

Le 26 janvier 2012 à 14h30 au Centre INRA de Nancy à Champenoux  
JEAN-PAUL LACLAU a soutenu son HDR intitulée

*"Une approche écosystémique du fonctionnement minéral  
des plantations forestières"*

**TABLE DES MATIERES**

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>3</b>
1.1 Contexte et enjeux.....	3
1.2 Définition des cycles biogéochimiques des nutriments.....	5
1.3 Un écosystème forestier modèle : les plantations d'eucalyptus.....	6
<b>2. BILAN : UNE APPROCHE ECOSYSTEMIQUE DU FONCTIONNEMENT MINERAL DES PLANTATIONS FORESTIERES.....</b>	<b>7</b>
<b>2.1 Contribution à la compréhension des processus biogéochimiques permettant de fortes productions de biomasse dans des milieux oligotrophes.....</b>	<b>7</b>
2.1.1 Principales caractéristiques des plantations étudiées .....	7
2.1.2 Un système conservateur des stocks de nutriments.....	9
2.1.2.1 Des prélèvements racinaires intenses.....	9
2.1.2.2 Des dépôts secs sur le feuillage.....	16
2.1.2.3 Une forte capacité de remobilisation interne.....	17
2.1.3 Une capacité à substituer partiellement K <sup>+</sup> par Na <sup>+</sup> .....	22
2.1.4 Une forte plasticité phénotypique permettant de s'adapter aux Conditions de croissance.....	25
2.1.4.1 Adaptation à la disponibilité en nutriments.....	25
2.1.4.2 Adaptation à la compétition inter-spécifique.....	27
2.1.5 Une évaluation globale de la dynamique des flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème.....	28
<b>2.2 Contribution à l'évaluation de l'impact environnemental de la sylviculture à courtes rotations.....</b>	<b>30</b>
2.2.1 Influence de la sylviculture sur les ressources hydriques.....	30
2.2.1.1 Alimentation des nappes phréatiques.....	30
2.2.1.2 Composition chimique des eaux de surface.....	32
2.2.2 Influence de la sylviculture sur la fertilité des sols.....	34
<b>2.3 Principaux enseignements de l'approche choisie.....</b>	<b>37</b>
2.3.1 Intérêts et limites de la quantification des flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème.....	37
2.3.2 La notion de fertilité des sols.....	40
2.3.2.1 Une évaluation locale de l'évolution des stocks.....	40
2.3.2.2 Stocks d'éléments biodisponibles dans les sols .....	41
2.3.2.3 Fertilité à court terme et besoins à long terme.....	42
2.3.2.4 La résilience de ces systèmes à une baisse de leur fertilité minérale.....	44
<b>3. PERSPECTIVES SCIENTIFIQUES : AMELIORER LA COMPREHENSION</b>	

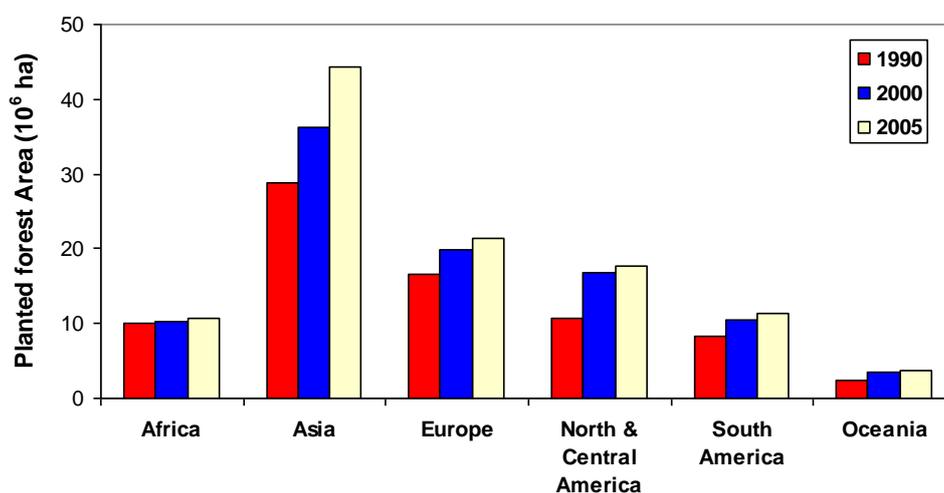
<b>DU CONTRÔLE ENVIRONNEMENTAL DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES...</b>	<b>49</b>
<b>3.1 Interactions entre carbone, eau et nutriments :</b>	<b>49</b>
3.1.1 Manipulation conjointe des disponibilités en nutriments et en eau dans les écosystèmes	52
3.1.2 Vers des réseaux multi sites ?	54
3.1.3 Quelle approche privilégier : manipulations d'écosystèmes ou réseaux multi sites ?	54
<b>3.2 Processus contrôlant l'absorption des nutriments</b>	<b>54</b>
3.2.1 Activité biologique des sols et mycorhizes	55
3.2.2 Architecture des racines fines et spécialisation fonctionnelle	55
3.2.3 Compétition / facilitation en peuplements plurispécifiques	57
<b>3.3 Modélisation des cycles biogéochimiques des nutriments</b>	<b>57</b>
3.3.1 Des modèles existants à l'échelle de l'écosystème méritant d'être testés dans les plantations forestières à courtes rotations	58
3.3.2 Nécessité de prendre en compte les particularités des plantations à courtes rotations	59
3.3.3 Le développement d'outils de gestion des fertilisations à l'échelle des parcelles forestières	61
<b>4. CONCLUSION : vers une intensification écologique</b>	<b>63</b>
<b>5. BIBLIOGRAPHIE</b>	<b>65</b>

## 1. INTRODUCTION

### 1.1 Contexte et enjeux

La demande mondiale en bois s'est considérablement accrue au cours des dernières décennies et devraient continuer à augmenter du fait de la croissance de la démographie mondiale et de nouveaux besoins dans les pays émergents (FAO, 2006). La nécessité de substituer des énergies fossiles en énergie renouvelables pour limiter les changements climatiques concourt à accroître les besoins mondiaux en bois. La gestion durable des forêts tempérées et boréales ne pourra pas faire face à cette nouvelle demande et une déforestation massive des forêts naturelles tropicales est un risque environnemental majeur à l'échelle planétaire régulièrement rappelé depuis le sommet de Rio en 1992. Outre l'accumulation de gaz à effet de serre dans l'atmosphère, il a été montré en Amazonie que la déforestation conduit à des dérèglements importants du climat régional (Saleska et al., 2007) ainsi qu'à des changements d'équilibres à différentes échelles (liés à l'érosion par exemple) et à une perte majeure de biodiversité qui pourrait s'avérer dramatique pour les générations futures (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).

Les plantations forestières représentent de ce fait une option majeure pour satisfaire la demande mondiale en bois et diminuer ainsi la pression sur les forêts naturelles dont l'intérêt pour l'humanité est encore très largement sous estimé. Leur surface a considérablement augmenté au cours des dernières décennies et couvrait environ 205 millions d'hectares en 2005 (Figure 1). Elle s'est accrue à un rythme d'environ 2,8 millions d'hectares par an pendant la période 2000-2005 (FAO, 2006). Bien que cette surface ne représentait que 5% de la couverture forestière mondiale en 2000 elle fournissait déjà 33% du bois rond récolté, avec une prévision d'atteindre 44% en 2020 (Millenium Ecosystem Assessment, 2005).



**Figure 1.** Evolution des surfaces de plantations forestières productives dans le monde entre 1990 et 2005 (FAO, 2006).

La productivité des plantations forestières varie cependant considérablement en fonction du milieu, du matériel végétal et de la sylviculture. Alors qu'elle est généralement inférieure à 5

$\text{m}^3 \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$  en zone boréale, elle atteint plus de  $40 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$  sur les 4,5 millions d'hectares de plantations d'eucalyptus au Brésil (ABRAF, 2010). Les plantations tropicales et subtropicales présentent un fort potentiel pour satisfaire une part importante de la demande mondiale en bois en raison de conditions de croissance favorables à la production végétale (rayonnement élevé, sols généralement profonds, amélioration génétique poussée de certaines espèces). Leur productivité varie cependant considérablement en fonction des situations. Elle est généralement faible ( $< 10 \text{ m}^3 \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ ) dans les plantations paysannes tropicales destinées à la production de bois énergie et les plus fortes productions ne sont atteintes qu'au prix d'une gestion intensive nécessitant des apports importants d'engrais, que seules de grandes entreprises forestières ou des propriétaires disposant de revenus conséquents sont capables d'assurer. Il existe de nombreuses contraintes à l'augmentation massive des surfaces de plantations forestières tropicales (Piketty et al., 2009). En particulier, l'accroissement de la population mondiale et l'évolution des régimes alimentaires conduisent à une compétition croissante entre les modes d'usage des terres en milieu tropical. Les zones les plus favorables sont donc généralement réservées aux productions de produits alimentaires et les nouvelles plantations forestières cantonnées aux zones les moins favorables à l'agriculture. Des conflits avec les populations locales sont fréquents (Cossalter and Pye Smith, 2003), par exemple en Afrique du Sud (<http://www.polity.org.za>), en Indonésie (Sunderlin and Resosudarmo, 1996), ou au Brésil (<http://www.natbrasil.org.br/monocultura>).

La disponibilité en terres favorables aux plantations forestières étant limitée, la tendance générale est à l'intensification de la sylviculture : l'amélioration génétique permet la production de matériel végétal plus performant, les rotations sont raccourcies, les fertilisations ou les amendements deviennent plus fréquents avec des doses apportées plus fortes, et le coût croissant de l'énergie peut conduire dans certaines régions à l'exportation des résidus d'exploitation des parcelles forestières pour être valorisés comme biocombustibles (Eriksson & Gustavsson, 2010). Les bilans entrées-sorties d'éléments nutritifs dans les sols sont un indicateur fiable permettant d'évaluer l'influence de pratiques sylvicoles sur l'évolution de la fertilité des sols forestiers (Ranger et Turpault, 1999 ; Yanai et al., 2010). La sylviculture sans apport conséquent de fertilisation peut conduire à des bilans de nutriments dans les sols négatifs en milieu tropical (Laclau et al., 2005), tempéré (Marques et al., 1997 ; van der Heijden et al., 2011) ou boréal (Klaminder et al., 2011). La quantification des apports de nutriments dans les écosystèmes forestiers par dépôt atmosphérique, altération des minéraux primaires ou fixation symbiotique et non-symbiotique d'azote est généralement peu précise, même si des ordres de grandeur peuvent être donnés (e.g. de Vries et al., 2007 ; Klaminder et al., 2011). L'impact de bilans négatifs dans les sols sur la productivité des rotations futures reste très incertaine car celle-ci dépend des stocks bio-disponibles mais également d'interactions fortes entre les besoins du nouveau matériel végétal produit par les programmes d'amélioration génétique, le climat, l'activité biologique dans les sols, et le recyclage des nutriments au cours du développement des arbres. Il a été montré en particulier que les relations sol-plante sont fortement dépendantes des caractéristiques de chaque espèce. Un contrôle de l'activité biologique des sols par certaines espèces herbacées a été observé (e.g. Nzila et al., 2002 ; Lata et al., 2004 ; Subbarao et al., 2007) mais ces phénomènes restent peu connus pour les espèces forestières. Au-delà de l'influence de la rhizosphère des arbres sur l'altération des minéraux du sol (Calvaruso et al., 2006), la minéralisation d'azote dans le sol peut être contrôlée différemment selon les essences forestières : dans le Morvan Le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Franco) et le pin laricio (*Pinus nigra* Arn. ssp *laricio* Poiret var *Corsicana*) stimulent par exemple la nitrification, alors que le sapin de Nordmann (*Abies nordmanniana*

Spach.) l'inhibe (Andrianarisoa et al., 2010). Le niveau de fertilité conduit en général à des réponses très différentes de l'écosystème : en sol pauvre la nitrification impacte le bilan de protons, les nitrates n'étant pas consommés totalement (prélèvement des arbres et immobilisation microbienne), en sol plus riche, les nitrates sont consommés et l'acidification est très limitée. Le traitement amendé/fertilisé du site Soere F-ORE-T de Breuil dans le Morvan le montre explicitement (Jaffrain, 2006). Le maintien de la production des forêts au cours des rotations successives nécessite donc d'améliorer notre compréhension des flux d'éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers, afin d'adapter les récoltes de biomasse au matériel végétal et aux conditions pédo-climatiques et remédier le cas échéant aux carences par des apports d'engrais ou l'introduction d'espèces légumineuses par exemple.

## 1.2 Définition des cycles biogéochimiques des nutriments

L'étude des cycles biogéochimiques des éléments nutritifs s'est révélée une approche intéressante pour améliorer la compréhension du fonctionnement des écosystèmes forestiers. La notion de cycle biogéochimique a été définie par Switzer et Nelson (1972) comme un ensemble de trois cycles imbriqués :

- **le cycle biologique**, souvent confondu avec le cycle biogéochimique lui-même, représente la circulation des éléments minéraux entre les végétaux et les horizons de sols prospectés par la végétation. Ce cycle n'est fermé que pour une partie de la masse des éléments car il possède de nombreuses connections avec l'extérieur.
- **le cycle biochimique** concerne les transferts internes d'éléments nutritifs intra-végétaux,
- **le cycle géologique** (ou géochimique) concerne les flux d'entrées d'éléments nutritifs dans l'écosystème (apports atmosphériques totaux, flux d'éléments libérés par l'altération des minéraux du sol, fertilisation éventuelle) et de sorties (exportations d'éléments associés aux récoltes, drainage profond, ruissellement, pertes par voie gazeuse). La prise en compte de ces flux est nécessaire pour que le cycle des éléments minéraux dans l'écosystème étudié soit fermé.

Ces cycles représentent donc la circulation permanente des éléments minéraux au sein de l'écosystème. La quantification des principaux flux permet une compréhension globale du fonctionnement minéral des forêts étudiées, même si les mécanismes physiologiques ne sont pas toujours connus. Un modèle conceptuel à compartiments et à flux développé par Ulrich (1973) puis Ranger et Bonneau (1984) et complété par Ranger et Turpault (1999) permet d'aborder l'étude du cycle biogéochimique en stratifiant l'écosystème en compartiments qui possèdent à l'échelle étudiée une certaine homogénéité de comportement. Ce modèle permet de formaliser simplement les termes du bilan entrées-sorties d'éléments minéraux pour un compartiment donné et une période fixée. Ce type de bilan est largement utilisé pour évaluer l'évolution à long terme des stocks d'éléments nutritifs dans les sols forestiers, ce qui nécessite une comparaison des bilans avec les stocks et les flux d'éléments échangeables dans les horizons de sol explorés par les racines des arbres ainsi que, si possible, une évaluation de l'incertitude des bilans (Yanai et al., 2010). Les données du réseau Soere en France et au Congo permettent de fournir une première base de données pour identifier les variables clés du contrôle des bilans d'éléments minéraux dans les écosystèmes forestiers (projet FERMISOL du GIP Ecofor).

### 1.3 Un écosystème forestier modèle : les plantations d'eucalyptus

L'étude des plantations tropicales d'eucalyptus peut contribuer à élucider certains mécanismes biogéochimiques importants du fonctionnement minéral des forêts. En effet ces plantations représentent un modèle d'étude particulièrement simple lorsqu'elles sont gérées de façon intensive sous les tropiques, avec un matériel végétal unique (un clone, avec des entretiens herbicides éliminant le sous-bois et la strate herbacée) planté dans des sols profonds, relativement homogènes et sans éléments grossiers. Les demandes en nutriments sont généralement fortes pour produire de grandes quantités de biomasse sur des sols fortement altérés ayant des réserves en cations nutritifs très réduites. Les rotations courtes (6-7 ans) pour ces plantations présentent également un intérêt car elles permettent de détecter rapidement l'influence de manipulations d'écosystèmes. Les fortes demandes en ressources naturelles (lumière, eau, nutriments) pour la production de quantités importantes de biomasse conduisent en général à de fortes réponses aux manipulations réalisées. Enfin, avec environ 20 millions d'hectares les plantations d'eucalyptus ont rôle socio-économique important dans de nombreuses régions tropicales. Une amélioration de notre compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes fortement anthropisés est indispensable pour maintenir des productions de biomasses élevées sur des sols généralement pauvres, dans un contexte de changements globaux susceptibles de modifier le climat mais aussi l'accès aux fertilisants des populations à bas revenus. En effet la raréfaction des réserves les plus accessibles en certains éléments (P en particulier) et l'augmentation probable du coût de l'énergie devraient conduire à une augmentation du coût des engrais.

Une gestion durable des plantations forestières nécessite la prise en compte de leurs différentes fonctions à l'échelle locale mais également planétaire : écologique (conservation de la biodiversité), environnementale (qualité de l'eau, du sol et de l'air), socio-économique et bien sûr de production de bois. Seules les fonctions de production et environnementales des plantations forestières tropicales à croissance rapide seront abordées dans ce document. La plupart des travaux ont été menés sur des plantations mono-spécifiques du genre *Eucalyptus*, mais des plantations mélangées d'*Eucalyptus* et d'*Acacia* ont été également étudiées et le même type de méthodologie s'applique à d'autres essences forestières, en milieu tropical comme en milieu tempéré.

Plutôt qu'une présentation successive des flux de nutriments impliqués dans les cycles biogéochimiques (déjà décrits par ailleurs dans les articles), j'ai choisi de structurer cette présentation autour de certaines spécificités de ces agro-écosystèmes. Quelques mécanismes clés du fonctionnement biogéochimique seront tout d'abord présentés afin d'expliquer comment de fortes productions de biomasse peuvent être obtenues dans des milieux oligotrophes. Des résultats obtenus sur les sites ateliers du Congo et du Brésil concernant l'influence des plantations d'eucalyptus sur les ressources hydriques et la fertilité des sols seront ensuite présentés afin d'illustrer comment l'approche utilisée peut contribuer au débat sur l'impact environnemental des plantations forestières tropicales. Quelques enseignements de l'approche choisie, avec ses limites et ses avantages seront par la suite discutés. Enfin, des perspectives de recherches pour améliorer notre compréhension du fonctionnement biogéochimique de ces systèmes seront présentées.

## **2. BILAN : UNE APPROCHE ECOSYSTEMIQUE DU FONCTIONNEMENT MINERAL DES PLANTATIONS FORESTIERES**

### **2.1 Processus biogéochimiques permettant de fortes productions de biomasse dans des milieux oligotrophes**

Le fort développement des plantations d'eucalyptus est dû à une conjonction de facteurs qui rendent ce genre botanique particulièrement attractif en milieu tropical pour des usages du bois variés. La grande diversité d'espèces dans ce genre (> 700, Sansaloni et al., 2010) ayant évolué sous des climats très variés (essentiellement en Australie) et dans des sols généralement pauvres en nutriments (en particulier en phosphore) offre une grande palette de choix en fonction des caractéristiques pédo-climatiques des zones à planter et de la valorisation souhaitée du bois (Specht, 1996). La forte efficacité d'utilisation des ressources de certaines de ces espèces leur permet de produire de fortes quantités de biomasse sur des sols très pauvres en nutriments et/ou dans des régions à saison sèche marquée. Ces caractéristiques expliquent l'augmentation récente des surfaces plantées beaucoup plus forte pour les eucalyptus que pour d'autres genres forestiers. Un autre atout des eucalyptus, en particulier pour des plantations villageoises gérées extensivement, est leur capacité à maintenir de fortes productions en taillis pendant plusieurs rotations. L'investissement initial pour la production des plants et la mise en place est ainsi amorti sur plusieurs récoltes. Les principaux mécanismes biogéochimiques permettant aux plantations d'eucalyptus de produire de fortes quantités de biomasse dans des milieux oligotrophes ont été étudiés au Congo et au Brésil.

#### 2.1.1 Principales caractéristiques des plantations étudiées

Les plantations d'eucalyptus au Congo et au Brésil présentent les deux extrêmes de productivité pour des plantations industrielles gérées intensivement sous les tropiques. La comparaison des cycles biogéochimiques des nutriments dans ces deux situations contrastées au niveau des sols, du climat et de matériel végétal s'avère donc particulièrement intéressante pour distinguer les aspects génériques de ceux qui sont spécifiques à chaque site de plantation.

Les sols sont très profonds sur les deux sites étudiés (> 12 m de profondeur sans barrière physique ou chimique au développement racinaire), sableux, faiblement acides et leurs teneurs en « bases échangeables » sont extrêmement faibles du fait de l'altération poussée des minéraux et de l'âge élevé du sol (Tableau 1). Des études de minéralogie quantitative ont permis de caractériser les sols au Congo (Mareschal et al., 2011) et au Brésil dans le cadre de la thèse de Valérie Maquère (2008) que j'ai co-encadrée. Ces travaux ont montré la quasi-absence de minéraux primaires altérables et la présence d'oxyhydroxydes susceptibles d'influencer le transfert des ions dans les solutions gravitaires du sol.

Les fortes productions de biomasse dans ces sols nécessitent l'absorption de quantités importantes de nutriments par les *Eucalyptus*. Une partie de ces nutriments doit être apportée par fertilisation au cours de la première année de croissance, même si le recyclage au sens large joue un rôle essentiel pour satisfaire les besoins des arbres tout au long de la rotation. De nombreux essais empiriques sont menés par les entreprises forestières pour ajuster les fertilisations au type de sol et au matériel végétal. Cette approche agronomique a été complétée par l'étude des cycles biogéochimiques des principaux éléments nutritifs afin

d'évaluer dans quelle mesure les éléments apportés par fertilisation sont utilisés, recyclés, ou perdus par le système.

Tableau 1. Principales caractéristiques des sols sous *Eucalyptus* sur sites d'étude du Congo et du Brésil. Les valeurs X – Y sont des moyennes pour 3 profils de sol au Congo (X) et 4-9 profils de sols au Brésil (Y).

Horizons (cm)	Granulométrie			Eléments totaux <sup>(1)</sup>				P assim. <sup>(3)</sup> (mg kg <sup>-1</sup> )
	Argile (%) X - Y	Limon (%) X - Y	Sable (%) X - Y	C (%) X - Y	N (‰) X - Y	P (‰) X - Y	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (%) X - Y	
A <sub>11</sub> 0-5	7.7 - 16.8	2.1 - 7.9	87.7 - 75.3	0.80-3.15	0.53 - 1.76	0.29 - 0.16	2.68 - 5.16	19.7 - 4.0
A <sub>12</sub> 5-50	6.5 - 15.1	2.1 - 2.9	89.5 - 62.0	0.42 - .64	0.30 - 0.47	0.18 - 0.16	2.69 - 6.21	14.2 - 1.9
B <sub>1</sub> 50-100	9.8 - 23.3	2.2 - 3.6	86.7 - 73.2	0.18 - .47	0.15 - 0.34	0.19 - 0.16	3.48 - 7.79	9.0 - 1.3
B <sub>2,1</sub> 100-200	10.2 - 24.8	2.4 - 4.8	86.2 - 70.5	0.12 - .34	0.11 - 0.25	0.21 - 0.16	3.58 - N.D.	4.0 - 1.2
B <sub>22</sub> 200-400	11.3 - 25.6	2.7 - 5.3	85.1 - 69.1	0.11 - .20	0.18 - 0.11	0.19 - 0.14	4.16 - 7.79	4.4 - 2.0
B <sub>23</sub> 400-600	11.3 - 25.0	2.7 - 7.5	85.1 - 67.5	0.07 - .13	0.09 - 0.07	0.16 - N.D.	4.20 - N.D.	N.D.
Eléments échangeables <sup>(2)</sup>								
Horizons (cm)	pH <sub>eau</sub>	K mmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup>	Ca mmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup>	Mg mmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup>	Na mmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup>	Al mmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup>	Base cations cmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup>	CEC cmol <sub>c</sub> .kg <sup>-1</sup>
A <sub>11</sub> 0-5	4.8 - 4.4	0.3 - 0.1	1.1 - 0.2	0.8 - 0.3	0.3 - 0.0	2.7 - 16.8	0.26 - 0.07	0.60 - 2.87
A <sub>12</sub> 5-50	4.9 - 5.1	0.2 - 0.0	0.8 - 0.0	0.4 - 0.0	0.2 - 0.0	2.1 - 7.5	0.15 - 0.01	0.38 - 0.87
B <sub>1</sub> 50-100	5.2 - 5.4	0.1 - 0.0	0.8 - 0.0	0.2 - 0.0	0.0 - 0.0	1.2 - 4.8	0.12 - 0.00	0.30 - 0.70
B <sub>2,1</sub> 100-200	5.3 - 5.6	0.1 - 0.0	0.8 - 0.0	0.2 - 0.0	0.1 - 0.0	1.0 - 2.7	0.12 - 0.01	0.28 - 0.44
B <sub>22</sub> 200-400	5.2 - 5.4	0.1 - 0.0	0.8 - 0.0	0.2 - 0.0	0.1 - 0.0	1.2 - 0.5	0.12 - 0.01	0.31 - 0.08
B <sub>23</sub> 400-600	5.0 - 5.7	0.2 - 0.0	0.8 - 0.0	0.3 - 0.0	0.1 - 0.0	1.4 - 0.1	0.13 - 0.01	0.32 - 0.02

<sup>(1)</sup> Digestion acide et détermination ICP des éléments.

<sup>(2)</sup> Extraction à la cobalthexamine au Congo et extraits KCl au Brésil, détermination ICP des cations.

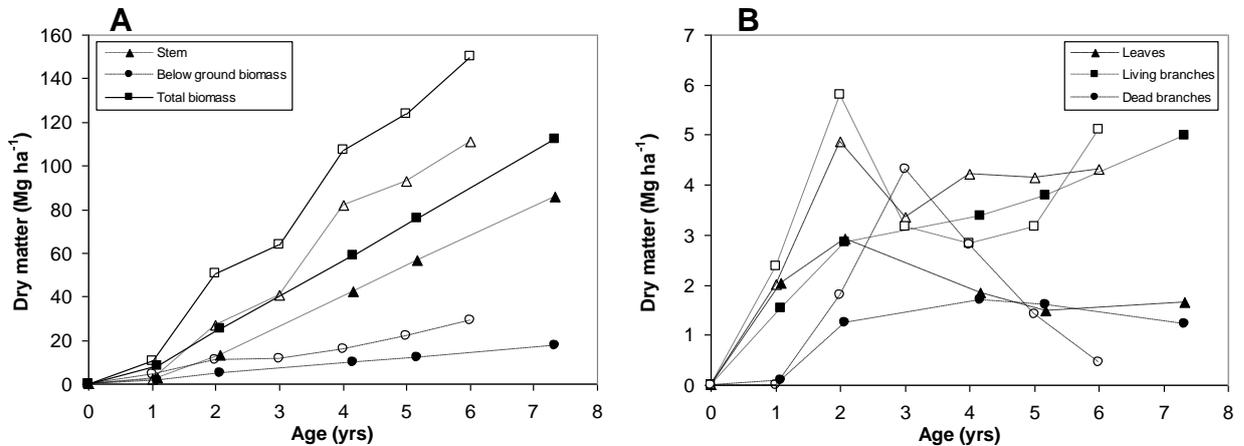
<sup>(3)</sup> Extraction par des résines pour seulement un profil de sol au Congo.

N.D.: non déterminé.

Des boutures d'un même clone d'eucalyptus hybride (au Congo) et des semis d'*Eucalyptus grandis* (au Brésil) ont été plantés après application de glyphosate pour éliminer les souches de la rotation précédente. Les principales différences entre les deux sites sont : i) une densité de plantation inférieure au Congo (530-700 arbres ha<sup>-1</sup>) qu'au Brésil (1667 arbres ha<sup>-1</sup>) et ii) des apports plus faibles d'engrais au Congo (10 kg N ha<sup>-1</sup>, 5 kg P ha<sup>-1</sup>, 14 kg K ha<sup>-1</sup> en plantation en savane et seulement 38 kg N ha<sup>-1</sup> en replantation) qu'au Brésil (120 kg N ha<sup>-1</sup>, 33 kg P ha<sup>-1</sup>, 100 kg K ha<sup>-1</sup>, 2 t ha<sup>-1</sup> de calcaire dolomitique, et mélange d'oligoéléments). Les engrais ont été apportés uniquement à la plantation, sauf les apports de chlorure de potassium et de sulfate d'ammonium au Brésil qui ont été fractionnés : un quart de la quantité totale a été appliqué à la plantation, puis 6, 12 et 18 mois après plantation.

L'accumulation de biomasse dans les différents compartiments des arbres sur le site du Brésil est environ le double de celle observée au Congo, ce qui montre une partition de matière sèche entre les compartiments des arbres du même ordre sur les deux sites malgré des productivités très différentes (Figure 2). La croissance très rapide des arbres conduit à de forts besoins en éléments nutritifs dès les premiers mois après la plantation pour la constitution de tissus ayant de fortes concentrations minérales : feuilles et racines fines. Les mêmes tendances ont été montrées dans d'autres plantations d'eucalyptus gérées intensivement pour la production de biomasse en Afrique du sud (du Toit, 2008) et au Brésil

(Stape et al., 2004). Les résultats les plus novateurs concernant le fonctionnement biogéochimique de ces plantations sont présentés ci-dessous.



**Figure 2.** Dynamique d'accumulation de matière sèche dans les compartiments aériens et souterrains des arbres (A) et dans le houppier (B) pour une sylviculture représentative des plantations industrielles au Brésil (figurés vides) et au Congo (marques pleines). Adapté de Laclau et al. 2010a.

## 2.1.2 Un système conservateur des stocks de nutriments

### 2.1.2.1 Des prélèvements racinaires intenses

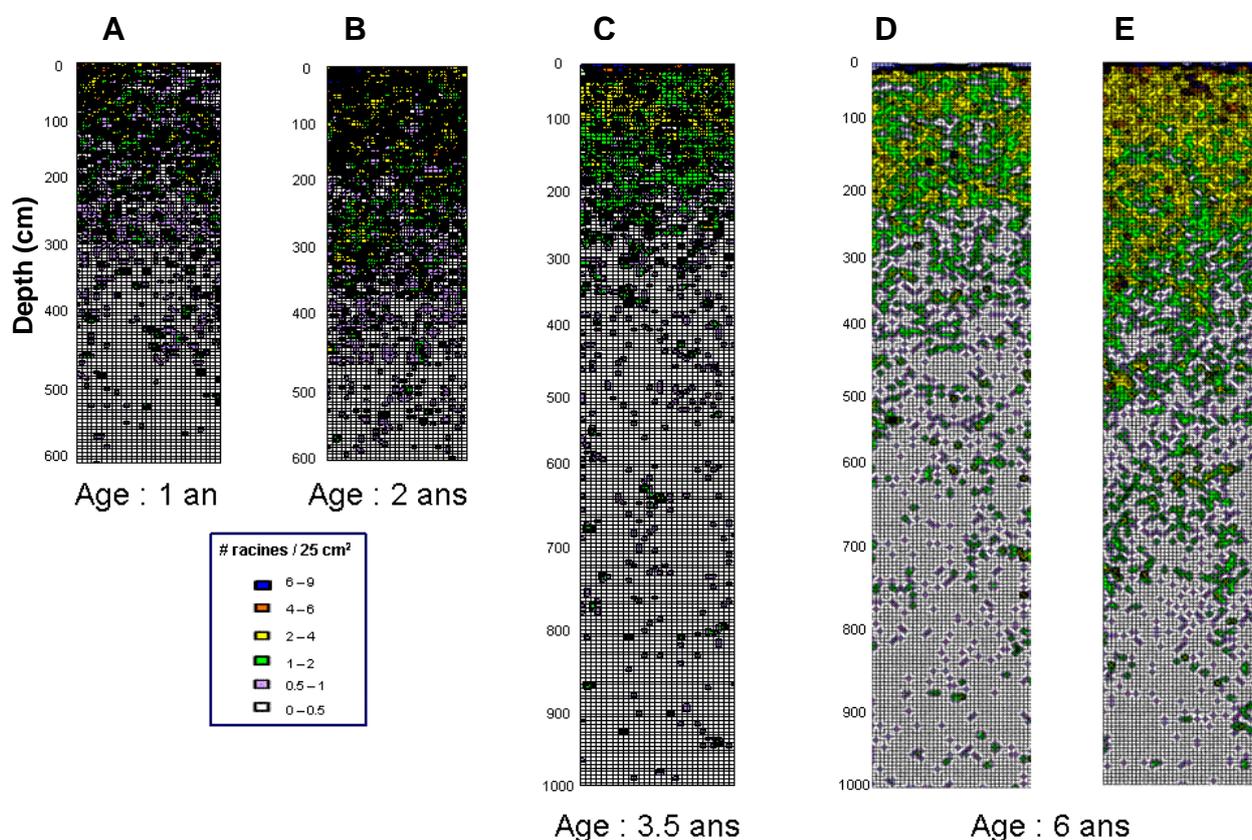
Le développement du système racinaire des eucalyptus joue un rôle important dans leur capacité à produire de fortes quantités de biomasse dans des milieux oligotrophes. Les études réalisées jusqu'à présent sur les sites du Congo et du Brésil ont porté sur le développement des racines au cours de la croissance des arbres mais pas sur les cortèges mycorhiziens, le fonctionnement de la rhizosphère ou les mécanismes physiologiques de prélèvement racinaire. Ce type d'étude sera abordé dans les perspectives de recherche.

- Un développement racinaire en profondeur des *Eucalyptus* extrêmement rapide

La prospection racinaire des arbres dans les horizons profonds des sols ferrallitiques à été relativement peu étudiée bien qu'il ait été montré que les racines profondes pouvaient influencer fortement les cycles de l'eau et du carbone (Nepstad et al., 1994) en Amazonie et jouer un rôle important sur le climat en maintenant une transpiration élevée des arbres en saison sèche (Kleidon 2000 ; Saleska et al., 2007).

Des cartes de densité de racines fines sur des profils verticaux de sol jusqu'à 5 m de profondeur ont montré une colonisation dense du sol par les racines d'eucalyptus en fin de rotation au Congo (Laclau et al., 2001a). La dynamique d'exploration du sol au cours de la rotation dans une chronoséquence du même clone a révélé une colonisation homogène du sol jusqu'à 3 m de profondeur autour de l'âge de 2 ans (lorsque la surface foliaire est maximale) puis une concentration des racines dans les couches supérieures du sol en fin de rotation (Bouillet et al., 2002). Cette tendance observée également au Brésil à partir de cartes d'impacts racinaires jusqu'à 10 m de profondeur (Figure 3) pourrait être une conséquence

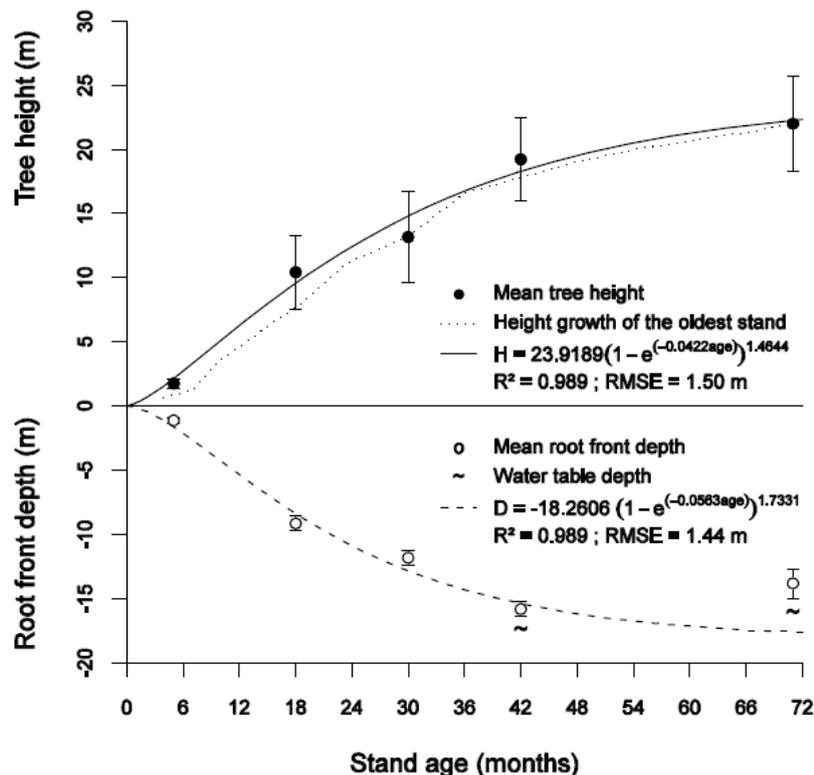
des cycles biogéochimiques qui tendent à accumuler les nutriments dans les couches supérieures du sol après la fermeture du couvert (chutes de litières, apports atmosphériques, récréation foliaire, minéralisation de matière organique du sol,...).



**Figure 3.** Cartes d'impacts de racines de diamètre  $< 1$  mm comptées à partir d'un quadrillage de  $25\text{ cm}^2$  installé sur 6 parois verticales de fosses entre la ligne de plantation et le milieu de l'interligne à chaque âge jusqu'à 3 m de profondeur, et sur 2 parois verticales de fosses au-delà de 3 m de profondeur. Le nombre de racines traversant chaque carré de  $25\text{ cm}^2$  dans le profil de sol vertical a été compté (la méthodologie est décrite dans Laclau et al., 2001a). Des observations ont été réalisées jusqu'à 6 m de profondeur aux âges de 1 an (A) et 2 ans (B) puis jusqu'à 10 m de profondeur aux âges de 3,5 (C) et 6 ans (D) dans une chronoséquence d'*Eucalyptus grandis* installée sur un sol ayant 20% d'argile au Brésil. Les mêmes observations ont été effectuées dans une zone de la parcelle couverte par le peuplement âgé de 6 ans dans laquelle la teneur en argile était de 40% (E). La couleur de chaque carré de  $25\text{ cm}^2$  indique le nombre moyen de racines de diamètre  $< 1$  mm comptées.

Ces cartes d'impacts racinaires ont montré une exploration dense du sol jusqu'à 3 m de profondeur et la présence de quelques racines fines jusqu'à 6 m de profondeur un an après la plantation sur un sol sableux (20% d'argile). A l'âge de 2 ans la colonisation est dense jusqu'à une profondeur de 4,5 m et reste importante jusqu'à plus de 6 m. En fin de rotation, la densité de racines est faible au-delà de 2,5 m sur ce type de sol mais des racines sont observées jusqu'à plus de 10 m de profondeur. La densité de racines est supérieure pour le même peuplement de 6 ans dans une partie de la parcelle forestière installée sur un sol argileux (40% d'argile).

Le travail d'un étudiant de master (Mathias Christina) que j'ai encadré au Brésil a permis de comparer l'exploration verticale du milieu au dessus et au dessous du sol dans une chronoséquence d'eucalyptus installée dans une zone homogène : même historique de la parcelle, mêmes sols dans un rayon de 200 m, même sylviculture,.... La profondeur du front racinaire correspondait à 85% à la hauteur moyenne des arbres ( $R^2 = 0,99$  ;  $n = 5$ ) jusqu'à ce que les racines atteignent la nappe phréatique à une profondeur d'environ 17 mètres (Figure 4). Ce développement en profondeur des racines pourrait être une stratégie territoriale (Schenk et al., 1999) fournissant aux arbres un accès rapide à des stocks importants d'eau dans les couches très profondes du sol (et de nutriments dans certains types de sols). Ce développement des racines semble sous forte dépendance ontogénique car la disponibilité en eau et en éléments nutritifs apportés par fertilisation est importante dans les couches superficielles du sol pendant la première année de croissance. Le synchronisme d'exploration verticale du milieu observé pour ces *Eucalyptus grandis* mériterait d'être étudié pour d'autres espèces forestières. Il permet de modéliser simplement la dynamique de l'exploration du sol par les racines de ces eucalyptus en l'absence de barrière physique ou chimique dans le sol.



**Figure 4.** Croissance des arbres en hauteur (H) et en profondeur (D) au cours d'une rotation complète au Brésil. Les régressions non linéaires ont été établies à partir de mesures dans des plantations âgées de 5, 18, 30, 42 et 71 mois d'une chronoséquence de peuplements situés dans un rayon de 200 m (en excluant le peuplement de 71 mois pour le front racinaire). La courbe de croissance en hauteur du peuplement le plus âgé mesuré tous les 6-12 mois au cours de la rotation est indiquée. Les barres verticales représentent les écarts types ( $n = 139, 191, 155, 136,$  et  $140$  pour la hauteur des arbres aux âges de 5, 18, 30, 42 et 71 mois, respectivement, et  $n = 3$  pour le front racinaire à chaque âge). Adapté de Christina et al., 2011.

La difficulté à quantifier les densités de racines dans les sols profonds limite fortement la compréhension de la réponse des arbres aux pratiques sylvicoles. J'ai également encadré un étudiant du cursus d'ingénieur (AgroParisTech) pendant 6 mois afin de développer une calibration spécifique aux plantations d'*Eucalyptus* permettant de transformer des densités d'impacts racinaires (relativement faciles à mesurer) en densités de longueur de racines. Le développement des racines très fines s'est avéré isotrope quelle que soit la couche de sol tout au long de la croissance des arbres (Maurice et al., 2010). Une relation significative entre densités d'impacts racinaires et densités de longueurs de racines a été observée dans des conditions de croissance contrastées en intégrant la surface foliaire des arbres dans l'équation de calibration ( $R^2 = 0,84$  pour des densités moyennes par couche).

- Le développement d'un mât racinaire entre la litière et le sol minéral

Le développement d'un mât racinaire d'eucalyptus au dessus du sol minéral a été observé au Congo, comme dans les forêts naturelles sur sols pauvres amazoniens (Kingsbury et Kellman, 1997). Ce tapis racinaire dense est adhérent aux fragments de feuilles, d'écorce et de branches en cours de décomposition dans la litière (Photo 1). Au Congo, le suivi de la composition chimique des pluviollessivats, des écoulements de tronc et des eaux gravitaires sous la litière a montré que l'essentiel des éléments minéraux libérés par la décomposition des litières était prélevé précocement par ce mât racinaire. Ce développement des racines dans la litière constitue un dispositif efficace pour recycler les nutriments sur des temps courts et pour éviter les pertes profondes dans un sol à faible capacité de rétention cationique et anionique (Laclau et al., 2004). Ce mât racinaire s'accumule dans les micro-dépressions du sol où les phénomènes d'hydrophobicité sont plus marqués ce qui permet aux arbres de mieux profiter des épisodes pluvieux de très faible intensité (1-2 mm) durant la saison sèche au Congo.



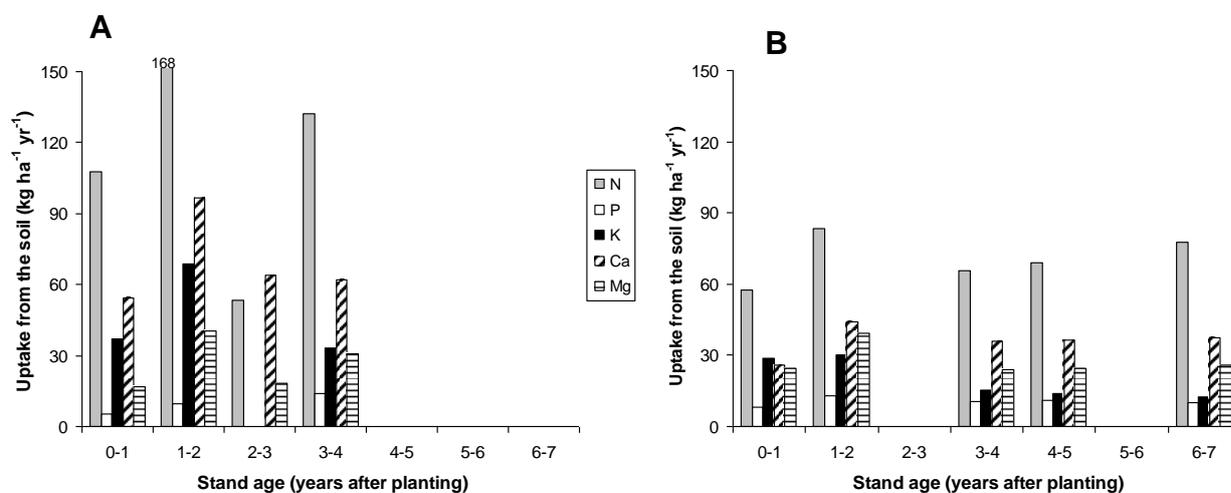
**Photo 1** : mat racinaire au dessus du sol minéral dans les plantations d'eucalyptus du Congo, adhérent aux fragments en cours de décomposition.

Le développement d'un mât racinaire superficiel est beaucoup plus rare dans les plantations d'eucalyptus du Brésil. Il est observé dans de très vieilles futaies d'eucalyptus installées sur sol sableux dans la station expérimentale d'Itatinga (SP) et dans des écosystèmes forestiers installés sur des sols tempérés pauvres comme à Breuil en France (Ranger, com. pers. 2011). Des travaux complémentaires seraient nécessaires pour mieux comprendre le déterminisme du développement de ce mât racinaire. L'influence du type de sol, du matériel végétal et de la sylviculture mériteraient en particulier d'être étudiés.

- La conjonction de demandes en nutriments précoces par les arbres et de la croissance des racines en profondeur

Les besoins en éléments nutritifs sont très élevés dès la première année de plantation pour la constitution du houppier et de la biomasse de racines fines. La conjonction du développement très rapide des racines dans les couches profondes de sol avec une forte demande en nutriment pour la production de biomasse conduit à des prélèvements intenses d'éléments nutritifs par les racines dans les solutions du sol. La constitution rapide du houppier (LAI maximal atteint autour de l'âge de 2 ans) conduit également à de fortes transpirations des arbres qui favorisent le transport par « mass flow » des ions jusqu'aux racines.

Les quantités d'azote, de potassium et de calcium prélevées dans le sol par les eucalyptus sont environ deux fois plus importantes sur le site du Brésil que sur celui du Congo (Figure 5), ce qui correspond à la différence de production de biomasse entre les deux sites. Les concentrations dans les tissus des arbres sont du même ordre sur les deux sites, même si la disponibilité dans le sol de ces éléments est bien supérieure au Brésil du fait de fertilisations importantes. Le prélèvement du phosphore semble par contre beaucoup plus dépendant de sa disponibilité dans le sol. En effet, le prélèvement par les arbres de P est en général supérieur au Congo par rapport au Brésil bien que la production de biomasse soit nettement inférieure. Les sols du Congo sont relativement riches en P contrairement à ceux du Brésil (Bouillet et al., 2004 ; Laclau et al., 2010). Ce comportement pourrait traduire un cycle de P davantage influencé par la disponibilité dans le sol que les cycles de N, K et Ca. Cette tendance a été observée dans des expérimentations au Brésil pour des apports contrastés de P mais elle reste toutefois à vérifier dans d'autres situations.

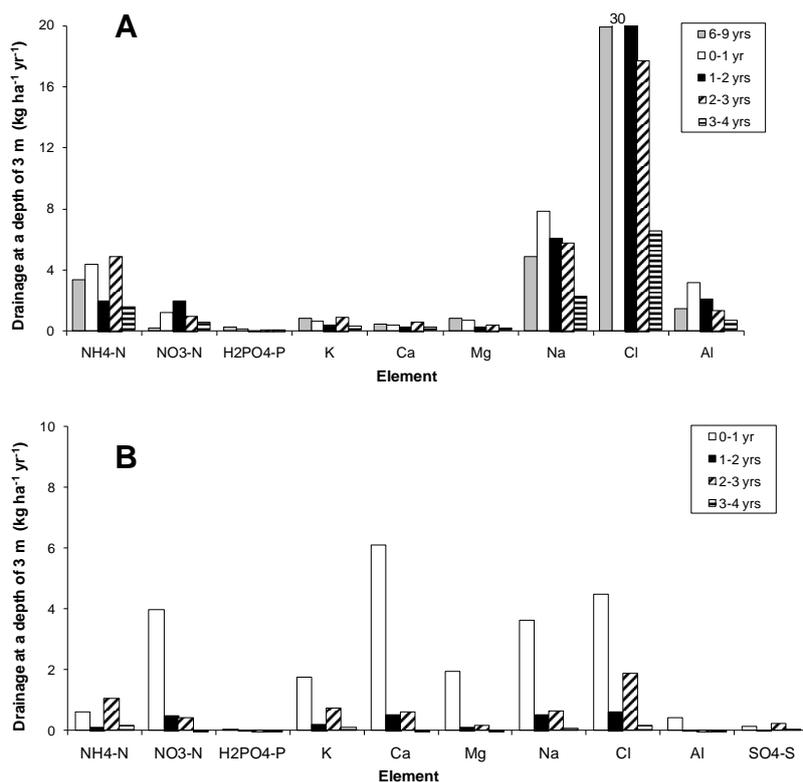


**Figure 5.** Prélèvements au sol annuels de N, P, K, Ca et Mg par les eucalyptus pour une sylviculture représentative des plantations industrielles au Brésil (A) et au Congo (B). Adapté de Laclau et al. 2010a.

- Des pertes très limitées par drainage profond

Les pertes de nutriments par drainage ont été évaluées pendant une rotation complète au Congo et au Brésil, en multipliant le flux d'eau gravitaire à la profondeur où les lysimètres ont été installés (estimé par un modèle de transfert hydrique) par la concentration en nutriments des solutions du sol échantillonnées en continu au cours de périodes de 4 semaines. Les solutions ont été prélevées sur le terrain hebdomadairement afin de limiter les modifications de leur composition chimique et des balances ioniques ont été déterminées toutes les 4 semaines dans des échantillons composites de pluie, pluviolessivats, écoulements de troncs, eaux gravitaires sous la litière et à 15 et 50 cm de profondeur, ainsi que dans les solutions faiblement liées du sol collectées par des bougies poreuses soumises à une dépression d'environ -60 kPa jusqu'à 6 m de profondeur au Congo et 3 m de profondeur au Brésil (Laclau et al., 2010a). De nombreux travaux ont montré de fortes différences de composition chimique des solutions en fonction du type de lysimètre utilisé et il est en général recommandé d'utiliser des lysimètres sans tension pour évaluer le flux de drainage des nutriments (e.g. Marques et al., 1996). Cependant les solutions sont transférées en conditions non saturées dans les sols étudiés et la comparaison de leur composition chimique pour différents types de lysimètres au Congo (plaques lysimétriques en surface, bougies poreuses avec différentes intensités de dépression) a montré que la méthodologie utilisée dans nos dispositifs expérimentaux permet bien d'échantillonner les solutions gravitaires transférées en profondeur (Laclau, 2001).

Bien que les sols soient sableux sur les deux sites (90% de sables au Congo et 75% au Brésil) et que des apports importants d'engrais aient été effectués au cours des 18 premiers mois de croissance au Brésil, les flux annuels de nutriments dans les eaux de drainage estimés à la profondeur de 3 m étaient  $< 5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ , excepté pour  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$  au Congo ainsi que  $\text{Ca}^{2+}$  au cours de la première année de croissance au Brésil. Les apports atmosphériques de NaCl du même ordre que les pertes par drainage profond ont lieu sur le site du Congo situé à 10 km de l'océan. Au Brésil, le flux de drainage d'environ  $6 \text{ kg ha}^{-1}$  de calcium la première année de plantation est faible en comparaison avec l'apport de 2 tonnes de calcaire à la surface du sol lors de la plantation. Des racines sont présentes au-delà de la profondeur de 3 m dès l'âge d'un an et du Ca est donc susceptible d'être prélevé dans les couches très profondes du sol, en cohérence avec le potentiel élevé des racines en profondeur pour l'absorption de Sr, observé au cours de la thèse d'Eduardo da Silva que j'ai co-encadrée (da Silva et al., 2011a). Ces travaux suggèrent une spécialisation fonctionnelle des racines avec des potentiels d'absorption en profondeur bien supérieurs pour le calcium et le potassium que pour l'azote. Ce type d'étude sera présenté dans la partie « Perspectives » de ce document.



**Figure 6.** Drainage annuel ( $\text{kg ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ ) à 3 m de profondeur en fin de rotation (6-9 ans) au Congo et au cours des 4 premières années de la rotation au Congo (A) et au Brésil (B) (Laclau et al., 2010).

Ces résultats montrent que les eucalyptus sont extrêmement efficaces pour éviter les pertes par drainage profond, même dans des sols sableux où la capacité de rétention des ions est faible (faibles CEC et CEA). La croissance rapide de ces plantations (avec de fortes allocations vers le système racinaire et une transpiration importante en phase juvénile dans des sols très profonds où la présence d'oxydes rend le transfert des ions relativement lent, y compris pour les nitrates. Il a été montré par Maquère (2008) qu'une faible rétention de cet élément dans le sol conduit à un retard de transfert en profondeur qui suffit pour que le flux dans les eaux gravitaires à une profondeur de 3 m soit très faible. Une saison sèche (fréquente dans les zones de plantation d'eucalyptus même si sa durée varie) contribue également à limiter les pertes de nutriments par drainage profond car le flux d'eau gravitaire est interrompu alors que la croissance des arbres se poursuit en début de rotation. Les pertes par drainage dans ces plantations étaient inférieures aux apports atmosphériques tout au long de la rotation. La colonisation très dense des racines d'eucalyptus jusqu'à 2-3 m de profondeur permet à ces arbres de se comporter comme un filtre à nutriments très efficace.

Pour résumer, les résultats obtenus suggèrent que le développement racinaire des *Eucalyptus* dans les sols profonds tropicaux se caractérise par :

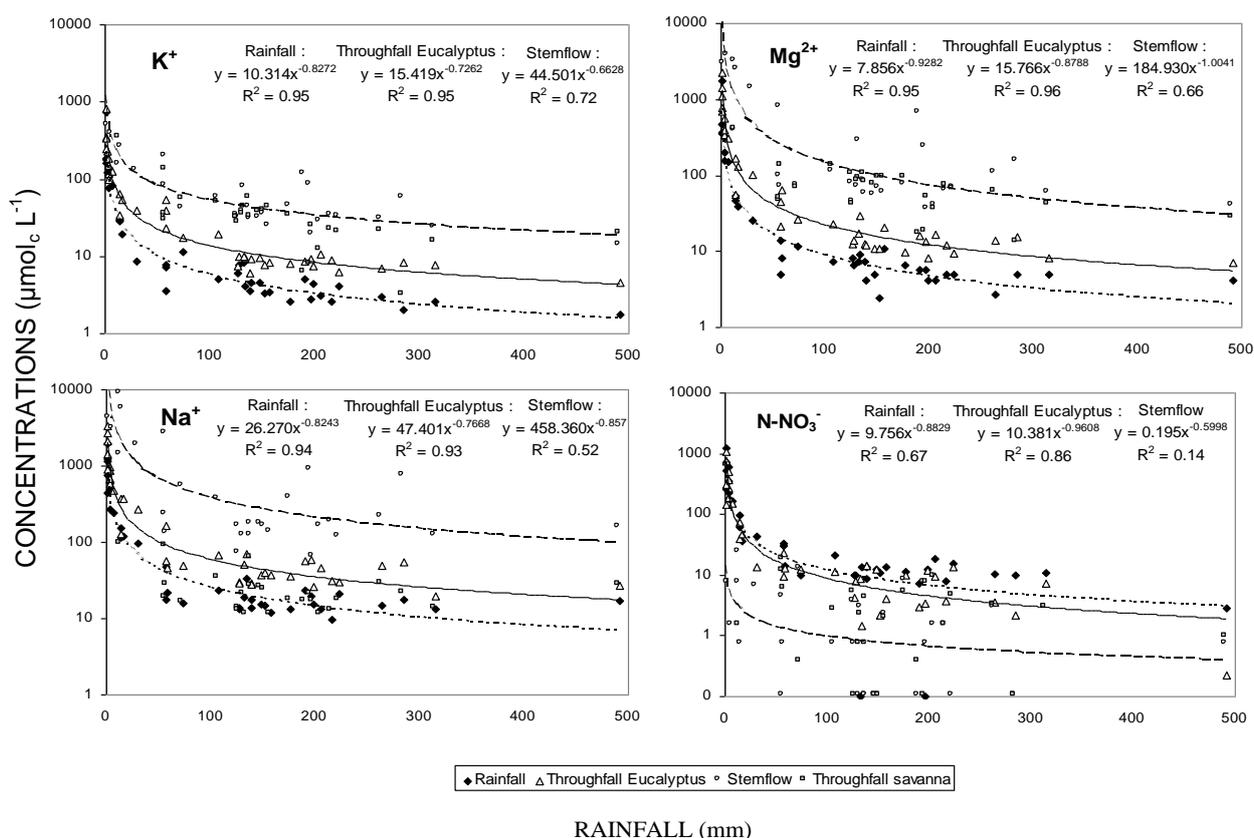
- un contrôle ontogénique de l'exploration du sol en profondeur qui semble correspondre à une « stratégie territoriale » conduisant à coloniser rapidement le sol en début de rotation, au-delà de la satisfaction des besoins immédiats en eau et en nutriments. Cette stratégie permet aux *Eucalyptus* de bénéficier de stocks importants

d'eau en profondeur et ainsi de continuer à croître pendant les périodes sèches en début de rotation. Elle contribue probablement à éviter la mortalité des arbres au cours de sécheresses marquées, même si la densité de racines en profondeur est faible.

- un développement plus superficiel des racines au cours de la seconde moitié de la rotation qui semble davantage liée à la disponibilité des nutriments mis en circulation par les cycles biogéochimiques. Ce comportement semble traduire un déterminisme environnemental pouvant conduire au développement d'un mât racinaire en surface.

### 2.1.2.2 Dépôts secs sur le feuillage

Un effet « filtre » du feuillage des arbres sur les aérosols est bien connu en forêt (Parker, 1983). Ce phénomène peut contribuer significativement à équilibrer les bilans d'éléments nutritifs dans les sols forestiers tempérés lorsque les rotations sont longues (de Vries et al., 2007). Des dépôts secs sont observés dans les plantations d'*Eucalyptus* comme l'attestent les concentrations en sodium apportés par dépôts d'aérosols marins au Congo, systématiquement supérieures sous le feuillage des *Eucalyptus* que sous la savane herbacée (Figure 7).



**Figure 7.** Relations entre la pluviométrie cumulée au cours des mois de collecte et les concentrations en K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, Na<sup>+</sup> et NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N dans les pluies et les pluiolessivats sous eucalyptus et sous savane au Congo, ainsi dans les écoulements de tronc en plantation d'eucalyptus (Laclau et al., 2003b).

La quantification précise des dépôts secs atmosphériques est difficile dans les écosystèmes forestiers. Alors que le sodium est souvent utilisé pour tracer les dépôts de  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  (Ulrich, 1983 ; Staelens et al., 2008), une récrétion foliaire de  $Na^+$  a été observée au Brésil dans des sols très carencés en potassium (Figure 14). La surface foliaire élevée des plantations d'eucalyptus (jusqu'à  $5\text{ m}^2\text{ m}^{-2}$  à 2 ans au Brésil) contribue à une forte efficacité de capture des dépôts secs disponibles : sels marins proche des côtes, aérosols dans les zones polluées ou dans lesquelles il existe un brûlis important de végétation (e.g. savanes en Afrique, canne à sucre en Amérique du sud).

Les dépôts secs représentent classiquement un apport d'éléments nutritifs du même ordre de grandeur que les dépôts humides dans les écosystèmes forestiers (Staelens et al., 2008). Ils sont généralement compris entre 2 et  $5\text{ kg ha}^{-1}\text{ an}^{-1}$  pour les principaux éléments nutritifs (hors situation particulière à proximité d'une source importante d'aérosols), ce qui représente un apport trop faible pour contribuer significativement au maintien de la fertilité des sols dans les plantations d'eucalyptus à courtes rotation pour la production de biomasse, à l'inverse de ce qui peut être observé pour des espèces gérées sur de longues rotations (de Vries et al., 2007). Ces dépôts atmosphériques constituent cependant une source complémentaire de nutriments utilisés par les eucalyptus.

### 2.1.2.3 Une forte capacité de remobilisation interne

#### 2.1.2.3.1 *Evolution des transferts internes au cours de la rotation*

- Remobilisations lors de la sénescence des feuilles

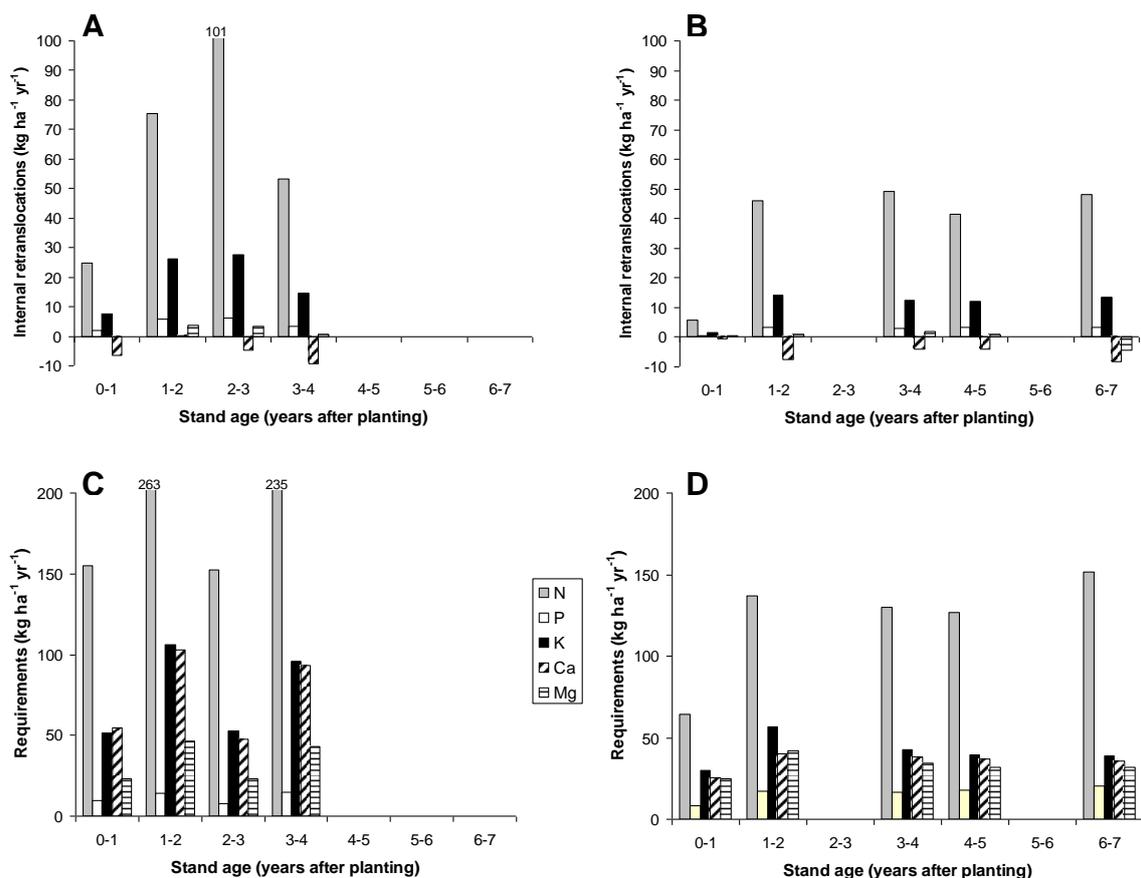
Les remobilisations internes d'éléments nutritifs au cours de la sénescence des organes permet aux arbres de s'affranchir partiellement de l'indisponibilité de certains éléments nutritifs dans les sols, voire de pallier de manière urgente à un stress nutritionnel quand la demande physiologique est supérieure à l'offre (en début de saison de végétation ou quand une sécheresse se manifeste par exemple). Tous les organes sont concernés mais les feuilles sont les plus étudiées (Fife et al., 2008; Millard & Grelet, 2010) car elles représentent un réservoir important, mais probablement aussi parce que ce compartiment est le plus simple à observer. Dans le cas des plantations d'eucalyptus étudiées au Brésil ce flux représente environ  $70\text{ kg ha}^{-1}\text{ an}^{-1}$  de N,  $6\text{ kg ha}^{-1}\text{ an}^{-1}$  de P et  $25\text{ kg ha}^{-1}\text{ an}^{-1}$  de K à partir de la deuxième année de croissance (Figure 8A). Une production de litière de feuille environ 50% inférieure conduit à des remobilisations internes de N, P, K au cours de la sénescence représentant un flux inférieur de moitié au Congo (Figure 8B). Sur les 2 sites, une accumulation de Ca a été observée dans les tissus foliaires au cours de la sénescence ainsi que des remobilisations très faibles de Mg. Ces tendances sont classiques pour les arbres (e.g. Fife et al., 2008).

L'objectif de nos études de transferts internes dans les feuilles était d'évaluer l'ordre de grandeur pour chaque élément et de les comparer aux autres flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème, ceci afin de tester l'importance relative de ce mécanisme. Nous avons analysé des feuilles collectées dans les chutes de litière mais une détermination plus précise de ce flux nécessiterait l'échantillonnage de feuilles prêtes à tomber mais encore attachées aux branches pour éviter les pertes de certains éléments solubles dans les bacs à litières (e.g. Saur et al., 2000). Le suivi d'isotopes stables après marquage peut permettre de mieux comprendre les mécanismes de remobilisation des éléments à l'échelle de la plante (Millard

et Grelet, 2010). Même si notre approche mériterait d'être affinée, les études quantifiant les remobilisations annuelles d'éléments nutritifs dans les feuilles au cours de rotations complètes en forêts sont rares, l'essentiel des études se limitant à l'azote sur de jeunes semis en conditions contrôlées (Millard et Grelet, 2010). La comparaison entre ce flux et une évaluation globale des besoins annuels des arbres pour produire les tissus de l'année en cours est également peu fréquente. Malgré des productions de biomasse très différentes au Brésil et au Congo, les remobilisations de N, P, K au cours de la sénescence des feuilles représentent dans les deux cas environ un tiers des besoins annuels des eucalyptus pour ces éléments.

L'approche que nous avons utilisée pour quantifier les besoins annuels à partir de la production de biomasse de chaque compartiment des arbres et de la concentration moyenne dans les tissus produits au cours de la dernière année de croissance est largement utilisée, malgré une certaine imprécision liée à la variabilité des concentrations dans les tissus juvéniles (e.g. Ranger & Colin-Belgrand, 1996 ; Albaugh et al., 2008).

Il a été montré pour différentes espèces d'arbres (y compris des eucalyptus) que les quantités de N, P, K remobilisés dans les feuilles sont d'autant plus élevées que la concentration dans les feuilles juvéniles est forte (Saur et al., 2000; Fife et al., 2008). La même tendance a été observée à Itatinga au cours de la thèse d'Almeida (2009) que j'ai co-encadrée, où les remobilisations dans les feuilles d'eucalyptus ayant reçu des apports de KCl, de NaCl ont été comparées avec un témoin sans apport de K ni de Na.

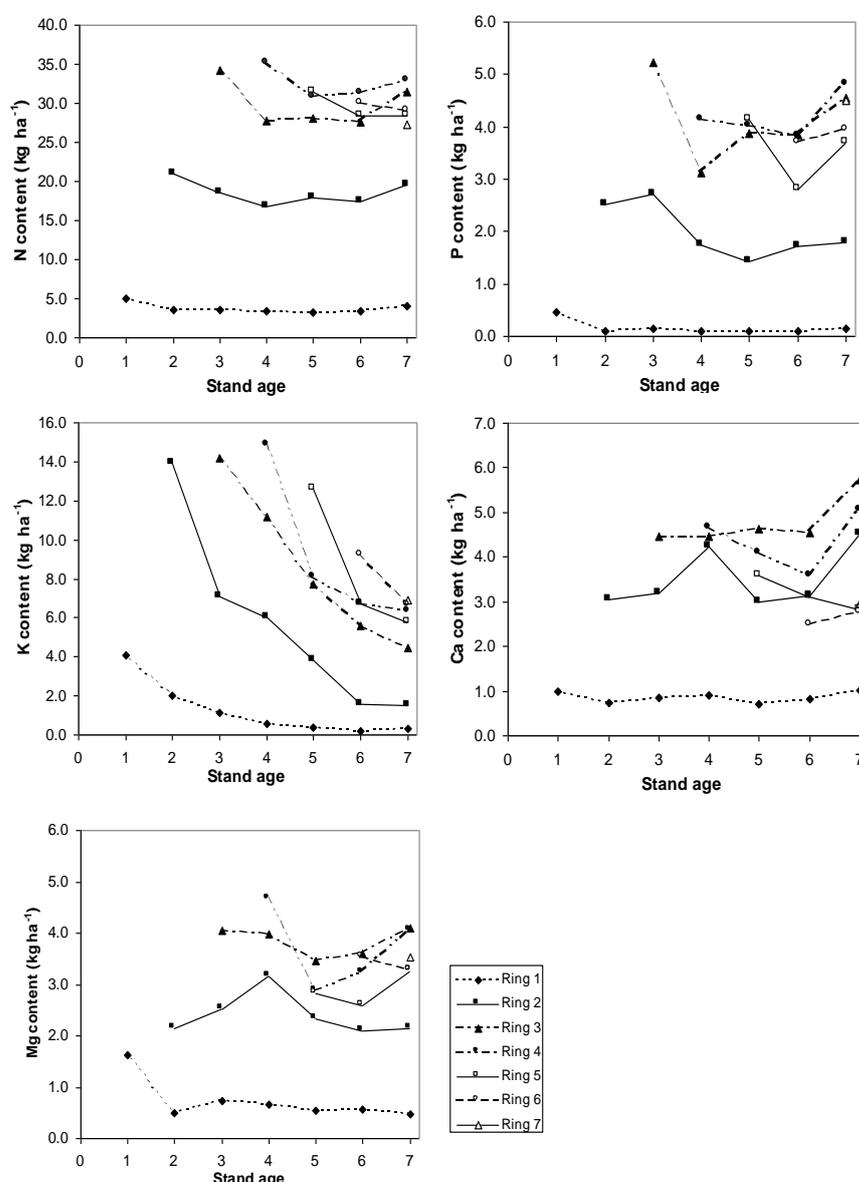


**Figure 8.** Dynamique des transferts internes annuels au cours de la sénescence des feuilles dans plantations d'eucalyptus au Brésil (A) et au Congo (B). Une estimation des besoins annuels des mêmes plantations au Brésil (C) et au Congo (D) est donnée à titre de comparaison (Laclau et al., 2010).

- Remobilisations lors du vieillissement du bois

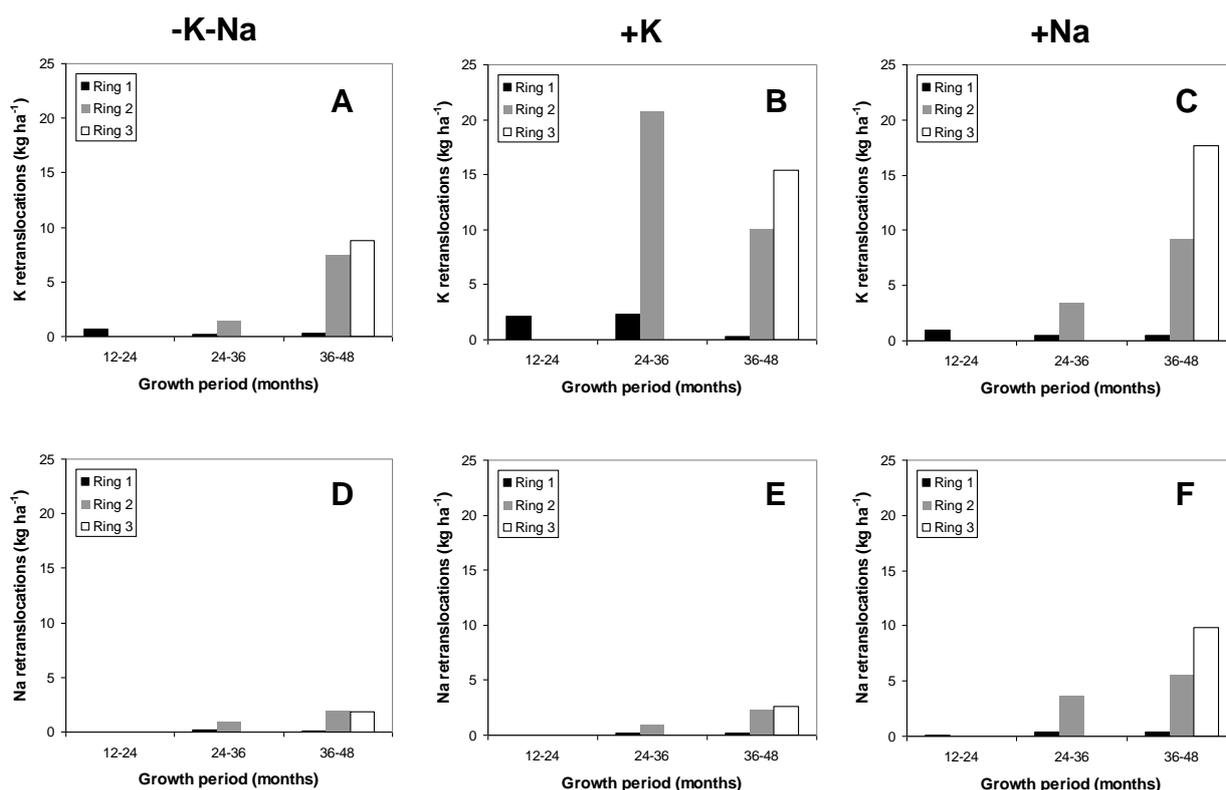
Les études de remobilisation d'éléments nutritifs dans le bois concernent essentiellement le suivi de  $^{15}\text{N}$  dans de jeunes semis en conditions contrôlées. Les évaluations quantitatives pour des arbres adultes *in situ* sont rares (Millard et Grelet, 2010).

Nous avons adapté l'approche utilisée par Colin Belgrand et al. (1996) sur des châtaigniers basée sur la conservation de masse de chaque élément dans les cernes annuels de bois afin de quantifier les transferts internes annuels au cours d'une rotation complète d'eucalyptus au Congo et pendant les 4 premières années après plantation au Brésil. L'absence de délimitation claire entre cernes annuels pour les espèces tropicales à croissance continue comme les eucalyptus a nécessité l'utilisation d'équations de profil de tige adaptées à chaque âge afin d'estimer le rayon du tronc à différentes hauteurs des arbres à partir du suivi de leur croissance (Laclau et al., 2001b).



**Figure 9.** Dynamique des minéralomasses de N (A), P (B), K (C), Ca (D), et Mg (E) dans les cernes annuels du tronc d'eucalyptus au cours d'une rotation de 7 ans au Congo (Laclau et al., 2001b).

L'importance des remobilisations dans le bois pour la satisfaction des besoins annuels des arbres dépend à la fois de l'évolution inter annuelle des concentrations dans les cerne et de la masse totale de chaque cerne. Ce flux est très faible tout au long de la rotation pour Ca et Mg en raison de faibles variations des concentrations dans les cerne annuels (Figure 9). Comme observé dans le cas des feuilles, le calcium s'accumule dans le bois au cours du vieillissement (particulièrement entre les âges de 6 et 7 ans). Les masses de N et P diminuent dans les cerne la première année suivant leur formation avant de se stabiliser et parfois d'augmenter légèrement en fin de rotation. Les remobilisations sont faibles pour ces éléments dans les cerne annuels : généralement  $< 5 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$  pour N et  $< 2 \text{ kg ha}^{-1}$  pour P. Ce flux est beaucoup plus important dans le cas du potassium au Congo. Les transferts de K au cours du vieillissement des cerne sont plus importants la première année après leur formation, mais ils se poursuivent tout au long de la rotation. Au cours de la troisième année de croissance par exemple, les remobilisations de K dans le bois correspondent à  $8 \text{ kg ha}^{-1}$  ( $7 \text{ kg ha}^{-1}$  dans le cerne produit la deuxième année de croissance +  $1 \text{ kg ha}^{-1}$  dans le bois produit la première année après plantation). Ce processus représente donc un flux important pour la croissance des arbres puisque les besoins annuels totaux en K à cet âge sont d'environ  $40 \text{ kg ha}^{-1}$  (Figure 8D).



**Figure 10.** Remobilisations de K ( $\text{kg ha}^{-1}$ ) dans les cerne annuels d'eucalyptus du traitement sans apport de K ni Na (A), avec apport de K (B), ou apport de Na (C), et remobilisations de Na dans les cerne annuels du traitement sans apport de K ni Na (D), avec apport de K (E), ou apport de Na (F). Adapté de Sette Jr et al., en préparation (co-encadrement J-P Laclau).

La comparaison des remobilisations de nutriments dans le bois au Brésil pour des fertilisations conduisant à des productions de biomasse allant du simple (sans apport de K ni de Na) au double (avec apport de K) révèle un comportement semblable à celui observé dans les feuilles : plus l'élément est disponible dans le sol, plus le flux de remobilisation est important. Ce type d'étude est très lourd à mener (un grand nombre d'échantillons de bois à analyser pour les différents cerneaux aux différentes hauteurs dans les arbres) ce qui rend difficile la comparaison statistique des différents traitements. Mais il apparaît que les transferts internes de K dans le bois peuvent être importants (environ  $25 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$  entre les âges de 2 et 4 ans dans le traitement avec apport de KCl) contrairement aux transferts de Na qui sont inférieurs à  $6 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$  jusqu'à l'âge de 4 ans dans les traitements témoin et avec apport de KCl (Figure 10).

Dans ce sol très carencé en K, il est intéressant de noter que l'application de NaCl permet de multiplier par 3 les transferts internes de Na dans le bois et d'atteindre des valeurs proches des transferts de K pour les mêmes arbres. Ce résultat suggère, en complément d'autres processus biogéochimiques étudiés dans cette expérimentation, que le sodium peut se substituer partiellement au K dans la physiologie des eucalyptus lorsque cet élément limite la croissance (Almeida et al., 2010). Les transferts internes de Na dans le bois très faibles pour les arbres ayant reçu une fertilisation KCl suggèrent que ce rôle positif du Na ne s'exprime qu'en conditions de carence en K. Ces résultats sont cohérents avec les études de cycles biogéochimiques au Congo qui suggéraient une substitution partielle du K par le Na dans les plantations d'eucalyptus installées sur des sols très pauvres en K (Laclau, 2001).

#### *2.1.2.3.2 Conséquences pour la dépendance des arbres vis-à-vis des nutriments dans les sols*

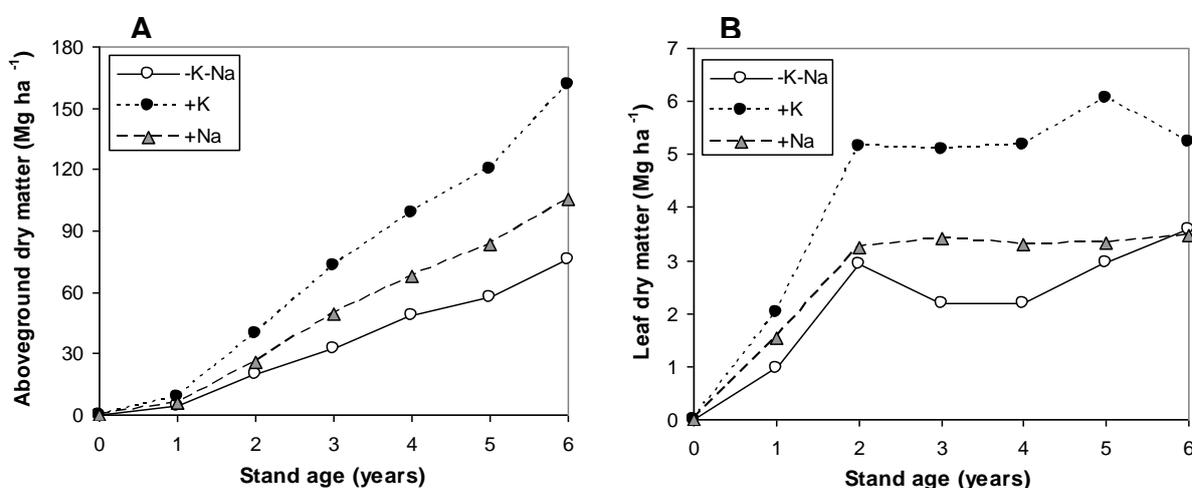
Ces remobilisations jouent un rôle majeur pour l'obtention de fortes productions de biomasse des arbres en milieux oligotrophes (e.g. Nambiar & Fife, 1987 ; Escudero et al., 1992). Après la phase de croissance juvénile des eucalyptus où se constitue le houppier et le réseau de racines fines, les flux de N, P, K remobilisés au cours du vieillissement des tissus représentent 30 à 70% des besoins annuels. Nous n'avons étudié ici que les feuilles et le bois des arbres mais des remobilisations d'azote dans les racines ont aussi été observées chez certaines essences. Ce type de remobilisation peut également avoir lieu dans les écorces (Millard et Grelet, 2010).

Ces résultats sont importants pour interpréter la forte variabilité de réponse des eucalyptus aux fertilisations. La dynamique des transferts internes explique qu'une forte réponse à la fertilisation en N, P, K puisse être observée au cours de la phase juvénile de croissance où la demande est la plus forte, puis que la réponse des arbres aux apports d'engrais s'estompe généralement (Laclau et al, 2003a). Après la forte demande initiale, la décomposition des matières organiques retournant au sol avec les litières aériennes et souterraines concourt, en complément des remobilisations internes, à réduire la dépendance des arbres vis-à-vis des stocks de N, P et K disponibles dans les sols. Les transferts internes faibles ou négatifs (traduisant une accumulation dans les tissus lors du vieillissement) pour Ca et Mg indiquent un comportement différent des arbres vis-à-vis de leur disponibilité dans le sol. Pour ces éléments les arbres sont bien davantage dépendants des stocks dans les sols en fin de rotation que pour N, P et K. Une réponse des arbres à l'apport de ces éléments est donc attendue plus tardivement que pour N, P, K, lorsque les quantités libérées lors de la décomposition des résidus d'exploitation de la rotation antérieure auront été prélevées.

Ces résultats obtenus en plantations d'eucalyptus suivent la tendance générale pour les écosystèmes forestiers installés sur des sols pauvres en nutriments et confirment que la notion de biodisponibilité dans ces systèmes : i) n'est pas le fait d'un réservoir mais d'une forte activité de recyclage, et que ii) celle-ci n'est pas homogène au cours du développement des peuplements, pouvant même être le seul fait du recyclage quand la plante a constitué sa biomasse de feuilles et de racines fines (e.g. Ranger & Colin-Belgrand, 1996 ; Laclau et al., 2001b).

### 2.1.3 Une capacité à substituer partiellement $K^+$ par $Na^+$

Le sodium a été défini par Subbarao et al. (2003) comme un « functional plant nutrient ». Même si cet élément n'est pas essentiel au développement des plantes supérieures, il a été montré pour différentes espèces glycophytes que le sodium peut permettre d'atteindre la production maximale de biomasse et réduire les besoins en potassium. Le rôle physiologique du Na a été très étudié chez la betterave et la réponse positive de nombreuses plantes comme le coton, la tomate ou le cocotier à l'apport de NaCl a été démontrée en milieu carencé en potassium. L'influence du sodium sur la croissance des arbres a été essentiellement étudiée dans un contexte de salinisation des sols (en particulier en Australie) mais un effet positif de l'apport de NaCl sur la croissance des arbres n'avait jamais été démontré (excepté dans de rares expérimentations en pots sur de très jeunes semis).

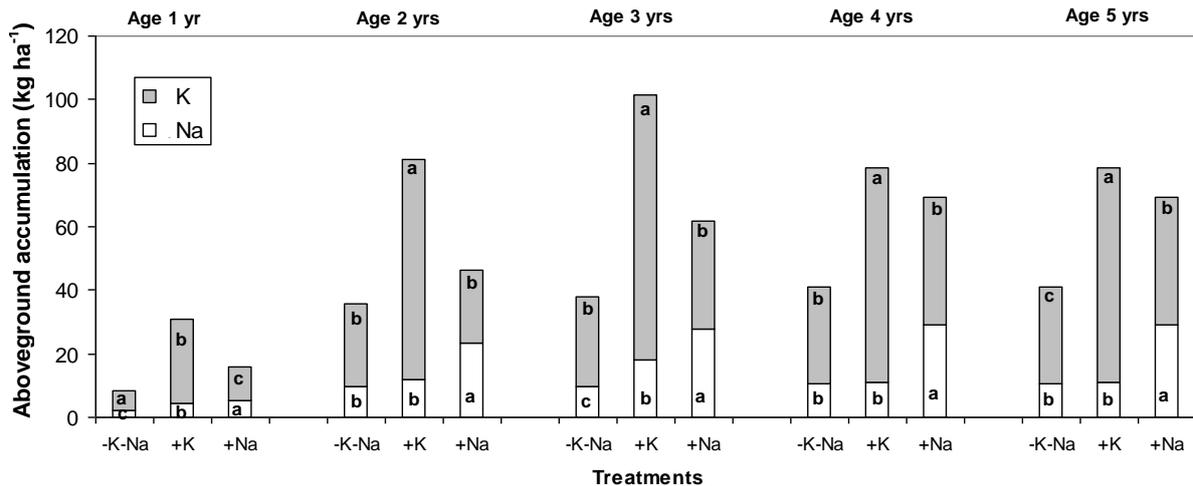


**Figure 11.** Influence de l'apport de KCl et NaCl sur l'accumulation de biomasse aérienne (A) et la biomasse foliaire mesurée annuellement en fin de saison des pluies (B) en plantation d'eucalyptus au Brésil. Adapté de Almeida et al. (2010).

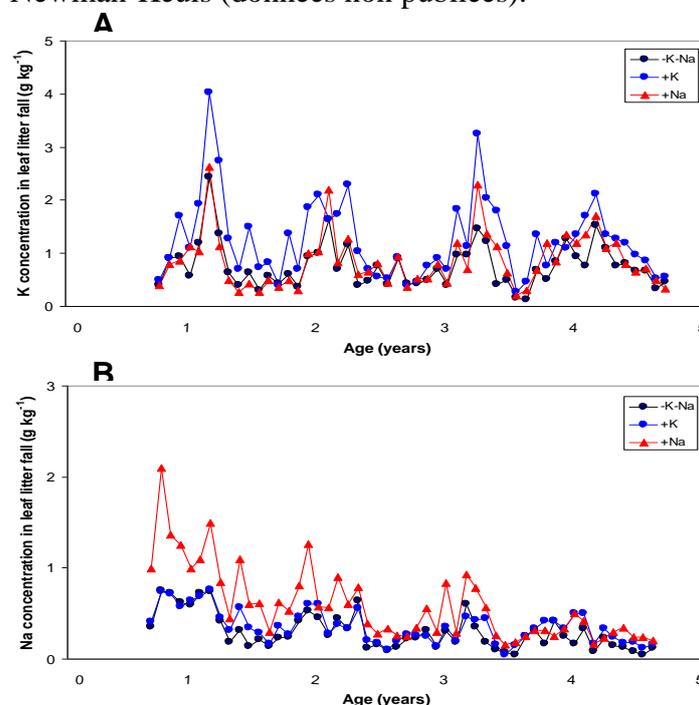
Dans les sols très carencés en potassium de la station expérimentale d'Itatinga l'apport de 4,5 kmol ha<sup>-1</sup> de Na a permis d'augmenter de 40% la biomasse aérienne des arbres à l'âge de 6 ans (Figure 11). La biomasse de feuilles est peu affectée par l'apport de NaCl mais la hauteur moyenne des arbres est augmentée de 3 mètres. La biomasse aérienne du peuplement à l'âge de 6 ans est multipliée par 1,5 par l'apport de NaCl et par 2,1 par l'apport de KCl. La comparaison de traitements avec apport de KCl et K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> a montré que

les arbres répondent non seulement à l'apport de Na, mais également (plus faiblement) à l'apport de Cl (Almeida et al., 2010).

Le suivi de l'accumulation de K et Na dans les compartiments aériens des arbres au cours de la rotation montre que l'incorporation de K est environ doublée par l'apport de KCl (Figure 12). L'accumulation de K dans les arbres n'est pas influencée significativement par l'apport de Na (sauf à l'âge de 3 ans). La réponse des arbres à l'apport de Na n'est donc pas due indirectement à une augmentation de la disponibilité en K induite par des compétitions K/Na sur le complexe d'échange par exemple.

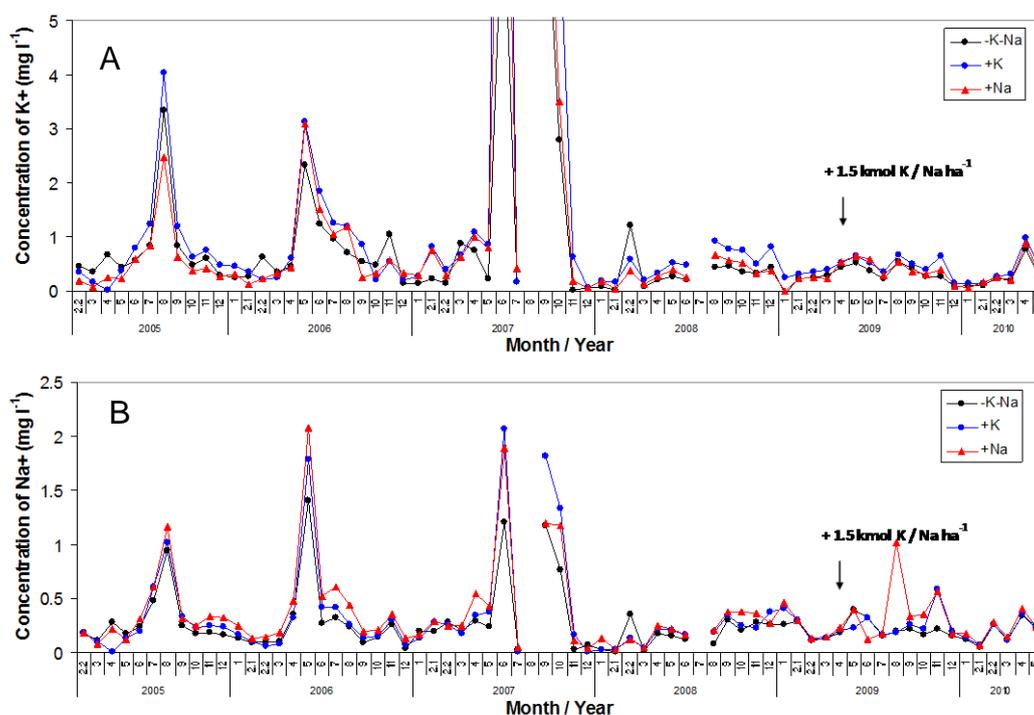


**Figure 12.** Influence de l'apport de K et de Na sur les masses de ces éléments dans les compartiments aériens des arbres entre les âges de 1 et 5 ans. Différentes lettres pour chaque élément entre traitements à un âge données indiquent des différences significatives au seuil de 5% par le test de Newman-Keuls (données non publiées).



**Figure 13.** Evolution des concentrations en K (A) et en Na (B) dans les chutes de litières de feuilles récoltées dans les traitements témoins ou ayant reçu des apports de KCl ou NaCl. Données non publiées.

Au-delà de la réponse en croissance des arbres, certains processus importants des cycles biogéochimiques vis-à-vis du Na et du K dans les traitements avec apport de NaCl et KCl, respectivement, se sont révélés similaires. L'existence de remobilisations de Na dans le bois a été montrée dans la figure 10 lorsque l'apport de NaCl augmente la disponibilité en Na dans le sol. Les retours au sol avec les chutes de litière de feuilles ont aussi révélé un comportement semblable des arbres vis-à-vis de K ou Na lorsque la disponibilité dans le sol de ces deux éléments est augmentée par des apports de KCl et NaCl (Figure 13). Lorsque les fertilisations accroissent la disponibilité en K et Na dans le sol, l'augmentation des concentrations dans les feuilles sénescentes de ces éléments conduit à une réduction de « resorption proficiency » (Kozovits et al. 2007). Ce comportement traduit la capacité à eucalyptus à réduire les concentrations de Na comme de K au cours de la sénescence des feuilles lorsque leur disponibilité dans le sol est très faible. Les plus fortes remobilisations de K et Na dans les feuilles sont cependant observées lorsque leur disponibilité dans le sol est importante en raison de concentrations dans les feuilles adultes récentes bien supérieures à celles observées dans les milieux carencés.



**Figure 14.** Evolution des concentrations en K (A) et en Na (B) dans les pluviollessivats collectés par 12 entonnoirs dans chaque traitement installés à différentes distances des arbres. Un apport de  $3,0 \text{ kmol}_c \text{ ha}^{-1}$  de K et Na a été effectué la première année de plantation dans les traitements +K et +Na, respectivement. En complément, un apport de  $1,5 \text{ kmol}_c \text{ ha}^{-1}$  a été effectué à l'âge de 5 ans dans les traitements avec apport de K et de Na et le dispositif de collecte installé dans un bloc de la plantation âgée de 8 mois (janvier 2005) a été répliqué dans 2 autres blocs en mars 2009. Les collectes ont donc été effectuées dans 3 blocs de mai 2009 à mai 2010 ( $n = 3$  analyses par traitement). Pour des raisons de visibilité, les concentrations en  $\text{K} > 5 \text{ mg l}^{-1}$  de juin à octobre 2007 ne sont pas indiquées (données non publiées).

La comparaison avec un traitement témoin de la composition chimique des pluviollessivats dans des peuplements ayant reçu des apports de KCl ou NaCl a révélé un comportement original des eucalyptus vis-à-vis du sodium (Figure 14). Alors que cet élément est généralement utilisé comme traceur pour évaluer les dépôts secs de  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  et  $Mg^{2+}$  en considérant les échanges foliaires négligeables (e.g. Staelens et al., 2008), la figure 14 montre des concentrations en  $Na^+$  généralement supérieures dans le traitement ayant reçu du NaCl que dans le traitement témoin jusqu'à l'âge de 3 ans (2004-2007). Les concentrations en  $Na^+$  dans les feuilles sont également supérieures pour les arbres du traitement ayant reçu du NaCl au cours de cette période (Almeida et al., 2010). Un nouvel apport de NaCl en fin de rotation a également conduit à une augmentation de la concentration en  $Na^+$  dans les pluviollessivats à partir du troisième mois après l'apport, même si l'effet est moins marqué qu'en début de rotation.

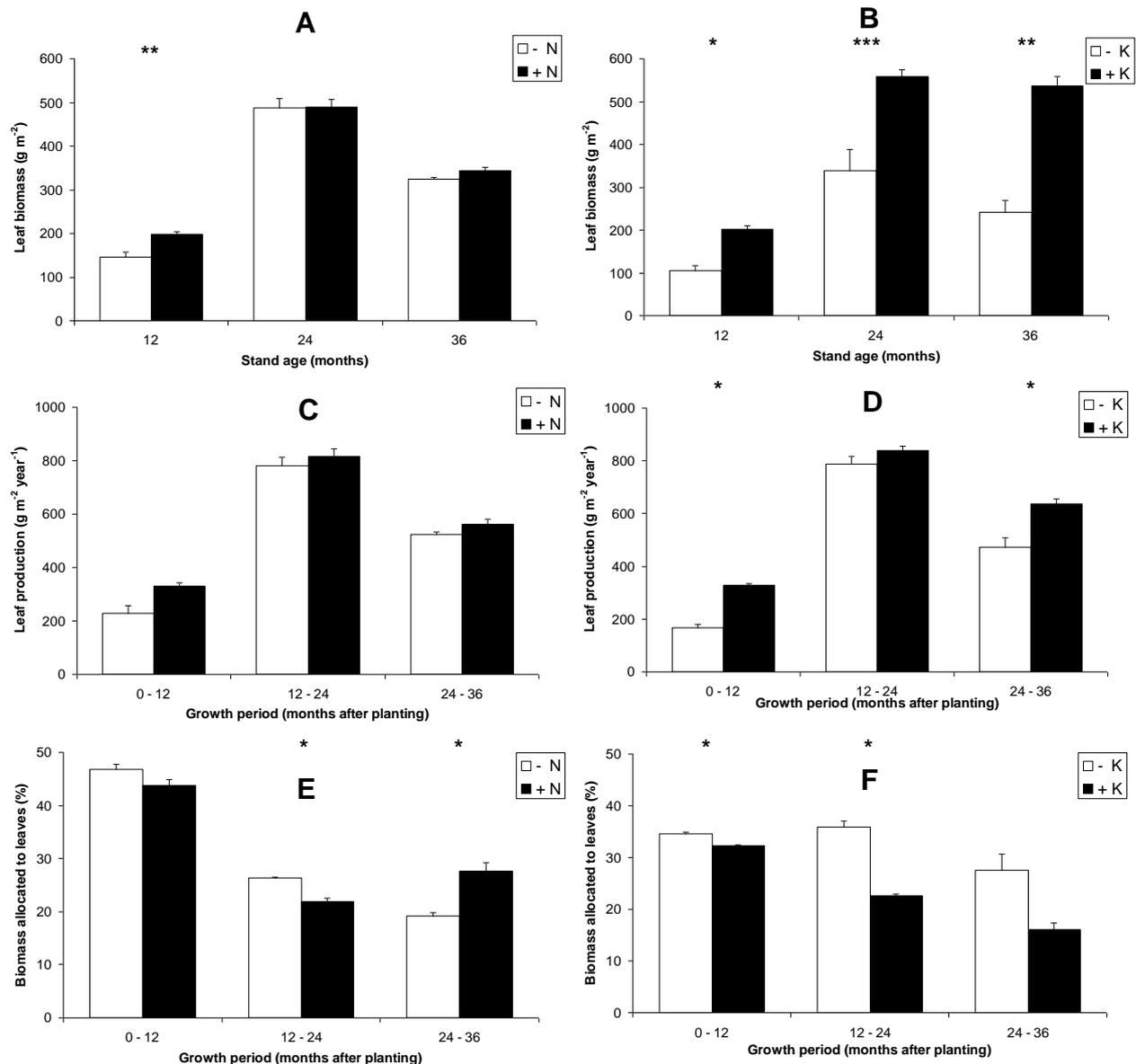
Ces résultats suggèrent donc un comportement semblable du  $K^+$  et du  $Na^+$  vis-à-vis de la récréation foliaire. L'hypothèse d'absence d'échanges foliaires de  $Na^+$  communément admises pour les forêts ne s'applique donc pas pour les *Eucalyptus*, tout au moins dans les milieux carencés en K. Nos résultats montrent clairement que le sodium peut jouer un rôle important pour la croissance des arbres en se substituant partiellement au potassium. Ils présentent un intérêt appliqué important qui sera discuté plus loin, car les apports atmosphériques de NaCl sont forts près des côtes et le coût du NaCl est bien inférieur à celui du KCl.

#### 2.1.4 Une forte plasticité phénotypique permettant aux eucalyptus de s'adapter aux conditions de croissance

##### *2.1.4.1 Adaptation à la disponibilité en nutriments*

Le suivi intensif des cycles biogéochimiques dans des expérimentations de fertilisation au Brésil a montré une forte capacité des eucalyptus à adapter leur allocation de matière sèche en fonction de la disponibilité en nutriments (Almeida et al., 2010; Laclau et al., 2010). La biomasse de feuilles sur les arbres est très fortement affectée par une carence en potassium, ce qui se traduit par une réduction forte de la production de biomasse aérienne par les arbres (Laclau et al., 2009a). Les chutes de litières au cours de la rotation montrent que la production de feuilles est par contre beaucoup moins affectée par la disponibilité des nutriments (Figure 15). La proportion de biomasse aérienne allouée à la production de feuilles diminue lorsque des conditions de croissance favorables permettent de fortes productions de biomasse.

L'allocation de matière sèche dans le sol (production et croissance de racines, exsudats, mycorhizes) dépend également peu de la disponibilité en nutriments. L'émission de  $CO_2$  à la surface du sol mesurée tous les 14 jours durant une année dans les peuplements témoins et ceux ayant reçu des apports de KCl ou NaCl s'est révélée peu affectée par les traitements bien que la biomasse aérienne varie du simple au double (données non publiées). Ces résultats préliminaires sont cohérents avec les faibles variations des quantités de carbone allouées dans le sol en réponse à des conditions de croissance contrastées (fertilisation et irrigation) sur différents sites au Brésil dans le réseau d'expérimentations BEPP (Ryan et al., 2010).



**Figure 15.** Dynamique de la biomasse foliaire, la production de feuilles et le pourcentage de la production de biomasse aérienne alloué à la production de feuilles dans des expérimentations avec apport d'azote (A, C et E, respectivement) et de potassium (B, D et F, respectivement). Les différences significatives à chaque âge sont indiquées par \* à  $P < 0.05$ , \*\* à  $P < 0.01$ , et \*\*\* à  $P < 0.001$ . Les barres verticales indiquent les erreurs standards entre blocs ( $n = 4$  pour la biomasse de feuilles et  $n = 3$  pour la production de feuilles et l'allocation biomasse aérienne pour la production de feuilles). Adapté de Laclau et al. (2009).

Ces résultats suggèrent que la carence en nutriments conduit à une allocation de matière sèche prioritaire pour la production de feuilles et de racines dans les plantations d'eucalyptus. L'accroissement du tronc semble donc dépendre de la quantité d'assimilats restant disponibles après ces allocations. Ce comportement est cohérent avec une tendance générale d'augmentation de l'efficacité d'utilisation des ressources naturelles (lumière, eau, nutriments) pour la production de bois avec leur disponibilité (Binkley et al., 2004 ; Stape et al., 2004). Même si la production de feuilles varie peu en fonction de la fertilité des sites, de

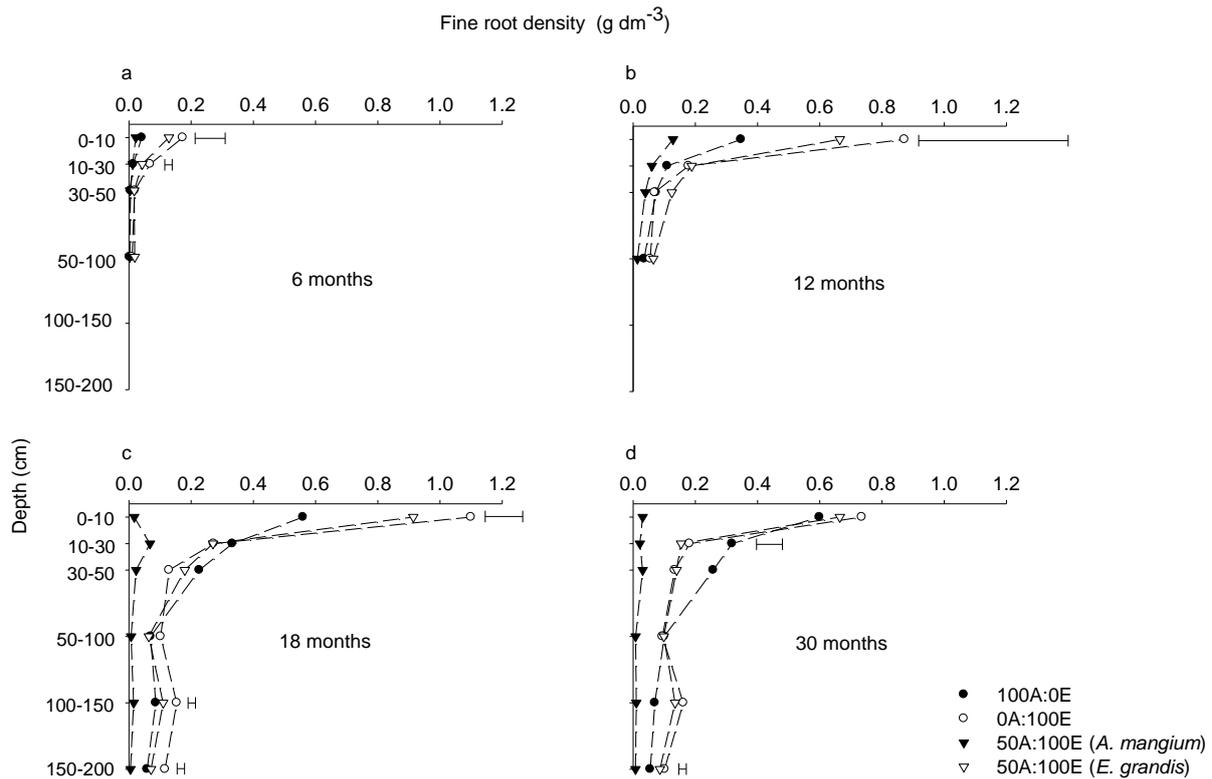
fortes différences de durée de vie des feuilles conduisent à des variations importantes de LAI qui sont généralement très bien corrélées à la productivité dans ces plantations.

#### *2.1.4.2 Adaptation à la compétition inter-spécifique*

Des expérimentations ont été mises en place au Brésil et au Congo afin d'étudier la plasticité des eucalyptus en conditions de compétition intra- et interspécifique. La comparaison de plantations avec 50% d'eucalyptus et 50% d'acacias par rapport à des plantations mono-spécifiques montre que les eucalyptus ont la capacité de modifier fortement les allocations de biomasse dans leur partie aérienne (en particulier dans le houppier) lorsque l'espace entre eux augmente (Laclau et al., 2008). Le nombre de tige d'acacias sur chaque souche est également très dépendant de la densité des eucalyptus.

Les racines d'eucalyptus dominent dans les couches superficielles du sol d'où les racines d'acacia sont exclues au cours de la deuxième année de croissance. L'occupation du sol par les racines est plus rapide pour les eucalyptus que pour les acacias en peuplements mono-spécifiques (Figure 16).

Lorsqu'une compétition forte apparaît entre les deux espèces, l'eucalyptus domine aussi bien au dessus du sol pour l'accès à la lumière (canopée stratifiée entre les 2 espèces) que dans la couche superficielle du sol où les eaux gravitaires sont prélevées en priorité et où les éléments nutritifs sont le plus disponibles (apports d'engrais en surface, minéralisation de la matière organique,...). Les racines des acacias sont confinées à une zone proche de leur souche et quasiment exclues de la couche de surface (da Silva et al., 2009). Des mesures effectuées en fin de rotation dans les peuplements mono-spécifiques d'eucalyptus et d'acacias ainsi que dans un traitement ayant 50% de chaque espèce confirment cette tendance (données non publiées). Une densité globale de racines par arbre pour les eucalyptus dans la plantation mixte environ 30% supérieure à celle observée dans les plantations mono-spécifiques révèle leur forte capacité à explorer le milieu lorsque la densité d'eucalyptus est réduite. Les racines d'acacia colonisent les 2 mètres supérieurs du sol de façon similaire aux eucalyptus en peuplements monospécifiques mais elles se développent préférentiellement au dessous de celles des eucalyptus en peuplement interspécifique. Cette étude révèle que les zones différentes d'exploration du sol par les deux espèces sont la conséquence de la compétition inter-spécifique qui exclut partiellement les acacias des couches de surface les plus fertiles.



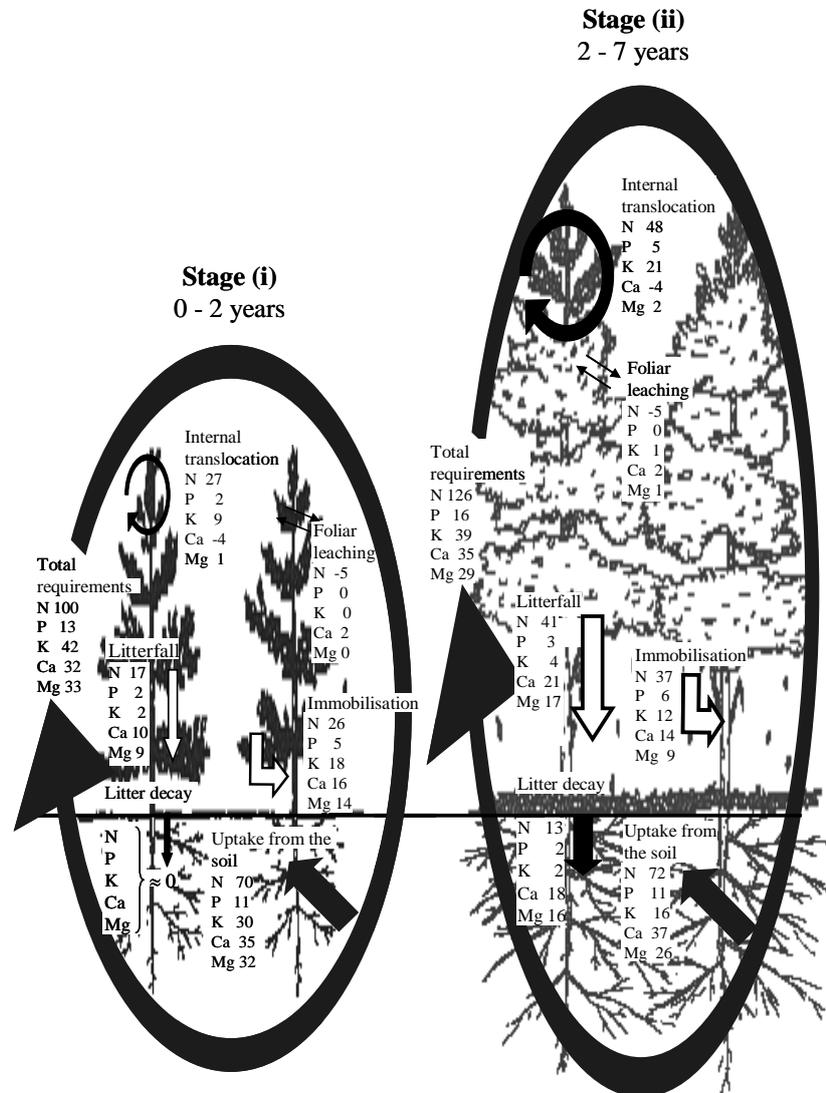
**Figure 16.** Densités de racines fines en plantations mono-spécifiques d'eucalyptus et d'acacia et en plantations mixtes (comprenant la même densité d'eucalyptus que dans les peuplements monospécifiques plus une densité d'acacia correspondant à 50% de celles des plantations pures), 6 mois (a), 12 mois (b), 18 mois (c) et 30 mois (d) après plantation. Les barres horizontales indiquent les différences significatives ( $P < 0.05$ ) quand elles existent (da Silva et al. 2009).

L'exploration du sol par les racines fines s'est révélée plus dense dans les plantations mélangées d'eucalyptus et d'acacia que dans les plantations monospécifiques. Il ne s'agit pas d'une complémentarité de niche car les racines des deux espèces explorent des zones de sol qui étaient déjà explorées en plantations monospécifiques et l'absence de perte d'eau et de nutriments par drainage profond sur ce site (données non publiées) suggère que l'augmentation de la densité racinaire en plantation mélangée ne permet pas d'accroître les ressources prélevées par les arbres dans le sol (sauf si des processus rhizosphériques permettent de rendre des éléments biodisponibles). Des études complémentaires seraient intéressantes afin d'évaluer si cette exploration du sol importante en plantations mixtes est susceptible d'accroître la résilience de ces peuplements à des perturbations biotiques ou abiotiques.

### 2.1.5 Une évaluation globale de la dynamique des flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème

Un intérêt majeur de notre approche est de fournir une vision globale du fonctionnement minéral de l'écosystème. De très nombreuses études évaluent certains flux importants de nutriments dans les écosystèmes forestiers (le plus étudié étant les retours au sol avec les chutes de litières) mais la quantification d'un nombre limité de flux est toujours

difficile à interpréter en termes de fonctionnement de l'écosystème. De plus, les flux les mieux connus sont en général ceux qui sont les plus simples à mesurer et le suivi de l'ensemble des flux majeurs sur plusieurs années pour prendre en compte la variabilité inter-annuelle est très rare dans les écosystèmes forestiers. Les avantages et les limites de ce type d'approche sont présentés plus loin (§ 2.3).



**Figure 17.** Principaux flux du cycle biologique pour N, P, K, Ca, Mg au cours des deux principales phases de croissance des plantations d'eucalyptus (Laclau et al., 2003a) : la phase juvénile de constitution du houppier au cours de laquelle les cycles biogéochimiques se mettent en place (stage i) et la phase de croissance des arbres allant de la fermeture du couvert jusqu'à la fin de la rotation, au cours de laquelle les flux du cycle biologique varient peu (stage ii).

La figure 17 montre comment évoluent les principaux flux du cycle biologique pour les éléments nutritifs majeurs dans le cas des plantations d'eucalyptus du Congo. Les prélèvements de nutriments dans le sol sont importants dès la phase de croissance initiale des plantations (de la plantation à l'âge de 2 ans). Par la suite, la décomposition de la matière organique déposée à la surface du sol avec les chutes de litières ainsi que les remobilisations

internes au cours de la sénescence des feuilles satisfont une part importante de la demande en nutriments des arbres. Les flux du cycle géochimique n'avaient pas été indiqués dans l'article d'où est tirée cette figure mais ont été mesurés simultanément sur les mêmes sites (Laclau et al., 2003b; 2003c; 2005). Les évaluations globales de la dynamique des flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème menées au Congo et au Brésil ont montré le rôle prédominant du cycle biologique sur le cycle géochimique des nutriments pour la production durable de ces plantations (Laclau et al., 2010).

## **2.2 Contribution à l'évaluation de l'impact environnemental de la sylviculture en courtes rotations sous les tropiques**

La principale critique concernant les plantations industrielles d'eucalyptus concerne leur forte consommation en eau pouvant affecter les ressources hydriques des régions concernées par de grandes surfaces de plantations (e.g. Jackson et al., 2005).

### 2.2.1 Influence des plantations d'eucalyptus sur les eaux superficielles (quantité et qualité des eaux de drainage)

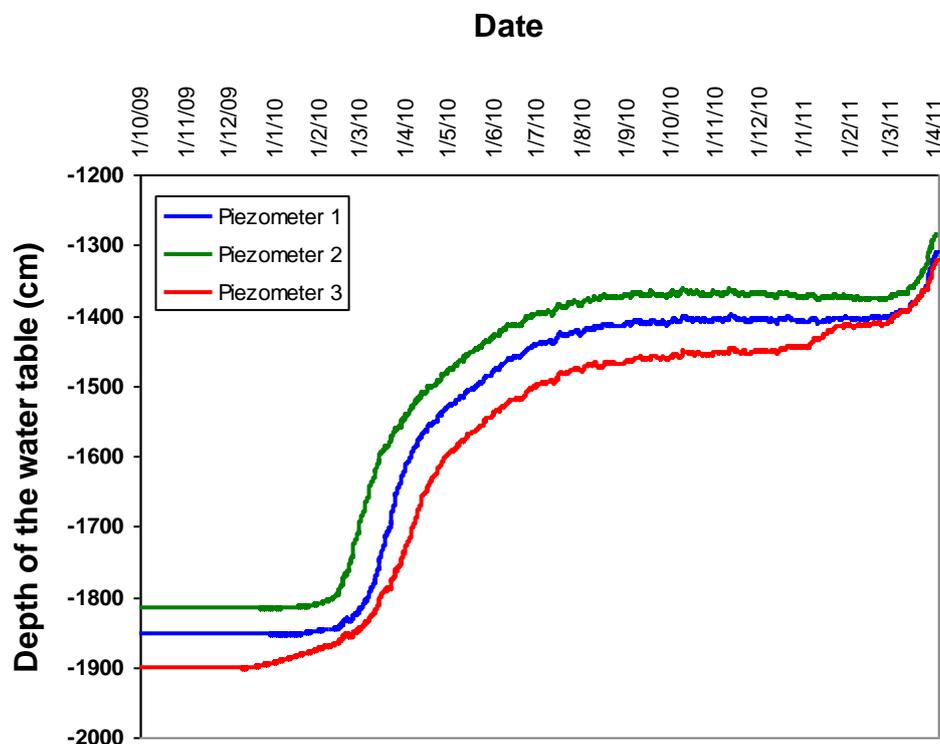
L'approche utilisée permet la quantification des flux d'eaux gravitaires lors de leur transfert au sein de l'écosystème, ainsi que l'évaluation de leur composition chimique (des apports atmosphériques jusqu'aux eaux de drainage dans les horizons profonds du sol). D'autres approches sont plus précises pour l'étude de la recharge des nappes phréatiques (en particulier avec la quantification de l'évapo-transpiration réelle par eddy covariance) mais le suivi sur plusieurs années d'humidité du sol à différentes profondeurs (couplé sur un site au Brésil avec des mesures par eddy covariance dans le même peuplement) fournit des informations importantes pour l'évaluation de l'influence de la sylviculture sur les ressources hydriques. Les flux d'eau et de nutriments dissous ont été étudiés au cours d'une rotation d'eucalyptus au Congo et au Brésil et les principaux résultats dans ces deux situations de productivité contrastées sont présentés ci-dessous. Une comparaison avec la végétation originelle de savane a également été effectuée au Congo.

#### *2.2.1.1 Alimentation des nappes phréatiques*

Un suivi continu d'humidité du sol au Congo de 1998 à 2006, avec 3 à 5 répétitions de sondes TDR (Trase Soilmoisture, USA) à différentes profondeurs (jusqu'à 5 m sous eucalyptus et 3 m sous savane), a permis l'utilisation d'un modèle mécaniste de transfert hydrique (Hydrus 1D) sous eucalyptus et sous savane. Les simulations de ce modèle ont montré peu de différence de drainage profond pour ces deux écosystèmes pour une pluviométrie moyenne de 1200 mm an<sup>-1</sup>. Ces résultats sont cohérents avec des mesures d'évapotranspiration par eddy covariance au dessus de plantations d'eucalyptus et de savane situées à proximité (Nouvellon com. pers.). Alors que le drainage au cours des 3 dernières années de la rotation était d'environ 500 mm an<sup>-1</sup> en moyenne à la profondeur de 6 m sous eucalyptus, il atteignait 600 mm an<sup>-1</sup> sous la savane adjacente (Laclau et al., 2005). Les pertes par ruissellement superficiel étaient < 2% dans ces deux écosystèmes installés sur sol sableux. L'impact relativement faible de la plantation d'eucalyptus sur le drainage profond

dans les sols au Congo est dû à des conditions de croissance particulières avec : i) des plantations installées sur des sols très sableux, ii) des pluies concentrées sur 6 mois dans l'année, iii) des densités de plantation et une surface foliaire relativement faibles par rapport à la plupart des peuplements industriels d'eucalyptus dans d'autres pays, et iv) une humidité relative de l'air > 80% tout au long de l'année conduisant à une faible demande évaporative. De nombreux essais empiriques montrent que la sylviculture adoptée au Congo permet de maximiser la production dans ces conditions, malgré des densités de plantations relativement faibles.

Le comportement des eucalyptus sur le site du Brésil est très différent. Le suivi d'humidité du sol jusqu'à 10 m de profondeur a montré l'absence de drainage au-delà du système racinaire à partir de la troisième année de plantation pour des pluviométries d'environ 1400 mm an<sup>-1</sup> (Laclau et al., 2010; Christina et al., 2011). Dans des conditions de sol et de climat représentatives de grandes surfaces de plantations d'eucalyptus au Brésil, la coupe rase a permis une recharge du sol en profondeur et a conduit à une remontée de la nappe phréatique d'environ 4 m sur le site étudié (Figure 18).



**Figure 18.** Evolution de la profondeur de la nappe phréatique mesurée avec 3 piézomètres dans la parcelle d'eucalyptus du projet Eucflux, entre octobre 2009 et mars 2011.

Une remontée de plusieurs mètres de la nappe phréatique après la coupe rase avant de redescendre au cours de la rotation d'eucalyptus a été observée dans un bassin versant expérimental dans l'état de Espírito Santo au Brésil (Almeida et al., 2007). La gestion intensive de ces plantations d'eucalyptus peut conduire à une réduction des débits des rivières lorsqu'une forte proportion de bassins versants initialement couverts de végétation peu productive (souvent des pâturages dégradés) est gérée en courtes rotations d'eucalyptus (Jackson et al., 2005 ; Scott & Prinsloo, 2008). L'aménagement du territoire doit donc être raisonné pour le maintien du débit des rivières en conservant des zones de végétation à faible

éapotranspiration dans les bassins versants afin de garantir la recharge des nappes phréatiques indépendamment des rotations forestières.

Les études au Congo et au Brésil montrent que l'influence des eucalyptus sur l'alimentation des nappes phréatiques dépend largement des situations pédo-climatiques et de la sylviculture. Alors qu'une alimentation des nappes phréatiques sous eucalyptus n'a lieu qu'une à deux années tous les 6-7 ans dans les plantations les plus intensives du Brésil, la plantation d'eucalyptus en savane a peu d'impact sur la recharge des nappes phréatiques tout au long de la rotation au Congo.

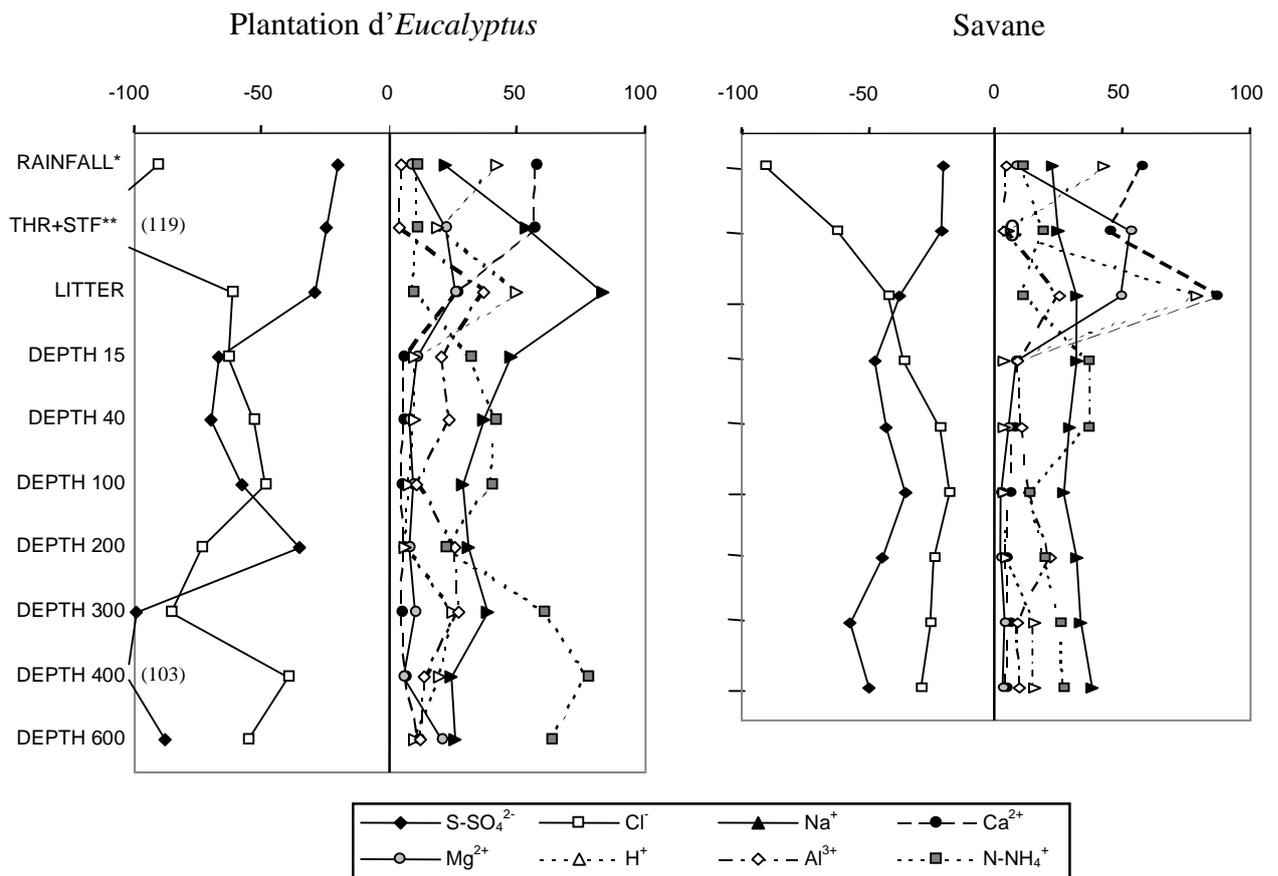
La quantification des flux de drainages profonds sous eucalyptus n'est pas suffisante pour l'évaluation de l'influence de ces plantations sur les ressources hydriques. Des études doivent être menées à l'échelle des bassins versants (Almeida et al., 2007 ; Scott & Prinsloo, 2008) mais aussi à l'échelle régionale car l'eau évapotranspirée par les eucalyptus augmente l'humidité de l'atmosphère et peut donc contribuer à accroître les pluies (Kleidon & Heimann 2000; Vanclay 2009). Des études en bioclimatologie permettant d'évaluer l'influence de la plantation de grandes surfaces d'eucalyptus dans des pâturages dégradés (cas le plus commun d'afforestation au Brésil et dans de nombreux pays tropicaux) sur les régimes de pluie sont donc nécessaires pour une évaluation plus précise de l'influence de ces plantations sur les ressources hydriques.

Au-delà de la quantification de l'évapotranspiration des plantations et des flux de drainage profonds, l'efficacité d'utilisation de l'eau pour la production de bois est une question importante. Les eucalyptus ont une efficacité d'utilisation de l'eau du même ordre que les autres genres forestiers (e.g. Landsberg, 1999) mais il a été montré que l'efficacité d'utilisation de l'eau pour la production de bois de tronc augmente lorsque la disponibilité des ressources (lumière, eau et nutriments) s'accroît. Une étude au nord du Brésil a montré que des plantations d'eucalyptus de forte productivité gérées avec des rotations de 6 ans peuvent produire la même quantité de bois que des plantations de faible productivité, sur la moitié de la surface et en utilisant seulement un peu plus de la moitié de l'eau transpirée par des plantations peu productives (Stape et al., 2004). A l'échelle régionale, il est donc préférable de gérer intensivement des plantations très productives sur de faibles surfaces que de planter de grandes surfaces d'eucalyptus dans des zones marginales où elles consommeront globalement bien plus d'eau. Ces résultats montrent bien l'importance d'une gestion intégrée des agro-écosystèmes à l'échelle des bassins versants. Une sylviculture intensive dans des plantations très productives peut permettre d'autres usages de sols pour des cultures moins consommatrices en eau. Dans le cas du Brésil, le code forestier ne fixe pas une proportion maximale des bassins versants pour laquelle des plantations forestières peuvent être réalisées mais la structure des propriétés conduit généralement à des plantations morcelées. Une mosaïque d'utilisation des sols dans le paysage peut permettre de limiter l'impact potentiellement négatif des boisements en eucalyptus sur le débit des rivières.

#### 2.2.2.2 *Composition chimique des eaux de surface*

L'influence des plantations forestières tropicales sur la composition chimique des solutions du sol a été peu étudiée (Laclau et al., 2003b,c ; Wilcke & Lilienfein, 2005). Les eaux gravitaires sous plantations d'eucalyptus sont généralement très pauvres en ions (somme des charges anioniques généralement  $< 200 \mu\text{mol}_c \text{ l}^{-1}$  au-delà de la deuxième année après coupe rase) en comparaison avec la plupart des études effectuées en forêt tempérée

dans lesquelles des sommes de charges anioniques et cationiques  $> 1000 \mu\text{mol}_c \text{ l}^{-1}$  sont fréquentes (Ranger et al., 2007). La coupe rase et les fertilisations appliquées après plantation influencent fortement la composition chimique des solutions dans les horizons superficiels du sol (jusqu'à 1 m de profondeur environ) mais la composition chimique des eaux profondes (échantillonnées jusqu'à 3 m de profondeur au Brésil et à 6 m au Congo) évolue très peu tout au long de la rotation. Les concentrations en anions et cations majeurs sont du même ordre dans les solutions collectées dans l'écosystème originel de savane et en fin de rotation d'eucalyptus au Congo (Figure 19).



**Figure 19.** Evolution des concentrations en anions et cations dans les eaux gravitaires au cours de leur transfert dans les écosystèmes de plantation d'eucalyptus et de savane au Congo (pluie, pluviolessivats + écoulements de troncs, sous la litière et dans le sol aux profondeurs de 15 à 600 cm). Les concentrations sont exprimées en  $\mu\text{mol}_c \text{ l}^{-1}$ . Seulement les ions les plus représentés sont indiqués dans la figure. Adapté de Laclau et al. 2003a,b.

Ces résultats sur la composition chimique des solutions du sol sont cohérents avec des études à l'échelle des bassins versants expérimentaux qui montrent souvent peu d'impact de la silviculture en plantations forestières à croissance rapide sur la composition chimique des rivières (e.g. Hopmans & Bren, 2007 ; Lima & Zakia, 2006) ou une composition chimique des eaux de rivière à l'exutoire de bassins versants plantés en eucalyptus plus pauvre en cations basiques qu'avant plantation (Farley et al., 2008).

La plantation d'eucalyptus a pu conduire à une salinisation du sol en Argentine mais il s'agit de situations très localisées avec des conditions très particulières de sol et d'organisation des plantations dans le paysage (Jobbágy and Jackson, 2004). L'effet contraire existe aussi avec la plantation en haies d'espèces d'eucalyptus tolérantes à la salinité des sols en Australie afin de réduire le niveau des nappes phréatiques et permettre la production agricole dans ces sols (Archibald et al., 2006). Malgré ces cas particuliers, la tendance globale sous plantations d'eucalyptus est l'alimentation des nappes phréatiques en solutions présentant des concentrations très faibles en anions, cations et carbone organique dissous.

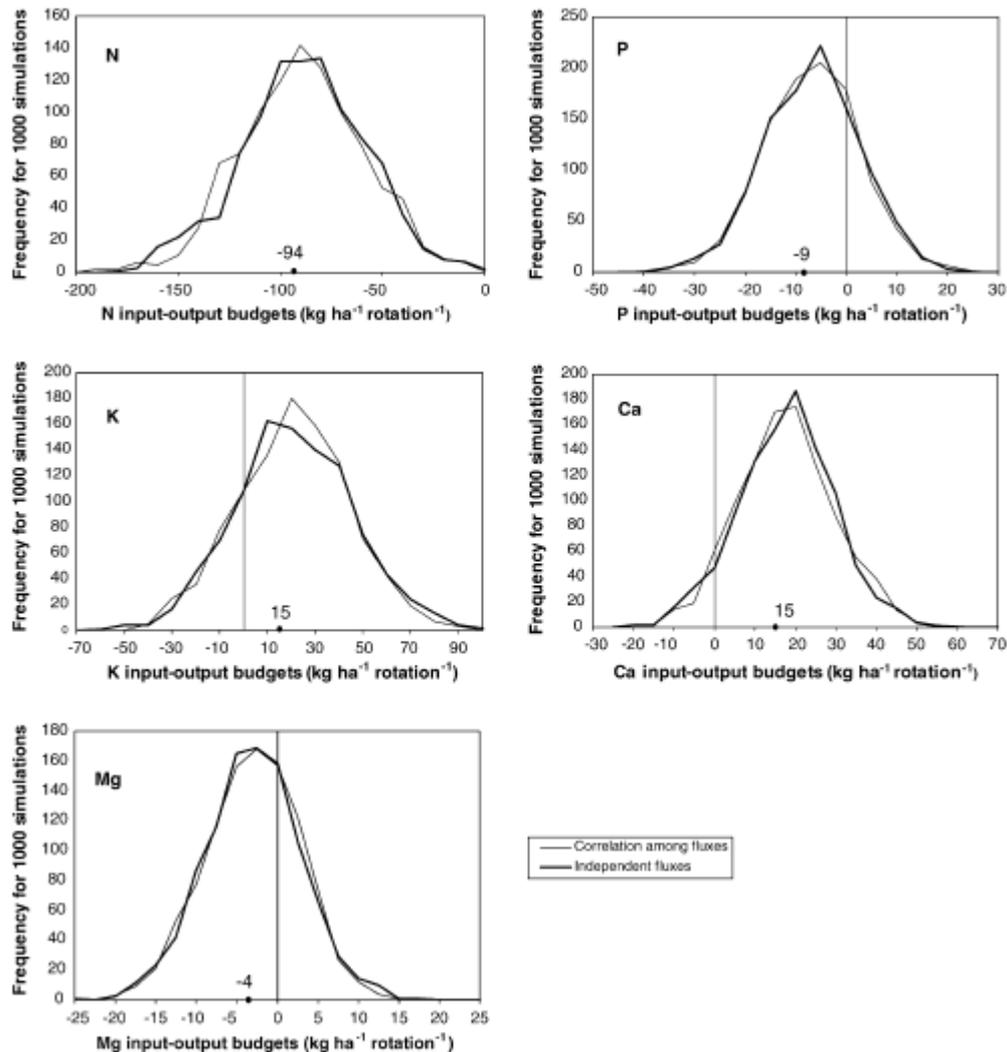
Une conséquence est que ces espèces à fort potentiel de croissance peuvent avoir un rôle « épurateur » à une échelle intégrée utilisant des déchets produits par ailleurs par la Société. Les flux d'éléments minéraux et de carbone organique dissous dans les eaux de drainage ont été comparés au cours d'une rotation complète d'eucalyptus entre une fertilisation minérale représentative des plantations commerciales et l'apport de fortes doses de boues de stations d'épuration de l'état de São Paulo (40 t ha<sup>-1</sup> de matière sèche apportées entre la plantation et l'âge de 3,5 ans représentant au total 1264 kg N ha<sup>-1</sup>, 443 kg P ha<sup>-1</sup>, 135 kg K ha<sup>-1</sup>, 475 kg Ca ha<sup>-1</sup> et 79 kg Mg ha<sup>-1</sup>). Malgré les très fortes doses de N appliquées les pertes par drainage à 3 m de profondeur sont restées très faibles jusqu'à la fin de la rotation (Laclau et al., 2009b). De fortes concentrations en nitrates à la profondeur de 3 m ont seulement été observées entre les derniers mois avant la coupe rase (à l'âge de 6 ans) et les 6 premiers mois de croissance de la rotation suivante d'eucalyptus (données non publiées). Le développement en profondeur très rapide des racines dans ces plantations a probablement permis d'empêcher que les fortes concentrations en nitrates atteignent la nappe phréatique (à environ 15 m de profondeur sur ce site). La matière sèche de tronc était identique (110 t ha<sup>-1</sup>) lors de l'exploitation à l'âge de 6 ans dans les peuplements ayant reçu une fertilisation minérale ou un apport de boues de station d'épuration (uniquement complété avec du KCl minéral). Le suivi de croissance au cours des 3 premières années ainsi que le master de P.H.M. da Silva (co-encadré par J.-P. Laclau) sur le même site ont montré que des apports d'environ 10 t ha<sup>-1</sup> de matière sèche pour ce type boues permettaient d'obtenir la même production de bois que les fertilisations minérales communément appliquées (da Silva et al., 2011b). Ces résultats dans un sol avec environ 75% de sable suggèrent que ces plantations pourraient permettre de valoriser des déchets urbains (pauvres en métaux lourds) en réduisant les apports d'engrais à proximité des agglomérations. Ces plantations forestières présentent de nombreux avantages par rapport à d'autres cultures agricoles, par exemple une production non alimentaire réduisant les risques sanitaires, ou la possibilité d'effectuer les apports à différents âges ce qui offre une grande souplesse. Ce type de recyclage de déchets semble prometteur compte tenu des besoins importants à la fois en décharges de résidus urbains et en bois dans de très nombreuses villes des pays en développement.

### 2.2.2 Influence de la sylviculture sur la fertilité des sols

L'influence de la sylviculture sur la fertilité des sols est très étudiée par les grandes entreprises forestières qui prévoient l'amortissement des terrains qu'elles achètent sur un grand nombre de rotations. La tendance globale au cours des dernières décennies pour les plantations d'eucalyptus (ABRAF, 2010) comme pour les plantations de pins (O'Hehir et Nambiar, 2010) est à l'augmentation des productions au cours des rotations successives. Au Brésil la production moyenne des plantations d'eucalyptus est passée d'environ 10-15 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>an<sup>-1</sup> dans les années 1960, à plus de 40 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>an<sup>-1</sup> actuellement via l'amélioration

conjointe du matériel génétique et des pratiques sylvicoles, incluant le contrôle de plus en plus efficace de la compétition avec les adventices et des fertilisations limitant très peu la croissance des arbres (Stape et al., 2006 ; 2010). Les estimations empiriques des apports d'engrais effectuées conduisent cependant souvent à une sur-fertilisation des plantations forestières. Les plantations d'eucalyptus installées sur des sols tropicaux fortement altérés présentent une forte capacité de consommation de luxe pour la plupart des éléments (particulièrement forte pour le calcium) qui conduit à exporter les apports excessifs avec la biomasse. Les risques d'eutrophisation des eaux superficielles rencontrés en Europe sont très limités dans ce contexte car les apports d'engrais restent globalement faibles (pour des rotations de 6-7 ans) et la croissance racinaire très rapide des arbres associée à des prélèvements d'eau importants évite la pollution des eaux souterraines. Les disponibilités en engrais devraient cependant diminuer rapidement dans un contexte de changements globaux car les ressources en P (Stewart et al. 2005), ainsi qu'en K à plus long terme (Manning, 2010), sont limitées au niveau mondial et l'augmentation probable du coût de l'énergie risque de renchérir les coûts de production d'engrais azoté. Une adéquation plus précise des apports d'engrais aux besoins des arbres sera donc nécessaire à l'avenir, non seulement pour les petits producteurs aux revenus limités, mais probablement aussi pour les grandes entreprises forestières. Ces tendances à long terme suggèrent que les pratiques actuelles devront évoluer vers une adéquation plus précise des apports aux stricts besoins des arbres, ce qui nécessitera d'améliorer considérablement notre compréhension du fonctionnement minéral de ces agro-écosystèmes.

L'estimation des bilans de nutriments dans le sol pour une rotation complète sur le site du Congo révèle un déficit important en azote (Figure 20), cohérent avec l'observation de la nécessité d'augmenter les fertilisations azotées au cours des rotations successives dans les plantations industrielles (Laclau et al., 2005). La comparaison avec des bilans équilibrés en azote pour la végétation naturelle de savane herbacée présente dans cette région depuis environ 3000 ans a suggéré l'intérêt d'introduire des espèces fixatrices d'azote dans les plantations d'eucalyptus pour réduire les apports de fertilisants. Ces comparaisons entre système fortement anthropisé de plantation d'eucalyptus et écosystème naturel de savane sont à l'origine des premières expérimentations avec plantations mélangées d'eucalyptus et d'acacias au Congo (Laclau, 2001). Elles ont conduit en particulier à la mise en place de séries additives (avec une densité d'eucalyptus similaire à celle des plantations industrielles et l'introduction en complément d'acacias destinés à fournir un sous-étage fixateur d'azote) original par rapport aux expérimentations préexistantes dans d'autres pays pour des plantations mélangées entre eucalyptus et espèces fixatrices d'azote.



**Figure 20.** Estimation des bilans entrées–sorties de N, P, K, Ca, Mg pour une rotation complète d’eucalyptus au Congo. Les méthodes d’estimation des incertitudes sont décrites par Laclau et al. (2005).

Ces résultats au Congo présentait également un aspect novateur en matière d’estimation de l’incertitude des bilans de nutriments dans les sols. L’évaluation de l’incertitude des bilans n’avait pas encore été réalisée dans les écosystèmes forestiers (Yanai et al., 2010). Cet aspect est important pour l’interprétation des bilans de nutriments au regard des stocks dans les sols. Les bilans de nutriments dans les sols seront quantifiés prochainement pour une rotation complète d’eucalyptus au Brésil et leur incertitude sera évaluée.

## 2.3 Principaux enseignements de l'approche choisie

### 2.3.1 Intérêts et limites de la quantification des flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème

Notre approche s'est fortement appuyée sur l'expérience acquise par l'unité « Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers » (BEF) de l'INRA - Nancy. Le suivi intensif durant plusieurs années des principaux flux des éléments nutritifs majeurs à l'échelle de l'écosystème sur des sites ateliers est rare dans le contexte international. Quelques études sur le long terme ont été menées dans des bassins versants (Hubbard Brook par exemple) avec des avancées importantes concernant la compréhension des cycles biogéochimiques de certains éléments dans les forêts tempérées, en particulier pour le calcium (Likens et al., 1998), le soufre (Likens et al., 2002), le carbone (Fahey et al., 2005) et le chlore (Lovett et al., 2005). En France, l'unité BEF a assuré des suivis continus sur une dizaine d'années des principaux flux de nutriments dans des forêts d'épicéa commun dans les Ardennes (Nys et al., 1983) dans les Vosges (Dambrine et al., 1995 ; Ranger et al., 1994), de Douglas sur le site de Vauxrenard dans le Beaujolais (Ranger et al., 2007), de hêtres sur le site de Fougère en Normandie (Legout et al., 2009) et une comparaison de différentes essences forestières en plantation sur le site de Breuil dans le Morvan (Cornelis et al., 2010 ; Mareschal et al., 2010). Ces travaux ont été menés à l'échelle de l'écosystème forestier, en quantifiant les flux de nutriments entre le peuplement végétal et les horizons de sol explorés par les racines. Certaines études ont parfois été réalisées dans des chronoséquences de peuplements afin d'appréhender la dynamique des flux au cours de la rotation et ces travaux ont fortement contribué à améliorer la compréhension des relations sol-arbre dans les types de forêts étudiés. Les dispositifs ORE (et maintenant SOERE) permettent de pérenniser un financement de base pour le suivi sur le moyen terme des sites agréés en France et sous les tropiques (en collaboration avec le Cirad). Les sites du Congo et au Brésil pour lesquels certains résultats ont été présentés dans le § 2.1 sont maintenant inclus dans le réseau SOERE. Ce type de suivi des cycles biogéochimiques sur des rotations complètes est exceptionnel pour des plantations forestières tropicales et n'a été mené jusqu'à présent que sur ces deux sites d'étude.

La grande majorité des travaux visant à mieux comprendre les cycles biogéochimiques dans les écosystèmes forestiers n'a pas pour objectif une quantification exhaustive des flux afin d'établir des bilans. La question de recherche étudiée concerne généralement un aspect particulier des cycles dans un type d'écosystème donné et les travaux visent à identifier les mécanismes biogéochimiques impliqués. Notre approche présente des avantages mais aussi des inconvénients par rapport à ces études généralement plus ciblées sur la compréhension d'une composante particulière des cycles.

Parmi les principaux avantages :

- Une vision globale des principaux flux et de leur dynamique à l'échelle de l'écosystème.
- Les informations concernant l'importance relative des flux les uns par rapports aux autres, ainsi que la quantification de ces flux à l'échelle de l'écosystème au cours de rotations complètes fournissent une base de données précieuse pour des approches de modélisation visant un changement d'échelle. L'adaptation du modèle G'Day aux conditions de croissance brésiliennes (pour les modules carbone et eau dans un premier temps) à partir des données acquises sur le site d'étude des cycles biogéochimiques d'Itatinga est un bon exemple de

valorisation de données acquises localement sur un site de suivi intensif pour une application à vocation régionale. La calibration du modèle sur le site d'Itatinga bénéficiant d'un suivi d'humidité du sol jusqu'à 10 m de profondeur s'est avérée très utile pour adapter le module régulant la croissance des eucalyptus à partir de la disponibilité en eau dans le sol. La validation de ce modèle sur un réseau de parcelles industrielles dans l'état de São Paulo s'avère prometteuse (Marsden et al., en préparation). A terme, les données acquises sur Itatinga concernant les flux d'azote à l'échelle de l'écosystème devraient permettre de coupler les cycles du carbone, de l'eau et de l'azote dans une version améliorée du modèle G'Day adaptée aux conditions brésiliennes.

Les données acquises sur les sites ateliers peuvent aussi s'avérer intéressantes pour quantifier à l'échelle de l'écosystème la contribution de mécanismes agissant à l'échelle de segments de racines ou de « hot spots » d'activité microbienne. Peu d'études de cette nature ont été menées jusqu'à présent sur les sites du Congo et du Brésil mais des travaux en microbiologie débutent qui devraient contribuer à mieux comprendre l'influence de l'activité biologique du sol dans la réponse des arbres aux manipulations d'écosystème.

- La possibilité d'aborder les processus *in situ* avec des méthodes de plus en plus sophistiquées, mais aussi grâce au caractère attractif de ces sites, des approches pluridisciplinaires de plus en plus fréquentes, aptes à améliorer la compréhension des phénomènes et l'établissement de relations stables de cause à effet indispensables à la modélisation.

- La possibilité d'établir des bilans dans le sol et dans l'écosystème pour évaluer les tendances à long terme.

Le modèle conceptuel utilisé permet de calculer des bilans à différentes échelles dans le sol ou l'écosystème (Ranger et Turpault, 1999). Ces bilans permettent de quantifier l'évolution des stocks d'éléments nutritifs dans les sols et peuvent suggérer des modifications de la sylviculture avant que les effets d'un appauvrissement des sols en certains éléments ne se manifestent sur la production. En France par exemple, les travaux sur le réseau F-Ore-T devraient permettre d'identifier les variables de contrôle des bilans, donnant aux résultats un caractère générique malgré le faible nombre de situations étudiées.

- Une présence continue sur le terrain pendant 5 – 10 années. L'existence d'une base instrumentée avec du personnel de terrain susceptible de suivre des expérimentations complémentaires fournit une garantie de pérennité du site et des facilités logistiques très importantes pour mener des expérimentations *in situ*. Ces aspects confèrent à ces dispositifs une attractivité considérable en écologie quantitative, sous les tropiques (bien sûr) mais également en milieu tempéré.

- L'acquisition de données directement adaptées pour des recommandations aux gestionnaires : exportations d'éléments minéraux et nécessités de restitutions, périodes où les besoins sont importants pour chaque élément, etc...

Ce type d'approche présente cependant aussi des limites importantes qui réduisent la portée des résultats et expliquent en partie pourquoi elle reste peu utilisée :

- Un coût important pour l'installation du dispositif (grand nombre de lysimètres, main d'œuvre, dispositif de suivi d'humidité du sol, système automatisé de maintien de vide pour la collecte des solutions,...). Une garantie de la pérennité des activités sur plusieurs années est donc nécessaire pour investir sur ces sites. Cet aspect n'est pas toujours évident en milieu tropical (le site a été installé au Congo peu après une guerre civile en 1997) mais les liens historiques de coopération entre le Cirad et des centres de recherches nationaux dans de nombreux pays peuvent permettre de valoriser ce type de dispositif expérimental sur le moyen terme.

- Une logistique lourde dédiée à ce type d'étude avec : i) des collectes très régulières des eaux gravitaires et des solutions du sol pendant des années (hebdomadaires en milieu tropical pour éviter une évolution de la composition chimique sur le terrain), ii) des déterminations de biomasses et minéralomasses régulières au cours de la croissance des arbres, iii) des échantillonnages de sols intensifs, etc... Ce type d'étude présente donc un coût de suivi souvent très supérieur au coût d'installation du dispositif expérimental, avec des dépenses élevées en personnel et en analyses chimiques pendant plusieurs années.

- Une difficulté à étudier les processus de façon très détaillée en raison de l'investissement prioritaire consacré à la quantification de l'ensemble des flux à l'échelle de l'écosystème. Par exemple, les procédures utilisées au cours d'un épisode pluvieux pour la quantification très précise d'un flux d'élément dissous ne sont pas utilisables en routine pour la quantification de tous les flux dissous à l'échelle de l'écosystème.

- La capacité à suivre un seul site instrumenté par type d'écosystème étudié en raison des difficultés évoquées ci-dessus, ce qui ne permet pas des extrapolations directes des résultats à des échelles régionales.

Les avantages et les limites de l'approche choisie ont des conséquences importantes pour l'orientation des programmes de recherche des équipes concernées. Malgré les difficultés évoquées, nous sommes convaincus que ce type d'approche fournit des opportunités considérables. Les principales limites peuvent être dépassées lorsque les sites ateliers sont suffisamment attractifs pour générer des approches pluridisciplinaires et fédérer des compétences complémentaires sur le même écosystème. Les sites ateliers du Congo et du Brésil sont de bons exemples. Ils ont démarré par des études de cycles biogéochimiques et sont venues se greffer successivement des mesures d'eddy covariance, de respiration du sol, d'architecture des systèmes racinaires, et de nombreuses études ponctuelles contribuant à mieux comprendre le fonctionnement de ces systèmes. Ces études montrent que des dispositifs lourds peuvent être mis en place et suivis sur une dizaine d'année sous les tropiques, à condition bien sûr que les questions de recherche et les méthodologies mises en œuvre soient pertinentes (comme en Europe). Le site de Breuil par exemple en France a généré le même type d'études pluridisciplinaires.

La décision de mettre en place un nouveau site nécessite donc de bien prendre en compte les opportunités et les limites de cette approche. Un enseignement important après bientôt 15 ans d'installation et de suivi de sites ateliers sous les tropiques est qu'il faut éviter les demi-mesures... L'installation d'un nouveau site ne se conçoit que si l'ensemble des conditions requises d'accessibilité, pérennité, sécurité des équipements peuvent être garanties mais également si le financement disponible est suffisant pour installer ce qui existe de mieux en matière de quantification des flux d'eau et nutriments (ainsi que de carbone si possible).

L'attractivité du site pour des études pluri-disciplinaires, qui est la condition *sine qua non* du succès de ce type d'approche et de l'obtention de financements pour son fonctionnement n'est possible que s'il fournit d'excellentes opportunités pour des études originales. La conception des expérimentations en étroite collaboration avec des modélisateurs est également très souhaitable afin d'acquérir les données clés du fonctionnement des écosystèmes qui seront nécessaires par la suite pour la généralisation des résultats obtenus localement.

Cette expérience milite également fortement pour la mutualisation :

- des concepts, afin de rechercher l'obtention de résultats les plus génériques possibles dans les études pluridisciplinaires menées sur ces sites;
- des méthodes, afin de réduire les coûts et augmenter la précision des résultats ;
- et des bases de données, pour permettre de nouvelles interprétations au fur et à mesure de l'acquisition des connaissances, des méta-analyses, le développement et la validation de modèles, etc...

### 2.3.2 La notion de fertilité des sols

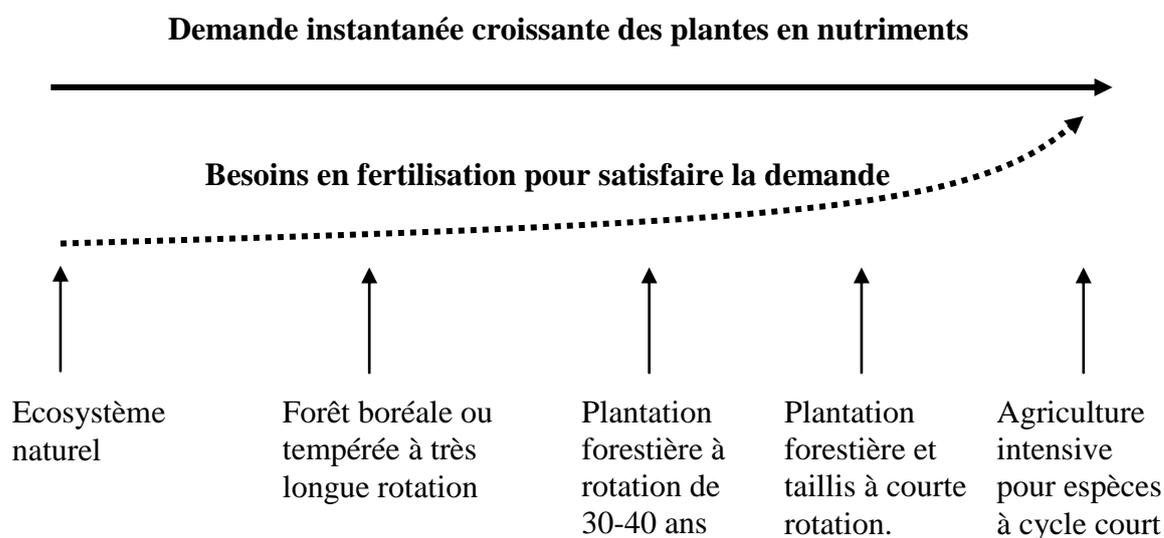
Des manipulations de la disponibilité en nutriments ont été menées dans les plantations d'eucalyptus du Congo et du Brésil afin d'évaluer leur influence sur le développement des arbres ainsi que sur les principaux flux des cycles biogéochimiques. Ces manipulations ont concerné : l'apport d'engrais azoté au Congo et au Brésil et d'engrais potassique plus spécifiquement au Brésil, l'apport de quantités contrastées de résidus d'exploitation sur les deux sites (dans des expérimentations appartenant à un réseau coordonné par le Cifor), l'apport de grandes quantités de matières organiques au Brésil (boues de stations d'épuration) et l'introduction d'espèces légumineuses en plantations d'eucalyptus sur les deux sites afin d'améliorer la disponibilité en azote dans les sols. Les principaux enseignements de ces expérimentations en termes d'influence des apports de nutriments (quantité et forme des apports) sur le fonctionnement biogéochimiques des plantations forestières tropicales sont présentés ci-dessous.

#### *2.3.2.1 Spécificités des plantations forestières tropicales à courtes rotations*

Les principaux résultats de nos travaux présentés au § 2.1 montrent que les plantations forestières tropicales à courtes rotations présentent un fonctionnement minéral très différent des grandes cultures agricoles de plantes annuelles. Même pour de fortes productions de biomasse en rotations de 6-7 ans, la demande instantanée des arbres est bien plus faible que pour des cultures à cycle court. De plus, la production n'est pas compromise si la satisfaction d'une partie des besoins est décalée de quelques mois du pic de demande de la culture, comme cela a été observé dans le cas de l'azote au Brésil (Laclau et al., 2009a).

La figure 21 indique schématiquement la relation entre besoins instantanés en nutriments des plantes et apports de fertilisants nécessaires pour assurer des productions durables et soutenues. Les plantations forestières à courtes rotations nécessitent des apports intermédiaires entre les écosystèmes naturels (sans apports de fertilisants autres que les apports atmosphériques, la fixation biologique de N<sub>2</sub> et l'altération des minéraux du sol) et à l'autre extrême l'agriculture intensive menée pour des cultures à cycle court ayant conduit à

des problèmes d'eutrophisation des eaux de surface. Des entrées dans le système d'éléments minéraux (engrais minéraux, apports organiques, introduction de légumineuses) sont indispensables pour compenser les exportations dans ces plantations forestières mais les mécanismes du cycle biochimique permettent aux arbres de s'affranchir partiellement des stocks de certains nutriments dans les sols après la phase de constitution du houppier et du réseau de racines fines (en particulier pour N, P et K).



**Figure 21.** Présentation schématique des relations entre demande instantanée en nutriments des plantes et nécessité d'apporter des fertilisants pour quelques types d'usages des sols.

Le raisonnement des apports de fertilisants s'avère donc très différent entre ces systèmes de plantations forestières et les grandes cultures agricoles. Le pas de temps auquel s'expriment les besoins des plantes et leur tolérance à supporter un délai entre les pics de besoins et la disponibilité dans le sol sont des contraintes majeures pour la conception de régimes de fertilisations adaptés.

#### *2.3.2.2 Maintenir des stocks d'éléments biodisponibles dans les sols ou limiter les apports aux périodes de forte demande par les plantes?*

Cette question est à la base de la conception des régimes de fertilisation dans les cultures intensives agricoles à cycle court d'une part et dans les plantations forestières d'autre part. Les indicateurs utilisés pour ajuster les apports de fertilisants dans les parcelles en découlent.

Les fortes productions des cultures à cycle court ne sont possibles que si les plantes trouvent à leur disposition dans le sol les stocks d'éléments dont elles ont besoin tout au long de leur développement. Les pics de besoins dépendent du climat, du type de sol, des dates de semis,... et l'adéquation entre ces besoins et la fourniture par le sol à l'échelle

d'exploitations agricoles ne peut être gérée qu'en maintenant des stocks d'éléments biodisponibles suffisants dans les sols. Des analyses de sols régulières permettent de contrôler la disponibilité en éléments nutritifs et des apports de fertilisation et de chaulage ont lieu à des périodes clés des cycles de chaque culture ou lorsque les teneurs dans les sols deviennent inférieures des seuils fixés empiriquement. Ces pratiques qui sont à la base de l'agriculture intensive en Europe ont conduit à une augmentation considérable des apports d'engrais au cours des dernières décennies et se sont accompagnées d'une baisse régulière de l'efficacité des fertilisations en N et P (Tilman et al. 2002). Au cours de la révolution verte (de 1965 à 2000) le doublement de la production de céréales s'est accompagné par une multiplication par un facteur de 3,5 des apports de P et de 6,9 des apports d'engrais azotés (Tilman 1999). Le maintien de teneurs fortes d'éléments biodisponibles dans les sols s'accompagne de risques élevés d'eutrophisation des eaux superficielles dans des sols peu profonds où les prélèvements par les plantes sont faibles au cours d'une partie de l'année. Les recherches actuelles s'orientent vers une intensification écologique permettant de réduire les apports d'intrants à partir d'une sélection de géotypes adaptés à des disponibilités inférieures en nutriments mais aussi à partir d'une meilleure prise en compte des processus écologiques dans les agro-écosystèmes (Griffon, 2006 ; Hinsinger et al., 2011).

Contrairement à l'image répandue de frugalité des peuplements forestiers, nos travaux sur eucalyptus (ou d'autres études sur les taillis à courtes rotations en milieu tempéré) montrent que les besoins des arbres peuvent être élevés. Environ 150 kg ha<sup>-1</sup> d'azote par exemple sont prélevés au sol annuellement par les eucalyptus au Brésil (Figure 5). Toutefois, les cycles biogéochimiques conduisent à une circulation très rapide des éléments dans ce type d'agro-écosystème qui les arbres beaucoup moins dépendants du réservoir dans le sol que pour la plupart des cultures annuelles. Les contraintes concernant la fertilisation sont par conséquent bien différentes. Même dans les cas extrêmes de plantations à courtes rotations installées sur des sols à très faible réserves en nutriments comme les plantations tropicales d'eucalyptus, la demande importante des arbres en début de rotation peut être différée de quelques semaines (parfois de quelques mois) sans affecter la production finale (Laclau et al., 2009a dans le cas de l'azote ; Bolognani com. pers. pour le fractionnement des apports d'engrais dans l'entreprise Vallourec Manesmann Florestal au Brésil). Dans cette situation, les apports peuvent être ajustés aux besoins des arbres sans qu'il soit nécessaire de maintenir un stock d'éléments biodisponibles dans les sols élevé tout au long de la rotation. Les analyses de sols avant plantation sur les sites du Congo et du Brésil (Tableau 1) montrent que de fortes productivités peuvent être obtenues (près de 50 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> en fin de rotation au Brésil) sur des sols particulièrement pauvres en cations nutritifs échangeables avant fertilisation. Les résultats concernant l'absence de pertes notables de nutriments par drainage profond dans les sols sableux étudiés au Brésil et au Congo suggèrent que les apports peuvent être concentrés en tout début de rotation. Plusieurs entreprises brésiliennes ont d'ores et déjà réduit le nombre d'applications d'engrais, ce qui représente des économies potentielles très importantes sur des millions d'hectares et réduit les risques de détérioration de la structure du sol (tassement).

### 2.3.2.3 Fertilité à court terme et besoins à long terme

Au-delà de la satisfaction des besoins nutritifs des arbres à court terme, une sylviculture durable nécessite de prendre en compte l'évolution à long terme des sols. La solution la plus souvent adoptée (hors période de crise) par les gestionnaires de plantations forestières tropicales est d'estimer grossièrement les quantités d'éléments exportées lors des

récoltes des arbres et apporter en fertilisation un peu plus que ces estimations afin de reconstituer les stocks initiaux dans les sols.

Le contrôle de l'évolution de la fertilité des sols sous eucalyptus est généralement effectué en combinant plusieurs approches :

- des diagnostics foliaires dans des feuilles adultes récentes situées dans le tiers supérieur du houppier afin de contrôler les concentrations en N, P, K, Ca, Mg et oligo-éléments (en particulier le bore) (Herbert, 1996 ; Judd et al., 1996). Cette approche très utilisée sur palmier à huile présente des limites importantes sur eucalyptus où l'âge des feuilles échantillonnées n'est pas connu précisément (Laclau et al., 2009a). Elle est cependant largement utilisée lorsque la croissance des peuplements est inférieure aux prévisions pour identifier le type de carence nutritionnelle dont souffrent les arbres (Gonçalves et al., 2004). Un indice (DRIS) est souvent utilisé pour interpréter les résultats d'analyses foliaires et contribuer à la détection de carences minérales éventuelles (Silveira, 2006).

- des analyses de sols avant plantation afin d'ajuster les fertilisations aux caractéristiques des sols de chaque parcelle. La couche superficielle est généralement échantillonnée (0-20 cm et parfois 20-40 cm) et des seuils de teneurs pour chaque élément sont pris en compte afin d'ajuster les quantités d'engrais à appliquer (Novais et al., 1986 ; Gonçalves et al., 1996). L'objectif n'est pas ici de reconstituer un stock d'éléments biodisponibles dans les sols mais d'évaluer la possibilité de réduire les apports d'engrais si une partie de la demande des arbres peut être satisfaite à partir des stocks préexistants dans le sol.

- des bilans simplifiés entrées – sorties de nutriments dans les sols. Ce type de bilan est à la base des recommandations de fertilisations fournies par le logiciel Nutricalc au Brésil (Barros et al., 1995). Les exportations minérales avec la biomasse de la rotation récoltée sont cumulées avec l'incorporation dans les arbres prévue au cours de la rotation de la future plantation pour recommander des apports permettant de compenser les pertes. Ces bilans simplifiés sont interprétés au regard des analyses des horizons superficiels du sol et dépendent largement de l'estimation par les gestionnaires forestiers des besoins nutritifs du matériel qui sera planté. Dans le détail, les bilans sont très approximatifs. Le fait que les pertes par drainage profond et les apports atmosphériques ne soient pas pris en compte n'est pas très gênant car ils représentent des flux faibles mais l'absence de variation des concentrations des nutriments dans les tissus des arbres en fonction de l'âge d'exploitation ou de la fertilité du site peut par contre fortement biaiser les estimations. Cette méthode est cependant largement utilisée au Brésil car elle fournit les ordres de grandeurs d'éléments nutritifs à appliquer pour maintenir la fertilité des sites.

Les caractéristiques des plantations industrielles à croissance rapide établies sur des sols tropicaux profonds sont très favorables pour l'estimation de bilans d'éléments nutritifs dans les sols à l'échelle des parcelles forestières :

- les parcelles sont généralement de grandes tailles et elles ont été positionnées en fonction de la topographie afin que la fertilité des sols soit la plus homogène possible,
- une base de données (couplée à un système d'information géographique) donne un accès facile à l'historique des pratiques sylvicoles et en particulier des fertilisations,
- les volumes récoltés sont généralement connus et peuvent permettre d'estimer les exportations minérales avec la biomasse,
- le contrôle du sous bois par des applications d'herbicides permet de négliger les apports d'azote par fixation biologique dans les sols et les prélèvements par les plantes adventices,

- les pertes de nutriments par drainage profond sont très faibles dans ces sols profonds en raison de la croissance racinaire rapide associée à des besoins importants des arbres au cours des deux premières années après plantation.

La possibilité de négliger ce dernier flux (en considérant qu'il est grossièrement compensé par les apports atmosphériques) est un avantage considérable par rapport à la plupart des forêts tempérées où les pertes par drainage ont souvent une contribution forte dans les bilans et où elles sont très difficile à prévoir (e.g. Marques et al., 1997). Les bilans de nutriments dans les sols peuvent donc être utilisés comme des indicateurs pertinents des besoins de fertilisation à long terme à l'échelle des parcelles forestières dans les massifs de plantations tropicales à croissance rapide. Des développements restent nécessaires afin d'améliorer l'estimation des bilans dans les modèles de type Nutricalc. La prise en compte de la variabilité des efficacités d'utilisation des nutriments (et donc des exportations à la récolte dans les différents compartiments des arbres) en fonction de l'âge d'exploitation, de la fertilité du site et du matériel végétal permettrait d'affiner l'estimation de l'exportation avec la biomasse qui est le flux le plus important. Ces développements nécessitent cependant au préalable de mieux comprendre l'influence de l'environnement, de la sylviculture (préparation du sol, gestion des résidus d'exploitation, fertilisations,...) et du matériel végétal sur l'efficacité d'utilisation des nutriments par les arbres.

Les pratiques de fertilisation présentées ci-dessus se révèlent bien adaptées pour maintenir la fertilité des sols à long terme. Il faut toutefois souligner que l'ensemble des plantations forestières tropicales à croissance rapide ne bénéficie pas d'un suivi aussi détaillé de la disponibilité en nutriments dans les sols. Beaucoup de plantations paysannes tropicales ou de peuplements industriels mal gérés reçoivent des apports d'engrais très faibles par rapport aux besoins des peuplements, ce qui peut conduire à des baisses rapides de production. Le massif industriel d'eucalyptus du Congo par exemple est dans cette situation actuellement et une gestion durable nécessiterait des fertilisations bien supérieures à celles qui sont pratiquées.

#### 2.3.2.4 *La résilience de ces systèmes à une baisse de leur fertilité minérale*

De très nombreuses études ont montré que la matière organique constitue un support majeur de la fertilité dans les sols tropicaux (e.g. Ayuke et al., 2011). Elle joue un rôle important de réservoir d'éléments nutritifs dans ces sols mais elle influence également fortement la physique des sols (en particulier l'agrégation) et leur activité biologique. Nos résultats au Congo au cours d'une rotation complète vont dans ce sens avec une production de biomasse variant du simple au double au cours d'une rotation de 7 ans, selon la quantité de résidus organiques laissées à la surface du sol lors de la plantation (Laclau et al., 2010b). L'influence de la gestion de la matière organique lors de l'exploitation des plantations n'est pas aussi spectaculaire qu'au Congo sur les autres sites du réseau 'Site management and Productivity in Tropical Plantation Forests' coordonné initialement par le CIFOR. Mais on observe une tendance nette à une réponse des arbres à l'apport de matière organique en surface du sol d'autant plus forte que les sols sont pauvres (Saint-André et al., 2008 ; Nambiar, 2008). Ces résultats plaident pour des pratiques culturales limitant au maximum les exportations de matière organique des parcelles forestières installées sur sols fortement altérés afin de maintenir une production durable.

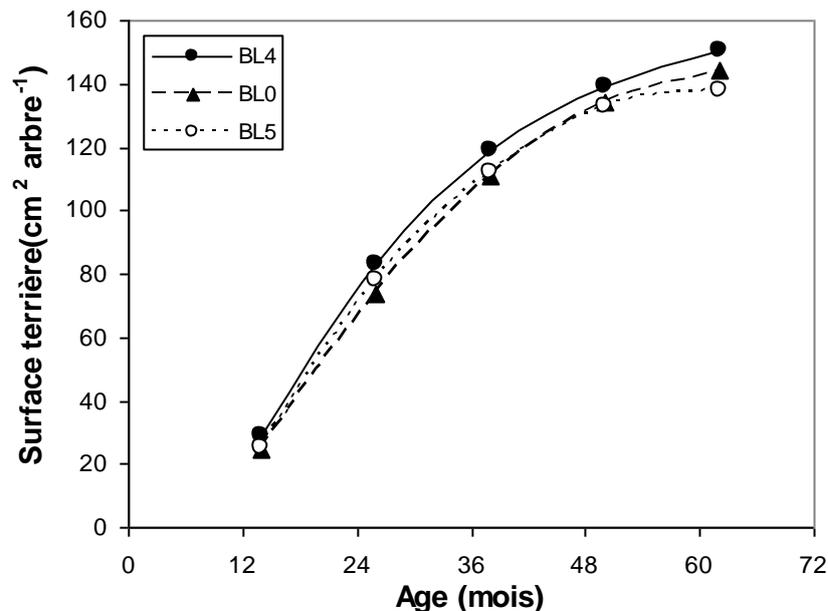
Il faut noter que l'impact considérable de la manipulation des résidus d'exploitation sur la production de biomasse au Congo semble dû en grande partie à la libération de nutriments lors de la décomposition de cette matière organique (Laclau et al., 2010b). Une modification profonde de la fertilité du sol liée à l'incorporation de matière organique n'apparaît pas de façon claire sur ce site même si des effets à long terme ne peuvent pas être exclus. L'expérimentation en cours sur 2 rotations successives de 7 ans au Congo (mise en place dans le cadre du réseau Cifor) est très intéressante pour étudier ces aspects d'évolution des sols au cours de rotations successives. Des travaux sont aussi en cours au Congo sur le même type d'expérimentation (thèse d'Antoine Versini que je co-encadre) afin de mieux comprendre le rôle de l'azote apporté avec les rémanents d'exploitation dans la réponse des arbres. Des rémanents marqués en  $^{15}\text{N}$  ont été appliqués au dessus de lysimètres pour étudier le devenir du  $^{15}\text{N}$  dans le sol, les eaux gravitaires et les arbres. Le suivi simultané de l'émission de  $\text{CO}_2$  à la surface du sol et des échantillonnages répétés de biomasse (aérienne et souterraine) des arbres dans des traitements avec apports contrastés de rémanents d'exploitation ont pour objectifs de mieux comprendre le devenir de la matière organique apportée et les mécanismes impliqués dans la réponse des arbres.

La gestion conservatrice de la matière organique du sol, qui est un enjeu majeur dans les systèmes de production à bas niveaux d'intrants, pourrait cependant avoir un rôle moins déterminant dans les plantations forestières à courtes rotations gérées intensivement. En effet des retours au sol importants de litières débutent dès la fin de la première année de plantation et contribuent à restaurer rapidement l'horizon holorganique du sol. Le cas du Congo avec des apports d'engrais très faibles n'est pas représentatif de la gestion de ce type de plantations pratiquée par la plupart des entreprises forestières. En effet, les apports d'engrais sont généralement bien supérieurs à ceux pratiqués au Congo, ce qui réduit considérablement (et masque) le potentiel de réponse des arbres à la composante « stock de nutriments » dans les rémanents d'exploitation.

L'expérimentation du réseau CIFOR du Brésil (installée sur le même type de sol que notre site atelier d'Itatinga, à environ 20 km) a été reconduite après son exploitation sur une deuxième rotation mais la même quantité de rémanents d'exploitation a été distribuée à la surface du sol dans tous les traitements et la fertilisation classique de l'entreprise (considérée non limitante) a été appliquée. Le suivi de la croissance des arbres au cours de la seconde rotation montre que les arbres ont la capacité de produire la même quantité de biomasse dans des sols où toute la matière organique avait été retirée de la surface du sol (traitement BL0), que lorsque la quantité de matière organique à la surface du sol correspondait à la sylviculture habituelle (BL4) avec seulement le bois de tronc exporté, ou lorsque les résidus avaient été brûlés lors de l'installation des traitements en 1995 (BL5). Les surfaces terrières moyennes des arbres à chaque âge ne sont pas significativement différentes entre les 3 traitements ( $P < 0.05$ ), sauf à l'âge de 14 mois (Figure 22).

L'exportation de grandes quantités de matières organiques de la surface du sol dans le traitement BL0 en 1995 a entraîné une baisse de production de 52 t/ha de biomasse de tronc à l'âge de 8,7 ans par rapport au traitement BL4 (Gonçalves et al., 2008). L'apport adéquat de nutriments par fertilisation au cours de la rotation suivante a permis de supprimer l'effet marqué de l'exportation des résidus sur la croissance des arbres observé pour la rotation 1995-2005. Ces résultats suggèrent que l'exportation de la totalité de la matière organique à la surface du sol lors de la coupe rase ne compromet pas la fertilité du sol à long terme, pour autant que des apports suffisants de fertilisants soient pratiqués pour restaurer les stocks d'éléments biodisponibles dans les sols. Ceci n'a cependant été montré que pour effets à

relativement court terme dans les conditions de cette expérimentation et pour des niveaux de fertilisation sans commune mesure avec les apports d'engrais en forêt tempérée (hors taillis à courte rotation). Il est maintenant admis au Brésil, où la filière bois est intégrée (les industriels de la cellulose possèdent leurs propres plantations forestières), que de fortes fertilisations sont indispensables pour maintenir de très fortes productivités sur le long terme. Dans le cas de la France, où ressource forestière et transformation sont généralement indépendantes, il est important de limiter au maximum les exportations de nutriments dans les sols forestiers car de fortes fertilisations restent exceptionnelles.



**Figure 22.** Dynamique de la croissance en surface terrière moyenne des arbres pour 3 traitements de l'expérimentation de manipulation de résidus d'exploitation (CIFOR) au Brésil au cours de la seconde rotation (2005-2011) après l'installation des traitements en 1995.

BL0 : tous la matière organique à la surface du sol exportée à la plantation en 1995;

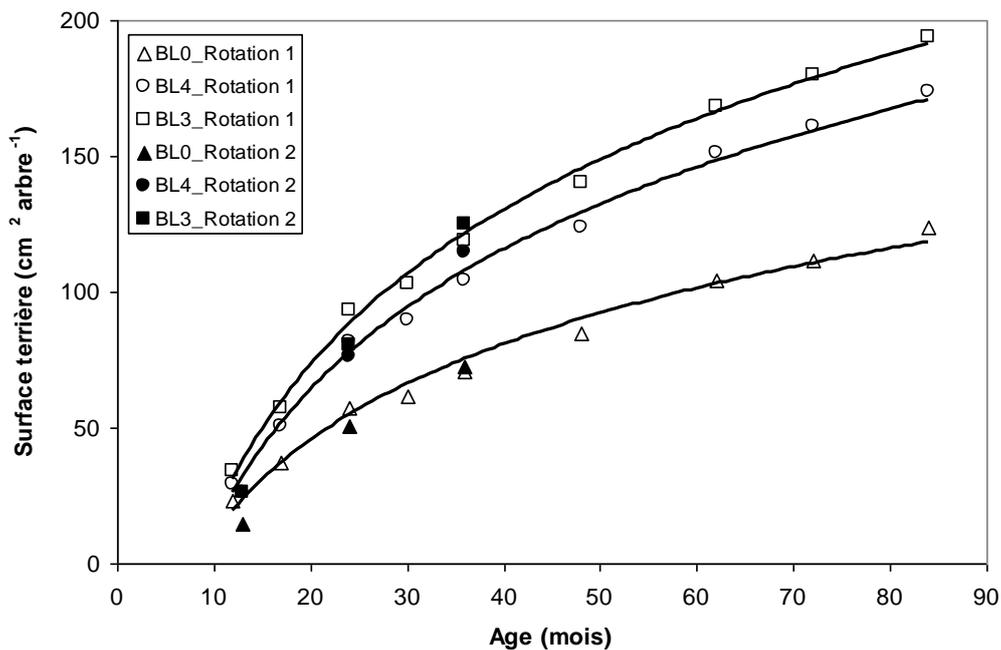
BL4 : sylviculture classique pour les plantations commerciales au Brésil pratiquée depuis 1995;

BL5 : résidus d'exploitation brûlés en 1995.

La rotation au cours de laquelle les rémanents ont été manipulés à la surface du sol a été exploitée en 2005 et la replantation a été réalisée en 2005 en distribuant de façon homogène les résidus des différents traitements à la surface du sol et en appliquant fertilisation classique de l'entreprise, afin d'évaluer l'effet résiduel des traitements appliqués en 1995.

Au Congo, après l'exploitation en 2006 des arbres étudiés tout au long de la rotation, nous avons décidé de répéter les mêmes traitements de manipulation des résidus d'exploitation dans les mêmes parcelles afin d'étudier l'effet cumulatif de ces traitements (option différente de celle choisie au Brésil présentée ci-dessus). Les inventaires successifs ont montré que la croissance en surface terrière des arbres jusqu'à l'âge de 3 ans n'a pas été modifiée par rapport à la rotation précédente, bien que les apports d'engrais aient été limités à l'azote,

avec seulement  $43 \text{ kg N ha}^{-1}$  apportés à la replantation (Figure 23). Une croissance des arbres en seconde rotation similaire à celle observée en première rotation suggère que l'exportation de toute la matière organique à la surface du sol après deux coupes rases successives n'a pas affecté durablement les propriétés physiques et biologiques du sol. Ces résultats supportent l'hypothèse que les rémanents d'exploitation agissent principalement comme réservoir de nutriments libérés au cours de la décomposition dans un sol qui se rapprocherait d'un support. Ce type d'expérimentation sur du long terme est très rare en plantation forestière tropicale. Il sera intéressant de quantifier l'accumulation de nutriments dans les arbres à la fin de cette seconde rotation (prévue en 2013) et de la comparer avec les minéralomasses mesurées à la fin de la première rotation en 2006 afin d'évaluer l'influence de la répétition de traitements contrastés d'apport de matière organique à la surface du sol sur l'efficacité d'utilisation des nutriments par les arbres. La mise en place d'une expérimentation comparant la sylviculture communément appliquée au Congo avec des apports non limitants de tous les éléments nutritifs serait très intéressante afin d'évaluer : 1) le potentiel de production du matériel végétal dans ce contexte pédo-climatique et 2) s'il n'existe pas une carence en un élément autre que N, P et K (déjà testés) qui limite la production. La troisième rotation du dispositif expérimental 'CIFOR' au Congo pourrait permettre de comparer l'influence d'apports non limitants de nutriments dans les traitements BL0 et BL4. Ce type de comparaison montrerait si la chute de fertilité liée au retrait de la MO en surface à chaque rotation conduit à une perturbation de l'activité biologique qui compromet durablement la fertilité du sol ou si l'apport de fertilisation permet de maximiser la production malgré ces perturbations fortes du fonctionnement du sol.



**Figure 23.** Dynamique de la croissance en surface terrière des arbres dans les différents traitements de l'expérimentation de manipulation de matière organique (CIFOR) au Congo au cours de 2 rotations successives. Les mêmes traitements ont été appliqués une seconde fois dans les mêmes placeaux après l'exploitation des arbres à l'âge de 8 ans, afin d'évaluer l'effet cumulatif des traitements sur deux rotations.

BL0 : toute la matière organique à la surface du sol exportée à la plantation ;

BL4 : sylviculture des plantations commerciales au Congo ;

BL3 : doublement de l'apport de rémanents à la surface du sol.

Les analyses de sols sur le site atelier d'Itatinga (Tableau 1) montrent que les eucalyptus ont la capacité à produire de fortes quantités de biomasse dans des sols extrêmement pauvres en nutriments, pour autant que des fertilisations adaptées soient appliquées. Les résultats obtenus sur nos deux sites ateliers suggèrent donc que la composante chimique de la fertilité des sols est essentielle pour la pérennité de la production mais qu'on peut remédier à une forte baisse des stocks de nutriments dans les sols par des apports suffisants de fertilisation. La conservation de propriétés physiques favorables du sol, en évitant la compaction et une dégradation de la structure a sans doute un rôle capital pour une production durable de ces systèmes. L'influence des pratiques sylvicoles sur le fonctionnement biologique des sols et la résilience des communautés microbiennes à des perturbations brutales (coupe rase, exportations des rémanents d'exploitation, sécheresse,...) mériterait d'être davantage étudiée. Nous avons peu travaillé dans ce domaine jusqu'à présent faute de temps mais ce type d'étude est désormais prioritaire sur nos sites (Cf. le § Perspectives ci-dessous).

Ces résultats suggèrent donc que la croissance très rapide des plantations d'eucalyptus et leur capacité à déposer rapidement de grandes quantités de matière organique avec les litières (à la surface du sol mais aussi par le turnover des racines fines) peut leur permettre de contribuer à la restauration de sols dégradés. Les études concernant 'l'effet catalytique des plantations' pour la restauration des sols menées au Congo montraient également le potentiel de ces plantations pour accroître la biodiversité dans les zones de savanes herbacées soumises à des feux fréquents (Loumeto et Huttel, 1997 ; Bernhard-Reversat, 2001). Ce comportement n'est probablement pas spécifique des eucalyptus et peut concerner d'autres espèces forestières pour autant qu'elles aient la capacité à produire rapidement de grandes quantités de litières aériennes et souterraines. Des espèces fixatrices d'azote à croissance rapide (si possible natives des régions reboisées) sont probablement les plus indiquées lorsque l'objectif recherché est la restauration des sols.

### **3. PERSPECTIVES : AMELIORER LA COMPREHENSION DU CONTROLE ENVIRONNEMENTAL DES CYCLES BIOGEOCHIMIQUES**

Ce chapitre a été rédigé en cherchant à présenter une vision personnelle des activités de recherche finalisée qui pourraient permettre d'améliorer significativement la compréhension du fonctionnement biogéochimique des plantations forestières tropicales. Une amélioration de nos connaissances reste nécessaire pour mieux prévoir et simuler le fonctionnement de ces plantations afin de formuler des recommandations pertinentes pour une gestion durable.

Les thèmes présentés ci-dessous dépassent donc largement l'activité possible d'un chercheur mais fournissent des pistes pour des projets pluridisciplinaires. Ils concernent différentes échelles d'approche, associant des études du fonctionnement global de l'écosystème à des études ciblées de certains processus qui n'ont pas été étudiés jusqu'à présent sur nos sites et pourraient avoir un rôle clé dans l'adaptation des écosystèmes tropicaux de plantations forestières aux changements globaux (évolutions du climat, de l'utilisation des terres, des coûts des intrants, de la demande en bois,...).

L'essentiel des travaux réalisés jusqu'à présent sur ce thème concerne l'étude du fonctionnement des écosystèmes, avec une contribution faible de la modélisation. Cette phase préparatoire a permis l'acquisition de bases de données originales concernant les flux de C, eau et nutriments à l'échelle de l'écosystème. La modélisation fait partie intégrante de la démarche et pourra s'appuyer sur ces bases de données. Quelques réflexions concernant le type d'approche à privilégier en modélisation pour contribuer à la fois à l'amélioration de la compréhension des cycles biogéochimiques dans les plantations forestières et à l'extrapolation de résultats obtenus très localement seront présentées. L'intérêt d'intégrer nos travaux dans des réseaux de sites (tropicaux et/ou tempérés) sera également abordé. Ces réseaux peuvent fournir des informations précieuses pour la modélisation conceptuelle et la simulation opérationnelle, en permettant de mieux cerner les conditions dans lesquelles certaines variables contrôlent des processus biogéochimiques clés au sein des écosystèmes.

Mon activité professionnelle au cours des prochaines années devrait se situer à l'interface des thèmes présentés ci-dessous, en intervenant principalement dans les travaux menés à l'échelle de l'écosystème. Quelques pistes seront proposées en conclusion pour de nouvelles expérimentations et une valorisation appliquée des résultats attendus en termes d'intensification écologique de la sylviculture.

#### **3.1 Interactions entre carbone, eau et nutriments dans les écosystèmes forestiers**

Les activités de recherches présentées dans le bilan ci-dessus ont été essentiellement orientées vers la compréhension des cycles biogéochimiques des éléments nutritifs. Pour étudier ces flux à l'échelle de l'écosystème nous avons dû quantifier également les flux de matière organique et d'eau qui sont les vecteurs des nutriments et certains résultats originaux concernant l'influence de la sylviculture sur les ressources hydriques et la séquestration du carbone ont été obtenus. Il ne s'agissait cependant pas des questions de recherche principales dans nos travaux.

##### 3.1.1 Manipulation conjointe des disponibilités en nutriments et en eau dans les écosystèmes

L'expérience acquise et la collaboration entre chercheurs spécialisés en écophysiologie, bioclimatologie et biogéochimie sur les sites du Congo puis du Brésil a confirmé qu'une proportion importante des activités de base à réaliser était commune pour l'étude des cycles de l'eau, du carbone et des nutriments dans les écosystèmes forestiers. Il est en particulier nécessaire pour toutes ces études d'assurer : i) un suivi météorologique complet incluant les températures et l'humidité dans les horizons de sol prospectés par les racines, ii) des analyses de sols régulières, iii) la quantification répétée de la biomasse aérienne et racinaire des arbres, des chutes de litières et des stocks de litières au sol, ainsi que iv) l'évaluation de l'évapotranspiration réelle des peuplements par des mesures directes (flux de sève ou eddy covariance) ou indirectes (bilans hydriques dans le sol ou modèle mécaniste de transfert hydrique dans les sols). La liste de ces activités communes et synchrones montre bien l'intérêt de grouper les efforts de recherche sur quelques sites ateliers en fédérant les compétences. Mais au-delà de l'étude approfondie des cycles de l'eau, du carbone et des nutriments dans le même écosystème forestier, il paraît particulièrement intéressant de faire évoluer ce programme de recherche vers l'étude des interactions entre ces cycles. Ce type d'étude pluridisciplinaire faciliterait probablement les activités en réseaux en favorisant l'harmonisation des concepts entre les différentes disciplines et la conception conjointe d'expérimentations. Cette démarche va dans le sens de l'approche proposée par Luo et al. (2011) qui suggèrent que les expérimentations à long terme de manipulation in situ d'écosystème modèle devraient être menées en tandem avec des travaux de modélisation et des études complémentaires de processus, telles que des expérimentations en conditions très contrôlées et des études isotopiques (pour tracer sources, puits et cheminements réels).

Des manipulations d'écosystèmes forestiers permettant de mieux comprendre l'influence des disponibilités en eau, en nutriments ou en carbone sur les cycles biogéochimiques apparaissent donc particulièrement opportunes si elles sont coordonnées avec des travaux focalisés sur des processus clés et des approches de modélisation. Les activités de recherche proposées, orientées vers l'étude des interactions entre les cycles de l'eau, du carbone et des nutriments, cherchent à quantifier les principaux flux à l'échelle de l'écosystème et à établir des bilans. Manipuler les disponibilités en eau et en nutriments représente un enjeu important dans un contexte de changements globaux car l'élévation continue des teneurs en CO<sub>2</sub> atmosphérique devrait s'accompagner d'une variabilité accrue de la distribution des pluies dans de nombreuses régions. De plus le coût des engrais devrait continuer à croître (avec l'augmentation des coûts de l'énergie et de l'extraction de P et K), ce qui limitera leur utilisation. La disponibilité en CO<sub>2</sub> atmosphérique ne sera pas manipulée dans ces dispositifs mais les principaux flux de C seront quantifiés tout au long de la rotation forestière afin d'évaluer l'influence des disponibilités en eau et en nutriments sur ces flux de C.

Une expérimentation de ce type a été mise en place récemment au Brésil pour étudier les interactions entre disponibilité en eau et en potassium sur le fonctionnement des plantations d'eucalyptus. Un descriptif du dispositif est présenté sur le site [http://www.montpellier.inra.fr/ecosols/implantations\\_et\\_ateliers/bresil](http://www.montpellier.inra.fr/ecosols/implantations_et_ateliers/bresil) (photo 2). Le suivi conjoint sur ce site des principaux flux de carbone (efflux à la surface du sol, biomasse aérienne et souterraine, chutes de litières, photosynthèse et respiration à l'échelle de la feuille, LAI), d'eau (bilan hydrique dans le sol, flux de sève) et de nutriments (minéralomasses des arbres et des litières, flux dans les eaux gravitaires) devraient permettre des avancées importantes dans la compréhension du contrôle environnemental des cycles biogéochimiques (thèse en cours de Patricia Battie Laclau dont je suis co-encadrant). Un projet a été soumis au Brésil (à la FAPESP, équivalent de l'ANR pour l'état de São Paulo)

afin de procéder à un marquage *in situ*  $\text{CO}_2\text{-}^{13}\text{C}$  de 12 arbres âgés de 2 ans (3 arbres par traitement, pour 2 niveaux de disponibilité en potassium et 2 niveaux de pluie) et suivre précisément les allocations de  $^{13}\text{C}$  dans les différents compartiments des arbres et dans le sol. Cette étude permettrait ainsi de mieux comprendre l'influence des disponibilités en potassium en en eau dans cet écosystème sur les mécanismes contrôlant les flux de carbone.



**Photo 2 :** vue du dispositif d'exclusion de pluie installé sur le site d'Itatinga au Brésil où 2 niveaux de disponibilité en eau (pluie vs 2/3 de la pluie) sont croisés avec 3 régimes de fertilisation (témoin sans apport de KCl et NaCl, apport de KCl, apport de NaCl, les autres macro et micro-éléments étant apportés de manière non limitante) sur 3 blocs. La plantation était âgée de 7 mois.

Ce type d'expérimentation manipulant conjointement les disponibilités en nutriments et en eau dans les forêts est indispensable pour étudier en conditions expérimentales *in situ* les effets à court et à long terme (à condition de pouvoir les maintenir) d'une réduction des ressources sur le fonctionnement des écosystèmes. Les interactions entre variables manipulées sur le fonctionnement des arbres peuvent ainsi être étudiées, ainsi que des rétroactions éventuelles entre les différentes composantes de l'écosystème.

La manipulation des disponibilités en eau (irrigation ou réduction de pluie) est relativement fréquente ainsi que la manipulation des disponibilités en nutriments mais l'étude des interactions *in situ* entre les deux est beaucoup plus rare. Le réseau d'expérimentation BEPP au Brésil manipulait l'irrigation et la fertilisation en plantations d'eucalyptus mais l'absence de témoin sans apport d'engrais a limité l'étude à la réponse des arbres à la disponibilité en eau (Binkley et al., 2010 ; Ryan et al., 2010 ; Stape et al., 2010). Le suivi était également beaucoup moins intensif que sur le site présenté ici. Outre l'étude des interactions entre disponibilité en potassium et en eau sur le fonctionnement de ce type de plantations forestières tropicales, l'originalité de l'expérimentation réside dans la taille du dispositif expérimental (> 2 ha) avec 3 véritables blocs, la possibilité de suivre une rotation forestière complète (sur 6 ans, voire plusieurs rotations) et d'étudier certains aspects du

fonctionnement de ces écosystèmes tropicaux largement négligés jusqu'à présent dans la littérature scientifique internationale. Deux exemples d'études qui seront menées sur ce dispositif et qui apporteront des informations encore rares (ou inexistantes) en milieu tropical sont présentés ci dessous :

- L'influence de la disponibilité en nutriments et en eau sur la vitesse de déplacement du front racinaire et la densité de racines en profondeur. L'enracinement profond des arbres (au-delà de 3 m) reste très mal connu malgré son rôle sur : i) le climat, en Amazonie par exemple (Kleidon & Heimann, 2000), ii) la croissance des arbres pendant les périodes de sécheresse, iii) le potentiel de séquestration de carbone dans les couches profondes des sols tropicaux (Nepstad et al., 1994), iv) le prélèvement d'éléments minéraux (da Silva et al., 2011a). L'amélioration de la compréhension du contrôle environnemental de l'enracinement profond chez les arbres présente un intérêt qui dépasse largement le cadre des plantations d'eucalyptus du Brésil (Christina et al., 2011). Ce type de manipulation d'écosystème dans lequel un suivi intensif des flux de C, eau et nutriments est réalisé devrait permettre de mieux comprendre l'influence des composantes ontogéniques et environnementales dans le développement des arbres.

- Contrairement à l'azote et au phosphore, l'influence du potassium sur la physiologie des arbres a été très peu étudiée. Les transporteurs membranaires de K et Na ont fait l'objet de nombreux travaux chez *Arabidopsis thaliana* (e.g. Rodrigues-Navarro & Rubio, 2006) mais ces transporteurs ne constituent généralement pas le facteur limitant le prélèvement minéral racinaire par les plantes (Hinsinger et al., 2011). Par contre des processus qui affectent fortement la croissance des arbres comme l'influence de la disponibilité en potassium sur la durée de vie des feuilles ou le contrôle stomatique sont très mal connus (Laclau et al., 2009a). Le manque d'information sur la réponse des plantes à la disponibilité en K provient sans doute de l'absence de problèmes majeurs liés à cet élément dans les pays industrialisés, en termes de pollution ou de limitation de la production agricole. La situation est très différente dans les sols tropicaux fortement altérés qui couvrent une surface très importante et qui auront un rôle majeur pour nourrir la planète au cours des prochaines décennies (Manning, 2010). Les travaux visant à améliorer l'efficacité d'utilisation du potassium en milieu tropical sont donc particulièrement d'actualité compte tenu des réserves limitées de cet élément et des coûts d'extraction et de transport qui devraient s'accroître (au Brésil par exemple, plus de 90% du KCl utilisé est importé). La substitution de K par Na peut constituer une alternative efficace pour conserver l'état physiologique optimum de la plante en gérant au plus juste la ressource en K.

### 3.1.2 Vers des réseaux multi sites ?

Même si l'approche présentée ci-dessus dans des sites ateliers présente beaucoup d'intérêts, l'aspect local reste une limitation importante des résultats qui ne permet pas une extrapolation directe à une échelle plus large. L'étude de processus biogéochimiques avec des méthodologies comparables dans des situations contrastées (de sol, de climat, d'historique d'usage des terres,...) donne une forte valeur ajoutée aux résultats car elle permet de d'identifier les variables de contrôle génériques et l'influence éventuelle de facteurs environnementaux. Les travaux sont rares en milieu tropical et des réseaux associant des situations tempérées et tropicales peuvent être riches en enseignements. L'historique du partenariat du CIRAD et de l'IRD avec des centres de recherches agronomiques et forestiers

en milieu tropical permet d'envisager des études multi-sites de moyenne à longue durée comparant des sols et des climats contrastés. Le potentiel pour des études en réseau multi-sites qu'offre la présence de chercheurs expatriés a été sans doute encore trop peu valorisé. Les contraintes spécifiques à chaque site et les difficultés à identifier des questions de recherche communes pour différents sites sont des freins importants au développement de ce type d'étude. Toutefois le réseau SOERE dans lequel ont été intégrés récemment les sites instrumentés du Costa Rica, de la Thaïlande et du Brésil (en complément du Congo inclus depuis plusieurs années) devrait favoriser ce type d'étude multi-sites dans les écosystèmes de forestiers et agro-forestiers.

Des niveaux d'interactions très différents entre les sites appartenant à ce type de réseau sont envisageables, avec par exemple :

- des études assez simples à mettre en œuvre avec la réplication d'un même protocole nécessitant un suivi de courte durée sur des dispositifs existants afin de tester la généralité d'une hypothèse. En complément d'un suivi détaillé sur un site, des expérimentations légères sont envisageables sur un réseau de sites pour améliorer notre compréhension des processus contrôlant les interactions entre carbone, eau et nutriments dans les écosystèmes de plantations tropicales. Un exemple pourrait être la comparaison de la décomposition à différentes profondeurs dans le sol d'un même type de racines fines marquées en  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$  dans des sites de pluviométrie contrastée (où l'humidité et la température du sol seraient suivies) afin d'étudier l'influence de cette matière organique fraîche sur la matière organique pré-existante dans les sols tropicaux (priming-effect). Rumpel & Kögel-Knabner (2011) présentent une synthèse sur ces aspects peu étudiés de stabilité des matières organiques dans les horizons profonds du sol.

- la possibilité de définir des protocoles avec des mesures simples pour quantifier quelques flux importants de nutriments dans les sites suivis intensivement en parallèle aux mesures d'eddy covariance. Comme indiqué dans le paragraphe 3.1.1 de nombreuses mesures sont déjà effectuées en routine sur ces sites et quelques prélèvements complémentaires pourraient permettre des comparaisons très intéressantes des cycles de nutriments dans les agro-systèmes de plantations pérennes tropicales. Outre les sites instrumentés de l'UMR Eco&Sols il serait intéressant d'étendre ce type de mesures à d'autres écosystèmes tropicaux et tempérés dans lesquels les mesures de base de flux de carbone et d'eau sont réalisées.

- l'installation d'un dispositif expérimental complet reprenant sur les différents sites des traitements strictement identiques auxquels peuvent s'ajouter d'autres spécifiques à chaque site. Ce type d'expérimentation était à la base du réseau 'Site management and Productivity in Tropical Plantation Forests' qui a fourni des résultats novateurs sur l'influence de la gestion des rémanents d'exploitation sur les cycles biogéochimiques en plantations forestières tropicales, en apportant des informations pertinentes sur la définition même de la fertilité minérale (Nambiar, 2008 ; Saint-André et al., 2008). Le réseau BEPP au Brésil a été construit sur le même principe (Stape et al., 2010) ainsi que le réseau d'étude des plantations mélangées entre eucalyptus et acacia, avec la même expérimentation répliquée dans 4 entreprises et la station expérimentale d'Itatinga au Brésil, ainsi que par le CRDPI au Congo (Bouillet et al., 2007). Ce type d'expérimentation nécessite cependant un investissement important sur plusieurs années et concerne des sites où les mêmes questions de recherche se posent. La possibilité pour chaque intervenant de profiter des acquis des autres sites pour améliorer sa propre sylviculture peut s'avérer un

argument majeur pour convaincre des entreprises forestières de financer ce type d'expérimentation (plusieurs exemples existent au Brésil).

### 3.1.3 Quelle approche privilégier : manipulations d'écosystèmes ou réseaux multi sites ?

Les approches « site atelier » et « réseau d'expérimentations » ne sont pas exclusives l'une de l'autre. La démarche la plus intéressante est probablement une combinaison des deux approches avec un site atelier sur lequel des études pluridisciplinaires sont menées intensivement et un réseau de sites sélectionnés pour représenter des situations contrastées afin de prendre en compte des conditions plus locales. Cette combinaison pourrait s'avérer particulièrement intéressant pour tester / valider des modèles de fonctionnement développés à partir d'études détaillées sur les sites ateliers. Le réseau RENECOFOR en France, avec un nombre limité de flux d'éléments minéraux quantifiés sur un grand nombre de sites, est ainsi très complémentaire des sites ateliers gérés par l'INRA où l'objectif est la compréhension des processus biogéochimiques sur un faible nombre d'écosystèmes forestiers.

## **3.2 Processus contrôlant l'absorption des nutriments**

Une raison majeure de l'intégration de l'unité propre de recherche « Fonctionnement et pilotage des écosystèmes de plantation » - UPR 80 du CIRAD au sein de l'UMR Eco&Sols en janvier 2011 était de favoriser les études pluridisciplinaires associant travaux menés à l'échelle des écosystèmes menés jusque là par le CIRAD et études de processus menés par les collectifs INRA et IRD à l'échelle de la rhizosphère ou de hot spots d'activité microbienne dans les sols. Des collaborations ont débuté entre les différentes équipes de l'UMR mais les synergies entre ces échelles restent à développer. Les sites ateliers fortement instrumentés sur lesquels les études de cycles biogéochimiques sont menées devraient constituer à l'avenir un support privilégié d'intégration des travaux menés par cette UMR de l'échelle microscopique à l'agro-écosystème. Les bases de données de flux de C, eau et nutriments collectées sur plusieurs années constituent un atout important pour ce type d'étude.

Une très forte influence de la biodisponibilité en nutriments sur la croissance des arbres et les cycles biogéochimiques a été montrée dans les plantations étudiées au Congo et au Brésil. Ces plantations sont très sensibles à la concurrence herbacée et des expérimentations spécifiques permettant de tester l'influence respective de la disponibilité en eau et en nutriment potentiellement limitant (N au Congo et P au Brésil) sur le développement aérien et souterrain des arbres mériteraient d'être installées. Au-delà des travaux proposés à l'échelle de l'écosystème concernant les interactions entre les cycles de l'eau, des nutriments et du carbone, un enjeu important pour contribuer à une intensification écologique de la production est une meilleure compréhension des déterminants de l'absorption racinaire des éléments minéraux dans le sol. Ces aspects constituent une « boîte noire » et ont globalement été peu étudiés jusqu'à présent dans les écosystèmes de plantations forestières tropicales. Il reste beaucoup à apprendre dans ce domaine et quelques thèmes qui nous semblent particulièrement pertinents sont abordés ci-dessous.

### 3.2.1 Rôle de l'activité biologique

Le rôle majeur de l'apport de matière organique dans les sols pour des écosystèmes de plantations tropicaux à bas niveaux d'intrants est désormais établi (e.g. Saint-André et al., 2008 ; Mendham et al., 2003; Laclau et al., 2010) mais l'influence de la sylviculture et du climat sur l'activité biologique du sol (fongique et microbienne) reste peu connue. Même si les apports de fortes quantités d'engrais pourraient permettre de s'affranchir partiellement d'une gestion conservatrice de la matière organique du sol, l'objectif d'intensification écologique de la production visant à réduire les intrants nécessite de mieux comprendre les facteurs contrôlant l'activité biologique dans les sols et la biodisponibilité des nutriments qui en résulte. Le rôle majeur des mycorhizes pour l'acquisition du phosphore dans les écosystèmes forestiers est avéré (Plassard & Dell, 2010), mais une caractérisation du statut mycorhizien reste à réaliser sur nos sites ateliers où les cycles des nutriments sont étudiés à l'échelle de l'écosystème. L'étude du rôle des mycorhizes dans l'acquisition de P par les arbres, à partir du pool de P organique et/ou du P minéral associé aux oxydes, serait en particulier très intéressante pour mieux comprendre les fortes différences observées entre les sites du Congo (où P n'est pas un facteur limitant pour la croissance des arbres) et le site du Brésil (où une forte réponse à l'apport de P minéral est observée en début de rotation).

Des stress abiotiques peuvent affecter fortement les activités fongiques et bactériennes dans les sols et 10 années de réduction de pluie dans une expérimentation en forêt méditerranéenne ont en particulier montré que la diversité fongique y était moins sensible à la sécheresse que la diversité bactérienne (Yuste et al., 2011). Ces informations font actuellement défaut en plantation forestière tropicale malgré l'importance des processus de décomposition de la matière organique du sol pour la fourniture de nutriments aux arbres. Une meilleure compréhension des interactions entre communautés microbiennes, arbres et pratiques sylvicoles est indispensable dans le contexte actuel conduisant à un accroissement des risques de stress liés : i) aux changements climatiques, ii) à l'expansion des plantations forestières tropicales dans des zones où la distribution des pluies est moins favorable, et iii) à un accroissement probable des coûts des engrais lié au renchérissement de l'énergie. Un contrôle fort de la nitrification d'azote dans les sols a été démontré chez certaines espèces d'arbres en milieu tempéré (Andrianarisoa et al., 2010) mais aussi en milieu tropical chez des graminées (Lata et al., 2004) . Des travaux sur les conséquences de stress hydriques et nutritionnels sur la diversité et le fonctionnement des communautés microbiennes et leur résilience à des perturbations fortes seraient très novateurs en plantations forestières tropicales. De tels travaux ont été initiés récemment à l'UMR Eco&Sols avec des études microbiologiques sur des sols prélevés dans des plantations d'eucalyptus soumises à des apports contrastés de nutriments au Congo et au Brésil.

### 3.2.2 Architecture des racines fines et spécialisation fonctionnelle

L'architecture des racines fines est un autre aspect méconnu dans les agro-écosystèmes de plantations forestières tropicales. Malgré les difficultés inhérentes à ce type d'étude, de nombreux travaux montrent que la séparation arbitraire entre racines fines et racines moyennes basée sur le diamètre (généralement < 2 mm pour les racines fines) recouvre une grande diversité fonctionnelle (Pregitzer et al., 2002). L'ordre des racines est beaucoup plus informatif que leur diamètre sur la durée de vie (Guo et al., 2008a) et l'absorption d'eau et de nutriments (Guo et al., 2008b). Des compétences existent à l'UMR

Eco&Sols sur la modélisation architecturale des cultures pérennes (Jourdan & Rey, 1997). Ce type de modélisation est en cours pour les racines grosses et moyennes d'eucalyptus (Thongo M'Bou, 2008 ; Jourdan, Com. Pers. 2011), mais l'architecture des racines fines n'a pour l'instant pas été étudiée. Les relations entre impacts de racines fines sur des profils de sols et densités de longueur de racines en plantation d'eucalyptus au Brésil suggèrent une architecture des racines fines différente selon la fertilité du site et les fertilisations appliquées (Maurice et al., 2010). Une thèse que je vais encadrer débute au Brésil (George Lambais, USP-CENA) afin d'étudier le turnover des racines fines en plantations d'eucalyptus sur deux sols à teneurs en argile contrastées et son évolution avec la profondeur. Des scans réguliers (espacés de 2 à 14 jours selon les saisons) seront réalisés dans des minirhizotrons installés sur ces 2 sols. Cette thèse devrait permettre de mieux comprendre l'influence du climat et de la fertilité du site sur la dynamique des racines fines. Le turnover racinaire sera également étudié dans les horizons de sol très profonds (jusqu'à 8 m) afin d'explorer la contribution des racines profondes à l'émission totale de carbone mesurée à la surface du sol sur le même site. Elle sera aussi l'occasion de caractériser l'architecture des racines fines en plantations d'eucalyptus et sa variabilité en fonction de la profondeur et du type de sol. Au-delà du cas spécifique des eucalyptus, des études permettant de caractériser l'exploration du sol par les racines fines au cours du développement des plantes semblent importantes dans nos agro-écosystèmes de référence. Une compréhension globale du fonctionnement biogéochimique de ces systèmes nécessite en effet la prise en compte du développement des racines fines dans les couches très profondes de sol et de leur architecture, compte tenu du rôle clé de ces racines dans le contrôle des cycles du carbone, de l'eau et des nutriments.

En complément de ces travaux visant à mieux comprendre l'influence du milieu sur l'exploration du sol par les racines fines, la variabilité spatio-temporelle des capacités racinaires à absorber les nutriments mériterait aussi d'être davantage étudiée. Il a été montré depuis plusieurs décennies que les racines profondes peuvent contribuer à la remontée en surface d'éléments minéraux dans les systèmes agro-forestiers et les plantations forestières (e.g. Lehmann, 2003 ; Allen et al., 2004). Des travaux ont débuté sur ce thème sur notre site atelier du Brésil avec l'application de traceurs à différentes profondeurs dans le sol en plantation d'eucalyptus au Brésil (da Silva et al., 2011a). Les résultats ont montré une spécialisation fonctionnelle forte des racines en fonction de la profondeur du sol, cohérente avec des études en conditions contrôlées pour des forêts tempérées et boréales (Göransson et al., 2006). Ces travaux récents montrent que la modélisation des prélèvements minéraux dans les différents horizons de sols ne dépend pas seulement de la densité de longueur de racines mais également de la capacité de ces racines à absorber chaque élément (Göransson et al., 2007) et de la dynamique des eaux gravitaires dans les sols. Des études complémentaires dans des conditions pédoclimatiques contrastées et pour des arbres dont les âges couvrent la rotation forestière sont nécessaires pour améliorer les modèles de prélèvements racinaires actuels. Des études plus détaillées de variabilité des transporteurs membranaires (en terme de densité mais aussi de fonctionnement) en fonction de la profondeur dans le sol et de l'architecture des racines fines seraient également très utiles pour mieux comprendre l'influence des pratiques de fertilisation sur la croissance des arbres (par exemple l'influence de la localisation et de l'époque des apports d'engrais, des doses et formes appliquées,...). Ce type d'étude ne pourrait être mis en œuvre qu'en coopération avec des laboratoires spécialisés.

### 3.2.3 Compétition / facilitation entre racines de différentes espèces en plantations plurispécifiques

L'essentiel des travaux réalisés jusqu'à présent sur les sites instrumentés du Congo et du Brésil a concerné des plantations monospécifiques d'eucalyptus. Toutefois le suivi d'une rotation complète de peuplements mélangés d'eucalyptus et d'acacias sur ces deux sites a montré l'intérêt de ce type d'association en terme d'entrée d'azote dans le système (Bouillet et al., 2008), d'augmentation de la production d'azote minéral dans les sols (Voigtlander et al., 2011), et d'accroissement de la production totale de biomasse dans certaines situations (données non publiées). Ces résultats sont cohérents avec les tendances indiquées dans une méta-analyse récente (Richards et al., 2010), mais les comparaisons de plantations monospécifiques et plurispécifiques dans des dispositifs expérimentaux adaptés sont rares sous les tropiques. Les expérimentations mises en place depuis 2003 au Brésil et au Congo, ainsi que le démarrage en 2010 du projet ANR Intens&fix devrait contribuer à mieux comprendre l'influence des interactions interspécifiques sur l'utilisation des ressources (lumière, eau et nutriments) dans ces plantations à croissance rapide.

La complémentarité de niche entre racines de différentes espèces est souvent citée comme l'un des processus majeurs pouvant contribuer à l'augmentation des productions en peuplement forestier plurispécifique par rapport aux forêts monospécifiques (Jose et al., 2006 ; Paquette & Messier, 2011). Les études permettant de tester cette hypothèse sont cependant rares en forêt et généralement limitées aux 50 cm superficiels de sol (Meinen et al., 2009). La tendance à l'augmentation de production de racines avec la diversité d'espèces, communément observée dans les prairies, a également été trouvée dans des plantations à croissance rapide au Brésil (Laclau et al., 2011, en préparation) et en forêt boréale (Brassard et al., 2011), mais pas dans des forêts tempérées installées sur sol fertile (Meinen et al., 2009), ou des plantations d'eucalyptus et d'acacias à faible croissance en Australie (Bauhus et al., 2000). Le manque d'informations concernant l'influence des interactions interspécifiques sur l'exploration du sol par les racines des espèces forestières limitent fortement notre capacité à identifier les conditions favorables à une augmentation de la production de biomasse en plantations plurispécifiques. Des travaux focalisés sur l'évaluation de la capacité de prélèvement des ressources dans le sol (eau et nutriments) par les racines de différentes espèces dans des dispositifs expérimentaux adaptés permettraient de répondre à de nombreuses interrogations actuelles sur les relations entre diversité des communautés végétales et productivité. Les dispositifs de manipulations d'agro-écosystèmes disponibles à l'UMR Eco&Sols (en plantations forestières tropicales mais également dans des systèmes agro-forestiers et des cultures annuelles) devraient permettre d'initier des études très intéressantes dans ce domaine. Il serait également possible d'associer des mesures de prélèvements racinaires d'eau et de traceurs à la caractérisation de la répartition spatiale des racines de différentes espèces dans les sols pour différents niveaux de biodiversité. La capacité des différentes espèces à prélever des traceurs en fonction de leur localisation dans le sol, l'évaluation de la transpiration de chaque espèce par des suivis de flux de sève par exemple, l'étude de la redistribution hydraulique entre couches superficielles et profondes du sol en peuplements purs et mélangés sont des exemples de travaux auxquels je souhaiterais être associé au cours des prochaines années.

### **3.3 Modélisation des cycles biogéochimiques des nutriments**

L'objectif ici n'est pas de présenter les différents modèles disponibles en

biogéochimie mais plutôt de suggérer quelques pistes pour mieux prendre en compte la modélisation dans la compréhension globale des cycles biogéochimiques des nutriments dans les agro-écosystèmes de plantations forestières tropicales et simuler leur comportement. De nombreux modèles peuvent être utilisés pour répondre à des questions de recherche spécifiques concernant certains flux de nutriments. L'apport déterminant de la modélisation pour la compréhension du rôle du calcium dans le prélèvement de phosphore par le blé dur est un bon exemple (Devau et al., 2010). Les limites des modèles actuels pour la prévision du prélèvement des éléments minéraux peu mobiles par les racines ont été montrées récemment dans les systèmes à bas niveaux d'intrants (Hinsinger et al., 2011). Cette synthèse montre que beaucoup reste à faire avant d'aboutir à une approche de modélisation intégrant les processus contrôlant la biodisponibilité des nutriments dans le sol et les transferts dans les arbres, de l'échelle de la racine à celle du peuplement végétal. Même si mes perspectives de recherche ne sont pas centrées sur la modélisation, un développement important de ces activités est indispensable dans notre UMR et les stratégies privilégiées devront être élaborées en commun entre modélisateurs et expérimentateurs. Je me limiterai à quelques réflexions concernant les orientations qui me paraissent souhaitables pour le développement de modèles visant à prédire les principaux flux de nutriments à l'échelle des agro-écosystèmes forestiers à croissance rapide.

### 3.3.1 Les modèles existants

De très nombreux modèles de croissance à base dendrométrique ou écophysologique ont été développés en peuplements forestiers. La plupart de ces modèles concerne la production de matière sèche (ou de carbone) avec parfois un contrôle de la croissance des arbres par la disponibilité en eau et en azote minéral dans les sols. Bien que la productivité de nombreuses forêts soit largement dépendante de la biodisponibilité en éléments nutritifs, les modèles développés dans le but de simuler les cycles biogéochimiques des nutriments (et pas seulement de l'azote) à l'échelle de l'écosystème forestier sont rares. Ceci résulte probablement en partie de la dichotomie au cours des dernières décennies entre la communauté scientifique travaillant sur les flux de carbone et d'eau (et partiellement d'azote) dans les écosystèmes forestiers et celle travaillant en science du sol et biogéochimie des éléments nutritifs.

Un objectif affiché depuis plusieurs années par l'UPR 80 du CIRAD et maintenant par l'UMR Eco&Sols est d'améliorer la compréhension des interactions entre les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments dans des agro-écosystèmes modèles. La modélisation aura un rôle majeur dans l'interprétation des résultats obtenus dans nos manipulations d'écosystèmes en contribuant à l'identification des différents mécanismes impliqués dans les réponses observées. Les travaux préliminaires effectués au Brésil et au Congo avec le modèle G'Day \_ dans lequel il existe un couplage entre C, N et eau - constituent une première étape importante. La composante N reste cependant à adapter aux plantations du Brésil, ce qui imposera l'acquisition de nouvelles données. L'azote n'étant pas l'élément nutritif limitant le plus fortement la croissance des eucalyptus sous les tropiques, il serait important de prendre aussi en compte P et K dans ces modèles, la croissance des arbres étant en général plus largement influencée par la disponibilité de ces deux éléments.

Nous avons jusqu'à présent cherché à valoriser les mesures intensives menées sur des rotations complètes dans les sites instrumentés sur lesquels nous travaillons pour calibrer / valider différents modèles. Cette approche trouve rapidement ses limites car des paramètres

importants pour l'application d'un modèle donné (angle des feuilles par exemple pour MAESTRA) n'étaient souvent pas mesurés. Notre souhait est désormais de développer les expérimentations (sur le terrain et en laboratoire) en étroite collaboration avec des modélisateurs. Les travaux ont commencé au Brésil où la sélection des deux modèles G'Day et MAESTRA a permis de systématiser l'acquisition des données nécessaires à leur utilisation. Ces travaux devront être complétés afin de développer des modèles intégrant d'autres éléments minéraux..

Parmi les modèles récents les plus utilisés pour prédire des flux de nutriments dans les écosystèmes forestiers, trois se dégagent :

- **NuCM** est probablement le plus connu. Il a été largement utilisé en forêts tempérées (*e. g.* Liu et al., 1991 ; Johnson et al., 2000 ; Verbrug et al., 2001 ; van der Heijden et al., 2011). Ce modèle « peuplement » prévoit les principaux flux des cycles de N, P, K, Ca, Mg, et S à un pas de temps journalier, hebdomadaire ou mensuel. Un article de synthèse des applications de NuCM concluait que ce modèle était plus adapté pour simuler les modifications des stocks de nutriments dans les sols à l'échelle décennale que les variations intra-annuelles de la composition chimique des solutions du sol (Johnson et al., 2000).

- **ForNBM** est aussi un modèle « peuplement », fonctionnant initialement au pas de temps annuel (Arp et Oja, 1997) et à présent mensuel (Zhu et al 2003a et b ; 2007). Ce modèle réalise un compromis entre une simplification des processus nécessaire à la prédiction des flux d'éléments minéraux à l'échelle de l'écosystème et la prise en compte des principaux processus écophysologiques et biogéochimiques. La base du module de croissance est écophysologique avec une production primaire nette (NPP) potentielle réduite par la disponibilité en eau et en nutriments ainsi que par la température. Développé pour des forêts boréales, ce modèle serait relativement facile à adapter sur nos sites instrumentés du Brésil et du Congo.

- **Eucalypt-dendro** est un modèle « arbre indépendant des distances » associant une base de croissance dendrométrique à des processus biogéochimiques afin de prédire les principaux flux de nutriments dans des agro-écosystèmes d'eucalyptus (Saint-André et al., 2004). Ce modèle est en cours de développement pour la partie minérale. Le module de croissance s'est avéré bien adapté pour prévoir la production des plantations au Congo ou interpréter des réponses à des manipulations des résidus d'exploitation à la surface du sol en plantations tropicales dans différents pays (Saint-André et al., 2008). L'intérêt de ce modèle par rapport à NuCM ou ForNBM est de simuler la distribution des caractéristiques des arbres (biomasses et teneurs en nutriments) au cours de leur croissance, en fonction de leur statut social. Le module de croissance n'est cependant pas directement contrôlé par le climat et la disponibilité en eau dans le sol.

### 3.3.2 Nécessité de prendre en compte les particularités des plantations à courtes rotations

Quelle structure de modèle privilégier pour modéliser les cycles biogéochimiques dans les plantations tropicales à courtes rotations ? La capacité des modèles développés jusqu'à présent à prédire les principaux flux de nutriments (autres que N) à l'échelle des écosystèmes forestiers en réponse rapide à des changements rapides de climat ou de disponibilité en nutriments n'est pas connue car ils n'ont jamais été testés dans ces

conditions. Ces modèles sont destinés à des forêts tempérées et boréales dont les rotations sont très longues (en général > 50 ans) ce qui conduit à tamponner l'influence des variations intra- et inter-annuelles du climat. Pour de longues rotations forestières, la cohérence entre la précision des mesures (effectuées en général sur des chronoséquences) et les incertitudes sur les prévisions militent pour des modèles empiriques ayant peu de paramètres et fonctionnant à des pas de temps annuels ou mensuels.

Les modèles dont l'objectif est le couplage des cycles du carbone, de l'eau et de l'azote sont en général des SVAT (Soil Vegetation Atmosphere Transfer, à base écophysologique) sensibles à des variations du climat, même si de nombreuses relations empiriques peuvent parfois être intégrées (cas du modèle 3-PG largement utilisé dans les plantations industrielles d'eucalyptus par exemple). Chaque approche présente des avantages et des limites qui la rendent plus ou moins adaptée en fonction de l'objectif choisi. Le cas des plantations forestières à croissance rapide tropicale est particulier. La croissance en hauteur des eucalyptus au Brésil est d'environ 6 mètres par an au cours de la première moitié de la rotation. Ces peuplements sont très sensibles à l'environnement et en particulier à la disponibilité en eau, N, P et K dans les sols (Laclau et al., 2009a ; Stape et al., 2010). Le pas de temps annuel n'est pas suffisant pour traduire la réactivité de la croissance des arbres (et des flux de nutriments qui en dépendent) à des changements de l'environnement dans ce type de plantation. Un pas de temps journalier (ou au maximum mensuel) s'impose donc pour ce type de modèle.

Des modèles relativement simples à base écophysologique semblent bien adaptés à un objectif de modélisation des flux de nutriments dans les agro-écosystèmes forestiers à courtes rotations. Leur structure présente de nombreux avantages, en particulier :

1) La biomasse (ou la surface) foliaire joue un rôle central dans la prévision de la croissance des différents organes des arbres en transformant les radiations incidentes en carbone fixé. Des règles d'allocation des assimilats évoluant avec l'âge des arbres et les conditions de croissance induisent des variations de biomasse des différents organes. Cet aspect est intéressant car la biomasse foliaire joue également un rôle clé dans les interactions entre carbone, eau et nutriments dans les plantes, à la fois comme source de C, régulation des pertes d'eau par transpiration, et puits majeur de nutriments. Les concentrations en nutriments dans les feuilles sont en effet fortes (et les ratios entre concentrations de différents éléments peuvent être des indicateurs intéressants de disponibilité des différents éléments dans les sols). La prise en compte dans ces modèles des interactions entre le climat, la disponibilité des nutriments dans les sols et l'accumulation de biomasse dans les différents compartiments des arbres peut constituer une base pour le développement de modèles couplant C, eau et éléments nutritifs.

2) Les flux de carbone (ou de matière sèche) et d'eau estimés par ces modèles sont les vecteurs des flux de nutriments (dans la matière organique ou dissous dans les solutions). Une estimation précise des flux de C et d'eau journalier est donc un atout pour une estimation des flux de nutriments, même si l'évolution des concentrations au cours du transfert dans l'écosystème reste à modéliser.

3) Le pas de temps de nombreux modèles de type SVAT est journalier, ce qui correspond bien au pas de temps auquel les principaux processus sont étudiés. De nombreux flux de nutriments sont déterminés à un pas de temps mensuel (retours au sol avec les litières, composition chimique des solutions du sol,...) ou annuels (accumulation dans les

compartiments des arbres) mais les données climatiques (pluie, température, ETP,...) journalières permettent d'estimer les pertes d'eau par drainage à un pas de temps journalier. Un pas de temps mensuel pourrait s'avérer suffisant pour des modèles visant à simuler les flux de nutriments à l'échelle de l'écosystème pour des rotations successives mais ne permettrait pas la prise en compte de processus plus fins comme les transports réactifs de solutés dans les sols ou la production d'azote minéral dans le sol. Le couplage entre modèle écophysologique et modèle géochimique simulant des transferts couplés d'eau et de solutés dans les sols semble une voie prometteuse dans les dispositifs fortement instrumentés. Le pas de temps journalier semble donc présenter le meilleur potentiel pour le développement de ce type de modèle dans des plantations forestières à courtes rotations. Toutefois, la validation ne pourra pas être réalisée à ce pas de temps car certaines mesures sont réalisées à un pas de temps bien supérieur (l'estimation du prélèvement d'éléments nutritifs par les arbres en particulier).

Mais le développement de modèles à base écophysologique en plantation forestière à courte rotation dans une optique de couplage avec les cycles biogéochimiques des nutriments se heurte à un manque d'informations sur des processus clés gouvernant les allocations de carbone entre compartiments des arbres. Quelques exemples :

- i) l'influence sur la durée de vie des feuilles des conditions environnementales comme la fertilité du sol reste mal connue. L'estimation de cette durée de vie à l'échelle du houppier est importante car elle conditionne celle de la surface foliaire des arbres, et par conséquent la croissance, et les retours au sol de carbone et de nutriments avec les litières.
- ii) l'influence des conditions environnementales sur le turnover des racines fines (et la production d'exsudats racinaires) est également très mal connue, surtout si on prend en compte les racines profondes. L'estimation des TBCF (flux total de carbone dans le sol, Ryan, 1991) permet partiellement de contourner ce problème mais des mesures directes de turnover racinaires restent nécessaires.
- iii) la stabilité des relations empiriques pour différents clones et différentes espèces du même genre nécessite aussi d'être évaluée.

Les bases de données concernant les principaux flux des cycles biogéochimiques au cours de rotations complètes d'eucalyptus au Brésil et au Congo, pour des disponibilités en N, P, K, Ca et Mg contrastées, devraient contribuer au développement de modèles couplant les cycles du carbone, de l'eau et des nutriments. La simplicité de ces agro-écosystèmes par rapport aux écosystèmes forestiers plurispécifiques et leur forte réactivité à des manipulations de disponibilité en eau et en nutriments les rend particulièrement adaptés pour une modélisation visant au couplage des cycles. L'évaluation des principaux modèles existants à partir de nos jeux de données serait une première étape avant des développements adaptés aux spécificités de ce type de forêt. Une forte implication des modélisateurs dans l'élaboration des futures expérimentations est nécessaire afin de concentrer nos efforts sur les processus auxquels les modèles seront le plus sensible.

### 3.3.3 Le développement d'outils de gestion des fertilisations à l'échelle des parcelles forestières

L'établissement en routine de bilans d'éléments nutritifs à l'échelle des parcelles forestières industrielles, même s'il ne représente pas un enjeu scientifique majeur, pourrait

être un résultat appliqué intéressant de nos travaux. L'absence de pertes significatives par drainage dans les plantations d'eucalyptus installées sur des sols profonds riches en oxydes permet de simplifier l'établissement des bilans de nutriments dans les sols (Cf. § 2.3.2.3). Il est possible que d'autres essences forestières tropicales à forte productivité (acacias et pins par exemple) aient un comportement similaire mais des études seraient nécessaires pour le confirmer.

Les plantations commerciales d'eucalyptus couvrent des millions d'hectares, gérés à l'échelle de la parcelle (dont la surface est en général comprise entre 10 et 50 ha). Le suivi mené par les entreprises forestières permet de connaître l'historique des apports d'engrais et des récoltes de biomasse. Le fait que les bilans d'éléments nutritifs dans les sols au cours de chaque rotation soient dominés par les fertilisations et les exportations de biomasse permet d'envisager le développement d'outils de gestion des fertilisations basés sur l'estimation de ces bilans. L'évaluation précise des entrées et des sorties de chaque élément nutritif majeur au cours de rotations complètes pourrait permettre d'ajuster les fertilisations aux caractéristiques de chaque parcelle, et ainsi maintenir les stocks biodisponibles dans les sols au cours des rotations successives. Ce type d'outil pourrait contribuer à adapter les apports d'engrais aux besoins des arbres sur de grandes surfaces, avec des conséquences importantes pour les gestionnaires forestiers, tant économiques qu'environnementales (économies d'engrais minéraux et d'heures d'engins, réduction des risques d'eutrophisation des eaux, etc...).

Le contrôle du sous-bois par des applications d'herbicides dans les plantations mono-spécifiques tropicales permet une bonne estimation par télédétection de la surface foliaire et la production de biomasse de ces plantations (le Maire et al., 2011a,b). Cet outil pourrait être intégré à terme dans l'évaluation des bilans de nutriments à l'échelle des parcelles forestières. Des travaux complémentaires seront cependant nécessaires afin : i) d'évaluer la variabilité spatiale et interannuelle des apports atmosphériques dans les régions où ce type de bilan pourrait être établi, ii) de vérifier que les pertes par drainage profond peuvent être considérées négligeables dans des zones très différentes de celles étudiées jusqu'à présent (sol superficiel, fertilisations fortes sur sol très sableux, ruissellement superficiel éventuel sur des zones à forte déclivité,...), et iii) d'évaluer précisément les concentrations en nutriments dans les différents tissus des arbres en fonction de l'âge d'exploitation, du matériel végétal et de la sylviculture appliquée.

Le suivi intensif des concentrations en N, P, K, Ca, Mg au cours de rotations complètes d'*Eucalyptus* sur le site d'Itatinga au Brésil et au Congo devrait permettre d'évaluer l'amplitude de variation des concentrations dans les différents compartiments des arbres en fonction des fertilisations appliquées. Des études complémentaires seraient cependant nécessaires (dans les tests clonaux du projet Eucflux par exemple) pour évaluer la variabilité de ces concentrations en fonction du type de sol et du matériel végétal. Il serait ensuite nécessaire d'établir des modèles empiriques simples permettant d'estimer les teneurs en chaque élément dans les compartiments des arbres exportés à la récolte en fonction d'informations disponibles dans les bases de données des entreprises comme la topographie, l'âge des peuplements, la production de la parcelle, le matériel végétal, les fertilisations appliquées,...

#### **4. CONCLUSION : VERS UNE INTENSIFICATION ECOLOGIQUE DES PLANTATIONS FORESTIERES TROPICALES**

L'intensification écologique est souvent présentée comme une évolution nécessaire de l'agronomie pour nourrir la planète dans un contexte de changements globaux et la sylviculture peut paraître moins concernée que la production de denrées alimentaires. La production durable de la plupart des forêts tempérées et boréales repose en effet sur l'équilibre entre des apports de nutriments provenant de dépôts atmosphériques et de l'altération des minéraux primaires du sol et les exportations par les récoltes. L'augmentation régulière de la demande mondiale en bois conduit cependant à une forte expansion des plantations forestières gérées intensivement pour la production de biomasse. Une proportion importante de ces nouvelles plantations est installée sur des sols fortement altérés en milieu tropical. Contrairement aux forêts gérées sur de très longues rotations, la gestion durable de ces agro-écosystèmes nécessite des apports d'engrais importants et l'intensification écologique de ces systèmes de production présente de réels enjeux socio-économiques.

Nos résultats montrent que des fertilisations sont nécessaires dans les sols ferrallitiques tropicaux afin de fournir aux arbres, rapidement après la plantation, le pool de nutriments nécessaire à l'établissement du feuillage et du réseau de racines fines. Le recyclage intense par les cycles biogéochimiques joue un rôle majeur dans ces milieux oligotrophes (comme d'ailleurs dans les sols très pauvres en milieu tempéré) et permet de très fortes productions de biomasse dans des sols où les réserves en nutriments peuvent être extrêmement faibles. La possibilité de remédier à une faible fertilité chimique des sols par des fertilisations explique que la valeur des terrains pour l'installation de ces plantations forestières tropicales soit généralement beaucoup moins déterminée par des stocks d'éléments biodisponibles que par la physique du sol, le climat (distribution des pluies, extrêmes de température, radiations globales,...) et bien sûr d'autres critères importants comme la topographie ou la qualité du réseau routier. La profondeur d'enracinement et l'absence d'horizons compactés sont en particulier des critères très importants dans la sélection des terrains à boiser.

Nos travaux visant à améliorer la compréhension des mécanismes biogéochimiques contrôlant la croissance de ces plantations ont contribué à modifier la sylviculture sur de grandes surfaces au Brésil avec en particulier : 1) une réduction du fractionnement de l'apport des engrais potassiques et azotés compte tenu de l'absence de perte par drainage profond mise en évidence, et 2) la prise de conscience de la possibilité de réduire les apports de KCl proche des côtes et dans les parcelles forestières où des résidus d'usine riches en sodium sont appliqués, afin de profiter de la capacité des eucalyptus à utiliser cet élément lorsque le potassium est limitant.

Les travaux initiés récemment concernant les interactions entre cycles de l'eau, du carbone et des nutriments devraient fournir des informations importantes pour la gestion de ces plantations dans un contexte de changements globaux conduisant à des distributions plus irrégulières des pluies et à un accroissement probable du coût des engrais. Les plantations d'eucalyptus représentent un agro-écosystème modèle pour l'étude du fonctionnement des forêts en réponse à des stress abiotiques, avec en particulier : i) de courtes rotations facilitant l'évaluation de la réponse des arbres à différents traitements, ii) une très forte demande en eau et nutriments sur des sols très pauvres en éléments biodisponibles, iii) la possibilité de détecter rapidement des tendances pouvant s'exprimer à plus long terme en milieu tempéré et iv) la possibilité de tester des modèles développés dans d'autres contextes pédo-climatiques afin d'évaluer leur généricité. La dynamique des flux de nutriments dans des plantations

tropicales d'*Eucalyptus* est maintenant mieux cernée, mais les mécanismes conduisant à la biodisponibilité des nutriments dans les sols (activité biologique et interactions entre solutions du sol et phase solide) sont encore mal connus. L'intensification écologique de ces systèmes nécessitera une approche coordonnée entre manipulations d'agro-écosystèmes sur des sites fortement instrumentés, études de mécanismes clés en conditions contrôlées et modélisation visant à la compréhension des processus mais aussi à la généralisation de résultats obtenus localement. Il serait également souhaitable d'associer des travaux en génomique afin d'intégrer des critères d'efficacité d'utilisation des ressources naturelles dans la sélection du matériel végétal. Le partenariat construit avec l'université de São Paulo au Brésil et le CRDPI au Congo fournit une base solide pour développer en coopération ce type d'approche pluridisciplinaire.

Au-delà de l'amélioration de la gestion de ces plantations mono-spécifiques, une voie prometteuse d'intensification écologique réside dans la prise en compte des interactions positives entre espèces en plantations mélangées (facilitation et complémentarité). Un front de recherche particulièrement dynamique actuellement en écologie fonctionnelle concerne les relations entre diversité et production des écosystèmes. Les travaux abordant la partition des ressources entre espèces dans des sols profonds tropicaux sont rares et ce type d'étude est nécessaire pour identifier les conditions de croissance dans lesquelles des synergies entre espèces peuvent permettre d'augmenter la production de biomasse en plantations mélangées. Les expérimentations comparant peuplements mono-spécifiques et mélangés au Congo et au Brésil fournissent une base exceptionnelle pour améliorer notre compréhension des facteurs influençant les cycles biogéochimiques des éléments nutritifs dans les plantations forestières à courtes rotations.

## BIBLIOGRAPHIE

ABRAF, 2010. Abraf Statistical Yearbook 2009: base year 2008. Brazilian Association of Forest Plantation Producers, Brasília, 129. ISSN 1980-8569.

Albaugh T.J., Allen H.L., Fox T.R., 2008. Nutrient use and uptake in *Pinus taeda*. *Tree Physiology* 28, 1083–1098.

Allen SC, Jose S, Nair PKR, Brecke BJ, Nkedi-Kizza P, Ramsey CL (2004) Safety-net role of tree roots: evidence from a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch)-cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *For. Ecol. Manage.* 192, 395-407.

Almeida A.C., Soares J.V., Landsberg J.J., Rezende G.D., 2007. Growth and water balance of *Eucalyptus grandis* hybrid plantations in Brazil during a rotation for pulp production. *Forest Ecol. Manage.* 251, 10–21.

Almeida J.C.R., 2009. Resposta do *Eucalyptus grandis* à adubação potássica e à substituição do potássio por sódio. Thèse de doctorat, Université de São Paulo, 109 pp.

Almeida J.C.R., Laclau J.-P., Gonçalves J.L.M., Ranger J., Saint-André L., 2010. A positive growth response to NaCl applications in *Eucalyptus* plantations established on K-deficient soils. *Forest Ecology and Management*, 259, 1786-1795.

Andrianarisoa K .S., Zeller B., Poly F., Siegenfuhr H., Bienaimé S., Ranger J., Dambrine E., 2010. Control of Nitrification by Tree Species in a Common-Garden Experiment. *Ecosystems* 13, 1171–1187.

Archibald R.D., Harper, R.J., Fox J.E.D., Silberstein, R.P., 2006. Tree performance and root-zone salt accumulation in three dryland Australian plantations. *Agroforestry Systems* 66, 191–204.

Arp P.A., Oja T., 1997. A forest soil vegetation atmosphere model (ForSVA). I. Concepts. *Ecol. Model.* 95, 211–224.

Ayuke F.O., Brussaard L., Vanlauwe B., Six J., Lelei D.K., Kibunja C.N., Pulleman M.M., 2011. Soil fertility management: Impacts on soil macrofauna, soil aggregation and soil organic matter allocation. *Applied Soil Ecology* 48, 53–62.

Bauhus J., Khanna P.K., Menden N., 2000. Aboveground and belowground interactions in mixed plantations of *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii*. *Can. J. For. Res.* 30, 1886–1894.

Bernhard-Reversat F. (editor), 2001. *Effect of exotic tree plantations on plant diversity and biological soil fertility in the Congo savanna: with special reference to Eucalypts*. Center for International Forestry Research, Bogor, Indonesia, 71 pp.

Binkley D., Stape J.L., Ryan M.G., 2004. Thinking about efficiency of resource use in forests. *Forest Ecol. Manage.* 193, 5–16.

Binkley D., Stape J.L., Bauerle W.L., Ryan M.G., 2010. Explaining growth of individual trees: Light interception and efficiency of light use by *Eucalyptus* at four sites in Brazil. *Forest Ecology and Management* 259, 1704–1713.

Blanco J.A., Zavala M.A., Imbert J.B., Castillo F.J., 2005. Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management* 213, 209–228.

Bouillet J.-P., Laclau J.-P., Arnaud M., Thongo A., 2002. Changes with age in the spatial distribution of roots of a eucalyptus clone in the Congo. Impact on water and nutrient uptake ability. *Forest Ecology and Management*, 171, 43-57.

Bouillet J.-P., Safou-Matondo R., Laclau J.-P., Nzila J.D., Ranger J., Deleporte P., 2004. Pour une production durable des plantations d'eucalyptus au Congo : la fertilisation. *Bois et Forêts des Tropiques*, 279, 23-35.

Bouillet J.P., Goncalves J.L.M., Gava J.L., Silva C.R., Leite F.P., Deleporte P., Moreira MZ, Bassiloua B, Galiana A., Trivelin P, Jourdan C., Laclau J.P. 2007. Stand Growth and Soil Fertility in Mixed-Species Plantations of *Eucalyptus* and *Acacia* in Brazil and Congo: oral communication. 11p.In: *proceedings Workshop 2.08.03 IUFRO "Eucalyptus and Biodiversity: balancing productivity and sustainability"*, 22-26 October 2007, Durban, South Africa.

Bouillet J.-P., Laclau J.-P., Gonçalves J.L.M., Moreira M.Z., Trivelin P., Jourdan C., Galiana A., 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil. 2. Nitrogen accumulation in the stands and N<sub>2</sub> biological fixation. *Forest Ecology and Management*, 255, 3918-3930.

Brassard B.W., Han Y. H. Chen<sup>1</sup>, Yves Bergeron<sup>2</sup> and David Pare, 2011. Differences in fine root productivity between mixed- and single-species stands. *Functional Ecology*, 25, 238–246.

Calvaruso C., Turpault M.-P., Frey-Klett P., 2006. Root-associated bacteria contribute to mineral weathering and to mineral nutrition in trees: A budgeting analysis. *Applied and Environmental Microbiology* 72, 1258-1266.

Christina M., Laclau J.-P., Gonçalves J.L.M., Jourdan C., Nouvellon Y., Bouillet J.-P., 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world's most productive forests. *Ecosphere*, 2(3), art27.

Colin-Belgrand M., Ranger J., Bouchon J., 1996. Internal nutrient translocation in chestnut tree stemwood: III. Dynamics across an age series of *Castanea sativa* (Miller). *Annals of Botany* 78, 729-740.

Cornelis J.-T., Ranger J., Iserentant A., Delvaux B., 2010. Tree species impact the terrestrial cycle of silicon through various uptakes. *Biogeochemistry* 97, 231–245.

Cossalter C., Pye Smith C., 2003. *Fast-Wood Forestry Myths and Realities*. Center for International Forestry Research, Bogor, 50 pp.

da Silva E.V., Gonçalves J.L.M., Coelho S.R.F., Moreira R.M., Mello S.L.M., Bouillet J.-P., Jourdan C., Laclau J.-P., 2009. Dynamics of fine root distribution after establishment of monospecific and mixed-species plantations of *Eucalyptus grandis* and *Acacia mangium*. *Plant Soil* 325, 305-318.

da Silva E.V., Bouillet J.-P., Gonçalves J.L.M., Abreu Jr C.H., Trivelin P.C.O., Hinsinger P., Jourdan C., Nouvellon Y., Stape J.L., Laclau J.-P., 2011a. Functional specialization of *Eucalyptus* fine roots: contrasting potential uptake rates for nitrogen, potassium and calcium tracers at varying soil depths. *Functional Ecology* in press, 1-11. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01867.x

da Silva P.H.M., Poggiani F., Laclau J.-P., 2011b. Influence of wet and dry sewage sludge applications on tree growth and nutrient cycling in *Eucalyptus grandis* plantations. *Applied and Environmental Soil Science*. Article ID 710614. doi:10.1155/2011/710614.

de Barros N.F., de Novais R.F., Teixeira J.L., Fernandes Filho E.I., 1995. NUTRICALC 2.0 - Sistema para cálculo del balance nutricional y recomendación de fertilizantes para el cultivo de eucalipto. *Bosque* 16, 129-131.

Devau N., Le Cadre E., Hinsinger P., Gérard F., 2010. A mechanistic model for understanding root-induced chemical changes controlling phosphorus availability. *Annals of Botany* 105, 1183–1197.

de Vries W., van der Salm C., Reinds G.J., Erisman J.W., 2007. Element fluxes through European forest ecosystems and their relationships with stand and site characteristics. *Environmental Pollution* 148, 501-513.

du Toit, B., 2008. Effects of site management on growth, biomass partitioning and light use efficiency in a young stand of *Eucalyptus grandis* in South Africa. *Forest Ecol. Manage.* 255, 2324–2336.

Eriksson L., Gustavsson L., 2010. Costs, CO<sub>2</sub>- and primary energy balances of forest-fuel recovery systems at different forest productivity. *Biomass and Bioenergy* 34, 610-619.

Escudero A., del Arco J.M, Sanz I.C., Ayala J., 1992. Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different wood species. *Oecologia* 90, 80–87.

Fahey T.J., Siccama T.G., Driscoll C.T., Likens G.E., Campbell J., Johnson C.E., Battles J.J., Aber J.D., Cole J.J., Fisk M.C., Groffman P.M., Hamburg S.P., Holmes R.T., Schwartz P.A., Yanai R.D., 2005. The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 75, 109–176.

Farley K.A., Piñeiro G., Palmer S.M., Jobbágy E.G., Jackson R.B., 2008. Stream acidification and base cation losses with grassland afforestation. *Water Resour. Res.* 44 (W00), A03.

Fife D.N., Nambiar E.K.S., Saur E., 2008. Retranslocation of foliar nutrients in evergreen tree species planted in a Mediterranean environment. *Tree Physiol.* 28, 187–196.

Jobbágy E.G., Jackson R.B., 2004. Groundwater use and salinization with grassland afforestation. *Global Change Biology* 10, 1299–1312.

Kingsbury N., Kellman M., 1997. Root mat depths and surface soil chemistry in southeastern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 13, 475-479.

FAO, 2006. Global Forest Resources Assessment 2005. Progress towards sustainable forest management. FAO Forestry Paper:147. Rome, Italy.

Farley, K.A., Piñeiro, G., Palmer, S.M., Jobbágy, E.G., Jackson, R.B., 2009. Stream acidification and base cation losses with grassland afforestation. *Water Resources Research*, 45 (7), W00A03.

Gonçalves J.L.M., Raij B., Gonçalves J.C., 1996. In: van Raij B, Cantarella H, Quaggio JA and Furlani AMC (eds) Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo. 2nd edn. Instituto Agronômico de Campinas & Fundação IAC, Campinas. pp 245–259.

Gonçalves J.L.M., Stape J.L., Laclau J.-P., Smethurst P., Gava J.L., 2004. Silvicultural effects on the productivity and wood quality of eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management*, 193, 45-61.

Gonçalves J.L.M., Wichert M.C.P., Gava J.L., Serrano M.I.P., 2008. Soil fertility and growth of *Eucalyptus grandis* in Brazil under different residue management practices. In: Nambiar, E.K.S. (Ed.), Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests. Proceedings of Workshops in Piracicaba (Brazil) 22–26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6–9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 51–62.

Göransson H, Wallander H, Ingerslev M, Rosengen U (2006) Estimating the relative nutrient uptake from different soil depth of *Quercus robur*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* (L.) Karst. *Plant Soil* 286, 87–97.

Göransson H., Fransson A.-M., Jönsson-Belyazid U., 2007. Do oaks have different strategies for uptake of N, K and P depending on soil depth? *Plant Soil* 297, 119–125.

Griffon M (2006) Nourrir la planète. Ed. Odile Jacob Sciences, Paris, France, 464pp  
Herbert M.A., 1996. Fertilizers and eucalypt plantations in South Africa. In : Nutrition of eucalypts, Eds. P.M. Attiwill and M.A. Adams, CSIRO Australie, 303-325.

Guo D., Li H., Mitchell R.J., Han W., Hendricks J.J., Fahey T.J., Hendrick R.L., 2008a. Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist* 177, 443–456.

Guo D., Xia M., Wei X., Chang W., Liu Y., Wang Z., 2008b. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytologist*, doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02573.x

Hinsinger P., Brauman A., Devau N., Gérard F., Jourdan C., Laclau J.-P., Le Cadre E., Jaillard B., Plassard C., 2011. Acquisition of phosphorus and other poorly mobile nutrients by roots. Where do plant nutrition models fail? *Plant Soil*, accepted.

Hopmans P., Brend L.J., 2007. Long-term changes in water quality and solute exports in headwater streams of intensively managed radiata pine and natural eucalypt forest catchments in south-eastern Australia. *Forest Ecol. Manage.* 253, 244–261.

Jackson R.B., Jobbágy E.G., Avissar R., Roy S.B., Barrett D.J., Cook C.W., Farley K.A., le Maitre D.C., McCarl B.A., Murray B.C., 2005. Trading Water for Carbon with Biological Carbon Sequestration. *Science* 310, 1944–1947.

Jaffrain, J. 2006. Effet des essences forestières sur le fonctionnement organo-minéral d'un sol acide: observations et modélisations. Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy, France.

Johnson D.W., Sogn T., kvindesland S., 2000. The Nutrient Cycling Model: lessons learned. *Forest Ecol. Manag.* 138, 91–106.

Jose S., Williams R., Zamora D., 2006. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *Forest Ecology and Management* 233, 231–239.

Jourdan C., Rey H., 1997. Modelling and simulation of the architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. II. Estimation of root parameters using the RACINES postprocessor. *Plant and Soil* 190, 235–246.

Judd T.S., 1996. Simulated nutrient losses due to timber harvesting in highly productive eucalypt forests and plantations. In : Nutrition of eucalypts, Eds. P.M. Attiwill and M.A. Adams, CSIRO Australie, 249-258.

Klaminder J., Lucas R.W., Futter M.N., Bishop K.H., Köhler S.J., Egnell G., Laudon H., 2011. Silicate mineral weathering rate estimates: Are they precise enough to be useful when predicting the recovery of nutrient pools after harvesting? *Forest Ecology and Management* 261, 1–9.

Kleidon A., Heimann M., 2000. Assessing the role of deep rooted vegetation in the climate system with model simulations: mechanism, comparison to observations and implications for Amazonian deforestation. *Climate Dynamics* 16, 183–199.

Kozovitz A.R., Bustamante M.M.C., Garofalo C.R., Bucci S., Franco A.C., Goldstein G., Meinzer F.C., 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Funct. Ecol.* 21, 1034–1043.

Laclau J.-P., 2001. Dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation d'*Eucalyptus*. Effets du reboisement sur un sol de savane du littoral congolais: conséquences pour la gestion des plantations industrielles. Thèse de doctorat. Institut National Agronomique Paris Grignon, Paris, 146 pp.

Laclau J.-P., Bouillet J.-P., Ranger J., 2001a. Spatial localization of roots in a clonal plantation of *Eucalyptus* in Congo. Influence on the ability of the stand to take up water and nutrients. *Tree Physiology*, 21, p. 129-136.

Laclau J.-P., Bouillet J.-P., Ranger J., Joffre R., Gouma R., Saya A., 2001b. Dynamics of nutrient translocation in stemwood across an age series of *Eucalyptus* hybrid. *Ann. Bot.* 88, 1079–1092.

Laclau J.-P., Deleporte P., Ranger J., Bouillet J.-P., Kazotti G., 2003a. Nutrient dynamics throughout the rotation of *Eucalyptus* clonal stands in Congo. *Annals of Botany*, 91, 879-892.

Laclau J.-P., Ranger J., Bouillet J.-P., Nzila J.D., Deleporte P., 2003b. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo. 1. Chemical composition of rainfall, throughfall and stemflow solutions. *Forest Ecology and Management* 176, 105-119.

Laclau J.-P., Ranger J., Nzila J.D., Bouillet J.-P., Deleporte P., 2003c. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo. 2. Chemical composition of soil solutions. *Forest Ecology and Management* 180, 527-544.

Laclau J.-P., Toutain F., Thongo A., Arnaud M., Joffre R., Ranger J., 2004. The function of the superficial root mat in the biogeochemical cycles of nutrients in Congolese *Eucalyptus* plantations. *Annals of Botany*, 93, 249-261.

Laclau J.-P., Ranger J., Deleporte P., Nouvellon Y., Saint-André L., Marlet S., Bouillet J.-P., 2005. Nutrient cycling in a clonal stand of *Eucalyptus* and an adjacent savanna ecosystem in Congo. 3. Input-output budgets and consequences for the sustainability of the plantations. *Forest Ecology and Management*, 210, 375-391.

Laclau J.-P., Bouillet J.P., Gonçalves J.L.M., Silva E.V., Jourdan C., Cunha M.C.S., Moreira M.R., Saint-André L., Maquère V., Nouvellon Y., Ranger J., 2008. Mixed-species plantations of *Acacia mangium* and *Eucalyptus grandis* in Brazil. 1. Biomass allocation and net primary production. *Forest Ecology and Management*, 255, 3905-3917.

Laclau J.-P., Almeida J.C.R., Gonçalves J.L.M., Saint-André L., Ventura M., Ranger J., Moreira R.M., Nouvellon Y., 2009a. Influence of nitrogen and potassium fertilization on leaf life span and allocation of above-ground growth in *Eucalyptus* plantations. *Tree Physiology*, 29, 111-124.

Laclau J.-P., Gonçalves J.L.M., Maquère V., Krushe, A.V., Poggiani F., Moreira R.M., Piccolo M.C., Lima W.P., Stape J.L., Ranger J., 2009b. Processos de transferência e balanço de água e de nutrientes em povoamentos de *Eucalyptus* que receberam aplicações de nitrogênio e de biossólido: reflexos sobre a sustentabilidade. Quarto relatório científico Projeto N°2002/11827-9, FAPESP, São Paulo, Brazil, 52 pp.

Laclau J.-P., Ranger J., Gonçalves J.L.M., Maquère V., Krushe A.V., M'Bou Thongo A., Nouvellon Y., Saint-André L., Bouillet J.-P., Piccolo M.C., Deleporte P., 2010a. Biogeochemical cycles of nutrients in tropical *Eucalyptus* plantations. Main features shown by intensive monitoring in Congo and Brazil. *Forest Ecology and Management*, 259, 1771-1785.

Laclau J.-P., Levillain J., Deleporte P., Nzila J.D., Bouillet J.-P., Saint-André L., Versini A., Mareschal L., Nouvellon Y., Thongo M'Bou A., Ranger J., 2010b. Organic residue mass at planting is an excellent predictor of tree growth in *Eucalyptus* plantations established on a sandy tropical soil. *Forest Ecology and Management*, 260, 2148-2159.

Landsberg J., 1999. The Ways Trees Use Water. Publication No. 99/3, Rural Industries Research and Development Corporation, Kingston, Australia, ISBN 0 642 57811 7.

Lata J.-C., Degrange V., Raynaud X., Maron P.-A., Lensi R., Abbadie L., 2004. Grass populations control nitrification in savanna soils. *Functional Ecology* 18, 605–611.

Legout A., Nys C., Picard J.-F., Turpault M.-P., Dambrine E., 2009. Effects of storm Lothar (1999) on the chemical composition of soil solutions and on herbaceous cover, humus and soils (Fougères, France). *Forest Ecology and Management* 257, 800–811.

Lehmann, J., 2003. Subsoil root activity in tree-based cropping systems. *Plant and Soil* 255, 319–331.

Le Maire G., Marsden C., Verhoef W., Ponzoni F.J., Lo Seen D., Bégué A., Stape J.L. & Nouvellon Y. 2011a. Leaf area index estimation with MODIS reflectance time series and model inversion during full rotations of *Eucalyptus* plantations. *Remote Sensing of Environment*, 115 (2): 586-599.

Le Maire G., Marsden C., Nouvellon Y., Grinand C., Hakamada R., Stape J.L., Laclau J.-P., 2011b. MODIS NDVI time-series allow the monitoring of *Eucalyptus* plantation biomass. *Remote Sensing of Environment*, accepted.

Likens G.E., Driscoll C.T., Buso D.C., Siccama T.G., Johnson C.E., Lovett G.M., Fahey T.J., Reiners W.A., Ryan D.F., Martin C.W., Bailey S.W., 1998. The biogeochemistry of calcium at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 41, 89–173.

Likens G.E., Driscoll C.T., Buso D.C., Mitchell M.J., Lovett G.M., Bailey S.W., Siccama T.G., Reiners W.A., Alevell C., 2002. The biogeochemistry of sulfur at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 60, 235–316.

Lima W.P., Zakia M.J.B., 2006. As Florestas Plantadas e a Água: Implementando o conceito da microbacia hidrográfica como unidade de planejamento. Editora RiMa, São Carlos, Brazil, 218 pp.

Liu S., Munson R., Johnson D., Gherini S., Summers K., Hudson R., Wilkinson K., Pitelka L., 1991. Application of a nutrient cycling model (NuCM) to a northern mixed hardwood and a southern coniferous forest. *Tree Physiol.* 9, 173-184.

Loumeto J.J., Huttel C., 1997. Undestory vegetation in fast-growing tree plantations on savanna soils in Congo. *Forest Ecology and Management*, 99, 65-81.

Lovett G.M., Likens G.E., Buso D.C., Driscoll C.T., Bailey S.W., 2005. The biogeochemistry of chlorine at Hubbard Brook, New Hampshire, USA. *Biogeochemistry* 72, 191–232.

Luo Y., Melillo J., Niu S., Beier C., Clark J.S., Classen A.T., Davidson E., Dukes J.S., Evans R.D., Field C.B., Czimczik C.I., Keller M., Kimball B.A., Kueppers L.M., Norby R., Peline S.L., Pendall E., Rastetter E., Six J., Smith M., Tjoelker M.G., Torn M.S., 2011. Coordinated approaches to quantify long-term ecosystem dynamics in response to global change. *Global Change Biology* 17, 843–854.

Manning D.A.C., 2010. Mineral sources of potassium for plant nutrition. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30, 281–294.

Maquère, V., 2008. Dynamics of mineral elements under a fast-growing *Eucalyptus* plantation in Brazil. Implication for soil sustainability. Ph.D. Thesis, Agroparitech, Paris, 369 pp.

Mareschal L., Bonnaud P., Turpault M.-P., Ranger J., 2010. Impact of common European tree species on the chemical and physicochemical properties of fine earth: an unusual pattern. *European Journal of Soil Science* 61, 14–23.

Mareschal L., Nzila J.D., Turpault M.-P., Ranger J., Thongo M'Bou A., Mazoumbou J.-C., Bouillet J.-P., Laclau J.-P., 2011. Mineralogical and physico-chemical properties of Ferralic Arenosols derived from unconsolidated plio-pleistocenic deposits in the coastal plains of Congo. *Geoderma*, 162, 159-170.

Marques, R., Ranger, J., Gelhaye, D., Pollier, B., Ponette, Q., Goedert, O., 1996. Comparison of chemical composition of soil solutions collected by zero-tension plate lysimeters with those from ceramic-cup lysimeters in a forest soil. *Eur. J. Soil Sci.* 47 (3), 407–417.

Marques, R., Ranger, J., Villette, S., Granier, A., 1997. Nutrient dynamics in a chronosequence of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) stands on the Beaujolais Mounts (France). 2. Quantitative approach. *Forest Ecol. Manage.* 92, 167–197.

Maurice J., Laclau J.-P., Scorzoni Re D., Gonçalves J.L.M., Nouvellon Y., Bouillet J.-P., Stape J.-L., Ranger J., Behling M., Chopart J.-L., 2010. Fine root isotropy in *Eucalyptus grandis* plantations. Towards the prediction of root length densities from root counts on trench walls. *Plant Soil*, 334, 261-275.

Mendham, D.S., O'Connell, T.S., Grove, S.J., Rance, S.J., 2003. Residue management effects on soil carbon and nutrient contents and growth of second rotation eucalypts. *Forest Ecology and Management* 181, 357-372.

Meinen C., Hertel D., Leuschner C., 2009. Biomass and morphology of fine roots in temperate broad-leaved forests differing in tree species diversity: is there evidence of below-ground overyielding? *Oecologia* 161, 99–111.

Millard P, Grelet G.-A., 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology* 30, 1083–1095.

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.

Nambiar E.K.S., Fife D.N., 1987. Growth and nutrient retranslocation in needles of radiata pine in relation to nitrogen supply. *Ann. Bot.* 60, 147–156.

Nambiar, E.K.S., 2008. Introduction: sustained productivity of plantation forests in the tropics: a decade of research partnership. In: Nambiar, E.K.S. (Ed.), Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests. Proceedings of

Workshops in Piracicaba (Brazil) 22–26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6–9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 1–3.

Nepstad D.C., Carvalho C.R., Davidson E.A., Jipp P.H., Lefebvre P.A., Negreiros G.H., da Silva E.D., Stone T.A., Trumbore S.E., Vieira S., 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* 372, 666–669.

Novais R.F., Barros N.F., Neves J.C.L., 1986. Interpretação de análise química do solo para o crescimento e desenvolvimento de Eucalyptus spp. Níveis críticos de implantação e de manutenção. *Revista Árvore* 10, 105–111.

O’Hehir J.F., Nambiar E.K.S., 2010. Productivity of three successive rotations of *P. radiata* plantations in South Australia over a century. *Forest Ecology and Management* 259, 1857–1869.

Paquette A., Messier C., 2011. The effect of biodiversity on tree productivity: from temperate to boreal forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 20, 170-180.

Parker, G.G., 1983. Throughfall and stemflow in the forest nutrient cycle. *Adv. Ecol. Res.*, 13, 57-120.

Piketty M.G., Wichert M., Fallot A., Aimola L., 2009. Assessing land availability to produce biomass for energy: The case of Brazilian charcoal for steel making. *Biomass and Bioenergy*, 180-190.

Plassard C., Dell B., 2010. Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology* 30, 1129–1139.

Pregitzer K.S., Deforest J.L., Burton A.J., Allen M.F., Ruess R.W., Hendrick R.L., 2002. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs* 72, 293–309.

Ranger J., Bonneau M., 1984. Effets prévisibles de l’intensification de la production et des récoltes sur la fertilité des sols de forêts. Le cycle biologique en forêt. *R.F.F.*, Vol. XXXVIII, 2, 93-111.

Ranger J., Mohamed Ahamed D., Gelhaye D., 1994. Effet d’un amendement calco-magnésien associé ou non à une fertilisation, sur le cycle biogéochimique des éléments nutritifs dans une plantation d’épicéa commun (*Picea abies* Karst) déperissant dans les Vosges. *Ann. Sci. For.* 51, 455-475.

Ranger J., Colin-Belgrand M., 1996. Nutrient dynamics of chestnut tree (*Castanea sativa* Mill.) coppice stands. *Forest Ecol. Manage.* 86, 259–277.

Ranger J., 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., Loyer S., Gelhaye D., Pollier B., Bonnaud P., 2007. Effects of the clear-cutting of a Douglas-fir plantation (*Pseudotsuga menziesii* F.) on the chemical composition of soil solutions and on the leaching of DOC and ions in drainage waters. *Ann. For. Sci.* 64, 183–200.

- Richards A.E., Forrester D.I., Bauhus J., Scherer-Lorenzen M., 2010. The influence of mixed tree plantations on the nutrition of individual species: a review. *Tree Physiology* 30, 1192–1208.
- Rodrigues-Navarro, A., Rubio, F., 2006. High-affinity potassium and transport systems in plants. *Journal of Experimental Botany* 57 (5), 1149–1160.
- Rumpel C., Kögel-Knabner I., 2011. Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant Soil* 338, 143–158.
- Ryan, M.G., 1991. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. *Tree Physiol.*, 9, 255–266.
- Ryan, M. G., et al. 2010. Factors controlling Eucalyptus productivity: How water availability and stand structure alter production and carbon allocation. *Forest Ecology and Management* 259, 1695–1703.
- Saint-André L., Nouvellon Y., Laclau J.-P., Ranger J., Bouillet, J.-P., Nzila, J.D., Deleporte, P., Gonçalves, J.L.M., 2008. Modelling nutrient cycling and integration nutrient cycling into growth models. In: Nambiar, E.K.S., Ranger, J., Tiarks, A., Toma, T., (Ed.), Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests. Proceedings of Workshops in Congo July 2002 and China February 2003. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 171–184.
- Saint-André L., Laclau J.-P., Deleporte P., Gava J.L., Gonçalves J.L.M., Mendham D., Nzila J.D., Smith C., du Toit B., Xu D.P., Sankaran K.V., Marien J.N., Nouvellon Y., Bouillet J.-P., Ranger J., 2008. Slash and litter management effects on *Eucalyptus* productivity: a synthesis using a growth and yield modelling approach. In: Nambiar, E.K.S. (Ed.), Site Management and Productivity in Tropical Plantation Forests. Proceedings of Workshops in Piracicaba (Brazil) 22–26 November 2004 and Bogor (Indonesia) 6–9 November 2006. CIFOR, Bogor, Indonesia, pp. 173–189.
- Saleska S.R., Didan K., Huete A.R., da Rocha H.R., 2007. Amazon forests green-up during 2005 drought. *Science* 318, 612.
- Sansaloni, C.P., Petroli, C.D., Carling, J., Hudson, C.J., Steane, D.A., Myburg, A.A., Grattapaglia, D., Vaillancourt, R.E., Kilian, A., 2010. A high-density Diversity Arrays Technology (DArT) microarray for genome-wide genotyping in Eucalyptus. *Plant Methods* 30 June 2010, 16.
- Saur E., Nambiar E.K.S., Fife D.N., 2000. Foliar nutrient retranslocation in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.* 20, 1105–1112.
- Schenk H.J., Callaway R.M., Mahall B.E., 1999. Spatial root segregation: are plants territorial? *Advances in Ecological Research* 28, 145–180.
- Scott D.F., Prinsloo F.W., 2008. Longer-term effects of pine and eucalypt plantations on streamflow. *Water Resources Research* 44, W00A08.

Silveira R.L.V.A., 2006. Sistema de adubação e monitoramento proposto pela RR. Proceedings du symposium “Nutrição das plantações de eucaliptos”. 5-8 Juin 2006, São Pedro, Brésil.

Specht R.L., 1996. Influence of soils on the evolution of the eucalypts. In : Nutrition of eucalypts, Eds. P.M. Attiwill and M.A. Adams, CSIRO Australie, 31-60.

Staelens, J., Houle, D., De Schrijver, A., Neiryck, J., Verheyen, K., 2008. Calculating dry deposition and canopy exchange with the canopy budget model: reviews of assumptions and application to two deciduous forests. *Water Air Soil Pollut.* 191, 149–169.

Stape, J.L., Binkley, D., Ryan, M., 2004. Eucalyptus production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. *Forest Ecol. Manage.* 193, 17–31.

Stape J.L., Binkley D., Jacob W.S., Takahashi E.N., 2006. A twin-plot approach to determine nutrient limitation and potential productivity in Eucalyptus plantations at landscape scales in Brazil. *Forest Ecology and Management* 223, 358–362.

Stape J.L., Binkley D., Ryan M.G., Fonseca S., Loos R.A., Takahashi E.N., Silva C.R., Silva S.R., Hakamada R.E., Ferreira J.M.A., Lima A.M.N., Gava J.L., Leite F.P., Andrade H.B., Alves J.M., Silva G.G.C., Azevedo M.R., 2010. The Brazil Eucalyptus Potential Productivity Project: Influence of water, nutrients and stand uniformity on wood production. *Forest Ecology and Management* 259, 1684–1694.

Stewart WM, Hammond LL, Van Kauwenbergh SJ (2005) Phosphorus as a natural resource. pp. 3–22. In: J.T. Sims and A.N. Sharpley (ed.) Phosphorus: Agriculture and the environment. *Agronomy* No. 46. ASA-CSSA-SSSA, Madison, WI.

Subbarao, G.V., Ito, O., Berry, W.L., Wheeler, R.M., 2003. Sodium: a functional plant nutrient. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22, 391–416.

Subbarao G.V., Rondon M., Ito O., Ishikawa T., Rao I.M., Nakahara K., Lascano C., Berry W.L., 2007. Biological nitrification inhibition (BNI) is it a widespread phenomenon? *Plant Soil* 294, 5–18.

Sunderlin W.D., Resosudarmo I.A.P., 1996. Rates and cause of deforestation in Indonesia: towards a resolution of the ambiguities. Cifor occasional paper N°9, 23 p.

Switzer G.L., Nelson L.E., 1972. Nutrient accumulation and cycling in Lobolly Pine (*Pinus taeda* L.) plantations ecosystems : the first twenty years. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 36, 143-147.

Thongo M’Bou A., 2008. Etude du système racinaire de l’Eucalyptus en plantation tropicale : analyse architecturale, croissance et respiration. Thèse de doctorat, Université Henri Poincaré, Nancy I, 181 pp.

Tilman D (1999) Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proc Natl Acad Sci USA* 96, 5995–6000.

- Tilman D, Cassman K G, Matson P A, Naylor R, Polasky S (2002) Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature* 418, 671–677.
- Ulrich B., 1973. Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. C. R. Congrès Paris 1973, IUFRO/FAO, 23-34.
- Vanclay J.K., 2009. Managing water use from forest plantations. *Forest Ecology and Management* 257, 385–389.
- van der Heijden G., Legout A., Nicolas M., Ulrich E., Johnson D.W., Dambrine E., 2011. Long-term sustainability of forest ecosystems on sandstone in the Vosges Mountains (France) facing atmospheric deposition and silvicultural change. *Forest Ecology and Management* 261, 730–740.
- Verburg P.S.J., Johnson D.W., Harrison R., 2001. Long-term nutrient cycling patterns in Douglas-fir and red alder stands: a simulation study. *Forest Ecology and Management* 145, 203-217.
- Voigtlaender M., Laclau J.-P., Gonçalves J.L.M., Piccolo M.C., Moreira M.Z., Nouvellon Y., Ranger J., Bouillet J.-P., 2011. Introducing *Acacia mangium* trees in *Eucalyptus grandis* plantations: consequences for soil organic matter stocks and nitrogen mineralization. *Plant Soil*, accepted.
- Wilcke W., Liliensein J., 2005. Nutrient leaching in Oxisols under native and managed vegetation in Brazil. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69, 1152–1161.
- Yanai R.D., Battles J.J., Richardson A.D., Blodgett C.A., Wood D.M., Rastetter E.B., 2010. Estimating Uncertainty in Ecosystem Budget Calculations. *Ecosystems* 13, 239–248.
- Yuste J.C., Peñuelas J., Estiarte M., Garcia-Mas J., Mattana S., Ogaya R., Pujol M., Sardans J., 2011. Drought-resistant fungi control soil organic matter decomposition and its response to temperature. *Global Change Biology* 17, 1475–1486.
- Zhu Z., Arp P.A., Meng F., Bourque C.P.-A., Foster N.W., 2003a. A forest nutrient cycling and biomass model (ForNBM) based on year-round, monthly weather conditions. Part I. Assumption, structure and processing. *Ecol. Model.* 169, 347–360.
- Zhu Z., Arp P.A., Meng F., Bourque C.P.-A., Foster N.W., 2003b. A forest nutrient cycling and biomass model (ForNBM) based on year-round, monthly weather conditions. Part II. Calibration, verification, and application. *Ecol. Model.* 170, 13–27.
- Zhu Z., Arp P.A., Meng F., Bourque C.P.-A., Mazumder A., 2007. Modeling response of soil productivity to biogeochemical cycling and atmospheric acid deposition in the Hayden Brook watershed (Canada) using the ForNBM model. *Ecological Modelling* 205, 410–422.