

Programme National coordonné ANR : « ECCO »
« ECOSPHERE CONTINENTALE
Risques environnementaux »

Année : 2005

DEMANDE DE FINANCEMENT

fiche abrégée

Précisez la ou les actions thématiques fléchées :

- Écotoxicologie et Écodynamique des Contaminants [ECODYN]%
- Écologie pour la Gestion des Ecosystèmes et de leurs ressources [ECOGER]%
- Fonctionnement et Dynamique de la Biosphère Continentale : processus, échanges de matières et d'énergie, modélisation [PNBC] 100 %
- Hydrologie : cycle de l'eau et flux associés (matières, énergie) [PNRH]%

TITRE DU PROJET : Contrôle biologique (plante, microbe) de la dynamique des matières organiques des sols (BIOMOS)

Responsable du Projet (*nom, prénom, qualité*) : FONTAINE Sébastien, CR

Tél : 04 73 62 45 64 Fax : 04 73 62 44 57 Courriel : fontaine@clermont.inra.fr

Nom et adresse du Laboratoire proposant :

Unité d'Agronomie INRA (UR0874), 234 Avenue du Brézét, 63 000 Clermont Ferrand

Montant (HT) demandé en 2005 : 70 kEuros

Petit Equipement	Fonctionnement	Missions	Personnel	TOTAL
28 kEuros	96.6 kEuros	15.2 kEuros	20.7 kEuros	160.5

Durée totale du projet : 36 mois

Montant reçu les années précédentes (le cas échéant) : néant

Demande budgétaire pour les années à venir : 90.5 kEuros

Autres sources de financement demandées ou assurées (*préciser origine et montant HT*) :

La partie de l'expérience principale concernant l'évaluation de la rhizodéposition est déjà financée grâce au projet GESSOL 2 « Evaluation (caractérisation, quantification, potentiel) de la source racinaire de carbone pour la gestion et la modélisation des matières organiques des sols » porté par

Jérôme Balesdent. Montant GESSOL HT sur trois ans : 22 kEuros. Le présent projet est complémentaire (voir argumentaire du projet) puisqu'il concerne la minéralisation des MOS déjà présentes. La réalisation des deux projets sur le même support expérimental permettra de mieux comprendre le système complet.

Collaborations (*laboratoires extérieurs à celui du proposant*) :

Laboratoires impliqués :

- Unité d'Agronomie, UR 874, INRA Clermont Ferrand.
Sébastien Fontaine, CR INRA, Jean-François Soussana DR INRA
- Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, UMR 137 IRD - Paris 6 - Paris 7 - Paris 12 (Bondy)
Sébastien Barot, CR IRD
- Laboratoire d'Agronomie, INRA, Laon-Reims-Mons.
Bruno Mary, DR INRA
- BIOEMCO, équipe « Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes », UMR 7618 CNRS
- ENS -Université Pierre et Marie Curie (Paris) - Biogéochimie des Milieux Continentaux Paris Grignon
Luc Abbadie, DR CNRS
- Laboratoire de Géologie de l'Ecole Normale Supérieure, Paris.
Bruce Velde, DR CNRS

Résumé de la demande, résultats attendus, calendrier de réalisation :

L'objectif du projet est d'enrichir nos connaissances sur les mécanismes biologiques (plante, microbe, rhizosphère) qui contrôlent la minéralisation des MOS en tenant compte de la stimulation de la minéralisation de l'humus par les apports de matières organiques fraîches des végétaux (« priming effect » ou sur-minéralisation en français). Nous réaliserons cet objectif grâce à une démarche conjuguant modélisation et expérimentation.

Dans le volet modélisation, nous construirons une théorie simple et alternative de dynamique des MOS qui prendra en compte la dynamique et la diversité des microbes du sol, le dépôt de litières et d'exsudats par la plante. Les modèles correspondant seront étudiés analytiquement et permettront des simulations qui seront confrontées aux résultats expérimentaux afin de comprendre les conséquences des contrôles biologiques (microbe, plante) sur la dynamique des MOS et la co-existence plante-microbe. Ce travail permettra d'expliquer certains résultats empiriques sur la dynamique des MOS et de formuler des hypothèses testables.

Dans le volet expérimental, une expérimentation principale en mésocosme a pour but de quantifier l'impact de deux graminées prairiales *via* leurs dépôts de litières et d'exsudats sur la minéralisation de l'humus et d'en déterminer les conséquences pour les bilans de carbone et la ressource d'azote disponible pour la plante. Cette expérimentation s'appuie sur des méthodes spécifiques et innovantes (plateforme de marquage ^{13}C en continu, dilution isotopique après apport de ^{15}N). Une expérimentation parallèle utilisant des filets à mailles micrométriques sera mise en place dans le but de déterminer les contributions relatives des exsudats, des litières et des associations avec les champignons mycorhiziens dans la stimulation de la minéralisation des MOS induite par la plante.

Les résultats attendus sont tout d'abord des résultats académiques (4 à 5 publications internationales) sur les mécanismes biologiques (microbe et plante) qui contrôlent la minéralisation des MOS, le stockage du C à long terme et la nutrition minérale des plantes. Ces travaux visent à améliorer le formalisme actuel des modèles de simulation proposés dans la littérature internationale afin de réduire les divergences entre les prédictions et les observations et de prendre en compte le contrôle biologique de la minéralisation des MOS.

Le projet de recherche est prévu sur trois ans. Il répond à la priorité scientifique pour l'appel d'offre 2005 : « Communautés biologiques et fonctionnement des sols ». Il s'appuie sur l'ORE labellisé « Prairies, cycles biogéochimiques et biodiversité, PCBB ». Ce projet apporte une contribution à la modélisation des systèmes complexes qui constitue également une priorité de l'appel d'offres 2005 ECCO.

MOTS CLES : rhizosphère, 'priming effect', séquestration du carbone, cycle de l'azote, diversité fonctionnelle, écologie microbienne.

« ECOSPHERE CONTINENTALE Risques environnementaux »

Année : 2005

DEMANDE DE FINANCEMENT

Dossier complet du projet de recherche

Précisez la ou les actions thématiques fléchées :

- Écotoxicologie et Écodynamique des Contaminants [ECODYN]%
- Écologie pour la Gestion des Ecosystèmes et de leurs ressources [ECOGER]%
- Fonctionnement et Dynamique de la Biosphère Continentale : processus, échanges de matières et d'énergie, modélisation [PNBC]%
- Hydrologie : cycle de l'eau et flux associés (matières, énergie) [PNRH]%

Responsable scientifique du projet (*nom, prénom et qualité*) : FONTAINE Sébastien CR

Tél : 04 73 62 45 64 Fax : 04 73 62 44 57 Courriel : fontaine@clermont.inra.fr

Laboratoire du proposant (*intitulé, appartenance, adresse et téléphone, courriel*) :

Unité d'Agronomie INRA UR 0874, 234 Avenue du Brézet, 63 000 Clermont Ferrand

Nom et prénom du Directeur du Laboratoire, références de la formation de rattachement :

SOUSSANA Jean-François. INRA, UR 0874, U. Agronomie, Département EFPA.

Titre du projet : Contrôle biologique (plante, microbe) de la dynamique des matières organiques des sols (BIOMOS)

Résumé du projet :

Les modèles actuels de dynamique des matières organiques des sols (MOS) décrivent la minéralisation des MOS comme un processus physique ou biochimique qui dépend de variables physiques (température, humidité) faisant l'impasse sur la biologie et la diversité des microbes du sol et les effets rhizosphères induits par la plante. Cette approche pragmatique était justifiée jusqu'à présent notamment parce que les modèles semblaient bien fonctionner sans ces complications. Cependant, des résultats récents revus dans l'état de l'art montrent la nécessité d'inclure la biologie et la diversité des organismes du sol dans les modèles.

L'objectif du projet est d'enrichir nos connaissances sur les mécanismes biologiques (plante, microbe, rhizosphère) qui contrôlent la minéralisation des MOS en tenant compte de la stimulation de la minéralisation de l'humus par les apports de matières organiques fraîches des végétaux (« priming effect » ou sur-minéralisation en français). Nous réaliserons cet objectif grâce à une démarche conjuguant modélisation et expérimentation.

- Dans le volet modélisation, nous comparerons plusieurs théories de dynamique des MOS qui prennent en compte la dynamique et la diversité des microbes du sol, le dépôt de litières et d'exsudats par la plante. Les modèles seront étudiés analytiquement et confrontés aux résultats expérimentaux afin de comprendre les conséquences des contrôles biologiques (microbe, plante) sur la dynamique des MOS et la co-existence plante-microbe. Ce travail permettra d'expliquer certains résultats empiriques sur la dynamique des MOS et de formuler des hypothèses testables.

- Dans le volet expérimental, une expérimentation principale en mésocosme a pour but de quantifier l'impact de deux graminées prairiales semées *via* leurs dépôts de litières et d'exsudats sur la minéralisation de l'humus et d'en déterminer les conséquences pour les bilans de carbone et la ressource d'azote disponible pour la plante. Cette expérimentation s'appuie sur des méthodes spécifiques et innovantes (plateforme de marquage $^{13}\text{CO}_2$ en continu, dilution isotopique après apport de ^{15}N). Une expérimentation parallèle utilisant des filets à mailles micrométriques sera mise en place dans le but de déterminer les contributions relatives des exsudats, des litières et des associations avec les champignons mycorhiziens dans la stimulation de la minéralisation des MOS induite par la plante.

Les résultats attendus sont tout d'abord des résultats académiques (4 à 5 publications internationales) sur les mécanismes biologiques (microbe et plante) qui contrôlent la minéralisation des MOS, le stockage du C à long terme et la nutrition minérale des plantes. Ces travaux visent à améliorer le formalisme actuel des modèles de simulation proposés dans la littérature internationale afin de réduire les divergences entre les prédictions et les observations et de prendre en compte le contrôle biologique de la minéralisation des MOS.

Le projet de recherche répond à la priorité scientifique pour l'appel d'offres 2005 : « Communautés biologiques et fonctionnement des sols ». Il s'appuie sur l'ORE labellisé « Prairies, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité, PCBB ». Ce projet apporte une contribution à la modélisation des systèmes complexes, qui constitue également une priorité de l'appel d'offres 2005.

Mots clés (maximum 5) : rhizosphère, priming effect, séquestration du carbone, cycle de l'azote, diversité fonctionnelle (plante, microbe)

Liste des Laboratoires (intitulé, organisme) associés au projet :

- Unité d'Agronomie, INRA UR 0874, Clermont Ferrand.

Sébastien Fontaine, CR INRA ; Jean-François Soussana, DR INRA.

- Labo. d'Ecologie des Sols Tropicaux, UMR 137 IRD - Paris 6 - Paris 7 - Paris 12 (Bondy)

Sébastien Barot, CR IRD

- Laboratoire d'agronomie INRA Laon-Reims-Mons

Bruno Mary, DR INRA

- BIOEMCO, équipe « Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes », UMR 7618 CNRS ENS -Université Pierre et Marie Curie (Paris) - Biogéochimie des Milieux Continentaux Paris Grignon

Luc Abbadie, DR CNRS

- Laboratoire de géologie de l'Ecole Normale Supérieure

Bruce Velde, DR CNRS

Durée du contrat demandé : 36 mois. Montant demandé pour la première année (k€ HT): 70 k€

Projet nouveau X

Projet déjà engagé :

Visa *obligatoire* du Directeur de formation

Signature du demandeur :

J-F Soussana

Sébastien Fontaine

Directeur de l'UR 0874 INRA

1. Intérêt scientifique et état de l'art

Notre projet entre dans le cadre des priorités scientifiques de l'appel d'offre 2005 « Communautés biologiques et fonctionnement des sols » et « Rôles environnementaux des composés organiques des sols ». S. Fontaine en est maintenant le porteur puisque le volet « macrofaune » du projet initial de S. Barot en a été retiré sur les conseils de la commission qui a examiné la lettre d'intention.

Les matières organiques du sol (MOS) sont des déterminants majeurs du fonctionnement de la biosphère continentale. Localement elles constituent la principale source de nutriments pour les végétaux et maintiennent la structure et la stabilité des sols en participant au processus d'agrégation. Elles sont, par ces aspects, une des composantes essentielles de la fertilité des sols. Globalement, elles déterminent en partie la qualité de notre environnement en tant que compartiment potentiel de stockage de l'excès de CO₂ atmosphérique.

L'accumulation des MOS dépend de l'activité de deux acteurs principaux. Les végétaux alimentent le sol en matières organiques fraîches *via* l'incorporation des litières et des exsudats au sol et les micro-organismes hétérotrophes les décomposent pour en tirer l'énergie et les nutriments nécessaires à leur activité. L'activité microbienne conduit au rejet de déchets minéraux qui deviennent à leur tour une source de nutriments pour les végétaux. Par conséquent, les décomposeurs du sol sont à la fois responsables du recyclage de la matière, essentielle à la dynamique des écosystèmes, et du déstockage du carbone des sols, lequel peut conduire à un appauvrissement des sols et à un déséquilibre de la biosphère.

Les modèles actuels de dynamique de MOS décrivent la minéralisation des MOS comme un processus physique ou biochimique qui dépend de variables physiques (température, humidité) faisant l'impasse sur la biologie et la diversité des microbes du sol (McGill, 1996 ; Gignoux et al., 2001). Cette approche pragmatique était justifiée jusqu'à récemment parce que nous étions incapable de montrer que la biologie et la diversité des microbes avaient un rôle fonctionnel et parce que les modèles semblaient bien fonctionner sans ces complications. Ces deux raisons ne tiennent plus. Tout d'abord, les avancées récentes sur le « priming effect » (ou sur-minéralisation, en français, qui correspond à l'accélération de la minéralisation de l'humus du sol observé après un apport de litières fraîches) suggèrent que la taille des populations microbiennes et la compétition entre différentes communautés microbiennes (pour l'acquisition de la litière) peuvent contrôler la vitesse de minéralisation de l'humus et les bilans de carbone du sol (Schimel and Weintraub, 2002 ; Fontaine et al., 2003 ; 2004 a et b). La biologie et la diversité des microbes ont donc un rôle fonctionnel.

Des divergences importantes apparaissent entre les prédictions des modèles et les observations. Par exemple, il est communément prédit que la capacité de stockage des sols est limitée et que les sols anciens atteignent nécessairement un équilibre en terme de bilan de carbone. Paradoxalement, les MOS s'accumulent dans les sols de nombreux écosystèmes depuis des millénaires (Syers et al., 1970 ; Schlesinger, 1990). Ces divergences entre prédictions et observations montrent la nécessité d'une meilleure connaissance des mécanismes microbiens intervenant dans la minéralisation des MOS et, indiquent qu'il est temps d'inclure la biologie et la diversité des organismes du sol dans les modèles. Un effort théorique important a été réalisé dans ce sens : nous proposons, dans un article accepté à *Ecology Letters*, un modèle simple et alternatif de dynamique des MOS se basant sur la dynamique et la diversité des populations microbiennes et qui prend en compte le 'priming effect' (Fontaine et Barot, 2005).

Dès 1904, Hiltner avait suggéré que la présence des racines des plantes modifie l'intensité et la nature des activités microbiennes au niveau de ce qu'il appellera la rhizosphère (volume de sol sous l'influence des racines). Cependant, il faut attendre le développement des techniques microbiologiques et isotopiques pour démontrer l'impact de la plante sur les communautés microbiennes et la vitesse de décomposition de l'humus et des litières végétales (e.g. Fuhr & Sauerbeck, 1968 ; Bottner et al., 1999 ; Treonis et al., 2004). Ces avancées expérimentales incontestables ont permis de développer un modèle

conceptuel original (intégrant microbes et protozoaires) décrivant comment la plante pourrait contrôler sa propre nutrition minérale (Clarholm, 1984). Cette théorie repose sur l'hypothèse que la plante stimule la minéralisation de l'humus (et donc la production de nutriments minéraux) en déposant dans sa rhizosphère des composés énergétiques (exsudats, mucilage, débris cellulaires) aux microbes du sol qui sont limités par l'énergie disponible. La prédation des microbes par les protozoaires permettrait de libérer l'azote immobilisé par les microbes le rendant ainsi disponible pour la plante. Sous l'hypothèse que cette théorie soit complètement validée, notre vision actuelle du fonctionnement du système sol-plante (figurée dans les modèles actuels) en serait profondément modifiée. Dans le schéma actuel, la plante dépend de l'offre du sol qui dépend de caractéristiques du sol (e.g. teneur en MOS). Dans un modèle de type Clarholm, la plante contrôle sa propre nutrition minérale qui dépend du carbone qu'elle alloue aux microbes du sol. Par conséquent, l'azote disponible pour une plante serait potentiellement illimité (l'N contenu dans les MOS représente 10 à 30 fois l'N contenu dans la végétation), mais l'azote réellement disponible dépendrait de la quantité de carbone que la plante alloue (ou peut allouer en fonction du carbone disponible) à la stimulation des microbes du sol.

Bien que de nombreuses investigations théoriques et expérimentales supportent cette vision mécaniste de la rhizosphère, d'autres la contredisent :

- la présence de racines de plante peut exercer un effet positif ou négatif sur la minéralisation du sol (Furh & Sauerbeck, 1968 ; Bottner et al., 1999 ; Fu & Cheng, 2002). Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer la diminution de la respiration du sol induite par la plante : 1) en conditions non contrôlées, le prélèvement d'eau par la plante peut diminuer l'activité microbienne. Cependant, la plante peut diminuer la respiration du sol même en condition d'humidité optimale (e.g. Bottner et al., 1999) ; 2) l'hypothèse d'un choix préférentiel des substrats par les microbes : en présence d'un substrat facilement décomposable (les exsudats), les microbes abandonnent la minéralisation de l'humus pour dégrader le substrat facilement décomposable. Bien que cette hypothèse soit populaire dans la littérature, une diminution de la minéralisation des MOS après un apport de substrats facilement décomposables n'a jamais été observée en conditions contrôlées (résumé dans Fontaine et al., 2003) ; 3) l'absorption de l'azote minéral par la plante diminue la minéralisation des litières fraîches car les microbes des litières fraîches sont limités par l'azote disponible (Bottner et al., 1999). Par contre, le dépôt d'exsudats stimule les microbes de l'humus qui sont limités par l'énergie. Par conséquent, en fonction de la proportion relative d'humus et de litières fraîches dans un sol, la plante a un effet global positif ou négatif sur la respiration du sol (Bottner et al., 1999). Bien que cette explication nous paraisse satisfaisante et que les arguments expérimentaux soient convaincants, il n'y a toujours pas d'information claire sur l'impact des racines sur la minéralisation brute de l'azote qui détermine en partie (avec la compétition avec les microbes pour l'acquisition de l'azote) l'azote disponible pour la plante. Par conséquent, le bénéfice pour la plante des rhizodépôts reste mal défini (e.g. Warembourg, 1997).
- en conditions contrôlées sans la plante, l'apport de substrats facilement décomposables (sucres solubles, acides aminés) ou de mucilage n'a aucun impact sur la minéralisation de l'humus et induit une immobilisation d'azote disponible (Fontaine et al., 2003 rassemble les citations de ces faits expérimentaux). Dans ces conditions, le dépôt d'exsudats apparaît comme un handicap pour la nutrition minérale de la plante. De plus, les physiologistes de la plante suggèrent qu'une partie importante de la rhizodépôt résulte du turnover du tissu racinaire et de la diffusion passive et incontrôlée de composés solubles au travers des membranes végétales (e.g. Ayers and Thornton, 1968). Par conséquent, la libération de composés énergétiques dans la rhizosphère par la plante ne fait pas forcément partie d'une stratégie végétale de stimulation de la minéralisation de l'humus. Ces résultats montrent qu'une fois de plus le bénéfice pour la plante des rhizodépôts reste mal défini et que les mécanismes biologiques (plante, microbe) conduisant à une stimulation de la minéralisation des MOS restent largement incompris.

Les ions ammonium (NH_4^+) sont une source d'azote importante pour les plantes particulièrement dans les sols non fertilisés, et où la nitrification n'est pas stimulée par un travail du sol. Trois pools différents d'ammonium peuvent être distingués dans les sols : l'ammonium de la solution du sol, l'ammonium échangeable et l'ammonium non échangeable. Par définition l'ammonium échangeable est celui qui est extrait par une solution de concentration 1 molaire de chlorure de potassium. Il est

souvent pensé que l'azote de la solution du sol et l'azote échangeable sont les seules sources d'azote disponible pour la plante car l'azote non échangeable est fortement retenu dans l'espace inter-foliaire des argiles. Cependant, l'ammonium des sites non-échangeables argileux semblent participer significativement à la nutrition des plantes (Norman and Gilmour 1987 ; Scherer et Harens, 1996). De plus, certains travaux récents ont montrés que des changements qualitatifs significatifs, observables par diffraction aux rayons X, peuvent se produire au niveau des argiles sous l'influence de la pratique culturale ou de l'occupation des terres (Velde et Peck 2002; Velde et al. 2003). De telles modifications entraînent nécessairement une modification du nombre de sites échangeables ou non échangeables, ce qui changerait la quantité et la disponibilité de l'azote des sols. L'importance quantitative et le sens écologique de ces modifications restent des questions ouvertes.

Dans ce contexte, ce projet enrichira nos connaissances A) sur les mécanismes microbiens qui contrôlent la minéralisation et l'accumulation à long terme des MOS, B) sur les mécanismes d'acquisition d'azote que mettent en place les plantes et comment elles contrôlent, via des effets rhizosphère et une association avec d'autres organismes (microbes saprophytes, mycorhizes), la minéralisation de l'azote organique du sol.

2. Plan de recherche

Nous avons construit notre projet autour de trois axes principaux :

- 1) **L'étude du « priming effect »**, i.e. l'accélération de la minéralisation de l'humus après un apport de matières organiques fraîches. Quelle est son importance quantitative dans le bilan de carbone d'un écosystème comme la prairie permanente ? La prise en compte du priming effect change-t-elle les prédictions des modèles concernant la dynamique à long terme des MOS ? Ces nouvelles prédictions permettent-elles d'expliquer certains résultats empiriques (arrêt de la minéralisation en profondeur, accumulation de MOS dans les écosystèmes depuis des millénaires) ?
- 2) **L'impact des rhizodépôts pour les ressources minérales disponibles pour la plante**. La plante peut-elle via ses rhizodépôts accélérer la minéralisation brute de l'azote du sol ? Cette accélération permet-elle d'augmenter d'une manière significative les ressources N disponibles pour la plante ? Cette stimulation de la minéralisation se fait-elle par le dépôt d'exsudats solubles, de litières ou d'une association avec un champignon (mycorhizes) ? Sachant qu'il existe une spécificité entre le type de microbe et le substrat qu'il dégrade (Fontaine et al., 2003), comment la plante peut-elle empêcher la prolifération de microbes qui décomposent exclusivement les substrats simples de la rhizosphère et n'ont pas d'effet sur la minéralisation de l'humus ?
- 3) **Evaluation (caractérisation, quantification) de la modification des argiles et du complexe absorbant** induit par la rhizosphère. Implications pour l'acquisition d'azote par la plante.

Ces trois axes de recherche seront étudiés à la fois par des modèles (Volet 1) et par des expérimentations (Volet 2).

Volet 1. Modélisation

La modélisation fait maintenant partie des outils d'investigation standards en écologie (Levins 1966). Elle sert (1) à faire des prédictions quantitatives, (2) à tester les conséquences, à des échelles temporelle et spatiales plus larges, de mécanismes biologiques connus, (3) de rechercher les mécanismes et interactions nécessaires pour expliquer des résultats empiriques. Dans tous les cas la modélisation suggère de nouvelles hypothèses à tester. Nous partons donc du principe que les échanges entre écologistes expérimentateurs et modélisateurs sont d'autant plus fructueux qu'ils sont rapides et prévus dès la conception des projets de recherche. Nous prévoyons donc un volet modélisation important et intimement lié aux expériences présentées dans le volet expérimentation (ci-dessous). Il sera essentiellement mené à bien par S. Barot (IRD Bondy), S. Fontaine (INRA Clermont) et B. Mary (INRA Lano-Reims-Mons).

L'un des aspects innovants de notre projet consiste en la modélisation du 'priming effect' qui n'est actuellement pris en compte par aucun modèle de dynamique de la matière organique (McGill, 1996, Gignoux et al. 2001). Nous proposons de combler ce manque à la fois pour déterminer les mécanismes nécessaires à l'obtention d'un priming effect et pour en explorer les conséquences sur la fertilité des sols à long terme, le stockage de carbone et la production primaire.

Le 'priming effect' est susceptible de modifier les conceptions actuelles de modélisation du processus de minéralisation. Tout d'abord, le priming effect donne un sens fonctionnel à la diversité microbienne, puisqu'il a été montré que l'impact des litières sur la décomposition des matières organiques des sols (MOS) pourrait dépendre de la compétition entre communautés microbiennes (Fontaine et al., 2003, 2004a et b). De plus, le priming effect remet en question le formalisme de base des modèles de décomposition. Afin de décrire le processus de minéralisation, les modèles actuels se basent sur l'équation différentielle de premier ordre ($dC/dt = -kC$) qui établit que la vitesse de minéralisation d'un pool particulier de C est proportionnelle à la taille du pool (C) et à la constante de décomposition (k). Dans cette équation, la vitesse de décomposition serait donc toujours limitée par la quantité de substrat. Ce formalisme est probablement réaliste pour les composés facilement décomposables des litières mais ne l'est pas pour les composés récalcitrants de l'humus. En effet, la mauvaise qualité des composés de l'humus limiterait la taille des populations microbiennes et donc la production d'enzymes. C'est pour cette raison qu'un apport de litières stimule les populations microbiennes et la minéralisation de l'humus (priming effect) (Schimel et Weintraub, 2002 ; Fontaine et al., 2003).

Etape 1 : Modèles de 'priming effect'. Ce travail est déjà bien entamé, puisque nous avons publié une théorie simple et alternative de dynamique des MOS qui se base sur l'hypothèse que la minéralisation des MOS dépend de la taille et la diversité des populations microbiennes et des flux de litières (Fontaine et Barot, 2005). Cette théorie se base sur une série de modèles, des systèmes d'équations différentielles, de complexité croissante et qui ont été étudiés analytiquement. L'utilisation de l'approche de complexité croissante avait pour objectif de déterminer la série minimale de mécanismes nécessaires pour rendre compte de fonctions importantes comme la minéralisation et l'accumulation de MOS dans les sols et la survie du couvert végétal. Ces modèles théoriques montrent que la prise en compte du 'priming effect' change profondément les prédictions des modèles, ce qui permet d'expliquer certains résultats empiriques (accumulation infinie de MOS dans les écosystèmes et arrêt de la minéralisation de l'humus en profondeur. Ils suggèrent également que l'existence d'au moins deux groupes fonctionnels microbiens (spécialisés respectivement dans la décomposition des matières organiques fraîches et de l'humus) et leur interaction est une condition minimale nécessaire à la survie des plantes. Il reste maintenant à tester ces modèles théoriques directement sur des résultats expérimentaux déjà publiés ou en cours d'acquisition (Projet Innovant INRA EFPA de S. Fontaine).

Etape 2 : Couplage sol-végétation. Nous chercherons dans une deuxième étape à coupler la dynamique de la matière organique du sol et la dynamique du compartiment végétal. Le modèle de priming effect (ETAPE 1) construit dans un premier temps est en effet basé sur l'hypothèse d'un apport constant de matière organique fraîche et donc d'un compartiment végétal à l'équilibre indépendant de la disponibilité en azote. Cependant, l'apport de litière dans un écosystème dépend évidemment de la biomasse végétale qui dépend elle-même de la disponibilité en azote minéral. Il paraît donc primordial d'étudier les conséquences de cette boucle de rétroaction sur la dynamique de la matière organique. Réciproquement, les populations microbiennes et les plantes sont en compétition pour la ressource en azote. Le couplage du modèle de 'priming effect' avec un compartiment végétal permettra donc de déterminer quelles sont les conditions pour que les populations microbiennes coexistent de manière stable avec les plantes, c'est-à-dire pour que la production primaire se maintienne durablement. Le rôle possible des exsudats sur la disponibilité des ressources minérales pour la plante sera pris en compte. Même si les données empiriques manquent pour démontrer que ces exsudats peuvent stimuler la minéralisation par l'intermédiaire d'un 'priming effect' (cet aspect sera traité dans le volet expérimental), il est important d'explorer les conséquences d'un tel processus. Nous étudierons également les mécanismes que la plante pourrait mettre en place afin d'empêcher la prolifération de microbes qui décomposent exclusivement les substrats simples de la rhizosphère et

n'ont pas d'effet sur la minéralisation de l'humus (r-stratégistes, Fontaine et al., 2003). Cela générera des hypothèses testables qui permettront de comprendre le rôle fonctionnel des rhizodépôts. Ce travail donnera à terme des pistes pour utiliser le priming effect dans la gestion à long terme de la fertilité des sols.

Etape 3 : Rôle de la diversité végétale. Le rôle de la diversité végétale sur la minéralisation de l'humus sera pris en compte dans une troisième étape. Le modèle considérera différentes stratégies végétales définies par le rapport biomasse racinaire/ biomasse aérienne, le C/N de la litière, la quantité d'exsudats et le C/N de ces exsudats. On prendra ainsi en compte la possibilité d'un contrôle de la dynamique de la matière organique par les plantes par l'intermédiaire de la litière et des exsudats (Personeni et al., 2005). Par exemple, nous testerons l'hypothèse que les espèces compétitrices stimulent la minéralisation des MOS *via* une exsudation tandis que les espèces conservatrices stimulent la minéralisation *via* leurs litières. L'exsudation permet à la première de croître très rapidement car elle permet de stimuler rapidement de l'azote organique du sol. Cependant, la stimulation de la minéralisation de l'humus *via* les litières donne un avantage compétitif à plus long terme aux espèces conservatrices qui allouent pas ou peu de carbone à l'exsudation et, de fait, disposent de plus de carbone pour leur croissance.

En résumé, trois modèles seront étudiés (ETAPE 1) priming effect, (ETAPE 2) couplage du priming effect avec un compartiment plante tenant compte du rôle possible de l'exsudation, (ETAPE 3) modèle de 'priming' couplé avec un compartiment plante tenant compte des stratégies végétales et de l'allocation des ressources au système aérien (production de litière) et racinaire (production d'exsudats). Ces trois étapes représentent une complexification croissante à partir d'un modèle de base en cours de publication (Fontaine et Barot, 2005). Il s'agira toujours de modèles à compartiments décrits par un système d'équations différentielles. Ces systèmes seront tout d'abord étudiés analytiquement afin d'obtenir des résultats généraux et ensuite comparés à des résultats expérimentaux par des simulations. ou des tests d'hypothèse. Pour ces comparaisons, nous nous servirons de résultats empiriques déjà publiés et des résultats de nos propres expériences (voir ci-dessous).

La dernière étape de ce projet est d'intégrer les nouvelles hypothèses de fonctionnement dans les outils de simulations d'(agro)écosystèmes développés par les équipes participantes et concernant les cultures (CANTIS, Garnier et al., 2003), les prairies (GEMINI, Soussana *et al.*, 2002) et les savanes (SOMCO, Gignoux *et al.*, 2001). On pourra ainsi évaluer si ces nouvelles hypothèses permettent de réduire les divergences entre prédictions des modèles et observations (e.g. Melillo *et al.*, 1982 ; Parton *et al.*, 1996 ; Fontaine et Barot, 2005).

Ce volet modélisation fait suite au réseau financé l'année dernière par le PNBC, et dirigé par J. Gignoux, pour coordonner à l'échelle nationale les efforts de modélisation de la dynamique de la matière organique. Notre projet profitera de l'expérience acquise au sein de ce réseau. Nous restons en rapport avec les membres de ce réseau, en particulier J. Gignoux et le laboratoire GEODES de l'IRD avec lequel S. Barot poursuit une collaboration. Nous souhaitons aussi organiser un atelier (voir budget demandé ci-dessous) pour poursuivre les échanges initiés précédemment et ne pas en perdre le bénéfice. Ces échanges sont nécessaires pour que l'écologie des sols rattrape son retard en matière de conceptualisation et de capacité à faire des prédictions. Cela est en particulier indispensable pour tenir compte de la réaction des sols au changement global (augmentation du CO₂ atmosphérique, changement climatique, changement d'utilisation des sols) et de leur rétroaction sur ce changement global.

Volet 2. Expérimentation

Nous avons décidé de concentrer nos efforts sur une expérimentation principale qui fédérera les contributions des différentes équipes participantes (INRA Clermont Ferrand, IRD Bondy, INRA Lan-Reims-Mons, ENS-INRA Grignon-Paris6). Cette expérimentation se réalisera en mésocosme en s'appuyant sur un dispositif expérimental spécifique et innovant mis au point par l'INRA de Clermont dans le cadre du projet européen « GreenGrass ». Ce dispositif (Figures 1 et 2) permet un marquage ¹³CO₂ en continu d'une végétation qui dispose d'un éclairage et de températures naturels proches de l'extérieur. Ce dispositif permet en outre de suivre en continu et sur 16 mésocosmes les flux de CO₂ en

séparant les flux aériens (assimilation nette, respiration nocturne) et souterrains (respiration sol+racines). Le marquage continu ^{13}C permet de séparer le carbone provenant de la végétation (qui poussera depuis le semis dans une atmosphère CO_2 fossile, donc dépréciée en ^{13}C) de celui du sol. **Ce dispositif est donc particulièrement adapté pour comprendre l'impact de la végétation sur la minéralisation du carbone du sol (priming effect) et déterminer l'importance quantitative du priming effect dans des bilans de carbone. Des prélèvements de sol rhizosphérique permettront d'évaluer l'impact de la plante sur la structure des argiles et l'azote échangeable et non échangeable (P. Barré ENS Paris). Parallèlement à ce dispositif, des incubations de courtes durées permettront de déterminer l'impact de la végétation sur la minéralisation brute de l'azote du sol (S. Fontaine INRA Clermont Ferrand et B. Mary INRA Laon-Reims-Mons). Une autre expérimentation complémentaire utilisant des filets à mailles micrométriques sera mise en place afin de déterminer la contribution relative de l'exsudation, des dépôts de litières et des mycorhizes dans le priming effect induit par les plantes (P. Genet ENS Paris et S. Fontaine INRA Clermont).** Dans le cadre du projet GESSOL 2005 de J. Balesdent dans lequel nous sommes impliqués, la composition et la quantification des rhizodépôts seront déterminés par la méthode « pulse chase » développée par le CEA de Cadarache. Nous insistons sur la complémentarité de ces deux projets : le projet GESSOL évalue la quantité et la composition des rhizodépôts et leur contribution à la formation des MOS ; notre projet détermine l'impact des rhizodépôts sur la minéralisation des MOS déjà existantes. Ces projets permettront à terme de comprendre le rôle des rhizodépôts dans l'accumulation nette des MOS.

1. Expérimentation principale

Dispositif et plan expérimental

Cette expérimentation sera mise en place sur la plateforme de marquage en continu de Clermont Ferrand (S. Fontaine, JF Soussana et P. Loiseau INRA Clermont). Deux graminées prairiales, (plantes pérennes en C_3) respectivement de type compétitrice (*Lolium perenne*) et de type conservatrice (*Festuca ovina*) seront semées sur du sol prélevé dans le site de l'Observatoire de Recherches en Environnement (ORE) 'Prairies, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité' à Theix. La graminée compétitrice est une graminée de début de succession, qui a une croissance rapide et est capable d'envahir rapidement une zone libre (sans plante compétitrice). La graminée conservatrice a une croissance et une démographie plus lentes, mais arrive à se maintenir dans un milieu déjà occupé par d'autres plantes. Pour ces raisons les deux espèces ont *a priori* des stratégies d'acquisition de conservation des ressources minérales différentes. Nous faisons l'hypothèse que la graminée compétitrice stimule la minéralisation des MOS *via* ses exsudats tandis que la graminée conservatrice stimule la minéralisation *via* ses litières (Cf volet modélisation). Deux horizons de sol seront testés : un sol de surface (0-20 cm) dans lequel on trouve des litières et de l'humus en décomposition ; un sol profond (60-100 cm) qui contient presque uniquement de l'humus qui ne se minéralise plus depuis des millénaires (cet arrêt de la minéralisation a été montré grâce à une datation ^{14}C du carbone de ce sol profond réalisé dans le cadre du projet innovant EFPA de S. Fontaine INRA Clermont). L'impact de la plante sur la minéralisation de l'humus est difficile à déterminer avec un sol de surface qui contient à la fois des litières et de l'humus (Cf. Intérêt scientifique et état de l'art). L'utilisation du sol profond nous permettra de déterminer l'impact de la plante sur l'humus seulement. **Les graminées pousseront continûment depuis le semis dans une atmosphère à concentration ambiante (370 ppm) en CO_2 , mais marquée par ^{13}C ($\delta^{13}\text{C} = -42$), ce qui nous permettra de séparer : la minéralisation des rhizodépôts et la respiration racinaire de celle du carbone du sol.** L'impact de la plante sur la minéralisation de l'humus sera déterminé en comparant la minéralisation du carbone du sol dans-le-sol-avec-plante à la minéralisation du carbone du sol dans le-sol-témoin-sans-plante. L'expérimentation durera 2 ans.

Variables mesurées

En continu : mesure des flux de CO_2 produits en séparant les flux aériens et souterrains et leur composition isotopique (échantillonnage direct de gaz et piégeage dans de la soude). Suivi de l'indice foliaire et de la croissance racinaire avec des minirhizotrons (coll. C Picon Cochard, INRA Clermont).

En discontinu (trois échantillonnages destructifs par an) :

-pour la végétation : biomasse aérienne et souterraine et composition en ^{13}C .

-pour le sol : C organique total et composition ^{13}C , C organique des MO particulières et composition ^{13}C , C agrégé et composition ^{13}C .

-caractérisation de la diversité et de l'activité des communautés microbiennes : mesure de la biomasse microbienne et sa composition ^{13}C , des lipides microbiens (PLFA microbien, en collaboration avec Xavier Leroux LEM Lyon et Gerd Gleixner du Max Planck Institute de Jena en Allemagne), des activités enzymatiques (IRD Bondy), de la minéralisation du C rhizodéposé et du carbone du sol et de la minéralisation brute de l'azote à l'aide d'incubations de courte durée (ci-dessous).

-caractérisation des argiles et de l'ammonium échangeable et non échangeable du sol au contact des racines (sol rhizosphérique).

Des échantillons des mêmes cultures de graminées serviront également au « pulse chasse » réalisé au CEA de Saclay dans le but de caractériser la rhizodéposition.

2. Expérimentations spécifiques

Incubations de laboratoire de courtes durées.

Le sol prélevé au moment des récoltes destructives sera immédiatement transféré dans des flacons et incubé pendant 12 heures. La minéralisation du C rhizodéposé et du carbone du sol sera déterminée après analyse du CO_2 piégé dans la soude. La minéralisation brute de l'azote sera déterminée par la technique de dilution isotopique après addition de $^{15}\text{NO}_3^-$ (Mary *et al.*, 1996).

Expérimentation utilisant les filets à mailles micrométriques.

Les filets à mailles micrométriques constituent à notre avis un moyen très intéressant de comprendre les mécanismes de la rhizosphère (exsudation, dépôts de litières, association des racines avec des champignons pour former des mycorhizes) sur la minéralisation de l'humus. En milieu naturel, la plante exsude des composés solubles, dépose des litières et s'associe avec des champignons le tout se faisant en même temps. Par conséquent, il était jusqu'à présent impossible de déterminer la contribution de ces différents mécanismes dans l'accélération de la minéralisation de l'humus induit par la plante (Cf Intérêt scientifique et état de l'art). Les filets à mailles micrométriques qui empêchent ou non le passage des racines, des microbes et des composés solubles rend cet objectif techniquement faisable (Hodge *et al.*, 2001). Dans des dispositifs spécialement conçus pour cette expérimentation (Figure 3), nous utiliserons des filets qui laisseront passer dans le « compartiment sol » les composés solubles (maille à 0,45 micron), les solubles et les champignons mycorhiziens (maille à 70 microns) et l'ensemble solubles, champignons et racines (P. Genet, ENS Paris et S. Fontaine INRA Clermont Ferrand). Le système expérimental sera placé dans la plateforme de marquage ^{13}C de Clermont ce qui nous permettra de distinguer le C provenant de la plante de celui issu du carbone du sol. L'impact des différents mécanismes de la rhizosphère (exsudation, dépôts de litières, association des racines avec des champignons mycorhiziens) sur la minéralisation de l'humus sera déterminé en comparant la minéralisation du carbone du sol dans-le-sol-avec-planté à la minéralisation du carbone du sol dans le-sol-témoin-sans-planté. Les microbes du sol seront contrôlés par la mesure de la biomasse microbienne et des lipides microbiens (PLFA, collaboration avec X. Leroux LEM Lyon et Gerd Gleixner du Max Planck Institute). La présence et l'efficacité des relations symbiotiques entre la plante et les champignons (mycorhizes) seront contrôlées par la mesure de l'intensité de la colonisation des racines par les champignons mycorhiziens et la mesure de la glomaline (marqueur moléculaire spécifique aux mycorhizes) (P. Genet ENS Paris).

Cette expérimentation permettra aussi de vérifier directement si les endomycorhizes (VAM) qui forment une symbiose avec les deux tiers des espèces de plantes peuvent ou non participer activement à la minéralisation des MOS. Il est admis que ces endomycorhizes sont incapables de produire des enzymes car elles ne se développent en culture pure sur des milieux synthétiques. Cependant, les mycorhizes pourraient ne mettre en place leurs activités enzymatiques qu'en présence de la plante. Des faits expérimentaux récents vont dans ce sens (Koide et Zabir, 2000 ; Hodge *et al.*, 2001).

Calendrier prévisionnel

Le projet de recherche commencera début 2006 en fonction de la décision et des remarques faites par le comité d'évaluation.

0-12 mois :

- Modélisation : Evaluation du modèle priming effect à partir de résultats expérimentaux (ETAPE 1). Couplage avec le compartiment plante (ETAPE 2).
- Expérimentations : préparation et mise au point de l'expérimentation principale : remise en route de la plateforme de marquage et des appareils de mesures. Vérification de la qualité du marquage et des mesures. En fin de période, démarrage de l'expérimentation principale par le semis des deux graminées.

12-24 mois :

- Modélisation : Couplage avec le compartiment plante (ETAPE 2) avec prise en compte des exsudats et des stratégies végétales (ETAPE 3). Organisation d'un atelier modélisation.
- Expérimentations : suivi de l'expérimentation principale, incubations de courtes durées et préparation de l'expérimentation avec les filets à mailles micrométriques. Analyses chimiques et isotopiques.

24-36 mois

- Modélisation : Evaluation des modèles à l'aide des résultats expérimentaux obtenus dans le volet expérimental, rédactions d'articles et du rapport du projet PNBC.
- Expérimentations : Fin des expérimentations. Analyses chimiques et isotopiques. Analyse des données et rédaction d'articles.

Résultats attendus

L'enjeu du projet est de renouveler notre compréhension du rôle des acteurs microbiens, en interaction avec les stratégies végétales, pour la décomposition de la matière organique du sol. Nous évaluerons notamment si il est possible de changer de paradigme, en décrivant explicitement dans les modèles la dynamique et la diversité fonctionnelle des communautés de décomposeurs, ce qui amènerait à revoir, ou à compléter, les outils actuels de simulation dans ce domaine.

Les nouvelles générations de modèles devraient permettre de réduire les divergences entre les prédictions actuelles et les observations (par exemple l'arrêt de la décomposition en profondeur et l'accumulation de MOS dans les écosystèmes depuis des millénaires contredisent les prédictions des modèles actuels), améliorant ainsi notre compréhension du rôle des écosystèmes terrestres dans le cycle global du carbone et dans l'effet de serre. Les résultats seront aussi exploités, afin d'explorer la perspective d'un stockage permanent du C en profondeur.

Les résultats du projet seront valorisés par des publications dans des revues internationales. Ces publications porteront sur les modèles théoriques (1 à 2 publications), les expérimentations (2 à 3 publications) et des simulations des résultats expérimentaux (1 à 2 publications).

Figure 1 : Vue du dispositif expérimental de Clermont Ferrand qui sera utilisé pour l'expérimentation principale du projet. Ce dispositif permet d'appliquer un marquage continu $^{13}\text{CO}_2$ et de mesurer les échanges gazeux de 16 mésocosmes de prairies (Cf volet expérimental).



Figure 2 : Schéma du système de marquage continu ^{13}C et de mesures des flux de CO_2 des 16 mésocosmes, INRA Clermont (tiré de Klumpp et al., en préparation).

SC Screw compressor, AD adsorption dryer (molecular sieve), F1 Oil and water condensate drain, AR air reservoir (1m³), F2 oil-, water- and particle filter, I_A inlet aboveground, M mixing vessel, MFC mass flow controller 0-5 l min⁻¹, MV mixing vessel (1m³), MVB multi valve block, CO₂ cylinder containing fossil-fuel derived CO₂, enclosure, cuvette with plastic film 120x60x50, PR pressure regulator, HF Humidificator, O_A outlet aboveground, O_s outlet soil, P_S air pump for soil, IRGA, infra analyzers, PC central control/data acquisition system, T_A temperature sensor, V air flow control.

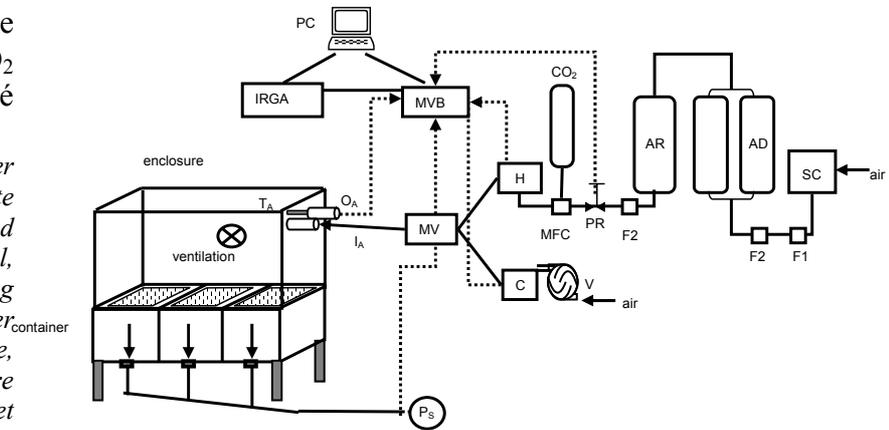
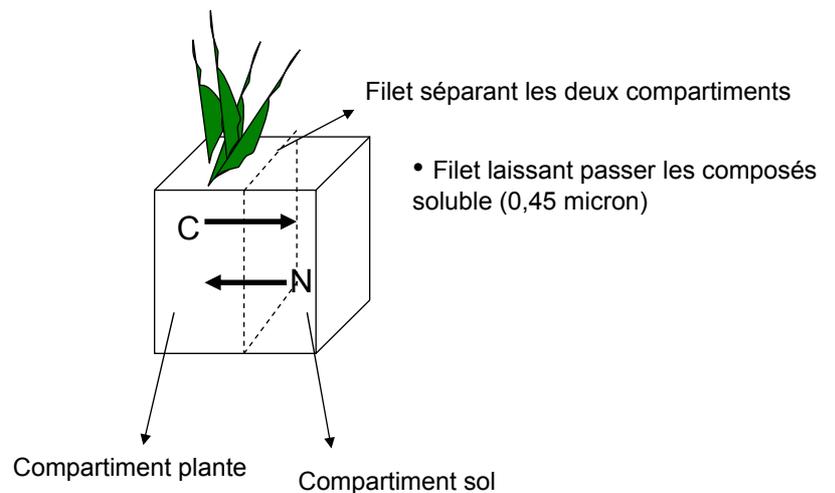


Figure 3: Dispositif expérimental utilisant les filets à mailles micrométriques (cas du filet laissant passer les composés solubles). C: composés solubles libérés par la plante et allant dans le compartiment sol, N: composés solubles libéré par le compartiment sol et allant vers le compartiment plante.



3. Références bibliographiques citées dans le texte

- Ayers, W.A., Thornton, R.H. (1968). Exudation of amino-acids by damaged roots of wheat and peas. *Plant Soil* **28**, 193-207.
- Bottner, P., Pansu, M., Sallih, Z. (1999). Modelling the effect of active roots on soil organic matter turnover. *Plant Soil* **216**, 15-25.
- Clarholm, M., 1984. Interactions of bacteria, protozoa and plants leading to mineralization of soil nitrogen. *Soil Biol. Biochem.* **17**, 181-187.
- de Mazancourt, C., M. Loreau, Abbadie, L. (1998). Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* **79**, 2242-2252.
- Fontaine, S, Barot, S. (2005). Is microbial diversity a prerequisite to plant persistence and long term soil carbon accumulation ? *Ecol. Lett.*, accepté pour publication.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Abbadie, L., Mariotti, A. (2004b). Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecol. Lett.* **7**, 314-320.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Benest, D., Verdier, B., Mariotti, A., Abbadie, L. (2004a). Mechanisms of the priming effect in a Savannah soil amended with cellulose. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **68**, 125-131.
- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: a question of microbial competition ? *Soil Biol. Biochem.* **35**:837-843.
- Fu, S., Cheng, W. (2002). Rhizosphere priming effects on the decomposition of soil organic matter in C4 and C3 grassland soils. *Plant Soil* **238**, 289-294.
- Fuhr, F., Sauerbeck, D.R. (1968). Decomposition of wheat straw in the field as influenced by cropping and rotation: isotopes and radiation in soil organic matter studies. IAEA Vienna, 241-250.
- Gignoux, J., House, J., Hall, D., Masse, D., Nacro, H.B., Abbadie, L. (2001). Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition: the SOMKO model. *Global Ecol. Biogeo.* **10**, 639-660.
- Hiltner, L. (1904). Über neuere erfahrungen und probleme auf dem gebeit der bodenbaksteriologie und unter besonder berücksichtigung der grüung und brache. *Arb. Dtsch. Landwirt. Ges.* **98**, 59-78.
- Hodge, A., Campbell, C.D., Fitter, A. (2001). An arbuscular mycorrhizal fungus accelerate decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* **413**, 297-299.
- Koide, R.T., Kabir, Z. (2000). Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. *New Phytol.* **148**, 511-517.
- Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *Am. Sci.* **54**, 421-431.
- Mary, B., Recous, S., Darwis, D., Robin, D. (1996) Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soil. *Plant Soil* **181**, 71-82.
- McGill, W.B. (1996) in *Evaluation of Soil Organic Matter Models*, eds Powlson, D.S., Smith, P., Smith, J.U. (Springer, Rothamsted), pp. 111-132.
- Melillo, J.M., J.D. Aber, and J.F. Muratore. (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* **63**:621-626.
- Norman, R. J., Gilmour, J. T. (1987). Utilization of Anhydrous Ammonia Fixed by Clay-Minerals and Soil Organic-Matter. *Soil Sci. Soc Am. J.* **51**, 959-962.
- Parton, W.J., D.S. Ojima, and D.S. Schimel. (1996). Models to Evaluate Soil Organic Matter Storage and Dynamics. p. 395-420. In R. Carter and B.A. Stewart (ed.) *Structure and Organic Matter Storage in Agricultural Soils*. CRC Press, Boca Raton.
- Personeni, E., Luscher, H. Loiseau, P. (2005). Rhizosphere activity, grass species and N availability

- effects on the soil C and N cycles. *Soil Biol. Biochem.* **37**, 819-827.
- Scherer, H. W., Ahrens, G. (1996). Depletion of non-exchangeable NH₄-N in the soil-root interface in relation to clay mineral composition and plant species. *Eur. J. of Agro.* **5**, 1-7.
- Schimmel, J.P., Weintraub, M.N. (2002). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biol. Biochem.* **35**, 549-563.
- Schlesinger, W.H. (1990). Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soils. *Nature* **348**, 232-234.
- Soussana J.F., Loiseau P. (2002). A grassland ecosystem model with individual based interactions (GEMINI) simulates fluctuations in the clover content of sown mixtures, Proc. 9th Eur. Grassland Fed. La Rochelle, France, 27-30 May 2002, Multi-function grasslands. Grassland Science in Europe, Vol. 6, 358--359.
- Syers, J.K., Adams, J.A., Walker, T.W. (1970). Accumulation of organic matter in a chronosequence of soils developed on wind-blown sand in New Zealand. *J. Soil Sci.* **21**, 146-153.
- Treonis, A.M., Ostle, N.J., Stott, A.W., Primrose, R., Grayston, S.J., Ineson, P. (2004). Identification of groups of metabolically-active microorganisms by stable isotope probing of PLFAs. *Soil Biol Biochem.* **36**, 533-537.
- Velde, B. and T. Peck (2002). Clay mineral changes in the morrow experimental plots, University of Illinois. *Clays and Clay Min.* **50**, 364-370.
- Velde, B., Goffe, B. et al. (2003). Evolution of clay minerals in a chronosequence of poldered sediments under the influence of a natural pasture development. *Clays and Clay Min.* **51**, 205-217.
- Warembourg, F.R. (1997). The « rhizosphere effect » : a plant strategy for plants to exploit and colonize nutrient-limited habitats. *Bocconea* **7**, 187-194.

4. Liste des publications des équipes concernées (4 dernières années)

- Allard V, Newton PCD, Clark H, Soussana J-F and Matthew C. (2005) Increased quantity of coarse soil organic matter fractions at elevated CO₂ in a grazed grassland are a consequence of enhanced root growth and turnover. *Plant and Soil* (in press).
- Allard V, Newton PCD, Lieffering M, Clark H, Soussana J-F, Matthew C and Gray Y. (2003) Nutrient cycling in grazed pastures at elevated CO₂: N returns by animals. *Global Change Biology*, **9**, 1731-1742
- Allard V, Newton, PCD, Lieffering M, Soussana, JF, Grieu P, Matthew C. (2004) Elevated CO₂ effects on decomposition processes in a grazed grassland. *Global Change Biology*, **10**, 1553-1564.
- Barnard R, Barthes L, Leroux X, Harmens H, Raschi A, Soussana J-F, Winkler B and Leadley P W (2004). Atmospheric CO₂ elevation has little effect on nitrifying and denitrifying enzyme activity in four European grasslands. *Global Change Biology* **10**, 488-497.
- Barot, S., and Gignoux, J. 2004a. How do sessile dioecious populations cope with their males?, *Theoretical Ppopulation Biology in press*
- Barot, S., and Gignoux, J. 2004b. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed processes be reconciled?, *Oikos in press*
- Barot, S., Gignoux, J. & Legendre, S. (2002) Matrix models and age estimations in plants. *Oikos*, **96**:56-61.
- Barot, S., Gignoux, J., Vuattoux, R. & Legendre, S. (2000) Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence, and life history. *J. Trop. Ecol.*, **16**, 637-655.

- Barot, S., J. Gignoux, and J.-C. Menaut (2003). Neighborhood analysis in a savanna palm: interplay of intraspecific competition, and soil patchiness. *Journal of vegetation Science*, 14:79-88.
- Calvet JC and Soussana JF (2000) Modelling CO₂-enrichment effects using an interactive vegetation SVAT scheme *Agricultural Forest Meteorology* 108, 129-152.
- Carrère P, Louault F, Soussana JF, de Faccio Carvalho PC and Lafarge M (2001) How does the vertical and horizontal structure of a grass and clover sward influence grazing ? *Grass and Forage Science* 56, 118-130
- Fontaine, S, Barot, S. (2005). Is microbial diversity a prerequisite to plant persistence and long term soil carbon accumulation ? *Ecol. Lett.*, accepté pour publication.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Abbadie, L., Mariotti, A. (2004b). Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecol. Lett.* 7, 314-320.
- Fontaine, S., Bardoux, G., Benest, D., Verdier, B., Mariotti, A., Abbadie, L. (2004a). Mechanisms of the priming effect in a Savannah soil amended with cellulose. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68, 125-131.
- Fontaine, S., Mariotti, A., Abbadie, L. (2003). The priming effect of organic matter: a question of microbial question ? *Soil Biol. Biochem.* 35:837-843.
- Gaillard V, Chenu C, Recous S. 2003. Carbon mineralisation in soil adjacent to plant residues of contrasting biochemical quality. *Soil Biol Biochem.* 35 (1): 93-99.
- Garcia F, Carrère P, Soussana JF, Baumont R 2003. The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quantity and quality of their diet during the grazing season. *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 140, 113-124
- Garnier P., C. Néel, B. Mary et F. Lafolie. 2001. Evaluation of a nitrogen transport and transformation model in a bare soil. *European Journal of Soil Science.* 52(2) : 254-269.
- Garnier P., C. Néel, C. Aita, S. Recous, B. Mary et F. Lafolie. 2003. Modelling of carbon and nitrogen dynamics in soil with and without straw incorporation. *European Journal of Soil Science.* 54(3). In Press.
- Genet P, Prévost A, Pargney J-C. Seasonal variations of symbiotic ultrastructure and relationships of two natural ectomycorrhizae of beech (*Fagus sylvatica/Lactarius blennius* var. *viridis* and *Fagus sylvatica/Lactarius subdulcis*). *Trees*, 14 : 465-474 (2000).
- Gignoux, J., Hall, D., House, J., Masse, D., Nacro, H.N. & Abbadie, L. (2001) Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition: the SOMKO model. *Glob. Ecol. Biogeog.*, 10, 639-660.
- Guillaume, K., Huard, M., Gignoux, J., Mariotti, A. & Abbadie, L. (2001) Does the timing of litter inputs determine natural abundance of ¹³C in soil organic matter ? Insights from an African tiger bush ecosystem. *Oecologia*, 127:295-304.
- Jouquet P., T. Rugolino, M. Lepage, L. Abbadie. How plants can use heterogeneity created by termites: fungus-comb chambers as patch of nutrients in a Guinean savanna (Côte d'Ivoire). Submitted to *Journal of Tropical Ecology*.
- Jouquet, P., Lepage, M. & Velde, B., (2002) Termite soil preferences and particle selections: strategies related to ecological requirements. *Insectes Sociaux*, in press.
- Lafarge M (2000) Phenotypes and the onset of competition in spring barley stands of one genotype : day length and density effects on tillering. *European Journal of Agronomy* 12, 211-233.
- Lafarge M and Loiseau P (2002). Tiller density and stand structure of tall fescue swards differing in age and nitrogen level. *European Journal of Agronomy* 17, 209-219.
- Lafolie F., B. Mary, L. Bruckler et S. Ruy. 2000. Modelling the agricultural and environmental consequences of non-uniform irrigation on a maize crop. 2. Nitrogen balance. *Agronomie.* 20 (6) : 625-642

- Leriche H., Le Roux X., Desnoyers F., Benest D., Simioni G. & Abbadie L. 2003. Response of grass dry-matter- and nitrogen- yields to clipping in an African savanna: an experimental test of the herbivory optimization hypothesis. *Ecological applications*, in press.
- Leriche, H., Le Roux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L. & Loreau, M. (2001) Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in West African humid grasslands ? assessment by modelling. *Oecologia*, 129, 114-124.
- Loiseau P, Louault F, Carrère P, Assmann T, Alvarez G et Delpy R (2002). Flux de carbone et d'azote dans des associations de graminée et de trèfle blanc conduites en pâturage simulé. *Fourrages* 169, 25-46.
- Loiseau P, Soussana JF, Louault F and Delpy R (2001) Soil N contributes to the oscillations of the white clover content in mixed swards under simulated grazing (*Lolium perenne* L., *Trifolium repens* L.). *Grass Forage Science* 56, 205-217
- Loiseau P., Carrère P., Lafarge M., Delpy R. and Dublanchet J. (2001) Effect of soil-N and urine-N on nitrate leaching under pure grass, pure clover and mixed grass/clover swards. *European Journal of Agronomy*, 14 113-121.
- Loiseau P., Louault F., Le Roux X., Bardy M. (2004) How does a reduced exploitation affect the C and N cycles in a semi-natural grassland ecosystems ? *Basic and Applied ecology* (in press).
- Pargney J-C, Genet P. Approche, au niveau cytotologique, du transfert du calcium dans les ectomycorhizes. *Bulletin de la Société d'Ecophysiologie*, 29 : 43-54 (1995).
- Personeni E. and Loiseau P. (2004) How does the nature of living and dead roots affect the residence time of carbon in the root litter continuum ? *Plant and Soil* (in press)
- Personeni E. and Loiseau P. (2004) Strategy and N fluxes in grassland soil: a question of root litter quality or rhizosphere activity ? *European journal of Agronomy* (in press)
- Simioni , G., Le Roux, X., Gignoux, J. & Sinoquet, H. (2000) TREEGRASS: a 3D, process-based model for simulating plant interactions in tree-grass ecosystems. *Ecol. Model.*, 131, 47-63.
- Simioni G., Gignoux J., and Le Roux X. (2003) How does the spatial structure of the tree layer influence water balance and primary production in savannas? Results of a 3D modelling approach. *Ecology*, in press.
- Simioni G., Gignoux J., Le Roux X., Appé R., Benest D. (2003). Spatial and temporal variation in leaf area index, specific leaf area, and leaf nitrogen of two co-occurring savanna tree species. *Tree Physiology*, in press.
- Simioni, G., X. Le Roux, J. Gignoux and A. S. Walcroft (2003). Leaf gas exchange characteristics and water- and nitrogen- use efficiencies of dominant grass and tree species in a West African savanna. *Plant ecology*, in press.
- Soussana JF (2001) N fixers. In *Encyclopaedia of Global Environmental Change, Volume 2 – The Earth System* (H.A. Mooney and J. Canadell Eds.), Wiley Pub.
- Soussana JF, Loiseau P, Vuichard N, Ceschia E, Balesdent J, Chevallier T, Arrouays D (2004). Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil Use and Management* 20, 219-230
- Soussana J.F., Teyssonneyre F., Picon-Cochard C., Dawson L. (2005). A trade-off between nitrogen uptake and use increases responsiveness to elevated CO₂ in infrequently cut mixed C₃ grasses. *New Phytologist* (in press) doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01332.
- Soussana J-F, Loiseau P: A grassland ecosystem model with individual based interactions (GEMINI) simulates fluctuations in the clover content of sown mixtures. In: JL Durand, JC Emile, Huyghe C, Lemaire G (eds) EGF 2002. Multi-function grasslands. Quality Forages, Animal Products and Landscapes., pp. 358-359, La Rochelle (2002).
- Soussana JF, Minchin FR, Macduff JF, Raistrick N, Abberton MT and Michaelson-Yeates TPT

- (2002) A simple model of feed-back regulation for nitrate uptake and N₂ fixation in contrasting phenotypes of white clover. *Annals of Botany*, 90: 139-147
- Teyssonneyre F, Picon-Cochard C and Soussana JF (2002) How can we predict the effects of elevated CO₂ on the balance between perennial C₃ grass species competing for light? *The New Phytologist* 154, 53-64.
- Teyssonneyre F, Picon-Cochard C, Falcimagne R and Soussana JF (2002) Effects of elevated CO₂ and cutting frequency on plant community structure in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 8, 1034-1046
- Velde, B. and T. Peck (2002). Clay mineral changes in the morrow experimental plots, University of Illinois. *Clays and Clay Min.* **50**, 364-370.
- Velde, B., Goffe, B. et al. (2003). Evolution of clay minerals in a chronosequence of poldered sediments under the influence of a natural pasture development. *Clays and Clay Min.* **51**, 205-217.
- Watteau F, Villemin G, Ghanbaja J, Genet P, Pargney J-C. *In situ* aging of thin beech roots (*Fagus sylvatica*) assessed by transmission electron microscopy and electron energy loss spectroscopy : description of microsites and evolution of polyphenolic substances. *Biology of the Cell*, 94 : 55-63 (2002).

MOYENS DONT DISPOSENT LES DEMANDEURS ET QUI SERONT AFFECTÉS À LA RÉALISATION DU PROJET

1. Personnels et laboratoires impliqués (établir une liste nominative avec indication précise du rôle de chacun et du pourcentage de temps qu'il consacrerà au projet. Inclure les post-doctorants et les doctorants, en précisant les références de l'Ecole doctorale de rattachement)

Unité d'Agronomie, INRA, UR874, Clermont Ferrand

Jean François Soussana	DR2	15 %	Modélisation et appui à l'expérience principale
Pierre Loiseau	DR2	80 %	Analyse des données et modélisation
Catherine Picon-Cochard	CR2	20 %	Traits racinaires et mini-rhizotrons
Sébastien Fontaine	CR2	100%	Coordination projet, expérience et modélisation
Katja Klumpp	Postdoc.	10 %	Fonctionnement système de marquage 13C
Robert Falcimagne	IE	30 %	Fonctionnement plateforme expérimentale
Jean Luc Ollier	AI	20 %	Analyses chimiques de laboratoire
Patrick Pichon	TR	50 %	Expérimentation
Sandrine Revaillet	AJT	50 %	Expérimentation et mesures

BIOEMCO, équipe « Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes », UMR 7618 CNRS - ENS - Université Pierre et Marie Curie (Paris) - Biogéochimie des Milieux Continentaux Paris Grignon

Luc Abbadie	DR2	10 %	Modélisation sol
Jacques Gignoux	CR1	20 %	Modélisation priming et SOMKO
Patricia Genet	MC	30 %	Mycorhizes
Danièle Benest	IE2	30 %	Analyses chimiques
Philippe Breton	AI	50 %	Analyses chimiques
Pierre Barré	Doct.	60 %	Minéralogie (argiles)

Laboratoire de Géologie de l'Ecole Normale Supérieure

Bruce Velde	DR	20 %	Minéralogie
-------------	----	------	-------------

Laboratoire d'Agronomie INRA Laon-Reims-Mons

Bruno Mary	DR2	20 %	Modélisation (CANTIS), interprétation
Bernard Nicolardot	DR2	15 %	Interprétation des données
Isabelle Bertrand	CR2	15 %	Interprétation des données
Gonzague Alavoine	AI	20%	Analyses chimiques
Olivier Delfosse	AI	20%	Analyses isotopiques

Laboratoire d'Ecologie des Sols Tropicaux, UMR 137 IRD - Paris 6 - Paris 7 - Paris 12 (Bondy)

Sébastien Barot	CR2	50 %	Modélisation et expérience
Jérôme Mathieu	Post-doctorant	30%	Modélisation

2. Liste synthétique des personnels par organisme

Fonction (<i>nature de l'activité</i>)	Organisme	Nombre	ETP
Chercheur / Enseignant-Chercheur / Post-Doctorant	INRA Clermont	5	2.25
ITA	INRA Clermont	4	1.5
Chercheur / Enseignant-Chercheur / Post-Doctorant	BIOEMCO	3	0.6
ITA	BIOEMCO	2	0.8
Doctorant	BIOEMCO	1	0.6
Chercheur / Enseignant-Chercheur / Post-Doctorant	INRA Laon-Reims	3	0.5
ITA	INRA Laon-Reims	2	0.4
Chercheur / Enseignant-Chercheur / Post-Doctorant	IRD Bondy	2	0.8
Chercheur / Enseignant-Chercheur / Post-Doctorant	ENS Géologie	1	0.2

3. Equipements disponibles pour la réalisation du projet (*préciser dans quel laboratoire*)

INRA Clermont

Plate-forme expérimentale comprenant un dispositif de mesure des échanges gazeux et de marquage continu par $^{13}\text{CO}_2$ de 16 mésocosmes (infrastructure pour l'expérience principale).

Analyseur C,N,S

Analyseur C – N soluble (TOC)

Azote minéral (Kjeltech)

Biomasse microbienne

Modèle de priming effect

Modèle GEMINI de simulation sol-végétation de prairie

BIOEMCO, équipe « Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes », UMR 7618 CNRS - ENS - Université Pierre et Marie Curie (Paris) - Biogéochimie des Milieux Continentaux Paris Grignon

Analyseur élémentaire C, H, N

Chromatographes en phase gazeuse

Colorimètre à flux continu

Spectromètres de masse (^{13}C , ^{15}N)

Matériel nécessaire aux traitements de sol, incubations et mesure de la biomasse microbienne

Matériel nécessaire à l'estimation de la colonisation endomycorhizienne.

modèles SOMKO-II et TREEGRASS (végétation)

INRA Laon-Reims-Mons

Analyseurs élémentaire C, H, O, N, S

Analyseurs C et N solubles

Colorimètres à flux continu (C et N minéral)

Spectromètre de masse (^{13}C et ^{15}N)

Chambres d'incubation

Chambre de culture à atmosphère contrôlée pour les enrichissements ^{13}C et ^{15}N des végétaux

Logiciel de modélisation PASTIS

4. Autres financements attribués (*en cours*) ou **demandés dans le cadre d'autres programmes** (*autre Programme National, ACI, Programmes Internationaux, CPER, etc...*) **Préciser l'origine et le montant** :

La partie de l'expérience principale concernant l'évaluation de la rhizodéposition est déjà financée grâce au projet GESSOL 2 « Evaluation (caractérisation, quantification, potentiel) de la source racinaire de carbone pour la gestion et la modélisation des matières organiques des sols » porté par Jérôme Balesdent. Montant GESSOL HT sur trois ans : 22 kEuros. Le présent projet est complémentaire (voir argumentaire du projet) puisqu'il concerne la minéralisation des MOS déjà présentes. La réalisation des deux projets sur le même support expérimental permettra de mieux comprendre le système complet.

BUDGET

(doit être clairement justifié et explicité)

Budget général des crédits demandés (HT)

1. Petit Equipement (< 80kEuros HT):

Unité	Dénomination	Coût
Agro-Clermont	Analyseur CO ₂ (complément équipement système de marquage ¹³ CO ₂)	12 kEuros
IRD Bondy	Logiciel Mathematica et ordinateur	5.6 kEuros
IRD Bondy	Autoclave	2.4 kEuros
BIOEMCO	Détecteur diffractomètre rayon X	8 kEuros

2. Fonctionnement :

Agro-Clermont	Fluides (électricité et CO ₂) pour la plate-forme de marquage par ¹³ CO ₂ (2 ans de fonct.)	28 kEuros
Agro-Clermont	Analyses chimiques (C, N)	8 kEuros
Agro-Clermont	Matériel mise en place expérience principale (mésocosmes)	4.8 kEuros
Agro-Clermont	Analyses isotopiques ¹³ CO ₂ en phase gazeuse	2.4 kEuros
Agro-Clermont	Analyses PLFA (collaborations externes, Cf Expérimentation principale)	12.8 kEuros
Agro-Clermont	Contribution à l'ORE PCBB Site de Theix	3 kEuros
Laon-Reims-Mons	Analyses isotopiques ¹³ C et ¹⁵ N : échantillons sols et végétaux	24 kEuros
BIOEMCO	Analyses minéralogiques argiles	3.2 kEuros
BIOEMCO	Mycorhizes : Microscopie électronique, histologie, toile à butler	5.6 kEuros
IRD Bondy	Analyses enzymatiques	4.8 kEuros

3. Missions :

Agro-Clermont	Atelier modélisation (prise en charge des participants)	4.8 kEuros
Agro-Clermont	Missions France (dont modélisation commune et colloques)	3.2 kEuros
IRD Bondy	Missions France	2.4 kEuros
BIOEMCO	Missions France	2.4 kEuros
Laon-Reims-Mons	Missions France	2.4 kEuros

4. **Personnel** (ce poste ne pourra être abondé que pour les projets qui seront retenus dans le cadre du financement par l'ANR) :

Agro-Clermont	Vacations (MOO) 9 mois	9.6 kEuros
Agro-Clermont	3 Stagiaires de 6 mois	5.6 kEuros
Laon-Reims-Me	2 stagiaires de 6 mois	3.7 kEuros
BIOEMCO	1 stagiaire de 6 mois	1.8 kEuros

TOTAL GÉNÉRAL DES CRÉDITS DEMANDÉS (HT) : 160.5 kEuros

TOTAL GÉNÉRAL DES CRÉDITS DEMANDÉS (HT) : 160.5 kEuros
Sur la durée totale du projet : 36 mois
Pour l'année en cours : 70 kEuros