



HAL
open science

Rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt

Lucie Bon

► **To cite this version:**

Lucie Bon. Rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt. Milieux et Changements globaux. Université de Bordeaux, 2023. Français. NNT : 2023BORD0408 . tel-04508681

HAL Id: tel-04508681

<https://theses.hal.science/tel-04508681v1>

Submitted on 18 Mar 2024

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE PRÉSENTÉE
POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR DE

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ÉCOLE DOCTORALE : **Sciences et environnements**

SPÉCIALITÉ : **Biogéochimie et écosystèmes**

Par **Lucie BON**

Rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt

Sous la direction de : **Laurent AUGUSTO**, DR/ INRAE Bordeaux

Soutenue le **11 décembre 2023**

Membres du jury :

M. Laurent AUGUSTO
Mme. Virginie BALDY
M. Michaël AUBERT
M. Frédéric GARABETIAN
Mme. Gwenaëlle LASHERMES
Mme. Agnès ROBIN
M. Nicolas FANIN

DR/ INRAE Bordeaux
PR/ Univ. Marseille
PR/ Univ. Rouen
PR/ Univ. Bordeaux
CR/ INRAE Reims
CR/ CIRAD Montpellier
CR/ INRAE Bordeaux

Directeur de thèse
Rapporteuse
Rapporteur
Examinateur
Examinatrice
Examinatrice
Invité

Titre : Rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt

Résumé

L'adaptation des forêts face aux changements globaux est l'un des enjeux majeurs du 21^{ème} siècle. Dans un contexte où les ressources du sol risquent de fortement diminuer à l'avenir à cause d'une forte variabilité de la disponibilité en eau ou d'un appauvrissement en nutriments non-renouvelables comme le phosphore, il paraît essentiel d'évaluer l'impact des pratiques locales, telles que la fertilisation ou la gestion du sous-bois, pour assurer une gestion durable des écosystèmes forestiers.

Cette thèse s'inscrit dans un contexte de forêt tempérée gérée et vise à comprendre le rôle du sous-bois et son interaction avec la disponibilité en ressources hydriques ou nutritives sur certaines fonctions des écosystèmes forestiers comme la productivité des arbres, la décomposition de la matière organique ou le stockage de carbone du sol.

La thèse s'est appuyée sur deux forêts plantées de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans les landes de Gascogne qui présentent des fonctionnements et des sous-bois contrastés en raison de différences liées à la nappe phréatique : l'une est située sur une lande humide avec une nappe superficielle, tandis que l'autre se trouve en lande sèche avec une nappe profonde. Au sein de ces forêts, des traitements croisés de suppression du sous-bois et de fertilisation ont été mis en place depuis la plantation. Des collectes de sol à différentes profondeurs et à différentes échelles de temps ont été menées afin d'observer la dynamique des processus étudiés (stockage de carbone, biomasse microbienne, activités enzymatiques, respiration liée à la dégradation de divers substrats carbonés). Des systèmes d'exclusion des pluies ont également été mis en place au cours d'un été pour mimer un allongement de la période de sécheresse estivale à l'image de ceux prédits à l'avenir, et ainsi évaluer les effets d'un déficit hydrique extrême sur les microorganismes du sol.

La suppression du sous-bois a eu un effet très marqué sur le microclimat dans les deux écosystèmes forestiers, cependant l'amplitude de cet effet était plus grande en lande sèche qu'en lande humide. La forêt en lande humide étant limitée par les nutriments, la levée de la contrainte nutritive obtenue par fertilisation au phosphore ou élimination du sous-bois a ainsi eu pour effet d'augmenter la production de biomasse aérienne, mais n'a pas ou peu affecté les processus du sol. Bien que la remontée de la nappe phréatique en hiver ait eu un impact très fort sur les communautés microbiennes et le carbone du sol, la manipulation de la ressource hydrique

durant la période estivale n'a pas ou peu influencé le fonctionnement du sol en lande humide. En lande sèche, la suppression du sous-bois a permis d'augmenter fortement la croissance des pins, probablement grâce à l'allègement d'une compétition pour les ressources, surtout durant les premières années de rotation. Cependant, la gestion du sous-bois a eu un effet très négatif sur les stocks de carbone du sol car les espèces qui composent le sous-bois en lande sèche (c.-à-d. des plantes Ericacées) tendent à favoriser l'accumulation de la matière organique. Cet effet négatif était accompagné d'une activité plus faible des communautés microbiennes dans les parcelles gérées à cause de la diminution de l'humidité du sol et des apports en matière organique par les plantes de sous-bois. L'amplification de la sécheresse estivale a eu peu d'impact sur les communautés microbiennes, probablement car ce milieu est déjà caractérisé par des déficits hydriques importants.

Ces résultats soulignent que l'influence du sous-bois n'est pas univoque puisqu'elle dépend du contexte environnemental, et qu'il est nécessaire d'évaluer l'importance relative des différentes ressources telles que l'eau et les nutriments en lien à la composition du sous-bois si l'objectif est d'optimiser des fonctions spécifiques de l'écosystème comme la croissance des arbres ou les stocks de carbone du sol à l'échelle de l'écosystème.

Mots clés : écologie microbienne, changements globaux, groupes fonctionnels de plantes, recyclage des nutriments, écosystèmes forestiers, gestion du sous-bois

Title: Role of the understory vegetation on soil microbial functioning in forests

Abstract

Adapting forests to global change is one of the major challenges of the 21st century. In a context where soil resources are likely to decrease significantly in the future due to strong variability in water availability or depletion of non-renewable nutrients such as phosphorus, it seems essential to assess the impact of local practices, such as fertilisation or understory management, to ensure sustainable management of forest ecosystems.

This thesis takes place in a managed temperate forest context and aims to understand the role of the understory and its interaction with the availability of water and nutrient resources on certain forest ecosystem functions such as tree productivity, organic matter decomposition and soil carbon storage.

The PhD was based on two forests planted with maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in the Landes de Gascogne, which have contrasting functions and understories due to differences linked to the water table: one is located on wet moorland with a shallow water table, while the other is on dry moorland with a deep water table. Within these forests, cross-treatments of understory removal and fertilisation have been implemented since planting. Soil was collected at different depths and at different timescales in order to observe the dynamics of the processes studied (carbon storage, microbial biomass, enzyme activities, respiration linked to the degradation of various carbon substrates). Rain exclusion systems were also set up over the course of a summer to mimic an extended summer drought event in the image of those predicted for the future, and thus assess the effects of an extreme water deficit on soil microorganisms.

Removal of the understory had a very pronounced effect on the microclimate in both forest ecosystems, although the magnitude of this effect was greater on dry heath than on wet heath. As the wet moorland forest was nutrient-limited, removing the nutrient constraint using phosphorus fertilisation or eliminating the understory had the effect of increasing above-ground biomass production, but had little to no effect on soil processes. Although the upwelling event of the water table in winter had a very strong impact on microbial communities and soil carbon, the manipulation of water resources during the summer had little or no influence on soil functioning on wet moorland. In the dry moorland, removal of the understory led to a significant increase in pine growth, probably through competition for resources, especially during the first years of rotation. However, management of the understory had a very negative effect on soil

carbon stocks because the species that make up the understory on dry moorland (i.e. Ericaceous plant species) tend to favour the accumulation of organic matter. This negative effect was accompanied by lower microbial activity in the managed plots due to the reduction in soil moisture and organic matter inputs from understory plants. The amplification of the summer drought had little impact on the microbial communities, probably because this environment is already characterised by significant water deficits.

These results highlight that the influence of the understory is not unequivocal, since it depends on the environmental context, and that it is necessary to assess the relative importance of different resources, such as water and nutrients, in relation to the composition of the understory if we are to optimise certain ecosystem functions, such as tree growth or soil carbon stocks, on an ecosystem scale.

Keywords: microbial ecology, global changes, plant functional groups, nutrient cycling, forest ecosystems, understory management

Unité de recherche

INRAE – Institut National de la Recherche Agronomique

UMR 1391 – Interaction Sol-Plant-Atmosphère (ISPA)

Site de la Grande Ferrade, INRAE Nouvelle-Aquitaine Bordeaux

71 avenue Edouard Bourlaux, 33 882 Villenave d'Ornon Cedex-France

Remerciements

En premier lieu, je tiens à m'adresser à mes directeurs de thèse. Laurent, Nicolas F., merci de m'avoir guidée, conseillée et fait confiance pendant cette thèse, et même avant. Je n'ai certainement pas manqué de vous solliciter sur tous les fronts : du terrain par 37 °C dans les ajoncs et ronces, jusqu'au tri de litière infernal à cause des mousses, en passant par des journées remplies de tamisage de sols, et vous n'avez jamais manqué à l'appel ! Sans compter les documents à la pelle que vous avez dû relire et corriger, parfois à plusieurs reprises. Mark, j'aimerais également te remercier comme si tu avais fait partie de la direction de ma thèse. Je crois que tu es le seul à avoir participé à plus de campagnes terrain que moi dans le cadre de ma thèse, sans compter que certains jeux de données existent entièrement grâce à toi. Pierre T., nos chemins se sont principalement croisés sur le terrain, et c'était un plaisir à chaque fois (et je ne dis pas ça car tu amènes systématiquement le café). Je te remercie d'avoir rendus possibles ces travaux de thèse et de m'avoir permis de valoriser et mettre en avant les sols de ces forêts, que je connais désormais comme ma poche. À vous quatre, j'espère avoir pu vous rendre au moins une petite partie de ce que vous m'avez apporté.

Ma gratitude s'étend bien entendu à toutes les personnes m'ayant appris les différentes méthodes de laboratoire employées au cours de cette thèse, et qui ont parfois pris soin d'analyser mes échantillons pour aider à la charge de travail, et aux personnes qui ont rendu la mise en place de certains dispositifs expérimentaux possibles. Sylvie M., c'est avec toi que j'ai passé le plus de temps au début de ma thèse que ce soit pour des histoires de méthodologie, d'inventaire ou encore de matériel, et je te remercie pour ta patience et ta rigueur. J'espère que tu as pris autant de plaisir à travailler avec moi, que moi avec toi. Sylvie B., Cécile C. et Thierry, nos collaborations ont été plus rares, mais elles ont tout de même été indispensables à l'avancée de cette thèse. Je vous remercie donc pour les agréables conversations de couloirs et votre aide dans certaines tâches. Corinne, je t'ai embêtée à maintes et maintes reprises pour des ordres de mission ou notes de frais, et pourtant tu m'accueilles toujours avec le sourire et un mot gentil. Je ne vous oublie pas non plus, Catherine et Céline, qui m'avez accompagnée si régulièrement sur le terrain depuis CARTON et formez une équipe qui donne le sourire à tout le monde. Cécile B., tu as rejoint plus tardivement les rangs d'ISPA mais nous avons eu l'occasion de collaborer ces quelques mois, et je te remercie de m'aider à valoriser des données qui ne sont pas si simples à traiter.

Je remercie également tous les membres du laboratoire ISPA au complet pour leur accueil et leur amitié, sans trop oser être nominative de peur de ne pouvoir citer tout le monde. Depuis mon stage de master 2 (et oui, ça remonte), jusqu'à la fin de cette thèse, en passant par mon contrat d'ingénieure, je me suis toujours sentie bienvenue et entourée. J'ai fini par savoir à qui m'adresser lorsque j'avais des questions plus spécifiques, et j'ai toujours trouvé vos portes ouvertes. Je vous remercie de créer un environnement de travail sain et chaleureux pour chaque personne qui passe dans ce laboratoire, et ce peu importe le statut ou la durée du contrat.

Mes remerciements s'étendent aux membres de mon comité de suivi de thèse, dont les conseils ont permis d'ajuster et améliorer la qualité de ces travaux : Jean-Christophe Domec, Maya Gonzalez, Ludovic Henneron et Nathalie Fromin. Je remercie également les membres qui composeront mon jury lors de ma soutenance pour le temps que vous allez consacrer à la lecture de ce manuscrit et à nos échanges à venir. Merci à Virginie Baldy et Michaël Aubert d'avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse, et à Frédéric Garabetian, Gwenaëlle Lashermes et Agnès Robin d'avoir accepté d'être examinateurs lors de ma soutenance. Brigitte, je te remercie pour les nombreux conseils et toute l'aide que tu as apporté aux doctorants que tu as croisés.

Mes chers (ex-)collègues et amis, je vous remercie particulièrement pour la bonne ambiance au travail et tous ces bons moments passés ensemble. La liste est bien longue mais je tiens à vous exprimer toute mon amitié. Merci à un trio très cher à mon cœur : Nicolas M., Péon et Vallou, pour des soirées mémorables et dont les souvenirs me feront toujours sourire, beaucoup de vanes, des 'dwiches à Mimizan et un coucher de soleil à Lacanau. Merci Agathe pour ta gentillesse, ton sourire, et ton soutien lors des moments plus difficiles. Merci Margaux P. pour des week-end incroyables, ta motivation incroyable et ton soutien sans failles. Merci Pablo pour toutes ces soirées boustifaille, le quartette de quartier et tes conseils statistiques. Merci Mounir pour de nombreuses blagues et des punchlines souvent bien trouvées. Merci Joséphine et Noélie pour des moments toujours agréables en votre compagnie et votre bonne humeur au quotidien. Merci Charles de m'avoir soutenue, conseillée et même parfois nourrie quand tu venais à la maison pour voir Viovio. Merci Alice et Clémence pour votre énergie incroyable et le bol d'air frais que vous avez été. Merci à Popihn, Rémi, Ulysse, Andréas, Mohamed, Pietro et Frédéric d'avoir apporté beaucoup d'humour, de débats, mais surtout de la bonne ambiance au quotidien. Merci Johan de m'avoir accompagnée sur le terrain de si nombreuses fois, ton aide a été inestimable. Merci Jonathan de m'avoir supportée au laboratoire, sur le terrain, en soirée, en

voiture et j'en passe. J'espère que le bob cochonou tient bon et t'accompagne dans tes nouvelles aventures. Enfin, merci Tania et Lukas pour tout ce que nous avons vécu ensemble, au laboratoire ou à l'appartement, de pays en pays, et pour toi Tania d'être passée de maître de stage à une amie qui m'est chère.

Alex et Violette. Aoyun et Gazal. Joli torchon essoré et Carburant très écologique (à l'heure où je rédige mes remerciements tout du moins, on sait que ça change vite). Comment remercier des personnes si présentes et bienveillantes ? Vous m'avez soutenue dans les moments difficiles, encouragée dans les moments intenses et applaudie dans mes réussites. Merci de m'avoir permis de vous accompagner tout au long de vos thèses et pour une partie de vos vies, et surtout de tout l'amour que l'on a pu porter à l'égard de chacun. Je continuerai de vous dire tout le bien que je pense de vous autour d'un bon repas prochainement, alors préparez-vous.

Et maintenant mes amis de plus longue date, avec qui j'ai grandi en Nouvelle-Calédonie. Merci à la plus ancienne et presque homonyme, Margaux R., pour d'innombrables et merveilleux souvenirs, même au cours de cette thèse. Merci à la bande du lycée : Aurélien, Bami, Mathilde, Sheena, Anran, Luca, Lucile pour les appels et week-ends ressourçants éparpillés au cours de ces trois dernières années. Merci à toi Shani pour ton soutien et tant de souvenirs ensemble. Merci Léon d'être resté proche de moi malgré la distance et le temps. Lucie, je te remercie tout particulièrement pour ces centaines d'heures au téléphone, et ces nombreux moments passés ensembles qui sont toujours trop courts et jamais assez fréquents.

Merci à tous mes anciens camarades de promotion, qui ont ponctué mes journées de cours avec beaucoup de rires et de discussions intéressantes. Je m'adresse bien sûr aux copains de licence, Thomas B. et Fanny, et en particulier Aurore, Julie et Léa P., Cyril, Julien et Léa C. Merci également aux copains de master, les Goodies, Audrey et Thomas G., avec un clin d'œil spécial à Thomas F., Yann et Jim d'avoir été présents encore après le master et d'être de si belles personnes.

À tous ceux qui ont joué un rôle dans cette formidable aventure académique, que ce soit par des encouragements, des conseils, ou simplement en étant présents lorsque j'en avais besoin, je vous adresse mes plus sincères remerciements. Il est difficile de citer tous les noms qui me viennent en tête, mais si vous vous reconnaissez dans ces lignes alors sachez que vos encouragements et votre soutien ont été inestimables pour moi.

Et pour finir, je remercie chaleureusement toute ma famille de m’avoir soutenue du début à la fin, et d’un bout de la Terre à l’autre. Vous m’avez communiqué cette passion pour l’environnement et la curiosité nécessaires pour entreprendre ce gros défi, et c’est grâce à vous que j’en suis là. Merci à mes grands-parents de m’avoir accueillie et nourrie de si nombreuses fois depuis que je suis venue en France pour mes études, grâce à vous je ne me suis jamais sentie seule et j’ai toujours pu compter sur vous. Merci à mes sœurs de m’avoir soutenue depuis mon plus jeune âge, et d’être présentes pour moi. Un merci tout particulier à mes chers parents, je ne saurais exprimer tout mon amour et toute ma gratitude pour m’avoir épaulée, encouragée, motivée, écoutée, conseillée, relue, consolée, gâtée, divertie, émue (et bien d’autres verbes encore) dès que j’en avais besoin. Le mot de la fin que beaucoup attendent, je le sais, revient à Salome (qui l’eut cru), cette petite boule de poils qui m’a suivie depuis la Nouvelle-Calédonie jusqu’en métropole et m’accompagne au quotidien depuis.

Merci pour tout.



Table des matières

Rôle du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol en forêt	1
I. Introduction de thèse et état de l'art.....	20
I.1. Contexte général	20
I.1.1. Les forêts : leur rôle, leur diversité, leur structure	20
I.1.2. Les changements globaux	23
I.1.3. La gestion forestière.....	25
I.2. Interactions entre le sous-bois et les différents compartiments	27
I.2.1. Effet du sous-bois sur la biomasse végétale	27
I.2.2. Effet du sous-bois sur le microclimat du sol.....	29
I.2.3. Effet du sous-bois sur les caractéristiques physico-chimiques du sol	31
I.2.4. Effet du sous-bois sur les communautés microbiennes du sol.....	32
I.3. Objectifs et hypothèses	34
II. Matériels et méthodes	37
II.1. Sites d'étude	37
II.2. Caractéristiques des sites d'études	38
Lande humide	38
Lande sèche	39
II.3. Design expérimental et interventions humaines	40
II.4. Campagnes de terrain et méthodes employées au cours de la thèse.....	42
III. Effects of fertilisation and understory removal on aboveground and belowground carbon stocks in wet and dry moorlands in south-western France.....	45
Abstract	45
Résumé français	46
1. Introduction	47
2. Materials and methods	49

2.1. Experimental sites and sample collection	49
2.2 Forest floor and soil chemical analyses.....	51
2.3 Ecosystem aboveground biomass.....	51
2.4 Estimation of carbon stocks in different compartments.....	52
2.5 C-related extracellular enzyme activities measurements	52
2.6 Statistical analyses.....	53
3. Results	54
3.1 Effect of fertilisation and understory removal on understory aboveground biomass	54
3.2 Effect of fertilisation and understory removal on pine growth	56
3.3 Effect of fertilisation and understory removal on SOC stocks.....	58
3.4 Effect of fertilisation and understory removal on C-related extracellular enzyme activities	60
3.5 Carbon pools in wet and dry moorlands.....	62
4. Discussion	63
4.1 (H ₁) Understory removal had a greater impact in the dry moorland.....	63
4.2 (H ₂) P fertilisation had a greater impact in the wet moorland.....	65
4.3 Forest management and its impact on ecosystem C pools	66
5. Conclusions	67
Supplementary.....	68
IV. Seasonal effects of understory on soil microclimate and microbial activity in two forest ecosystems with contrasted water regime	75
Abstract	75
Résumé français	77
1. Introduction	79
2. Materials and methods	82
2.1 Experimental sites and sample collection	82
2.2 Soil temperature and volumetric moisture measurement.....	83
2.3 Soil chemical analyses	83

2.4 Microbial biomass	84
2.5 Extracellular enzyme activities	84
2.6 Statistical analyses.....	85
3. Results	86
3.1 Soil microclimate	86
3.2 Soil physicochemical properties.....	87
3.3 Redundancy analysis (RDA)	88
3.4 Effect of seasons and understory on microbial biomass	91
3.5 Effect of seasons and understory on EEAs	92
4. Discussion	95
(H1) Effect of understory management on microclimate and soil physicochemical properties	95
(H2) Effect of understory management on microbial biomass and enzyme activities.....	96
(H3) Effect of seasonality on soil functioning	97
5. Conclusions	98
Supplementary.....	100
V. Limited influence of precipitation exclusion on soil microbial activity in a forest experiment of understory suppression.....	106
Abstract	106
Résumé français	108
1. Introduction	110
2. Materials and methods	112
2.1 Experimental sites and sample collection	112
2.2 Soil collection.....	113
2.3 Soil temperature and volumetric moisture	114
2.4 Soil enzyme activities.....	115
2.5 MicroResp	115
2.6 Statistical analyses.....	116

3. Results	117
3.1 Soil temperature and moisture.....	117
3.2 Soil enzyme activities.....	118
3.3 Microbial catabolic capacities	120
4. Discussion	121
(i) Understory's ability to mitigate soil microclimate under amplified drought	122
(ii) Was understory able to mitigate the deleterious effects of an amplified water shortage on soil microbial activities?.....	123
(iii) Is microbial communities' recovery better when the understory is present?	123
(iv) Is the adaptation of soil microbial communities to water stress greater in dry moorland?.....	124
Conclusions	125
Supplementary.....	127
VI. Discussion générale.....	128
VI.1. Le rôle du sous-bois dans le fonctionnement de la lande humide.....	128
Interactions sous-bois - arbre	128
Interactions sous-bois - sol.....	131
VI.2. Le rôle du sous-bois dans le fonctionnement de la lande sèche.....	135
Interactions sous-bois - arbres.....	135
Interactions sous-bois - sol.....	136
VI.3. Rôle du sous-bois dans la forêt gérée des Landes de Gascogne	141
VI.4. Implications fonctionnelles pour les forêts tempérées	142
Premiers stades : lorsque la végétation non-arborée est encore « accompagnatrice » ou « spontanée » mais pas encore la strate de « sous-bois »	142
Stades plus tardifs : évolution du rôle de la végétation non-arborée en tant que strate de « sous-bois »	144
VI.5. Limites, perspectives scientifiques et applications pratiques.....	146
Limites de l'étude.....	146

Perspectives scientifiques.....	148
Applications pratiques.....	150
VII. Conclusion	151
VIII. Références	153
IX. Annexes.....	188

Liste des figures

- Figure 1** Proportion de la superficie forestière totale affectée à divers objectifs de gestion primaires en 2020, par région et dans le monde (FAO, 2020) _____ 21
- Figure 2** Répartition du carbone dans les différents réservoirs d'un écosystème forestier (adapté de FAO (2020) et Pan et al. (2011)). Les totaux peuvent présenter des variations mineures par rapport à 100 % en raison de l'arrondissement des valeurs lors des calculs. _____ 22
- Figure 3** Projection des changements de (a) la température moyenne de l'air (°C) et (b) des précipitations moyennes (sans unité) entre 1980-2016 et 2071-2100 d'après les résultats de plusieurs modèles climatiques. Les valeurs représentent une moyenne annuelle des sorties de 32 modèles dans le cas où les émissions de gaz à effet de serre continuent d'augmenter au rythme actuel (scenario RCP 8.5 ; extrait de Beck et al., 2018). _____ 24
- Figure 4** Augmentation de la surface des forêts plantées entre 1990 et 2015 par domaine climatique (adapted from Payn et al., 2015) _____ 26
- Figure 5** Schéma illustrant comment le temps et le type de végétation influencent l'intensité de la compétition au sein du peuplement forestier après sa mise en place (adaptée de Balandier et al., 2006) _____ 28
- Figure 6** Relation entre la densité de couverture de la végétation et la transmission de la lumière au sol (Gaudio et al., 2011a) _____ 30
- Figure 7** Schéma présentant les interactions que ces travaux de thèse visent à étudier pour répondre à l'objectif principal. _____ 36
- Figure 8** Localisation des deux sites du design expérimental sur lequel s'appuie la thèse _____ 37
- Figure 9** Photographies montrant l'impact du traitement d'élimination du sous-bois 5 ans après le dernier passage du rouleau landais dans la lande humide. Ces photographies ont été prises le 01/10/2020 (premier jour de thèse) par Lucie Bon. _____ 39
- Figure 10** Photographies montrant l'impact du traitement d'élimination du sous-bois 3 ans après le dernier passage du rouleau landais dans la lande sèche. Ces photographies ont été prises le 01/10/2020 par Lucie Bon. 40
- Figure 11** Description du design expérimental en lande humide et en lande sèche (adapté d'un schéma de Pierre Trichet) _____ 41
- Figure 12** Frise chronologique des interventions et mesures ayant eu lieu depuis la plantation, et avant la thèse 42
- Figure 13** Frise chronologique de mise en place des dispositifs expérimentaux, des périodes de mesures et campagnes de prélèvement de sol ayant eu lieu pendant la thèse _____ 43
- Figure 14** Aboveground biomass of the five understory groups in the furrows present on wet and dry moorlands in all the treatments (-P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed). The lowercase letters show significant differences between treatments and were determined using a post-hoc Tukey test. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland. _____ 55
- Figure 15** Interactive effects of fertilisation and understory removal on pine height since plantation (a) (b), and aboveground tree biomass (c) (d). The plots represent mean tree height (cm) along the years since plantation in wet (a) and dry (b) moorlands. Significant statistical results of the linear mixed models at p-value < 0.05, 0.01 or 0.001 are shown by the *, ** and *** signs. The bar plots present mean aboveground tree biomass (kg tree⁻¹) in

2020 in wet (c) and dry (d) moorlands. The lowercase letters show significant differences between treatments and were determined using a post-hoc Tukey test. Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland. _____ 57

Figure 16 Interactive effects of fertilisation and understory removal on soil organic carbon (SOC) stocks in wet and dry moorlands. Bar plots represent means of SOC stocks for each soil layer calculated on an equivalent soil mass basis (see Materials and Methods for more information), and error bars represent standard errors of the mean. The lowercase letters show significant differences between treatments and for each soil layer separately using post-hoc Tukey tests. The models were run separately for the wet moorland (simple letters) and the dry moorland (underlined letters). Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland. _____ 59

Figure 17 C-related extracellular enzyme activities (EEAs) in wet (top) and dry (bottom) moorlands depending on the fertilisation (a) (c), and understory removal (b) (d) along the soil profile. The lowercase letters show significant differences between treatments for each horizon and were determined using a post-hoc Tukey test. Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland. _____ 61

Figure 18 Interactive effects of fertilisation and understory removal on carbon pools in wet and dry moorlands. Pine and understory C stocks consider both aboveground and belowground C stocks. The dotted lines represent the mean total C stocks in wet and dry moorlands. The lowercase letters show significant differences between treatments and for each soil layer separately using post-hoc Tukey tests. The models were run separately for the wet moorland (simple letters) and for the dry moorland (underlined letters). Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland. _____ 62

Figure 19 Photographs capturing the impact of bladed roller understory removal treatment after 5 years in the wet moorland (a, b), and after 3 years in the dry moorland (c, d). The pictures were taken by Lucie Bon on 2020-10-01. _____ 81

Figure 20 Soil temperature and volumetric moisture as measured by the microclimate probes set up in November 2020. Panels a) and c) depict the daily mean values, while panels b) and d) illustrate the seasonal differences between the understory removal treatment and the control removal treatment. On the violin plots, lowercase letters indicate significant seasonal variations determined by a post hoc Tukey test. The *, **, and *** indicate when the means are significantly different from 0, thus demonstrating significant differences between treatments. _____ 87

Figure 21 Redundancy analysis (RDA) ordination biplot of the microbial variables (microbial C and N, and C-, N- and P-related extracellular enzyme activities) represented by red crosses and their relationship with their environmental drivers (total and available nutrients, soil moisture, pH) represented by green arrows in wet (a) and dry (b) moorlands. The supplementary variables (microbial and enzymatic ratios) were plotted afterwards (blue arrows), and thus not included in the calculations. _____ 90

Figure 22 Microbial biomass carbon (a, b, c), microbial biomass nitrogen (d, e, f) and microbial C/N ratio (g, h, i) over the course of the seasons along the soil profile. Blue = wet site; orange = dry site; dark colours = + Veg; light colours = -Veg. _____ 92

Figure 23 Eco-enzyme stoichiometry of the relative proportions of C-, N- and P- acquisition in relation to each other. Extracellular enzyme activities were characterised by vector length (nutrient versus C) and vector angle (P versus N). Higher vector lengths indicate a stronger limitation in C than in nutrients, whereas higher vector angles (comes closer to the y axis) indicate a limitation in P rather than in N. _____ 93

Figure 24 C-related enzyme activities (a, b, c) and specific enzymes (d, e, f) over the course of the seasons along the soil profile. Blue = wet site; orange = dry site; dark colours = +Veg; light colours = -Veg. _____ 94

Figure 25 Precipitation exclusion system set up in a plot with understory removal in the dry moorland. This system was installed in all plots of the field experiment from mid-June to late September, 2021. Left panel and right panel are respectively pictures taken from outside and inside the area of precipitation exclusion (pictures by Lucie Bon). _____ 113

Figure 26 Calendar presenting the timeline of the field experiment: precipitation exclusion (PE) was set up from mid-June to late September 2021. The first soil sampling campaign (“Water-deprived”) occurred in September 2021 following the PE period, and the second soil sampling campaign (“Recovery”) was conducted in June 2022. _____ 114

Figure 27 Soil temperature and moisture at 6 cm deep as measured by the microclimate probes set up during the period of precipitation exclusion. Daily mean values are shown in panels a) and b), while c) and d) illustrate the difference between the understory removal and the control treatments. Lowercase letters indicate significant differences between the precipitation exclusion treatments as determined by Student tests. The *** indicate when the means of the differences are significantly different from 0, thus demonstrating significant differences between treatments. _____ 118

Figure 28 Soil hydrolytic (a, b) and oxidative (c, d) enzyme activities for each treatment in both sites. Blue = ambient precipitations; orange = precipitation exclusion; darker colours = +Veg; lighter colours = -Veg. Mixed models were used to test the effect of precipitation exclusion (PE), understory removal (UR), and their interaction on soil enzyme activities for each site and campaign combination, as indicated at the top of each panel. NS means there were no significant effect, † indicate $0.050 < p\text{-value} < 0.099$, and *, **, *** indicate when the treatment had a significant effect on the variable. _____ 119

Figure 29 Soil total catabolic activity (a, b) and Shannon diversity index (c, d) for each treatment in both sites. Blue = ambient precipitations; orange = precipitation exclusion; darker colours = +Veg; lighter colours = -Veg. Mixed models were used to test the effect of precipitation exclusion (PE), understory removal (UR), and their interaction on soil enzyme activities for each site and campaign combination, as indicated at the top of each panel. NS means there were no significant effect, † indicate $0.050 < p\text{-value} < 0.099$, and *, **, *** indicate when the treatment had a significant effect on the variable. _____ 121

Figure 30 Schéma récapitulatif des interactions du sous-bois avec les autres compartiments de l'écosystème en lande humide _____ 134

Figure 31 Représentation de l'abondance relative des différentes guildes de champignons à l'échelle de la biomasse fongique totale au printemps dans les deux sites. +Veg = sous-bois intact ; -Veg = sous-bois éliminé. Dans la formule, 0.47 correspond à la part de la biomasse fongique par rapport à la biomasse microbienne d'après Joergensen et Wichern (2008). Les pourcentages totaux peuvent présenter des variations mineures par rapport à 100 % en raison de l'arrondissement des valeurs lors des calculs. _____ 138

Figure 32 Schéma récapitulatif des interactions du sous-bois avec les autres compartiments de l'écosystème en lande sèche _____ 140

I. Introduction de thèse et état de l'art

I.1. Contexte général

I.1.1. Les forêts : leur rôle, leur diversité, leur structure

> Leur rôle

Les forêts font partie des écosystèmes les plus importants de la planète et revêtent une importance capitale dans la régulation du climat, agissant en tant que « puits de carbone » (Pan et al., 2011; Brockerhoff et al., 2017). On estime qu'elles représentent 31 % de la surface terrestre (FAO, 2020) et que leur capacité à stocker le carbone atmosphérique leur confère un potentiel de « levier » pour contrebalancer –au moins partiellement– les émissions de gaz à effet de serre. Cette capacité des forêts à agir en tant que puits de carbone repose sur l'aptitude des végétaux à puiser le carbone atmosphérique afin de le stocker dans leur biomasse et dans les sols par le biais de la photosynthèse (FAO, 2020). Suite à la Conférence de Paris sur le climat (COP-21) de 2015, l'initiative française « 4 pour 1000 sur les sols pour la sécurité alimentaire et le climat », communément abrégée en « 4p1000 », a été lancée sur la base du concept de stockage de carbone dans les sols. Cette initiative repose sur le principe qu'atteindre une croissance annuelle des stocks de carbone des sols français de 4 ‰ permettrait de neutraliser l'augmentation des émissions anthropiques de CO₂ dans l'atmosphère (Pellerin et al., 2020).

En plus de leur importance dans la lutte contre les changements climatiques, les forêts ont une forte valeur écologique et économique puisqu'elles abritent une partie de la biodiversité planétaire et offrent de nombreux services écosystémiques qui participent au bien-être humain (Shvidenko et al., 2005; Bauhus et al., 2010; Cardinale et al., 2012). Les bénéfices tirés de ces écosystèmes renforcent la nécessité de protéger les forêts face aux diverses perturbations à venir en améliorant et adaptant les pratiques de gestion locales aux besoins. Pour ce faire, il est possible d'adapter les pratiques de gestion locale selon les besoins économiques et écologiques, tous deux dépendants du contexte géographique, environnemental et socioculturel. En 2020, la FAO a classé les forêts en fonction de six objectifs de gestion. Cette analyse montre que la gestion forestière axée sur la production de bois est la plus représentée, puisqu'environ 28 % de la surface forestière globale est gérée à ces fins, et atteint plus de 50 % en Europe (**Figure 1**). Ces forêts gérées, qui permettent de répondre à une demande croissante en matériaux dans les domaines tels que la construction, la papeterie ou la bioénergie, subissent une pression de production de plus en plus forte qui oblige les gestionnaires forestiers à adapter leurs pratiques.

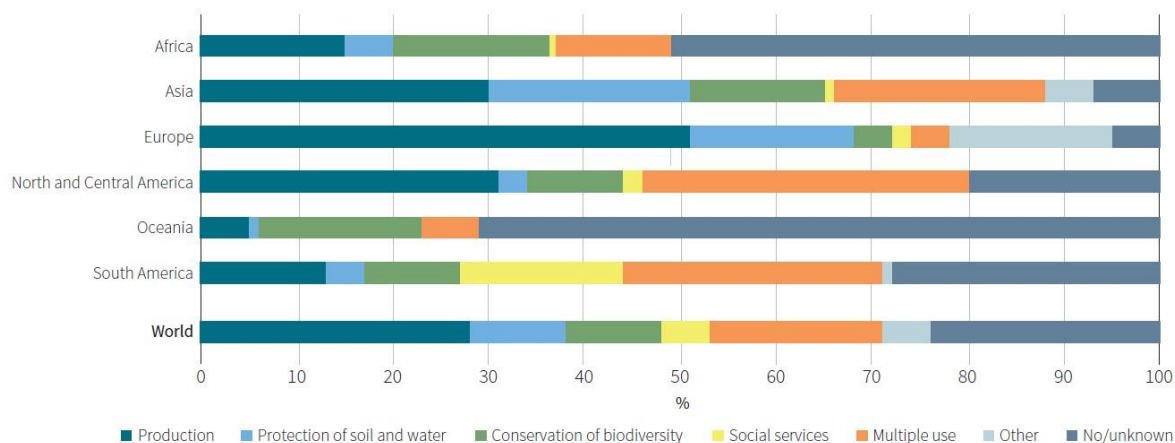


Figure 1 Proportion de la superficie forestière totale affectée à divers objectifs de gestion primaires en 2020, par région et dans le monde (FAO, 2020)

> Les types d'écosystèmes forestiers

En considérant à la fois leur rôle de puits et de source de carbone, les forêts représentent un stock de 662 Gt de carbone grâce à leur capacité à stocker le carbone dans la matière organique (MO) du sol (300 Gt ; 45 %), dans la biomasse vivante (295 Gt ; 44 %) et dans la biomasse morte (68 Gt ; 10 % ; **Figure 2**; FAO, 2020). Certaines études ont également montré que les sols forestiers stockent des quantités importantes de carbone sur des périodes plus longues que la biomasse sur pied (Schimel et al., 2001; Lal, 2005). Ces chiffres varient fortement en fonction de la région et du biome considérés (Pan et al., 2011). En 2020, la FAO a séparé les forêts en grands biomes, et les a classés en fonction de leur proportion relative par rapport à la superficie forestière totale. Parmi les trois biomes les plus représentés, celui des forêts tropicales recouvre 45 % de la surface forestière totale. Au sein de ces milieux, le carbone est majoritairement stocké dans la biomasse vivante (56 %), et beaucoup moins dans les sols (32 % ; **Figure 2**). Au contraire, dans les forêts boréales, qui représentent 27 % de la surface forestière, les stocks de carbone les plus importants se trouvent dans les sols avec 64 % du carbone total de l'écosystème, et seulement 20 % dans la biomasse vivante. Enfin, les forêts tempérées recouvrent 17 % de la surface forestière totale, et présentent une répartition plus équilibrée des stocks de carbone avec 48 % et 39 % dans la biomasse vivante et dans le sol, respectivement (**Figure 2**). Ces différences témoignent des fonctionnements très contrastés de ces écosystèmes. D'un côté du gradient, les forêts tropicales sont soumises à des conditions favorables à l'activité biologique et permettent l'installation de grands arbres et une décomposition rapide de la MO dans le sol, tandis qu'à l'autre extrémité se trouvent les forêts boréales dont les conditions peu

favorables tendent à sélectionner des arbres plus petits et ralentir la décomposition, ce qui entraîne une accumulation de MO dans le sol.

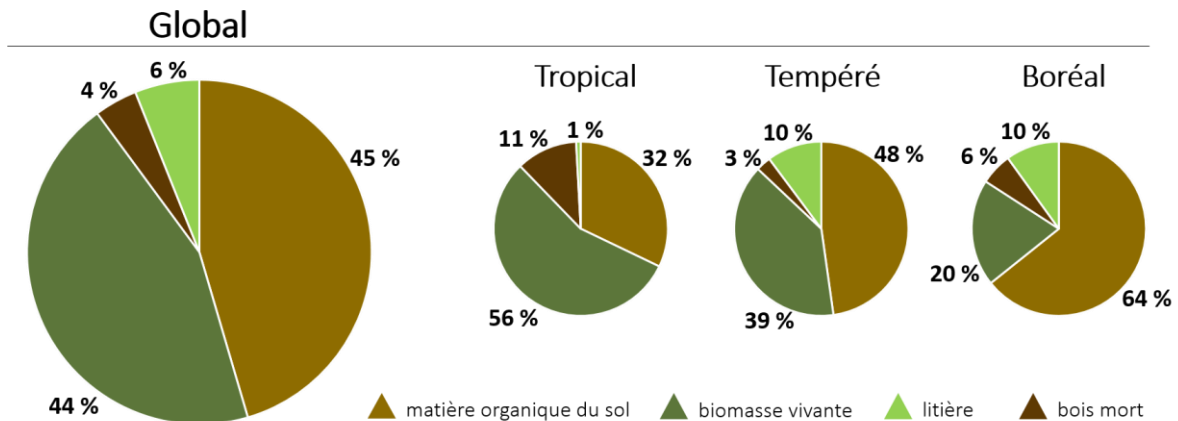


Figure 2 Répartition du carbone dans les différents réservoirs d'un écosystème forestier (adapté de FAO (2020) et Pan et al. (2011)). Les totaux peuvent présenter des variations mineures par rapport à 100 % en raison de l'arrondissement des valeurs lors des calculs.

> Structure et fonctionnement des écosystèmes forestiers

Bien que la végétation soit la première image que l'on ait de la forêt, il existe en réalité une grande diversité de compartiments, tous en interaction les uns avec les autres (Attiwill and Adams, 1993; Fisher and Binkley, 2000; Jabiol et al., 2009). Pour commencer, le sol est une composante cruciale des forêts ; c'est le substrat sur lequel la végétation s'installe. Il se développe à partir de la roche mère en place, grâce à l'action du climat, puis de la végétation qui s'installe avec le temps (Dokuchaev, 1883; Jenny, 1941). Les sols sont généralement caractérisés selon des critères qui informent sur la qualité et santé du sol considéré – telles que la texture et la teneur en nutriments – (IUSS Working Group WRB, 2015), qui ont un impact direct sur la gestion des terres et le choix des espèces à planter. La végétation en elle-même peut être distinguée en plusieurs strates en fonction de la hauteur des plantes : la strate arborée et le sous-bois, composé des strates arbustive et herbacée¹ (Oliver and Larson, 1996). Lors de

¹ La strate herbacée est composée de fougères, de plantes à fleurs et de graminées ; les semis et plantules d'arbres en sont exclus. La strate arbustive est composée de buissons ou jeunes arbres mesurant de 1 à 7 m de hauteur (ONF).

leur croissance, les arbres influencent le microclimat en interceptant la lumière et les précipitations, et vont ainsi favoriser l'installation d'espèces capables de cohabiter dans ce milieu (De Frenne et al., 2021). Cet ensemble floristique, par l'absorption des nutriments du sol et la chute de MO (entre autres) va laisser son empreinte dans le sol (Aerts and Chapin, 1999), et nourrir les communautés faunistiques et de microorganismes qui y sont présentes. Ces dernières sont essentielles au recyclage des nutriments car elles assurent la décomposition de la MO pour réapprovisionner le sol (Aerts and Chapin, 1999; Mooshammer et al., 2012; Zechmeister-Boltenstern et al., 2015). Les organismes de la méga- et mésofaune permettent une première décomposition de la MO par leur action de fragmentation et d'enfouissement lors de sa consommation (Hättenschwiler et al., 2005; Joly et al., 2020; Zhou et al., 2020). Les étapes de minéralisation de la MO sont cependant assurées principalement par les microorganismes présents dans le sol, tels que les bactéries et champignons, ce qui leur confère un rôle majeur dans le maintien de la fertilité de l'écosystème (Attiwill and Adams, 1993; Aerts and Chapin, 1999).

1.1.2. Les changements globaux

Il est désormais largement reconnu que les changements globaux à venir affecteront profondément tous les écosystèmes de la planète, y compris les forêts, mais de manière contrastée (**Figure 3** ; Allen et al., 2010; IPCC, 2023). Selon le scénario le plus optimiste du Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (GIEC ; IPCC en anglais), les projections montrent qu'un réchauffement inférieur à +2 °C (RCP2.6) entraînerait une modification des extrêmes de températures et précipitations dans toutes les régions (**Figure 3**). Des événements tels que les sécheresses (**Figure 3a**) ou les inondations (**Figure 3b**) devraient devenir plus fréquents et pourraient également s'étendre sur des périodes plus longues (Lehner et al., 2006; McDowell et al., 2018). Il existe une crainte croissante que ces dérèglements climatiques aient des conséquences irréversibles sur les sociétés humaines, associées à la perte de nombreux services écosystémiques (Cardinale et al., 2012; IPCC, 2023). Toutes ces modifications climatiques pourraient générer des perturbations diverses pour les écosystèmes terrestres, et notamment les forêts (Allen et al., 2010). En particulier, l'effet combiné d'une augmentation des températures et d'une réduction de la disponibilité de l'eau pourrait entraîner un stress pour les végétaux, avec comme conséquences une diminution de leur croissance et une augmentation de leur mortalité (Bréda et al., 2006; Van Mantgem et al., 2009). Ces effets négatifs impacteraient la survie et la croissance des plantes en forêt (Maracchi et al., 2005;

Battles et al., 2007), et donc leur potentiel de séquestration de carbone sur le court et le long terme. Heureusement, il existe des pratiques de gestion forestière qui visent à maintenir voire à augmenter la productivité des forêts et, par conséquent, le stockage de carbone (Mayer et al., 2020), tout en les protégeant face aux diverses contraintes climatiques auxquelles elles seront sujettes à l'avenir (Millar et al., 2007; Hagerman and Pelai, 2018).

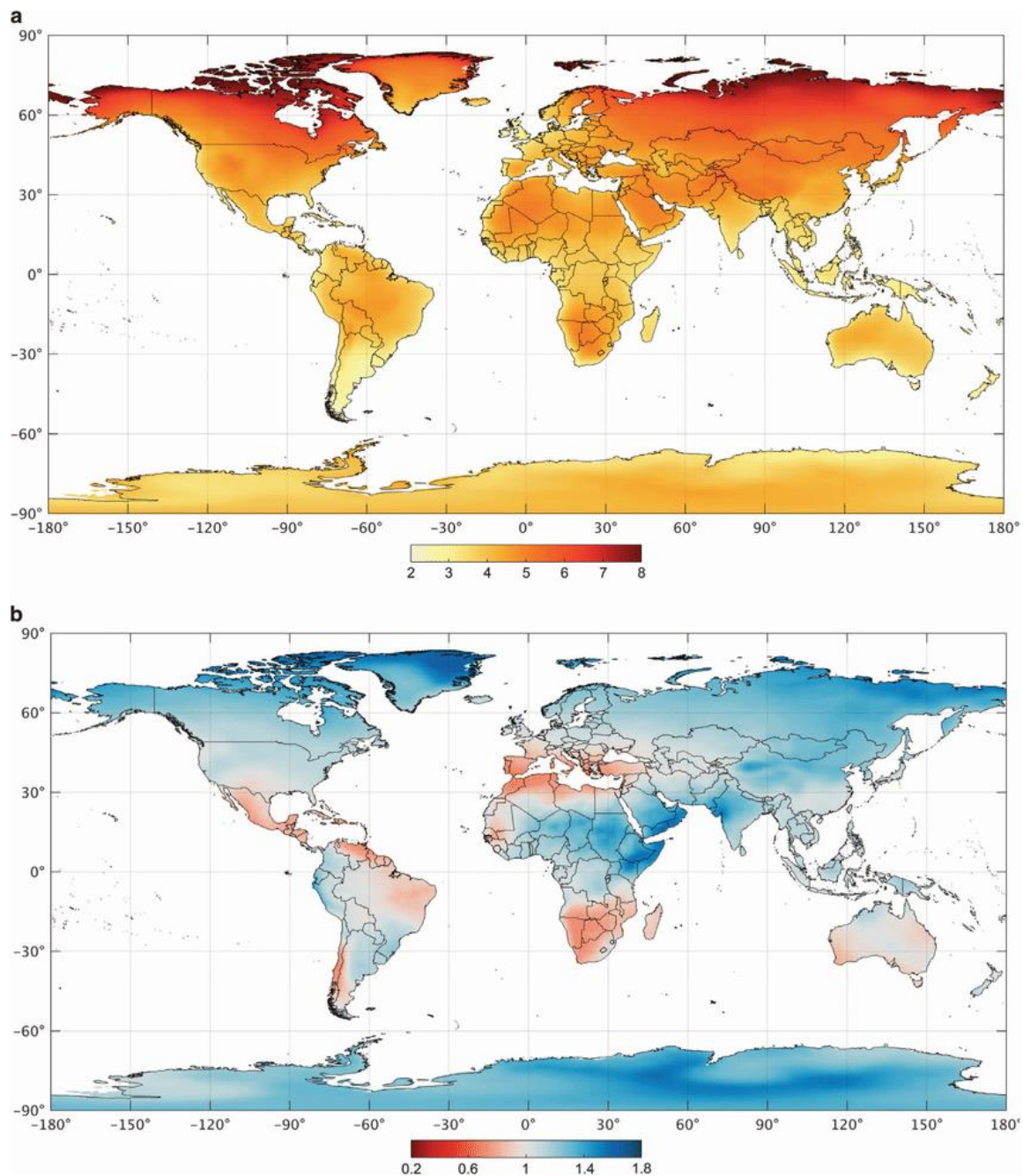


Figure 3 Projection des changements de (a) la température moyenne de l'air (°C) et (b) des précipitations moyennes (sans unité) entre 1980-2016 et 2071-2100 d'après les résultats de plusieurs modèles climatiques. Les valeurs représentent une moyenne annuelle des sorties de

32 modèles dans le cas où les émissions de gaz à effet de serre continuent d'augmenter au rythme actuel (scenario RCP 8.5 ; extrait de Beck et al., 2018).

1.1.3. La gestion forestière

Les forêts peuvent être caractérisées en fonction de leur degré d'anthropisation, c'est-à-dire du degré d'intervention de l'humain pour maintenir ou adapter le milieu à des fins de production (Duncker et al., 2012; ou Table 1 dans Hengeveld et al., 2012). Entre 1990 et 2015, les forêts naturelles (i.e. comprenant les forêts primaires et celles naturellement régénérées) ont décliné de 3961 M ha à 3721 M ha, tandis que la surface de forêts plantées a augmenté de 168 M ha à 278 M ha (**Figure 4a**; Keenan et al., 2015). Cette augmentation a été particulièrement forte pour les forêts tempérées (**Figure 4b**) dont la surface de forêts plantées atteint à elle seule 154.5 M ha. Bien que toute cette surface ne soit pas gérée intensivement, elle est de manière générale destinée principalement à la production, ou encore à la protection des sols et de l'eau, surtout en Europe (FAO, 2015). La sylviculture moderne tend vers une intensification de la production, c'est-à-dire à favoriser au maximum la productivité des forêts en stimulant la croissance des arbres et/ou en favorisant des cycles de rotation plus courts (Fox, 2000; Laudon et al., 2011; Achat et al., 2018). En particulier, ces méthodes visent à augmenter les ressources nutritives – notamment azote (N) et phosphore (P) – ainsi que leur disponibilité. Cependant, il est désormais nécessaire d'envisager aussi des pratiques qui permettront d'améliorer la résistance et/ou résilience des forêts face aux changements climatiques à venir, tout en favorisant le stockage du carbone sur le long terme (Balandier et al., 2006; Smethurst, 2010). Ainsi, la question de savoir si des forêts plus productives sont également plus vulnérables aux changements climatiques est une question importante et ouverte.

Les pratiques les plus couramment mises en place pour maintenir une productivité élevée dans les forêts gérées sont : (i) l'intensité de coupe, (ii) la fertilisation, (iii) les éclaircies et (iv) la suppression du sous-bois. Par exemple, certaines pratiques de gestion très intensives à vocation papetière, telles que les taillis à courte ou très courte rotation, consistent à intervenir très régulièrement pour effectuer des éclaircies ou des coupes rases dans des parcelles à forte densité de plantation (FCBA, 2017). Certaines forêts destinées à la production de bois de construction ou de chauffage possèdent des durées de rotation relativement plus longues, de quelques décennies (Hengeveld et al., 2012; Achat et al., 2018). La fertilisation permet d'augmenter la disponibilité et la quantité de nutriments – notamment azote (N) et phosphore (P) – nécessaires à l'installation et la croissance des arbres dès la plantation (Allen et al., 1990; Nohrstedt, 2001). Par exemple, Trichet et al. (2007) ont démontré qu'une unique dose de fertilisation au P lors de la plantation permet à elle seule d'obtenir une croissance des arbres plus rapide. Il est également

commun de gérer les rangs avec des éclaircies régulières des arbres afin d'atténuer la compétition pour différentes ressources (par exemple lumière, eau et nutriments ; Balandier et al., 2006; South et al., 2006). De la même manière la gestion du sous-bois, qu'elle soit effectuée avec ou sans exportation de biomasse, permet d'atténuer la compétition pour les ressources avec les arbres, et notamment lors de la phase d'installation des plants, durant quelques années après plantation (Balandier et al., 2006; Vidal et al., 2019). Cependant, on ne sait encore que peu de choses sur le rôle du sous-bois sur le fonctionnement du sol, et notamment si la suppression de cette strate peut aussi avoir des répercussions sur le fonctionnement microbien et les stocks de carbone du sol. De plus, seule une poignée d'études se sont intéressées aux interactions entre espèces du sous-bois et disponibilité en eau, et ce en dépit d'un allongement des périodes de sécheresse estivale de plus en plus fréquent qui risque de contraindre plus fortement la croissance des arbres, notamment dans les milieux secs (Landuyt et al., 2019).

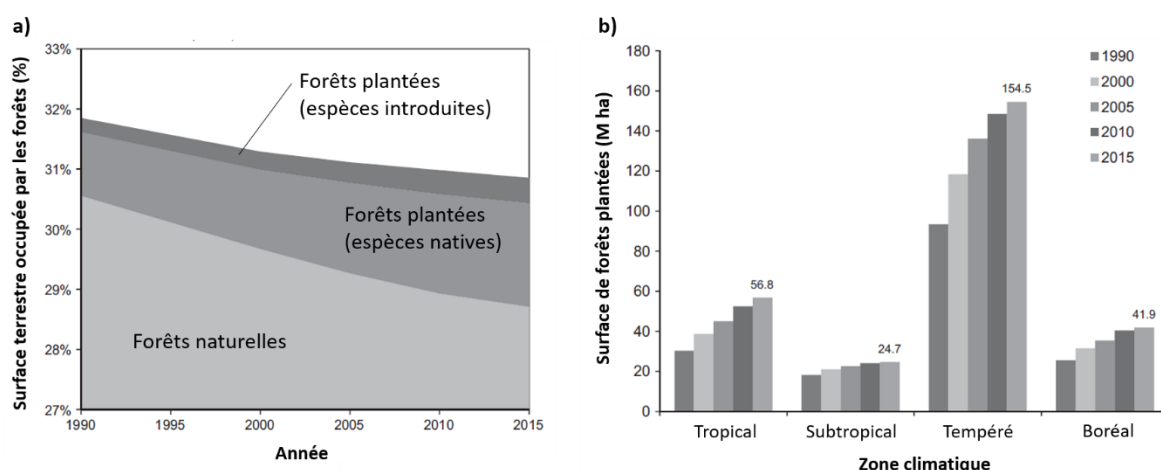


Figure 4 Augmentation de la surface des forêts plantées entre 1990 et 2015 par domaine climatique (adapted from Payn et al., 2015)

L'objectif de ces travaux de thèse s'inscrit dans un contexte de forêt tempérée gérée et vise à comprendre comment la gestion du sous-bois influence certaines fonctions des écosystèmes forestiers comme la productivité des arbres, la décomposition de la MO et le stockage de carbone du sol. Nous avons notamment étudié la dépendance au contexte de la suppression du sous-bois dans deux forêts du Sud-Ouest de la France (variant notamment dans leur niveau de disponibilité en eau ; lande humide versus lande sèche), afin de visualiser si les effets du sous-bois dépendaient de sa biomasse et de sa composition, ainsi que du niveau de ressources et du microclimat au sein d'un écosystème donné. Cette thèse vise ainsi à

contribuer à la compréhension du rôle fonctionnel du sous-bois au sein des écosystèmes forestiers.

I.2. Interactions entre le sous-bois et les différents compartiments

Depuis des décennies, les gestionnaires forestiers ont identifié la gestion du sous-bois comme étant un levier pour améliorer la productivité des forêts (Blondeel et al., 2021). Les arbres d'intérêt économique sont souvent accompagnés de diverses espèces non désirées, notamment dans la strate du sous-bois, avec lesquelles ils se retrouvent en compétition pour l'accès aux ressources. Ces espèces du sous-bois peuvent toutefois avoir indirectement un effet positif sur la croissance des arbres en améliorant la rétention d'eau du sol (Zhang et al., 2022), et en évitant une partie de l'évaporation. A l'inverse, en cas de manque d'eau dans le milieu, le sous-bois peut engendrer une contrainte supplémentaire en évapotranspirant une partie de l'eau du sol (Vidal et al., 2021; Balandier et al., 2022). Cette influence sur le microclimat peut également avoir des répercussions sur le recyclage des nutriments, car les microorganismes ont besoin d'eau pour leur métabolisme et permettent la diffusion des enzymes qu'ils sécrètent dans le but de dégrader la MO (Raich and Schlesinger, 1992; Bengtson et al., 2005). Certaines études ont également rapporté une influence directe du sous-bois sur la composition des communautés microbiennes du sol au travers de différents types d'écosystèmes (Wallenstein et al., 2007; Wurzburger et al., 2012; Y. Sun et al., 2017). Cela peut être au travers de l'association avec certains types de mycorhizes ou en favorisant l'installation de communautés de décomposeurs spécialisées dans la dégradation de leur litière (Fanin et al. 2021). Dans cette section, l'objectif est de présenter l'effet de la gestion du sous-bois sur les variables de l'écosystème étudiées dans ce manuscrit : biomasse aérienne des arbres, température et humidité du sol, caractéristiques physico-chimiques du sol, biomasse et activité des communautés microbiennes du sol.

1.2.1. Effet du sous-bois sur la biomasse végétale

Dans les forêts plantées, les espèces du sous-bois sont généralement considérées indésirables pour deux raisons principales : elles ne sont pas économiquement valorisables, et elles consomment les mêmes ressources que les arbres avec de possibles réductions de leur croissance (Landuyt et al., 2019). Cette compétition pour les ressources (i.e. lumière, eau, nutriments) varie selon l'âge du peuplement considéré (McDonald, 1986; Vidal et al., 2019), le

niveau de ressource du milieu (Forrester, 2014) et les espèces qui composent le sous-bois (Balandier et al., 2006).

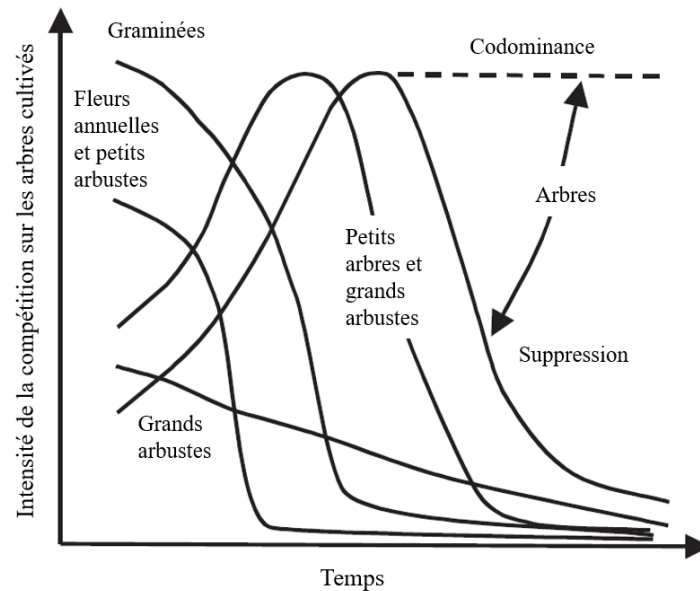


Figure 5 Schéma illustrant comment le temps et le type de végétation influencent l'intensité de la compétition au sein du peuplement forestier après sa mise en place (adaptée de Balandier et al., 2006)

L'étude de Balandier et al. (2006) a ainsi mis en évidence la dynamique de l'effet compétitif de divers types de végétation sur les arbres (**Figure 5**). Par exemple, la compétition effectuée par les graminées et fleurs annuelles ou petits arbustes est à son maximum pendant la phase d'implantation des arbres dans le milieu, mais cesse rapidement lorsque les arbres commencent à dominer en hauteur. Thrippleton et al. (2016) ont confirmé ce résultat en modélisant l'effet des herbacées sur la biomasse des arbres sur un gradient d'élévation en Europe centrale : leurs simulations indiquent que les herbacées peuvent ralentir la succession végétale tant que les arbres ne prennent pas le dessus. Cela semble témoigner d'une forte compétition pour les ressources dans les premières années d'installation des plantes, puis d'un allègement de cette compétition pour les arbres dès lors qu'ils émergent et diminuent l'intensité lumineuse reçue par leurs voisins (Gaudio et al., 2011a; Axmanová et al., 2012). A l'inverse, certaines études rapportent des cas d'allègement de la compétition voire de facilitation entre les arbres et le sous-bois, mais il s'agit généralement de cas particuliers, comme par exemple la présence d'espèces fixatrices d'azote dans le sous-bois (Vidal et al., 2019) ou une forte diversité

des espèces du sous-bois (Zhang et al., 2021). Pour remédier aux effets négatifs en général liés à la présence du sous-bois, les gestionnaires forestiers ont mis en place le contrôle de cette strate afin de réduire la compétition pour les ressources que subissent les arbres dès le plus jeune stade (Busse et al., 1996), et donc d'augmenter leur productivité et de réduire leur mortalité (Miller et al., 2003; Landuyt et al., 2020).

1.2.2. Effet du sous-bois sur le microclimat du sol

Malgré son importance, le microclimat en forêt manque encore de données, et ce constat est encore plus marquant dès lors que l'on s'intéresse à l'effet du sous-bois sur le microclimat (De Frenne and Verheyen, 2016). Les études menées jusqu'à maintenant montrent que la variabilité du climat est fortement réduite sous la canopée (De Frenne et al., 2019, 2021), avec notamment un effet tampon sur les extrêmes de températures (Zellweger et al., 2019). L'effet du sous-bois sur le microclimat du sol va donc être à son maximum tant que le couvert de la canopée est en construction, puis sera limité par l'effet de la strate arborée. Des travaux antérieurs ont notamment démontré que le sous-bois jouait un rôle significatif sur trois variables clés : (i) l'intensité lumineuse arrivant au sol, (ii) la température du sol et (iii) l'eau du sol (Zhao et al., 2013; Lei et al., 2021). En particulier, le couvert végétal du sous-bois dépend des espèces qui le composent et influence fortement l'interception des rayons solaires (Chapepa et al., 2020). A titre d'exemple, Wang et al. (2014) ont trouvé que la suppression du sous-bois dans deux types de forêts différentes, l'une d'acacia et l'autre d'eucalyptus, augmentait significativement l'intensité lumineuse perçue à la surface du sol. Par ailleurs, une étude menée en laboratoire a montré que la densité de la végétation était inversement corrélée avec la transmission de la lumière (**Figure 6**) (Gaudio et al., 2011a), et que la force de cette relation dépendait de l'espèce considérée. Le coefficient d'extinction le plus fort était trouvé pour une fougère (*Pteridium aquilinum*) et le plus faible pour un buisson éricacée (*Calluna vulgaris*), en passant par un coefficient moyen pour une herbacée (*Molinia caerulea*). La présence du sous-bois, par le biais de sa biomasse et de son couvert végétal, a donc tendance à maintenir une intensité lumineuse moindre à la surface du sol, ce qui contribue à maintenir des températures plus basses (Zhao et al., 2011). Ainsi, De Frenne et al. (2021) propose que le sous-bois joue un effet 'tampon' sur la température car il peut agir comme un bouclier qui protège la surface du sol contre le vent et limite ainsi les pertes de chaleur dues à un mélange des masses d'air. L'évapotranspiration du sous-bois, tout comme l'évaporation de l'eau (liée à une augmentation de l'intensité lumineuse et donc de la température du sol), peuvent avoir un effet rafraichissant sur la température de

l'air et du sol, et ne doivent pas être négligées, surtout lorsque la canopée n'est pas fermée (Balandier et al., 2022). L'évapotranspiration entraîne un refroidissement (« *evaporative cooling* ») car l'eau transpirée absorbe la chaleur et diminue la température environnante, notamment pour passer de l'état liquide à l'état gazeux (Bonan, 2008; Von Arx et al., 2013). Cette notion permet également d'expliquer l'effet du sous-bois sur l'humidité du sol, puisque l'évapotranspiration est un mécanisme rendu possible par l'absorption de l'eau du sol par les racines du sous-bois et la transpiration de cette eau lors de la photosynthèse (Lambers et al., 2008). Ainsi, plusieurs études ont démontré que l'évapotranspiration de la végétation du sous-bois pouvait diminuer l'eau du sol (Vidal et al., 2019; Balandier et al., 2022). La végétation du sous-bois a également un effet négatif sur l'humidité du sol car elle intercepte une partie des précipitations de manière variable en fonction des caractéristiques des espèces qui la composent (Balandier et al., 2022). De manière générale, plus l'indice de surface foliaire est grand, plus l'interception des précipitations sera forte (Nooraei Beidokhti and Moore, 2021). L'effet du sous-bois sur l'humidité du sol est toutefois difficile à prédire car, même si sa présence augmente l'évapotranspiration de l'écosystème, elle diminue l'évaporation (Matsushima and Chang, 2007) et augmente la rétention de l'eau dans le sol (Xiong et al., 2008; Wang et al., 2013).

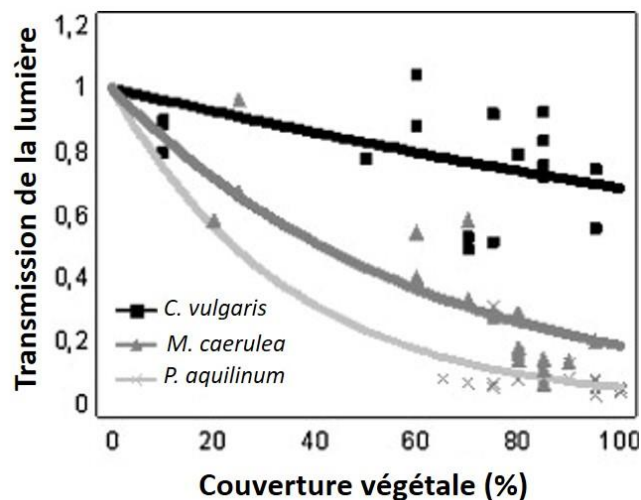


Figure 6 Relation entre la densité de couverture de la végétation et la transmission de la lumière au sol (Gaudio et al., 2011a)

1.2.3. Effet du sous-bois sur les caractéristiques physico-chimiques du sol

Les caractéristiques des sols sont influencées par la végétation à travers les apports de MO, que ce soit par les chutes de litière ou bien les exsudats racinaires (Rovira, 1969). De manière générale, plus la biomasse d'une forêt est forte, plus la production de nécromasse (litière et bois mort) est forte, et plus les stocks de carbone du sol sont importants (Augusto and Boča, 2022). Il en va de même pour le sous-bois : les apports de MO du sous-bois influencent fortement le carbone organique du sol, et la suppression de cette strate végétale pourrait mener à une diminution de ce stock de 3 à 24 % (Yang et al., 2018; Li et al., 2019). Les résultats de Wang et al. (2014) ont également montré une réduction de la MO du sol après que le sous-bois ait été enlevé dans deux forêts du sud de la Chine. La dynamique du carbone du sol est influencée par la composition de litière, et notamment une litière riche en lignines influence l'accumulation de carbone dans le sol, sous forme particulaire ou associée à des minéraux (Huys et al., 2022a). Ainsi, des espèces du sous-bois dont la litière serait qualifiée de « mauvaise qualité » (par exemple : riche en composés carbonés complexes et pauvre en nutriments) auront tendance à favoriser l'accumulation de MO dans le sol due à une diminution de la décomposition (Fanin et al., 2022a), et de ce fait le stockage de carbone. Ce carbone est cependant considéré moins stable sur le long terme que celui provenant de plantes dont la litière est de « bonne qualité » (Augusto and Boča, 2022). En particulier, certains traits fonctionnels des plantes (e.g. la fixation d'azote) pourraient favoriser la liaison chimique entre la MO dégradée et les agrégats et minéraux du sol, la rendant ainsi moins disponible.

La présence d'un sous-bois peut également avoir des effets significatifs sur le pH et les nutriments du sol. En particulier, la suppression de la végétation dans une étude effectuée par Zhao et al. (2011) a provoqué une diminution du pH du sol, et les auteurs proposent que ce soit dû à une modification du pouvoir tampon des sols après la suppression des plantes. De plus, la présence du sous-bois permet également d'augmenter la diversité végétale en forêt et d'apporter une litière plus riche en nutriments que celle de la canopée (Landuyt et al., 2019). C'est notamment le cas lorsque la strate du sous-bois contient une forte proportion de fixateurs d'azote qui viennent enrichir le milieu grâce à une litière riche en N (Prietz et al., 2008; Vidal et al., 2019). Cependant, d'autres études démontrent un effet négatif ou neutre de la présence du sous-bois sur la disponibilité des éléments minéraux du sol. Par exemple, Zhao et al. (2017) ont trouvé un effet positif de la suppression du sous-bois sur le P disponible, et explique ce résultat par un prélèvement moindre du P à cause de la réduction de la biomasse des espèces du sous-bois. D'autres études n'ont trouvé aucun effet du sous-bois sur les caractéristiques physico-chimiques du sol (Xiong et al., 2008; Zhao et al., 2011). Cet effet pourrait être dû à un

prélèvement rapide et important des nutriments par les arbres, ce qui gommerait un potentiel effet du sous-bois sur la quantité d'éléments minéraux du sol (Wang et al., 2014), ou que les caractéristiques climatiques et édaphiques locales sont essentielles à prendre en compte afin de comprendre l'effet potentiel du sous-bois sur la quantité et la disponibilité des éléments minéraux du sol (Augusto et al., 2003). En conclusion, l'examen de la littérature montre qu'il n'existe pas d'effet unidirectionnel, ni même systématique, de la présence du sous-bois sur les propriétés physico-chimiques des sols, et de plus amples études restent nécessaires afin d'identifier les conditions environnementales au sein desquelles la gestion du sous-bois serait bénéfique à la fertilité du sol.

1.2.4. Effet du sous-bois sur les communautés microbiennes du sol

Les communautés microbiennes du sol, composées principalement de champignons et bactéries, sont une composante primordiale du sol, en partie car elles ont besoin des mêmes ressources que les plantes pour survivre et s'épanouir, mais surtout car elles sont responsables du réapprovisionnement du sol en nutriments (Hättenschwiler et al., 2005; Xu et al., 2015; Zechmeister-Boltenstern et al., 2015). Elles permettent notamment le recyclage de la MO du sol grâce au processus de décomposition, grâce à la sécrétion d'enzymes extracellulaires dans le sol qui agissent sur les liaisons chimiques des molécules, permettant ainsi la minéralisation de composés organiques en monomères ou oligomères directement utilisables par les organismes (Allison et al., 2007; Alberti et al., 2017). Plusieurs caractéristiques du 'compartiment microbien' peuvent être influencées par le sous-bois : (i) leur biomasse, (ii) leur composition, et (iii) leur activité (Nilsson and Wardle, 2005; Winsome et al., 2017).

La biomasse microbienne interagit fortement avec la végétation en place, notamment à travers des apports directs de MO comme les exsudats racinaires (Paterson et al., 2004; Steinauer et al., 2016), ou indirects par la litière et le bois mort (Steinauer et al., 2015). Toutefois, la biomasse microbienne est également très fortement influencée par les conditions environnementales, notamment l'humidité (Serna-chavez et al., 2013), laquelle peut être fortement modulée par la présence du sous-bois (cf. II.2. Caractéristiques des sites d'études). La suppression de cette strate mettrait donc fin à des apports de substrats tout en modifiant le microclimat de manière drastique, et pourrait donc avoir des effets très importants sur la biomasse des microorganismes du sol. La plupart des études indiquent un effet négatif de la suppression du sous-bois sur la biomasse microbienne (Busse et al., 1996; Zhao et al., 2013; Yang et al., 2018; Zhang et al., 2022), principalement dus aux limitations nutritives et

hydriques. Certaines études rapportent toutefois un effet neutre (Giai and Boerner, 2007) ou même positif de cette pratique forestière sur la biomasse microbienne (Osburn et al., 2018). Dans cette dernière étude, la suppression du sous-bois a été faite par combustion contrôlée, ce qui a pu augmenter la disponibilité des nutriments (Certini, 2005) et permettre aux communautés microbiennes de prospérer.

La composition des communautés microbiennes évolue avec la composition de la végétation du milieu (Wan et al., 2022). Au sein même des communautés bactériennes et fongiques du sol se distinguent plusieurs catégories, et notamment les organismes copiotrophes² et oligotrophes³ (Yao et al., 2017). Par exemple parmi les champignons, les saprotrophes ont un comportement copiotrophe, défini par une croissance rapide et un rôle important dans la décomposition de la MO. Au contraire, les champignons ectomycorhiziens, préférentiellement trouvés dans des milieux oligotrophes, ont une croissance lente et des capacités limitées de décomposition de la MO (Kohler et al., 2015). De la même façon, certaines bactéries, comme les protéobactéries sont réputées comme étant de bonnes compétitrices, ayant une croissance rapide et étant plus efficaces pour la décomposition de substrats simples que les acidobactéries ou Gemmatimonadetes, entre autres (Yao et al., 2017). La méta-analyse de de Vries et al. (2012) montre que les espèces végétales à stratégie d'acquisition et utilisation des ressources favorisent la dominance des bactéries à croissance rapide, tandis que les espèces de plantes à stratégie de conservation des ressources sont généralement associées à des communautés principalement fongiques. Des changements dans la composition des communautés microbiennes entraînés par la gestion du sous-bois peuvent également être médiés par des facteurs physiques comme la température ou l'humidité du sol (Wu et al., 2011). Par exemple, une étude en forêt tempérée dans le centre de la Chine a trouvé que l'humidité du sol était positivement corrélée à l'abondance des communautés bactériennes, tandis que la température du sol était positivement corrélée à la présence de champignons saprotrophes et négativement avec les bactéries (You et al., 2014). De plus, certaines espèces de sous-bois, telles que les buissons éricacées, peuvent influencer directement les communautés microbiennes en s'associant préférentiellement aux champignons mycorhiziens éricoïdes (Clemmensen et al., 2013; Fanin et al., 2022a). Lors de leur installation dans le milieu, ces buissons créent des conditions plus favorables à l'installation

² Les organismes copiotrophes prospèrent dans des environnements riches en nutriments, notamment en carbone.

³ Les organismes oligotrophes se sont adaptés à des conditions de vie peu favorables, souvent limités par les ressources nutritives et/ou hydriques.

de ces champignons, et peuvent parfois même les sélectionner grâce à leur système immunitaire racinaire (Lareen et al., 2016).

Les activités enzymatiques sont des proxys très utiles pour en savoir plus sur les limitations nutritives du milieu (Fatemi et al., 2016). Plusieurs études ont mis en évidence que ces activités enzymatiques sont stimulées lorsque la biomasse végétale augmente (Yang et al., 2018; Maxwell et al., 2020), ce qui laisse supposer que la présence du sous-bois pourrait être bénéfique pour les activités microbiennes du sol. Cette supposition est appuyée par la méta-analyse de Yang et al. (2019) qui met en évidence de plus fortes activités enzymatiques lorsque le sous-bois est présent grâce à des conditions plus favorables en eau, en carbone et en nutriments. Les capacités de décomposition des communautés microbiennes peuvent également être évaluées en fonction de leur activité respiratoire potentielle lors de la dégradation de différents substrats carbonés, des plus simples aux plus complexes (cf. 2.5 MicroResp). Ces capacités cataboliques sont influencées par la chimie de la litière (Bourget et al., 2023) et la diversité des plantes (Chapman et al., 2013). Par ailleurs, il a été trouvé que la composition de la communauté végétale a un effet plus fort que la réduction des précipitations sur les capacités cataboliques des microorganismes en forêt méditerranéenne (Fromin et al., 2020). Avec un possible changement des communautés végétales induit par les changements climatiques (Rodriguez-Ramirez et al., 2017), il apparaît ainsi important d'améliorer nos connaissances sur la dynamique des interactions entre le sous-bois et les communautés microbiennes du sol.

I.3. Objectifs et hypothèses

Le stockage de carbone représente incontestablement un des challenges les plus importants du 21^{ème} siècle, et l'adaptation des pratiques forestières pour optimiser le stockage de carbone tout en protégeant les forêts devient nécessaire dans la lutte contre les changements climatiques. Cette adaptation de la gestion forestière doit impérativement passer par une meilleure compréhension des pratiques actuellement répandues, comme la gestion du sous-bois. L'objectif général de ces travaux de thèse est donc d'évaluer l'impact de la suppression du sous-bois sur divers processus écosystémiques aériens et souterrains au cours du temps, et ce en fonction du niveau de ressource hydrique et nutritive (**Figure 7**). Comme vu précédemment, la gestion du sous-bois est une pratique commune, mais qui influence de nombreux facteurs qui n'ont jusqu'ici pas – ou peu – été pris en compte par la recherche académique. Pour traiter ce sujet, nous avons conduit des travaux de recherche dans deux sites expérimentaux d'un massif typique des forêts gérées : la forêt des Landes de Gascogne (cf. II. Matériels et méthodes). Ces

deux sites ont cependant des fonctionnements contrastés, avec une probable limitation par la ressource en eau pour le premier (site dit de "lande sèche"), et l'autre soumis à une forte influence de la nappe phréatique et probablement limité par la disponibilité en nutriments (site dit de "lande humide" ; cf. II.2. Caractéristiques des sites d'études). Nos recherches ont été articulées en 3 chapitres décrits ci-dessous.

La première étude est la plus appliquée, et vise à étudier l'effet de deux pratiques forestières (fertilisation à la plantation et suppression du sous-bois) sur le stockage de carbone dans l'écosystème, et à l'activité microbienne par le biais des activités enzymatiques. L'hypothèse principale de l'Article 1 / Chapitre 3 est :

La fertilisation au phosphore a le plus d'impact en lande humide car ce milieu est principalement limité par les nutriments, tandis que la gestion du sous-bois est la plus importante en lande sèche, où la ressource hydrique est la limitation prédominante (Trichet et al., 2008, 2009).

La deuxième étude s'intéresse à la dynamique au cours des saisons de l'effet de la gestion du sous-bois dans les deux types de landes sur plusieurs caractéristiques du sol : le microclimat, les propriétés physico-chimiques et la biomasse et l'activité microbienne. L'hypothèse principale de l'Article 2 / Chapitre 4 est :

L'effet de la gestion du sous-bois sur la biomasse et l'activité microbienne varie au cours des saisons, avec une importance maximale en lande sèche durant l'été liée à son effet sur l'humidité du sol, et une importance maximale en lande humide au cours de l'hiver car cette saison est fréquemment sujette à une remontée des nappes dans ce milieu (Bardgett et al., 2005; Jolivet et al., 2007).

Enfin, la dernière étude a pour but d'étudier la capacité du sous-bois à tamponner les effets d'une sécheresse estivale amplifiée, qui serait à l'image des sécheresses du futur, sur les communautés microbiennes du sol. Dans un second temps, elle vise également à observer si les microorganismes du sol ont la capacité de se remettre d'un tel événement extrême avant qu'il ne risque de se reproduire. L'hypothèse principale de l'Article 3 / Chapitre 5 est :

La suppression du sous-bois risque d'exacerber les effets de la sécheresse amplifiée sur l'activité des communautés microbiennes du sol avec un effet plus important en lande sèche en raison de la forte contrainte hydrique de ce milieu, et les microorganismes du sol dans les parcelles non débroussaillées devraient avoir une meilleure capacité de récupération grâce à la présence du sous-bois (Wang et al., 2014; Lareen et al., 2016).

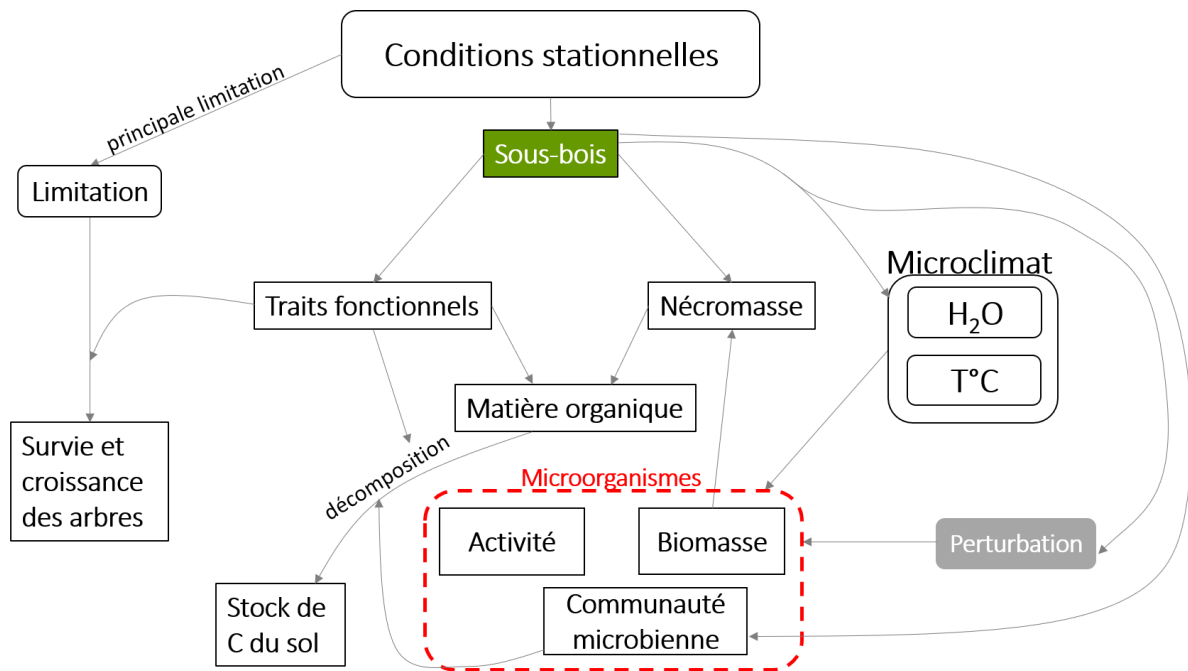


Figure 7 Schéma présentant les interactions que ces travaux de thèse visent à étudier pour répondre à l'objectif principal.

II. Matériels et méthodes

II.1. Sites d'étude

Cette thèse étudie le fonctionnement de peuplements situés dans la forêt des Landes de Gascogne, en France (**Figure 8**). Cette région forestière est généralement décrite sur la base de quatre classes de sites en fonction de la topographie et de la profondeur de la nappe phréatique : les dunes côtières forestières (~ 10 % de la surface forestière) et les landes intérieures composées de landes humides (~ 45 %), mésiques (~ 30 %) et sèches (~ 15 % ; Trichet et al., 1999). Les recherches ont été conduites dans deux jeunes plantations forestières, avec des plantes accompagnatrices typiques des formations de landes (chamaephytes), et notamment des Landes de Gascogne (Jolivet et al., 2007). Ces forêts ont été sélectionnées pour être représentatives des landes humides et des landes sèches afin d'avoir deux écosystèmes au fonctionnement contrasté des landes intérieures (Achat et al., 2008, 2012; Trichet et al., 2009; Gonzalez et al., 2013). Ces différences sont principalement dues à des dissimilarités de propriétés des sols (Achat et al., 2009; Augusto et al., 2010) et par le niveau de la nappe phréatique, qui est généralement sous les 2 mètres de profondeur dans les landes sèches alors qu'elle est inférieure à un mètre de profondeur dans les landes humides (Jolivet et al., 2007). Dans ces milieux qualifiés d'humides, il arrive parfois que des phénomènes d'affleurement de la nappe se produisent à la suite d'épisodes de précipitations intenses et prolongés (voir **Appendix 12** de l'**Article 2 / Chapitre 4**). Le plan expérimental est donc composé de deux sites : le site '*lande humide*' (44°50'49.18" N, 0°53'43.68" W, 48 m d'altitude) et le site '*lande sèche*' (44°10'53.60" N, 1°05'45.40" W, 50 m d'altitude).

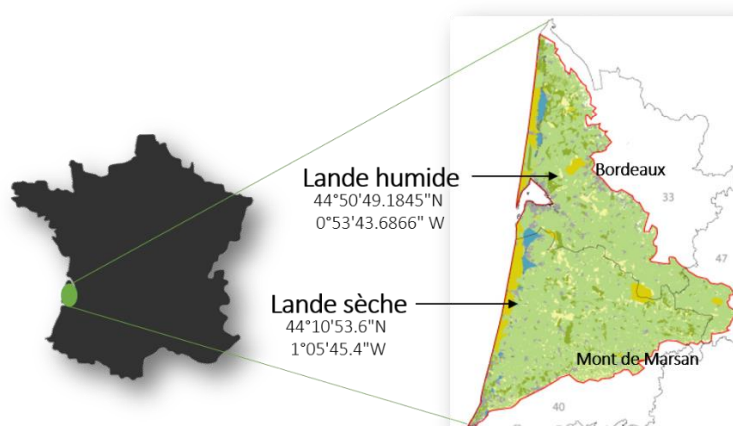


Figure 8 Localisation des deux sites du design expérimental sur lequel s'appuie la thèse

II.2. Caractéristiques des sites d'études

Le premier site est situé en lande humide et nous utiliserons donc les appellations 'lande humide' et 'wet moorland' tout au long du manuscrit (aussi appelé 'CAEPE' dans d'autres projets) et le deuxième en lande sèche, appelé 'lande sèche' et 'dry moorland' dans le manuscrit (aussi connu sous le nom de 'Escource'). Les sites ont été établis en 2008 sur des coupes rases de pinèdes matures, et plantés de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.), une espèce très répandue dans cette région et utilisée pour la production de bois. Les deux sites sont géographiquement proches et soumis à des conditions climatiques similaires. La plupart des précipitations ont lieu de l'automne au début du printemps, et les étés sont généralement secs (Deirmendjian et al., 2018). Les deux sites reposent également sur des substrats similaires. Ils sont établis sur des sols sableux, organiques mais pauvres en nutriments, identifiés comme étant des podzols (Augusto et al., 2010). Ils sont par ailleurs acides avec un pH avoisinant 3,9 dans les deux stations. Les sols des Landes de Gascogne sont considérés comme étant parmi les plus pauvres en phosphore (P) de la planète (Achat et al., 2009; Augusto et al., 2017), ce qui limite fortement la croissance des plantes (Trichet et al., 2009).

Lande humide

Depuis la plantation, la température annuelle moyenne a été de 10,8 °C et les précipitations cumulées annuelles moyennes ont été de 841,2 mm en lande humide (source des données : <https://ibbr.cnr.it/climate-dt/> ; période de 2008 à 2021).

Dans les parcelles non débroussaillées, la végétation du sous-bois en lande humide (**Figure 9**) est dominée par des espèces herbacées vivaces (*Molinia caerulea*). L'ajonc (*Ulex europaeus* et *Ulex minor*) – un arbuste fixateur d'azote – et quelques éricacées arbustives (principalement *Erica scoparia* et *Erica cinerea*) sont fréquemment observés. Dans une moindre mesure, des petits ligneux tels que la ronce (*Rubus fruticosus*) et des fougères (*Pteridium aquilinum*) sont présents dans certaines zones. Globalement, ce sous-bois est assez diversifié (les 5 groupes fonctionnels différents que nous avons recensés sur nos sites sont représentés). De plus, la litière est de qualité élevée (teneurs en nutriments et en matières sèches) relativement à celle des landes sèches (Lalou, 1982; Aerts, 1989, 1990), en raison d'un temps de résidence des nutriments plus court dans les tissus de certains végétaux présents sur le site (comme la molinie), et d'une possible meilleure remobilisation des nutriments.

Lande humide



Figure 9 Photographies montrant l'impact du traitement d'élimination du sous-bois 5 ans après le dernier passage du rouleau landais dans la lande humide. Ces photographies ont été prises le 01/10/2020 (premier jour de thèse) par Lucie Bon.

Lande sèche

En lande sèche, la température annuelle moyenne était de 11,4 °C, avec des précipitations cumulées annuelles moyennes de 1049,8 mm (source des données : <https://ibbr.cnr.it/climate-dt/> ; période de 2008 à 2021).

Le sous-bois des parcelles non débroussaillées de la lande sèche (**Figure 10**) était très largement dominé par des espèces tolérantes au stress, surtout celui lié à la contrainte hydrique, que sont les buissons éricacées, et des mousses. La végétation est très peu diversifiée, avec seulement 2 groupes fonctionnels représentés sur ce site, et surtout une sur-dominance des buissons éricacées (> 99 % de la biomasse aérienne totale du sous-bois). Les genres éricacées *Calluna* et *Erica* étaient tous deux représentés sur le site. En raison de leur stratégie d'acquisition des ressources (Gimingham, 1960; Aerts, 1989, 1990), ces plantes ont une concentration plus élevée de lignine et de substrats carbonés complexes, et leur litière est donc plus difficile à dégrader. Ces espèces sont associées à des types mycorhiziens spécifiques, les éricoïdes, dont la nécromasse résiste à la décomposition en raison de membranes cellulaires

mélanisées (Clemmensen et al., 2015). Nous avons également noté la présence de quelques petits ligneux non-éricacées, mais elle était négligeable.

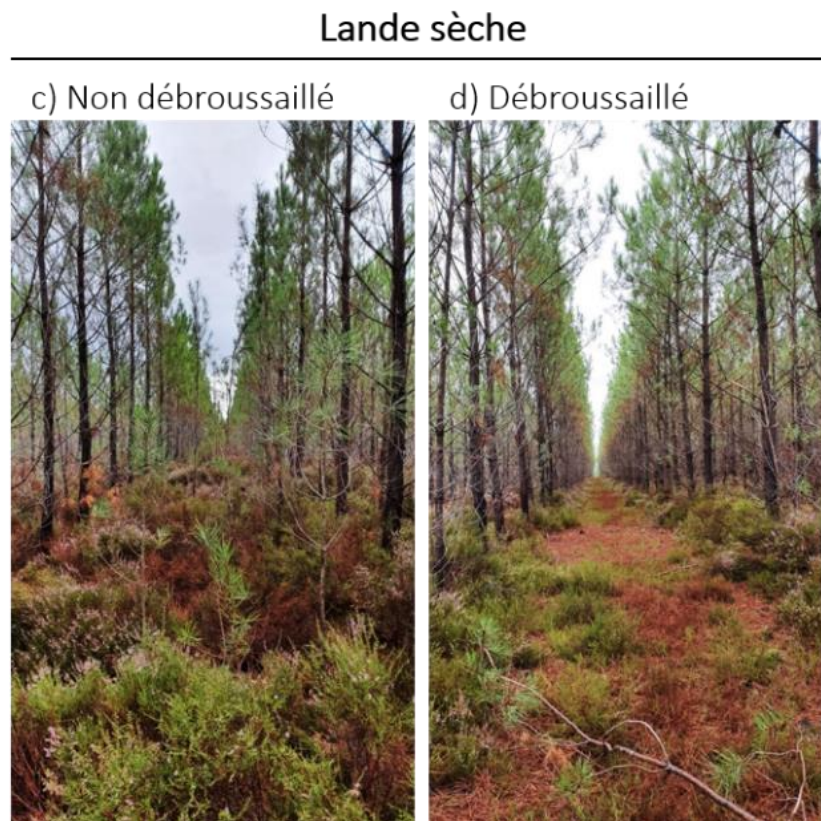


Figure 10 Photographies montrant l'impact du traitement d'élimination du sous-bois 3 ans après le dernier passage du rouleau landais dans la lande sèche. Ces photographies ont été prises le 01/10/2020 par Lucie Bon.

II.3. Design expérimental et interventions humaines

Chaque site est organisé en 4 blocs, chacun subdivisé en 4 parcelles, pour un total de 16 parcelles par site, et donc 32 parcelles dans l'ensemble du dispositif expérimental. Toutes les parcelles sont des combinaisons factorielles d'un traitement de fertilisation au phosphore (F) et d'un traitement d'élimination du sous-étage avec des outils de débroussaillage (D) (**Figure 11**). Pour soulager la végétation de sa principale limitation en phosphore, la moitié des parcelles ont été fertilisées avec une dose de $80 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$ en lande humide et de $60 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$ en lande sèche (**Figure 12**). De manière croisée, la moitié des parcelles a été régulièrement débarrassée du sous-bois à l'aide d'un rouleau à lames, localement dénommé « rouleau landais », qui permet de broyer le sous-bois sans exporter la biomasse (**Figure 12**). À notre connaissance, cette pratique n'affecte pas la qualité des tissus du sous-bois. En raison de la conception de la

plantation d'arbres, les rouleaux landais ne peuvent être utilisés que dans les inter-rangs, ce qui signifie que la végétation dans les rangées d'arbres n'est pas contrôlée (**Figure 8** et **Figure 9**).

Comme l'indique la **Figure 12**, les deux sites ont été suivis régulièrement dès leur plantation. Les traitements d'élimination du sous-bois sont intervenus lors de la plantation dans les deux stations, puis lors des années 2008, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014 et 2015 en lande humide, et des années 2012, 2013 et 2017 en lande sèche (où la croissance de la végétation est plus lente qu'en lande humide ; Jolivet et al., 2007). La croissance des pins a également été suivie au cours du temps à l'aide de deux mesures : la circonférence et la hauteur. La circonférence du tronc est mesurée à la base du tronc pour les jeunes pins, puis à hauteur de poitrine (DBH = *diameter at breast height*) sur des pins plus matures. Les mesures de hauteur de pins ont été effectuées dans un premier temps à l'aide de perches télescopiques, puis à l'aide d'un télémètre laser lorsque les arbres sont devenus trop grands pour les perches. Ces données de croissance sont exploitées dans l'**Article 1 / Chapitre 3**.

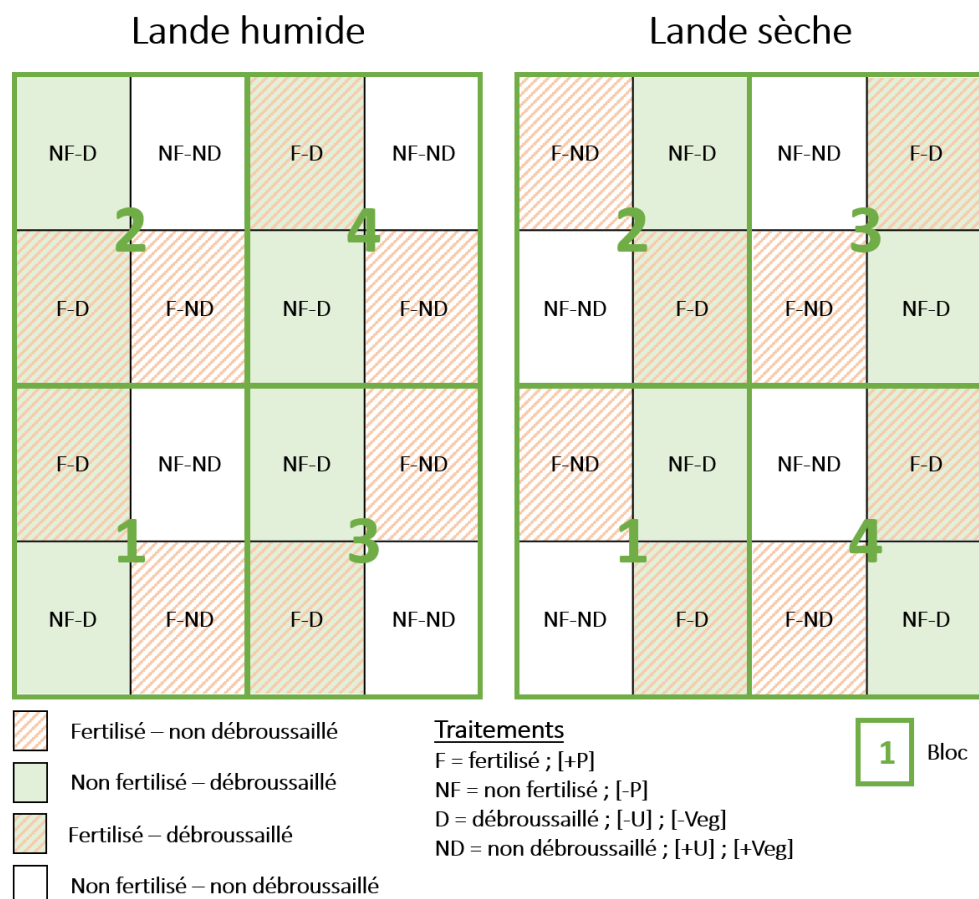


Figure 11 Description du design expérimental en lande humide et en lande sèche (adapté d'un schéma de Pierre Trichet)

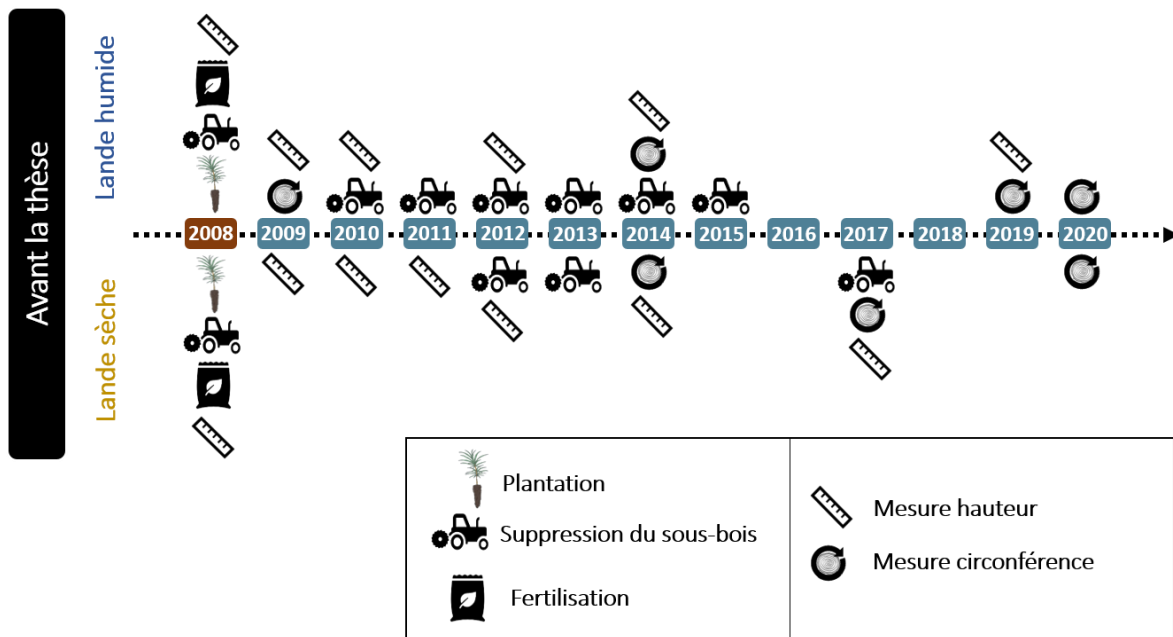


Figure 12 Frise chronologique des interventions et mesures ayant eu lieu depuis la plantation, et avant la thèse

II.4. Campagnes de terrain et méthodes employées au cours de la thèse

La **Figure 13** récapitule les dispositifs expérimentaux mis en place, ainsi que les interventions sur les sites ayant eu lieu depuis le début de la thèse. Des sondes microclimatiques ont été installées en novembre 2020 pour mesurer l'humidité et la température du sol pendant la durée de toutes les expériences. Elles ont permis d'évaluer les conditions environnementales dans lesquelles les communautés microbiennes se développent avec/sans apport de phosphore (**Article 1 / Chapitre 3**), en présence/absence de sous-bois (**Article 2 / Chapitre 4**) ou en présence/absence d'une sécheresse amplifiée (**Article 3 / Chapitre 5**).

Nous avons collecté et envoyé des échantillons dans le cadre de deux projets extérieurs à la thèse : ForeADN et BugNet (**Figure 13**). ForeADN vise à développer et à optimiser une méthode de métabarcoding utilisée dans une perspective de bio-indication, car elle donne une qualification de base de la biodiversité et/ou de l'impact des pratiques de gestion. Leur protocole identifie cinq groupes : les bactéries, les champignons, les arthropodes, les métazoaires et les plantes. BugNet est un réseau mondial de recherche collaborative qui vise à évaluer l'impact des herbivores invertébrés et des champignons pathogènes sur les communautés et les systèmes végétaux. Lors des échantillonnages pour BugNet, nous avons également récolté des plantes du sous-bois pour analyser certains traits (Specific Leaf Area, Leaf Dry Matter content, contenu en éléments), et les résultats des analyses sur parties aériennes sont utilisés dans la discussion

générale du manuscrit (**Tableau 2** et **Tableau 3**) et ceux sur parties souterraines ont été placés en annexes (**Appendix 17** et **Appendix 18**).

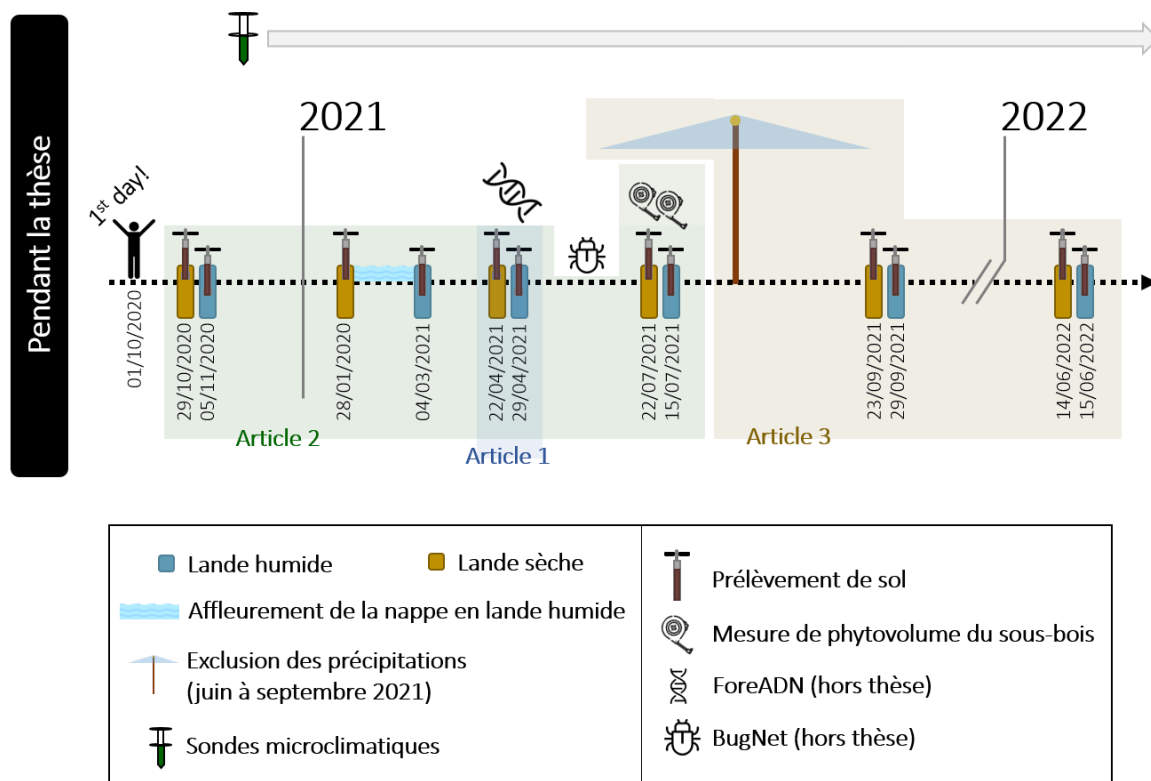


Figure 13 Frise chronologique de mise en place des dispositifs expérimentaux, des périodes de mesures et campagnes de prélèvement de sol ayant eu lieu pendant la thèse

L'objectif principal de l'**Article 1 / Chapitre 3** était d'examiner les effets de l'élimination du sous-bois et de la fertilisation, deux pratiques sylvicoles couramment employés, sur les stocks de C dans la biomasse végétale ainsi que dans le sol sous-jacent et les activités enzymatiques liées au C dans les deux types de lande. Cette étude se base sur une unique campagne de prélèvement ayant eu lieu au printemps 2021. Les méthodes sont récapitulées dans le **Tableau 1** et détaillées dans la section « *Materials and methods* » du chapitre 3.

L'**Article 2 / Chapitre 4** visait à explorer les effets de la gestion du sous-bois sur le fonctionnement microbien du sol et la dynamique du carbone dans les deux stations forestières expérimentales, au cours des quatre saisons d'une année de suivi. Les campagnes de terrain sur lesquelles sont basés ces travaux ont eu lieu au début de chaque saison, à partir de l'hiver 2020 et jusqu'à l'été 2021 (**Figure 13**). Les prélèvements ont été faits dans toutes les parcelles des deux sites, mais des raisons logistiques (panne prolongée de matériel d'analyse) nous ont poussés à n'inclure que les parcelles non fertilisées dans les analyses. Les analyses effectuées

pour ces travaux sont récapitulées dans le **Tableau 1** et décrites dans la section « *Materials and methods* » du chapitre 4.

Enfin, l'Article 3 / Chapitre 5 avait pour objectif principal de déterminer si la végétation du sous-bois pouvait atténuer les effets d'une sécheresse estivale prolongée expérimentalement (pour mimer celles prédites à l'avenir) sur plusieurs fonctions des communautés microbiennes, ainsi que sur leurs capacités de récupération après plusieurs mois. Pour ce faire, nous avons mis en place des systèmes expérimentaux permettant de modifier les conditions microclimatiques du sol (augmentation modérée de la température et exclusion des précipitations sur une zone restreinte ; **Figure 25**) de juin à septembre 2021 et récolté du sol immédiatement à la suite de cette période, puis neuf mois après (**Figure 13**). De la même façon que pour les autres chapitres, les méthodes employées sont listées dans le **Tableau 1** et détaillées dans la section « *Materials and methods* » du chapitre 5.

Tableau 1 Récapitulatif des facteurs, variables de réponses et méthodes étudiés et utilisés dans chaque article du manuscrit

cf.	Article 1 Chapitre 3	Article 2 Chapitre 4	Article 3 Chapitre 5
Mots clefs	Forêt, sol, élimination du sous-bois, fertilisation, stocks de carbone, activité enzymatique extracellulaire	Propriétés physico-chimiques du sol, activité microbienne, interactions plantes-sol, essais enzymatiques, variation saisonnière	Gestion forestière, changements globaux, microclimat du sol, processus du sol, analyses enzymatiques, MicroResp, exclusion des précipitations
Facteurs	Site Gestion du sous-bois Profondeur du sol Fertilisation au P - -	Site Gestion du sous-bois Profondeur du sol - Saison -	Site Gestion du sous-bois - - - Exclusion des précipitations
Variables	Biomasse sous-bois Croissance pins Activités enzymatiques hydrolytiques Stocks de C de l'écosystème	Microclimat du sol Propriétés physico-chimiques du sol Biomasse microbienne Activités enzymatiques hydrolytiques	Microclimat du sol Activités enzymatiques hydrolytiques Activités enzymatiques oxydatives Capacités cataboliques microbiennes
Méthodes	Hauteurs des pins Dosages élémentaires totaux Phytovolume du sous-bois Equations allométriques Analyses enzymatiques hydrolytiques	Utilisation de sondes microclimatiques Dosage élémentaires disponibles Fumigation-extraction Analyses enzymatiques hydrolytiques	Exclusion des précipitations Utilisation de sondes microclimatiques Analyses enzymatiques hydrolytiques Analyses enzymatiques oxydatives MicroResp

III. Effects of fertilisation and understory removal on aboveground and belowground carbon stocks in wet and dry moorlands in south-western France

Authors: Lucie Bon, Laurent Augusto, Jonathan Gaudry, Mark R. Bakker, Catherine Lambrot, Sylvie Milin, Pierre Trichet, Nicolas Fanin

Abstract

Forests provide essential ecosystem services such as wood production and soil carbon storage, which can be influenced by forest management. Fertilisation and understory removal are common practices set up in managed forests to reduce tree mortality and relieve trees from their main limitations, but their effects on belowground functioning and soil carbon storage are still unclear. In this study, we investigated the effects of phosphorus fertilisation, understory removal and their interaction on the carbon stored in the ecosystem and soil enzyme activities in two contrasting moorlands in south-western France (dry and wet moorlands) planted with maritime pines (*Pinus pinaster* Ait.). In the wet moorland, we found that fertilisation and understory removal had a positive effect on tree biomass, but they did not affect soil carbon stocks nor carbon-related enzyme activities. In the dry moorland, understory removal had a significant positive effect on tree biomass and a strong negative effect on topsoil organic carbon stocks and carbon-related enzyme activities. Overall, understory removal did not affect total carbon stocks at the ecosystem scale due to compensatory effects between carbon pools, i.e. the increase of carbon stored in the aboveground biomass was cancelled by a decrease of carbon stored in the soil. These results highlight the importance of adapting forest practices depending on the environmental context and carbon sequestration objectives.

Keywords: forest, soil, understory removal, fertilisation, carbon stocks, extracellular enzyme activity.

Effets de la fertilisation et de l'élimination du sous-bois sur les stocks de carbone aériens et souterrains dans les landes humides et sèches du sud-ouest de la France

Résumé français

Les forêts fournissent des services écosystémiques essentiels tels que la production de bois et le stockage du carbone dans le sol, qui peuvent être influencés par la gestion forestière. La fertilisation et l'élimination du sous-bois sont des pratiques courantes mises en place dans les forêts gérées pour réduire la mortalité des arbres et les soulager de leurs principales limitations, mais leurs effets sur le fonctionnement souterrain et le stockage du carbone dans le sol ne sont toujours pas clairs. Dans cette étude, nous avons examiné les effets de la fertilisation au phosphore, de l'élimination du sous-bois et de leur interaction sur le carbone stocké dans l'écosystème et les activités enzymatiques du sol dans deux landes contrastées du sud-ouest de la France (landes sèches et humides) plantées de pins maritimes (*Pinus pinaster* Ait.). Dans la lande humide, nous avons constaté que la fertilisation et l'élimination du sous-bois avaient un effet positif sur la biomasse des arbres, mais qu'elles n'affectaient pas les stocks de carbone du sol ni les activités enzymatiques liées au carbone. Dans la lande sèche, l'élimination du sous-bois a eu un effet positif significatif sur la biomasse des arbres et un effet négatif important sur les stocks de carbone organique de la couche supérieure et sur les activités enzymatiques liées au carbone. Dans l'ensemble, l'élimination du sous-bois n'a pas affecté les stocks totaux de carbone à l'échelle de l'écosystème en raison d'effets compensatoires entre les réservoirs de carbone, c'est-à-dire que l'augmentation du carbone stocké dans la biomasse aérienne a été annulée par une diminution du carbone stocké dans le sol. Ces résultats soulignent l'importance d'adapter les pratiques forestières en fonction du contexte environnemental et des objectifs de séquestration du carbone.

Mots-clés : forêt, sol, élimination du sous-bois, fertilisation, stocks de carbone, activité enzymatique extracellulaire.

1. Introduction

Forests cover more than 30 % of worldwide land area and provide multiple goods and services that are essential to mankind, such as biomass production and carbon (C) storage (Krieger, 2001; Bonan, 2008). Carbon in forested ecosystems is fixed *via* photosynthesis by trees and the understory vegetation, and distributed across different compartments: aboveground biomass, belowground biomass and soils. The latter is considered to be the largest C reservoir in global forests containing 44 % of the organic C (estimation based on 1 m of soil depth), followed by living biomass with 42 % (aboveground and belowground biomass undifferentiated), and deadwood forest floor with about 13 % (Pan et al., 2011). One of the main factors limiting C fixation and inputs towards the soil is nutrient availability, notably because it strongly drives tree growth (Augusto et al., 2017). In particular, it has been shown that phosphorus (P) is one of the main elements limiting net primary productivity in many ecosystems (Hou et al., 2021), and especially in regions characterised by old or quartz-rich substrates such as the Landes de Gascogne forest in south-western France (Achat et al., 2009; Trichet et al., 2009; Vitousek et al., 2010). Water is another major factor controlling net primary productivity in forests (Guada et al., 2016; Hartmann et al., 2018), mainly due to its direct impact on tree nutritional and hydric status (Gholz et al., 1990; Schlesinger et al., 2016). In a context of global change in which soil resources (water and nutrients) can be diminishing, mainly due to an increasing water deficit (e.g. drought) and the depletion of non-renewable nutrients (e.g. phosphorus), it seems essential to implement innovative local practices to allow supply of ecosystem services such as biomass production and carbon storage in the long term.

Two of the most commonly used forest management practices are understory management and fertilisation (Nohrstedt, 2001; Albaugh et al., 2003; Balandier et al., 2006). The presence of understory vegetation strongly influences water availability, whereas P fertilisation increases soil phosphate availability for sustaining high tree growth (Riegel et al., 1992; Trichet et al., 2009). Thus, it is often recommended to fertilise and remove the understory vegetation at planting in order to promote tree establishment and growth (Albaugh et al., 2003; Balandier et al., 2006). However, the effect of understory removal and fertilisation depends on the site conditions (Trichet et al., 2009; Chen et al., 2019). In our study region in south-western France, trees in wet sites (hereafter referred to as *wet moorlands*) are mainly limited by nutrients, whereas trees in dry sites (hereafter referred to as *dry moorlands*) are particularly limited by access to water (Jolivet et al., 2007; Trichet et al., 2008). In addition, the composition of the understory vegetation is also a key factor influencing environmental resources. For instance, common gorse (*Ulex Europaeus* L., usually abundant along with herbaceous species

in wet moorlands) is a nitrogen (N)-fixing species that enhances N-inputs into the soil (Augusto et al., 2005; Vidal et al., 2019). On the other hand, ericaceous shrubs in association with ericoid mycorrhizal fungi are usually dominant in dry moorlands (Trichet et al., 1999; Fanin et al., 2022a). Their association influences the accumulation of organic matter (OM) due to the production of poor quality litter by ericaceous species and highly melanised fungal necromass by ericoid fungi (Clemmensen et al., 2015; Fanin et al., 2022a). Furthermore, it is important to note that the removal of the understory vegetation can also modify the soil microclimate (Wang et al., 2014), as well as reduce OM inputs into the soil (Yang et al., 2018). Therefore, although fertilisation and understory removal can have positive effects on nutrient and water availability for tree growth (South et al., 2006), and in turn on aboveground C biomass, the consequences on belowground C storage are relatively unknown, and may further depend on the environmental context.

Once C has entered the system, OM decomposition is one of the key factors controlling OM accumulation in forest soils. Decomposition is carried out by extracellular enzyme activities (EEAs) synthesized mainly by soil microorganisms that catalyse various reactions through the depolymerisation and oxidation of simple and complex molecules within the organic matter (Burns et al., 2013; Alberti et al., 2017; Fanin et al., 2022b). The study of EEAs can thus provide essential information on mineralization processes and on the way by which soil microbial communities may control C, N and P biogeochemical cycles (Burns et al., 2013; Fanin et al., 2016; Nannipieri et al., 2018). In particular, the storage of organic C is impacted by the nature of the C added to the environment and by the quantities of litter inputs (Jastrow et al., 2007; Augusto and Boča, 2022), which may both decrease with increasing soil depth (Fierer et al., 2003). Understory removal is expected to have negative effects on the production of C-hydrolytic enzymes following a decrease in C inputs (Yang et al., 2019; Maxwell et al., 2020). Similarly, P fertilisation has been shown to decrease phosphatase activities due to greater availability of phosphate in solution (Fox and Comerford, 1992), and should thus increase C:P enzyme ratios due to greater energy limitation (Fanin et al., 2012; Soong et al., 2018). However, very few studies have evaluated the interactions between understory removal and fertilisation on EEAs, and even less along the soil profile.

In this study, the main objective was to investigate the effects of understory removal and fertilisation on (i) C stocks in the plant biomass as well as in the underlying soil and (ii) C-related enzyme activities. To do this, we measured tree and understory biomass and collected soil samples in two experimental pine forests representative of the Landes de Gascogne region. The first site is located in wet moorlands and its vegetation is rather diversified with a co-

dominance of gorse and molinia (an herbaceous species), which typically produce a high quality litter with a low C:N ratio (Hoorens et al., 2003; Ganjgunte et al., 2005). The second site in dry moorlands is dominated by ericaceous shrubs, which typically produce nutrient-poor quality litter characterised by a high C:N ratio (Miller, 1979). Within these sites, plots with P fertilisation and understory removal treatments have been implemented in 2008 and the trees were measured regularly since then. Soil samples were collected during the spring in 2021 when the vegetation and soil microbial communities are most active. Following this sampling campaign, we measured EEAs related to the C cycle, organic C stocks in the soils and estimated tree growth and C stocks in the aboveground biomass. We hypothesized that (H₁) understory removal would have a greater impact on soil C stocks, EEAs and tree C biomass in dry moorlands than in wet moorlands. Indeed, water availability being the most limiting factor in these relatively dry environments, we expected that competition for water would be the main limiting factor. In contrast, we hypothesized that (H₂) P fertilisation would have a greater impact on soil C stocks, EEAs and tree C biomass in wet moorlands than in dry moorlands. Indeed, nutrient availability being the most limiting factor for tree growth in these relatively wet environments (Trichet et al., 2008), we expected that P availability would be the main limiting factor. The main originality of our study is to assess simultaneously C stocks in plant biomass and in the soil in two contrasting environments in order to investigate the consequences of two common forest management practices on aboveground-belowground C pools.

2. Materials and methods

2.1. Experimental sites and sample collection

We conducted this study in two plantation forests in south-western France, located in the Landes de Gascogne forest. The forest region is usually described based on four site classes depending on the topography and the groundwater depth: the forest coastal dunes (~ 10 % of the forest surface area), and the inland moorlands composed of wet (~ 45 %), mesic (~ 30 %) and dry (~ 15 %) moorlands (Trichet et al., 1999). The sites chosen for this study are representative of the wet moorlands and the dry moorlands, as their functioning are the most contrasted within the inland area. The main difference is due to the water table level, which is generally below 2 meters deep in dry moorlands whereas it is less than one meter deep in wet moorlands, and thus upwelling events may occur when precipitations are high. The experimental design is thus composed of two sites: the “wet moorland” site (44°50'49.18" N, 0°53'43.68" W, elevation of 48 m asl) and the “dry moorland” site (44°10'53.60" N, 1°05'45.40"

W, elevation of 50 m asl). From planting in 2008 to 2021 (included), the mean annual temperature was 10.8 °C and 11.4 °C, and the mean annual cumulated rainfall was 841 mm and 1050 mm in wet site and dry site, respectively. Most of the precipitation occurs from fall to early spring, and summers are usually dry. The soil type is similar between the two study sites as it is a podzol, characterised by a coarse texture (> 90% sand) and a low soil fertility (**Appendix 1**), especially when considering P pools (Trichet et al., 2009; Augusto et al., 2010). The wet moorland is dominated by perennial herbaceous species (*Molinia caerulea*) and nitrogen-fixing shrubs such as gorses (*Ulex europaeus* and *Ulex minor*), and buckthorn (*Frangula alnus*), whereas in the dry moorland the understory is largely dominated by ericaceous shrubs such as *Erica cinerea* and *Calluna vulgaris* and mosses, with small patches of other woody plants.

In each of the two experimental sites, the former pine stand was cleared, and 16 plots (surface area: wet moorland = 640 m²/plot; dry moorland = 900 m²/plot) were set up to test four treatments (control, P-fertilisation, understory removal, P-fertilisation combined with understory removal), repeated in four blocks. P-fertilizer was applied in the areas dedicated to the fertilisation treatment (80 kg P₂O₅ ha⁻¹ in the wet moorland and 60 kg P₂O₅ ha⁻¹ in the dry moorland). Then, in 2008, the sites were planted with seedlings of maritime pine (*Pinus pinaster*). Seedlings were planted every 2 m along ridges that were separated from each other by 4 m-wide furrows, resulting in a tree density of 1250 trees ha⁻¹. Fertilisation with P only occurred at tree planting, whereas understory removal was performed (in the areas dedicated to the understory removal treatment) by bladed rollers during summers 2008, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014 and 2015 in the wet moorland and during summers 2012, 2013 and 2017 in the dry moorland. Because of the tree plantation design, bladed rollers were only used in the furrows, meaning that the vegetation in the tree ridges was not controlled. Sample collection was performed in the two sites between April 22nd and 29th 2021. In each plot, we collected forest floor (layer of shed vegetative parts) using a 10 cm × 20 cm quadrant. Three samples were collected at the centre of the furrow (about 2 m from the planting row) and then grouped to be representative of the plot. Then, at the same three spots, we collected a soil core down to 30 cm deep. First, the topsoil layer was sampled with a large corer (diameter = 8 cm; length = 15 cm), which was then split in two samples (0-5 and 5-15 cm). Then, the 15-30 cm layer was sampled with a thinner corer (diameter = 48 mm). The three replicates were pooled into a unique sample per layer. To account for possible bias due to temporal and spatial variability during soil collection, additional three soil cores per plot were collected in autumn 2020, winter 2020-2021, and summer 2021, and analysed to have a robust estimation (n = 4 seasons × 3 = 12 cores per

plot) of soil C stocks at the plot scale (Vanguelova et al., 2016). Soil samples were sieved at 2 mm the day after sampling and kept at -20 °C. Then a first aliquot was used for extracellular enzyme activities measurements, and a second one for soil moisture and organic C assessments. In total, we collected 32 forest floor samples (2 sites × 4 blocks × 4 treatments × 1 layer), 96 soil samples collected for enzymes and soil moisture analyses (2 sites × 4 blocks × 4 treatments × 3 layers) and 384 soil samples for soil C stocks measurements in the mineral layers (4 seasons × 2 sites × 4 blocks × 4 treatments × 3 layers).

2.2 Forest floor and soil chemical analyses

Forest floor samples were sorted, dried at 50 °C until weight stabilization, and then grounded and homogenized. Total C content was then determined by dry combustion (Matejovic, 1997) with an elemental analyser (Thermo Finnigan Flash EA1112 Series USA) on about 3-4 mg of a representative aliquot of each sample. Similarly, soil samples were dried at 50 °C until constant weight and then ground to obtain finer particles of about 5 µm. Total C was determined by dry combustion on a sample of about 30-40 mg of ground soil dried at 50 °C.

2.3 Ecosystem aboveground biomass

Maritime pine aboveground biomass was estimated using field measurements realized in 2020 (n= 80 trees/plot in the wet moorland site, and n=120 trees/plot in the dry moorland site), 12 years after tree plantation. Tree height and diameter at breast height (DBH) were measured in 2020. The biomass of each aboveground pine component was calculated using models developed by Shaiek et al. (2011):

$$\text{Stem biomass (kg tree}^{-1}\text{)} = 2225 \times \text{DBH}^{2.56} \times \text{Age}^{0.19}$$

$$\text{Branch biomass (kg tree}^{-1}\text{)} = 1883 \times \text{DBH}^{2.47} \times \text{Age}^{-0.29}$$

$$\text{Needle biomass (kg tree}^{-1}\text{)} = 1916 \times \text{DBH}^{2.07} \times \text{Age}^{-0.67}$$

Additionally, during the summer of 2021, we determined the understory height and vegetation cover in each plot of the two sites by separating the species into five functional groups (ericaceous, little woody, gorse, bracken, and herbs). We then assessed the ‘phytovolume’ (Gonzalez et al., 2013; Vidal et al., 2021) in a 1 m large zone along two 15 m transects arrayed perpendicularly to the tree ridges and furrows. A phytosquare was established at the endpoints of each of the two transects in the tree furrow, with a total on four phytosquares in each plot. Phytovolume assessments were carried out by the same two operators in all plots, to reduce potential operator bias.

2.4 Estimation of carbon stocks in different compartments

Our objective was to assess C stocks for the following compartments: pine biomass, understory biomass and soil. Soil organic carbon stocks (SOC stocks; Mg C ha⁻¹) were calculated using equivalent soil mass for each soil layer separately using a cubic spline interpolation (Wendt and Hauser, 2013). Total soil C stocks for the top 30 cm were obtained by summing the mean SOC stocks of each layer. Forest floor C stocks were estimated by multiplying the dry weight of the sample with its total C content measured by dry combustion, and then added to soil C stocks. Pine and understory C stocks were based on the sum of aboveground and belowground C stocks. First, aboveground pine C stocks (Mg C ha⁻¹) were estimated using C content values (mg C g⁻¹) for each of the three components biomass (as described above) from Bert and Danjon (2006). Then belowground pine C stocks were assessed using allometric equations to determine taproot and coarse roots biomass from Augusto et al. (2015) and fine root biomass from Achat et al. (2018), and then C content data from Bert and Danjon (2006) were used to convert them to C stocks. Aboveground understory C stocks (Mg C ha⁻¹) were estimated in furrows using C content data obtained using the dry combustion method (described above) on understory samples collected on both sites. Belowground understory biomass was estimated using root/shoot ratios from the literature measured on plant species originating from the same region (Gonzalez et al., 2013). Then, understory C stocks were assessed by multiplying understory biomass and C content data measured by combustion on aboveground understory samples from each site for aboveground C stocks, and data from Ma et al. (2018) for belowground C stocks.

2.5 C-related extracellular enzyme activities measurements

Extracellular enzyme activities have been assessed on samples collected during spring 2021, using soil aliquots which were stored at -20 °C until measurement of the enzyme activities. We measured the potential activity of four hydrolytic soil enzymes that catalyse the degradation of organic carbon (β -1,4-glucosidase [BG]), 1,4- β -D-cellobiohydrolase [CBH], α -1,4-glucosidase [AG], and β -xylosidase [XYL]) (Bell et al., 2013; Fanin et al., 2016). The assays were conducted by homogenizing 2.75 g of the unfrozen soil sample in 91 ml of 16.25 mM sodium acetate buffer pH 3.9 in a Waring blender for 1 min. Soil suspensions of two technical replicates were then added to 96-deepwell (800 μ l) microplates using an eight-channel electronic pipette (Eppendorf Xplorer Plus, Hamburg, Germany). Additional quench control replicates of the soil suspension, 4-methylumbelliferone or 7-amino-4-methylcoumarin standard curves (200 μ l of respectively 0-100 μ M and 0-10 μ M concentrations) and controls without substrate addition

(soil mixed with 200 μl of water), were included with each sample. Soil suspensions were incubated with fluorometric substrates at 25 °C for 3 h. After the incubation period, plates were centrifuged at 3000 rpm for 3 min, and then 250 μl of the supernatant was transferred from each well into a black flat-bottomed 96-well plate. The fluorescence was measured by a microplate reader (Synergy H1 microplate reader, Biotek, Winooski, USA) using an excitation wavelength at 365 nm and an emission wavelength at 450 nm. Soil moisture was assessed for each sample by comparing the fresh soil weight to the dry soil weight after drying for 72 hours at 50°C. Enzyme activities were calculated as rates in $\text{nmol g}^{-1} \text{ dry soil h}^{-1}$ and then converted to quantities in mmol kg^{-1} . Finally, we summed the BGLU, CBH, AGLU, and XYL quantities as a measure for total C-related enzyme activity.

We used specific enzyme activities, defined as the enzyme activities by unit of soil organic carbon (Fanin et al., 2022b), to normalize differences in soil organic carbon contents. This allows a better comparison of soil microbial activities under different soil management practices.

2.6 Statistical analyses

All the statistical analyses were carried out using R software (version 4.2.1). A first mixed model was performed to assess the effects of fertilisation (P fertilisation *versus* no fertilisation), understory removal (understory removal *versus* no understory removal) and their interaction on aboveground understory and pine biomass in furrows in wet and dry moorlands, separately. A second mixed model was used to assess the effects of fertilisation, understory removal, soil depth (three horizons as levelled factors) and their interactions on soil organic carbon stocks and C-related extracellular enzyme activities in wet and dry moorlands, separately. Blocks were included as a random factor in both models to account for the spatial structure of our experimental design, and plots were nested within the block random factor to enable the comparison of treatments within each block separately. The parametric assumptions of the models were verified and considered as adequate to validate their use. Tukey's post-hoc tests were used to apply contrasts between treatments in each site with $\alpha = 0.05$ used as the level to define significance. This was done both for total understory and pine aboveground biomass at each site. We then performed this post-hoc test to test the differences in SOC stocks between treatments for each soil layer and at each site. Finally, to test whether there were treatment effect differences on total ecosystem C pools between the two sites, we conducted the post-hoc test for each site. The descriptive data used to compare the effects of the treatments are the means and standard error.

3. Results

3.1 Effect of fertilisation and understory removal on understory aboveground biomass

Total understory aboveground biomass in furrows – that is areas in stands that can be covered by a bladed roller pulled by a tractor – was similar in plots where the understory was removed between the wet moorland (mean \pm standard error = 1.80 ± 0.15 Mg ha⁻¹; **Figure 14a**) and the dry moorland (1.71 ± 0.12 Mg ha⁻¹; **Figure 14b, Appendix 2**). In contrast, in plots without understory removal, the biomass was lower in the wet moorland (3.90 ± 0.38 Mg ha⁻¹) than in the dry moorland (6.94 ± 0.73 Mg ha⁻¹; **Appendix 2**). Understory vegetation of the wet moorland was more diversified than that of the dry moorland, as the five surveyed plant groups were represented in the wet moorland (i.e. gorse, ericaceous, little woody plants, bracken and herbs), whereas only two (i.e. ericaceous and little woody plants) were present in the dry moorland. The plant community in the wet moorland was dominated by herbs, representing 51 % of total understory aboveground biomass (1.45 ± 0.11 Mg ha⁻¹), followed by gorse with 21 % (0.59 ± 0.16 Mg ha⁻¹) and ericaceous shrubs with 18 % (0.51 ± 0.13 Mg ha⁻¹). Little woody plants (0.19 ± 0.06 Mg ha⁻¹) and bracken (0.11 ± 0.07 Mg ha⁻¹) were also represented in this study site, but to a lesser extent **Figure 14a**). In contrast, plant community in the dry moorland was dominated by ericaceous species, representing 99.7 % of total understory aboveground biomass (4.31 ± 0.76 Mg ha⁻¹), whereas other woody plants were negligible (0.01 ± 0.003 Mg ha⁻¹) (**Figure 14b**).

Fertilisation did not have any significant effect on understory aboveground biomass in either of the sites (**Figure 14, Table 1**). On the other hand, understory removal had a strong and significant effect on understory aboveground biomass in the furrows, and this effect differed between sites (**Figure 14, Table 1**). Biomass of the understory was twofold higher in the control plots (+U) compared with the removal plots (-U) in the wet moorland (3.90 ± 0.38 Mg ha⁻¹ vs. 1.80 ± 0.15 Mg ha⁻¹; **Figure 14a**), while the biomass was 4 times higher in the control plots compared to the removal plots the dry moorland (6.94 ± 0.73 Mg ha⁻¹ vs. 1.71 ± 0.12 Mg ha⁻¹; **Figure 14b**). We did not find any interactive effect between fertilisation and understory removal on understory biomass on either of the sites (**Table 1**).

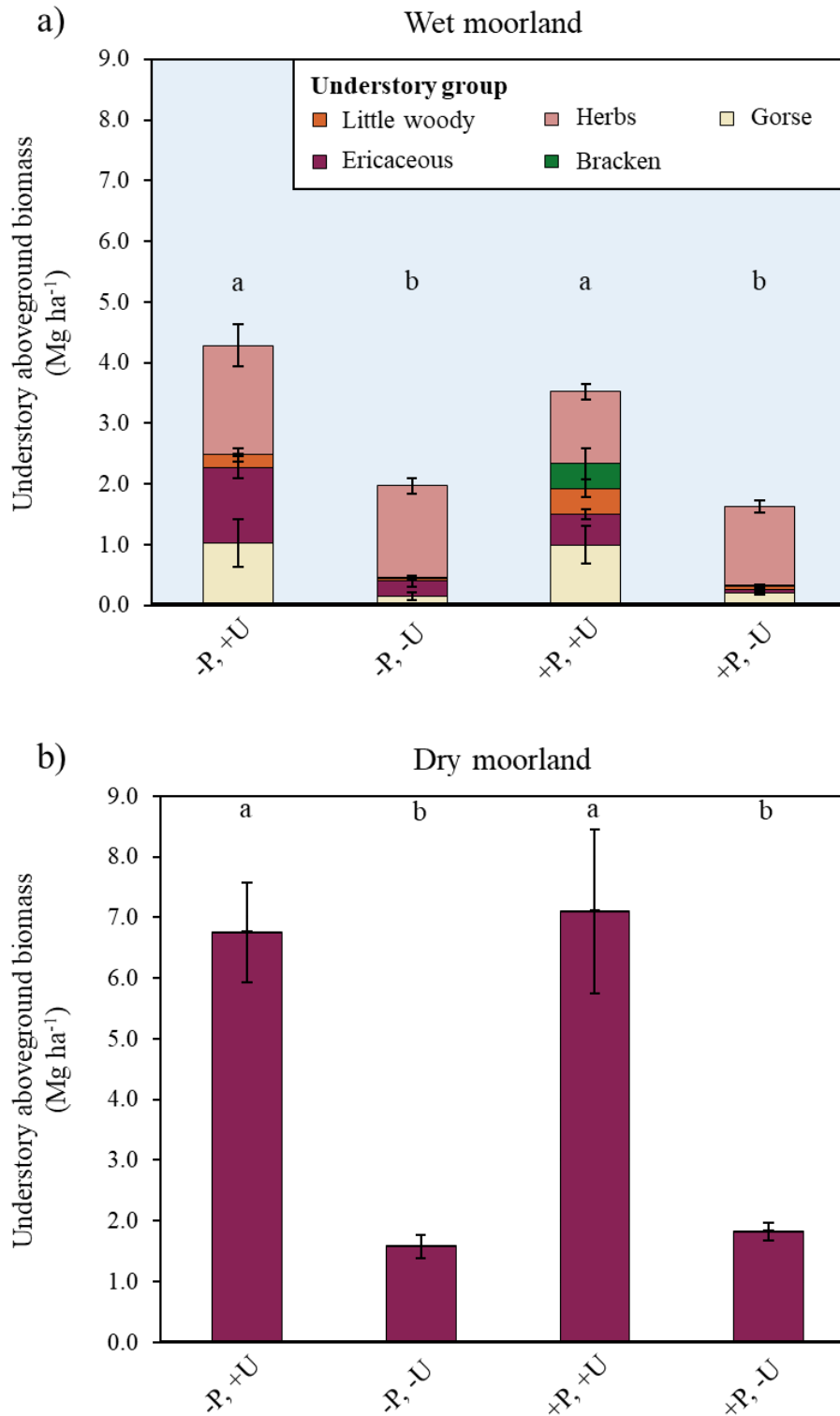


Figure 14 Aboveground biomass of the five understory groups in the furrows present on wet and dry moorlands in all the treatments (-P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed). The lowercase letters show significant differences between treatments and were determined using a post-hoc Tukey test. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.

Table 1 Results of the linear mixed model to test for the effects of fertilisation, understory removal and their interactions on understory and pine aboveground biomass in furrows and pine height in 2020 in wet (left) and dry (right) moorlands, respectively. Significant results are in bold.

<i>Understory aboveground biomass</i> (Mg ha ⁻¹)	Wet moorland				Dry moorland			
	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
Fertilisation (P)	1	9	2.83	0.127	1	9	0.22	0.651
Understory Removal (U)	1	9	41.57	0.0001	1	9	68.29	<.0001
P × U	1	9	0.43	0.530	1	9	0.01	0.940
<i>Pine height</i> (cm)	Wet moorland				Dry moorland			
	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
Fertilisation (P)	1	9	33.82	0.0002	1	9	0.71	0.415
Understory Removal (U)	1	9	13.07	0.005	1	9	66.87	<.0001
P × U	1	9	2.30	0.164	1	9	0.94	0.356
<i>Pine aboveground biomass</i> (kg tree ⁻¹)	Wet moorland				Dry moorland			
	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
Fertilisation (P)	1	9	37.58	0.0002	1	9	0.53	0.469
Understory Removal (U)	1	9	24.86	0.001	1	9	86.76	<.0001
P × U	1	9	1.39	0.262	1	9	0.88	0.379

3.2 Effect of fertilisation and understory removal on pine growth

Twelve years after plantation, pine height was higher in the wet moorland (mean ± se = 975 ± 22 cm) compared to the dry moorland (679 ± 25 cm) (**Figure 15a** and **b**, respectively). Fertilization had a strong significant effect on pine height in the wet moorland, while understory removal had a significant effect on pine height in both sites (**Figure 15a** and **b**, **Appendix 2**). Fertilisation significantly increased pine height by 13.2 % in the wet moorland (1035 ± 15 cm in fertilised plots vs. 915 ± 28 cm in unfertilised plots) (**Figure 15a**, **Table 1**). On the contrary, we did not find any significant effect of fertilisation on pine heights in the dry moorland (**Figure 15b**, **Table 1**). Understory removal significantly increased pine height by 8.2 % in the wet moorland and by 29.5 % in the dry moorland (**Figure 15a** and **b**, **Table 1**). We did not find any interactive effect of fertilisation and understory removal on pine height in any of the sites (**Table 1**).

The effects of fertilisation and understory removal on pine aboveground biomass were similar to those on pine height. In the wet moorland, fertilisation increased pine aboveground biomass by 36 % (p -value < 0.001) (**Figure 15c**). Similarly, we found that removing the understory increased pine aboveground biomass by 28 % (p -value = 0.001) (**Figure 15c**). In the dry moorland, fertilisation did not have a significant effect on pine aboveground biomass, but understory removal had a strong positive impact and increased pine aboveground biomass by 98 % (p -value < 0.001) in comparison to plots where the understory layer was present

(Figure 15d). We did not find any interactive effect of fertilisation and understory removal on pine aboveground biomass in any of the sites.

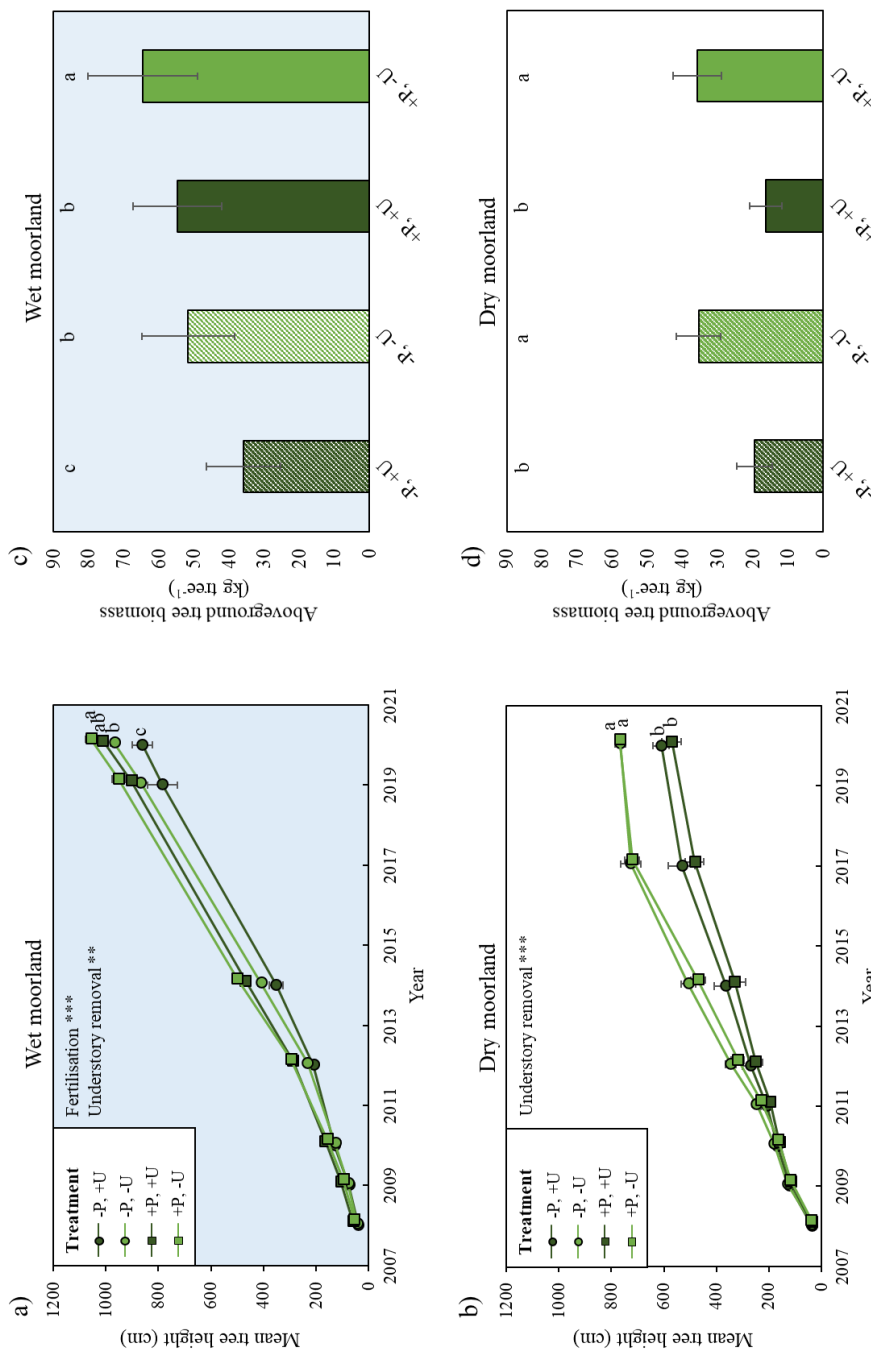


Figure 15 Interactive effects of fertilisation and understory removal on pine height since plantation (a) (b), and aboveground tree biomass (c) (d). The plots represent mean tree height (cm) along the years since plantation in wet (a) and dry (b) moorlands. Significant statistical results of the linear mixed models at p -value < 0.05 , 0.01 or 0.001 are shown by the *, ** and *** signs. The bar plots present mean aboveground tree biomass (kg tree^{-1}) in 2020 in wet (c) and dry (d) moorlands. The lowercase letters show significant differences between treatments and were determined using a post-hoc Tukey test. Treatments: -P = unfertilised; +P =

fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.

3.3 Effect of fertilisation and understory removal on SOC stocks

Total stocks of soil organic carbon (SOC) (i.e. forest floor + 0-30 cm soil layers) were similar between sites with an average of $44.43 \pm 1.38 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (mean \pm se) in the wet moorland and $42.29 \pm 1.01 \text{ Mg C ha}^{-1}$ in the dry moorland (**Figure 16, Appendix 3**). The effects of fertilisation and understory removal treatments differed between sites. Fertilisation did not significantly affect SOC stocks in the wet nor in the dry moorland (**Table 2**). On the other hand, understory removal had no effect on SOC stocks in the wet moorland, but increased them in the dry moorland (**Figure 16, Table 2**). We found an interactive effect of fertilisation and depth in the wet moorland (p -value = 0.010), that was mainly driven by higher SOC stocks in forest floor (FF) in fertilised plots ($6.82 \pm 0.46 \text{ Mg C ha}^{-1}$) than in unfertilised plots ($5.47 \pm 0.24 \text{ Mg C ha}^{-1}$) (**Figure 16, Table 2**). We also found that SOC stocks were interactively affected by soil depth and understory removal in the dry moorland (p -value <.0001); understory removal had a strong and significant negative effect on SOC stocks, and this effect was most important in the 0-5 cm soil layer (**Figure 16, Table 2**). Finally, we did not find any interactive effect of fertilisation and understory removal in either of the sites (**Table 2**).

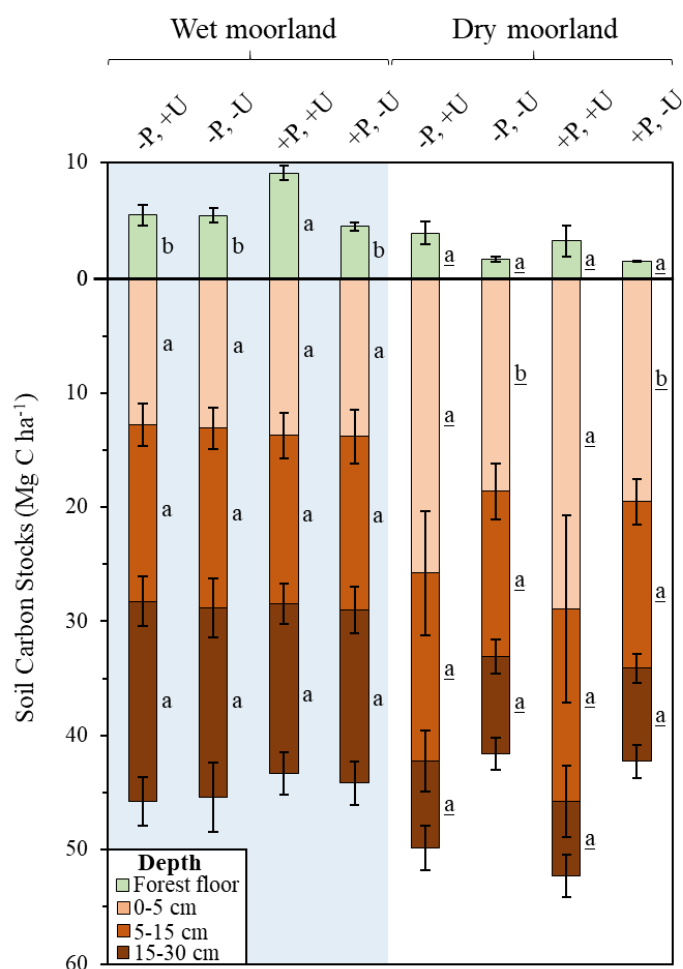


Figure 16 Interactive effects of fertilisation and understory removal on soil organic carbon (SOC) stocks in wet and dry moorlands. Bar plots represent means of SOC stocks for each soil layer calculated on an equivalent soil mass basis (see Materials and Methods for more information), and error bars represent standard errors of the mean. The lowercase letters show significant differences between treatments and for each soil layer separately using post-hoc Tukey tests. The models were run separately for the wet moorland (simple letters) and the dry moorland (underlined letters). Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.

Table 2 Results of the linear mixed model to test for the effects of fertilisation, understory removal, soil depth and their interactions on SOC stocks (top) and C-related extracellular enzyme activities (bottom) in wet (left) and dry (right) moorlands, respectively. Significant results are in bold.

SOC stocks (Mg C ha ⁻¹)	Wet moorland				Dry moorland			
	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
Fertilisation (P)	1	9	0.08	0.785	1	9	0.24	0.637
Understory Removal (U)	1	9	0.005	0.947	1	9	9.95	0.012
Depth (D)	2	180	78.37	<.0001	2	24	165.92	<.0001
P × U	1	9	0.004	0.950	1	9	0.01	0.917
P × D	2	180	3.90	0.010	2	24	0.19	0.906
U × D	2	180	1.32	0.270	2	24	11.48	<.0001
P × U × D	2	180	1.26	0.289	2	24	0.03	0.994
C-related EEAs								
(mmol kg ⁻¹)	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
Fertilisation (P)	1	9	3.72	0.086	1	9	2.94	0.121
Understory Removal (U)	1	9	1.80	0.212	1	9	17.02	0.003
Depth (D)	2	24	2.94	0.072	2	24	99.61	<.0001
P × U	1	9	0.24	0.637	1	9	0.49	0.503
P × D	2	24	1.47	0.249	2	24	4.68	0.019
U × D	2	24	0.48	0.625	2	24	4.84	0.017
P × U × D	2	24	0.95	0.955	2	24	0.50	0.611

3.4 Effect of fertilisation and understory removal on C-related extracellular enzyme activities

C-related extracellular enzyme activities (EEAs) were 62.6 % higher in the wet moorland ($1.02 \pm 0.06 \text{ mmol kg}^{-1}$) than in the dry moorland ($0.63 \pm 0.05 \text{ mmol kg}^{-1}$) (**Figure 17** and **Appendix 5, Appendix 3**), with activities increasing with SOC content (**Appendix 4**). Fertilisation alone did not have any significant effect on C-related EEAs (**Table 2**). It was only marginally significant ($p\text{-value} = 0.086$) in the wet moorland (**Table 2**), and did not have an interactive effect with any of the other tested factors in the wet moorland. However, when looking at C-related EEAs along the soil profile, it appears that fertilisation had a significant negative impact limited to the 0-5 cm soil layer in the dry moorland ($p\text{-value} = 0.019$) (**Figure 17c, Table 2**). Similarly, understory removal had a site-dependent effect on C-related EEAs; it showed no significant effect in the wet moorland (**Figure 17b, Table 2**) whereas in the dry moorland C-related EEAs were significantly lower in plots where understory was removed ($0.52 \pm 0.06 \text{ mmol kg}^{-1}$) compared with plots in which understory vegetation was preserved ($0.74 \pm 0.09 \text{ mmol kg}^{-1}$) (**Figure 17d, Table 2**). This effect was largely driven by differences in the distribution patterns of C-related EEAs along the soil profile (**Figure 17**). Indeed, C-related EEAs were relatively consistent along the soil profile in the wet moorland ($p\text{-value} = 0.073$) (**Figure 17, Table 2**), but there was a significant decreasing trend from the top to the bottom layer of the soil in the dry moorland ($p\text{-value} < .0001$) (**Figure 17, Table 2**).

When looking at specific enzyme activities, we found no significant effect of fertilisation nor understory removal in the wet moorland (**Appendix 6** and **Appendix 7**). However, understory removal had a significant negative effect on specific enzyme activities along the soil profile in the dry moorland. We also found a significant effect of depth in the dry moorland, which was characterised by lower specific enzyme activities in the surface soil layer (**Appendix 6** and **Appendix 7**).

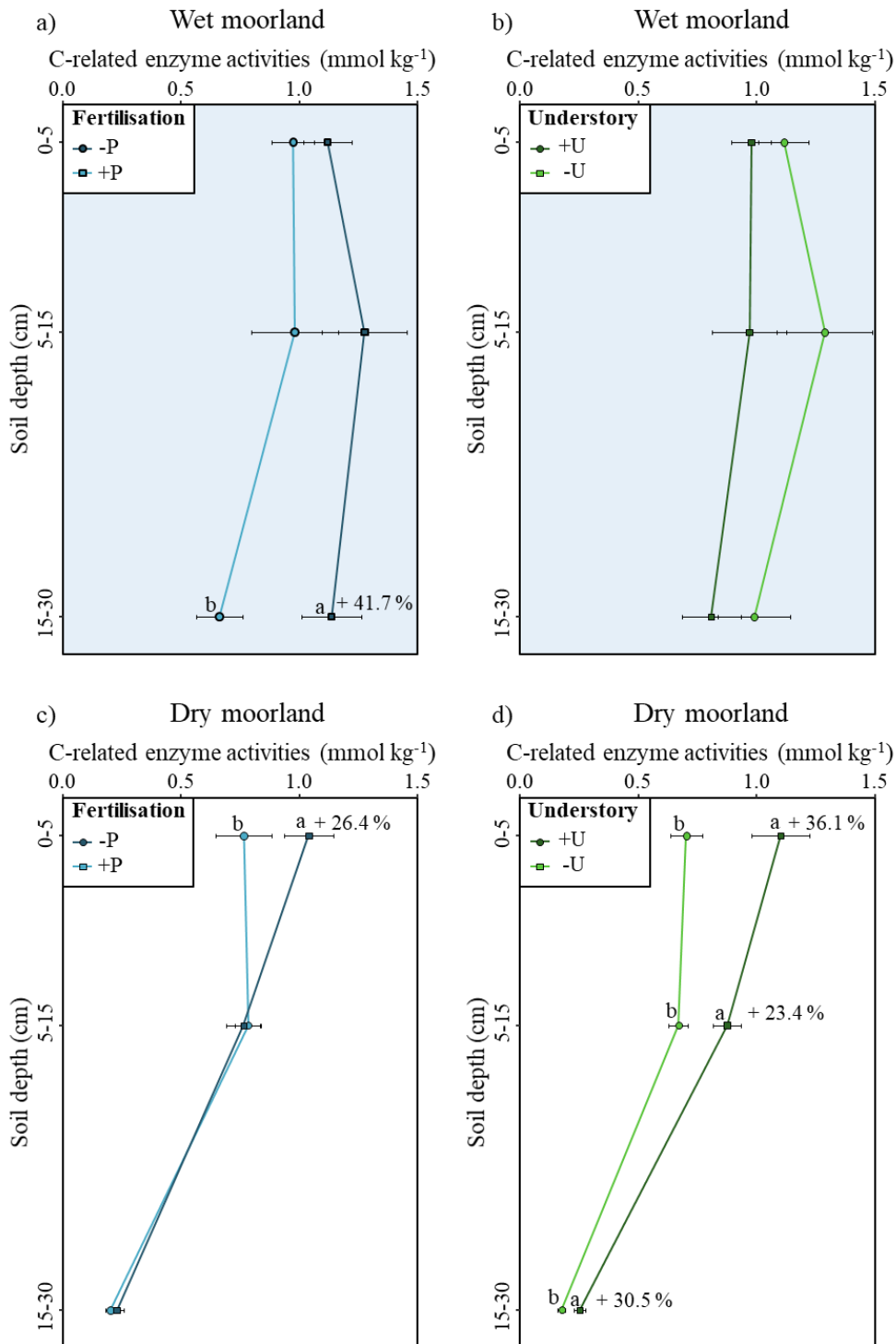


Figure 17 C-related extracellular enzyme activities (EEAs) in wet (top) and dry (bottom) moorlands depending on the fertilisation (a) (c), and understory removal (b) (d) along the soil profile. The lowercase letters show significant differences between treatments for each horizon and were determined using a post-hoc Tukey test. Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.

3.5 Carbon pools in wet and dry moorlands

Carbon pools (soil C stocks, understory C stocks, and pine C stocks) in the wet moorland were higher (mean \pm se = 97.44 ± 3.22 Mg C ha⁻¹) than in the dry moorland (73.72 ± 1.46 Mg C ha⁻¹) (Figure 18, Appendix 8). There were no significant differences between the treatments among each site (Table 3), but fertilisation tended to increase total C pools by 11 % in the wet moorland although this was not significant (Figure 18). Understory removal did not significantly affect total C pools in wet and dry moorlands (+ 4 % and + 1 % respectively) (Figure 18). Further analyses highlighted that tree C stocks in the wet moorland were higher in fertilised plots and in plots where the understory was removed (*p*-value = 0.0002 and 0.002, respectively) (Table 3). In the dry moorland, the differences of SOC stocks and plant C stocks (i.e. understory and trees) between treatments cancelled each other out at the ecosystem level, as understory removal decreased SOC stocks but increased tree C stocks (Figure 18, Table 3). Understory C stocks were higher in plots where this layer was present (Figure 18, Table 3).

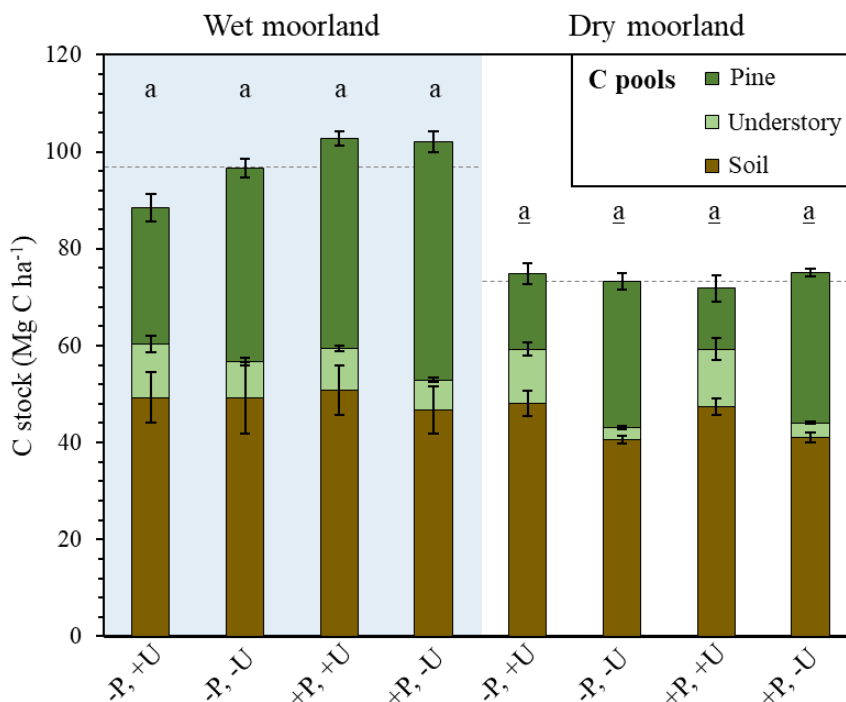


Figure 18 Interactive effects of fertilisation and understory removal on carbon pools in wet and dry moorlands. Pine and understory C stocks consider both aboveground and belowground C stocks. The dotted lines represent the mean total C stocks in wet and dry moorlands. The lowercase letters show significant differences between treatments and for each soil layer separately using post-hoc Tukey tests. The models were run separately for the wet moorland (simple letters) and for the dry moorland (underlined letters). Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.

Table 3 Results of the linear mixed model applied to test for the effects of fertilisation, understory removal and their interactions on the total ecosystem C pools, and on each C pool separately in wet (left) and dry (right) moorlands, respectively. Significant results are in bold.

<i>Total ecosystem C pools</i> (Mg C ha ⁻¹)	Wet moorland				Dry moorland			
	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
Fertilisation (P)	1	9	2.41	0.155	1	9	0.05	0.820
Understory Removal (U)	1	9	0.34	0.5727	1	9	0.07	0.792
P × U	1	9	0.48	0.505	1	9	0.71	0.423
<i>Understory C stocks</i> (Mg C ha ⁻¹)	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
	Fertilisation (P)	1	9	3.81	0.083	1	9	0.22
Understory Removal (U)	1	9	9.89	0.012	1	9	68.24	<.0001
P × U	1	9	0.41	0.536	1	9	0.01	0.938
<i>Tree C stocks</i> (Mg C ha ⁻¹)	num DF	den DF	F	p-value	num DF	den DF	F	p-value
	Fertilisation (P)	1	9	38.02	0.0002	1	9	0.44
Understory Removal (U)	1	9	19.47	0.002	1	9	90.90	<.0001
P × U	1	9	2.37	0.158	1	9	1.27	0.289

4. Discussion

Through using two 13 years-old maritime pine experiments in wet and dry moorlands in south-western France, we investigated the effects of phosphorus (P) fertilisation, understory removal, and their interaction on tree carbon (C) storage, soil C storage and extracellular enzyme activities (EEAs) along the soil profile. In line with our two first hypotheses, we found that the effects of P fertilisation and understory removal were overall greater in wet and dry moorlands, respectively. These results highlight that the effects of forest management practices on ecosystem C budget depend on environmental context and must be adapted according to the objectives of storing C in the aboveground biomass or in the soil.

4.1 (H₁) Understory removal had a greater impact in the dry moorland

The removal of the understory vegetation had a strong negative effect on understory biomass in both sites, and this even 5 and 3 years after the last bladed roller treatment in the wet moorland and the dry moorland, respectively. In agreement with our first hypothesis, we found that removing the understory had a stronger positive effect on tree aboveground biomass in the dry moorland. This confirmed that the vegetation in the dry moorland is more water-limited than the vegetation in the wet moorland mainly because of the competition that takes place between the different plant species, as found by previous studies in the same environmental context (Demounem, 1965, 1967; Lemoine, 1991; Jolivet et al., 2007). The positive effect of

understory removal on pine biomass became apparent four to five years after plantation (**Figure 15b**). This result is in line with the recent study of Vidal et al. (2019) indicating that the competition between trees and other woody plants is at its peak two to three years after the plantation. This is also in accordance with the analysis of Balandier et al. (2006) who investigated the dynamics of the competition between trees and understory vegetation and found that large shrubs (such as ericaceous species present in the dry moorland) have a greater competitive effect on trees until they are overtopped by them.

When investigating soil C stocks, we found significantly higher soil organic carbon (SOC) stocks when the understory vegetation was present in the dry moorland, whereas understory management had no effect in the wet moorland. One possible explanation is that ericaceous shrubs may hamper the saprotrophic decomposition process (Fanin et al., 2022a). Furthermore, ericaceous shrubs and their associated ericoid mycorrhizal fungi can lock up carbon and nutrients in the organic matter (OM) through the production of highly recalcitrant litter (Nilsson and Wardle, 2005) and fungal necromass (Clemmensen et al., 2015). An increase in decomposition rates after shrub removal, combined with a decrease in C inputs, and notably in the 0-5 cm soil layer, were probably the two main mechanisms that contributed to reduced soil C stocks. Conversely, understory vegetation occurring in the wet moorland was dominated by molinia and gorse, both species having a higher litter quality than ericaceous species. The relatively higher turnover and decomposition rates in the wet moorland has probably led to a lower contribution of understory vegetation to long-term soil C stocks than in the dry moorland (Huys et al., 2022b), which may explain why removing the understory had a relatively low impact in the wet moorland. These results are in agreement with the meta-analysis of Augusto and Boča (2022) showing that acquisitive species (e.g. molinia and gorse) store less SOC on average than conservative species (e.g. ericaceous shrubs), especially in infertile soils like those in our study region.

In line with our results on soil C stocks, we found that removing the understory decreased C-related extracellular activities (EEAs), but only in the dry moorland. Understory removal's negative effect on C-related EEAs was consistent along the soil gradient in this study site, and both +U and -U treatments showed a strong decrease of EEAs with soil depth, most likely due to a drop in OM quality and quantity with soil depth (Loeppmann et al., 2016). The decrease in microbial activity after removing the understory may be due to a reduction of organic inputs from the understory layer (Grau-Andrés et al., 2020). However, the lack of effect of understory removal in the wet moorland suggests that ericaceous shrubs in the dry moorland also exert a direct control on microbial activity, either due to a significant effect on microbial

biomass or a shift in the composition of microbial communities (Lei et al., 2021; Fanin et al., 2022a). For instance, changes in the fungi to bacteria ratio, or in the proportion of saprotrophs and mycorrhizae may generate different needs and requirements with further consequences on EEAs (Güsewell and Gessner, 2009; Fanin et al., 2016). These results are similar to those of Liu et al. (2022), who found a decrease of C-acquiring EEAs after understory removal, but contrast with those of Osburn et al. (2018) who found no effect of understory removal on EEAs. Taken together, these data suggest that the effect of removing the understory on soil microbial activity are context-dependent and vary with the composition of the vegetation in the understory.

4.2 (H₂) P fertilisation had a greater impact in the wet moorland

Considering that the Landes de Gascogne are among the P poorest soils worldwide (Achat et al., 2009; He et al., 2021), we expected that P fertilisation would stimulate tree growth (Trichet et al., 2009). In agreement with our second hypothesis, P fertilisation had the most important effect on tree biomass in the wet moorland. The effect of fertilisation was increasingly visible since plantation, which confirms that a release in P limitation at tree planting is a great lever to improve tree productivity in the long term in these P-limited ecosystems (Carlson et al., 2008). In line with these results, Trichet et al. (2008, 2009) found that P fertilisation at planting increased tree growth from + 23 to + 42 % at the end of the forest rotation in non water-limited sites, such as mesic and wet moorlands, while drier sites generally did not respond to P additions. These results suggest that nutrient additions can be ineffective when the water level is insufficient to support tree growth (Mendes et al., 2016) and reinforces the conclusion that the main limitation in the dry moorland is the hydric resource (Lewis and Harding, 1963; Waring et al., 2019).

In contrast to our results on aboveground tree biomass, we found that P fertilisation did not have a significant impact on SOC stocks in any of the sites, except for the forest floor in the wet moorland, where SOC stocks were higher in fertilised plots. Although the litter fall flux is not always related to aboveground standing biomass (Epron et al., 2012), there is a general positive relationship between these two variables (Matala et al., 2008; Augusto and Boča, 2022). Therefore, we propose that the higher stocks in the forest floor were probably driven by an increase in litter falls due to the increase in aboveground tree biomass. Nevertheless, the absence of effect of fertilisation on SOC stocks at deeper soil horizons suggest only minor impacts on soil functioning. In line with this idea, P fertilisation showed a small negative effect on C-related EEAs but only at the horizon 0-5 cm in the dry moorland. This result is in

accordance with the study of DeForest and Moorhead (2020) who found that P fertilisation in a deciduous forest only decreased P-related EEAs, but had no clear effect on C-related EEAs. This result further highlights that energy limitation after understory removal has a greater effect on EEAs than P fertilisation, especially when considering that the last P application was performed at planting, more than 10 years ago.

4.3 Forest management and its impact on ecosystem C pools

Our results highlight that the effects of forest management practices (i.e. understory removal and P fertilisation) differ between wet and dry moorlands, notably due to the access to the water resource. In the wet moorland, P fertilisation at planting was, as expected, the most efficient treatment to increase tree aboveground biomass but it had little to no effect on SOC stocks and C-related microbial activity. Although fertilisation tended to increase the overall C budget at the ecosystem-level due to an increase in C in the biomass only (i.e. when considering pine and understory), the lack of significant differences between control and fertilised plots suggests that a longer time period is needed to fully assess the advantage of fertilisation on the overall C budget in the wet moorland (**Figure 18**). In contrast, understory removal was the most efficient way to increase tree growth in the dry moorland, but it had a strong and significant negative impact on SOC stocks and microbial activity. Overall, there was a strong trade-off between C stored in the biomass and in the soil in the dry moorland, leading to a relatively stable C budget when the understory was removed (**Figure 18**).

These results indicate that a “win-win” scenario, i.e. optimizing simultaneously tree biomass and soil C storage, cannot be achieved in either of these sites, but the management practices can be adapted according to the environmental conditions to optimize tree growth while having a minimal or a neutral impact on C budget at the ecosystem scale. To attain these objectives, a further step would be to study the costs and benefits of each management practice during the whole tree rotation. For instance, P fertilisation happens only once at tree plantation, whereas understory removal must be repeated regularly (at least until tree canopy closure), leading to a significant impact for CO₂ emissions from the use of mechanical machinery, even though the C cost of extracting and transporting P fertiliser should also be assessed. Therefore, the practice of removing the understory vegetation is not recommended in wet moorlands in the long-term (except for the few years after seedling plantation, to enable their survival) as this technique is not as effective as fertilisation. Moreover, the positive effect of fertilisation on tree growth may also indirectly control the development of the understory vegetation in the mid-term, by hastening the shading due to canopy closure (Gaudio et al., 2011a) while reducing the

need of weeding in this ecosystem. On the other hand, P fertilisation is also effective at favouring the growth of N-fixing shrubs at early stand stage (Augusto et al., 2005; Vidal et al., 2019), indicating again that controlling understory during the first years after tree planting may be useful for enabling their survival. In dry moorlands, removing the understory seems highly useful if the management objective is to improve tree survival and growth. However, if the management objective is to sequester large amounts of carbon *in situ*, the understory present in dry moorlands should not be removed, as it strongly stimulates the accumulation of SOC. Further research is needed to estimate the stability of carbon stocks in the soil over the long term, and the life cycle of carbon stored in the wood products at the harvest.

5. Conclusions

This study demonstrated that the impact of silvicultural practices on tree growth and soil C stocks depends closely on the environmental context. Although our results did not identify any “win-win” scenario in which C storage can be optimised simultaneously in the vegetation and in the soil, it appears necessary to adapt the forest management practices to local site conditions, even in a supposedly homogeneous region. Overall, fertilisation was the most efficient way to improve tree growth in the wet moorland, with only a moderate impact on soil C stocks. In contrast, understory removal was the most efficient way to improve tree growth in the dry moorland, but it decreased significantly soil C stocks. The consequences of forest management practices on ecosystem C budget may therefore vary from null (e.g. no effect of fertilisation in dry moorland), to neutral (e.g. positive and negative effects of removing understory on tree biomass and soil C stocks, respectively, in the dry moorland), to positive (e.g. positive effect of fertilisation on tree biomass with no impact on soil C stocks in the wet moorland). Therefore, we conclude that it is necessary to assess the relative importance of different resources such as water and nutrients if we aim at optimizing tree growth and soil C stocks at the ecosystem scale.

Supplementary

Appendix 1 Soil characteristics of the study region (adapted from Augusto et al. (2010))

Soil property	Unit	Soil layer (cm)	Dry moorlands		Wet moorlands	
			Mean	Intervals of confidence	Mean	Intervals of confidence
Clays	%	0-120	1.60	[1.4-1.7]	2.90	[2.5-3.2]
Fine silts			0.80	[0.6-1.0]	1.90	[1.5-2.2]
Coarse silts			0.60	[0.3-0.9]	1.10	[0.9-1.2]
Fine sands			10.30	[8.8-11.9]	11.40	[10.1-12.9]
Coarse sands			86.70	[84.9-88.4]	82.70	[80.8-84.3]
pH		Forest floor	4.27	[4.16-4.37]	4.29	[4.20-4.39]
		0-15	4.34	[4.24-4.43]	4.40	[4.25-4.55]
		15-30	4.57	[4.43-4.71]	4.52	[4.41-4.63]
CEC	cmol _c kg ⁻¹	Forest floor	26.40	[21.7-31.0]	24.30	[22.0-26.6]
		0-15	2.30	[1.9-2.8]	3.10	[2.7-3.5]
		15-30	1.80	[1.2-2.4]	2.50	[1.8-3.3]
BS	%	Forest floor	84.50	[77.1-91.8]	79.90	[71.9-87.8]
		0-15	44.80	[36.5-53.0]	30.70	[27.4-33.9]
		15-30	27.00	[5.4-48.6]	19.00	[12.4-25.6]
Al _{OXa}	mg g ⁻¹	Forest floor	0.30	[0.20-0.40]	0.44	[0.29-0.59]
		0-15	0.16	[0.13-0.19]	0.51	[0.41-0.61]
		15-30	1.19	[0.11-0.27]	0.58	[0.38-0.77]
Fe _{OXa}	mg g ⁻¹	Forest floor	0.24	[0.15-0.33]	0.44	[0.18-0.71]
		0-15	0.12	[0.08-0.15]	0.38	[0.21-0.54]
		15-30	0.13	[0.05-0.22]	0.23	[0.05-0.41]
C _{TOT}	mg g ⁻¹	Forest floor	500.00	--	500.00	--
		0-15	19.47	[13.04-25.91]	30.20	[26.63-33.69]
		15-30	9.32	[5.94-12.71]	20.33	[15.37-25.30]
N _{TOT}	mg g ⁻¹	Forest floor	12.20	[11.32-13.08]	16.60	[14.61-18.49]
		0-15	0.54	[0.40-0.67]	1.12	[1.00-1.23]
		15-30	0.30	[0.22-0.37]	0.91	[0.53-1.28]
C:N		Forest floor	43.60	[40.0-47.1]	34.40	[30.3-38.6]
		0-15	31.70	[28.6-34.7]	26.60	[24.9-28.2]
		15-30	31.30	[27.5-35.0]	26.90	[24.6-29.3]
P _{TOT}	mg g ⁻¹	Forest floor	0.40	[0.28-0.53]	0.37	[0.21-0.53]
		0-120	0.027	[0.026-0.030]	0.058	[0.050-0.066]
K _{TOT}	mg g ⁻¹	Forest floor	0.86	[0.49-1.24]	0.82	[0.40-1.23]
		0-120	2.77	[2.31-3.22]	3.75	[3.21-4.29]
Ca _{TOT}	mg g ⁻¹	Forest floor	5.70	[4.29-7.11]	4.35	[3.69-5.00]
		0-120	0.90	[0.57-1.22]	0.72	[0.56-0.89]
Mg _{TOT}	mg g ⁻¹	Forest floor	1.28	[0.92-1.64]	1.07	[0.92-1.22]
		0-120	0.09	[0.08-0.10]	0.14	[0.13-0.16]

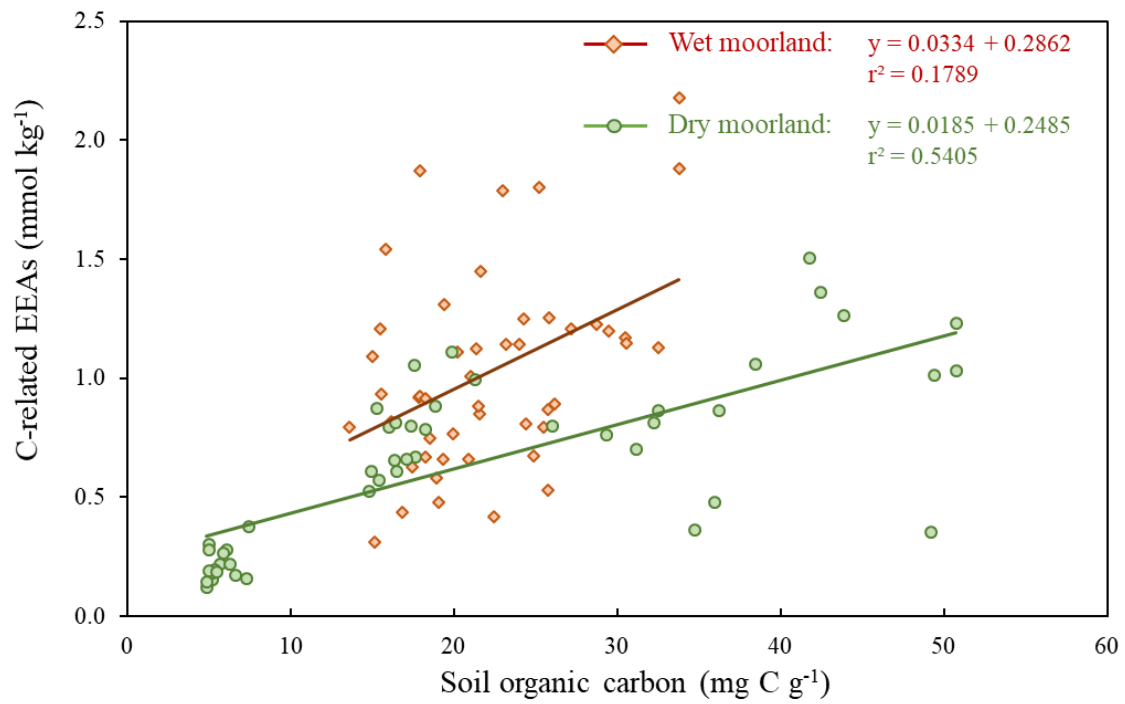
Appendix 2 Results of the linear mixed model to test for the effects of Site and its interaction with other fixed factors on understory and pine aboveground biomass in furrows and pine height in 2020 in both sites. Significant results are in bold. Abbreviations: S = Site; P = fertilisation; U = understory removal.

<i>Understory aboveground biomass (Mg ha⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	6	5.09	0.065
S × Fertilisation (P)	1	18	1.41	0.250
S × Understory removal (U)	1	18	19.30	0.0004
S × P × U	1	18	0.13	0.719
<i>Pine height (cm)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	6	129.86	<.0001
S × Fertilisation (P)	1	18	21.18	0.0002
S × Understory removal (U)	1	18	11.43	0.0033
S × P × U	1	18	3.03	0.099
<i>Pine aboveground biomass (kg tree⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	6	155.18	<.0001
S × Fertilisation (P)	1	18	28.81	<.0001
S × Understory removal (U)	1	18	2.29	0.1478
S × P × U	1	18	2.24	0.152

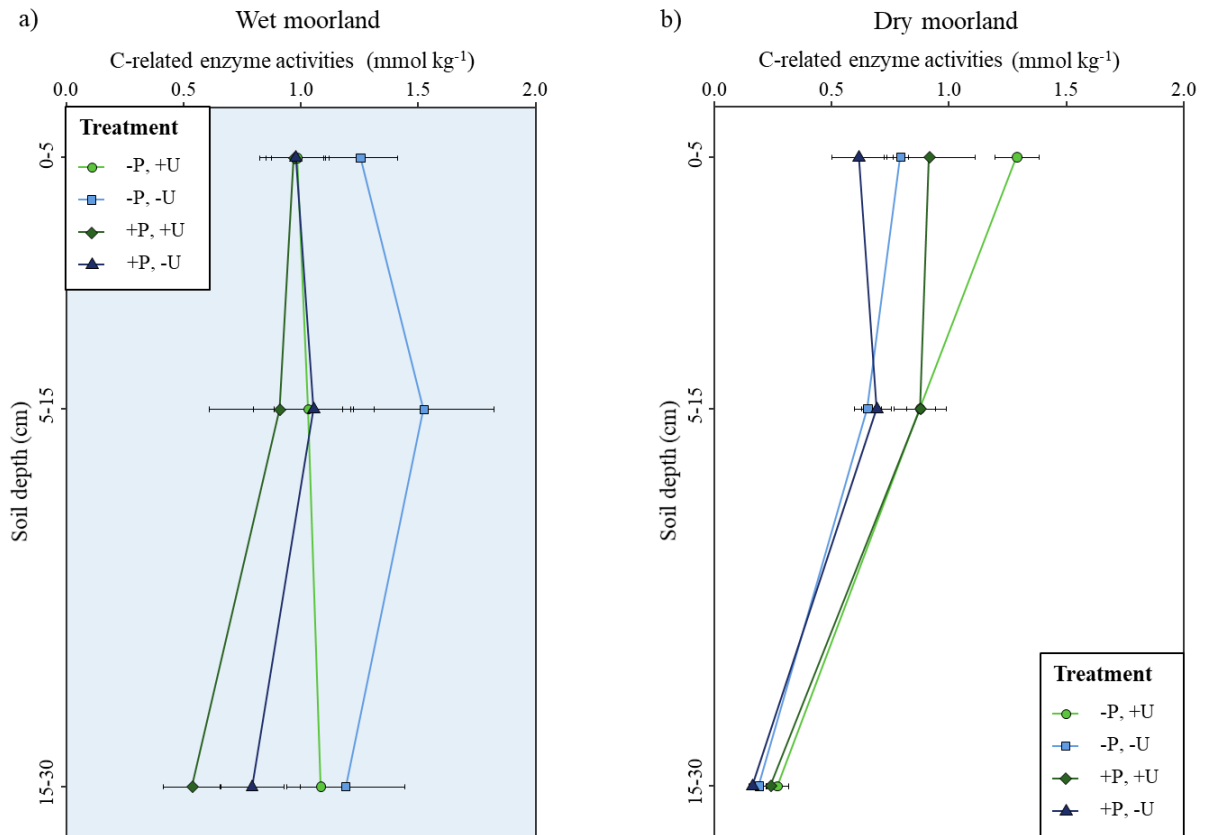
Appendix 3 Results of the linear mixed model to test for the effects of Site and other fixed factors on soil C stocks and C-related EEAs in both sites. Significant results are in bold. Abbreviations: S = Site; P = fertilisation; U = understory removal; D = Depth.

<i>Soil C stocks (Mg C ha⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	6	0.53	0.493
S × Fertilisation (P)	1	18	0.17	0.682
S × Understory removal (U)	1	18	0.82	0.3769
S × Depth (D)	2	48	146.565	<.0001
S × P × U	1	18	0.0008	0.9777
S × P × D	2	48	0.8482	0.4683
S × U × D	2	48	9.1202	<.0001
S × P × U × D	2	48	0.531	0.6613
<i>C-related EEAs (mmol kg⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	6	21.47	0.004
S × Fertilisation (P)	1	18	1.54	0.231
S × Understory removal (U)	1	18	6.68	0.0187
S × Depth (D)	2	48	12.5367	<.0001
S × P × U	1	18	0.4749	0.4995
S × P × D	2	48	3.8275	0.0287
S × U × D	2	48	1.0188	0.3687
S × P × U × D	2	48	1.1213	0.3342

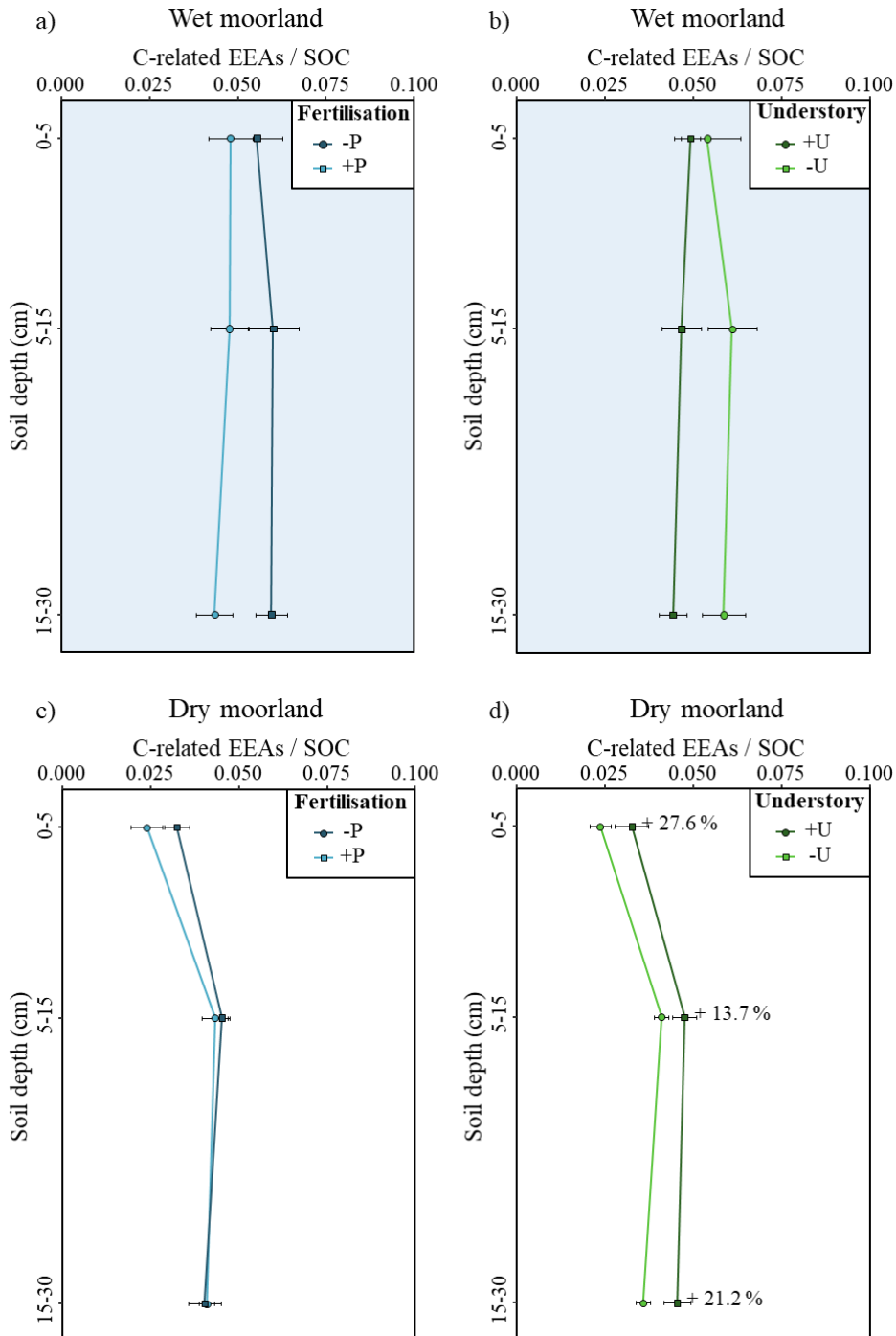
Appendix 4 Relationship between soil organic carbon (SOC) and C-related extracellular enzyme activities



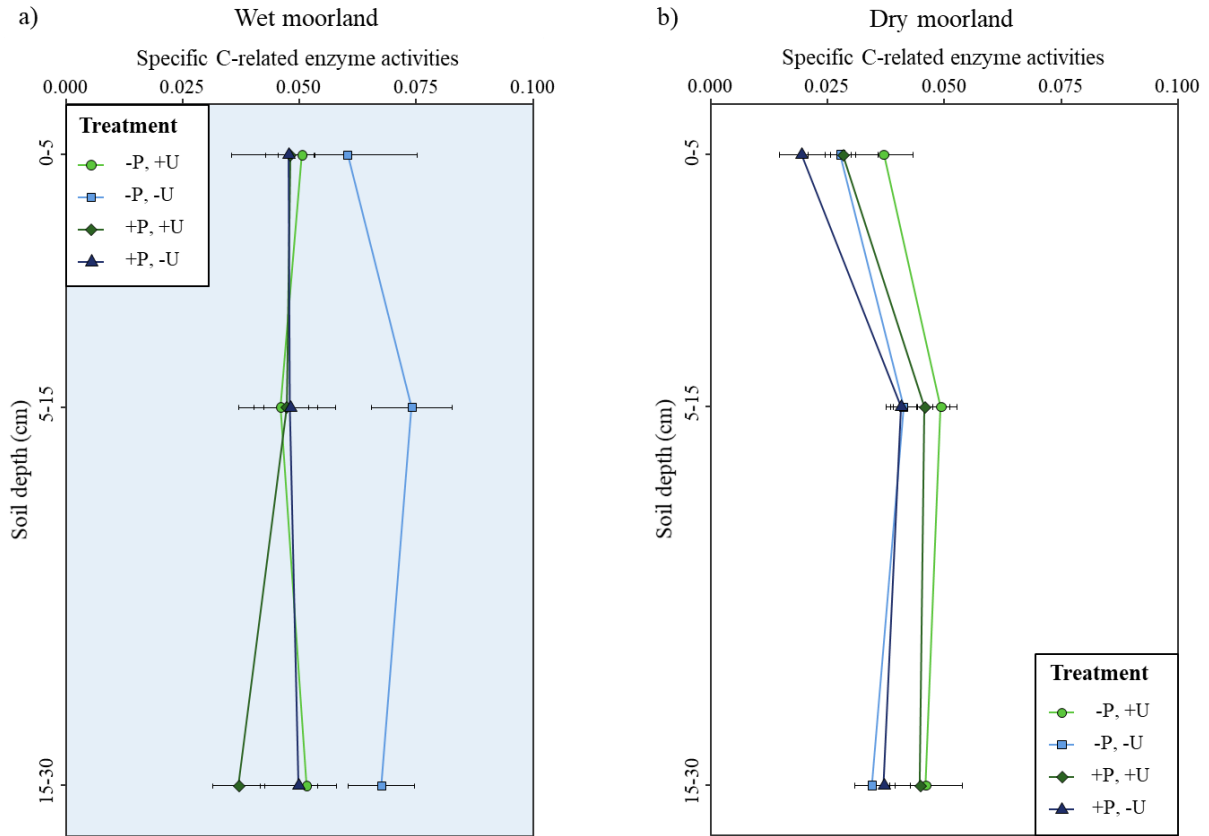
Appendix 5 C-related extracellular enzyme activities (EEAs) in wet and dry moorlands depending on the treatment along the soil profile. Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.



Appendix 6 Soil specific enzyme activities in the decomposition process. This presents the ratio of C-related EEAs (sum of β -1,4-glucosidase, 1,4- β -D-cellobiohydrolase, α -1,4-glucosidase, and β -xylosidase) to soil organic carbon. Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.



Appendix 7 Soil specific enzyme activities in the decomposition process. This presents the ratio of C-related EEAs (sum of β -1,4-glucosidase, 1,4- β -D-cellobiohydrolase, α -1,4-glucosidase, and β -xylosidase) to soil organic carbon. Treatments: -P = unfertilised; +P = fertilised; +U = understory preserved; -U = understory removed. Background colours: blue = wet moorland; white = dry moorland.



Appendix 8 Results of the linear mixed model to test for the effects of Site and other fixed factors on ecosystem C pools in both sites. Significant results are in bold. Abbreviations: S = Site; P = fertilisation; U = understory removal.

<i>Total ecosystem C pools (Mg C ha⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	6	44.14	0.001
S × Fertilisation (P)	1	18	2.20	0.155
S × Understory removal (U)	1	18	0.17	0.6831
S × P × U	1	18	0.92	0.350
<i>Understory C stocks (Mg C ha⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	12	2.19	0.165
S × Fertilisation (P)	1	12	2.46	0.143
S × Understory removal (U)	1	12	14.61	0.002
S × P × U	1	12	0.22	0.650
<i>Tree C stocks (Mg C ha⁻¹)</i>				
	<i>num DF</i>	<i>den DF</i>	<i>F</i>	<i>p-value</i>
Site (S)	1	12	213.97	<.0001
S × Fertilisation (P)	1	12	30.09	0.0001
S × Understory removal (U)	1	12	9.70	0.009
S × P × U	1	12	4.10	0.066

IV. Seasonal effects of understory on soil microclimate and microbial activity in two forest ecosystems with contrasting water regime

Authors: Lucie Bon, Nicolas Fanin, Mark R. Bakker, Pierre Trichet, Laurent Augusto

Abstract

An increasing number of studies demonstrate that forest management is a promising solution to mitigate climate change thanks to forests' ability to store carbon in their soils and biomass. However, most of them focus on the tree stratum, overlooking the understory vegetation despite its major influence on forest productivity and soil functioning. Some studies already demonstrated that understory is a key component of forest ecosystems, but its effects on soil properties and microbial communities throughout the seasons are still unclear. In this study, we investigated the effect of the management of the understory on soil properties and functioning over the course of a year, in two forests located in south-western France which are characterised by contrasted levels of water supply (wet and dry moorlands) and planted with maritime pine. In the wet moorland, we found that understory removal increased soil temperature and microbial biomass, but had no effect on C-related extracellular enzyme activities and varying effects on soil humidity depending on the season considered. Seasonal fluctuations were mostly influenced by an upwelling event that occurred during winter in this site and resulted in the immersion of the forest soil for several consecutive weeks. In the dry moorland, understory removal had a strong positive effect on soil temperature, microbial biomass and C-related extracellular enzyme activities, but decreased soil humidity consistently throughout the seasons. The seasonal fluctuations were more important during the growing season in this site, particularly in summer when soil moisture reached its lowest point. Overall, understory removal's effects on soil functioning were highly dependent on soil water in both systems, but these effects were more consistently important in the dry moorland. These findings highlight the necessity for improved comprehension of seasonal fluctuations in the mechanisms governing soil functioning under varying understory managements within forest ecosystems.

Keywords: soil physicochemical properties, microbial activity, plant-soil interactions, enzyme assays, seasonal variations.

Effets saisonniers du sous-bois sur le microclimat et l'activité microbienne du sol dans deux écosystèmes forestiers au régime hydrique contrasté

Résumé français

Un nombre croissant d'études démontrent que la gestion forestière est une solution prometteuse pour atténuer le changement climatique grâce à la capacité des forêts à stocker le carbone dans leurs sols et leur biomasse. Cependant, la plupart d'entre elles se concentrent sur la strate arborée, négligeant la végétation du sous-bois malgré son influence majeure sur la productivité des forêts et le fonctionnement des sols. Certaines études ont déjà montré que le sous-bois est un élément clé des écosystèmes forestiers, mais ses effets sur les propriétés du sol et les communautés microbiennes au fil des saisons ne sont pas encore clairs. Dans cette étude, nous avons examiné l'effet de la gestion du sous-bois sur les propriétés et le fonctionnement du sol au cours d'une année, dans deux forêts situées dans le sud-ouest de la France, caractérisées par des niveaux contrastés d'approvisionnement en eau (landes humides et sèches) et plantées de pins maritimes. Dans la lande humide, nous avons constaté que l'élimination du sous-bois augmentait la température du sol et la biomasse microbienne, mais n'avait aucun effet sur les activités enzymatiques extracellulaires liées au carbone et avait des effets variables sur l'humidité du sol en fonction de la saison considérée. Les fluctuations saisonnières ont été principalement influencées par une remontée de la nappe phréatique qui s'est produite pendant l'hiver sur ce site et qui a entraîné l'immersion du sol forestier pendant plusieurs semaines consécutives. Dans la lande sèche, l'élimination du sous-bois a eu un effet positif important sur la température du sol, la biomasse microbienne et les activités enzymatiques extracellulaires liées au carbone, mais a diminué l'humidité du sol de manière constante tout au long des saisons. Les fluctuations saisonnières ont été plus importantes pendant la période de croissance sur ce site, en particulier en été, lorsque l'humidité du sol a atteint son point le plus bas. Dans l'ensemble, les effets de l'enlèvement du sous-bois sur le fonctionnement du sol dépendaient fortement de l'eau du sol dans les deux systèmes, mais ces effets étaient plus importants de manière constante dans la lande sèche. Ces résultats soulignent la nécessité d'une meilleure compréhension des fluctuations saisonnières des mécanismes régissant le fonctionnement du sol dans le cadre de différentes gestions du sous-bois au sein des écosystèmes forestiers.

Mots-clés : propriétés physicochimiques du sol, activité microbienne, interactions plante-sol, analyses enzymatiques, variations saisonnières.

1. Introduction

Forests are considered as an important lever to mitigate climate change through their ability to store carbon in their living biomass (295 Gt), dead wood and litter (68 Gt), and soils (300 Gt) (Bonan, 2008; Pan et al., 2011; FAO, 2020). However, the size of carbon stocks can be highly variable depending on the biome (Lal, 2005; Pan et al., 2011), management practices (Jandl et al., 2007; Mayer et al., 2020) and the composition of plant species (Poorter et al., 2017; Sabatini et al., 2019; Augusto and Boča, 2022). Notably, an increasing number of studies have shown that mixed-species forests may be a promising solution to mitigate the negative effects of global changes. These forests have shown higher productivity (Toigo et al., 2015) and greater carbon storage in the soil (Augusto and Boča, 2022) compared to monoculture due to niche complementarity (Liang et al., 2016; Williams et al., 2017). Yet, despite the numerous studies on mixed-species forests assessing the impact of vegetation composition on soil carbon stocks, the majority of them have focused solely on the tree stratum (i.e. identity and diversity of tree species) and only a few have considered the understory stratum (i.e. identity and diversity of understory species) despite its significant impact on organic matter accumulation and soil functioning (Fanin et al., 2019; Vidal et al., 2019; Bon et al., 2023). On the other hand, an increasing number of studies point out the importance of understory management on soil carbon storage in forests and underline the necessity to investigate the effect of this vegetation stratum on ecosystem functioning (Shan et al., 2001; Powers et al., 2013; Wu et al., 2014; Zhang et al., 2022).

The presence of understory vegetation is an important component of forest biodiversity which plays an essential role in enhancing the quantity and diversity of organic inputs to the soil (Nilsson and Wardle, 2005; Wu et al., 2011). For instance, Zhang et al. (2022) carried out a meta-analysis showing that soil organic carbon (SOC) content decreased in sites where the understory was removed, but that this effect was stronger in broadleaved forests than in coniferous forests. Understory removal may also alter soil abiotic conditions (e.g. temperature and humidity; Giuggiola et al., 2018), with further repercussions on soil microbial communities and their associated processes (Vidal et al., 2019). For instance, it has been shown that the perturbation of the vegetation layer after a disturbance increased soil temperature, which in turn stimulated soil microbial respiration and caused carbon losses (Mayer et al., 2017). However, despite the increasing necessity to evaluate the mechanisms underlying the effects of understory removals on the biomass and activity of soil microbial communities (Classen et al., 2015; Singh and Gupta, 2018), little is known about the functional role of microbes in the absence of understory, and even less whether it varies across various ecosystem types, over time, or in

interaction with climate change. In particular, global change is expected to modify climatic extremes (Frich et al., 2002; IPCC, 2007), leading to a redistribution of precipitation that may result in drier summers and wetter winters at mid-latitude (IPCC, 2007), with further repercussions on biomass production (Loustau et al., 2005) and soil respiration (Kirschbaum, 1995). As such, because microbial communities are known to be very reactive to environmental conditions (Bengtson et al., 2005), it appears essential to study their temporal dynamics and seasonality, as well as if the effects of understory on soil functioning vary between wet and dry ecosystems.

In this study, our main objective was to explore the effects of understory management on soil microbial functioning and carbon dynamics over 4 seasons in two experimental forest stations (composed of maritime pine; *Pinus pinaster*), which are characterised by contrasted levels of water supply (Bon et al., 2023). The two experimental sites are located in the forested area of the Landes de Gascogne (France), and are representative of the local ‘wet moorlands’ and ‘dry moorlands’ site classes, depending on the groundwater table level (Bon et al., 2023). This difference in the access to water leads to dissimilarities in understory composition and biomass despite somewhat fairly similar soil substrate and weather conditions. Within these sites, an understory removal experiment was implemented over 13 years in half of the plots to regulate the biomass of the understory vegetation, and the other half was left intact in natural conditions (See **Figure 19**). To assess potential seasonal variations of the effect of the understory on soil carbon dynamics, we collected soil samples in each plot during fall 2020, winter 2020-2021, and spring and summer 2021. Microclimate probes were set up in all plots to monitor soil temperature and moisture over the course of the year.

We expected that (H₁) understory removal would affect significantly the biotic and abiotic conditions in which microorganisms grow and reproduce (Wang et al., 2011). Specifically, we hypothesized that (H_{1a}) the negative effect of understory removal on soil moisture should be greater in the wet moorland because the vegetation has a higher cover (Figure 1) and plays a more important role in buffering against climate fluctuations (De Frenne and Verheyen, 2016; Wild et al., 2019), whereas the negative effect of understory removal on soil organic content should be higher in the dry moorlands because ericaceous shrubs are major contributors to soil carbon storage in this ecosystem (Bon et al., 2023).

Secondly, we expected that (H₂) understory removal would decrease significantly the biomass and activity of microbial communities because they are directly dependent on the understory vegetation layer (Nilsson and Wardle, 2005; Winsome et al., 2017). Specifically, we tested the hypothesis that (H_{2a}) understory removal would have a greater impact on soil

microbial communities in the dry moorland because ericaceous shrubs play an important role in shaping both soil carbon accumulation and microbial communities (Fanin et al., 2022a), and that (H_{2b}) the magnitude of this impact would be greater in the uppermost soil layer as opposed to the deeper soil horizons, which are more buffered and less directly influenced by alterations in the vegetation cover (Augusto et al., 2003).

Finally, we expected that (H₃) the effect of understory removal on the biomass and activity of soil microbial communities would vary over seasons (Bardgett et al., 2005). Specifically, we tested that (H_{3a}) the effect of understory removal on microbial communities would be more pronounced in summer in the dry moorland because this ecosystem is more exposed to water shortage (Jolivet et al., 2007), whereas (H_{3b}) the effect of understory removal on microbial communities would be more pronounced in winter in the wet moorland because this ecosystem is subjected to winter flooding (Jolivet et al., 2007). The main originality of this study is to assess the functional role of understory on soil microbes over seasons, using a factorial design that combined local water supply (i.e. wet site *versus* dry site), vegetation control and soil depth.

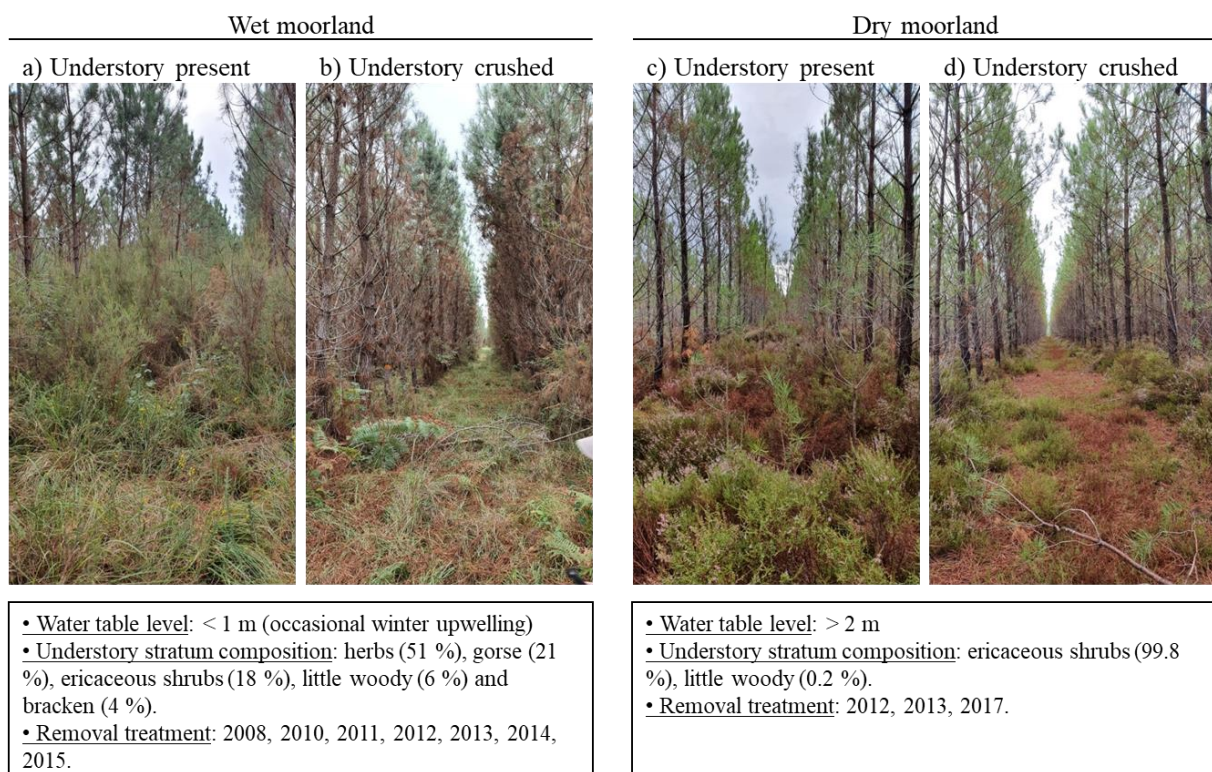


Figure 19 Photographs capturing the impact of bladed roller understory removal treatment after 5 years in the wet moorland (a, b), and after 3 years in the dry moorland (c, d). The pictures were taken by Lucie Bon on 2020-10-01.

2. Materials and methods

2.1 Experimental sites and sample collection

This study was conducted in two on-going field experiments in the Landes de Gascogne forest, located in southwestern France. This plantation forest is established on podzols characterised by a coarse texture (> 90 % sand) and low soil fertility, especially when considering P pools (Achat et al., 2009; Augusto et al., 2010). Soil functioning and characteristics were analysed (**Appendix 9**) and appeared closely related to the organic matter in these soils (Appendix 2 and 3), as usually found in these systems as it is the main source of nutrients and exchangeable cations (Augusto et al., 2010). Three classes of moorlands can be distinguished within the inland forested region depending on their topography and groundwater level: wet, mesic and dry moorlands (Trichet et al., 1999). Among them, wet and dry moorlands are the most contrasted in their functioning, and for this reason, the sites chosen for this study are representative of these two types of moorlands. This region is usually subject to wet winters and dry summers (see for instance Figure S4 in Vidal et al. (2019)). Since plantation (2008-2021 included), the mean annual temperature in the wet moorland was 10.8 °C and the mean cumulated annual rainfall was 841 mm. A particularity of wet moorlands is that groundwater upwelling events can occur during periods of heavy winter rainfall (Deirmendjian et al., 2018; **Appendix 12**). When left untouched, the site's understory averaged (mean \pm standard error) 3.90 ± 0.38 Mg ha⁻¹ and was dominated by perennial herbaceous species (*Molinia caerulea*). To a lesser extent, gorse (*Ulex europaeus* and *Ulex minor*) and some ericaceous shrubs (mainly *Erica scoparia* and *Erica cinerea*) were also thriving. In the dry moorland, the mean annual temperature and precipitation were 11.4 °C and 1050 mm. The understory averaged 6.94 ± 0.73 Mg ha⁻¹ in control plots, and was strongly dominated by ericaceous species such as *Erica cinerea* and *Calluna vulgaris* and mosses, with scarce patches of other woody plants.

The two sites were established on former pine stands that were cleared, and 8 plots (surface area: wet moorland = 640 m² / plot; dry moorland = 900 m² / plot) were set up to test the effect of understory management on soil functioning (treatments: control [+Veg] and understory removal [-Veg]), repeated in four blocks. In 2008, the sites were planted with maritime pine seedlings (*Pinus pinaster*) every 2 m along ridges that were separated by 4 m-wide furrows, for a tree density of 1250 trees ha⁻¹. The understory removal was conducted by crushing the understory stratum in the furrows using bladed rollers, ensuring that no organic matter was exported [-Veg]. It was performed during summers 2008, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014 and 2015 in the wet moorland, and during summers 2012, 2013 and 2017 in the dry moorland. At the time of sampling, understory's aboveground biomass was reduced by 2 and

by 4 in the wet and dry moorlands, respectively. The collection of soil samples was performed at four dates (**Appendix 13**) to study the seasonal dynamics of soil and microbial functioning, with an interval of one week between the two sites to avoid as much as possible a change in weather conditions. Due to heavy winter rainfall in January 2021 leading to an upwelling event in the wet moorland (**Appendix 12**), the winter soil collection campaign in the wet moorland had to be postponed (**Appendix 13**) to a month later. In each plot, soil samples were collected using two corers in three spots located in different furrows. A first large corer (diameter = 80 mm; length = 15 cm) was used to sample the topsoil layer, which was then split in two layers (0-5 and 5-15 cm). Then, the 15-30 cm layer was sampled using a thinner corer (diameter = 48 mm). The three replicates were then pooled to build a unique composite sample of each layer. Soil samples were kept at low temperature until sieving (at 2 mm), which was carried out the day after sampling, and then separated into three aliquots: one kept fresh for microbial biomass analyses, another left to dry at ambient temperature for soil chemical analyses, and the last frozen at -20 °C for soil moisture and enzyme activities analyses. In total, we collected 576 individual soil samples (4 seasons × 2 sites × 4 blocks × 2 treatments × 3 layers × 3 replicates), that were then grouped in 192 composites samples, that were finally split into 576 subsamples.

2.2 Soil temperature and volumetric moisture measurement

Soil microclimate (i.e. temperature and volumetric moisture) was determined using TMS-4 loggers (Czech Republic), which stands for Temperature-Moisture-Sensor, and Lolly software version 1.41 (Wild et al., 2019). The devices measured soil temperature and moisture every 15 minutes at a depth of 6 cm. Prior to the field implementation, the data loggers underwent calibration and testing by being placed in an oven at 20 °C for a week. They were then installed in each plot of 3 out of 4 blocks in both sites in November 2020, and protected from the wild animals by a metallic mesh. Microclimate data collection was carried out in October 2021, followed by an initial data cleaning phase to identify and remove the records affected by instances when the loggers were disturbed by wildlife. Finally, daily mean soil temperature and moisture values were extracted, forming the foundation for subsequent statistical analyses and data visualisation.

2.3 Soil chemical analyses

Soil pH was determined by mixing 20 g of air-dried soil sample with 50 mL of distilled water for an hour, and measuring the soil pH by potentiometry with a microelectrode (Fisherbrand™ soil pH electrode, USA) after a 1-hour rest period. Total C and N were measured with a dry

combustion analyser on about 30-40 mg of ground soil samples dried at 50°C. Total Ca, K, Mg, Na and P were measured following the *aqua regia* microwave-assisted digestion method (Anton Paar Multiwave PROMicrowave Reaction System®). To do so, aliquots of 500 mg of ground soil samples were transferred in Teflon containers with *aqua regia* (a mix of two acids: 6 mL HCl 37 % and 2 mL HNO₃ 69 %) and placed in a microwave. The solutions were then filtered and the volume was completed to 100 mL with ultrapure water until analyses by ICP-OES (Agilent®). Available C and N were determined on non-fumigated aliquots used to measure the soil microbial biomass following the method reported in section “2.4 Microbial biomass”.

2.4 Microbial biomass

Soil microbial biomass contents in C and N were measured using a protocol of fumigation-extraction developed by Vance et al. (1987). To that end, a fresh soil sample was homogenized and divided into two aliquots. The first one was mixed with a solution of K₂SO₄ 0.5 M and agitated for an hour at + 4°C. The liquid phase was then centrifuged at 4500 rpm for 3 minutes at ambient temperature, and filtered with a 0.2 µm mesh. The second soil subsample was fumigated with chloroform (CHCl₃ 99 %) to destroy cell membranes, which liberated C and N from microorganisms membranes and enabled their extraction following the same steps as for non-fumigated samples. The final solutions were kept at -20 °C until analyses with a TOC/TN. The microbial biomass C and N were then calculated as the difference between fumigated samples and non-fumigated samples, and adjusted using a 0.45 conversion factor (Jenkinson et al., 2004).

2.5 Extracellular enzyme activities

The potential activity of seven hydrolytic soil enzymes was measured on fresh soil aliquots stored at -20 °C until measurements. The enzymes targeted by this protocol catalyse the degradation of organic carbon (β -1,4-glucosidase [BGLU], 1,4- β -D-cellobiohydrolase [CBH], α -1,4-glucosidase [AGLU], and β -xylosidase [XYL]), nitrogen (β -1,4-N-acetylglucosaminidase [NAG], L-leucine aminopeptidase [LAP]), and phosphorus (acid phosphatase [AP]). The assays were conducted by homogenising 2.75 g of the soil sample in 91 ml of 16.25 mM sodium acetate buffer at soil pH in a blender for 1 min. 800 µl of soil suspensions were then transferred to 96-deepwell microplates using an eight-channel electronic pipette (Eppendorf Xplorer Plus, Hamburg, Germany). Additional quench control replicates of the soil suspension, 4-methylumbelliferone and 7-amino-4-methylcoumarin standard curves (200 µl of, respectively, 0–100 µM and 0–10 µM concentrations) and controls without substrate addition

(soil mixed with 200 μl of water), were included with each sample. The microplates were manually agitated and incubated for 3 h at 25 °C, and regularly re-agitated. After the incubation period, the microplates were centrifuged for 3 min at 3000 rpm, after which 250 μl of supernatant were transferred from each well into a black flat-bottomed 96-well plate and scanned on a microplate reader (Synergy H1 microplate reader, Biotek, Winooski, USA) using an excitation wavelength at 365 nm and an emission wavelength at 450 nm. Soil moisture was assessed for each sample by comparing the fresh soil weight to the dry soil weighted after 72 hours of incubation at 50°C. Enzyme activities were calculated as rates in $\text{nmol g}^{-1} \text{ dry soil h}^{-1}$ and converted them to quantities in mmol kg^{-1} . We then summed the BGLU, CBH, AGLU, and XYL quantities for total C-related enzymes (C_{enz}), and the NAG and LAP quantities for the total N-related enzymes (N_{enz}), and refer to AP quantity as P_{enz} .

We also calculated the length and angle of the vector which were created by connecting a line between the plot origin and point represented by these proportions. Vector length quantifies relative C vs. nutrient limitation and was calculated as the square root of the sum of the squared values of x and y, where x represents the relative C vs. P acquiring enzyme activities and y represents the relative C vs. N acquiring activities. The angle of the vector quantifies the relative P vs. N limitation and was calculated as the arctangent of the line extending from the plot origin to point (x, y).

2.6 Statistical analyses

All the statistical analyses were carried out using R software (version 4.2.2). The first step was to remove extreme values, with on average 0.77 % of data removed.

Then, exploratory analyses were performed to visualise data such as correlations between soil variables were made using the Spearman method and plotted by site. Then, we made redundancy analyses (RDA) to explore the relationships between microbial parameters individual enzymes and microbial biomass carbon and nitrogen– and their respective environmental variables (i.e. total C, N and P, available C and N and soil moisture). We also plotted enzyme ratios and sum of the enzymes related to C, N and P as supplementary variables in our RDA. We ended our RDA by using a Mantel tests with Spearman’s rank correlations (n = 999 permutations) to assess the relationship between microbial parameters and environmental variables.

The impact of the following designated fixed factors was examined using mixed models on the microbial parameters separately for each site: season (fall, winter, spring, summer), understory management (understory present, understory removed) and soil depth (three soil

layers as levelled factors). Blocks were included as a random factor of the mixed model to account for the spatial structure of our experimental design. The models' parametric assumptions were verified, affirming their suitability for validation. Tukey's post hoc tests were used to identify which group means were significantly different from each other with $\alpha = 0.05$ as the level to define significance.

The descriptive data used to compare the effects of the seasons or treatments are the means and standard errors, and the statistical differences between means were further investigated using post hoc tests such as Wilcoxon or Tukey tests.

3. Results

3.1 Soil microclimate

Annual soil temperature in the wet moorland (**Figure 20a**; mean \pm standard error = 12.27 ± 0.17 °C) was significantly lower than in the dry moorland (**Figure 20b**; 13.08 ± 0.18 °C; *p*-value < 0.001). The opposite pattern was observed when looking at soil volumetric moisture (hereafter referred to as “*soil humidity*”), as it was significantly higher in the wet moorland (0.23 ± 0.003 cm³ water cm³ soil) than in the dry moorland (0.16 ± 0.002 cm³ water cm³ soil; *p*-value < 0.001). Highest values of soil moisture were measured in winter in the wet moorland (0.36 ± 0.004 cm³ water cm³ soil), when the soil was saturated with water after long episodes of upwelling. When investigating the effect of understory removal, we found that soil temperature was lower with understory removal in the wet moorland in winter (**Figure 20**).

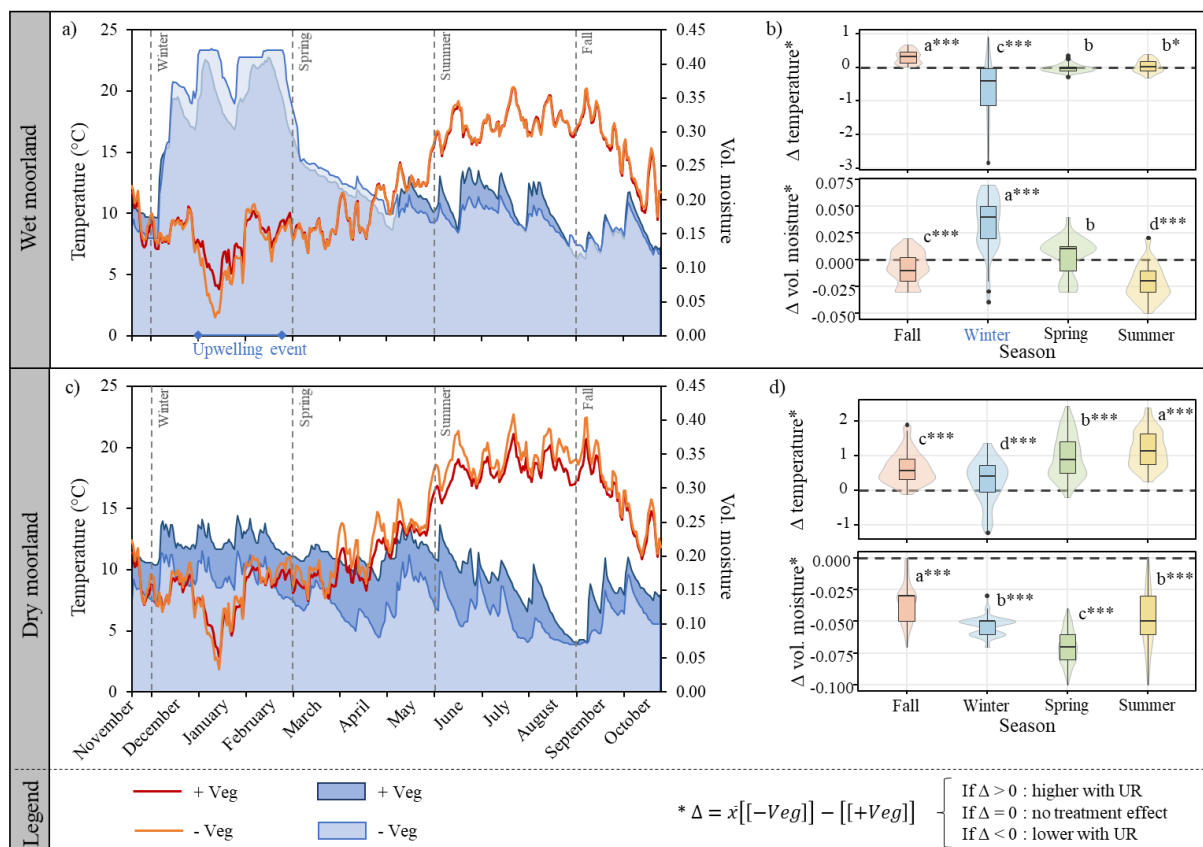


Figure 20 Soil temperature and volumetric moisture as measured by the microclimate probes set up in November 2020. Panels a) and c) depict the daily mean values, while panels b) and d) illustrate the seasonal differences between the understory removal treatment and the control removal treatment. On the violin plots, lowercase letters indicate significant seasonal variations determined by a post hoc Tukey test. The *, **, and *** indicate when the means are significantly different from 0, thus demonstrating significant differences between treatments.

Furthermore, we found that the removal of the understory vegetation also increased soil humidity during the winter period (p -value < 0.001), but decreased it during the summer period (p -value < 0.001 ; **Figure 20b**). In the dry moorland, we found that soil temperature was higher during every season (p -value = 0.007), whereas soil humidity was consistently lower throughout the year (p -value < 0.001 ; **Figure 20d**) after understory removal.

3.2 Soil physicochemical properties

The soils of the two study sites are characterised by high sand contents, with 94 % and 97 % in the wet and dry moorlands, respectively (**Appendix 9**). Soil pH values were low and rather stable along the prospected soil profile. When confronting the pH measurements to the literature (Augusto et al., 2010), it appeared that both sites had lower pH values than usually found in

these ecosystems as it ranged from 3.90 to 4.08 in the wet moorland, and 3.79 to 3.86 in the dry moorland (**Appendix 9**). These two soils were oligotrophic as shown by their low content in nutrients, which is a characteristic of the study region. Nutrient content values were consistent with the mean regional values for several elements, but with some moderate discrepancies (notably Ca, K and P; **Appendix 9**).

The soil C_{tot} content remained stable throughout the soil profile of the wet moorland whereas it showed a substantial decrease with increasing soil depth in the dry moorland. As a result, C_{tot} content was higher in the 0-5 cm soil layer and lower in the 15-30 cm layer in the dry moorland compared to the wet moorland (**Appendix 9**). We found strong correlations between C and N within a fraction (i.e. total, available and microbial; **Appendix 10**), although the relationship between C_{av} and N_{av} in the wet moorland appeared to display two different trends most likely linked to the upwelling that took place in winter in this site. In the wet moorland, we did not find a significant relationship between C_{tot} and C_{av} , or between C_{tot} and C_{mic} (**Appendix 10**). However, N_{tot} was positively related to N_{av} and N_{mic} . In the dry moorland, C_{tot} and N_{tot} were both significantly related to their available and microbial fractions (**Appendix 10**). The $C_{\text{tot}}/N_{\text{tot}}$ ratios were different between the two sites, with on average higher values in the dry moorland. We also found positive relationships between C_{tot} and other soil variables, such as Ca, Mg, P (**Appendix 11**). These ratios also increased with soil depth (**Appendix 9**).

3.3 Redundancy analysis (RDA)

The performed mantel tests showed that microbial traits (i.e. extracellular enzyme activities, and microbial carbon and nitrogen) were significantly correlated to the environmental variables (i.e. total and available nutrients, soil moisture and soil pH) in the wet ($\rho = 0.361$; $p\text{-value} < 0.001$, **Figure 21a**) and in the dry moorland ($\rho = 0.381$; $p\text{-value} < 0.001$; **Figure 21b**). In the wet moorland, the four seasons were clearly separated along the first axis (i.e. from winter [positive axis-1 coordinates] towards summer [negative coordinates]; **Figure 21**). Soil moisture and available carbon were the environmental variables that influenced most the separation of the seasons (**Figure 21a**), with higher values during the winter season. When investigating the microbial parameters, microbial carbon and nitrogen were positively related to available nitrogen, and total carbon, nitrogen and phosphorus, but negatively related to available carbon (focus on the winter where it is the strongest in **Appendix 14**). Extracellular enzymes were grouped and strongly related to soil moisture along the first axis, and to a lesser extent to total and available nutrients. In the dry moorland, seasons were less clearly separated along the second axis at the exception of the summer season (**Figure 21b**). The microbial variables were

also separated along the second axis and were closely related with soil moisture and total and available nutrients. In both sites, there was a trend for higher C/P_{enz} and N/P_{enz} ratios during summer. Additionally, during this season, microbial C/N ratio exhibited higher values in the wet moorland but lower values in the dry moorland. When investigating the effects of understory removal using the same method, there was no clear distinction between the treatments along the axis (**Appendix 15**). In the dry moorland, it appeared that understory removal was negatively related to available and total nutrients, and all microbial variables (biomass and enzyme activities; **Appendix 15**).

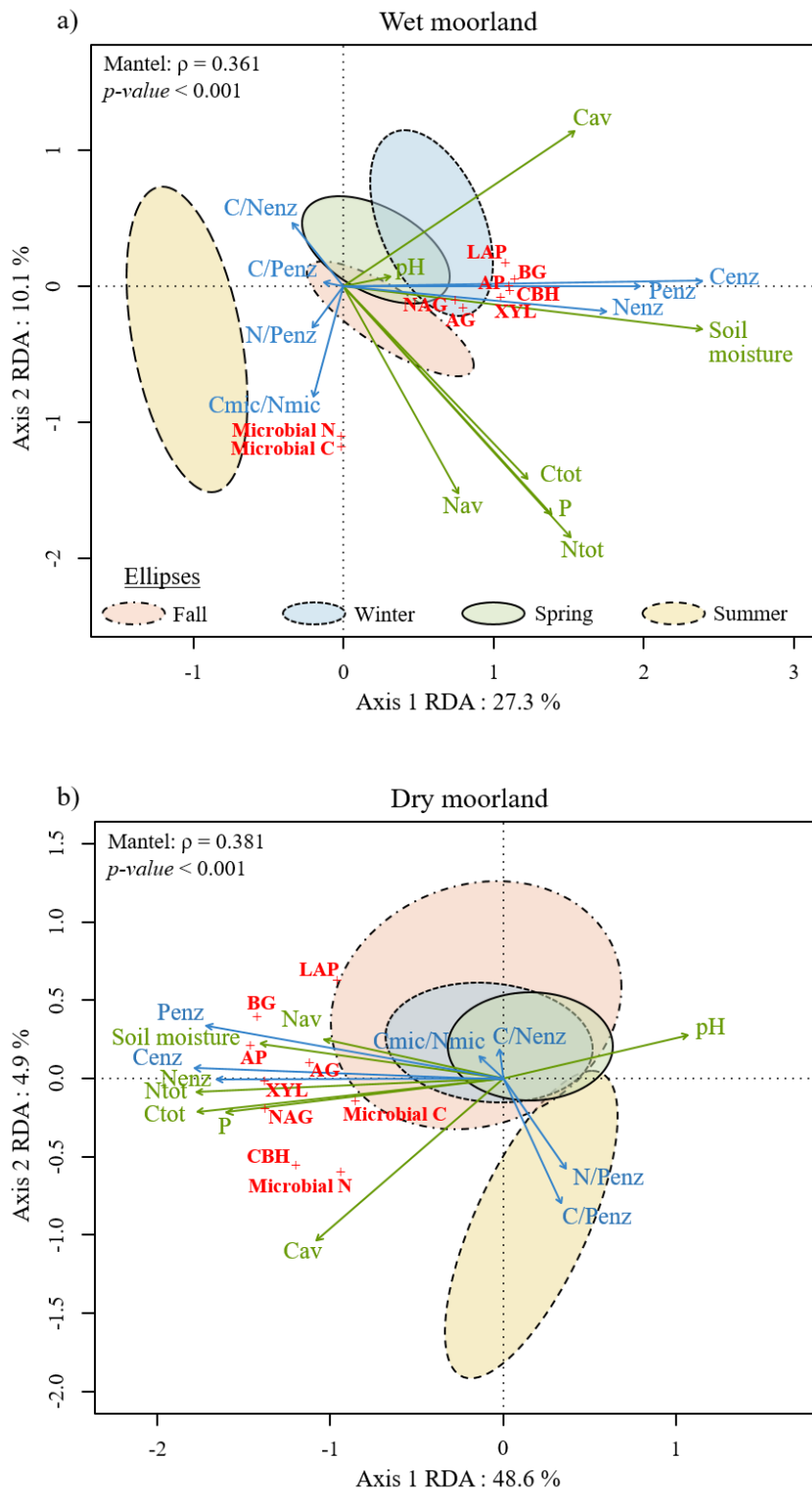


Figure 21 Redundancy analysis (RDA) ordination biplot of the microbial variables (microbial C and N, and C-, N- and P-related extracellular enzyme activities) represented by red crosses and their relationship with their environmental drivers (total and available nutrients, soil moisture, pH) represented by green arrows in wet (a) and dry (b) moorlands. The supplementary variables (microbial and enzymatic ratios) were plotted afterwards (blue arrows), and thus not included in the calculations.

3.4 Effect of seasons and understory on microbial biomass

Microbial biomass carbon was similar between the wet (mean \pm standard error = 37.80 ± 2.79 $\mu\text{g C per g}^{-1}$ dry soil) and the dry site (36.79 ± 2.93 $\mu\text{g C per g}^{-1}$ dry soil). In the wet moorland, the microbial biomass carbon was significantly affected by seasons (p -value < 0.001 ; **Table 4**), with higher values in summer (53.65 ± 7.12 $\mu\text{g C per g}^{-1}$ dry soil). Understory removal significantly affected microbial carbon (p -value = 0.038; **Table 4**), with varying patterns along the soil profile in interaction with the season. Specifically, microbial biomass in the 5-15 cm soil layer decreased significantly during winter in the understory removal treatment, but in the 15-30 cm layer this treatment showed higher values than the control (**Figure 22b and c**). In the dry moorland, understory removal and depth had an effect on microbial biomass carbon, but not their interaction (**Table 4**). Microbial biomass carbon was significantly lower (p -value = 0.008, **Table 4**) in plots where the understory was removed (44.33 ± 4.74 $\mu\text{g C per g}^{-1}$ dry soil) than in plots where it was not removed (29.26 ± 3.16 $\mu\text{g C per g}^{-1}$ dry soil). Microbial biomass carbon decreased strongly with soil depth (p -value < 0.001 , **Table 4**) but the treatment effect remained similar along the soil profile (**Figure 22a, b, c**).

In the wet moorland, microbial biomass nitrogen was only significantly affected by seasons (p -value < 0.001 , **Table 4**), with values ranging from 4.00 ± 0.25 $\mu\text{g N per g}^{-1}$ dry soil in winter to 7.24 ± 0.94 in summer. However, in the dry moorland microbial biomass nitrogen was significantly affected by seasons, understory removal and depth (p -value < 0.001 , p -value = 0.002 and p -value < 0.001 respectively), but there was no interactive effect among them (**Table 4**). The season that presented the highest microbial nitrogen values in the dry moorland was the summer (7.67 ± 0.66 $\mu\text{g N per g}^{-1}$ dry soil) and the lowest values were measured in spring (3.46 ± 0.51 $\mu\text{g N per g}^{-1}$ dry soil, **Figure 22d, e, f**). Understory removal decreased microbial biomass nitrogen steadily throughout the year and across all soil depths (**Figure 22d, e, f**), despite a gradual decline in microbial biomass nitrogen along the soil profile in the dry moorland (**Table 4**).

Microbial biomass C/N ratio ($C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$) was similar in both sites (6.79 ± 0.45 in wet moorland vs. 7.03 ± 0.26 in dry moorland; **Figure 22g, h, i**), but their patterns differed strongly across the seasons and treatments. In particular, $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ differed strongly in the wet moorland between understory removal treatments during the winter period (**Figure 22g, h, i**). Specifically, we observed lowered $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ in the 5-15 cm soil layer because of understory removal, while they exhibited an increase in the 15-30 cm soil layer when the understory was eliminated. In the dry moorlands, the $C_{\text{mic}}/N_{\text{mic}}$ was lowest in summer (**Figure 22g, h, i**), and the effect of the understory removal along the soil profile.

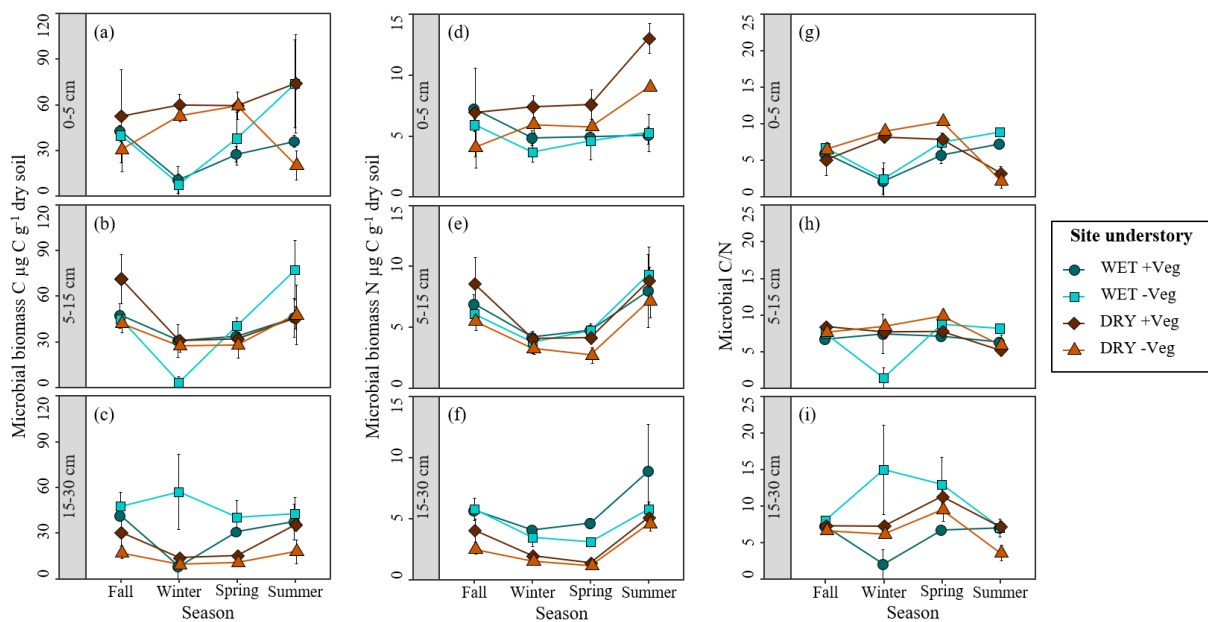


Figure 22 Microbial biomass carbon (a, b, c), microbial biomass nitrogen (d, e, f) and microbial C/N ratio (g, h, i) over the course of the seasons along the soil profile. Blue = wet site; orange = dry site; dark colours = +Veg; light colours = -Veg.

Table 4 Results of the mixed models used to evaluate the effect of season, understory treatment, depth and their interaction on microbial biomass carbon and nitrogen, and on microbial C/N ratio.

		Microbial carbon				Microbial nitrogen				Microbial C/N			
		numDF	denDF	F-value	p-value	numDF	denDF	F-value	p-value	numDF	denDF	F-value	p-value
Wet site	Season	3	62	11.370	<.0001	3	62	11.438	<.0001	3	61	2.593	0.061
	Understory	1	62	4.507	0.038	1	62	1.644	0.205	1	61	6.069	0.017
	Depth	2	62	0.379	0.686	2	62	0.772	0.466	2	61	3.395	0.040
	Season:Understory	3	62	1.016	0.392	3	62	0.015	0.998	3	61	0.632	0.597
	Season:Depth	6	62	1.392	0.232	6	62	0.874	0.519	6	61	1.310	0.266
	Understory:Depth	2	62	1.215	0.304	2	62	0.473	0.626	2	61	4.554	0.014
	Season:Understory:Depth	6	62	2.364	0.040	6	62	0.697	0.653	6	61	3.320	0.007
Dry site	Season	3	59	0.934	0.430	3	58	12.242	<.0001	3	58	23.654	<.0001
	Understory	1	59	7.493	0.008	1	58	11.151	0.002	1	58	0.107	0.745
	Depth	2	59	11.727	0.0001	2	58	24.896	<.0001	2	58	2.868	0.065
	Season:Understory	3	59	0.833	0.481	3	58	0.559	0.644	3	58	1.549	0.212
	Season:Depth	6	59	1.324	0.261	6	58	1.930	0.091	6	58	3.127	0.010
	Understory:Depth	2	59	0.575	0.566	2	58	1.015	0.369	2	58	4.867	0.011
	Season:Understory:Depth	6	59	0.643	0.696	6	58	0.134	0.991	6	58	0.791	0.581

3.5 Effect of seasons and understory on EEAs

The soil in wet moorland exhibited vector lengths (**Figure 23**) that were on average 12 % lower than in dry moorland, indicating a stronger carbon limitation in the latter (**Figure 24**). However, mixed models analyses showed that vector lengths were unaffected by season and understory management in both sites. In contrast, vector angles were strongly affected by understory removal in the wet moorlands with an average of 50.10 ± 0.79 in plots where the understory

was removed versus 53.95 ± 0.75 in control plots, indicating that the latter are more phosphorus-limited than the first ones (**Figure 23**). In the dry moorland, vector angles were only affected by seasons, with the summer period showing the lowest vector angles (46.36 ± 0.78) while the fall period had the highest vector angles (52.98 ± 0.73 ; **Figure 23**).

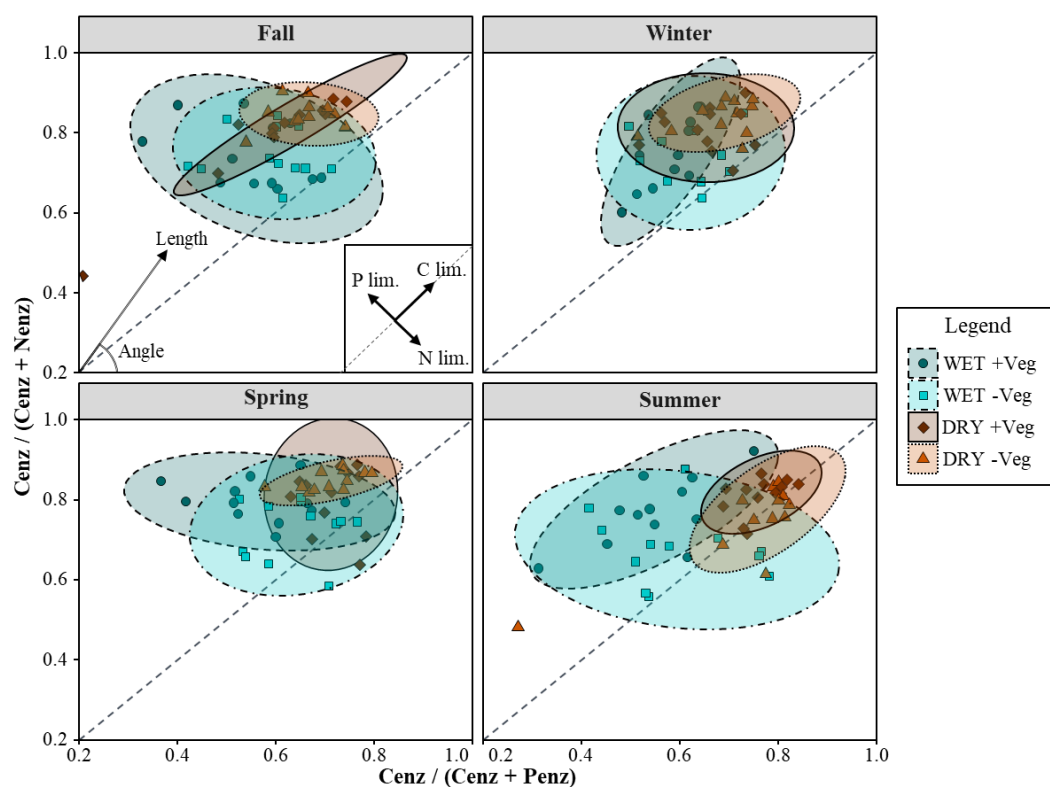


Figure 23 Eco-enzyme stoichiometry of the relative proportions of C-, N- and P-acquisition in relation to each other. Extracellular enzyme activities were characterised by vector length (nutrient versus C) and vector angle (P versus N). Higher vector lengths indicate a stronger limitation in C than in nutrients, whereas higher vector angles (comes closer to the y axis) indicate a limitation in P rather than in N.

Extracellular C-related enzyme activities (EEAs) were 41 % higher in the wet moorland compared with the dry moorland (**Figure 24a, b, c**). Mixed models analyses indicated that EEAs were strongly affected by the different seasons in the wet moorland (**Table 5**), with highest values achieved in winter ($1.626 \text{ mmol kg}^{-1} \pm 0.087$), followed by fall and spring ($1.260 \text{ mmol kg}^{-1} \pm 0.093$ and $1.177 \text{ mmol kg}^{-1} \pm 0.078$, respectively) and finally summer ($0.468 \text{ mmol kg}^{-1} \pm 0.033$; **Figure 24a, b, c**). The seasons, the understory management and depth, but not their interaction (**Table 5**) affected EEAs in the dry moorland. Post-hoc analyses showed that seasonal differences were mainly driven by significant differences between winter's and summer's EEAs in the 5-15 cm soil layer (**Figure 24b**). The understory stratum

also positively influenced soil EEAs in the dry moorland across the seasons (**Figure 24a, b, c**). Furthermore, we found a significant effect of soil depth in the dry moorland, with a significant decrease in EEAs along the soil profile (**Figure 24a, b, c**).

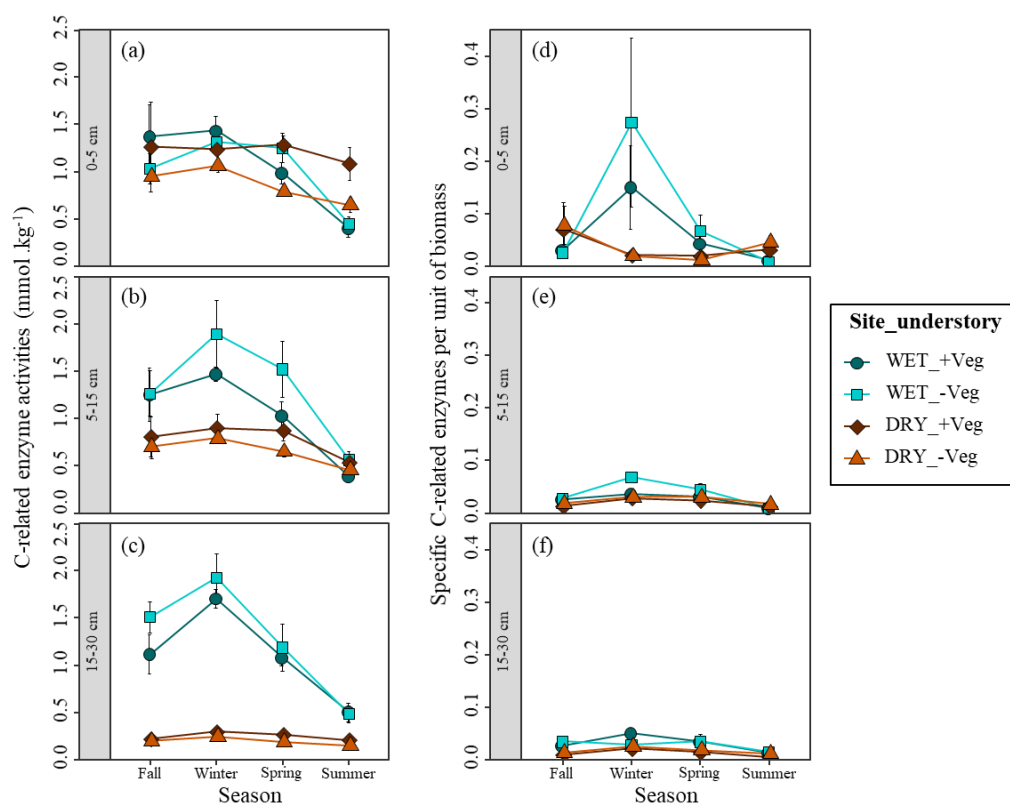


Figure 24 C-related enzyme activities (a, b, c) and specific enzymes (d, e, f) over the course of the seasons along the soil profile. Blue = wet site; orange = dry site; dark colours = + Veg; light colours = -Veg.

Table 5 Results of the mixed models used to evaluate the effect of season, understory treatment, depth and their interaction on C-related enzyme activities and specific enzymes (calculated as C-related enzyme activities per unit of microbial C)

		Cenz				Specific enzymes			
		numDF	denDF	F-value	p-value	numDF	denDF	F-value	p-value
Wet site	Season	3	69	43.631	<.0001	3	50	7.477	0.0003
	Understory	1	69	3.627	0.061	1	50	0.609	0.439
	Depth	2	69	1.901	0.157	2	50	2.934	0.062
	Season:Understory	3	69	0.655	0.583	3	50	0.506	0.680
	Season:Depth	6	69	0.664	0.679	6	50	4.231	0.002
	Understory:Depth	2	69	1.533	0.223	2	50	0.288	0.751
	Season:Understory:Depth	6	69	0.801	0.572	6	50	0.541	0.774
Dry site	Season	3	69	3.602	0.018	3	58	1.017	0.392
	Understory	1	69	10.959	0.002	1	58	0.589	0.446
	Depth	2	69	78.050	<.0001	2	58	5.602	0.006
	Season:Understory	3	69	0.382	0.766	3	58	0.080	0.970
	Season:Depth	6	69	0.460	0.835	6	58	3.104	0.011
	Understory:Depth	2	69	2.796	0.068	2	58	0.002	0.9981
	Season:Understory:Depth	6	69	0.168	0.984	6	58	0.054	0.999

When looking at C-related enzymes per unit of microbial carbon biomass (also referred to as “*specific enzyme activity*”; **Figure 24**), we found an interactive effect between seasons and soil depth in the wet moorland due to a significant augmentation of specific enzyme activity in winter in the top soil layer (**Figure 24d**). This interaction between seasons and soil depth was also noticeable in fall in the dry site, with highest in the 0-5 cm horizon (**Figure 24d**).

4. Discussion

By carrying out a one-year study in two forest experiments that have modified understory abundance, we investigated the effect of understory removal on microclimate, soil properties and microbial activity, under contrasted water regimes. In partial agreement with our two first hypotheses, we found that understory removal influenced significantly microclimate and soil properties as well as microbial biomass and enzymes activities, but these effects often varied in interaction with the ecosystem type (i.e. wet *versus* dry moorland) and soil depth (i.e. top *versus* deep soil horizons). In line with our third hypothesis, we found a higher effect of understory removal in winter in the wet moorland, but the summer period had negative impacts on microbial communities in both ecosystem types. These findings highlight the necessity for improved comprehension of seasonal fluctuations in the mechanisms governing soil functioning under varying understory managements within forest ecosystems.

(H1) Effect of understory management on microclimate and soil physicochemical properties

In partial agreement with our first hypothesis, we found that the removal of the understory stratum had significant but contrasted effects on soil microclimate and environmental variables between the two study sites studied (i.e. wet *versus* dry moorland). In the wet moorland, our observations did not reveal any substantial impact of understory management on the mean annual soil temperature or soil humidity over the entire year. This can be due to the fact that tree canopy cover is relatively high in wet moorland (Bon et al., 2023), therefore buffering environmental conditions at the soil surface (Von Arx et al., 2012; Zellweger et al., 2020) due to sunlight and precipitation interception (Gonias et al., 2012; Levia et al., 2011). This theory suggests that, as trees grow tall and mature, the microclimate at the plot level is influenced to a greater extent by tree canopy cover than by the presence of the understory. Furthermore, we did not find any significant effect of understory removal on soil carbon stocks, which reinforces the idea that trees play a larger role than understory on soil properties in the wet moorland.

In the dry moorland, we found that soil temperature and humidity were respectively higher and lower when the understory was removed, which is line with our expectations and most studies in the literature (De Frenne et al., 2021). As this system is constrained by the hydric resource (Loustau et al., 2005), the presence of the understory may buffer against direct solar radiation on the forest floor (Gonias et al., 2012; De Frenne et al., 2021), and this even more because tree canopy cover is sparser than in wet moorland (Bon et al., 2023). Furthermore, because the understory vegetation layer is mainly composed of small and stress-tolerant ericaceous shrubs that do not need high water quantity to grow (based on Tichý et al., 2023), their dominance may limit water losses through evapotranspiration compared to molinia in wetter ecosystems (Taylor et al., 2001; Balandier et al., 2022). In addition, we found that understory removal reduced organic matter inputs into the soil, contributing also to lower elemental concentrations. This is in accordance with the meta-analysis of Zhang et al. (2022) who demonstrated that understory plants are major contributors of carbon and nitrogen in forest ecosystems, and reinforces the idea that understory play a central role in soil physicochemical properties in dry moorland (Bon et al., 2023).

(H2) Effect of understory management on microbial biomass and enzyme activities

In partial agreement with our second hypothesis, understory removal had varying effects on soil microbial biomass in general depending on the environmental context. At the soil column scale, there was no difference between treatments in the wet moorland, but when looking at each horizon distinctively, we found that understory removal actually led to an augmentation in microbial biomass C in the upper horizons. Although most studies found a decrease in microbial biomass after understory removal (Busse et al., 1996; Zhao et al., 2013; Yang et al., 2018; Zhang et al., 2022), some studies reported neutral (Giai and Boerner, 2007), or even positive effects of understory removal on microbial biomass (Osburn et al., 2018). In the latter, the authors proposed that their approach to removing the understory (specifically through burning) could have amplified carbon and nitrogen availability, consequently leading to an augmentation in microbial biomass. In our experiment, understory crushing may have led to similar results as nutrients (and notably phosphorus) are the most limiting resource in the wet moorland (Trichet et al., 2009). Alternatively, because trees are bigger in the absence of understory in the wet moorland (Bon et al., 2023), this may provide the microorganisms with the required energy to efficiently grow and use organic matter through higher litter fall and rhizodeposition (Paterson et al., 2004).

In the dry moorland, we found that understory removal decreased microbial biomass, which is in line with our initial expectations and the work of Winsome et al., (2017) who found higher microbial biomass when the understory was present. This outcome implies that the decrease in organic matter inputs resulting from diminished aboveground biomass of the understory, coupled with reduced soil moisture content, might have limited carbon and nutrient availability while creating less favourable conditions for the activity of microbial communities (Geisseler et al., 2011; Fanin et al., 2014). This finding is corroborated by the extended enzyme vector length observed in the dry moorland (indicative of pronounced carbon limitation), and confirms the significant role of understory vegetation in sustaining microbial activity through carbon provisioning in dry moorlands (Winsome et al., 2017; Zhang et al., 2022). These results are consistent with the meta-analysis of Yang et al. (2019) who found a decrease of C-related enzyme activities after removing the understory due to a decrease in organic matter inputs and soil humidity. Furthermore, the context-dependency in the effects of understory removal may also depend on the composition and dominance of some plant species. In particular, the differences may be explained by a strong influence of ericaceous species that play a major role over organic matter accumulation in the dry moorland (Fanin et al., 2022a), whereas gorse and molinia in the wet moorland may favour nutrient cycling as they have a lower C/N ratio.

(H3) Effect of seasonality on soil functioning

In agreement with our third hypothesis, we found that the seasonal variation and its interaction with understory removal was higher in winter in the wet moorland and during summer in the dry moorland. In the wet moorland, because an upwelling event occurred following repeated heavy rainfalls and resulted in the submersion of the forest soil for more than three consecutive weeks, we found a strong decrease in microbial biomass carbon. Yet, and surprisingly, enzyme activities were particularly high after the flooding event, indicating that the relatively low winter temperatures are insufficient to minimize microbial activity to its lowest level (Fanin et al., 2022b), resulting in relatively high specific enzyme activities. Such an increase in microbial activity after the flooding event may be attributed to increased carbon availability, possibly stemming from the dissolution of litter or soil organic matter (Sao et al., 2023), or from microbial necromass due to anaerobic conditions (Unger et al., 2009). Furthermore, because bacteria often present lower stoichiometric C:N:P ratios than fungi (Strickland and Rousk, 2010; Fanin et al., 2013), the strong decrease in microbial C/N ratio in the upper horizons suggests a bacterial dominance after the flooding event. This explanation is in line with the results of Meena et al., (2023) who found that bacterial communities were more responsive to

flooding in forest soils, in particular populations such as *Bacilli*, that flourished after 48h of flooding. This effect was less visible in deeper soil horizon probably because mycorrhizae dominate fungal communities in deeper soil horizons and may be less sensitive to flooding than saprophytic fungi living in the upper soil horizons (Stenström, 1991).

In the dry moorland, understory removal had an overall positive effect on soil temperature and a negative effect on soil moisture, however these effects were especially important during the growing season (spring and summer). As expected, the difference in soil temperature between plots where the understory was removed and control plots was the highest during summer as a result of increased solar radiations arriving to the soil surface when the understory is absent. Wang et al., (2014) found similar results in two forests from southern China. However, soil moisture was more affected by understory removal during spring than summer. This may be attributed to the fact that soil moisture levels were inherently lower during the summer compared to the spring when the understory was present, thus constraining the potential influence of understory removal on this parameter. In fact, studies report varying effects of understory removal on soil moisture, illustrating its dependence on several factors. For example, in some systems, understory removal diminishes water loss induced by soil evaporation and helps retain soil water after rainfall events, especially in sandy soils (Wang et al., 2013). Some studies even report hydraulic redistribution of water by trees, from the deeper soil layers or even the water table (Dawson, 1996; Emerman and Dawson, 1996). On the other hand, understory removal limits evapotranspiration and uptake by herbaceous and shrubs (Balandier et al., 2022). In our dry system, understory removal may have led to critically low soil-moisture during summer, which may explain the absence of seasonal effect on microbial biomass but reduced EEAs during summer because of a limited diffusion of the soil matrix (Zhang et al., 2022). Altogether, these findings suggest that the influence of the understory stratum on soil functioning is highly downplayed during drought events, in particular in xeric ecosystems.

5. Conclusions

In the course of this experiment, understory removal had contrasted effects on the studied soil variables depending on the environmental context and the season. Seasonal fluctuations of soil functioning were particularly strong in the wet site, although this was driven by the upwelling event that occurred during the experiment. This highlights the necessity to investigate the impact of excess water on forest soil functioning, particularly in areas that may face future

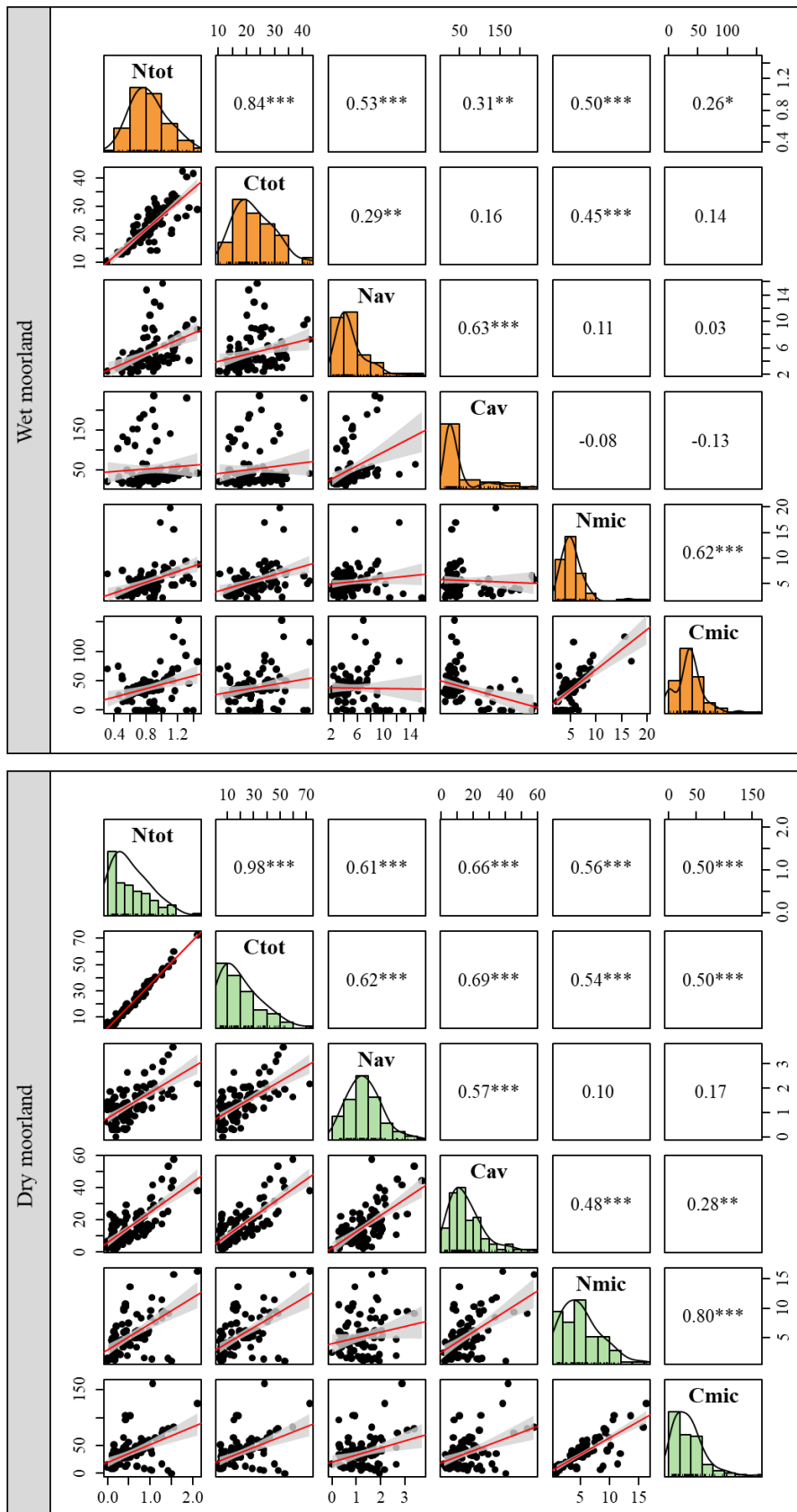
flooding, rather than solely focusing on water scarcity, which is the primary focus of current research. At the other end of the scale, the dry site's soil functioning was mainly influenced by the presence of the understory, probably because the ericaceous shrubs that dominate there have such a strong imprint on their surroundings through their litter and root-associated fungi. A way forward in future studies might be to quantify bacteria/fungi biomass ratio and identify the guilds involved in the decomposition of organic matter in these contrasted systems for a more comprehensive understanding of microbial responses to forest management in a changing climate.

Supplementary

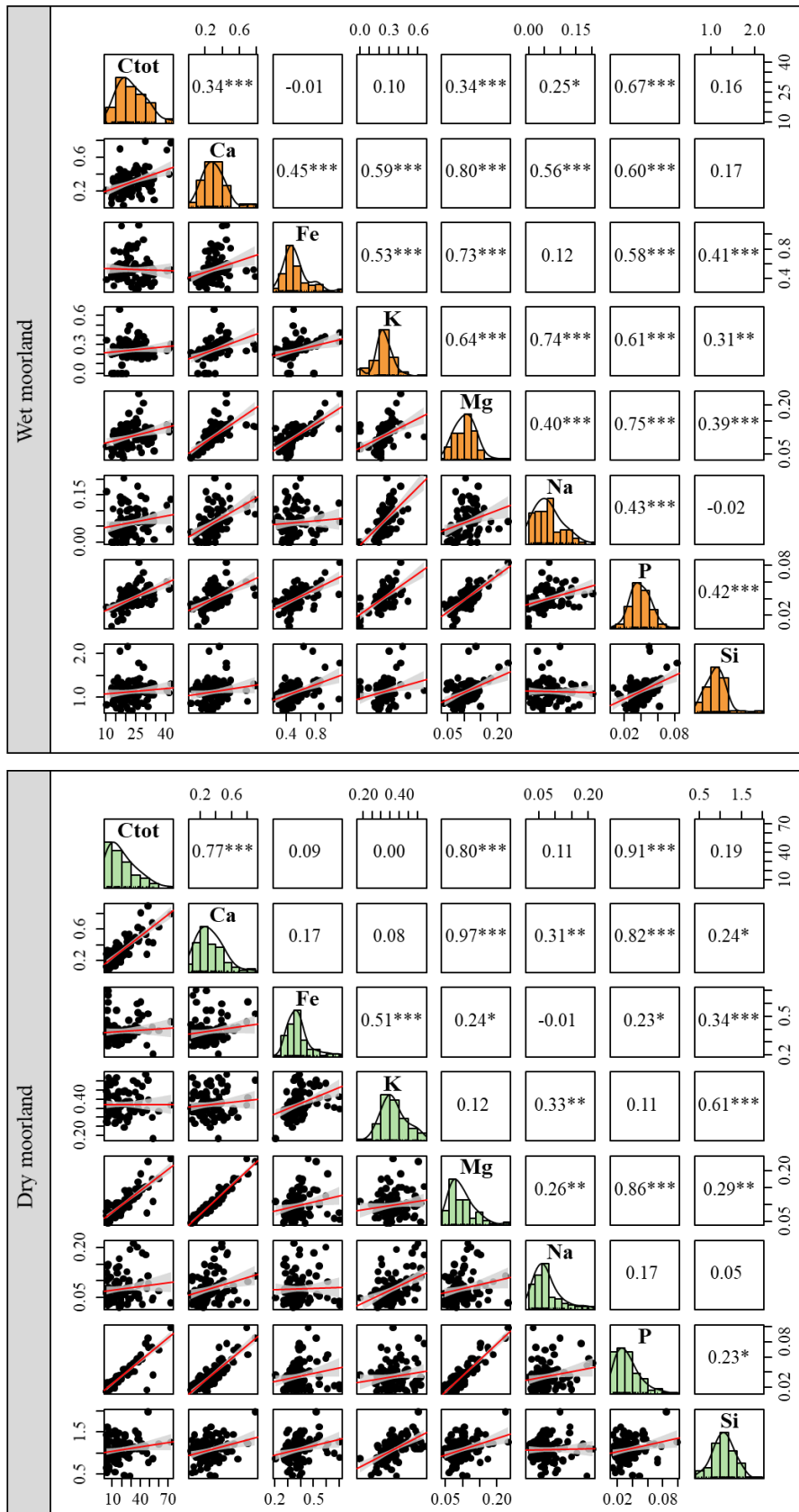
Appendix 9 Soil characteristics obtained with the analyses described in section “Soil chemical analyses” in Materials and Methods.

Soil property	Unit	Soil layer (cm)	Wet moorland		Dry moorland	
			Mean	Intervals of confidence	Mean	Intervals of confidence
Clays*	%	0-120	2.90	[2.5-3.2]	1.60	[1.4-1.7]
Fine silts*			1.90	[1.5-2.2]	0.80	[0.6-1.0]
Coarse silts*			1.10	[0.9-1.2]	0.60	[0.3-0.9]
Fine sands*			11.40	[10.1-12.9]	10.30	[8.8-11.9]
Coarse sands*			82.70	[80.8-84.3]	86.70	[84.9-88.4]
pH _{H2O}	NA	0-5	4.08	[4.02-4.15]	3.79	[3.75-3.83]
		5-15	3.90	[3.85-3.95]	3.79	[3.75-3.82]
		15-30	3.93	[3.85-4.01]	3.86	[3.82-3.89]
C _{tot}	mg g ⁻¹	0-5	21.99	[20.00-23.98]	37.38	[33.11-41.66]
		5-15	22.63	[20.25-25.00]	17.12	[15.43-18.81]
		15-30	23.81	[20.85-26.78]	5.69	[5.07-6.30]
N _{tot}	mg g ⁻¹	0-5	0.83	[0.75-0.90]	1.07	[0.95-1.19]
		5-15	0.84	[0.76-0.93]	0.47	[0.42-0.52]
		15-30	0.86	[0.76-0.95]	0.12	[0.09-0.15]
C _{tot} /N _{tot}	NA	0-5	26.90	[25.5-28.3]	34.90	[34.1-35.7]
		5-15	27.00	[25.6-28.4]	36.80	[35.4-38.2]
		15-30	28.00	[26.4-29.6]	41.90	[37.1-46.8]
C _{av}	mg g ⁻¹	0-5	52.34	[33.50-71.18]	26.22	[21.58-30.85]
		5-15	53.24	[33.31-73.18]	13.11	[10.88-15.34]
		15-30	51.77	[34.42-69.13]	9.75	[7.45-12.05]
N _{av}	mg g ⁻¹	0-5	5.32	[4.32-6.32]	1.98	[1.74-2.21]
		5-15	5.22	[4.32-6.13]	1.17	[0.97-1.36]
		15-30	5.31	[4.27-6.35]	0.91	[0.74-1.08]
Ca	mg g ⁻¹	0-5	0.33	[0.28-0.38]	0.51	[0.45-0.56]
		5-15	0.28	[0.23-0.38]	0.29	[0.26-0.32]
		15-30	0.30	[0.25-0.35]	0.19	[0.16-0.22]
Fe	mg g ⁻¹	0-5	0.51	[0.46-0.57]	0.40	[0.37-0.43]
		5-15	0.54	[0.47-0.62]	0.35	[0.33-0.37]
		15-30	0.53	[0.47-0.59]	0.40	[0.36-0.44]
K	mg g ⁻¹	0-5	0.26	[0.22-0.30]	0.38	[0.35-0.40]
		5-15	0.24	[0.20-0.28]	0.36	[0.34-0.39]
		15-30	0.23	[0.20-0.27]	0.37	[0.35-0.40]
Mg	mg g ⁻¹	0-5	0.11	[0.10-0.12]	0.14	[0.13-0.15]
		5-15	0.10	[0.09-0.11]	0.09	[0.08-0.09]
		15-30	0.10	[0.09-0.12]	0.07	[0.06-0.07]
Na	mg g ⁻¹	0-5	0.06	[0.04-0.08]	0.09	[0.07-0.11]
		5-15	0.06	[0.05-0.08]	0.07	[0.06-0.09]
		15-30	0.07	[0.05-0.08]	0.07	[0.06-0.08]
P	mg g ⁻¹	0-5	0.041	[0.037-0.045]	0.053	[0.046-0.059]
		5-15	0.039	[0.034-0.044]	0.032	[0.030-0.034]
		15-30	0.040	[0.035-0.045]	0.019	[0.018-0.020]

Appendix 10 Correlations between total, available and microbial C and N between each other in the wet (top) and dry (bottom) moorlands



Appendix 11 Correlations between total carbon (Ctot) and other soil variables measured by ICP OES (see more details in section “2.3 Soil chemical analyses” in Materials and methods) in the wet (top) and dry (bottom) moorland



Appendix 12 Upwelling event that occurred on the wet moorland and lasted for more than 3 weeks. This event forced us to postpone the winter soil sampling. Joan Hochet took picture a) on 2021-01-28, and Lucie Bon took picture b) on 2023-02-18.

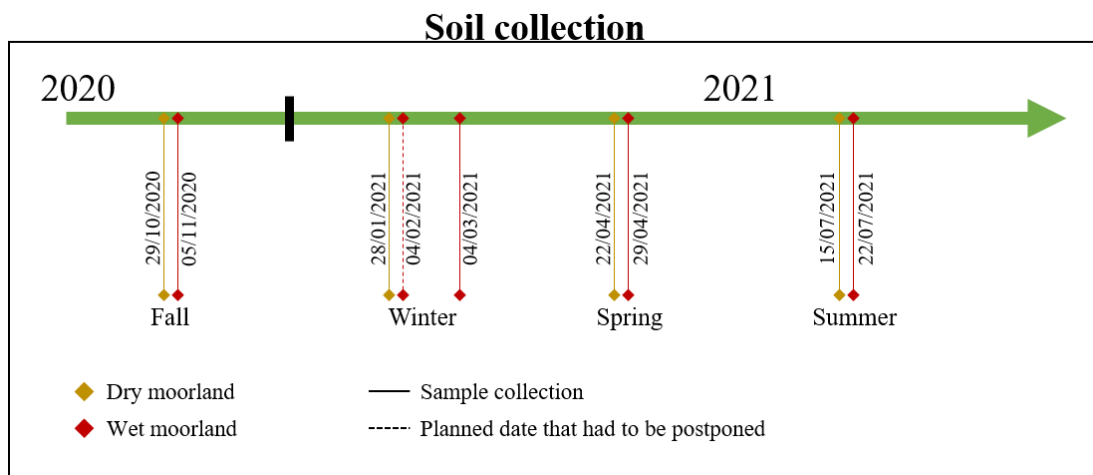
a)



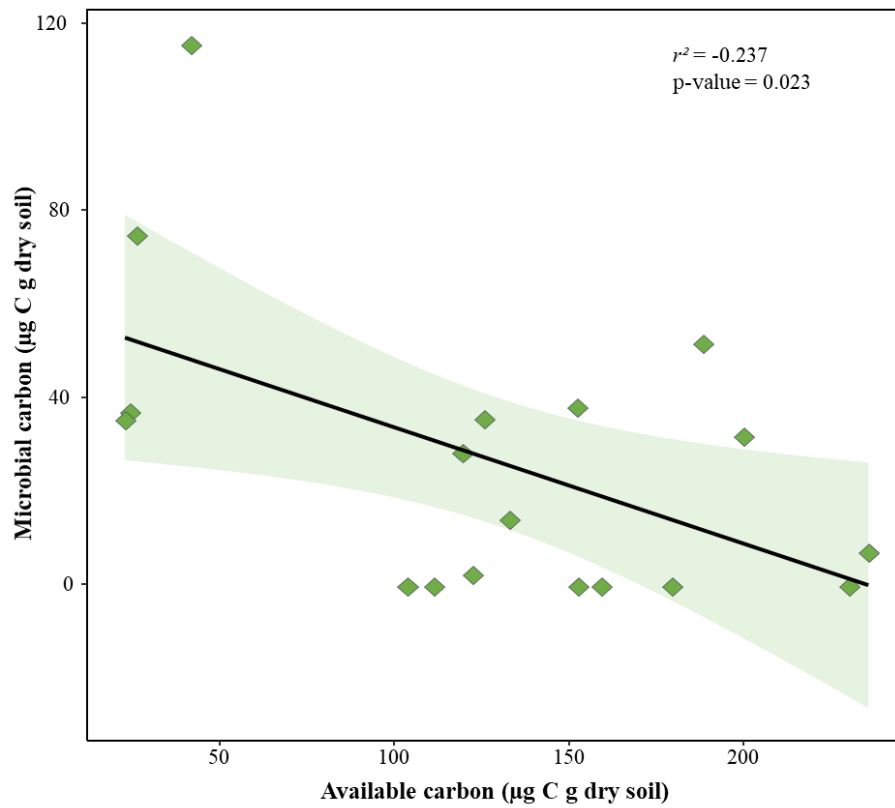
b)



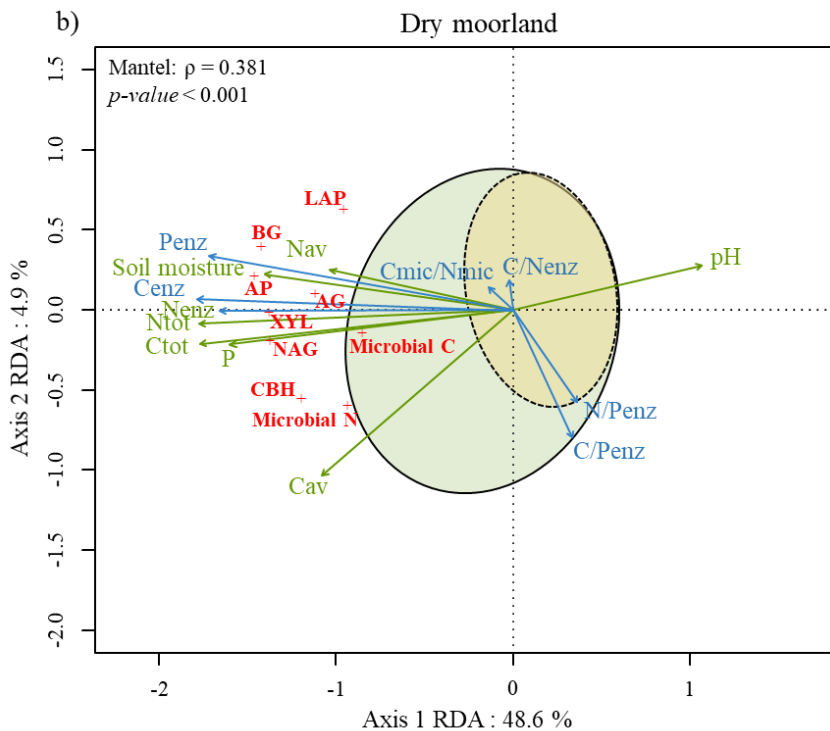
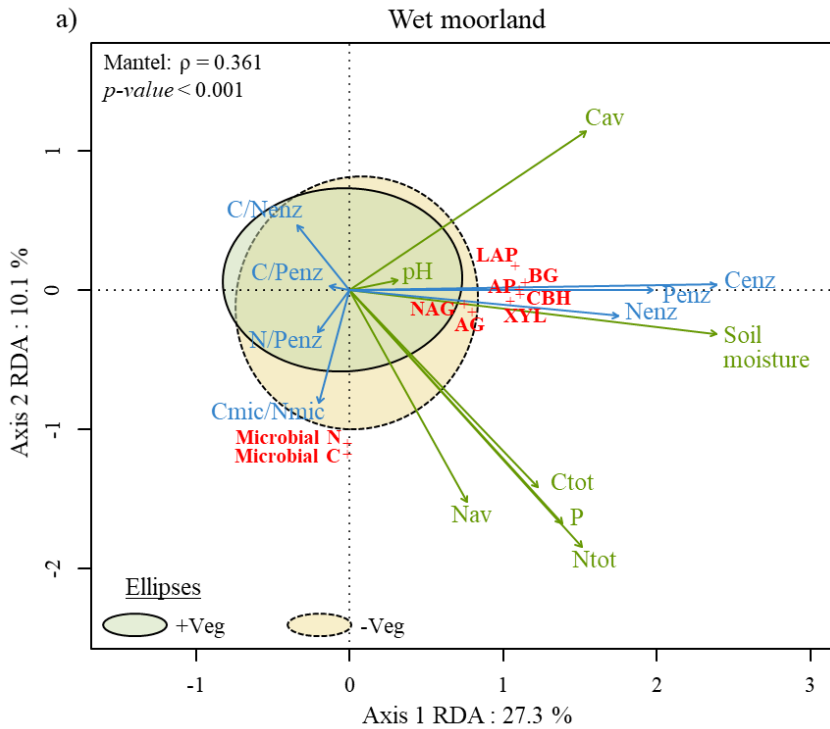
Appendix 13 Soil collection calendar during each season for both sites



Appendix 14 Correlation between microbial biomass carbon and available carbon in the soil during winter in the wet moorland



Appendix 15 Redundancy analysis (RDA) ordination biplot of the microbial variables (microbial C and N, and C-, N- and P-related extracellular enzyme activities) represented by red crosses and their relationship with their environmental drivers (total and available nutrients, soil moisture, pH) represented by green arrows in wet (a) and dry (b) moorlands. The supplementary variables (microbial and enzymatic ratios) were plotted afterwards (blue arrows), and thus not included in the calculations.



V. Limited influence of precipitation exclusion on soil microbial activity in a forest experiment of understory suppression

Authors: Lucie Bon, Laurent Augusto, Mark R. Bakker, Pierre Trichet, Nicolas Fanin

Abstract

The exacerbation of water shortage induced by climate change will have a negative impact on certain forest functions such as forest productivity and nutrient cycling. Adapting local management practices is essential to protect forests from the increased severity of droughts and mitigate their adverse effects in order to maintain efficient soil functioning. In this context, we conducted an experiment to determine the extent to which severe water limitation may interact with understory removal, and how this may affect various soil microbial parameters in two field experiments within maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) plantation forests in southwestern France. These two sites had contrasting levels of water supply, categorized as ‘wet’ and ‘dry’ moorland, based on the local depth of the water table. To intensify the impact of summer water shortage, we established precipitation exclusion systems in plots with and without understory vegetation. We examined the effects of these severe water deficit conditions on soil microbial community activities immediately following the ‘water-deprived’ period and several months later during the ‘recovery’ phase to assess their potential recovery from this extreme event. Surprisingly, precipitation exclusion did not significantly affect hydrolytic and oxidative enzyme activities or the catabolic capacities of microbial communities immediately after the ‘water-deprived’ phase in either site. However, we observed that microbial communities exposed to more severe water shortage exhibited higher hydrolytic enzyme activities in both sites during the ‘recovery’ phase. This result suggests a legacy effect from the extended period of water shortage, possibly due to increased soil resource availability or alterations in resource allocation and resource-use efficiency following the prolonged period of water shortage. Furthermore, while we found a contrasting effect of understory removal on soil humidity depending on the ecosystem (i.e. negative and positive in wet *versus* dry moorland), we observed only a marginal interactive effect between understory removal and precipitation exclusion on microbial activities in the dry moorland. These findings underscore that the impact

of water shortage on microbial activity is relatively minor and does not interact with the presence of understory, suggesting that microbially-driven processes are unlikely to undergo significant modification after a one-time event. Collectively, our results indicate that microbial communities already exposed to periodic dry periods are relatively well adapted to prolonged droughts, enabling the maintenance of soil functioning in the context of climate change.

Keywords: forest management, global changes, soil microclimate, soil processes, enzyme assays, MicroRespTM, precipitation exclusion.

Influence limitée de l'exclusion des précipitations sur l'activité microbienne du sol dans une expérience forestière de suppression du sous-bois

Résumé français

L'exacerbation de la pénurie d'eau induite par le changement climatique aura un impact négatif sur certaines fonctions forestières telles que la productivité des forêts et le cycle des nutriments. L'adaptation des pratiques de gestion locales est essentielle pour protéger les forêts de la sévérité accrue des sécheresses et atténuer leurs effets négatifs afin de maintenir un fonctionnement optimal des sols. Dans ce contexte, nous avons mené une expérience pour déterminer dans quelle mesure une limitation sévère de l'eau peut interagir avec l'élimination du sous-bois, et comment cela peut affecter divers paramètres microbiens du sol dans deux expériences de terrain au sein de forêts de plantation de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) dans le sud-ouest de la France. Ces deux sites présentaient des niveaux contrastés de disponibilité en eau, et ont été classés en landes "humides" et "sèches", en fonction de la profondeur locale de la nappe phréatique. Pour intensifier l'impact du manque d'eau estival, nous avons établi des systèmes d'exclusion des précipitations dans des parcelles avec et sans végétation sous-bois. Nous avons examiné les effets de ces conditions de déficit hydrique sévère sur les activités des communautés microbiennes du sol immédiatement après la période de "privation d'eau", et plusieurs mois plus tard pendant la phase de "récupération" afin d'évaluer leur récupération potentielle à la suite de cet événement extrême. De manière surprenante, l'exclusion des précipitations n'a pas affecté de manière significative les activités enzymatiques hydrolytiques et oxydatives, ni les capacités cataboliques des communautés microbiennes immédiatement après la période de "privation d'eau" dans les deux sites. Cependant, nous avons observé que les communautés microbiennes exposées à un manque d'eau plus sévère présentaient des activités enzymatiques hydrolytiques plus élevées dans les deux sites pendant la phase de "récupération". Ce résultat suggère un effet héritage de la période prolongée de manque d'eau, peut-être dû à une disponibilité accrue des ressources du sol ou à des modifications dans l'allocation des ressources et l'efficacité de l'utilisation des ressources suite à la période prolongée de manque d'eau. En outre, alors que nous avons constaté un effet contrasté de l'élimination du sous-bois sur l'humidité du sol en fonction de l'écosystème (c'est-à-dire négatif et positif dans les landes humides et sèches, respectivement), nous n'avons observé qu'un effet interactif marginal entre l'élimination du sous-bois et l'exclusion des précipitations sur les

activités microbiennes dans les landes sèches. Ces résultats soulignent que l'impact du manque d'eau sur l'activité microbienne est relativement mineur et n'interagit pas avec la présence du sous-bois, ce qui suggère qu'il est peu probable que les processus microbiens subissent des modifications significatives après un événement ponctuel. Collectivement, nos résultats indiquent que les communautés microbiennes déjà exposées à des périodes de sécheresse périodiques sont relativement bien adaptées aux sécheresses prolongées, ce qui permet de maintenir le fonctionnement du sol dans le contexte du changement climatique.

Mots-clés : gestion forestière, changements globaux, microclimat du sol, processus du sol, essais enzymatiques, MicroResp, exclusion des précipitations.

1. Introduction

It is now widely recognized that global changes to come will deeply affect all ecosystems across the planet (IPCC, 2023). Anticipated changes in temperatures and precipitation variability are poised to detrimentally affect ecosystem functioning and carbon (C) budget (Medvigy et al., 2010), which can lead to major impacts on human societies through the alteration, or even the possible loss, of a number of ecosystem services (Cardinale et al., 2012; IPCC, 2023). Because of their function of carbon sink (Pan et al., 2011), forests can play a role in global change mitigation, but achieving this necessitates a comprehensive grasp of diverse managing methods in the face of water-related problematics (Mayer et al., 2020). Notably, droughts have been depicted as a major threat to forest productivity (Ciais et al., 2005; Bigler et al., 2006; Allen et al., 2010; Senf et al., 2020), either due to direct effects of water shortage such as hydraulic failure (McDowell et al., 2008), or through indirect effects because of an increased vulnerability to other disturbances such as pathogen outbreaks (Jactel et al., 2017; Anderegg et al., 2020). Choat et al. (2012) revealed that this drought-induced forest dieback and/or productivity loss might worsen in the long term with increasing temperature and aridity. Additionally, water deficit may have further negative impacts on soil processes such as soil C storage and nutrient cycling (Pastor and Post, 1986; Porporato et al., 2003) because it limits the diffusion of nutrients within the soil, impacting the availability of nutrients for trees and soil microorganisms. These findings underline the necessity to adapt local forest management practices to improve ecosystem resistance and/or resilience to future water-related disturbances.

Forest management is a highly context-dependent discipline that still lacks knowledge and information in some regions (Sousa-Silva et al., 2018). In general, the applied practices are designed to ensure the sustainable maintenance of forest productivity despite abiotic and biotic disturbances (Birdsey and Pan, 2015). This can either be through varietal selection of more productive or drought-tolerant species (Park et al., 2014), long-term strategies such as increasing tree diversity (Baeten et al., 2019), or even short-term strategies such as understory removal (UR; Balandier et al., 2006). This latter practice is commonly implemented to improve plantation forest productivity (Balandier et al., 2006; South et al., 2006) as it alleviates the competition for sunlight, nutrients, and water that exists between trees and other species in the understory vegetation layer (Busse et al., 1996). Until recently and despite its positive effect on tree productivity, the impact of UR on other ecosystem functions such as C budget had been neglected (Bon et al., 2023), even with a growing body of research that now emphasizes the importance of the understory vegetation on soil processes and microclimate (Zhao et al., 2011; Giuggiola et al., 2018; Fromin et al., 2020; Grau-Andrés et al., 2020; Zhang et al., 2022). For

example, several studies have demonstrated that UR can exert an influence on the forest's microclimate leading to higher soil temperature and lower soil humidity (Zhao et al., 2013; Zhang et al., 2022), which is partly explained by increased sunlight intensity and decreased evapotranspiration (Wang et al., 2014; Yang et al., 2019). Changes in soil microclimate resulting from understory removal, in addition to reducing carbon inputs to microbial communities, may profoundly alter the functioning of these microbial communities (Wan et al., 2015). However, we lack an understanding of whether an extended drought period will intensify the impact of understory vegetation on forest microclimate and whether this may subsequently affect the processing of organic matter by microbial communities.

Soil organic matter (SOM) decomposition is an important process controlling nutrient availability in forest soils (Vitousek and Sanford, 1986; Attiwill and Adams, 1993). Both C sequestration and nutrient cycling depend on soil microbial communities (i.e. bacteria and fungi) as they are the major actors of SOM decomposition (Hättenschwiler et al., 2005) or stabilisation (Kallenbach et al., 2016). Soil functioning is particularly susceptible to drought, as a decrease in soil moisture can have a detrimental impact on the decomposition of organic substrates by soil microorganisms (Bengtson et al., 2005; Fanin et al., 2022b). For instance, Sun et al., (2020) found in a meta-analysis of 79 studies that the negative effect of drought on soil microbial activity were consistent across various ecosystems types, with the effects being amplified by drought duration and intensity. Nevertheless, it remains uncertain whether the effects of summer drought on soil microbial activity are only temporary or persist over the long term following an extreme event. Moreover, the assessment of the role and importance of understory vegetation in alleviating the consequences of harsher droughts has yet to be undertaken, and this despite the potential for understory vegetation to act as a buffer against the adverse effects of drought on temperature and soil moisture.

The main objective of our study was to investigate whether the understory vegetation can mitigate the effects of experimentally extended summer drought on several microbial community functions (hydrolytic and oxidative enzyme activities, microbial catabolic activities), as well as their recovering capacities after several months. We carried out this investigation in two experimental forests (planted with *Pinus pinaster* Ait.) located in south-western France, in the forested Landes de Gascogne region. These sites were selected to be representative of two local types of ecosystems differentiated by the depth of their water tables: the ‘wet moorlands’ and ‘dry moorlands’. Besides the access to water, these stations also exhibit different understory composition, with wet moorlands predominantly featuring herbaceous species, while dry moorlands consist almost entirely of ericaceous shrubs (Bon et

al., 2023). An understory removal treatment was initiated after tree plantation and regularly reiterated afterwards to monitor the influence of the understory stratum on ecosystem functioning in comparison to control plots. In addition to this long-term experimental manipulation of understory, we applied drought intensification by excluding summer precipitation (Figure 1). We expected that (i) understory removal would exacerbate the negative effects of the intensified drought on microbial communities, thereby increasing the stress they experience, primarily due to the positive influence of understory removal on soil microclimate (Wang et al., 2014). Second, we anticipated that (ii) the decline in microbial activity would persist for a longer duration in the treatments involving understory removal due to the exacerbation of drought's impact on soil microbial communities. Finally, we expected that (iii) the interaction between water deprivation and understory removal would be more important in the 'dry moorland' because water deficit is a major constraint in this system compared with the wet moorland (Bon et al., 2023).

2. Materials and methods

2.1 Experimental sites and sample collection

This study took place in two experimental forests in the Landes de Gascogne region, located in southwestern France. These sites were established on similar soils that fall in the podzol category, characterised by a coarse texture (> 90 % sand) and low soil fertility, especially when considering P pools (Achat et al., 2009; Augusto et al., 2010). The first site was located in wet moorlands, which are characterised by a high water table level (< 1 m) that occasionally cause winter flooding after heavy rainfalls. The understory vegetation in place was dominated by a perennial herbaceous species (51 % of total understory biomass; *Molinia caerulea*), followed by gorse (21 %; *Ulex europaeus* and *Ulex minor*) and some ericaceous shrubs (18 %; mainly *Erica scoparia* and *Erica cinerea*), while other woody species and bracken were present to a lesser extent. The second site was located in dry moorlands, where the water table is usually below 2 m deep. The understory was almost completely (99.7 %) composed of ericaceous shrubs (*Erica cinerea* and *Calluna vulgaris*) and mosses, with scarce patches of other woody plants.

The experimental sites were established in 2008 on former pine stands that were cleared as part of their rotation cycle. They were then planted with maritime pine seedlings (*Pinus pinaster*) every 2 m along ridges that were separated by 4 m-wide furrows, for a tree density of 1250 trees ha⁻¹. In each site, 8 plots (surface area: wet moorland = 640 m² / plot; dry moorland = 900 m² / plot) were set up to test the effect of understory management on soil functioning

(treatments: control [+Veg] and understory removal [-Veg]), repeated in four blocks. The removal was conducted by crushing the understory in the furrows using bladed rollers without exportation of organic matter. It was performed during summers 2008, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014 and 2015 in the wet moorland, and during summers 2012, 2013 and 2017 in the dry moorland. At the time of our water exclusion experiment, understory's aboveground biomass was reduced by 2 and by 4 in the wet and dry moorlands, respectively. Precipitation exclusion systems were installed in all plots during summer 2021, from June 14th to September 20th to enhance summer drought's intensity and duration. These systems consisted in 9 m² transparent plastic tarps that were placed over a 2 m wooden pole planted at 60 cm deep into the soil and topped with a cut tennis ball, and then attached to four vigorous pines using solid ropes (**Figure 25**). Microclimate probes were used to monitor the efficiency of the precipitation exclusion systems, by comparing soil water content under the tarps ("Exclusion") to nearby areas under natural precipitation conditions ("Ambient").



Figure 25 Precipitation exclusion system set up in a plot with understory removal in the dry moorland. This system was installed in all plots of the field experiment from mid-June to late September, 2021. Left panel and right panel are respectively pictures taken from outside and inside the area of precipitation exclusion (pictures by Lucie Bon).

2.2 Soil collection

The soil sample collection was carried out at two times: the first campaign ("Water-deprived") took place in September 2021 at the end of the drought intensification period, and the second campaign ("Recovery") was performed in June 2022, after a 8 months period of possible

recovery during the dormant and spring seasons (**Figure 26**). In each plot, soil samples were collected in six spots (three in the rain-exclusion zone, three in the control zone around the former). A corer (diameter = 80 mm; length = 15 cm) was used to extract a sample, which was then split in two layers (0-5 and 5-15 cm). The three replicates by treatment were pooled to build a unique composite sample of each layer. Back at the lab, soil samples were kept at +4 °C until sieving at 2 mm, usually performed the day after. Two aliquots were kept separately: one was frozen at -20 °C for soil moisture and enzyme activities, and the other left to dry at ambient temperature for microbial catabolic capacities measurements. In total, we collected 192 individual soil samples (2 campaigns × 2 sites × 4 blocks × 2 treatments × 2 soil layers × 3 replicates), that were grouped in 64 composite samples, and finally split into 128 subsamples for the analyses (frozen and dried).

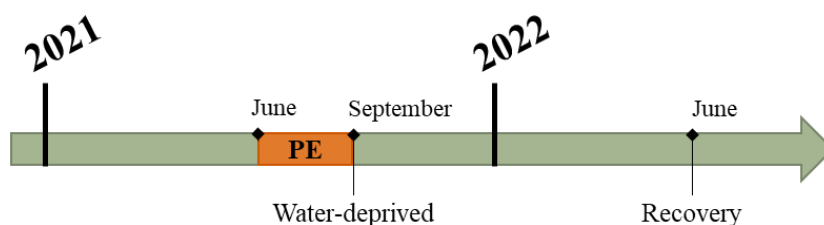


Figure 26 Calendar presenting the timeline of the field experiment: precipitation exclusion (PE) was set up from mid-June to late September 2021. The first soil sampling campaign (“Water-deprived”) occurred in September 2021 following the PE period, and the second soil sampling campaign (“Recovery”) was conducted in June 2022.

2.3 Soil temperature and volumetric moisture

Soil microclimate (i.e. temperature and volumetric moisture) was monitored using TMS-4 loggers (Temperature-Moisture-Sensor; Czech Republic) and the Lolly software version 1.41 (Wild et al., 2019). The devices were programmed to measure soil temperature and moisture every 15 minutes at a depth of 6 cm. Prior to the field implementation, the loggers underwent calibration and testing by being placed in an oven at +20 °C for a week. The devices that were not placed under precipitation exclusion systems were installed in each plot of 3 out of 4 blocks in both sites in November 2020, and protected from the wild animals by a metallic mesh. The loggers placed under precipitation exclusion systems were set up in June 2021 after calibration following the same protocol as previously described. Microclimate data collection was carried out in October 2021, followed by an initial data cleaning phase to identify and remove the records affected by instances when the loggers were disturbed by wildlife. Finally, daily mean

soil temperature and moisture values were extracted using the R software version 4.2.2, forming the foundation for subsequent statistical analyses and data visualisation.

2.4 Soil enzyme activities

Soil hydrolytic and oxidative enzyme activities were measured on fresh soil aliquots stored at -20 °C until measurements. This protocol targeted four hydrolytic (β -1,4-glucosidase [BGLU], 1,4- β -D-cellobiohydrolase [CBH], α -1,4-glucosidase [AGLU], and β -xylosidase [XYL]; Bell et al., 2013) and two oxidative (phenol oxidase [PHE] and peroxidase [PER]; Saiya-Cork et al., 2002) soil enzymes released by soil microbial communities, that are involved in the degradation of organic carbon. In brief, the assays were realised by homogenising 2.75 g of the soil sample in 91 ml of 16.25 mM sodium acetate buffer at soil pH in a blender for 1 min. The soil suspensions were then transferred to 96-deepwell microplates using an eight-channel electronic pipette (Eppendorf Xplorer Plus, Hamburg, Germany). Additional quench control of the soil suspensions and 4-methylumbelliferone (0–100 μ M) or 7-amino-4-methylcoumarin (0–10 μ M) standard curves were included with each sample. For the hydrolytic enzymes, the soil solutions were manually agitated and incubated for 3 h at 25 °C, and regularly re-agitated. After incubation, the microplates were centrifuged for 3 min at 3000 rpm and 250 μ l of the supernatant were transferred into a black flat-bottomed 96-well plate and scanned on a microplate reader (Synergy H1 microplate reader, Biotek, Winooski, USA) using an excitation wavelength at 365 nm and an emission wavelength at 450 nm. The same soil solution mix were used for the oxidative enzymes, at the difference that 5 mM L-3,4-dihydroxyphenylalanine was added to the slurries, and 40 μ l of 0.3 % H₂O₂ were added for the peroxidase assays. The plates were incubated in the dark for 3 h at +25 °C, centrifuged, and finally 250 μ l of the supernatant was pipetted in a transparent microplate. The absorbance was measured at 460 nm with the same microplate reader.

2.5 MicroResp

The community level physiological profile (CLPP) of the microbial communities of the two sites were characterised using the MicroRespTM system (Macaulay Scientific Consulting, Aberdeen, UK). First, we assessed water holding capacity (WHC) for each soil sample by saturating a known weight of air-dried soil samples with water, and letting them drain for 48 h. Then, we incubated 500 mg of air-dried soil at 60 % WHC in triplicates in 6-deepwell microplates with 1.5 mg C g⁻¹ soil of 15 different carbon substrates, except for the low-solubility phenolic acids and cellulose for which 0.75 mg C g⁻¹ soil were added. Carbon

substrates included three carbohydrates (d-glucose, xylan, and cellulose by order of complexity), one amine (N-acetyl-glucosamine), five amino acids (l-asparagine, l-glutamine, l-lysine, l-serine and l-glycine), three carboxylic acids (malic, oxalic and citric acids) and three phenolic acids (gallic, syringic and vanillic acids). Cresol red gel detection plates were prepared as recommended by the manufacturer. The plates were first pre-incubated in the dark at +25 °C to account for the lag period, and then each deep-well microplate was covered with a detection plate using a silicone gasket (MicroResp™; Macaulay Scientific Consulting), and incubated for four additional hours. The optical density of the detection plate at 590 nm was measured before and after incubation using a microplate reader (Synergy H1 microplate reader, Biotek, Winooski, USA). Final optical densities at 590 nm were normalised and converted as substrate-induced respiration (SIR) rates expressed in $\mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1}$ of soil h^{-1} . The total catabolic activity (SIR_{tot}) was then calculated as the sum of all 15 SIR rates. A Shannon catabolic diversity index (H') was calculated to estimate the evenness among all 15 SIR rates (Equation 1). Higher H' values mean that a high number of catabolic capacities contribute fairly equally to microbial total catabolic activity, and lower H' values indicate discrepancies in catabolic capacities contribution to microbial total catabolic activity. The Pielou's evenness index, typically used in conjunction with the Shannon diversity index, was omitted from our study as it became solely dependent on the Shannon index. This exclusion is due to the constant nature of the logarithm of species proportions across all species, limiting its ability to offer additional interpretative value.

$$H' = \sum_{i=1}^{15} \text{SIR}_i \times \ln(\text{SIR}_i) \quad (\text{Equation 1})$$

2.6 Statistical analyses

All the statistical analyses were carried out using R software (version 4.2.2). The first step was to remove extreme values, following the outlier labelling rule with a conservative tuning parameter of $g = 2.2$ (Hoaglin and Iglewicz, 1987). Then, mixed models were performed to assess the effects of understory removal (understory removal *versus* no understory removal) and precipitation exclusion (exclusion *versus* ambient) and their interaction on hydrolytic and oxidative enzyme activities, and catabolic capacities of microbial communities. They were performed separately for all site and campaign combination, meaning 4 combinations total: Wet site – campaign 1; Wet site – campaign 2, Dry site – campaign 1; Dry site – campaign 2. The parametric assumptions of the models were verified and considered as adequate to validate their use. When a result was significant, the modalities were compared to each other using a post-hoc Tukey test. Model postulates (normality, homoscedasticity) were verified by graphic

validation. The effect of site and campaign were then investigated using permutational anovas (PERMANOVA from the vegan package). Additionally, we used dissimilarity between catabolic profiles of microbial communities using Bray-Curtis distance matrices. Finally, we computed a non-metric multidimensional scaling (NMDS) with vector fitting based on multiple linear regression of variables of interest (i.e. catabolic capacities of soil microbial communities) on coordinates of the two principal axes of the NMDS. The descriptive data used to compare the effects of the treatments are the means and standard error.

3. Results

3.1 Soil temperature and moisture

Soil temperature and moisture were monitored during the whole duration of the implementation of the precipitation exclusion systems (PES), from mid June to late September 2021 (**Figure 27**). Due to an initial acclimation period required for the probes, the data from mid-June were not included in the graphical representations (**Figure 27a** and **b**) and calculations (**Figure 27c** and **d**).

Soil temperature was lower in the wet moorland with (mean \pm standard error) 17.44 ± 0.05 °C compared to the dry moorland where the temperature averaged (mean \pm standard error) 18.93 ± 0.08 °C. In the wet moorland, soil temperature exhibited a consistent pattern throughout the summer between all the treatments, whereas soil moisture decreased consistently during summer because of the PES, therefore demonstrating their efficiency (**Figure 27a**). When investigating the effect of UR in the two precipitation exclusion (PE) treatments (**Figure 27c**), we found that soil temperature was higher with UR, especially when combined with the PES. Soil moisture had more contrasted effects depending on the PE treatment, as UR decreased soil moisture in the ambient treatments but increased soil moisture in the exclusion treatments. In the dry moorland, soil temperature's pattern was unaffected by the treatments; however both PE and UR increased soil temperature, especially when combined (**Figure 27b**). Indeed, both UR and PE increased soil temperature (by 5 % and 9 %, respectively). In contrast, UR strongly decreased soil moisture, with a stronger difference in the ambient precipitation treatment (**Figure 27d**). It is also important to note that soil moisture in the dry moorland appeared to have rapidly leveled off to a minimum in the PE treatments (**Figure 27b**).

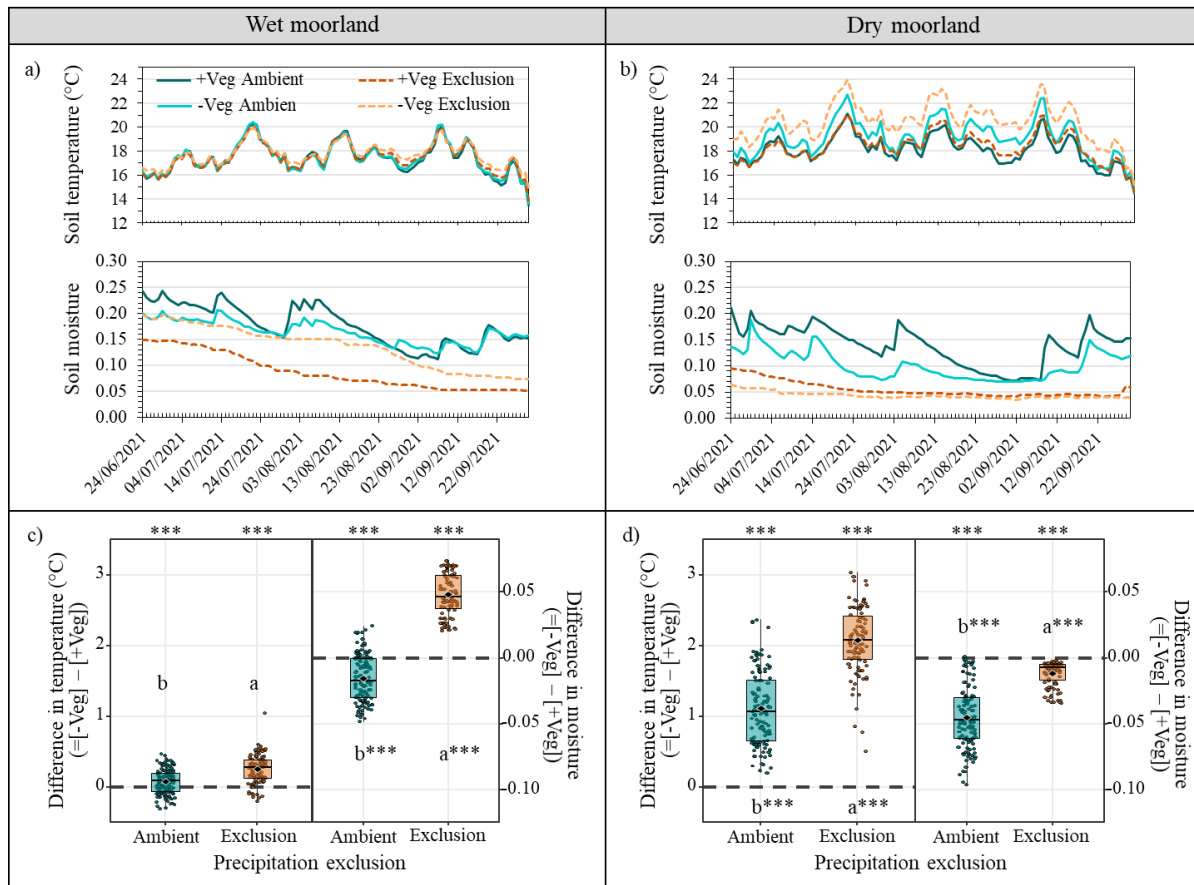


Figure 27 Soil temperature and moisture at 6 cm deep as measured by the microclimate probes set up during the period of precipitation exclusion. Daily mean values are shown in panels a) and b), while c) and d) illustrate the difference between the understory removal and the control treatments. Lowercase letters indicate significant differences between the precipitation exclusion treatments as determined by Student tests. The *** indicate when the means of the differences are significantly different from 0, thus demonstrating significant differences between treatments.

3.2 Soil enzyme activities

Soil hydrolytic enzymes activities were similar between the wet and the dry moorland, averaging 0.72 ± 0.07 mmol kg⁻¹ dry soil and 0.76 ± 0.06 mmol kg⁻¹ dry soil (**Figure 28a** and **b**), respectively. In the wet moorland, hydrolytic enzymes were 34 % higher in the recovery campaign, and the mixed models highlighted a significant effect of the precipitation exclusion (PE), with higher hydrolytic enzyme activities when rain was excluded during summer 2021 (**Figure 28a**). Although not significant, there was a similar trend during the water-deprived campaign. In the dry moorland, hydrolytic enzymes were not affected by the sampling campaign (**Figure 28b**). However, mixed models revealed a marginal effect of PE during the water-deprived campaign as enzymes in the “exclusion” treatment were reduced by 26 %. Still during this campaign, understory removal (UR) had a significant negative effect on hydrolytic

enzymes as they averaged $0.54 \pm 0.12 \text{ mmol kg}^{-1}$ in UR *versus* $0.91 \pm 0.15 \text{ mmol kg}^{-1}$ in control plots. During the recovery campaign, precipitation exclusion had a strong positive impact on hydrolytic enzymes by increasing them by 31 % (**Figure 28b**). Understory removal also tended to decrease hydrolytic enzymes in this context, but this reduction was only present in the precipitation exclusion treatment (**Figure 28b**).

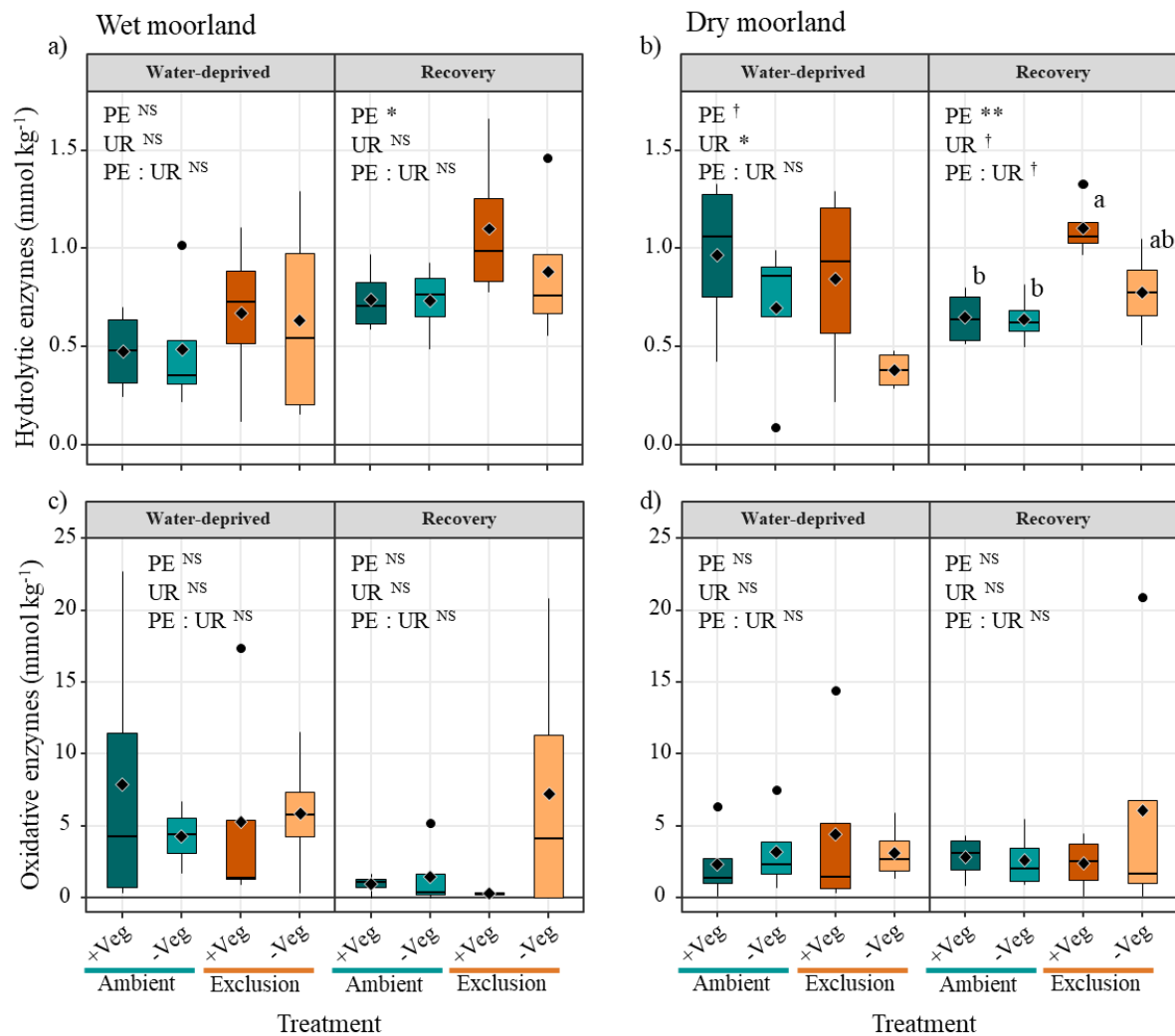


Figure 28 Soil hydrolytic (a, b) and oxidative (c, d) enzyme activities for each treatment in both sites. Blue = ambient precipitations; orange = precipitation exclusion; darker colours = +Veg; lighter colours = -Veg. Mixed models were used to test the effect of precipitation exclusion (PE), understory removal (UR), and their interaction on soil enzyme activities for each site and campaign combination, as indicated at the top of each panel. NS means there were no significant effect, † indicate $0.050 < p\text{-value} < 0.099$, and *, **, *** indicate when the treatment had a significant effect on the variable.

Soil oxidative enzymes were similar between sites (**Figure 28c** and **d**). In the wet moorland, oxidative enzymes were affected only by the time of sampling, as oxidative enzymes were higher during the water deprived campaign ($5.94 \pm 1.67 \text{ mmol kg}^{-1}$) than the recovery

campaign ($2.51 \pm 1.34 \text{ mmol kg}^{-1}$; **Figure 28c**). In the dry moorland, soil oxidative enzymes were not affected by any treatment (**Figure 28d**).

3.3 Microbial catabolic capacities

Total catabolic activity (SIR_{tot}) averaged $5.77 \pm 0.87 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air-dried soil h}^{-1}$ in the wet moorland and $7.36 \pm 0.87 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air-dried soil h}^{-1}$ in the dry moorland (**Figure 29a and b**). In the wet moorland, SIR_{tot} was higher in the water-deprived campaign, but this effect was driven by higher SIR_{tot} values in the plots with ambient precipitations ($9.746 \pm 2.174 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air-dried soil h}^{-1}$) than under the PES ($4.435 \pm 0.285 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air-dried soil h}^{-1}$; **Figure 29a**). In the dry moorland, UR had a marginally significant effect on SIR_{tot} values during the water-deprived campaign because of a decrease of SIR_{tot} from $11.57 \pm 1.62 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air-dried soil h}^{-1}$ in control plots to $7.47 \pm 1.65 \mu\text{g C-CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ air-dried soil h}^{-1}$ in UR plots (**Figure 29b**). There was a reduction of the SIR_{tot} values by 44 % when looking at the recovery campaign, and although it was not significant, there was a trend for lower values in plots with understory removal (**Figure 29b**).

The Shannon diversity index was similar between the wet moorland (2.66 ± 0.01) and the dry moorland (2.62 ± 0.02 ; **Figure 29c and d**). In the wet moorland, the Shannon diversity index was alike between the two campaigns, and mixed models did not highlight any effect of the PE nor the UR treatments in either campaign (**Figure 29c**). In contrast, in the dry moorland the water-deprived campaign showed higher values (2.67 ± 0.01) than in the recovery campaign (2.57 ± 0.03 ; **Figure 29d**). The index was not affected by PE nor UR in this site, no matter the campaign considered.

Appendix 16 is a graphic representation of the catabolic capacities of the microbial communities in both sites, and for both campaigns. The permanova applied to test for the effects of PE, UR, and their interaction in every combination of site and campaign did not reveal any significant differences between treatments, meaning the catabolic capacities of the microbial communities associated with each treatment did not significantly differ. When looking at the ellipses representing plots with UR (dashed lines) and control plots (solid lines), we observed a slight separation along the second axis in **Appendix 16a and b** in the wet moorland, and along the first axis in panels **Appendix 16c and d** in the dry moorland. The substrates' patterns (i.e. represented by the blue arrows), behaved differently between the two sampling campaigns. There was a separation of complex substrates from simpler substrates along the second axis in the water-deprived campaign (**Appendix 16a and c**), at the exception of syringic acid and serine

in the dry moorland. However, we did not observe such distinct and well separated groups in the recovery campaign (**Appendix 16b** and **d**).

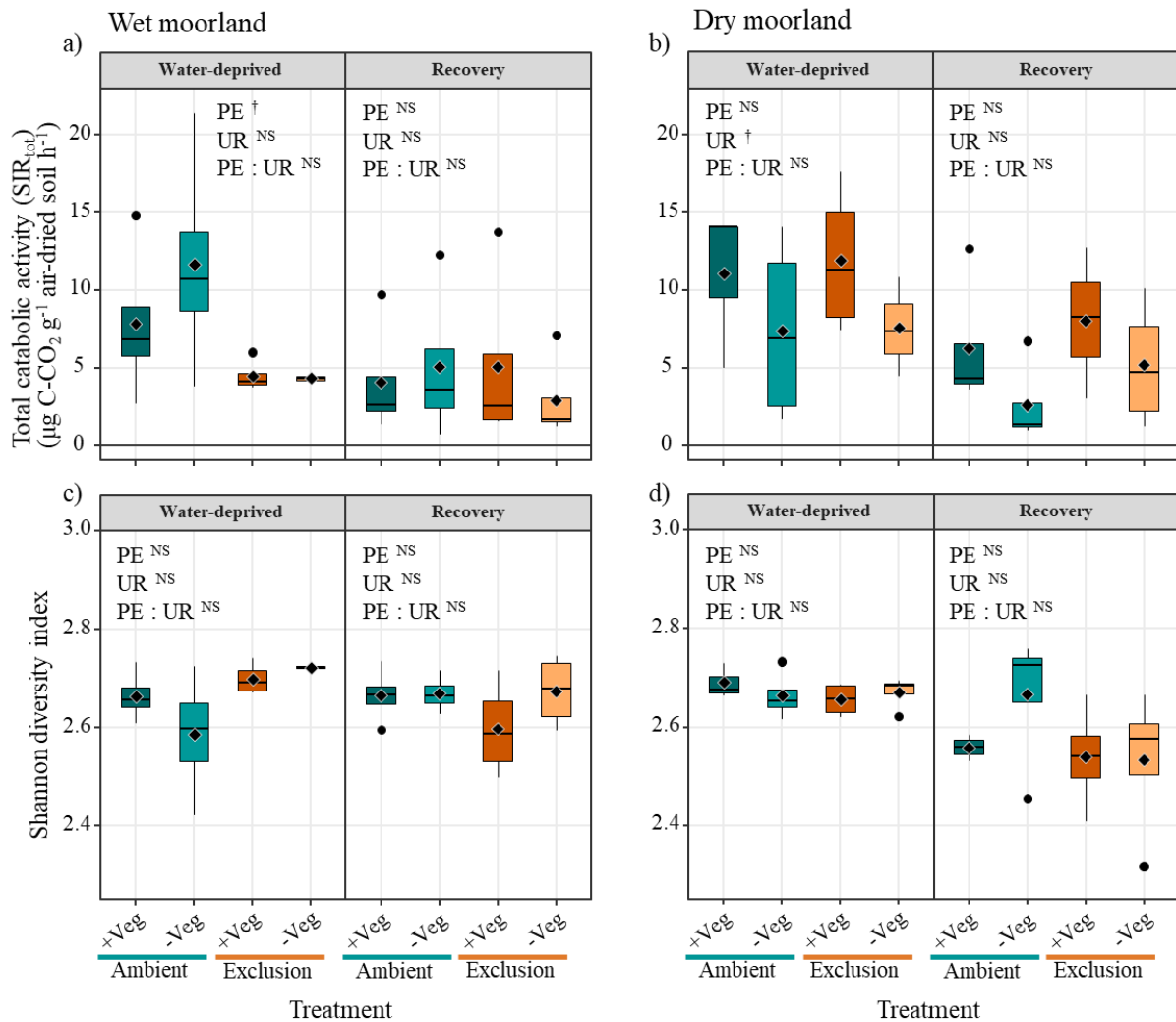


Figure 29 Soil total catabolic activity (a, b) and Shannon diversity index (c, d) for each treatment in both sites. Blue = ambient precipitations; orange = precipitation exclusion; darker colours = +Veg; lighter colours = -Veg. Mixed models were used to test the effect of precipitation exclusion (PE), understory removal (UR), and their interaction on soil enzyme activities for each site and campaign combination, as indicated at the top of each panel. NS means there were no significant effect, † indicate $0.050 < p\text{-value} < 0.099$, and *, **, *** indicate when the treatment had a significant effect on the variable.

4. Discussion

By conducting an experiment of amplified water shortage in two plantations forests, whose functioning and understory composition are driven by contrasted water-table levels, we investigated the interactive effects of water deprivation and vegetation removal on soil

microbial activities. In contrast to our first two hypotheses, we did not observe an exacerbation of the adverse effects of a drier summer season when understory vegetation was removed immediately after the ‘*water-deprivation*’ campaign. However, we found a positive effect of precipitation exclusion during the ‘*recovery*’ phase, indicating that microbial communities can respond to water shortage with a delayed response. In partial agreement with our third hypothesis, we found that the interaction between water deprivation and understory removal had a more pronounced impact on microclimate parameters in the dry moorland, but this ‘site-specific’ effect was only partially mirrored in soil microbial activities.

(i) Understory’s ability to mitigate soil microclimate under amplified drought

As expected, the precipitation exclusion (PE) systems proved highly effective across all treatments. At the wet moorland, the PE treatment had a slight positive impact on soil temperature while strongly reducing soil moisture. Contrary to our expectations, soil moisture was higher in the understory removal (UR) treatment compared to the control when the precipitations were excluded. This may be caused by the high evapotranspiration rates of acquisitive plant species such as molinia and gorse in the understory vegetation layer (Heil and Bruggink, 1987; Delerue et al., 2018). These understory plant species often exhibit high plant biomass in the understory vegetation stratum (Bon et al., 2023), and are less efficient at regulating their transpiration compared to trees (Diawara et al., 1991; Jarosz et al., 2008). Considering that understory can contribute up to 38 % to the total ecosystem evapotranspiration in our study region (Jarosz et al., 2008), these data reinforce the idea that the presence of the understory vegetation can exacerbate water loss during strong water-deficit in wet moorlands.

In contrast, in the dry moorland, soil moisture was consistently lower in plots where the understory had been removed, which was in accordance with our initial expectations. Because ericaceous shrubs are smaller and more stress-tolerant than acquisitive plant species, the quantity of water loss through evapotranspiration is likely to be lower than in the wet moorland. Furthermore, a possible explanation here is that understory’s presence maintained soil moisture by reducing light radiation on the forest floor (Wang et al., 2014; Yang et al., 2019) until both understory treatments (i.e. +/- Veg) reached a plateau at their lowest point of water availability. The presence of a dense moss layer beneath the shrubs, as observed in this forest station, often intensifies this beneficial effect on soil moisture (Fanin et al., 2022a). Increased temperatures when the understory was removed (and particularly in the PE treatment) support this explanation, as higher temperatures also influence soil water content (Gu et al., 2019). Altogether, these results highlight that the buffering effect of understory vegetation on soil

microclimate during extended periods of extreme water deprivation can be ‘ecosystem-dependent’, emphasising the importance to consider water availability and understory species composition when predicting the impact of drought on water availability at the ecosystem scale.

(ii) Was understory able to mitigate the deleterious effects of an amplified water shortage on soil microbial activities?

In contrast to our first hypothesis, we did not observe any exacerbation of the adverse effects of water scarcity on soil microbial activities when the understory was removed in either site. In fact, neither UR nor PE had any notable impact on soil microbial activities, except for a negative effect of UR on hydrolytic enzymes in the dry moorland. This finding suggests that drier conditions did not significantly influence the overall activity of soil microbial communities, despite soil moisture being commonly regarded as a key factor affecting microbial activity (Brockett et al., 2012). It is worth noting that a substantial body of literature reports detrimental effects of reduced water availability on various processes driven by microbial communities (Chen et al., 2011; Maxwell et al., 2023), including litter decomposition (Zheng et al., 2017) and enzyme activities (Sardans and Peñuelas, 2005; Schlesinger et al., 2016). However, in line with our findings, Kreyling et al. (2008) reported that soil enzyme activities remained unaffected by an experimental one-month drought, suggesting that the applied drought may not have been severe enough to induce changes in belowground biotic processes. Given that our water scarcity treatment lasted for three months, and considering that drought effects on microbial activity are reported to increase with drought duration (Qu et al., 2023), this explanation seems less likely in the context of our study. Instead, we interpret the absence of effects as a result of the long-term persistence of a fraction of enzymes released by soil microorganisms prior to the dry period (Burns et al., 2013). Notably, enzymes can be secreted and persist in soils for extended periods (Baldrian, 2014). This phenomenon might explain why water shortage did not have an immediate effect on soil enzyme activity, especially if microbes invest more in osmolytes or enter a dormant state rather than synthesizing new enzymes *de novo* during dry periods (Manzoni et al., 2014). Consequently, these results suggest that microbial communities are relatively well adapted to one-time water shortage events, and this whatever the understory cover or the ecosystem considered.

(iii) Is microbial communities’ recovery better when the understory is present?

In contrast to our second hypothesis, we did not find that the effect of PE was greater in the UR treatment during the ‘water-deprived’ campaign due to the exacerbation of drought’s impact on

soil microbial communities. Instead, we found that hydrolytic enzymes were overall higher later during the ‘*recovery*’ campaign than immediately after the PE period during the ‘*water-shortage*’ campaign, and this independently of the presence of understory (Figure 4). These results can be due to several reasons. First, a prolonged soil warming may have increased nutrient or carbon availability, notably through increasing microbial necromass (Qu et al., 2023). Consequently, as microbial biomass recovered with improved environmental conditions in the following spring, the enhanced resource availability could have favoured microbial activity, thus explaining the observed rise in hydrolytic enzyme activity. Another possible explanation could be a significant alteration in microbial community structure following a drought event. In particular, it has been frequently observed that the fungi-to-bacteria ratio increased in response to soil warming (Curiel Yuste et al., 2011; Pritchard, 2011), and temperature-induced changes in the relative proportions of bacteria and fungi can affect enzyme allocation (Fanin et al., 2022b). Lastly, stress-tolerant microbial communities selected in response to the water shortage event may have invested more in enzyme production due to shifts in nutritional requirements or resource-use efficiency (Keiblinger et al., 2010; Reischke et al., 2014). This could be particularly significant since changes in enzyme allocation often coincide with decreases in carbon use efficiency (CUE) and changes in stoichiometric requirements (Sinsabaugh and Follstad Shah, 2012; Sinsabaugh et al., 2017; Manzoni et al., 2021). However, it is important to note that we did not observe changes in the catabolic capacities of microbial communities (Figure 5), suggesting that only microbial activity through changes in enzyme synthesis are impacted by a prolonged water shortage. Collectively, these results emphasize that the long-term legacy effect of drought, observed after a few months, can have a more pronounced impact on soil microbial activity than the immediate aftermath of the event itself.

(iv) Is the adaptation of soil microbial communities to water stress greater in dry moorland?

In partial agreement with our third hypothesis, we observed a marginally significant effect between UR and PE on hydrolytic enzymes in the dry moorland. This could be attributed to the fact that, while the removal of the understory vegetation layer can have detrimental effects on carbon inputs (Bon et al., 2023), these effects can be readily compensated by litterfall or rhizodeposition from trees in relatively productive ecosystems, such as wet moorlands. Consequently, microbial communities in dry moorlands appear to rely more strongly on the presence of understory vegetation, notably because ericaceous shrubs make a more significant contribution to total ecosystem productivity in less productive and more stressful ecosystems (Wardle et al., 2012). Furthermore, it is likely that ericaceous shrubs, in association with ericoid

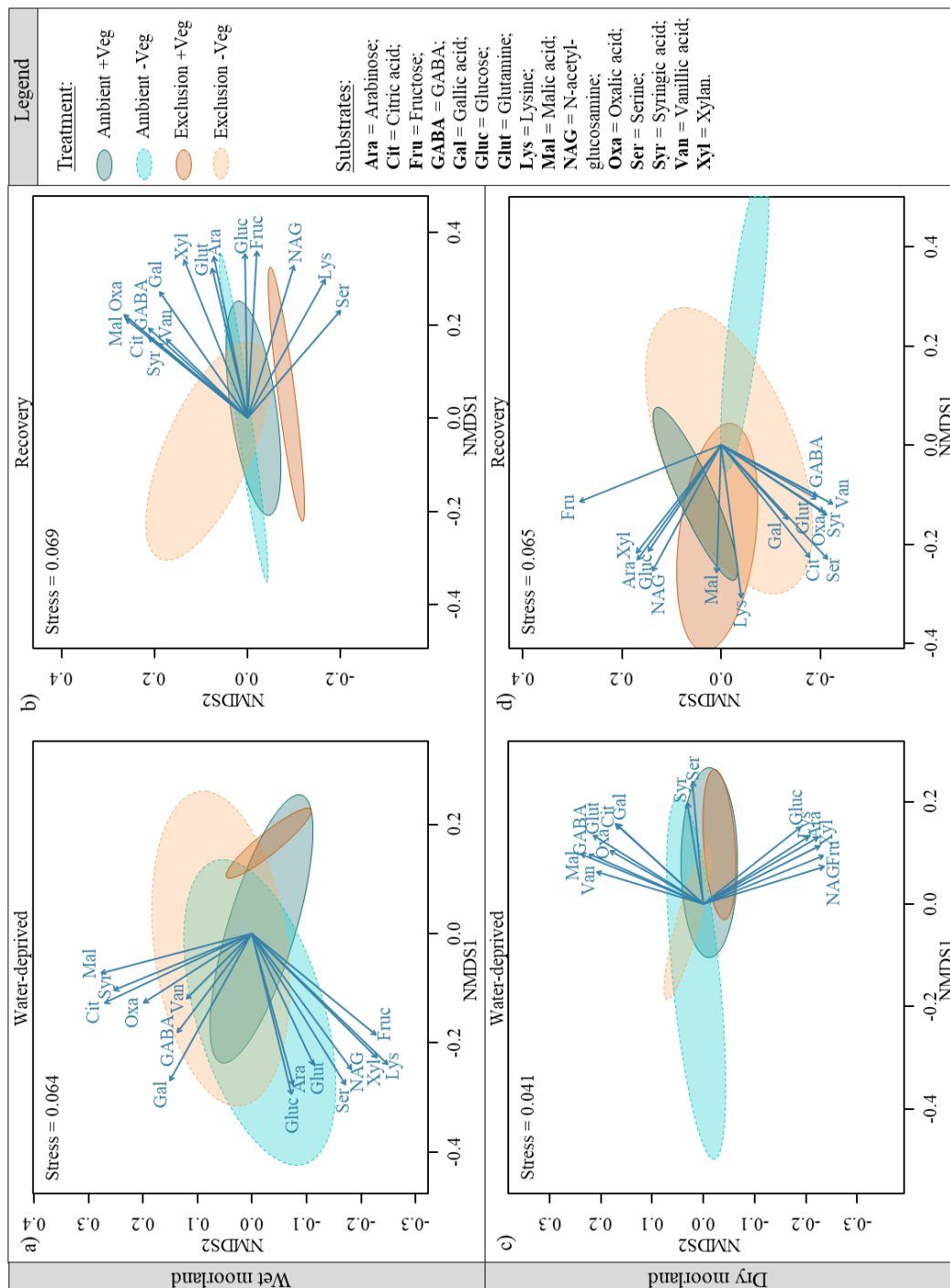
mycorrhizal fungi, exert a stronger influence on soil decomposer communities through negative antagonistic interactions in ambient plots (Fanin et al., 2022a). A reduction in the influence of shrubs on soil microbial communities within the PE plots may, in turn, result in positive effects on the biomass and activity of saprotrophic decomposers that rely on shrub-derived carbon inputs. Another contributing factor could be the contrasting effects of understory vegetation on soil microclimate between dry and wet moorlands (see Section (i)), with notably a positive effect of ericaceous shrubs on soil humidity in the dry moorland, whereas gorse and molinia tended to dry the ground in the wet moorland (Figure 1). As such, this result may also contribute to explain the positive effect of understory when precipitation are reduced in the dry moorland. Although the underlying mechanisms are yet to be fully identified, our results emphasize the potential differential effects of understory vegetation on soil microclimate and microbial activity across contrasting ecosystems.

Conclusions

In this study, we investigated the effects of amplified water shortage in interaction with the understory vegetation on soil microbial activity in two plantations forests. We found that understory had contrasting effects on soil microclimate between wet and dry moorlands, but that the effect of PE in ‘presence’ or ‘absence’ of understory had only a minor impact on soil functioning. These results have three main implications. First, the contrasting effects of understory vegetation on soil moisture among different ecosystems (i.e. positive and negative effects in dry and wet moorland, respectively) suggest that the impact of climate change on forest ecosystems may vary depending on the local site conditions and the composition of the understory vegetation layer. As such, there is an increasing need for a nuanced approach to understanding and predicting how climate change will affect water availability in forest ecosystems. Second, the finding that understory removal or precipitation exclusion had only minor consequences on microbial activity implies that certain forest management practices, such as understory removal, may have less immediate impact on soil microbial communities in our study sites than previously believed. This knowledge can inform forest management decisions, indicating that some interventions may have only limited short-term effects on ecosystem processes driven by microbes, even in the context of an increasing drought period. Finally, as climate change continues to influence forest productivity, it is crucial for future forest practices to adapt to the varying effects of understory vegetation. While the effect of UR on microbial activity is relatively minor, its impact on water availability can be drastic. As such,

forest management strategies should prioritize ecosystem sustainability, taking into account the complexity of interactions between vegetation, climate, and microbial communities.

Supplementary



Appendix 16 Catabolic capacities of soil microbial communities in both sites at the two sampling campaigns (Water-deprived and Recovery) represented with a non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) plot. Here, the ellipses represent the microbial communities depending of each treatment, in all site and campaign combination. As the distance between the barycenter of two ellipses increases, microbial community catabolic capacities become more dissimilar. A PERMANOVA was conducted to test the significance of precipitation exclusion, understory removal and, their interaction on observed dissimilarities, however we did not find any significant differences between treatments that could have been induced these factors.

VI. Discussion générale

Face aux changements climatiques, la gestion forestière est un levier permettant de protéger les forêts tout en préservant les services écosystémiques qu'elles fournissent aux humains (Pan et al., 2011; Cardinale et al., 2012; Brockerhoff et al., 2017). Certaines pratiques ont été mises en place, comme par exemple le mélange d'espèces (Jactel et al., 2017) ou la gestion du sous-bois (Balandier et al., 2006), dans le but de maintenir une productivité élevée tout en augmentant la résistance des forêts face à diverses menaces. La gestion du sous-bois est fréquemment employée car elle permet de réduire la compétition pour les ressources entre les arbres et les plantes accompagnatrices, mais très peu d'études se sont concentrées sur les effets que cette pratique a sur le fonctionnement du sol et les communautés microbiennes qui s'y trouvent, tous deux essentiels au bon fonctionnement des forêts (Fisher and Binkley, 2000). L'objectif général de cette thèse était donc d'étudier le rôle fonctionnel de la végétation du sous-bois au sein des écosystèmes forestiers, avec un focus particulier sur l'activité microbologique des sols. L'originalité de ces travaux de recherche était d'évaluer l'impact du sous-bois sur des processus aériens et souterrains à différentes échelles de temps, et ce dans deux forêts caractérisées par des niveaux de ressources hydriques et nutritives différents. Grâce à notre design expérimental composé d'une forêt en lande humide et d'une autre en lande sèche, nous avons ainsi confirmé l'importance de la prise en compte du contexte environnemental pour la compréhension du fonctionnement écologique des écosystèmes forestiers. *In fine*, ce résultat majeur souligne la nécessité de partir des spécificités fonctionnelles des forêts pour établir un plan de gestion forestière adapté aux objectifs visés, comme la production de biomasse ou le stockage de carbone dans le sol. Dans la présente section, nous présenterons donc le fonctionnement de chaque type de station (*c.-à-d.* lande humide et lande sèche) avant de proposer une synthèse générale.

VI.1. Le rôle du sous-bois dans le fonctionnement de la lande humide

Interactions sous-bois - arbre

La lande humide est un milieu caractérisé par une nappe phréatique superficielle, à moins d'un mètre de profondeur, qui affleure occasionnellement à la surface lors de périodes prolongées de précipitations intenses (Jolivet et al., 2007). C'est principalement cet accès à la ressource hydrique qui va influencer la composition du sous-bois des différentes stations landaises, avec généralement une dominance de molinie dans ces stations considérées « riches » pour la région

(Samanos, 1864; Jolivet et al., 2007; Meredieu et al., 2007), mais que l'on pourrait plutôt qualifier de stations « les moins oligotrophes » des Landes de Gascogne (Augusto et al., 2010). D'après nos mesures, le sous-bois présent dans ce site est caractéristique de ces milieux, avec une dominance de molinie (*Molinia caerulea*), et dans une moindre mesure une présence notable d'ajoncs d'Europe (*Ulex europaeus*) et nain (*Ulex minor*), et de buissons éricacées (*Erica scoparia* et *Erica ciliaris* ; **Tableau 2** et **Tableau 3** ; [Article 1 / Chapitre 3](#)). Les espèces les moins représentées sur cette station sont les fougères (*Pteridium aquilinum*) et des plantes faisant partie de la catégorie des petits ligneux (*Frangula alnus*).

Les plantes du sous-bois engendrent différentes pressions de compétition sur les pins dès la plantation (Balandier et al., 2006), avec dans un premier temps une forte compétition pour la lumière car le pin maritime est une espèce peu tolérante à l'ombre (Valladares and Niinemets, 2008). Dans leur étude dans un système similaire au nôtre, Vidal et al. (2019) montrent en effet qu'un sous-bois dense composé d'ajoncs en lande humide entraîne une modification de la morphologie des jeunes pins. Les plants présentaient des signes de réponse à une réduction de l'intensité lumineuse : ralentissement de la croissance du diamètre et pas d'effet sur la croissance en hauteur. Cela a mené à une augmentation du ratio hauteur/diamètre, qui témoigne généralement d'un stress lié à un manque de lumière chez les arbres (Ilomäki et al., 2003) et les pins en particulier (Gaudio et al., 2011b). Une autre réponse des arbres en cas de stress est la modification de leur canopée à travers une allocation des ressources plus importante vers les branches plus hautes ou plus ensoleillées qui ont un accès plus direct aux rayons lumineux (Ilomäki et al., 2003; Aakala et al., 2016; Uria-Diez and Pommerening, 2017). Cependant, cette allocation peut disparaître lorsque les arbres parviennent à dépasser en hauteur les autres espèces de plantes du milieu (Vidal et al., 2019). Lors de notre étude, qui est intervenue 13 ans après plantation, le sous-bois se trouvait déjà sous la canopée des arbres, qui se ferme en moyenne entre 11 et 15 ans après plantation dans ce type de milieu (Chaperon and Cremerie, 1994; ONF, 2003). La compétition pour la lumière était donc à ce stade davantage des arbres sur le sous-bois, et notamment en lande humide où la canopée était relativement fermée avec une incidence lumineuse relativement faible sur le sous-bois (Gaudio et al., 2011a). La compétition de la strate du sous-bois vis-à-vis de la strate arborée était donc plutôt de nature souterraine, axée sur les ressources nutritives du sol, en raison d'une plus grande demande nutritive et hydrique des plantes au fil de leur croissance. En particulier, les plantes qui composent le sous-bois sont des espèces à stratégie « acquisitive » (Caplan et al., 2017) ou « rapide » (Reich, 2014), qui sont efficaces dans l'acquisition et l'utilisation des ressources, faisant d'elles de bonnes compétitrices pour les ressources édaphiques. Ces stratégies étant

généralement définies sur la base des valeurs de traits fonctionnels (Violle et al., 2007; Bruelheide et al., 2018), nous avons effectué des analyses complémentaires de traits fonctionnels des feuilles (leaf dry matter content (LDMC), surface leaf area (SLA) et teneurs en carbone (C) et azote (N) ; **Tableau 2**) et des tiges (teneurs en C et N ; **Tableau 3**) de chaque espèce présente sur nos sites. Des données concernant des traits fonctionnels racinaires sont également disponibles dans les **Appendix 17** et **Appendix 18**, mais les teneurs en carbone étant actuellement en cours d'analyse, nous n'allons pas les discuter dans cette synthèse. Cette caractérisation des traits fonctionnels des différentes espèces du sous-bois nous a permis de confirmer nos propositions. En effet les herbacées et ajoncs, les deux groupes les plus représentés, possèdent des traits plus facilitants pour la décomposition (Violle et al., 2007) : SLA et C/N plus élevés et LDMC plus basse (Santiago, 2007). Bien qu'une litière de bonne qualité soit un avantage pour les taux de décomposition de la matière organique (MO ; Berg, 2000) et donc la remise à disposition des nutriments pour les plantes du système, cela indique également que ce type de végétation entraîne une pression de compétition forte sur les arbres pour la ressource nutritive. Nos résultats montrent ainsi que la forte présence de ces espèces s'est effectivement traduite par une réduction de la croissance des arbres dans la lande humide ([Article 1 / Chapitre 3](#)), et que cet effet persiste même après que les arbres aient dépassé le sous-bois en hauteur. Bien que la présence d'espèces fixatrices d'azote atmosphérique (du genre *Ulex*) puisse alléger la contrainte en azote présente grâce à d'importants taux de fixation de l'azote atmosphérique (Augusto et al., 2005; Cavard et al., 2007), avec des effets bénéfiques sur la nutrition des arbres (Vidal et al., 2019, 2021), elle ne se traduit généralement pas par un effet de facilitation pour les arbres en termes de survie ou de croissance (Vidal et al., 2019). Cela s'explique par le fait que la disponibilité en phosphore est le premier facteur limitant des stations de lande humide (Trichet et al., 2009), et que l'amélioration de la disponibilité des autres ressources édaphiques (comme l'eau ou l'azote) n'entraîne un effet sur la croissance des arbres que si la limitation en phosphore a été au préalable levée (Trichet et al., 2008). Ainsi, bien que le concept de limitations séquentielles (connu sous le nom de *Loi de Liebig sur le minimum* ; Danger et al., 2008) soit fortement remis en question en faveur de concepts autour de la co-limitation (Harpole et al., 2011; Townsend et al., 2011; Marleau et al., 2015), notre écosystème d'étude semble rester contraint par une limitation « simple » en phosphore du sol, ce qui n'est pas un cas si exceptionnel à l'échelle mondiale (Harpole et al., 2011; Augusto et al., 2017).

Tableau 2 Mesures des traits fonctionnels effectuées sur les feuilles des différentes espèces qui composent les sous-bois des landes humide et sèche. Ces données sont issues d'un projet en cours et ne sont pas encore publiées.

Mesures effectuées sur : feuilles vertes			SLA	LDMC	C	N	C/N
Site	Ab.	Espèce (nom commun)	(mm ² mg ⁻¹)	(g g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(-)
Lande humide	-	<i>Erica ciliaris</i> (bruyère ciliée)	5.19	0.097	487	11.26	44.9
	*	<i>Erica scoparia</i> (brande)	7.04	0.474	533	11.42	46.9
	*	<i>Frangula alnus</i> (bourdaine)	10.53	0.121	473	26.21	18.1
	***	<i>Molinia caerulea</i> (molinie)	20.02	0.373	463	15.65	29.6
	**	<i>Pteridium aquilinum</i> (fougère aigle)	8.12	0.132	482	20.17	23.9
	**	<i>Ulex europaeus</i> (ajonc d'Europe)	5.92	0.284	514	22.5	22.9
	**	<i>Ulex minor</i> (ajonc nain)	2.06	0.005	477	14.98	32.3
Lande sèche	***	<i>Calluna vulgaris</i> (callune)	4.53	0.496	514	10.82	47.6
	***	<i>Erica cinerea</i> (bruyère cendrée)	6.86	0.54	518	8.72	59.5
	-	<i>Halimium alyssoides</i> (ciste faux alysson)	10.59	0.415	491	13.6	36.2

L'abondance (Ab.) des espèces est notée de la manière suivante : « - » = éparses ; « * » = peu présentes ; « ** » = abondantes ; « *** » = dominante. SLA = specific leaf area ; LDMC = leaf dry matter content.

Tableau 3 Mesure des traits fonctionnels effectuées sur les tiges des différentes espèces qui composent les sous-bois des landes humide et sèche. Ces données sont issues d'un projet en cours et ne sont pas encore publiées.

Mesures effectuées sur : tiges lignifiées			C	N	C/N
Site	Ab.	Espèce (nom commun)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(-)
Lande humide	-	<i>Erica ciliaris</i> (bruyère ciliée)	483	4.15	117.1
	*	<i>Erica scoparia</i> (brande)	507	4.97	102.1
	*	<i>Frangula alnus</i> (bourdaine)	465	4.35	109.9
	***	<i>Molinia caerulea</i> (molinie)	-	-	-
	**	<i>Pteridium aquilinum</i> (fougère aigle)	477	4.26	111.99
	**	<i>Ulex europaeus</i> (ajonc d'Europe)	499	9.92	50.34
	**	<i>Ulex minor</i> (ajonc nain)	459	8.71	52.73
Lande sèche	***	<i>Calluna vulgaris</i> (callune)	508	3.64	139.63
	***	<i>Erica cinerea</i> (bruyère cendrée)	508	3.86	131.58
	-	<i>Halimium alyssoides</i> (ciste faux alysson)	491	4.45	110.34

La molinie (*Molinia caerulea*) ne possède pas de tiges lignifiées.

Interactions sous-bois - sol

La gestion du sous-bois a eu des effets importants et parfois inattendus sur le sol de la lande humide. En ce qui concerne le microclimat, la présence du sous-bois n'a pas eu d'effet significatif sur la température moyenne annuelle du sol en lande humide ([Article 2 / Chapitre 4](#)), probablement en raison d'un effet tampon important de la canopée (Von Arx et al., 2012;

Zellweger et al., 2020). En revanche, la présence du sous-bois a eu pour effet d'augmenter l'humidité du sol, et d'en diminuer la température lors de saisons plus sèches (i.e. été ; [Article 2 / Chapitre 4](#) ; **Figure 30**). Ces améliorations des conditions environnementales sont essentielles dans ce milieu, notamment lors d'épisodes sans précipitations, et permettent de créer des conditions plus favorables à l'activité des microorganismes du sol (Geisseler et al., 2011; Fanin et al., 2014). En revanche, nous avons montré que cette interaction de facilitation envers les communautés microbiennes du sol peut se transformer en compétition en cas de déficit hydrique très intense ([Article 3 / Chapitre 5](#)). Cet effet compétitif est dû à un prélèvement de l'eau du sol par les plantes, qui précipite l'assèchement du sol lors de périodes peu pluvieuses. En effet, les plantes du sous-bois participent fortement à la transpiration de l'écosystème dans les forêts tempérées (Jarosz et al., 2008; Balandier et al., 2022) et sont moins efficaces que les arbres pour réguler cette transpiration au cours de périodes sèches (Diawara et al., 1991). Notre étude de l'effet du sous-bois au cours des saisons en lande humide nous a toutefois permis d'identifier que les conditions ne semblent pas devenir complètement limitantes pour les communautés microbiennes au début d'un été dans les normes climatiques régionales ([Article 2 / Chapitre 4](#)). Plus précisément, l'été était l'une des saisons présentant les plus fortes valeurs de carbone et d'azote microbiens, mais avec les plus basses activités enzymatiques. Ainsi, les microorganismes du sol semblent peu limités en nutriments au début de l'été, ce qui leur permet d'allouer une majeure partie de leur énergie et de leurs ressources à la production de biomasse, et non à la recherche de nutriments (Allison, 2014). Alternativement, cette augmentation de la biomasse peut être liée à des formes d'enkystements ou à la production d'osmolytes permettant aux microorganismes du sol de résister à de forts stress hydriques et/ou environnementaux (Manzoni et al., 2014). Les activités enzymatiques mesurées lors de la collecte en fin d'été ([Article 3 / Chapitre 5](#), campagne '*water-deprived*') sont similaires à celles du début de l'été ([Article 2 / Chapitre 4](#)), peu importe les conditions pluviométriques. Ces résultats renforcent notre hypothèse que les activités enzymatiques détectées sont résiduelles et témoignent de la persistance d'une fraction d'enzymes relâchée au début de l'été, comme l'ont suggéré Kreyling et al. (2008) suite à l'absence d'effet d'une sécheresse de 30 jours consécutifs sur les activités enzymatiques dans des prairies et landes en Europe centrale. Des études ont en effet démontré que des enzymes sécrétées et libérées dans le sol peuvent subsister dans le sol sur des périodes prolongées (Burns et al., 2013; Baldrian, 2014). En cas d'un été plus sec, comme celui simulé par notre traitement d'exclusion des précipitations, la présence du sous-bois peut en revanche devenir problématique et mener à une perte en eau plus importante que dans les parcelles débroussaillées. Nous supposons que cet épisode a pu entraîner une mortalité

des microorganismes du sol, et qu'une amélioration de la disponibilité du carbone et des nutriments due à une augmentation de la nécromasse microbienne ait mené à un accroissement des activités enzymatiques à la suite de ce déficit hydrique extrême (Qu et al., 2023).

Une autre diminution notable de la biomasse microbienne a été observée au cours de la saison hivernale ([Article 2 / Chapitre 4](#)). Nous attribuons cet effet à des conditions anoxiques prolongées suite à la remontée de la nappe souterraine, menant à une saturation du sol en eau pendant plusieurs semaines consécutives. Cette réduction de la biomasse microbienne était accompagnée d'une diminution de leur ratio C/N à cette saison, ce qui suggère une modification de la structure des communautés vers une dominance bactérienne car elles présentent généralement des ratios stœchiométriques plus faibles que les champignons (Strickland and Rousk, 2010; Fanin et al., 2013). Une étude récente menée par Meena et al. (2023) renforce cette explication grâce à des résultats montrant que certaines communautés bactériennes prospèrent à la suite de périodes d'inondation de plus de 48 h. De manière inattendue, les activités enzymatiques mesurées lors de cette saison étaient particulièrement hautes ([Article 2 / Chapitre 4](#)). Il est probable qu'elles aient été stimulées par une augmentation en carbone disponible suite à la dissolution de la MO du sol et des litières en décomposition à la surface du sol (Fanin et al., 2014; Sao et al., 2023) ou, de la même manière que pour la sécheresse amplifiée de l'[Article 3 / Chapitre 5](#), de l'augmentation de la nécromasse microbienne provoquée par des conditions anoxiques prolongées (Unger et al., 2009).

Contrairement à nos attentes d'un effet positif du sous-bois sur les stocks de carbone du sol lié à une augmentation des entrées de MO *via* des espèces productives en lande humide, la gestion du sous-bois n'a eu au final aucun effet significatif sur les stocks de carbone du sol en lande humide ([Article 1 / Chapitre 3](#) ; **Figure 30**). La nature de la litière du sous-bois en place (**Tableau 2** et **Tableau 3**), couplée à des conditions hydriques favorables qui ne limitent pas la diffusion des substrats ([Article 2 / Chapitre 4](#) ; Geisseler et al., 2011), suggère que les taux de décomposition de la matière organique (MO) sont relativement importants et mènent probablement à une faible contribution du sous-bois aux stocks de MO (Huys et al., 2022a). Nos résultats sont cohérents avec une méta-analyse qui montre que les espèces à stratégie d'acquisition des ressources stockent moins de carbone dans le sol, en particulier dans des sols infertiles comme ceux de notre région d'étude (Jolivet et al., 2007; Augusto and Boča, 2022).

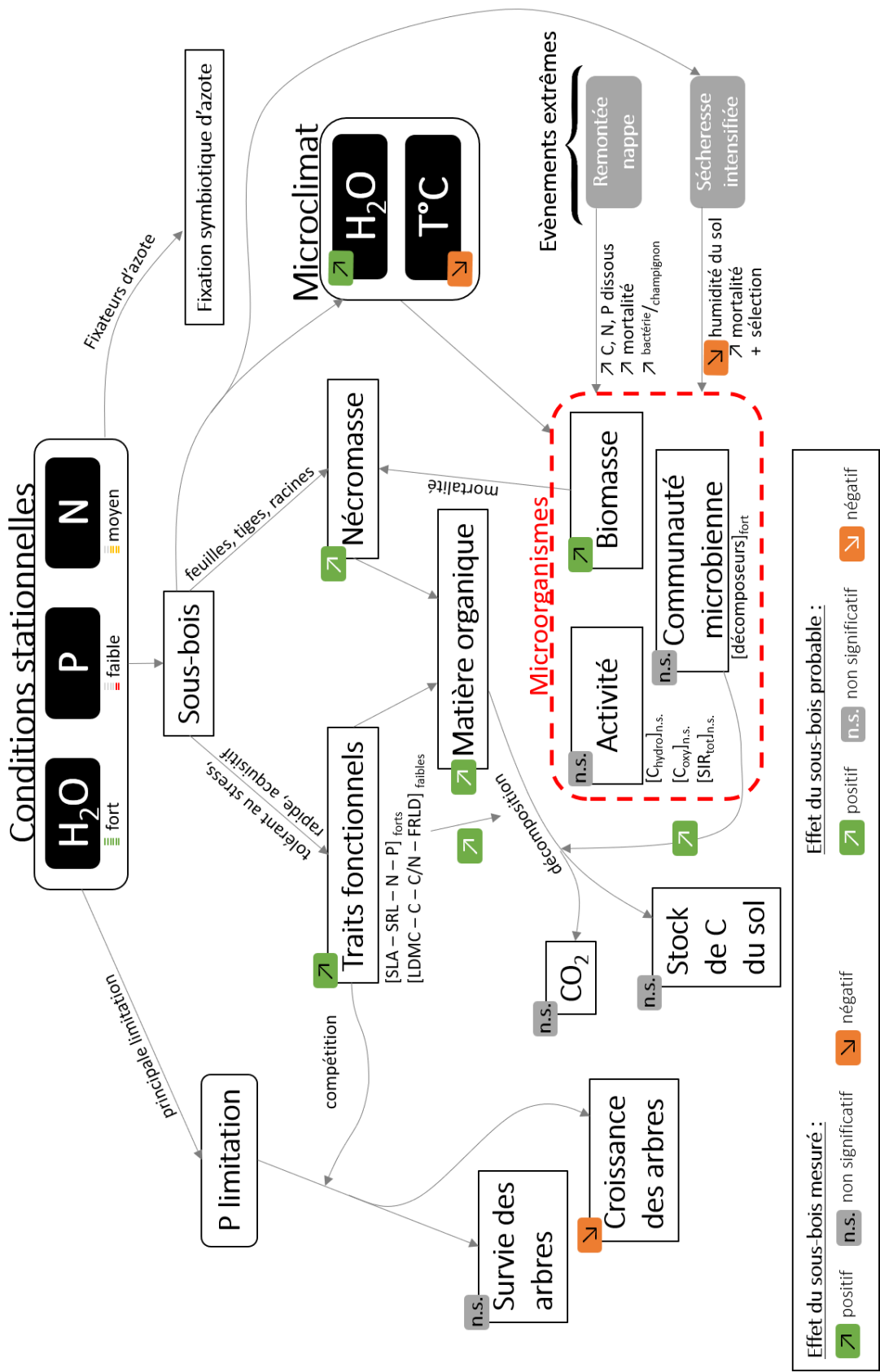


Figure 30 Schéma récapitulatif des interactions du sous-bois avec les autres compartiments de l'écosystème en lande humide

VI.2. Le rôle du sous-bois dans le fonctionnement de la lande sèche

Interactions sous-bois - arbres

Nos résultats ont mis en évidence une influence très importante du sous-bois sur le fonctionnement de la lande sèche. La composition du sous-bois de ce site était caractéristique de ces milieux plus secs (Jolivet et al., 2007) : une forte dominance d'espèces de buissons éricacées, comprenant la bruyère cendrée (*Erica cinerea*) et la callune (*Calluna vulgaris*), ainsi que la présence ponctuelle du ciste faux alysson (*Halimium alyssoides*) qui est une espèce indicatrice des landes sèches (**Tableau 2** et **Tableau 3** ; [Article 1 / Chapitre 3](#)). Les espèces éricacées présentes sur ce site ne sont pas considérées comme indicatrices de la lande sèche mais y sont généralement plus abondantes que dans les autres stations (Comps et al., 1979). Les mesures de traits fonctionnels reportées dans les **Tableau 2** et **Tableau 3** confirment que les espèces de sous-bois dominant la lande sèche ont une litière dite récalcitrante, c'est-à-dire qu'elle a tendance à ralentir la décomposition de la matière organique (MO). D'après Reich (2014), ces plantes auraient adopté une stratégie qu'il a qualifiée de « lente », avantageuse dans des environnements très contraints par l'eau et/ou les nutriments car la conservation des ressources améliore les chances de survie. De manière générale, les espèces à stratégie lente ont des pertes en eau réduites dans des environnements xériques, et limitent leurs investissements pour la recherche et le renouvellement des nutriments dans des milieux infertiles (Reich et al., 1992; Craine, 2009; Lang et al., 2016). Cette stratégie d'acquisition des ressources n'est en revanche pas optimale dans des milieux où les ressources sont abondantes, car ce sont les plantes qui utilisent plus rapidement les ressources qui y sont favorisées.

Bien que les espèces qui composent le sous-bois de la lande sèche ne soient pas de grandes compétitrices, nos résultats montrent qu'elles ont fortement ralenti la croissance des pins maritimes lorsque leur abondance n'était pas contrôlée ([Article 1 / Chapitre 3](#) ; **Figure 32**). Cet effet est cohérent avec d'autres études menées dans des contextes environnementaux similaires (Demounem, 1965, 1967; Lemoine, 1991; Jolivet et al., 2007), où la contrainte hydrique était très forte. D'après Balandier et al. (2006), la compétition entre les arbres et les grands arbustes – tels que les buissons éricacées – est maximale en début de croissance des arbres, et persiste jusqu'à ce que les arbres deviennent dominants en terme de taille au sein de la communauté. Une compétition pour la ressource hydrique peut sembler contre-intuitive, d'autant plus que nous avons montré que la présence du sous-bois allège la contrainte hydrique locale ([Article 2 / Chapitre 4](#) et [Article 3 / Chapitre 5](#)), cependant en début de rotation la couverture végétale n'est pas suffisante pour diminuer la radiation solaire qui parvient au sol (Chapepa et al., 2020). Sans effet tampon de la canopée ou du sous-bois lorsque le couvert

végétal est réduit (De Frenne et al., 2019, 2021; Zellweger et al., 2019), l'intensité lumineuse et la température du sol augmentent et entraînent une plus forte évaporation de l'eau du sol que lorsque les plantes sont présentes (Matsushima and Chang, 2007). De plus, en l'absence d'humus, la capacité de rétention d'eau du sol diminue (Wang et al., 2013). Ainsi, ces plantes se trouvant dans un sol sableux, dans lequel les précipitations s'infiltrent rapidement, entrent en compétition les unes avec les autres pour la ressource hydrique. Enfin, même si les éricacées ont des stratégies conservatrices en comparaison à des espèces comme la molinie (*Molinia caerulea* ; cf. VI.1. Le rôle du sous-bois dans le fonctionnement de la lande humide), elles sont capables de mettre en place des systèmes racinaires particulièrement denses et capables de monopoliser les ressources du sol, au détriment de la survie des autres espèces ligneuses (Delerue et al., 2018). Nos données sur la biomasse souterraine des différentes guildes floristiques du sous-bois, exploitées dans l'[Article 1 / Chapitre 3](#), confirment que les espèces éricacées présentes possèdent une biomasse racinaire importante (**Appendix 18**). Les populations de pins des parcelles non débroussaillées accumulent ainsi un retard important de croissance (et même de survie) par rapport à ceux des parcelles gérées, un effet qui ne s'était pas effacé après 13 ans ([Article 1 / Chapitre 3](#)) et potentiellement impossible à rattraper (Nilsson and Allen, 2003).

Interactions sous-bois - sol

La couverture végétale est le seul facteur biotique permettant d'influencer le microclimat du sol. Bien que les données soient encore trop peu nombreuses sous couvert forestier (De Frenne and Verheyen, 2016), cet effet a été vérifié dans de nombreuses études s'intéressant au microclimat sous la canopée des arbres (Von Arx et al., 2012; De Frenne et al., 2013, 2019; Zellweger et al., 2019). Peu d'études ont toutefois eu pour objet d'étudier l'effet de la strate du sous-bois sur le sol, mais celles qui ont mesuré des variables physiques du sol en fonction de la présence du sous-bois rapportent généralement un effet tampon similaire à celui de la canopée (Giuggiola et al., 2018; Grau-Andrés et al., 2020; Zhang et al., 2022). A l'image des résultats de Zhao et al. (2013) ou Wang et al. (2014), la présence du sous-bois a influencé positivement l'humidité et négativement la température du sol dans notre système ([Article 2 / Chapitre 4](#) et [Article 3 / Chapitre 5](#) ; **Figure 32**). Cet effet est particulièrement significatif jusqu'au stade où la canopée des arbres se ferme, à partir duquel l'effet tampon des arbres atténue l'impact du sous-bois sur le microclimat en créant une première barrière contre les conditions extérieures de la forêt (Sun et al., 2017).

Le sous-bois de la lande sèche a laissé une empreinte importante sur la matière organique (MO). La présence du sous-bois a augmenté significativement les stocks de carbone dans l'horizon de sol le plus superficiel ([Article 1 / Chapitre 3](#)). Plusieurs raisons peuvent se cacher derrière cet effet. Il est possible que les stocks de carbone aient été négativement impactés par les perturbations provoquées par le passage des rouleaux landais lors du débroussaillage (Mayer et al., 2017). De plus, cette méthode consiste à broyer la matière sans l'exporter, ce qui peut donc accélérer la décomposition en rendant les substances organiques accessibles par les microorganismes lorsque le sous-bois est débroussaillé (Moinet et al., 2018). Une autre explication – qui n'exclut pas la première – est que le sous-bois laissé intact apporte au sol des quantités importantes d'une litière récalcitrante ([Tableau 2](#) et [Tableau 3](#)) qui favorise l'accumulation de carbone, en particulier dans les sols infertiles de notre région d'étude (Augusto and Boča, 2022). Une troisième explication est que les communautés microbiennes évoluent avec la végétation (Wan et al., 2022), et certains buissons sont capables de créer des conditions favorables à certains types de champignons très spécifiques (Lareen et al., 2016). C'est certainement le cas des plantes éricacées, qui sont régulièrement trouvées en association avec des champignons mycorhiziens éricoïdes dont la nécromasse mélanisée résiste à la décomposition (Clemmensen et al., 2013, 2015). Fanin et al. (2022) vont dans le même sens et proposent que les mycorhizes éricoïdes ralentissent également la décomposition de la MO en diminuant la contribution des champignons ectomycorhiziens et saprotrophes. Des analyses complémentaires effectuées dans nos sites ont permis de montrer que l'abondance relative des champignons éricoïdes corrigée par la biomasse microbienne (obtenue par fumigation-extraction) en lande sèche est plus importante lorsque le sous-bois est laissé intact, et qu'à l'inverse les champignons ectomycorhiziens et saprotrophes sont moins représentés ([Figure 31](#)). Cela montre bien que d'un point de vue fonctionnel, il y a une relation antagoniste entre d'un côté les champignons éricoïdes, et de l'autre les ectomycorhizes et les saprotrophes. Ces résultats viennent alimenter l'hypothèse de l'« *Effet Gadgil* » (Gadgil et Gadgil, 1971, 1975), qui avance qu'il existe une compétition pour les nutriments entre les différentes guildes de champignons, qui entraîne à son tour un ralentissement de la décomposition de la litière (Fernandez and Kennedy, 2016), et promeut ainsi l'accumulation de C sur le long terme. Cette accumulation de carbone dans le sol résultant de la décomposition lente d'une litière de moindre qualité génère généralement des stocks de carbone relativement instables. En contraste, les stocks de carbone issus de la décomposition d'une litière de meilleure qualité, bien que moins importants, sont plus stables (Augusto and Boča, 2022).

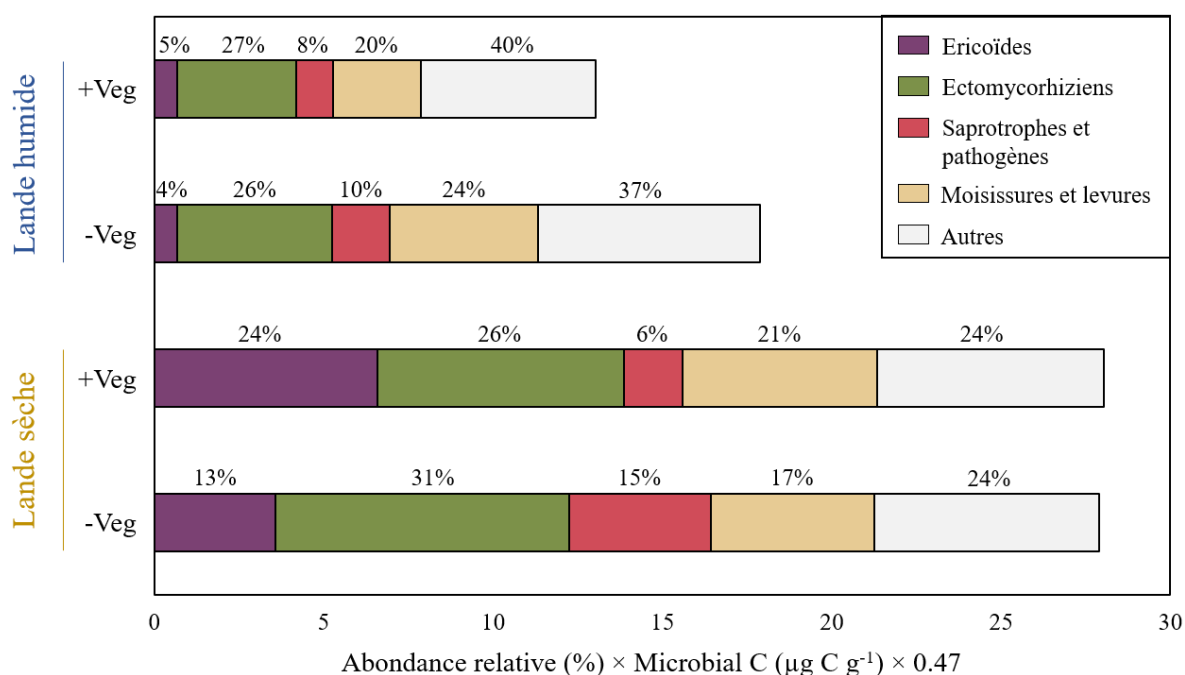


Figure 31 Représentation de l'abondance relative des différentes guildes de champignons à l'échelle de la biomasse fongique totale au printemps dans les deux sites. +Veg = sous-bois intact ; -Veg = sous-bois éliminé. Dans la formule, 0.47 correspond à la part de la biomasse fongique par rapport à la biomasse microbienne d'après Joergensen et Wichern (2008). Les pourcentages totaux peuvent présenter des variations mineures par rapport à 100 % en raison de l'arrondissement des valeurs lors des calculs.

Les effets positifs de la présence du sous-bois sur les apports en matière organique (Winsome et al., 2017; Zhang et al., 2022) et les conditions environnementales (Zhao et al., 2013; Wang et al., 2014; De Frenne et al., 2021) expliquent la stimulation de la biomasse et de l'activité microbienne généralement reportée dans la littérature (Busse et al., 1996; Yang et al., 2018), ce qui est en accord avec nos résultats observés dans les [Article 1 / Chapitre 3](#) et [Article 2 / Chapitre 4](#). Cela pourrait être dû à une meilleure disponibilité des nutriments grâce à un effet positif d'une augmentation de l'humidité du sol sur la diffusion des substrats (Geisseler et al., 2011). La biomasse et l'activité des communautés microbiennes étaient relativement stables au cours de l'année, excepté en été où nous avons observé une diminution des activités enzymatiques, mais pas de la biomasse microbienne ([Article 2 / Chapitre 4](#)). Cela suggère que, pour survivre, les communautés microbiennes doivent réduire leurs investissements énergétiques pour l'acquisition de ressources comme les nutriments afin de préserver leur métabolisme, et ainsi optimiser leur survie et leur biomasse (Schimel et al., 2007). La présence du sous-bois permet donc d'éviter ces épisodes de stress grâce à la préservation de conditions favorables pour les

communautés microbiennes. En revanche, si la présence du sous-bois permet de retarder le passage sous le seuil critique de teneur en eau du sol, nous avons montré que l'effet positif du sous-bois sur l'humidité du sol n'est pas suffisant dans un contexte de déficit hydrique extrême (Article 3 / Chapitre 6). Cet évènement extrême a de plus montré un effet « héritage » de l'exclusion des pluies sur les enzymes hydrolytiques lors de la saison de végétation suivante. Il est possible que cela soit dû à une modification de la structure des communautés microbiennes à la suite de ce déficit hydrique extrême, combiné à une augmentation de la température et/ou de la disponibilité en ressources du sol (Curiel Yuste et al., 2011; Pritchard, 2011). Ainsi, les besoins nutritionnels de ces communautés résistantes à la sécheresse étant différents, ou parce que ces communautés sont plus efficaces dans leur utilisation des ressources (Keiblinger et al., 2010; Reischke et al., 2014), il est envisageable que des évènements extrêmes n'aient pas un effet immédiat mais plutôt un effet résiduel sur le fonctionnement du sol et la composition des communautés microbiennes. Cela montre que les effets d'une sécheresse ne sont pas systématiquement visibles au cours de, ou immédiatement après l'évènement, et qu'il faut parfois prendre en compte une échelle de temps plus longue pour étudier les réponses des communautés microbiennes à diverses perturbations.

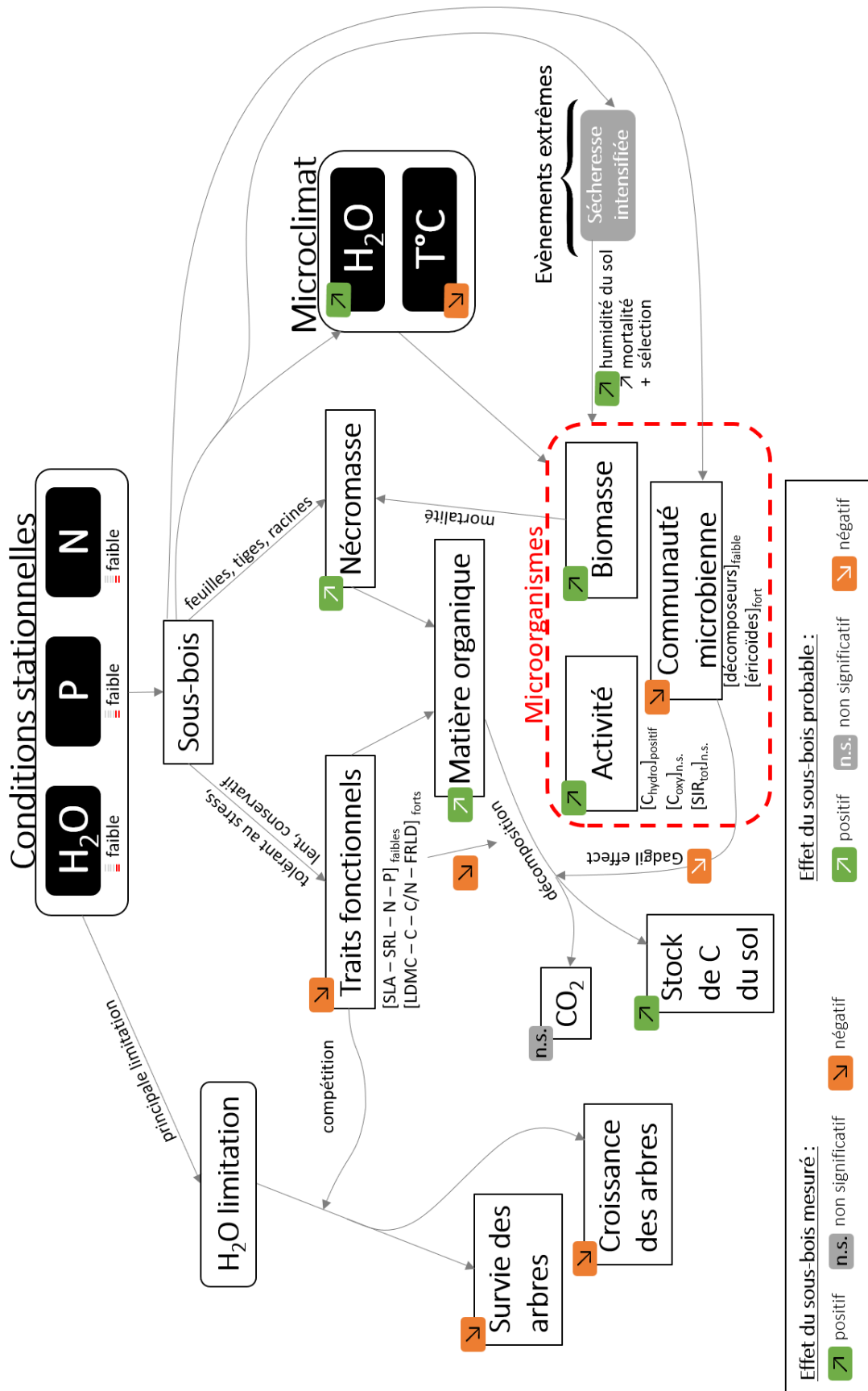


Figure 32 Schéma récapitulatif des interactions du sous-bois avec les autres compartiments de l'écosystème en lande sèche

VI.3. Rôle du sous-bois dans la forêt gérée des Landes de Gascogne

Les Landes de Gascogne s'étendent sur 1.3 million d'hectares, avec une surface forestière de 0.9 millions d'hectares, et sont plantées à 85 % de pin maritime. La composition du sous-bois dans les Landes de Gascogne dépend fortement du niveau de ressources du milieu, et l'identité des espèces qui composent cette strate influence à son tour de nombreux processus du sol, comme le stockage de carbone et le recyclage des nutriments. Ces écosystèmes étant établis sur des sols sableux, acides et particulièrement déficients en phosphore, la fertilité réside essentiellement dans la matière organique apportée par les espèces végétales qui colonisent le milieu (Augusto et al., 2006). Ainsi, la nature des interactions entre les différentes strates végétales est déterminante pour la survie et la croissance des plantes.

Les interactions entre les espèces végétales sont fortement dépendantes du niveau de ressources du milieu. Delerue et al. (2018) l'ont confirmé dans le contexte des landes gasconnes à travers leurs résultats indiquant une augmentation de la disponibilité en phosphore dans les sols riches en présence de compétiteurs tels que la molinie et les éricacées, tandis qu'ils ont constaté une diminution de la teneur en phosphore dans les sols moins riches en présence de ces plantes. Dans les forêts les moins limitées en eau de la région, le sous-bois est dominé par des espèces à croissance relativement rapide qui sont efficaces dans leur utilisation des nutriments et créent très tôt une pression de compétition pour les nutriments et pour la lumière avec les jeunes pousses d'arbres. Dans ces milieux, certaines espèces de sous-bois peuvent avoir une présence bénéfique pour la nutrition des plantes, comme par exemple les ajoncs qui permettent de réapprovisionner le sol en azote grâce à la fixation symbiotique (Augusto et al., 2005). En contrepartie, la présence du sous-bois interagit avec les arbres et entrave leur croissance, mais n'a pas semblé engendrer de mortalité sur ce site. D'un point de vue purement productif, la fertilisation au phosphore à la plantation est tout de même la pratique qui a permis d'accélérer le plus la croissance des pins. Elle n'a pas, ou que peu, influencé les autres processus étudiés. Nos résultats semblent indiquer qu'en forêt mature, il serait probable que la fertilisation au phosphore ait un effet positif sur le stock global de carbone de l'écosystème (c-à-d, dans la végétation + le sol), même si seulement des tendances étaient observées au stade que nous avons étudié ([Article 1 / Chapitre 3](#)). Dans les milieux les plus xériques de la région, c'est-à-dire là où la compétition hydrique prend le dessus (voir cependant Guignabert et al. (2020) pour un contre-exemple avec l'arbousier –*Arbutus unedo*– en contexte de forêt dunaire gasconne), les pins des parcelles non débroussaillées ont subi un taux de mortalité non négligeable, et une très forte réduction de leur croissance ([Article 1 / Chapitre 3](#)). La suppression du sous-bois a cependant eu un effet négatif très important sur les stocks de carbone et l'activité microbienne

dans cet écosystème. Cet effet est certainement dû au fait que cette strate soit majoritairement composée d'espèces de buissons éricacées qui tendent à favoriser l'accumulation de carbone dans le sol au travers de leur nécromasse de mauvaise qualité et de leur association avec les champignons éricoïdes qui ralentissent la décomposition (Fanin et al., 2022a). Ainsi, nous n'avons pas trouvé de scénario dans lequel il était possible d'optimiser à la fois de stockage de carbone dans la biomasse des arbres et dans les sols. Ces résultats sont importants car ils permettent d'améliorer nos connaissances sur le rôle fonctionnel du sous-bois dans la région des Landes de Gascogne. Ils mettent en évidence que des différences de réponses apparaissent même à petite échelle géographique sur des substrats similaires, et appuient l'importance d'adapter les pratiques de gestion forestière au contexte environnemental local, ainsi qu'aux objectifs de gestion.

VI.4. Implications fonctionnelles pour les forêts tempérées

Bien que nous ayons étudié pendant plusieurs années la dynamique de l'effet du sous-bois sur le sol et les communautés microbiennes qui y évoluent, cette échelle de temps reste relativement courte face au cycle de vie ou de rotation des arbres en forêt, d'autant plus dans un contexte de forêts non destinées à la production de biomasse (Foster et al., 1996; Burrascano et al., 2013). Les forêts sur lesquelles se basent ces travaux étaient âgées de 13 ans au moment des prélèvements de sol et des dernières mesures de croissance, et le sous-bois se trouvait déjà sous la canopée des arbres. Cependant, il est essentiel de noter que les diverses interactions qui se produisent dans ces écosystèmes ont lieu tout au long de leur cycle de vie et évoluent avec le temps. Ainsi, l'étape que nous avons étudiée au cours de ces travaux de thèse représente le résultat de plus d'une décennie d'interactions entre les différents compartiments du milieu. Par ailleurs, nous avons étudié uniquement des peuplements réguliers, et même équiens (i.e. que tous les arbres de l'essence « objectif » sont du même âge car plantés en même temps). La discussion qui suit se focalise donc sur les forêts à structure d'âge régulière, typique des massifs gérés en rotations sylvicoles de type 'plantation-développement-coupe rase' (Paquette et Messier, 2010; Rubilar et al., 2018), mais aussi partiellement observables dans des contextes de forêts en régénération naturelle après une perturbation majeure (Kozłowski, 2002).

Premiers stades : lorsque la végétation non-arborée est encore « accompagnatrice » ou « spontanée » mais pas encore la strate de « sous-bois »

La phase d'installation des arbres est une période sensible (Grossnickle, 2012). Que cette phase suive une plantation faite par l'humain ou une régénération naturelle, le succès d'implantation des plantules dépend d'un grand nombre de facteurs, comme les conditions microclimatiques et l'accès aux ressources (Swanson et al., 2011). La végétation « accompagnatrice » est un terme qui désigne les plantes qui poussent naturellement dans un environnement, en co-occurrence avec les jeunes plants d'arbres. Cette végétation accompagnatrice peut être composée de plantes à différents stades de croissance, et de diverses espèces végétales, comprenant des mousses, herbes ou arbustes, qui seront ainsi soumises aux mêmes conditions environnementales. Ces plantes peuvent entrer en compétition pour les ressources avec les jeunes plants, et entraver leur croissance, voire participer à la mortalité des arbres dans les cas les plus extrêmes (Das et al., 2011). L'intensité de cette interaction négative dépend fortement du niveau de ressources du milieu (Maestre et al., 2009), des espèces en cohabitation (Balandier et al., 2006; Valladares and Niinemets, 2008) et de l'âge des plantules. Pour les communautés végétales, les ressources limitantes peuvent être l'eau, les nutriments ou la lumière (Aerts and Chapin, 1999; Lambers et al., 2008). Pour contourner, tolérer ou s'adapter à ces contraintes, les plantes peuvent développer des morphologies ou des stratégies plus avantageuses dans un milieu donné, parfois au sein d'une même espèce. Par exemple, les pins fraîchement plantés dans nos deux stations sont très tôt en concurrence pour la lumière avec les autres plantes. Les jeunes arbres qui subissent cette compétition présentent souvent un ratio hauteur/diamètre plus fort et investissent plus de ressources dans les branches qui reçoivent le plus de lumière afin d'optimiser l'énergie lumineuse reçue (Ilomäki et al., 2003; Bourque et al., 2019; Vidal et al., 2019; Guignabert et al., 2020). En réponse à un déficit hydrique, comme celui observé en lande sèche, une adaptation morphologique avantageuse est le développement d'un système racinaire plus étendu, ou plus profond, qui permet d'augmenter le volume de prospection du sol pour accéder à cette ressource (Wendler and Millard, 1996; Bakker et al., 2009). Cette adaptation de la morphologie racinaire permet également un meilleur accès aux ressources nutritives, et pourrait donc également être retrouvé en lande humide. Les symbioses avec des champignons mycorhiziens permettent également d'améliorer l'accès à l'eau et aux nutriments (Marschner and Bell, 1994; Lehto and Zwiazek, 2011). Ces modifications phénotypiques apparaissent en réponse aux conditions biotiques et abiotiques du milieu, et permettent de manière générale aux plantes d'optimiser leur accès à la ressource la plus limitante.

Cependant, dans certains milieux, des interactions de facilitation peuvent également être observées entre différentes espèces de plantes, et peuvent être essentielles pour optimiser le succès d'installation des plantules dans les milieux les plus contraints (Gómez-aparicio et al.,

2004). La facilitation directe a lieu lorsqu'une plante dite « nurse » réduit les contraintes biotiques et abiotiques auxquelles sont soumises ses voisines. Par exemple, le maintien d'une couverture végétale permet de limiter l'évaporation de l'eau vers l'atmosphère, et donc d'augmenter l'eau du sol (Wang et al., 2014). Ces interactions ont déjà été observées dans des forêts landaises. Par exemple les ajoncs, présents en lande humide, enrichissent le sol en azote et allègent de ce fait la limitation azotée dans certains milieux (Augusto et al., 2005), et certaines pratiques préconisent de semer cette espèce en inter-rang pour améliorer la nutrition azotée des pins (Vidal et al., 2019). Ces espèces 'épineuses' permettent également de faciliter indirectement l'implantation de certaines espèces en les protégeant contre la consommation des herbivores grâce à la barrière physique de leurs épines (Olf et al., 1999) et en les camouflant si elles sont plus hautes (Castagneyrol et al., 2013). A l'aide de tous ces effets positifs, les plantes nurses créent un environnement plus favorable pour les jeunes plants d'arbres et améliorent leurs chances de survie (Rodríguez-garcía et al., 2011a, 2011b). Une étude de Gómez-Aparicio et al. (2008) en région tempérée a trouvé que la protection contre les stress abiotiques (sécheresse estivale et gel hivernal) était plus importante que la protection contre les stress biotiques (herbivorie). Les plantes accompagnatrices qui deviendront ensuite le 'sous-bois' peuvent donc jouer un rôle crucial pour le succès d'implantation ou restauration de certaines forêts (Gómez-aparicio et al., 2004). Le bilan entre effets de compétition et effets de facilitation reste néanmoins difficile à établir à l'avance. Ainsi, une plante peut, au même stade sylvicole, contraindre ou favoriser l'établissement des arbres. Dans un contexte de dunes forestières, il a été observé que des buissons pouvaient à la fois protéger les plantules des coups de chaleur et des cervidés, mais conduire à une prédation plus forte de la part de micromammifères et à une croissance réduite (Guignabert et al., 2020). Dans le cadre de notre étude, le sous-bois a engendré une mortalité non négligeable dans certaines parcelles en lande sèche, mais n'a pas eu d'effet notable sur la survie des pins en lande humide. Les interactions entre la végétation accompagnatrice et les jeunes arbres sont donc, à l'instar de beaucoup de processus en écologie, fortement dépendantes du contexte local. Nos résultats soulignent l'importance d'évaluer les ressources de l'écosystème avant d'appliquer des méthodes de gestion pour s'assurer autant que possible de leur efficacité.

Stades plus tardifs : évolution du rôle de la végétation non-arborée en tant que strate de « sous-bois »

Notre étude a pris place dans deux forêts de 13 ans, et le sous-bois a permis de préserver au maximum la qualité du sol forestier. En effet, le maintien de cette strate végétale lors du

développement des stands forestiers permet de préserver la qualité du sol en évitant l'érosion liée à l'impact direct des précipitations sur le sol lorsque la canopée n'est pas fermée, et donc permet d'améliorer les conditions de développement de la végétation (Phuong et al., 2017; Xiong et al., 2019). La couverture végétale permet notamment de préserver la matière organique du sol formée par la flore lors de sa croissance, et de maintenir le réapprovisionnement en nutriments et carbone organique, grâce à la production d'agrégats de sols plus stables et une réduction de la force érosive des pluies (Zheng et al., 2021). Cela pourrait expliquer l'accumulation de matière organique récalcitrante dans les parcelles où le sous-bois était laissé intact dans notre site situé en lande sèche. En particulier, les nitrates (NO_3^-) sont particulièrement mobiles, et donc sensibles au lessivage, et peuvent mener à une acidification des sols (Bolan et al., 1991; Lehmann and Chroth, 2003). Tous ces effets positifs de la présence d'un couvert végétal expliquent pourquoi le sous-bois a une telle importance sur les propriétés physico-chimiques du sol des forêts, et participent à la préservation des nutriments et du carbone des sols au cours des cycles forestiers.

Lorsque les arbres sont de taille suffisante pour dominer les autres plantes, les effets de compétition de leurs voisines envers les arbres tend à diminuer (Balandier et al., 2006), et c'est au contraire les arbres qui tendent à limiter le développement des autres plantes, principalement en interceptant la lumière (Barbier et al., 2008; Gaudio et al., 2011a, 2011b), mais aussi les précipitations lorsque la canopée est suffisamment conséquente (Yu et al., 2022). Lors de notre étude, le sous-bois se trouvait déjà sous la canopée, et les interactions observées entre les deux strates sont à l'image d'une étape intermédiaire et temporaire avant la fermeture de la canopée, qui pourrait à son tour engendrer une modification de la communauté végétale du sous-bois à cause de l'exclusion quasi-totale de la lumière pour le sous-étage. Une étude de Augusto et al. (2003) a cependant trouvé qu'en forêts tempérées, l'essence forestière a moins d'influence sur la végétation accompagnatrice que la gestion sylvicole. Par ailleurs, Barbier et al. (2008) rapporte que la diversité du sous-bois était impactée par la composition forestière, et explique que la diversité des pratiques de gestion et des caractéristiques des sites rend difficile la généralisation des résultats, tant l'abondance et la composition du sous-bois dépendent des pratiques sylvicoles locales. Lorsque la gestion des peuplements permet le maintien du sous-bois, la littérature et nos résultats mettent bien en évidence le rôle majeur de cette strate végétale dans les écosystèmes forestiers, tout au long de la vie du peuplement. En effet, si le sous-bois ne représente qu'une petite fraction de la biomasse forestière (Perala and Alban, 1982; Dupouey et al., 2000; Peichl and Arain, 2006; Gonzalez et al., 2013), il peut représenter une part importante des surfaces foliaires et racinaires, être un vecteur majeur de transpiration de l'eau

(Jarosz et al., 2008; Balandier et al., 2022), héberger une part importante des nutriments en circulation dans la biomasse (Perala and Alban, 1982; Landuyt et al., 2019, 2020), et avoir un effet significatif sur les communautés microbiennes et le fonctionnement des sols (Fanin et al., 2019, 2022a).

Toutes ces études montrent que la contribution du sous-bois au fonctionnement des forêts est importante, mais qu'elle varie selon la fonction de l'écosystème et le contexte environnemental considérés. Le sous-bois est un composant essentiel des forêts qui ne devrait pas être ignoré dans les études en contexte forestier, ou lors du développement de stratégies de management qui visent à sauvegarder le fonctionnement des forêts (Landuyt et al., 2019) ou à stocker du carbone sur le long terme (Shan et al., 2001). Dans cet objectif, une meilleure connaissance de l'effet du sous-bois dans son contexte environnemental devient essentielle pour protéger les forêts ou optimiser des services écosystémiques qui permettent de lutter contre les changements globaux (Anderegg et al., 2020; Nunes et al., 2020). De plus, en cas de perturbation du milieu qui mènerait à la destruction de tout ou partie de la biomasse aérienne, la mise en place de bonnes pratiques permet d'améliorer la recolonisation du milieu par la végétation et devrait être considérée à l'avenir pour la restauration de milieux, ou bien entre deux rotations de sylviculture (Labrière et al., 2015).

VI.5. Limites, perspectives scientifiques et applications pratiques

Limites de l'étude

Une limitation plus spécifique à notre 3^{ème} étude ([Article 3 / Chapitre 5](#)) est liée à notre évaluation de la réponse des communautés microbiennes à un évènement de déficit hydrique extrême dans nos deux forêts aux ressources contrastées. Il aurait été pertinent d'inclure un point initial (un « état des lieux à T0 ») pour chaque modalité pour vraiment attester d'un « retour à la normale » après la période d'exclusion des précipitations. Un échantillonnage plus important à la suite de l'intensification de la sécheresse estivale aurait permis une évaluation plus précise des réponses microbiennes, à travers l'étude de la résistance (c.-à-d. la sensibilité des communautés à une perturbation) et la résilience (c.-à-d. le taux et la rapidité de récupération après une perturbation ; Shade et al., 2012) à la suite d'un évènement de sécheresse extrême en fonction de la présence du sous-bois.

Les deux sites expérimentaux étant gérés par des organismes forestiers différents, les dates de passage des engins permettant de broyer la végétation du sous-bois n'étaient pas synchronisées. Au moment de notre étude, le dernier passage datait de 2015 en lande humide

et 2017 en lande sèche, soit 5 et 3 ans respectivement avant le début de cette thèse. L'idéal aurait été que les débroussailllements des interlignes soient plus réguliers et réalisés au même moment, et surtout que le temps entre le dernier passage et les prélèvements de sol soit le même pour les deux sites. Il est possible que certains effets de la suppression du sous-bois sur les communautés microbiennes du sol et leurs activités aient été atténués, voire masqués par le temps passé (Pennanen et al., 1999). Il serait donc intéressant d'évaluer l'effet de la suppression du sous-bois sur les processus souterrains peu après qu'elle ait été réalisée.

Bien que nous ayons intégré différents types de végétation en définissant des guildes (herbacées, ajoncs, éricacées, fougères et petits ligneux), nous avons négligé les mousses qui sont pourtant très représentées dans notre site en lande sèche dans les parcelles où le sous-bois est intact. Même si elles sont parfois invisibles au premier coup d'œil, les mousses régulent les processus souterrains par la production d'une litière récalcitrante et au travers d'effets sur la température et l'humidité du sol (Startsev et al., 2007; Jonsson et al., 2015). Plus largement, un tapis de mousses modifie de manière substantielle le fonctionnement biogéochimique des sols forestiers (Startsev et al., 2007, 2008; Augusto et al., 2015), et certaines espèces sont même capables de fixer symbiotiquement l'azote atmosphérique (DeLuca et al., 2002; Gundale et al., 2009). Elles sont souvent intégrées dans les études en forêts boréales (Fanin et al., 2019), mais plus rarement dans les études en forêts tempérées. Par ailleurs, une étude de Porté et al. (2009) dans des systèmes similaires aux nôtres a mis en évidence que bien que leur répartition soit variable, les mousses représentaient en moyenne 32 % de la biomasse du sous-bois en landes sèches, indiquant de ce fait qu'elles pourraient constituer un compartiment important à prendre en compte en raison de leur rôle potentiel dans le cycle des nutriments de l'écosystème (Glime, 2006).

Ces travaux de thèse se focalisent sur l'état de parcelles forestières à un temps donné : des forêts jeunes (13 ans depuis la plantation) dont la canopée est en cours de fermeture. Comme mentionné précédemment, les interactions présentes entre le sous-bois et les autres compartiments majeurs au sein des écosystèmes forestiers évoluent tout au long de leur cycle de vie. Le stade que nous avons étudié est le résultat des interactions passées et la base des interactions à venir, mais ne permet pas de suivre l'évolution des interactions durant un cycle forestier complet. Par ailleurs, les interactions entre le sous-bois et les arbres dans des forêts jeunes ont été assez bien étudiées (Balandier et al., 2006; Gómez-Aparicio et al., 2008; Vidal et al., 2019, 2021; Guignabert et al., 2020), mais les connaissances sur l'évolution des processus

souterrains lors du développement d'une forêt restent assez éparses. Notamment, l'étude des caractéristiques microbiennes au cours de la succession végétale aurait pu s'avérer utile pour expliquer les mécanismes qui ont entraîné les différences de stockage de carbone dans les sols des deux forêts observées à la mi- succession.

Perspectives scientifiques

Ces travaux de thèse ont permis d'approfondir les connaissances sur le rôle fonctionnel du sous-bois dans deux forêts expérimentales, et son impact sur les propriétés du sol. Certains de nos résultats-clés ont permis d'identifier la répartition des stocks de carbone dans la biomasse des arbres, la biomasse du sous-bois et le sol des deux forêts expérimentales ([Article 1 / Chapitre 3](#)). En revanche, les résultats et les conclusions tirées de cette étude ne sont valables que pour des forêts jeunes et gérées à l'image de forêts de production. Pour approfondir ces résultats, il serait intéressant de renouveler ces estimations des stocks de carbone à différents stades de croissance pour étudier l'évolution de leur répartition dans ces différents compartiments de l'écosystème. Par exemple il est probable, sauf aléa catastrophique (p. ex. incendie, tempête, infestation biologique), que les stocks totaux augmentent au fil du temps grâce à la fixation photosynthétique produite par les plantes, et que la contribution des arbres à ce stock augmente au fil du temps, jusqu'à un plateau. L'évolution des stocks de carbone dans le sous-bois est plus difficile à prédire en raison de la fermeture de la canopée à venir qui est une étape importante de l'écosystème. Il est ainsi probable qu'une forte réduction de l'intensité lumineuse, comme observée dans les forêts matures (Sonohat et al., 2004), modifie la structure des communautés végétales du sous-bois à la défaveur des espèces intolérantes à l'ombre (Gaudio et al., 2011a), avec des conséquences significatives sur les stocks de carbone à l'échelle de l'écosystème. Les stocks de carbone du sol, quant à eux, devraient devenir plus importants avec le temps, à condition que le milieu ne subisse pas de perturbations majeures d'origine anthropique ou naturelle. Toutefois, dans une forêt à vocation de production, le régime des coupes dites « d'éclaircie » vient contrecarrer la tendance naturelle à l'assombrissement par fermeture du couvert arboré, avec également des conséquences sur le sous-bois. Dans ce contexte de forêts gérées, la dynamique du sous-bois (et de ses effets sur le fonctionnement biogéochimique de l'écosystème) est complexe et nécessite d'intégrer pleinement la sylviculture (Duguid and Ashton, 2013).

En lien avec ce dernier point, lors de notre expérimentation d'exclusion des précipitations ([Article 3 / Chapitre 5](#)), il est ressorti qu'en été le sous-bois ne permettait pas de

préserver l'eau du sol en cas de déficit hydrique intense, et pouvait même accentuer son assèchement. Ces conditions de sécheresse extrême des sols et de la végétation pourraient mener à une plus grande occurrence d'incendies dévastateurs, à l'instar de ceux de 2022 et 2023 qui ont fortement affecté les forêts européennes. En plus de son rôle sur la croissance des arbres ou sur le fonctionnement du sol et de ses communautés microbiennes, ce dernier pourrait également contribuer à la propagation du feu, comme c'est le cas de l'ajonc d'Europe qui est très inflammable (Anderson and Anderson, 2009). Il serait important d'évaluer les conséquences de la gestion du sous-bois au sein de, et entre les parcelles forestières. Par ailleurs, les incendies agissent comme une « remise à zéro » de l'écosystème en remobilisant d'importantes quantités de nutriments disponibles pour les plantes et les microorganismes (Certini, 2005). Il paraît donc essentiel d'envisager le maintien d'un couvert végétal durant les premières années post-incendie pour éviter l'érosion du sol et la perte des nutriments remis à disposition. Cette piste d'étude nous permettrait également d'examiner le rôle que peut jouer la flore accompagnatrice dans le cadre de la restauration de ces environnements, et notamment d'évaluer ses interactions avec les jeunes plants lors de la phase de réimplantation, en les comparant à des zones non affectées par le feu.

Enfin, bien que nous ayons pu étudier l'effet d'évènements extrêmes sur les communautés microbiennes ([Articles 2 / Chapitre 4](#) et [Article 3 / Chapitre 5](#)), il serait intéressant de poursuivre cette étude sur plusieurs années pour observer le potentiel d'adaptation de ces communautés à travers la sélection de taxons microbiens plus tolérants au stress hydrique dans le cas de sécheresses, ou aux conditions anoxiques dans le cas de submersions temporaires des sols forestiers. Une caractérisation plus précise des caractéristiques microbiennes (par exemple : ratio bactéries:champignons, quantification des guildes de champignons) après de tels évènements nous renseignerait ainsi par exemple sur le processus de décomposition, et donc le recyclage des nutriments dans les climats moins favorables. Bien que nous ayons commencé à investiguer cette voie avec l'utilisation de données en metabarcoding, il serait utile et important de continuer à évaluer la dynamique dans la composition des communautés microbiennes après de multiples évènements de sécheresse au cours du temps. Par ailleurs, le réchauffement climatique tendant à favoriser des espèces végétales plus résistantes à la sécheresse (Van der Putten, 2012), il paraît aussi important d'étudier comment l'augmentation de la biomasse de certaines espèces du sous-bois au détriment d'autres influencera les interactions plantes-sols, et notamment la composition des communautés microbiennes au cours du temps.

Applications pratiques

Une meilleure compréhension de l'importance relative de la strate du sous-bois sur les stocks de carbone de l'écosystème permettrait à terme de proposer aux politiques publiques des pratiques de gestion forestière durables et efficaces. Ainsi, dans un objectif de séquestration de carbone sur le long terme, nous suggérons de limiter les interventions humaines qui entraînent des perturbations des cycles du carbone et des nutriments. En pratique, cet objectif général pourrait se concrétiser en évitant de récolter la nécromasse (par exemple pour la production de terreau ou la production d'énergie ; Núñez-Regueira et al., 2005; Sayer, 2005). Une seconde recommandation serait de maintenir un couvert continu à travers la conservation des espèces accompagnatrices et du sous-bois. Cette mesure permettrait notamment d'améliorer les conditions de vie des communautés microbiennes du sol et donc de favoriser la transformation de la matière organique, ce qui pourrait conduire à terme à une plus grande disponibilité des nutriments pour les microorganismes et les arbres (Mayer et al., 2020).

Nos résultats ne mettent pas en évidence d'itinéraire de gestion du sous-bois permettant d'optimiser les stocks de carbone dans les sols tout en préservant la productivité aérienne des arbres, et ces pratiques s'accompagneront de compromis, avec notamment une probable diminution de la productivité des arbres (cf. [Article 3 / Chapitre 1](#)). Cependant, il est nécessaire d'explorer et de proposer des itinéraires alternatifs dans le but de mettre l'accent sur l'importance d'autres services écosystémiques qui n'ont pas directement trait à la production de biomasse, comme le stockage de carbone dans le sol. Bien entendu, des solutions intermédiaires pourraient être envisagées. Par exemple, une gestion raisonnée du sous-bois durant les premières années pourrait être adoptée, suivie par un laisser-faire de la succession végétale du sous-bois une fois que les arbres sont bien implantés. Cette option limiterait ainsi l'impact négatif du sous-bois sur la survie et la croissance des arbres, tout en favorisant la formation d'un stock conséquent de carbone dans le sol.

Ainsi, une des perspectives de ces travaux est de mettre en exergue le rôle du sous-bois sur la durabilité des écosystèmes forestiers dans le but de montrer qu'il n'existe pas de solution unique, et qu'il faut à la fois connaître son écosystème et ses objectifs de gestion avant de prendre des décisions raisonnées pour une gestion durable.

VII. Conclusion

Nos résultats confirment que la présence du sous-bois a une influence importante sur les communautés microbiennes du sol. Ces effets sont logiquement le résultat de modifications de la quantité de nécromasse produite, mais la composition du sous-bois – ainsi que les effets biophysiques associés – joue également un rôle sur les communautés du sol. Ainsi, les traits fonctionnels du sous-bois influencent fortement sa capacité à prélever les ressources, et donc son interaction avec les arbres et le sol tout au long du développement de la forêt (Vanneste et al., 2019). Le type fonctionnel des espèces les plus abondantes du sous-bois influence l'écosystème au travers notamment de la décomposabilité de la matière organique, le microclimat, certaines propriétés chimiques des sols, et *in fine* sur la dynamique des communautés microbiennes. Tous ces effets de la composition du sous-bois étant eux-mêmes sous l'influence des conditions environnementales locales (i.e. pédo-climat), **il est important de toujours considérer les effets du sous-bois comme la résultante d'interactions qui sont dépendantes du contexte.**

Le sous-bois a longtemps été ignoré en raison de sa faible biomasse par rapport à la strate arborée de la forêt. Cependant, il est préférable d'éviter de se fier uniquement à la biomasse aérienne lorsque l'on s'intéresse aux processus forestiers. En ce sens, nous pouvons par exemple nous référer à l'étude de Gonzalez et al. (2013) qui a mis en évidence que la molinie (*Molinia caerulea* ; dominante en lande humide) représentait moins de 5 % de la biomasse aérienne mais plus de 20 % de la biomasse en racines totales, et ce pourcentage grimpeait jusqu'à presque 70 % si l'on s'intéressait seulement aux racines fines. De même, les éricacées (des genres *Erica* et *Calluna* ; dominants en lande sèche) représentaient en moyenne 7 % de la biomasse aérienne totale, mais plus de 30 % de la biomasse racinaire totale, et environ 65 % pour les racines fines. Bien que les recherches en forêt tempérées qui prennent en compte le sous-bois soient encore peu nombreuses relativement à celles qui s'intéressent aux arbres, elles tendent à mettre en évidence l'importance d'inclure cette strate végétale pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes forestiers (Fanin et al., 2019). Il a en effet été établi que le sous-bois participe fortement à l'évapotranspiration des forêts tempérées (Balandier et al., 2022), à la diversité de la flore forestière (Gilliam, 2007), à la provision d'un habitat pour des espèces animales (Hirao et al., 2009), et à une multitude d'autres fonctions (Landuyt et al., 2019). Ce travail de thèse vient apporter une pierre à cet édifice en améliorant notre

compréhension sur le rôle fonctionnel du sous-bois sur les communautés microbiennes du sol, le stockage de carbone et les mécanismes impliqués dans deux forêts tempérées aux ressources contrastées. **Il est donc crucial d'intégrer le sous-bois dans les études forestières car, en dépit de sa biomasse parfois réduite, le sous-bois a le potentiel d'exercer un impact conséquent sur le fonctionnement de l'écosystème.**

VIII. Références

- Aakala, T., Shimatani, K., Abe, T., Kubota, Y., Kuuluvainen, T., 2016. Crown asymmetry in high latitude forests: disentangling the directional effects of tree competition and solar radiation. *Oikos* 125, 1035–1043. doi:10.1111/oik.02858
- Achat, D.L., Augusto, L., Bakker, M.R., Gallet-Budynek, A., Morel, C., 2012. Microbial processes controlling P availability in forest spodosols as affected by soil depth and soil properties. *Soil Biology and Biochemistry* 44, 39–48. doi:10.1016/j.soilbio.2011.09.007
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Augusto, L., Saur, E., Dousseron, L., Morel, C., 2009. Evaluation of the phosphorus status of P-deficient podzols in temperate pine stands: combining isotopic dilution and extraction methods. *Biogeochemistry* 92, 183–200. doi:10.1007/s10533-008-9283-7
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Trichet, P., 2008. Rooting patterns and fine root biomass of *Pinus pinaster* assessed by trench wall and core methods. *Journal of Forest Research* 13, 165–175. doi:10.1007/s10310-008-0071-y
- Achat, D.L., Martel, S., Picart, D., Moisy, C., Augusto, L., Bakker, M.R., Loustau, D., 2018. Modelling the nutrient cost of biomass harvesting under different silvicultural and climate scenarios in production forests. *Forest Ecology and Management* 429, 642–653. doi:10.1016/j.foreco.2018.06.047
- Aerts, R., 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. *Oecologia* 84, 391–397. doi:10.1007/BF00329765
- Aerts, R., 1989. Aboveground Biomass and Nutrient Dynamics of *Calluna vulgaris* and *Molinia caerulea* in a Dry Heathland. *Oikos* 56, 31. doi:10.2307/3566084
- Aerts, R., Chapin, F.S., 1999. The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns, in: *Advances in Ecological Research*. Elsevier, pp. 1–67. doi:10.1016/S0065-2504(08)60016-1
- Albaugh, T.J., Lee Allen, H., Zutter, B.R., Quicke, H.E., 2003. Vegetation control and fertilization in midrotation *Pinus taeda* stands in the southeastern United States. *Annals of Forest Science* 60, 619–624. doi:10.1051/forest:2003054
- Alberti, G., Nock, C., Fornasier, F., Scherer-Lorenzen, M., De Nobili, M., Peressotti, A., Hoenig, L., Bruelheide, H., Bauhus, J., 2017. Tree functional diversity influences belowground ecosystem functioning. *Applied Soil Ecology* 120, 160–168. doi:10.1016/j.apsoil.2017.07.038

- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted.), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Allen, H.L., Dougherty, P.M., Campbell, R.G., 1990. Manipulation of water and nutrients — Practice and opportunity in Southern U.S. pine forests. *Forest Ecology and Management* 30, 437–453. doi:10.1016/0378-1127(90)90153-3
- Allison, S.D., 2014. Modeling adaptation of carbon use efficiency in microbial communities. *Frontiers in Microbiology* 5, 1–9. doi:10.3389/fmicb.2014.00571
- Allison, S.D., Gartner, T.B., Holland, K., Weintraub, M., Sinsabaugh, R.L., 2007. Soil Enzymes: Linking Proteomics and Ecological Processes, in: *Manual of Environmental Microbiology*, Third Edition. pp. 704–711. doi:10.1128/9781555815882.ch58
- Anderegg, W.R.L., Trugman, A.T., Badgley, G., Anderson, C.M., Bartuska, A., Ciais, P., Cullenward, D., Field, C.B., Freeman, J., Goetz, S.J., Hicke, J.A., Huntzinger, D., Jackson, R.B., Nickerson, J., Pacala, S., Randerson, J.T., 2020. Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science* 368. doi:10.1126/science.aaz7005
- Anderson, S.A.J., Anderson, W.R., 2009. Predicting the elevated dead fine fuel moisture content in gorse (*Ulex europaeus* L.) shrub fuels. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 2355–2368. doi:10.1139/X09-142
- Attiwill, P.M., Adams, M.A., 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124, 561–582. doi:10.1111/j.1469-8137.1993.tb03847.x
- Augusto, L., Achat, D.L., Bakker, M.R., Bernier, F., Bert, D., Danjon, F., Khelifa, R., Meredieu, C., Trichet, P., 2015. Biomass and nutrients in tree root systems – sustainable harvesting of an intensively managed *Pinus pinaster* (Ait.) planted forest. *GCB Bioenergy* 231–243. doi:10.1111/gcbb.12127
- Augusto, L., Achat, D.L., Jonard, M., Vidal, D., Ringeval, B., 2017. Soil parent material—A major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems. *Global Change Biology* 23, 3808–3824. doi:10.1111/gcb.13691
- Augusto, L., Badeau, V., Arrouays, D., Trichet, P., Flot, J.L., Jolivet, C., 2006. Caractérisation physico-chimique des sols à l'échelle d'une région naturelle à partir d'une compilation de données Exemple des sols du massif forestier landais. *Etude et Gestion Des Sols* 13, 7–22.
- Augusto, L., Bakker, M.R., Morel, C., Meredieu, C., Trichet, P., Badeau, V., Arrouays, D.,

- Plassard, C., Achat, D.L., Gallet-Budynek, A., Merzeau, D., Canteloup, D., Najar, M., Ranger, J., 2010. Is “grey literature” a reliable source of data to characterize soils at the scale of a region? A case study in a maritime pine forest in southwestern France. *European Journal of Soil Science* 61, 807–822. doi:10.1111/j.1365-2389.2010.01286.x
- Augusto, L., Boča, A., 2022. Tree functional traits, forest biomass, and tree species diversity interact with site properties to drive forest soil carbon. *Nature Communications* 13, 1–12. doi:10.1038/s41467-022-28748-0
- Augusto, L., Crampon, N., Saur, E., Bakker, M.R., Pellerin, S., De Lavaissière, C., Trichet, P., 2005. High rates of nitrogen fixation of *Ulex* species in the understory of maritime pine stands and the potential effect of phosphorus fertilization. *Canadian Journal of Forest Research* 35, 1183–1192. doi:10.1139/X05-054
- 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, 823–831. doi:10.1051/forest:2003077
- Axmanová, I., Chytrý, M., Zelený, D., Li, C.F., Vymazalová, M., Danihelka, J., Horsák, M., Kočí, M., Kubešová, S., Lososová, Z., Otýpková, Z., Tichý, L., Martynenko, V.B., Baisheva, E.Z., Schuster, B., Diekmann, M., 2012. The species richness-productivity relationship in the herb layer of European deciduous forests. *Global Ecology and Biogeography* 21, 657–667. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00707.x
- Baeten, L., Bruelheide, H., van der Plas, F., Kambach, S., Ratcliffe, S., Jucker, T., Allan, E., Ampoorter, E., Barbaro, L., Bastias, C.C., Bauhus, J., Benavides, R., Bonal, D., Bouriaud, O., Bussotti, F., Carnol, M., Castagneyrol, B., Charbonnier, Y., Chečko, E., Coomes, D.A., Dahlgren, J., Dawud, S.M., De Wandeler, H., Domisch, T., Finér, L., Fischer, M., Fotelli, M., Gessler, A., Grossiord, C., Guyot, V., Hättenschwiler, S., Jactel, H., Jaroszewicz, B., Joly, F.X., Koricheva, J., Lehtonen, A., Müller, S., Muys, B., Nguyen, D., Pollastrini, M., Radoglou, K., Raulund-Rasmussen, K., Ruiz-Benito, P., Selvi, F., Stenlid, J., Valladares, F., Vesterdal, L., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M.A., Scherer-Lorenzen, M., 2019. Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests. *Journal of Applied Ecology* 56, 733–744. doi:10.1111/1365-2664.13308
- Bakker, M.R., Jolicoeur, E., Trichet, P., Augusto, L., Plassard, C., Guinberteau, J., Loustau, D., 2009. Adaptation of fine roots to annual fertilization and irrigation in a 13-year-old *Pinus pinaster* stand. *Tree Physiology* 29, 229–238. doi:10.1093/treephys/tpn020
- Balandier, P., Collet, C., Miller, J.H., Reynolds, P.E., Zedaker, S.M., 2006. Designing forest vegetation management strategies based on the mechanisms and dynamics of crop tree

- competition by neighbouring vegetation. *Forestry* 79, 3–27. doi:10.1093/forestry/cpi056
- Balandier, P., Gobin, R., Prévosto, B., Korboulewsky, N., 2022. The contribution of understorey vegetation to ecosystem evapotranspiration in boreal and temperate forests: a literature review and analysis. *European Journal of Forest Research* 141, 979–997. doi:10.1007/s10342-022-01505-0
- Baldrian, P., 2014. Distribution of Extracellular Enzymes in Soils: Spatial Heterogeneity and Determining Factors at Various Scales 11–18. doi:10.2136/sssaj2013.04.0155dgs
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254, 1–15. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.038
- Bardgett, R.D., Bowman, W.D., Kaufmann, R., Schmidt, S.K., 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 20, 634–641. doi:10.1016/j.tree.2005.08.005
- Battles, J.J., Robards, T., Das, A., Waring, K., Gilless, J.K., Biging, G., Schurr, F., 2007. Climate change impacts on forest growth and tree mortality: A data-driven modeling study in the mixedconifer forest of the Sierra Nevada, California. *Climatic Change* 87. doi:10.1007/s10584-007-9358-9
- Bauhus, J., van der Meer, P.J., Kanninen, M., 2010. Ecosystem goods and services from plantation forests, *Ecosystem Goods and Services from Plantation Forests*. doi:10.4324/9781849776417
- Beck, H.E., Zimmermann, N.E., McVicar, T.R., Vergopolan, N., Berg, A., Wood, E.F., 2018. Present and future köppen-geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data* 5, 1–12. doi:10.1038/sdata.2018.214
- Bell, C.W., Fricks, B.E., Rocca, J.D., Steinweg, J.M., McMahon, S.K., Wallenstein, M.D., Rocca, J.D., Fricks, B.E., Steinweg, J.M., McMahon, S.K., 2013. High-throughput Fluorometric Measurement of Potential Soil Extracellular Enzyme Activities. *Journal of Visualized Experiments* 81, 1–16. doi:10.3791/50961
- Bengtson, P., Falkengren-Grerup, U., Bengtsson, G., 2005. Relieving substrate limitation-soil moisture and temperature determine gross N transformation rates. *Oikos* 111, 81–90. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13800.x
- Berg, B., 2000. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management* 133, 13–22. doi:10.1016/S0378-1127(99)00294-7
- Bert, D., Danjon, F., 2006. Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.). *Forest Ecology and Management* 222, 279–295.

doi:10.1016/j.foreco.2005.10.030

- Bigler, C., Bräker, O.U., Bugmann, H., Dobbertin, M., Rigling, A., 2006. Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems* 9, 330–343. doi:10.1007/s10021-005-0126-2
- Birdsey, R., Pan, Y., 2015. Trends in management of the world's forests and impacts on carbon stocks. *Forest Ecology and Management* 355, 83–90. doi:10.1016/j.foreco.2015.04.031
- Blondeel, H., Landuyt, D., Vangansbeke, P., De Frenne, P., Verheyen, K., Perring, M.P., 2021. The need for an understory decision support system for temperate deciduous forest management. *Forest Ecology and Management* 480, 118634. doi:10.1016/j.foreco.2020.118634
- Bolan, N.S., Hedley, M.J., White, R.E., 1991. Processes of soil acidification during nitrogen cycling with emphasis on legume based pastures. *Plant and Soil* 134, 53–63.
- Bon, L., Augusto, L., Gaudry, J., Bakker, M.R., Lambrot, C., Milin, S., Trichet, P., Fanin, N., 2023. Effects of fertilisation and understory removal on aboveground and belowground carbon stocks in wet and dry moorlands in south-western France. *European Journal of Forest Research* 142, 723–737. doi:10.1007/s10342-023-01551-2
- Bonan, G.B., 2008. Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444–1449. doi:10.1126/science.1155121
- Bourget, M.Y., Fanin, N., Fromin, N., Hättenschwiler, S., Roumet, C., Shihan, A., Huys, R., Sauvadet, M., Freschet, G.T., 2023. Plant litter chemistry drives long-lasting changes in the catabolic capacities of soil microbial communities. *Functional Ecology* 2014–2028. doi:10.1111/1365-2435.14379
- Bourque, C.P.A., Bayat, M., Zhang, C., 2019. An assessment of height–diameter growth variation in an unmanaged *Fagus orientalis*-dominated forest. *European Journal of Forest Research* 138, 607–621. doi:10.1007/s10342-019-01193-3
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63, 625–644. doi:10.1051/forest:2006042
- Brockhoff, E.G., Barbaro, L., Castagnyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J.R., Lyver, P.O.B., Meurisse, N., Oxbrough, A., Taki, H., Thompson, I.D., van der Plas, F., Jactel, H., 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation* 26, 3005–3035. doi:10.1007/s10531-017-1453-2
- Brockett, B.F.T., Prescott, C.E., Grayston, S.J., 2012. Soil moisture is the major factor

influencing microbial community structure and enzyme activities across seven biogeoclimatic zones in western Canada. *Soil Biology and Biochemistry* 44, 9–20. doi:10.1016/j.soilbio.2011.09.003

- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., Botta-Dukát, Z., Chytrý, M., Field, R., Jansen, F., Kattge, J., Pillar, V.D., Schrodte, F., Mahecha, M.D., Peet, R.K., Sandel, B., van Bodegom, P., Altman, J., Alvarez-Dávila, E., Arfin Khan, M.A.S., Attorre, F., Aubin, I., Baraloto, C., Barroso, J.G., Bauters, M., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bjorkman, A.D., Blonder, B., Čarni, A., Cayuela, L., Černý, T., Cornelissen, J.H.C., Craven, D., Dainese, M., Derroire, G., De Sanctis, M., Díaz, S., Doležal, J., Farfan-Rios, W., Feldpausch, T.R., Fenton, N.J., Garnier, E., Guerin, G.R., Gutiérrez, A.G., Haider, S., Hattab, T., Henry, G., Hérault, B., Higuchi, P., Hölzel, N., Homeier, J., Jentsch, A., Jürgens, N., Kaçki, Z., Karger, D.N., Kessler, M., Kleyer, M., Knollová, I., Korolyuk, A.Y., Kühn, I., Laughlin, D.C., Lens, F., Loos, J., Louault, F., Lyubenova, M.I., Malhi, Y., Marcenò, C., Mencuccini, M., Müller, J. V., Munzinger, J., Myers-Smith, I.H., Neill, D.A., Niinemets, Ü., Orwin, K.H., Ozinga, W.A., Penuelas, J., Pérez-Haase, A., Petřík, P., Phillips, O.L., Pärtel, M., Reich, P.B., Römermann, C., Rodrigues, A. V., Sabatini, F.M., Sardans, J., Schmidt, M., Seidler, G., Silva Espejo, J.E., Silveira, M., Smyth, A., Sporbert, M., Svenning, J.C., Tang, Z., Thomas, R., Tsiripidis, I., Vassilev, K., Violle, C., Virtanen, R., Weiher, E., Welk, E., Wesche, K., Winter, M., Wirth, C., Jandt, U., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution* 2, 1906–1917. doi:10.1038/s41559-018-0699-8
- Burns, R.G., DeForest, J.L., Marxsen, J., Sinsabaugh, R.L., Stromberger, M.E., Wallenstein, M.D., Weintraub, M.N., Zoppini, A., 2013. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry* 58, 216–234. doi:10.1016/j.soilbio.2012.11.009
- Burrascano, S., Keeton, W.S., Sabatini, F.M., Blasi, C., 2013. Commonality and variability in the structural attributes of moist temperate old-growth forests: A global review. *Forest Ecology and Management* 291, 458–479. doi:10.1016/j.foreco.2012.11.020
- Busse, M.D., Cochran, P.H., Barrett, J.W., 1996. Changes in Ponderosa Pine Site Productivity following Removal of Understory Vegetation. *Soil Science Society of America Journal* 60, 1614–1621. doi:10.2136/sssaj1996.03615995006000060004x
- Caplan, J.S., Stone, B.W.G., Faillace, C.A., Lafond, J.J., Baumgarten, J.M., Mozdzer, T.J., Dighton, J., Meiners, S.J., Grabosky, J.C., Ehrenfeld, J.G., 2017. Nutrient foraging strategies are associated with productivity and population growth in forest shrubs. *Annals*

- of Botany 119, 977–988. doi:10.1093/aob/mcw271
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., MacE, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. doi:10.1038/nature11148
- Carlson, C.A., Fox, T.R., Lee Allen, H., Albaugh, T.J., 2008. Modeling mid-rotation fertilizer responses using the age-shift approach. *Forest Ecology and Management* 256, 256–262. doi:10.1016/j.foreco.2008.04.020
- Castagneyrol, B., Giffard, B., Christelle, P., 2013. Plant apparency, an overlooked driver of associational resistance to insect herbivory. *Journal of Ecology* 101, 418–429. doi:10.1111/1365-2745.12055
- Cavard, X., Augusto, L., Saur, E., Trichet, P., 2007. Field effect of P fertilization on N₂ fixation rate of *Ulex europaeus*. *Annals of Forest Science* 64, 875–881. doi:10.1051/forest:2007066
- Certini, G., 2005. Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia* 143, 1–10. doi:10.1007/s00442-004-1788-8
- Chapepa, B., Mudada, N., Mapuranga, R., 2020. The impact of plant density and spatial arrangement on light interception on cotton crop and seed cotton yield: an overview. *Journal of Cotton Research* 3, 1–6. doi:10.1186/s42397-020-00059-z
- Chaperon, H., Cremiere, L., 1994. Manuel de sylviculture du pin maritime. Paris, France.
- Chapman, S.K., Newman, G.S., Hart, S.C., Schweitzer, J.A., Koch, G.W., 2013. Leaf Litter Mixtures Alter Microbial Community Development: Mechanisms for Non-Additive Effects in Litter Decomposition. *PLoS ONE* 8. doi:10.1371/journal.pone.0062671
- Chen, Y. Te, Borken, W., Stange, C.F., Matzner, E., 2011. Effects of decreasing water potential on gross ammonification and nitrification in an acid coniferous forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 333–338. doi:10.1016/j.soilbio.2010.10.020
- Chen, Y., Zhang, Y., Cao, J., Fu, S., Hu, S., Wu, J., Zhao, J., Liu, Z., 2019. Stand age and species traits alter the effects of understory removal on litter decomposition and nutrient dynamics in subtropical Eucalyptus plantations. *Global Ecology and Conservation* 20, e00693. doi:10.1016/j.gecco.2019.e00693
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T.J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., Bucci, S.J., Feild, T.S., Gleason, S.M., Hacke, U.G., Jacobsen, A.L., Lens, F., Maherali, H., Martínez-Vilalta, J., Mayr, S., Mencuccini, M., Mitchell, P.J., Nardini, A., Pittermann, J., Pratt, R.B., Sperry, J.S., Westoby, M., Wright, I.J., Zanne, A.E., 2012. Global convergence in the

- vulnerability of forests to drought. *Nature* 491, 752–755. doi:10.1038/nature11688
- Ciais, P., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, C., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R., 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437, 529–533. doi:10.1038/nature03972
- Classen, A.T., Sundqvist, M.K., Henning, J.A., Newman, G.S., Moore, J.A.M., Cregger, M.A., Moorhead, L.C., Patterson, C.M., 2015. Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: What lies ahead? *Ecosphere* 6. doi:10.1890/ES15-00217.1
- Clemmensen, K.E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R.D., Wardle, D.A., Lindhal, B.D., 2013. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* 339, 1615–1618. doi:10.1126/science.1231923
- Clemmensen, K.E., Finlay, R.D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D.A., Lindahl, B.D., 2015. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist* 205, 1525–1536. doi:10.1111/nph.13208
- Comps, B., Gelpe, J., Saint-Didier, J., 1979. Nouvelle typologie des Landes de la Gascogne : modèle d'étude sur la commune de Pissos (Landes). *Bulletin d'Ecologie* n°10, 43–54.
- Craine, J.M., 2009. *Resource Strategies of Wild Plants*. Princeton University Press, Princeton. doi:10.1515/9781400830640
- Curiel Yuste, J., Peñuelas, J., Estiarte, M., Garcia-Mas, J., Mattana, S., Ogaya, R., Sardans, J., 2011. Drought-resistant fungi control soil organic matter decomposition and its response to temperature. *Global Change Biology*. doi:https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02300.x
- Danger, M., Daufresne, T., Lucas, F., Pissard, S., Lacroix, G., 2008. Does Liebig's Law of the Minimum Scale up from Species to Communities? *Oikos* 117, 1741–1751.
- Das, A., Battles, J., Stephenson, N.L., van Mantgem, P.J., 2011. The contribution of competition to tree mortality in old-growth coniferous forests. *Forest Ecology and Management* 261, 1203–1213. doi:10.1016/j.foreco.2010.12.035
- Dawson, T.E., 1996. Determining water use by trees and forests from isotopic, energy balance

- and transpiration analyses: The roles of tree size and hydraulic lift. *Tree Physiology* 16, 263–272. doi:10.1093/treephys/16.1-2.263
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B.R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M.B., Christiansen, D.M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klinges, D.H., Koelemeijer, I.A., Lembrechts, J.J., Marrec, R., Meeussen, C., Ogée, J., Tyystjärvi, V., Vangansbeke, P., Hylander, K., 2021. Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology* 27, 2279–2297. doi:10.1111/gcb.15569
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D.A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellen, M., Bernhardt-Römermann, M., Brown, C.D., Brunet, J., Cornelis, J., Decocq, G.M., Dierschke, H., Eriksson, O., Gilliam, F.S., Hédli, R., Heinken, T., Hermy, M., Hommel, P., Jenkins, M.A., Kelly, D.L., Kirby, K.J., Mitchell, F.J.G., Naaf, T., Newman, M., Peterken, G., Petřík, P., Schultz, J., Sonnier, G., Van Calster, H., Waller, D.M., Walther, G.R., White, P.S., Woods, K.D., Wulf, M., Graae, B.J., Verheyen, K., 2013. Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 18561–18565. doi:10.1073/pnas.1311190110
- De Frenne, P., Verheyen, K., 2016. Weather stations lack forest data. *Science* 351, 234–234. doi:10.1126/science.351.6270.234-a
- De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B.R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K., Lenoir, J., 2019. Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology and Evolution* 3, 744–749. doi:10.1038/s41559-019-0842-1
- de Vries, F.T., Manning, P., Tallowin, J.R.B., Mortimer, S.R., Pilgrim, E.S., Harrison, K.A., Hobbs, P.J., Quirk, H., Shipley, B., Cornelissen, J.H.C., Kattge, J., Bardgett, R.D., 2012. Abiotic drivers and plant traits explain landscape-scale patterns in soil microbial communities. *Ecology Letters* 15, 1230–1239. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01844.x
- DeForest, J.L., Moorhead, D.L., 2020. Effects of elevated pH and phosphorus fertilizer on soil C, N and P enzyme stoichiometry in an acidic mixed mesophytic deciduous forest. *Soil Biology and Biochemistry* 150, 107996. doi:10.1016/j.soilbio.2020.107996
- Deirmendjian, L., Loustau, D., Augusto, L., Lafont, S., Chipeaux, C., Poirier, D., Abril, G., 2018. Hydro-ecological controls on dissolved carbon dynamics in groundwater and export to streams in a temperate pine forest. *Biogeosciences* 15, 669–691. doi:10.5194/bg-15-669-2018
- Delerue, F., Gonzalez, M., Achat, D.L., Puzos, L., Augusto, L., 2018. Competition along

- productivity gradients: news from heathlands. *Oecologia* 187, 219–231. doi:10.1007/s00442-018-4120-8
- DeLuca, T.H., Zackrisson, O., Nilsson, M.C., Sellstedt, A., 2002. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests. *Nature* 419, 917–920. doi:10.1038/nature01051
- Demoune, R., 1967. Influence des variations du niveau de la nappe phréatique et de la pluviosité sur la croissance du pin maritime dans les landes girondines. *Comptes Rendus De L'Academie Des Sciences* 264, 1172–1175.
- Demoune, R., 1965. Relations entre les sols, la composition floristique de la lande girondine et la croissance du Pin maritime. *Comptes Rendus De L'Academie Des Sciences* 261, 2513–2516.
- Diawara, A., Loustau, D., Berbigier, P., 1991. Comparison of two methods for estimating the evaporation of a *Pinus pinaster* (Ait.) stand: sap flow and energy balance with sensible heat flux measurements by an eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology* 54, 49–66. doi:10.1016/0168-1923(91)90040-W
- Dokuchaev, V., 1883. The Russian Chernozem Report to the Imperial Free Economic Society, Imperial University of Saint Petersburg.
- Duguid, M.C., Ashton, M.S., 2013. A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management* 303, 81–90. doi:10.1016/j.foreco.2013.04.009
- Duncker, P.S., Barreiro, S.M., Hengeveld, G.M., Lind, T., Mason, W.L., Ambrozy, S., Spiecker, H., 2012. Classification of forest management approaches: A new conceptual framework and its applicability to European forestry. *Ecology and Society* 17. doi:10.5751/ES-05262-170451
- Dupouey, J.-L., Pignard, G., Badeau, V., Dhôte, J.-F., 2000. Stocks et flux de carbone dans les forêts françaises. *Revue Forestière Française* 52, 139. doi:10.4267/2042/5399
- Emerman, S.H., Dawson, T.E., 1996. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere. *Oecologia* 108, 273–278.
- Epron, D., Laclau, J.-P., Almeida, J.C.R., Goncalves, J.L.M., Ponton, S., Sette, C.R., Delgado-Rojas, J.S., Bouillet, J.-P., Nouvellon, Y., 2012. Do changes in carbon allocation account for the growth response to potassium and sodium applications in tropical Eucalyptus plantations? *Tree Physiology* 32, 667–679. doi:10.1093/treephys/tpr107
- Fanin, N., Barantal, S., Fromin, N., Schimann, H., Schevin, P., Hättenschwiler, S., 2012. Distinct Microbial Limitations in Litter and Underlying Soil Revealed by Carbon and Nutrient Fertilization in a Tropical Rainforest. *PLoS ONE* 7.

doi:10.1371/journal.pone.0049990

- Fanin, N., Clemmensen, K.E., Lindahl, B.D., Farrell, M., Nilsson, M., Gundale, M.J., Kardol, P., Wardle, D.A., 2022a. Ericoid shrubs shape fungal communities and suppress organic matter decomposition in boreal forests. *New Phytologist* 236, 684–697. doi:10.1111/nph.18353
- Fanin, N., Fromin, N., Buatois, B., Hättenschwiler, S., 2013. An experimental test of the hypothesis of non-homeostatic consumer stoichiometry in a plant litter-microbe system. *Ecology Letters* 16, 764–772. doi:10.1111/ele.12108
- Fanin, N., Hättenschwiler, S., Fromin, N., 2014. Litter fingerprint on microbial biomass, activity, and community structure in the underlying soil. *Plant and Soil* 379, 79–91. doi:10.1007/s11104-014-2051-7
- Fanin, N., Kardol, P., Farrell, M., Kempel, A., Ciobanu, M., Nilsson, M., Gundale, M.J., Wardle, D.A., 2019. Effects of plant functional group removal on structure and function of soil communities across contrasting ecosystems. *Ecology Letters* 22, 1095–1103. doi:10.1111/ele.13266
- Fanin, N., Moorhead, D., Bertrand, I., 2016. Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry* 129, 21–36. doi:10.1007/s10533-016-0217-5
- Fanin, N., Mooshammer, M., Sauvadet, M., Meng, C., Alvarez, G., Bernard, L., Bertrand, I., Blagodatskaya, E., Bon, L., Fontaine, S., Niu, S., Lashermes, G., Maxwell, T.L., Weintraub, M.N., Wingate, L., Moorhead, D., Nottingham, A.T., 2022b. Soil enzymes in response to climate warming: Mechanisms and feedbacks. *Functional Ecology* 1–18. doi:10.1111/1365-2435.14027
- FAO, 2020. *Global Forest Resources Assessment 2020*. FAO, Rome. doi:10.4060/ca9825en
- FAO, 2015. *Global Forest Resources Assessment, Desk Reference*. doi:10.1002/2014GB005021
- Fatemi, F.R., Fernandez, I.J., Simon, K.S., Dail, D.B., 2016. Nitrogen and phosphorus regulation of soil enzyme activities in acid forest soils. *Soil Biology and Biochemistry* 98, 171–179. doi:10.1016/j.soilbio.2016.02.017
- FCBA, 2017. Rendements comparés des TTCR et TCR de peuplier.
- Fernandez, C.W., Kennedy, P.G., 2016. Revisiting the “Gadgil effect”: Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist* 209, 1382–1394. doi:10.1111/nph.13648
- Fierer, N., Schimel, J.P., Holden, P.A., 2003. Variations in microbial community composition

- through two soil depth profiles. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 167–176. doi:10.1016/S0038-0717(02)00251-1
- Fisher, R.F., Binkley, D., 2000. *Ecology and management of forest soils*. Wiley, New York, USA.
- Forrester, D.I., 2014. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: From pattern to process. *Forest Ecology and Management* 312, 282–292. doi:10.1016/j.foreco.2013.10.003
- Foster, D.R., Orwig, D.A., McLachlan, J.S., 1996. Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests. *Trends in Ecology & Evolution* 11, 419–424. doi:10.1016/0169-5347(96)10047-1
- Fox, T.R., 2000. Sustained productivity in intensively managed forest plantations. *Forest Ecology and Management* 138, 187–202. doi:10.1016/S0378-1127(00)00396-0
- Fox, T.R., Comerford, N.B., 1992. Rhizosphere phosphatase activity and phosphatase hydrolyzable organic phosphorus in two forested spodosols. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 579–583.
- Frich, P., Alexander, L. V, Gleason, B., Haylock, M., Tank, A.M.G.K., Peterson, T., 2002. Observed coherent changes in climatic extremes during the second half of the twentieth century. *Climate Research* 19, 193–212. doi:10.3354/cr019193
- Fromin, N., Shihan, A., Santonja, M., Baldy, V., Hättenschwiler, S., 2020. Soil microbial activity in a Mediterranean garrigue responds more to changing shrub community than to reduced rainfall. *Plant and Soil* 449, 405–421. doi:10.1007/s11104-020-04501-8
- Gadgil, R.L., Gadgil, P.D., 1975. Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science* 5, 33–41.
- Gadgil, R.L., Gadgil, P.D., 1971. Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature* 233, 1971.
- Ganjugunte, G.K., Condron, L.M., Clinton, P.W., Davis, M.R., 2005. Effects of mixing radiata pine needles and understory litters on decomposition and nutrients release. *Biology and Fertility of Soils* 41, 310–319. doi:10.1007/s00374-005-0851-x
- Gaudio, N., Balandier, P., Dumas, Y., Ginisty, C., 2011a. Growth and morphology of three forest understorey species (*Calluna vulgaris*, *Molinia caerulea* and *Pteridium aquilinum*) according to light availability. *Forest Ecology and Management* 261, 489–498. doi:10.1016/j.foreco.2010.10.034
- Gaudio, N., Balandier, P., Perret, S., Ginisty, C., 2011b. Growth of understorey Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) saplings in response to light in mixed temperate forest. *Forestry* 84, 187–195. doi:10.1093/forestry/cpr005

- Geisseler, D., Horwath, W.R., Scow, K.M., 2011. Soil moisture and plant residue addition interact in their effect on extracellular enzyme activity. *Pedobiologia* 54, 71–78. doi:10.1016/j.pedobi.2010.10.001
- Gholz, H.L., Ewel, K.C., Teskey, R.O., 1990. Water and forest productivity. *Forest Ecology and Management* 30, 1–18. doi:10.1016/0378-1127(90)90122-R
- Giai, C., Boerner, R.E.J., 2007. Effects of ecological restoration on microbial activity, microbial functional diversity, and soil organic matter in mixed-oak forests of southern Ohio, USA. *Applied Soil Ecology* 35, 281–290. doi:10.1016/j.apsoil.2006.08.003
- Gilliam, F.S., 2007. The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience* 57, 845–858. doi:10.1641/B571007
- Gimingham, C.H., 1960. Biological flora of the British Isles: *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *The Journal of Ecology* 48, 455–483. doi:10.2307/2257528
- Giuggiola, A., Zweifel, R., Feichtinger, L.M., Vollenweider, P., Bugmann, H., Haeni, M., Rigling, A., 2018. Competition for water in a xeric forest ecosystem – Effects of understory removal on soil micro-climate, growth and physiology of dominant Scots pine trees. *Forest Ecology and Management* 409, 241–249. doi:10.1016/j.foreco.2017.11.002
- Glime, J.M., 2006. *Physiological Ecology*, in: *Bryophyte Ecology*, Volume 1. Michigan Technological University.
- Gómez-aparicio, A.L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., 2004. *Applying Plant Facilitation to Forest Restoration : A Meta-Analysis of the Use of Shrubs as Nurse Plants* Jorge Castro and Elena Baraza Published by : Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <https://www.jstor.org/stable/4493610> RE 14, 1128–1138.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J., Hódar, J.A., 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19, 161–172. doi:10.3170/2007-8-18347
- Gonias, E., Derrick M., O., Androniki C., B., Larry C., P., 2012. Estimating Light Interception by Cotton Using a Digital Imaging Technique. *American Journal of Experimental Agriculture* 2, 1–8. doi:10.9734/AJEA/2012/879
- Gonzalez, M., Augusto, L., Gallet-budynek, A., Xue, J., Yauschew-raguenes, N., Guyon, D., Trichet, P., Delerue, F., Niollet, S., Andreasson, F., Achat, D.L., Bakker, M.R., 2013. Contribution of understory species to total ecosystem aboveground and belowground biomass in temperate *Pinus pinaster* (Ait.) forests. *Forest Ecology and Management* 289, 38–47. doi:10.1016/j.foreco.2012.10.026
- Grau-Andrés, R., Wardle, D.A., Gundale, M.J., Foster, C.N., Kardol, P., 2020. Effects of plant

- functional group removal on CO₂ fluxes and belowground C stocks across contrasting ecosystems. *Ecology* 101, 1–12. doi:10.1002/ecy.3170
- Grossnickle, S.C., 2012. Why seedlings survive: Influence of plant attributes. *New Forests* 43, 711–738. doi:10.1007/s11056-012-9336-6
- Gu, X., Zhang, Q., Li, J., Singh, V.P., Liu, J., Sun, P., He, C., Wu, J., 2019. Intensification and expansion of soil moisture drying in warm season over Eurasia under global warming. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 124, 3765–3782. doi:10.1029/2018JD029776
- Guada, G., Camarero, J.J., Sánchez-Salguero, R., Cerrillo, R.M.N., 2016. Limited growth recovery after drought-induced forest dieback in very defoliated trees of two pine species. *Frontiers in Plant Science* 7, 1–12. doi:10.3389/fpls.2016.00418
- Guignabert, A., Augusto, L., Gonzalez, M., Chipeaux, C., Delerue, F., 2020. Complex biotic interactions mediated by shrubs: Revisiting the stress-gradient hypothesis and consequences for tree seedling survival. *Journal of Applied Ecology* 57, 1341–1350. doi:10.1111/1365-2664.13641
- Gundale, M.J., Gustafsson, H., Nilsson, M.C., 2009. The sensitivity of nitrogen fixation by a feathermoss-cyanobacteria association to litter and moisture variability in young and old boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 39, 2542–2549. doi:10.1139/X09-160
- Güsewell, S., Gessner, M.O., 2009. N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology* 23, 211–219. doi:10.1111/j.1365-2435.2008.01478.x
- Hagerman, S.M., Pelai, R., 2018. Responding to climate change in forest management: two decades of recommendations. *Frontiers in Ecology and the Environment* 16, 579–587. doi:10.1002/fee.1974
- Harpole, W.S., Ngai, J.T., Cleland, E.E., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Bracken, M.E.S., Elser, J.J., Gruner, D.S., Hillebrand, H., Shurin, J.B., Smith, J.E., 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters* 14, 852–862. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x
- Hartmann, H., Moura, C.F., Anderegg, W.R.L., Ruehr, N.K., Salmon, Y., Allen, C.D., Arndt, S.K., Breshears, D.D., Davi, H., Galbraith, D., Ruthrof, K.X., Wunder, J., Adams, H.D., Bloemen, J., Cailleret, M., Cobb, R., Gessler, A., Grams, T.E.E., Jansen, S., Kautz, M., Lloret, F., O'Brien, M., 2018. Research frontiers for improving our understanding of drought-induced tree and forest mortality. *New Phytologist* 218, 15–28. doi:10.1111/nph.15048

- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., Scheu, S., 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems, in: *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. pp. 191–218. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.112904.151932
- He, X., Augusto, L., Goll, D.S., Ringeval, B., Wang, Y., Helfenstein, J., Huang, Y., Yu, K., Wang, Z., Yang, Y., Hou, E., 2021. Global patterns and drivers of soil total phosphorus concentration. *Earth System Science Data* 13, 5831–5846. doi:10.5194/essd-13-5831-2021
- Heil, A.G.W., Bruggink, M., 1987. Competition for Nutrients between *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Oecologia* 73, 105–108.
- Hengeveld, G.M., Nabuurs, G.J., Didion, M., van den Wyngaert, I., Clerkx, A.P.P.M.S., Schelhaas, M.J., 2012. A forest management map of European forests. *Ecology and Society* 17. doi:10.5751/ES-05149-170453
- Hirao, T., Murakami, M., Kashizaki, A., 2009. Importance of the understory stratum to entomofaunal diversity in a temperate deciduous forest. *Ecological Research* 24, 263–272. doi:10.1007/s11284-008-0502-4
- Hoaglin, D.C., Iglewicz, B., 1987. Rules for Some Resistant Outlier Labeling. *Journal of the American Statistical Association* 82, 1147–1149.
- Hoorens, B., Aerts, R., Stroetenga, M., 2003. Is there a trade-off between the plant's growth response to elevated CO₂ and subsequent litter decomposability? *Oikos* 103, 17–30. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12276.x
- Hou, E., Wen, D., Jiang, L., Luo, X., Kuang, Y., Lu, X., Chen, C., Allen, K.T., He, X., Huang, X., Luo, Y., 2021. Latitudinal patterns of terrestrial phosphorus limitation over the globe. *Ecology Letters* 24, 1420–1431. doi:10.1111/ele.13761
- Huys, R., Poirier, V., Bourget, M.Y., Roumet, C., Hättenschwiler, S., Fromin, N., Munson, A.D., Freschet, G.T., 2022a. Plant litter chemistry controls coarse-textured soil carbon dynamics. *Journal of Ecology* 110, 2911–2928. doi:10.1111/1365-2745.13997
- Huys, R., Poirier, V., Bourget, M.Y., Roumet, C., Hättenschwiler, S., Fromin, N., Munson, A.D., Freschet, G.T., 2022b. Plant litter chemistry controls coarse-textured soil carbon dynamics. *Journal of Ecology* 0–2. doi:10.1111/1365-2745.13997
- Ilomäki, S., Nikinmaa, E., Mäkelä, A., 2003. Crown rise due to competition drives biomass allocation in silver birch. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 2395–2404. doi:10.1139/x03-164
- IPCC, 2023. IPCC, 2023: Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on

- Climate Change [Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland. doi:10.59327/IPCC/AR6-9789291691647
- IPCC, 2007. The physical science basis.
- IUSS Working Group WRB, 2015. Base de référence mondiale pour les ressources en sol 2014, Mise à jour 2015. Système international de classification des sols pour nommer les sols et élaborer des légendes de cartes pédologiques.
- Jabiol, B., Lévy, G., Bonneau, M., Brêthes, A., 2009. Comprendre les sols pour mieux gérer les forêts. Contraintes et fragilités des sols, choix des essences, précautions sylvicoles, améliorations. Nancy, France.
- Jactel, H., Bauhus, J., Boberg, J., Bonal, D., Castagneyrol, B., Gardiner, B., Gonzalez-Olabarria, J.R., Koricheva, J., Meurisse, N., Brockerhoff, E.G., 2017. Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports* 3, 223–243. doi:10.1007/s40725-017-0064-1
- Jandl, R., Lindner, M., Vesterdal, L., Bauwens, B., Baritz, R., Hagedorn, F., Johnson, D.W., Minkinen, K., Byrne, K.A., 2007. How strongly can forest management influence soil carbon sequestration? *Geoderma* 137, 253–268. doi:10.1016/j.geoderma.2006.09.003
- Jarosz, N., Brunet, Y., Lamaud, E., Irvine, M., Bonnefond, J.M., Loustau, D., 2008. Carbon dioxide and energy flux partitioning between the understorey and the overstorey of a maritime pine forest during a year with reduced soil water availability. *Agricultural and Forest Meteorology* 148, 1508–1523. doi:10.1016/j.agrformet.2008.05.001
- Jastrow, J.D., Amonette, J.E., Bailey, V.L., 2007. Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration. *Climatic Change* 80, 5–23. doi:10.1007/s10584-006-9178-3
- Jenkinson, D.S., Brookes, P.C., Powlson, D.S., 2004. Measuring soil microbial biomass. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 5–7. doi:10.1016/j.soilbio.2003.10.002
- Jenny, H., 1941. *Factors of Soil Formation: A Quantitative System in Pedology*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Joergensen, R.G., Wichern, F., 2008. Quantitative assessment of the fungal contribution to microbial tissue in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 2977–2991. doi:10.1016/j.soilbio.2008.08.017
- Jolivet, C., Augusto, L., Trichet, P., Arrouays, D., 2007. Les sols du massif forestier des landes de gascogne: Formation, Histoire, propriétés et variabilité spatiale. *Revue Forestiere Francaise* 59, 7–30. doi:10.4267/2042/8480
- Joly, F.X., Coq, S., Coulis, M., David, J.F., Hättenschwiler, S., Mueller, C.W., Prater, I., Subke,

- J.A., 2020. Detritivore conversion of litter into faeces accelerates organic matter turnover. *Communications Biology* 3, 1–9. doi:10.1038/s42003-020-01392-4
- Jonsson, M., Kardol, P., Gundale, M.J., Bansal, S., Nilsson, M.C., Metcalfe, D.B., Wardle, D.A., 2015. Direct and Indirect Drivers of Moss Community Structure, Function, and Associated Microfauna Across a Successional Gradient. *Ecosystems* 18, 154–169. doi:10.1007/s10021-014-9819-8
- Kallenbach, C.M., Frey, S.D., Grandy, A.S., 2016. Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications* 7. doi:10.1038/ncomms13630
- Keenan, R.J., Reams, G.A., Achard, F., de Freitas, J. V., Grainger, A., Lindquist, E., 2015. Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. *Forest Ecology and Management* 352, 9–20. doi:10.1016/j.foreco.2015.06.014
- Keiblinger, K.M., Hall, E.K., Wanek, W., Szukics, U., Hämmerle, I., Ellersdorfer, G., Böck, S., Strauss, J., Sterflinger, K., Richter, A., Zechmeister-Boltenstern, S., 2010. The effect of resource quantity and resource stoichiometry on microbial carbon-use-efficiency. *FEMS Microbiology Ecology* 73, 430–440. doi:10.1111/j.1574-6941.2010.00912.x
- Kirschbaum, M.U.F., 1995. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 753–760. doi:10.1016/0038-0717(94)00242-S
- Kohler, A., Kuo, A., Nagy, L.G., Morin, E., Barry, K.W., Buscot, F., Canbäck, B., Choi, C., Cichocki, N., Clum, A., Colpaert, J., Copeland, A., Costa, M.D., Doré, J., Floudas, D., Gay, G., Girlanda, M., Henrissat, B., Herrmann, S., Hess, J., Högberg, N., Johansson, T., Khouja, H.R., Labutti, K., Lahrman, U., Levasseur, A., Lindquist, E.A., Lipzen, A., Marmeisse, R., Martino, E., Murat, C., Ngan, C.Y., Nehls, U., Plett, J.M., Pringle, A., Ohm, R.A., Perotto, S., Peter, M., Riley, R., Rineau, F., Ruytinx, J., Salamov, A., Shah, F., Sun, H., Tarkka, M., Tritt, A., Veneault-Fourrey, C., Zuccaro, A., Tunlid, A., Grigoriev, I. V., Hibbett, D.S., Martin, F., 2015. Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics* 47, 410–415. doi:10.1038/ng.3223
- Kozłowski, T.T., 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: Implications for forest management. *Forest Ecology and Management* 158, 195–221. doi:10.1016/S0378-1127(00)00712-X
- Kreyling, J., Beierkuhnlein, C., Elmer, M., Pritsch, K., Radovski, M., Schloter, M., Wöllecke,

- J., Jentsch, A., 2008. Soil biotic processes remain remarkably stable after 100-year extreme weather events in experimental grassland and heath. *Plant and Soil* 308, 175–188. doi:10.1007/s11104-008-9617-1
- Krieger, B.D.J., 2001. *Economic Value of Forest Ecosystem Services: A Review*, The Wilderness Society.
- Labrière, N., Locatelli, B., Laumonier, Y., Freycon, V., Bernoux, M., 2015. Soil erosion in the humid tropics: A systematic quantitative review. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 203, 127–139. doi:10.1016/j.agee.2015.01.027
- Lal, R., 2005. Forest soils and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management* 220, 242–258. doi:10.1016/j.foreco.2005.08.015
- Lalou, D.R.R., 1982. Contribution à l'étude de l'alimentation d'un troupeau de vaches allaitantes sous couvert forestier dans les Landes de Gascogne. Université de Toulouse, France.
- Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 2008. *Plant Water Relations, Plant Physiological Ecology*. doi:10.1007/978-0-387-78341-3_5
- Landuyt, D., De Lombaerde, E., Perring, M.P., Hertzog, L.R., Ampoorter, E., Maes, S.L., De Frenne, P., Ma, S., Proesmans, W., Blondeel, H., Sercu, B.K., Wang, B., Wasof, S., Verheyen, K., 2019. The functional role of temperate forest understorey vegetation in a changing world. *Global Change Biology* 25, 3625–3641. doi:10.1111/gcb.14756
- Landuyt, D., Maes, S.L., Depauw, L., Ampoorter, E., Blondeel, H., Perring, M.P., Brūmelis, G., Brunet, J., Decocq, G., den Ouden, J., Härdtle, W., Hédli, R., Heinken, T., Heinrichs, S., Jaroszewicz, B., Kirby, K.J., Kopecký, M., Máliš, F., Wulf, M., Verheyen, K., 2020. Drivers of above-ground understorey biomass and nutrient stocks in temperate deciduous forests. *Journal of Ecology* 108, 982–997. doi:10.1111/1365-2745.13318
- Lang, F., Bauhus, J., Frossard, E., George, E., Kaiser, K., Kaupenjohann, M., Krüger, J., Matzner, E., Polle, A., Prietzel, J., Rennenberg, H., Wellbrock, N., 2016. Phosphorus in forest ecosystems: New insights from an ecosystem nutrition perspective. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 179, 129–135. doi:10.1002/jpln.201500541
- Lareen, A., Burton, F., Schäfer, P., 2016. Plant root-microbe communication in shaping root microbiomes. *Plant Molecular Biology* 90, 575–587. doi:10.1007/s11103-015-0417-8
- Laudon, H., Sponseller, R.A., Lucas, R.W., Fitter, M.N., Egnell, G., Bishop, K., Ågren, A., Ring, E., Högberg, P., 2011. Consequences of more intensive forestry for the sustainable management of forest soils and waters. *Forests* 2, 243–260. doi:10.3390/f2010243
- Lehmann, J.L., Chroth, G.S., 2003. Nutrient leaching, in: *Trees, Crops and Soil Fertility*. pp.

151–166. doi:10.1079/9780851995939.0151

- Lehner, B., Döll, P., Alcamo, J., Henrichs, T., Kaspar, F., 2006. Estimating the impact of global change on flood and drought risks in Europe: A continental, integrated analysis. *Climatic Change* 75, 273–299. doi:10.1007/s10584-006-6338-4
- Lehto, T., Zwiazek, J.J., 2011. Ectomycorrhizas and water relations of trees: a review. *Mycorrhiza* 21, 71–90. doi:10.1007/s00572-010-0348-9
- Lei, L., Xiao, W., Zeng, L., Frey, B., Huang, Z., Zhu, J., Cheng, R., Li, M.H., 2021. Effects of thinning intensity and understory removal on soil microbial community in *Pinus massoniana* plantations of subtropical China. *Applied Soil Ecology* 167, 104055. doi:10.1016/j.apsoil.2021.104055
- Lemoine, B., 1991. Growth and yield of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait): the average dominant tree of the stand. *Annals of Forest Sciences* 48, 593–611. doi:10.1051/forest:19910508
- Levia, D.F., Keim, R.F., Carlyle-Moses, D.E., Frost, E.E., 2011. Throughfall and Stemflow in Wooded Ecosystems, in: Levia, D.F., Carlyle-Moses, D., Tanaka, T. (Eds.), *Forest Hydrology and Biogeochemistry, Ecological Studies*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 425–443. doi:10.1007/978-94-007-1363-5_21
- Lewis, N.B., Harding, J.H., 1963. Soil factors in relation to pine growth in South Australia. *Australian Forestry* 27, 27–34. doi:10.1080/00049158.1963.10675927
- Li, R., Zheng, W., Yang, Q., Zhang, W., Chi, Y., Wang, P., Xu, M., Guan, X., Chen, L., Wang, Q., Wang, S., 2019. The response of soil respiration to thinning was not affected by understory removal in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantation. *Geoderma* 353, 47–54. doi:10.1016/j.geoderma.2019.06.025
- Liang, J., Crowther, T.W., Picard, N., Wisser, S., Zhou, M., Alberti, G., Schulze, E.D., Reich, P.B., 2016. Positive Biodiversity – Productivity Relationship Predominant in Global Forests. *Science* 354. doi:https://doi.org/10.1126/science.aaf8957
- Liu, Q., Wang, F., Liu, R., Hu, X., Wang, H., Chen, F.-S., 2022. Aboveground litter input alters the effects of understory vegetation removal on soil microbial communities and enzyme activities along a 60-cm profile in a subtropical plantation forest. *Applied Soil Ecology* 176, 104489. doi:10.1016/j.apsoil.2022.104489
- Loeppmann, S., Blagodatskaya, E., Pausch, J., Kuzyakov, Y., 2016. Enzyme properties down the soil profile - A matter of substrate quality in rhizosphere and detritusphere. *Soil Biology and Biochemistry* 103, 274–283. doi:10.1016/j.soilbio.2016.08.023
- Loustau, D., Bosc, A., Colin, A., Ogée, J., François, C., Dufrêne, E., Déqué, M., Arrouays, D.,

- Bas, C.L.E., Saby, N., Hamza, N., Granier, A., Bréda, N., Ciais, P., Viovy, N., Delage, F., 2005. Modeling climate change effects on the potential production of French plains forests at the sub-regional level 813–823.
- Ma, S., He, F., Tian, D., Zou, D., Yan, Z., Yang, Y., Zhou, T., Huang, K., 2018. Variations and determinants of carbon content in plants : a global synthesis 693–702.
- Maestre, F.T., Callaway, R.M., Valladares, F., Lortie, C.J., 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97, 199–205. doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x
- Manzoni, S., Chakrawal, A., Spohn, M., Lindahl, B.D., Wang, B., Moorhead, D.L., 2021. Modeling Microbial Adaptations to Nutrient Limitation During Litter Decomposition. *Frontiers in Forests and Global Change* 4, 1–23. doi:10.3389/ffgc.2021.686945
- Manzoni, S., Schaeffer, S.M., Katul, G., Porporato, A., Schimel, J.P., 2014. A theoretical analysis of microbial eco-physiological and diffusion limitations to carbon cycling in drying soils. *Soil Biology and Biochemistry* 73, 69–83. doi:10.1016/j.soilbio.2014.02.008
- Maracchi, G., Sirotenko, O., Bindi, M., 2005. Impacts of present and future climate variability on agriculture and forestry in the temperate regions: Europe. *Increasing Climate Variability and Change: Reducing the Vulnerability of Agriculture and Forestry* 117–135. doi:10.1007/1-4020-4166-7_6
- Marleau, J.N., Guichard, F., Loreau, M., 2015. Emergence of nutrient co-limitation through movement in stoichiometric meta-ecosystems. *Ecology Letters* 18, 1163–1173. doi:10.1111/ele.12495
- Marschner, H., Bell, B., 1994. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. *Plant and Soil* 159, 89–102.
- Matala, J., Kellomáki, S., Nuutinen, T., 2008. Litterfall in relation to volume growth of trees: Analysis based on literature. *Scandinavian Journal of Forest Research* 23, 194–202. doi:10.1080/02827580802036176
- Matejovic, I., 1997. Communications in Soil Science and Plant Analysis Determination of carbon and nitrogen in samples of various soils by the dry combustion Determination of Carbon and Nitrogen in Samples of Various Soils by the Dry Combustion. *Commun. Soil Sci. Plantanal* 28, 1499–1511.
- Matsushima, M., Chang, S.X., 2007. Effects of understory removal, N fertilization, and litter layer removal on soil N cycling in a 13-year-old white spruce plantation infested with Canada bluejoint grass. *Plant and Soil* 292, 243–258. doi:10.1007/s11104-007-9220-x
- Maxwell, T.L., Augusto, L., Bon, L., Courbineau, A., Altinalmazis-Kondylis, A., Milin, S.,

- Bakker, M.R., Jactel, H., Fanin, N., 2020. Effect of a tree mixture and water availability on soil nutrients and extracellular enzyme activities along the soil profile in an experimental forest. *Soil Biology and Biochemistry* 148, 107864. doi:10.1016/j.soilbio.2020.107864
- Maxwell, T.L., Augusto, L., Tian, Y., Wanek, W., Fanin, N., 2023. Water availability is a stronger driver of soil microbial processing of organic nitrogen than tree species composition. *European Journal of Soil Science* 74, 1–8. doi:10.1111/ejss.13350
- Mayer, M., Prescott, C.E., Abaker, W.E.A., Augusto, L., Cécillon, L., Ferreira, G.W.D., James, J., Jandl, R., Katzensteiner, K., Laclau, J.-P., Laganière, J., Nouvellon, Y., Paré, D., Stanturf, J.A., Vanguelova, E.I., Vesterdal, L., 2020. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stocks: A knowledge synthesis. *Forest Ecology and Management* 466, 118127. doi:10.1016/j.foreco.2020.118127
- Mayer, M., Sandén, H., Rewald, B., Godbold, D.L., Katzensteiner, K., 2017. Increase in heterotrophic soil respiration by temperature drives decline in soil organic carbon stocks after forest windthrow in a mountainous ecosystem. *Functional Ecology* 31, 1163–1172. doi:10.1111/1365-2435.12805
- McDonald, P.M., 1986. Grasses in young conifer plantations - hindrance and help. *Northwest Science* 60, 271–278.
- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezpez, E.A., 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178, 719–739. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x
- McDowell, N.G., Michaletz, S.T., Bennett, K.E., Solander, K.C., Xu, C., Maxwell, R.M., Middleton, R.S., 2018. Predicting Chronic Climate-Driven Disturbances and Their Mitigation. *Trends in Ecology and Evolution* 33, 15–27. doi:10.1016/j.tree.2017.10.002
- Medvigy, D., Wofsy, S.C., Munger, J.W., Moorcroft, P.R., 2010. Responses of terrestrial ecosystems and carbon budgets to current and future environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107, 8275–8280. doi:10.1073/pnas.0912032107
- Meena, M., Yadav, G., Sonigra, P., Nagda, A., Mehta, T., Swapnil, P., 2023. Multifarious Responses of Forest Soil Microbial Community Toward Climate Change. *Microbial Ecology* 86, 49–74. doi:10.1007/s00248-022-02051-3
- Mendes, M.P., Ribeiro, L., David, T.S., Costa, A., 2016. How dependent are cork oak (*Quercus suber* L.) woodlands on groundwater? A case study in southwestern Portugal. *Forest*

- Ecology and Management 378, 122–130. doi:10.1016/j.foreco.2016.07.024
- Meredieu, C., Augusto, L., Porté, A., Najar, M., 2007. Evaluer au plan stationnel les potentialités de croissance initiale.
- Millar, C.I., Stephenson, N.L., Stephens, S.L., 2007. Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications* 17, 2145–2151. doi:10.1890/06-1715.1
- Miller, G.R., 1979. Quantity and Quality of the Annual Production of Shoots and Flowers by *Calluna Vulgaris* in North-East Scotland. *The Journal of Ecology* 67, 109. doi:10.2307/2259340
- Miller, J.H., Zutter, B.R., Zedaker, S.M., Boyd Edwards, M., Newbold, R.A., 2003. Growth and Yield Relative to Competition for Loblolly Pine Plantations to Midrotation - A Southeastern United States Regional Study. *Southern Journal of Applied Forestry* 27, 237–252. doi:10.1093/sjaf/27.4.237
- Moinet, G.Y.K., Hunt, J.E., Kirschbaum, M.U.F., Morcom, C.P., Midwood, A.J., Millard, P., 2018. The temperature sensitivity of soil organic matter decomposition is constrained by microbial access to substrates. *Soil Biology and Biochemistry* 116, 333–339. doi:10.1016/j.soilbio.2017.10.031
- Mooshammer, M., Wanek, W., Schneckler, J., Wild, B., Leitner, S., Hofhansl, F., Blöchl, A., Hämmerle, I., Frank, A.H., Fuchslueger, L., Keiblinger, K.M., Zechmeister-Boltenstern, S., Richter, A., 2012. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology* 93, 770–782. doi:10.1890/11-0721.1
- Nannipieri, P., Trasar-cepeda, C., Dick, R.P., 2018. Soil enzyme activity: a brief history and biochemistry as a basis for appropriate interpretations and meta-analysis. *Biology and Fertility of Soils* 54, 11–19. doi:10.1007/s00374-017-1245-6
- Nilsson, M.C., Wardle, D.A., 2005. Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 421–428. doi:10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2
- Nilsson, U., Allen, H.L., 2003. Short- and long-term effects of site preparation, fertilization and vegetation control on growth and stand development of planted loblolly pine. *Forest Ecology and Management* 175, 367–377. doi:10.1016/S0378-1127(02)00140-8
- Nohrstedt, H.Ö., 2001. Response of coniferous forest ecosystems on mineral soils to nutrient additions: A review of Swedish experiences. *Scandinavian Journal of Forest Research* 16, 555–573. doi:10.1080/02827580152699385
- Nooraei Beidokhti, A., Moore, T.L., 2021. The effects of precipitation, tree phenology, leaf

- area index, and bark characteristics on throughfall rates by urban trees: A meta-data analysis. *Urban Forestry and Urban Greening* 60, 127052. doi:10.1016/j.ufug.2021.127052
- Nunes, L.J.R., Meireles, C.I.R., Pinto Gomes, C.J., Almeida Ribeiro, N.M.C., 2020. Forest Contribution to Climate Change Mitigation: Management Oriented to Carbon Capture and Storage. *Climate* 8, 21. doi:10.3390/cli8020021
- Núñez-Regueira, L., Rodríguez-Añón, J.A., Proupín, J., Mouriño, B., Artiaga-Diaz, R., 2005. Energetic study of residual forest biomass using calorimetry and thermal analysis. *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry* 80, 457–464. doi:10.1007/s10973-005-0677-7
- Olf, H., Vera, F.W.M., Bokdam, J., Bakker, E.S., Gleichman, J.M., de Maeyer, K., Smit, R., 1999. Shifting Mosaics in Grazed Woodlands Driven by the Alternation of Plant Facilitation and Competition. *Plant Biology* 1, 127–137. doi:10.1111/j.1438-8677.1999.tb00236.x
- Oliver, C., Larson, B., 1996. *Forest stand dynamics*, 1st editio. ed. Wiley, New York, USA.
- ONF, 2003. *Guide de sylviculture du pin maritime de lande*. France.
- Osburn, E.D., Elliott, K.J., Knoepp, J.D., Miniati, C.F., Barrett, J.E., 2018. Soil microbial response to Rhododendron understory removal in southern Appalachian forests: Effects on extracellular enzymes. *Soil Biology and Biochemistry* 127, 50–59. doi:10.1016/j.soilbio.2018.09.008
- Pan, Y., Birdsey, R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko, A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D., 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333, 988–993. doi:10.1126/science.1201609
- Paquette, A., Messier, C., 2010. The role of plantations in managing the world's forests in the Anthropocene. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8, 27–34. doi:10.1890/080116
- Park, A., Puettmann, K., Wilson, E., Messier, C., Kames, S., Dhar, A., 2014. Can Boreal and Temperate Forest Management be Adapted to the Uncertainties of 21st Century Climate Change? *Critical Reviews in Plant Sciences* 33, 251–285. doi:10.1080/07352689.2014.858956
- Pastor, J., Post, W.M., 1986. Influence of climate, soil moisture, and succession on forest carbon and nitrogen cycles. *Biogeochemistry* 3–27.
- Paterson, E., Gebbing, T., Abel, C., Sim, A., Telfer, G., Paterson, E., 2004. Rhizodeposition shapes rhizosphere microbial community structure in organic soil 600–610.
- Payn, T., Carnus, J.M., Freer-Smith, P., Kimberley, M., Kollert, W., Liu, S., Orazio, C.,

- Rodriguez, L., Silva, L.N., Wingfield, M.J., 2015. Changes in planted forests and future global implications. *Forest Ecology and Management* 352, 57–67. doi:10.1016/j.foreco.2015.06.021
- Peichl, M., Arain, M.A., 2006. Above- and belowground ecosystem biomass and carbon pools in an age-sequence of temperate pine plantation forests. *Agricultural and Forest Meteorology* 140, 51–63. doi:10.1016/j.agrformet.2006.08.004
- Pellerin, S., Bamière, L., Launay, C., Martin, R., Schiavo, M., Angers, D., Augusto, L., Balesdent, J., Basile-Doelsch, I., Bellassen, V., Cardinael, R., Cécillon, L., Ceschia, E., Chenu, C., Constantin, J., Darroussin, J., Delacote, P., Delame, N., Gastal, F., Gilbert, D., Graux, A.-I., Guenet, B., Houot, S., Klumpp, K., Letort, E., Litrico, I., Martin, M., Menasseri, S., Mézière, D., Morvan, T., Mosnier, C., Roger-Estrade, J., Saint-André, L., Sierra, J., Thérond, O., Viaud, V., Grateau, R., Le Perchec, S., Réchauchère, O., 2020. Stocker du carbone dans les sols français, Quel potentiel au regard de l'objectif 4 pour 1000 et à quel coût ? doi:10.35690/978-2-7592-3149-2
- Pennanen, T., Liski, J., Bååth, E., Kitunen, V., Uotila, J., Westman, C.J., Fritze, H., 1999. Structure of the Microbial Communities in Coniferous Forest Soils in Relation to Site Fertility and Stand Development Stage. *Microbial Ecology* 38, 168–179. doi:10.1007/s002489900161
- Perala, D.A., Alban, D.H., 1982. Biomass, nutrient distribution and litterfall in *Populus*, *Pinus* and *Picea* stands on two different soils in Minnesota. *Plant and Soil* 192, 177–192.
- Phuong, T.T., Shrestha, R.P., Chuong, H. V., 2017. Simulation of Soil Erosion Risk in the Upstream Area of Bo River Watershed, in: *Redefining Diversity and Dynamics of Natural Resources Management in Asia*. Elsevier Inc., pp. 87–99. doi:10.1016/B978-0-12-805452-9.00006-0
- Poorter, L., van der Sande, M.T., Arets, E.J.M.M., Ascarrunz, N., Enquist, B., Finegan, B., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazzei, L., Meave, J.A., Muñoz, R., Nyctch, C.J., de Oliveira, A.A., Pérez-García, E.A., Prado-Junior, J., Rodríguez-Velázquez, J., Ruschel, A.R., Salgado-Negret, B., Schiavini, I., Swenson, N.G., Tenorio, E.A., Thompson, J., Toledo, M., Uriarte, M., Hout, P. van der, Zimmerman, J.K., Peña-Claros, M., 2017. Biodiversity and climate determine the functioning of Neotropical forests. *Global Ecology and Biogeography* 26, 1423–1434. doi:10.1111/geb.12668
- Porporato, A., D'Odorico, P., Laio, F., Rodriguez-Iturbe, I., 2003. Hydrologic controls on soil carbon and nitrogen cycles. I. Modeling scheme. *Advances in Water Resources* 26, 45–58. doi:10.1016/S0309-1708(02)00094-5

- Porté, A.J., Samalens, J.C., Dulhoste, R., Teissier Du Cros, R., Bosc, A., Meredieu, C., 2009. Using cover measurements to estimate aboveground understorey biomass in Maritime pine stands. *Annals of Forest Science* 66. doi:10.1051/forest/2009005
- Powers, R.F., Busse, M.D., McFarlane, K.J., Zhang, J., Young, D.H., 2013. Long-term effects of silviculture on soil carbon storage: Does vegetation control make a difference? *Forestry* 86, 47–58. doi:10.1093/forestry/cps067
- Prietzl, J., Rehfuss, K.E., Stetter, U., Pretzsch, H., 2008. Changes of soil chemistry, stand nutrition, and stand growth at two Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) sites in Central Europe during 40 years after fertilization, liming, and lupine introduction. *European Journal of Forest Research* 127, 43–61. doi:10.1007/s10342-007-0181-7
- Pritchard, S.G., 2011. Soil organisms and global climate change. *Plant Pathology* 60, 82–99. doi:10.1111/j.1365-3059.2010.02405.x
- Qu, Q., Wang, Z., Gan, Q., Liu, R., Xu, H., 2023. Impact of drought on soil microbial biomass and extracellular enzyme activity. *Frontiers in Plant Science* 14, 1–10. doi:10.3389/fpls.2023.1221288
- Raich, J.W., Schlesinger, W.H., 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B* 44, 81–99. doi:10.1034/j.1600-0889.1992.t01-1-00001.x
- Reich, P.B., 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102, 275–301. doi:10.1111/1365-2745.12211
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62, 365–392. doi:10.2307/2937116
- Reischke, S., Rousk, J., Bååth, E., 2014. The effects of glucose loading rates on bacterial and fungal growth in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 70, 88–95. doi:10.1016/j.soilbio.2013.12.011
- Riegel, G.M., Miller, R.F., Krueger, W.C., 1992. Competition for Resources Between Understorey Vegetation and Overstorey *Pinus Ponderosa* in Northeastern Oregon. *Ecological Applications* 2, 71–85.
- Rodríguez-garcía, E., Bravo, F., Spies, T.A., 2011a. Effects of overstorey canopy, plant–plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics. *Forest Ecology and Management* 262, 244–251. doi:10.1016/j.foreco.2011.03.029
- Rodríguez-garcía, E., Ordóñez, C., Bravo, F., 2011b. Effects of shrub and canopy cover on the relative growth rate of *Pinus pinaster* Ait. seedlings of different sizes. *Annals of Forest*

- Science 68, 337–346. doi:10.1007/s13595-011-0039-5
- Rodriguez-Ramirez, N., Santonja, M., Baldy, V., Ballini, C., Montès, N., 2017. Shrub species richness decreases negative impacts of drought in a Mediterranean ecosystem. *Journal of Vegetation Science* 28, 985–996. doi:10.1111/jvs.12558
- Rovira, A.D., 1969. Plant root exudates. *The Botanical Review* 35, 35–57. doi:10.1007/BF02859887
- Rubilar, R.A., Lee Allen, H., Fox, T.R., Cook, R.L., Albaugh, T.J., Campoe, O.C., 2018. Advances in Silviculture of Intensively Managed Plantations. *Current Forestry Reports* 4, 23–34. doi:10.1007/s40725-018-0072-9
- Sabatini, F.M., de Andrade, R.B., Paillet, Y., Ódor, P., Bouget, C., Campagnaro, T., Gosselin, F., Janssen, P., Mattioli, W., Nascimbene, J., Sitzia, T., Kuemmerle, T., Burrascano, S., 2019. Trade-offs between carbon stocks and biodiversity in European temperate forests. *Global Change Biology* 25, 536–548. doi:10.1111/gcb.14503
- Saiya-Cork, K.R., Sinsabaugh, R.L., Zak, D.R., 2002. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 1309–1315. doi:10.1016/S0038-0717(02)00074-3
- Samanos, E., 1864. *Traité de la culture du pin maritime*. Librairie Agricole de la Maison Rustique, Paris, France.
- Santiago, L.S., 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: Evidence from a tropical forest. *Ecology* 88, 1126–1131. doi:10.1890/06-1841
- Sao, S., Praise, S., Watanabe, T., 2023. Effect of flood duration on water extractable dissolved organic matter in flood plain soils: A laboratory investigation. *Geoderma* 432, 116392. doi:10.1016/j.geoderma.2023.116392
- Sardans, J., Peñuelas, J., 2005. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 455–461. doi:10.1016/j.soilbio.2004.08.004
- Sayer, E.J., 2005. Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews* 81, 1. doi:10.1017/S1464793105006846
- Schimel, D.S., House, J.I., Hibbard, K.A., Bousquet, P., Ciais, P., Peylin, P., Braswell, B.H., Apps, M.J., Baker, D., Bondeau, A., Canadell, J., Churkina, G., Cramer, W., Denning, A.S., Field, C.B., Friedlingstein, P., Goodale, C., Heimann, M., Houghton, R.A., Melillo, J.M., Moore, B., Murdiyarso, D., Noble, I., Pacala, S.W., Prentice, I.C., Raupach, M.R., Rayner, P.J., Scholes, R.J., Steffen, W.L., Wirth, C., 2001. Recent patterns and

- mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature* 414, 169–172.
doi:10.1038/35102500
- Schimel, J., Balser, T.C., Wallenstein, M., 2007. Microbial Stress-Response Physiology and Its Implications for Ecosystem Function. *Ecology* 88, 1386–1394.
- Schlesinger, W.H., Dietze, M.C., Jackson, R.B., Phillips, R.P., Rhoades, C.C., Rustad, L.E., Vose, J.M., 2016. Forest biogeochemistry in response to drought. *Global Change Biology* 22, 2318–2328. doi:10.1111/gcb.13105
- Senf, C., Buras, A., Zang, C.S., Rammig, A., Seidl, R., 2020. Excess forest mortality is consistently linked to drought across Europe. *Nature Communications* 11, 1–8. doi:10.1038/s41467-020-19924-1
- Serna-chavez, H.M., Fierer, N., van Bodegom, P.M., 2013. Global drivers and patterns of microbial abundance in soil. *Global Ecology and Biogeography* 22, 1162–1172. doi:10.1111/geb.12070
- Shade, A., Peter, H., Allison, S.D., Baho, D.L., Berga, M., Bürgmann, H., Huber, D.H., Langenheder, S., Lennon, J.T., Martiny, J.B.H., Matulich, K.L., Schmidt, T.M., Handelsman, J., 2012. Fundamentals of Microbial Community Resistance and Resilience. *Frontiers in Microbiology* 3, 1–19. doi:10.3389/fmicb.2012.00417
- Shaiek, O., Loustau, D., Trichet, P., Meredieu, C., Bachtobji, B., Garchi, S., Aouni, M.H.E.L., 2011. Generalized biomass equations for the main aboveground biomass components of maritime pine across contrasting environments. *Annals of Forest Science* 68, 443–452. doi:10.1007/s13595-011-0044-8
- Shan, J., Morris, L.A., Hendrick, R.L., 2001. The effects of management on soil and plant carbon sequestration in slash pine plantations. *Journal of Applied Ecology* 38, 932–941. doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00648.x
- Shvidenko, A., Barber, C.V., Persson, R., Gonzalez, P., Hassan, R., Lakyda, P., McCallum, I., Nilsson, S., Pulhin, J., Rosenburg, B. Van, Scholes, B., 2005. Forest and Woodland Systems, in: *Ecosystems and Human Well-Being: Scenarios*. pp. 585–621.
- Singh, J.S., Gupta, V.K., 2018. Soil microbial biomass: A key soil driver in management of ecosystem functioning. *Science of the Total Environment* 634, 497–500. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.03.373
- Sinsabaugh, R.L., Follstad Shah, J.J., 2012. Ecoenzymatic Stoichiometry and Ecological Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 313–343. doi:10.1146/annurev-ecolsys-071112-124414
- Sinsabaugh, R.L., Moorhead, D.L., Xu, X., Litvak, M.E., 2017. Plant, microbial and ecosystem

- carbon use efficiencies interact to stabilize microbial growth as a fraction of gross primary production. *New Phytologist* 214, 1518–1526. doi:10.1111/nph.14485
- Smethurst, P.J., 2010. Forest fertilization: Trends in knowledge and practice compared to agriculture. *Plant and Soil* 335, 83–100. doi:10.1007/s11104-010-0316-3
- Sonohat, G., Balandier, P., Ruchaud, F., 2004. Predicting solar radiation transmittance in the understory of even-aged coniferous stands in temperate forests. *Annals of Forest Science* 61, 629–641. doi:10.1051/forest:2004061
- Soong, J.L., Marañon-Jimenez, S., Cotrufo, M.F., Boeckx, P., Bodé, S., Guenet, B., Peñuelas, J., Richter, A., Stahl, C., Verbruggen, E., Janssens, I.A., 2018. Soil microbial CNP and respiration responses to organic matter and nutrient additions: Evidence from a tropical soil incubation. *Soil Biology and Biochemistry* 122, 141–149. doi:10.1016/j.soilbio.2018.04.011
- Sousa-Silva, R., Verbist, B., Lomba, Â., Valent, P., Suškevičs, M., Picard, O., Hoogstra-Klein, M.A., Cosofret, V.C., Bouriaud, L., Ponette, Q., Verheyen, K., Muys, B., 2018. Adapting forest management to climate change in Europe: Linking perceptions to adaptive responses. *Forest Policy and Economics* 90, 22–30. doi:10.1016/j.forpol.2018.01.004
- South, D.B., Miller, J.H., Kimberley, M.O., Vanderschaaf, C.L., 2006. Determining productivity gains from herbaceous vegetation management with “age-shift” calculations. *Forestry* 79, 43–56. doi:10.1093/forestry/cpi058
- Startsev, N.A., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., Velazquez-Martinez, A., 2008. N-transfer through aspen litter and feather moss layers after fertilization with ammonium nitrate and urea. *Plant and Soil* 311, 51–59. doi:10.1007/s11104-008-9657-6
- Startsev, N.A., Lieffers, V.J., McNabb, D.H., 2007. Effects of feathermoss removal, thinning and fertilization on lodgepole pine growth, soil microclimate and stand nitrogen dynamics. *Forest Ecology and Management* 240, 79–86. doi:10.1016/j.foreco.2006.12.010
- Steinauer, K., Chatzinotas, A., Eisenhauer, N., 2016. Root exudate cocktails: the link between plant diversity and soil microorganisms? *Ecology and Evolution* 6, 7387–7396. doi:10.1002/ece3.2454
- Steinauer, K., Tilman, D., Wragg, P.D., Cesarz, S., Cowles, J.M., Pritsch, K., Reich, P.B., Weisser, W.W., Eisenhauer, N., 2015. Plant diversity effects on soil microbial functions and enzymes are stronger than warming in a grassland experiment. *Ecology* 96, 99–112. doi:10.1890/14-0088.1
- Stenström, E., 1991. The effects of flooding on the formation of ectomycorrhizae in *Pinus sylvestris* seedlings. *Plant and Soil* 131, 247–250.

- Strickland, M.S., Rousk, J., 2010. Considering fungal : bacterial dominance in soils - Methods, controls, and ecosystem implications. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1385–1395. doi:10.1016/j.soilbio.2010.05.007
- Sun, S., Liu, T., Wu, Y., Wang, G., Zhu, B., Deluca, T.H., Wang, Y., Luo, J., 2017. Ground bryophytes regulate net soil carbon efflux : evidence from two subalpine ecosystems on the east edge of the Tibet Plateau 363–375. doi:10.1007/s11104-017-3264-3
- Sun, Y., Liao, J., Zou, X., Xu, X., Yang, J., Chen, H.Y.H., Ruan, H., 2020. Coherent responses of terrestrial C:N stoichiometry to drought across plants, soil, and microorganisms in forests and grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology* 292–293, 108104. doi:10.1016/j.agrformet.2020.108104
- Sun, Y., Zhang, Y., Feng, W., Qin, S., Liu, Z., Bai, Y., Yan, R., Fa, K., 2017. Effects of xeric shrubs on soil microbial communities in a desert in northern China. *Plant and Soil* 414, 281–294. doi:10.1007/s11104-016-3111-y
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L., Crisafulli, C.M., DellaSala, D.A., Hutto, R.L., Lindenmayer, D.B., Swanson, F.J., 2011. The forgotten stage of forest succession: Early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9, 117–125. doi:10.1890/090157
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89, 126–144.
- Thrippleton, T., Bugmann, H., Kramer-Priewasser, K., Snell, R.S., 2016. Herbaceous Understorey: An Overlooked Player in Forest Landscape Dynamics? *Ecosystems* 19, 1240–1254. doi:10.1007/s10021-016-9999-5
- Tichý, L., Axmanová, I., Dengler, J., Guarino, R., Jansen, F., Midolo, G., Nobis, M.P., Van Meerbeek, K., Aćić, S., Attorre, F., Bergmeier, E., Biurrun, I., Bonari, G., Bruelheide, H., Campos, J.A., Čarni, A., Chiarucci, A., Čuk, M., Čušterevska, R., Didukh, Y., Dítě, D., Dítě, Z., Dziuba, T., Fanelli, G., Fernández-Pascual, E., Garbolino, E., Gavilán, R.G., Gégout, J.C., Graf, U., Güler, B., Hájek, M., Hennekens, S.M., Jandt, U., Jašková, A., Jiménez-Alfaro, B., Julve, P., Kambach, S., Karger, D.N., Karrer, G., Kavgacı, A., Knollová, I., Kuzemko, A., Kuzmič, F., Landucci, F., Lengyel, A., Lenoir, J., Marcenò, C., Moeslund, J.E., Novák, P., Pérez-Haase, A., Peterka, T., Pielech, R., Pignatti, A., Rašomavičius, V., Rūsiņa, S., Saatkamp, A., Šilc, U., Škvorc, Ž., Theurillat, J.P., Wohlgemuth, T., Chytrý, M., 2023. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science* 34, 1–13. doi:10.1111/jvs.13168
- Toïgo, M., Vallet, P., Perot, T., Bontemps, J.D., Piedallu, C., Courbaud, B., 2015. Overyielding

- in mixed forests decreases with site productivity. *Journal of Ecology* 103, 502–512. doi:10.1111/1365-2745.12353
- Townsend, A.R., Cleveland, C.C., Houlton, B.Z., Alden, C.B., White, J.W.C., 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9, 9–17. doi:10.1890/100047
- Trichet, P., Bakker, M.R., Augusto, L., Alazard, P., Merzeau, D., Saur, E., 2009. Fifty years of fertilization experiments on *Pinus pinaster* in Southwest France: the importance of phosphorus as a fertilizer. *Forest Science* 55, 390–402.
- Trichet, P., Jolivet, C., Arrouays, D., Loustau, D., Bert, D., Ranger, J., 1999. Le maintien de la fertilité des sols forestiers landais dans le cadre de la sylviculture intensive du pin maritime. *Etude et Gestion Des Sols* 20–21.
- Trichet, P., Loustau, D., Lambrot, C., Linder, S., 2008. Manipulating nutrient and water availability in a maritime pine plantation: effects on growth, production, and biomass allocation at canopy closure. *Annals of Forest Science* 65, 814–814. doi:10.1051/forest:2008060
- Unger, I.M., Kennedy, A.C., Muzika, R.M., 2009. Flooding effects on soil microbial communities. *Applied Soil Ecology* 42, 1–8. doi:10.1016/j.apsoil.2009.01.007
- Uria-Diez, J., Pommerening, A., 2017. Crown plasticity in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) as a strategy of adaptation to competition and environmental factors. *Ecological Modelling* 356, 117–126. doi:10.1016/j.ecolmodel.2017.03.018
- Valladares, F., Niinemets, Ü., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 237–257. doi:10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506
- Van der Putten, W.H., 2012. Climate Change, Aboveground-Belowground Interactions, and Species' Range Shifts. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 365–383. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110411-160423
- Van Mantgem, P.J., Stephenson, N.L., Byrne, J.C., Daniels, L.D., Franklin, J.F., Fulé, P.Z., Harmon, M.E., Larson, A.J., Smith, J.M., Taylor, A.H., Veblen, T.T., 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science* 323, 521–524. doi:10.1126/science.1165000
- Vance, E.D., Brookes, P.C., Jenkinson, D.S., 1987. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry* 19, 703–707. doi:10.1016/0038-0717(87)90052-6
- Vanguelova, E.I., Bonifacio, E., De Vos, B., Hoosbeek, M.R., Berger, T.W., Vesterdal, L.,

- Armolaitis, K., Celi, L., Dinca, L., Kjønaas, O.J., Pavlenda, P., Pumpanen, J., Püttsepp, Ü., Reidy, B., Simončič, P., Tobin, B., Zhiyanski, M., 2016. Sources of errors and uncertainties in the assessment of forest soil carbon stocks at different scales—review and recommendations. *Environmental Monitoring and Assessment* 188. doi:10.1007/s10661-016-5608-5
- Vanneste, T., Valdés, A., Verheyen, K., Perring, M.P., Bernhardt-Römermann, M., Andrieu, E., Brunet, J., Cousins, S.A.O., Deconchat, M., De Smedt, P., Diekmann, M., Ehrmann, S., Heinken, T., Hermy, M., Kolb, A., Lenoir, J., Liira, J., Naaf, T., Paal, T., Wulf, M., Decocq, G., De Frenne, P., 2019. Functional trait variation of forest understorey plant communities across Europe. *Basic and Applied Ecology* 34, 1–14. doi:10.1016/j.baae.2018.09.004
- Vidal, D.F., Augusto, L., Bakker, M.R., Trichet, P., Puzos, L., Domec, J.C., 2021. Understorey-overstorey biotic and nutrient interactions are key factors for *Pinus pinaster* growth and development under oligotrophic conditions. *Scandinavian Journal of Forest Research* 36, 563–574. doi:10.1080/02827581.2021.1992002
- Vidal, D.F., Trichet, P., Puzos, L., Bakker, M.R., Delerue, F., Augusto, L., 2019. Intercropping N-fixing shrubs in pine plantation forestry as an ecologically sustainable management option. *Forest Ecology and Management* 437, 175–187. doi:10.1016/j.foreco.2019.01.023
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882–892. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x
- Vitousek, P. M., Sanford, R. L., 1986. Nutrient Cycling in Moist Tropical Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 137–167.
- Vitousek, P.M., Porder, S., Houlton, B.Z., Chadwick, O.A., 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions. *Ecological Applications* 20, 5–15. doi:10.1890/08-0127.1
- Von Arx, G., Dobbertin, M., Rebetez, M., 2012. Spatio-temporal effects of forest canopy on understory microclimate in a long-term experiment in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology* 166–167, 144–155. doi:10.1016/j.agrformet.2012.07.018
- Von Arx, G., Graf Pannatier, E., Thimonier, A., Rebetez, M., 2013. Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: Potential implications for seedling establishment in a changing climate. *Journal of Ecology* 101, 1201–1213. doi:10.1111/1365-2745.12121
- Wallenstein, M.D., McMahon, S., Schimel, J., 2007. Bacterial and fungal community structure

- in Arctic tundra tussock and shrub soils. *FEMS Microbiology Ecology* 59, 428–435. doi:10.1111/j.1574-6941.2006.00260.x
- Wan, S., Zhang, C., Chen, Y., Zhao, J., Zhu, X., Wu, J., Zhou, L., Lin, Y., Liu, Z., Fu, S., 2015. Interactive effects of understory removal and fertilization on soil respiration in subtropical Eucalyptus plantations. *Journal of Plant Ecology* 8, 284–290. doi:10.1093/jpe/rtu013
- Wan, X., Yu, Z., Wang, M., Zhang, Y., Lucas-Borja, M.E., Huang, Z., 2022. Functional trait variation and community-weighted means of tree traits can alter soil microbial biomass and community composition. *Soil Biology and Biochemistry* 170, 108715. doi:10.1016/j.soilbio.2022.108715
- Wang, C., Zhao, C.Y., Xu, Z.L., Wang, Y., Peng, H.H., 2013. Effect of vegetation on soil water retention and storage in a semi-arid alpine forest catchment. *Journal of Arid Land* 5, 207–219. doi:10.1007/s40333-013-0151-5
- Wang, F., Zou, B., Li, H., Li, Z., 2014. The effect of understory removal on microclimate and soil properties in two subtropical lumber plantations. *Journal of Forest Research* 19, 238–243. doi:10.1007/s10310-013-0395-0
- Wang, X., Zhao, J., Wu, J., Chen, H., Lin, Y., Zhou, L., Fu, S., 2011. Impacts of understory species removal and/or addition on soil respiration in a mixed forest plantation with native species in southern China. *Forest Ecology and Management* 261, 1053–1060. doi:10.1016/j.foreco.2010.12.027
- Wardle, D.A., Jonsson, M., Bansal, S., Bardgett, R.D., Gundale, M.J., Metcalfe, D.B., 2012. Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology* 100, 16–30. doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01907.x
- Waring, B.G., Pérez-Aviles, D., Murray, J.G., Powers, J.S., 2019. Plant community responses to stand-level nutrient fertilization in a secondary tropical dry forest. *Ecology* 100, 1–12. doi:10.1002/ecy.2691
- Wendler, R., Millard, P., 1996. Impacts of water and nitrogen supplies on the physiology, leaf demography and nitrogen dynamics of *Betula pendula*. *Tree Physiology* 16, 153–159. doi:10.1093/treephys/16.1-2.153
- Wendt, J.W., Hauser, S., 2013. An equivalent soil mass procedure for monitoring soil organic carbon in multiple soil layers. *European Journal of Soil Science* 58–65. doi:10.1111/ejss.12002
- Wild, J., Kopecký, M., Macek, M., Šanda, M., Jankovec, J., Haase, T., 2019. Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term

- microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology* 268, 40–47. doi:10.1016/j.agrformet.2018.12.018
- Williams, L.J., Paquette, A., Cavender-Bares, J., Messier, C., Reich, P.B., 2017. Spatial complementarity in tree crowns explains overyielding in species mixtures. *Nature Ecology and Evolution* 1. doi:10.1038/s41559-016-0063
- Winsome, T., Silva, L.C.R., Scow, K.M., Doane, T.A., Powers, R.F., Horwath, W.R., 2017. Plant-microbe interactions regulate carbon and nitrogen accumulation in forest soils. *Forest Ecology and Management* 384, 415–423. doi:10.1016/j.foreco.2016.10.036
- Wu, J., Liu, Z., Wang, X., Sun, Y., Zhou, L., Lin, Y., Fu, S., 2011. Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two Eucalyptus plantations in South China 921–931. doi:10.1111/j.1365-2435.2011.01845.x
- Wu, Y., Li, Z., Cheng, C., Liu, R., 2014. Responses of Soil Organic Carbon to Long-Term Understory Removal in Subtropical *Cinnamomum camphora* Stands 2014.
- Wurzburger, N., Higgins, B.P., Hendrick, R.L., 2012. Ericoid mycorrhizal root fungi and their multicopper oxidases from a temperate forest shrub. *Ecology and Evolution* 2, 65–79. doi:10.1002/ece3.67
- Xiong, M., Sun, R., Chen, L., 2019. A global comparison of soil erosion associated with land use and climate type. *Geoderma* 343, 31–39. doi:10.1016/j.geoderma.2019.02.013
- Xiong, Y., Xia, H., Li, Z., Cai, X., Fu, S., 2008. Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical *Acacia mangium* plantation in China. *Plant and Soil* 304, 179–188. doi:10.1007/s11104-007-9536-6
- Xu, X., Hui, D., King, A.W., Song, X., Thornton, P.E., Zhang, L., 2015. Convergence of microbial assimilations of soil carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur in terrestrial ecosystems. *Scientific Reports* 5, 1–8. doi:10.1038/srep17445
- Yang, Y., Zhang, X., Wang, H., Fu, X., Wen, X., Zhang, C., Chen, F., Wan, S., 2019. How understory vegetation affects the catalytic properties of soil extracellular hydrolases in a Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) forest. *European Journal of Soil Biology* 90, 15–21. doi:10.1016/j.ejsobi.2018.11.004
- Yang, Y., Zhang, X., Zhang, C., Wang, H., Fu, X., Chen, F., Wan, S., Sun, X., Wen, X., Wang, J., 2018. Understory vegetation plays the key role in sustaining soil microbial biomass and extracellular enzyme activities. *Biogeosciences* 15, 4481–4494. doi:10.5194/bg-15-4481-2018
- Yao, F., Yang, S., Wang, Z., Wang, Xue, Ye, J., Wang, Xugao, DeBruyn, J.M., Feng, X., Jiang, Y., Li, H., 2017. Microbial taxa distribution is associated with ecological trophic cascades

- along an elevation gradient. *Frontiers in Microbiology* 8. doi:10.3389/fmicb.2017.02071
- You, Y., Wang, J., Huang, X., Tang, Z., Liu, S., Sun, O.J., 2014. Relating microbial community structure to functioning in forest soil organic carbon transformation and turnover. *Ecology and Evolution* 4, 633–647. doi:10.1002/ece3.969
- Yu, Y., Zhu, J., Gao, T., Liu, L., Yu, F., Zhang, J., Wei, X., 2022. Evaluating the influential variables on rainfall interception at different rainfall amount levels in temperate forests. *Journal of Hydrology* 615, 128572. doi:10.1016/j.jhydrol.2022.128572
- Zechmeister-Boltenstern, S., Keiblinger, K.M., Mooshammer, M., Peñuelas, J., Richter, A., Sardans, J., Wanek, W., 2015. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs* 85, 133–155. doi:10.1890/14-0777.1
- Zellweger, F., Coomes, D., Lenoir, J., Depauw, L., Maes, S.L., Wulf, M., Kirby, K.J., Brunet, J., Kopecký, M., Máliš, F., Schmidt, W., Heinrichs, S., den Ouden, J., Jaroszewicz, B., Buyse, G., Spicher, F., Verheyen, K., De Frenne, P., 2019. Seasonal drivers of understory temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography* 28, 1774–1786. doi:10.1111/geb.12991
- Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., Baeten, L., Hédl, R., Berki, I., Brunet, J., Van Calster, H., Chudomelová, M., Decocq, G., Dirnböck, T., Durak, T., Heinken, T., Jaroszewicz, B., Kopecký, M., Máliš, F., Macek, M., Malicki, M., Naaf, T., Nagel, T.A., Ortmann-Ajkai, A., Petřík, P., Pielech, R., Reczyńska, K., Schmidt, W., Standovár, T., Świerkosz, K., Teleki, B., Vild, O., Wulf, M., Coomes, D., 2020. Response to Comment on “Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming.” *Science* 370, 772–775. doi:10.1126/science.abf2939
- Zhang, J., Qin, G., Zhai, Z., Zhou, S., Tang, L., Tian, Y., 2021. Diverse understory vegetation alleviates nitrogen competition with crop trees in poplar plantations. *Forests* 12, 1–15. doi:10.3390/f12060705
- Zhang, S., Yang, X., Li, D., Li, S., Chen, Z., Wu, J., 2022. A meta-analysis of understory plant removal impacts on soil properties in forest ecosystems. *Geoderma* 426, 116116. doi:10.1016/j.geoderma.2022.116116
- Zhao, J., Wan, S., Fu, S., Wang, X., Wang, M., Liang, C., Chen, Y., Zhu, X., 2013. Effects of understory removal and nitrogen fertilization on soil microbial communities in Eucalyptus plantations. *Forest Ecology and Management* 310, 80–86. doi:10.1016/j.foreco.2013.08.013
- Zhao, J., Wang, X., Shao, Y., Xu, G., Fu, S., 2011. Effects of vegetation removal on soil

- properties and decomposer organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 954–960. doi:10.1016/j.soilbio.2011.01.010
- Zhao, Q., Classen, A.T., Wang, W.W., Zhao, X.R., Mao, B., Zeng, D.H., 2017. Asymmetric effects of litter removal and litter addition on the structure and function of soil microbial communities in a managed pine forest. *Plant and Soil* 414, 81–93. doi:10.1007/s11104-016-3115-7
- Zheng, J., Guo, R., Li, D., Zhang, J., Han, S., 2017. Nitrogen addition, drought and mixture effects on litter decomposition and nitrogen immobilization in a temperate forest. *Plant and Soil* 416, 165–179. doi:10.1007/s11104-017-3202-4
- Zheng, J.Y., Zhao, J.S., Shi, Z.H., Wang, L., 2021. Soil aggregates are key factors that regulate erosion-related carbon loss in citrus orchards of southern China: Bare land vs. grass-covered land. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 309, 107254. doi:10.1016/j.agee.2020.107254
- Zhou, S., Butenschoen, O., Barantal, S., Handa, I.T., Makkonen, M., Vos, V., Aerts, R., Berg, M.P., McKie, B., Van Ruijven, J., Hättenschwiler, S., Scheu, S., 2020. Decomposition of leaf litter mixtures across biomes: The role of litter identity, diversity and soil fauna. *Journal of Ecology* 108, 2283–2297. doi:10.1111/1365-2745.13452

IX. Annexes

Appendix 17 Tableau de mesures de traits des racines > 2 mm des espèces qui composent le sous-bois des landes humide et sèche. Ces données sont issues d'un projet en cours et ne sont pas encore publiées.

Mesures effectuées sur : racines > 2 mm			N	P	K	Ca	Mg	Mn
Site	Ab.	Espèce (nom commun)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)
Lande	-	<i>Erica ciliaris</i> (bruyère ciliée)	7.835	0.367	1.654	0.933	0.440	0.647
humide	*	<i>Erica scoparia</i> (brande)	5.758	0.314	1.655	0.605	0.277	0.322
	*	<i>Frangula alnus</i> (bourdaine)	8.924	0.605	2.334	6.148	0.650	0.129
	***	<i>Molinia caerulea</i> (molinie)	-	-	-	-	-	-
	**	<i>Pteridium aquilinum</i> (fougère aigle)	15.012	0.501	6.667	1.451	2.025	0.032
	**	<i>Ulex europaeus</i> (ajonc d'Europe)	12.977	0.384	2.786	0.685	0.620	0.015
	**	<i>Ulex minor</i> (ajonc nain)	12.607	0.494	2.652	0.533	0.648	0.026
Lande	***	<i>Calluna vulgaris</i> (callune)	3.314	0.239	1.296	1.058	0.391	0.328
sèche	***	<i>Erica cinerea</i> (bruyère cendrée)	3.757	0.284	1.301	1.103	0.679	0.172
	-	<i>Halimium alyssoides</i> (ciste faux alysson)	4.459	0.482	2.098	1.860	0.718	0.078

La teneur en carbone n'a pas été mesurée sur les racines > 2 mm.

Appendix 18 Tableau de mesures de traits des racines fines des espèces qui composent le sous-bois des landes humide et sèche. Les données de biomasse des racines fines (fine root biomass (FRB)) dans les 60 premiers centimètres de profondeur ont été séparées car elles n'étaient disponibles que par guildes, et non par espèce. Ces données sont issues d'un projet en cours et ne sont pas encore publiées.

Mesures effectuées sur : racines fines < 2 mm			N	P	K	Ca	Mg	Mn
Site	Ab.	Espèce (nom commun)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)	(mg g ⁻¹)
Lande humide	-	<i>Erica ciliaris</i> (bruyère ciliée)	8.818	0.421	2.517	0.991	0.518	0.782
	*	<i>Erica scoparia</i> (brande)	6.692	0.301	1.549	0.936	0.349	0.271
	*	<i>Frangula alnus</i> (bourdaine)	13.356	0.716	5.181	3.946	1.344	0.172
	***	<i>Molinia caerulea</i> (molinie)	9.632	0.398	3.644	0.817	0.346	0.046
	**	<i>Pteridium aquilinum</i> (fougère aigle)	8.940	0.453	3.092	1.591	0.891	0.036
	**	<i>Ulex europaeus</i> (ajonc d'Europe)	16.058	0.389	3.037	0.785	0.831	0.026
	**	<i>Ulex minor</i> (ajonc nain)	15.443	0.446	3.127	0.677	0.752	0.035
Lande sèche	***	<i>Calluna vulgaris</i> (callune)	3.889	0.307	1.672	1.329	0.597	0.415
	***	<i>Erica cinerea</i> (bruyère cendrée)	4.525	0.309	1.753	1.313	0.675	0.157
	-	<i>Halimium alyssoides</i> (ciste faux alysson)	5.116	0.435	2.386	1.763	0.780	0.062

La teneur en carbone n'a pas été mesurée sur les racines < 2 mm.

Mesures effectuées sur : racines fines < 2 mm		FRB < 60cm
Site	Gilde du sous-bois	(g m ⁻²)
Lande humide	Ericacées	38.65
	Petits ligneux	23.67
	Herbacées	245.94
	Fougères	33.26
	Ajoncs	39.26
Lande sèche	Ericacées	265.82
	Petits ligneux	7.14