arbre étudié est physiologiquement actif (e.g. bourgeons > aiguilles > écorce > aubier > duramen). Ceci est en accord avec ce qui a été déjà observé sur d'autres espèces et dans d'autres contextes (Augusto et al. 2000b; Hopmans et al. 1993; Laclau et al. 2000; Meerts 2002; Penninckx et al. 2001; Ranger et al. 1997). Au sein d'un même compartiment de l'arbre (e.g. les branches), c'est donc la proportion relative en ses différents tissus (e.g. écorce et aubier) et les phénomènes de retranslocation interne (ColinBelgrand et al. 1996; Laclau et al. 2001; Saint-Andre et al. 2002) qui régissent la teneur en nutriments. La proportion des différents tissus d'un compartiment étant dépendante de la dimension de ce dernier, il est alors mécanique d'observer une forte relation entre des variables dendrométriques et des concentrations en nutriments (Augusto et al. 2008b). Un résultat marquant de cette étude a été de montrer que ce type de relation était bien le résultat d'une distribution des tissus dans l'architecture de l'arbre et non de l'âge de ces tissus (Figure 15). Ces modèles de distribution des nutriments ont été validés à la fois pour les différents compartiments du pin maritime (Figure 16) et pour les parties traditionnellement récoltées par le gestionnaire, comme le tronc de bois fort. Les modèles que nous avons bâtis ont été incorporés dans le modèle de croissance *Pp3* supporté par la plateforme *CAPSiS* (collaboration avec C. Meredieu).

²³ On définit comme rémanents, toutes les parties de l'arbre qui ne font traditionnellement pas l'objet de la récolte forestière (tronc de l'arbre depuis sa base jusqu'à une hauteur où son diamètre passe en deçà de 7 cm de diamètre ("*tronc de bois fort*")). Les rémanents sont donc constitués de la canopée (branches et feuillage), de la souche et des racines.

Figure 15 - Concentration en N de branches en fonction de leur âge et leur diamètre

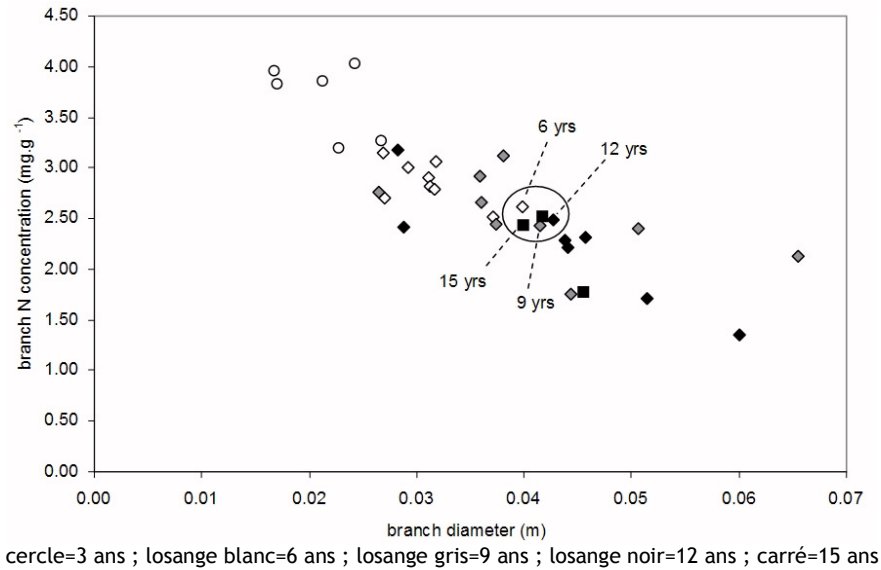
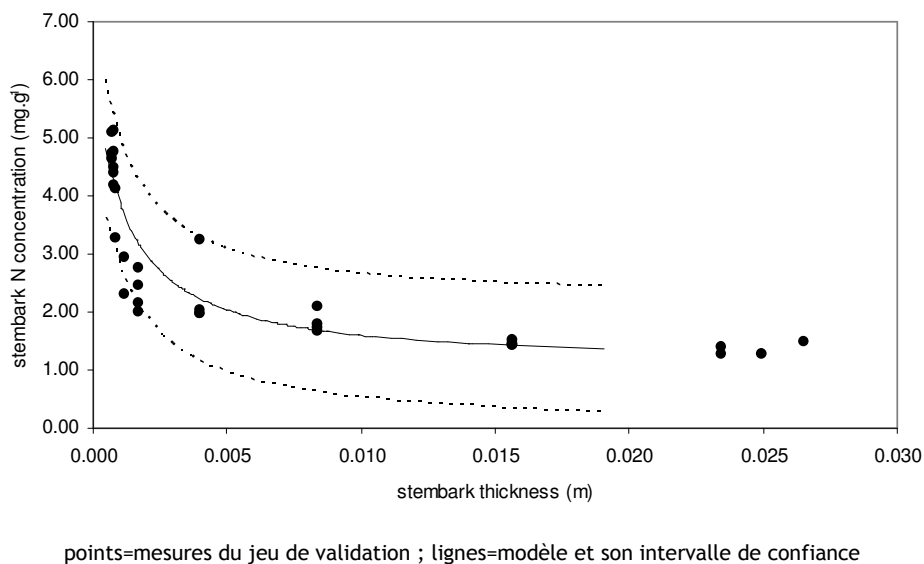


Figure 16 - Validation du modèle de distribution de N dans l'écorce de *Pinus pinaster*



4.2.4) Etude des dépôts atmosphérique et des flux de solution du sol

Parmi les flux de nutriments ayant été identifiés comme important pour le fonctionnement biogéochimique du système sol-plante, deux se font principalement sous forme de solutés aqueux. Il s'agit des dépôts atmosphériques et des pertes d'éléments du sol par lixiviation. Une quantification raisonnablement fiable de ces flux requière un suivi analytique régulier de sites instrumentés pendant plusieurs années. Il s'agit donc d'opérations de recherche particulièrement lourdes à conduire. Du fait de la structure de l'équipe (sans soutien technique depuis sa création jusqu'à 2010), il a été convenu en accord avec le Directeur de l'Unité qu'il était préférable de ne pas débiter tout de suite de tels suivis.

Toutefois, je conserve une attitude de veille scientifique active concernant ce type de processus biogéochimique. Cela se traduit notamment par le suivi des nouveaux résultats de la communauté scientifique et l'entretien de liens de collaboration avec l'extérieur (e.g. unité BEF à Nancy ; Université de Ghent : De Schrijver (2007; 2008)).

Pour la suite de ma recherche, il semble possible de débiter des études concernant les flux de nutriments sous forme de solutés (cf. § Projet de recherche ci-dessous).

Projet de recherche

La suite de mon travail de recherche devrait s'articuler en deux types d'activités : *i*) la poursuite d'études quantitative sur les flux de nutriments et *ii*) l'accroissement de mes travaux en modélisation.

I. Quantification des flux de nutriments

Pour l'essentiel, le travail de caractérisation de l'écosystème-modèle et l'estimation de certains flux, comme les pertes de nutriments *via* la minéralomasse arborée, sont à présent réalisées. Toutefois, d'autres flux doivent continuer de faire l'objet d'études (e.g. fixation symbiotique de l'azote atmosphérique) ou commencer à être quantifier (flux de nutriments sous forme de solutés).

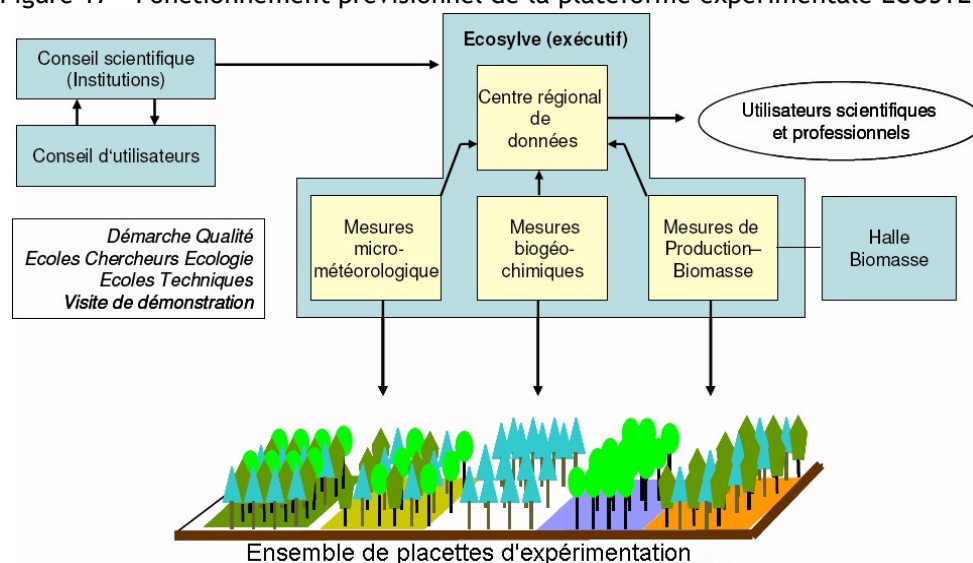
1. Flux de nutriments sous forme de biomasse

Une part très significative de mon temps de recherche sera encore consacrée à des études sur la végétation. Il s'agira de fournir des données nécessaires à une future modélisation. Ces opérations de recherche concerneront à la fois des études complétant des résultats déjà acquis (e.g. étude de la distribution des nutriments dans les systèmes racinaires du pin maritime ; collaboration TCEM-EPHYSE-BIOGECO-UE) ou cours d'acquisition (encadrement d'un doctorat sur la fixation symbiotique de l'azote ; 2010-2012).

2. Flux de nutriments sous forme de solutés

Parmi les flux de nutriments ayant été identifiés comme important pour le fonctionnement biogéochimique du système sol-plante, plusieurs se font principalement sous forme de solutés aqueux. Il s'agit *i*) des dépôts atmosphériques (cf. Annexe III), *ii*) des pertes d'éléments du sol par lixiviation et *iii*) des échanges sol-nappe. Une quantification fiable de ces flux requiert un suivi analytique régulier de sites instrumentés pendant plusieurs années. Il s'agit donc d'opérations de recherche particulièrement lourdes à conduire. Il semble toutefois possible de débiter prochainement l'étude des flux de nutriments sous forme de solutés. En effet, l'UMR TCEM est co-fondatrice (collaboration avec EPHYSE-UE-BIOGECO) d'un projet de plateforme forestière expérimentale (ECOSYLVE) qui devrait être mis en place dans les prochaines années (Figure 17). Pour lancer un tel programme de monitoring, je m'appuierai sur les compétences et l'expérience en ce domaine des collègues d'EPHYSE (INRA-Bordeaux) et de BEF (INRA-Nancy).

Figure 17 - Fonctionnement prévisionnel de la plateforme expérimentale ECOSYLVE



II. Modélisation du fonctionnement biogéochimique d'un écosystème forestier de production

1. Etat d'avancement personnel

L'objectif à terme de mon programme est la modélisation intégrée du fonctionnement d'un écosystème forestier géré intensivement. Je vise donc à modéliser les flux étudiés qui sont vus comme autant de modules d'un modèle intégratif. Mon objectif pour l'avenir est de mettre un accent tout particulier sur la démarche modélisatrice. Cette orientation est basée sur le constat que la quantité de données acquises par l'équipe, bien que jamais complètement satisfaisante, devrait être suffisante pour débiter significativement ce chantier en collaboration avec les unités EPHYSE et BIOGECO.

Sur certains flux de nutriments, les connaissances et les données acquises ont déjà permis d'entamer cette approche. Ainsi, les résultats obtenus sur la distribution de nutriments dans la biomasse du pin maritime (Augusto et al. 2008b) ont été intégrés dans le modèle de croissance Pp3 porté par la plateforme de simulation CAPSIS. De même, le prélèvement de P par des plantules de pin a été simulé avec succès (Jonard et al. 2010). D'autres modèles sont en cours de préparation et portent sur la biodisponibilité en P (Achat et al. x2) et la fixation symbiotique de N (encadrement d'une thèse en 2010-2013).

Il est à noter que je ne revendique pas de modéliser personnellement le fonctionnement complet d'un écosystème complexe. Lorsque c'est possible, j'utilise des modèles existants ou j'essaie de nouer des collaborations. C'est ainsi que j'ai cherché à confirmer mon hypothèse initiale de flux nul d'altération des minéraux du sol (cf. Annexe II.5) par des modèles. Après des contacts avec une équipe finlandaise, j'ai utilisé le **modèle de minéralogie normative NORMA** (Salminen et al. 2008; Tarvainen et al. 1996) pour établir la composition minéralogique de quelques sols landais (Tableau 2).

Tableau 2 - Composition minéralogique de six sols forestiers landais

	Dune Forestière	Lande Sèche #1	Lande Sèche #2	Lande Mésophile	Lande Humide #1	Lande Humide #2
Apatite	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%	0.0%
Minéraux calciques ^(a)	0.3%	0.1%	0.1%	0.0%	0.0%	0.0%
Phyllosilicates	0.0%	0.0%	0.0%	0.1%	0.1%	0.1%
Minéraux ferreux ^(b)	1.0%	0.3%	0.7%	0.3%	0.6%	3.6%
Minéraux siliceux ^(c)	0.9%	0.1%	0.5%	0.2%	0.9%	1.6%
K-feldspaths	11.3%	3.5%	9.8%	6.4%	6.2%	8.0%
Plagioclases	9.0%	2.9%	5.3%	3.9%	5.6%	4.5%
Zircon	0.3%	0.5%	0.3%	0.4%	0.3%	0.3%
Quartz	77.3%	92.5%	83.2%	88.8%	86.4%	82.0%

(a)=(calcite+sphène) ; (b)=(goethite+ilménite+magnétite) ; (c)=(hornblende+trémolite+sillimanite)

Comme l'avaient indiqué plusieurs études sur base d'observations, les sols de l'écosystème étudié sont essentiellement composés de quartz (77-93%) et de feldspaths (7-20%).

Sur base de ces données minéralogiques et d'informations biogéochimiques (non présentées ici), j'ai cherché à quantifier le flux d'altération des minéraux du sol. Pour cela, j'ai participé (collaboration avec l'Université de Lund, Suède) à la rénovation de l'interface du **modèle d'altération PROFILE-SAFE** (Sverdrup et al. 2006). L'utilisation de ce modèle a permis de confirmer mon hypothèse initiale, à savoir que les flux de libération de nutriments *via* l'altération des minéraux est négligeable dans le contexte étudié ($P < 0.01 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$; $K \approx 0.23 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$; $Ca \approx 0.02 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$; $Mg < 0.01 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$).

2. Modélisation biogéochimique dans les écosystèmes forestiers

2.1 Modèles disponibles

Comme nous l'avons vu, la prise en compte de la biogéochimie est une des composantes centrales du concept de développement écologiquement durable des forêts (Flueck 2009). Pour ce faire, les écologues disposent de très nombreux modèles, dont la plupart peuvent entrer dans l'un des trois types de modèles suivants (Jorgensen 2008) : *i*) les modèles de dynamique de populations, *ii*) les modèles de distribution spatiale et *iii*) les modèles biogéochimiques. Ces derniers ont l'avantage d'être basés sur des phénomènes de causalité, ce qui en facilite l'utilisation et l'interprétation. A l'inverse, ils ont l'inconvénient de requérir un jeu de données riche et sont donc difficile à calibrer (Jorgensen 2008).

Il existe un nombre conséquent de modèles biogéochimiques dédiés aux écosystèmes forestiers (Homann et al. 2000) et fonctionnant aux échelles de l'unité de gestion ($m^2 \rightarrow ha$; $j \rightarrow an$). Globalement, ils se répartissent en plusieurs sous-types (Homann et al. 2000; Kros and Warfvinge 1995) :

- **modèles de croissance et de cycles biogéochimiques**

Ces modèles (e.g. PnET-CN ; TRIPLEX) sont centrés sur C et N car ils reposent sur l'hypothèse que la croissance des forêts est limitée par la photosynthèse (CO_2 ; lumière), la transpiration (H_2O) et les ressources en azote minéral (NO_3^- & NH_4^+). En conséquence, ils sont structurés en deux modules de simulation : *i*) un modèle écophysio-logique et hydrique faisant croître les arbres en fonction des conditions abiotiques (e.g. 3PG ; G'Day ; SOLVEG ; TREEDEV) et *ii*) un modèle de recyclage de la matière organique (e.g. FullCAM ; ROMUL ; SNAP ; YASSO) faisant produire de l'azote minéral en fonction des chutes de litières et des conditions de décomposition (e.g. humidité et $T^\circ C$ du sol).

Les modèles de croissance intégrant la biogéochimie du phosphore sont très rares (Homann et al. 2000; Kros and Warfvinge 1995). De plus, parmi ceux-ci, beaucoup ne sont plus disponibles ou documentés, ce qui constitue l'un des obstacles fréquemment rencontrés en modélisation (Tiktak and Vangrinsven 1995). Les modèles NuCM (Sogn et al. 1995; Sogn and Abrahamson 1997; Sogn et al. 2008; Zhu et al. 2008) et CENTURY-Forest (Kirschbaum and Paul 2002; Peng et al. 2002) sont encore utilisés par la communauté scientifique. Toutefois, la biogéochimie de P y est décrite de manière très simplifiée et reste éloignée des processus biogéochimiques régissant ce nutriment (Lewis and McGechan 2002).

- **modèles de statut acido-basiques**

Dans la vague des recherches conduites dans les années 1970-1980 sur l'acidification des écosystèmes forestiers (pour information, voir Augusto et Dambrine (2001)), de nombreux modèles biogéochimiques ont été proposés. Ces modèles (e.g. MAGIC ; SAFE ; FORM-S ; NUCSAM ; NAP) sont centrés sur les processus régulant le statut acido-basique de l'écosystème. Ils se focalisent sur la biogéochimie d'éléments comme K, Ca, Mg, Na, Al, et bien sûr H^+ . Les nutriments que sont C, N ou P sont le plus souvent ignorés.

- **modèles de prélèvement de nutriments**

A l'échelle infra-écosystémique (*i.e.* système sol-arbre), certains modèles (NUTREM ; NUTRIENT-UPTAKE ; PARIS-M ; SSAND) visent à simuler le prélèvement de nutriments (le plus souvent N, P ou K) du sol par la plante. Ces modèles intègrent souvent un module régissant l'offre du sol en nutriments, offre qui est confrontée à la capacité de la plante à les prélever. Le modèle développé dans l'équipe *Ecosystèmes Forestiers* de l'unité TCEM (Jonard et al. 2010) fait partie de cette famille de modèles.

Les comparaisons ("*benchmarking*") faites sur des modèles biogéochimiques sur base de jeux de données existants (Palosuo et al. 2008; Tiktak and Vangrinsven 1995) indiquent que les différents modèles simulent souvent de manière convergente et satisfaisante les processus écophysio-logiques (e.g. photosynthèse) et hydriques (e.g. transpiration ; drainage). A l'inverse, il existe souvent de fortes divergences (Kros and Warfvinge 1995; Tiktak and Vangrinsven 1995) concernant le cycle des nutriments (e.g. composition de la solution du sol ; prélèvement de nutriments par la végétation).

2.2 Choix d'une stratégie de modélisation adaptée

2.2.1) Définition du type de modèles

a) Types de modèles

Pour rappel, les objectifs scientifiques de mon équipe sont :

- l'étude et la modélisation du transfert sol-plante de P en forêt de plantation (Axe 1)
- l'étude et la modélisation du cycle de nutriments (P, N, ...) dans ces écosystèmes (Axe 2)

Les modèles requis pour le premier axe de recherche sont clairement des modèles de prélèvement de nutriments (cf. II.2.1).

Pour le second axe de recherche, les modèles requis entrent plutôt dans la catégorie des modèles de croissance et de cycles biogéochimiques. Le choix précis des modèles à utiliser dépendra des échelles et des processus (e.g. cycle complet dans un écosystème *versus* un seul processus biogéochimique²⁴) qui seront abordés.

C'est parmi ces types de modèles biogéochimiques que se situera mon travail de modélisateur.

b) Mécaniste versus empirique

Les auteurs mettent souvent en opposition les modèles empiriques et les modèles mécanistes. Selon Zeide (2003), les modèles mécanistes ("*process based models*") ont pour objectif de permettre au scientifique de comprendre l'écosystème simulé (souvent selon une architecture "*bottom-up*"). A l'inverse, les modèles empiriques ("*empiric models*") auraient pour vocation à produire des prédictions à destinations du gestionnaires. Les modèles mécanistes sont souvent calibrés en effectuant une calibration de chaque processus à une échelle fine puis une intégration à l'échelle de l'écosystème) alors que, pour les modèles empiriques, la calibration des paramètres est faite pour rendre directement compte du fonctionnement global de l'écosystème (Homann et al. 2000).

Toujours selon Zeide (2003), l'écosystème forestier est trop complexe pour être modélisé de manière mécaniste ce qui expliquerait l'incapacité des modèles mécanistes à reproduire fidèlement le fonctionnement biogéochimique d'une forêt. Des tentatives de compromis entre ces deux approches existent. Ainsi, Kimmins et al. (2008) proposent un modèle (FORECAST) qualifié d'hybride entre empirique et mécaniste ("*implicit simplicity and explicit complexity*").

Compte-tenu des objectifs de mon programme de recherche (cf. page 21), il apparaît clairement que ce sont les modèles mécanistes qui répondent le mieux à mes besoins.

c) Niveau de complexité des modèles

L'intégration de la notion d'incertitude dans la modélisation biogéochimique, bien que requérant une quantité de travail non négligeable, est possible et souhaitable (Yanai et al. 2010). De même, une tentation bien connue de la communauté des modélisateurs est de chercher à intégrer tous les processus connus de la recherche fondamentale dans leurs algorithmes. Toutefois, un niveau de complexité très élevé est souvent incompatible avec la réalisation effective d'un modèle. La définition d'un niveau de complexité du modèle adapté aux objectifs et aux moyens scientifiques est donc une étape préalable indispensable dans la démarche de modélisation (Kimmins et al. 2008). Malheureusement, le niveau de sophistication d'un modèle biogéochimique est difficile à évaluer *a priori* sans une connaissance fine de l'écosystème concerné à l'échelle de simulation (Kimmins et al. 2008). La définition de ce niveau de complexification du modèle se fait plus souvent par des tests *a posteriori* (Hormann et al. 2007).

L'unité TCEM dispose à présent d'une quantité de données non négligeable sur la biogéochimie de l'écosystème-modèle. La réaction d'un cahier des charges explicitant les objectifs, les échelles et le niveau de complexité d'une modélisation biogéochimique mécaniste paraît ainsi faisable et devra être intégré dans mon futur programme de recherche.

²⁴ Par exemple, un modèle uniquement dédié aux processus de dénitrification.

2.2.2) Premières opérations de modélisation

a) Transfert sol-plante de P

Ma position dans le dispositif de recherche de l'équipe (*cf.* page 20) est nettement axée sur l'étude des cycles biogéochimiques. Je contribue à la modélisation du transfert sol-plante de P, mais de manière plus minoritaire. De plus, l'équipe dispose déjà de son propre modèle de transfert sol-plante (Jonard et al. 2010). Je ne projette donc pas de débiter un nouveau programme de modélisation sur ce thème. A l'inverse, je continuerai à contribuer au développement du modèle de l'équipe, à la fois en produisant des jeux de données et en participant au travail sur le modèle lui-même.

b) Cycles biogéochimiques

Je planifie de travailler à la fois sur des flux élémentaires (*e.g.* fixation symbiotique de l'azote) et sur les cycles à l'échelle de l'écosystème.

Pour ce faire, j'utiliserai/adapterai des modèles existants ou je tâcherai de développer mes propres modèles selon les cas. Les approches envisagées sont les suivantes :

- Fixation symbiotique de l'azote atmosphérique

Il existe des modèles de fixation symbiotique de l'azote (Wang et al. 2007), mais qui sont malheureusement plutôt adaptés à des contextes anthropisés de type agricole. C'est pourquoi, en collaboration avec des collègues de l'unité, nous avons commencé à développer un modèle basé sur des travaux de dynamiques de populations (Rees and Paynter 1997; Rees and Hill 2001).

- Dépôts atmosphériques

Malgré l'abondance d'études sur les dépôts atmosphériques, leur modélisation reste un travail difficile et produisant encore à l'heure actuel des résultats partiellement insatisfaisants (Belanger et al. 2004; Croise et al. 2005; Ulrich et al. 1998; Weathers et al. 2006). J'envisage de commencer par bâtir un modèle théorique rendant compte des processus réglant de manière majoritaire l'intensité des dépôts dans les écosystèmes forestiers (*cf.* Annexe III). Ce travail devra être fait en collaboration avec des unités compétentes et avec qui j'entretiens déjà des relations fructueuses (EPHYSE, INRA-Bordeaux ; Universités de Ghent et de Louvain-la-Neuve, Belgique ; BEF, INRA-Nancy).

- Dénitrification

A l'instar de ce qui a été fait pour le flux d'altération des minéraux du sol, je planifie de tester mon hypothèse initiale de flux de dénitrification négligeable en employant de modèles existants (*e.g.* DNDC ; DeNit) et bien documentés. Ces modèles sont de nature (mécaniste *versus* empirique) et de complexité très variable (Groffman and Tiedje 1989; Heinen 2006a, b; Lamers et al. 2007; Reth et al. 2005).

- Cycles de N et P à l'échelle de l'écosystème

Les modèles existants qui sont les plus adaptés à mon écosystème-modèle sont CENTURY-Forest et NuCM et j'envisage de les tester sur un jeu de données *landais*. Le modèle CENTURY-Forest et sa documentation sont libres d'accès. En ce qui concerne NuCM, je suis en cours de discussion avec l'Université du Nevada (à l'origine du modèle) et les collègues de BEF de l'INRA de Nancy (qui l'utilisent déjà).

Annexes

I. Présentation de l'écosystème-modèle

1. Milieu physique

1.1 Extension

Réparti sur les départements de la Gironde, des Landes et, plus secondairement, du Lot-et-Garonne, les Landes de Gascogne constituent un vaste territoire s'étendant sur près de 1 300 000 hectares. Autrefois caractérisées par ses étendues de landes plus ou moins "marécageuses", les Landes de Gascogne représentent aujourd'hui le plus grand massif forestier résineux artificialisé d'Europe occidentale avec près de 900 000 hectares boisés dont 830 000 hectares de Pin maritime depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. On parle souvent de "triangle landais" car cette région est classiquement définie comme étant un vaste triangle délimité par l'océan, la Garonne et l'Adour. La région naturelle des Landes de Gascogne tire principalement son identité principalement de la couche superficielle de sables qui recouvre la totalité de son territoire et à partir de laquelle se sont développés les sols actuels. Le lien identitaire entre cette région naturelle et cette formation géologique est si étroit que cette dernière est le plus souvent nommée "sable landais" ou "sable des landes".

1.2 Climat

Les Landes de Gascogne bénéficient actuellement d'un climat doux et humide de type atlantique méridional. Les précipitations annuelles sont abondantes mais variables de 700 à 1200 mm (le sud étant le plus arrosé), avec deux maxima, au printemps et à l'automne. La température moyenne annuelle est de 12.5°C. Les amplitudes thermiques sont relativement faibles, marquées toutefois par une tendance légèrement plus continentale vers l'est.

1.3 Géologie

La fin du Pléistocène a connu plusieurs alternances de climats froid et chaud (Wurm I-IV). Lors d'une phase de transgression marine au Tardiglaciaire (approximativement 11 500 ans BP), un climat aride et froid a permis un remaniement éolien de sédiments sableux qui avaient précédemment participé au comblement du bassin aquitain (Klingebiel and Legigan 1992; Legigan 1979). Ceux-ci sont à l'origine de la formation superficielle meuble et sableuse communément appelée *sable landais* couvrant le paléorelief de la région naturelle étudié et ayant une épaisseur de quelques mètres en son centre à quelques décimètres en périphérie. C'est cette formation qui a servi de matériau parental au "plateau landais" : une vaste plaine à peu près plate (pentes généralement inférieures à 0,5%). La topographie se limite généralement à une succession de rides peu élevées, étroites et discontinues et de creux peu profonds (de 0,3 à 1,5 m de haut et de 10 à 50 m de large (Jolivet et al. 2007; Trichet et al. 1999)). Localement, il existe parfois des reliques de dunes continentales pouvant créer un léger relief.

La taille des grains de ce matériau parental est relativement homogène et grossière (médiane \approx 200-280 μm ; (Juste 1965; Legigan 1979). La forme et l'aspect de leur surface témoignent de leur origine majoritairement éolienne. La composition minéralogique de cette formation superficielle est très largement dominée par le quartz et, dans une moindre mesure (<10% du total), la quartzite (Legigan 1979). Par ailleurs, il existe un cortège d'autres minéraux plus ou moins sous la forme de traces (Juste 1965; Legigan 1979; Righi 1977; Righi and De Conninck 1977; Semlali 2000) : quelques feldspaths, phyllosilicates 2/1 (micas de type muscovite ; argiles minéralogiques) ou 2/2 (chlorites primaires trioctaédriques) et quelques minéraux lourds (tourmaline, staurotide, zircon et andalousite) ou phyllosilicates 1/1.

La mise en place du sable dunaire est postérieure au sable landais. Il s'agit essentiellement de dépôts éoliens ayant eu lieu en plusieurs phases durant l'Holocène (Clarke et al. 2002; Legigan 1979) conduisant à la formation de plusieurs générations de dunes disposées en cordons parallèles plus ou moins réguliers et séparés par de basses vallées (dites "lettés" ou "lèdes"). Le matériau composant ces dépôts sont de nature très analogue à celle des *sables landais*.

1.4 Nappe

La faible altitude du sable des Landes et la subordination de son hydrogéologie à l'océan fait qu'il existe une nappe permanente à faible distance de la surface des sols (Klingebiel and Legigan 1992). De plus, la faible extension du réseau hydrographique (faible extension à mettre en relation avec l'absence de pente et la relative jeunesse de la formation géologique) contribue à rendre difficile le drainage naturel dans les interfluves (Cottinet 1974). Sous influence forestière, la composition de cette nappe est relativement stable dans le temps pour la plupart des éléments (Courcoux 1982; Merzeau 1983). Les mouvements latéraux de la nappe sont le plus souvent très lent et l'essentiel du drainage vers les exutoires des bassins versants se fait *via* le réseau hydrographique et les réseaux de drainage anthropiques qui y sont associés (e.g. plus de 98% de l'azote minéral arrivant par voie non atmosphérique dans le bassin d'Arcachon (Rimmelin 1998; Rimmelin et al. 1998; Rimmelin et al. 1999)) et non pas par des mouvements latéraux de la nappe.

2. Sols et végétation forestière

2.1 Couverture pédologique

Les sols de dunes sont généralement peu différenciés et squelettiques (Guinaudeau 1964). Ces arénosols sont pauvres en matières organiques (Augusto et al. 2006; Guinaudeau 1964). Dans la zone de plaine, les sols sont principalement des podzols, même si des arénosols et des rédoxisols peuvent être observés dans les zones respectivement les plus sèches et humides (Augusto et al. 2006; Jolivet et al. 2007).

2.1.1) *Alios*

Parmi les podzols landais, il est fréquent que l'horizon illuvial spodique (B_{ph} et/ou B_{ps}) soit induré. Il s'agit alors de podzols duriques ou humoduriques. L'induration a pour origine la formation de ciments à base d'oxydes de fer et d'aluminium et de matières organiques (Duchaufour 1948). Il existe de grandes variations dans le degré d'induration (Casenave 1970), l'épaisseur (Duchaufour 1949) et la teneur en fer des alios (de 0,5 à 30% d'oxydes de fer (Caillere and Henin 1951)). Contrairement à une croyance assez répandue et qui trouve son origine à la fin du XIX^{ème} siècle (Thore, 1812 *in* Barry et al. (1952) ; *in* Sargos (1997)), la présence de l'alios n'entraîne pas la formation d'une nappe superficielle en hiver. En effet, si la perméabilité verticale est plus faible dans l'alios ($\sim 30 \text{ cm j}^{-1}$) que dans les autres volumes du sol ($\sim 100 \text{ cm j}^{-1}$), elle reste néanmoins suffisante pour assurer un drainage vertical (Casenave 1970; Delpech 1996). Par ailleurs, l'alios est le plus souvent un volume pédologique discontinu dispersé horizontalement sous la forme de lentilles (Boutonnet 1991; Casenave 1970; Duchaufour 1948, 1949; Dutil and Juste 1964) et donc incapable de former une barrière imperméable efficace.

D'après de nombreux auteurs, la formation de l'alios serait le résultat de l'action combinée de deux processus. D'une part, une partie des matières organiques qui percolent depuis le haut du profil complexeraient le fer, le silicium et l'aluminium (essentiellement des acides de faible poids moléculaire et des acides fulviques (Casenave 1970; Jacquin et al. 1965; Juste 1965)) et les entraîneraient vers les horizons illuviaux où les conditions physico-chimiques favoriseraient leur précipitation (Caillere and Henin 1951; Legigan 1979; Maitat et al. 2000). Par ailleurs, la remontée saisonnière de la nappe relativement concentrée en fer réduit (Jolivet et al. 2007) apporterait des quantités non négligeables de cet élément tout en remobilisant le fer accumulé dans l'horizon spodique (Casenave 1970; Legigan 1979; Righi 1977). Ce serait donc les alternances répétées de phases d'oxydation et de réduction qui seraient à l'origine de l'induration des horizons illuviaux par des ciments organo-ferriques. Dans ces conditions, il apparaît alors logique que les podzosols duriques et humoduriques soient relativement plus abondant dans la lande mésophile dans la mesure où les sols de landes humide et sèche sont respectivement trop ou pas assez souvent en conditions réductrices pour permettre la formation de ciments (Casenave 1970; Legigan 1979; Righi 1977), même si la relation entre la présence d'alios et la typologie des stations est très loin d'être stricte (Boutonnet 1991). Wang et al. (1991) ont également mis en évidence que le microrelief pouvait être à l'origine de dynamiques très contrastées du fer dans les différentes parties d'une microtoposéquence.

Notons que la présence de l'alios n'est pas un indice suffisant pour affirmer que les processus de chélation sont toujours actuellement à l'œuvre. En effet, l'âge moyen de la matière organique de l'alios peut être de plusieurs millénaires (Gelpe 1992) et l'utilisation de résines et de minéraux-test

(Ranger et al. 2007) dans une étude de toposéquence n'a pu mettre en évidence une quelconque chéluviation d'aluminium par la matière organique (Ranger et al. 1991).

D'une manière plus générale, l'aluminium et le fer subissent des évolutions relativement similaires dans les parties de la couverture pédologique non soumises aux actions de la nappe : dans les podzols de lande sèche et les parties supérieures des podzols de lande mésophile, le fer et l'aluminium tendent à s'accumuler dans les horizons B_p par chéluviation verticale (Casenave 1970; Juste 1965). Dans les parties soumises à des phases de réductions, le fer est solubilisé et, contrairement à l'aluminium, ne présente plus d'accumulation en B_p. Du fait de la nappe, les sols landais connaissent un appauvrissement préférentiel en fer par rapport à l'aluminium en comparaison au matériau parental (Juste and Dutil 1965).

Notons, qu'il convient de différencier l'alias, issu de processus pédologiques et hydrochimiques, de la "garluche" qui est un minerai de fer situé non loin de la surface du sol et se présentant sous la forme de grès. En effet, la garluche résulte uniquement d'un phénomène hydrochimique d'oxydation brutale de la nappe très chargée en fer le long des cours d'eau les plus importants (Casenave 1970; Legigan 1979).

2.1.2) Matières organiques

Comme cela a été évoqué précédemment, les matières organiques participent de manière significative à la dynamique des métaux complexables. Elles jouent également un rôle important dans le comportement physicochimique des sols landais. Ainsi, en l'absence d'une phase argileuse conséquente, elles contribuent fortement à la CEC (Righi and Wilbert 1984; Trichet et al. 1999), à une part importante des stocks en nutriments (Trichet et al. 1999) et à une partie de la réserve utile (Chossat 1992). La matière organique *sensus lato* est de taille majoritairement comprise entre 25 et 200 µm (Brossard 1986) et relativement riche en composés difficilement dégradables tels que les lipides (jusqu'à 52% du total dans le sol et 89% dans O_L selon les auteurs (Ambles et al. 1994; Quenea 2004; Righi and Wilbert 1984). La composition de la matière organique varie selon les stations, la lande sèche étant plus riche en composés difficilement dégradables et / ou inhibant la microflore minéralisatrice que la lande humide (Fustec et al. 1975; Jacquin et al. 1965; Righi and Wilbert 1984). Cette différence serait le fait de la composition de la végétation dominante des stations (Bertru and Goma-Tchimbakala 1985; Goma-Tchimbakala and Rozé 1985).

2.2 Typologie forestière

Les tentatives de classer les diverses zones sur *sable landais* en un nombre réduit de types de station ne sont pas récentes. Dès la fin du XIX^{ième} siècle, Crouzet classait les secteurs de la plaine landaise en fonction de la profondeur de l'alias (Sargos 1997). De même, Ducomet (Barry et al. 1952) proposait en 1904 une typologie basée sur la composition de la végétation. C'est cette approche, basée sur la végétation, qui a eu les faveurs des typologistes locaux du XX^{ième} siècle (Barry et al. 1952; Comps et al. 1979; Demounem 1979; Gelpe 1992; Saint-Didier 1976). Toutes ces typologies présentent des différences, notamment dans leur nombre de types stationnels qui peut être élevé (Demounem 1979). Ainsi, de manière simplifiée, le massif *landais* peut être découpé en quatre grands types stationnels selon la profondeur de la nappe et la composition du sous-bois (Jolivet et al. 2007). Le niveau de la nappe varie de manière saisonnière sous l'action des précipitations. Le battement varie de 0 à 2 m selon la perméabilité locale des sables et de la proximité d'un thalweg drainant (Cottinet 1974).

Les quatre stations de base sont (Augusto et al. 2006; Jolivet et al. 2007) :

- Les **dunes forestières** (arénoles). La nappe est très profonde (sauf dans les dépressions) et la végétation spontanée, maigre et peu diversifiée, se caractérise par de faibles biomasse et taux de recouvrement du sol (Dobremez et al. 1997; Guinaudeau 1964).
- Les **landes sèches** (principalement podzols ; minoritairement arénoles). Dans les parties hautes de la plaine, ainsi qu'à proximité des cours d'eau, la nappe est toujours à plus de 2 m de profondeur (Aigrot 1992). La végétation est dominée par des éricacées (*Erica cinerea*, *Calluna Vulgaris*) mais c'est l'hélianthème faux-alysson (*Hanimum allysoides*) qui est l'espèce indicatrice de la lande sèche.
- Les **landes humides** (principalement podzols ; minoritairement rédoxisols). Dans les parties basses, ou dans les vastes interfluves, du massif la nappe est à proximité de la surface des sols en hiver (0.0-0.5 m de profondeur (Aigrot 1992)) et reste proche de celle-ci, même en été (1.0-1.5 m). La végétation est dominée par *Molinia caerulea*. Dans les zones particulièrement hydromorphes, *Erica tetralix* et *Erica ciliaris* sont présentes.

- Les **landes mésophiles** (podzols). Dans les secteurs intermédiaires aux secteurs nettement secs ou humides, la nappe oscille de manière saisonnière autour des horizons illuviaux de sol. *Pteridium aquilinum* est l'espèce qui domine la lande mésophile.

Bien que non stricte, il existe une relation entre le type de sol et la typologie forestière (Arrouays et al. 2002; Comps et al. 1979; Jolivet 2000; Righi and Wilbert 1984) : les podzols meuble ou durique avec un horizon éluvial visible (E) sont fréquents dans la lande sèche alors que les podzols humiques sans horizon éluvial visible (et les rédoxisols) sont abondants dans la lande humide (voire très humide). Dans les zones de lande mésophile, il est fréquent d'observer des profils intermédiaires à ces deux profils caractéristiques des extrêmes des microtoposéquences landaises. Il s'agit assez fréquemment de podzols humoduriques.

Toutefois, la variabilité pédologique est très importante (Duchaufour 1949) et il est fréquent d'observer différents faciès pédologiques au sein d'une zone restreinte classée dans un seul type de station (Arrouays et al. 2002; Payet 2004). De même, exceptés les sols les plus extrêmes comme les rédoxisols, un type de sol n'est pas exclusif à un type de lande (Boutonnet 1991; Comps et al. 1979; Trichet et al. 1999). La faiblesse de la relation entre le type de sol et le type de station est probablement en partie liée au fait que la végétation servant à la typologie des stations est très réactive à un changement de régime hydrique alors que le sol peut conserver un faciès hérité de conditions hydriques anciennes (Gelpe *com. pers.*).

En définitive, il n'existe que rarement des secteurs réellement typiques d'une station en particulier : la répartition se fait selon des gradients et tous les intermédiaires de végétation et de sol existent entre les pôles sec et humide. C'est par exemple le cas des secteurs dits "*mésohygrophiles*" dont la végétation est dominée à la fois par *Molinia caerulea* et *Pteridium aquilinum* (Comps et al. 1979).

II. Etude bibliographique des flux de nutriments supposés négligeables dans le contexte de l'étude

1. Flux accessoires

En toute rigueur, les flux présentés en Figure 4 ne sont pas les seuls en forêt. D'autres, comme la récolte de champignons par des promeneurs, peuvent théoriquement modifier le bilan final. Cependant, les valeurs estimées de ces flux sont, pour notre contexte, très faibles.

1.1 Flux de pollen

Le dépôt de pollen en forêt landaise est en moyenne d'environ $15000 \text{ grains cm}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Vergeron 1975), ce qui est en accord avec les chiffres obtenus à l'échelle européenne pour le genre *Pinus* (Hicks et al. 2001). Ce même auteur a mesuré que le volume moyen d'un grain était d'environ $8 \cdot 10^{-13} \text{ m}^3$. Par ailleurs, il est établi qu'au moins 75% du pollen qui arrive au sol d'une pinède landaise provient directement de celle-ci (Aira-Rodriguez 1990; Castaing and Vergeron 1973; Robledo-Arnuncio et al. 2004; Vergeron 1975). Il en résulte que le dépôt de pollen provenant de l'extérieur d'une parcelle est d'environ $0.18 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de matière sèche. Compte tenu des teneurs en nutriments du pollen de pin (Lee and Booth 2003; Oleksyn et al. 1999)²⁵, les flux en jeu sont très faibles.

→ Hypothèse : le flux de pollen est considéré négligeable.

1.2 Exportations de champignons

La production de champignons forestiers comestibles présente une grande variabilité spatiale et interannuelle (Guinberteau, com. pers.). C'est pourquoi, il est très difficile d'évaluer la quantité d'éléments nutritifs exportée hors de l'écosystème forestier *via* cette activité. Les données issues de la filière professionnelle indiquent que la récolte cumulée sur les départements de la Gironde et des Landes est inférieure à 70 Mg an^{-1} (de Verthamon 1998). En ce qui concerne la pinède landaise en particulier, elle est d'environ 50 Mg an^{-1} (Béguery, com. pers.) soit un prélèvement moyen²⁶ de $0.05 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de matière fraîche. Compte tenu de la forte teneur en eau et des concentrations en éléments des champignons, il est raisonnable d'estimer que ce flux est négligeable. Il n'existe pas de données sur la récolte de champignons par les particuliers.

→ Hypothèse : le flux des récoltes de champignons est considéré négligeable.

1.3 Exportations de gibier

Les activités de chasse contribuent à exporter des éléments nutritifs hors de l'écosystème. Le suivi des placettes du réseau RENECOFOR (Poulin et al. 1999) indique que le prélèvement est d'environ de 1.1 à $8.9 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de tissus frais²⁷. Compte tenu de la forte teneur en eau des tissus organiques²⁸, l'exportation totale n'excéderait pas $2.7 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$. Par ailleurs, le gibier forestier qui dispose de champs de grande culture à proximité, comme les champs de maïs présents au sein du massif landais, s'alimente généralement largement dans ceux-ci²⁹.

→ Hypothèse : le flux lié aux exportations de gibier est considéré négligeable.

²⁵ La densité mesurée du pollen est d'environ de 0.59 et la composition est (mg g^{-1}) : N=22.2 ; P=2.6 ; K=12.3 ; Ca=0.35 ; Mg=0.9.

²⁶ Il est important de noter que ce chiffre est une estimation approximative de la récolte effectuée par la filière professionnelle. Il ne s'agit en aucun cas du résultat d'une étude scientifique et de fortes variations sont susceptibles d'être observées sur le terrain.

²⁷ Parcelles PM40a et PM40b dont la surface du lot de chasse est de 2595 et 266 ha respectivement. Le poids supposé des chevreuils, cerfs, lapins et lièvres a été fixé par hypothèse à 25, 130, 5 et 5 kg respectivement.

²⁸ Par hypothèse de calcul : 70%.

²⁹ Les sociétés de chasse paient des sommes considérables aux agriculteurs à ce titre.

2. Dénitrification

La volatilisation d'azote par dénitrification est le résultat d'une série de réactions dont l'origine est le plus souvent biologique : $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ (Knowles 1982)

Les principaux facteurs favorisant la dénitrification sont l'hypoxie, un sol neutre, une température relativement élevée et des sources conséquentes en nitrates et en carbone assimilable (Abbasi and Adams 2000; Knowles 1982). Par exemple, la plupart des travaux s'accordent pour dire que la dénitrification commence lorsque au moins 60 à 80% de l'espace poral est saturé (Abbasi and Adams 2000; Barton et al. 1999; Dobbie and Smith 2001). Ainsi, Groffman et Tiedje (1989) ont montré qu'il n'y a pas de dénitrification dans les sols non inondés dont la teneur en sable est supérieure à 75%.

Dans le cas des forêts, la dénitrification est un flux rarement supérieur à $1.0 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ dans les écosystèmes forestiers non perturbés (Barton et al. 1999; Von Arnold et al. 2005; Wolf and Brumme 2002). Ce manque de dénitrification serait lié au fait que les conditions nécessaires ($T^\circ\text{C}$; Eh ; NO_3^- ; TOC) sont rarement toutes réunies en forêt (Struwe and Kjoller 1990; Wolf and Brumme 2002). Par contre, lorsque le site est perturbé ou fertilisé en azote, les conditions peuvent être réunies pour provoquer la dénitrification car la minéralisation est plus élevée et fournit les nitrates nécessaires à la réaction (Paavolainen and Smolander 1998; Robertson et al. 1987).

Dans le cas du massif landais, Mignot-Delprat (1997) a mis en évidence un potentiel enzymatique de dénitrification très faible sur une parcelle. De plus, les sols landais étant essentiellement constitués de sables grossiers, cela suggère que la dénitrification est très limitée car les pores ne sont pas saturés en eau, la teneur en NO_3^- est trop faible (Rimmelin 1998) et la quasi absence de DOC (De Wit et al. 2005). Ainsi, Jambert et al. (1993; 1994) ont mesuré un flux de dénitrification nul dans une pinède landaise.

Toutefois, en landes humides et mésophiles, les sols connaissent des périodes d'engorgement plus ou moins intenses. En fonction de la station, l'engorgement peut avoir lieu à des périodes où la température n'est pas limitante pour la dénitrification (comme les intersaisons). Par ailleurs, la présence de certains profils chimiques de la nappe laisse supposer que la dénitrification peut avoir lieu en profondeur (Lefevre 1999), c'est-à-dire en dehors de la zone de projection des racines (en dessous de l'horizon B_p).

→ **Hypothèse** : le flux de dénitrification est considéré négligeable (à confirmer ultérieurement par des travaux complémentaires).

3. Erosion

La topographie de la région forestière landaise est essentiellement plane (pentes $\in [0\% ; 5\%]$). C'est pourquoi, les phénomènes d'érosion sont limités à une zone de quelques mètres à proximité des berges de cours d'eau et représentant moins de 5% de la surface du massif (Campagne 1997).

→ **Hypothèse** : l'érosion est considérée comme nulle sur l'ensemble du massif.

4. Drainage latéral de la nappe

Les landes mésophiles et humides connaissent des périodes d'engorgement. Les flux d'eau latéraux au sein du sol sont donc théoriquement possibles. Toutefois, la topographie très plane du massif landais et les observations de terrain laissent supposer qu'il s'agit d'un phénomène peu marqué. De fait, l'étude du bassin versant du Tagon montre que les vitesses de déplacement sont faibles (2 à 12 cm j^{-1} selon la pente et le gradient hydraulique (Delpech 1996) ; 1 à 20 cm.j^{-1} selon Pelissier et Pouchan (1992)). Par ailleurs, la pente de ce bassin est plus élevée que celles rencontrées en moyenne dans le massif landais ce qui incite à penser que les mouvements latéraux de nutriments sont peu marqués dans l'ensemble du massif (Rimmelin 1998; Rimmelin et al. 1999).

→ **Hypothèse** : compte tenu que les vitesses de circulation latérale sont faibles, que la pente du bassin étudié est plus élevée que celles rencontrées en moyenne dans le massif landais et que la nappe est probablement pauvre en éléments minéraux, les flux d'éléments entrant et sortant du système par cette voie seront considérées comme négligeables.

→ **Travail complémentaire** : confirmer cette hypothèse dans diverses situations stationnelles.

5. Altération des minéraux du sol

Les profils de sol qui ont déjà fait l'objet d'études montrent qu'ils sont essentiellement constitués de quartz (Righi and De Conninck 1977; Righi and Wilbert 1984). Une expérience *in situ* semble indiquer que les conditions du milieu sont peu agressives vis-à-vis de la fraction minérale (Ranger et al. 1991). Il est donc probable que le flux d'éléments issus de l'altération est négligeable.

→ **Hypothèse** : compte tenu de la pauvreté des sols et des connaissances déjà acquises, les flux d'éléments issus de l'altération sont supposés être négligeables. Les ordres de grandeur retenus sont les suivants (hypothèse basée sur une étude portant sur un sol acide sur leucogranite, Fichter, 1997) :

- 0 à $0.2 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de P
- 0 à $0.5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de Ca ou Mg
- 0 à $1.0 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ de K.

III. Dépôts atmosphériques

Mon programme de recherche vise à comprendre et modéliser les flux entrant ou sortant dans un écosystème forestier cultivé. Dans un écosystème-modèle où les flux sont relativement faibles, les dépôts atmosphériques jouent un rôle important qu'il convient de bien appréhender.

1. Modélisations des dépôts atmosphériques

La mesure du flux des dépôts atmosphériques peut se faire selon de multiples méthodes. Toutefois, la plupart d'entre elles nécessitent un coût logistique non négligeable et il est bien entendu impossible de couvrir de larges territoires de points de mesure.

Par ailleurs, les besoins en données spatialisées aux échelles régionale ou nationale ne cessent d'augmenter avec la globalisation des questions environnementales. C'est pourquoi, la modélisation des phénomènes étudiés devient une nécessité. Ainsi, le réseau RENECOFOR (Croise et al. 2005) propose une modélisation des dépôts hors couvert en France métropolitaine se basant sur des données acquises par METEO-France (pluviométrie) ou directement connues (e.g. altitude).

Les modèles proposés sont de deux types :

- modèle déterministe : dépôt hors-couvert = f (pluviométrie ; altitude ; localisation ; saison).
- modèle géostatistique : interpolation par cokrigage à partir du réseau et de la pluviométrie.

Ces modèles ont été établis sur les années 1993-1998 et testés sur 1999. Il apparaît que ces deux modèles fournissent des données qui sont globalement pertinentes par rapport aux mesures. Il existe des disparités entre les deux approches pour certains éléments ou certaines régions, mais la concordance est plutôt satisfaisante (de même qu'avec le modèle européen EMEP).

Dans le cadre de l'étude des bilans de fertilité des forêts cultivées, il est également nécessaire d'emprunter la voie de la modélisation des dépôts atmosphériques. Il est d'autant plus important d'aborder ce flux dans le contexte de la forêt landaise que les dépôts atmosphériques peuvent représenter l'essentiel du terme positif du bilan de fertilité des écosystèmes forestiers oligotrophes (Dambrine et al. 2000; Marcos and Lancho 2002).

Il n'est pas envisagé de modéliser les dépôts hors couvert. En effet, nous nous appuyons sur les modèles précédemment cités. Par contre, il est bien connu que les dépôts sous couvert diffèrent largement des dépôts hors couvert. L'objectif que je me propose d'atteindre est de modéliser le facteur de passage entre ces deux flux dans le cadre de peuplements monospécifiques et équiens de pin maritime dans le sud ouest de la France.

Le présent chapitre vise à faire le point sur *i*) les caractéristiques générales des dépôts atmosphériques (les spécialistes peuvent passer directement au point suivant...) et *ii*) les variables à prendre en considération en vue de la modélisation du facteur de passage entre les dépôts hors et sous couvert forestier.

2. Caractéristiques des dépôts atmosphériques

2.1 Généralités et sigles en tous genres

Classiquement, on divise les dépôts totaux (TD = total deposition) selon le mode de déposition :

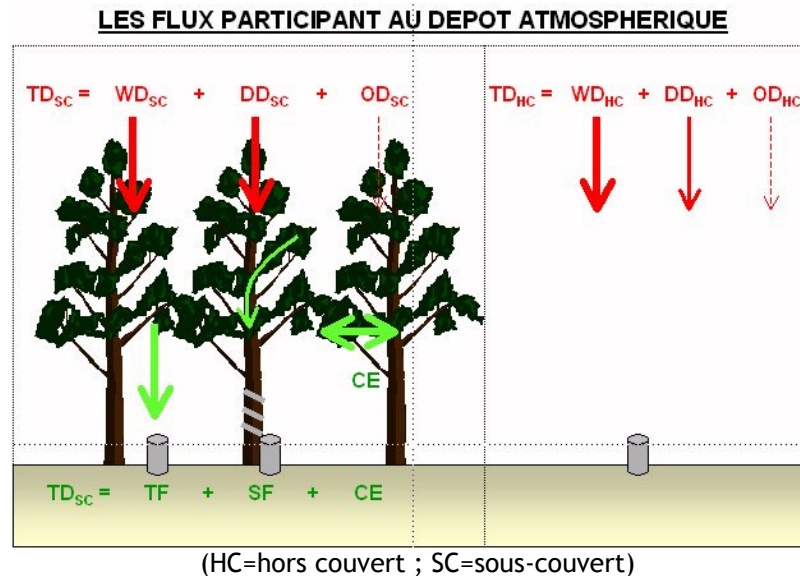
- les dépôts humides tels que la pluie et la neige (WD = wet deposition).
- les dépôts occultes tels que la rosée, la gelée ou le brouillard (OD = occult deposition).
- les dépôts secs tels que les gaz et les particules (DD = dry deposition).

En zone de découvert, on parle de dépôts atmosphériques hors couvert (BD = bulk deposition) pour l'ensemble des dépôts récoltés par un collecteur inerte continuellement ouvert.

En forêt, plusieurs caractéristiques de l'écosystème rendent compliquée l'étude du flux total. Ainsi, les solutés interagissent avec la canopée et on a alors à définir plusieurs autres termes selon le mode d'entrée dans le système sol- plante :

- les pluviollessivats qui sont les solutions tombant au sol sous la canopée (TF = throughfalls).
- les écoulements le long des troncs (SF = stem flow).
- les échanges ioniques au niveau du feuillage (CE = canopy exchange).

On a alors en forêt : $TD = TF + SF \pm CE$



2.1.1) Origines des dépôts

On distingue plusieurs origines aux dépôts atmosphériques :

- les éléments passés dans l'air par les embruns marins.
- les éléments provenant des activités humaines et notamment la combustion d'énergies fossiles.
- les éléments provenant de phénomènes d'érosion (e.g. les dépôts sahariens dans le sud de la France).

Principales origines des dépôts en Europe

Elément	Origine naturelle	Origine anthropique
S	océans	énergies fossiles
N	.	énergies fossiles
K	sols (poussières)	.
Ca et Mg	sols et océans	.
Na et Cl	océans	industries (Cl)

Certains éléments sont corrélés les uns aux autres. Par exemple, Na et Cl décroissent conjointement dans les dépôts au fur et à mesure que la zone de dépôt est éloigné de l'océan. De même, S et N augmentent fortement avec la proximité aux zones de forte pollution atmosphérique.

2.1.2) Part relative des différents types de dépôt

Les dépôts humides affectent surtout les zones de dépôt à longue distance (> 300 km) des zones d'émission. Les dépôts secs présentent la caractéristique inverse.

Pour une zone donnée, la part relative de DD et WD dépend beaucoup de la nature de la végétation : les peuplements forestiers favorisent DD, notamment en saison de végétation (Lindberg et al. 1986). Sous couverts forestiers, Lindberg et al. (1986) et Erisman et al. (1997) évaluent la part de DD entre 18 et 69% de TD selon les éléments. Toutefois, les résultats de ces auteurs ne sont pas concordant ce qui suggère une forte variabilité du rapport DD/WD. En ce qui concerne la part de OD, elle est très faible (< 5% de TD) selon Erisman et al. (1997) et Vermulen et al. (1997), mais plus importante pour Yanni et al. (2000) et prépondérante (\approx 50% de TD) pour Fourcade et al. (2002). Ces résultats sont à mettre en relation avec les traits généraux énoncés par Joslin et Wolfe (1992) présentant OD comme un flux important dans les forêts

de montagnes ou dans les lisères. Le réseau RENECOFOR constate que les échantillons de brouillard récoltés sont souvent très peu concentrés. Ranger et al. (2002) observent le phénomène inverse dans les monts du Beaujolais. D'une manière générale, OD est significatif seulement dans des contextes de forêts d'altitude (Rustad et al. 1994).

Peters et Reese (1995) font l'hypothèse que, localement, DD est plus variable que WD.

2.1.3) Facteurs climatiques à l'origine de l'importance des dépôts

Les dépôts atmosphériques sont fortement liés à la hauteur de précipitations (de Vries et al. 2003; Mizak et al. 2005) : plus les précipitations sont élevées et plus les dépôts sont importants. Ainsi, les facteurs, comme l'altitude, qui influencent la pluviométrie font de même pour les dépôts.

La quantité d'éléments déposée par un épisode pluvieux augmente avec la durée de temps sec ayant précédé celui-ci. Cela est lié à une accumulation de l'atmosphère en particules qui est ensuite « lavé » par la pluie. Le même phénomène explique que les courtes pluies et le début des fortes pluies sont plus concentrés que la suite des averses (Ulrich et al. 1998).

2.2 Cas particuliers des dépôts secs et des échanges foliaires

2.2.1) Dépôts secs

La principale difficulté dans la quantification de DD tient au fait qu'il n'existe pas de méthode parfaite dans ce domaine. En effet, le dépôt de gaz et de particules est très sensible à différents facteurs non reproductibles par un appareil de mesure. Il s'agit, par exemple, des caractéristiques physico-chimiques de la surface de contact de l'arbre ou l'état d'humidité de celle-ci. Par ailleurs, il n'est pas possible de déduire DD des autres flux puisque le terme CE est lui aussi inconnu (*cf.* ci-dessous).

Les principaux facteurs affectant le dépôt sont (Erisman and Draaijers 2003; Kramm et al. 1995) :

- l'humidité de la surface foliaire³⁰.
- la chimie de la surface foliaire.
- l'ouverture stomatique du feuillage.
- la longueur rugueuse (« roughness length ») de la canopée qui est fonction des caractéristiques dendrométriques du peuplement (LAI ; hauteur ; fermeture de la canopée).
- la rugosité aérodynamique des surfaces.
- les caractéristiques micrométéorologiques à l'interface atmosphère-peuplement.

2.2.2) Echanges foliaires

L'existence d'échanges ioniques entre l'eau de pluie et le feuillage des arbres est un phénomène connu depuis longtemps et largement cité (Chiwa et al. 2004; Draaijers et al. 1997; Edmonds et al. 1991; Heinrichs and Mayer 1977; Lovett and Lindberg 1984; Morris et al. 2003; Tomaszewski et al. 2003). Les modifications de la composition de la pluie sont de deux types :

- l'azote et le phosphore sont partiellement absorbés par le feuillage.
- l'eau est partiellement neutralisée au contact du feuillage. En effet, l'eau de pluie est souvent acide et les protons de l'eau sont échangés avec des cations du feuillage. Notons qu'une partie des protons n'est pas échangée mais neutralisée par l'émission d'anions d'acides organiques (Chiwa et al. 2004; Edmonds et al. 1991).

Certains éléments comme Na, Cl et S ne sont pas, ou très peu, échangés.

³⁰ Les gaz et les particules s'adsorbent beaucoup plus facilement sur une surface humide

3. Variables modifiant l'effet filtre des couverts forestiers

3.1 Espèce du peuplement

Pour un même dépôt hors couvert, le dépôt sous couvert peut varier de manière considérable d'un peuplement à l'autre en fonction de l'essence dominante (Adamson et al. 1993; Augusto et al. 2002). Ces différences sont liées à des différences de hauteur et de LAI qui rentrent en ligne de compte dans l'interception des dépôts secs (cf. ci-dessus). Il existe également une dualité entre les espèces caduques et les espèces sempervirentes, celles-ci pouvant capter les dépôts de manière efficace tout au long de l'année. Il est enfin possible que les caractéristiques physico-chimiques de surface du feuillage diffèrent suffisamment d'une espèce à l'autre pour influencer significativement les dépôts.

3.2 Dendrométrie du peuplement

D'une manière générale, plus la surface de la biomasse aérienne (\approx LAI) est importante et plus le peuplement est susceptible de favoriser les dépôts atmosphériques. Les facteurs intervenant sont alors *i*) la hauteur du peuplement, *ii*) la densité du peuplement et *iii*) le degré de fermeture de la canopée.

Les auteurs ont souvent fait le lien entre l'âge d'un peuplement et l'évolution des dépôts atmosphériques car le LAI tend naturellement à augmenter avec le temps. Ainsi, Forgeard et al. (1980), Stevens (1987), Carleton et Kavanagh (1990) et Hugues et al. (1994) ont observé une augmentation des dépôts avec l'âge du peuplement (ou la surface terrière). Notons que cette évolution n'a pas toujours été rapportée (Ranger et al. 2002).

3.3 Dépôt hors couvert et météo

Il est probable que le rapport BD_{HC}/TD_{SC} ne varie pas de manière strictement proportionnelle mais est une fonction de BD. Dans ce cas, tous les facteurs susceptibles de modifier BD seraient à prendre en compte.

3.3.1) Environnement du peuplement

La présence de sources de pollutions autour du peuplement est à même de modifier significativement l'intensité des dépôts atmosphériques. Citons de manière non exhaustive et selon une échelle de distance grandissante la proximité d'un contexte d'apports *i*) locaux (industries ; champs ; habitations), *ii*) régionaux (agglomérations ; océan) ou *iii*) internationaux de pollution (USA ; GB etc.).

3.3.2) Météo

Comme il a déjà été dit précédemment, les dépôts atmosphériques sont particulièrement variables dans le temps. Si l'effet de la saison est relativement facile à appréhender (Houle et al. 1999; Lindberg et al. 1986; Ranger et al. 2002), les phénomènes météorologiques exceptionnels (Rimmelin et al. 1999) sont plus difficiles à intégrer dans une démarche de modélisation. Il existe enfin une variabilité interannuelle qu'il faut prendre en compte.

3.4 Caractéristiques non dendrométriques du peuplement

La position du peuplement au sein du massif forestier est également un facteur à prendre en considération. En effet, le rapport TD/BD augmente fortement au niveau des lisières (frange \approx 15-200 m), celles-ci étant des interfaces très efficaces pour les dépôts atmosphériques (Beier et al. 1992; Ould-Dada et al. 2002; Weathers et al. 2001) (Beier et al., 1992 ; Balsberg-Pahsson et Berkvist, 1995 ; Weathers et al., 2001 ; Ould-Dada et al., 2002 ; Devlaeminck et al., 2005) .

Les végétations arbustives (Price and Watters 1989) et, dans une moindre mesure, herbacée participent à "l'effet filtre" des peuplements.

Références bibliographiques

- Abbasi, M.K., and Adams, W.A. 2000. Gaseous N emission during simultaneous nitrification-denitrification associated with mineral N fertilization to a grassland soil under field conditions. *Soil Biol Biochem* **32**(8-9): 1251-1259.
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Augusto, L., Saur, E., Dousseron, L., and Morel, C. 2009. Evaluation of the phosphorus status of P-deficient podzols in temperate pine stands: combining isotopic dilution and extraction methods. *Biogeochemistry* **92**(3): 183-200.
- Adamson, J.K., Hornung, M., Kennedy, V.H., Norris, D.A., Paterson, I.S., and Stevens, P.A. 1993. Soil Solution Chemistry and Throughfall under Adjacent Stands of Japanese Larch and Sitka Spruce at 3 Contrasting Locations in Britain. *Forestry* **66**(1): 51-68.
- Aigrot, M. 1992. Résultats d'observations piézométriques sur la nappe aquifère superficielle des sables des landes de Gascogne. *Bulletin Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine* **51-52**: 85-91.
- Ainsworth, E.A., Rosenberg, M.S., and Wang, X.Z. 2007. Meta-analysis: the past, present and future. *New Phytol* **176**(4): 742-745.
- Aira-Rodriguez, M.J. 1990. The relation of pollen rain counts to species composition in the Sierra del Bocel (La Coruna, NW Spain). I. The main tree species [en espagnol]. *Boletim-da-Sociedade-Broteriana* **63**: 11-22.
- Akselsson, C., Westling, O., Sverdrup, H., and Gundersen, P. 2007. Nutrient and carbon budgets in forest soils as decision support in sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* **238**(1-3): 167-174.
- Ali, M.A., Meredieu, C., Bakker, M.R., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Loustau, D., and Plassard, C. 2007a. Effets de la fertilisation et de l'irrigation sur le statut P du sol et les activités phosphatases des ectomycorhizes. *In IX-èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Biarritz, France*
- Ali, M.A., Meredieu, C., Bakker, M.R., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Loustau, D., and Plassard, C. 2007b. Comparaison of soil P status, functional ectomycorrhizal diversity and growth of *Pinus pinaster* in field and in rhizobox. *In Rhizosphere 2 international conference Montpellier, France.*
- Ambles, A., Jambu, P., Parlanti, E., Joffre, J., and Riffe, C. 1994. Incorporation of Natural Monoacids from Plant Residues into an Hydromorphic Forest Podzol. *European Journal of Soil Science* **45**(2): 175-182.
- Andreasson, F., Gonzalez, M., Augusto, L., Gallet-Budynek, A., Achat, D.L., and Bakker, M.R. 2009. Fine root morphology of *Pinus pinaster* as affected by site fertility. *In RootRAP, 7th ISRR Symposium Root Research and Applications. Himmelbauer M and Loiskandl W (eds), Vienna, Austria.*
- Arrouays, D., Jolivet, C., Richer de Forges, A., Andreux, F., Lévêque, J., Chaussod, R., Trichet, P., and Bert, D. 2002. Impact des pratiques agricoles et sylvicoles sur les variabilités spatiales et temporelles des constituants organiques du sol et de la biomasse microbienne. *GESSOL Report.*
- Augusto, L. 1999. Impact des essences forestières sur le fonctionnement biogéochimique et la végétation de sols acides. *Univ. Nancy, France.* p. 162.
- Augusto, L., Ranger, J., and Bonneau, M. 2000a. Influence des essences sur la fertilité chimique des sols ; Conséquences sur les choix sylvicoles. *Revue Forestière Française (Nancy)* **52**(6): 507-518.
- Augusto, L., Ranger, J., Ponette, Q., and Rapp, M. 2000b. Relationships between forest tree species, stand production and stand nutrient amount. *Annals of Forest Science* **57**(4): 313-324.
- Augusto, L., Turpault, M.P., and Ranger, J. 2000c. Impact of forest tree species on feldspar weathering rates. *Geoderma* **96**(3): 215-237.
- Augusto, L., and Dambrine, E. 2001. L'acidification dans le massif vosgien : Comprendre les mécanismes et apporter des solutions. *INRA, Paris, France.*
- Augusto, L., Dupouey, J.L., Picard, J.F., and Ranger, J. 2001a. Potential contribution of the seed bank in coniferous plantations to the restoration of native deciduous forest vegetation. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **22**(2): 87-98.
- Augusto, L., and Ranger, J. 2001. Impact of tree species on soil solutions in acidic conditions. *Annals of Forest Science* **58**(1): 47-58.
- Augusto, L., Ranger, J., Turpault, M.P., and Bonnaud, P. 2001b. Experimental in situ transformation of vermiculites to study the weathering impact of tree species on the soil. *European Journal of Soil Science* **52**(1): 81-92.
- Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., and Rothe, A. 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science* **59**(3): 233-253.
- Augusto, L., Dupouey, J.L., and Ranger, J. 2003. Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science* **60**(8): 823-831.

- Augusto, L., and Bert, D. 2005. Estimating stemwood nutrient concentration with an increment borer: a potential source of error. *Forestry* **78**(4): 451-455.
- Augusto, L., Crampon, N., Saur, E., Bakker, M.R., Pellerin, S., de Lavaissiere, C., and Trichet, P. 2005. High rates of nitrogen fixation of *Ulex* species in the understory of maritime pine stands and the potential effect of phosphorus fertilization. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **35**(5): 1183-1192.
- Augusto, L., Badeau, V., Arrouays, D., Trichet, P., Flot, J.L., Jolivet, C., and Merzeau, D. 2006. Caractérisation physico-chimique des sols à l'échelle d'une région naturelle à partir d'une compilation de données - Exemple des sols du massif forestier landais. *Etude et Gestion des Sols* **13**: 7-22.
- Augusto, L. 2007. Evaluation de l'efficacité d'une culture en lagunage de bambous destinés à exporter des éléments nutritifs. INRA, Paris, France.
- Augusto, L., Trichet, P., Bernier, F., Lagane, F., and Maugard, F. 2007. Opération pilote d'irrigation d'un peuplement dunaire de Pins maritimes avec les eaux de la station d'épuration de Biscarosse-Birebrac : Mise en place du dispositif expérimental et Analyse initiale des sols et des peuplements. INRA, Paris, France.
- Augusto, L., Bakker, M.R., and Meredieu, C. 2008a. Wood ash applications to temperate forest ecosystems - potential benefits and drawbacks. *Plant and Soil* **306**(1-2): 181-198.
- Augusto, L., Meredieu, C., Bert, D., Trichet, P., Porte, A., Bosc, A., Lagane, F., Loustau, D., Pellerin, S., Danjon, F., Ranger, J., and Gelpe, J. 2008b. Improving models of forest nutrient export with equations that predict the nutrient concentration of tree compartments. *Annals of Forest Science* **65**(8).
- Augusto, L., Bakker, M.R., De Lavaissiere, C., Jordan-Meille, L., and Saur, E. 2009. Estimation of nutrient content of woody plants using allometric relationships: quantifying the difference between concentration values from the literature and actuals. *Forestry* **82**(4): 463-477.
- Augusto, L., Trichet, P., and Carnus, J.M. 2010. Evaluation des effets d'une irrigation de longue durée d'écosystèmes forestiers dunaires avec des résidus de papeteries. INRA, Paris, France.
- Badeau, V., Dambrine, E., and Walter, C. 1999. Propriétés des sols forestiers français : résultats du premier inventaire systématique. *Etude et Gestion des Sols* **6**: 165-180.
- Bakker, M.R., Achat, D.L., and Augusto, L. 2005. Nutrient availability and uptake by fine roots and ectomycorrhizae. *In Sustainable management of temperate forest, New Zealand School of Forestry, University of Canterbury, New Zealand.*
- Bakker, M.R., Achat, D.L., Nys, C., and Augusto, L. 2006a. Variability in distribution of fine roots of *Pinus pinaster* and *Fagus sylvatica*: the consequences on estimates of biomass and turnover. *In COST E38 "Woody root processes - Roots, mycorrhizas and their external mycelia in carbon dynamics in forest soil »*, Rovaniemi, Finland
- Bakker, M.R., Augusto, L., and Achat, D.L. 2006b. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil* **286**(1-2): 37-51.
- Bakker, M.R., Jolicoeur, E., Trichet, P., Augusto, L., and Loustau, D. 2007. Adaptations of fine roots to fertilization and irrigation in *Pinus pinaster*. *In Fourth International Symposium on Dynamics of Physiological Processes in Roots of Woody Plants.*, University of Wales, Bangor, UK.
- Bakker, M.R., Porte, A., Augusto, L., Achat, D.L., Meredieu, C., Gonzalez, M., Gallet-Budynek, A., and Saur, E. 2008. Importance of understory to total forest biomass in *Pinus pinaster* plantation forest. *In Symposium COST E38 "Woody root processes" entitled « Woody roots and ecosystem services »*, Lisbon, Portugal.
- Bakker, M.R., Jolicoeur, E., Trichet, P., Augusto, L., Plassard, C., Guinberteau, J., and Loustau, D. 2009. Adaptation of fine roots to annual fertilization and irrigation in a 13-year-old *Pinus pinaster* stand. *Tree Physiology* **29**(2): 229-238.
- Barry, J.P., Bernaux, P., Bouchet, C., Kuhnholz-Lordat, G., and Renaud, P. 1952. Evolution de la végétation des Landes Gasconnes d'après les amplitudes biologiques de quelques espèces à pouvoir dynamique élevé. *Annales Agronomiques* **5**: 713-754.
- Barton, L., McLay, C.D.A., Schipper, L.A., and Smith, C.T. 1999. Annual denitrification rates in agricultural and forest soils: a review. *Aust J Soil Res* **37**(6): 1073-1093.
- Beier, C., Gundersen, P., and Rasmussen, L. 1992. A New Method for Estimation of Dry Deposition of Particles Based on Throughfall Measurements in a Forest Edge. *Atmos Environ a-Gen* **26**(9): 1553-1559.
- Belanger, N., Pare, D., and Courchesne, F. 2004. Regression equations for estimating throughfall nutrient fluxes using wet deposition data and their applicability for simulating the soil acid-base status using the dynamic forest soil-atmosphere model SAFE. *Ecological Modelling* **175**(2): 151-167.
- Berbigier, P., and Bonnefond, J.M. 1995. Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster*). *Annals of Forest Science* **52**: 23-42.

- Bertru, G., and Goma-Tchimbakala, J. 1985. Influence des composés hydrosolubles des litières sur l'activité d'une population de *Nitrobacter* cultivée en chémostat. *Rev Ecol Biol Sol* **22**: 433-440.
- Biddulph, O., and Woodbridge, C.G. 1952. The uptake of phosphorus by bean plants with particular reference to the effects of iron. *Plant Physiology* **27**: 431-444.
- Boutonnet, E.L. 1991. Typologie des stations forestières landais à partir des données IFN. ENITEF Report, Nogent-sur-Vernisson.
- Brossard, M. 1986. Effets de la sylviculture moderne sur la répartition, le niveau et l'état du stock organique des sols de la pinède des landes de Gascogne. Univ. Poitiers, France. p. 128.
- Caillere, S., and Henin, S. 1951. Etude des alios des landes. *Annales Agronomiques*: 296-316.
- Campagne, F. 1997. Caractérisation de la conductivité hydraulique de surface et sa répartition sur le bassin versant du Tagon. Univ. Bordeaux, France. p. 62.
- Campbell, J.L., Hornbeck, J.W., Mitchell, M.J., Adams, M.B., Castro, M.S., Driscoll, C.T., Kahl, J.S., Kochenderfer, J.N., Likens, G.E., Lynch, J.A., Murdoch, P.S., Nelson, S.J., and Shanley, J.B. 2004. Input-output budgets of inorganic nitrogen for 24 forest watersheds in the northeastern United States: A review. *Water Air Soil Poll* **151**(1-4): 373-396.
- Carleton, T.J., and Kavanagh, T. 1990. Influence of Stand Age and Spatial Location on Throughfall Chemistry beneath Black Spruce. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **20**(12): 1917-1925.
- Casenave, A. 1970. Contribution à l'étude de l'aliol. Univ. Bordeaux, France. p. 196.
- Castaing, J.P., and Vergeron, P. 1973. Castaing JP., Vergeron P. Pollen et Spores **15**: 255-280.
- Cavard, X., Augusto, L., and Saur, E. 2005. Calcul du taux de fixation symbiotique d'une légumineuse à l'aide des isotopes stables de l'azote. *In Colloque "jeunes chercheurs" sur les isotopes stables*. SFIS et AFES, Paris, France.
- Cavard, X., Augusto, L., Saur, E., and Trichet, P. 2007. Field effect of P fertilization on N₂ fixation rate of *Ulex europaeus*. *Annals of Forest Science* **64**: 875-881.
- Chiwa, M., Crossley, A., Sheppard, L.J., Sakugawa, H., and Cape, J.N. 2004. Throughfall chemistry and canopy interactions in a Sitka spruce plantation sprayed with six different simulated polluted mist treatments. *Environmental Pollution* **127**(1): 57-64.
- Chossat, J.C. 1992. Assainissement, drainage et irrigation en maïsiculture dans les landes de Gascogne. *Bulletin Institut de Geologie du Bassin d'Aquitaine* **51-52**: 57-68.
- Clarke, M., Rendell, H., Tasted, J.P., Clave, B., and Masse, L. 2002. Late-Holocene sand invasion and North Atlantic storminess along the Aquitaine coast, southwest France. *Holocene* **12**: 231-238.
- ColinBelgrand, M., Ranger, J., and Bouchon, J. 1996. Internal nutrient translocation in chestnut tree stemwood .3. Dynamics across an age series of *Castanea sativa* (Miller). *Ann Bot-London* **78**(6): 729-740.
- Combes, C. 2000. Traitement d'effluents de papeterie par irrigation sous forêt. Gascogne-Paper Report, Bordeaux.
- Comps, B., Gelpe, J., and Saint-Didier, J. 1979. Nouvelle typologie des Landes de la Gascogne : modèle d'étude sur la commune de Pissos (Landes). *Bulletin Ecologie* **10**: 43-54.
- Cottinet, D. 1974. Contribution à l'étude des fluctuations de la nappe du massif forestier landais. Univ. Bordeaux, France. p. 93.
- Courcoux, P. 1982. Approche du cycle biologique d'un écosystème à pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) en lande humide. Univ. Bordeaux. Master Report.
- Croise, L., Ulrich, E., Duplat, P., and Jaquet, O. 2005. Two independent methods for mapping bulk deposition in France. *Atmos Environ* **39**(21): 3923-3941.
- Dambrine, E., Vega, J.A., Taboada, T., Rodriguez, L., Fernandez, C., Macias, F., and Gras, J.M. 2000. Budgets of mineral elements in small forested catchments in Galicia (NW Spain). *Annals of Forest Science* **57**(1): 23-38.
- De Schrijver, A., Geudens, G., Augusto, L., Staelens, J., Mertens, J., Wuyts, K., Gielis, L., and Verheyen, K. 2007. The effect of forest type on throughfall deposition and seepage flux: a review. *Oecologia* **153**(3): 663-674.
- De Schrijver, A., Staelens, J., Wuyts, K., Van Hoydonck, G., Janssen, N., Mertens, J., Gielis, L., Geudens, G., Augusto, L., and Verheyen, K. 2008. Effect of vegetation type on throughfall deposition and seepage flux. *Environmental Pollution* **153**(2): 295-303.
- de Verthamon, H. 1998. Production et commercialisation des champignons forestiers. *Forêt Entreprise* **122**: 30-31.
- de Vries, W., Reinds, G.J., and Vel, E. 2003. Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe 2: Atmospheric deposition and its impacts on soil solution chemistry. *Forest Ecology and Management* **174**(1-3): 97-115.
- De Wit, R., Leibreich, J., Vernier, F., Delmas, F., Beuffe, H., Maison, P., Chossat, J.C., Laplace-Treytore, C., Laplana, R., Clave, V., Torre, M., Auby, I., Trut, G., Maurer, D., and Capdeville, P. 2005. Relationship between land-use in the agro-forestry system of les Landes, nitrogen loading to

- and risk of macro-algal blooming in the Bassin d'Arcachon coastal lagoon (SW France). *Estuar Coast Shelf S* **62**(3): 453-465.
- Delpech, F. 1996. Etude des vitesses de circulation de l'eau en sol sableux. Univ. Bordeaux, France. p. 52.
- Demoune, R. 1979. Essai de définition et de caractérisation de niveau écophysiological dans le massif forestier des Landes de Gascogne. Univ. Grenoble, France. p. 440.
- Dobbie, K.E., and Smith, K.A. 2001. The effects of temperature, water-filled pore space and land use on N₂O emissions from an imperfectly drained gleysol. *European Journal of Soil Science* **52**(4): 667-673.
- Dobremez, J.F., Camaret, S., Bourjot, L., Erwin, U., Brethes, A., Coquillard, P., Dume, G., Dupouey, J.L., Forgeard, F., Gauberville, C., Gueugnot, J., Picard, J.F., Savoie, J.M., Schmitt, A., Timbal, J., Touffet, J., and Tremolieres, M. 1997. Inventaire et interpretation de la composition floristique de 101 peuplements du reseau. Office National des Forêts-DRD (Ed.), Paris, France.
- Domergue, O., Plassard, C., Prin, Y., Guinberteau, J., Bakker, M.R., Augusto, L., Trichet, P., Saur, E., Hinsinger, P., Jaillard, B., Ali, M.A., M'Balla, J., Duponnois, R., Castells, C., and Galiana, A. 2007. Effect of P availability on the diversity and functioning of mycorrhiza and mycorrhizosphere bacteria in maritime pine stands of the Landes forest ecosystem. *In Rhizosphere 2 international conference Montpellier, France.*
- Domergue, O., Waseem, M., Prin, Y., Plassard, C., Guinberteau, J., Bakker, M.R., Augusto, L., Trichet, P., Saur, E., Hinsinger, P., Jaillard, B., M'Balla, J., Duponnois, R., and Galiana, A. 2008. Diversity and P-solubilizing ability of mycorrhizosphere bacteria associated with *Pinus pinaster* in the Landes forest ecosystem. *In 21st New Phytologist Symposium, Montpellier, France.*
- Draaijers, G.P.J., Erisman, J.W., VanLeeuwen, N.F.M., Romer, F.G., teWinkel, B.H., Veltkamp, A.C., Vermeulen, A.T., and Wyers, G.P. 1997. The impact of canopy exchange on differences observed between atmospheric deposition and throughfall fluxes. *Atmos Environ* **31**(3): 387-397.
- Drever, J.I. 1994. The Effect of Land Plants on Weathering Rates of Silicate Minerals. *Geochim Cosmochim Acta* **58**(10): 2325-2332.
- Duchauffour, P. 1948. Les sols landais et le problème de leur amélioration. *Comptes Rendus Academie Agriculture France*: 295-298.
- Duchauffour, P. 1949. L'évolution pédologique des sols landais. *Cahier Ingenieurs Agronomes* **4**: 41-43.
- Dutil, P., and Juste, C. 1964. Phytotoxicité de l'aluminium dans les sols des landes en relation avec la présence d'aliés à faible profondeur. *Comptes Rendus Academie Agriculture France*: 434-441.
- EC. 2000. European Community: Green Paper - Towards a European strategy for the security of energy supply. COM(2000)769 final.
- Edmonds, R.L., Thomas, T.B., and Rhodes, J.J. 1991. Canopy and Soil Modification of Precipitation Chemistry in a Temperate Rain-Forest. *Soil Sci Soc Am J* **55**(6): 1685-1693.
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Dall, R., Wirth, V., Werner, W., and Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* **18**: 1-258.
- Erisman, J.W., Draaijers, G., Duyzer, J., Hofschreuder, P., VanLeeuwen, N., Romer, F., Ruijgrok, W., Wyers, P., and Gallagher, M. 1997. Particle deposition to forests - Summary of results and application. *Atmos Environ* **31**(3): 321-332.
- Erisman, J.W., and Draaijers, G. 2003. Deposition to forests in Europe: most important factors influencing dry deposition and models used for generalisation. *Environmental Pollution* **124**(3): 379-388.
- Fichter, J., Dambrine, E., Turpault, M.P., and Ranger, J. 1998. Base cation supply in spruce and beech ecosystems of the Strengbach catchment (Vosges mountains, N-E France). *Water Air Soil Poll* **104**(1-2): 125-148.
- Flueck, W.T. 2009. Evolution of Forest Systems: the Role of Biogeochemical Cycles in Determining Sustainable Forestry Practices. *Ecol Soc* **14**(2): r4.
- Forgeard, F., Gloaguen, J.C., and Touffet, J. 1980. Interception of Precipitations and Mineral Supply to the Soil by Rainfall and Leaching in an Atlantic Beech Forest and in Some Coniferous Stands in Brittany. *Ann Sci Forest* **37**(1): 53-71.
- Fourcade, B., Coudrain-Ribstein, A., and Martin, C. 2002. What can be deduced from chemical measurement in an open-field raingauge? An example in the Maures Massif, southeastern France. *Hydrolog Sci J* **47**(3): 469-478.
- Fox, T.R. 2000. Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management* **138**(1-3): 187-202.
- Frayse, J.Y., Meredieu, C., Augusto, L., and Trichet, P. 2007. Gestion de la fertilisation en fonction de l'exportation de biomasse. Rapport projet Sylvogene (Pôle de Compétitivité IPMF).
- Fustec, E., Righi, D., and Jambu, P. 1975. Influence des bitumes extraits de podzols humiques hydromorphes des Landes du Médoc sur la microflore tellurique. *Rev Ecol Biol Sol* **12**: 393-404.
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H.,

- Townsend, A.R., and Vorosmarty, C.J. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* **70**(2): 153-226.
- Gandois, L. 2009. Dynamique et bilan des éléments traces métalliques dans des écosystèmes forestiers français. Univ. Toulouse, France. p. 245.
- Gelpe, J. 1992. Le paysage et l'eau : les types de landes et leurs aptitudes agricoles et forestières. *Bulletin Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine* **51-52**: 45-55.
- Goma-Tchimbakla, J., and Rozé, F. 1985. Minéralisation de l'azote dans un sol acide de lande. I - Etude de l'effet in situ. *Rev Ecol Biol Sol* **22**: 281-290.
- Gonzalez, M., Augusto, L., Gallet-Budynek, A., Andreasson, F., and Bakker, M.R. 2009. Roots of understory species in maritime pine forests. In *RootRAP, 7th ISRR Symposium Root Research and Applications*. Himmelbauer M and Loiskandl W (eds), Vienna, Austria.
- Gonzalez, M., Mathieu, A., Augusto, L., Gire, C., Bakker, M.R., and Budynek, A. 2010. Gorse seed bank variability in maritime pine stands. *Seed Science Research* **20**(1): 31-38.
- Groffman, P.M., and Tiedje, J.M. 1989. Denitrification in North Temperate Forest Soils - Relationships between Denitrification and Environmental-Factors at the Landscape Scale. *Soil Biol Biochem* **21**(5): 621-626.
- Guinaudeau, J. 1964. La forêt des Landes. INRA Report, Bordeaux.
- Gurevitch, J., and Hedges, L.V. 1999. Statistical issues in ecological meta-analyses. *Ecology* **80**(4): 1142-1149.
- Heinen, M. 2006a. Application of a widely used denitrification model to Dutch data sets. *Geoderma* **133**(3-4): 464-473.
- Heinen, M. 2006b. Simplified denitrification models: Overview and properties. *Geoderma* **133**(3-4): 444-463.
- Heinrichs, H., and Mayer, R. 1977. Distribution and cycling of major and trace elements in two central European forest ecosystems. *J Environ Qual* **6**: 402-407.
- Hicks, S., Tinsley, H., Huusko, A., Jensen, C., Hattestrand, M., Gerasimides, A., and Kvavadze, E. 2001. Some comments on spatial variation in arboreal pollen deposition: first records from the Pollen Monitoring Programme. *Review Paleobotany Palynology* **117**: 183-194.
- Homann, P.S., McKane, R.B., and Sollins, P. 2000. Belowground processes in forest-ecosystem biogeochemical simulation models. *Forest Ecology and Management* **138**(1-3): 3-18.
- Hopmans, P., Flinn, D.W., and Farrell, P.W. 1987. Nutrient Dynamics of Forested Catchments in Southeastern Australia and Changes in Water-Quality and Nutrient Exports Following Clearing. *Forest Ecology and Management* **20**(3-4): 209-231.
- Hopmans, P., Stewart, H.T.L., and Flinn, D.W. 1993. Impacts of Harvesting on Nutrients in a Eucalypt Ecosystem in Southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* **59**(1-2): 29-51.
- Hormann, G., Zhang, X., and Fohrer, N. 2007. Comparison of a simple and a spatially distributed hydrologic model for the simulation of a lowland catchment in Northern Germany. *Ecological Modelling* **209**(1): 21-28.
- Houle, D., Ouimet, R., Paquin, R., and Laflamme, J.G. 1999. Interactions of atmospheric deposition with a mixed hardwood and a coniferous forest canopy at the Lake Clair Watershed (Duchesnay, Quebec). *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **29**(12): 1944-1957.
- Houlton, B.Z., Wang, Y.P., Vitousek, P.M., and Field, C.B. 2008. A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature* **454**(7202): 327-U334.
- Hughes, S., Norris, D.A., Stevens, P.A., Reynolds, B., Williams, T.G., and Woods, C. 1994. Effects of Forest Age on Surface Drainage Water and Soil Solution Aluminum Chemistry in Stagnopodzols in Wales. *Water Air Soil Poll* **77**(1-2): 115-139.
- Hunter, I., and Schuck, A. 2002. Increasing forest growth in Europe - possible causes and implications for sustainable forest management. *Plant Biosyst* **136**(2): 133-141.
- Huntington, T.G., Hooper, R.P., Johnson, C.E., Aulenbach, B.T., Cappellato, R., and Blum, A.E. 2000. Calcium depletion in a southeastern United States forest ecosystem. *Soil Sci Soc Am J* **64**(5): 1845-1858.
- Ingerslev, M., and Hallbacken, L. 1999. Above ground biomass and nutrient distribution in a limed and fertilized Norway spruce (*Picea abies*) plantation Part II. Accumulation of biomass and nutrients. *Forest Ecology and Management* **119**(1-3): 21-38.
- IPCC. 2007. Intergovernmental Panel on Climate Change: Fourth Assessment Report. Climate Change: Synthesis Report. Available from www.ipcc.ch.
- Jacquín, F., Juste, C., and Dureau, P. 1965. Contribution à l'étude de la matière organique des sols sableux des Landes de Gascogne. *Comptes Rendus Académie Agriculture France* **51**: 1190-1197.
- Jambert, C., Delmas, R., Labroue, L., Chassin, P., and Plenet, D. 1993. Fertilization Effect on Gaseous Nitrogen Compound Emissions in the Maize Field-Pine Tree Forest System of the Landes-De-Gascogne. *Cr Acad Sci Iii-Vie* **316**(7): 623-627.

- Jambert, C., Delmas, R.A., Labroue, L., and Chassin, P. 1994. Nitrogen Compound Emissions from Fertilized Soils in a Maize Field Pine Tree Forest Agrosystem in the Southwest of France. *J Geophys Res-Atmos* **99**(D8): 16523-16530.
- Johnson, C.E. 2002. Cation exchange properties of acid forest soils of the northeastern USA. *European Journal of Soil Science* **53**(2): 271-282.
- Jolivet, C. 2000. Le carbone organique des sols des Landes de Gascogne. Variabilité spatiale et effets des pratiques sylvicoles et agricoles. Univ. Dijon, France.
- Jolivet, C., Augusto, L., Trichet, P., and Arrouays, D. 2007. Les sols du massif forestier des Landes de Gascogne : formation, histoire, propriétés et variabilité spatiale. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)* **59**(1): 7-30.
- Jonard, M., Augusto, L., Morel, C., Achat, D.L., and Saur, E. 2009. Forest floor contribution to phosphorus nutrition: experimental data. *Annals of Forest Science* **66**(5).
- Jonard, M., Augusto, L., Hanert, E., Achat, D.L., Bakker, M.R., Morel, C., Mollier, A., and Pellerin, S. 2010. Modeling forest floor contribution to phosphorus supply to maritime pine seedlings in two-layered forest soils. *Ecological Modelling* **221**(6): 927-935.
- Jorgensen, S.E. 2008. Overview of the model types available for development of ecological models. *Ecological Modelling* **215**(1-3): 3-9.
- Joslin, J.D., and Wolfe, M.H. 1992. Tests of the Use of Net Throughfall Sulfate to Estimate Dry and Occult Sulfur Deposition. *Atmos Environ a-Gen* **26**(1): 63-72.
- Juste, C. 1965. Contribution à l'étude de la dynamique de l'aluminium dans les sols acides du sud-ouest atlantique : application à leur mise en valeur. Univ. Nancy, France. p. 143.
- Juste, C., and Dutil, P. 1965. Importance relative du fer et de l'aluminium dans les sols sableux des Landes de Gascogne. *Science Sol* **3**: 33-42.
- Kimmins, J.P. 1974. Sustained yield, timber mining, and the concept of ecological rotation, a British Columbian view. *Forestry Chronicle Feb* **1974**: 27-31.
- Kimmins, J.P., Blanco, J.A., Seely, B., Welham, C., and Scoullar, K. 2008. Complexity in modelling forest ecosystems: How much is enough? *Forest Ecology and Management* **256**(10): 1646-1658.
- Kirschbaum, M.U.F., and Paul, K.I. 2002. Modelling C and N dynamics in forest soils with a modified version of the CENTURY model. *Soil Biol Biochem* **34**(3): 341-354.
- Klingebliel, A., and Legigan, P. 1992. Cadre géologique et structure du bassin de la Leyre. *Bulletin Institut de Geologie du Bassin d'Aquitaine* **51-52**: 7-20.
- Knowles, R. 1982. Denitrification. *Microbiol Rev* **46**(1): 43-70.
- Koerner, W., Dupouey, J.L., Dambrine, E., and Benoit, M. 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *J Ecol* **85**(3): 351-358.
- Kramm, G., Dlugi, R., Dollard, G.J., Foken, T., Molders, N., Muller, H., Seiler, W., and Sievering, H. 1995. On the Dry Deposition of Ozone and Reactive Nitrogen Species. *Atmos Environ* **29**(21): 3209-3231.
- Kros, H., and Warfvinge, P. 1995. Evaluation of Model Behavior with Respect to the Biogeochemistry at the Solling Spruce Site. *Ecological Modelling* **83**(1-2): 255-262.
- Laclau, J.P., Bouillet, J.P., and Ranger, J. 2000. Dynamics of biomass and nutrient accumulation in a clonal plantation of Eucalyptus in Congo. *Forest Ecology and Management* **128**(3): 181-196.
- Laclau, J.P., Bouillet, J.P., Ranger, J., Joffre, R., Gouma, R., and Saya, A. 2001. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of a eucalyptus hybrid. *Ann Bot-London* **88**(6): 1079-1092.
- Laclau, J.P., Ranger, J., Deleporte, P., Nouvellon, Y., Saint-Andre, L., Marlet, S., and 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**(1-3): 375-391.
- Lamers, M., Ingwersen, J., and Streck, T. 2007. Modelling nitrous oxide emission from water-logged soils of a spruce forest ecosystem using the biogeochemical model Wetland-DNDC. *Biogeochemistry* **86**(3): 287-299.
- Latouche, C. 1971. Les argiles des bassins alluvionnaires aquitains et des dépendances océaniques. Univ. Bordeaux, France. p. 415.
- Lee, E.J., and Booth, T. 2003. Macronutrient input from pollen in two regenerating pine stands in southeast Korea. *Ecol Res* **18**: 423-430.
- Lefevre, T. 1999. Variabilité spatiale de la qualité de l'eau de la nappe : comparaison bassin versant sylvicole et mixte dans les Landes de Gascogne. Univ. Bordeaux, France. p. 53.
- Legigan, P. 1979. L'élaboration de la formation du sable des Landes, dépôt résiduel de l'environnement sédimentaire pliocène-pléistocène centre aquitain. Univ. Bordeaux, France. p. 429.
- Lewis, D.R., and McGechan, M.B. 2002. A review of field scale phosphorus dynamics models. *Biosyst Eng* **82**(4): 359-380.

- Lindberg, S.E., Lovett, G.M., Richter, D.D., and Johnson, D.W. 1986. Atmospheric Deposition and Canopy Interactions of Major Ions in a Forest. *Science* **231**(4734): 141-145.
- Lovett, G.M., and Lindberg, S.E. 1984. Dry Deposition and Canopy Exchange in a Mixed Oak Forest as Determined by Analysis of Throughfall. *J Appl Ecol* **21**(3): 1013-1027.
- Maitat, O., Boudot, J.P., Merlet, D., and Rouiller, J. 2000. Aluminium chemistry in two contrasted acid forest soils and headwater streams impacted by acid deposition, Vosges mountains, NE France. *Water Air Soil Poll* **117**(1-4): 217-243.
- Marcos, G.M., and Lancho, J.F.G. 2002. Atmospheric deposition in oligotrophic *Quercus pyrenaica* forests: implications for forest nutrition. *Forest Ecology and Management* **171**(1-2): 17-29.
- Mathieu, A. 2008. Modélisation de la dynamique de population de l'ajonc d'Europe et du genêt à balais dans le massif forestier cultivé des Landes de Gascogne. Univ. Bordeaux. Master Report.
- MEA. 2005. Millenium Ecosystem Assessment: Ecosystems and human well-being synthesis. A Report of the Millennium Ecosystem Assessment. Available from www.millenniumassessment.org.
- Meerts, P. 2002. Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review. *Annals of Forest Science* **59**(7): 713-722.
- Meredieu, C., Augusto, L., Porte, A., and Najar, M. 2007. Evaluer au plan stationnel les potentialités de croissance initiale. Rapport projet Sylvogene (Pôle de Compétitivité IPMF).
- Merzeau, D. 1983. Approche du cycle de l'eau et des éléments minéraux d'un écosystème landais. Univ. Bordeaux. Master Report.
- Mignot-Delprat, L. 1997. Caractérisation du carbone organique soluble sous monoculture de maïs en sol sableux landais. Influence sur les émissions de protoxyde d'azote. Univ. Bordeaux, France. p. 146.
- Mizak, C.A., Campbell, S.W., Luther, M.E., Carnahan, R.P., Murphy, R.J., and Poor, N.D. 2005. Below-cloud ammonia scavenging in convective thunderstorms at a coastal research site in Tampa, FL, USA. *Atmos Environ* **39**(9): 1575-1584.
- Morel, C. 2007. Mobilité et biodisponibilité du phosphore dans les sols cultivés : mécanismes, modélisation et diagnostic. *Océanis* **33**: 51-74.
- Morris, D.M., Gordon, A.G., and Gordon, A. 2003. Patterns of canopy interception and throughfall along a topographic sequence for black spruce dominated forest ecosystems in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **33**(6): 1046-1060.
- Nicholls, D., Monserud, R.A., and Dykstra, D.P. 2009. International bioenergy synthesis-Lessons learned and opportunities for the western United States. *Forest Ecology and Management* **257**: 1647-1655.
- Nzila, J.D., Bouillet, J.P., Laclau, J.P., and Ranger, J. 2002. The effects of slash management on nutrient cycling and tree growth in Eucalyptus plantations in the Congo. *Forest Ecology and Management* **171**(1-2): 209-221.
- Oleksyn, J., Reich, P.B., Karolewski, P., Tjoelker, M.G., and Chalupka, W. 1999. Nutritional status of pollen and needles of diverse *Pinus sylvestris* populations grown at sites with contrasting pollution. *Water Air Soil Poll* **110**: 195-212.
- Ould-Dada, Z., Copplestone, D., Toal, M., and Shaw, G. 2002. Effect of forest edges on deposition of radioactive aerosols. *Atmos Environ* **36**(36-37): 5595-5606.
- Paavolainen, L., and Smolander, A. 1998. Nitrification and denitrification in soil from: A clear-cut Norway spruce (*Picea abies*) stand. *Soil Biol Biochem* **30**(6): 775-781.
- Palosuo, T., Peltoniemi, M., Mikhailov, A., Komarov, A., Faubert, P., Thurig, E., and Lindner, M. 2008. Projecting effects of intensified biomass extraction with alternative modelling approaches. *Forest Ecology and Management* **255**(5-6): 1423-1433.
- Payet, K. 2004. Variabilités édaphiques dans les Landes de Gascogne et recherche d'indicateurs de biodiversité. Univ. Bordeaux. Master Report (1st yr).
- Pelissier, G., and Pouchan, P. 1992. Estimation des vitesses d'écoulement dans un aquifère détritique non consolidé. Exemple : l'aquifère du sable des Landes. *Bulletin Institut de Geologie du Bassin d'Aquitaine* **51-52**: 93-103.
- Peng, C.H., Jiang, H., Apps, M.J., and Zhang, Y.L. 2002. Effects of harvesting regimes on carbon and nitrogen dynamics of boreal forests in central Canada: a process model simulation. *Ecological Modelling* **155**(2-3): 177-189.
- Penninckx, V., Glineur, S., Gruber, W., Herbauts, J., and Meerts, P. 2001. Radial variations in wood mineral element concentrations: a comparison of beech and pedunculate oak from the Belgian Ardennes. *Annals of Forest Science* **58**(3): 253-260.
- Peters, N.E., and Reese, R.S. 1995. Variations of Weekly Atmospheric Deposition for Multiple Collectors at a Site on the Shore of Lake Okeechobee, Florida. *Atmos Environ* **29**(2): 179-187.
- Pettersson, F., and Hogbom, L. 2004. Long-term growth effects following forest nitrogen fertilization in *Pinus sylvestris* and *Picea abies* stands in Sweden. *Scand J Forest Res* **19**(4): 339-347.
- Plassard, C., Meredieu, C., Bakker, M.R., Danjon, F., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Ali, M.A., and Loustau, D. 2006. Fine root density, branching pattern and mycorrhizal diversity across *Pinus pinaster* stands in south west France: methodology

- and first results. In COST E38 "Woody root processes - Roots, mycorrhizas and their external mycelia in carbon dynamics in forest soil », Rovaniemi, Finland
- Plassard, C., Bakker, M.R., Trichet, P., Meredieu, C., Danjon, F., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Muhammad, A.A., Hinsinger, P., Jaillard, B., Pellerin, S., and Loustau, D. 2007a. Spring and autumnal P availability, fine root properties and functional mycorrhizal diversity across *Pinus pinaster* stands with different productivity in southwest France. In Fourth International Symposium on Dynamics of Physiological Processes in Roots of Woody Plants, Bangor, UK.
- Plassard, C., Meredieu, C., Bakker, M.R., Danjon, F., Trichet, P., Guinberteau, J., Augusto, L., Saur, E., Domergue, O., Galiana, A., Prin, Y., Ali, M.A., Hinsinger, P., Jaillard, B., Pellerin, S., and Loustau, D. 2007b. P availability, fine root properties and functional mycorrhizal diversity across *Pinus pinaster* stands with different productivity in South-western France. In Rhizosphere 2 international conference Montpellier, France.
- Porte, A.J., Samalens, J.C., Dulhoste, R., Du Cros, R.T., Bosc, A., and Meredieu, C. 2009. Using cover measurements to estimate aboveground understorey biomass in Maritime pine stands. *Annals of Forest Science* **66**(3): -.
- Poulin, F., Ulrich, E., and Lanier, M. 1999. RENECOFOR - Evolution de la densité du gibier de 1980 à 1994 ; Essais de synthèse. Office National des Forêts - DRD.
- Price, A.G., and Watters, R.J. 1989. The Influence of the Overstory, Understory and Upper Soil Horizons on the Fluxes of Some Ions in a Mixed Deciduous Forest. *J Hydrol* **109**(1-2): 185-197.
- Quenea, K. 2004. Etude structurale et dynamique des fractions lipidiques et organiques réfractaires de sols d'une chronoséquence forêt/maïs (Cestas, Sud-Ouest de la France). Univ. Paris VI, France. p. 203.
- Ranger, J., Dambrine, E., Robert, M., Righi, D., and Felix, C. 1991. Study of Current Soil-Forming Processes Using Bags of Vermiculite and Resins Placed within Soil Horizons. *Geoderma* **48**(3-4): 335-350.
- Ranger, J., Marques, R., and Colin-Belgrand, M. 1997. Nutrient dynamics during the development of a Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.) stand. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **18**: 73-90.
- Ranger, J., and Turpault, M.P. 1999. Input-output nutrient budgets as a diagnostic tool for sustainable forest management. *Forest Ecology and Management* **122**: 139-154.
- Ranger, J., Allie, S., Gelhay, D., Pollier, B., Turpault, M.P., and Granier, A. 2002. Nutrient budgets for a rotation of a Douglas-fir plantation in the Beaujolais (France) based on a chronosequence study. *Forest Ecology and Management* **171**(1-2): 3-16.
- Ranger, J., Augusto, L., Berthelin, J., Berrier, J., Bonnaud, P., Calvaruso, C., Dambrine, E., Dreyer-Felix, C., Gonzales-Barrios, J.L., Hervio, M., Jaunet, A.M., Lapeyrie, F., Mareschal, L., Paris, F., Righi, D., Turpault, M.P., Veneau, G., and Robert, M. 2007. Etude du fonctionnement actuel des sols forestiers par la méthode des minéraux-tests. *Etude et Gestion des Sols* **14**: 267-286.
- Rastetter, E.B., Vitousek, P.M., Field, C., Shaver, G.R., Herbert, D., and Agren, G.I. 2001. Resource optimization and symbiotic nitrogen fixation. *Ecosystems* **4**(4): 369-388.
- Rees, M., and Paynter, Q. 1997. Biological control of Scotch broom: modelling the determinants of abundance and the potential impact of introduced insect herbivores. *J Appl Ecol* **34**(5): 1203-1221.
- Rees, M., and Hill, R.L. 2001. Large-scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. *J Appl Ecol* **38**(2): 364-377.
- Reth, S., Hentschel, K., Drosler, M., and Falge, E. 2005. DenNit - Experimental analysis and modelling of soil N₂O efflux in response on changes of soil water content, soil temperature, soil pH, nutrient availability and the time after rain event. *Plant and Soil* **272**(1-2): 349-363.
- Righi, D. 1977. Genèse et évolution des podzols et des sols hydromorphes des Landes du Médoc. Univ. Poitiers, France. p. 144.
- Righi, D., and De Conninck, F. 1977. Mineralogic evolution in hydromorphic sandy soils and podzols in Landes du Medoc, France. *Geoderma* **19**: 339-359.
- Righi, D., and Wilbert, J. 1984. Les sols sableux podzolisés des Landes de Gascogne (France) : Répartition et caractères principaux. *Science Sol* **4**: 253-264.
- Rimmelin, P. 1998. Etude des apports allochtones d'azote inorganique dissous parvenant à un système lagunaire : le bassin d'Arcachon. Univ. Bordeaux, France. p. 182.
- Rimmelin, P., Dumon, J.C., Maneux, E., and Goncalves, A. 1998. Study of annual and seasonal dissolved inorganic nitrogen inputs into the Arcachon lagoon, Atlantic coast (France). *Estuar Coast Shelf S* **47**(5): 649-659.
- Rimmelin, P., Dumon, J.C., Burdloff, D., and Maneux, E. 1999. Atmospheric deposits of dissolved inorganic nitrogen in the southwest of France. *Sci Total Environ* **226**(2-3): 213-225.

- Robertson, G.P., Vitousek, P.M., Matson, P.A., and Tiedje, J.M. 1987. Denitrification in a Clear-Cut Loblolly-Pine (*Pinus-Taeda* L) Plantation in the Southeastern United-States. *Plant and Soil* **97**(1): 119-129.
- Robledo-Arnuncio, J.J., Smouse, P.E., Gil, L., and Alia, R. 2004. Pollen movement under alternative silvicultural practices in native populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in central Spain. *Forest Ecology and Management* **197**: 245-255.
- Ross, D.S., Matschonat, G., and Skjellberg, U. 2008. Cation exchange in forest soils: the need for a new perspective. *European Journal of Soil Science* **59**(6): 1141-1159.
- Rustad, L.E., Kahl, J.S., Norton, S.A., and Fernandez, I.J. 1994. Underestimation of Dry Deposition by Throughfall in Mixed Northern Hardwood Forests. *J Hydrol* **162**(3-4): 319-336.
- Sabate, S., Gracia, C.A., and Sanchez, A. 2002. Likely effects of climate change on growth of *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* forests in the Mediterranean region. *Forest Ecology and Management* **162**(1): 23-37.
- Saint-Andre, L., Laclau, J.P., Deleporte, P., Ranger, J., Gouma, R., Saya, A., and Joffre, R. 2002. A generic model to describe the dynamics of nutrient concentrations within stemwood across an age series of a eucalyptus hybrid. *Ann Bot-London* **90**(1): 65-76.
- Saint-Didier, J. 1976. Nature et évolution de la végétation de la grande lande à Pissos. ENITA Report, Bordeaux.
- Salminen, R., Gregorauskiene, V., and Tarvainen, T. 2008. The normative mineralogy of 10 soil profiles in Fennoscandia and north-western Russia. *Appl Geochem* **23**(12): 3651-3665.
- Sargos, J. 1997. Histoire de la forêt landaise. L'horizon Chimérique (Ed.), Bordeaux, France.
- SCEES. 1997. La forêt et les industries du bois. Ministère de l'Agriculture de la pêche et de l'alimentation (Ed.), Collection GraphAgri-Forêt-Bois.
- Schulze, J. 2004. How are nitrogen fixation rates regulated in legumes? *J Plant Nutr Soil Sc* **167**(2): 125-137.
- Semlali, R. 2000. Localisation, dynamique et estimation de flux d'éléments traces métalliques dans les sols. ENGREF, Nancy, France. p. 112.
- SESSI. 2004. Le bois en chiffres (édition 2004). Available from www.industrie.gouv.fr/sessi [accessed 2007].
- Smil, V. 2000. Phosphorus in the environment: Natural flows and human interferences. *Annu Rev Energ Env* **25**: 53-88.
- Sogn, T.A., Sandvik, G.A., and Abrahamsen, G. 1995. Nutrient balance in Scots pine (*Pinus sylvestris* L) forest .4. Testing the nutrient cycling model (NuCM). *Water Air Soil Poll* **85**(3): 1161-1166.
- Sogn, T.A., and Abrahamsen, G. 1997. Simulating effects of S and N deposition on soil water chemistry by the nutrient cycling model NuCM. *Ecological Modelling* **99**(2-3): 101-111.
- Sogn, T.A., Eich-Greatorex, S., Royset, O., Ogaard, A.F., and Almas, A.R. 2008. Use of diffusive gradients in thin films to predict potentially bioavailable selenium in soil. *Commun Soil Sci Plan* **39**(3-4): 587-602.
- Stevens, P.A. 1987. Throughfall Chemistry beneath Sitka Spruce of 4 Ages in Beddgelert Forest, North Wales, Uk. *Plant and Soil* **101**(2): 291-294.
- Struwe, S., and Kjoller, A. 1990. Seasonality of Dentrification in Water-Logged Alder Stands. *Plant and Soil* **128**(1): 109-113.
- Sverdrup, H., Thelin, G., Robles, M., Stjernquist, I., and Sorensen, J. 2006. Assesing nutrient sustainability of forest production for different tree species considering Ca, Mg, K, N and P at Bjornstorp Estate, Sweden. *Biogeochemistry* **81**(2): 219-238.
- Tarvainen, T., Aatos, S., and Raisanen, M.L. 1996. A method for determining the normative mineralogy of tills. *Appl Geochem* **11**(1-2): 117-120.
- Tiktak, A., and Vangrinsven, H.J.M. 1995. Review of 16 Forest-Soil-Atmosphere Models. *Ecological Modelling* **83**(1-2): 35-53.
- Toman, M.A., and Ashton, P.M.S. 1996. Sustainable forest ecosystems and management: A review article. *Forest Science* **42**(3): 366-377.
- Tomaszewski, T., Boyce, R.L., and Sievering, H. 2003. Canopy uptake of atmospheric nitrogen and new growth nitrogen requirement at a Colorado subalpine forest. *Canadian Journal of Forest Research- Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **33**(11): 2221-2227.
- Trichet, P., Jolivet, C., Arrouays, D., Loustau, D., Bert, D., and Ranger, J. 1999. Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime. *Etude et Gestion des Sols* **6**: 197-214.
- Trichet, P., Alazard, P., Augusto, L., and Bakker, M.R. 2007. Facteur limitant de la croissance : analyse expérimentale. Rapport projet Sylvogene (Pôle de Compétitivité IPMF).
- Trichet, P., Bakker, M.R., Augusto, L., Alazard, P., Merzeau, D., and Saur, E. 2009. Fifty Years of Fertilization Experiments on *Pinus pinaster* in Southwest France: The Importance of Phosphorus as a Fertilizer. *Forest Science* **55**(5): 390-402.

- Tripler, C.E., Kaushal, S.S., Likens, G.E., and Walter, M.T. 2006. Patterns in potassium dynamics in forest ecosystems. *Ecol Lett* **9**(4): 451-466.
- Turpault, M.P., Bonnaud, P., Fichter, J., Ranger, J., and Dambrine, E. 1996. Distribution of cation exchange capacity between organic matter and mineral fractions in acid forest soils (Vosges mountains, France). *European Journal of Soil Science* **47**(4): 545-556.
- Ulrich, E., LeLong, N., Lanier, M., and Schneider, A. 1998. Regional differences in the relation between monthly precipitation and bulk concentration in France (renecofor). *Water Air Soil Poll* **102**(3-4): 239-257.
- van Groenigen, K.J., Six, J., Hungate, B.A., de Graaff, M.A., van Breemen, N., and van Kessel, C. 2006. Element interactions limit soil carbon storage. *P Natl Acad Sci USA* **103**(17): 6571-6574.
- Vergeron, P. 1975. Dispersion du pollen de pin maritime dans le massif forestier landais. Univ. Bordeaux, France. p. 154.
- Vermeulen, A.T., Wyers, G.P., Romer, F.G., VanLeeuwen, N.F.M., Draaijers, G.P.J., and Erisman, J.W. 1997. Fog deposition on a coniferous forest in The Netherlands. *Atmos Environ* **31**(3): 375-386.
- Vitousek, P.M., Cassman, K., Cleveland, C., Crews, T., Field, C.B., Grimm, N.B., Howarth, R.W., Marino, R., Martinelli, L., Rastetter, E.B., and Sprent, J.I. 2002. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation. *Biogeochemistry* **57**(1): 1-45.
- Von Arnold, K., Weslien, P., Nilsson, M., Svensson, B.H., and Klemmedtsson, L. 2005. Fluxes of CO₂, CH₄ and N₂O from drained coniferous forests on organic soils. *Forest Ecology and Management* **210**(1-3): 239-254.
- Wang, C., Ross, G.J., Torrance, J.K., and Kodama, H. 1991. The Formation of Podzolic-B Horizons and Pedogenic Imogolite as Influenced by Microrelief within a Pedon. *Geoderma* **50**(1-2): 63-77.
- Wang, Y.P., Houlton, B.Z., and Field, C.B. 2007. A model of biogeochemical cycles of carbon, nitrogen, and phosphorus including symbiotic nitrogen fixation and phosphatase production. *Global Biogeochem Cy* **21**(1): -.
- Watmough, S.A., Aherne, J., Alewell, C., Arp, P., Bailey, S., Clair, T., Dillon, P., Duchesne, L., Eimers, C., Fernandez, I., Foster, N., Larssen, T., Miller, E., Mitchell, M., and Page, S. 2005. Sulphate, nitrogen and base cation budgets at 21 forested catchments in Canada, the United States and Europe. *Environ Monit Assess* **109**(1-3): 1-36.
- Watt, M.S., Coker, G., Clinton, P.W., Davis, M.R., Parfitt, R., Simcock, R., Garrett, L., Payn, T., Richardson, B., and Dunningham, A. 2005. Defining sustainability of plantation forests through identification of site quality indicators influencing productivity - A national view for New Zealand. *Forest Ecology and Management* **216**(1-3): 51-63.
- Weathers, K.C., Cadenasso, M.L., and Pickett, S.T.A. 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: Potential synergisms between fragmentation, forest canopies, and the atmosphere. *Conserv Biol* **15**(6): 1506-1514.
- Weathers, K.C., Simkin, S.M., Lovett, G.M., and Lindberg, S.E. 2006. Empirical modeling of atmospheric deposition in mountainous landscapes. *Ecol Appl* **16**(4): 1590-1607.
- Wolf, I., and Brumme, R. 2002. Contribution of nitrification and denitrification sources for seasonal N₂O emissions in an acid German forest soil. *Soil Biol Biochem* **34**(5): 741-744.
- Yanai, R.D. 1998. The effect of whole-tree harvest on phosphorus cycling in a northern hardwood forest. *Forest Ecology and Management* **104**(1-3): 281-295.
- Yanai, R.D., Battles, J.J., Richardson, A.D., Blodgett, C.A., Wood, D.M., and Rastetter, E.B. 2010. Estimating Uncertainty in Ecosystem Budget Calculations. *Ecosystems* **13**(2): 239-248.
- Yanni, S., Keys, K., Clair, T.A., and Arp, P.A. 2000. Fog and acidification impacts on ion budgets of basins in Nova Scotia, Canada. *J Am Water Resour As* **36**(3): 619-631.
- Zeide, B. 2003. The U-approach to forest modeling. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* **33**(3): 480-489.
- Zhu, J.H., Yu, P.T., Sogn, T.A., Wang, Y.H., and Mulder, J. 2008. Application of the Nutrient Cycling Model NuCM to a Forest Monitoring Site Exposed to Acidic Precipitation in China. *Pedosphere* **18**(6): 681-690.

Notes subjectives

Tout bien considéré, il y a de multiples avantages à écrire un rapport d'habilitation à diriger les recherches (HDR) :

De manière évidente, une HDR autorise à encadrer officiellement un thésard. Donc, premier avantage : la promotion administrative.

Ensuite, c'est l'occasion de s'arrêter durant un moment, de jeter un coup d'œil en arrière, et de scruter l'horizon. A une époque où l'on entend beaucoup parler de "h-factor" et de productivité scientifique, il est bon de faire un bilan sur son parcours professionnel et de se projeter dans l'avenir au travers d'un programme de recherche revisitée. Donc, second avantage non négligeable d'une HDR : la stimulation intellectuelle.

La rédaction d'un mémoire d'HDR (avec une soutenance publique en ligne de mire) me fait infailliblement penser à celles de mon doctorat. C'était il y a plus de dix ans maintenant. Avec le recul (et une bonne dose de mémoire sélective), il me semble que ce fût une période bénie où j'ai profité de la vie insouciante d'étudiant tout en me formant à un métier passionnant. Donc, troisième avantage non négligeable d'une HDR : l'évocation nostalgique.

Enfin, l'HDR, c'est l'assurance de devoir défendre son travail devant un jury de collègues aguerris. A l'issue d'une soutenance, il est de bon ton de régaler le jury et l'assistance de mets et boissons. Donc, quatrième avantage d'une HDR : le traditionnel "pot".

A ce pot, j'espère voir mes collègues et amis du pôle de recherche bordelais. Sans eux, le présent mémoire n'aurait jamais existé. Bien au-delà de ce rapport, c'est aussi grâce à eux que je suis heureux de me lever le matin pour venir travailler. On peut difficilement rêver de meilleur soutien de la part de collègues plus stimulant et amicaux que ceux-là. Il me serait très agréable d'adresser un message amical et des éloges à chacun d'eux. Toutefois, ce serait prendre le risque d'oublier injustement quelqu'un. Aussi, c'est plus sobrement que je m'adresse à eux tous pour leur dire un grand merci.

Laurent

Résumé / Abstract

I. Résumé

La taille de la population humaine connaît une croissance continue et exponentielle. La demande en énergie et en matières premières suit cette même tendance. Les produits ligneux issus des forêts n'échappent pas à la règle et sont récoltés à des rythmes croissants (www.fao.org).

Les forêts de plantation à forte productivité ne représentent que 5% de la surface forestière globale mais fournissent 33% de la production annuelle, contribution qui continue de croître très rapidement. L'importance des plantations forestières dans la production mondiale réside dans leur gestion très intensive. Une telle gestion pose la question de la durabilité de ces écosystèmes forestiers cultivés en raison du caractère souvent oligotrophe de ces milieux.

Mon activité de recherche se situe dans cette thématique puisqu'elle vise à étudier, quantifier et modéliser les flux de nutriments dans des écosystèmes forestiers de production. Le présent mémoire montre que les orientations du gestionnaire (e.g. choix de l'essence ; apports d'intrants ; gestion du sous-bois ; régime de récolte de la biomasse arborée) modifient fortement le fonctionnement biogéochimique et le bilan de fertilité de l'écosystème.

Mon projet de recherche a pour objectif de modéliser les flux de nutriments dans l'écosystème-modèle. Les modèles biogéochimiques seront de type mécaniste. Une modélisation biogéochimique intégrée d'un écosystème complexe comme une forêt requiert une grande quantité de travail et de compétences. C'est pourquoi, mon projet de recherche s'inscrit fortement dans celui de l'équipe *Ecosystèmes Forestiers* de l'UMR TCEM et d'autres unités avec qui nous collaborons.

II. Abstract

The size of the human population is increasing at an exponential rate. Consequently, the demand for energy and raw materials is also increasing steeply. This is the case for woody products which are more and more harvested in forests (www.fao.org).

Planted forests represent only 5% of the total surface area of forests but produce 33% of the yearly production and this latter proportion is still rising. The high contribution of planted forests to the global wood production is mainly due to their intensive management. The sustainability of such an intensive management is questionable because these ecosystems are often growing on poor soils.

My research activity was related to this topic as my objective was to study, quantify and model the fluxes of nutrients in planted forests. The present report shows that the decisions taken by the forest manager (like the choice of the tree species, the application of fertilizers or wood ash, the understory control or the rate of biomass harvests) greatly modify the biogeochemical functioning and the input-output budget of the ecosystem.

My research project will focus on modelling of nutrient fluxes in planted forests. The models to be built or used will be *process based models*. An integrated modelling of the biogeochemical functioning of a complex ecosystem like a forest requires a lot of work and skills. Therefore, my research project will be clearly a collaboration project with the other members of the *Forest Ecosystems* team of the UMR TCEM and with some other units which are sharing the same modelling approach.