

Modélisation de la réponse des flux de respiration d'un sol forestier selon les principales variables climatiques

Dominique Perrin⁽¹⁾, Éric Laitat⁽¹⁾, Yernaux Michel⁽²⁾, Aubinet Marc⁽²⁾

⁽¹⁾ Unité de Biologie végétale. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Avenue de la Faculté, 2A. B-5030 Gembloux (Belgique). E-mail : perrin.d@fsagx.ac.be

⁽²⁾ Unité de Physique des Biosystèmes. Faculté universitaire des Sciences agronomiques de Gembloux. Avenue de la Faculté, 2A. B-5030 Gembloux (Belgique).

Cet article vise à modéliser les flux d'émission de dioxyde de carbone (CO₂) vers l'atmosphère par la respiration du sol. Dans un premier temps, nous faisons une synthèse des principales composantes des flux de respiration du sol telles qu'analysées dans la littérature. Nous présentons ensuite un système de mesures automatiques installé dans une parcelle forestière de hêtre à Vielsalm (Ardenne, Belgique). Ce système a enregistré une mesure des flux du sol et des variables climatiques toutes les 30 minutes. Sa résolution spatiale était limitée à six anneaux de 20 cm de diamètre disposés en arc de cercle de deux mètres de diamètre. Les mesures ont été analysées selon leurs composantes climatiques : la température et l'humidité relative du sol. Nous avons analysé 22.926 cycles de mesures de flux de respiration du sol, au terme d'une procédure stricte de sélection des données, pour caractériser les flux de respiration du sol selon les principales composantes environnementales. Nous avons modélisé ces flux selon la température du sol par une fonction Q₁₀ et par une loi d'Arrhénius avec l'énergie d'activation variable selon la température, qui donnent toutes deux des résultats très proches. Notre meilleure estimation de Q₁₀ est de 3,86 et celle de A dans la loi d'Arrhénius est de 17.479. Nous avons ensuite ajusté deux segments de droites en deçà et au delà de 0,27 m³·m⁻³ d'eau dans le sol pour décrire la réponse des flux de respiration à l'humidité du sol. La température du sol à 4,5 cm explique plus de 86 % des flux de respiration du sol. L'humidité relative peaufine l'ajustement de 2 %.

Mots-clés. Sol forestier, dioxyde de carbone, respiration du sol, système racinaire, flore microbienne, flux, modèle, relation sol atmosphère.

Modelling of the response of forest soil respiration fluxes to the main climatic variables. The objective of this article is to model the carbon dioxide (CO₂) efflux to the atmosphere due to soil respiration. First, we will synthesize the main components of soil respiration fluxes as found in the literature. Then, we will present a system of automatic measurements, which was set up in a forest stand in Vielsalm (Ardennes, Belgium). This system recorded measurements of soil efflux and of climatic variables every 30 minutes. Its spatial resolution was limited to six collars of 20 cm diameter in a two-meter diameter curve. The measurements were analyzed according to their climatic components: temperature and relative soil water content. We analyzed 22,926 cycles of soil respiration measurements, and we followed a strict procedure of data selection in order to characterize soil respiration fluxes according to the main environmental components. We modeled those soil temperature-dependent fluxes with a Q₁₀ function and Arrhenius' law with temperature-adjusted activation energy, which both gave very similar results. Our best estimation for Q₁₀ is 3.86 and for A in Arrhenius' law, 17,479. We then adjusted two line segments beneath and beyond 0.27m³·m⁻³ of water in the soil in order to describe the response of respiration fluxes to soil moisture content. The soil temperature at 4.5 cm could explain over 86 % of the soil respiration fluxes. Relative moisture content narrows this by 2 %.

Keywords. Forest soils, carbon dioxide, soil respiration, root system, microbial flora, flow, models, soil air relations, carbon, flow

1. INTRODUCTION

L'étude du cycle planétaire du carbone (C) connaît un essor important depuis quelques années en raison du changement climatique. À l'échelle mondiale, les écosystèmes terrestres séquestrent annuellement $1,4 \pm 0,7$ Pg¹C·an⁻¹, soit 22,2 % du flux des combustibles fossiles (IPCC, 2001). Le stockage de C

dans les écosystèmes terrestres s'effectue dans deux réservoirs : la végétation et le sol. Les forêts représentent 48 % de la capacité totale de stockage de C dans les écosystèmes terrestres mondiaux (Melillo *et al.*, 1993 ; Watson *et al.*, 2000 ; IPCC, 2001). Les quantités de C dans les sols forestiers sont estimées à 62 % du stock total de C dans les forêts. La capacité de séquestration de C par les écosystèmes terrestres résulte de la différence entre la productivité primaire brute (*Gross Primary Production*, GPP) due à la photosynthèse et le CO₂ émis par la respiration des

¹ Pg = pétagramme = 10¹⁵ g = 10¹² kg = 1000 Megatonnes (Mt) = un milliard de tonnes = un Gigatonne (10⁹t).

végétaux et la respiration du sol (R_s). À l'échelle globale, la GPP représente 120 Pg C·an⁻¹. La respiration du sol est comprise entre 50 à 75 Pg C·an⁻¹ (Raich, Schlesinger 1992 ; Schimel, 1995 ; Schlesinger, Andrews, 2000). Elle constitue la principale source d'émission de CO₂ à partir des écosystèmes terrestres et représente de 60 à 80 % de la respiration totale de l'écosystème forestier (Meir *et al.*, 1996 ; Law *et al.*, 1999 ; Janssens *et al.*, 2000). La respiration du sol s'exprime en $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ou en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$. Elle résulte de l'activité des micro-organismes et de la faune du sol qui décomposent la matière organique (respiration hétérotrophe), de la respiration des racines des végétaux généralement associées à des microorganismes (respiration autotrophe rhizomicrobienne), et, dans une moindre mesure, de l'oxydation chimique de composés organiques (Burton, Beauchamps, 1994). Le flux de CO₂ échangé à la surface du sol dépend de la vitesse de production de ce gaz dans le sol, fonction de variables édaphiques et climatiques, et de la capacité du sol à stocker le CO₂ respiré, fonction de sa porosité et de la vitesse du vent au-dessus du sol. Le bilan de C des écosystèmes forestiers sera modifié par le réchauffement climatique. La compréhension des flux de respiration du sol est capitale (Davidson, Trumbore, 2000 ; Valentini *et al.*, 2000). Elle nécessite la modélisation des flux, en particulier, pour les forêts tempérées, dont le potentiel de séquestration du C est bien établi (Anderson, 1992 ; Vogt *et al.*, 1995).

2. VARIABLES EXPLICATIVES DE LA RESPIRATION DU SOL

2.1. La température

De nombreuses études ont démontré une corrélation positive entre la respiration du sol (R_s) et la température du sol (T_s), en l'absence d'autres facteurs limitants tels qu'une faible teneur en eau ou des conditions pédologiques extrêmes, parmi lesquelles la forte salinité du sol (Singh, Gupta, 1977 ; Raich, Schlesinger, 1992 ; Fang, Moncrieff 2001 ; Janssens *et al.*, 2003). La température du sol expliquerait la variabilité temporelle des flux du sol de 60 à 90 % en forêts boréales et tempérées, mais de 20 à 30 % seulement en zone méditerranéenne, où l'humidité du sol devient le principal facteur explicatif (Trumbore *et al.*, 1996 ; Matteucci *et al.*, 2000 ; Rey *et al.*, 2002). Différentes équations sont utilisées pour décrire la réponse des flux de respiration du sol à la température (Janssens *et al.*, 2003). Les fonctions linéaires (Anderson, 1973) et puissance (Kucera, Kirkham 1971) sont purement empiriques. Leurs ajustements sur les données expérimentales sont peu satisfaisants dans le cas des sols forestiers (Fang, Moncrieff, 2001).

La relation entre la respiration du sol en forêt et la température a été également modélisée empiriquement par une fonction sigmoïde (Janssens *et al.*, 1999 ; Matteucci *et al.*, 2000). Elle permet de prendre en compte une température minimale et une température maximale correspondant à un arrêt de la respiration du sol. Néanmoins, la généralisation de cette relation est délicate, les températures extrêmes n'étant jamais atteintes dans les écosystèmes tempérés (Janssens *et al.*, 2003). Les modèles les plus appliqués dans les études sur la respiration du sol en forêt ont la forme d'une équation exponentielle, en particulier la relation en Q_{10} et la fonction d'Arrhenius.

Le facteur Q_{10} représente l'augmentation de la respiration du sol suite à l'augmentation de la température de 10°C (**Équation 1**) (Winkler *et al.*, 1996).

$$Q_{10} = \frac{R_{s_{T_s+10}}}{R_{s_{T_s}}} \quad \text{Équation 1}$$

où $R_{s_{T_s}}$ et $R_{s_{T_s+10}}$ sont respectivement les flux de respiration du sol en $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ mesurés aux températures T_s et T_s+10 en °C.

En considérant la valeur de Q_{10} comme indépendante de la température, ce facteur peut être calculé sur base de l'**équation 2** (Fang, Moncrieff, 2001)

$$Q_{10} = \frac{R_{s_{T_{s2}}}}{R_{s_{T_{s1}}}}^{10/(T_{s2}-T_{s1})} \quad \text{Équation 2}$$

où $R_{s_{T_{s1}}}$ et $R_{s_{T_{s2}}}$ sont les valeurs de flux de respiration du sol en $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ mesurées aux températures du sol T_{s1} et T_{s2} en °C.

Raich et Schlesinger (1992) proposent une valeur médiane du facteur Q_{10} pour les sols forestiers de 2,4 dans la gamme des valeurs mesurées de 1,3 à 3,3. Davidson *et al.* (1998) ont calculés des valeurs de Q_{10} pour les sols forestiers aux US variant de 3,4 à 3,6. Janssens *et al.* (2000) trouvent des valeurs de Q_{10} comprises entre 2 et 6 pour une sélection de sites répartis au travers de l'Europe.

L'utilisation de la fonction exponentielle simple en Q_{10} , telle que présentée par l'**équation 2**, est souvent critiquée parce que le facteur Q_{10} décroît lorsque la température augmente. Par exemple, une augmentation de température de 0 °C à 1 °C conduit à une augmentation de 22 % de la respiration du sol, tandis qu'une variation de 25 °C à 26 °C donne une différence de flux de CO₂ de 5 % (Howard, Howard, 1979 ; Lloyd, Taylor, 1994 ; Kirschbaum, 1995 ; Fang, Moncrieff, 2001 ; Janssens, Pilegaard, 2003). Ce fait est probablement dû à la modification de la taille et de

la proportion relative des populations d'organismes vivants responsables de la production de CO₂, ainsi que d'autres processus saisonniers comme l'apport de litière fraîche. La sensibilité à la température des microorganismes et des végétaux est fondamentalement différente. La respiration rhizomicrobienne est en effet plus sensible aux variations de température que la respiration hétérotrophe (Killham, 1994 ; Boone *et al.*, 1998). Ainsi, Janssens et Pilegaard (2003) ont mesuré la respiration du sol en hêtraie au Danemark et ont calculé des valeurs de Q₁₀ variant de 1,4 en été à 23,1 en hiver. Cette dernière valeur correspond à des températures inférieures à 3°C. En général, pour un même type de peuplement, les valeurs de Q₁₀ mesurées en forêt boréale sont supérieures aux valeurs mesurées en forêt tempérée (Wardle, 1992). En application de l'équation 3, la relation exponentielle simple en Q₁₀ calculée sur toute l'année sous-estime généralement la respiration du sol à basse température et la surestime à haute température (Fang, Moncrieff, 2001).

Lloyd et Taylor (1994) ont proposé une relation exponentielle d'Arrhenius, faisant intervenir une énergie d'activation variable en fonction de la température, telle que présentée dans l'équation 3, afin de mieux répondre à la variation de la sensibilité de la réponse aux basses et hautes températures (Lloyd, Taylor, 1994 ; Fang, Moncrieff, 2001).

$$R_s = R_{s_{10}} * e^{Ea * \frac{(T_s + 273.2) - 283.15}{283.15 * (T_s + 273.2)} * Rg}$$

où

$$Ea = a * \frac{(T_s + 273.2)}{(T_s + 273.2) - 227.13} \quad \text{Équation 3}$$

R_s est la respiration du sol (μmolCO₂·m⁻²·s⁻¹), R_{s10} la respiration du sol à la température de référence de 10 °C (μmolCO₂·m⁻²·s⁻¹), T_s la température du sol (°C), R_g la constante des gaz parfaits 8,314 j·mol⁻¹·K⁻¹ et Ea l'énergie d'activation (J·mol⁻¹).

2.2. Les autres facteurs climatiques

La respiration du sol est limitée pour les faibles et les forts taux d'humidité du sol. Diverses relations empiriques ont été ajustées sur des données expérimentales (Janssens *et al.*, 1999). Une relation empirique incluant à la fois la température du sol et l'humidité du sol a été proposée par Epron *et al.*, (1999). Dans les écosystèmes forestiers secs, on observe des pics d'émission directement après des fortes pluies (Matteucci *et al.*, 2000). Ces événements brusques trouvent deux explications. D'une part, les

pluies contribuent à augmenter la quantité de C organique dans la solution du sol et le rendre plus facilement métabolisable par les microorganismes. D'autre part, l'eau chasse les gaz des pores du sol. Raich et Schlesinger (1992) ont observé une corrélation positive entre la hauteur de précipitation et le flux du sol annuel à l'échelle mondiale. Toutefois, Janssens *et al.* (2003) n'ont pas obtenu de confirmation cette relation à l'échelle de parcelles de mesures.

Les flux de respiration du sol dépendent non seulement de la production de CO₂ par les racines et les microorganismes, mais aussi du transport du CO₂ jusqu'à la surface du sol (Fang, Moncrieff, 1999). Les différences de pression atmosphérique et les turbulences à la surface du sol peuvent également influencer la respiration du sol (Baldocchi, Meyers, 1991 ; Hanson *et al.*, 1993). Ces facteurs sont à prendre en considération pour la description de la variabilité de la respiration à l'échelle temporelle de l'heure ou de la journée dans des modèles mécanistiques (Fang, Moncrieff 2001). Ils influencent peu le bilan annuel.

2.3. Qualité et quantité de litière et type de végétation

La décomposition de la litière par la minéralisation constitue la principale composante de la respiration hétérotrophe. Bowden *et al.* (1993) estiment à 37 % la part de la respiration du sol provenant de la minéralisation de la litière en forêt tempérée. Ewel *et al.* (1987) évaluent cette même part entre 10 et 20 %. La dégradabilité de la litière est directement influencée par sa qualité chimique. Ainsi, le taux de décomposition de la litière est directement contrôlé par le contenu en azote, en polyphénols et en lignine. La respiration du sol des forêts tempérées varie de 600 à 700 gC·m⁻²·an⁻¹. Les flux annuels semblent corrélés avec la productivité nette de l'écosystème (*Net Primary Productivity*, NPP). Ainsi, Raich et Potter (1995) trouvent une corrélation positive entre la NPP et la respiration annuelle du sol. Cette tendance a été également mise en évidence par Janssens *et al.* (2001). Une NPP élevée génère des flux de respiration du sol élevés et *vice versa* : l'augmentation des flux de CO₂ du sol peut également conduire à une augmentation de la NPP. En effet, la minéralisation de la matière organique du sol conduit à une libération d'éléments nutritifs, dont l'azote, le phosphore et le potassium par exemple, qui fertilisent les arbres et influencent directement la croissance de la végétation. Il ne s'agit donc pas de variables indépendantes. Ce phénomène est particulièrement manifeste dans les forêts boréales, où les éléments nutritifs sont limitants. La NPP est également corrélée avec la quantité de litière. À l'échelle annuelle, la respiration du sol est directement

corrélée avec la croissance racinaire, et la dynamique racinaire dépend de l'espèce (Raich, Tufekcioglu, 2000).

2.4. Effet du changement climatique

Certains auteurs ont montré que la respiration du sol était plus importante en atmosphère enrichie en CO₂ (Ceulemans *et al.*, 1999). Cette augmentation serait due à l'accroissement de la croissance racinaire (Lebègue *et al.*, 2004) et du turnover racinaire (Pritchard *et al.*, 2001 ; Matamala *et al.*, 2003). L'augmentation de CO₂ a aussi pour effet de prolonger la durée de saison de végétation et la respiration rhizomicrobienne pourrait devenir plus importante. D'autres auteurs ne suivent pas cette hypothèse d'augmentation de la respiration du sol suite au changement du climat (Liski *et al.*, 1999 ; Giardina, Ryan, 2000 ; Grace, Rayment, 2000).

3. MATÉRIEL ET MÉTHODE

La forêt de Vielsalm est située en Ardenne belge. La parcelle de mesures se situe à 495 m d'altitude. Elle est formée de hêtres (*Fagus sylvatica* L.) de 27 m de haut. Le sol est profond de 100 à 150 cm et est classifié dans les Cambisols dystriques. La composition structurale est de 55 % de limons, 27 % de sable et 18 % d'argile. Une description détaillée du site est donnée dans Laitat *et al.*, 2000.

Le système automatique de mesure des flux de respiration du sol a été installé au cours de l'année 1999 (Longdoz *et al.*, 2000). Il repose sur le principe d'une chambre fermée dynamique dans laquelle la mesure de flux de respiration du sol est déduite de l'accroissement linéaire de la teneur en CO₂ dans l'air d'une chambre de mesure. Chaque anneau a un diamètre de 200 mm et une hauteur variant de 80 à 90 mm. Le système utilisé ici est formé de six anneaux disposés sur un demi arc de cercle de 2 m de rayon. Lors de la mesure, un couvercle hermétique porté sur un bras automatisé se pose sur un anneau qui constitue la chambre de mesure. Les tuyaux d'entrée et de sortie d'air sont disposés dans le couvercle. Lors de la fermeture d'un anneau par le couvercle, une pompe absorbe l'air, l'achemine vers un analyseur de CO₂ par absorption infra-rouge (PP system, Hitchin, Hertfordshire, United Kingdom) et le renvoie vers l'anneau pour éviter toute différence de pression entre la chambre et l'atmosphère. L'élévation de la concentration en CO₂ dans l'air de l'anneau, résultant des flux de respiration du sol dans un milieu confiné, est mesurée toutes les secondes. L'ouverture du couvercle se fait après 120 secondes de mesures et le cycle se poursuit sur l'anneau suivant. Toutes les 30 minutes, un nouveau cycle complet de mesures sur les six anneaux démarre. Un système d'acquisition des

données enregistre par périodes de 30 minutes : la pression atmosphérique en Pa (MPX41-Motorola, Wiesbaden, Deutschland), la température du sol à 4,5 cm, 6,5 cm et 10 cm de profondeur, la température de l'air à neuf mètres de hauteur en °C (pt1000, H-Cal Eng., El Monte, California, United States), l'humidité relative du sol en m³.m⁻³ (ThétaProbe, DeltaT, Cambridge, United Kingdom) et les précipitations atmosphériques (pluviomètre 5005, Metobel, Dours, Belgique). Nous renvoyons à Aubinet *et al.* (2001) pour une description détaillée du système de mesures. Les mesures que nous présentons ici s'étendent du 1^{er} juin 2000 au 11 juillet 2003. Au cours de cette dernière année, le système a été opérationnel du 1^{er} avril au 11 juillet. Nous avons effectué un test de qualité sur les données enregistrées par le système automatique. Nous avons retenu les valeurs répondant aux critères suivants :

- une différence de pression entre la chambre et l'atmosphère inférieure à 0,2 Pa,
- un coefficient de corrélation sur le calcul de la pente d'accroissement de la concentration en CO₂ dans l'air de l'anneau supérieur à 0,95,
- l'existence d'au moins trois valeurs de flux valides par demi-heure sur base des deux critères ci-dessus.

De 90 à 95 % des mesures de flux de respiration du sol ont été validées selon ces critères pour les années 2001 et 2002.

4. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Nous avons agrégé, en moyennes horaires, journalières et mensuelles, les mesures de flux de respiration du sol semi-horaires moyens sur les six anneaux. La **figure 1** présente l'évolution des moyennes mensuelles des flux de respiration du sol pour les années 2000 à 2003. Les courbes présentent

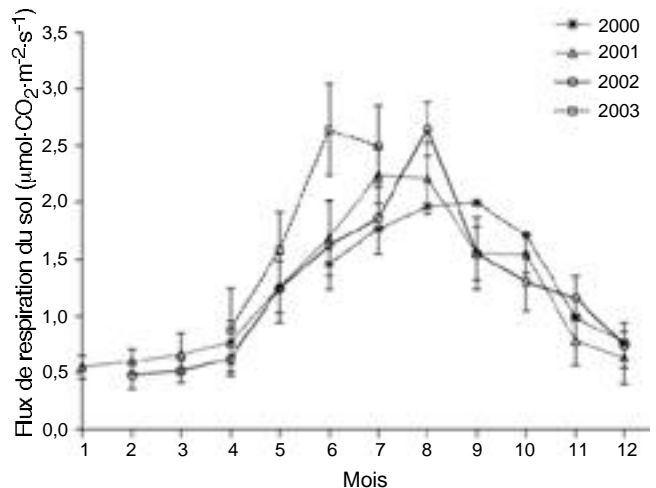


Figure 1. Moyennes mensuelles des flux de respiration du sol durant quatre années de mesures, avec leurs erreurs standards — Mean soil respiration on a monthly basis during four years of measurements, with standard deviation.

une allure similaire. La variabilité intra mensuelle est importante. Pour 2001 et 2002, les deux années complètes de mesures, les flux moyens annuels sont respectivement de 1,20 et 1,25 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Les flux maxima estivaux varient entre 2,8 et 5,0 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Les flux minima hivernaux sont de l'ordre de 0,3 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**Tableau 1**). Nous analysons ci-dessous la réponse des flux de respiration du sol en fonction de la température et de l'humidité du sol.

Tableau 1. Nombre de données validées du système de mesures, valeurs minimales et maximales des flux de respiration de sol. Mesures toutes les 30 minutes du 1^{er} juin 2000 au 17 juillet 2003 dans une forêt de hêtre à Vielsalm (Belgique) — *Number of validated data, minimal and maximal values of the soil respiration measuring system. Measurements recorded every 30 minutes between June 1, 2000 and July 17, 2003 in a beech forest in Vielsalm (Belgium).*

| Paramètres | Années de mesures | | | |
|--|-------------------|-------|-------|-------|
| | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 |
| Nombre de mesures valides | 8786 | 12997 | 11907 | 3237 |
| Flux minimum ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) | 0,330 | 0,292 | 0,288 | 0,377 |
| Flux maximum ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) | 2,831 | 3,265 | 3,295 | 5,013 |

4.1. Réponse à la température

Nous avons ajusté sur la totalité des 36.927 valeurs une loi en Q_{10} constant et une loi d'Arrhenius avec énergie d'activation inversement proportionnelle à la température (Lloyd, Taylor, 1994). Les résultats de ces ajustements sont présentés au **tableau 2**. En termes statistiques, la qualité de l'ajustement est exprimée par la valeur du coefficient de corrélation (r^2) et par l'écart type sur les résidus ($S_{y,x}$). Les résultats confirment l'importance de la température du sol comme premier facteur explicatif. La valeur élevée du r^2 et la valeur faible de $S_{y,x}$ pour les deux ajustements traduisent une bonne qualité de cette relation. La profondeur de mesure de la température du sol affecte peu, quant à elle, les résultats du modèle.

En pratiquant l'analyse sur toutes les 36.927 données, les coefficients de corrélation observés sur les équations en Q_{10} et Arrhenius sont respectivement de 0,819 et 0,832 pour les températures du sol mesurées à 4,5 cm (**Tableau 2**). Nous avons retenu la température du sol à la profondeur de 4,5 cm pour les développements suivants. Pour éviter toute interaction avec d'autres variables, nous avons exclu certaines mesures dans la suite du traitement : les mesures réalisées sous 0,27 $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ d'eau dans le sol (34,1 % des mesures) et les mesures directement après des fortes pluies correspondant à une lame d'eau de 0,10 $\text{l}\cdot\text{m}^{-2}$ par période de 30 minutes (3,8 % des mesures). Ces mesures corres-

Tableau 2. Paramètres des relations entre les flux de respiration du sol et les températures de l'air et les températures de sol mesurées à 4,5, 6,5 et 10 cm de profondeur. Les résultats des ajustements de l'équation en Q_{10} et de la loi d'Arrhenius avec énergie d'activation variable en fonction de la température sont montrés (nombre de valeurs = 36.927). Rs_{10} = flux de respiration du sol à la température de 10 °C, r_2 = coefficient de corrélation de l'ajustement, $S_{y,x}$ = écart-type des résidus de la relation, Q_{10} = paramètre de l'équation en Q_{10} , A = paramètre du calcul de l'énergie d'activation de la loi d'Arrhenius — *Parameters of the relationship between soil respiration, air temperature, and soil temperature at 4.5, 6.5, and 10 cm depth. The results of the adjustments of the Q_{10} equation and the Arrhenius law with temperature-adjusted activation energy are shown (number of values = 36.927). Rs_{10} = soil respiration fluxes at 10°C, r_2 = coefficient of adjustment correlation, $S_{y,x}$ = standard deviation of the relationship error, Q_{10} = parameter of the Q_{10} equation, A = parameter of the computing of Arrhenius' law activation energy.*

| Équations | Températures | | | |
|---|---------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---------------------------------|
| | de l'air à 9 m de haut | du sol à 4,5 cm de profondeur | du sol à 6,5 cm de profondeur | du sol à 10 cm de profondeur |
| Équation en Q_{10} | | | | |
| Q_{10} | 1,647 | 3,150 | 3,218 | 3,311 |
| Rs_{10} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) | 1,343 | 1,330 | 1,348 | 1,381 |
| r^2 | 0,515 | 0,819 | 0,824 | 0,817 |
| $S_{y,x}$ | 0,452 | 0,276 | 0,272 | 0,277 |
| Loi d'Arrhenius | | | | |
| A | 7336 | 15438 | 15635 | 15840 |
| Rs_{10} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) | 1,392 | 1,385 | 1,403 | 1,439 |
| r^2 | 0,563 | 0,832 | 0,835 | 0,828 |
| $S_{y,x}$ | 0,428 | 0,266 | 0,263 | 0,269 |

pondent à des flux particuliers, sans relation directe avec la température, ainsi que nous l'avons présenté dans les variables explicatives de la respiration du sol. Au terme de cette sélection, nous avons retenu 22.926 valeurs.

La **figure 2** et le **tableau 3** illustrent les améliorations que cette sélection des données apporte aux ajustements. Les principales différences s'observent aux plus basses et aux plus hautes températures. Les coefficients de corrélation sur l'équation en Q_{10} et la loi d'Arrhenius sont alors respectivement de 0,854 et 0,863. Nous estimons à 3,9 le paramètre Q_{10} et à 17.479 le paramètre A de la loi d'Arrhénius. Ces valeurs sont élevées comparativement à d'autres études sur les écosystèmes forestiers (Raich, Schlesinger 1992 ; Kirschbaum, 1995). Selon Davidson *et al.* (1998), ceci traduit la part prépondérante de la respiration rhizomicrobienne dans les flux du sol. La répartition des résidus présentée à la **figure 3** confirme l'absence de différences significatives sur les modélisations de flux de respiration du sol entre les modèles en Q_{10} et selon la loi d'Arrhénius.

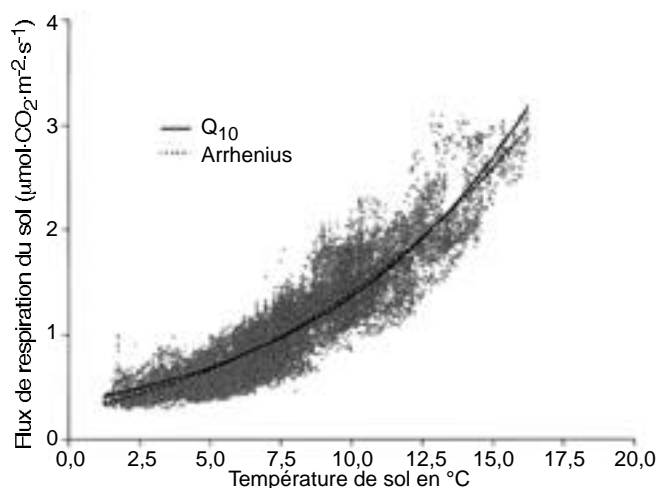


Figure 2. Relation entre les flux de respiration du sol mesurés par période de 30 minutes par le système automatique et la température du sol à 4,5 cm de profondeur. Les ajustements sont réalisés sur 22.926 valeurs. Les flux mesurés sous faible taux d'humidité de sol (inférieur à $0,27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) et moins de 12 heures après des pluies supérieures à $0,1 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2}$ par période de 30 minutes sont exclus de l'ajustement. Les courbes montrent l'ajustement de la fonction en Q_{10} et de l'équation d'Arrhénius avec l'énergie d'activation variable en fonction de la température — *Relationship between soil respiration measured at 30-minute intervals by the automatic system and soil temperature at 4.5 cm depth. Adjustments were made on 22,926 values. Fluxes measured under weak soil moisture content (less than $0.27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) and less than 12 hours after rainfall superior to $0.11 \cdot \text{m}^{-2}$ by 30-minute period are excluded from the adjustments. The curves show the adjustment of the Q_{10} function and the Arrhenius law with temperature-adjusted activation energy.*

Le **tableau 3** reprend, par année, les résultats des ajustements des modèles en Q_{10} et d'Arrhenius sur les mesures retenues, excluant l'effet de l'humidité du sol et des fortes pluies par année de mesure. Pour les années 2000, 2001 et 2002, les ajustements des équations sont satisfaisants avec un r^2 supérieur à 0,85 et un $S_{y,x}$ faible. La qualité des ajustements pour l'année 2003 est moindre. Au cours de cette année en effet le printemps fut sec et beaucoup de mesures ont été exclues de l'ajustement. De 2000 à 2002, on observe une légère augmentation des paramètres Q_{10} et A de la loi d'Arrhénius, liée à l'énergie d'activation et traduisant une augmentation de la sensibilité de la réponse à la température.

La **figure 4** présente l'évolution des valeurs de Q_{10} calculées pour chaque mois durant les années 2001 et 2002. Les valeurs de Q_{10} sont élevées en hiver et plus faibles en été. A Vielsalm, nous observons une valeur maximale hivernale de Q_{10} de 7,4 et minimale estivale de 1,1. Cette variation saisonnière du paramètre Q_{10} a déjà été mise en évidence par Janssens et Pilegaard (2003), dans le cas d'une forêt boréale. Les valeurs élevées de Q_{10} en juin 2002 sont dues à la sécheresse et au peu de données valides durant ce mois. À l'échelle journalière, les flux du sol varient peu. On observe un maximum d'amplitude de variations entre les flux diurnes et nocturnes de $0,2 \text{ µmolCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-2}$. Ces faibles fluctuations sont en phase avec l'évolution de la température du sol. En conséquence, il n'apparaît pas nécessaire de prendre en compte la variation journalière des flux du sol en vue d'estimer la respiration annuelle des sols.

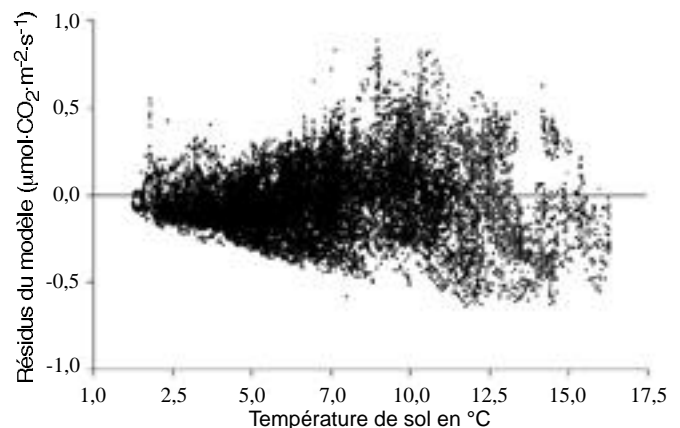


Figure 3. Répartition des résidus de la loi en Q_{10} ajustée sur 22.926 valeurs après exclusion des données relatives à une faible humidité de sol (inférieure à $0,27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) et moins de 12 heures après des pluies supérieures à $0,1 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2}$ par période de 30 minutes — *Repartition of the errors of the Q_{10} law adjusted on 22,926 values after excluding data gathered under weak soil moisture content (less than $0.27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) and less than 12 hours after rainfall superior to $0.1 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2}$ by 30-minute period.*

Tableau 3. Résultats des ajustements de l'équation en Q_{10} et de la loi d'Arrhénius avec énergie d'activation variable en fonction de la température, ajustées sur les valeurs de flux de respiration du sol semi horaire, pour chaque année de mesure. Les ajustements ont été réalisés sur 22.926 données validées, après élimination des mesures réalisées sous faible taux d'humidité dans le sol (inférieur à $0,27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), ou directement après des fortes pluies (moins de 12 heures après des pluies d'intensité de plus de $0,1 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2}$ par période de 30 minutes). Rs_{10} = flux de respiration du sol à la température de 10°C , r^2 = coefficient de corrélation de l'ajustement, $S_{y,x}$ = écart type des résidus de la relation, Q_{10} = paramètre de l'équation en Q_{10} , A = paramètre du calcul de l'énergie d'activation de la loi d'Arrhénius — *Results of the adjustments of the Q_{10} equation and Arrhenius' law with temperature-adjusted activation energy, adjusted on the values of semi-hourly soil respiration fluxes, for each year of measurement. The adjustments were made on 22,926 validated data after the measurements recorded under weak soil moisture content (less than $0.27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) or directly after heavy rainfall (less than 12 hours after rainfall superior to $0.1 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2}$ by 30-minute period) were eliminated. Rs_{10} = soil respiration fluxes at 10°C , r_2 = coefficient of adjustment correlation, $S_{y,x}$ = standard deviation of the relationship error, Q_{10} = parameter of the Q_{10} equation, A = parameter of the computing of Arrhenius' law activation energy.*

| Équations | Années de mesure | | | | |
|---|------------------|-------|-------|-------|-------|
| | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 | Total |
| Q_{10} | | | | | |
| Q_{10} | 3,192 | 3,777 | 4,086 | 4,064 | 3,864 |
| Rs_{10} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 1,409 | 1,308 | 1,315 | 1,504 | 1,363 |
| r^2 | 0,843 | 0,866 | 0,866 | 0,752 | 0,854 |
| $S_{y,x}$ | 0,216 | 0,135 | 0,192 | 0,275 | 0,203 |
| Loi d'Arrhenius | | | | | |
| A | 15212 | 16094 | 16907 | 18865 | 17479 |
| Rs_{10} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) | 1,460 | 1,347 | 1,393 | 1,557 | 1,427 |
| r^2 | 0,856 | 0,869 | 0,872 | 0,767 | 0,863 |
| $S_{y,x}$ | 0,205 | 0,134 | 0,188 | 0,267 | 0,197 |
| Nombre de données | 5077 | 8002 | 7288 | 2539 | 22926 |

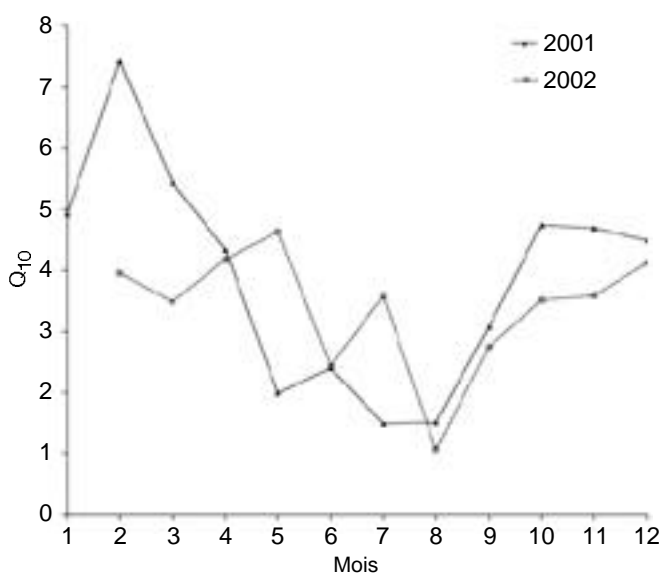


Figure 4. Évolution des valeurs de Q_{10} calculées sur les flux de respiration du sol. Moyennes semi-horaires pour chaque mois, durant les années 2001 et 2002 — *Evolution of the Q_{10} values calculated on the soil respiration fluxes. Semi-hourly means for each month during 2001 and 2002.*

4.2. Réponse au contenu en eau du sol

Il ressort de nos ajustements que les modèles basés exclusivement sur la température surestiment les flux de respiration aux humidités extrêmes du sol. La **figure 5** montre la relation entre les mesures de flux de respiration et l'humidité du sol. Pour dégager ces tendances, nous avons agrégé les données par classes d'humidité, de pour cent en pour cent, et calculé les moyennes pour chacune des classes. La distribution des moyennes de flux de respiration culmine entre $0,27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ et $0,28 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ d'eau dans le sol. La justification d'un traitement différencié des deux parties de la courbe, en deçà et au delà de ce pic, réside dans les processus mis en hypothèse : d'une part la diminution d'activité des microorganismes du sol en condition de sécheresse et d'autre part la saturation des pores du sol en eau accompagnée de faibles températures. Nous avons normalisé les valeurs de flux sur base des équations Q_{10} et de la loi d'Arrhénius décrites ci-dessus et nous avons tracé les résultats en fonction de la teneur en eau du sol. Les paramètres d'ajustement sont repris au **tableau 4**.

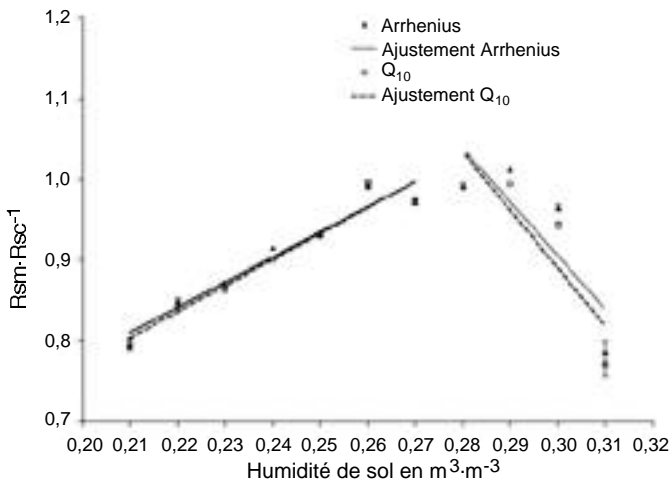


Figure 5. Relation entre les flux de respiration du sol Normalisés par la relation à la température en Q_{10} et la loi d'Arrhénius (rapport des flux mesurés R_{sm} aux flux calculés par le modèle R_{sc}), et l'humidité de sol en $m^3 \cdot m^{-3}$. Les données sont agrégées par classes d'humidité avec une résolution de $0,1 m^3 \cdot m^{-3}$, sur 22.927 mesures. Les droites représentent les ajustements linéaires — *Relationship between soil respiration fluxes, which are standardized with the temperature relationship in Q_{10} and Arrhenius' law (ratio of the R_{sm} measured fluxes to the R_{sc} calculated fluxes), and soil moisture content in $m^3 \cdot m^{-3}$. The data are aggregated by moisture content classes with a $0.1 m^3 \cdot m^{-3}$ resolution out of 22,927 measurements. The lines represent linear adjustments.*

4.3. Synthèse des séries de fonction-réponse

Le modèle décrivant l'évolution de la respiration du sol avec la température et l'humidité résulte de la multiplication des fonctions que nous avons établies ci-dessus (Équations 4 et 5).

$$R_s = 1,427 * e^{Ea * \frac{(T_s + 273,2) - 283,15}{283,15 * (T_s + 273,2)}} * R_g * (a * H_s + b)$$

avec

$$Ea = 17479 * \frac{(T_s + 273,2)}{(T_s + 273,2) - 227,13} \tag{Équation 4}$$

T_s = température de sol ($^{\circ}C$),
 H_s = humidité de sol ($m^3 \cdot m^{-3}$)
 $a = 3,23$ si $H_s < 0,27 m^3 \cdot m^{-3}$,
 $a = -6,64$ si $H_s > 0,28 m^3 \cdot m^{-3}$
 $b = 0,15$ si $H_s < 0,27 m^3 \cdot m^{-3}$,
 $b = 2,90$ si $H_s > 0,28 m^3 \cdot m^{-3}$

$$R_s = 1,363 * 3.864^{\frac{T_s - 10}{10}} * (a * H_s + b) \tag{Équation 5}$$

Tableau 4. Paramètres des ajustements linéaires calculés sur la relation entre les flux de respiration du sol Normalisés par la température suivant les deux modèles (fonction Q_{10} et loi d'Arrhénius) et le taux d'humidité du sol ($m^3 \cdot m^{-3}$). Deux ajustements ont été réalisés sur les flux Normalisés mesurés sous des taux d'humidité inférieur et supérieur à $0,27 m^3 \cdot m^{-3}$; r^2 = coefficient de corrélation de l'ajustement, $S_{y,x}$ = écart-type des résidus des ajustements linéaires — *Parameters of the linear adjustments calculated on the relationship between soil respiration fluxes, which are standardized according to two models (Q_{10} function and Arrhenius' law), and soil moisture content ($m^3 \cdot m^{-3}$). Two adjustments were made on the standardized fluxes measured under conditions of moisture content under and over $0.27 m^3 \cdot m^{-3}$; r^2 = coefficient of adjustment correlation, $S_{y,x}$ = standard deviation of the linear adjustment errors.*

| Paramètres des ajustements linéaires | Hs inférieure à $0,27 m^3 \cdot m^{-3}$ | | Hs supérieure à $0,27 m^3 \cdot m^{-3}$ | |
|--------------------------------------|---|-----------|---|-----------|
| | Q_{10} | Arrhenius | Q_{10} | Arrhenius |
| a (pente) | 3,12 | 3,23 | -7,18 | -6,64 |
| b | 0,13 | 0,15 | 3,04 | 2,90 |
| r^2 | 0,95 | 0,94 | 0,77 | 0,68 |
| $S_{y,x}$ | 0,018 | 0,019 | 0,063 | 0,072 |

T_s = température de sol ($^{\circ}C$),
 H_s = humidité de sol ($m^3 \cdot m^{-3}$)
 $a = 3,12$ si $H_s < 0,27 m^3 \cdot m^{-3}$,
 $a = -7,18$ si $H_s > 0,28 m^3 \cdot m^{-3}$
 $b = 0,13$ si $H_s < 0,27 m^3 \cdot m^{-3}$,
 $b = 3,04$ si $H_s > 0,28 m^3 \cdot m^{-3}$

La figure 6 illustre les évolutions annuelles des flux de respiration du sol mesurés et calculés par le modèle utilisant la relation en Q_{10} , pour les années 2001 et 2002. La fonction température utilisant les équations en Q_{10} et la loi d'Arrhénius avec l'énergie d'activation variable selon la température, expliquent respectivement 87,4 % et 88,3 % de la variation des flux du sol. Elles peuvent être utilisées indifféremment. La qualité de l'ajustement est encore meilleure pour les mesures printanières et estivales. En hiver, ces équations sous-estiment les flux de respiration du sol et les surestiment en automne. La prise en compte de la teneur en eau du sol par deux segments de droites, pour des valeurs inférieures ou supérieures à $0,27 m^3 \cdot m^{-3}$ améliore la réponse du modèle de 2 %.

5. CONCLUSION

Les flux de respiration du sol constituent la principale source d'émission de CO_2 à partir des écosystèmes terrestres et la part de stock de C global contenue dans les sols forestiers renforce l'importance qui doit être

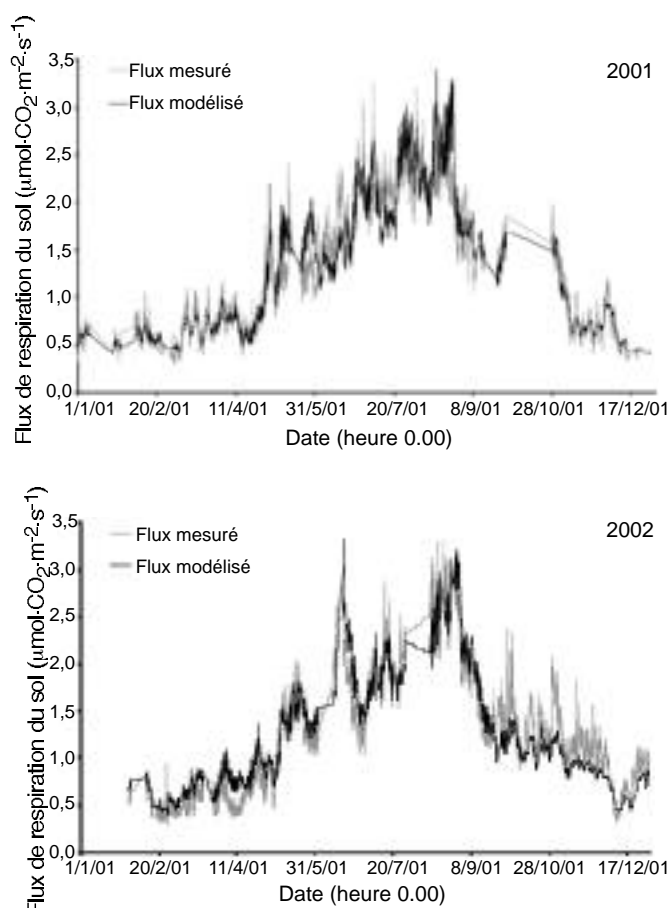


Figure 6. Évolution comparée des flux de respiration du sol mesurés (R_{sm}) et calculés par le modèle multiplicatif (R_{sc}) utilisant la loi en Q_{10} , pour les années 2001 et 2002 — *Compared evolution of the soil respiration fluxes measured (R_{sm}) and calculated with the multiplicative model (R_{sc}) using the Q_{10} law, in 2001 and 2002.*

accordée à leur étude et leur compréhension. Ces recherches passent par la modélisation. À Vielsalm, nous avons étudié intensivement la respiration du sol à l'aide d'un système automatique de mesure et nous avons validé près de 23.000 mesures récoltées par ce système. Nous avons analysé les flux de respiration du sol par rapport aux principales variables climatiques. La température du sol est le facteur explicatif le plus important. Les flux de respiration du sol peuvent être décrits indifféremment par une équation en Q_{10} ou une fonction d'Arrhénius avec l'énergie d'activation variable selon la température. Au moins 86 % des flux de respiration du sol sont décrits par la température. Les valeurs élevées des paramètres de ces équations indiqueraient une prédominance de la respiration rhizomicrobienne à Vielsalm. La réponse à l'humidité du sol se caractérise par une croissance du flux de respiration sous $0,27 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ mais aussi par une décroissance brutale au delà de ce maximum. La prise en compte de cette réponse améliore l'ajustement de 2 %.

Bibliographie

- Anderson JM. (1973). Carbon dioxide evolution from two temperate deciduous woodland soils. *J. Appl. Ecol.* **10**, p. 361–378.
- Anderson JM. (1992). Responses of soils to climate change. *Adv. Ecol. Res.* **22**, p. 163–210.
- Aubinet M., Chermanne B., Vandenhaute M., Longdoz B., Yernaux M., Laitat E. (2001). Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agric. For. Meteorol.* **108**, p. 293–315.
- Baldocchi D., Meyers T. (1991). Trace gas exchange above the floor of a deciduous forest. *J. Geophys. Res.* **96**, p. 7271–7285.
- Boone RD., Nadelhoffer KJ., Canary JD., Kaye JP. (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* **396**, p. 570–572.
- Bowden RD., Nadelhoffer KJ., Boone RD., Mellilo JM., Garrison JB. (1993). Contributions of aboveground litter, belowground litter, and root respiration to the total soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Can. J. For. Res.* **23**, p. 1402–1407.
- Burton D., Beauchamps E. (1994). Profile nitrous oxide and carbon dioxide concentrations in a soil subject to freezing. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **58**, p. 115–122.
- Ceulemans R., Janssens IA., Jach ME. (1999). Effects of enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Ann. Bot.* **84**, p. 577–590.
- Davidson EA., Belk E., Boone RD. (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biol.* **4**, p. 217–227.
- Davidson E., Trumbore S. (2000). Soil warming and organic carbon content. *Nature* **408**, p. 798–790.
- Epron D., Farque L., Lucot E., Badot PM. (1999). Soil CO_2 efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Ann. For. Sci.* **56**, p. 221–226.
- Ewel KC., Cropper WP., Gholz HL. (1987). Soil CO_2 evolution in Florida slash pine plantations. II. Importance of root respiration. *Can. J. For. Res.* **17**, p. 325–329.
- Fang C., Moncrieff JB. (1999). A model for soil CO_2 production and transport 1: model development. *Agric. For. Meteorol.* **95**, p. 225–236.
- Fang C., Moncrieff JB. (2001). The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. *Soil Biol. Biochem.* **33**, p. 155–165.
- Giardina C., Ryan M. (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature* **404**, p. 858–861.
- Grace A., Rayment M. (2000). Respiration in the balance. *Nature* **404**, p. 819–820.
- Hanson PJ., Wullschlegel SD., Bohlman SA., Todd DE. (1993). Seasonal and topographic patterns of forest floor CO_2 efflux from upland oak forest. *Tree physiol.*

- 13, p. 1–15.
- Howard JA., Howard DM. (1979). Respiration of decomposing litter in relation to temperature and moisture. *Oikos* **33**, p. 457–465.
- IPCC (2001). *IPCC Third Assessment Report. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ, Dai X, Maskell K, Johnson CA. Eds. Cambridge, United Kingdom and New York, USA, Cambridge University Press. 881 p.
- Janssens IA., Meiresonne L., Ceulemans R. (1999). Mean soil CO₂ efflux from a mixed forest: temporal and spatial integration. In Ceulemans RM., Veroustraete F., Gond V., Van Rensbergen JBHF. (Eds). *Forest ecosystem modelling, upscaling and remote sensing*. The Hague: SPB Academic Publishing, p. 19–32.
- Janssens IA., Dore S., Epron D., Lankreijer H., Buchmann N., Longdoz B., Montagnani L. (2000). Soil respiration: a summary of results from the Euroflux sites. In Valentini R (Ed). *Biospheric exchanges of carbon, water and energy from European forests. Final report of the EUROFLUX project, EC, Brussels*.
- Janssens IA., Lankreijer H., Matteucci G. *et al.* (2001). Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biol.* **7**, p. 269–278.
- Janssens IA., Dore S., Epron D., Lankreijer H., Buchmann N., Longdoz B., Brossaud J., Montagnani L. (2003). Climatic influences on seasonal and spatial differences in soil CO₂ efflux. In Valentini R. (Ed). *Fluxes of carbon, water and energy of European forests*. Springer eds. *Ecol. Studies* **163**, p. 233–253.
- Janssens IA., Pilegaard K. (2003). Large seasonal changes in Q₁₀ of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biol.* **9**, p. 911–918.
- Killham K. (1994). *Soil ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 260 p.
- Kirschbaum MU. (1995). The temperature-dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biol. Biochem.* **27**, p. 753–760.
- Kucera CL., Kirkham DL. (1971). Soil respiration studies in tall grass prairies in Missouri. *Ecology* **52**, p. 912–915.
- Laitat É., Chermanne B., Portier B. (2000). Biomass, carbon and nitrogen allocation in open top chambers under ambient and elevated CO₂ and in a mixed forest stand. A tentative approach for scaling up from the experiments of Vielsalm. In Ceulemans R., Veroustraete F., Gond V., Van Rensbergen J. (Eds.) *Forest ecosystem modelling, upscaling and remote sensing*. The Hague: SPB Academic Publishing, p. 33–60.
- Law B., Ryan M., Anthoni P. (1999). Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biol.* **5**, p. 169–182.
- Lebègue C., Laitat É., Perrin D., Pissart G. (2004). Mise en œuvre de carottages de sol et de minirhizotrons pour l'étude à long terme de la réponse des fines racines d'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) à l'augmentation de la concentration en CO₂ dans l'atmosphère. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* **8** (1), p.
- Liski J., Ilvesniemi H., Mäkelä A., Westman C. (1999). CO₂ emissions from soil in response to climate warming are overestimated - the decomposition of old organic matter is tolerant to temperature. *Ambio* **28**, p. 315–323.
- Lloyd J., Taylor JA. (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.* **8**, p. 315–323.
- Longdoz B., Yernaux M., Aubinet M. (2000). Soil CO₂ efflux measurements in mixed forest: impact of chamber disturbance, spatial variability and seasonal evolution. *Global Change Biol.* **6**, p. 907–917.
- Matamala R., Gonzalez-Meler MA., Jastrow JD., Norby RJ., Schlesinger WH. (2003). Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science* **302** (5649), p. 1385–1387.
- Matteucci G., Dore S., Stivanello S., Rebmann C., Buchmann N. (2000). Soil respiration in Beech and Spruce forests in Europe: trends, controlling factors, annual budgets and implications for the ecosystem carbon balance. In Schulze ED. (ed) *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. Springer (Eds). *Ecol. Studies* **142**, p. 217–236.
- Meir P., Grace J., Miranda AC., Lloyd J. (1996). Soil respiration in a rainforest in Amazonia and in cerrado in central Brazil. In Gash JHC., Nobre CA., Roberts JM., Victoria RL. (Eds). *Amazonian deforestation and climate*. New York: Wiley, p. 319–329.
- Melillo J., Mc Guire A., Kicklighter D., Moore B., Vorosmarty C., Schloss A. (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* **1993**, p. 234–240.
- Pritchard S., Rogers H., Davis M., Van Santen E., Prior S., Schlesinger W. (2001). The influence of elevated atmospheric CO₂ on fine root dynamics in an intact temperate forest. *Global Change Biol.* **7** (7), p. 829–837.
- Raich JW., Potter CS. (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochem. Cycles* **9**, p. 23–26.
- Raich JW., Schlesinger WH. (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus* **44B**, p. 81–99.
- Raich JW., Tufekcioglu A. (2000). Vegetation and soil respiration: correlations and controls. *Biogeochemistry* **48**, p. 71–90
- Rey A., Pegoraro E., Tedeschi V., De Parri I., Jarvis PG., Valentini R. (2002). Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central

- Italy. *Global Change Biol.* **8** (9), p. 851–866.
- Schimel D. (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon-cycle. *Global Change Biol.* **1**, p. 77–91.
- Schlesinger W., Andrews J. (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry* **48**, p. 7–20.
- Singh JS., Gupta SR. (1977). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.* **43**, p. 449–528.
- Trumbore SE., Chadwick OA., Amundson R. (1996). Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change. *Science* **272**, p. 393–396.
- Valentini R., Matteucci G., Dolman AJ., *et al.* (2000). Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* **404**, p. 861–865.
- Vogt K., Vogt D., Brown S., Tilley J., Edmonds R., Silver W., Siccama T. (1995). Dynamics of forest floor and soil organic matter accumulation in boreal, temperate and tropical forests. In Lal R., Kimble J., Levine E., Stewart BA. (Eds). *Soil management and greenhouse effect. Advances in soil science.* Boca Raton, USA: CRC press, p. 159–178.
- Wardle D (1992). A comparative assessment of factors which influence microbial biomass carbon and nitrogen levels in soil. *Biol. Rev.* **67**, p. 321–358.
- Watson RT., Noble IR., Bolin B., Ravindranath NH., Verardo DJ., Donken DJ. (2000). *Land Use, Land-Use Change and Forestry. Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge, USA: Cambridge University Press, 375p.
- Winkler JP., Cherry RS., Schlesinger WH. (1996). The Q₁₀ relationship of microbial respiration in a temperate forest soil. *Soil Biol. Biochem.* **28** (8), p. 1067–1072.

(51 réf.)