AVERTISSEMENT

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

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

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

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

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4
Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10
http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php
http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm

Ecole doctorale SIReNa : Sciences et Ingénierie des Ressources Naturelles

Thèse présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du grade de

Docteur de l'Université de lorraine

Spécialité : « Biologie et écologie des forêts et des agrosystèmes »

par

Nicolas Bras

le 29 mars 2022

Consommation de méthane par les sols forestiers : variabilité spatiale des processus physiques et biotiques impliqués à l'échelle du massif forestier

Directeurs de thèse : Daniel Epron, Caroline Plain

Membres du jury

Présidé par Bernard Longdoz

Eric Ceschia / Directeur de recherches - CESBIO, Université Toulouse III / Rapporteur

Bernard Longdoz / Professeur - Gembloux, Université de Liège / Rapporteur

Thomas Lerch / Maître de conférence - BioDis, Université Paris Est / Examinateur

Séverine Piutti / Professeure - LAE, Université de Lorraine / Examinatrice

Daniel Epron / Professeur - Silva, Université de Lorraine et Kyoto University / Encadrant

Caroline Plain / Ingénieure d'étude - Silva, Université de Lorraine / Encadrante

Remerciements

Remerciements (1)

Je tiens tout d'abord à remercier le programme « Lorraine Université d'Excellence » (ANR-15-IDEX-04-LUE), soutenu par l'état français et l'Agence Nationale de la Recherche, pour avoir financé mon projet de thèse dans le cadre du projet impact DEEPSURF.

Je remercie également l'UMR Silva et plus particulièrement l'unité Forestree pour m'avoir accueilli, intégré et permis de réaliser ma thèse dans les meilleures conditions. L'UMR 1434 SILVA est soutenue par l'Agence Nationale de la Recherche par le biais du Laboratoire d'Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

Je remercie l'Université de Lorraine et la Faculté des Sciences et Technologies de Vandoeuvre pour m'avoir fourni le cadre de mon projet de thèse et pour son soutien via l'école doctorale SIReNa qui m'a accompagné tout au long de ma thèse, notamment par son offre de formations et ses guides et conseils aux doctorants.

Je remercie la plateforme SILVATECH (Silvatech, INRAE, 2018. Structural and functional analysis of tree and wood Facility, doi: 10.15454/1.5572400113627854E12) des UMR 1434 SILVA, 1136 IAM, 1138 BEF et 4370 EA LERMAB du centre de recherche INRAE Grand-Est Nancy, de l'Université de Lorraine et d'AgroParisTech, pour sa participation à l'analyse chimique (broyage, analyse élémentaire et micropesées) d'échantillons de sol pour mes différentes expérimentations. SILVATECH bénéficie du soutien du Laboratoire d'Excellence ARBRE (ANR-11-LABX-0002-01).

Remerciements (2)

Pour commencer un immense merci à Daniel Epron et Caroline Plain pour m'avoir encadré tout au long de cette thèse, je n'aurais jamais pu réussir sans votre confiance et votre bienveillance. Vous étiez toujours disponibles pour m'aider, répondre à mes interrogations et me guider quand j'étais perdu. Merci Caroline de t'être autant impliquée dans l'aide au terrain et aux expérimentations jusqu'à la rédaction, je sais que ça n'a pas été facile avec ton emploi du temps déjà très rempli mais tu as toujours été là quand j'avais besoin de toi. Tu étais là pour me soutenir et me rassurer dans les moments plus difficiles et pour ça un très grand merci. Daniel malgré la distance (et le décalage horaire japonais) tu ne m'as jamais laissé tomber et tu as été toi aussi disponible pour m'accompagner et me conseiller tout au long de ces presque quatre ans que ce soit par mail ou en visio. J'aurais bien sur préféré que l'on se voit plus souvent mais j'ai quand même pu échanger, apprendre et progresser tout au long de cette thèse à tes côtés.

Je tiens également à remercier les membres de mon comité de thèse Catherine Collet, Bernard Longdoz, Séverine Piutti et Christophe Schwartz pour leurs conseils précieux. Mes comités ont amené à chaque fois des discussions très intéressantes qui m'ont permis de prendre du recul sur mes résultats et de faire progresser ou d'aider à réorganiser ma thèse.

Un grand merci à Jean-Charles Olry, mon partenaire de terrain, pour ton aide précieuse lors de cette thèse. Tu as parfois dû affronter la pluie et la neige à cause de moi et tu m'as surement maudit d'avoir un site à deux heures de routes de Nancy et de te lever à 5h30 mais tu as toujours su garder ta bonne humeur, travailler efficacement et occuper ses longs trajets avec de bonnes discussions. Je n'oublierai pas le bon repas du soir à l'auberge et je regrette que l'on ait pas fait plus d'échantillonnages sur deux jours pour en profiter davantage!

Je remercie tous mes collègues de SILVA de l'Université de Lorraine pour leur accueil au sein de l'équipe et pour la bonne humeur et atmosphère de travail qui a régné au cours de ces presque quatre années de thèse. Un merci particulier à Benjamin Turc, mon ainé quand je suis arrivé qui m'a accompagné et guidé de sa lumière pendant cette thèse. Merci au prince de Rocket League mais surtout au roi de Dark Souls pour toutes ses discussions en pause-café, je garderai toujours ta définition du teamwork ! Un merci particulier aussi à Marie Noëlle Vaultier pour ta bonne humeur et ta gentillesse quotidienne. « Le fugitif » que je suis te remercie pour toutes les discussions et débats passionnés sur le tennis dont tu es une grande experte (à égalité avec un ex premier ministre…).

Merci beaucoup à Thomas Lerch pour m'avoir accueilli au sein de l'IRD de Bondy pour mes mesures d'abondance bactériennes. Je te remercie pour ton investissement et pour m'avoir ouvert les portes de ton laboratoire même en période compliquée de COVID. Cela a été un plaisir de travailler avec toi et je te remercie pour tout ce que tu m'as appris, pour le temps que tu m'as accordé ainsi que pour ta gentillesse.

Je remercie également tous les stagiaires qui ont participé à ce travail de thèse et que j'ai co-encadré. Merci à Chogyel Wangmo, Claire Lemoine ainsi que Léonie Chrétien pour leur aide.

Merci à Séverine Bienaimé, à Arnaud Reichard et au BEF pour leur aide dans l'analyse de l'azote minéral de mes échantillons. Merci Arnaud d'avoir toujours pu te rendre disponible et pour ta bonne humeur et ta gentillesse. Merci également à Bernhard Zeller pour m'avoir prêté du matériel expérimental précieux et pour son aide lors de la recherche de terrain.

Je tiens également à remercier Fréderic Bordat, Vincent Rousselet et Joseph Levillain pour leur aide précieuse apportée sur le terrain.

Je remercie fortement Carole Antoine pour toute son aide apportée avec SILVAtech lors de l'analyse chimique de mes échantillons (broyage, micropesée et analyse élementaire).

Je remercie l'ONF et en particulier Chantal Lemoine et Hubert Schmuck pour leur aide dans la recherche de mes sites expérimentaux et pour leur soutien lors du travail d'échantillonnage. Je remercie également Manuel Nicolas pour son aide lors de la recherche de sites d'études et l'accès accordé aux données du programme RENECOFOR.

Maintenant un grand merci à mes amis pour m'avoir fait changer d'air et m'avoir soutenu quand j'en avais besoin. Merci à Cédric, Charles, Rémi et Paul, la « dream team », pour les supers weekend et vacances passées ensemble ainsi que les soirées jeux à distance notamment, pour briser la solitude du confinement. Merci à Laura, pour m'avoir fait sortir et m'avoir fait partager de bons moment sur Nancy. Merci aussi à Pascal, le roi du basket pour ton soutien sans faille et tous les bons moments malgré la distance.

Enfin je termine en remerciant ma famille pour m'avoir soutenu et supporté tout au long de ces quatre années. La réussite de cette thèse elle est aussi pour vous ! Merci particulièrement à mes parents et à ma sœur pour leur amour et leur soutien de tous les instants.

Je dédie cette thèse à mon grand-père Michel Treuil. Tu es celui qui m'a montré la voie et donné envie de faire de la recherche depuis tout petit, je me suis nourri de tes paroles et de tes précieux conseils et j'espère avoir su m'en montrer digne.

Table des matières

Remerciements *2*

Table des matières *6*

Table des figures *11*

Table des tableaux *13*

Table des abréviations *14*

Chapitre 1 : Introduction générale *16*

1. Le méthane : gaz à effet de serre dont la concentration atmosphérique augmente depuis deux siècles **17**

2. Méthanotrophes : bactéries responsables de l'oxydation du méthane dans le sol **19**

2.1 Le bilan du méthane dans le sol : production et oxydation **19**

2.2 Classification taxonomique des microorganismes méthanotrophes **21**

2.3 Une oxydation du méthane par les méthanotrophes à forte ou faible affinité **23**

2.4 La force du puits de méthane varie selon l'usage du sol **24**

3. Influence des paramètres physiques sur l'oxydation du méthane **25**

3.1 Le transport du méthane et du dioxygène dans le sol est lié à la perméabilité et à la diffusivité **25**

3.2 La porosité en air et le contenu en eau du sol : paramètres clés de la diffusion du méthane dans le sol **27**

3.2.1 Une oxydation de méthane optimale selon les valeurs de porosité en air et de contenu en eau du sol 27
3.2.2 Une variation saisonnière de la consommation de méthane 27
3.2.3 L'influence du couvert végétal sur la PEA et le CES affecte l'oxydation du CH_4 28
3.2.4 L'oxydation du méthane diminue avec une baisse de diffusion liée à la profondeur ou au tassement 30

4. Influence des paramètres chimiques du sol sur l'oxydation du méthane en lien avec la teneur en matière organique 31

4.1 L'oxydation du méthane est affectée par des composés organiques **31**

4.2 L'azote minéral a des effets antagonistes sur l'oxydation du méthane **33**

4.3 Influence variable du pH selon les communautés méthanotrophes en présence **37**

5. Objectifs et plan 39

Chapitre 2 : L'oxydation du méthane de sols de forêts tempérées répond à l'état hydrique du sol, quel que soit leur âge 41

1. Rappel des objectifs 42

2. Matériels et méthodes 43

2.1 Description du site et des peuplements **43**

2.2 Échantillonnage du sol **44**

2.3 Mesures de l'oxydation du CH_4 et de la production de CO_2 ..... **45**

2.4 Mesures du contenu en eau du sol, de la masse volumique apparente et de la teneur en azote minéral **47**

2.5 Statistiques **49**

3. Résultats 50

4. Discussion 61

4.1 Les variations de l'oxydation du méthane sont liées aux variations du contenu en eau du sol **61**

4.2 Les variations de la teneur en azote minéral du sol n'expliquent pas les variations de l'oxydation du méthane **62**

4.3 L'âge des peuplements n'a que peu d'influence sur l'oxydation du méthane et ses drivers présumés **63**

4.4 Implication pour le puits de méthane forestier dans le contexte du changement climatique et de l'atténuation du changement climatique **65**

5. Conclusion **67**

Chapitre 3 : Influence de quatre types de peuplements forestiers sur l'oxydation du méthane ***69***

1. Rappel des objectifs **70**

2. Matériels et méthodes **71**

2.1 Description du site et des parcelles **71**

2.2 Échantillonnage du sol **72**

2.3 Mesures de l'oxydation du CH_4 et de la production de CO_2 ..... **72**

2.4 Caractéristiques du sol **73**

2.5 Statistiques **73**

3. Résultats **74**

4. Discussion **81**

4.1 L'oxydation du méthane par les méthanotrophes est affectée par le type de peuplement forestier **81**

4.2 Une influence inhibitrice directe et indirecte de la matière organique sur l'oxydation du méthane selon le type de peuplement forestier **84**

5. Conclusion 87

Chapitre 4 : L'influence de l'épaisseur et de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane diffère selon le type de peuplement 89

1. Rappel des objectifs 90

2. Matériels et méthodes 92

2.1 Description du site et des parcelles **92**

2.2 Première campagne d'échantillonnage du sol **92**

2.2.1 Plan d'échantillonnage 94

2.2.2 Mesures de l'oxydation de CH_4 95

2.2.3 Caractéristiques du sol 95

2.2.4 Abondance des communautés microbiennes 96

2.3 Seconde campagne d'échantillonnage du sol ..... Erreur ! Signet non défini.

2.3.1 Plan d'échantillonnage ..... **Erreur ! Signet non défini.**

2.3.2 Caractéristiques du sol ..... **Erreur ! Signet non défini.**

2.4 Statistiques 98

3. Résultats 99

4. Discussion 106

4.1 L'influence de l'épaisseur et de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane varie selon le type de peuplement 106

4.2 Les variations d'oxydation du méthane avec la profondeur ne s'expliquent pas par des différences d'abondance en méthanotrophes 109

5. Conclusion 111

Conclusion générale 113

Bibliographie 118

Résumé de la thèse..... *136*

Thesis abstract..... *137*

Table des figures

Figure 1.1 Evolution de la concentration en méthane atmosphérique de 1983 à 2018 17

Figure 1.2 : Bilan global mondial du méthane entre 2008 et 2017 18

Figure 1.3: Production et consommation du méthane dans le sol 20

Figure 1.4 : Métabolisme traditionnel d'oxydation du méthane par les organismes méthanotrophes 21

Figure 1.5 : Arbre phylogénétique simplifié des organismes méthanotrophes 22

Figure 1.6 : Influence des paramètres physiques sur l'oxydation du méthane 31

Figure 1.7 : Influence de composés chimiques de la matière organique sur l'oxydation du méthane 33

Figure 1.8 : Influence de l'azote minéral sur l'oxydation du méthane 37

Figure 1.9 : Influence du pH sur l'oxydation du méthane 39

Figure 2.1 : Influence de l'âge du peuplement sur l'oxydation du méthane..... 43

Figure 2.2 : Plan d'échantillonnage 45

Figure 2.3 : Mesure de l'oxydation du méthane et de la production de dioxyde de carbone 47

Figure 2.4 : Influence de l'âge sur la densité de peuplement et la surface terrière..... 51

Figure 2.5 : Influence saisonnière sur les variables mesurées 54

Figure 2.6 : Relations entre l'oxydation du CH_4 et le CES, la teneur en azote minérale et la production de CO_2..... 57

Figure 2.7 : Influence du contenu en eau du sol sur la minéralisation de l'azote et la nitrification 59

Figure 2.8 : Modélisation par équation structurelle pour des données de chaque période d'échantillonnage 60

Figure 2.9 : Influence du contenu en eau du sol sur l'oxydation du méthane 68

Figure 3.1 : Influence du type de peuplement sur l'oxydation du méthane dans les cinq premiers centimètres du sol..... 70

Figure 3.2 : Description des zones et parcelles d'échantillonnage..... 72

Figure 3.3 : Variations des facteurs mesurés selon le type de peuplements 77

Figure 3.4 : Modélisation par équation structurelle des données globales et de chaque type de peuplement..... 81

Figure 3.5 : Influence du type de peuplement sur l'oxydation du méthane des cinq premiers centimètres du sol en lien avec la matière organique 88

Figure 4.1 : Influence de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane..... 91

Figure 4.3 : Schéma de la méthode d'échantillonnage de la campagne 2021 93

Figure 4.2 : Schéma de la méthode d'échantillonnage de la campagne 2020 95

Figure 4.4 : Variations des paramètres mesurés en fonction du type de peuplement et de la profondeur du sol..... 102

Figure 4.5 : Variations de l'oxydation du méthane et de l'abondance en méthanotrophes et méthanogènes en fonction du type de peuplement et de l'épaisseur de sol..... 103

Figure 4.6 : Oxydation du méthane et logarithme décimal de l'abondance en organismes méthanotrophes en fonction de la profondeur et du type de peuplement, calculé par différence entre les épaisseurs des carottes de sol (n=3)..... 105

Figure 4.7 : Relation entre l'oxydation du méthane et l'abondance en méthanotrophes 105

Figure 4.8 : Influence de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane dans les 15 premiers centimètres du sol..... 112

Table des tableaux

Tableau 1.1 : Variation de l'oxydation de méthane selon l'usage du sol..... 24

Tableau 2.1 : Influence spatiale du peuplement forestier sur les variables mesurées 55

Tableau 2.2 : Récapitulatif des résultats de modèles linéaires testant l'effet de l'âge et de la surface terrière 56

Tableau 2.3 Valeurs moyennes par peuplement du pH, des teneurs en carbone et azote total et du rapport C/N..... 58

Tableau 3.1 : Résultats de l'anova du modèle linéaire général testé 76

Tableau 3.2 : Densité de peuplement et surface terrière pour chaque type de peuplement. 78

Table des abréviations

AAOB : bactéries autotrophes oxydant l'ammonium

AIC : critère d'information d'Akaike

AMO : ammonium monooxygénase

ATP : adénosine triphosphate

CES : contenu en eau du sol

CFI : comparative fit index

CH_4 : méthane

COV : composés organiques volatiles

CO_2 : dioxyde de carbone

Ctot : carbone total

Ha : hectare

H_2: dihydrogène

IPCC : intergovernmental panel on climate change

ISF: indice de surface foliaire

MAB : bactéries assimilant le méthane

MES : modélisation en équations structurelles

MMO : méthane monooxygénase

MO : matière organique

NAD : nicotinamide adénine dinucléotide

Ntot : azote total

O2 : dioxygène

PEA : porosité en air

Ppmv : parties par millions en volume

PQQ : pyrroloquinolinequinone

RMSEA : root mean square error of approximation

SRMR : standardized root mean square residual

ρa : masse volumique apparente

Chapitre 1 : Introduction générale

1. Le méthane : gaz à effet de serre dont la concentration atmosphérique augmente depuis deux siècles

Le méthane (CH_4) est un des principaux gaz à effet de serre avec un potentiel de réchauffement global sur 100 ans 28 fois plus élevé que celui du dioxyde de carbone (CO_2) (IPCC, 2021). Au cours des 200 dernières années la concentration en CH_4 atmosphérique a fortement augmenté, de 0.75 ppmv à 1.87 ppmv, en passant de 1.71 à 1.87 ppmv sur les trois dernières décennies (NOAA laboratory, 2018) (Figure 1.1).

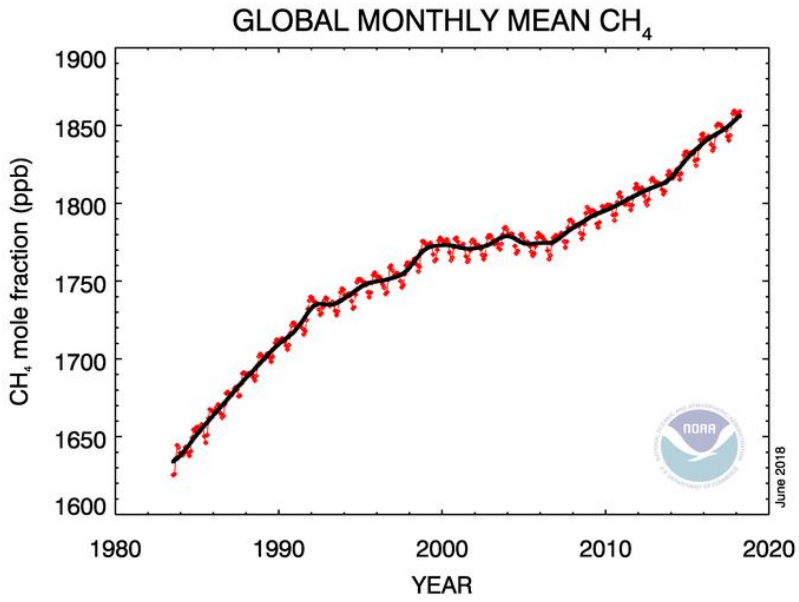


Figure 1.1 Evolution de la concentration en méthane atmosphérique de 1983 à 2018
Moyenne mensuelle de la teneur en méthane atmosphérique déterminée à partir de sites répartis dans le monde entier. La ligne et les losanges rouges représentent des valeurs mensuelles moyennées au niveau mondial. La ligne et les carrés noirs montrent la tendance à long terme (moyenne mobile sur 12 mois) afin de lisser les cycles saisonniers. Tiré de NOAA laboratory (2018).

Cette augmentation, actuellement de 20 millions de tonnes de CH_4 dans l'atmosphère par an, s'explique par un déséquilibre entre les sources et puits de CH_4 à l'échelle planétaire (Figure 1.2). Si les sources naturelles que sont les émissions au niveau des zones humides, des océans ou de la faune sauvage comme les termites restent constantes (Kirschke et al., 2013; Wuebbles, 2002), ce n'est pas le cas des sources anthropiques. L'exploitation d'énergies fossiles, l'agriculture via l'élevage ou les rizières, l'industrie des déchets et la combustion de

biomasse sont des sources de méthane majeures et en continuelle augmentation. Une préoccupation très forte à l'heure actuelle est le dégel du pergélisol ou permafrost qui est responsable d'émissions de CO_2 et CH_4 très importantes et dont l'accélération dans les années à venir pourrait entrainer un emballement du réchauffement climatique (Schuur et al., 2015). Les principaux puits de méthane sont l'oxydation du méthane par des radicaux hydroxyles au sein de la troposphère qui représente 90% du puits de méthane global, et l'oxydation biogénique du méthane dans les sols qui représente le second puits en importance et couvre les 10% restant soit 40 millions de tonnes par an (Saunois et al., 2020).

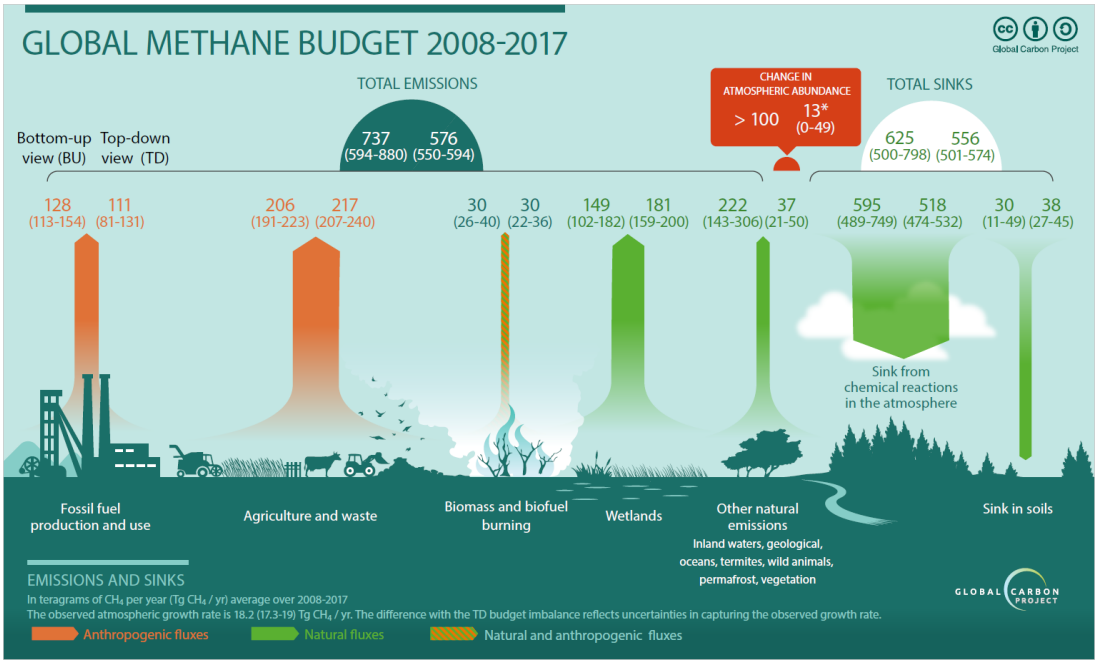


Figure 1.2 : Bilan global mondial du méthane entre 2008 et 2017
Les flux de méthane des différents puits et sources sont exprimés en Tg CH_4 par an. Les émissions liées à la combustion de la biomasse et des biocarburants sont représentées ici en tant qu'émissions naturelles et anthropiques. Source Global Carbon Project (Saunois et al., 2020).

2. Méthanotrophes : bactéries responsables de l'oxydation du méthane dans le sol

2.1 Le bilan du méthane dans le sol : production et oxydation

Si les sols sont globalement un puits de méthane, le bilan du méthane dans le sol et à l'interface sol/atmosphère est plus complexe (Figure 1.3). Ce bilan est régulé par deux types de microorganismes, les méthanotrophes présents dans le sol qui oxydent le méthane et les méthanogènes qui produisent du méthane (Roger et al., 1999).

Les méthanogènes sont des microorganismes qui, en conditions anaérobies, vont produire du CH_4 par réduction selon deux voies métaboliques (Roger & Joulian, 1999). Les méthanogènes hydrogénotrophes produisent du méthane par réduction du CO_2 par du dihydrogène (H_2). Les méthanogènes acétotrophes eux utilisent l'acétate ($C_2H_3O_2^-$) comme substrat et produisent les deux tiers du méthane présent dans les sols et les sédiments (Le Mer & Roger, 2001). On retrouve les microorganismes méthanogènes principalement dans les horizons les plus profonds du sol ou dans les sols engorgés comme ceux des marais et autres zones humides faisant des sols de ces écosystèmes des sources importantes de méthane (Figure 1.3).

Les méthanotrophes sont des microorganismes capables d'oxyder le méthane en conditions aérobies (Figure 1.3). Ces organismes sont divisés en deux grandes catégories, les bactéries assimilant le méthane (MAB) appelées méthanotrophes et les bactéries autotrophes oxydant l'ammonium (AAOB) (Holmes et al., 1999). Ces dernières que l'on appelle aussi méthanotrophes facultatives sont capables d'oxyder les molécules d'ammonium ou de méthane selon leurs concentrations car l'enzyme ammonium monooxygénase (AMO) est homologue à la méthane monooxygénase (MMO) des méthanotrophes stricts. L'ammonium joue ainsi le rôle

d'inhibiteur compétitif du méthane des monooxygénases de ces microorganismes (Bodelier & Frenzel, 1999).

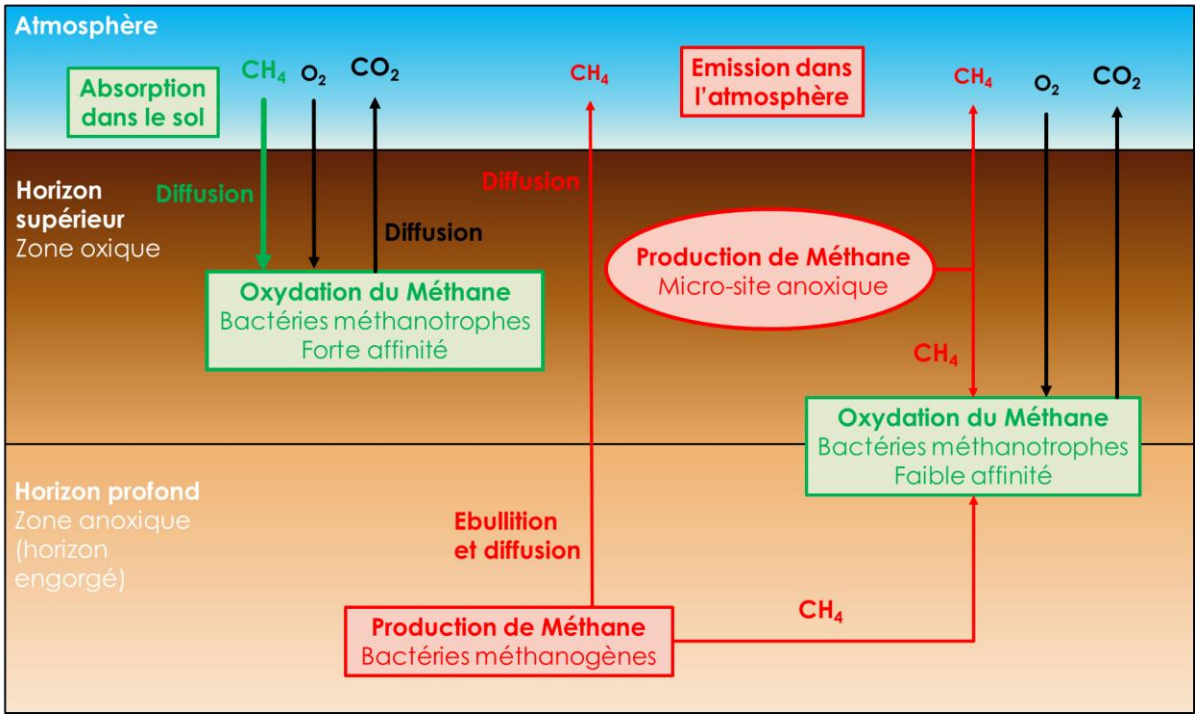


Figure 1.3: Production et consommation du méthane dans le sol
Zone de production et de consommation du méthane dans le sol en lien avec la présence de microorganismes du sol et avec l'oxygénation du sol.

Le méthane en étant oxydé par les organismes méthanotrophes stricts est à la fois source de carbone incorporé à la biomasse et source d'énergie (Figure 1.4). Ces deux fonctions sont assurées par tout un ensemble réactionnel au sein de ces microorganismes (Smith & Murrell, 2009; Zhu et al., 2017). Tout d'abord la MMO produit du méthanol (CH_3OH) et de l'eau en oxydant le méthane et le nicotinamide adénine dinucléotide (NAD) avec une molécule de dioxygène (O_2). Le méthanol sera ensuite transformé en formaldéhyde (HCHO) par la méthanol déshydrogénase en réduisant une molécule de pyrroloquinolinequinone (PQQ) ce qui permet d'obtenir deux électrons. Une partie de ce formaldéhyde deviendra du formate (HCOOH) par l'action de la formaldéhyde déshydrogénase et une molécule de NAD sera réduite en libérant un électron. Le reste du formaldéhyde servira de précurseur à de nombreuses molécules

organiques carbonées qui seront assimilées dans la biomasse des méthanotrophes ce qui permet leur croissance. Enfin le formate est oxydé en CO_2 par la formate déshydrogénase et la réduction d'une molécule de NAD. Au cours de ces réactions successives les électrons libérés sont transférés à différents accepteurs d'électrons (PQQ et NAD^+), qui vont pouvoir être oxydés et servir de source énergétique nécessaire au fonctionnement des organismes méthanotrophes.

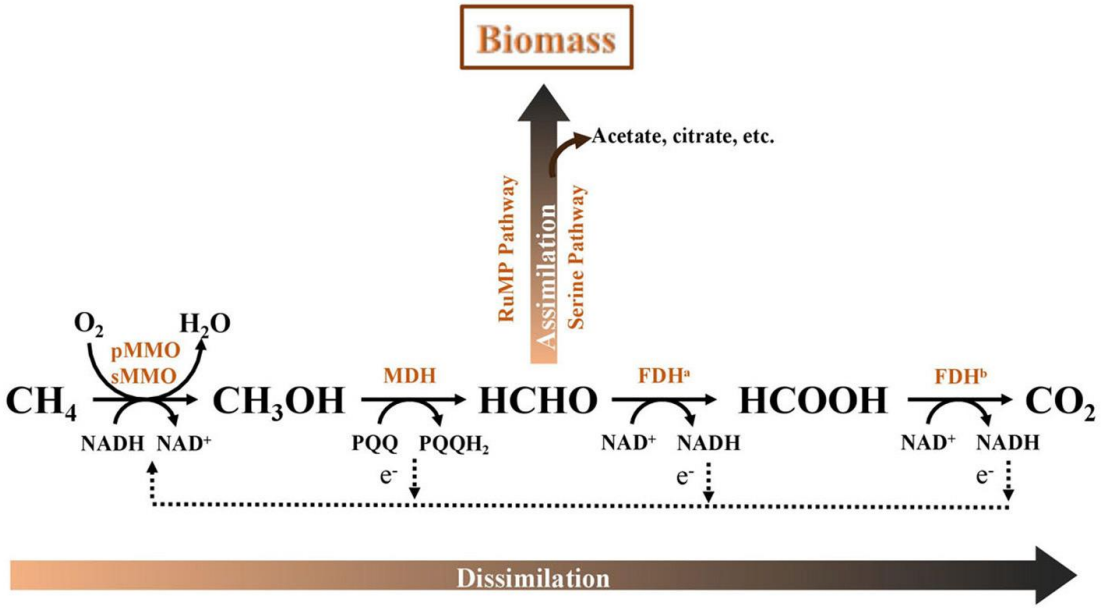


Figure 1.4 : Métabolisme traditionnel d'oxydation du méthane par les organismes méthanotrophes
pMMO, méthane monooxygénase particulaire; sMMO, méthane monooxygénase soluble ; MDH, méthanol déshydrogénase; FDHa, formaldéhyde déshydrogénase; FDHb, formate déshydrogénase; RuMP, voie du ribulose monophosphate. PQQ, pyrroloquinolinequinone; NAD+, forme oxydée du nicotinamide-adénine dinucléotide; NADH, forme réduite du nicotinamide-adénine dinucléotide. Tiré de Zhu et al. (2017).

2.2 Classification taxonomique des microorganismes méthanotrophes

Ces organismes méthanotrophes sont répartis en deux principaux groupes phylogénétiques (Hanson & Hanson, 1996). Les méthanotrophes de type I de la famille des *Methylococcaceae* regroupent les bactéries des genres *Methylomonas, Methylosphaera, Methylomicrobium*, *Methylobacter* et le groupe des USC-γ (Upland Soil Cluster), et font partie de la classe des *Gammaproteobacteria.* Les méthanotrophes de type II de la famille des

Methylocystaceae regroupent les genres *Methylosinus*, *Methylocistis* et le groupe USC-α, et font partie de la classe des *Alphaproteobacteria* (Figure 1.5).

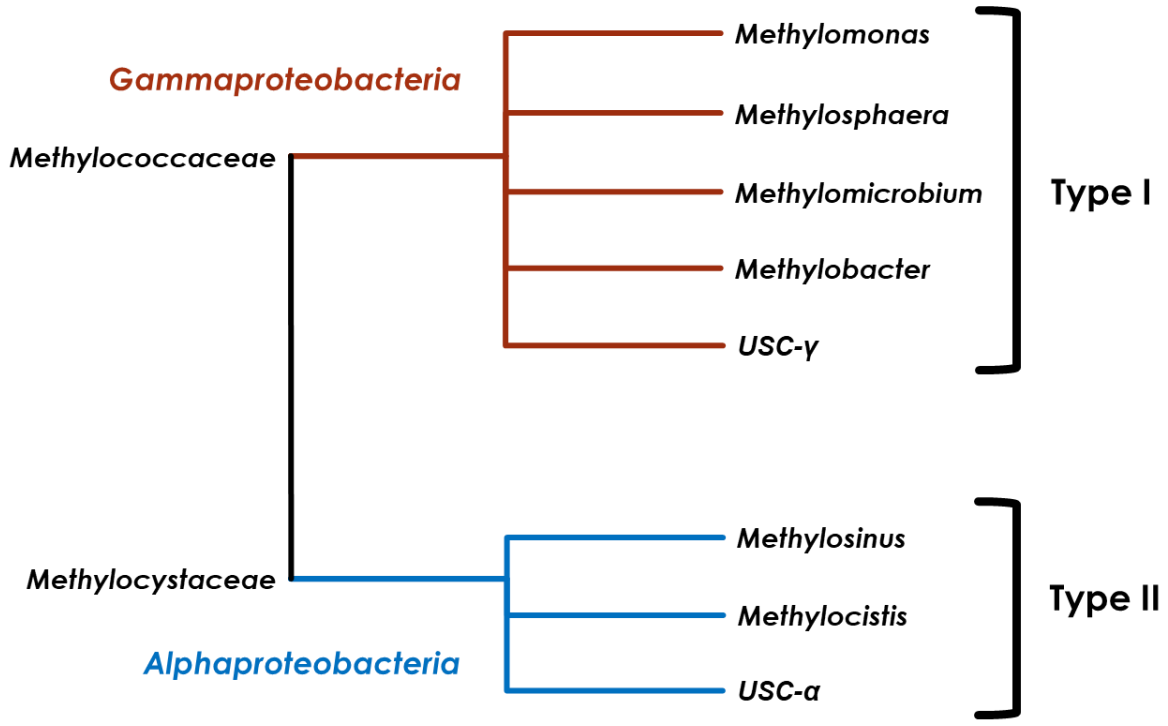


Figure 1.5 : Arbre phylogénétique simplifié des organismes méthanotrophes
Les organismes méthanotrophes sont divisés entre organismes de type I et type II.

Ces deux groupes se distinguent par la voie métabolique empruntée pour l'assimilation du formaldéhyde à la biomasse de la bactérie. Les méthanotrophes de type I ont recours à la voie du ribulose monophosphate grâce à l'enzyme hexulose phosphate synthase alors que les méthanotrophes de type II utilisent la voie de la sérine grâce à l'hydroxypyruvate réductase (Bowman, 2006). Les populations de méthanotrophes des sols forestiers sont dominées par les méthanotrophes de type II (Jang et al., 2011; Kolb, 2009; Li et al., 2021).

2.3 Une oxydation du méthane par les méthanotrophes à forte ou faible affinité

Outre ces différents groupes bactériens, les microorganismes méthanotrophes se distinguent également par deux formes d'oxydation du méthane selon leur niveau d'affinité (Le Mer & Roger, 2001; Roger et al., 1999). L'oxydation de forte affinité se produit à des concentrations en CH_4 proches de celles de l'atmosphère. Elle intervient principalement dans les couches supérieures du sol superficiel proche de l'interface sol/atmosphère (Figure 1.3). La concentration en méthane qui diffuse dans le sol via la porosité est proche de celle de l'atmosphère dans le cas de sols bien aérés. Cette oxydation réalisée à « faibles » concentrations de méthane représenterait la majorité du rôle de puits de méthane des sols (Kolb, 2009; Nazaries et al., 2013). Cette oxydation de forte affinité n'est pas liée directement à un groupe de méthanotrophes précis mais est réalisée essentiellement par des méthanotrophes de type II (Bárcena et al., 2010; Dunfield et al., 1999; Maxfield et al., 2006).

L'autre forme d'oxydation est une oxydation à faible affinité qui se produit à des concentrations en CH_4 bien plus fortes. Elle a lieu principalement à proximité de zones de production de méthane dans les horizons profonds de sols, les sols superficiels submergés ou les microsites anoxiques du sol (Figure 1.3). Cette activité méthanotrophique limite l'émission de méthane du sol vers l'atmosphère, dans les zones humides et les sols hydromorphes notamment. Les organismes méthanotrophes à faible affinité sont majoritairement de type I (Tate et al., 2012) mais ils peuvent également être de type II (Bull et al., 2000).

Deux groupes de méthanotrophes ont été particulièrement étudiés, les USC-α (Upland Soil Cluster) et les USC-γ qui sont respectivement des méthanotrophes de type II et de type I (Knief, 2015; Kolb, 2009; Nazaries et al., 2013) (Figure 1.5). Ces deux groupes de méthanotrophes à forte affinité pour le méthane se retrouvent dans l'horizons de surface et représentent une grande partie de l'oxydation du méthane atmosphérique par les sols. Les USC-

γ apparaissent comme dominants dans les sols neutres et les sols prairiaux alors que les USC-α dominent dans les sols forestiers et préfèrent des pH acides (Deng et al., 2019; Kolb, 2009; Täumer et al., 2021). Certaines études vont même plus loin en considérant les USC-α comme les principaux méthanotrophes responsables de l'oxydation du méthane par les sols grâce à leur présence dominante dans les sols des forêts tempérées, et cela malgré leur quasi absence des sols prairiaux ou agricoles (Malghani et al., 2016; Nazaries, 2011; Zeng et al., 2019).

2.4 La force du puits de méthane varie selon l'usage du sol

L'usage des sols influence la consommation de méthane et les sols forestiers sont les sols où la consommation de CH_4 est la plus importante (Dutaur & Verchot, 2007; McDaniel et al., 2019 et tableau 1.1). La consommation nette de méthane par les sols est estimée à environ 3,3 kg ha^{-1} an^{-1} en moyenne, contre 4,2 kg ha^{-1} an^{-1} pour les sols forestiers, voire 5,7 kg ha^{-1} an^{-1} pour les sols de forêts tempérées qui seraient ceux ayant le plus fort potentiel d'oxydation (Dutaur & Verchot, 2007).

Tableau 1.1 : Variation de l'oxydation de méthane selon l'usage du sol
Ensemble de données mesurées sur 299 sites d'études, d'après Dutaur & Verchot (2007).

Type d'écosystème	Surface totale du territoire x 10^6 km^2	Nombre de sites d'étude	Oxydation $kgCH_4$ ha^{-1} an^{-1}	Variance
Forêt boréale/ toundra forestière	23.49	51	2.64	8.06
Forêt tempérée	6.76	92	5.70	31.50
Forêt tropicale	20.00	62	3.33	4.82
Savane/steppe	19.48	18	1.49	1.54
Prairie	2.61	29	2.32	2.92
Champs cultivé	24.79	47	1.23	1.22

Le changement d'usage du sol en faveur d'un écosystème forestier permet d'augmenter l'oxydation du méthane des sols alors que le processus inverse entraine souvent une diminution de l'oxydation du CH_4 (McDaniel et al., 2019). Cependant un résultat inverse avec une diminution de l'oxydation du méthane en passant d'un écosystème prairial à forestier a pu être mis en évidence en milieu boréal (Menyailo et al., 2008).

Les modifications d'oxydation du CH_4 dues aux changements d'usage des sols sont liées à une modification des communautés méthanotrophes dominantes en raison des changements de conditions micro-environnementales du sol (Levine et al., 2011; Täumer et al., 2021), comme le tassement du à l'usage d'engin mécanique ou la teneur en azote minérale liée à une fertilisation azotée. L'usage du sol peut également impacter l'abondance en méthanotrophes avec une abondance plus forte pour les sols forestiers (Tiwari et al., 2018).

Ces différences de consommations selon l'usage des sols sont expliquées par la sensibilité des organismes méthanotrophes à différents facteurs édaphiques, biotiques et climatiques qui vont conditionner leur activité.

3. Influence des paramètres physiques sur l'oxydation du méthane

3.1 Le transport du méthane et du dioxygène dans le sol est lié à la perméabilité et à la diffusivité

Un bon approvisionnement en O_2 et en méthane est nécessaire aux méthanotrophes pour leur fonctionnement (Dörr et al., 1993; Le Mer & Roger, 2001; Roger et al., 1999). La diffusion est le principal mode de circulation des gaz dans le sol et est expliqué par deux paramètres, la diffusivité et la perméabilité à l'air (Ball et al., 1997). Il a été également montré que le transport

par advection et dispersion (Maier et al., 2012) peuvent jouer un rôle très important en lien là encore avec la perméabilité du sol.

La perméabilité d'un sol correspond à sa capacité à laisser un fluide le traverser. Elle est déterminée par le nombre, la taille et la continuité des macropores du sol, et est donc liée à sa porosité, à sa structure et à sa texture (Ball et al., 1997; Roseberg & McCoy, 1990). La structure granuleuse ou grumeleuse commune à de nombreux horizons de surface de sols forestiers n'ayant pas de forte teneur en argile, présente une forte perméabilité qui est favorable au transport de CH_4 et de l'oxygène et donc à l'activité d'oxydation des méthanotrophes (Klingebiel & O'Neal, 1952). L'autre facteur majeur lié au transport des gaz dans le sol est la diffusivité ou coefficient de diffusion d'un gaz qui correspond à la facilité avec laquelle un gaz en particulier va diffuser dans un milieu, ici le méthane dans le sol (Ball et al., 1997; Kruse et al., 1996). Un sol avec une forte perméabilité au gaz va entrainer une diffusivité importante du méthane dans le sol. Ainsi les sols avec les classes texturales les plus grossières correspondant à une forte proportion de sable et une forte macroporosité ont une forte perméabilité permettant une diffusion du méthane plus importante, et donc une plus forte oxydation de méthane (Dörr et al., 1993; Verchot et al., 2000). En revanche, les sols à texture fine et fortement argileux auront une tendance forte à l'hydromorphie en retenant l'eau au contraire de sols sableux fortement drainants. Pour des sols à tendances hydromorphes modérées, l'engorgement en eau ne survient que sur une faible période de temps ce qui permet au sol de conserver une fonction de puits de méthane à l'échelle annuelle (Christiansen et al., 2012; Epron et al., 2016). Néanmoins les sols fortement argileux à argiles gonflantes peuvent se rétracter lors des périodes sèches estivales ce qui conduit à la formation de fissure et une augmentation de la macroporosité (Vogel et al., 2005).

3.2 La porosité en air et le contenu en eau du sol : paramètres clés de la diffusion du méthane dans le sol

3.2.1 Une oxydation de méthane optimale selon les valeurs de porosité en air et de contenu en eau du sol

Le coefficient de diffusion du méthane dans l'eau (0.84 10^{-5} cm^2 s^{-1} à 25°C) étant près de dix mille fois plus faible que dans l'air (0.205 cm^2 s^{-1}) (Kruse et al., 1996), les conditions optimales de diffusion du méthane correspondent à une forte porosité en air (PEA) et un faible contenu en eau du sol (CES). La PEA est un des facteurs ayant le plus d'impact sur l'oxydation du CH_4 et représente l'espace libre entre les particules de sol qui est rempli d'air (Epron et al., 2016a; Fest et al., 2017). La PEA s'oppose au CES qui représente la porosité occupée par l'eau de telle sorte que la somme des deux donne la porosité totale du sol. La PEA est également liée à la masse volumique apparente, une valeur édaphique importante qui correspond à la masse du sol divisée par le volume qu'il occupe.

Dans les conditions d'optimum de diffusion du méthane avec une forte PEA et un faible CES, on observe une plus forte oxydation du méthane (Epron et al., 2016; Smith et al., 2003). Cependant un CES trop faible peut avoir l'effet inverse sur l'activité des organismes méthanotrophes en causant un stress hydrique et donc une diminution de l'oxydation de CH_4 (Borken et al., 2006; van den Pol-van Dasselaar et al., 1998; von Fischer et al., 2009). A faible PEA et fort CES, une faible diffusion entraine une baisse de l'activité des méthanotrophes, voire dans des cas extrême de sols engorgés, une production de méthane par des organismes méthanogènes favorisés par les conditions anoxiques (Veldkamp et al., 2013).

3.2.2 Une variation saisonnière de la consommation de méthane

La diffusion du méthane est affectée par les conditions climatiques via le CES qui est dépendant des précipitations et de l'évaporation de surface. Les variations climatiques saisonnières vont ainsi induire des modifications de l'oxydation du méthane, avec une oxydation deux à trois fois plus forte en été et en début d'automne quand la PEA est plus forte et le CES plus faible qu'en hiver et en début de printemps quand la PEA est faible pour les climats tempérées (Epron et al., 2016; Guckland et al., 2009; Priemé & Christensen, 1997), en dehors des périodes de précipitations intenses (Sakabe et al., 2015). Les relations positives entre l'oxydation de méthane et la température parfois observées sont probablement indirectes, et témoignent surtout de l'existence d'une corrélation temporelle entre le CES et la température (Guckland et al., 2009; Priemé et al., 1997). Une température élevée augmente également l'évaporation donc participe à la diminution estivale du CES. De surcroit, le coefficient de diffusion des gaz, donc du CH_4 et du O_2, augmente avec la température (Maharajh & Walkley, 1973).

3.2.3 L'influence du couvert végétal sur la PEA et le CES affecte l'oxydation du CH_4

Le couvert arboré et plus généralement le couvert végétal peuvent impacter le CES et donc la diffusion du méthane (Figure 1.6). En forêt, la transpiration va, selon son intensité, entraîner plus ou moins de prélèvements d'eau par les racines des arbres selon la densité et l'âge des peuplements ainsi que les essences présentes (Delzon & Loustau, 2005; Farley et al., 2005). La fermeture du couvert végétal entraine une diminution de l'évaporation du sol superficiel (Ilstedt et al., 2016; Villegas et al., 2015).

La décompaction du sol par les racines des arbres, en diminuant la masse volumique apparente du sol, peut augmenter la porosité totale du sol, et donc la PEA, au moment du boisement et au cours du développement du peuplement (Bárcena et al., 2014; Bodner et al., 2014).

Les peuplements plus âgés peuvent avoir une évapotranspiration plus élevée grâce à une plus forte transpiration et interception des précipitations, se traduisant par un CES plus faible (Farley et al., 2005; Hiltbrunner et al., 2012). Cependant, l'évapotranspiration des peuplements âgés peut être plus faible en raison d'une densité d'arbres plus faible résultant en un indice de surface foliaire (ISF) réduit. Une plus grande hauteur d'arbre avec le vieillissement peut également entraîner une plus faible évapotranspiration car plus la taille des arbres augmente, plus la conductance hydraulique diminue, ce qui entraine une plus faible conductance stomatique et donc une plus faible évapotranspiration (Alsheimer et al., 1998; Delzon & Loustau, 2005; Franks, 2004; Ryan et al., 2000).

Les influences antagonistes de l'âge du peuplement forestier sur la diffusion du méthane via le CES et la PEA se reflètent dans les résultats de la littérature à propos de l'influence de l'âge du peuplement sur l'oxydation du CH_4. Certaines études ont trouvé une augmentation de la consommation de CH_4 avec le vieillissement des peuplements forestiers liée à une augmentation de la porosité en air alors que d'autres n'ont trouvé aucun effet (Bárcena et al., 2014; Christiansen & Gundersen, 2011; Hiltbrunner et al., 2012; Peichl et al., 2010). Par exemple, Christiansen & Gundersen (2011) rapportent une augmentation de CH_4 avec l'âge du peuplement, liée à une augmentation de la porosité en air pour les peuplements de chêne mais pas d'influence de l'âge pour les peuplements d'épicéa commun. Cependant, toutes ces études sur l'effet de l'âge du peuplement sur l'oxydation du CH_4 ont été menées sur des chronoséquences établies sur des terres agricoles abandonnées qui ont pu subir un passé avec un tassement important, et non sur des peuplements forestiers régénérés naturellement.

Le dépôt de litière à la surface de l'horizon organique superficiel peut jouer le rôle de barrière de diffusion des gaz à l'interface sol/atmosphère (Figure 1.6) en période de fortes précipitations en réduisant la perméabilité. Cela peut conduire à une plus faible consommation de méthane des sols superficiels voire une production de CH_4 par des organismes méthanogènes

en saison hivernale à cause d'un plus fort contenu en eau du sol lié à une plus faible évaporation (Crill, 1991; Guckland et al., 2009; Singh et al., 1997). Outre cet effet négatif en cas de fort CES lié à la litière, certaines études ont montré que la porosité du sol augmentait avec la teneur en MO (Boivin et al., 2009; Zhao et al., 2010), ce qui pourrait stimuler l'oxydation du CH_4 en période de faible CES (Liu et al., 2019).

3.2.4 L'oxydation du méthane diminue avec une baisse de diffusion liée à la profondeur ou au tassement

Dans le sol, la diminution de la diffusion avec la profondeur est liée à une plus faible perméabilité et diffusivité qui résultent d'une diminution de la macroporosité entrainant une augmentation de la masse volumique apparente du sol et d'une diminution de la continuité des pores (Ball et al., 1997; Kruse et al., 1996). La diffusion du méthane, son oxydation dans le sol ainsi que l'abondance en méthanotrophes (McDaniel et al., 2021) tendent donc à diminuer avec la profondeur. L'oxydation devient aussi progressivement de plus en plus limitée par la diminution de la concentration en méthane du fait de sa consommation par les microorganismes méthanotrophes présents dans les couches supérieures du sol (Bender & Conrad, 1994; Koschorreck & Conrad, 1993)(Figure 1.6). De multiples études montrent un optimum d'oxydation du méthane par les méthanotrophes à forte affinité localisés dans les cinq premiers centimètres du sol (Bender & Conrad, 1994; Reay et al., 2005; Whalen & Reeburgh, 1990).

Le tassement peut influencer la PEA en entrainant une diminution de la porosité totale pour les sols plus compactés, ce que l'on retrouve pour les sols forestiers avec des passages d'engins lourds lors de l'exploitation forestière (Epron et al., 2016; Frey et al., 2011). Ces phénomènes de tassement vont également ralentir la diffusion du méthane via une diminution de la perméabilité causée par une réduction du diamètre des pores du sol et une rupture de leur continuité (Ball et al., 1997).

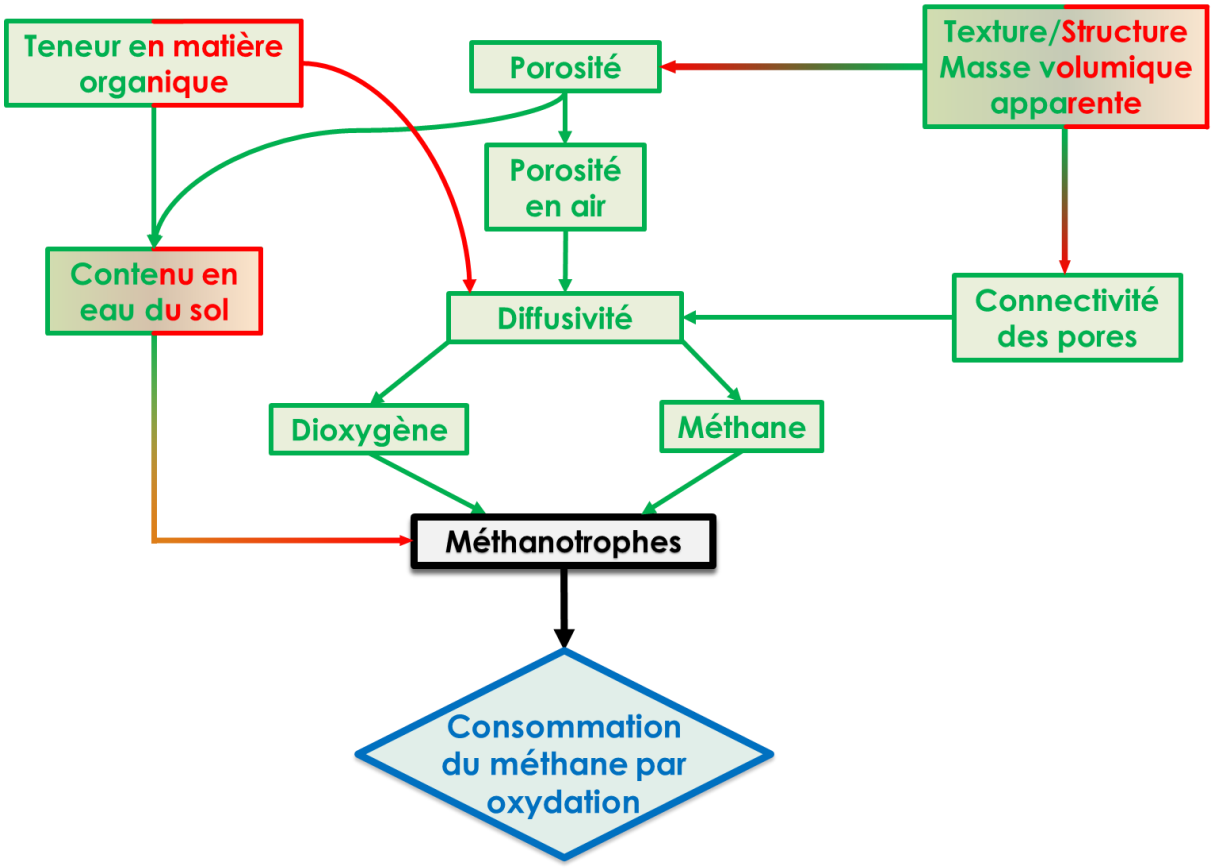


Figure 1.6 : Influence des paramètres physiques sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et le gradient vert/rouge une influence graduelle. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

4. Influence des paramètres chimiques du sol sur l'oxydation du méthane en lien avec la teneur en matière organique

4.1 L'oxydation du méthane est affectée par des composés organiques

La matière organique du sol est constituée de nombreux composés chimiques qui peuvent affecter les méthanotrophes (Figure 1.7). Parmi ces molécules, les composés organiques volatiles (COV) comme les monoterpènes émis par les feuilles/aiguilles et lors de la décomposition de la litière (Janson, 1993; Schürmann et al., 1993), sont des inhibiteurs des monooxygénases des méthanotrophes et peuvent donc diminuer l'oxydation du méthane (Degelmann et al., 2009; Maurer et al., 2008). Les monoterpènes sont majoritairement émis et

présents dans la MO des peuplements de conifères (Andreani-aksoyoglu & Keller, 1995; Maurer et al., 2008). La MO du sol contient également des composés comme l'acétate qui peuvent réduire l'oxydation du méthane en affectant la synthèse d'ATP des méthanotrophes, ou l'éthanol qui est un inhibiteur compétitif du méthane pour les méthanotrophes facultatifs (Wieczorek et al., 2011). Ces multiples influences inhibitrices de la composition chimique de la MO peuvent expliquer que l'oxydation du méthane est plus faible dans l'horizon organique de surface que dans la partie supérieure de l'horizon minéral (Bradford et al., 2001; Hütsch, 1998a; Koschorreck & Conrad, 1993; Sjögersten et al., 2007).

La teneur en MO des sols forestiers varie avec la profondeur : elle est maximale dans la couche la plus superficielle du sol appelée l'horizon organique et décroit progressivement avec la profondeur de l'horizon minéral du sol (Adamsen & King, 1993; Bowden et al., 2014). L'horizon organique des peuplements de conifères est plus épais que celui des peuplements de feuillus en raison d'une plus forte accumulation de litière causée par un fort ratio lignine/azote qui ralentit fortement sa décomposition (Bārdule et al., 2021; Berg & Meentemeyer, 2002; Hobbie et al., 2006; Jacob et al., 2010). Cela conduit à une plus faible teneur en MO pour les feuillus que pour les conifères (Augusto et al., 2015; Lorenz & Thiele-Bruhn, 2019; Schulp et al., 2008). Cependant cette tendance globale n'est pas forcément vraie pour tous les peuplements comme le montre Schulp et al. (2008) avec une teneur en MO plus forte et un horizon organique en pinèdes, certes plus épais qu'en hêtraies, mais équivalents à ceux des chênaies. Le type de peuplement joue aussi sur la composition chimique de la MO avec une plus forte production de monoterpènes pour les peuplements de conifères (Degelmann et al., 2009; Kesselmeier & Staudt, 1999).

D'autres facteurs peuvent jouer sur la décomposition de la litière et donc l'épaisseur de l'horizon organique. La décomposition des litières dites de « bonne qualité » (pauvres en lignine et riches en azote) est limitée par le CES qui influence le fonctionnement des microorganismes décomposeurs (stress hydrique) alors que la décomposition de litière de « faible qualité » (riches en lignine et pauvres en azote) est limitée par la disponibilité en nutriments azotés et phosphorés (Liu et al., 2006).

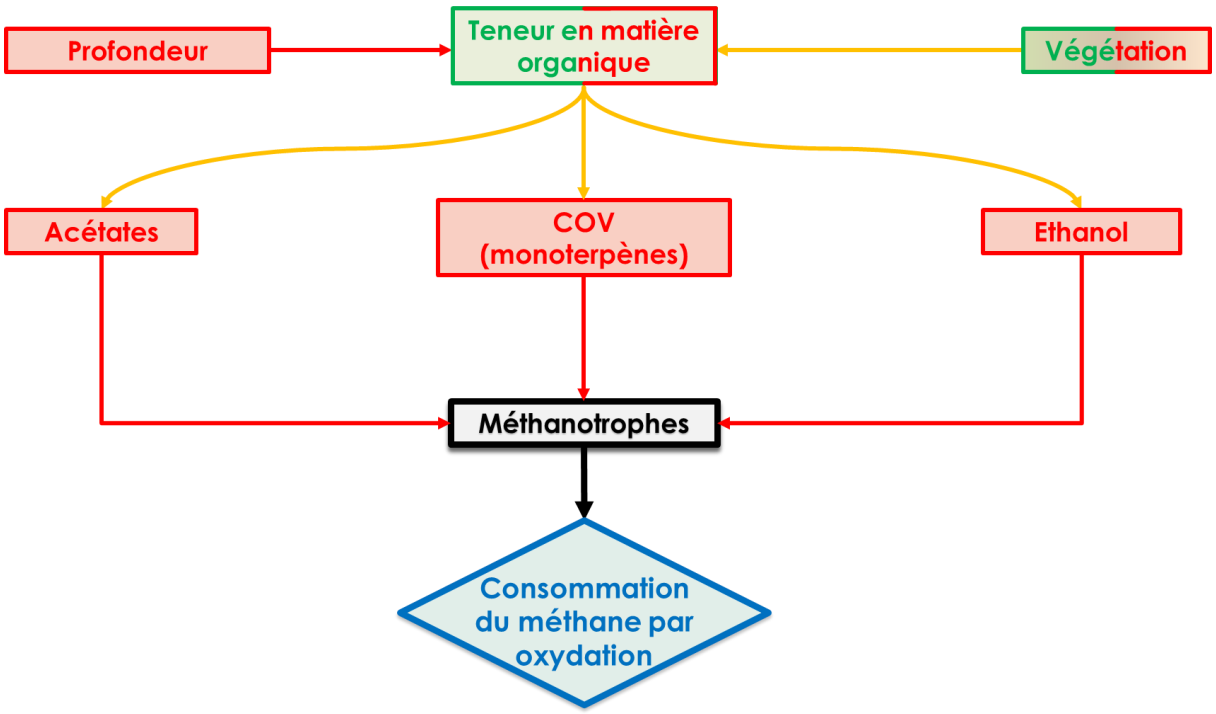


Figure 1.7 : Influence de composés chimiques de la matière organique sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et la couleur orange un effet négatif et positif. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

4.2 L'azote minéral a des effets antagonistes sur l'oxydation du méthane

L'essentiel de l'azote minéral des sols forestiers est issu de la minéralisation de l'azote organique du sol et est donc directement lié à la teneur en MO du sol (Schimel & Bennett, 2004; Sollins et al., 1984)(Figure 1.8). L'azote minéral, principalement sous forme de nitrate (NO_3^-) et d'ammonium (NH_4^+), peut à la fois augmenter ou inhiber l'activité des organismes

méthanotrophes (Alam & Jia, 2012; Bodelier & Laanbroek, 2004; Carlsen et al., 1991; Hütsch, 1998b; Saari et al., 2004). L'azote minéral sous forme de nitrite (NO_2^-) et de nitrate peut inhiber l'activité des organismes méthanotrophes (Mochizuki et al., 2012; Seghers et al., 2003) notamment par la toxicité cellulaire du nitrite. Les bactéries AAOB, qui ne sont pas des méthanotrophes strictes, oxydent préférentiellement l'ammonium quand sa concentration dans le sol est suffisamment élevée (O'Neill & Wilkinson, 1977). Ces fortes concentrations se rencontrent principalement dans les sols agricoles fertilisés mais aussi dans certains sols forestiers amendés en azote (Alam & Jia, 2012; Saari et al., 2004), au-dessus d'un seuil de 27 kg N ha^{-1} an^{-1} d'après une méta-analyse par Xia et al. (2020). De plus l'ammonium peut inhiber l'oxydation du CH_4 par sa toxicité sous forme de sels d'ammoniums (King & Schnell, 1998) et avoir une action d'inhibition indirecte des méthanotrophes en étant transformé en nitrite (Dunfield & Knowles, 1995; King & Schnell, 1994). Dans la plupart des sols forestiers, la concentration en ammonium présente est faible (entre 2 et 20 mg kg^{-1}) (Hungate et al., 2007; Inclán et al., 2012; Jin et al., 2016) et ne devrait donc pas jouer un rôle inhibiteur sur la consommation de méthane. La différence de teneur en azote minéral entre sols agricoles et sols forestiers peut en partie expliquer la plus forte oxydation du CH_4 dans les écosystèmes forestiers (Bodelier & Laanbroek, 2004; Tiwari et al., 2018). Dans les sols forestiers, il a été constaté que le taux d'oxydation du CH_4 augmentait avec la quantité d'azote disponible (Goldman et al., 1995) et lorsque de faibles quantités d'engrais azotés étaient ajoutées (Martinson et al., 2021; Rigler & Zechmeister-Boltenstern, 1999; Veldkamp et al., 2013).

Au contraire de ces effets inhibiteurs, l'azote minéral peut donc stimuler la consommation de méthane lorsque l'azote est un facteur limitant (Figure 1.8) pour la croissance des populations de méthanotrophes (Aronson & Helliker, 2010; Bender & Conrad, 1995; Bodelier & Laanbroek, 2004; Wood & Silver, 2012). C'est également le cas pour le phosphore (Martinson et al., 2021; Veraart et al., 2015). La minéralisation de la MO est donc une source

de nutriments (azote minéral, phosphore) nécessaire à la croissance et à l'activité des organismes méthanotrophes (Tiwari et al., 2018; Walkiewicz et al., 2021).

La teneur en azote minéral des sols peut augmenter avec l'âge du peuplement (Figure 1.8) parce que les dépôts atmosphériques d'azote vont se cumuler au cours du temps avec le vieillissement des peuplements (Hansen et al., 2007). De plus, après la fermeture de la canopée, les peuplements forestiers voient leur demande en azote diminuer en raison de besoins métaboliques plus faibles liés à l'accumulation de réserves azotées internes, ce qui entraine de plus faibles prélèvements azotés et une plus forte teneur en azote minéral (Miller & Miller, 1988; Richter et al., 2000). Enfin, une augmentation de la minéralisation de l'azote du sol avec le vieillissement du peuplement a pu être observée ce qui va contribuer à l'augmentation de la teneur en azote minéral du sol (Christiansen & Gundersen, 2011; Hansen et al., 2007; Rahman et al., 2017).

Le type de peuplement forestier est également capable d'influencer la teneur en azote minéral du sol (Figure 1.8). Le prélèvement en azote minéral du sol diffère selon l'essence dominante du peuplement en terme de quantité et de la forme d'azote minéral, ammonium ou nitrate (Schulz et al., 2011; Templer & Dawson, 2004). Selon Schulz et al. (2011) il y a un prélèvement croissant d'azote de la chênaie, à la hêtraie, puis à la pessière et enfin à la pinède. Des différences de minéralisation de l'azote entre peuplements de différentes espèces ont également été observées avec une minéralisation et nitrification plus forte pour les chênaies que pour les pinèdes, pouvant conduire à une plus forte teneur en azote minéral du sol (Compton et al., 1998; Son & Lee, 1997). Cette plus faible minéralisation de l'azote pour les peuplements de pins s'explique par une litière plus riche en lignine, responsable d'un horizon de surface avec un ratio lignine/azote plus élevé qui va ralentir fortement le processus de minéralisation de l'azote (Côté et al., 2000; Gower & Son, 1992; Scott & Binkley, 1997; Son & Lee, 1997). Mais

des taux de minéralisation de l'azote plus forts pour des peuplements de conifères ont parfois été mesurés avec une corrélation positive entre minéralisation et oxydation du méthane (Menyailo et al., 2010).

La teneur en azote minéral du sol diminue avec la profondeur du sol dans les sols forestiers (Tietema et al., 1992; Williams et al., 2003). La plus forte teneur en surface s'explique en partie par l'accumulation de litières aériennes à la surface du sol et une plus forte densité de racines mortes dans les horizons les plus superficiels (Bischetti et al., 2007; Lopez et al., 2001). Cela s'explique également par une moindre teneur en matière organique (MO) et donc en substrat utilisable pour les bactéries responsables de la minéralisation de l'azote et la nitrification avec la profondeur (Federer, 1983; Hadas et al., 1989; Tietema et al., 1992; Williams et al., 2003).

La minéralisation de l'azote ainsi que la nitrification varient de manière saisonnière, tout comme les prélèvements par la végétation, ce qui entraine des variations des teneurs en azote minéral du sol (Li et al., 2016; Pastor et al., 1984). La minéralisation et la nitrification ont un pic maximal en fin de printemps et fin d'été tout en restant généralement fortes dans la période estivale, ce qui s'explique par des conditions d'humidité et de températures optimales pour les microorganismes impliqués dans ces processus ainsi que par une immobilisation plus forte de l'azote en automne quand les conditions d'humidité et température restent bonnes (Bonilla & Rodà, 1992; Knoepp & Swank, 2002). Les prélèvements azotés des arbres sont plus forts en été qu'au printemps où l'apport en azote est assuré en partie par la remobilisation de réserve azotées et qu'en automne et hiver où les prélèvements azotés diminuent voire disparaissent avec la baisse d'activité hivernale, les réserves azotés pour passer cette période ayant été faites en période estivale (Gessler et al., 1998; Li et al., 2016; Millard & Proe, 1991).

La minéralisation de l'azote est sensible au pH et a tendance à diminuer avec l'acidité du sol en raison de la sensibilité des microorganismes décomposeurs aux faibles pH (Adams & Martin, 1984; Curtin et al., 1998).

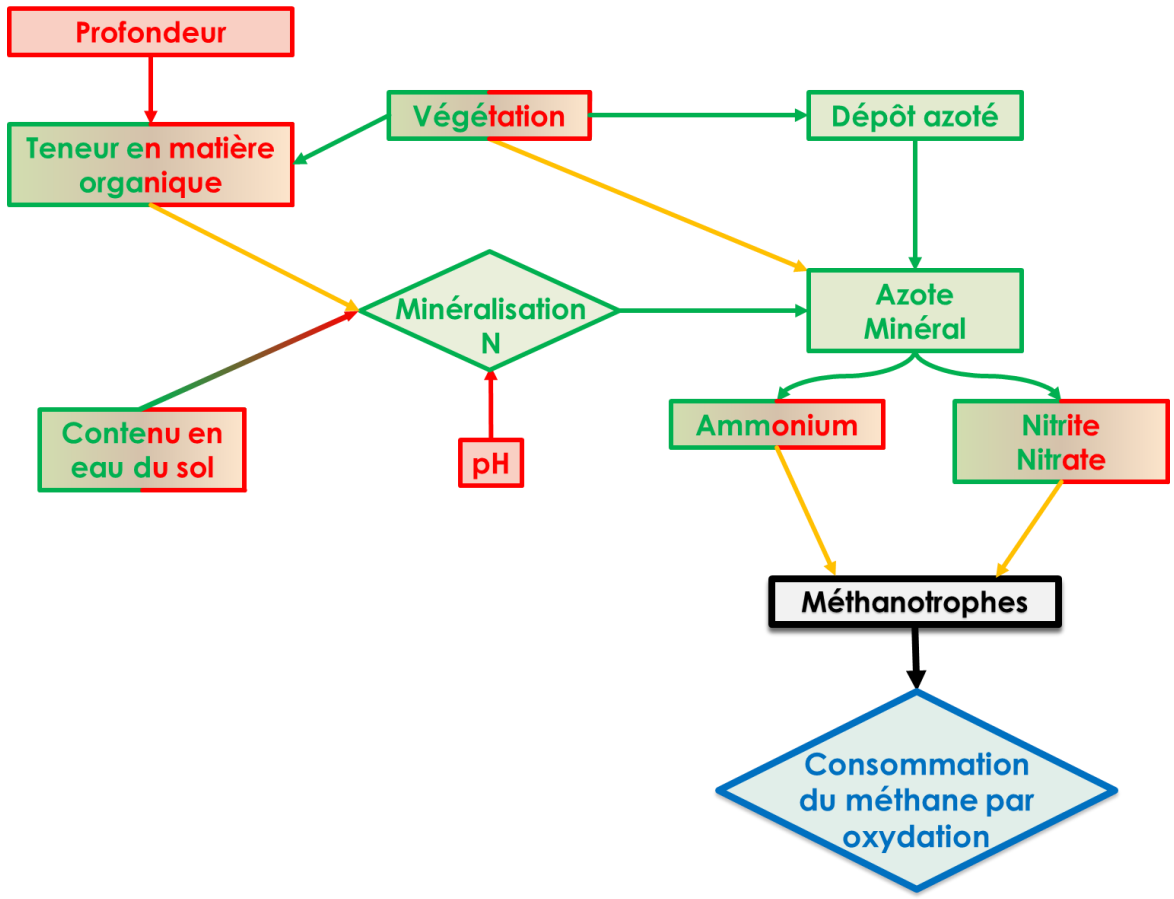


Figure 1.8 : Influence de l'azote minéral sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif, la couleur orange un effet négatif et positif et le gradient vert/rouge une influence graduelle. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

4.3 Influence variable du pH selon les communautés méthanotrophes en présence

Comme de nombreux microorganismes, certains méthanotrophes sont sensibles aux pH acides qui vont inhiber leur fonctionnement et leur capacité à oxyder le CH_4 (Figure 1.9)(Brumme & Borken, 1999; Xu & Inubushi, 2004). L'étude de cette sensibilité des méthanotrophes aux pH acides a permis d'obtenir des valeurs de pH optimales qui divergent

sensiblement selon le type de sol, entre 4 et 7.5, et qui traduisent des changements de communautés méthanotrophes selon l'acidité du sol (Benstead & King, 2001; Kolb, 2009; Saari et al., 2004). Une majorité des méthanotrophes connus sont neutrophiles comme les USC-γ et vont se développer pour des pH neutres ou faiblement acides (Nazaries et al., 2013), alors que des méthanotrophes acidophiles comme les USC-α vont fonctionner à des pH de sols plus acides (Knief et al., 2003; Kolb et al., 2005). La relation positive entre consommation de méthane et pH peut s'inverser pour les sols forestiers dominés par des communautés acidophiles (Täumer et al., 2021).

Le pH du sol est fortement influencé par la libération d'acides organiques et notamment phénoliques issus de la décomposition de litières ou de l'exsudation racinaire (Figure 1.9), qui vont s'accumuler et entrainer une diminution du pH du sol (Adeleke et al., 2012, 2017; Amaral & Knowles, 1997; Arcand & Schneider, 2006). Le pH peut donc être impacté par le type de peuplement (Figure 1.9). Les sols sont généralement plus acides sous peuplements de conifères comme le pin ou l'épicéa que sous des peuplements de feuillus comme le chêne ou le hêtre (Augusto et al., 2002, 2003; Oulehle & Hruška, 2005; Verstraeten et al., 2018). Cette acidité plus forte s'explique par une combinaison de différents facteurs comme une teneur plus forte en matière organique riche en acides organiques et phénoliques (Binkley & Valentine, 1991; Smolander et al., 2005). Les peuplements de conifères ont également une plus forte capacité à intercepter des dépôts atmosphériques acides (Augusto et al., 2002). Les sols de ces peuplements ont un équilibre cationique plus riche en protons et moins riche en calcium (Binkley & Valentine, 1991; Finzi et al., 1998; Lelong et al., 1990). Un pH plus acide en pessières et en pinèdes qu'en hêtraies pourrait être responsable d'une plus faible abondance en méthanotrophes dans les cinq premiers centimètres du sol des peuplements de conifères, et donc d'une plus faible oxydation du CH_4 (Borken et al., 2003).

Le pH du sol augmente avec la profondeur (Bringmark, 1989; Zhang et al., 2017) en raison de l'accumulation de dépôts atmosphériques acides en surface (Augusto et al., 2002) et de la diminution de la teneur en matière organique avec la profondeur.

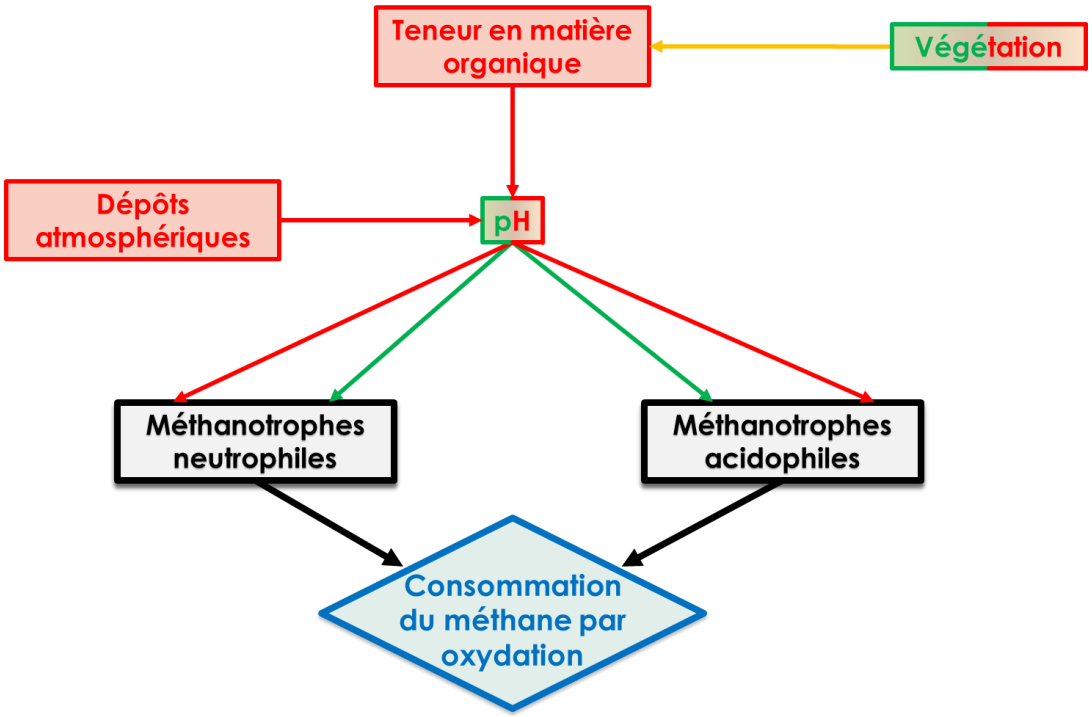


Figure 1.9 : Influence du pH sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et la couleur orange un effet négatif et positif. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

5. Objectifs et plan

L'objectif principal de cette thèse était de déterminer les principaux facteurs responsables des variations spatiales de la consommation de méthane atmosphérique à l'échelle d'un massif forestier. Pour y répondre j'ai divisé mon travail de thèse en trois axes.

Dans le chapitre 2, je me suis intéressé à l'influence du contenu en eau du sol, de la masse volumique apparente et de l'azote minéral en lien avec l'âge du peuplement sur les variations spatiales et temporelles de la consommation de méthane du sol dans une

chronoséquence de chênes. J'ai émis l'hypothèse que les variations spatiales et temporelles de l'oxydation du méthane étaient liées aux différences intra et inter peuplements du CES, de la masse volumique apparente et de la teneur en azote minéral, et de leurs variations saisonnières. J'ai également supposé que la consommation de méthane augmentait avec l'âge du peuplement, reflétant l'évolution de la masse volumique apparente et de la teneur en azote minéral du sol.

Dans le chapitre 3, je me suis intéressé à l'influence du type de peuplement forestier sur la consommation de méthane par les sols, et j'ai déterminé si les principaux facteurs contrôlant la consommation de méthane étaient les même pour les différents peuplements. Cette étude a été menée sur quatre types de peuplement (une hêtraie, une chênaie, une pessière et une pinède) dupliqués dans trois zones du même massif forestier. J'ai testé l'hypothèse que les peuplements de hêtres et de chênes avaient une plus forte consommation de méthane du fait d'une plus forte teneur en azote minéral pour des sols où l'azote peut être un élément limitant. J'ai également supposé que les peuplements de pins et d'épicéas avaient une plus faible consommation de méthane à cause d'une plus forte teneur en matière organique du sol que les hêtraies et d'un pH plus acide que les deux peuplements feuillus.

Enfin dans le chapitre 4, j'ai analysé l'influence de l'épaisseur de sol et de la profondeur sur la consommation de méthane des 15 premiers centimètres du sol pour les quatre types de peuplements étudiés au chapitre précédent. J'ai émis l'hypothèse que l'essentiel de l'oxydation du méthane avait lieu dans les 5 premiers centimètres du sol. J'ai également supposé que l'écart d'oxydation du méthane entre peuplements lié à la teneur en matière organique, diminuait avec la profondeur car la teneur en MO diminuait avec la profondeur tout comme le pH et la teneur en azote minéral qui lui sont liés.

Chapitre 2 : L'oxydation du méthane de sols de forêts tempérées répond à l'état hydrique du sol, quel que soit leur âge

1. Rappel des objectifs

L'objectif de cette étude était de déterminer l'influence de la masse volumique apparente du sol, du contenu en eau du sol et de la teneur en azote minéral sur les variations spatiales et temporelles de l'oxydation du CH_4 dans le sol d'une forêt tempérée à feuilles caduques de 470 ha dominée par le chêne. Nous avons mesuré le taux d'oxydation potentielle du CH_4, le CES, la masse volumique apparente et les teneurs en azote minéral sur des carottes de sol prélevées dans 16 peuplements voisins de chênes sessiles, âgés de 20 à 143 ans. Nous avons émis l'hypothèse que (1) les variations de l'oxydation du CH_4 au sein d'un même peuplement et entre les peuplements ainsi que leurs variations saisonnières seraient liées aux différences du CES, de la masse volumique apparente et de la teneur en azote minéral, et (2) que l'oxydation du CH_4 augmenterait avec l'âge du peuplement, reflétant les changements du CES, de la masse volumique apparente et de la teneur en azote minéral au fil du temps (Figure 2.1).

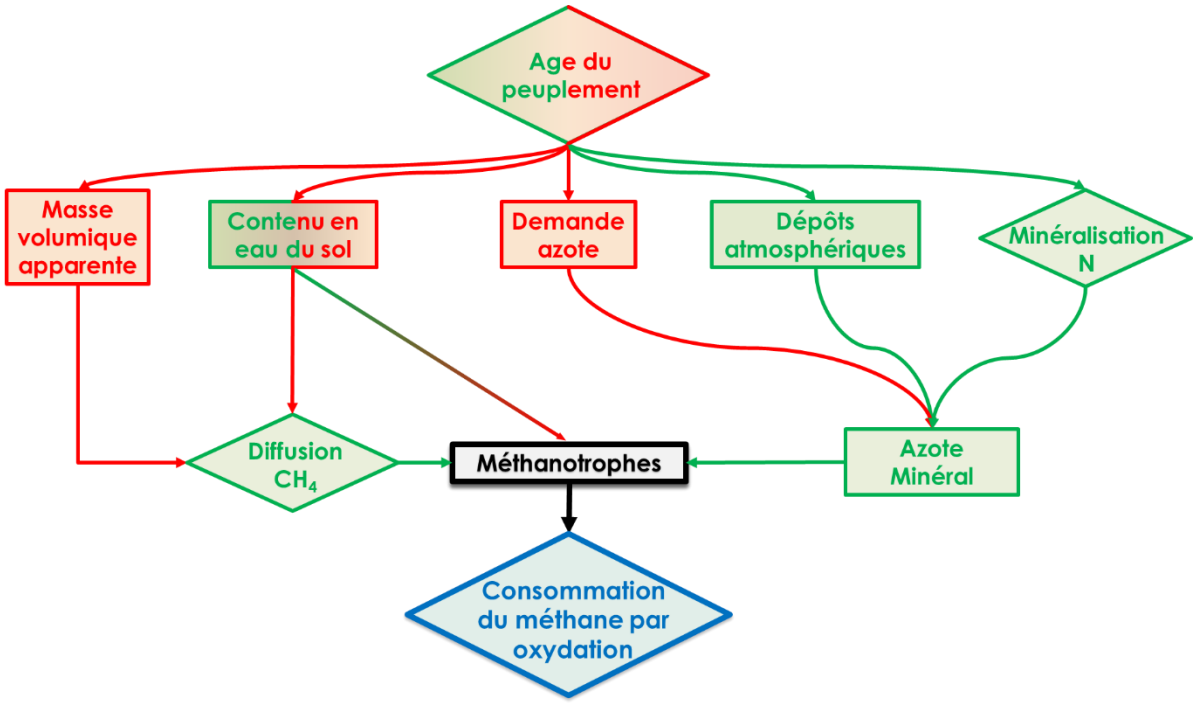


Figure 2.1 : Influence de l'âge du peuplement sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et le gradient vert/rouge une influence graduelle. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

Pour confirmer mes hypothèses j'ai mesuré la consommation nette de méthane des 5 premiers centimètres de sol d'échantillons provenant de 16 peuplements de chênes sessiles formant une chronoséquence (20-143 ans). Pour définir les facteurs pouvant influencer les variations de consommation, j'ai également mesuré la masse volumique apparente, le CES, la concentration en N minéral et la production de CO_2 ainsi que les paramètres classiques de structure forestière que sont la densité de peuplement et la surface terrière.

2. Matériels et méthodes

2.1 Description du site et des peuplements

L'étude a été menée dans la forêt domaniale de Champenoux (48°43'N, 6°21E, altitude moyenne 260m, 470 ha) dans le nord-est de la France. Les sols sont des néoluvisols sur un horizon argileux carbonaté recouvert d'un limon assez profond (Bréda et al., 1993). Le climat

est semi-continental. La température moyenne annuelle des 30 dernières années est de 11°C et les précipitations moyennes annuelles sont de 808 mm d'après les données de la station météorologique la plus proche (Essey-les-Nancy, 12 km, Météo-France, 2020).

Seize peuplements forestiers dominés par le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) ont été sélectionnés (Figure 2.2). Treize de ces peuplements, précédemment inclus dans une étude de chronoséquence (Genet et al., 2010), avaient entre 40 et 143 ans ; ils ont été étudiés à l'automne 2018 et au printemps 2019. À l'été 2019, cinq des peuplements précédents ont été rééchantillonnés (âgés de 40 à 60 ans) et trois peuplements plus jeunes (de 20 à 26 ans) ont été ajoutés. Un soin particulier a été apporté pour minimiser les variations du type de sol et de la topographie. Tous les peuplements étaient composés d'arbres de même âge et en régénération naturelle. Dans chaque peuplement, une parcelle de 1200 m^2 a été établie et la circonférence à hauteur de poitrine de tous les arbres de la parcelle ayant une circonférence de plus de 10 cm a été mesurée pour calculer la surface terrière du peuplement.

2.2 Échantillonnage du sol

Des échantillons de sol ont été prélevés au cours de trois campagnes : au début de l'automne 2018 (17 septembre - 9 octobre) et à la fin de l'été 2019 (27 août - 5 septembre) pendant des périodes de faible CES, et au début du printemps 2019 (25 mars - 13 avril) pendant une période de CES élevé. À l'automne 2018 et au printemps 2019, des échantillons ont été prélevés dans les 13 plus vieux des 16 peuplements, tandis qu'à l'été 2019, des échantillons ont été prélevés dans les huit peuplements les plus jeunes. Cinq peuplements ont donc été échantillonnés au cours des trois campagnes d'échantillonnage.

Dans chaque peuplement de 1200 m^2, une grille de 30 par 40 m a été mise en place, puis subdivisée en 12 carrés (10 par 10 m). Après avoir enlevé la litière fraîche, des cylindres

métalliques (8 cm de diamètre) ont été utilisés pour prélever des échantillons de sol (0-5 cm de profondeur) dans chaque carré (Figure 2.2). Deux à trois échantillons de chaque peuplement ont été prélevés tous les deux à trois jours sur une période de 14 jours afin que la date de prélèvement ne soit pas une covariable de l'effet peuplement.

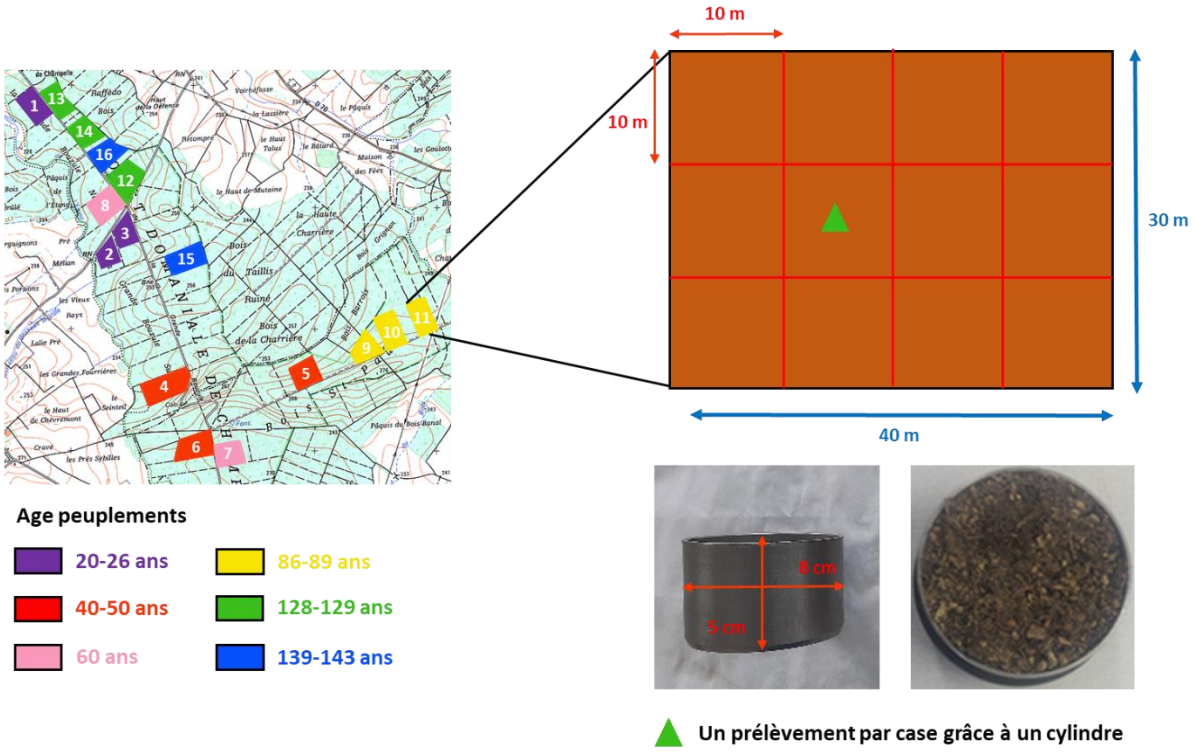


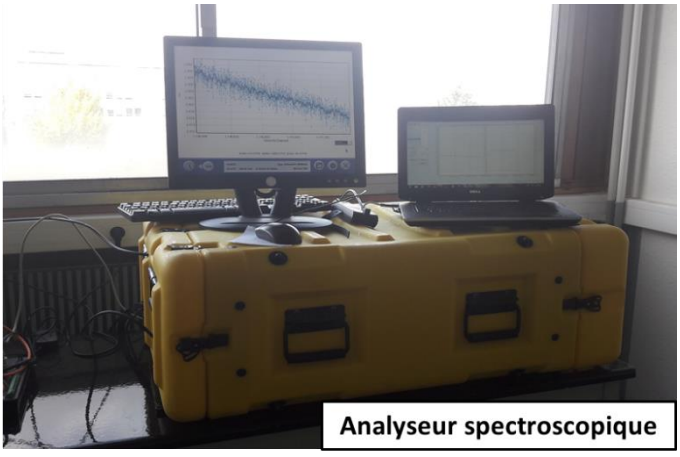
Figure 2.2 : Plan d'échantillonnage
Douze échantillons prélevés par peuplement. Mesures réalisées sur les peuplements 4 à 16 pour les campagnes de l'automne 2018 et du printemps 2019 (n=13x12=156) et sur les peuplements 1 à 8 pour la campagne de l'été 2019 (n=8x12=96).

2.3 Mesures de l'oxydation du CH_4 et de la production de CO_2

Une fois l'échantillonnage effectué, les échantillons de sols étaient ramenés au laboratoire avant analyse. Les mesures de flux de gaz étaient effectuées immédiatement sur les 12 premiers échantillons et les échantillons restant étaient mesurés dans les 48 heures suivantes après avoir été conservés en chambre froide à 4°C. Les douze cylindres contenant chacun un échantillon de sol étaient positionnés pour chaque cylindre dans une chambre en PVC

constituée de deux couvercles en plastique, laissant un espace libre au-dessus de l'échantillon de sol qui, avec l'ensemble des tubes d'échantillonnage, la pompe de l'analyseur et la cellule d'analyse, occupait un volume de 0.84 L. Les 12 cylindres étaient connectés à un analyseur laser de gaz à infrarouge basé sur la spectroscopie d'absorption en cavité optique hors d'axe (GGA-24EP, Los Gatos Research, Mountain View, CA, USA), qui mesurait les concentrations de méthane, de dioxyde de carbone et de vapeur d'eau dans l'espace libre. L'incubation a été effectuée dans une chambre climatique (Memmert, IPP260) où la température a été maintenue à 20°C pendant les mesures (Figure 2.3). Les concentrations de gaz pour chaque échantillon étaient mesurées pendant une à deux heures, enregistrées toutes les cinq secondes et stockées sur un enregistreur de données (CR1000, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA). Une fois la mesure d'un échantillon terminée, le système était purgé et deux gaz avec des concentrations connues de CH_4 (5 et 0 ppm) et de CO_2 (600 et 0 ppm) étaient analysés pendant deux minutes pour calibrer le système avant de mesurer le cylindre suivant. Des électrovannes (LVM10R1-6B-1-Q, SMC, Tokyo, Japon), commandées par des contrôleurs de relais (SDM-CD16AC, Campbell Scientific Inc.) connectés à l'enregistreur de données, étaient utilisées pour automatiquement changer l'échantillon mesuré.





Chaque cylindre d'échantillon s'emboite dans une chambre reliée à l'analyseur spectroscopique
→ Mesure l'évolution de la concentration en CH_4, CO_2 et H_20 pour 1 ou 2 h

Figure 2.3 : Mesure de l'oxydation du méthane et de la production de dioxyde de carbone
Chaque cylindre est emboité dans une chambre de mesure et analysé pendant une à deux heures pendant lesquelles l'évolution de la concentration en méthane, dioxyde de carbone et eau dans l'atmosphère de la chambre est mesurée.

Les taux d'oxydation potentielle du CH_4 (en nmol m^{-2} s^{-1}) et de production potentielle de CO_2 (en µmol m^{-2} s^{-1}) ont été calculés à partir des pentes des variations des concentrations en fonction du temps, après avoir écarté les 360 premières secondes nécessaires à l'équilibrage complet du système. Pour le CO_2, la pente est obtenue en ajustant une fonction linéaire sur les 240 secondes suivantes. Nous avons préféré utiliser une fonction linéaire pour le CO_2 sur une courte période de temps car la diffusion du CO_2 devient limitée lorsque les concentrations augmentent. Pour le CH_4, la pente initiale a été déterminée en ajustant une fonction exponentielle sur toutes les données restantes. Nous avons choisi une fonction exponentielle pour le CH_4 parce que l'on s'attendait à ce que l'oxydation diminue avec la concentration de CH_4 dans l'espace libre du cylindre en raison de la limitation en CH_4.

2.4 Mesures du contenu en eau du sol, de la masse volumique apparente et de la teneur en azote minéral

La masse du cylindre avec l'échantillon de sol à l'intérieur a été mesurée avant et après l'incubation, et la masse fraiche de l'échantillon de sol a été calculée comme la différence de masse entre le cylindre plein et le cylindre vide. Après incubation, les échantillons ont été tamisés à 2 mm et stockés à 4°C avant les analyses ultérieures. Pour calculer le CES et la masse volumique apparente, un sous-échantillon de 20 g de la fraction fine du sol a été séché à l'étuve à 105°C pendant 24 heures immédiatement après le tamisage, puis pesé.

Le CES (en m^3 m^{-3}) et la masse volumique apparente (ρa, en kg dm^{-3}) ont été calculés comme suit :

$$\mathrm{CES} = \frac{V_E}{V_S}$$

et,

$$\rho a = \frac{M_{SE}}{V_S},$$

avec V_E et V_S respectivement le volume d'eau et le volume de sol de l'échantillon, M_{SE} la masse sèche du sol.

Les concentrations en azote minéral du sol ont été mesurées sur un sous-échantillon de 20 g de sol tamisé. Le sol a été mis en suspension dans 0.1 L de solution de chlorure de potassium (1 M), agité pendant une heure dans un agitateur rotatif et filtré à travers des papiers filtres Whatman. Le filtrat a été conservé à 4°C pendant deux semaines au maximum avant d'être analysé avec un analyseur spectrométrique à flux continu (San++, Skalar, 4823 AA Breda, Pays-Bas). Deux longueurs d'onde différentes (540 et 660 nm) ont été utilisées pour mesurer respectivement les concentrations massiques d'azote pour l'ammonium (NH_4^+) et les nitrites (NO_2^-) et nitrates (NO_3^-) dans la solution. L'azote minéral total a été calculé comme la somme des teneurs en ammonium et nitrite/nitrate.

Uniquement à l'été 2019, la minéralisation de l'azote et la nitrification nette ont été mesurées en incubant 20g de sol tamisé à 20°C pendant six semaines au cours desquelles le CES a été maintenu constant. Les teneurs en ammonium et nitrite/nitrate à la fin de la période d'incubation ont été mesurées comme décrit ci-dessus. La minéralisation nette de l'azote a été calculée comme la différence entre la teneur en azote minéral finale à la fin de la période d'incubation et la teneur en azote minéral initiale au début de la période d'incubation, divisée par le temps d'incubation. La nitrification a été calculée de la même manière en utilisant la teneur en nitrite/nitrate au lieu de la teneur en azote minéral.

2.5 Statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel statistique R version 3.6.1 (R Core Team, 2019). Nous avons effectué une ANOVA à un facteur pour tester l'influence du peuplement forestier sur l'oxydation du CH_4, le CES, la masse volumique apparente, l'azote minéral du sol et la production de CO_2 à l'automne 2018, au printemps 2019 et à l'été 2019, avec 12 réplicats par peuplement. Nous avons utilisé des modèles linéaires mixtes (lmertest package, Kuznetsova et al., 2017), avec le peuplement comme effet aléatoire, pour estimer l'effet de la saison (effet fixe) sur les mêmes variables que ci-dessus, en utilisant les données de 13 peuplements (numéros d'identifications 4 à 16) pour comparer l'automne 2018 et le printemps 2019, et les données de cinq peuplements (numéros d'identification 4 à 8) pour comparer les trois dates d'échantillonnage. Dans ce dernier cas, des contrastes ont été utilisés pour tester les différences saisonnières lorsque le modèle global était significatif ($p < 0,05$).

A l'échelle du peuplement, nous avons utilisé des modèles non linéaires pour étudier la relation entre l'âge du peuplement et la densité des arbres ou la surface terrière du peuplement. Nous avons utilisé des modèles linéaires pour tester l'influence de l'âge du peuplement et de la surface terrière du peuplement sur l'oxydation du CH_4, le CES, la teneur en azote minéral, la production de CO_2 et la masse volumique apparente séparément pour chaque date d'échantillonnage. Nous avons testé la combinaison des deux facteurs avec ou sans interaction, et chaque facteur indépendamment, et avons sélectionné le modèle pour lequel tous les effets étaient significatifs. Si plus d'un modèle avait répondu à cette exigence, nous aurions sélectionné celui présentant le critère d'information d'Akaike (AIC) le plus faible. Ce critère est un estimateur de la qualité relative d'un modèle statistique (Akaike, 1998), plus celui-ci est faible et plus le modèle est considéré comme performant.

Pour chaque date d'échantillonnage, des régressions linéaires entre l'oxydation du CH_4 et les autres variables ont été testées et sont indiquées lorsque le modèle était significatif ($p<0,05$). La relation entre le CES et la nitrification a été ajustée à l'aide d'une fonction exponentielle.

À l'échelle de l'échantillon, nous avons utilisé des modèles d'équations structurelles (MES) pour analyser les voies causales par lesquelles la teneur en eau du sol et l'azote minéral du sol avaient des effets directs sur l'oxydation du CH_4 et la production de CO_2, ainsi que la covariation de ces deux processus à chaque campagne d'échantillonnage. Le modèle initial incluait également la masse volumique apparente du sol, mais elle n'a pas été incluse dans le modèle final en raison de l'absence de coefficients de régression standardisés significatifs à toutes les dates. Les analyses MES ont été réalisées à l'aide du package R "Lavaan" (Rosseel, 2012). Les modèles ont été retenus si les valeurs χ^2 des ajustements n'étaient pas significativement différentes de 0 ($p > 0,05$), si l'indice d'ajustement comparatif (CFI) était proche de 1, et si l'erreur quadratique moyenne d'approximation (RMSEA) et le résidu quadratique moyen normalisé (SRMR) étaient tous deux proches de 0 (Kline, 2016).

3. Résultats

La densité du peuplement diminuait fortement avec l'âge du peuplement, en particulier pour les jeunes peuplements jusqu'à 60 ans, passant de 19 367 arbres ha^{-1} à 550 arbres ha^{-1} (Figure 2.4). La surface terrière des peuplements augmentait avec l'âge du peuplement pour les jeunes peuplements, passant de 12.2 m^2 ha^{-1} à un maximum de 43.7 m^2 ha^{-1}, et avait tendance à diminuer avec l'âge pour les peuplements plus âgés (Figure 2.4). Le peuplement 11 présentait une surface terrière remarquablement élevée.

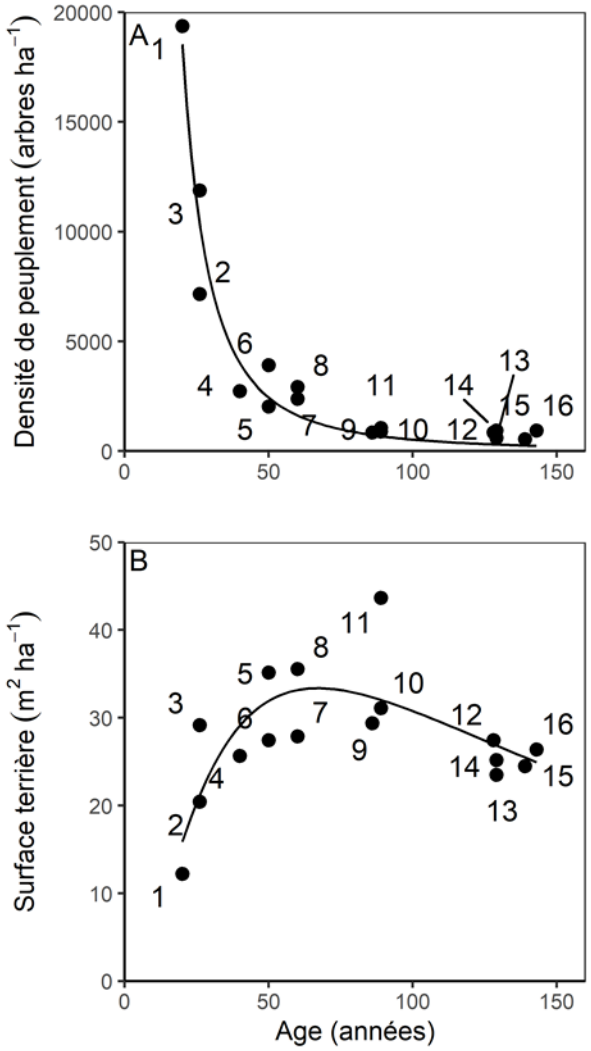


Figure 2.4 : Influence de l'âge sur la densité de peuplement et la surface terrière
Relation entre l'âge du peuplement et (A) la densité du peuplement ou (B) la surface terrière du peuplement dans 16 peuplements voisins de chênes sessiles, âgés de 20 à 143 ans. Les lignes pleines montrent les modèles non linéaires ajustés : une fonction puissance pour la relation entre la densité du peuplement et l'âge ($R^2 = 0.95$, $p < 0.001$), et une fonction lognormale à trois paramètres pour la relation entre la surface terrière du peuplement et l'âge ($R^2 = 0.56$, $p < 0.001$). Les chiffres représentent le numéro d'identification des peuplements, du plus jeune au plus vieux.

L'oxydation du CH_4, le CES, les teneurs en azote minéral et la production de CO_2 différaient significativement d'une saison à l'autre, contrairement à la masse volumique apparente (Figure 2.5). Une oxydation du CH_4 plus élevée et un CES plus faible ont été mesurés à l'automne 2018 (respectivement 0.66 nmol m^{-2} s^{-1} et 0.17 m^3 m^{-3} en moyenne) qu'au printemps 2019 (respectivement 0.41 nmol m^{-2} s^{-1} et 0.36 m^3 m^{-3} en moyenne ; $p < 0.001$ pour chaque paramètre) pour les 13 peuplements âgés de 40 à 143 ans. Si l'on considérait les cinq

peuplements qui ont été échantillonnés aux trois dates (âgés de 40 à 60 ans), l'oxydation du CH_4 était plus faible à l'été 2019 qu'à l'automne 2018 (respectivement 0.42 nmol m^{-2} s^{-1} et 0.60 nmol m^{-2} s^{-1} en moyenne, $p < 0.001$), tandis que le CES était plus faible à l'été 2019 qu'à l'automne 2018 (respectivement 0.14 m^3 m^{-3} et 0.17 m^3 m^{-3} en moyenne, $p < 0.001$). Pour les 13 peuplements âgés de 40 à 143 ans, la teneur en azote minéral était plus élevée au printemps 2019 (21 mg N kg^{-1} de sol sec) qu'à l'automne 2018 (12 mg N kg^{-1} de sol sec). Cependant, dans les cinq peuplements âgés de 40 à 60 ans, il n'y avait aucune différence significative de teneur en azote minéral entre l'automne 2018 et l'été 2019. L'ammonium représentait en moyenne 89% de l'azote minéral de nos sols (données non présentées). La production de CO_2 était plus élevée au printemps 2019 qu'à l'automne 2018 (respectivement 8.4 µmol m^{-2} s^{-1} et 2.7 µmol m^{-2} s^{-1} en moyenne pour les 13 peuplements, $p < 0.001$), et plus faible à l'été 2019 qu'à l'automne 2018 (respectivement 0.5 µmol m^{-2} s^{-1} et 3.1 µmol m^{-2} s^{-1} en moyenne pour les 5 peuplements, $p < 0.001$).

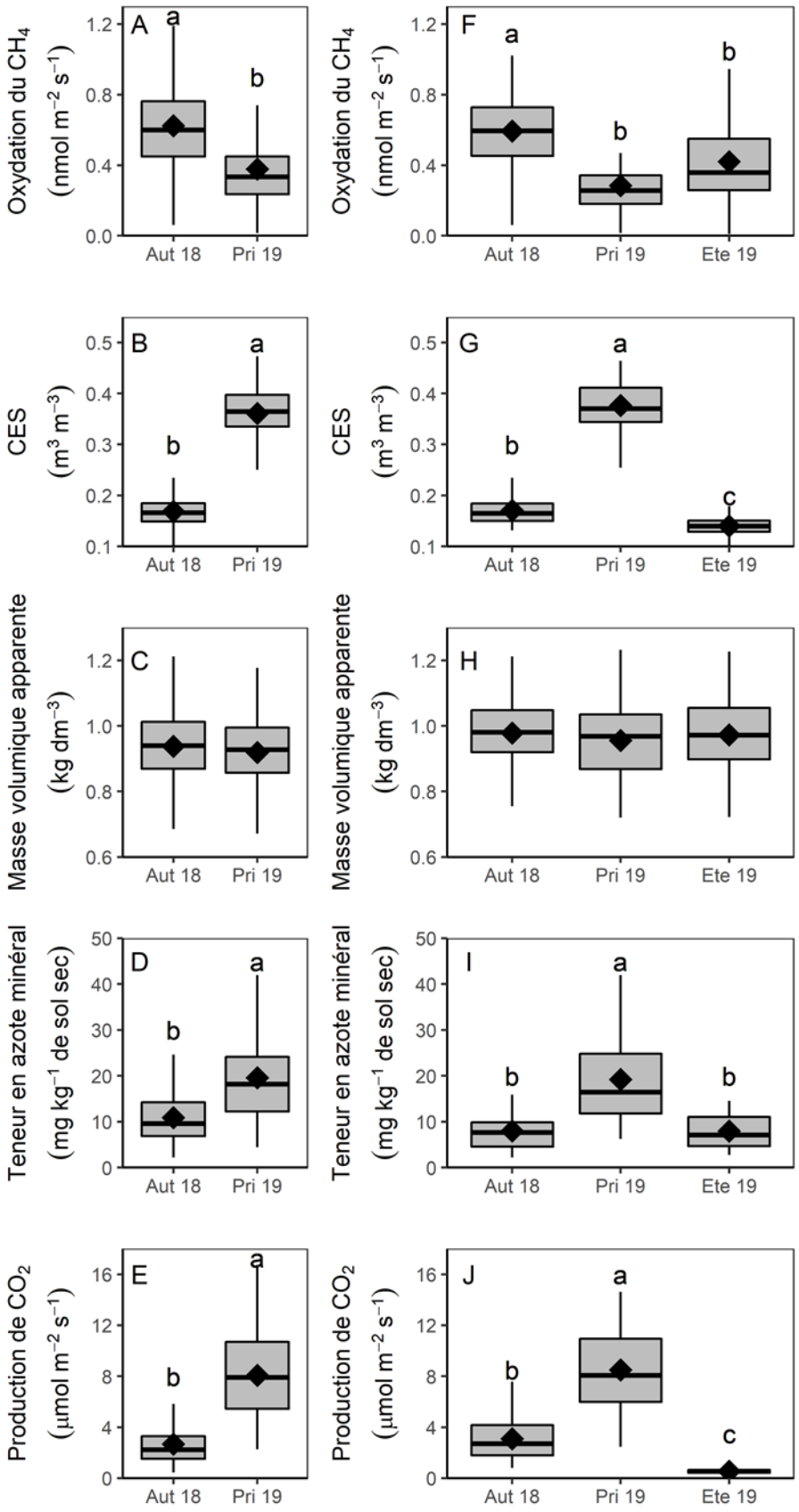

A
a
b
Oxydation du CH_4 (nmol m^{-2} s^{-1})
Aut 18
Pri 19
F
a
b
b
Ete 19
B
b
a
CES (m^3 m^{-3})
G
b
a
c
C
Masse volumique apparente (kg dm^{-3})
H
D
Teneur en azote minéral (mg kg^{-1} de sol sec)
I
E
Production de CO_2 (µmol m^{-2} s^{-1})
J

Figure 2.5 : Influence saisonnière sur les variables mesurées
Boîtes à moustaches de l'oxydation du CH_4 (A, F), du contenu en eau du sol (CES ; B, G), de la masse volumique apparente (C, H), de la teneur en azote minéral (D, I) et de la production de CO_2 (E, J) de carottes de sol (0-5 cm de profondeur) incubées à 20°C de 12 échantillons dans 13 peuplements (n = 156) à l'automne 2018 et au printemps 2019 (partie gauche de la figure : A-E) et de 12 échantillons dans cinq peuplements (n = 60) pour les trois dates d'échantillonnage (partie droite de la figure : F-J). La ligne horizontale épaisse représente la médiane, la boîte l'écart interquartile et le losange la moyenne. Les lignes verticales représentent la plus grande valeur ne dépassant pas 1.5 fois le quartile supérieur à la plus petite valeur ne dépassant pas 1.5 fois le quartile inférieur. Les valeurs extrêmes (1 à 3 valeurs) ne sont pas représentées afin de ne pas étendre l'échelle de l'axe des ordonnées. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à $p < 0.05$ entre les saisons.

La masse volumique apparente variait entre les peuplements de 0.8 kg dm^{-3} à 1.05 kg dm^{-3}, sans que cette variation ne soit liée à l'âge du peuplement ou à la surface terrière (données non présentées). Un effet significatif du peuplement sur l'oxydation du CH_4 et le CES a été observé aux trois dates d'échantillonnage (Tableau 2.1). Au printemps 2019, l'oxydation moyenne du CH_4 des peuplements variait de 0.20 à 0.98 nmol m^{-2} s^{-1} et était positivement liée à l'âge et à la surface terrière des peuplements (Tableau 2.2). Une tendance similaire, mais non significative ($p < 0,1$) a également été observée à l'automne 2018, avec une plage d'oxydation moyenne du CH_4 comprise entre 0.47 et 0.84 nmol m^{-2} s^{-1}, mais pas au cours de l'été sec de 2019 (plage : 0.28 à 0.62 nmol m^{-2} s^{-1}). La surface terrière avait une influence négative sur le CES pour toutes les campagnes, bien qu'il ne s'agisse que d'une tendance ($p < 0.1$) à l'automne 2018 et à l'été 2019 (Tableau 2.2). En outre, une relation négative significative entre l'oxydation moyenne du CH_4 et le CES a été observée au printemps 2019 (Figure 2.6, $R^2 = 0.82$, $p < 0.001$). La relation était fortement influencée par le peuplement 11, qui présentait une forte oxydation du CH_4 et un faible CES, probablement lié à sa surface terrière élevée mentionnée précédemment. Néanmoins, la relation restait significative avec le retrait du peuplement 11 ($R^2 = 0.49$, $p = 0.011$, non montrée).

Tableau 2.1 : Influence spatiale du peuplement forestier sur les variables mesurées
Influence du peuplement forestier sur l'oxydation du CH_4, le contenu en eau du sol (CES), la masse volumique apparente (ρa), la teneur en azote minéral du sol et la production de CO_2 aux trois périodes d'échantillonnage. Les mesures ont été effectuées sur 13 peuplements à l'automne 2018 et au printemps 2019 (peuplements 4 à 16) et sur 8 peuplements à l'été 2019 (peuplements 1 à 8), avec 12 réplicats par peuplements. Les degrés de liberté du facteur peuplement et les degrés de liberté résiduels sont indiqués à la dernière ligne.

	Automne 2018	Printemps 2019	Eté 2019
Oxydation du CH_4	0.01	<0.001	<0.001
CES	<0.001	<0.001	<0.001
ρa	<0.001	<0.001	0.06
Azote minéral	<0.001	0.651	<0.001
Production de CO_2	0.004	0.029	<0.001
Degrés de liberté	*[12, 143]*	*[12, 143]*	*[7, 88]*

La teneur en azote minéral du sol différait entre les peuplements à l'automne 2018 et à l'été 2019, mais pas au printemps 2019 (Tableau 2.1), avec une concentration élevée notable dans le peuplement 11 à l'automne 2018 et le peuplement 5 à l'été 2019. L'azote minéral du sol était influencé positivement par l'âge du peuplement et par la surface terrière à l'automne 2018 (Tableau 2.2), mais pas aux autres saisons. Les variations de l'oxydation du CH_4 entre les peuplements étaient affectées significativement par la teneur en azote minéral du sol pour l'été 2019 (Figure 2.6, $R^2 = 0.55$, $p = 0.036$). Cependant, cette relation négative était fortement influencée par le peuplement 5 et n'était plus significative s'il était enlevé des données prises en compte. La nitrification diminuait exponentiellement avec le CES au cours de l'été 2019, alors qu'aucun effet du CES n'était observé sur la minéralisation de l'azote (Figure 2.7).

Les valeurs moyennes de pH du sol variaient peu entre les différents peuplements et étaient comprises entre 4.6 et 5.4 (Tableau 2.3). Les teneurs en carbone total et azote total du sol étaient comprises respectivement entre 35 et 47 g kg-1 et entre 2.4 et 4.0 g kg-1, ce qui aboutissait à des rapports C/N compris entre 12 et 15 (Tableau 2.3).

Tableau 2.2 : Récapitulatif des résultats de modèles linéaires testant l'effet de l'âge et de la surface terrière

Résultats des modèles linéaires testant l'effet de l'âge et de la surface terrière des peuplements (ST), ensemble (modèle additif) ou séparément, sur les valeurs moyennes de l'oxydation du CH_4, du contenu en eau du sol (CES), de la teneur en azote minéral et de la production de CO_2 aux trois périodes d'échantillonnage. Les valeurs p de l'ANOVA, le R^2 ajusté des meilleurs modèles ainsi que les degrés de liberté (dl) sont présentés. Les effets de chaque facteur sont indiqués (+ augmentation ; - diminution). La masse volumique apparente n'a pas été incluse dans le tableau car aucun modèle n'était significatif quelle que soit la période d'échantillonnage.

Variable	**Saison**	**Explicative**		**R^2**	**p**	**dl**
		Age	**ST**			
Oxydation CH_4	Automne 18	+	+	0.33	0.056	10
	Printemps 19	+	+	0.56	0.006	10
	Eté 19	*Aucun modèle significatif*				
CES	Automne 18		–	0.21	0.066	11
	Printemps 19		–	0.34	0.036	11
	Eté 19		–	0.46	0.064	6
Azote minéral	Automne 18	+	+	0.46	0.018	10
	Printemps 19	*Aucun modèle significatif*				
	Eté 19	*Aucun modèle significatif*				
Production CO_2	Automne 18	–	–	0.32	0.060	10
	Printemps 19		–	0.56	0.002	11
	Eté 19		–	0.42	0.049	6

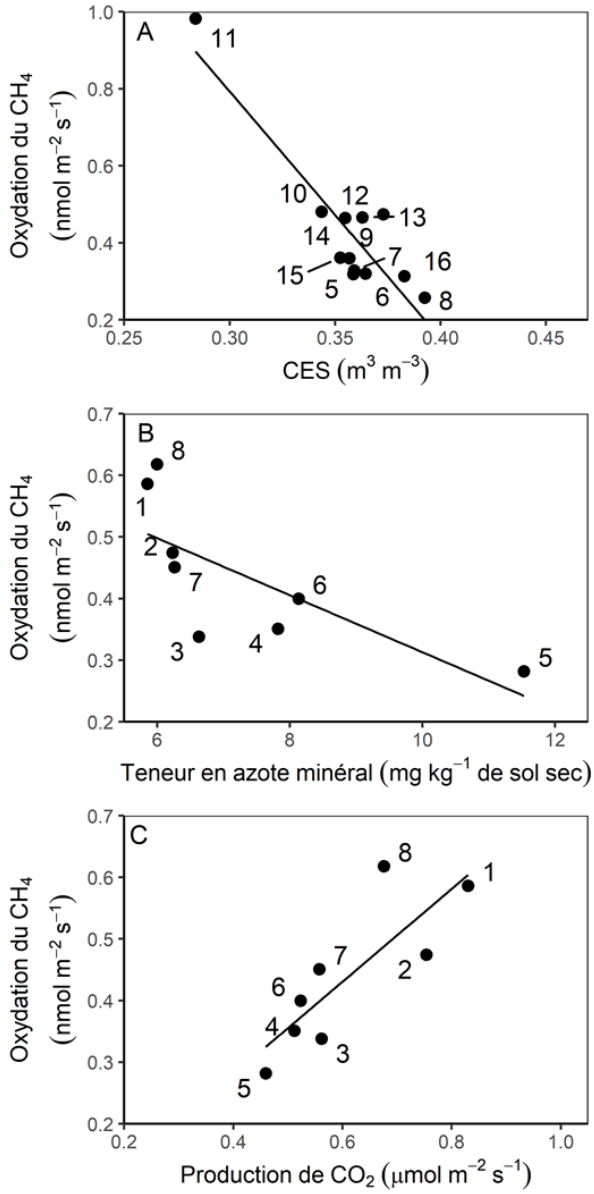


Figure 2.6 : Relations entre l'oxydation du CH_4 et le CES, la teneur en azote minérale et la production de CO_2

Relations entre les valeurs moyennes pour chaque peuplement (n=12) de l'oxydation potentielle du CH_4 avec (A) le contenu en eau du sol (CES) au printemps 2019 (R^2 = 0.82, p < 0.001), (B) les teneurs en azote minéral à l'été 2019 (R^2 = 0.55, p = 0.036), et (C) la production de CO_2 à l'été 2019 (R^2 = 0.68, p = 0.012). Les lignes pleines représentent les régressions linéaires. Les chiffres représentent le numéro d'identification des peuplements, du plus jeune au plus ancien.

Tableau 2.3 Valeurs moyennes par peuplement du pH, des teneurs en carbone et azote total et du rapport C/N

Données issues de la campagne de l'automne 2018 pour les peuplements 4 à 16 et de la campagne de l'été 2019 pour les peuplements 1 à 3. Erreurs types sur n=12.

Numéro du peuplement	Age (années)	pH	Carbone total ($g\ kg^{-1}$)	Azote total ($g\ kg^{-1}$)	Rapport C/N
1	20	5.4 ± 0.1	47 ± 2	4.0 ± 0.2	12 ± 0
2	26	5.1 ± 0.1	41 ± 2	3.1 ± 0.2	13 ± 0
3	26	5.1 ± 0.1	42 ± 2	3.0 ± 0.1	14 ± 0
4	40	5.4 ± 0.1	46 ± 4	3.1 ± 0.2	14 ± 0
5	50	4.8 ± 0.1	39 ± 4	2.7 ± 0.2	14 ± 1
6	50	5.2 ± 0.1	41 ± 3	2.7 ± 0.2	15 ± 0
7	60	4.9 ± 0.1	44 ± 6	2.9 ± 0.3	15 ± 1
8	60	5.0 ± 0.1	43 ± 4	2.9 ± 0.2	15 ± 0
9	86	4.8 ± 0.1	41 ± 3	2.9 ± 0.1	14 ± 0
10	89	4.8 ± 0.0	35 ± 4	2.4 ± 0.2	14 ± 1
11	89	4.6 ± 0.1	44 ± 4	3.0 ± 0.2	15 ± 0
12	128	4.7 ± 0.1	39 ± 2	2.6 ± 0.1	15 ± 0
13	129	4.7 ± 0.0	44 ± 4	2.9 ± 0.2	15 ±0
14	129	4.7 ± 0.0	47 ± 4	3.1 ± 0.2	15 ± 1
15	139	5.0 ± 0.2	40 ± 5	2.9 ± 0.3	14 ± 0
16	143	4.9 ± 0.1	35 ± 3	2.4 ± 0.1	15 ± 0

La production de CO_2 dans le sol, utilisée dans cette étude comme un indicateur de l'activité microbienne, différait entre les peuplements aux trois dates d'échantillonnage (Tableau 2.1), et était affectée négativement par la surface terrière du peuplement pour toutes les saisons bien qu'il ne s'agisse que d'une tendance ($p < 0.1$) à l'automne 2018 (Tableau 2.2). Les variations entre peuplements de l'oxydation du CH_4 étaient positivement influencées par la production de CO_2 à l'été 2019 (Figure 2.6, respectivement $R^2=0.68$, $p=0.012$).

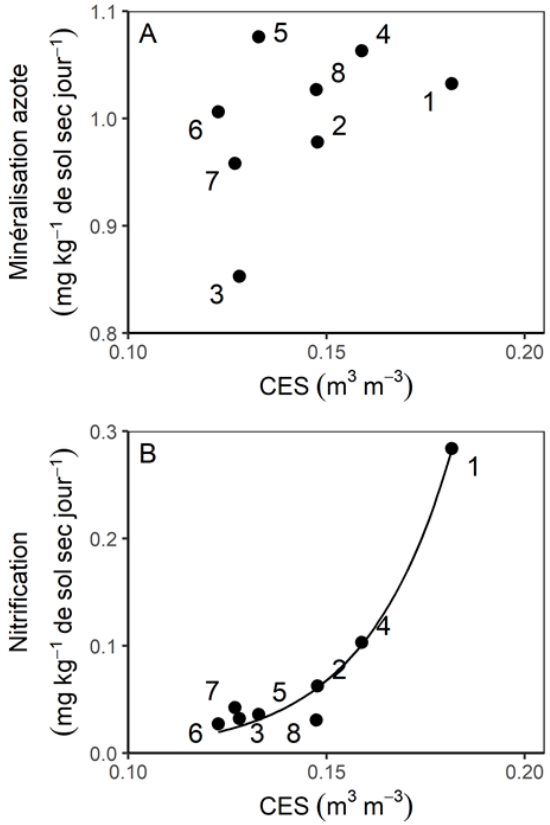


Figure 2.7 : Influence du contenu en eau du sol sur la minéralisation de l'azote et la nitrification
Relations entre les valeurs moyennes des peuplements (n=12) du contenu en eau du sol (CES) et (A) de la minéralisation de l'azote et (B) de la nitrification ($R^2 = 0.97$, $p < 0.001$, ajustement exponentiel) à l'été 2019. Les chiffres correspondent aux numéros d'identification des peuplements, du plus jeune au plus ancien.

L'analyse du modèle d'équation structurelle (MES) menée à l'échelle de l'échantillon (156 carottes de sol à l'automne 2018 et au printemps 2019, et 96 carottes à l'été 2019) a révélé un effet positif direct du CES sur la production de CO_2 à toutes les dates d'échantillonnage, tandis que l'effet direct du CES sur l'oxydation du CH_4 différait entre les trois dates d'échantillonnage : non significatif à l'automne 2018, négatif au printemps 2019 et positif à l'été 2019 (Figure 2.8). La covariation significative entre l'oxydation du CH_4 et la production de CO_2 à l'été 2019 confirmait la relation positive trouvée au niveau du peuplement mentionnée précédemment (Figure 2.6). L'effet direct du CES sur la teneur en azote minéral du sol était positif à l'automne 2018 et au printemps 2019, mais négatif à l'été 2019. L'azote minéral du sol avait une influence directe sur la production de CO_2 uniquement au printemps 2019 et n'avait

aucun effet sur l'oxydation du CH_4 quelle que soit la date d'échantillonnage. Cela suggère que la relation négative entre l'oxydation du CH_4 et la teneur en azote minéral à l'échelle du peuplement mentionnée auparavant (Figure 2.6) était indirecte, peut-être influencée par celle du CES.

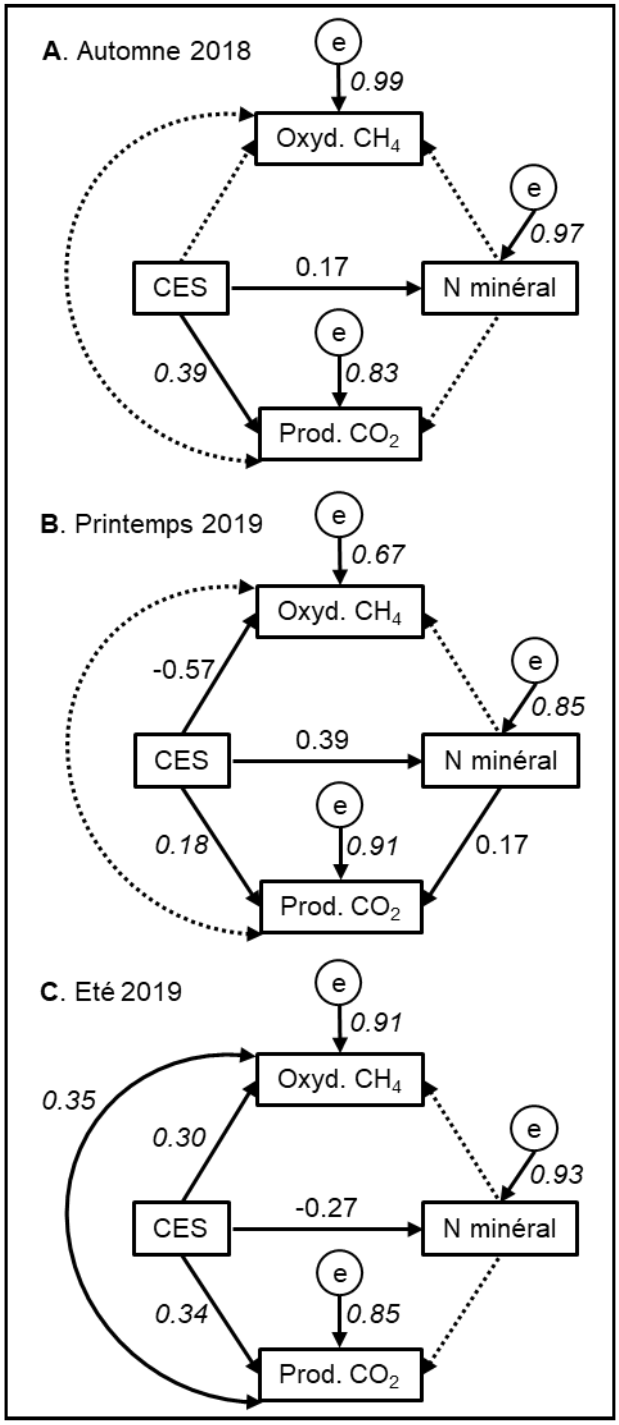


Figure 2.8 : Modélisation par équation structurelle pour des données de chaque période d'échantillonnage
Le modèle d'équation structurelle montre l'influence directe du contenu en eau du sol (CES) et de la teneur en azote minéral du sol sur l'oxydation du CH_4 et la production de CO_2 et la covariation de ces deux processus, (A) à

l'automne 2018 (χ^2 = 0.011, p = 0.917; cfi = 1.000; rmsea = 0.000; srmr = 0.003), (B) au printemps 2019 (χ^2 = 0.000, p = 0.998; cfi = 1.000; rmsea = 0.000; srmr = 0.000) et (C) à l'été 2019 (χ^2 = 0.962, p = 0.327; cfi = 1.000; rmsea = 0.000; srmr = 0.031). Les flèches en traits pleins représentent les relations significatives ($p < 0.05$), et les flèches en pointillés indiquent les relations non significatives. Les nombres adjacents aux flèches représentent les coefficients de régressions standardisés (indiqués uniquement pour les régressions significatives). Les flèches incurvées à double sens représentent la covariation entre l'oxydation du CH_4 et la production de CO_2. Le e représente la variance résiduelle standardisée. Le nombre d'observations est de 156 (12 échantillons dans chacun des 13 peuplements) pour A et B et de 96 pour C (12 échantillons dans chacun des 8 peuplements).

4. Discussion

4.1 Les variations de l'oxydation du méthane sont liées aux variations du contenu en eau du sol

En accord avec notre hypothèse (1), l'oxydation du CH_4 mesurée à 20°C était plus élevée à la fin de l'été et au début de l'automne qu'au début du printemps pour tous les peuplements, en raison d'un faible CES qui favorise la diffusion des gaz, confirmant les relations observées entre des flux nets de surface mesurés *in situ* et le CES (Epron et al., 2016a; Guckland et al., 2009; Smith et al., 2003). Le fait que les variations de l'oxydation du CH_4 d'un peuplement à l'autre étaient liées négativement aux variations du CES uniquement au début du printemps, suggère que la diffusion des gaz n'était plus un facteur limitant pour l'oxydation du CH_4 à la fin de l'été et au début de l'automne. La plus forte oxydation du CH_4 au printemps a été observée pour le peuplement 11, qui présentait également le CES le plus faible.

L'oxydation du CH_4 était plus élevée à l'automne 2018 qu'à l'été 2019, malgré un CES nettement plus faible à l'été 2019 qu'au début de l'automne 2018. Des valeurs de CES très basses auraient pu soumettre les bactéries méthanotrophes à un stress hydrique (Borken et al., 2006; van den Pol-van Dasselaar et al., 1998; von Fischer et al., 2009). La production de CO_2 plus élevée mesurée à 20°C à l'automne 2018 par rapport à l'été 2019, la relation positive entre l'oxydation du CH_4 et la production de CO_2 à l'été 2019 et les résultats de l'analyse MES soutiennent l'idée que la sécheresse estivale sévère a été stressante pour les communautés

microbiennes, y compris les bactéries méthanotrophes, sur notre site. À faible CES (faible potentiel hydrique du sol), la diffusion limitée des substrats organiques solubles et le stress osmotique nuisent à l'activité microbienne (Moyano et al., 2012; Skopp et al., 1990; Stark & Firestone, 1995). Comme les bactéries méthanotrophes tirent leur énergie de l'oxydation du CH_4, qui diffuse mieux dans l'air que dans l'eau, le stress osmotique peut être leur principale contrainte à la fin de l'été et au début de l'automne. En revanche, au début du printemps, lorsque la teneur en eau du sol est élevée et la PEA est faible, la diffusion des gaz était le facteur limitant pour l'oxydation du CH_4.

4.2 Les variations de la teneur en azote minéral du sol n'expliquent pas les variations de l'oxydation du méthane

Bien que l'azote minéral du sol soit un autre facteur important qui pourrait affecter l'oxydation du CH_4 puisqu'il est connu pour avoir des effets inhibiteurs et stimulants sur les méthanotrophes (Bodelier & Laanbroek, 2004; Goldman et al., 1995; Mochizuki et al., 2012), nous n'avons pas observé de relation claire entre la teneur en azote minéral et l'oxydation du CH_4. La teneur en azote minéral plus élevée au printemps qu'en été et au début de l'automne pourrait s'expliquer par une minéralisation de l'azote plus importante au début du printemps, parallèlement à une faible demande des arbres (El Zein et al., 2011) et une minéralisation plus faible à la fin de l'été et au début de l'automne en raison de conditions édaphiques défavorables après une période de forte consommation des ressources souterraines avant la fin de la période de croissance (Ellis, 1974).

La faible relation négative entre l'oxydation de CH_4 et la teneur en azote minéral au cours de l'été 2019, lorsque la teneur en azote était la plus faible et le stress hydrique le plus élevé, suggère que les conditions édaphiques défavorables de l'été 2019 ont eu un impact à la

fois sur l'activité méthanotrophique et la nitrification. La nitrification est réduite pendant la sécheresse principalement parce que la diffusion de l'ammonium est limitée dans les sols secs (Schimel, 2018; Stark & Firestone, 1995). Il est intéressant de noter que l'ammonium a toujours été la forme dominante de l'azote minéral sur notre site ; cependant, dans les cinq peuplements qui ont été mesurés à la fois au printemps et à l'été 2019, l'ammonium représentait 95 % de l'azote minéral total en été, et seulement 87 % au printemps. Nous pouvons donc supposer que cette relation faiblement négative entre l'oxydation du CH_4 et la teneur en azote minéral résulte d'un effet concomitant de l'assèchement du sol sur l'activité méthanotrophique et la nitrification plutôt que d'un effet inhibiteur de l'azote minéral sur l'oxydation du CH_4. L'absence d'effet inhibiteur de l'azote minéral était cohérente avec une teneur en azote minéral beaucoup plus faible que dans les études montrant une inhibition où elle est généralement liée à l'ajout d'engrais azotés (Mochizuki et al., 2012; Seghers et al., 2003).

4.3 L'âge des peuplements n'a que peu d'influence sur l'oxydation du méthane et ses drivers présumés

L'âge du peuplement seul ne pouvait pas expliquer les variations de l'oxydation du CH_4 entre les peuplements, mais un modèle additif incluant à la fois le surface terrière et l'âge du peuplement en était capable, sauf pendant la sécheresse de l'été 2019. Nous avons émis l'hypothèse que la masse volumique apparente et le CES diminueraient avec l'âge du peuplement en raison de la décompaction résultant de la croissance des racines (Bodner et al., 2014), de l'augmentation de la matière organique du sol (Boivin et al., 2009) et d'une évapotranspiration plus élevée dans les peuplements âgés que dans les peuplements plus jeunes (Barker et al., 2009). Cependant, ni la masse volumique apparente ni le CES n'ont varié avec l'âge du peuplement sur notre site. Cette absence d'effet de l'âge du peuplement sur la masse

volumique apparente peut s'expliquer par la faible masse volumique apparente initiale de nos jeunes peuplements (entre 0.8 et 1.1 kg dm^{-3}) par rapport à l'étude précédente de Christiansen & Gundersen (2011) où les masses volumiques apparentes étaient plus élevées (entre 1.2 et 1.7 kg dm^{-3}). Ces différentes masses volumiques pourraient s'expliquer par l'usage du sol : Christiansen & Gundersen (2011) se sont concentrés sur le boisement de terres arables qui avaient été compactées par des machines agricoles pendant de nombreuses années, alors que nos peuplements forestiers étaient régénérés naturellement.

Contrairement aux études précédentes sur les chronoséquences de plantation d'arbres sur d'anciennes terres agricoles (Hiltbrunner et al., 2012), le CES n'était pas lié à l'âge du peuplement sur notre site. La raison en est que, contrairement aux plantations forestières, tous les peuplements naturellement régénérés dans notre étude avaient une canopée fermée, même les plus jeunes, en raison d'une densité initiale d'arbres très élevée, qui a diminué avec le temps en raison des éclaircies et de la mortalité. Le CES était négativement lié à la surface terrière du peuplement. Cependant, comme cela a déjà été signalé pour d'autres chronoséquences forestières (Barker et al., 2009; Delzon & Loustau, 2005), la surface terrière n'a pas augmenté de manière continue avec l'âge du peuplement, mais a atteint une valeur maximale avant 100 ans et a diminué par la suite.

La teneur en azote minéral est supposée augmenter avec le temps en raison d'une diminution de la demande en azote des arbres, d'un dépôt atmosphérique cumulatif d'azote et d'une augmentation de la minéralisation de l'azote, mais contrairement à nos attentes l'âge du peuplement n'a pas eu d'effet sur la teneur en azote minéral qui aurait pu, à son tour, affecter l'oxydation du CH_4. Une augmentation de l'azote minéral avec l'âge du peuplement a été observée dans les forêts danoises (Christiansen & Gundersen, 2011; Hansen et al., 2007; Rahman et al., 2017). Cette augmentation était liée à une diminution de la demande en N par les arbres après la fermeture de la canopée, suivant une forte demande en N par les arbres dans

leurs premiers stades de croissance lors de la formation de leur feuillage riche en N, et à une augmentation de la minéralisation de l'azote avec l'âge. Cependant, d'autres études ont trouvé une diminution de la minéralisation de l'azote avec l'âge du peuplement, car l'azote peut être immobilisé en raison de l'accumulation de composés polyphénoliques (DeLuca et al., 2002). Contrairement à la chronoséquence de plantation de l'étude danoise mentionnée ci-dessus, nos jeunes peuplements en régénération naturelle avaient une canopée fermée. De plus, le développement d'un sous-étage composé de jeunes charmes (30 à 100 cm de haut) dans nos peuplements âgés de plus de 86 ans (peuplements 9 à 16) pourrait avoir augmenté la demande en azote de ces peuplements et contrebalancé la demande en azote plus faible des chênes plus âgés. Il convient également de noter que les dépôts d'azote dans notre zone d'étude (8 kg N ha^{-1} en 2019 dans une hêtraie voisine appartenant au réseau français de placettes permanentes pour la surveillance des écosystèmes forestiers, RENECOFOR) étaient plus faibles que ceux des forêts danoises (Christiansen & Gundersen, 2011; Hansen et al., 2007).

4.4 Implication pour le puits de méthane forestier dans le contexte du changement climatique et de l'atténuation du changement climatique

Il a été suggéré que les jeunes forêts en régénération absorbent plus de CO_2 que les forêts anciennes, tandis que ces dernières stockent plus de carbone que les premières (Pugh et al., 2019; Schulze, 2000; Stephenson et al., 2014). Cependant, la fonction de puits de CH_4 des sols forestiers n'a pas été incluse dans le débat sur la question de savoir s'il est préférable de conserver les forêts anciennes ou de les exploiter et de les régénérer. Nous avons constaté qu'il n'y avait pas d'effet de l'âge du peuplement sur l'oxydation du méthane dans une forêt tempérée de feuillus à dominante de chêne, régénérée naturellement. Les peuplements anciens devraient donc consommer autant de méthane atmosphérique que les jeunes peuplements et contribuer de

la même manière à l'atténuation du changement climatique. Cependant, l'augmentation actuelle de l'utilisation de machines lourdes pour la récolte du bois pourrait altérer la nature non compactée du sol à l'avenir, réduisant potentiellement l'oxydation du méthane dans les jeunes peuplements lors de la prochaine rotation (Epron et al., 2016a; Frey et al., 2011).

Au cours des cinquante dernières années, l'intensité et la fréquence des sécheresses estivales ont augmenté en Europe centrale et du Sud (Trnka et al., 2016; Vicente-Serrano et al., 2014). Cette tendance pourrait également devenir significative en Europe occidentale dans les années à venir, comme le suggèrent les sécheresses estivales intenses de trois des quatre dernières années (2018 - 2020, 45 % de précipitations estivales en moins et 1.4°C en plus pour la température estivale moyenne par rapport à la moyenne sur 30 ans, sur la base des données de la station météorologique la plus proche, Météo-France 2020). Dans les années à venir, la fréquence et la gravité de ces sécheresses devraient augmenter (Dai, 2011; Grillakis, 2019; Spinoni et al., 2018; Trenberth et al., 2014). La diminution de l'oxydation du CH_4 que nous avons observée à la fin du très long été sec de 2019 se produira vraisemblablement plus fréquemment, réduisant ainsi le puits de CH_4 dans les sols des forêts tempérées.

Bien que plusieurs études ont rapporté une oxydation potentielle du CH_4 plus élevée dans la couche supérieure du sol que plus profondément dans le profil du sol (Reay et al., 2005) et qu'il existe de fortes concordances entre les mesures ex-situ de l'oxydation potentielle du CH_4 et les mesures in-situ de la consommation du CH_4 par le sol (Borken et al., 2006), l'oxydation du CH_4 peut se produire dans tout le profil aérobie du sol (Fest et al., 2015). Nous ne pouvons pas exclure que l'activité méthanotrophique ait migré en profondeur pendant l'été sec de 2019, notamment parce que la forte porosité en air et l'oxydation réduite dans la partie supérieure du sol ont pu favoriser la diffusion du CH_4 dans les couches plus profondes. Cela a pu contrebalancer, au moins partiellement, la diminution de l'activité méthanotrophe dans la couche supérieure du sol. En plus de la sécheresse estivale sévère, une augmentation des

précipitations à la fin de l'automne, en hiver et au début du printemps, et des événements de précipitations extrêmes en été malgré des conditions plus sèches, augmenteraient non seulement le risque d'inondation, mais aussi la fréquence et la durée des épisodes d'engorgement (Christensen & Christensen, 2003; Dankers & Feyen, 2009), réduisant ainsi le puits de CH_4 des sols forestiers tempérés à tendance hydromorphe. En effet, la faible diffusion des gaz dans les sols forestiers gorgés d'eau est connue pour entraîner une faible absorption nette de méthane (Epron et al., 2016; Gundersen et al., 2012; Megonigal & Guenther, 2008). En outre, une étude récente de Gatica et al. (2020) a montré que les bactéries méthanotrophes sont plus sensibles aux températures plus chaudes que les archées méthanogènes. Des printemps plus humides et plus chauds et des inondations soudaines en été pourraient favoriser l'activité méthanogène et diminuer l'oxydation du méthane.

5. Conclusion

Les résultats de notre étude ont montré que le CES était le principal facteur expliquant les variations de l'oxydation du CH_4 (Figure 2.9). En cas de valeurs extrêmes (très faibles ou très fortes), l'oxydation du méthane diminue ce qui traduit l'impact négatif des phénomènes de sécheresse et d'inondation responsables de ces valeurs minimales et maximales de CES. Au printemps, lorsque la teneur en eau du sol était élevée et la PEA était faible, la diffusion des gaz était le facteur limitant pour l'oxydation du CH_4. Ainsi, un CES deux fois plus faible en automne qu'au printemps permettait d'obtenir une oxydation du CH_4 bien plus forte en automne. Ainsi, en automne et en été lorsque le CES est faible et la PEA est forte, les conditions de diffusion du méthane étaient optimales permettant une plus forte oxydation du CH_4. Cependant, lorsque le sol devenait trop sec comme à la fin de l'été 2019, les méthanotrophes pouvaient se retrouver

en situation de stress hydrique entrainant une diminution de l'oxydation du CH_4. Aucun effet direct de l'azote minéral sur l'oxydation du CH_4 dans le sol n'a été trouvé.

Notre expérimentation a également montré que l'âge du peuplement avait une influence très limitée sur l'oxydation du méthane. Cela implique que les peuplements anciens consomment autant de méthane atmosphérique que les jeunes peuplements et contribuent de la même manière à l'atténuation du changement climatique.

Dans le contexte de réchauffement global et d'événements climatiques extrêmes associés, nos résultats soulignent que des travaux supplémentaires devraient étudier les effets des sécheresses estivales longues et sévères et des événements d'engorgement sur la composition et l'activité des communautés microbiennes du sol. Ils devraient également s'intéresser à l'influence des interactions entre le climat et la communauté microbienne sur l'oxydation du méthane atmosphérique et plus généralement aux fonctions du sol et leurs services liés à l'écosystème forestier.

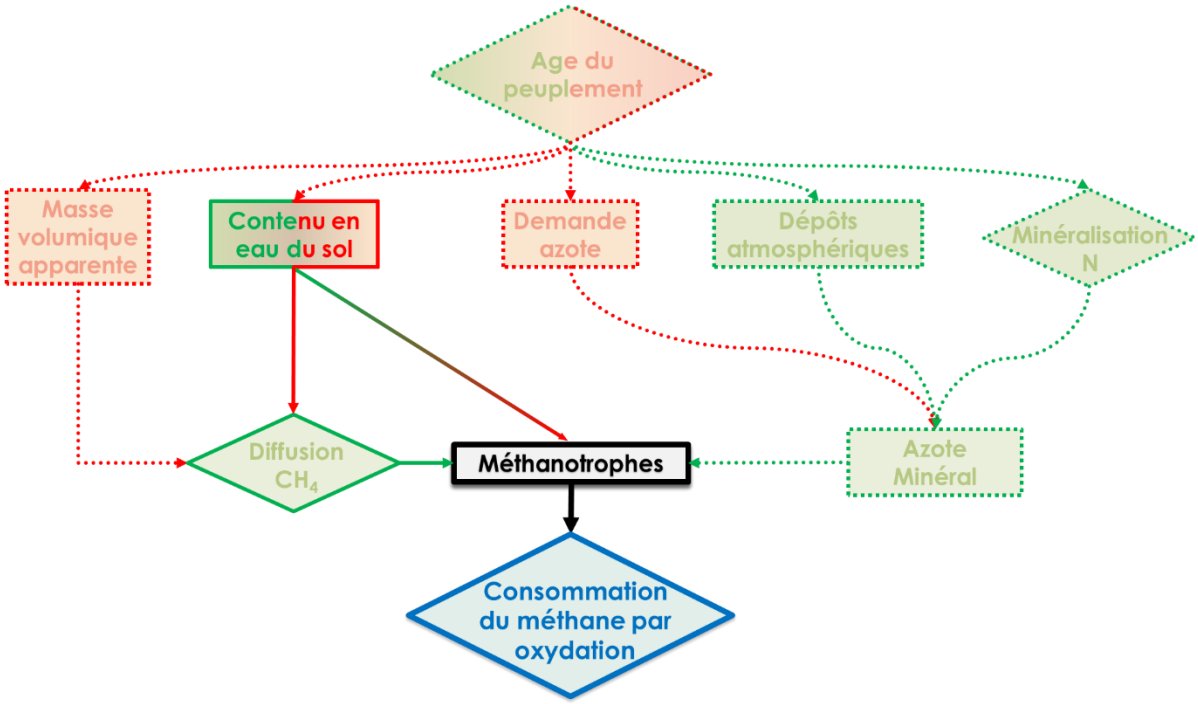


Figure 2.9 : Influence du contenu en eau du sol sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et positif et le gradient vert/rouge une influence graduelle. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

Chapitre 3 : Influence de quatre types de peuplements forestiers sur l'oxydation du méthane

1. Rappel des objectifs

L'objectif de ce chapitre est de déterminer si le type de peuplement forestier influence l'oxydation de méthane dans les 5 premiers centimètres d'un sol acide en période de forte porosité en air et de caractériser pour chaque type de peuplement quels sont les facteurs influant sur l'oxydation du méthane. Pour ce faire, nous avons mesuré l'oxydation de CH_4, le pH et les teneurs en azote minéral et en matière organique sur des échantillons de sols collectés sur quatre types de peuplement (une hêtraie, une chênaie, une pessière et une pinède) dupliqués dans trois zones d'un même massif forestier. J'ai émis l'hypothèse que l'oxydation de méthane, variait entre les différents peuplements forestiers au sein d'un même massif en lien avec les variations de pH, de teneur en azote minéral et de contenu en matière organique (Figure 3.1).

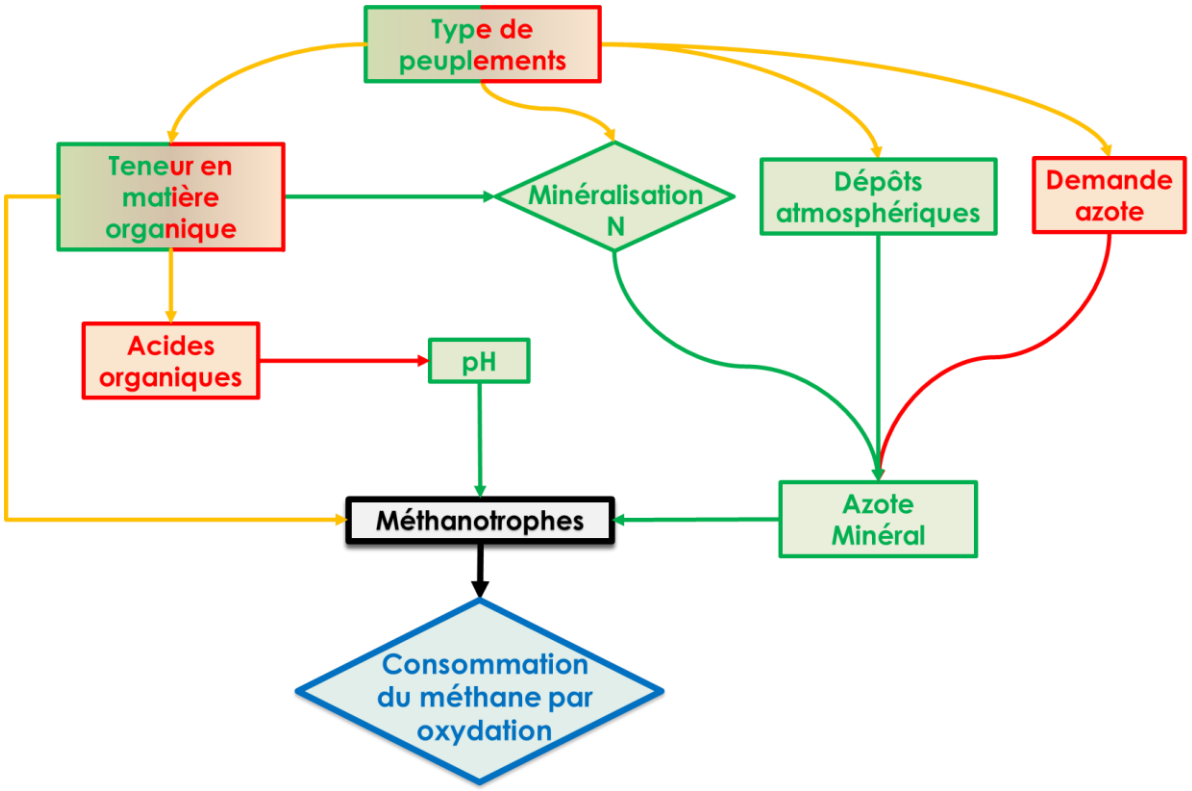


Figure 3.1 : Influence du type de peuplement sur l'oxydation du méthane dans les cinq premiers centimètres du sol
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et la couleur orange un effet positif et négatif. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

2. Matériels et méthodes

2.1 Description du site et des parcelles

L'étude a été menée dans la forêt domaniale du Hanau (48°58'N, 7°29'E et 48°58'N, 7°30'E, altitude moyenne 271m et 48°58'N, 7°33'E, altitude moyenne 274m), située à proximité de la commune de Baerenthal dans le nord-est de la Moselle (France). Les sols sont des alocrisols, sols sableux acides sur un substrat gréseux. Le climat est semi-continental. La température annuelle moyenne des 30 dernières années est de 11°C et les précipitations annuelles moyennes de 944 mm (Météo-France, 2021).

L'expérimentation a été menée sur trois zones forestières d'un même massif forestier, celui du Hanau. La première était située à cheval sur les parcelles ONF 58, 59 et 35, la seconde sur les parcelles 53, 54 et 55 et la troisième sur les parcelles 117 et 118 (Figure 3.2). Chacune de ces trois zones était composée de quatre peuplements, un peuplement de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) ou chênaie, un peuplement de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) ou pinède, un peuplement d'épicéa commun (*Picea abies* K.) ou pessière et un peuplement de hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) ou hêtraie. Tous les peuplements sont gérés en régénération naturelle. Dans chaque peuplement, une placette d'étude de 1200 m^2, de 30 m sur 40 m, a été délimitée. Tous les arbres de la placette ayant une circonférence de plus de 10 cm ont été identifiés et leur circonférence à hauteur de poitrine mesurée, pour calculer la surface terrière du peuplement et la contribution de chaque espèce présente.

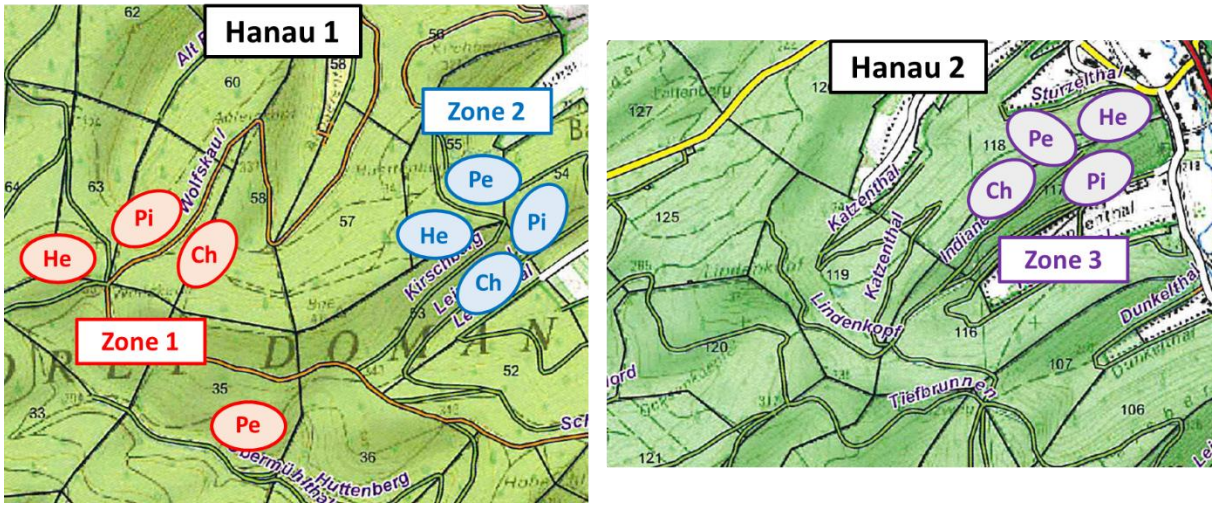


Figure 3.2 : Description des zones et parcelles d'échantillonnage
Le prélèvement a été réalisé dans le massif forestier du Hanau sur trois zones de mesures comprenant chacune quatre parcelles, une pour chaque type de peuplement étudié (hêtraie=He, chênaie=Ch, pinède=Pi, pessière=Pe).

2.2 Échantillonnage du sol

Des échantillons de sol ont été prélevés lors d'une campagne d'échantillonnage menée au cours de l'été 2020 sur les 3 zones d'études (30 juin au 24 juillet). Chaque placette d'étude de 1200 m^2 a été subdivisée en 12 carrés (10 sur 10 m). Un échantillon de sol de 5 cm de profondeur et de 8 cm de diamètre a été prélevé, au centre de chaque carré, duquel la litière fraîche a été retirée. Afin que la date d'échantillonnage ne soit pas un facteur interagissant avec le type de peuplement, deux échantillons étaient prélevés à chaque date dans chaque type de peuplement des 3 zones de mesures. Au cours de cette campagne d'échantillonnage 12 échantillons par peuplement ont été prélevés soit 144 échantillons au total.

2.3 Mesures de l'oxydation du CH_4 et de la production de CO_2

Ces mesures ont été réalisées comme décrit dans le chapitre précédent (cf chapitre 2). La seule différence est que les pentes des variations de CH_4 en fonction du temps ont été calculées après avoir retiré les 240 premières secondes et non les 360 premières.

2.4 Caractéristiques du sol

Les protocoles utilisés pour mesurer l'azote minéral et calculer le contenu en eau du sol (CES) ainsi que la masse volumique apparente sont les mêmes qu'au second chapitre. Les mesures de minéralisation et de nitrification de l'azote ont été effectuées avec la méthode présentée dans le chapitre 2 sur les échantillons prélevés à l'été 2019.

Le pH de chaque échantillon de sol a été mesuré selon une méthode standardisée (NF ISO 10390:2005-05) : un sous-échantillon de la fraction fine du sol tamisée et séchée a été versé dans de l'eau ultrapure (fraction volumique 1:5) et agité pendant 50 minutes, puis le pH a été mesuré avec un pH-mètre (Beckman Phi 32 pH).

Les concentrations massiques en carbone et en azote total ont été déterminées avec un analyseur élémentaire (vario ISOTOPE cube, Elementar, Hanau, Allemagne) sur 20 mg de la fraction fine du sol séchée et broyée.

2.5 Statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel R version 3.6.1 (RCore Team, 2019).

Pour déterminer l'influence du type de peuplement sur l'oxydation du méthane, le flux de CO_2, les teneurs en azote et carbone total, le pH, la masse volumique apparente, la porosité, les teneurs en ammonium et nitrites/nitrates, la nitrification et la minéralisation de l'azote, j'ai utilisé un modèle linéaire mixte ('lmerTest' package, Kuznetsova et al., 2017) avec la zone de mesure en tant que facteur aléatoire. Ce modèle était simplifié en un modèle linéaire simple lorsque le facteur aléatoire n'était pas significatif.

Pour analyser l'influence des différents facteurs sur l'oxydation du méthane en considérant les 144 échantillons différents, j'ai testé plusieurs modèles linéaires prenant en compte les différents paramètres (type de peuplement, masse volumique apparente, CES, flux de CO_2, pH, teneurs en ammonium et en nitrite/nitrate, la nitrification, la minéralisation de l'azote et les teneurs en carbone (Ctot) et azote total (Ntot)). J'ai ensuite sélectionné parmi les modèles ayant le plus faible AIC (critère d'information d'Akaike) le modèle ci-dessous dont toutes les variables avaient une influence significative sur l'oxydation du CH_4 :

$$\text{Lmi} = \text{lm}(\text{oxydation } CH_4 \sim \text{type peuplement} + \text{pH} + \text{Ntot} + \text{nitrite nitrate})$$

J'ai ensuite rajouté l'effet des interactions entre variables et sélectionné le modèle final, ci-dessous, ayant le meilleur AIC grâce à la fonction stepAIC du package "MASS" (Venables & Ripley, 2002) :

$$\text{Lmf} = \text{lm}(\text{oxydation } CH_4 \sim \text{type peuplement} + \text{pH} + \text{Ntot} + \text{nitrite nitrate} + \text{type peuplement} : \text{pH})$$

Les liens entre les 3 variables issues du modèle et avec l'oxydation du CH_4 ont été testés à l'aide de modèles d'équations structurelles (MES). Les MES ont été réalisés à l'aide du package R "Lavaan" (Rosseel, 2012). Les modèles étaient retenus quand les valeurs χ^2 des ajustements n'étaient pas significativement différentes de 0 ($p > 0,05$), le CFI (comparative fit index) était proche de 1, et le RMSEA (root mean square error of approximation) et le SRMR (standardized root mean square residual) étaient tous deux proches de 0 (Kline, 2015).

3. Résultats

Les valeurs moyennes d'oxydation du CH_4 variaient fortement entre parcelles et étaient comprises entre 0.1 et 2.2 nmol m^{-2} s^{-1}. L'oxydation du méthane était quatre fois plus forte pour

les peuplements de hêtres avec une valeur de 2.0 ± 0.2 nmol m^{-2} s^{-1} par rapport aux trois autres types de peuplements qui avaient des valeurs d'oxydation similaires de 0.4 ± 0.1 nmol m^{-2} s^{-1} ($p<0.001$, Figure 3.3).

Les valeurs moyennes du contenu en eau du sol et de la masse volumique apparente ne variaient pas entre peuplements (Figure 3.3) et étaient comprises respectivement entre 0.06 et 0.23 m^3 m^{-3} et entre 0.44 et 0.97 kg dm^{-3}.

Les valeurs moyennes de teneur en carbone total du sol et en azote total variaient entre les parcelles respectivement entre 51 et 196 g kg^{-1} de sol et entre 2 et 8 g kg^{-1} de sol. Ces deux variables, représentatives de la teneur en MO du sol, étaient influencées par le type de peuplement. La teneur en Ctot était deux fois plus importante pour les chênaies (176 g kg^{-1}) et pinèdes (160 g kg^{-1}) que pour les hêtraies (81 g kg^{-1}) et une fois et demie plus importante pour les chênaies par rapport aux pessières (117 g kg^{-1}) (Figure 3.3). La teneur en Ntot était presque deux fois plus forte pour les chênaies (7 g kg^{-1}) que pour les hêtraies (4 g kg^{-1}) (Figure 3.3). Les teneurs en azote et carbone total étaient très fortement liées, avec l'augmentation de l'une avec l'autre sur l'ensemble des données (non montré, $R^2 = 0.93$, $p = 0.002$). L'oxydation du méthane diminuait avec la teneur en Ntot sur l'ensemble des données (Tableau 3.1).

Tableau 3.1 : Résultats de l'anova du modèle linéaire général testé
Effet du type de peuplement (hêtraie=He, chênaie=Ch, pinède=Pi, pessière=Pe), du pH, des teneurs en azote total (Ntot) et en nitrite/nitrate ainsi que de l'interaction type de peuplement : pH sur l'oxydation potentielle du CH_4 pour les trois zones d'échantillonnage. L'influence de chaque facteur est indiquée (+ augmente ; - diminue ; NS non significatif).

Variable	Influence sur oxydation CH_4	p	ddl
Type de peuplement	He ≠ (Pe, Pi, Ch)	<0.001	3
pH	NS	0.757	1
Ntot	-	<0.001	1
Nitrite_nitrate	-	0.006	1
Type de peuplement : pH	He: +	<0.001	3

Les variations de pH entre parcelles étaient faibles avec des valeurs moyennes comprises entre 4.0 et 4.5 et il n'y avait pas d'effet significatif du type de peuplement sur le pH (Figure 3.3). Le pH affectait positivement l'oxydation du méthane seulement pour les peuplements de hêtres (Tableau 3.1).

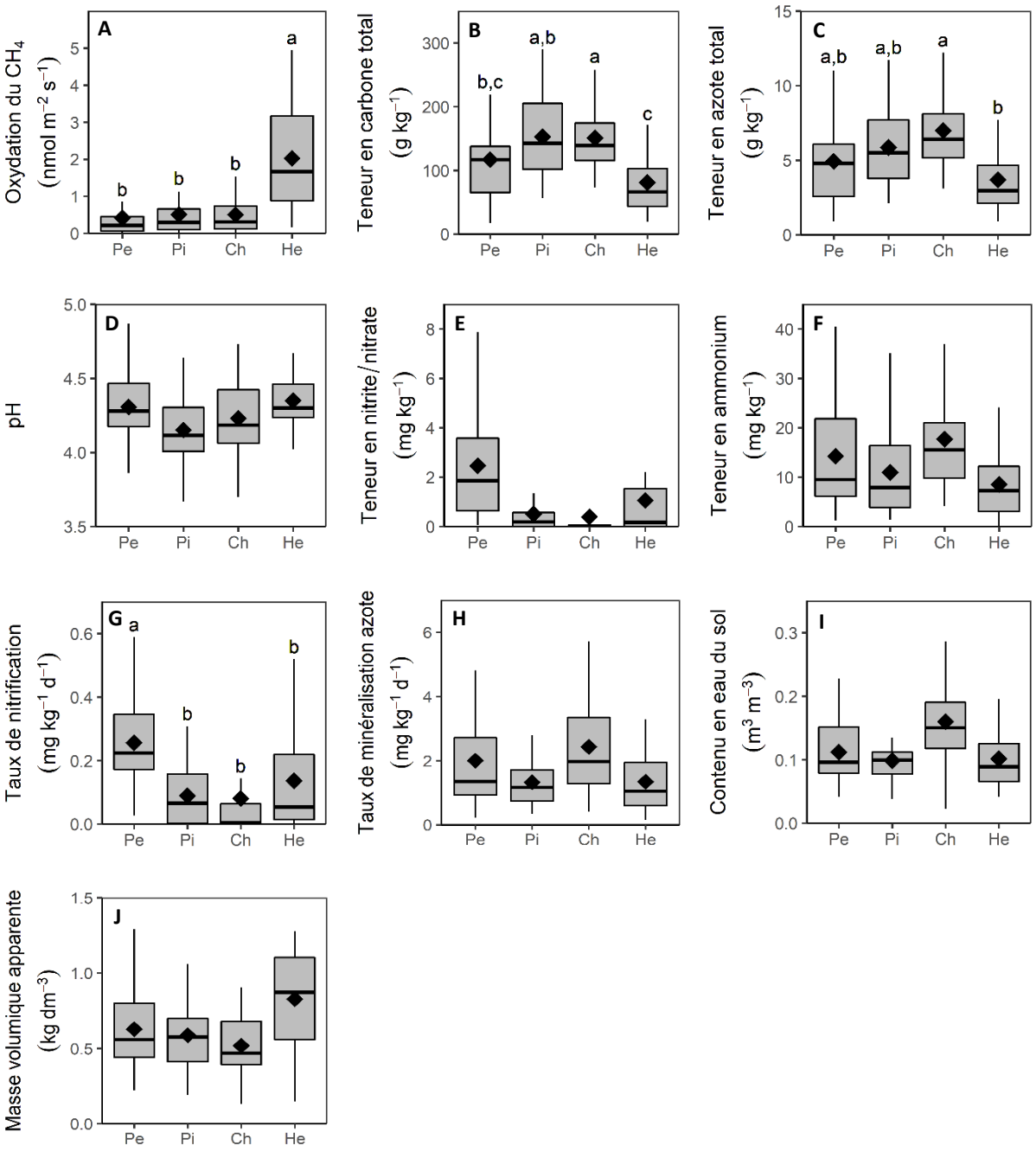


Figure 3.3 : Variations des facteurs mesurés selon le type de peuplements
Oxydation potentielle du CH_4 incubées à 20°C (A), teneurs en carbone total (B) et en azote total (C), pH (D), teneurs en nitrite/nitrate (E) et en ammonium (F), nitrification (G) et minéralisation de l'azote (H), contenu en eau du sol (I) et masse volumique apparente (J) de carottes de sol (0-5 cm de profondeur). Les boxplots contenaient les valeurs de 12 échantillons issues de 3 parcelles (n = 36) prélevés sur les 3 zones de mesures (1 parcelle par zone) pour chaque type de peuplement (pessière=Pe, pinède=Pi, chênaie=Ch, hêtraie=H,). La ligne horizontale épaisse représente la médiane, le losange représente la moyenne et la boîte représente l'écart interquartile. Les lignes verticales allaient de la plus grande valeur ne dépassant pas 1,5 fois le quartile supérieur à la plus petite valeur ne dépassant pas 1,5 fois le quartile inférieur. Les valeurs extrêmes (1 à 3 valeurs) ne sont pas représentées afin de ne pas étendre l'échelle de l'axe des ordonnées. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à p = 0.05 entre les types de peuplements.

Les teneurs du sol en ammonium et en nitrite/nitrate variaient fortement entre les parcelles avec des valeurs moyennes allant respectivement de 6.97 à 31.32 mg kg^{-1} et de 0.02 à 4.33 mg kg^{-1}. La nitrification et la minéralisation de l'azote variaient par parcelles respectivement de 0.02 à 0.64 mg kg^{-1} par jour et de 0.77 à 3.65 mg kg^{-1} par jour. Il n'y avait aucun effet du type de peuplement sur les teneurs en nitrite/nitrate et en ammonium ainsi que sur la minéralisation de l'azote (Figure 3.3). En revanche, le taux de nitrification était deux fois plus important pour les pessières que pour les autres types de peuplement (Figure 3.3). La teneur en nitrite/nitrate avait une influence négative sur l'oxydation du CH_4 pour l'ensemble des données (Tableau 3.1). L'ammonium représentait en moyenne entre 85 et 90% de l'azote minéral présent selon le type de peuplement.

La densité de peuplement et la surface terrière n'avaient aucune influence significative sur l'oxydation de méthane et n'étaient pas affectées par le type de peuplement (Tableau 3.2). En revanche elles variaient entre les parcelles avec des valeurs allant de 200 à 2758 arbres ha^{-1} pour la densité et de 21 à 47 m^2 ha^{-1} pour la surface terrière.

Tableau 3.2 : Densité de peuplement et surface terrière pour chaque type de peuplement
Valeurs moyennes et leurs erreurs standards des surfaces terrières et des densités de peuplements des 3 parcelles par type de peuplement. Le p représente le résultat de l'anova à un facteur par un modèle linéaire simple de l'effet du peuplement sur la surface terrière ou la densité de peuplement.

	Pessière	**Pinède**	**Chênaie**	**Hêtraie**	**p**
Surface terrière (m^2 ha^{-1})	40.6 ± 3.7	36.9 ± 1.0	31.5 ± 5.5	31.7 ± 3.6	0.08
Densité de peuplement (arbres ha^{-1})	978 ± 287	1953 ± 405	744 ± 143	808 ± 344	0.34

Les MES ont montré que pour l'ensemble des données, l'oxydation du méthane était liée négativement directement à Ntot pour tous les types de peuplements sauf les hêtraies (Figure 3.4). Pour ce dernier type de peuplement, Ntot affectait indirectement l'oxydation via

le pH. Pour les pessières, Ntot avait également un impact négatif indirect sur l'oxydation du méthane en affectant négativement le pH qui lui-même affectait positivement la teneur en nitrite/nitrate dont l'influence sur l'oxydation du CH_4 était négative. La teneur en nitrite/nitrate avait une influence négative directe sur l'oxydation du méthane uniquement pour les chênaies.

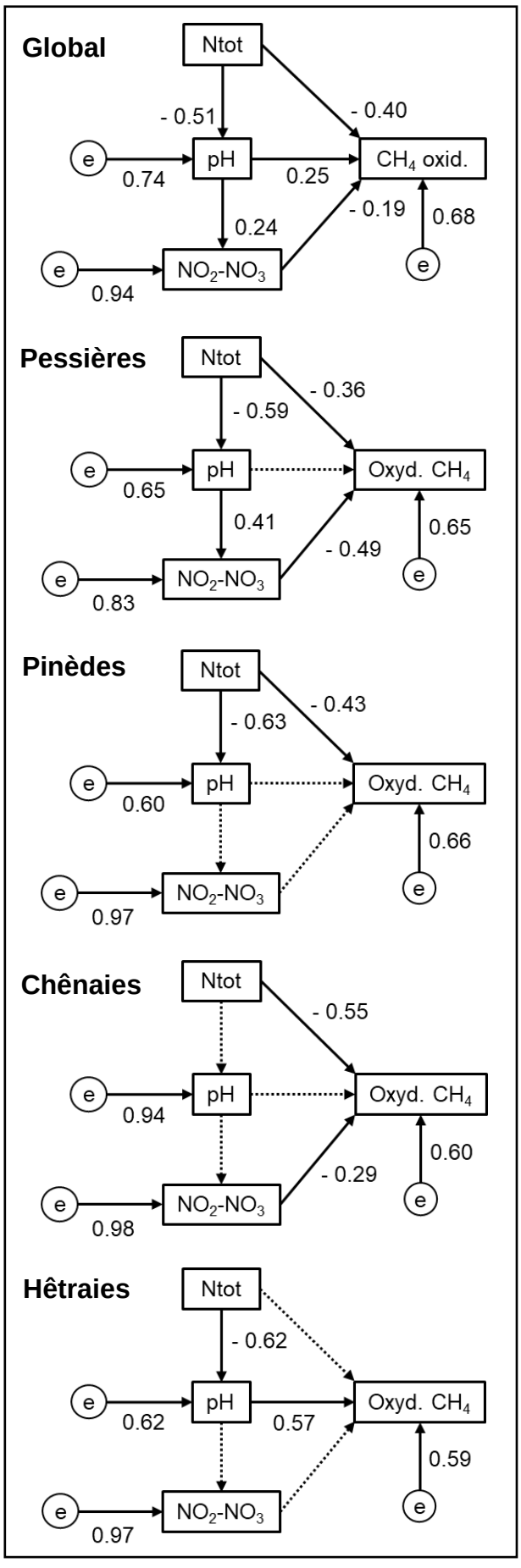

Global
Ntot
- 0.51
- 0.40
e
pH
CH4 oxid.
0.74
0.25
0.24
- 0.19
0.68
e
NO2-NO3
e
0.94
Pessières
Ntot
- 0.36
- 0.59
e
pH
Oxyd. CH4
0.65
0.41
0.65
- 0.49
e
NO2-NO3
e
0.83
Pinèdes
Ntot
- 0.43
- 0.63
e
pH
Oxyd. CH4
0.60
0.66
e
NO2-NO3
e
0.97
Chênaies
Ntot
- 0.55
e
pH
Oxyd. CH4
0.94
0.60
- 0.29
e
NO2-NO3
e
0.98
Hêtraies
Ntot
- 0.62
e
pH
Oxyd. CH4
0.62
0.57
0.59
e
NO2-NO3
e
0.97

Figure 3.4 : Modélisation par équation structurelle des données globales et de chaque type de peuplement
Le modèle d'équation structurelle montre l'influence directe et indirecte de la teneur en azote total (Ntot) sur l'oxydation du CH_4 via le pH et la teneur en nitrite/nitrate (NO_2-NO_3) pour l'ensemble des données=global ($\chi2$ = 2.285, p = 0.131 ; cfi = 0.987 ; rmsea = 0.094 ; srmr = 0.037) les pinèdes ($\chi2$ = 0.154, p = 0.695 ; cfi = 1.000 ; rmsea = 0.000 ; srmr = 0.017), les pessières ($\chi2$ = 0.533, p = 0.465 ; cfi = 1.000 ; rmsea = 0.000 ; srmr = 0.034), les chênaies ($\chi2$ = 0.734, p = 0.392 ; cfi = 1.000 ; rmsea = 0.000 ; srmr = 0.053) et les hêtraies ($\chi2$ = 2.377, p = 0.123 ; cfi = 0.964 ; rmsea = 0.196 ; srmr = 0.063). Les flèches en traits pleins représentent des voies significatives ($p < 0.05$), et les flèches en pointillés indiquent des voies non significatives. Les nombres adjacents aux flèches sont des coefficients de régressions standardisés (indiqués uniquement pour les régressions significatives). Le e représente la variance résiduelle standardisée. Le nombre d'observations est de 36 (12 échantillons dans 3 parcelles) pour chaque type de peuplement et de 144 au global (36 échantillons dans 4 type de peuplements).

4. Discussion

4.1 L'oxydation du méthane par les méthanotrophes est affectée par le type de peuplement forestier

L'oxydation du CH_4 était quatre fois plus forte pour les hêtraies que pour tous les autres types de peuplements. Les valeurs moyennes d'oxydation du méthane pour les peuplements de chênes de cette expérimentation étaient plus faibles (0.42 nmol m^{-2} s^{-1}) que pour ceux du précédent chapitre de ma thèse (0.60 nmol m^{-2} s^{-1}) à la même période. Cette différence d'oxydation entre site ne pouvait pas être liée au CES qui était similaire entre les deux sites (Hanau = 0.16 m^3 m^{-3} et Champenoux = 0.17 m^3 m^{-3}). Cela peut en revanche être associé à un pH du sol plus acide pour les chênaies du site du Hanau que pour celles de Champenoux (en moyenne 4.2 contre 4.9), ainsi qu'à une plus forte teneur en MO traduite par une plus forte teneur en Ctot (176 g kg^{-1} par rapport à 42 g kg^{-1}) et Ntot (7 g kg^{-1} par rapport à 3 g kg^{-1}). Ce pH plus acide peut être lié à cette plus forte teneur en MO riche en acides organiques, en particulier phénoliques qui peuvent inhiber l'activité des organismes méthanotrophes (Amaral & Knowles, 1997; Borken & Brumme, 2009; Xu & Inubushi, 2004).

Les peuplements de hêtres présentaient une teneur en Ctot plus faible que les autres peuplements à l'exception des pessières et une teneur en Ntot plus faible que pour les chênaies. Les teneurs en Ctot et Ntot étaient très fortement corrélées ce qui traduit le fait que

l'accumulation d'azote dans le sol se faisait de manière simultanée à l'accumulation de MO. Ces résultats indiquaient donc une plus faible teneur en MO pour les hêtraies que pour les pinèdes et chênaies. Ces résultats sont en accord avec l'étude de Schulp et al. (2008) qui trouve la même différence de teneur en MO des hêtraies par rapport aux pinèdes et chênaies. En revanche, d'autres études ont montré une plus forte teneur en MO des peuplements de conifères par rapport aux peuplements de feuillus (Augusto et al., 2002; Cremer et al., 2016; Lorenz & Thiele-Bruhn, 2019; Vesterdal & Raulund-Rasmussen, 1998). La différence de teneur en MO entre les deux peuplements de feuillus est généralement expliquée par une influence sur le pH du sol avec une plus grande acidité de la litière et de la matière organique sous peuplement de chêne et à une plus forte immobilisation des cations dans la biomasse (Nordén, 1994). Cependant dans notre étude il n'y avait aucune influence du type de peuplement sur le pH et donc aucune différence entre chênaies et hêtraies. En outre, le pH du sol est généralement plus faible sous les pessières que les hêtraies et chênaies en raison de dépôts acides plus importants et d'une litière plus acide (Bergkvist & Folkeson, 1995; Oostra et al., 2006), ce qui n'est pas le cas pour notre étude. L'absence de différence de pH entre peuplements pourrait suggérer des dépôts atmosphériques ou un équilibre cationique relativement homogène quel que soit le type de peuplement mais pourrait plus probablement être expliqué par une influence négligeable de l'acidification des sols par les peuplements car les sols de notre étude étaient déjà très acides ($pH<4.5$). Aucun autre facteur mesuré lors de cette expérimentation ne différait entre les pinèdes et les hêtraies ainsi qu'entre les chênaies et les hêtraies.

Les pessières avaient un taux de nitrification deux fois plus important que ceux des autres types de peuplements. En revanche il n'y avait aucune influence du type de peuplement sur les teneurs en ammonium et en nitrite/nitrate ainsi que sur la minéralisation de l'azote. Ces résultats sont en contradiction avec les données de la littérature où la teneur en azote minéral de l'horizon de surface ainsi que les processus de nitrification et de minéralisation de l'azote

étaient plus importants pour les peuplements de feuillus que les peuplements de conifères (Compton et al., 1998; Côté et al., 2000; Jussy, 1998; Son & Lee, 1997). Le prélèvement en azote minéral du sol selon l'essence dominante du peuplement tendrait plutôt à renforcer les plus faibles teneurs en azote minéral du sol dans les peuplements de conifères, car il est plus important pour les conifères que pour les feuillus avec hêtre et chêne, ce dernier étant l'espèce ayant la plus faible demande selon Schulz et al. (2011). Pour expliquer ces différences de résultats sur la teneur en azote minéral et sur les processus de nitrification et de minéralisation de l'azote, on peut observer qu'au cours de notre expérimentation le contenu en eau était faible notamment pour les peuplements de pin (<0.15 m^3 m^{-3}). On peut donc s'attendre à une limitation de l'activité microbienne en raison d'un stress hydrique ce qui peut impacter les microorganismes responsables de la minéralisation de l'azote et de la nitrification (Moyano et al., 2012; Skopp et al., 1990; Stark & Firestone, 1995). Cette inhibition pourrait en partie expliquer l'absence d'influence du type de peuplement sur la minéralisation de l'azote et la teneur en azote minéral des sols étudiés mais pas la plus forte nitrification des pessières.

L'oxydation de méthane des hêtraies serait donc plus forte que celle des autres types de peuplement en raison d'une plus faible teneur en MO qui aurait une influence inhibitrice sur l'activité méthanotrophique via des composés chimiques comme les monoterpènes ou les acides phénoliques (Amaral & Knowles, 1997; Maurer et al., 2008). Néanmoins, cette différence n'est pas visible entre les hêtraies et les pessières qui se distinguent en revanche par un fort taux de nitrification mais sans différence de teneurs en nitrite/nitrate du sol. Ce fort taux de nitrification des pessières aurait pu aboutir à une forte teneur en nitrite/nitrate capable d'inhiber l'oxydation du méthane (Mochizuki et al., 2012; Seghers et al., 2003). Cette forte teneur n'aurait pas été visible au moment de nos prélèvements lors de la période estivale où la demande en azote des arbres était maximale ce qui a pu compenser le fort taux de nitrification (Bonilla & Rodà, 1992; Knoepp & Swank, 2002). Une forte teneur en nitrite/nitrate avant notre période de mesure aurait

pu avoir une action négative durable sur les méthanotrophes expliquant cette différence entre hêtraies et pessières. Cette idée d'une forte demande azotée des peuplements d'épicéa est en accord avec l'étude de Schulz et al. (2011) qui montre l'épicéa comme un type de peuplement ayant une forte demande en azote bien que plus faible que celle du pin.

4.2 Une influence inhibitrice directe et indirecte de la matière organique sur l'oxydation du méthane selon le type de peuplement forestier

L'analyse MES montrait pour les données globales une influence des teneurs en Ntot et nitrite/nitrate ainsi que du pH sur l'oxydation du méthane. Parmi ces trois facteurs un ou deux seulement conservaient une influence significative sur l'oxydation du CH_4 selon le type de peuplement, et ce de manière différente. La teneur en Ntot qui traduit la teneur en MO du sol, avait une influence négative directe sur l'oxydation du méthane pour les pinèdes, pessière et chênaies. Cet impact négatif ne peut pas être lié à un rôle de barrière de diffusion de la MO en raison du faible contenu en eau du sol lors de notre campagne d'échantillonnage et du fait qu'une grande partie de cet effet est lié à la litière qui avait été ôtée pour notre expérimentation (Borken & Brumme, 2009; Peichl et al., 2010). Cela contredit également l'influence positive que la teneur en MO peut avoir sur la porosité du sol (Boivin et al., 2009; Zhao et al., 2010) qui devrait faciliter la diffusion du méthane et favoriser son oxydation par les méthanotrophes (Liu et al., 2019). Cela peut s'expliquer par une porosité en air déjà forte (0.57 m^3 m^{-3}) lors de notre période de prélèvement qui occulterait l'influence potentielle de la MO sur la porosité du sol. En revanche, cette influence négative pourrait être liée à la libération de composés organiques tels que les monoterpènes qui sont capables de diminuer l'oxydation du méthane. Les monoterpènes jouent le rôle d'inhibiteur des enzymes monooxygénases des méthanotrophes (Degelmann et al., 2009; Maurer et al., 2008), ils sont plus émis par les litières de conifères, notamment celles des pessières et en faibles quantités pour les litières des hêtraies (Degelmann

et al., 2009; Maurer et al., 2008), ce qui semble être en accord avec nos résultats. En revanche la MO des chênaies tempérées (chêne sessile ou pédonculé) n'est pas connue pour être riche en composés monoterpéniques (Andreani-aksoyoglu & Keller, 1995; Solmon et al., 2004) et aucun autre composé lié à sa litière ne pourrait expliquer cette influence négative directe de Ntot.

La teneur en Ntot avait une influence indirecte négative sur l'oxydation du méthane via le pH du sol pour les seules hêtraies. Le pH avait une influence positive sur l'oxydation du méthane mais était lui-même influencé négativement par la teneur en Ntot et donc la MO. Cette influence indirecte de la teneur en MO sur l'oxydation du CH_4 via le pH pourrait s'expliquer par la libération d'acides organiques qui vont acidifier le sol (Adeleke et al., 2012, 2017; Amaral & Knowles, 1997; Arcand & Schneider, 2006). Un pH du sol plus acide entrainerait alors une inhibition de l'activité des organismes méthanotrophes et donc de l'oxydation du CH_4 (Borken & Brumme, 2009; Xu & Inubushi, 2004). La gamme de pH mesurée pour les sols de cette expérimentation (4.3 à 4.5) est inférieure à l'optimum de pH (6.5 à 7.5) des méthanotrophes à tendances neutrophiles (Kolb, 2009; Nazaries et al., 2013) et est également inférieure aux pH optimaux (5.5 à 6) de certaines populations acidophiles (Li et al., 2021; Verbeke et al., 2018). Ces résultats ne sont pas surprenants car l'optimum de pH des méthanotrophes acidophiles est souvent supérieur au pH du sol dans lequel ils vivent (Dunfield et al., 1993), ce qui peut expliquer l'influence de faibles variations de pH sur l'oxydation du méthane pour des sols acides. Cette sensibilité au pH liée à la matière organique pour les seules hêtraies ne peut pas s'expliquer par un pH du sol plus acide ou de plus fortes variations de pH car il n'y avait pas de différence de pH entre les types de peuplement ni de plus fortes variations. Néanmoins, cette influence du pH existe peut-être pour les autres peuplements mais pourrait être masquée par l'influence d'autres facteurs comme les monoterperpènes ou les composés phénoliques qui inhiberaient l'activité méthanotrophe. Il a été déjà été montré que le type de peuplement, et la

qualité de la MO de leur sol, pouvait influencer les communautés méthanotrophes (Kolb, 2009; Lejon et al., 2005; Zeng et al., 2019).

En plus d'une influence négative directe de Ntot sur l'oxydation du méthane, un effet négatif de la teneur en nitrite/nitrate sur l'oxydation du méthane a également été observé pour les pessières et les chênaies. Cette influence négative de la teneur en nitrite/nitrate contraste avec des études précédentes qui rapportent une inhibition de l'oxydation du CH_4 par les nitrites et/ou les nitrates à des teneurs bien plus élevées que celles mesurées lors de cette expérimentation (gamme de 1.2 à 6.1 mg kg^{-1} N), en lien avec une fertilisation azotée ou de forts dépôts atmosphériques (Mochizuki et al., 2012; Seghers et al., 2003). Néanmoins, la plupart des auteurs n'ont pas étudié l'effet de plus faibles concentrations sur l'inhibition de l'oxydation du méthane. Mochizuki et al. (2012) mesurent ainsi une inhibition à 20 mg kg^{-1} de nitrate, mais n'ont pas testé de plus faibles concentrations. La plus faible concentration testée par Seghers et al. (2003) était de 50 mg kg^{-1} N, mais elle n'affectait que les méthanotrophes à faible affinité et non pas ceux à forte affinité. Nous ne pouvons pas exclure qu'il existe, au sein des méthanotrophes à forte affinité, une importante variabilité de la sensibilité aux nitrates et/ou aux nitrites. Pour des teneurs faibles telles que celles mesurées sur notre site, l'azote est considéré comme facteur limitant de la croissance des méthanotrophes et on aurait donc pu au contraire s'attendre à un effet de stimulation du contenu en azote (Goldman et al., 1995; Priemé et al., 1997). Dans le cas des pessières, un pH plus élevé, dû à une teneur en matière organique moins élevée, favorise des teneurs élevées en nitrite/nitrate. Cette influence positive du pH sur la teneur en nitrite/nitrate pourrait s'expliquer par une inhibition de l'activité des bactéries nitrifiantes causée par un pH acide (Dancer et al., 1973; Ste-Marie & Paré, 1999). L'absence d'effet du pH sur la teneur en nitrite/nitrate pour les autres peuplements serait liée aux faibles variations du taux de nitrification couplées aux faibles variations de pH observées.

5. Conclusion

Le type de peuplement affecte l'oxydation du CH_4 avec une oxydation quatre fois plus forte pour les hêtraies que les autres types de peuplements. Contrairement au chapitre précédent où l'essentiel des variations de l'oxydation du méthane étaient liées au CES, cette différence d'oxydation du CH_4 pourrait s'expliquer par une plus faible teneur en MO des hêtraies. La plus faible oxydation du CH_4 pour les autres types de peuplements serait plus probablement en lien avec la présence des composés inhibiteurs issus de la MO, tels que les monoterpènes, mais cela reste à confirmer. L'absence de différence de pH entre les types de peuplements suggère que l'effet de la MO n'est pas lié pas aux acides organiques.

La teneur en MO avait une influence négative indirecte sur l'oxydation du CH_4 via le pH pour les peuplements de hêtres uniquement, qui pourrait s'expliquer par des communautés méthanotrophes plus sensibles aux pH acides (Figure 3.5). L'effet négatif indirecte de la teneur en nitrite/nitrate sur l'oxydation du méthane pour les pessières et les chênaies est surprenante aux faibles teneurs mesurées sur notre site (Figure 3.5). Une étude plus poussée de l'abondance et de la structure des communautés méthanotrophes serait nécessaire pour mieux comprendre l'influence du type de peuplement sur l'oxydation du CH_4.

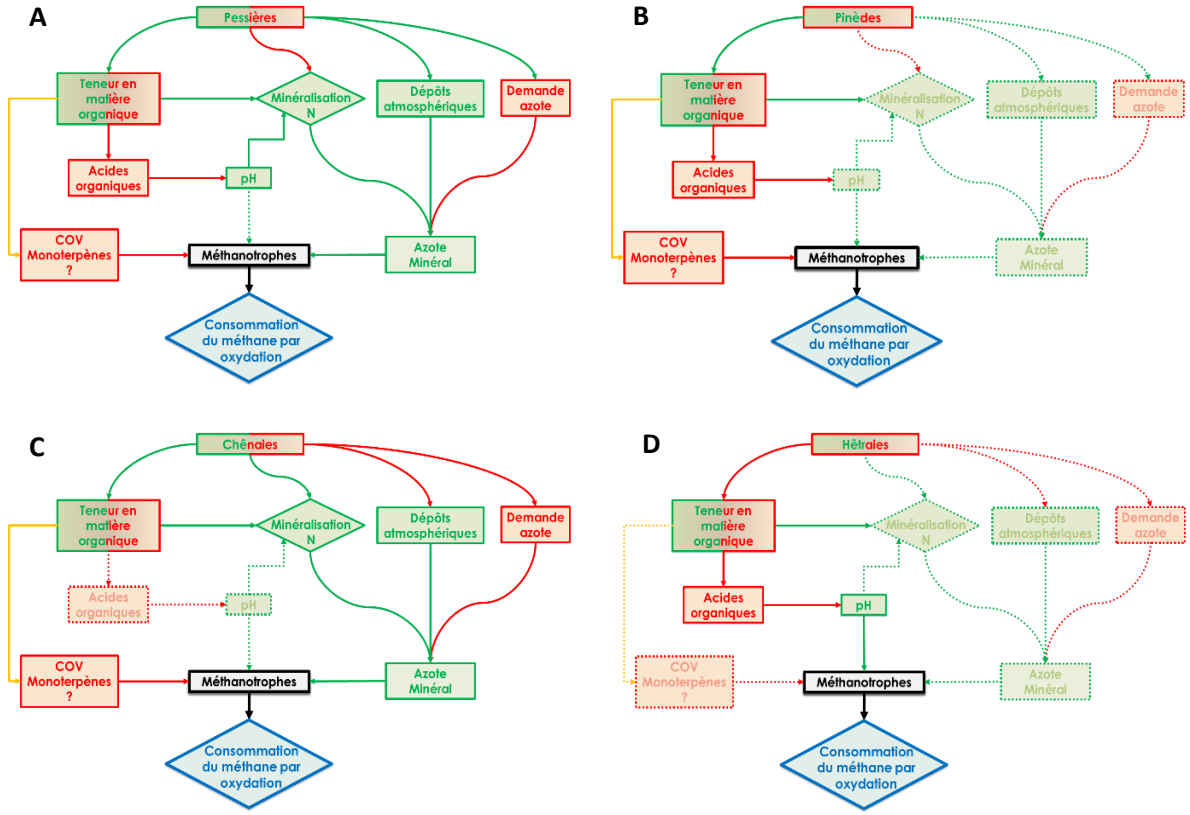


Figure 3.5 : Influence du type de peuplement sur l'oxydation du méthane des cinq premiers centimètres du sol en lien avec la matière organique

Influence du peuplement sur l'oxydation du CH_4 pour (A) les pessières, (B) les pinèdes, (C) les chênaies et (D) les hêtraies. La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et la couleur orange un effet positif et négatif. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

Chapitre 4 : L'influence de l'épaisseur et de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane diffère selon le type de peuplement

1. Rappel des objectifs

Dans le chapitre précédent j'ai pu mettre en évidence l'influence du type de peuplement sur l'oxydation du méthane dans les 5 premiers centimètres du sol avec une oxydation quatre fois plus forte pour les hêtraies que les autres peuplements. En outre, les variations d'oxydation du méthane au sein de chacun de ces types de peuplement étaient expliquées par différents facteurs. Pour les hêtraies l'oxydation du méthane diminuait avec l'acidité du sol liée à la teneur en matière organique. Pour les chênaies, pinèdes et pessières il y avait une influence négative directe de la teneur en MO. Enfin la teneur en nitrite/nitrate liée à la MO affectait négativement l'oxydation du CH_4 pour les seules pessières et pour la chênaie sans influence de la MO. **L'objectif de cette partie est de déterminer l'influence de la profondeur et de l'épaisseur du sol sur l'oxydation du méthane, en fonction du type peuplement.** Nous avons mesuré l'oxydation de CH_4, l'abondance en organismes méthanotrophes, le pH et la teneur en azote minéral et matière organique sur des échantillons des 5, 10 et 15 premiers centimètres du sol, collectés dans une zone de mesure contenant un peuplement de hêtre, de chêne, de pin sylvestre et d'épicéa. J'ai émis l'hypothèse que (1) l'essentiel de l'oxydation du méthane aurait lieu dans les 5 premiers centimètres du sol. J'ai également supposé (2) que l'écart d'oxydation du méthane entre la hêtraie et les autres peuplements lié à la teneur en matière organique, diminuerait avec la profondeur en suivant la diminution de la MO tout comme celle du pH et de la teneur en azote minéral qui lui sont liés (Figure 4.1).

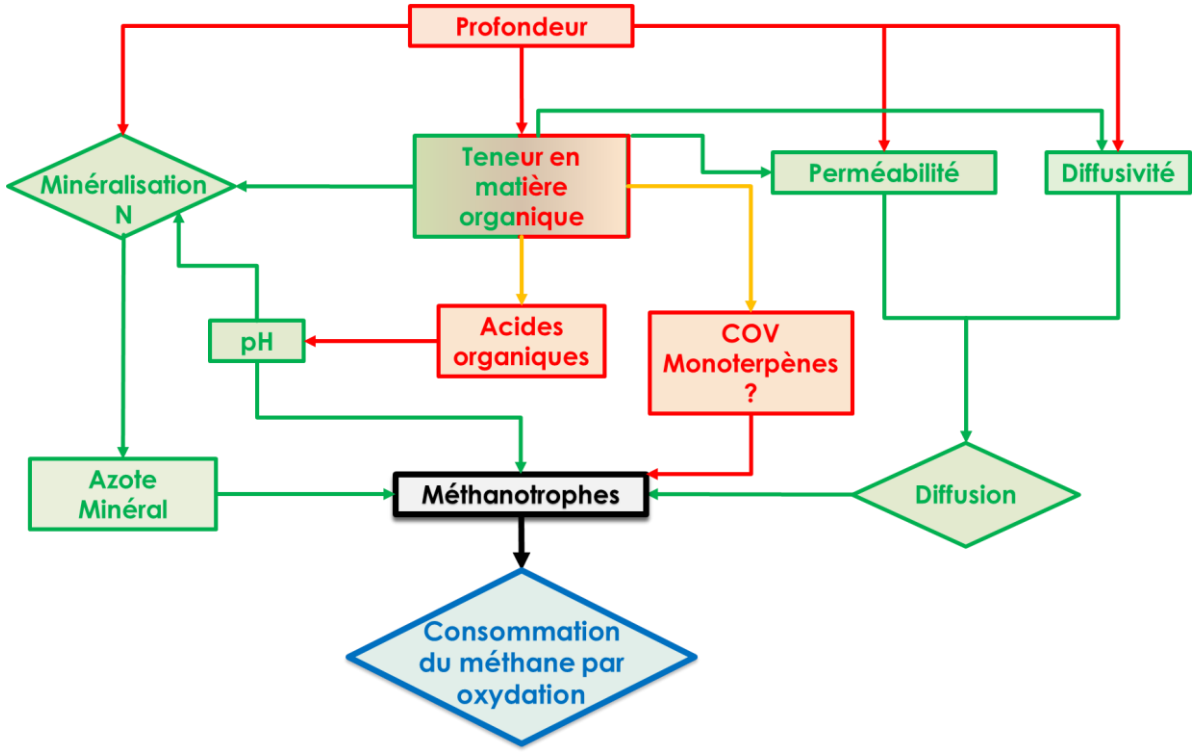


Figure 4.1 : Influence de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane
La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et la couleur orange un effet positif et négatif. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

Pour mener à bien cette étude, j'ai effectué les mêmes mesures que dans la deuxième partie de ma thèse en utilisant des carottes de sol de trois épaisseurs différentes, correspondant aux 5, 10 ou 15 premiers centimètres du sol. J'ai également mesuré la teneur en azote minéral, ainsi qu'en carbone et azote total à trois profondeurs différentes sur des échantillons prélevés entre 0 et 5 cm, 5 et 10 cm et enfin 10 et 15 cm de profondeur. Les mesures n'ont été effectuées que dans une des trois zones du chapitre 3.

2. Matériels et méthodes

2.1 Description du site et des parcelles

L'étude a été menée dans la forêt domaniale du Hanau (48°58'N, 7°29'E, altitude moyenne 271m), en Moselle dans le nord-est de la France. Les sols sont des alocrisol, sols sableux acides sur un substrat gréseux.

L'expérimentation a été menée sur une seule des trois zones forestières étudiées dans le chapitre précédent qui était constituée des parcelles ONF 58, 59 et 35 du massif du Hanau car dans le chapitre précédent nous avions souligné que l'oxydation du méthane n'était pas affectée par la zone de mesure. Dans cette zone où tous les peuplements sont gérés en régénération naturelle, les quatre peuplements, une chênaie, une pinède, une pessière et une hêtraie, étaient présents. Dans chaque peuplement, une placette d'étude de 1200 m^2, de 30 m sur 40 m, a été délimitée. Tous les arbres de la placette ayant une circonférence de plus de 10 cm ont été identifiés et leur circonférence à hauteur de poitrine mesurée, permettant de calculer la surface terrière du peuplement et la contribution de chaque espèce présente.

2.3 Seconde campagne d'échantillonnage du sol

2.3.1 Plan d'échantillonnage

La seconde campagne d'échantillonnage a été menée à l'été 2021 (21 au 23 juillet). Pour cette campagne, deux fosses de 30 cm de profondeurs pour 30 cm de large ont été creusées pour chaque peuplement. Sur chacune des faces de ces fosses, un échantillon de sol a été prélevé entre 0 et 5cm, 5 et 10 cm et entre 10 et 15 cm de profondeur (Figure 4.3). La quantité de sol prélevée correspond au volume du cylindre de 5 cm de hauteur et 8 cm de diamètre utilisé pour

les mesures des chapitres précédents. La moitié des prélèvements a été faite à chaque journée d'échantillonnage pour limiter l'effet de la date d'échantillonnage. Nous avons prélevé 12 échantillons par fosse soit 24 échantillons par peuplement pour un total de 96 échantillons.

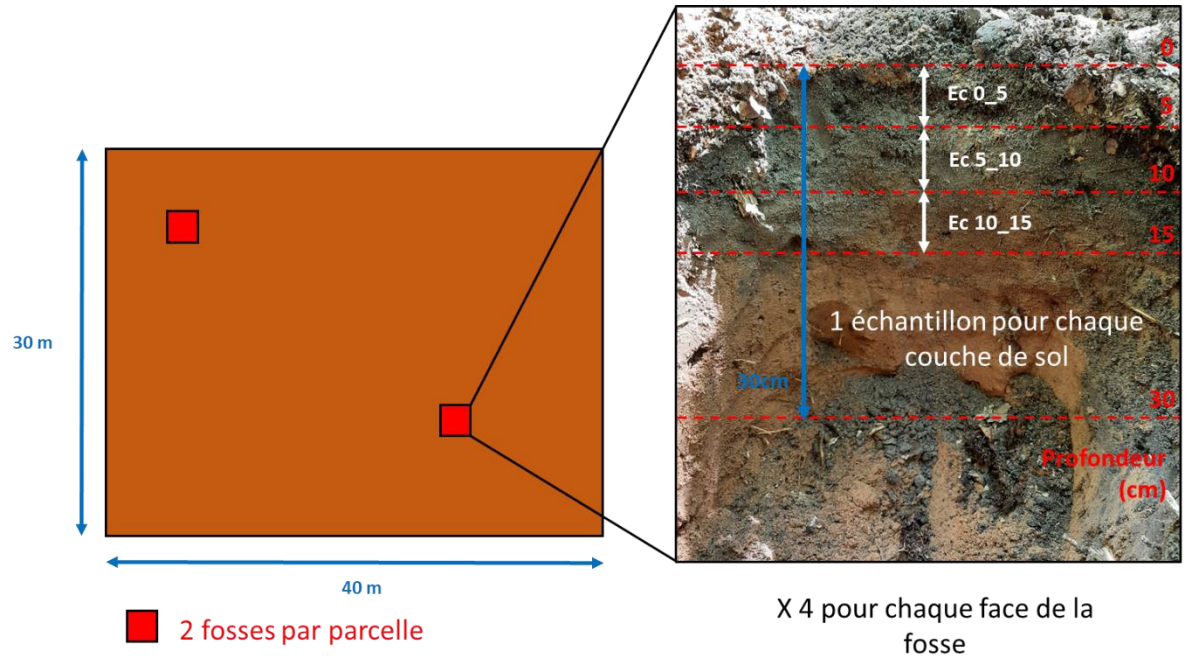


Figure 4.2 : Schéma de la méthode d'échantillonnage de la campagne 2021
Procédure correspondant à une parcelle sachant que les prélèvements ont été effectués sur 4 parcelles (une par peuplement, n=96 échantillons)

2.3.2 Caractéristiques du sol

Les mesures de pH, les concentrations massiques en carbone et en azote total, les mesures d'azote minéral (ammonium et nitrites/nitrates) et le calcul du contenu en eau du sol ont été réalisés de la même manière que dans l'étude menée dans les précédents chapitres de cette thèse (cf chapitre 2 et 3). Ces mesures et calculs avaient pour but de caractériser les différentes profondeurs des sols selon le type de peuplement.

2.2 Première campagne d'échantillonnage du sol

2.2.1 Plan d'échantillonnage

La première campagne d'échantillonnage a été réalisée au cours de l'été 2020 (7 au 18 août) pendant une période de forte porosité en air. Lors de cette campagne, trois échantillons de sol de 5, 10 et 15 centimètres (8 cm de diamètre) ont été prélevés à 6 emplacements répartis aléatoirement sur chaque parcelle d'étude de 1200 m^2 (Figure 4.2). Au moment du prélèvement, les litières plus ou moins fragmentées, correspondant à l'horizons Ol et à la partie supérieure de l'horizon Of étaient retirées. Les échantillons obtenus étaient donc constitués de la partie inférieure de l'horizon organique (horizon humique, Oh) et d'une fraction plus ou moins épaisse de la partie supérieure de l'horizon minéral. Pour que la date d'échantillonnage ne soit pas un facteur interagissant avec le type de peuplement, un échantillon de chaque épaisseur de sol a été prélevé dans chacun des peuplements à chaque prélèvement. Au cours de cette campagne, 18 échantillons par peuplement ont été prélevés soit 72 échantillons au total.

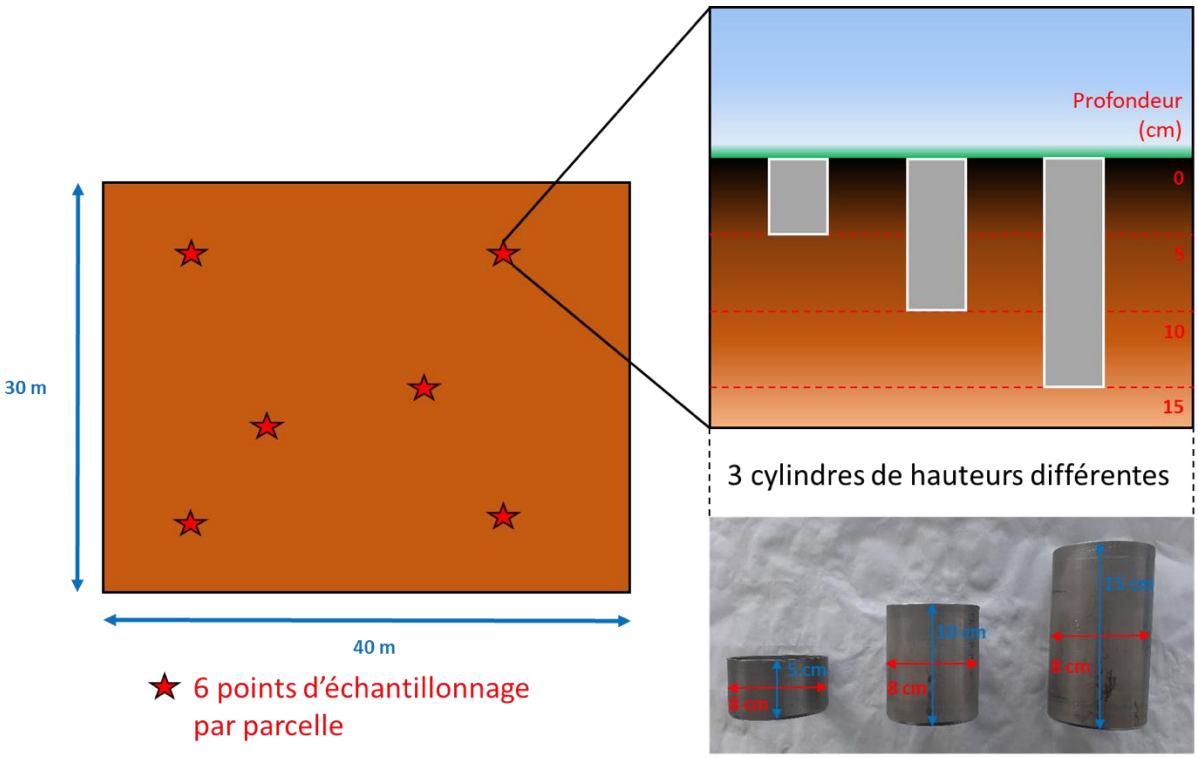


Figure 4.2 : Schéma de la méthode d'échantillonnage de la campagne 2020
Procédure correspondant à une parcelle sachant que les prélèvements ont été effectués sur 4 parcelles (une par peuplement, n=72 échantillons)

2.2.2 Mesures de l'oxydation de CH_4

Ces mesures ont été réalisées comme décrit dans les chapitres précédents (cf chapitre 2 et 3), uniquement sur les échantillons de la campagne 2020. La seule différence est que les cylindres de prélèvement reliés aux chambres de mesures faisaient cette fois 5 mais aussi 10 et 15 cm de hauteur avec des volumes de sol mesurés de respectivement 251, 502 et 753 cm^2. Le volume au-dessus des chambres était identique quelle que soit la taille du cylindre donc le volume de gaz mesuré était le même pour tous les échantillons. Si l'ajustement linéaire de la variation de concentration du CO_2 en fonction du temps avait un $R^2<0.95$ alors nous ne conservions pas ces résultats, ce qui fut le cas pour deux échantillons de la chênaie.

Nous avons choisi d'effectuer ces mesures sur des échantillons d'épaisseurs différentes afin de mesurer un flux de CH_4 similaire au flux in situ en modifiant le moins possible la structure du sol et la diffusion des gaz et d'éventuelles limitations en substrat (CH_4) en profondeur. Pour obtenir des valeurs de l'oxydation potentielle du CH_4 pour chaque profondeur, j'ai soustrait la valeur moyenne entre 0 et 5 cm (0_5) à celle des 10 premiers centimètres du sol (0_10) pour obtenir une valeur d'oxydation entre 5 et 10 cm (5_10) et celle de 0_10 à celle des 15 premiers centimètres (0_15) pour obtenir une valeur entre 10 et 15cm de profondeur (10_15).

2.2.3 Caractéristiques du sol

Les mesures d'azote minéral (ammonium et nitrites/nitrates) et le calcul du contenu en eau du sol ont été réalisés de la même manière que dans l'étude menée dans les précédents chapitres de cette thèse (cf chapitre 2 et 3).

La PEA a été calculée selon la formule suivante:

$$\mathrm{PEA} = \left(1 - \frac{\rho a}{\rho p}\right) - \mathrm{CES}$$

avec ρ_p, la densité particulaire en kg dm^{-3} et $\left(1 - \frac{\rho a}{\rho p}\right)$, la porosité totale où ρ_a représente la masse volumique apparente du sol en kg dm^{-3} et CES le contenu en eau du sol en m^3 m^{-3}. Nous avons estimé une densité de particules (ρ_p) pour chaque type de peuplement en nous basant sur l'équation établie par Schjønning et al. (2017) :

$$\mathrm{Dp} = 2.652 + (0.216 \times \mathrm{Arg}) - (2.237 \text{ x } \mathrm{MO})$$

avec Arg la teneur en argile du sol en kg kg^{-1} et MO la teneur en matière organique. La teneur en argile a été fixée à 0.05 dans les 15 premiers centimètres du sol mesurés (données RENECOFOR fournies par Manuel Nicolas) et MO a été obtenu à partir du pourcentage en carbone total pour chaque échantillon en supposant que la matière organique du sol contient 50% de carbone. On obtient ainsi une valeur de densité de particule différente pour chaque échantillon étudié. Le gravier représentant moins de 2% de la masse de l'échantillon, nous avons admis que la différence de densité entre les particules de sol de moins de 2 mm de diamètre et le gravier était trop faible pour avoir une influence sur les résultats.

Le pH de chaque échantillon de sol a été mesuré sur la fraction fine du sol selon une méthode standardisée (NF ISO 10390:2005-05) : un sous-échantillon de la fraction fine du sol a été versé dans de l'eau ultrapure (fraction volumique 1:5) et agité pendant 50 minutes, puis le pH a été mesuré avec un pH-mètre (Beckman Phi 32 pH). Les concentrations massiques en carbone et en azote total ont été déterminées sur 20 mg de la fraction fine du sol sec avec un analyseur élémentaire (vario ISOTOPE cube, Elementar, Hanau, Allemagne).

2.2.4 Abondance des communautés microbiennes

Ces mesures ont été réalisées sur 3 échantillons pour chaque épaisseur de sol soit 9 échantillons par peuplement. Ces échantillons ont été maintenus congelés à -18°C après mesure

des flux de gaz et tamisage. Une première phase d'extraction de l'ADN du sol a été réalisée grâce à un kit « NucleoSpin Soil » sur 0.5g de sol décongelé. L'ADN extrait a ensuite été dosé et quantifié grâce au fluorochrome PicoGreen et à un spectrophotomètre Nanodrop (ND-1000, Thermo Scientific).

Des réactions d'amplifications en chaîne par polymérase quantitative (qPCR) ont été réalisées à partir des échantillons d'ADN extraits et dilués de sorte à travailler sur des extraits à 1 ng μL^{-1}. Ces réactions consistent à dupliquer en très grand nombre des brins d'ADN correspondant à un gène spécifique d'un type de microorganisme du sol afin de mettre en évidence sa présence et son abondance dans l'échantillon mesuré. La qPCR est constituée de plusieurs cycles d'amplification eux même divisés en 3 étapes. La première étape est la dénaturation de l'ADN provoquée par chauffage à 95°C qui va entrainer la séparation des deux brins d'ADN. S'ensuit l'étape d'hybridation après redescente à 60°C, où chaque monobrin d'ADN va être associé à une courte séquence appelée amorce qui est complémentaire au début de la séquence nucléotidique du brin auquel elle s'associe. Enfin à 72°C a lieu une phase d'élongation où va se former à partir de l'amorce un brin complémentaire du monobrin de départ reformant au final deux exemplaires du double brin d'ADN initial.

Ces qPCR ont été réalisées grâce à l'agent fluorescent SsoAdvanced Universal SYBR Green Supermix avec un thermocycleur BioRad CFX96. Différents couples d'amorces ont été sélectionnés afin de quantifier les copies d'ADN par gramme de sol sec pour les différents types de microorganismes recherchés. Nous avons utilisé les primers A189F (GGNGACTGGGACTTCTGG; Holmes et al., 1995) et mb661R (CCGGMGCAACGTCYTTACC; Costello & Lidstrom, 1999) pour les méthanotrophes, ainsi que les primers mlas-F (GGYGGTGTMGGDTTCACMCARTA) et mcrA-R (CGTTCATBGCGTAGTTVGGRTAGT) pour les méthanogènes (Steinberg & Regan, 2008). Cette recherche a été effectuée sur le gène pmoA pour les méthanotrophes et mcrA pour les

méthanogènes. Les résultats finaux d'abondance bactérienne ont été calculés en nombres de copies de gènes pour un gramme de sol sec puis ils ont été multipliés par la masse volumique apparente et l'épaisseur de sol pour avoir une valeur en nombres de copies de gènes par mètres carrés.

Pour obtenir des valeurs approximatives de l'abondance en méthanotrophes et méthanogènes pour chaque profondeur j'ai soustrait la valeur de 0_5 à celle de 0_10 pour obtenir celle en 5_10 et celle de 0_10 à celle de 0_15 pour obtenir celle en 10_15.

2.4 Statistiques

Les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel statistique R version 3.6.1 (RCore Team, 2019).

Pour déterminer l'influence du type de peuplement et de l'épaisseur du sol sur l'oxydation du méthane, le flux de CO_2 et l'abondance en méthanotrophes et méthanogènes, j'ai utilisé un modèle linéaire mixte à deux facteurs ('lmerTest' package, Kuznetsova et al., 2017) avec la date de prélèvement en tant que facteur aléatoire. Le facteur aléatoire a ensuite été omis lorsqu'il n'était pas significatif. Pour déterminer l'effet du type de peuplement et de la profondeur du sol sur les teneurs en azote et carbone total, le pH, la masse volumique apparente, le contenu en eau, la porosité en air, les teneurs en ammonium et nitrites/nitrates du sol, j'ai utilisé un modèle linéaire simple. Les relations entre oxydation du méthane et abondance en méthanotrophes, les teneurs en Ctot et Ntot, le pH et la teneur en ammonium ont été obtenues grâce à un modèle linéaire simple.

3. Résultats

La PEA et le CES n'étaient pas affectés par le type de peuplement quelle que soit la profondeur de sol (respectivement en 0_5 p=0.21 et p>0.20 ; en 5_10 p=0.17 et p=0.95 ; en 10_15 p=0.29 et p=0.88). La PEA pour la campagne 2020 était forte et comparable à celle de la campagne du chapitre précédent (respectivement 0.55 et 0.57 m^3 m^{-3} en moyenne). Le CES ne variait pas avec l'épaisseur du sol quel que soit le peuplement alors que la PEA était plus forte en 0_5 que 0_15 pour la hêtraie (0.55 contre 0.44 m^3 m^{-3}).

La teneur en Ctot était deux fois plus forte en 0_5 pour la pinède (121 g kg^{-1}) par rapport à la hêtraie et la pessière (respectivement 63 et 55 g kg^{-1}, Figure 4.4 gauche). Les teneurs en Ctot et Ntot étaient plus forte en 0_5 que 5_10 et 10_15 quel que soit le type de peuplement. Il n'y avait aucune influence significative du type de peuplement sur la teneur en Ntot quelle que soit la profondeur, contrairement au chapitre précédent où la teneur en Ntot était plus forte en 0_5 pour la chênaie que la hêtraie.

Le pH du sol était moins acide pour la hêtraie que la pinède en 0_5 (4.4 contre 4.1) et 5_10 (4.8 contre 4.2) et pour la chênaie que la pinède en 0_5 (4.5 contre 4.1, Figure 4.4 gauche). La hêtraie était le seul type de peuplement à avoir un pH moins acide avec la profondeur (4.4 contre 4.8).

La teneur en nitrite/nitrate était plus de cinq fois plus importante pour la pessière par rapport aux autres types de peuplements quelle que soit la profondeur du sol (Figure 4.4 gauche). Il y avait une teneur en nitrite/nitrate deux fois plus forte en 0_5 (8.6 mg kg^{-1}) qu'en 5_10 et 10_15 (3.3 et 2.5 mg kg^{-1}) pour la pessière sans effet de la profondeur pour les autres types de peuplements. La teneur en ammonium était plus de deux fois plus forte pour la chênaie que pour les autres types de peuplement en 0_5 et que pour la hêtraie et la pessière en 5_10

(Figure 4.4 gauche). La teneur en ammonium était plus de cinq fois plus forte en 0_5 que 5_10 et 10_15 pour la hêtraie (11.9 mg kg^{-1} contre 1.8 et 0.7 mg kg^{-1}) et pour la pinède (19.9 mg kg^{-1} contre 3.1 et 0.1 mg kg^{-1}).

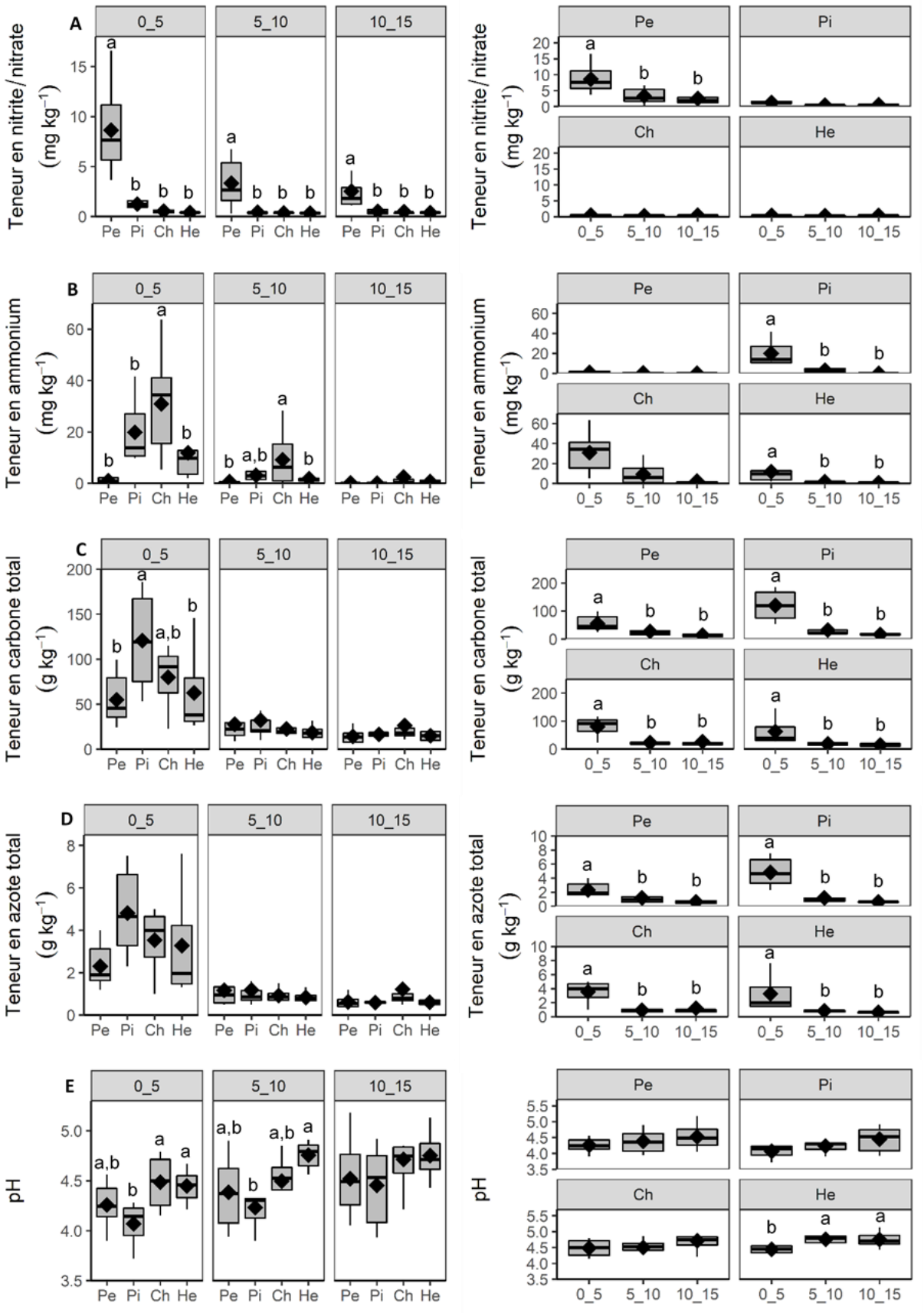

A
B
C
D
E
0_5
5_10
10_15
Pe
Pi
Ch
He
Teneur en nitrite/nitrate (mg kg⁻¹)
Teneur en ammonium (mg kg⁻¹)
Teneur en carbone total (g kg⁻¹)
Teneur en azote total (g kg⁻¹)
pH

Figure 4.3 : Variations des paramètres mesurés en fonction du type de peuplement et de la profondeur du sol

Teneurs en nitrite/nitrate (A) et ammonium(B), teneurs en carbone total (C) et en azote total (D) ainsi que pH (E) de carottes de sol incubées à 20°C. Les boxplots contenaient les valeurs de 8 échantillons de chaque type de peuplement (hêtraie=He, chênaie=Ch, pinède=Pi, pessière=Pe) pour chaque profondeur de sol (0 à 5cm=0_5, 5 à 10cm=5_10, 10 à 15cm=10_15) dans le graphique de gauche et l'inverse dans celui de droite. La ligne horizontale épaisse représente la médiane, le losange représente la moyenne et la boîte représente l'écart interquartile. Les lignes verticales allaient de la plus grande valeur ne dépassant pas 1,5 fois le quartile supérieur à la plus petite valeur ne dépassant pas 1,5 fois le quartile inférieur. Les valeurs extrêmes (1 à 2 valeurs) ne sont pas représentées afin de ne pas étendre l'échelle de l'axe des ordonnées. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à p = 0,05 entre les types de peuplements.

L'oxydation du méthane était trois fois plus forte pour la hêtraie (1.58 nmol m^{-2} s^{-1}) que pour les autres types de peuplement dans les 5 premiers centimètres du sol (0_5, $p<0.001$, Figure 4.5 gauche). Cette oxydation du CH_4 devenait quatre fois plus forte pour la hêtraie (1.95 nmol m^{-2} s^{-1}) que la pinède et la pessière dans 0_10 mais ne différait plus de celle de la chênaie ($p<0.001$). Pour cette épaisseur de sol, l'oxydation du méthane était plus forte pour la chênaie que pour la pessière. Pour l'épaisseur 0_15 cm, seule la pessière oxydait moins que la hêtraie ($p=0.03$).

L'oxydation du méthane par le sol de la hêtraie augmentait peu et de manière non significative avec l'épaisseur de sol prélevé (Figure 4.5 droite), ce qui montrait que l'essentiel de l'oxydation du CH_4 était effectuée dans les cinq premiers centimètres du sol comme le confirmait nos calculs d'oxydation par profondeur (Figure 4.6). La chênaie avait une plus forte oxydation dans 0_15 et 0_10 que 0_5 ($p=0.045$; Figure 4.4 droite). Ces résultats combinés aux calculs d'oxydation par profondeur montraient une plus forte oxydation du méthane dans les dix premiers centimètres du sol et plus particulièrement entre 5 et 10 cm (5_10) de profondeur (Figure 4.6). L'oxydation du méthane augmentait avec l'épaisseur du sol pour la pinède ($p=0.004$). De plus cette oxydation était près de quatre fois plus élevée dans 0_15 qu'en 0_10 pour la pinède (1.19 contre 0.34 nmol m^{-2} s^{-1}; Figure 4.5 droite) alors que l'écart entre 0_10 et 0_5 était plus faible. Cela montrait une plus forte oxydation entre 10 et 15 cm de profondeur (10_15) pour la pinède (Figure 4.6). La même tendance d'une oxydation plus forte entre 10 et

15cm était visible pour la pessière bien qu'elle n'était pas significative (Figure 4.6). Les calculs d'oxydation du méthane par profondeur montraient également que la hêtraie oxydait plus que les autres peuplements en 0_5, la chênaie oxydait plus en 5_10 et la pinède et la pessière en 10_15 (Figure 4.6).

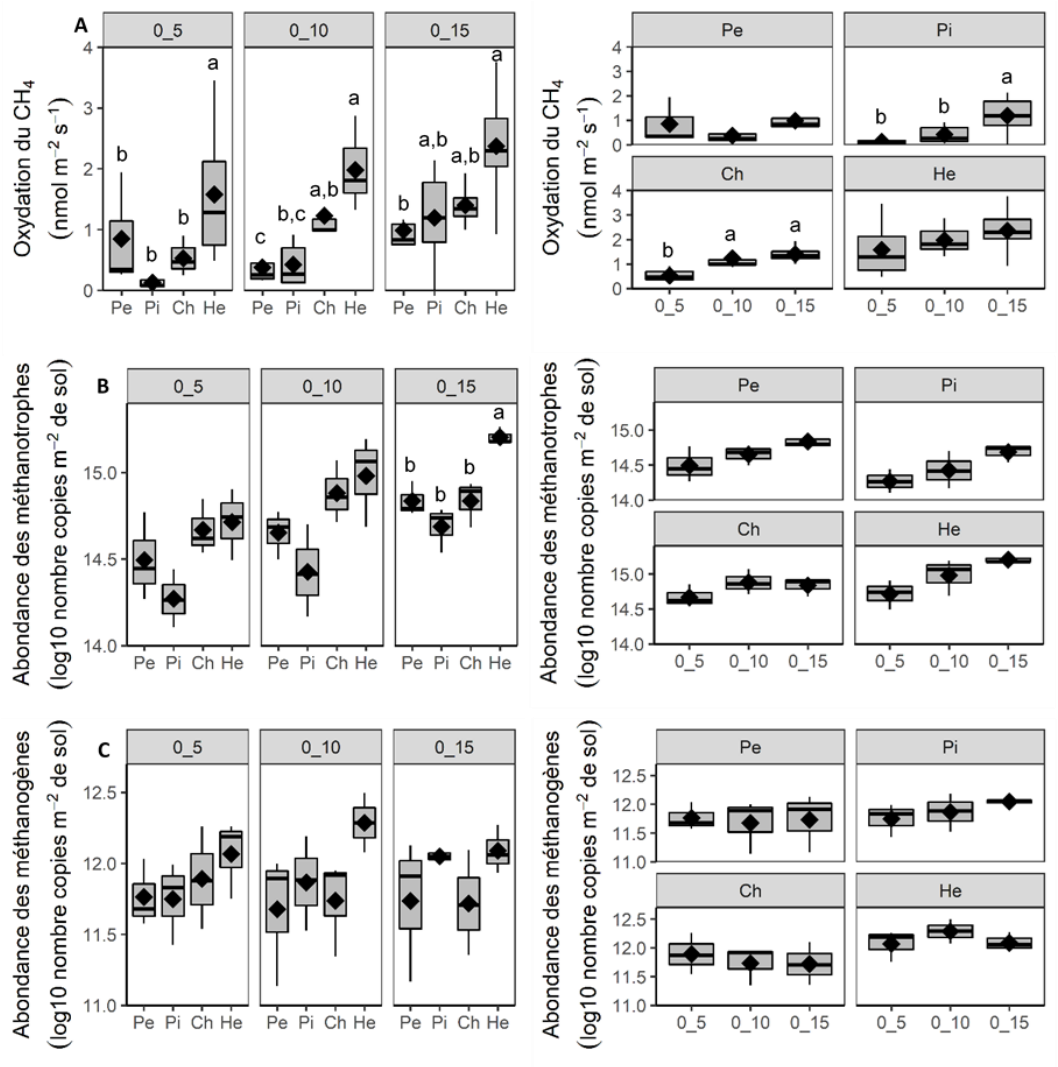


Figure 4.4 : Variations de l'oxydation du méthane et de l'abondance en méthanotrophes et méthanogènes en fonction du type de peuplement et de l'épaisseur de sol

Oxydation du CH_4 (A), abondance en méthanotrophes (B) et en méthanogènes (C) de carottes de sol incubées à 20°C. Les boxplots contenaient les valeurs de 6 échantillons pour l'oxydation et de 3 échantillons pour les abondances de chaque type de peuplement (hêtraie=He, chênaie=Ch, pinède=Pi, pessière=Pe) pour chaque épaisseur de sol (0 à 5cm=0_5, 0 à 10cm=0_10, 0 à 15cm=0_15) dans le graphique de gauche et l'inverse dans celui de droite. La ligne horizontale épaisse représente la médiane, le losange représente la moyenne et la boîte représente l'écart interquartile. Les lignes verticales allaient de la plus grande valeur ne dépassant pas 1,5 fois le quartile supérieur à la plus petite valeur ne dépassant pas 1,5 fois le quartile inférieur. Les valeurs extrêmes (1 à 2 valeurs) ne sont pas représentées afin de ne pas étendre l'échelle de l'axe des ordonnées. Des lettres différentes indiquent des différences significatives à p = 0,05 entre les types de peuplements.

L'abondance en méthanotrophe pour l'épaisseur 0_15 était plus forte pour la hêtraie que pour tous les types de peuplements (15.2 contre 14.7 pour la pinède et 14.8 pour la chênaie et la pessière log de copies de gène par m^2 de sol, p=0.002, Figure 4.5 gauche). Il n'y avait en revanche pas d'influence du type de peuplement sur l'abondance en méthanotrophe en 0_5 et 0_10. L'épaisseur de sol n'avait aucune influence significative sur l'abondance en méthanotrophes quel que soit le type de peuplement (Figure 4.5 droite). Sur l'ensemble des données, quelle que soit l'épaisseur de sol ou le type de peuplement, l'oxydation du méthane augmentait avec l'abondance en méthanotrophes (Figure 4.7, R^2 = 0.49, p < 0.001). L'abondance en organismes méthanogènes n'était affectée ni par le type de peuplement ni par l'épaisseur de sol (Figure 4.5), et il n'y avait aucune relation entre cette abondance et l'oxydation du CH_4. Les calculs des différences entre épaisseurs montraient que l'abondance en méthanotrophe ne variait pas avec la profondeur pour la hêtraie (Figure 4.6). Pour la chênaie elle diminuait avec la profondeur et elle était la plus faible en 5_10 pour les deux peuplements de conifères (Figure 4.6).

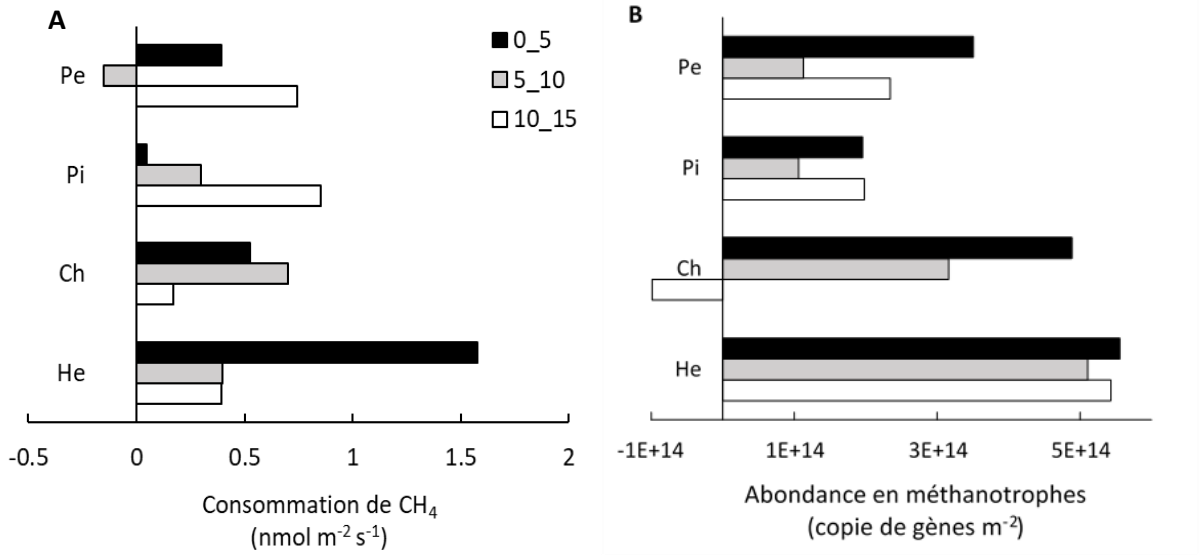


Figure 4.5 : Oxydation du méthane et logarithme décimal de l'abondance en organismes méthanotrophes en fonction de la profondeur et du type de peuplement, calculé par différence entre les épaisseurs des carottes de sol (n=3)

Calculs d'oxydation du CH_4 (A) et d'abondance en méthanotrophes (B) pour quatre types de peuplement (pessière=Pe, pinède=Pi, chênaie=Ch et hêtraie=He) et pour trois profondeurs différentes. La barre horizontale noire correspond à la moyenne mesurée en 0_5, la barre grise la différence entre la moyenne en 0_10 et celle en 0_5 et la barre blanche la différence entre la moyenne en 0_15 et 0_10. Chaque moyenne d'oxydation du méthane était calculée sur 6 valeurs sauf pour le chêne en 0_10 et 0_15 calculée sur 5 valeurs et celles de l'abondance en méthanotrophe sur 3 valeurs.

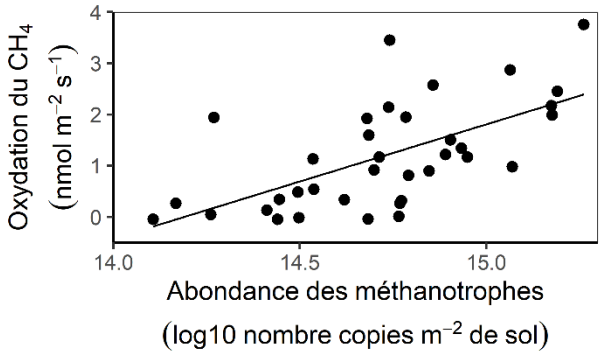


Figure 4.6 : Relation entre l'oxydation du méthane et l'abondance en méthanotrophes

Relations entre les valeurs d'oxydation du CH_4 et le logarithme décimal de l'abondance en organismes méthanotrophes quelle que soit l'épaisseur de sol ou le type de peuplement (n=36, $R^2 = 0.49$, $p < 0.001$). La ligne pleine représente la régression linéaire.

4. Discussion

4.1 L'influence de l'épaisseur et de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane varie selon le type de peuplement

Conformément à notre hypothèse de départ, l'oxydation du méthane était réalisée en majeure partie dans les cinq premiers centimètres du sol pour la hêtraie. De multiples études ont mis en évidence une oxydation maximale dans les cinq premiers centimètres du sol (Reay et al., 2005; Whalen & Reeburgh, 1990) en lien avec la diminution de la diffusion des gaz avec la profondeur, malgré des méthodes de mesures différentes des nôtres. La diffusion diminue en raison d'une plus faible perméabilité et diffusivité qui résultent d'une diminution de la macroporosité conduisant à augmentation de la masse volumique apparente et d'une diminution de la continuité des pores (Ball et al., 1997; Kruse et al., 1996). En outre l'oxydation du méthane dans les cinq premiers centimètres du sol était trois fois plus importante pour la hêtraie que les autres types de peuplement, variabilité entre types de peuplement que retrouve Reay et al. (2005). Pour la hêtraie, la PEA était plus forte et la masse volumique apparente plus faible pour les cinq premiers centimètres du sol que pour les quinze premiers centimètres ce qui suggère une forte diffusion du CH_4 dans la couche de surface puis une diminution avec la profondeur ensuite. Cette plus forte PEA et plus faible masse volumique obtenues dans les cinq premiers centimètres du sol pourraient être expliquées par une plus forte teneur en MO (Boivin et al., 2009; Zhao et al., 2010) marquée par une plus forte teneur en Ntot et Ctot entre 0 et 5cm. Cette faible oxydation du CH_4 de la hêtraie en dessous de 5 cm de profondeur bien que pouvant être liée à une baisse de diffusion avec la profondeur était très certainement expliquée par la forte oxydation réalisée dans les cinq premiers centimètres du sol entrainant une faible disponibilité en méthane dans les couches inférieures (Koschorreck & Conrad, 1993).

Contrairement à la hêtraie, les autres types de peuplement ne présentaient pas une oxydation du méthane maximale dans les cinq premiers centimètres du sol mais entre 5 et 10 cm de profondeur pour la chênaie et entre 10 et 15 cm de profondeur pour la pinède et la pessière. Le fait que l'oxydation du CH_4 soit maximale entre 5 et 10cm de profondeur pour la chênaie et 10 et 15 cm de profondeur pour la pinède et la pessière suggère que le CH_4 diffusait facilement depuis la surface jusqu'à ces profondeurs, ce qui était probablement le cas à cette saison car il y avait un faible CES et une forte PEA qui ne variaient pas avec l'épaisseur du sol et restaient donc homogènes dans les 15 premiers centimètres du sol. Certaines études ont trouvé des résultats similaires de consommation de méthane plus en profondeur avec une consommation maximale dans la partie supérieure de l'horizon minéral (Adamsen & King, 1993; Hütsch, 1998a; Steinkamp et al., 2001). Ces consommations plus profondes seraient liées à une influence négative de l'horizon organique sur l'oxydation du méthane en lien avec différents facteurs comme les teneurs en ammonium ou les émissions de monoterpènes.

L'accumulation d'ammonium dans les premiers centimètres du sol par la minéralisation de la MO pourrait inhiber l'oxydation du méthane (Alam & Jia, 2012; Hütsch, 1998b; Xu et al., 2008) car certains méthanotrophes sont capables d'utiliser l'ammonium plutôt que le méthane comme source d'énergie s'il est présent en forte concentration dans le milieu (O'Neill & Wilkinson, 1977). Cependant si la teneur en ammonium des chênaies est plus forte dans les 5 centimètres lors des mesures réalisées en 2021 ce n'est pas le cas de celles réalisées en 2020 au moment des mesures d'oxydation. La teneur en ammonium ne semble donc pas pouvoir expliquer la faible oxydation du CH_4 dans les 5 premiers centimètres du sol pour la chênaie. Comme pour la hêtraie, l'oxydation du CH_4 diminuerait ensuite fortement entre 10 et 15cm de profondeur en raison de la faible disponibilité en méthane dans la couche inférieure.

Outre l'accumulation d'ammonium dans les premiers centimètres du sol en lien avec la teneur en MO, l'azote minéral peut également être trouvé sous forme de nitrite qui peut inhiber

l'oxydation du méthane de par sa toxicité cellulaire (Dunfield & Knowles, 1995; Hütsch, 1998b). La plus forte teneur en nitrite/nitrate observée dans les 5 premiers centimètres du sol de la pessière pourrait donc expliquer en partie la faible oxydation du CH_4 pour cet horizon.

La MO de certains peuplements forestiers notamment de conifères, peut contenir des COV comme les monoterpènes issus des litières et racines, qui peuvent s'accumuler dans les premiers centimètres du sol et entrainer une inhibition de l'oxydation du méthane (Degelmann et al., 2009; Kesselmeier & Staudt, 1999; Maurer et al., 2008). La plus forte teneur en MO dans les 5 premiers centimètres du sol de la pessière et de la pinède pourrait donc s'accompagner d'une forte teneur en monoterpènes expliquant la faible consommation de méthane au niveau de l'horizon de surface.

En considérant l'ensemble des 15 premiers centimètres du sol le type de peuplement n'avait qu'une influence significative limitée sur la consommation du méthane qu'entre la hêtraie et la pessière au contraire des résultats du chapitre précédent sur les 5 premiers centimètres du sol où la hêtraie se démarquait de tous les autres peuplements. Ces faibles différences de consommations entre peuplements sur les 15 premiers centimètres du sol s'expliquent par la variation de l'optimum d'oxydation du CH_4 avec la profondeur selon le type de peuplement. Ces résultats renforcent l'idée d'étudier la consommation de méthane des sols sur plus que les 5 ou 10 premiers centimètres du sol au contraire de multiples études antérieures (Ishizuka et al., 2009; Seghers et al., 2003; Tate et al., 2012). De plus, dans le cas où des études se sont intéressées à l'oxydation du méthane plus en profondeur, cela a souvent été réalisé avec des méthodes ne pouvant rendre réellement compte de l'oxydation du CH_4 in situ.

Jusqu'à présent, la variabilité de l'oxydation du méthane dans le profil de sol a été étudiée principalement en mesurant l'oxydation de méthane d'échantillons de plusieurs centimètres prélevés à différentes profondeurs(Adamsen & King, 1993; McDaniel et al., 2021;

Reay et al., 2005; Whalen & Reeburgh, 1990). Ce type de mesures s'éloigne assez fortement des conditions in situ car les mesures d'oxydation ne prennent pas en compte l'influence de la diffusion des gaz et de la consommation de méthane dans les horizons supérieurs sur le tronçon de sol étudié séparément. De plus, ces mesures sont généralement réalisées après un tamisage du sol prélevé ce qui va fortement modifier la structure, la porosité et la continuité des pores de l'échantillon par rapport au sol d'origine (Borken et al., 2006; Reay et al., 2005). Certaines mesures sont également accompagnées de manipulations pour homogénéiser le contenu en eau du sol, ce qui éloigne encore plus l'échantillon des conditions initiales in situ (Reay et al., 2005; Xu et al., 2008). Une autre méthode mise en place par Steinkamp et al. (2001) consiste à faire des mesures d'oxydation directement sur le terrain en ôtant au fur et à mesure les différents horizons du sol et en mesurant l'oxydation du CH_4 de la couche alors en contact avec l'atmosphère. Bien que réalisée sur place cette méthode ne rend pas compte de la réelle oxydation d'une couche de sol quand les couches supérieures sont présentes.

Pour déterminer l'oxydation des différentes couches de sol, nous avons choisi une approche différente consistant à faire des mesures non pas sur différents tronçons du profil de sols mais sur des carottes de sol d'épaisseurs différentes. Cela permet d'avoir, par différence, des valeurs d'oxydation du méthane atmosphérique pour les différentes couches de sol jusqu'à 15 cm de profondeur, en respectant la résistance à la diffusion et la consommation qui se produit dans le sol au-dessus des couches sous-jacentes. En outre, les carottes de sols étaient mesurées entières sans tamisage sans ajuster leur humidité afin de rester au plus proche des conditions de diffusion in situ.

4.2 Les variations d'oxydation du méthane avec la profondeur ne s'expliquent pas par des différences d'abondance en méthanotrophes

Globalement sur l'ensemble des données, l'oxydation du CH_4 augmentait proportionnellement à l'abondance en méthanotrophes et il n'y avait pas d'influence du type de peuplement sur l'abondance en méthanotrophes pour les 10 premiers centimètres du sol. Néanmoins, la distribution verticale de l'oxydation ne reflétait pas toujours la distribution verticale de l'abondance des méthanotrophes. Ce décalage entre abondance en méthanotrophe et consommation de méthane pourrait s'expliquer par la variété des organismes méthanotrophes identifiés. En effet, les amorces utilisées dans notre expérimentation pour dénombrer les gènes pmoA des méthanotrophes sont connues pour être très peu sélectives et identifier des méthanotrophes indifféremment de forte ou faible affinité (Cai et al., 2020; Xu et al., 2013).

L'abondance en méthanotrophe ne variait pas avec la profondeur pour la hêtraie alors que l'oxydation du CH_4 était beaucoup plus faible en dessous de 5cm pour ce peuplement. Ces résultats s'opposent à de multiples études qui ont observé une diminution de l'abondance en méthanotrophe avec la profondeur en même temps que l'oxydation du méthane (Bender & Conrad, 1994; Esson et al., 2016; McDaniel et al., 2021). Il est possible que l'abondance constante des méthanotrophes le long du profil de sol de la hêtraie corresponde à une forte abondance en méthanotrophes à forte affinité dans les cinq premiers centimètres du sol et en méthanotrophes à faible affinité en profondeur. Ces derniers sont actifs pour des fortes concentrations en méthane obtenues par une production lors d'un engorgement du sol ou au niveau de micro-sites anoxiques par des méthanogènes (Le Mer & Roger, 2001; Roger et al., 1999). Ces conditions pourraient exister dans ces sols en hiver ou à d'autres périodes de fortes précipitations mais pas en période estivale avec un faible CES où les mesures ont été faites, ce qui expliquerait la présence de méthanotrophes non actifs en profondeur.

Pour la chênaie l'essentiel du méthane était oxydé entre 5 et 10 cm de profondeur alors que l'abondance en méthanotrophe était maximale dans les cinq premiers centimètres du sol.

Nous ne pouvons pas exclure la présence de méthanotrophes à faible affinité dans cet horizon, non actifs à cette période de l'année du fait d'un faible CES.

L'oxydation du méthane de la pessière et de la pinède était majoritairement réalisée entre 10 et 15 cm de profondeur alors que l'abondance en méthanotrophe était similaire entre cet horizon et les cinq premiers centimètres du sol. Là encore, nous ne pouvons pas exclure la présence de méthanotrophes à faible affinité dans cet horizon, non actifs à cette période de l'année du fait d'un faible CES. Les monoterpènes, importants dans les litières de conifères, pourraient expliquer la faible activité méthanotrophique entre 0 et 5 cm (Degelmann et al., 2009; Maurer et al., 2008), malgré une importante population méthanotrophe. Les monoterpènes et les autres COV sont principalement émis et libérés dans le sol en période estivale (Asensio et al., 2008; Staudt et al., 1997) ce qui implique que leur influence sur la consommation du CH_4 devrait être bien plus faible le reste de l'année ne conduisant pas à une diminution de la population méthanotrophe. La plus faible oxydation du méthane entre 5 et 10 cm de profondeur pour la pinède et la pessière semble liée à une plus faible abondance en méthanotrophe à cette profondeur, sans que l'on puisse trouver un facteur explicatif de cette moindre population.

5. Conclusion

L'oxydation du méthane la plus forte était liée à des profondeurs différentes pour chaque type de peuplement. L'oxydation était la plus forte entre 0 et 5 cm de profondeur pour la hêtraie, entre 5 et 10 cm pour la chênaie et entre 10 et 15 cm pour la pinède et la pessière. Lorsque l'oxydation est forte à une profondeur donnée, comme en surface pour la hêtraie ou la profondeur 5-10 pour la chênaie, l'oxydation diminue dans les couches de sol situées en dessous, probablement en raison d'une concentration en CH_4 qui devient limitante pour les

méthanotrophes (Figure 4.8). Au contraire, lorsque l'oxydation est faible jusqu'à 10 cm de profondeur, comme pour les deux peuplements de conifères, la consommation est forte en profondeur à une saison ou la diffusion de CH_4 et O_2 n'est pas limitée, car la PEA est élevée du fait d'un faible CES. L'abondance en méthanotrophes ne reflète pas les variations de la consommation avec la profondeur, sans doute parce que l'activité des bactéries méthanotrophes présente une dynamique saisonnière qui n'est pas visible lorsque l'on regarde l'ADN. Nos résultats suggèrent que le profil d'oxydation du méthane dans le sol pourrait être très dynamique, en lien avec la dynamique saisonnière de CES, mais aussi celle de la libération de COV lors de la décomposition des litières. Une future étude se focalisant cette fois sur l'ARN pourrait permettre de mieux relier abondance en méthanotrophes et oxydation du méthane.

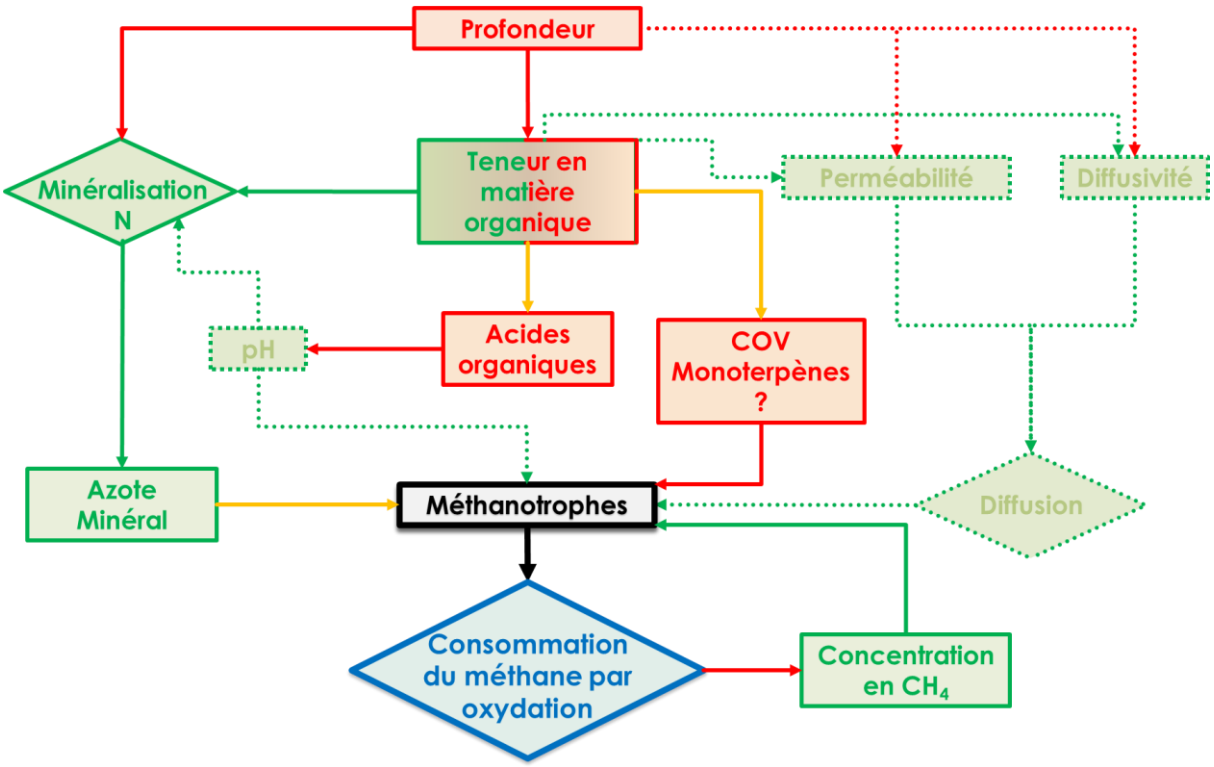


Figure 4.7 : Influence de la profondeur du sol sur l'oxydation du méthane dans les 15 premiers centimètres du sol

La couleur verte représente un effet positif, la couleur rouge un effet négatif et la couleur orange un effet positif et négatif. Les cadres carrés représentent des facteurs simples et les cadres en losanges des processus.

Conclusion générale

L'oxydation du méthane atmosphérique (CH_4) par les bactéries méthanotrophes dans les sols forestiers est un service écosystémique important mais négligé. Dans le but de mieux comprendre les facteurs qui contrôlent l'oxydation de méthane dans les sols forestiers, mes travaux de thèse ont porté sur la variabilité spatiale à l'échelle du massif forestier. Ces travaux ont été réalisés sur deux sites de la région Grand Est au cours de trois expérimentations distinctes.

La première expérimentation, menée sur une chronoséquence de chênes sessiles de la forêt de Champenoux lors de trois saisons de mesures a montré que le CES est le principal facteur expliquant les variations spatiales au printemps et les variations saisonnières de l'oxydation du CH_4 dans les cinq premiers centimètres du sol. Au printemps, lorsque le CES est élevé et la PEA est faible, la diffusion des gaz est le facteur limitant principal pour l'oxydation du CH_4. Pour un faible CES et une forte PEA en automne et en été, les conditions de diffusions du méthane sont optimales permettant une plus forte oxydation du CH_4. Cependant, lorsque le sol est trop sec comme à la fin de l'été 2019, les méthanotrophes peuvent se retrouver en situation de stress hydrique entrainant une diminution de l'oxydation du CH_4. Nous avons mis en évidence que, contrairement à ce qui avait été rapporté jusque-là, l'âge du peuplement semble avoir une influence très limitée sur l'oxydation du méthane. La plupart des études antérieures de l'effet de l'âge du peuplement sur l'oxydation du CH_4 avait été menées sur des chronoséquences établies sur des terres agricoles abandonnées, et non sur des peuplements forestiers régénérés naturellement.

La deuxième expérimentation a été réalisée en conditions de CES et PEA non limitantes pour identifier les facteurs responsables des variations de l'oxydation du méthane en lien avec le type de peuplement forestier. Cette étude a été menée dans le massif forestier du Hanau sur quatre types de peuplements que sont la hêtraie, la chênaie, la pinède et la pessière. Nos résultats ont montré que le type de peuplement affecte l'oxydation du CH_4 avec une oxydation quatre

fois plus forte pour les hêtraies que les autres types de peuplements dans les cinq premiers centimètres du sol. Une plus faible quantité de MO pour les hêtraies semble expliquer en partie cette différence d'oxydation. L'absence de différence de pH entre les types de peuplements suggère un effet de la MO lié à des composés inhibiteurs tels que les monoterpènes. La disponibilité en azote minéral, supposée limitante pour la croissance bactérienne dans les sols forestiers, ne semble pas expliquer les variations observées de consommation de méthane. Au contraire, nos résultats suggèrent que dans deux des peuplements, la pessière et la chênaie, les nitrites et/ou les nitrates pourraient avoir un effet inhibiteur bien que leurs concentrations restent assez faibles.

La troisième expérimentation, réalisée sur le même site, avait pour but d'étudier la structuration verticale de l'oxydation du méthane et de l'abondance en méthanotrophes. Contrairement à notre hypothèse, et à des études antérieures, l'essentiel de l'oxydation du méthane ne se produisait pas toujours dans les 5 premiers centimètres du sol. Nous avons montré que la profondeur à laquelle l'oxydation du méthane était la plus forte était différente pour les quatre peuplements : proche de la surface pour la hêtraie, entre 5 et 10 cm de profondeur pour la chênaie et en dessous de 10 cm pour la pinède et la pessière. Ainsi, l'oxydation du CH_4 n'est plus quatre fois plus forte pour la hêtraie que les autres peuplements lorsque l'on considère des profondeurs plus importantes. Néanmoins, le fait que la structuration verticale de l'abondance des méthanotrophes obtenue par amplification de l'ADN codant le gène de la méthane monooxygénase ne reflète pas celle de l'oxydation suggère que cette dernière varie au cours de l'année en fonction des saisons, voire à des échelles de temps plus courtes.

Pour de futurs travaux, il serait intéressant d'identifier et de mesurer les composés organiques présents dans le sol pour pouvoir les relier à une influence visible sur l'oxydation du méthane. Des expérimentations en conditions contrôlées de mesure d'oxydation de méthane

sur des sols soumis à des solutions riches en composés organiques définis pourrait confirmer leur influence. Il parait également important pour de futures expérimentations de prendre en compte une identification des communautés méthanotrophes en plus de l'abondance en organismes méthanotrophes. Cela permettrait de caractériser plus précisément l'influence de divers facteurs comme le type de peuplement sur ces communautés et d'arriver à identifier comment chacune réagit à un même facteur. Enfin notre dernière expérimentation montre l'importance de s'intéresser à l'influence de la profondeur sur la consommation de méthane des sols forestiers en lien avec la saisonnalité. On pourrait réaliser dans une future étude des mesures d'oxydation du CH_4 en surface à différentes saisons et établir un profil vertical de concentration de méthane dans le sol couplé à un modèle flux/gradient. En considérant le sol comme étant homogène horizontalement, les profils verticaux de flux et de consommation de méthane par les sols seraient déduits des différences de concentration, en une dimension. Le modèle flux/gradient permettrait d'obtenir des valeurs de flux et de consommation du CH_4 et d'observer si le méthane consommé vient de l'atmosphère (flux de surface) ou s'il provient de couches du sol inférieures où une activité méthanogène aurait lieu (flux de profondeur). De plus, cela permettrait également d'obtenir la répartition de la consommation de méthane dans les sols selon la profondeur des couches de sol. Cette approche permettrait aussi de caractériser la dynamique saisonnière de la distribution verticale de l'oxydation de CH_4. On pourrait également penser à extrapoler les mesures d'oxydation de méthane réalisées lors de cette thèse à une échelle plus importante telle que l'échelle régionale. En faisant des mesures sur certains sites choisis spécifiquement, on pourrait obtenir des valeurs d'oxydation potentielle de méthane représentatifs des principaux types de parcelles forestières caractéristiques d'une région (type de sol et de peuplement forestier). Ces résultats pourraient être complétés par une extrapolation des variations saisonnières de l'oxydation du méthane obtenues par l'utilisation du modèle Biljou. Ce modèle s'appuyant sur différents paramètres de la parcelles (évapotranspiration,

indice de surface foliaire, date de débourrement,…) permet de prédire les variations saisonnière du bilan hydrique du sol d'une parcelle forestière.

Pour étudier les variations spatiales du puits de méthane forestier à l'échelle du massif forestier, le type de peuplement semble être un critère plus important que l'âge des peuplements. Nos résultats soulignent également l'importance de prendre en compte l'usage antérieur des sols et les modes de gestion pour évaluer la consommation de CH_4 par les sols forestiers. Les sols forestiers de la région Grand Est ont la double particularité de présenter un caractère hydromorphe plus ou moins marqué et d'avoir une texture limoneuse en surface les rendant particulièrement sensibles au tassement résultant d'une mécanisation accrue des activités sylvicoles. Leur force de puits peut donc diminuer dans l'avenir si la diffusion du méthane atmosphérique vers les horizons de surface est réduite ou si une modification de la circulation de l'eau augmente la durée des épisodes anoxiques conduisant à une production de méthane dans les horizons profonds. Dans ce contexte de changement climatique global et d'événements climatiques extrêmes associés, nos résultats soulignent aussi que les effets des sécheresses estivales longues et sévères et des événements d'engorgement sur l'oxydation du méthane des sols forestiers peuvent être très négatifs et menacer ce service écosystémique.

Bibliographie

Adams, F., & Martin, J. B. (1984). Liming effects on nitrogen use and efficiency. In *Nitrogen in Crop Production* (p. 417-426). John Wiley & Sons, Ltd. https://doi.org/10.2134/1990.nitrogenincropproduction.c27

Adamsen, A. P. S., & King, G. M. (1993). Methane consumption in temperate and subarctic forest soils : Rates, vertical zonation, and responses to water and nitrogen. *Applied and Environmental Microbiology*, *59*(2), 485-490.

Adeleke, R., Cloete, T. E., & Khasa, D. P. (2012). Culturable microorganisms associated with Sishen iron ore and their potential roles in biobeneficiation. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, *28*(3), 1057-1070. https://doi.org/10.1007/s11274-011-0904-2

Adeleke, R., Nwangburuka, C., & Oboirien, B. (2017). Origins, roles and fate of organic acids in soils : A review. *South African Journal of Botany*, *108*, 393-406. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2016.09.002

Akaike, H. (1998). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In E. Parzen, K. Tanabe, & G. Kitagawa (Éds.), *Selected Papers of Hirotugu Akaike* (p. 199-213). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1694-0_15

Alam, M. S., & Jia, Z. (2012). Inhibition of methane oxidation by nitrogenous fertilizers in a paddy soil. *Frontiers in Microbiology*, *3*, 246. https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00246

Alsheimer, M., Köstner, B., Falge, E., & Tenhunen, J. D. (1998). Temporal and spatial variation in transpiration of Norway spruce stands within a forested catchment of the Fichtelgebirge, Germany. *Annales Des Sciences Forestières*, *55*(1-2), 103-123. https://doi.org/10.1051/forest:19980107

Amaral, J. A., & Knowles, R. (1997). Inhibition of methane consumption in forest soils and pure cultures of methanotrophs by aqueous forest soil extracts. *Soil Biology and Biochemistry*, *29*(11), 1713-1720. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00070-9

Andreani-aksoyoglu, S., & Keller, J. (1995). Estimates of monoterpene and isoprene emissions from the forests in Switzerland. *Journal of Atmospheric Chemistry*, *20*(1), 71-87. https://doi.org/10.1007/BF01099919

Arcand, M. M., & Schneider, K. D. (2006). Plant- and microbial-based mechanisms to improve the agronomic effectiveness of phosphate rock : A review. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, *78*, 791-807. https://doi.org/10.1590/S0001-37652006000400013

Aronson, E. L., & Helliker, B. R. (2010). Methane flux in non-wetland soils in response to nitrogen addition : A meta-analysis. *Ecology*, *91*(11), 3242-3251. https://doi.org/10.1890/09-2185.1

Asensio, D., Peñuelas, J., Prieto, P., Estiarte, M., Filella, I., & Llusià, J. (2008). Interannual and seasonal changes in the soil exchange rates of monoterpenes and other VOCs in a Mediterranean shrubland. *European Journal of Soil Science*, *59*(5), 878-891. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2008.01057.x

Augusto, L., De Schrijver, A., Vesterdal, L., Smolander, A., Prescott, C., & Ranger, J. (2015). Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, *90*(2), 444-466. https://doi.org/10.1111/brv.12119

Augusto, L., Dupouey, J.-L., & Ranger, J. (2003). Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Annals of Forest Science*, *60*(8), 823-831. https://doi.org/10.1051/forest:2003077

Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., & Rothe, A. (2002). Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, *59*(3), 233-253. https://doi.org/10.1051/forest:2002020

Ball, B. C., Dobbie, K. E., Parker, J. P., & Smith, K. A. (1997). The influence of gas transport and porosity on methane oxidation in soils. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *102*(D19), 23301-23308. https://doi.org/10.1029/97JD00870

Bárcena, T. G., D'Imperio, L., Gundersen, P., Vesterdal, L., Priemé, A., & Christiansen, J. R. (2014). Conversion of cropland to forest increases soil CH_4 oxidation and abundance of CH_4 oxidizing bacteria with stand age. *Applied Soil Ecology*, *79*, 49-58. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.03.004

Bárcena, T. G., Yde, J. C., & Finster, K. W. (2010). Methane flux and high-affinity methanotrophic diversity along the chronosequence of a receding glacier in Greenland. *Annals of Glaciology*, *51*(56), 23-31. https://doi.org/10.3189/172756411795932001

Bārdule, A., Butlers, A., Lazdiņš, A., Līcīte, I., Zvirbulis, U., Putniņš, R., Jansons, A., Adamovičs, A., & Razma, Ģ. (2021). Evaluation of soil organic layers thickness and soil organic carbon stock in hemiboreal forests in Latvia. *Forests*, *12*(7), 840. https://doi.org/10.3390/f12070840

Barker, C. A., Amiro, B. D., Kwon, H., Ewers, B. E., & Angstmann, J. L. (2009). Evapotranspiration in intermediate-aged and mature fens and upland black spruce boreal forests. *Ecohydrology*, *2*(4), 462-471. https://doi.org/10.1002/eco.74

Bender, M., & Conrad, R. (1994). Methane oxidation activity in various soils and freshwater sediments : Occurrence, characteristics, vertical profiles, and distribution on grain size fractions. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *99*(D8), 16531-16540. https://doi.org/10.1029/94JD00266

Bender, M., & Conrad, R. (1995). Effect of CH_4 concentrations and soil conditions on the induction of CH_4 oxidation activity. *Soil Biology and Biochemistry*, *27*(12), 1517-1527. https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00104-M

Benstead, J., & King, G. M. (2001). The effect of soil acidification on atmospheric methane uptake by a Maine forest soil1. *FEMS Microbiology Ecology*, *34*(3), 207-212. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2001.tb00771.x

Berg, B., & Meentemeyer, V. (2002). Litter quality in a north European transect versus carbon storage potential. *Plant and Soil*, *242*(1), 83-92. https://doi.org/10.1023/A:1019637807021

Bergkvist, B., & Folkeson, L. (1995). The influence of tree species on acid deposition, proton budgets and element fluxes in south Swedish forest cosystems. *Ecological Bulletins*, *44*, 90-99.

Binkley, D., & Valentine, D. (1991). Fifty-year biogeochemical effects of green ash, white pine, and Norway spruce in a replicated experiment. *Forest Ecology and Management*, *40*(1), 13-25. https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90088-D

Bischetti, G. B., Chiaradia, E. A., Simonato, T., Speziali, B., Vitali, B., Vullo, P., & Zocco, A. (2007). Root strength and root area ratio of forest species in Lombardy (Northern Italy). In A. STOKES, I. SPANOS, J. E. NORRIS, & E. CAMMERAAT (Éds.), *Eco-and Ground Bio-Engineering : The Use of Vegetation to*

Improve Slope Stability (p. 31-41). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5593-5_4

Bodelier, P. L. E., & Frenzel, P. (1999). Contribution of Methanotrophic and Nitrifying Bacteria to CH_4 and NH_4^+ Oxidation in the Rhizosphere of Rice Plants as Determined by New Methods of Discrimination. *Applied and Environmental Microbiology*, *65*(5), 1826-1833. https://doi.org/10.1128/AEM.65.5.1826-1833.1999

Bodelier, P. L. E., & Laanbroek, H. J. (2004). Nitrogen as a regulatory factor of methane oxidation in soils and sediments. *FEMS Microbiology Ecology*, *47*(3), 265-277. https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00304-0

Bodner, G., Leitner, D., & Kaul, H.-P. (2014). Coarse and fine root plants affect pore size distributions differently. *Plant and Soil*, *380*(1-2), 133-151. https://doi.org/10.1007/s11104-014-2079-8

Boivin, P., Schäffer, B., & Sturny, W. (2009). Quantifying the relationship between soil organic carbon and soil physical properties using shrinkage modelling. *European Journal of Soil Science*, *60*(2), 265-275. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2008.01107.x

Bonilla, D., & Rodà, F. (1992). Soil nitrogen dynamics in a holm oak forest. *Vegetatio*, *99/100*, 247-257.

Borken, W., & Brumme, R. (2009). Methane uptake by temperate forest soils. In R. Brumme & P. K. Khanna (Éds.), *Functioning and Management of European Beech Ecosystems* (Vol. 208, p. 369-385). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/b82392_20

Borken, W., Davidson, E. A., Savage, K., Sundquist, E. T., & Steudler, P. (2006). Effect of summer throughfall exclusion, summer drought, and winter snow cover on methane fluxes in a temperate forest soil. *Soil Biology and Biochemistry*, *38*(6), 1388-1395. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.10.011

Borken, Xu, Y.-J., & Beese, F. (2003). Conversion of hardwood forests to spruce and pine plantations strongly reduced soil methane sink in Germany. *Global Change Biology*, *9*(6), 956-966. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00631.x

Bowden, R. D., Deem, L., Plante, A. F., Peltre, C., Nadelhoffer, K., & Lajtha, K. (2014). Litter input controls on soil carbon in a temperate deciduous forest. *Soil Science Society of America Journal*, *78*(S1), S66-S75. https://doi.org/10.2136/sssaj2013.09.0413nafsc

Bowman, J. (2006). The Methanotrophs—The Families *Methylococcaceae* and *Methylocystaceae*. In M. Dworkin, S. Falkow, E. Rosenberg, K.-H. Schleifer, & E. Stackebrandt (Éds.), *The Prokaryotes : Volume 5 : Proteobacteria : Alpha and Beta Subclasses* (p. 266-289). Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-30745-1_15

Bradford, M. A., Ineson, P., Wookey, P. A., & Lappin-Scott, H. M. (2001). Role of CH_4 oxidation, production and transport in forest soil CH_4 flux. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(12), 1625-1631. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00078-5

Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., & Granier, A. (1993). Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : Seasonal evolution and effects of a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research*, *23*(6), 1136-1143. https://doi.org/10.1139/x93-144

Bringmark, E. (1989). Spatial variation in soil pH of beech forests in relation to buffering properties and soil depths. *Oikos*, *54*(2), 165-177. https://doi.org/10.2307/3565262

Brumme, R., & Borken, W. (1999). Site variation in methane oxidation as affected by atmospheric deposition and type of temperate forest ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles*, *13*(2), 493-501. https://doi.org/10.1029/1998GB900017

Bull, I. D., Parekh, N. R., Hall, G. H., Ineson, P., & Evershed, R. P. (2000). Detection and classification of atmospheric methane oxidizing bacteria in soil. *Nature*, *405*(6783), 175-178. https://doi.org/10.1038/35012061

Cai, Y., Zhou, X., Shi, L., & Jia, Z. (2020). Atmospheric methane oxidizers are dominated by upland soil cluster alpha in 20 forest soils of china. *Microbial Ecology*, *80*(4), 859-871. https://doi.org/10.1007/s00248-020-01570-1

Carlsen, H. N., Joergensen, L., & Degn, H. (1991). Inhibition by ammonia of methane utilization in *Methylococcus capsulatus* (Bath). *Applied Microbiology and Biotechnology*, *35*(1), 124-127. https://doi.org/10.1007/BF00180649

Christensen, J. H., & Christensen, O. B. (2003). Severe summertime flooding in Europe. *Nature*, *421*(6925), 805-806. https://doi.org/10.1038/421805a

Christiansen, J. R., & Gundersen, P. (2011). Stand age and tree species affect N_2O and CH_4 exchange from afforested soils. *Biogeosciences*, *8*(9), 2535-2546. https://doi.org/10.5194/bg-8-2535-2011

Christiansen, J. R., Gundersen, P., Frederiksen, P., & Vesterdal, L. (2012). Influence of hydromorphic soil conditions on greenhouse gas emissions and soil carbon stocks in a Danish temperate forest. *Forest Ecology and Management*, *284*, 185-195. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.07.048

Compton, J. E., Boone, R. D., Motzkin, G., & Foster, D. R. (1998). Soil carbon and nitrogen in a pine-oak sand plain in central Massachusetts : Role of vegetation and land-use history. *Oecologia*, *116*(4), 536-542. https://doi.org/10.1007/s004420050619

Costello, A. M., & Lidstrom, M. E. (1999). Molecular characterization of functional and phylogenetic genes from natural populations of methanotrophs in lake sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, *65*(11), 5066-5074.

Côté, L., Brown, S., Paré, D., Fyles, J., & Bauhus, J. (2000). Dynamics of carbon and nitrogen mineralization in relation to stand type, stand age and soil texture in the boreal mixedwood. *Soil Biology and Biochemistry*, *32*(8-9), 1079-1090. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00017-1

Cremer, M., Kern, N. V., & Prietzel, J. (2016). Soil organic carbon and nitrogen stocks under pure and mixed stands of European beech, Douglas fir and Norway spruce. *Forest Ecology and Management*, *367*, 30-40. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.02.020

Crill, P. M. (1991). Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil. *Global Biogeochemical Cycles*, *5*(4), 319-334. https://doi.org/10.1029/91GB02466

Curtin, D., Campbell, C. A., & Jalil, A. (1998). Effects of acidity on mineralization : PH-dependence of organic matter mineralization in weakly acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *30*(1), 57-64. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00094-1

Dai, A. (2011). Drought under global warming : A review. *WIREs Climate Change*, *2*(1), 45-65. https://doi.org/10.1002/wcc.81

Dancer, W. S., Peterson, L. A., & Chesters, G. (1973). Ammonification and nitrification of N as influenced by soil pH and previous N treatments. *Soil Science Society of America Journal*, *37*(1), 67-69. https://doi.org/10.2136/sssaj1973.03615995003700010024x

Dankers, R., & Feyen, L. (2009). Flood hazard in Europe in an ensemble of regional climate scenarios. *Journal of Geophysical Research*, *114*(D16), D16108. https://doi.org/10.1029/2008JD011523

Degelmann, D. M., Borken, W., & Kolb, S. (2009). Methane oxidation kinetics differ in European beech and Norway spruce soils. *European Journal of Soil Science*, *60*(4), 499-506. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2009.01138.x

DeLuca, T., Nilsson, M.-C., & Zackrisson, O. (2002). Nitrogen mineralization and phenol accumulation along a fire chronosequence in northern Sweden. *Oecologia*, *133*(2), 206-214. https://doi.org/10.1007/s00442-002-1025-2

Delzon, S., & Loustau, D. (2005). Age-related decline in stand water use : Sap flow and transpiration in a pine forest chronosequence. *Agricultural and Forest Meteorology*, *129*(3-4), 105-119. https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2005.01.002

Deng, Y., Che, R., Wang, F., Conrad, R., Dumont, M., Yun, J., Wu, Y., Hu, A., Fang, J., Xu, Z., Cui, X., & Wang, Y. (2019). Upland Soil Cluster Gamma dominates methanotrophic communities in upland grassland soils. *Science of The Total Environment*, *670*, 826-836. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.03.299

Dörr, H., Katruff, L., & Levin, I. (1993). Soil texture parameterization of the methane uptake in aerated soils. *Chemosphere*, *26*(1-4), 697-713. https://doi.org/10.1016/0045-6535(93)90454-D

Dunfield, P. F., Liesack, W., Henckel, T., Knowles, R., & Conrad, R. (1999). High-affinity methane oxidation by a soil enrichment culture containing a type II methanotroph. *Applied and Environmental Microbiology*, *65*(3), 1009-1014.

Dunfield, P., & Knowles, R. (1995). Kinetics of Inhibition of Methane Oxidation by Nitrate, Nitrite, and Ammonium in a Humisol. *Applied and Environmental Microbiology*, *61*, 7.

Dunfield, P., Knowles, R., Dumont, R., & Moore, T. (1993). Methane production and consumption in temperate and subarctic peat soils : Response to temperature and pH. *Soil Biology and Biochemistry*, *25*(3), 321-326. https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90130-4

Dutaur, L., & Verchot, L. V. (2007). A global inventory of the soil CH_4 sink : A global inventory of the soil CH_4 sink. *Global Biogeochemical Cycles*, *21*(4), GB4013. https://doi.org/10.1029/2006GB002734

El Zein, R., Maillard, P., Bréda, N., Marchand, J., & Gérant, D. (2011). Are seasonal fluctuations of carbon and nitrogen non-structural compounds coupled within the stem sapwood of 50-year-old sessile oak and beech trees? *Tree Physiology*. https://doi.org/10.1093/treephys/tpr074

Ellis, R. C. (1974). The seasonal pattern of nitrogen and carbon mineralization in forest and pasture soils in southern Ontario. *Canadian Journal of Soil Science*, *54*(1), 15-28. https://doi.org/10.4141/cjss74-003

Epron, D., Plain, C., Lerch, T., & Ranger, J. (2016). Les sols forestiers, puits de méthane : Un service écosystémique méconnu. *Biologie et écologie*.

Epron, D., Plain, C., Ndiaye, F.-K., Bonnaud, P., Pasquier, C., & Ranger, J. (2016). Effects of compaction by heavy machine traffic on soil fluxes of methane and carbon dioxide in a temperate broadleaved forest. *Forest Ecology and Management*, *382*, 1-9. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.037

Esson, K. C., Lin, X., Kumaresan, D., Chanton, J. P., Murrell, J. C., & Kostka, J. E. (2016). Alpha- and gammaproteobacterial methanotrophs codominate the active methane-oxidizing communities in an acidic boreal peat bog. *Applied and Environmental Microbiology*, *82*(8), 2363-2371. https://doi.org/10.1128/AEM.03640-15

Farley, K. A., Jobbagy, E. G., & Jackson, R. B. (2005). Effects of afforestation on water yield : A global synthesis with implications for policy. *Global Change Biology*, *11*(10), 1565-1576. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.01011.x

Federer, C. A. (1983). Nitrogen mineralization and nitrification : Depth variation in four New England forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, *47*(5), 1008-1014. https://doi.org/10.2136/sssaj1983.03615995004700050034x

Fest, B., Hinko-Najera, N., Wardlaw, T., Griffith, D. W. T., Livesley, S. J., & Arndt, S. K. (2017). Soil methane oxidation in both dry and wet temperate eucalypt forests shows a near-identical relationship with soil air-filled porosity. *Biogeosciences*, *14*(2), 467-479. https://doi.org/10.5194/bg-14-467-2017

Fest, B., Wardlaw, T., Livesley, S. J., Duff, T. J., & Arndt, S. K. (2015). Changes in soil moisture drive soil methane uptake along a fire regeneration chronosequence in a eucalypt forest landscape. *Global Change Biology*, *21*(11), 4250-4264. https://doi.org/10.1111/gcb.13003

Finzi, A. C., Canham, C. D., & Breemen, N. V. (1998). Canopy tree-soil interactions within temperate forests : Species effects on pH and cations canopy tree-soil. *Ecological Applications*, *8*(2), 447-454. https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0447:CTSIWT]2.0.CO;2

Franks, P. J. (2004). Stomatal control and hydraulic conductance, with special reference to tall trees. *Tree Physiology*, *24*(8), 865-878. https://doi.org/10.1093/treephys/24.8.865

Frey, B., Niklaus, P. A., Kremer, J., Lüscher, P., & Zimmermann, S. (2011). Heavy-machinery traffic impacts methane emissions as well as methanogen abundance and community structure in oxic forest soils. *Applied and Environmental Microbiology*, *77*(17), 6060-6068. https://doi.org/10.1128/AEM.05206-11

Gatica, G., Fernández, M. E., Juliarena, M. P., & Gyenge, J. (2020). Environmental and anthropogenic drivers of soil methane fluxes in forests : Global patterns and among-biomes differences. *Global Change Biology*, *26*(11), 6604-6615. https://doi.org/10.1111/gcb.15331

Genet, H., Breda, N., & Dufrene, E. (2010). Age-related variation in carbon allocation at tree and stand scales in beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) using a chronosequence approach. *Tree Physiology*, *30*(2), 177-192. https://doi.org/10.1093/treephys/tpp105

Gessler, A., Schneider, S., Von Sengbusch, D., Weber, P., Hanemann, U., Huber, C., Rothe, A., Kreutzer, K., & Rennenberg, H. (1998). Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. *New Phytologist*, *138*(2), 275-285. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00107.x

Goldman, M. B., Groffman, P. M., Pouyat, R. V., McDonnell, M. J., & Pickett, S. T. A. (1995). CH_4 uptake and N availability in forest soils along an urban to rural gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, *27*(3), 281-286. https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00185-4

Gower, S. T., & Son, Y. (1992). Differences in soil and leaf litterfall nitrogen dynamics for five forest plantations. *Soil Science Society of America Journal*, *56*(6), 1959-1966. https://doi.org/10.2136/sssaj1992.03615995005600060051x

Grillakis, M. G. (2019). Increase in severe and extreme soil moisture droughts for Europe under climate change. *Science of The Total Environment*, *660*, 1245-1255. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.001

Guckland, A., Flessa, H., & Prenzel, J. (2009). Controls of temporal and spatial variability of methane uptake in soils of a temperate deciduous forest with different abundance of European beech (*Fagus* sylvatica L.). *Soil Biology and Biochemistry*, *41*(8), 1659-1667. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.05.006

Gundersen, P., Christiansen, J. R., Alberti, G., Brüggemann, N., Castaldi, S., Gasche, R., Kitzler, B., Klemedtsson, L., Lobo-do-Vale, R., Moldan, F., Rütting, T., Schleppi, P., Weslien, P., & Zechmeister-Boltenstern, S. (2012). The response of methane and nitrous oxide fluxes to forest change in Europe. *Biogeosciences*, *9*(10), 3999-4012. https://doi.org/10.5194/bg-9-3999-2012

Hadas, A., Feigin, A., Feigenbaum, S., & Portnoy, R. (1989). Nitrogen mineralization in the field at various soil depths. *Journal of Soil Science*, *40*(1), 131-137. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1989.tb01261.x

Hansen, K., Rosenqvist, L., Vesterdal, L., & Gundersen, P. (2007). Nitrate leaching from three afforestation chronosequences on former arable land in Denmark. *Global Change Biology*, *13*(6), 1250-1264. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01355.x

Hanson, R. S., & Hanson, T. E. (1996). Methanotrophic bacteria. *Microbiological Reviews*, *60*(2), 439-471. https://doi.org/10.1128/mr.60.2.439-471.1996

Hiltbrunner, D., Zimmermann, S., Karbin, S., Hagedorn, F., & Niklaus, P. A. (2012). Increasing soil methane sink along a 120-year afforestation chronosequence is driven by soil moisture. *Global Change Biology*, *18*(12), 3664-3671. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02798.x

Hobbie, S. E., Reich, P. B., Oleksyn, J., Ogdahl, M., Zytkowiak, R., Hale, C., & Karolewski, P. (2006). Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, *87*(9), 2288-2297. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[2288:TSEODA]2.0.CO;2

Holmes, A. J., Costello, A., Lidstrom, M. E., & Murrell, J. C. (1995). Evidence that participate methane monooxygenase and ammonia monooxygenase may be evolutionarily related. *FEMS Microbiology Letters*, *132*(3), 203-208. https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1995.tb07834.x

Holmes, A. J., Roslev, P., McDonald, I. R., Iversen, N., Henriksen, K., & Murrell, J. C. (1999). Characterization of methanotrophic bacterial populations in soils showing atmospheric methane uptake. *Applied and Environmental Microbiology*, *65*(8), 3312-3318.

Hungate, B., Hart, S., Selmants, P., Boyle, S., & Gehring, C. (2007). Soil responses to management, increased precipitation, and added nitrogen in ponderosa pine forests. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, *17*, 1352-1365.

Hütsch, B. W. (1998a). Tillage and land use effects on methane oxidation rates and their vertical profiles in soil. *Biology and Fertility of Soils*, *27*(3), 284-292. https://doi.org/10.1007/s003740050435

Hütsch, B. W. (1998b). Methane oxidation in arable soil as inhibited by ammonium, nitrite, and organic manure with respect to soil pH. *Biology and Fertility of Soils*, *28*(1), 27-35. https://doi.org/10.1007/s003740050459

Ilstedt, U., Bargués Tobella, A., Bazié, H. R., Bayala, J., Verbeeten, E., Nyberg, G., Sanou, J., Benegas, L., Murdiyarso, D., Laudon, H., Sheil, D., & Malmer, A. (2016). Intermediate tree cover can maximize groundwater recharge in the seasonally dry tropics. *Scientific Reports*, *6*(1), 21930. https://doi.org/10.1038/srep21930

Inclán, R., Uribe, C., Sánchez, L., Sánchez, D. M., Clavero, Á., Fernández, A. M., Morante, R., Blanco, A., & Jandl, R. (2012). N_2O and CH_4 fluxes in undisturbed and burned holm oak, scots pine and pyrenean oak forests in central Spain. *Biogeochemistry*, *107*(1-3), 19-41. https://doi.org/10.1007/s10533-010-9520-8

IPCC. (2021). *Climate Change 2021 : The Physical Science Basis.* (Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.). Cambridge University.

Ishizuka, S., Sakata, T., Sawata, S., Ikeda, S., Sakai, H., Takenaka, C., Tamai, N., Onodera, S., Shimizu, T., Kan-na, K., Tanaka, N., & Takahashi, M. (2009). Methane uptake rates in Japanese forest soils depend on the oxidation ability of topsoil, with a new estimate for global methane uptake in temperate forest. *Biogeochemistry*, *92*(3), 281-295. https://doi.org/10.1007/s10533-009-9293-0

Jacob, M., Viedenz, K., Polle, A., & Thomas, F. M. (2010). Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*). *Oecologia*, *164*(4), 1083-1094. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1699-9

Jang, I., Lee, S., Zoh, K.-D., & Kang, H. (2011). Methane concentrations and methanotrophic community structure influence the response of soil methane oxidation to nitrogen content in a temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *43*(3), 620-627. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.032

Janson, R. W. (1993). Monoterpene emissions from Scots pine and Norwegian spruce. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *98*(D2), 2839-2850. https://doi.org/10.1029/92JD02394

Jin, Z., Li, X., Wang, Y., Wang, Y., Wang, K., & Cui, B. (2016). Comparing watershed black locust afforestation and natural revegetation impacts on soil nitrogen on the Loess Plateau of China. *Scientific Reports*, *6*. https://doi.org/10.1038/srep25048

Jussy, J.-H. (1998). *Minéralisation de l'azote, nitrification et prélèvement radiculaire dans différents écosystèmes forestiers sur sol acide : Effet de l'essence, du stade de développement du peuplement et de l'usage ancien des sols* [These de doctorat, Nancy 1]. http://www.theses.fr/1998NAN10293

Kesselmeier, J., & Staudt, M. (1999). Biogenic volatile organic compounds (VOC) : An overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*, *33*(1), 23-88. https://doi.org/10.1023/A:1006127516791

King, G. M., & Schnell, S. (1994). Ammonium and nitrite inhibition of methane oxidation by *Methylobacter albus* BG8 and *Methylosinus trichosporium* OB3b at low methane concentrations.

Applied and Environmental Microbiology, *60*(10), 3508-3513. https://doi.org/10.1128/aem.60.10.3508-3513.1994

King, G. M., & Schnell, S. (1998). Effects of ammonium and non-ammonium salt additions on methane oxidation by *Methylosinus trichosporium* OB3b and Maine forest soils. *Applied and Environmental Microbiology*, *64*(1), 253-257.

Kirschke, S., Bousquet, P., Ciais, P., Saunois, M., Canadell, J. G., Dlugokencky, E. J., Bergamaschi, P., Bergmann, D., Blake, D. R., Bruhwiler, L., Cameron-Smith, P., Castaldi, S., Chevallier, F., Feng, L., Fraser, A., Heimann, M., Hodson, E. L., Houweling, S., Josse, B., … Zeng, G. (2013). Three decades of global methane sources and sinks. *Nature Geoscience*, *6*(10), 813-823. https://doi.org/10.1038/ngeo1955

Kline, R. B. (2015). *Principles and Practice of Structural Equation Modeling, Fourth Edition*. Guilford Publications.

Kline, R. B. (2016). *Principles and practice of structural equation modeling* (Fourth edition). The Guilford Press.

Klingebiel, A. A., & O'Neal, A. M. (1952). Structure and its influence on tilth of soils. *Soil Science Society of America Journal*, *16*(1), 77-80. https://doi.org/10.2136/sssaj1952.03615995001600010023x

Knief, C. (2015). Diversity and habitat preferences of cultivated and uncultivated aerobic methanotrophic bacteria evaluated based on pmoA as molecular marker. *Frontiers in Microbiology*, *6*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01346

Knief, C., Lipski, A., & Dunfield, P. F. (2003). Diversity and activity of methanotrophic bacteria in different upland soils. *Applied and Environmental Microbiology*, *69*(11), 6703-6714. https://doi.org/10.1128/AEM.69.11.6703-6714.2003

Knoepp, J. D., & Swank, W. T. (2002). Using soil temperature and moisture to predict forest soil nitrogen mineralization. *Biology and Fertility of Soils,* 177-182.

Kolb, S. (2009). The quest for atmospheric methane oxidizers in forest soils : Atmospheric methane-oxidizing methanotrophs in forest soils. *Environmental Microbiology Reports*, *1*(5), 336-346. https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00047.x

Kolb, S., Knief, C., Dunfield, P. F., & Conrad, R. (2005). Abundance and activity of uncultured methanotrophic bacteria involved in the consumption of atmospheric methane in two forest soils. *Environmental Microbiology*, *7*(8), 1150-1161. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00791.x

Koschorreck, M., & Conrad, R. (1993). Oxidation of atmospheric methane in soil : Measurements in the field, in soil cores and in soil samples. *Global Biogeochemical Cycles*, *7*, 109-122. https://doi.org/10.1029/92GB02814

Kruse, C. W., Moldrup, P., & Iversen, N. (1996). Modeling diffusion and reaction in soils : II. Atmospheric methane diffusion and consumption in a forest soil. *Soil Science*, *161*(6), 355-365.

Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest package : Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, *82*, 1-26. https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13

Le Mer, J., & Roger, P. (2001). Production, oxidation, emission and consumption of methane by soils : A review. *European Journal of Soil Biology*, *37*(1), 25-50. https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01067-6

Lejon, D. P. H., Chaussod, R., Ranger, J., & Ranjard, L. (2005). Microbial community structure and density under different tree species in an acid forest soil (Morvan, France). *Microbial Ecology*, *50*(4), 614-625. https://doi.org/10.1007/s00248-005-5130-8

Lelong, F., Dupraz, C., Durand, P., & Didon-Lescot, J. F. (1990). Effects of vegetation type on the biogeochemistry of small catchments (Mont Lozere, France). *Journal of Hydrology*, *116*(1), 125-145. https://doi.org/10.1016/0022-1694(90)90119-I

Levine, U. Y., Teal, T. K., Robertson, G. P., & Schmidt, T. M. (2011). Agriculture's impact on microbial diversity and associated fluxes of carbon dioxide and methane. *The ISME Journal*, *5*(10), 1683-1691. https://doi.org/10.1038/ismej.2011.40

Li, C., Tu, B., Kou, Y., Wang, Y., Li, X., Wang, J., & Li, J. (2021). The assembly of methanotrophic communities regulated by soil pH in a mountain ecosystem. *CATENA*, *196*, 104883. https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104883

Li, Q., Peng, C., Zhang, J., Li, Y., & Song, X. (2021). Nitrogen addition decreases methane uptake caused by methanotroph and methanogen imbalances in a Moso bamboo forest. *Scientific Reports*, *11*(1), 5578. https://doi.org/10.1038/s41598-021-84422-3

Li, X., Rennenberg, H., & Simon, J. (2016). Seasonal variation in N uptake strategies in the understorey of a beech-dominated N-limited forest ecosystem depends on N source and species. *Tree Physiology*, *36*(5), 589-600. https://doi.org/10.1093/treephys/tpv132

Liu, L., Estiarte, M., & Peñuelas, J. (2019). Soil moisture as the key factor of atmospheric CH_4 uptake in forest soils under environmental change. *Geoderma*, *355*, 113920. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.113920

Liu, P., Huang, J., Han, X., Sun, O. J., & Zhou, Z. (2006). Differential responses of litter decomposition to increased soil nutrients and water between two contrasting grassland plant species of Inner Mongolia, China. *Applied Soil Ecology*, *34*(2-3), 266-275. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.12.009

Lopez, B., Sabate, S., & Gracia, C. A. (2001). Vertical distribution of fine root density, length density, area index and mean diameter in a *Quercus ilex* forest. *Tree Physiology*, *21*(8), 555-560. https://doi.org/10.1093/treephys/21.8.555

Lorenz, M., & Thiele-Bruhn, S. (2019). Tree species affect soil organic matter stocks and stoichiometry in interaction with soil microbiota. *Geoderma*, *353*, 35-46. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.06.021

Maharajh, D. M., & Walkley, J. (1973). The temperature dependence of the diffusion coefficients of Ar, CO_2, CH_4, CH_3Cl, CH_3Br, and $CHCl_2F$ in water. *Canadian Journal of Chemistry*, *51*(6), 944-952. https://doi.org/10.1139/v73-140

Maier, M., Schack-Kirchner, H., Aubinet, M., Goffin, S., Longdoz, B., & Parent, F. (2012). Turbulence effect on gas transport in three contrasting forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, *76*(5), 1518-1528. https://doi.org/10.2136/sssaj2011.0376

Malghani, S., Reim, A., von Fischer, J., Conrad, R., Kuebler, K., & Trumbore, S. E. (2016). Soil methanotroph abundance and community composition are not influenced by substrate availability in

laboratory incubations. *Soil Biology and Biochemistry*, *101*, 184-194. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.07.009

Martinson, G. O., Müller, A. K., Matson, A. L., Corre, M. D., & Veldkamp, E. (2021). Nitrogen and phosphorus control soil methane uptake in tropical montane forests. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *126*(8), e2020JG005970. https://doi.org/10.1029/2020JG005970

Maurer, D., Kolb, S., Haumaier, L., & Borken, W. (2008). Inhibition of atmospheric methane oxidation by monoterpenes in Norway spruce and European beech soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *40*(12), 3014-3020. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.08.023

Maxfield, P. J., Hornibrook, E. R. C., & Evershed, R. P. (2006). Estimating high-affinity methanotrophic bacterial biomass, growth, and turnover in soil by phospholipid fatty ccid ^{13} C Labeling. *Applied and Environmental Microbiology*, *72*(6), 3901-3907. https://doi.org/10.1128/AEM.02779-05

McDaniel, M. D., Hernández, M., Dumont, M. G., Ingram, L. J., & Adams, M. A. (2021). Disproportionate CH_4 sink strength from an endemic, sub-alpine Australian soil microbial community. *Microorganisms*, *9*(3), 606. https://doi.org/10.3390/microorganisms9030606

McDaniel, M. D., Saha, D., Dumont, M. G., Hernández, M., & Adams, M. A. (2019). The effect of land-use change on soil CH_4 and N_2O fluxes : A global meta-analysis. *Ecosystems*, *22*(6), 1424-1443. https://doi.org/10.1007/s10021-019-00347-z

Megonigal, J. P., & Guenther, A. B. (2008). Methane emissions from upland forest soils and vegetation. *Tree Physiology*, *28*, 491-498.

Menyailo, O. V., Abraham, W.-R., & Conrad, R. (2010). Tree species affect atmospheric CH_4 oxidation without altering community composition of soil methanotrophs. *Soil Biology and Biochemistry*, *42*(1), 101-107. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.10.005

Menyailo, O. V., Hungate, B. A., Abraham, W.-R., & Conrad, R. (2008). Changing land use reduces soil CH_4 uptake by altering biomass and activity but not composition of high-affinity methanotrophs. *Global Change Biology*, *14*(10), 2405-2419. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01648.x

Météo-France. (2020). *Normales et records climatologiques 1991-2020 à Nancy-Essey*. Infoclimat.fr. https://www.infoclimat.fr/climatologie/normales-records/1991-2020/nancy-essey/valeurs/07180.html

Météo-France. (2021). *Normales et records climatologiques 2018-2021 à Lemberg—Infoclimat*. Infoclimat.fr. https://www.infoclimat.fr/climatologie/normales-records/2018-2021/lemberg/valeurs/000MD.html

Millard, P., & Proe, M. F. (1991). Leaf demography and the seasonal internal cycling of nitrogen in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) seedlings in relation to nitrogen supply. *The New Phytologist*, *117*(4), 587-596.

Miller, H., & Miller, J. (1988). Response to heavy nitrogen applications in fertilizer experiments in British forests. *Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)*, *54*, 219-231. https://doi.org/10.1016/0269-7491(88)90113-3

Mochizuki, Y., Koba, K., & Yoh, M. (2012). Strong inhibitory effect of nitrate on atmospheric methane oxidation in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *50*, 164-166. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.03.013

Moyano, F. E., Vasilyeva, N., Bouckaert, L., Cook, F., Craine, J., Curiel Yuste, J., Don, A., Epron, D., Formanek, P., Franzluebbers, A., Ilstedt, U., Kätterer, T., Orchard, V., Reichstein, M., Rey, A., Ruamps, L., Subke, J.-A., Thomsen, I. K., & Chenu, C. (2012). The moisture response of soil heterotrophic respiration : Interaction with soil properties. *Biogeosciences*, *9*(3), 1173-1182. https://doi.org/10.5194/bg-9-1173-2012

Nazaries, L. (2011). *Impact of land-use changes on the methanotrophic community structure*. https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31623.65442

Nazaries, L., Murrell, J. C., Millard, P., Baggs, L., & Singh, B. K. (2013). Methane, microbes and models : Fundamental understanding of the soil methane cycle for future predictions. *Environmental Microbiology*, *15*(9), 2395-2417. https://doi.org/10.1111/1462-2920.12149

NOAA laboratory, U. D. of C. (2018). *ESRL Global Monitoring Division—Global Greenhouse Gas Reference Network*. https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends_ch4/

Nordén, U. (1994). Influence of tree species on acidification and mineral pools in deciduous forest soils of South Sweden. *Water, Air, and Soil Pollution*, *76*(3), 363-381. https://doi.org/10.1007/BF00482713

O'Neill, J. G., & Wilkinson, J. F. (1977). Oxidation of ammonia by methane-oxidizing bacteria and the effects of ammonia on methane oxidation. *Journal of General Microbiology*, *100*(2), 407-412. https://doi.org/10.1099/00221287-100-2-407

Oostra, S., Majdi, H., & Olsson, M. (2006). Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, *21*(5), 364-371. https://doi.org/10.1080/02827580600950172

Oulehle, F., & Hruška, J. (2005). Tree species (*Picea abies* and *Fagus sylvatica*) effects on soil water acidification and aluminium chemistry at sites subjected to long-term acidification in the Ore Mts., Czech Republic. *Journal of Inorganic Biochemistry*, *99*(9), 1822-1829. https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2005.06.008

Pastor, J., Aber, J. D., McClaugherty, C. A., & Melillo, J. M. (1984). Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology*, *65*(1), 256-268. https://doi.org/10.2307/1939478

Peichl, M., Arain, M. A., Ullah, S., & Moore, T. R. (2010). Carbon dioxide, methane, and nitrous oxide exchanges in an age-sequence of temperate pine forests : Trace gas exchange in an age-sequence of pine forests. *Global Change Biology*, *16*(8), 2198-2212. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02066.x

Priemé, A., & Christensen, S. (1997). Seasonal and spatial variation of methane oxidation in a Danish spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, *29*(8), 1165-1172. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00038-2

Priemé, A., Christensen, S., Dobbie, K. E., & Smith, K. A. (1997). Slow increase in rate of methane oxidation in soils with time following land use change from arable agriculture to woodland. *Soil Biology and Biochemistry*, *29*(8), 1269-1273. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00017-5

Pugh, T. A. M., Lindeskog, M., Smith, B., Poulter, B., Arneth, A., Haverd, V., & Calle, L. (2019). Role of forest regrowth in global carbon sink dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(10), 4382-4387. https://doi.org/10.1073/pnas.1810512116

R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. http://www.R-project.org/

Rahman, M. M., Bárcena, T. G., & Vesterdal, L. (2017). Tree species and time since afforestation drive soil C and N mineralization on former cropland. *Geoderma*, *305*, 153-161. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.06.002

Reay, D., Nedwell, D., Mcnamara, N., & Ineson, P. (2005). Effect of tree species on methane and ammonium oxidation capacity in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *37*(4), 719-730. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.10.004

Richter, D., Markewitz, D., Heine, P., Jin, V., Raikes, J., Tian, K., & Wells, C. (2000). Legacies of agriculture and forest regrowth in the nitrogen of old-field soils. *Forest Ecology and Management*, *138*, 233-248. https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00399-6

Rigler, E., & Zechmeister-Boltenstern, S. (1999). Oxidation of ethylene and methane in forest soils—Effect of CO2 and mineral nitrogen. *Geoderma*, *90*(1-2), 147-159. https://doi.org/10.1016/S0016-7061(98)00099-8

Roger, P., & Joulian, C. (1999). *L'émission de méthane par les sols : Mécanismes, intensité et régulation*.

Roger, P., Le Mer, J., & Joulian, C. (1999). *L'émission et la consommation de méthane par les sols : Mécanismes, bilan, contrôle*. 19.

Roseberg, R. J., & McCoy, E. L. (1990). Measurement of soil macropore air permeability. *Soil Science Society of America Journal*, *54*(4), 969-974. https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400040005x

Rosseel, Y. (2012). lavaan : An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, *48*(2). https://doi.org/10.18637/jss.v048.i02

Ryan, M., Bond, B., Law, B., Hubbard, R., Woodruff, D., Cienciala, E., & Kučera, J. (2000). Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia*, *124*, 553-560. https://doi.org/10.1007/s004420000403

Saari, A., Rinnan, R., & Martikainen, P. J. (2004). Methane oxidation in boreal forest soils : Kinetics and sensitivity to pH and ammonium. *Soil Biology and Biochemistry*, *36*(7), 1037-1046. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.01.018

Sakabe, A., Kosugi, Y., Takahashi, K., Itoh, M., Kanazawa, A., Makita, N., & Ataka, M. (2015). One year of continuous measurements of soil CH_4 and CO_2 fluxes in a Japanese cypress forest : Temporal and spatial variations associated with Asian monsoon rainfall. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *120*(4), 585-599. https://doi.org/10.1002/2014JG002851

Saunois, M., Stavert, A. R., Poulter, B., Bousquet, P., Canadell, J. G., Jackson, R. B., Raymond, P. A., Dlugokencky, E. J., Houweling, S., Patra, P. K., Ciais, P., Arora, V. K., Bastviken, D., Bergamaschi, P., Blake, D. R., Brailsford, G., Bruhwiler, L., Carlson, K. M., Carrol, M., … Zhuang, Q. (2020). The Global Methane Budget 2000–2017. *Earth System Science Data*, *12*(3), 1561-1623. https://doi.org/10.5194/essd-12-1561-2020

Schimel, J. P. (2018). Life in dry soils : Effects of drought on soil microbial communities and processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *49*(1), 409-432. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617-062614

Schimel, J. P., & Bennett, J. (2004). Nitrogen mineralization : Challenges of a changing paradigm. *Ecology*, *85*(3), 591-602. https://doi.org/10.1890/03-8002

Schjønning, P., McBride, R. A., Keller, T., & Obour, P. B. (2017). Predicting soil particle density from clay and soil organic matter contents. *Geoderma*, *286*, 83-87. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.10.020

Schulp, C. J. E., Nabuurs, G.-J., Verburg, P. H., & de Waal, R. W. (2008). Effect of tree species on carbon stocks in forest floor and mineral soil and implications for soil carbon inventories. *Forest Ecology and Management*, *256*(3), 482-490. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.05.007

Schulz, H., Härtling, S., & Stange, C. F. (2011). Species-specific differences in nitrogen uptake and utilization by six European tree species. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, *174*(1), 28-37. https://doi.org/10.1002/jpln.201000004

Schulze, E.-D. (2000). Climate change : Managing forests after Kyoto. *Science*, *289*(5487), 2058-2059. https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2058

Schürmann, W., Ziegler, H., Kotzias, D., Schönwitz, R., & Steinbrecher, R. (1993). Emission of biosynthesized monoterpenes from needles of Norway Spruce. *Naturwissenschaften*, *80*(6), 276-278. https://doi.org/10.1007/BF01135913

Schuur, E. a. G., McGuire, A. D., Schädel, C., Grosse, G., Harden, J. W., Hayes, D. J., Hugelius, G., Koven, C. D., Kuhry, P., Lawrence, D. M., Natali, S. M., Olefeldt, D., Romanovsky, V. E., Schaefer, K., Turetsky, M. R., Treat, C. C., & Vonk, J. E. (2015). Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature*, *520*(7546), 171-179. https://doi.org/10.1038/nature14338

Scott, N. A., & Binkley, D. (1997). Foliage litter quality and annual net N mineralization : Comparison across North American forest sites. *Oecologia*, *111*(2), 151-159. https://doi.org/10.1007/s004420050219

Seghers, D., Top, E. M., Reheul, D., Bulcke, R., Boeckx, P., Verstraete, W., & Siciliano, S. D. (2003). Long-term effects of mineral versus organic fertilizers on activity and structure of the methanotrophic community in agricultural soils. *Environmental Microbiology*, *5*(10), 867-877. https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00477.x

Singh, J. S., Singh, S., Raghubanshi, A. S., Singh, S., Kashyap, A. K., & Reddy, V. S. (1997). Effect of soil nitrogen, carbon and moisture on methane uptake by dry tropical forest soils. *Plant and Soil*, *196*(1), 115-121. https://doi.org/10.1023/A:1004233208325

Sjögersten, S., Melander, E., & Wookey, P. A. (2007). Depth distribution of net methanotrophic activity at a mountain birch forest—Tundra heath ecotone, northern Sweden. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *39*(3), 477-480. https://doi.org/10.1657/1523-0430(06-009)[SJOGERSTEN]2.0.CO;2

Skopp, J., Jawson, M. D., & Doran, J. W. (1990). Steady-state aerobic microbial activity as a function of soil water content. *Soil Science Society of America Journal*, *54*(6), 1619-1625. https://doi.org/10.2136/sssaj1990.03615995005400060018x

Smith, K. A., Ball, T., Conen, F., Dobbie, K. E., Massheder, J., & Rey, A. (2003). Exchange of greenhouse gases between soil and atmosphere : Interactions of soil physical factors and biological processes. *European Journal of Soil Science*, *54*(4), 779-791. https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0567.x

Smith, T. J., & Murrell, J. C. (2009). Methanotrophy/methane oxidation. In M. Schaechter (Éd.), *Encyclopedia of Microbiology (Third Edition)* (p. 293-298). Academic Press. https://doi.org/10.1016/B978-012373944-5.00054-7

Smolander, A., Loponen, J., Suominen, K., & Kitunen, V. (2005). Organic matter characteristics and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Betula pendula* and *Picea abies*. *Soil Biology and Biochemistry*, *37*(7), 1309-1318. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.12.002

Sollins, P., Spycher, G., & Glassman, C. A. (1984). Net nitrogen mineralization from light- and heavy-fraction forest soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, *16*(1), 31-37. https://doi.org/10.1016/0038-0717(84)90122-6

Solmon, F., Sarrat, C., Serça, D., Tulet, P., & Rosset, R. (2004). Isoprene and monoterpenes biogenic emissions in France : Modeling and impact during a regional pollution episode. *Atmospheric environment*, *38*, 3853-3865. https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2004.03.054

Son, Y., & Lee, I. (1997). Soil nitrogen mineralization in adjacent stands of larch, pine and oak in central Korea. *Annales Des Sciences Forestières*, *54*(1), 1-8. https://doi.org/10.1051/forest:19970101

Spinoni, J., Vogt, J. V., Naumann, G., Barbosa, P., & Dosio, A. (2018). Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, *38*(4), 1718-1736. https://doi.org/10.1002/joc.5291

Stark, J. M., & Firestone, M. K. (1995). Mechanisms for soil moisture effects on activity of nitrifying bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, *61*(1), 218-221. https://doi.org/10.1128/AEM.61.1.218-221.1995

Staudt, M., Bertin, N., Hansen, U., Seufert, G., Cicciolij, P., Foster, P., Frenzel, B., & Fugit, J.-L. (1997). Seasonal and diurnal patterns of monoterpene emissions from *Pinus pinea* (L.) under field conditions. *Atmospheric Environment*, *31*, 145-156. https://doi.org/10.1016/S1352-2310(97)00081-2

Steinberg, L. M., & Regan, J. M. (2008). Phylogenetic Comparison of the Methanogenic Communities from an Acidic, Oligotrophic Fen and an Anaerobic Digester Treating Municipal Wastewater Sludge. *Applied and Environmental Microbiology*, *74*(21), 6663-6671. https://doi.org/10.1128/AEM.00553-08

Steinkamp, R., Butterbach-Bahl, K., & Papen, H. (2001). Methane oxidation by soils of an N limited and N fertilized spruce forest in the Black Forest, Germany. *Soil Biology and Biochemistry*, *33*(2), 145-153. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00124-3

Ste-Marie, C., & Paré, D. (1999). Soil, pH and N availability effects on net nitrification in the forest floors of a range of boreal forest stands. *Soil Biology and Biochemistry*, *31*(11), 1579-1589. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(99)00086-3

Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., Coomes, D. A., Lines, E. R., Morris, W. K., Ruger, N., Alvarez, E., Blundo, C., Bunyavejchewin, S., Chuyong, G., Davies, S. J., Duque, A., Ewango, C. N., Flores, O., Franklin, J. F., … Zavala, M. A. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, *507*(7490), 90-93. https://doi.org/10.1038/nature12914

Tate, K. R., Walcroft, A. S., & Pratt, C. (2012). Varying atmospheric methane concentrations affect soil methane oxidation rates and methanotroph populations in pasture, an adjacent pine forest, and a landfill. *Soil Biology and Biochemistry*, *52*, 75-81. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.04.011

Täumer, J., Kolb, S., Boeddinghaus, R. S., Wang, H., Schöning, I., Schrumpf, M., Urich, T., & Marhan, S. (2021). Divergent drivers of the microbial methane sink in temperate forest and grassland soils. *Global Change Biology*, *27*(4), 929-940. https://doi.org/10.1111/gcb.15430

Templer, P. H., & Dawson, T. E. (2004). Nitrogen uptake by four tree species of the Catskill Mountains, New York : Implications for forest N dynamics. *Plant and Soil*, *262*(1/2), 251-261. https://doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037047.16616.98

Tietema, A., De Boer, W., Riemer, L., & Verstraten, J. M. (1992). Nitrate production in nitrogen-saturated acid forest soils : Vertical distribution and characteristics. *Soil Biology and Biochemistry*, *24*(3), 235-240. https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90224-L

Tiwari, S., Singh, C., & Singh, J. S. (2018). Land use changes : A key ecological driver regulating methanotrophs abundance in upland soils. *Energy, Ecology and Environment*, *3*(6), 355-371. https://doi.org/10.1007/s40974-018-0103-1

Trenberth, K. E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P. D., Barichivich, J., Briffa, K. R., & Sheffield, J. (2014). Global warming and changes in drought. *Nature Climate Change*, *4*(1), 17-22. https://doi.org/10.1038/nclimate2067

Trnka, M., Balek, J., Štěpánek, P., Zahradníček, P., Možný, M., Eitzinger, J., Žalud, Z., Formayer, H., Turňa, M., Nejedlík, P., Semerádová, D., Hlavinka, P., & Brázdil, R. (2016). Drought trends over part of Central Europe between 1961 and 2014. *Climate Research*, *70*(2), 143-160. https://doi.org/10.3354/cr01420

van den Pol-van Dasselaar, A., van Beusichem, M. L., & Oenema, O. (1998). Effects of soil moisture content and temperature on methane uptake by grasslands on sandy soils. *Plant and Soil*, *204*(2), 213-222. https://doi.org/10.1023/A:1004371309361

Veldkamp, E., Koehler, B., & Corre, M. D. (2013). Indications of nitrogen-limited methane uptake in tropical forest soils. *Biogeosciences*, *10*(8), 5367-5379. https://doi.org/10.5194/bg-10-5367-2013

Venables, B., & Ripley, B. (2002). Modern applied statistics with S. In *Springer*. https://doi.org/10.1007/b97626

Veraart, A. J., Steenbergh, A. K., Ho, A., Kim, S. Y., & Bodelier, P. L. E. (2015). Beyond nitrogen : The importance of phosphorus for CH_4 oxidation in soils and sediments. *Geoderma*, *259-260*, 337-346. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.03.025

Verbeke, T. J., Dedysh, S. N., & Dunfield, P. F. (2018). Methanotrophy in acidic soils, including northern peatlands. In T. J. McGenity (Éd.), *Microbial Communities Utilizing Hydrocarbons and Lipids : Members, Metagenomics and Ecophysiology* (p. 1-25). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-60063-5_6-1

Verchot, L. V., Davidson, E. A., Cattânio, J. H., & Ackerman, I. L. (2000). Land-use change and biogeochemical controls of methane fluxes in soils of eastern Amazonia. *Ecosystems*, *3*(1), 41-56. https://doi.org/10.1007/s100210000009

Verstraeten, G., Vancampenhout, K., Desie, E., De Schrijver, A., Hlava, J., Schelfhout, S., Verheyen, K., & Muys, B. (2018). Tree species effects are amplified by clay content in acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, *121*, 43-49. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.021

Vesterdal, L., & Raulund-Rasmussen, K. (1998). Forest floor chemistry under seven tree species along a soil fertility gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, *28*, 1636-1647. https://doi.org/10.1139/cjfr-28-11-1636

Vicente-Serrano, S. M., Lopez-Moreno, J.-I., Beguería, S., Lorenzo-Lacruz, J., Sanchez-Lorenzo, A., García-Ruiz, J. M., Azorin-Molina, C., Morán-Tejeda, E., Revuelto, J., Trigo, R., Coelho, F., & Espejo, F. (2014). Evidence of increasing drought severity caused by temperature rise in southern Europe. *Environmental Research Letters*, *9*(4), 044001. https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/4/044001

Villegas, J. C., Dominguez, F., Barron-Gafford, G. A., Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Sommer, E. D., Selvey, A. W., Espeleta, J. F., Zou, C. B., Breshears, D. D., & Huxman, T. E. (2015). Sensitivity of regional evapotranspiration partitioning to variation in woody plant cover : Insights from experimental dryland tree mosaics: Sensitivity of ET partitioning to woody cover. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(9), 1040-1048. https://doi.org/10.1111/geb.12349

Vogel, H.-J., Hoffmann, H., Leopold, A., & Roth, K. (2005). Studies of crack dynamics in clay soil. *Geoderma*, *125*(3-4), 213-223. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2004.07.008

von Fischer, J. C., Butters, G., Duchateau, P. C., Thelwell, R. J., & Siller, R. (2009). In situ measures of methanotroph activity in upland soils : A reaction-diffusion model and field observation of water stress. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *114*(G1). https://doi.org/10.1029/2008JG000731

Walkiewicz, A., Rafalska, A., Bulak, P., Bieganowski, A., & Osborne, B. (2021). How can litter modify the fluxes of CO_2 and CH_4 from forest soils ? A mini-review. *Forests*, *12*(9), 1276. https://doi.org/10.3390/f12091276

Whalen, S. C., & Reeburgh, W. S. (1990). Consumption of atmospheric methane by tundra soils. *Nature*, *346*(6280), 160-162. https://doi.org/10.1038/346160a0

Wieczorek, A. S., Drake, H. L., & Kolb, S. (2011). Organic acids and ethanol inhibit the oxidation of methane by mire methanotrophs. *FEMS Microbiology Ecology*, *77*(1), 28-39. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01080.x

Williams, B. L., Pyatt, D. G., & Anderson, A. R. (2003). Potential nitrification in the profile of a peaty gley soil beneath Molinia planted with pine, spruce and birch. *Forest Ecology and Management*, 12.

Wood, T. E., & Silver, W. L. (2012). Strong spatial variability in trace gasdynamics following experimental drought in a humid tropical forest : Drought impacts on tropical forests. *Global Biogeochemical Cycles*, *26*(3). https://doi.org/10.1029/2010GB004014

Wuebbles, D. (2002). Atmospheric methane and global change. *Earth-Science Reviews*, *57*(3-4), 177-210. https://doi.org/10.1016/S0012-8252(01)00062-9

Xia, N., Du, E., Wu, X., Tang, Y., Wang, Y., & de Vries, W. (2020). Effects of nitrogen addition on soil methane uptake in global forest biomes. *Environmental Pollution*, *264*, 114751. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114751

Xu, K., Tang, Y., Ren, C., Zhao, K., Wang, W., & Sun, Y. (2013). Activity, distribution, and abundance of methane-oxidizing bacteria in the near surface soils of onshore oil and gas fields. *Applied Microbiology and Biotechnology*, *97*(17), 7909-7918. https://doi.org/10.1007/s00253-012-4500-7

Xu, X., & Inubushi, K. (2004). Effects of N sources and methane concentrations on methane uptake potential of a typical coniferous forest and its adjacent orchard soil. *Biology and Fertility of Soils*, *40*(4). https://doi.org/10.1007/s00374-004-0768-9

Xu, X., Yuan, B., & Wei, J. (2008). Vertical distribution and interaction of ethylene and methane in temperate volcanic forest soils. *Geoderma*, *145*(3-4), 231-237. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.03.010

Zeng, L., Tian, J., Chen, H., Wu, N., Yan, Z., Du, L., Shen, Y., & Wang, X. (2019). Changes in methane oxidation ability and methanotrophic community composition across different climatic zones. *Journal of Soils and Sediments*, *19*(2), 533-543. https://doi.org/10.1007/s11368-018-2069-1

Zhang, Y., Biswas, A., & Adamchuk, V. I. (2017). Implementation of a sigmoid depth function to describe change of soil pH with depth. *Geoderma*, *289*, 1-10. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.022

Zhao, S., Zhao, Y., & Wu, J. (2010). Quantitative analysis of soil pores under natural vegetation successions on the Loess Plateau. *Science China Earth Sciences*, *53*(4), 617-625. https://doi.org/10.1007/s11430-010-0029-8

Zhu, J., Xu, X., Yuan, M., Wu, H., Ma, Z., & Wu, W. (2017). Optimum O_2:CH_4 ratio promotes the synergy between aerobic methanotrophs and denitrifiers to enhance nitrogen removal. *Frontiers in Microbiology*, *8*. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01112

Résumé de la thèse

Mots clés : méthane, méthanotrophes, sols forestiers, oxydation, variation spatiale, changement climatique, âge, espèce d'arbre, peuplement

Le méthane est l'un des principaux gaz à effet de serre contribuant au réchauffement climatique. Son oxydation par les organismes méthanotrophes des sols forestiers superficiels constitue un service écosystémique majeur mais souvent négligé. L'objectif de mes travaux de thèse était de déterminer les principaux facteurs responsables des variations spatiales de l'oxydation du méthane des sols de forêts à l'échelle du massif forestier. J'ai pu montrer que le contenu en eau du sol apparait comme le principal facteur expliquant les variations spatiales au printemps et les variations saisonnières de l'oxydation du CH_4 dans les cinq premiers centimètres du sol. L'oxydation du méthane est optimale pour un faible contenu en eau et une forte porosité en air mais peut être fortement impactée par des conditions climatiques extrêmes. En cas de forte sécheresse ou d'inondation importante, dont la fréquence et l'intensité seront croissantes dans le futur avec le changement climatique, le puits de méthane des sols pourrait être fortement diminué. L'essentiel de l'oxydation du méthane ne se produit pas toujours dans les 5 premiers centimètres du sol et la profondeur à laquelle l'oxydation du méthane est la plus forte varie selon le type de peuplement. Cette structuration verticale de l'oxydation du méthane s'explique par l'effet combiné d'une baisse de la teneur en matière organique avec la profondeur et de l'épuisement du méthane disponible pour les méthanotrophes par l'oxydation réalisée dans les couches supérieures. Néanmoins, la distribution verticale de l'abondance des méthanotrophes ne reflétait pas celle de l'oxydation du méthane, ce qui suggère que cette dernière présente très probablement une forte dynamique saisonnière.

Thesis abstract

Key words: methane, methanotrophs, forest soils, oxidation, spatial variation, climate change, age, tree species, stand

Methane is the second most important greenhouse gas contributing to global warming. The atmospheric concentration of methane has increased from 0.75 ppmv to 1.85 ppmv in the past 200 years. The main CH_4 sinks are dependent on oxidation with hydroxyl radicals in the troposphere and biological oxidation in the soil by CH_4-oxidizing bacteria called methanotrophs. Its oxidation by methanotrophic organisms in superficial forest soils is a major but often neglected ecosystem service. The objective of my thesis work was to determine, at the forest scale, the main factors responsible for spatial variations in methane oxidation in forest soils. I was able to show that soil water content seems to be the main factor explaining spatial variations in spring and seasonal variations in CH_4 oxidation in the first five centimetres of the soil. Methane oxidation is optimal at low water content and high air filled porosity but can be strongly affected by extreme climatic conditions. In case of severe drought or flooding, whose frequency and intensity are thought to increase in the future with climate change, the methane sink in forest soils could be greatly reduced. Most methane oxidation does not always occur in the top 5 cm of forest soil, and the depth at which methane oxidation rate is the highest varies according to stand type. This vertical distribution of methane oxidation on the soil profile can be explained by the combined effect of a decrease in organic matter content with depth and the depletion of methane available to methanotrophs through oxidation in the upper layers of the soil. Nevertheless, the vertical distribution of methanotroph abundance in the soil did not reflect that of methane oxidation, suggesting that the latter most likely has strong seasonal dynamics.