



**HAL**  
open science

**Influence de la disponibilité en carbone et en azote,  
selon divers modes de gestion des terres, sur la  
synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la  
plante en azote.**

Hélène Desmyttere

► **To cite this version:**

Hélène Desmyttere. Influence de la disponibilité en carbone et en azote, selon divers modes de gestion des terres, sur la synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante en azote.. Milieux et Changements globaux. 2017. hal-02789378

**HAL Id: hal-02789378**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02789378v1>**

Submitted on 5 Jun 2020

**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.



ISA Lille  
48 Boulevard Vauban  
59046 Lille Cedex



INRA – UREP (UMR 0874)  
5 chemin de Beaulieu  
63000 Clermont-Ferrand

Mémoire de Fin d'Etudes  
En vue de l'obtention du diplôme d'ingénieur ISA Lille

Influence de la disponibilité en carbone et en azote, selon divers modes de gestion des terres, sur la synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante en azote.

Par  
Hélène DESMYTTERE

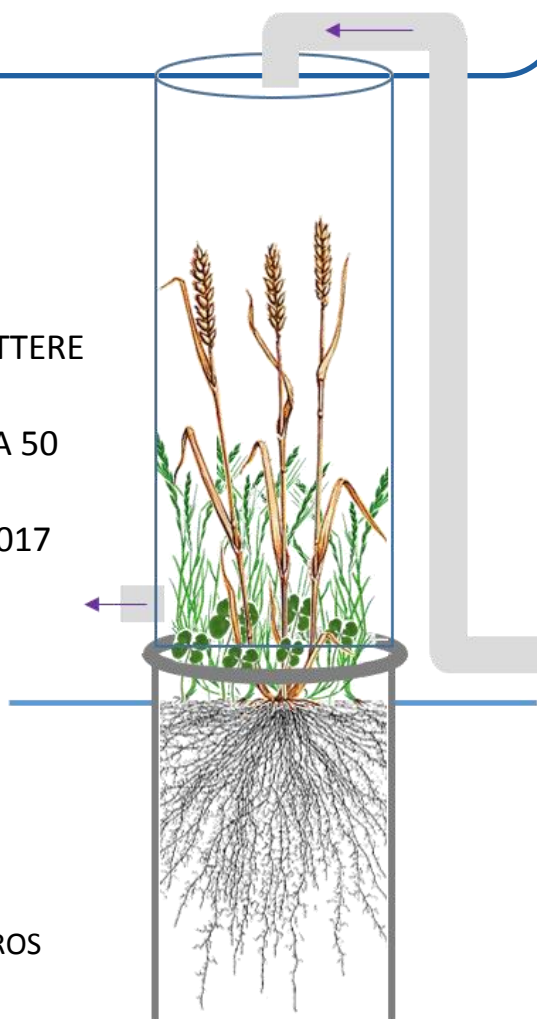
Promotion ISA 50

Septembre 2017

Année académique 2016-2017

Maîtres de Stage : Sébastien FONTAINE & Camille CROS

Enseignant référent : Sitraka ANDRIANARISOA



## RESUME

---

Dans un contexte de changements globaux, il est primordial de comprendre les cycles du Carbone (C) et de l'Azote (N) dans les agrosystèmes. Dans les écosystèmes prairiaux (puits de C et faible lixiviation), une synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante en N semble exister. Cette synchronisation repose sur différents processus microbiens, tel que le « rhizosphere priming effect » (RPE), défini comme l'accélération de la minéralisation des matières organiques du sol (MOS) induite par la plante. L'influence de la disponibilité en CO<sub>2</sub> (400 et 700 ppm) sous prairie d'une part, et en N (40 et 200 kg N/ha) à travers trois modes de gestion : (i) prairie, (ii) blé conventionnel, et (iii) blé sur couverture permanente de prairie d'autre part, a été étudiée. Un dispositif de marquage continu au <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> a permis de distinguer la respiration du sol de celle des plantes dans les mésocosmes. L'augmentation de la disponibilité en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère a permis une hausse significative de la biomasse végétale totale, de l'appareil racinaire, donc de la demande en N et de l'offre du sol *via* l'augmentation du RPE. En outre, l'augmentation de la biomasse, en prairie et association blé-prairie sous fertilisation forte, a appauvri le sol en N et conduit à une hausse du RPE. Ces résultats préliminaires valident l'existence d'une synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante en N. En revanche, le remaniement récent du sol prairial riche en N ne permet pas d'observer une influence nette du mode de gestion sur cette synchronisation. Cependant, l'association blé-prairie suggère une meilleure synchronisation sol-plante, notamment par la réduction significative du potentiel de lixiviation. Finalement, la poursuite du dispositif à plus long terme semble essentielle afin d'observer l'évolution de cette synchronisation au travers des divers modes de gestion.

Mots clés : Carbone ~ Azote ~ Synchronisation sol-plante ~ Modes de gestion ~ Rhizosphere priming effect

## ABSTRACT

---

In the framework of global changes, it is crucial to better comprehend the carbon (C) and nitrogen (N) cycles involved in agrosystems. Within grassland ecosystems (C sink and low N lixiviation), there seems to be a synchronization between plant N-demand and soil N-offer. This synchronization relies on different microbial processes, such as the "rhizosphere priming effect" (RPE), which is defined as an enhancement of mineralization of soil organic matter (SOM) induced by plants. The influence of CO<sub>2</sub> availability (400 and 700 ppm) in grassland on one hand, and N availability (40 et 200 kg N/ha) through three land-uses (i) grassland, (ii) wheat cropping, (iii) wheat on permanent grassland cover on the other hand, have been studied. A continuous <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> labeling device permitted to distinguish soil respiration from plant respiration in the mesocosms. The rising CO<sub>2</sub> availability enabled a significant increase of total plant biomass, root systems, N-demand and thereafter of soil offer *via* a stronger RPE. Besides, the increased plant biomass in grassland and mixed cropping, under a high N-fertilization, led to soil-N depletion and higher RPE. These preliminary results validate the existence of synchronization between plant N-demand and soil N-offer. However, the recent disturbance of the N-rich grassland soil, did not allow the clear observation of land-uses impact on this synchronization. Mixed cropping suggests better soil-plant synchronization, particularly thanks to the significant reduction of the lixiviation potential. Finally, a long-term follow-up appears essential in order to observe how this synchronization evolves, from one land-use to another.

Key-words : Carbon ~ Nitrogen ~ soil-plant synchronization ~ land-uses ~ Rhizosphere priming effect

## REMERCIEMENTS

---

Avant tout, je tiens à remercier toutes les personnes m'ayant accompagnée durant cette expérience professionnelle des plus enrichissantes au sein de l'équipe UREP, de l'INRA de Clermont-Ferrand :

Mes maîtres de stage, Sébastien FONTAINE, Chargé de Recherche, et Camille CROS, thésarde, pour leur sympathie, leur encadrement, le savoir, et l'expertise dont ils m'ont fait part. Je les remercie pour leur confiance et pour tout le temps qu'ils ont pu me consacrer. Je souligne une attention toute particulière à Camille CROS, pour sa constante présence, sa bonne humeur au quotidien, son soutien et aide précieuse au cheminement de ce rapport.

Je remercie également toute l'équipe de l'UREP, pour leur accueil chaleureux et pour m'avoir intégrée rapidement. Je tiens notamment à remercier les collègues avec qui j'ai eu l'occasion de travailler et qui m'ont beaucoup appris, Sandrine REVAILLOT, technicienne et Gaël ALVAREZ, ingénieur de recherche.

Un grand merci également à toute l'équipe de stagiaires, thésards et techniciens, compagnons de travail et de détente, pour leur aide, nos échanges constructifs et la bonne ambiance qu'ils ont apportée tout au long de mon stage.

Pour finir, j'aimerais remercier l'ensemble du groupe ISA, pour l'opportunité qui m'a été donnée de réaliser ce stage, et plus particulièrement mon tuteur, Sitraka ANDRIANARISOA, pour son aide dans la réalisation de ce mémoire.

## SOMMAIRE

---

INTRODUCTION .....	1
CADRE DE L'ETUDE .....	3
I.    L'Institut National de Recherche Agronomique .....	3
II.   L'Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial .....	3
1.  Biodiversité, fonctionnement et dynamique des écosystèmes prairiaux .....	4
2.  Cycle C/N et Effet de Serre .....	4
III.  Sujet de thèse et projet BASIL .....	4
CONTEXTE .....	5
Partie 1 : RECYCLAGE DE LA MATIERE VIVANTE, PRATIQUES AGRICOLES ET ENJEUX .....	5
I.    Les matières organiques du sol .....	5
II.   La problématique carbone .....	6
1.  Stockage du carbone .....	6
2.  Modes de gestion des terres : utilisation et pratiques agricoles .....	6
III.  La problématique azote.....	7
1.  Enjeux liés à l'azote .....	8
2.  Modes de gestion des terres – le cas des prairies.....	8
Partie 2 : HYPOTHESE D'UNE SYNCHRONISATION OFFRE/DEMANDE .....	9
I.    La théorie du mécanisme de banque .....	9
II.   Qu'est-ce que le priming effect ? .....	10
1.  Définition .....	10
2.  Rôle des matières organiques fraîches.....	11
III.  Le rhizosphere priming effect.....	11
IV.   Le rôle central des microorganismes .....	12
1.  Démonstration de la présence de deux populations .....	12
2.  Caractérisation de K- et r- .....	13
3.  Relation de compétition pour la MOF.....	13
V.    La disponibilité en nutriments.....	14
1.  Disponibilité en C.....	14
2.  Quantité de N minéral présente.....	14
3.  Conditions optimales pour le RPE : Mécanisme de Banque .....	15
VI.   Problématique et hypothèses .....	16
MATERIELS ET METHODE .....	18
I.    Le dispositif mis en place.....	18
1.  La plateforme .....	18
2.  Les traitements.....	19

3.	Conduite des trois modes de gestion des terres.....	19
II.	Mesures.....	21
1.	Mesures du RPE.....	21
2.	Récoltes destructives.....	21
3.	Evaluation du rendement.....	23
III.	Traitement des données .....	23
RESULTATS .....		24
I.	Impact de l'augmentation du CO <sub>2</sub> dans l'atmosphère sous écosystème prairial .....	24
1.	Analyse des biomasses aériennes et racinaires récoltées (mars) .....	24
2.	Analyse du sol (mars).....	25
3.	Mesures du RPE.....	26
II.	Impact de la fertilisation N sur un gradient d'intensification du mode de gestion des terres .	28
1.	Analyse de la biomasse aérienne et racinaire (mai).....	29
2.	Analyse du sol (mai).....	29
3.	Mesures du RPE.....	30
4.	Bilan agronomique .....	33
DISCUSSION.....		34
I.	Hypothèse 1 : Influence du CO <sub>2</sub> sur le mécanisme de banque .....	34
II.	Hypothèse 2 : Influence de la disponibilité en N sur le mécanisme de banque selon divers modes de gestion .....	36
III.	Limites et perspectives.....	39
CONCLUSION .....		41
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....		43
ANNEXES .....		48

---

## INTRODUCTION

---

Le XXI<sup>e</sup> siècle se place au carrefour de multiples enjeux : explosion de la demande alimentaire pour subvenir aux besoins d'une population mondiale en croissance, augmentation des émissions de gaz à effet de serre (GES) ou encore épuisement des ressources et pollutions. « Des transformations majeures dans les systèmes agricoles, [...] et la gestion des ressources naturelles seront nécessaires pour répondre à ces nombreux défis » (FAO, 2017). Au cœur de ces enjeux, la société pressurise le monde agricole à produire des quantités toujours plus importantes de denrées, tout en maximisant la qualité et réduisant les impacts environnementaux.

Aujourd'hui, près de 25% des terres sont hautement dégradées et une diminution considérable de leur fertilité est constatée (FAO, 2011). L'élément clé et fragile de la fertilité des sols sont les matières organiques du sol (MOS). Celles-ci représentent le réservoir majeur de carbone (C) ainsi que la source principale de nutriments pour la croissance végétale, en particulier en azote (N) (Fontaine et Barot, 2005). Cependant, de nombreuses zones d'ombre persistent encore sur la manière dont les stocks et flux de MOS sont régulés et interagissent avec les besoins en N des plantes et l'offre du sol via les microorganismes. Pourtant, appréhender l'influence du C sur le stockage et déstockage de la MOS est primordiale dans un contexte de changement climatique, au vu de l'augmentation de la concentration en dioxyde de carbone (CO<sub>2</sub>) atmosphérique (Fontaine *et al.*, 2003).

Il a été remarqué que les écosystèmes naturels ou peu perturbés, tels que les prairies, sont caractérisés par un faible taux de lixiviation azoté, et une capacité d'accumulation continue de MOS (Recous *et al.*, 1997 ; Perveen *et al.*, 2014). Il existerait alors, dans ces écosystèmes, une véritable synchronisation entre la demande des plantes en nutriments et l'offre du sol appelé « mécanisme de banque » selon Fontaine *et al.* (2011) et Perveen *et al.* (2014). Plus précisément, le sol agirait comme un réservoir de MOS, capable d'ajuster selon les besoins en N des plantes, la disponibilité du N dans la rhizosphère. Ce mécanisme serait dirigé par différents processus rhizosphériques, principalement le « rhizosphère priming effect » (RPE). Ce dernier consiste en l'accélération du processus de minéralisation de la MOS après addition de matière organique fraîche (MOF) au sol (Bingeman *et al.*, 1953), notamment par la rhizodéposition. Ainsi, lorsque la demande de la plante en N est forte, la minéralisation de la MOS récalcitrante serait stimulée grâce à l'acquisition d'énergie facilement assimilable par les micro-organismes (rhizodéposition), permettant ainsi la libération de N (Fontaine *et al.*, 2011). A l'inverse lorsque la demande de la plante en nutriments est faible, l'immobilisation et l'humification seraient favorisées aboutissant à un stockage du N dans la MOS. Le cycle de N serait alors fermé et il n'y aurait aucune perte.

Ainsi, la théorie du mécanisme de banque est fonction de la disponibilité en C et N. Dans un contexte de changement global, l'étude des effets de la fertilisation azotée et d'un enrichissement de l'atmosphère en CO<sub>2</sub> sur ce mécanisme semble cruciale. En effet, selon les prédictions de ce mécanisme, une augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique pourrait se traduire par une augmentation de la biomasse végétale, des besoins en N, et ainsi conduire à un appauvrissement des stocks de MOS (Perveen *et al.*, 2014). En outre, coupler la demande de la plante en N et la minéralisation des MOS, *via* la compréhension de la dynamique des MOS au travers le cycle du N, permettrait d'améliorer les pratiques agricoles, afin de réduire l'utilisation de fertilisants (Fontaine et Barot, 2005) et par

conséquent diminuer leur impact environnemental global, tels que l'eutrophisation (Tilman et al., 2001).

En outre, si dans les écosystèmes naturels, la présence d'une synchronisation semble possible, quand est-il dans d'autres systèmes de culture ? En raison de la forte dépendance aux fertilisants et d'une longue période de sol nu, une désynchronisation est probable dans les systèmes de cultures conventionnels (Recous *et al.*, 1997). Actuellement, on remarque l'émergence de nouvelles pratiques agricoles, se voulant plus respectueuses de l'environnement et moins intensives. C'est le cas de l'Agroécologie, conçue dans l'objectif de reproduire des processus écologiques présents dans les écosystèmes naturels (ex : prairies, plus grande biodiversité) (Doré *et al.*, 2011). Ainsi, comprendre l'évolution du mécanisme de banque au travers d'un gradient d'intensification des modes de gestions des cultures : du moins perturbé (prairie) au plus perturbé (blé conventionnel) en passant par un mode de gestion intermédiaire et innovant (blé sur couverture permanente de prairie) est essentiel afin de redessiner les contours de l'agriculture actuelle.

Le mécanisme de banque étant un modèle théorique, l'influence du mode de gestion des terres et de l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique n'ont encore jamais été démontrées par l'expérience. C'est pourquoi l'Unité de Recherche sur les Ecosystèmes Prairiaux de l'INRA, focalisée sur les cycles globaux du C et N dans un contexte de changement climatique, s'intéresse à la problématique suivante :

Quel sont les effets de la disponibilité en **(1)** CO<sub>2</sub> à travers deux types d'écosystèmes prairiaux et **(2)** en N sur des cultures conventionnelles (blé et prairie) et innovantes (blé sur couverture permanente de prairie) sur la synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante en N?

Dans un premier temps, le cadre dans lequel s'inscrit ce projet de recherche sera présenté. Dans un second temps, le contexte, la problématique et les hypothèses étudiées seront développés. Ensuite, le dispositif expérimental mis en place ainsi que les mesures réalisées seront expliqués. Par la suite, les résultats de l'étude seront détaillés puis discutés, afin de dresser les limites, perspectives et conclusions de ces recherches.



## CADRE DE L'ÉTUDE

### I. L'Institut National de Recherche Agronomique

L'INRA (Institut National de Recherche Agronomique) est un centre de recherche public. Il est le premier institut de recherche agronomique en France et en Europe, et le deuxième dans le monde.

L'institut a été fondé, à la fin de la seconde guerre mondiale, en 1946, pour répondre à une "demande sociale pressante : nourrir la France !" Aujourd'hui dirigé par Monsieur Philippe Mauguin, les sujets de recherches gravitent autour de trois domaines : l'alimentation, l'agriculture et l'environnement. L'objectif de l'INRA est de "développer une agriculture à la fois compétitive, respectueuse de l'environnement, des territoires et des ressources naturelles, et mieux adaptée aux besoins nutritionnels de l'homme ainsi qu'aux nouvelles utilisations des produits agricoles." (INRA). L'INRA bénéficie d'une notoriété nationale et internationale (Figure 1).

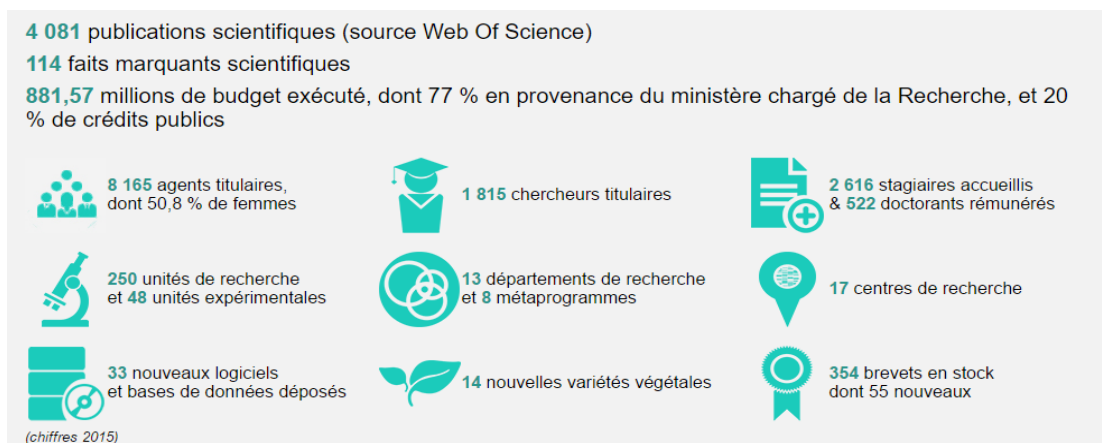


FIGURE 1 : CHIFFRES CLES (SITE OFFICIEL DE L'INRA, 2015)

### II. L'Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial

L'Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial (UREP) est une unité mixte de recherche unissant l'INRA et VetAgroSup (UMR 0874). Elle est rattachée au département Ecologie des forêts, prairies et milieux aquatiques (EFPA) de l'INRA et a pour actuel directeur Monsieur Pascal Carrère. L'unité est localisée sur le site de Crouël. L'équipe est composée de 27 agents titulaires (dont 7 chercheurs, 5 ingénieurs de recherche et 9 techniciens) et une dizaine de non-titulaires (thésards, apprentis, stagiaires et CDD).



Le projet de recherche porte sur "l'écologie, le fonctionnement et les services de la prairie permanente dans un contexte de changement global". L'objectif de l'unité est ainsi de contribuer à la gestion durable de l'écosystème prairial dans un contexte de changement climatique, et d'évolution

des pratiques agricoles. Dans cette optique, les recherches s'articulent autour de deux volets thématiques :

### 1. Biodiversité, fonctionnement et dynamique des écosystèmes prairiaux.

L'objectif est de comprendre le fonctionnement de l'écosystème prairial et son évolution dans le cadre théorique de l'écologie fonctionnelle pour évaluer l'aptitude des prairies à flore complexe à remplir des services écosystémiques (notamment approvisionnement et régulation) selon des gradients d'intensité écologique. Dans cette optique, l'UREP contribue au Système d'Observation et d'Expérimentation de Recherches en Environnement (SOERE) et est responsable de deux sites de prairies permanentes de moyenne montagne (Theix-Laqueuille).

### 2. Cycle C/N et Effet de Serre

Dans un contexte de changement climatique et de productions agricoles durables, les cycles de C et N en prairie sont étudiés, en vue de réduire la fertilisation, la lixiviation des nitrates, et les émissions de gaz à effet de serre (GES), mais aussi dans un objectif d'augmentation du stockage de C dans les sols, et d'un bouclage des cycles. Cette étude passe par (1) la quantification du stockage du C et des émissions de GES en prairie et (2) la compréhension des mécanismes clés contrôlant les cycles C et N (Figure 2).

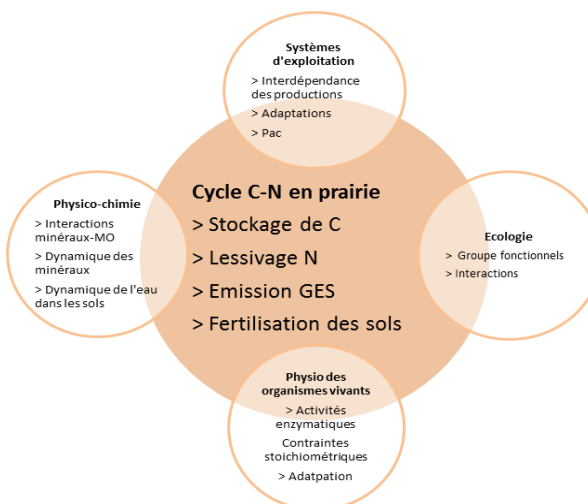


FIGURE 2 : VOLET CYCLE C/N ET EFFET DE SERRE (D'APRES LE SITE OFFICIEL DE L'UREP)

## III. Sujet de thèse et projet BASIL

Ce mémoire s'inscrit dans le projet de thèse de Mme Camille Cros, dont l'encadrant de thèse est Mr Sébastien Fontaine, Chargé de Recherche.

Plus largement, ce sujet fait partie du projet européen BASIL, « Balancing Agrosystems services in Landscapes », financé par Biodiversa. L'objectif est de comprendre l'importance de la diversité à l'échelle du paysage face aux services écosystémiques d'approvisionnement, de régulation et de support. Des études sont menées du mésocosme, au champ, au paysage agricole afin d'évaluer une mosaïque de gestion extensive et intensive de sites, ainsi que d'habitats naturels dans le but de maintenir les services écosystémiques et d'assurer une agriculture durable.

## CONTEXTE

### Partie 1 : RECYCLAGE DE LA MATIERE VIVANTE, PRATIQUES AGRICOLES ET ENJEUX

#### I. Les matières organiques du sol

« Les matières organiques des sols (MOS), dans leur acception la plus large, correspondent à l'ensemble des matériaux organiques, vivants et morts, présents dans le sol, ce qui comprend à la fois les organismes vivants et les résidus décomposés et non décomposés. La matière organique du sol est donc un continuum de matières plus ou moins complexes en perpétuel renouvellement » (Bernoux *et al.*, 2011). Dans une définition plus restreinte, les matières organiques (MO) sont « le produit de la décomposition des plantes et des substances animales » (Manlay *et al.*, 2007). Les MOS sont composées de 4 éléments principaux : le carbone (C), l'hydrogène (H), l'oxygène (O) et l'azote (N). L'élément principal est le carbone organique puisqu'il représente en moyenne 58% des MOS. Le sol est composé à 5-10% de MO, dont 70-90% d'humus et 10-30% de fraction active (organismes vivants et MO facilement décomposable tels que les débris végétaux).

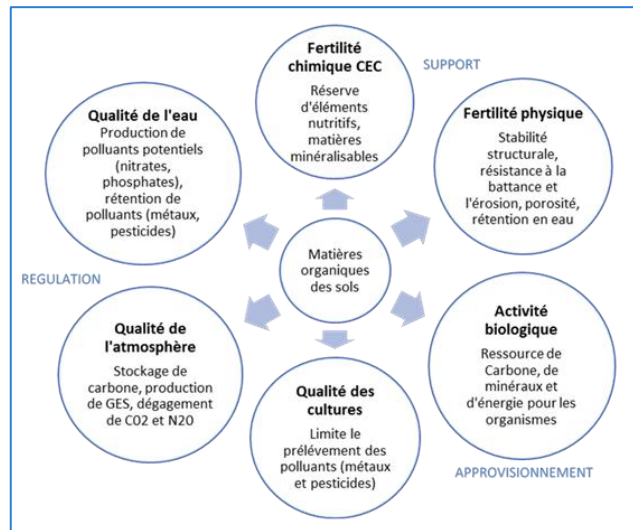


FIGURE 3 : RÔLE AGRONOMIQUE ET ENVIRONNEMENTAL DES MO (D'APRÈS : BIOLOGIE DU SOL ET AGRICULTURE DURABLE : UNE APPROCHE ORGANIQUE ET AGROÉCOLOGIQUE, 2015)

Les MOS jouent un rôle central dans les sols, occupant de nombreuses fonctions (Figure 3). Elles sont sources de nutriments pour les plantes et leur recyclage est un facteur clé de la productivité d'un écosystème. Elles affectent aussi la structure du sol ainsi que l'infiltration de l'eau. Elles sont source de nourriture pour tout un ensemble d'organismes du sol, notamment microorganismes, qui jouent un rôle majeur dans les cycles biogéochimiques du sol. Les MOS constituent donc un indicateur important de la fertilité (Manlay *et al.*, 2007). L'ensemble de ces fonctions portées par les MOS sont directement rattachées aux services écosystémiques, assurant le fonctionnement et le bien-être des sociétés. Ce sont des services de support, d'approvisionnement, de régulation et culturels.

Pourtant, le maintien des MOS et par conséquent de la fertilité des sols est aujourd'hui en danger. Les pratiques agricoles intensives, l'érosion... ont dégradé de façon importante les terres arables, menaçant la préservation des services écosystémiques (FAO, 2011). En effet, les sols des agrosystèmes mondiaux (terres agricoles et prairies) sont fortement appauvris en C organique : entre 25 et 75% du COS (carbone organique du sol) selon les climats, types de sols, et usages, ce qui représente une perte de 10 à 50 tC/ha (Lal, 2011). Il semble donc indispensable de mieux gérer les MOS. Aujourd'hui, le recyclage et le devenir notamment des éléments C et N sont au centre de nouveaux enjeux environnementaux essentiels (Expertise scientifique collective INRA, 2009). De plus, les cycles C et N sont fortement interdépendants.

## II. La problématique carbone

---

Le C constitue un élément indispensable à la croissance végétale et la source principale d'énergie pour les microorganismes du sol. Ainsi, les sols qui présentent une part de MO non négligeable (5 à 10%) constituent un stock de C important. Ce réservoir de C dans les sols est estimé à 2500 Gt à l'échelle planétaire, dont environ 1550 Gt de C organique (COS) et 950 Gt de C inorganique (CIS) (Lal, 2004). C'est le premier réservoir de C, puisqu'il y a trois fois plus de C dans les sols que dans la végétation, et deux à trois fois plus que dans l'atmosphère (Expertise scientifique collective INRA, 2009).

### 1. Stockage du carbone

Suite aux sommets de Rio (1992) et Kyoto (1997), la réduction des émissions anthropiques de six GES, notamment le CO<sub>2</sub>, est devenue une priorité face au changement climatique. En effet, le CO<sub>2</sub> est le premier contributeur à l'effet de serre anthropique (Expertise scientifique collective INRA, 2009). Depuis le début de la révolution industrielle (1750), la concentration en CO<sub>2</sub> augmente régulièrement dans l'atmosphère, passant de 280 ppmv avant l'ère industrielle à 381 ppmv en 2006. Cette augmentation s'est accélérée depuis les années 1960, et a atteint une valeur de +1,93 ppmv par année entre 2000 et 2006 (Canadell *et al.*, 2007).

Le sol peut jouer le rôle d'un puits ou d'une source de carbone. La végétation, grâce à la photosynthèse, prélève le CO<sub>2</sub> de l'atmosphère et le « stocke » sous forme de C organique dans le sol, suite à différents processus de décomposition. Puis, cette MO finit par être minéralisée, restituant le CO<sub>2</sub> à l'atmosphère. Le stockage du C est donc temporaire, mais peut être plus ou moins long selon les conditions du milieu, l'usage des terres et les pratiques culturales (Expertise scientifique collective INRA, 2009). En outre, selon Fontaine *et al.*, 2007, le potentiel de stockage dans les sols est illimité, et le C peut persister pendant plusieurs milliers d'années, notamment en sols profonds. La séquestration du C permettrait de diminuer la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère, afin de compenser les émissions d'origine fossile : le sol est donc l'un des acteurs majeurs des évolutions climatiques. L'initiative « 4 pour 1000 », lancée par Stéphane Le Foll en France, vise à montrer que l'agriculture, grâce à diverses pratiques, notamment « agroécologiques », peut jouer un rôle crucial dans la lutte contre le changement climatique. Une augmentation de 4‰ par an de la quantité de carbone contenue dans les sols agricoles, permettrait de stopper l'augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> de l'atmosphère. De plus, accumuler le carbone dans les sols, principalement sous forme de MOS, serait bénéfique pour leur fertilité. Il est estimé qu'une augmentation de 1 tonne de C dans des sols cultivés dégradés pourrait permettre une augmentation de rendement de 20 à 40kg/ha pour le blé par exemple (Lal, 2004). De plus, les stocks de C dans le sol étant très importants, une augmentation même minime du stockage pourrait jouer un rôle significatif dans la limitation des flux nets de GES vers l'atmosphère (Expertise scientifique collective INRA, 2009).

### 2. Modes de gestion des terres : utilisation et pratiques agricoles

En outre, le stockage potentiel du C dans les sols dépend étroitement du mode d'occupation des terres et de leur gestion (Balesdent *et al.*, 2000).

### a) Les différents modes d'utilisation des terres

On observe une différence de capacité de stockage de C dans les sols sous divers modes d'occupation des terres. En effet, les prairies (notamment permanentes) sont capables de stocker de façon continue du C dans les sols sans limite apparente d'accumulation (Knops et Tilman, 2000 ; Perveen *et al.*, 2014). Cela leur permettrait de subsister pendant un dizaine d'années, malgré une exposition à de fortes pertes en nutriments (export de biomasse et absence de fertilisation) (Perveen *et al.*, 2014).

Au travers d'une expertise scientifique collective de l'INRA, il a été observé qu'un changement du mode d'utilisation passant de cultures à la forêt ou prairie augmente la quantité de C stocké dans les sols avec 0,5 tC/ha/an durant les 20 premières années (Figure 4). En revanche, une conversion de sols prairiaux ou forestiers en cultures provoque un déstockage extrême de C avec 1 tC/ha/an (Expertise scientifique collective INRA, 2009).

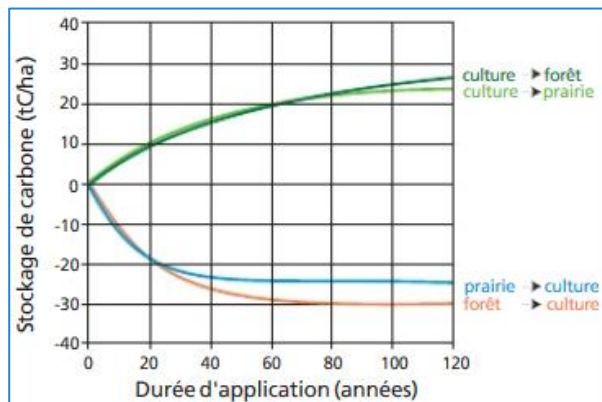


FIGURE 4 : EVOLUTION DES STOCKS DE C DANS LES SOLS SELON LES CHANGEMENTS D'UTILISATION DES TERRES (DANS EXPERTISE SCIENTIFIQUE COLLECTIVE INRA, 2009)

### b) Pratiques agricoles

Il existe également diverses pratiques agricoles favorisant la séquestration de C. Celles-ci passent notamment par un travail réduit du sol (non labour), la réduction des jachères par l'utilisation de couverts végétaux (cultures énergétiques sur sols nus), une meilleure gestion des nutriments, des intrants et de l'irrigation, la conservation des résidus de culture, l'augmentation de l'utilisation de plantes fourragères pérennes (dont plantes fixatrices d'azote) dans les rotations ou encore des pratiques agroforestières (Paustian *et al.*, 1997 ; Lal, 2004). En Amérique du Nord et en Europe, convertir les terres arables marginales en végétation permanente, pour protéger les sols fragiles et les paysages, permet d'augmenter le potentiel de séquestration du C (Paustian *et al.*, 1997).

## III. La problématique azote

L'élément nutritif dont le recyclage semble primordial face aux enjeux environnementaux actuels est le N (cycle en Annexe 1). Il est l'élément constitutif des protéines, essentielles à la croissance végétale. Le N est souvent limitant dans les systèmes de culture, c'est pourquoi la fertilisation azotée y est la plus courante. En effet, depuis la révolution verte, l'utilisation de pesticides, fertilisants et eau a explosé, afin de maximiser les rendements !

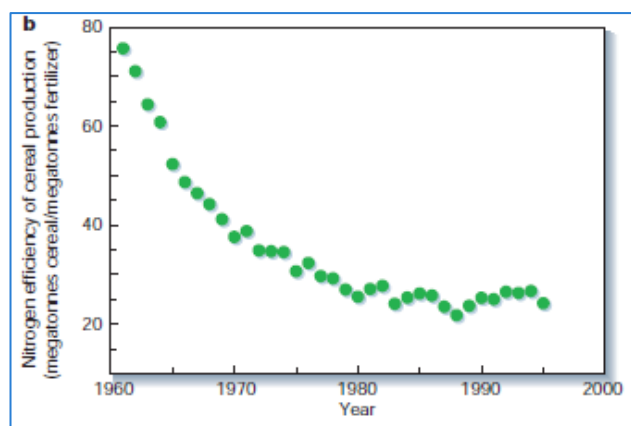


FIGURE 5 : TENDANCE DE L'EFFICACITE DE LA FERTILISATION AZOTEE SUR LES CULTURES (TILMAN *ET AL.*, 2002)

Entre 1960 et 1995, l'utilisation de fertilisation N s'est vue multiplier par sept, et devrait encore augmenter par trois d'ici 2050 (Tilman *et al.*, 2002). Cependant, une déconnexion entre l'utilisation de fertilisants et le rendement céréalier est observée (Figure 5). On assiste à une diminution de l'efficacité de la fertilisation azotée lors d'apports trop importants (Tilman *et al.*, 2002).

## 1. Enjeux liés à l'azote

L'Homme introduit au total 120 Mt de N par an dans la biosphère ( $N_2$  atmosphérique *via* la synthèse des engrais et *via* la culture de légumineuses fixatrices de N, et retombées de combustions fossiles) (Mariotti, 1997). Cependant, sur la totalité de ces apports destinées à la production de protéines alimentaires, seuls 20% arrivent à la bouche de l'homme (Balesdent et Chenu, 2009). Seul 30 à 50% du N appliqué est utilisé par les cultures (Tilman *et al.*, 2002). Les pertes par lixiviation et les pertes gazeuses (volatilisation et dénitrification) contribuent à d'importants problèmes environnementaux et sanitaires. La pollution des eaux par lixiviation du nitrate fait fréquemment augmenter sa concentration au-dessus de la norme de potabilité. Sur le plan environnemental, le N est à l'origine du phénomène d'eutrophisation, premier problème des eaux côtières (National Research Council, 2000). Les prédictions à long terme (sur 50 ans) des conséquences de l'eutrophisation citent de graves répercussions sur les écosystèmes, avec dégradations des services écosystémiques, pertes de biodiversité, et extinctions d'espèces (Tilman *et al.*, 2001). Les conséquences environnementales passent également par l'émission, au cours du processus de dénitrification, de protoxyde d'azote ( $N_2O$ ), puissant GES, ainsi que l'acidification des sols et eaux potables.

## 2. Modes de gestion des terres – le cas des prairies

En outre, le cycle de N semble fonctionner différemment selon les pratiques agricoles. En effet, dans les systèmes prairiaux, les apports de C sont continus et importants. On assiste donc à l'accumulation de débris carbonés dans les prairies où le potentiel d'organisation de N est élevé, bien que limité par la disponibilité en N (Recous *et al.*, 1997). Une minéralisation<sup>1</sup> nette équivalente en culture annuelle et prairie est observée. Cependant, les vitesses de minéralisation et d'immobilisation<sup>2</sup> sont beaucoup moins élevées sous blé ou sol nu. En effet, le potentiel d'organisation de N sous culture annuelle est faible, ne permettant pas une immobilisation rapide de l'engrais apporté. De plus, dans les systèmes prairiaux, il semble que le renouvellement microbien rapide (minéralisation brute élevée) permet aux plantes d'absorber, progressivement et en différé, une partie du N de l'engrais auparavant immobilisé, sans accumulation sous forme minérale. Ainsi, dans les écosystèmes prairiaux, les pertes par lixiviation sont généralement plus faibles voire nulles, car le stock de N sous forme minérale est minime (Recous *et al.*, 1997, Simon *et al.*, 1997). Le cycle de N est alors considéré comme « fermé » dans les sols sous prairies permanentes (Knops et Tilman, 2000).

Comment expliquer que les cycles semblent fermés dans les systèmes prairiaux à travers peu de lixiviation et une séquestration importante de C ? Quels sont les processus en jeu ?

---

<sup>1</sup> La minéralisation correspond à la dégradation par la microflore et la microfaune de la matière organique endogène du sol ou exogène (résidus de récolte, amendements organiques etc.) ; l'étape ultime conduit à la formation d'ammonium (Nicolardot *et al.*, 1997).

<sup>2</sup> L'immobilisation (ou organisation) est le processus inverse où l'azote ammoniacal ou nitrique est assimilé et transformé en azote organique par la microflore (Nicolardot *et al.*, 1997).

---

 Partie 2 : HYPOTHESE D'UNE SYNCHRONISATION OFFRE/DEMANDE
 

---

## I. La théorie du mécanisme de banque

---

Au fil des recherches sur les interactions sol-plantes, différentes études laissaient présager un lien fort entre les besoins de la plante en nutriments et l'offre du sol en nutriments (Bremer et Kuikman, 1997). Serait-il alors possible d'envisager une synchronisation ou mécanisme de « feedback » (Fontaine et Barot, 2005) ?

Récemment, des chercheurs ont développé l'hypothèse de l'existence dans les écosystèmes naturels ou peu perturbés, d'un phénomène appelé le « mécanisme de banque ». Selon Fontaine *et al.* (2011) et Perveen *et al.* (2014), le sol serait capable d'agir comme un réservoir de N en ajustant la séquestration/libération de la MOS. Ce phénomène serait modulé par les besoins de la plante en N (demande) et la disponibilité en N dans la rhizosphère (offre). Lorsque la demande de la plante en N est forte (cas a, Figure 6), la minéralisation N provenant de la MOS récalcitrante serait stimulée grâce à l'acquisition d'énergie facilement assimilable (matière organique fraîche ou MOF) par les micro-organismes, tels que les rhizodépôts. La concentration en N minéral ( $N_{min}$ ) du sol augmenterait ainsi, afin de répondre aux besoins de la plante (Fontaine *et al.*, 2011). A l'inverse, lorsque la demande de la plante en N est faible, les processus d'immobilisation et d'humification seraient favorisés aboutissant à un stockage du N dans la MOS (cas b, Figure 6). Afin d'atteindre une synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante, différents processus rhizosphériques tels que la minéralisation, l'immobilisation du  $N_{min}$  ou l'humification seraient plus ou moins stimulés. En effet, un phénomène de stimulation de la minéralisation de la MOS, par addition de MOF, appelé « priming effect » (Bingeman *et al.*, 1953) a été observé par de nombreux scientifiques. Le « priming effect » est considéré comme un phénomène central et fondamental dans le fonctionnement du mécanisme de banque.

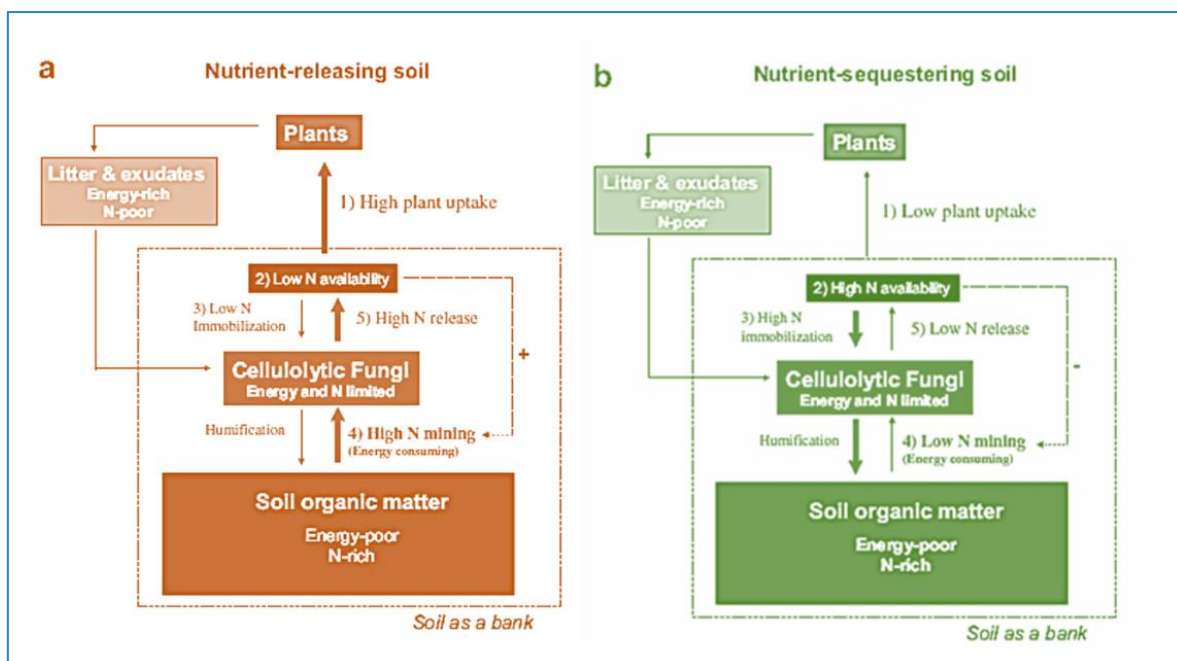


FIGURE 6 : MECANISME DE BANQUE (EXTRAIT DE FONTAINE ET AL., 2011)

En outre, ces divers processus étant régulés par l'activité des microorganismes du sol, leur rôle majeur dans le mécanisme de banque a été prouvé. Il semblerait que les processus reposent sur un jeu d'interactions entre deux communautés de microorganismes : les MOS-constructeurs (Stratégie-r) et les MOS-décomposeurs (Stratégie-K) (Fontaine *et al.*, 2003). Il a été démontré que le priming effect dépend ainsi de la compétition entre ces deux groupes microbiens. En effet, selon la quantité de MOF (sous forme de N) disponible, un de ces deux groupes sera privilégié.

Le mécanisme de banque semble donc sous l'influence de deux facteurs majeurs : la disponibilité en nutriments (dans notre cas le N) dans la rhizosphère, et la présence d'une compétition entre deux communautés microbiennes aux stratégies différentes (Fontaine *et al.*, 2003, 2004a). Ces deux facteurs majeurs modulent l'intensité du priming effect.

## II. Qu'est-ce que le priming effect ?

Il a été observé, de façon récurrente, que l'ajout de MOF dans un sol nu accroît la minéralisation de la MOS (par rapport à un sol nu sans apport de MOF). Cela se traduit par une libération plus importante de C sous forme de CO<sub>2</sub>, ou de N, sous forme NH<sub>4</sub><sup>+</sup> ou NO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Kuzyakov *et al.*, 2000). Ce phénomène a été mis en évidence pour la première fois en 1926, par Löhnis, lors d'une étude sur la décomposition d'engrais vert de légumineuses dans le sol. Il observa une intensification de la minéralisation du N humique provoquée par l'ajout au sol de résidus organiques frais. Bien que Löhnis ait alors suggéré que ce processus jouait un rôle central dans les dynamiques de MOS, ce ne fût qu'une vingtaine d'années plus tard qu'il a pu être estimé grâce aux méthodes isotopiques. Celles-ci permettent la quantification du CO<sub>2</sub> libéré lors de la décomposition des MOS (réaction d'oxydation par les microorganismes du sol).

### 1. Définition

Le terme de « priming effect » (PE) a été introduit, en 1953, par Bingeman *et al.* Ce phénomène est alors défini comme « une plus forte décomposition des MOS, dans un sol recevant un amendement organique comparé à un sol sans apport » (Bingeman *et al.*, 1953). Par la suite, nombre d'auteurs ont suggéré des définitions alternatives pour le PE (Jenkinson *et al.*, 1985 ; Dalenberg et Jager, 1989 ; Kuzyakov *et al.*, 2000). Considérant l'ensemble des définitions existantes, le PE est défini dans cette étude comme « l'accélération de la minéralisation de la MOS, par l'apport de MOF » (Fontaine et Barot, 2005).

On peut distinguer deux phénomènes opposés : le « positive priming effect » et « negative priming effect » (Figure 7). Alors que le PE positif traduit une augmentation de la minéralisation de la MOS (comparativement à un sol nu), le PE négatif se caractérise, au contraire, par le ralentissement de la décomposition de la MOS (Bingeman *et al.*, 1953). D'après Kuzyakov (2002), le PE négatif ne peut être inférieur à -100%, puisque cela correspond à l'absence de décomposition de la MOS. Au contraire, le PE positif peut varier de 12 à 400% après ajout de MOF (Wu *et al.*, 1993 ; Cheng *et al.*, 2003 ; Fontaine *et al.*, 2004b).

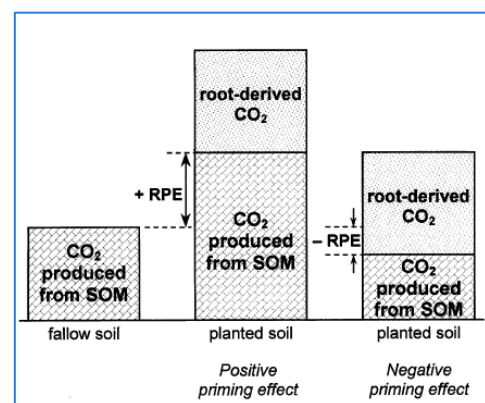


FIGURE 7 : POSITIVE AND NEGATIVE PRIMING EFFECT (KUZYAKOV, 2002)



De plus, le phénomène de PE peut perdurer plusieurs mois, après l'ajout de MOF, conduisant à des pertes importantes en MOS (Fontaine *et al.*, 2011). Une étude, menée par Fontaine *et al.* (2004a), montre pour la première fois que le PE peut même induire un bilan de C négatif, soit un déstockage de C, après ajout de MOF, par rapport à la concentration de départ. Au vu de l'intensité que peut présenter le PE, il semble essentiel de le prendre en compte dans l'étude des dynamiques de C.

## 2. Rôle des matières organiques fraîches

La présence de MOF est un prérequis au PE, puisqu'elle agit comme une amorce à la minéralisation de MOS (Fontaine et Barot, 2005). Dans un article paru dans la revue Nature, Fontaine *et al.* (2007) démontrent qu'il ne peut y avoir de minéralisation sans apport de MOF. En effet, la MOS, découlant de l'accumulation à long terme de composés biochimiquement récalcitrants, est faible en énergie. Cette limitation énergétique ne pourrait maintenir une activité microbienne suffisante (Fontaine *et al.*, 2007). En l'absence de MOF, les microorganismes « décomposeurs » disparaissent alors lentement ou entrent en dormance, interrompant la minéralisation de la MOS (Fontaine et Barot, 2005). Ainsi, la stimulation à long terme de l'activité microbienne dépend d'une offre permanente en C frais (Fontaine et Barot, 2005).

De plus, il semble que le type (facilement assimilable ou non) et la qualité (riche ou pauvre en énergie) du substrat ajouté conditionne le PE. L'apport de composés riches en énergie et facilement assimilables tels que du glucose ou du fructose, n'a pas d'effet sur la minéralisation de la MOS, bien qu'ils stimulent la croissance microbienne et la respiration, tandis que la cellulose accélère sa décomposition (Bingeman *et al.*, 1953 ; Dalenberg et Jager, 1989 ; Wu *et al.*, 1993 ; Fontaine *et al.*, 2007). Cet effet « dépressif » serait dû à une meilleure disponibilité pour les microorganismes de ces composés facilement assimilables (glucose, fructose etc), par rapport aux MOS (Bingeman *et al.*, 1953).

## III. Le rhizosphere priming effect

Après que le PE ait été largement étudié en conditions contrôlées, par incubations de sol nu avec différents types de substrats (Bingeman *et al.*, 1953 ; Dalenberg et Jager, 1989 ; Wu *et al.*, 1993), les scientifiques se sont intéressés à l'influence des plantes sur ce phénomène. Il a été observé que la minéralisation de la MOS est accélérée en présence de plantes vivantes, comparativement aux sols nus, grâce à la stimulation microbienne (Helal et Sauerbeck, 1986 ; Liljeroth *et al.*, 1994, Cheng *et al.*, 2003). Dans ce cas, le PE intervient à proximité directe avec les racines vivantes et est ainsi défini comme le « rhizosphere priming effect » (RPE) (Kuzakov, 2002). Par exemple, les rhizodépôts de blé et de maïs ont permis de doubler le taux de minéralisation du C du sol en laboratoire (Liljeroth *et al.*, 1994).

L'activité racinaire induit des changements physiques, chimiques et biologiques drastiques dans le sol environnant, qui représente la rhizosphère (Jones *et al.*, 2009). Les racines libèrent du C organique (Corg) dans le sol sous différentes formes, appelées « rhizodépôts » (Annexe 2).

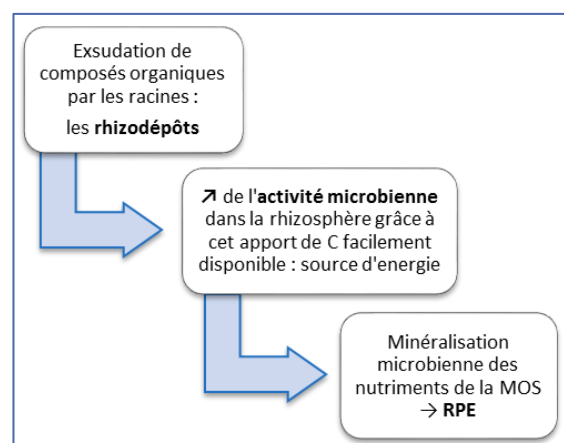


FIGURE 8 : EFFET DES RHIZODEPOTS SUR LE RPE

Il a été démontré que le C d'origine racinaire joue un rôle important en tant que source de C pour les microorganismes stimulant ainsi la minéralisation de la MOS (Helal et Sauerbeck, 1986). Plus précisément, il a été prouvé que les exsudats racinaires sont le moyen le plus important par lequel une plante induit le RPE positif (Shazhad *et al.*, 2015). Ainsi à l'échelle rhizosphérique, il existe une importante source de MOF, élément indispensable au RPE, que sont les exsudats racinaires (Figure 8).

L'intensité du RPE est modulée en fonction du type et de la qualité des rhizodépôts. La qualité des exsudats racinaires varie selon les espèces végétales, le développement végétal et les conditions environnementales (Liljeroth *et al.*, 1994 ; Kuzyakov, 2002 ; Cheng *et al.*, 2003) :

➤ Espèce végétales et qualité des rhizodépôts

Les légumineuses induisent plus de RPE que les graminées (Cheng *et al.*, 2003 ; Shazhad *et al.*, 2012). Cela pourrait s'expliquer par la plus forte concentration en N dans les tissus de la légumineuse. Il semble que la disponibilité en rhizodépôts plus riches en N (ratio C/N faible) favorise le RPE, en stimulant l'activité microbienne (Kuzyakov, 2002 ; Cheng *et al.*, 2003). « Cela démontre clairement l'importance du facteur « espèces » dans le contrôle de la décomposition de la MOS dans les processus rhizosphériques. Les effets des espèces sur le RPE n'ont été que rarement pris en compte » (Cheng *et al.*, 2003).

➤ Stade de développement des plantes (croissance végétale et racinaire)

Le développement racinaire et aérien est le facteur « plante » le plus important, contrôlant les rhizodépôts, et par conséquent le RPE (Kuzyakov, 2002). Il est généralement accepté que l'intensité de la rhizodéposition augmente chez les plantes annuelles jeunes jusqu'au tallage, puis l'exsudation diminue dès le début de la phase générative car la croissance racinaire ralentit alors (Kuzyakov, 2002).

En outre, le RPE serait également variable selon la période de l'année : au printemps, la croissance racinaire est intense, les besoins nutritionnels des plantes sont à leur maximum et les racines exsudent une grande quantité de composés afin de stimuler la minéralisation de la MOS (Kuzyakov, 2002). Des études de RPE sur de plus long terme semblent donc indispensables, afin de prendre en compte l'effet de saisonnalité.

## IV. Le rôle central des microorganismes

---

### 1. Démonstration de la présence de deux populations

Le PE a longtemps été pensé comme résultant d'une augmentation globale de l'activité microbienne, stimulée par la MOF, source d'énergie. Cependant, il a été observé que l'apport de composés énergétiques facilement assimilables tels que le glucose ou le fructose ne causait que peu ou pas de PE, en comparaison à des composés tels que la cellulose, la paille de blé etc, pourtant supposés moins disponibles aux microorganismes (Wu *et al.*, 1993). Or, les microorganismes ne semblent pas capables d'ajuster leur production enzymatique en fonction du substrat disponible, et seraient donc munis d'une spécificité. Les différentes activités microbiennes s'expliqueraient alors par la coexistence dans le sol de différentes populations microbiennes. Ainsi, Fontaine *et al.* (2003) émet l'hypothèse d'une possible interaction entre deux communautés de microorganismes, l'une spécialisée dans la MOS et l'autre dans la MOF, pour l'acquisition d'énergie/nutriments.

## 2. Caractérisation de K- et r-

Il y aurait, d'une part, des microorganismes spécialisés dans la MOF, identifiés comme « Stratégie-r », capables de se développer rapidement (Table 1). Lorsque la disponibilité en substrats diminue, ces « Stratégie-r » meurent ou entrent en dormance, dans l'incapacité d'utiliser la MOS comme source d'énergie. D'autre part, les microorganismes spécialisés dans la MOS, caractérisés comme « Stratégie-K », se nourrissent de MOS, et sont donc continuellement actifs, bien que leur croissance soit lente (Table 1). Le PE aurait donc lieu lors d'une stimulation des Stratégie-K, via la production d'enzymes extracellulaires en faveur de la minéralisation de MOS (Fontaine *et al.*, 2003). L'intensité du PE devrait ainsi dépendre du type de population stimulé par l'ajout de MOF (Bingeman *et al.*, 1953).

Type de communauté	Stratégie-r	Stratégie-K
Autres références scientifiques	"FOM-decomposers" ou "SOM-builders"	« SOM-decomposers »
Substrat utilisé	Décomposeurs de MOF	Se nourrit essentiellement de MOS (mais capable de décomposer la MOF)
Type d'organisme	Ex : Bactéries gram-positives	Ex : Champignons saprophytiques, autres bactéries
Schéma de croissance	Croissance rapide	Croissance lente

TABLE 1 : COMMUNAUTES MICROBIENNES (D'APRES FONTAINE ET AL., 2003)

La présence indispensable de ces deux types de communautés a également été validée par plusieurs modèles développés par Fontaine et Barot (2005) et Perveen *et al.* (2014). Cette étude se base plus particulièrement sur le modèle SYMPHONY, élaboré par Perveen *et al.* (2014) (Annexe 3).

Le phénomène de PE n'est donc pas le simple résultat de l'augmentation des populations microbiennes suite à l'ajout de MOF. Il s'agirait d'une « alternance » de dominance d'une communauté à l'autre, favorisant humification ou minéralisation des MOS, selon le type de substrat ajouté.

## 3. Relation de compétition pour la MOF

D'après le modèle conceptuel de Fontaine *et al.*, 2003, le PE est basé sur la compétition pour l'énergie (par l'acquisition de nutriments) de deux communautés microbiennes. Il suggère que les composés les plus énergétiques sont utilisés par les Stratégie-r, tandis que les Stratégie-K n'interviennent que plus tard, quand ces substrats riches ont été épuisés et que seuls des composés « polymérisés » demeurent. La disponibilité de ces composés pour les Stratégie-K à croissance lente, repose sur leur capacité à rivaliser avec les Stratégie-r qui ont une croissance rapide (Fontaine *et al.*, 2003). Ainsi, lors de l'ajout de substrats facilement assimilables, ceux-ci sont rapidement utilisés par les Stratégie-r. Lorsque la MOF est sous forme plus complexe, les décomposeurs de MOS sont capables d'en absorber une partie. Grâce à cet apport d'énergie, les Stratégie-K sont favorisés, et conduisent à un éventuel PE. Le PE dépend donc de la compétition microbienne pour la MOF (Fontaine *et al.*, 2003 et Fontaine *et al.*, 2004a).

En effet, une corrélation entre le PE et une plus grande abondance de champignons saprophytiques (Stratégie-K) a été observée, au détriment des bactéries gram-positives (Stratégie-r), qui se trouveraient en compétition (Shazhad *et al.*, 2012). De plus, il a été démontré

expérimentalement la dominance de l'une ou l'autre de ces communautés au cours du PE dans le sol (grâce à une différenciation selon leur taux de croissance) (Chen *et al.*, 2014).

## V. La disponibilité en nutriments

---

### 1. Disponibilité en C

La rhizosphère est un « hotspot » d'activité microbienne liée au fonctionnement des racines. La rhizodéposition représente un apport majeur de C dans le sol : en moyenne 17 % du C fixé par la photosynthèse est perdu par les racines sous la forme de cellules de la coiffe, mucilages, exsudats solubles et tissus en décomposition qui sont autant de sources de C pour les micro-organismes du sol (Nguyen, 2003). Ces rhizodépôts vont stimuler le RPE et induire un RPE différents selon leur nature (Jones *et al.*, 2009 ; Fontaine *et al.*, 2003).

A l'échelle de la plante, le C sous forme de CO<sub>2</sub> est l'élément principal et indispensable à la photosynthèse, et à la croissance végétale. Au regard des changements climatiques globaux, il est donc important de se demander quel serait l'effet d'une plus grande disponibilité du CO<sub>2</sub> sur le PE. Outre un fort accroissement de la biomasse aérienne, plusieurs expériences, menées en conditions de concentration élevée en CO<sub>2</sub>, ont montré une augmentation significative de la croissance racinaire (Rogers *et al.*, 1994 ; Jongen *et al.*, 1995). De plus, il semble que la libération de rhizodépôts, tels que les exsudats racinaires, soit décuplée (Rogers *et al.*, 1994). Ainsi, sous atmosphère au CO<sub>2</sub> élevé, il y aurait une plus forte allocation de C dans la rhizosphère (Cheng, 1999 ; Phillips *et al.*, 2012). Cet apport important de Corg serait responsable de la stimulation du PE sous CO<sub>2</sub> élevé et par conséquent d'un déstockage de N dans le sol *via* la minéralisation de la MOS (Kuz'yakov *et al.*, 2002 ; Phillips *et al.*, 2012 ; Perveen *et al.*, 2014).

### 2. Quantité de N minéral présente

Le PE pour le N dépend fortement de la quantité de Nmin présente dans la rhizosphère ou ajouté sous forme de fertilisation (Kuz'yakov, 2002).

Il a été observé qu'une plus grande disponibilité en Nmin réduisait fortement le PE (Figure 9) (Shazhad *et al.*, 2012). Ces résultats corroborent ceux obtenus en l'absence de plante (Fontaine *et al.*, 2004a, 2011). De même, lorsque que le Nmin est fortement présent, il a été prédit que la minéralisation de la MOS serait faible (Fontaine et Barot, 2005). Il est possible qu'un changement dans la disponibilité de N puisse influencer sur la structure des communautés microbiennes. Il semble qu'une plus forte disponibilité en N pourrait favoriser les Stratégie-r dans la compétition pour la MOF et donc diminuer la minéralisation de la MOS (Shazhad *et al.*, 2012).

Une réduction du RPE lors de fertilisation azotée a également été observée (Liljeroth *et al.*, 1994). Cet impact négatif de la fertilisation sur le RPE pourrait être le résultat d'une « utilisation préférentielle de substrat » (Cheng, 1999). Cette hypothèse affirme que lorsque l'offre en Nmin du sol est abondante, les microorganismes préfèrent le C labile (dérivé des racines), plutôt que le COS. Au contraire, lorsque l'offre est faible, les microorganismes favorisent l'utilisation de la MOS, plus riche en nutriments (Cheng, 1999). Cela voudrait dire que la minéralisation de la MOS serait plus importante dans les sols cultivés non fertilisés (écosystèmes naturels) que fertilisés (agrosystèmes) (Kuz'yakov, 2002).

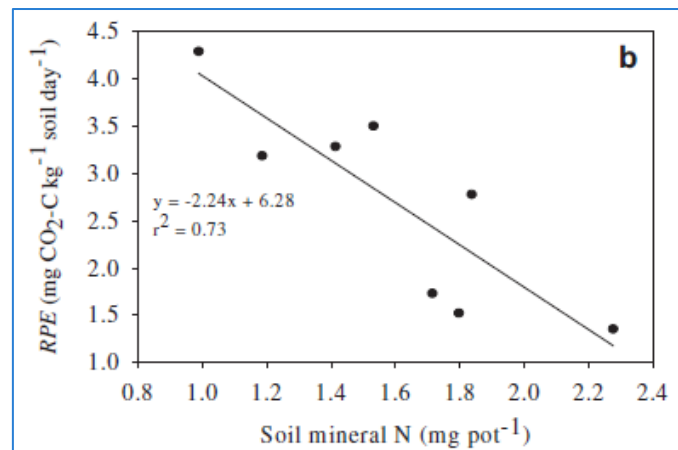


FIGURE 9 : RELATION ENTRE DISPONIBILITE EN NMIN DU SOL ET RPE (SHAZHAD ET AL., 2012)

### 3. Conditions optimales pour le RPE : Mécanisme de Banque

D'après Kuzyakov (2002), il semble que la quantité de Corg décomposable et de Nmin sont les facteurs pédologiques les plus importants pour déterminer l'amplitude et la direction du RPE.

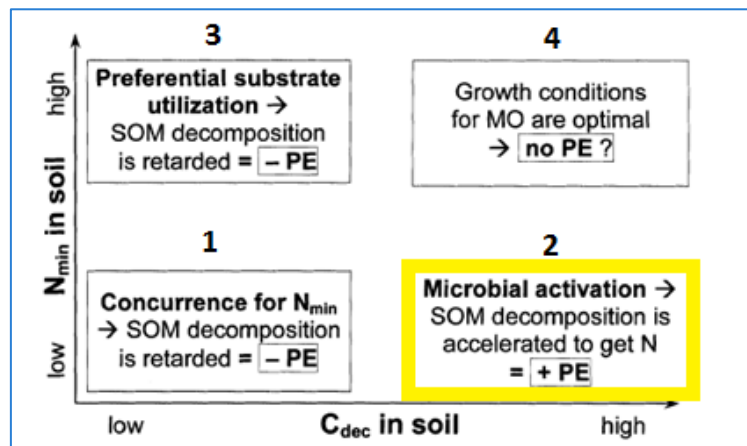


FIGURE 10 : HYPOTHESE DOMINANTE DES MECANISMES DU RPE SELON LA DISPONIBILITE EN NMIN ET C DECOMPOSABLE (KUZYAKOV, 2002)

- (1) Il semblerait, que lorsque les quantités de Corg et de Nmin sont toutes deux faibles, il existe une forte concurrence entre racines et microorganismes pour le Nmin. Ce phénomène retarderait alors la décomposition de la MOS (cas 1, Figure 10)
- (2) Lorsque la quantité de Corg est forte, celui-ci est plus disponible pour les microorganismes et leur activité plus forte. Cela augmenterait la décomposition de la MOS, afin d'obtenir du Nmin (cas 2, Figure 10). Ce cas de figure correspondrait à un RPE positif.
- (3) Lorsque la disponibilité en C décomposable est faible, alors que celle du Nmin est forte, la décomposition de la MOS n'est pas nécessaire pour obtenir du Nmin. Ainsi, l'apport de rhizodépôts facilement disponibles conduirait à leur décomposition (et non à la décomposition de la MOS). Ce phénomène est appelé : « utilisation préférentielle du substrat » (cas 3, Figure 10).
- (4) Enfin, si Corg et Nmin sont tous deux présents en quantité non-limitante, aucun RPE ne serait observé car les microorganismes se trouvent alors dans des conditions de croissance optimale (la rhizodéposition n'est alors ni stimulante, ni inhibitrice) (cas 4, Figure 10).

Pour aller plus loin, des études ont considéré l'effet de la disponibilité en C et N sur chacun des deux types de communautés microbiennes, respectivement. Le PE nécessiterait que les Stratégie-K (décomposeurs de MOS) soient C-limités et les Stratégie-r (décomposeurs de MOF) soient N-limités (Fontaine et Barot, 2005 ; Chen et al., 2014 ; Perveen *et al.*, 2014). En effet, puisque ces deux communautés sont en compétition pour le C frais, alors quand la biomasse de l'un augmente, l'autre diminue. A cause de leur limitation en N, les Stratégie-r augmentent en biomasse dès lors que N est disponible, ils immobilisent N et le stockent dans la MOS. Au contraire, quand la disponibilité en N est réduite, la biomasse des Stratégie-r diminue en faveur des Stratégie-K, permettant la minéralisation de la MOS et donc la libération de N.

Finalement, il est à remarquer que ce facteur « disponibilité en nutriments » pour le PE est à l'origine de l'hypothèse du mécanisme de banque. En effet, quand le N est limitant, le PE a lieu. Suite à une modification de dominance entre communautés microbiennes, il y a libération de N par minéralisation de MOS, afin de répondre au besoin en N de la plante. Dans ce cas, il y aurait donc une synchronisation entre la demande de la plante et l'offre du sol (Fontaine *et al.*, 2011 ; Perveen *et al.*, 2014).

## VI. Problématique et hypothèses

---

La disponibilité en nutriments, C et N, étant centrale dans le mécanisme de banque, il est alors intéressant de se demander :

Quel sont les effets de la disponibilité en **(1)** CO<sub>2</sub> à travers deux types d'écosystèmes prairiaux et **(2)** en N sur des cultures conventionnelles (blé et prairie) et innovantes (blé sur couverture permanente de prairie) sur la synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante en N (mécanisme de banque)?

### Hypothèse 1 : Influence d'une augmentation de la disponibilité en CO<sub>2</sub> sur deux écosystèmes prairiaux (avec ou sans légumineuse)

Un accroissement de la biomasse (par stimulation de la photosynthèse), inhérente à une élévation de la concentration en CO<sub>2</sub>, est attendu. Celui-ci devrait conduire à une augmentation des besoins en N, à un épuisement du Nmin dans le sol et ainsi à une élévation du RPE afin d'acquérir le N dont la plante a besoin pour sa croissance. *In fine*, l'augmentation de la disponibilité en CO<sub>2</sub> serait responsable d'un déstockage de N dans le sol (Perveen *et al.*, 2014)

De plus, il est probable que la présence de la légumineuse tamponnera le déstockage du N grâce à la fixation symbiotique du N atmosphérique (apport de N dans la rhizosphère via les rhizodépôts et les mycorhizes).

### Hypothèse 2 : Influence de la disponibilité en N, au travers d'un gradient d'intensification du mode de gestion des terres, selon deux niveaux de N

**2.1** - Dans la prairie (graminée associée à une légumineuse), l'hypothèse posée est que les processus mesurés associés au mécanisme de banque se comporteront tels que Perveen *et al.* (2014) le propose dans le modèle SYMPHONY :

- (1) Dans le cas d'une fertilisation basse (N-), un appauvrissement significatif du Nmin dans le sol devrait entraîner une augmentation du RPE d'autant plus forte que la demande de la plante est forte (*ie* : RPE faible en hiver et élevé au printemps).
- (2) Dans le cas d'une fertilisation élevée (N+), le RPE serait encore plus faible que celui du N- du fait de la présence de Nmin disponible dans la rhizosphère. Cependant, l'apport de Nmin aux plantes conduirait un rendement en biomasse plus élevé.

**2.2** - Dans les cultures de blé, l'hypothèse émise est que les processus mesurés associés au mécanisme de banque ne se comporteront pas tels que le modèle de Perveen *et al.* (2014) le prévoit. Le RPE devrait être faible ou négatif, avec un faible potentiel de minéralisation dû à un découplage entre activité microbienne et besoin en N de la plante (présence de sol nu). Ainsi, une perte de N par lixiviation importante est à prévoir.

- (1) Dans le cas d'une fertilisation basse, un faible rendement en épi associé à un tallage faible est attendu.
- (2) Dans le cas d'une fertilisation élevée, un rendement élevé et un RPE plus décroissant qu'en N- devrait être observé.

**2.3** - Dans les cultures de blé sous couverture permanente de prairie, il est possible que les processus liés au mécanisme de banque soient rétablis et se rapprochent de ceux observés en écosystème prairial (Perveen *et al.*, 2014). En effet, la présence de plantes pérennes (absence de sol nu) devrait permettre une meilleure synchronisation entre l'offre du sol et la demande des plantes, mais un rendement plus faible qu'en blé seul (compétition).

- (1) Dans le cas d'une fertilisation basse, la limitation en Nmin devrait conduire à un RPE plus élevé qu'en blé seul, fluctuant selon les besoins des plantes.
- (2) Dans le cas d'une fertilisation élevée, un rendement plus fort qu'en N- peut être espéré. En outre, la présence suffisante de Nmin dans le sol afin de répondre aux besoins des plantes, devrait diminuer le RPE par rapport au N-.

---

## MATERIELS ET METHODE

---

### I. Le dispositif mis en place

---

Afin de répondre à cette problématique, un dispositif expérimental a été conçu et mis en place lors de la première année de thèse de Camille Cros. Il s'agit d'une plateforme de production d'air continue marqué au  $^{13}\text{CO}_2$  distribué dans des mésocosmes aux traitements diverses. Grâce à des prélèvements d'air en entrée et en sortie de chaque chambre, les échanges nets de C de l'écosystème sont mesurés et par conséquent l'activité photosynthétique et la respiration pourront être estimées.

#### 1. La plateforme

##### a) Les mésocosmes : Méthode de marquage au $^{13}\text{C}$

La méthode du marquage au  $^{13}\text{C}$  utilisée, aussi appelée « Free-Air  $\text{CO}_2$  enrichment (FACE) », consiste en la modification de la composition isotopique naturelle de l'air (Leavitt *et al.*, 1996 ; Andrews *et al.*, 1999 ; Shazhad *et al.*, 2012).

Concrètement, le dispositif est constitué d'un compresseur, ou décarbonateur, permettant de retirer le  $\text{CO}_2$  de l'air ambiant, tout en conservant les caractéristiques de l'air atmosphérique. Ensuite, du  $\text{CO}_2$  provenant de la combustion fossile, appauvri en  $^{13}\text{C}$ , est ajouté, afin d'obtenir un  $\delta^{13}\text{C}$  différent de celui du sol de départ ( $\delta^{13}\text{C} = -36\text{‰}$  contre  $-25,96\text{‰}$ ).

L'air est ensuite distribué dans les 40 mésocosmes ou chambres de cultures, *via* un système de distribution d'air (schéma de la plateforme en Annexe 4). Les bulles mesurent 25 cm de diamètre ( $0,049 \text{ m}^2$ ). La hauteur de la bulle en PMMA transparente est de 1 mètre. La profondeur de la colonne de sol de la partie en PVC enterrée des mésocosmes est de 90 cm. Ils se composent de trois horizons de sol de prairie tamisés afin de reconstituer au mieux les conditions naturelles (h1 : 1-20 cm, h2 : 20-40 cm, h3 : 40-90 cm). Le sol choisi provient de prairies de moyennes montagnes situées au SOERE de l'INRA (Theix,  $45^\circ 43' \text{N}$ ,  $03^\circ 01' \text{E}$ ). C'est un Cambisol (de roche granitique) dont les propriétés sont les suivantes : pH  $6,1 \pm 0,21$ , argile (%)  $27 \pm 1,3$ , COS ( $\text{g.kg}^{-1}$  de sol)  $26,7 \pm 0,37$  et COS  $\delta^{13}\text{C}$  (‰)  $-26,7 \pm 0,02$ .

Cette technique est utilisée afin de différencier la respiration issue du sol de départ, c'est-à-dire de la dégradation de la MOS récalcitrante, de celle issue des plantes, c'est-à-dire respiration et décomposition des MOF (Shazhad *et al.*, 2012). Cela permet également de suivre l'incorporation de la MOS provenant des plantes marquées dans le sol. De plus, cette méthode présente différents avantages : tous les réservoirs de carbone de la plante sont marqués, c'est une méthode non-intrusive et n'impliquant pas la manipulation de matériel radioactif (Kuzyakov, 2002).

##### b) Mini-serres : Récoltes destructives

En outre, deux mini-serres ont également été mises en place ( $\text{CO}_2$  ambiant et  $\text{CO}_2$  élevé), où tous les traitements présents dans les mésocosmes ont été répliqués 12 fois dans des pots de diamètres inférieurs (10 cm soit  $0,00785 \text{ m}^2$ ). Cela permet de ne faire aucune mesure intrusive sur le sol dans les mésocosmes, afin de ne pas perturber les échanges gazeux, et les mesure de RPE.



Les colonnes sont constituées du même sol, réparti selon les mêmes horizons. Ces pots permettront la réalisation de 3 récoltes destructives afin d'évaluer l'effet des saisons, et par conséquent, de la demande de la plante en N sur le mécanisme de banque.

### c) Maintenance de l'irrigation

Un système d'irrigation automatique a été installé sur la plateforme permettant de maintenir l'humidité à 60% de la capacité au champ, sans devoir ouvrir les mésocosmes. Un système d'acquisition automatique de données *via* des sondes d'humidité, nous permet de vérifier en direct l'humidité des pots et de moduler l'irrigation.

## 2. Les traitements

Dans un premier temps, afin de vérifier la présence d'une synchronisation sol/plante et évaluer l'influence d'une concentration élevée en CO<sub>2</sub> atmosphérique, des traitements sol nu, ray grass anglais seul et ray grass anglais associé avec du trèfle blanc ont été soumis à des conditions de CO<sub>2</sub> ambiant (400 ppm) et CO<sub>2</sub> élevé (700 ppm), soit 5 traitements différents.

Dans un second temps, différents modes de gestion des terres ont été reproduits : une culture conventionnelle (blé seul), une culture de type agroécologique (blé planté dans un couvert prairial permanent), et prairie (ray grass anglais et trèfle blanc) avec une fertilisation azotée faible ou forte. Cela fait 5 traitements supplémentaires. En tout, il existe 10 traitements, répétés 4 fois, pour un total de 40 mésocosmes (Figure 11).

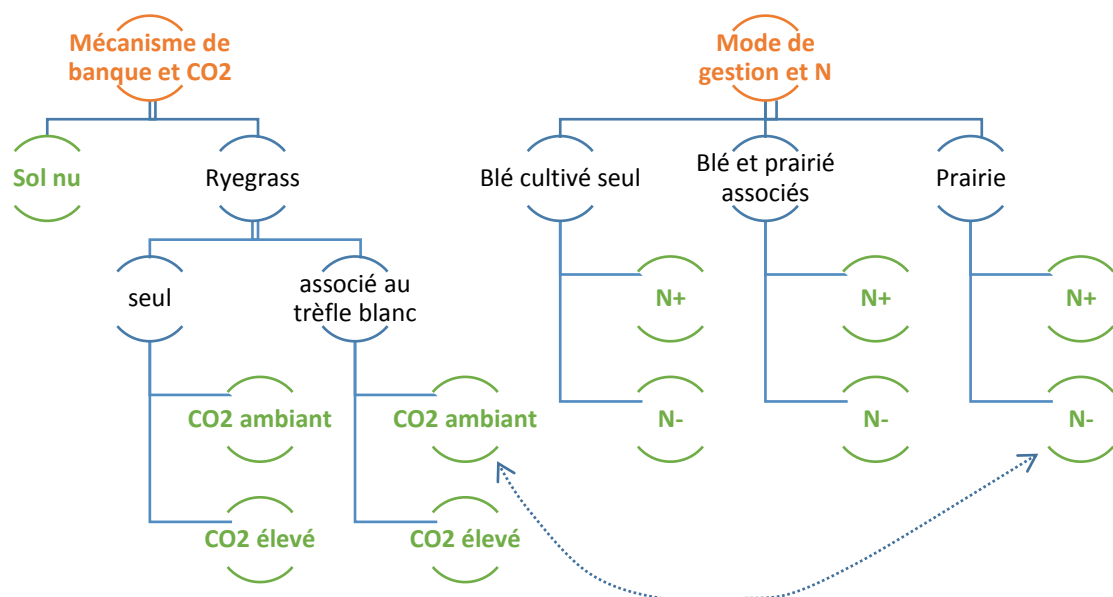


FIGURE 11 : SCHEMA DES DIX TRAITEMENTS DU DISPOSITIF

## 3. Conduite des trois modes de gestion des terres

### a) Espèces végétales

Les espèces prairiales choisies sont une graminée : le ray grass anglais (RGA), *Lolium perenne*, et une légumineuse : le trèfle blanc (TB), *Trifolium repens*. Le choix s'est porté sur ces deux espèces car elles sont typiques des prairies tempérées, et ont déjà été étudiées dans des expériences similaires (Shazhad *et al.*, 2012). Les densités de semis choisies pour ces espèces sont les suivantes : 30 kg/ha

pour RGA seul, 15 kg/ha pour RGA en association avec le TB à 2 kg /ha, qui correspondent aux pratiques agricoles.

Un blé tendre de printemps a été choisi pour représenter l’espèce annuelle d’agriculture conventionnelle. La variété Lennox a été utilisée, c’est un blé biologique décrit comme productif avec 94,4 q/ha (Saaten Union, 2015), ayant une bonne résistance aux maladies et à paille courte. Le blé a été implanté à une densité de 340 grains/m<sup>2</sup>.

#### b) Modes de gestion

Chaque « mode de gestion des terres » a été traité de façon indépendante. Il a été complexe de définir les itinéraires techniques, car l’enjeu était de trouver un équilibre entre des pratiques culturales reflétant au mieux celles des agriculteurs, et une gestion homogène des agrosystèmes afin de pouvoir les comparer scientifiquement (Annexe 5).

Concernant la prairie, celle-ci a été fauchée à deux reprises, pour des coupes d’exportation, qui seraient utilisées comme fourrages par les exploitants agricoles. Cependant, pour le bon maintien du dispositif, des coupes d’entretiens ont également dû être réalisées en début d’année, pour favoriser l’implantation du trèfle. Ces coupes seront, dans le futur, restituées au sol sous forme de broyat de matière sèche.

Le blé seul ou conventionnel et le blé en association a été planté le 27 février et récolté le 6 Juillet. Pour les traitements associant prairie et blé, plusieurs coupes de prairie ont été effectuées afin de faciliter la croissance des jeunes plants de blé (Figure 12).

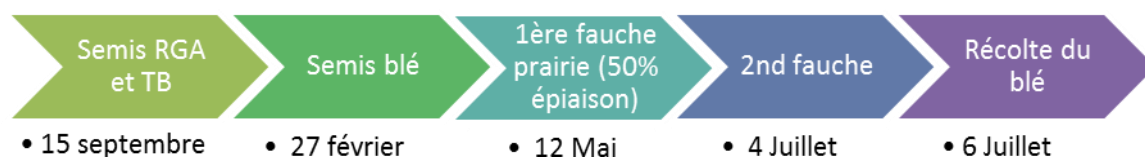


FIGURE 12 : CALENDRIER DE LA CONDUITE DES MODES DE GESTION

#### c) Fertilisation

Type	<u>Traitements</u>		<u>Doses totales en kg/ha</u>			<u>Fractionnement des apports N</u>		
	Espèces	Ferti	N	P2O5	K2O	1 (17/03)	2 (24/03)	3 (18/05)
Prairie	RGA+TB	N+	200	60	200	10	123	67
	RGA+TB	N-	40	60	200	10	30	0
	RGA+TB C+	N-	40	60	200	10	30	0
	G C-	N-	40	60	200	10	30	0
	G C+	N-	40	60	200	10	30	0
				apportés 17/03		Tallage (17/03)	Epi 1 cm (12/04)	Avant mi-montaison / gonflement (23/05)
Culture annuelle	W	N+	200	60	200	0	120	80
	W	N-	40	60	200	0	40	0
	W + RGA+TB	N+	200	60	200	10	120	70
	W + RGA+TB	N-	40	60	200	10	30	0

FIGURE 13 : ETALONNAGES ET DOSES DE FERTILISATION SELON LES TRAITEMENTS

Le choix des doses de fertilisation s’est basé sur une moyenne réalisée à partir de données régionales (Auvergne, 2016) et bretonnes (on considère que le climat chaud et humide, interne aux mésocosmes est comparable aux prairies bretonnes) de prairies permanentes et temporaires, à la gestion des fauches similaires. La fertilisation du blé N+ est celle réalisée en agriculture

conventionnelle, soit 200 kg N/ha. La fertilisation azotée faible de 40 kg/ha s'est basée sur des pratiques en prairie très peu anthropisée (Figure 13).

## II. Mesures

### 1. Mesures du RPE

Des mesures fréquentes de respiration sont effectuées à l'issue d'une période de 24h d'incubation sous chambre opaque, l'absence de lumière stoppant la photosynthèse. Grâce à la différence de marquage au  $^{13}\text{C}$  entre les plantes (marquées) et le sol (non marqué), les respirations du sol et des plantes peuvent être distinguées. Après 24h d'incubation, l'air est prélevé en sortie de chambre opaque, dans des pots de 120 mL, où l'air y est renouvelé 10 fois, grâce à une pompe.

Par la suite, les concentrations en  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$  et  $\text{CH}_4$  sont mesurées par chromatographie en phase gazeuse (Gas Chromatograph Clarus 480, PerkinElmer). Seuls les résultats de  $\text{CO}_2$  seront présentés ici, afin de quantifier la respiration totale ( $R_t$ ) (Annexe 6). Puis, l'abondance en  $^{13}\text{C}$  est analysée par un spectromètre d'absorption laser (CRDS Analyzer for Isotopic  $\text{CO}_2$  - G2101-i, Picarro). Le CRDS calcule le  $\delta^{13}\text{C}$  de chaque échantillon selon l'équation suivante :

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{échantillon}} - \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{PDB}}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{PDB}}} \right) \times 1000$$

Le PDB, ou *Pee Dee Belemnite*, étant la référence standard internationale du  $\delta^{13}\text{C}$ , pour lequel on admet  $\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{PDB}} = 0,0112372$ .

A partir du  $\delta^{13}\text{C}$ , il est possible de différencier la respiration du sol ( $R_s$ ) et des plantes ( $R_p$ ). D'après Shahzad *et al.*, 2012, le RPE pourra alors être calculé de la façon suivante (détails des calculs en Annexe 7) :

$$\text{RPE} = (R_s \text{ du sol planté}) - (R_s \text{ du sol nu}) \quad [\text{avec } R_s = R_t - R_p]$$

Les respirations du sol planté et nu sont exprimés par la moyenne des 4 répétitions (mésocosmes indépendants).

Le RPE cumulé est calculé en multipliant le RPE journalier (mesure sur 24h) par le nombre de jour constituant la moitié de la période séparant une mesure de la suivante, par exemple :

$$\text{RPE cumulé} = \text{RPE}_{j1} * \left(\frac{56}{2}\right) + \text{RPE}_{j56} * \left(\frac{56}{2} + \frac{91 - 56}{2}\right) + \text{RPE}_{j91} * \left(\frac{91 - 56}{2}\right)$$

La  $R_p$  cumulée est calculée suivant le même type de calcul.

Le RPE relatif représente le ratio du RPE et de la respiration de la plante ( $R_p$ ), comme indicateur du flux de carbone entrant dans le système) :  $\text{RPE relatif} = \frac{\text{RPE}}{R_p}$

### 2. Récoltes destructives

Parallèlement aux mesures du RPE, des analyses ont été réalisées au cours de récoltes appelées « destructives », afin de comprendre plus finement à l'échelle du sol et de la plante les processus influençant le RPE. La plupart des études ont été réalisées sur de courtes périodes, généralement de 2 à 4 mois, afin de simuler la période printanière (Kuzyakov, 2002). L'objectif est, ici, de réaliser une étude d'un an, afin de comparer différentes saisons, correspondant à une modification des demandes en N et de l'activité des microorganismes. Trois récoltes destructives

distinctes sont ainsi effectuées : une première en sortie d'hiver (prairies et sol nus), une seconde au printemps et la dernière en automne (tous traitements).

Les récoltes destructives consistent à prélever dans les mini-serres, des pots pour chaque traitement (4 répétitions). La première récolte a eu lieu le 6 mars 2017 et ne concerne que les traitements prairiaux et sols nus soit 5 traitements ou 20 pots (car le blé venait tout juste d'être planté), tandis que la seconde récolte a eu lieu début mai 2017, sur tous les traitements soit 40 pots. Cette deuxième récolte a été divisée en 2 semaines consécutives : 20 pots prélevés le 2 mai et les 20 autres le 9 mai.

Les récoltes destructives consistent en 4 étapes successives, afin de récupérer toutes les parties végétales et le sol et de procéder à une série d'analyse en laboratoire :

#### ETAPE 1 : ANALYSE DES PARTIES AERIENNES ET RACINAIRES

Tout d'abord, les parties aériennes sont coupées au collet et aussitôt triées par espèces : trèfle, ray grass et blé. Parties aériennes et racinaires sont ensuite séchées à l'étuve à 60°C afin d'en mesurer ultérieurement le poids sec, et ainsi évaluer la biomasse totale récoltée (aérien + racinaire) depuis l'implantation des individus. Plus tard, ces éléments sont broyés. Des micro-pesées sont effectuées dans des capsules en étain, en vue d'un passage à l'analyseur élémentaire (CNS). Cela permettra le dosage du C et N organique total de la plante par la méthode de Dumas (1831).

#### ETAPE 2 : TAMISAGE DU SOL ET LAVAGE DES RACINES

Les colonnes sont découpées en 3 afin de séparer les horizons de départ. Les racines sont prélevées pour chaque échantillon. Le sol est ensuite homogénéisé et tamisé à 2 mm pour permettre une série d'analyses en laboratoire.

#### ETAPE 3 : METHODE DU « <sup>15</sup>N POOL DILUTION »

Sur l'horizon h1, les capacités de minéralisation et d'immobilisation du N du sol sont analysées grâce à la méthode du « <sup>15</sup>N pool dilution » (protocole en Annexe 8) (Kirkham et Bartholomew, 1954). Cette méthode permet la microdiffusion de l'ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) et des nitrates (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) par enrichissement au <sup>15</sup>N. Comme schématisé en Annexe 8, cela consiste en l'incubation de sol (T0 et T1 : 24h) avec du <sup>15</sup>N marqué, puis en l'extraction du Nmin au KCl 2M. Ensuite, grâce à une microdiffusion fractionnée en deux temps, le NH<sub>4</sub><sup>+</sup> d'une part, puis le NO<sub>3</sub><sup>-</sup> d'autre part, sont piégés par volatilisation sur disque, en vue d'une analyse isotopique de <sup>15</sup>N du Nmin du sol par IRMS. La minéralisation brute (m) est ensuite calculée *via* l'équation suivante (Mary *et al.*, 1998) (calculs en Annexe 9) :

$$m = - \frac{\Delta A \ln(e_{A1}/e_{A2})}{\Delta t \ln(A2/A1)} \text{ avec}$$

<i>m</i>	Minéralisation brute du NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>
<i>A1</i>	Quantité d'ammonium initiale
<i>A2</i>	Quantité d'ammonium finale
$\Delta A$	A2-A1 (minéralisation nette)
$\Delta t$	Lapse de temps = 24h entre T0 et T1
<i>e<sub>A1</sub></i>	Excès isotopique par rapport au sol, initial
<i>e<sub>A2</sub></i>	Excès isotopique par rapport au sol, final

#### ETAPE 4 : ANALYSE DE SOL : N MINERAL, NORG, CORG

D'autre part, le Nmin (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) sur les trois horizons h1, h2 et h3 est dosé, grâce à une extraction au KCl 2M. De plus, les compositions en Corg et Norg sur l'horizon h1 sont mesurées. Le Corg et le Norg sont analysés à l'analyseur élémentaire (CNS).

### 3. Evaluation du rendement

Au fil des saisons, les différentes coupes d'entretiens, récoltes de blé et fauches de prairies sont triées, séchées à l'étuve (48h à 60°C) et pesées afin de réaliser un suivi de biomasses aériennes. Pour chaque mésocosme, la somme de tous ces poids secs permet d'estimer la biomasse aérienne finale au 6 Juillet, ou la production primaire nette aérienne (NPP) en g de poids sec.

Le rendement de la prairie est également exprimé en tMS/ha. Au niveau du blé, parmi les différentes composantes du rendement, seule la capacité de tallage, soit le nombre d'épis au m<sup>2</sup>, a pu être mesurée à ce stade. De plus, une estimation provisoire du rendement en grain (q/ha) selon les traitements est disponible.

Afin d'estimer la performance de l'association blé-prairie, le « land equivalent ratio » (LER) a été utilisé (Perfcom, 2012) :

$$LER = \frac{\text{rendement blé associé}}{\text{rendement blé seul}} + \frac{\text{rendement prairie associée}}{\text{rendement prairie seule}}$$

Si LER = 1, il n'y a pas de différence entre les modes de cultures ; si LER < 1, il y a une perte de rendement en association ; si LER > 1, il y a un avantage productif de l'association.

## III. Traitement des données

---

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R. Les analyses des différences significatives entre traitement ont été réalisées par analyse de variances (ANOVA). Les conditions de validité ont été vérifiées *via* un test de Bartlett pour l'homoscédasticité des résidus, un test de Shapiro pour vérifier la normalité des résidus et un test de Durbin-Watson pour l'indépendance des résidus (package « lmtest ») puis des tests post hoc de Tukey ont été réalisés si l'ANOVA s'avérait significative (package « agricolae »). Si les conditions n'étaient pas respectées, une transformation en logarithme, racine carré ou boxcox (package « MASS ») a été effectuée.

Des tests de corrélation ont également été réalisés entre biomasse et RPE, ainsi que respiration de la plante (Rp) et RPE. Les méthodes de Pearson ou de Spearman, après vérification de la normalité de la distribution, ont été utilisées.

Les graphiques ont été réalisés sur R (diagrammes en barres et corrélations linéaires) ou Excel (courbes). Les barres d'erreurs représentent toujours l'erreur standard.

## RESULTATS

### I. Impact de l'augmentation du CO<sub>2</sub> dans l'atmosphère sous écosystème prairial

La première partie des résultats, correspond à l'étude de l'effet du CO<sub>2</sub> sur deux écosystèmes prairiaux. Celle-ci repose sur les données de la première récolte (mars) et les trois premières mesures de RPE réalisées de décembre à mars dans les mésocosmes.

Les résultats, qui suivent, présentent uniquement les analyses de variances en fonction de la concentration en CO<sub>2</sub>. En effet, les analyses de variances n'ont pas révélé de différences significatives selon les traitements avec ou sans trèfle blanc (Annexe 10). En effet, lors de la récolte de mars, le trèfle n'était que peu implanté, et les pots étaient peuplés en grande majorité par le ray-grass. En moyenne, seulement 2% de trèfles ont été recensés lors de la récolte.

#### 1. Analyse des biomasses aériennes et racinaires récoltées (mars)

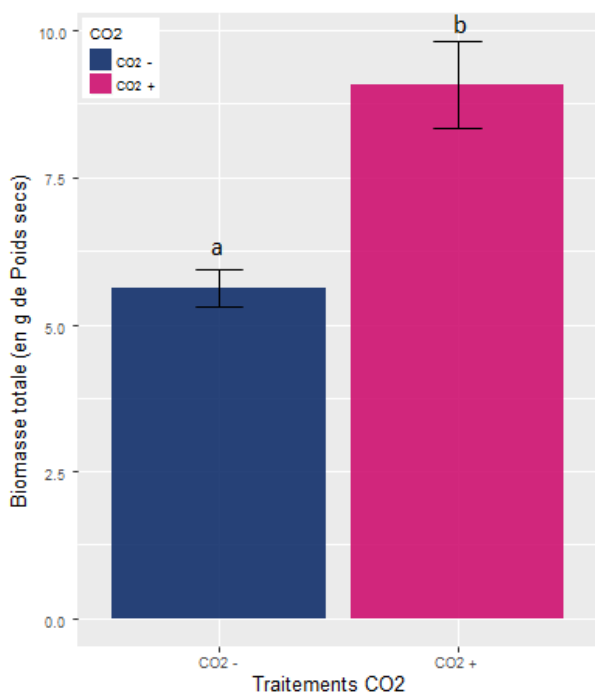


FIGURE 15 : DIAGRAMME DE LA BIOMASSE TOTALE RECOLTEE SELON LE TRAITEMENT CO<sub>2</sub> (RECOLTE DE MARS)  
CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

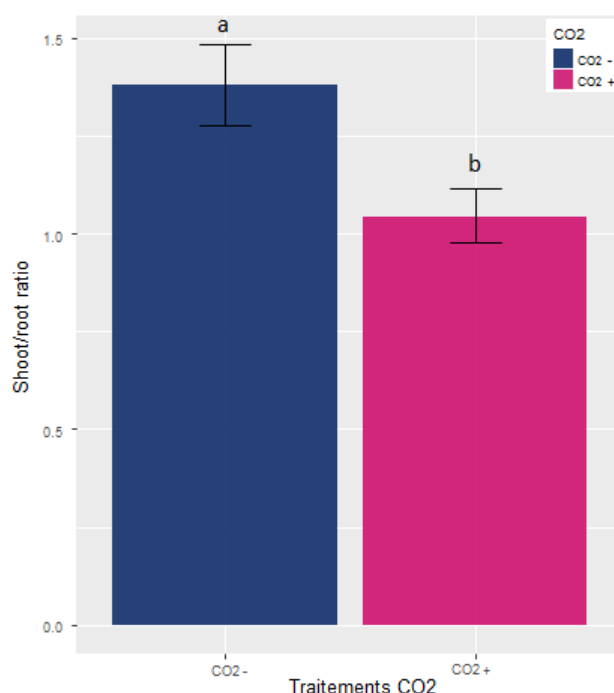
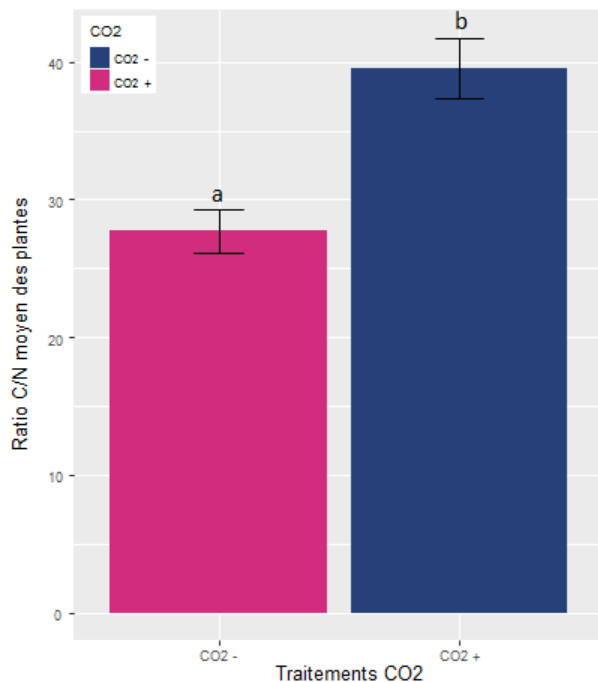


FIGURE 14 : DIAGRAMME DU RATIO SHOOT/ROOT SELON LE TRAITEMENT CO<sub>2</sub> (RECOLTE DE MARS)  
CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

Tout d'abord, une analyse de variance sur la biomasse totale récoltée a été effectuée (Figure 15). La biomasse totale récoltée en CO<sub>2</sub> élevé (CO<sub>2</sub>+) est significativement supérieure à celle en CO<sub>2</sub> ambiant (CO<sub>2</sub>-) (valeur p = 0.000164\*\*\* après transformation logarithmique). La biomasse totale récoltée en CO<sub>2</sub> est en moyenne de 9,07 g, contre 5,62 g en CO<sub>2</sub>-.

De plus, la biomasse racinaire est significativement plus élevée en CO<sub>2</sub> (valeur p = 0.002288). Une analyse de variance sur le « shoot/root ratio » (biomasse aérienne récoltée/biomasse racinaire récoltée) montre que ce ratio est significativement plus petit dans le traitement en CO<sub>2</sub>+, comparé au CO<sub>2</sub>- (valeur p = 0.0169\*). Le développement racinaire relatif est donc plus important lorsque la

concentration en  $\text{CO}_2$  disponible augmente (Figure 14). Ce ratio avoisine 1 pour le  $\text{CO}_2+$ , ce qui traduit une biomasse aérienne et racinaire presque équivalente.



L'analyse de variance du ratio C/N du matériel plante moyen (parties aériennes et racinaires) est significativement différent entre les deux traitements  $\text{CO}_2-$  et  $\text{CO}_2+$  (Figure 16). La composition C/N moyenne des plantes en  $\text{CO}_2+$  est strictement plus importante (C/N = 39,54) qu'en  $\text{CO}_2-$  (C/N = 27,7). Il semble donc que les plantes ayant évoluées dans un environnement plus riche en  $\text{CO}_2$ , aient des tissus plus riches en C et dilués en N.

FIGURE 16 : DIAGRAMME EN BARRE DU C/N MOYEN DES PLANTES SELON LE TRAITEMENT  $\text{CO}_2$  (RECOLTE DE MARS)

$\text{CO}_2-$  = 400 ppm;  $\text{CO}_2+$  = 700 ppm

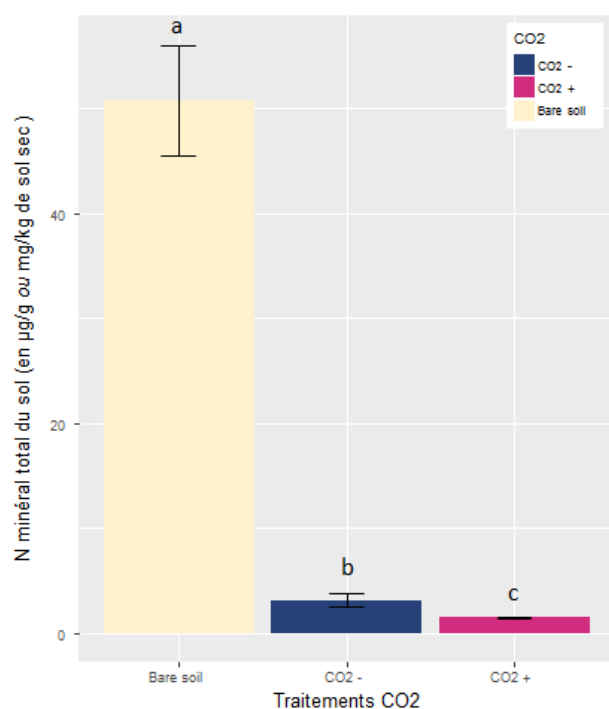
## 2. Analyse du sol (mars)

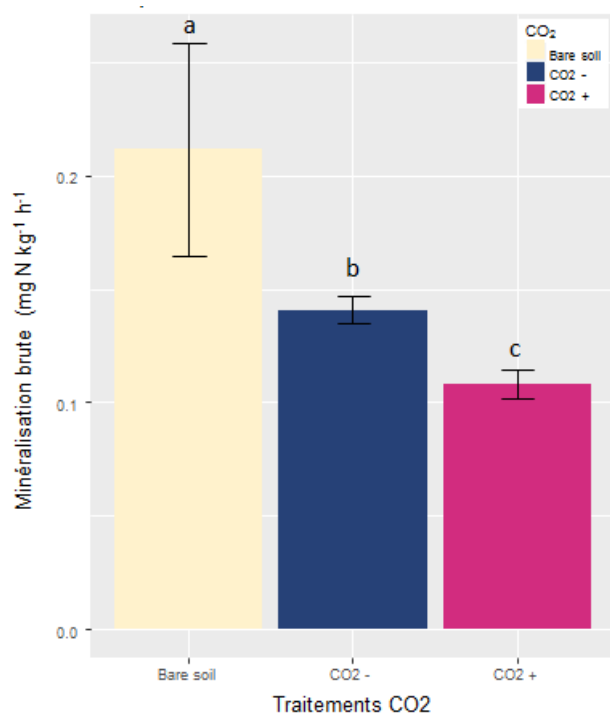
Des différences significatives ont été observées sur le développement végétal. Il est donc essentiel de comprendre les changements qui se sont opérés au niveau du sol selon la disponibilité en  $\text{CO}_2$ .

Une analyse de variance a été réalisée sur la concentration en Nmin ( $\text{NH}_4^+$  +  $\text{NO}_3^-$ ) en comparaison au sol nu sur l'horizon superficiel h1 (Figure 17). Trois groupes statistiquement différents se dégagent entre sol nu,  $\text{CO}_2-$  et  $\text{CO}_2+$  (valeur  $p = 1.7\text{e-}13$  \*\*\*). En moyenne, les sols nus sont composés d'environ 50 mg N/kg de sol sec, les sols plantés en  $\text{CO}_2-$  de 2,48 mg N/kg, et les sols plantés en  $\text{CO}_2+$  de 1,49 mg N/kg.

FIGURE 17 : DIAGRAMME DE LA CONCENTRATION EN N MINÉRAL DU SOL SELON LE TRAITEMENT  $\text{CO}_2$  (RECOLTE DE MARS)

$\text{CO}_2-$  = 400 ppm;  $\text{CO}_2+$  = 700 ppm





La méthode de la « <sup>15</sup>N pool dilution » a permis d'estimer la minéralisation brute des microorganismes du sol au cours d'une incubation de 24h.

La minéralisation brute du sol nu, des traitements CO<sub>2</sub>- et CO<sub>2</sub>+ sont toutes trois significativement différentes (valeur p = 0.00102\*\*) (Figure 18). La minéralisation est plus élevée dans le sol nu (0,187 mg N kg<sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>), puis diminue lors de la présence de plantes en CO<sub>2</sub>- (0,126 mg N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>). Elle est encore plus faible en CO<sub>2</sub>+ (0,097 mg N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>).

FIGURE 18 : DIAGRAMME DE LA MINERALISATION BRUTE SELON LES TRAITEMENTS CO<sub>2</sub> (RECOLTE MARS)  
CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

### 3. Mesures du RPE

Des incubations des mésocosmes ont été effectuées de décembre à mars afin d'étudier l'évolution du RPE (différence entre respiration du sol planté et du sol nu) selon les traitements. Ces incubations ont également permis d'évaluer la respiration du matériel végétal (Rp) et de calculer le RPE relatif (RPE/Rp).

Une analyse de variance permet de révéler des différences significatives entre les respirations du sol nu, du sol planté en CO<sub>2</sub>+ et en CO<sub>2</sub>-, au cours des trois mesures (Annexe 11). En hiver, le RPE est faible (Table 2). Puis, il ne cesse d'augmenter jusqu'en mars (Table 2, Figure 19). Les RPE des trois mesures et le RPE cumulé en CO<sub>2</sub>+ sont significativement plus importants que leurs homologues en CO<sub>2</sub>- (Annexe 11, Table 2).

TABLE 2 : EVOLUTION DU RPE AU COURS DU TEMPS, SELON LES TRAITEMENTS ET RPE CUMULE  
CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

RPE	14-déc. <i>j1</i>	8-févr. <i>j56</i>	15-mars <i>j91</i>	RPE cumulé
<b>GN-C+</b>	8,29	13,23	16,05	1115,01
<b>GLN-C+</b>	9,77	14,67	21,45	1316,44
<b>Moyenne CO<sub>2</sub> +</b>	9,03	13,95	18,75	1215,72
<b>GN-</b>	4,76	7,82	11,46	689,73
<b>GLN-</b>	4,80	7,73	14,89	746,73
<b>Moyenne CO<sub>2</sub> -</b>	4.79	7,75	13,75	727,33



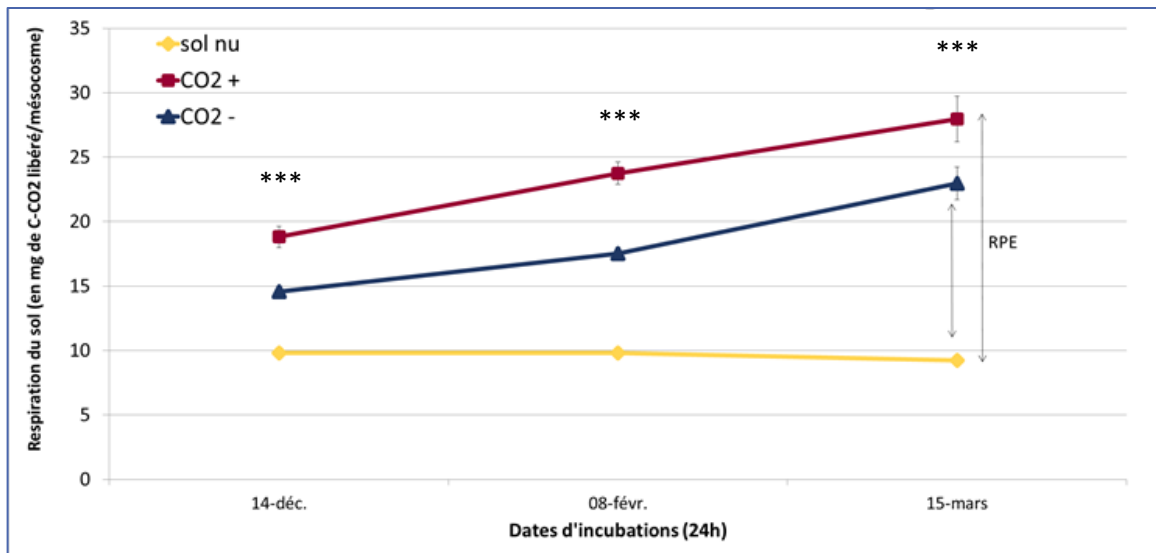


FIGURE 19 : RESPIRATION DU SOL SELON LES TRAITEMENTS CO<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

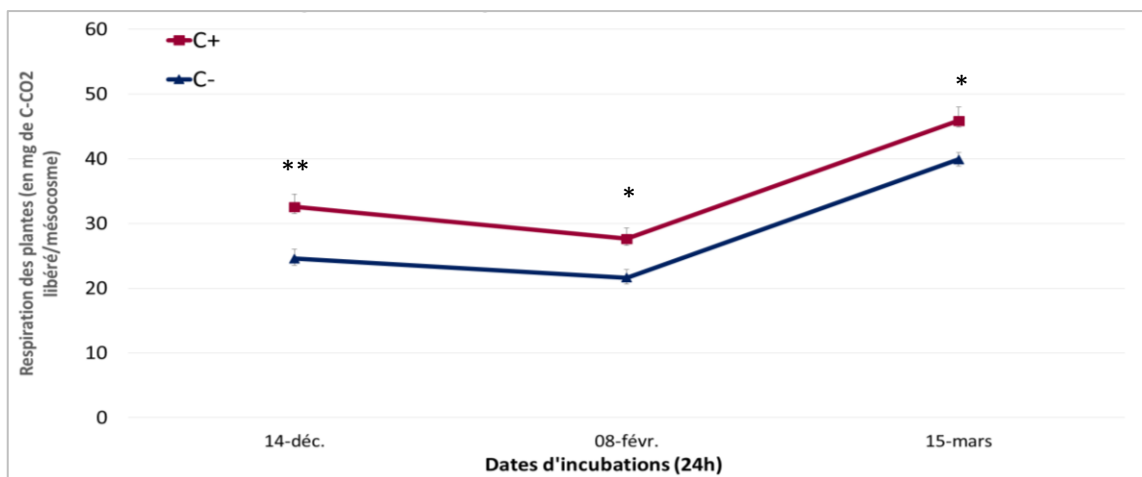


FIGURE 20 : RESPIRATION DES PLANTES SELON LES TRAITEMENTS CO<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

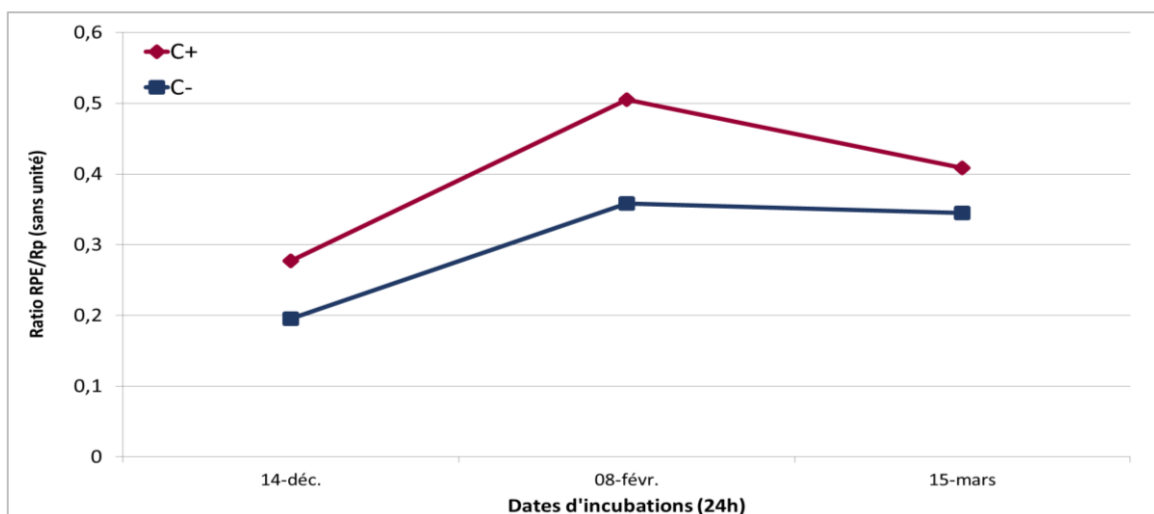


FIGURE 21 : RPE RELATIF SELON LES TRAITEMENTS CO<sub>2</sub>

CO<sub>2</sub>- = 400 ppm; CO<sub>2</sub>+ = 700 ppm

L'analyse de la respiration des plantes permet d'observer son évolution au cours du temps et du développement végétal. Lors de la première mesure, fin autonome, une respiration moyenne de 26,86 mg de C-CO<sub>2</sub> par mésocosme est mesurée (Figure 20). Cette respiration diminue ensuite légèrement en février puis augmente en fin d'hiver. La respiration des plantes varie de manière similaire au travers des traitements CO<sub>2</sub>. Cependant, la respiration des plantes en CO<sub>2</sub><sup>+</sup> est toujours significativement plus élevée comparée à celle en CO<sub>2</sub><sup>-</sup> au cours du temps (Annexe 11).

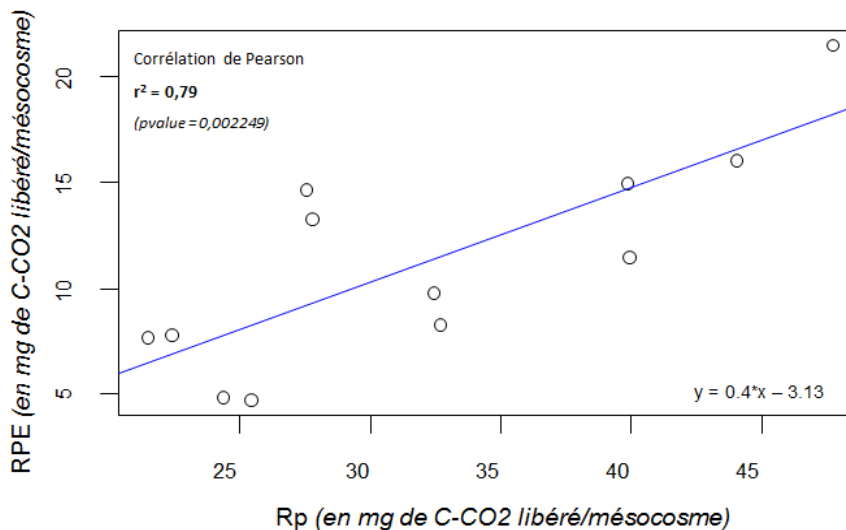


FIGURE 22 : RELATION DE CORRELATION ENTRE LA RESPIRATION DES PLANTES (Rp) ET LE RPE

Une corrélation positive significative entre Rp et RPE (valeur  $p = 0,002249$ ), de coefficient 0,79 est observée pour les trois dates réunies (Figure 22). Dans ce cas, plus la respiration de la plante (indicateur du flux entrant de C dans le système sol-plante) est élevée, plus le RPE est fort.

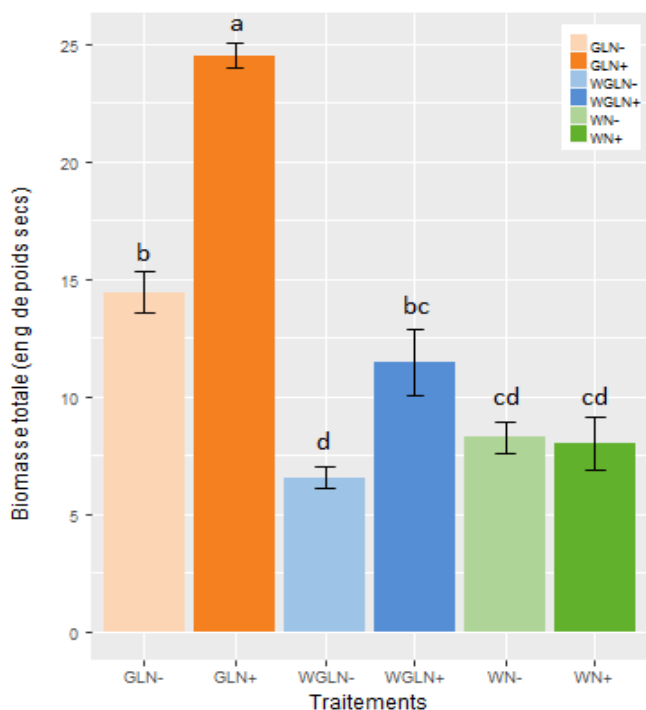
De plus, le RPE relatif (soit le ratio RPE/Rp) des deux traitements augmente entre les deux premières dates puis diminue en mars (Figure 21). Ce ratio est équivalent entre les traitements CO<sub>2</sub><sup>+</sup> et CO<sub>2</sub><sup>-</sup> au fil des trois mesures indépendantes. En effet, il n'existe pas de différences significatives (valeur  $p > 0.05$ ) (Annexe 11). Cependant, pour la 2<sup>ème</sup> mesure, ce ratio est sensiblement plus élevé en CO<sub>2</sub><sup>+</sup> ( $pvalue \approx 0.05$ ).

## II. Impact de la fertilisation N sur un gradient d'intensification du mode de gestion des terres

La seconde partie des résultats s'intéresse à l'influence de la disponibilité en N (par la fertilisation) au travers de différents modes de gestions des terres du plus au moins intensif (culture conventionnelle de blé, association culturale blé-prairie et prairie).

Une récolte commune à ces différents traitements a été réalisée en mai. Pour le moment, seuls des résultats préliminaires, relatifs à la biomasse, au Nmin du sol, et au calcul de la minéralisation brute, sont disponibles. En outre, des mesures de RPE ont été effectuées sur les mésocosmes d'avril à mai (4 mesures indépendantes).

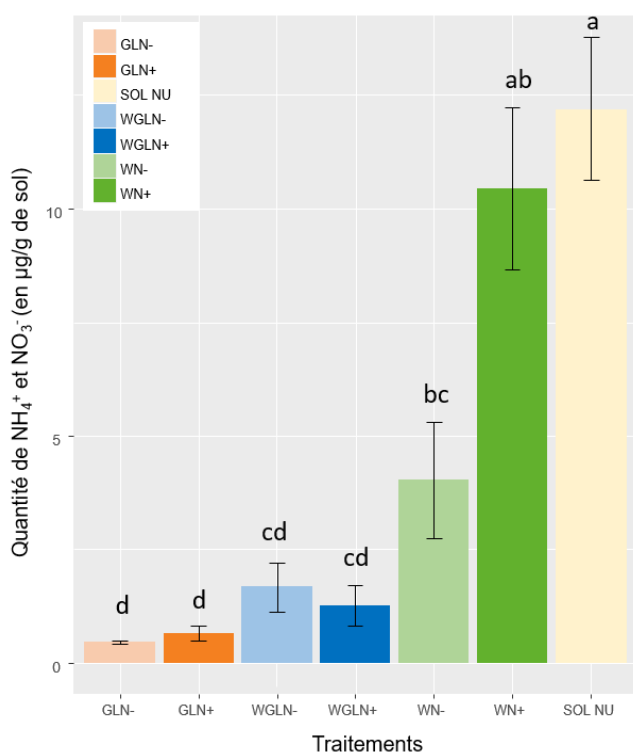
### 1. Analyse de la biomasse aérienne et racinaire (mai)



La première étape de la récolte consiste en l’analyse des parties aériennes et racinaires. Une analyse de variance réalisée sur la biomasse totale récoltée a permis de dégager des groupes de différences significatives (pvalue = 6.59e-08\*\*\*) (Figure 23). Dans la prairie (GLN), et l’association blé-prairie (WGLN), les biomasses sont significativement plus élevées sous fertilisation azotée intensive (plus de 70% d’augmentation dans les deux cas). Cependant, en mai, la biomasse totale du blé (WN) n’était pas significativement différente entre les traitements N- et N+.

FIGURE 23 : BIOMASSE TOTALE SELON LES TRAITEMENTS N ET LES MODES DE GESTION (RECOLTE DE MAI)  
**GLN** = RGA+TB ; **WGLN** = RGA+TB+Blé ; **WN** = Blé  
**N-** = 40 kg N/ha; **N+** = 200 kg N/ha

### 2. Analyse du sol (mai)

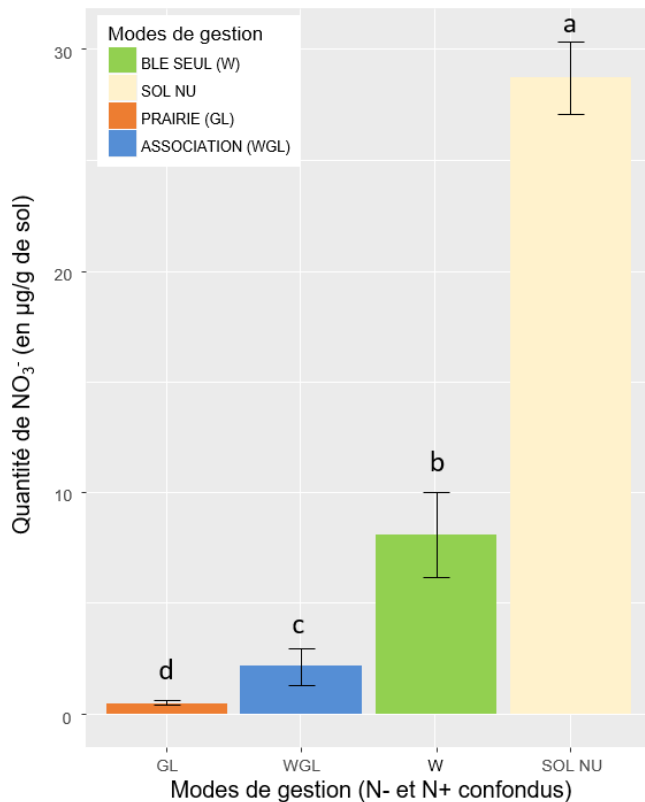


Une analyse de variance a été réalisée sur la concentration en Nmin (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> + NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) entre les différents traitements sur l’horizon superficiel h1 (Figure 24).

La concentration en Nmin est la plus forte dans le sol nu (12,20 g/kg de sol en moyenne) et la plus faible dans les traitements prairiaux (0,56 g/kg de sol). La concentration de Nmin diminue selon le gradient d’intensification (GLN < WGLN < WN). Celle-ci n’est pas significativement différente entre traitement N+ et N- pour chaque mode de gestion.

Cependant, la concentration en Nmin du traitement WN+ (blé seul avec fertilisation forte) tend à se rapprocher de celle du sol nu. Quant au traitement WN-, celui-ci n’est pas significativement différent du blé sur couverture permanente de prairie.

FIGURE 24 : DIAGRAMME DE LA QUANTITE DE N MINERAL NH4+ ET NO3- EN H1 (RECOLTE DE MAI)  
**GLN** = RGA+TB ; **WGLN** = RGA+TB+Blé ; **WN** = Blé  
**N-** = 40 kg N/ha; **N+** = 200 kg N/ha



Une analyse de variance a été réalisée sur la concentration en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> dans l'horizon profond du sol (h3) (Figure 25). La quantité de nitrates est très forte dans le sol nu (28,68 g/kg de sol en moyenne). Cette quantité diminue en sols plantés et est la plus faible dans les sols avec prairie (0,50 g/kg de sol).

De la même façon que pour le Nmin de l'horizon h1, la concentration en nitrates diminue selon le gradient d'intensification (GLN < WGLN < WN).

FIGURE 25 : DIAGRAMME DE LA QUANTITE DE NO<sub>3</sub><sup>-</sup> EN H3 SELON LES MODES DE GESTION (RECOLTE DE MAI)

GL = RGA+TB ; WGL = RGA+TB+Blé ; W = Blé

Une analyse de variance de la minéralisation brute permet de dégager des groupes significativement différents (valeur p = 0.00193\*) (Figure 26). En effet, les traitements GLN+, GLN-, WGLN- et WN+ ont une minéralisation brute (par heure) significativement plus élevée que le sol nu. WGLN+ et WN- ont une minéralisation intermédiaire, ayant tendance à être plus importante que dans le sol nu (0,037 mg N kg<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> en moyenne).

Il est pertinent de remarquer que lors de la récolte de mai, les minéralisations brutes mesurées ici sont d'un ordre de grandeur bien moins important que lors de la récolte de mars.

### 3. Mesures du RPE

Une comparaison de l'évolution des mesures de RPE au cours du temps est réalisée grâce à 4 mesures réparties d'avril à mai.

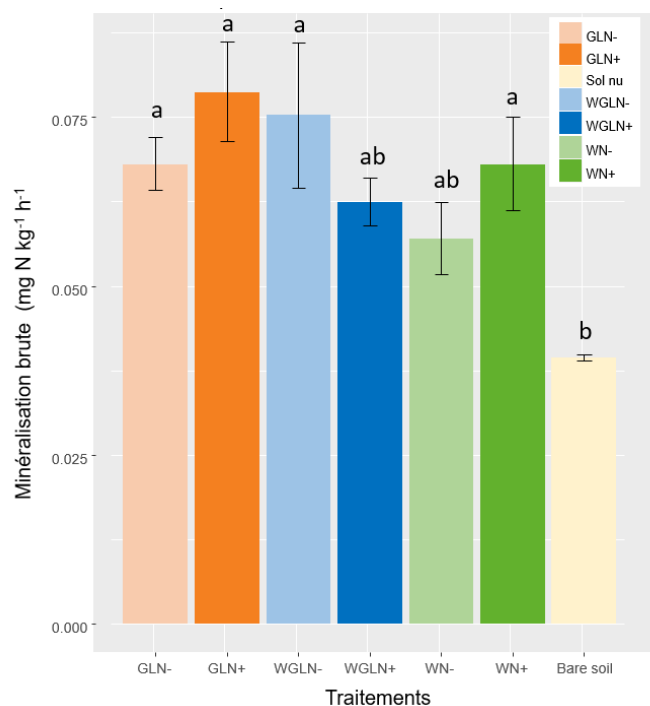


FIGURE 26 : DIAGRAMME DE LA MINERALISATION BRUTE SELON LES TRAITEMENTS N ET MODES DE GESTION (RECOLTE DE MAI)

GLN = RGA+TB ; WGLN = RGA+TB+Blé ; WN = Blé  
N- = 40 kg N/ha ; N+ = 200 kg N/ha

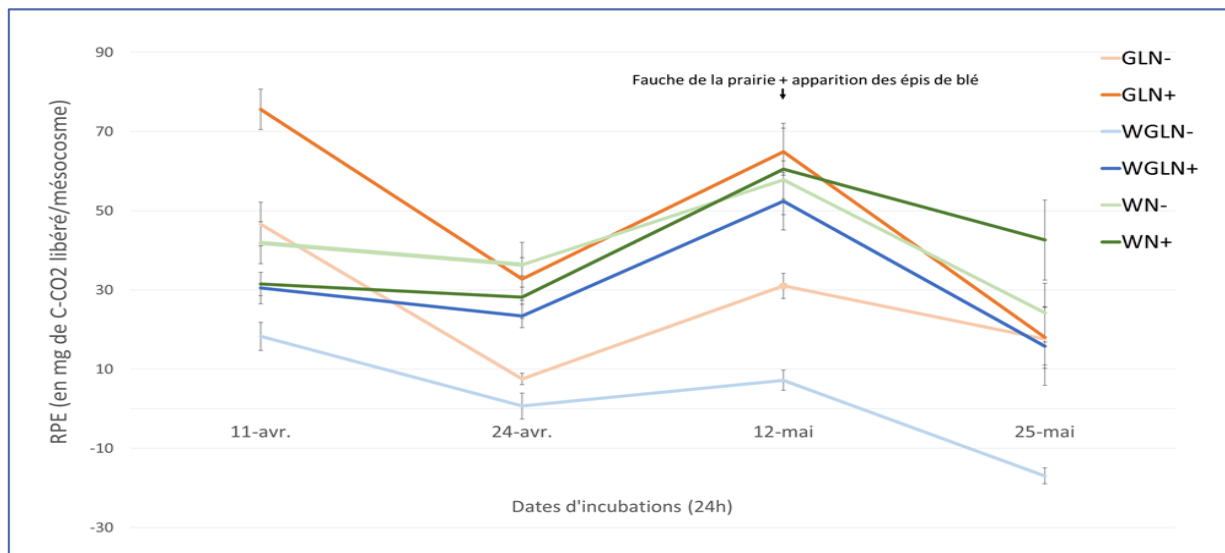


FIGURE 27 : EVOLUTION DU RPE

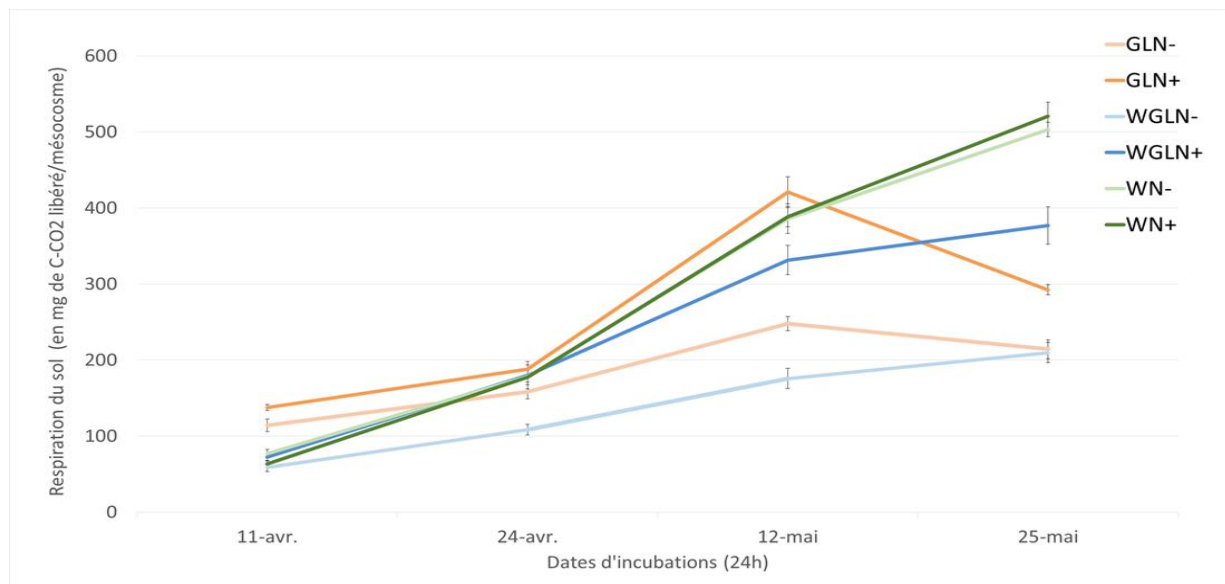


FIGURE 28 : EVOLUTION DE LA RESPIRATION DES PLANTES

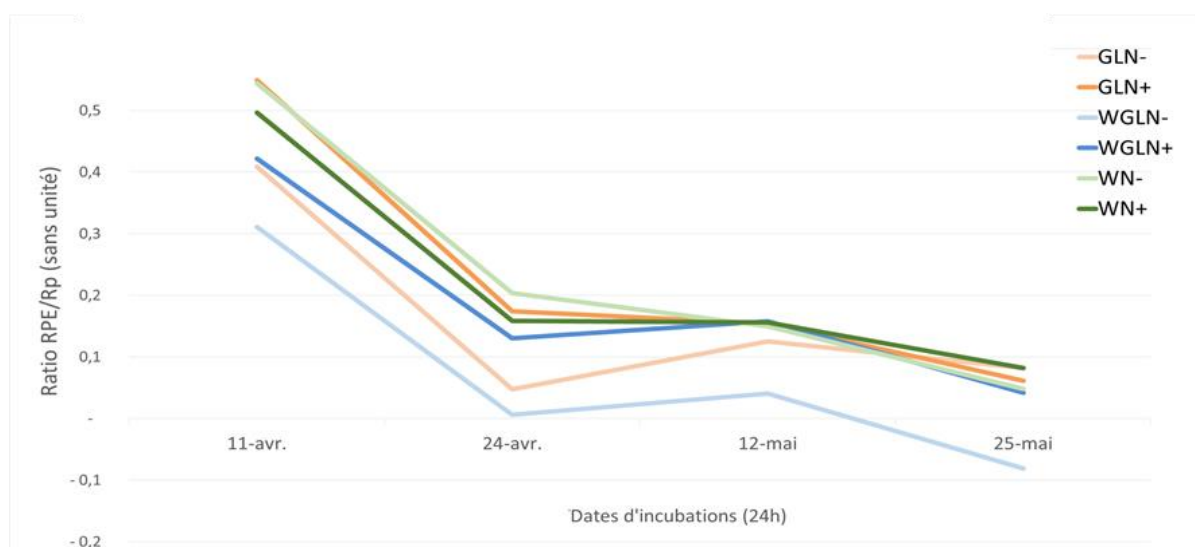


FIGURE 29 : EVOLUTION DU RPE RELATIF

Une évolution globalement en « dents de scie » du RPE peut être observée au travers de ces 5 mesures indépendantes (Figure 27). Pour l'ensemble des traitements, le RPE diminue entre la 1<sup>ère</sup> et la 2<sup>ème</sup> mesure, puis remonte mi-mai, pour ralentir à nouveau fin-mai. Pour les deux traitements prairiaux (GLN- et GLN+), le RPE maximal se situe mi-avril alors qu'il a lieu mi-mai pour les cultures de blés seuls (WN- et WN+).

On remarque que le RPE est très faible (130,83 mg de C-CO<sub>2</sub> libéré/mésocosme en cumulé) pour le traitement WGLN-, c'est-à-dire en association blé-prairie, sous faible fertilisation N. Lors de la 4<sup>ème</sup> mesure, il admet même un RPE négatif, soit un ralentissement de la minéralisation de la MOS par rapport au sol nu. Ainsi, les RPE et RPE cumulé des associations blé-prairie sous fertilisation forte sont toujours strictement supérieurs au cours du temps que les traitements sous faible fertilisation (WGLN+ > WGLN-). Il en est de même pour les traitements prairiaux (GLN+ > GLN-) (Annexe 11). Cependant, les RPE et RPE cumulé des traitements en blé seul sont toujours similaires au cours du temps entre N+ et N- (WN+ ≈ WN-) (Annexe 11).

L'analyse de la respiration des plantes permet de dégager une tendance générale pour l'ensemble des traitements : la respiration de la plante est de plus en plus forte d'avril à mai (Figure 28). Cependant, il existe deux observations divergentes. D'une part, les respirations des plantes en écosystèmes prairiaux chutent entre la 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> mesure (diminution de 14% pour GLN- et 30% pour GLN+), avant d'augmenter à nouveau par la suite. Il n'existe pas de corrélation significative entre RPE et Rp (valeur p = 0.48). Au niveau du RPE relatif à la Rp, la tendance globale est à la baisse entre le mois d'avril et le mois de juin (Figure 29). Cependant, de façon similaire aux variations de RPE, des fluctuations en « dents de scie » entre répétitions sont observées.

Une corrélation significative positive existe, de coefficient 0,89, entre la biomasse aérienne finale et le RPE cumulé montre que plus la biomasse est développée, plus le RPE cumulé est important (valeur p = 0.01465). De la même manière, il existe une corrélation robuste (r = 0,86 ; valeur p = 0.05788) entre Rp cumulée et RPE cumulé (Figure 30). Cela signifie que sur la période d'avril à mai, l'augmentation de la respiration cumulée des plantes est une variable explicative de la hausse du RPE cumulé.

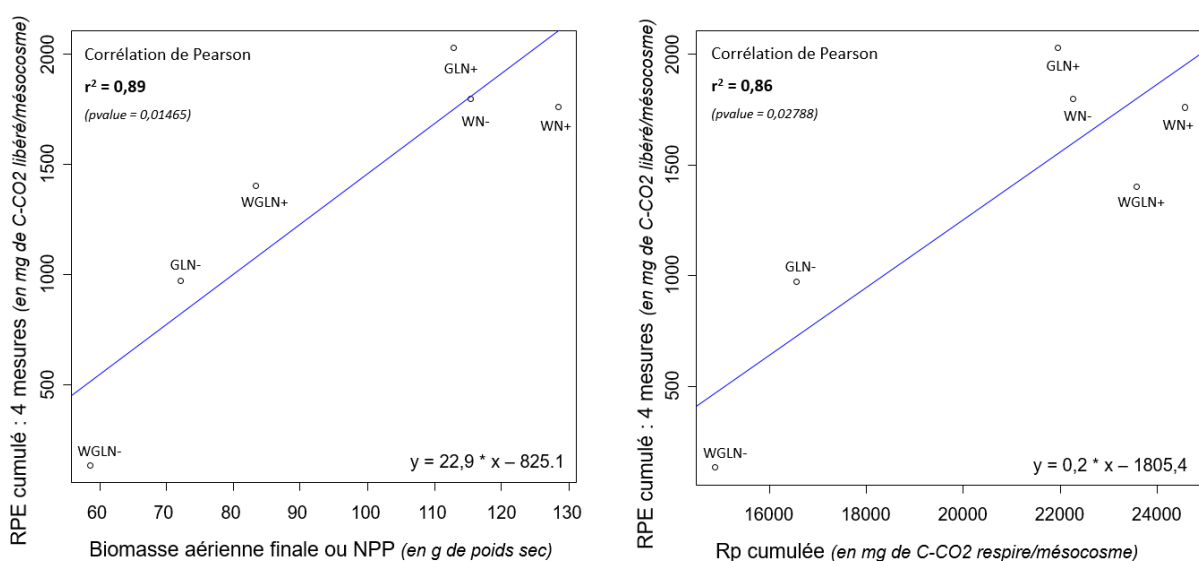


FIGURE 30 : RELATION DE CORRELATION DU RPE CUMULE EN FONCTION DE LA BIOMASSE AERIENNE FINALE (A GAUCHE) ET DE LA RP CUMULEE (A DROITE)

#### 4. Bilan agronomique

L'analyse de variance de la production primaire nette aérienne (NPP), aux termes de la 2<sup>de</sup> fauche et de la « moisson » permet d'observer une biomasse significativement plus élevée lors de fertilisation forte pour la prairie et l'association blé-prairie (Figure 31). En revanche, la biomasse finale des blés seuls est équivalente en N+ et N-.

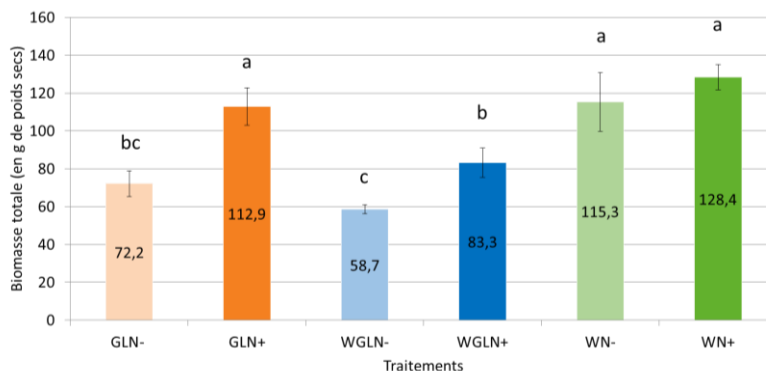


FIGURE 31 : PRODUCTION PRIMAIRE NETTE AERIENNE AU 6 JUILLET SELON LES TRAITEMENTS N ET MODES DES GESTION DES TERRES

GLN = RGA+TB ; WGLN = RGA+TB+Blé ; WN = Blé  
N- = 40 kg N/ha ; N+ = 200 kg N/ha

TABLE 3 : PROPORTION DE TREFLE BLANC DANS LES PRAIRIES

GLN = RGA+TB ; WGLN = RGA+TB+Blé  
N- = 40 kg N/ha ; N+ = 200 kg N/ha

La proportion de trèfle blanc (TB) dans la prairie GLN et WGLN est significativement plus faible en N+ (valeur p = 0,00145\*\*) (Table 3).

% TB moyen dans prairie		
GLN-	(ab)	38.47 %
GLN+	(c)	13.30 %
WGLN-	(a)	55.09 %
WGLN+	(bc)	30.75 %

Le rendement du blé et de la prairie ont été estimé après la moisson de Juillet (Table 4). Les blés en association ont beaucoup moins tallé que le blé seul. De plus, en WGLN-, les épis de blés étaient plus petits et peu remplis, par rapport aux épis de blés en WGLN+. Au contraire, les rendements en grains sont élevés en blé seuls, et particulièrement sous fertilisation forte, bien que le tallage soit équivalent. Entre traitements, le rendement de WGLN- a diminué de 84% par rapport à WN-, et celui de WGLN+, de 58% en comparaison à WN+. Une faible diminution de 62% du rendement en prairie est observée entre WGLN- et GLN-. Sous fertilisation forte, le rendement de la prairie en association avec le blé diminue de 68%, par rapport à la prairie seule. Finalement, en WGLN-, le « land equivalent ratio » (LER) est de 0,76 et de 0,74 pour le traitement WGLN+.

Traitement	Rendement prairie (tMS/ha)	Nombre d'épis par m <sup>2</sup> (capacité de tallage)	Rendement en grains (q/ha)	Evaluation de l'association : Différence de rendement et LER
GLN-	14,73	/	/	Soit - 84 % du WN- et -62% du GLN- <b>LER = 0,76</b>
WN-	/	785,71	92,50	
WGLN-	8,78	275,51	14,82	Soit - 58 % du WN+ et -68% du GLN+ <b>LER = 0,74</b>
GLN+	23,05	/	/	
WN+	/	780,61	116,09	
WGLN+	7,40	321,43	48,48	

TABLE 4 : EVALUATION DU RENDEMENT

GLN = RGA+TB ; WGLN = RGA+TB+Blé ; WN = Blé  
N- = 40 kg N/ha ; N+ = 200 kg N/ha

---

## DISCUSSION

---

### I. Hypothèse 1 : Influence du CO<sub>2</sub> sur le mécanisme de banque

---

#### Influence d'une plus grande disponibilité en CO<sub>2</sub> sur le développement végétal

Un environnement riche en CO<sub>2</sub> a conduit à une augmentation significative de la biomasse totale (+60%), ce qui traduit une photosynthèse plus importante en CO<sub>2</sub>+ (Gosse *et al.*, 1986). L'effet positif d'un enrichissement en CO<sub>2</sub> sur la productivité végétale a été largement démontré dans la littérature (Kimball *et al.*, 1993 ; Rogers et Dahlman 1993). De plus, pour les deux traitements, la respiration végétale (Rp) ralentit légèrement en hiver et augmente au début du printemps, période où l'activité végétale est forte. Pour chacune des trois mesures, la Rp est significativement plus importante en CO<sub>2</sub>+, ce qui traduit également d'une activité végétale plus forte, relative à une biomasse plus développée. En effet, une plus forte disponibilité en CO<sub>2</sub> stimule la photosynthèse, particulièrement dans les plantes en C3 (telles que le Ray-grass) (Rogers *et al.*, 1994).

Une augmentation de la biomasse racinaire et une diminution du shoot/root ratio, toutes deux significatives, en CO<sub>2</sub>+ comparé au CO<sub>2</sub>-, ont également été observées. Celles-ci rejoignent les observations de Jongen *et al.* (1995) sur *L. perenne* et *T. repens*. Les plantes en CO<sub>2</sub>+ investissent donc plus dans le développement de leur organe racinaire. Cela permettrait aux plantes d'intensifier leur exploration du sol afin d'améliorer leur accès à l'eau et aux nutriments du sol (N, P) (Jongen *et al.*, 1995). En effet, les plantes en CO<sub>2</sub>+ ayant une photosynthèse et une croissance plus forte, auraient des besoins en N accentués.

Une analyse de la composition en C et N des plantes (racines et parties aériennes) révèle une augmentation significative du ratio C/N en CO<sub>2</sub>+. Cela signifie que dans cet environnement, les plantes ont des tissus plus riches en énergie (C) et pauvre en nutriments (N) (Jongen *et al.*, 1995). De nombreuses hypothèses coexistent quant aux mécanismes responsables de cette dilution (Taub *et al.*, 2008). Cela pourrait être la simple conséquence d'une augmentation de l'assimilation photosynthétique de C, la diminution du taux spécifique d'assimilation de N par les racines, due à une diminution de la conductance stomatique en CO<sub>2</sub>+, ou encore l'effet d'une diminution du N disponible dans le sol (Kimball *et al.*, 1993 ; Taub *et al.*, 2008).

#### Impact de l'élévation du CO<sub>2</sub> sur la disponibilité en Nmin du sol

En effet, l'analyse de la composition en Nmin du sol montre une forte diminution de la quantité de Nmin dans les sols plantés par rapport au sol nu. La présence de plantes fait donc chuter la concentration en Nmin du sol. Les traitements en CO<sub>2</sub>+ ont visiblement conduit à une utilisation plus importante des ressources du sol en Nmin comparativement aux traitements en CO<sub>2</sub>- (Perveen *et al.*, 2014). Cette observation est en faveur du postulat suivant : la prairie en CO<sub>2</sub>+ exprime des besoins plus importants en N.

#### Conséquence d'une plus forte demande en N de la plante sur le fonctionnement du sol

Un RPE croissant de décembre à mars et significativement plus important en CO<sub>2</sub>+, au cours des 3 mesures, est observé. Il semble donc qu'une demande plus forte en Nmin des plantes en CO<sub>2</sub>+ induit une accélération de la minéralisation de la MOS (Shazhad *et al.*, 2012).



En outre, il existe une forte corrélation positive entre RPE et Rp ( $r = 0,79$ ) (Shazhad *et al.*, 2015). Ainsi, plus la respiration de la plante, c'est-à-dire son activité physiologique, est importante, plus le RPE est fort. Or, cette forte activité végétale en  $\text{CO}_2+$  traduit un flux de C entrant dans le système plante-sol plus important. En effet, en moyenne 17% du C net fixé par la photosynthèse est perdu par les racines (Nguyen, 2003). Il y aurait alors une plus forte allocation de C dans la rhizosphère (Cheng *et al.*, 1999 ; Phillips *et al.*, 2012) sous la forme de rhizodépôts (Rogers *et al.*, 1994) et donc plus de RPE induit, en  $\text{CO}_2+$ . En outre, il est à remarquer que le ratio RPE/Rp n'est pas significativement différent entre les deux traitements  $\text{CO}_2$ . La Rp étant un indicateur du flux entrant de C dans le système plante-sol, cela signifie qu'à apport de C équivalent, le RPE est similaire. Ainsi, la hausse du RPE en  $\text{CO}_2+$  est majoritairement expliquée par une hausse de l'activité physiologique des plantes dans cet environnement.

En parallèle, la méthode du «  $^{15}\text{N}$  pool dilution » a permis d'estimer la capacité de minéralisation brute (ou ammonification) des microorganismes du sol. Tout d'abord, une forte minéralisation brute est constatée dans les sols nus. Celle-ci serait due au type de sol de départ. En effet, avant la mise en pot, le sol de prairie a été fortement remanié, ce qui s'apparente à un profond travail du sol. Or, le travail du sol favorise l'aération du sol et modifie la répartition de la matière organique dans le profil, facilitant son attaque par les microorganismes (Nicolardot *et al.*, 1997 ; Balesdent *et al.*, 2000 ; Vertès *et al.*, 2007), et donc stimule de manière importante la minéralisation de la MOS. De plus, cette forte stimulation de la minéralisation de la MOS, par le retournement d'un sol de prairie, peut perdurer pendant environ un an, avant de s'atténuer (Cohan *et al.*, 2012). Dans cette étude, ce phénomène est donc à l'origine d'un biais non négligeable. En outre, les vitesses de minéralisations brutes diminuent en sols plantés. La minéralisation brute est significativement plus lente en  $\text{CO}_2+$  qu'en  $\text{CO}_2-$ . Ces observations vont à l'encontre du postulat de départ, et des résultats de RPE. Comment expliquer cette contradiction ?

Avant tout, il est important de bien faire la distinction entre ces deux mesures et les mécanismes sous-jacents. La mesure du RPE consiste en la quantification du  $\text{CO}_2$  dégagé par la minéralisation de la MOS, et traduit donc de l'intensité de l'activité des microorganismes décomposeurs de MOS (Stratégie-K) par rapport au sol nu. En revanche, la minéralisation brute représente la quantité de N réellement minéralisée, qui résultent de la décomposition par la biomasse microbienne (de manière active ou passive). Les microorganismes dégradent la MOS par réaction enzymatique, afin d'assimiler du N sous forme ammoniacal (immobilisation brute). Cependant, ce Nmin n'est libéré que lorsque sa disponibilité dépasse les besoins de la microflore (Nicolardot *et al.*, 1997). Ainsi, il est possible que ce décalage soit la conséquence d'un système « hors-équilibre ». En effet, pour toute décomposition de MOS (C et N couplés), le C est aussitôt libéré, alors que le N est utilisé par la biomasse microbienne et ne sera libéré que plus tard, en régime stationnaire.

Ainsi, il semble que dans les sols plantés, l'activité des microorganismes, Stratégie-K, soit stimulée par l'apport de Corg frais (Fontaine *et al.*, 2007), bien que le Nmin ne soit pas libéré par les microorganismes.

#### Adéquation au mécanisme de banque

Ces premières observations concordent avec les prévisions du modèle SYMPHONY (Perveen *et al.*, 2014) sur les premières années, exceptée pour la minéralisation brute. Ainsi, ces observations soutiennent l'existence du mécanisme de banque dans les écosystèmes prairiaux avancée par Fontaine *et al.* (2011) et Perveen *et al.* (2014). Ces résultats sont encourageants pour la poursuite du

dispositif expérimental et montrer à long terme que l'augmentation du CO<sub>2</sub> atmosphérique pourrait conduire à un épuisement des ressources de la MOS (Perveen *et al.*, 2014).

En outre, il n'a pas été possible de tester l'hypothèse concernant l'effet de la présence de légumineuses sur cette période. Cependant, le trèfle blanc s'est fortement développé au printemps. Par la suite, il sera sans doute possible de se positionner sur l'effet de la présence de légumineuse dans ces processus.

## II. Hypothèse 2 : Influence de la disponibilité en N sur le mécanisme de banque selon divers modes de gestion

---

### Influence d'une plus grande disponibilité en N sur le développement végétal

La biomasse totale de tous les traitements a été observée lors de la récolte de mai, afin d'évaluer l'impact de la fertilisation N. Seuls les traitements GLN+ et WGLN+ présentaient une biomasse significativement plus élevée que leur homologue en N-. En effet, une fertilisation élevée stimule la croissance végétale. Au contraire, le blé seul s'est développé de manière équivalente sous fertilisation faible et forte. Le sol nu dans lequel le blé a été planté avait une concentration en Nmin élevée (estimée à environ 200 kg N/ha) *via* une forte minéralisation due au remaniement du sol. Ainsi la disponibilité en Nmin du blé N- est aussi forte que la concentration visée en N+ (doublée par rapport à la concentration souhaitée). Or, au-delà d'une certaine fertilisation, il y a une stabilisation de la croissance végétale (Meynard *et al.*, 1981)

### Disponibilité en Nmin du sol

Au regard des concentrations en Nmin de l'horizon superficiel, celles-ci sont faibles en prairies et associations blé-prairie. La disponibilité en Nmin est bien plus importante en blé seul, notamment en N+, où la concentration en Nmin se rapproche de celle des sols nus. Ces observations valident les interprétations ci-dessus. De plus, pour les traitements avec prairie (GLN et WGLN), il n'existe pas de différence significative entre N+ et N-. Il est alors probable que la majorité du Nmin, apporté par la fertilisation, ait profité à la croissance végétale.

La concentration en NO<sub>3</sub><sup>-</sup> présente en profondeur est un indicateur du potentiel de lixiviation qui pourra avoir lieu à l'autonome/hiver (Mariotti, 1997 ; Recous *et al.*, 1997). Ces résultats mettent en évidence que les sols nus, ainsi que les cultures conventionnelles, ont un fort potentiel de lixiviation, tandis que ce potentiel est faible en prairie (Recous *et al.*, 1997). Dans cette étude, il est clair que la présence de prairie dans l'association blé-prairie a permis de réduire considérablement ce potentiel de lixiviation.

### Observation du fonctionnement du sol au travers des différents traitements

Le développement végétal et la disponibilité en Nmin varient donc, respectivement, en fonction de la fertilisation azotée, et du mode de gestion. Quels en sont les conséquences sur le fonctionnement du sol ?

En ce qui concerne, la vitesse de minéralisation brute, un changement de l'ordre de grandeur pour tous les traitements entre mars et mai, et notamment dans le sol nu (-83%) est observé. Ce témoin « sol nu » permet d'identifier un ralentissement important de la vitesse de minéralisation brute, en majorité induite par le remaniement du sol prairial. En mai, tous les traitements (sol plantés) présentent une minéralisation brute significativement supérieure au sol nu. La présence de plantes permet donc de stimuler l'activité de décomposition de la MOS de 86% en moyenne comparé au sol

nu. Bien que des vitesses de minéralisation brutes élevées soient attendues dans les écosystèmes prairiaux, en raison d'un fort potentiel d'organisation sous prairie (Recous *et al.*, 1997), il n'existe pas de différence selon le mode de gestion. Il semble que le sol utilisé présente encore à court terme toutes les caractéristiques d'un sol prairial, et non d'un sol typique de cultures annuelles conventionnelles (WN).

D'autre part, le RPE a été mesuré pour tous les traitements à quatre reprises et s'est révélé très variable. Différentes fluctuations notables du RPE et de la Rp au cours du temps ont été identifiées. Leurs diminutions simultanées pourraient être expliquées par plusieurs facteurs physiologiques, météorologiques et anthropiques :

- Au cours de la mesure du 24 avril, tous les RPE chutent. En effet, il est à noter une forte baisse des températures (et événement neigeux) quelques jours avant la mesure du 24 avril. En effet, les réactions enzymatiques qui se produisent lors de la minéralisation sont sous l'influence de la température. Ce lien a été décrit à l'aide de l'équation d'Arrhenius (1889).
- Une première fauche a été réalisée le 12 mai, juste après la 6<sup>ème</sup> mesure de RPE (traitements GLN). Cette coupe pourrait être à l'origine de la diminution simultanée du RPE et de la Rp de l'écosystème prairial entre les deux dates de mai. En effet, selon Shazhad *et al.* (2012), les coupes de parties aériennes sont responsables d'une réduction immédiate du RPE. Suite à la diminution de la biomasse et donc de la photosynthèse, l'assimilation de N par la plante est plus faible. La demande de la plante serait alors amoindrie et la minéralisation de la MOS diminuerait. Il a été observé, pour *L. perenne*, que cette réduction de la minéralisation de la MOS pouvait perdurer près d'un mois après la coupe (Shazhad *et al.*, 2012).

De plus, bien que la Rp ait tendance à s'intensifier d'avril à mai, le RPE connaît des variations importantes. On assiste notamment à un « décrochage » entre ces deux variables dans les traitements en présence de blé lors de la dernière mesure (Rp augmente et RPE diminue). Ainsi, sur cet ensemble de mesures, il n'existe pas de corrélation entre Rp et RPE. De plus, une diminution du RPE relatif est observée sur la période d'avril à mai. Cela signifie que malgré un flux entrant de C dans le système plantes-sol (Rp) plus important, le taux de minéralisation de MOS baisse. Ce phénomène pourrait résulter d'une réduction de la quantité de C réellement alloué à la rhizosphère (baisse du taux de rhizodépôts libérés). Or, d'après la littérature, l'intensité de la rhizodéposition augmente chez les jeunes plants, puis diminue au début de la phase générative, et semble suivre les besoins nutritionnels des plantes (Kuzakov, 2002). Ainsi, il est probable qu'aux alentours de la fin du printemps/début d'été, les plantes exsudent moins, puisqu'elles entrent en phase générative. Par exemple, il est à remarquer que la diminution du RPE des blés seuls correspond à l'apparition des premiers épis de blés. Pendant cette période, les besoins de la plante en N sont faibles car l'activité principale est le remplissage des grains, qui consiste en la réallocation du N de la plante vers les épis (Martre et Deswarte, 2014). Conjecturer une diminution de l'exsudation, et par conséquent de l'apport de C frais au sol, semble pouvoir expliquer un ajustement du RPE à la baisse lorsque les besoins sont faibles, tandis que la Rp reste forte.

#### Conséquence de la fertilisation N sur les besoins de la plante et l'offre du sol

En outre, bien que le RPE ne soit pas corrélé à la Rp ponctuelle, il existe un lien robuste entre le RPE cumulé et la biomasse finale ( $r = 0,89$ ), ainsi que la Rp cumulée ( $r = 0,86$ ), comme montré par Shazhad *et al.* (2015). En effet, la biomasse finale est un indicateur de l'activité photosynthétique globale d'un individu (Rp) et de ses besoins nutritionnels. Ainsi, malgré sa variabilité, le RPE reflète à

long terme les besoins des plantes en N. Ces résultats préliminaires sont encourageants pour montrer la présence d'un ajustement entre les besoins de la plante et l'offre du sol.

Dans l'ensemble, le RPE est plus important en N+. Cette différence est significative pour la prairie et l'association blé-prairie, où la biomasse est nettement plus développée en N+. Cependant, il n'existe pas de différence significative du RPE dans les deux traitements de blé conventionnel, à l'instar de la biomasse finale. Finalement, lorsque la fertilisation N a favorisé la croissance végétale, la plante exprimerait des besoins croissants en N, suite à l'épuisement du Nmin disponible issu de la fertilisation. La rhizodéposition pourrait alors être plus forte (Nguyen, 2003). Il résulte de cette stimulation initiale, un RPE plus fort, qui pourrait *in fine* libérer plus de N (la minéralisation brute devrait alors augmenter).

#### Adéquation au mécanisme de banque

Finalement, les résultats suivants ne permettent pas de valider l'hypothèse de départ et les prédictions du modèle SYMPHONY. En effet, au regard de la littérature scientifique, ces résultats semblent à l'encontre des attentes (Liljeroth *et al.*, 1994 ; Cheng *et al.*, 1999, Shazhad *et al.*, 2012). Cependant, ces expériences ne considéraient pas la capacité des plantes à absorber le N apporté par la fertilisation, et ainsi à rendre la rhizosphère limitée en N. Dans la littérature, et selon le phénomène d'« utilisation préférentielle du substrat » (Cheng, 1999), la minéralisation de la MOS serait réduite en faveur de l'utilisation de substrats plus facilement disponibles. Or, dans le cas présent, la disponibilité en Nmin n'est pas significativement différente entre traitements N+ et N-, et ne peut constituer un facteur explicatif influençant le RPE. Cette étude présente donc une approche globale, en considérant l'ensemble du système plante-sol et leurs interactions, au sein de plusieurs modes de gestion. Cependant, évaluer l'influence de la fertilisation N sur ce système n'est pas aisé. En effet, en raison de la compétition entre racines et microorganismes, des processus concurrents affectent simultanément le Nmin et le devenir de celui-ci est incertain (Recous *et al.*, 1997).

En outre, d'autres études, n'ayant pas révélé d'effet significatif de la fertilisation sur le RPE, soulèvent l'influence du développement végétal plus ou moins important selon les traitements et espèces (Chen *et al.*, 2003). Les analyses de biomasses montrent une abondance significativement plus élevée du *T. repens* en traitement WGLN- et GLN-. L'apport de N par fertilisation a changé les proportions de ray-grass/trèfle blanc dans les prairies (Soussana et Arregui, 1995). Ainsi, en N-, la présence de trèfle, légumineuse capable de fixer de manière symbiotique le N atmosphérique, permettrait d'enrichir le sol en N, et serait bénéfique à la nutrition azotée de la graminée (Soussana et Arregui, 1995). Analyser le N présent dans les tissus de chaque espèce nous permettrait de confirmer ou non un mécanisme de facilitation entre les deux espèces. En revanche, en N+, la proportion de trèfle est réduite. Les besoins du ray-grass en N dépendraient uniquement de l'offre du sol. Cet effet serait accentué par l'augmentation de la biomasse et donc des besoins totaux en N du ray-grass. *In fine*, un milieu enrichi en N par fertilisation pourrait hypothétiquement présenter des besoins si forts, que le Nmin aurait tendance à y être limitant (N+ → N-).

#### Influence du mode de gestion

En outre, l'influence du mode de gestion sur la synchronisation sol-plante n'a pu être clairement observée à court terme. Pour le moment, le dispositif et l'historique du sol prairial utilisés sont encore trop récents pour que les caractéristiques propres à chaque mode de gestion dans les mésocosmes se rapprochent des conditions réelles.

Malgré tout, les modes de gestion prairie et association blé-prairie suggèrent une meilleure synchronisation sol-plante en N (faible potentiel de lixiviation). Cependant, en WGLN-, le RPE est constamment faible, en lien avec une biomasse réduite. Ainsi, il semble que la compétition pour le Nmin entre graminées (ray-grass et blé) soit trop forte et défavorise le blé. En effet, une chute du rendement en blé de 84% est observée. Le LER est de 0,76 ce qui traduit une perte de rendement de l'association par rapport aux cultures seules, puisque le rendement de la prairie a également chuté de 62%.

En WGLN+, le rendement de la prairie diminue de 68% par rapport au GLN+. En effet, des coupes successives ont été effectuées pour favoriser le blé. Malgré tout, il semble que le blé ait été pénalisé, avec une chute du rendement en grains de 58% en WGLN+. Le blé serait donc un mauvais compétiteur pour les nutriments dans l'association blé-prairie. Cependant, il est à noter que le rendement du blé seul est particulièrement élevé avec 116 q/ha en WN+, en comparaison à un rendement moyen de la variété estimé à 94,4 q/ha en semis d'automne (Saaten Union, 2015). En effet, dans ce sol prairial riche en nutriments, il semble que le blé seul se trouve dans des conditions optimales, avec un potentiel maximal de rendement. A long terme, l'association blé-prairie devrait être favorisée et pourrait présenter un avantage productif, comparativement au blé seul, où le sol aura tendance à s'appauvrir. Le LER est équivalent en WGLN+ et WGLN-.

Finalement, ce bilan agronomique n'est que provisoire, une année complète est nécessaire. Il sera notamment intéressant de voir comment le fonctionnement du sol évolue à partir de Juillet en l'absence de blé. Une désynchronisation en raison de période de sol nu dans les systèmes de cultures conventionnels est attendue. De plus, l'absence de blé dans les associations après moissons pourrait permettre une recrudescence de la croissance prairiale, notamment en WGLN-.

### III. Limites et perspectives

---

Finalement, la limite principale rencontrée lors de cette étude réside dans l'utilisation d'un sol prairial remanié. Celui-ci est à l'origine d'un artefact de départ, qui devrait s'effacer au cours du temps. De surcroît, la qualité des résultats issus de la méthode de « <sup>15</sup>N pool dilution » sont discutables. En effet, le protocole exige de nombreuses étapes et manipulations qui augmentent le risque d'erreurs. De plus, cette méthode préconise l'utilisation de sol tamisé afin que le marquage au <sup>15</sup>N soit homogène, or le tamisage pourrait fortement perturber les microorganismes. Il semble également que le temps d'incubation (24h) ait été trop court afin de mesurer les processus microbiens. Il serait intéressant de comparer ces résultats avec des incubations plus longues (une semaine par exemple). En outre, des difficultés liées aux marquages <sup>13</sup>C multi-espèces ont été rencontrés. En effet, selon leur physiologie (fractionnement isotopique) et leur stade de développement (marquage non stable), des différences dans le marquage des espèces et au cours du temps ont été décelées. L'utilisation d'un ratio en fonction de l'abondance de chaque espèce dans les mésocosmes, basée sur des coupes, est discutable.

A présent, il serait pertinent d'observer comment ces paramètres évoluent au fil du temps afin de valider ou réfuter la stabilité de ce mécanisme de banque. Tout d'abord, la synchronisation entre l'offre du sol et la demande semble résulter d'un équilibre s'installant à long terme (Perveen *et al.*, 2014). De plus, une étude de plus longue durée pourrait également permettre d'effacer l'artefact de la minéralisation brute. Enfin, observer comment le fonctionnement du sol évoluera au fil des saisons, au travers des différents modes de gestions apportera de précieuses informations.

En outre, identifier les communautés microbiennes est essentiel pour étudier le mécanisme de banque et le changement de communautés en fonction des demandes de la plante. Les analyses de biomasses et communautés microbiennes à venir, permettront sans doute de répondre aux hypothèses formulées, et aux prédictions du modèle SYMPHONY (diminution du ratio Stratégie-r/Stratégie-K en CO<sub>2</sub>+ par exemple) (Perveen *et al.*, 2014). De plus, des mesures de lixiviation réelle en fin d'année permettront de confirmer ou non les hypothèses relatives aux modes de gestion. Il sera également possible de calculer l'activité photosynthétique réelle des plantes, et *in fine* de réaliser des bilans globaux de C (grâce aux mesures continues des échanges de CO<sub>2</sub> notamment), afin d'observer à long terme des éventuels changements dans les stocks de MOS.

---

## CONCLUSION

---

En conclusion et dans un contexte de changements globaux, l'effet de la disponibilité en CO<sub>2</sub> d'une part et, en N d'autre part, sur le mécanisme de banque, ont été testés, de manière indépendante, sur différents modes de gestion des terres.

Ce projet de recherche est tout à fait innovant de par les modalités testées. En effet, bien que l'effet d'une augmentation de la disponibilité en CO<sub>2</sub> atmosphérique sur la végétation et la microflore du sol ait été largement étudié (Rogers *et al.*, 1994 ; Jongen *et al.*, 1995 ; Phillips *et al.*, 2012), son effet sur la synchronisation sol-plante n'a été que peu observé. De plus, cette étude constitue la première à analyser le concept théorique de mécanisme de banque, par le biais d'une approche globale et systémique, à l'échelle du mode de gestion des terres.

Dans un premier temps, une augmentation significative de la biomasse végétale, de l'appareil racinaire et du ratio C/N des plantes, a été observée en milieu enrichi en CO<sub>2</sub>. Ces changements drastiques du développement végétal ont eu des répercussions importantes sur le fonctionnement du sol. Bien que la minéralisation brute soit faible dans les deux traitements, une augmentation significative du RPE a été mesurée en CO<sub>2</sub>+. L'accélération de la minéralisation de la MOS est donc plus forte en CO<sub>2</sub>+ afin de répondre aux besoins accrus des plantes. Ces résultats permettent de valider à court terme les prévisions du modèle SYMPHONY sur l'existence d'un ajustement de l'offre du sol à la demande des plantes en N (Perveen *et al.*, 2014).

Dans un second temps, l'application d'une forte fertilisation N en prairie et association blé-prairie semble favoriser la croissance végétale, ce qui a conduit à un appauvrissement en N<sub>min</sub> du sol et en réponse, à une augmentation du RPE en N+. Ces résultats ne permettent pas de valider l'hypothèse posée quant à l'influence de la fertilisation N sur le RPE, mais ouvre sur la nécessité de considérer le devenir du N dans le système sol-plante. De plus, les résultats préliminaires ne nous permettent pas de conclure sur l'influence des modes de gestion sur la synchronisation sol-plante. Cependant, l'association blé-prairie semble avoir un fonctionnement plus proche de l'écosystème prairial et a notamment permis une forte réduction du potentiel de lixiviation, ce qui suggère une meilleure synchronisation.

Ces résultats soulèvent donc maintes interrogations quant au devenir de cette synchronisation à plus long terme. Il est essentiel de maintenir le dispositif pendant une plus longue période afin de mieux comprendre l'effet des saisons, en fonction des modes de gestion. De plus, des éléments clés de la compréhension plus fine des processus en place résident dans l'analyse à venir des communautés microbiennes (Fontaine *et al.*, 2003).

Par ailleurs, il semble primordial de prendre en compte la synchronisation entre l'offre du sol et la demande de la plante dans la conception d'agrosystèmes innovants, face aux multiples enjeux actuels, tels que la séquestration du C, et la limitation des pertes en N. En effet, Il semble qu'un mode de gestion agroécologique, par l'association du blé et de la prairie, permet de réduire la lixiviation. Par ailleurs, la présence de plante pérenne pourrait favoriser la séquestration de C. Ainsi, il serait pertinent de réaliser sur une année un bilan environnemental, avec la vraie lixiviation et bilan C, afin d'évaluer les services écosystémiques rendus par cet agrosystème (Doré *et al.*, 2011).

Outre des bénéfices environnementaux, l'agroécologie permet une diversification des activités et des débouchés grâce aux associations culturales. En effet, le rendement du blé est réduit en association, mais à celui-ci s'ajoute un rendement complémentaire et non négligeable en fourrage sur une même surface. Cependant, l'association culturale proposée ici ne semble pas optimale. Il semble que le blé ait été un faible compétiteur pour le Nmin. Il serait judicieux de sélectionner des variétés plus compétitives ou d'entrevoir d'autres types d'associations. Il existe, par exemple, de nombreux essais de céréales en association avec des légumineuses telles que la féverole, le pois, le lupin ou encore le pois-chiche (Perfcom, 2012).

Finalement, dans la poursuite des recherches sur la synchronisation sol-plante, il est nécessaire d'envisager des études à l'échelle de la parcelle, et en lien avec les agriculteurs, afin de tendre à la conception d'agrosystèmes favorisant cette synchronisation.



---

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

---

- ANDREWS J.A., HARRISON K.G., MATAMALA R., SCHLESINGER W.H. (1999). Separation of root respiration from total soil respiration using carbon-13 labeling during free-air carbon dioxide enrichment (FACE). *Soil Science Society of America Journal*, vol. 63, 5, 1429–1435.
- BALESDENT J., CHENU C., BALABANE M. (2000). Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and tillage research*, vol. 53, 3, 215–230.
- BALESDENT J., CHENU C. (2009). Le sol et le recyclage de la matière vivante. In : BRUCKLER L., BALESDENT J., STENGEL P. Le dossier SOL, INRA Mensuel les Dossiers. Versailles, Quae, p. 38-41.
- BERNOUX M., CHENU C., BLANCHART E., EGLIN T., BISPO A., BARDY M., KING D. (2011). Le programme GESSOL 2: Impact des pratiques agricoles sur les matières organiques et les fonctions des sols. *Étude et Gestion des Sols*, vol.18, 3, 137–145.
- BINGEMAN C.W., VARNER J.E, MARTIN W.P. (1953). The effect of the addition of organic materials on the decomposition of an organic soil. *Soil Science Society of America Journal*, vol. 17, 1, 34–38.
- BREMER E., KUIKMAN P. (1997). Influence of competition for nitrogen in soil on net mineralization of nitrogen. *Plant and soil*, vol. 190, 1, 119–126.
- CANADELL J.G., LE QUÉRE C., RAUPACH M.R, FIELD C.B, BUITENHUIS E.T., CIAIS P., CONWAY T.J., GILLETT N.P., HOUGHTON R.A., MARLAND G. (2007). Contributions to accelerating atmospheric CO<sub>2</sub> growth from economic activity, carbon intensity, and efficiency of natural sinks. *Proceedings of the national academy of sciences (PNAS)*, vol. 104, 47, 18866–18870.
- CELLIER P., GERMON J.C., HENAULT C., GENERMONT S. (1997). Les émissions d'ammoniac (NH<sub>3</sub>) et d'oxydes d'azote (NO<sub>x</sub> et N<sub>2</sub>O) par les sols cultivés : Mécanismes de production et quantification des flux. In : LEMAIRE G. & NICOLARDOT B. *Maitrise de l'azote dans les agrosystèmes*, Les Colloques de l'INRA. Paris, INRA-Editions, vol. 83, p. 25-37.
- CHEN R., SENBAYRAM M., BLAGODATSKY S., MYACHINA O., DITTERT K., LIN X., BLAGODATSKAYA E., KUZUYAKOV Y. (2014). Soil C and N availability determine the priming effect: microbial n mining and stoichiometric decomposition theories. *Global Change Biology*, vol. 20, 7, 2356-2367.
- CHENG W. (1999). Rhizosphere feedbacks in elevated CO<sub>2</sub>. *Tree physiology*, vol. 19, 313–320.
- CHENG W., JOHNSON D.W., FU S. (2003). Rhizosphere effects on decomposition: Control of plant species, phenology, and fertilization. *Soil Science Society of America Journal*, vol. 67, 5, 1418–1427.
- COHAN J-P., VERTES F., BESNARD A., HANOCQ D., GRALL J., PROTIN P-V., LAURENT F. (2012). Impact des retournements des prairies sur la minéralisation de l'azote du sol : conséquences pour la gestion de la fertilisation. In : Arvalis-Institut du Végétal et INRA Agrocampus Ouest. *Actes de la journée de synthèse scientifique organisée par les Chambres d'Agriculture de Bretagne*. Ploërmel, 41-44.

DALENBERG J.W., JAGER G. (1989). Priming effect of some organic additions to <sup>14</sup>C-labelled soil. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 21, 3, 443–448.

DORÉ T., MAKOWSKI D., MALEZIEUX E., MUNIER-JOLAIN N., TCHAMITCHIAN M., TITTONELL P. (2011). Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy*, vol. 34, 4, 197-210.

EXPERTISE SCIENTIFIQUE COLLECTIVE INRA. (2009). Stocker du carbone dans les sols agricoles de France ?. In : BRUCKLER L., BALESSENT J., STENGEL P. Le dossier SOL, INRA Mensuel les Dossiers. Versailles, Quae, p. 54-56.

FAO. (2011). The state of the world's land and water resources for food and agriculture (SOLAW): Managing systems at risk. Rome, Food and Agriculture Organization of the United States and London, Earthscan, 285 p.

Disponible sur < [www.fao.org/docrep/017/i1688e/i1688e.pdf](http://www.fao.org/docrep/017/i1688e/i1688e.pdf) > (consulté le 27 mai 2017).

FAO. (2017). The future of food and agriculture: Trends and challenges. Rome, Food and Agriculture Organization of the United States, 163 p.

Disponible sur < [www.fao.org/3/a-i6583e.pdf](http://www.fao.org/3/a-i6583e.pdf) > (consulté le 8 juillet 2017).

FONTAINE S., BARDOUX G., ABBADIE L., MARIOTTI A. (2004a). Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters*, vol. 7, 4, 314-320.

FONTAINE S., BARDOUX G., BENEST D., VERDIER B., MARIOTTI A., ABBADIE L. (2004b). Mechanisms of the priming effect in a savannah soil amended with cellulose. *Soil Science Society of America Journal*, vol. 68, 1, 125-131.

FONTAINE S., BAROT S. (2005). Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation: Modelling long-term SOM dynamics. *Ecology Letters*, vol. 8, 10, 1075-1087.

FONTAINE S., BAROT S., BARRE P., BDIQUI N., MARY B., RUMPEL C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, vol. 450, 7167, 277-80.

FONTAINE S., HENAULT C., AAMOR A., BDIQUI N., BLOOR J.M.G., MAIRE V., MARY B., REVAILLOT S., MARON P.A. (2011). Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 43, 1, 86-96.

FONTAINE S., MARIOTTI A., ABBADIE L. (2003). The priming effect of organic matter: a question of microbial competition?. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 35, 6, 837-843.

GOSSE G., VARLET-GRANCHER C., BONHOMME R., CHARTIER M., ALLIRAND J.M., LEMAIRE G. (1986). Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, vol. 6, 1, 47–56.

HELAL H.M., SAUERBECK D. (1986). Effect of plant roots on carbon metabolism of soil microbial biomass. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenk*, vol. 149, 181-188.

INRA. <[www.inra.fr](http://www.inra.fr)>. (consulté le 5 juin 2017).

JENKINSON D.S., FOX R.H., RAYNER J.H. (1985). Interactions between fertilizer nitrogen and soil nitrogen-the so-called 'priming' effect. *Journal of Soil Science*, vol. 36, 425-444.

JONES D.L., NGUYEN C., FINLAY R.D. (2009). Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, vol. 321, 5-33.

JONGEN M., JONES M.B., HEBEISEN T., BLUM H., HENDREY G. (1995). The effects of elevated CO<sub>2</sub> concentrations on the root growth of *Lolium perenne* and *Trifolium repens* grown in a FACE\* system. *Global Change Biology*, vol. 1, 5, 361-371.

KIMBALL B. A., MAUNEY J. R., NAKAYAMA F. S., IDSO S. B. (1993). Effects of elevated CO<sub>2</sub> and climate variables on plants. *Journal of Soil and Water Conservation*, vol. 48, 1, 9-14.

KIRKHAM D., BARTHOLOMEW W.V. (1954). Equations for following nutrient transformations in soil, utilizing tracer data. *Soil Science of America Proceedings*, vol. 18, 33-34.

KNOPS J.M.H., TILMAN D. (2000). Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. *Ecology*, vol. 81, 1, 88-98.

KUZYAKOV Y., FRIEDEL J.K., STAHR K. (2000). Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 32, 1485-1498.

KUZYAKOV Y. (2002). Review: factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, vol. 165, 4, 382-396.

LAL R. (2011). Sequestering carbon in soils of agro-ecosystems. *Food Policy*, vol. 36, 33-39.

LAL R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *Science*, vol. 304, 5677, 1623-1627.

LEAVITT S.W., PAUL E.A., GALADIMA A., NAKAYAMA F.S., DANZER S.R., JOHNSON H., KIMBALL B.A. (1996). Carbon isotopes and carbon turnover in cotton and wheat FACE experiments. *Plant and Soil*, vol. 187, 2, 147-155.

LILJEROTH E., KUIKMAN P., VAN VEEN J.A. (1994). Carbon translocation to the rhizosphere of maize and wheat and influence on the turnover of native soil organic matter at different soil nitrogen levels. *Plant and Soil*, vol. 161, 2, 233-240.

LÖHNIS F. (1926). Nitrogen availability of green manures, *Soil science*, vol. 22, 4, 253-290.

MANLAY R.J., FELLER C., SWIFT M.J. (2007). Historical evolution of soil organic matter concepts and their relationships with the fertility and sustainability of cropping systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, vol. 119, 3-4, 217-233.

MARIOTTI A. (1997). Introduction : Quelques réflexions sur le cycle biogéochimique de l'azote dans les agrosystèmes. In : LEMAIRE G. & NICOLARDOT B. *Maitrise de l'azote dans les agrosystèmes*, Les Colloques de l'INRA. Paris, INRA-Editions, vol. 83, p. 9-22.

MARTRE P., DESWARTE J-C. (2014). Comprendre l'élaboration des protéines dans le grain. Blé tendre : produire des protéines pour tous les débouchés (Arvalis-Institut du Végétal), Paris. Disponible sur < <https://www.arvalisinstitutduvegetal.fr/> > (consulté le 23 août 2017).

MARY B., RECOUS S., ROBIN D. (1998). A model for calculating nitrogen fluxes in soil using <sup>15</sup>N tracing. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 30, 14, 1963–1979.

MEYNARD J.M, BOIFFIN J., CANEILL J., SEBILLOTTE M. (1981). Elaboration du rendement et fertilisation azotée du blé d'hiver en Champagne crayeuse. *Agronomie*, vol. 1, 9, 795-806.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL. (2000). Clean Coastal Waters: Understanding and Reducing the Effects of Nutrient Pollution. Washington D.C, National Academy Press, 428 p.

NGUYEN C. (2003). Rhizodeposition of organic c by plant: Mechanisms and controls. *Agronomie*, vol.23, 5-6, 375-396.

NICOLARDOT B., MARY B., HOUOT S., RECOUS S. (1997). La dynamique de l'azote dans les sols cultivés. In : LEMAIRE G. & NICOLARDOT B. *Maitrise de l'azote dans les agrosystèmes*, Les Colloques de l'INRA. Paris, INRA-Editions, vol. 83, p. 87-103.

PAUSTIAN K., ANDREN O., JANZEN H.H., LAL R., SMITH P., TIAN G., TIESSEN H., VAN NOORDWIJK M., WOOMER P.L. (1997). Agricultural soils as a sink to mitigate CO<sub>2</sub> emissions. *Soil Use and Management*, vol. 13, 230-244.

PERFCOM (2012). Les cultures associées céréales/légumineuses.

PERVEEN N., BAROT S., ALVAREZ G., KLUMPP K., MARTIN R., RAPAPORT A., HERFURTH D., LOUAULT F., FONTAINE S. (2014). Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: A modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biology*, vol. 20, 4, 1174-1190.

PHILLIPS R.P., MEIER I.C., BERNHARDT E.S., GRANDY A.S., WICKINGS K., FINZI A.C. (2012). Roots and fungi accelerate carbon and nitrogen cycling in forests exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Ecology Letters*, vol. 15, 9, 1042-1049.

RECOUS S., LOISEAU P., MACHET J.M., MARY B. (1997). Transformations et devenir de l'engrais sous cultures annuelles et sous prairies. In : LEMAIRE G. & NICOLARDOT B. *Maitrise de l'azote dans les agrosystèmes*, Les Colloques de l'INRA. Paris, INRA-Editions, vol. 83, p. 105-120.

ROGERS H.H., DALHMAN R.C. (1993). Crop responses to CO<sub>2</sub> enrichment. *Vegetatio*, vol. 104/105, 117-131.

ROGERS H.H., RUNION G.B., KRUPA S.V. (1994). Plant responses to atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution*, vol. 83, 1-2, 155–189.

SAATEN UNION (2015). Semis tardifs : la solution Lennox ! [En ligne]. Disponible sur <[www.saatenunion.fr/index.cfm/article/8905.html](http://www.saatenunion.fr/index.cfm/article/8905.html)>

SHAHZAD T., CHENU C., REPINÇAY C., MOUGIN C., OLLIER J-L., FONTAINE S. (2012). Plant clipping decelerates the mineralization of recalcitrant soil organic matter under multiple grassland species. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 51, 73-80.

SHAHZAD T., CHENU C., GENET P., BAROT S., PERVEEN N., MOUGIN C., FONTAINE S. (2015). Contribution of exudates, arbuscular mycorrhizal fungi and litter depositions to the rhizosphere priming effect induced by grassland species. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 80, 146-155.

SIMON J.C., PEYRAUD J.L., DECAU M.L., DELABY L., VERTES F., DELAGARDE. (1997). Gestion de l'azote dans les systèmes prairiaux pâturés permanents ou de longue durée. In : LEMAIRE G. & NICOLARDOT B. *Maitrise de l'azote dans les agrosystèmes*, Les Colloques de l'INRA. Paris, INRA-Editions, vol. 83, p. 201-216.

SOUSSANA J. F., ARREGUI M.C. (1995). Impact de l'association sur le niveau de nutrition azotée et la croissance du ray-grass anglais et du trèfle blanc. *Agronomie*, vol. 15, 2, 81–96.

TAUB D.R., WANG X. (2008). Why are nitrogen concentrations in plant tissues lower under elevated CO<sub>2</sub>? A critical examination of the hypotheses. *Journal of Integrative Plant Biology*, vol. 50, 11, 1365-1374.

TILMAN D., FARGIONE J., WOLFF B., D'ANTONIO C., DOBSON A., HOWARTH R., SCHINDLER D., SCHLESINGER W.H., SIMBERLOFF D., SWACKHAMER D. (2001). Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*, vol. 292, 5515, 281-284.

TILMAN D., CASSMAN K.G., MATSON P.A., NAYLOR R., POLASKY S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, vol. 418, 6898, 671–677.

VERTÈS F., HATCH D., VELTHOF G., TAUBE F., LAURENT F., LOISEAU P., RECOUS S. (2007). Short-term and cumulative effects of grassland cultivation on nitrogen and carbon cycling in ley-arable rotations. In : DE Vlieghe A., CARLIER L. *Permanent and temporary grassland – Plant, environment and economy*. Ghent, Grassland Science in Europe, vol. 12, 227-246.

WU J., BROOKES P.C., JENKINSON D.S. (1993). Formation and destruction of microbial biomass during the decomposition of glucose and ryegrass in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 25, 10, 1435-1441.

---

## ANNEXES

---

Annexe 1 : Cycle de l'azote et du carbone .....	49
Annexe 2 : Les rhizodépôts.....	51
Annexe 3 : Modélisation du mécanisme de banque .....	52
Annexe 4 : Schéma de la plateforme.....	54
Annexe 5 : Identification des modes de gestion .....	55
Annexe 6 : Fonctionnement du Chromatographe gaz et Picarro.....	56
Annexe 7 : Comment calculer le RPE à partir du $\delta^{13}C$ ?.....	57
Annexe 8 : Schématisation du protocole de microdiffusion .....	59
Annexe 9 : Calculs de minéralisation brute.....	60
Annexe 10 : Résultats non significatifs : effet légumineuse.....	61
Annexe 11 : Analyse de variance sur les respirations du sol et respirations des plantes .....	62

## ANNEXE 1 : CYCLE DE L'AZOTE ET DU CARBONE

Au cœur du cycle de l'azote, se trouve le nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) et l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ), nutriments assimilable par les plantes, il est aussi consommé par la biomasse microbienne, contribuant ainsi à la synthèse de MOS via le processus d'immobilisation (Mariotti, 1997). Cependant, le N peut se trouver sous de nombreuses formes. L'essentiel des échanges de N dans la biosphère est constitué par :

- Les entrées dans le cycle biologique via la fixation libre ou symbiotique du N atmosphérique.
- Les transformations entre pools organiques et minéraux du sol.
- Le retour au diazote atmosphérique ( $\text{N}_2$ ) par dénitrification (Cellier *et al.*, 1997).

Les processus d'immobilisation et de minéralisation (ii) permettent un passage de N sous forme minérale à organique et inversement. La minéralisation correspond donc à la dégradation par la microflore de la MO pour former de l'ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ). Au contraire, l'immobilisation (ou organisation) transforme le N ammoniacal ou nitrique en N organique (MOS) (Cellier *et al.*, 1997). Le cycle de N comprend également une part d'émissions de N sous formes gazeuses. Il peut tout d'abord y avoir une perte de N par volatilisation sous forme ammoniacal ( $\text{NH}_3^-$ ), en raison des équilibres entre les différentes formes de N ammoniacal dans les couches superficielles du sol. Cependant, les expériences ont également montré la production de  $\text{N}_2\text{O}$  seul ou associé au NO (oxydes d'azote gazeux) au cours de la nitrification (oxydation microbienne de l'ammonium en nitrites et nitrates). Enfin, la dénitrification est un processus fondamental permettant le retour à l'azote diatomique, gaz inerte stable par réduction des nitrates ( $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$  couplé à l'oxydation de la MOS) (Mariotti, 1997). Cependant, cette chaîne de réductions, catalysée par des bactéries, peut mal fonctionner et se bloquer au stade  $\text{N}_2\text{O}$ , gaz possédant un très fort effet de serre, évalué à 298 fois celui du  $\text{CO}_2$  à 100 ans (IPCC, 2005). Le Nmin subit également d'importantes pertes par ruissellement et lixiviation, polluant alors les eaux souterraines et de surface.

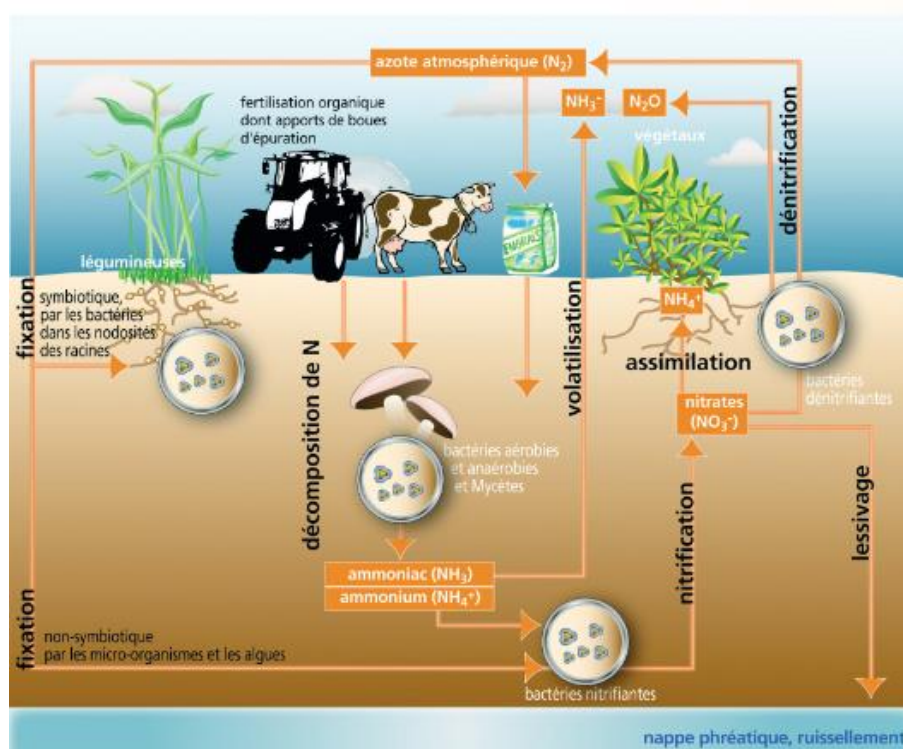


IMAGE TIRÉE DE BALESDENT ET CHENU (2009)

Le cycle du carbone s'articule autour des échanges entre les quatre réservoirs naturels de la planète, que sont l'atmosphère, la biosphère, l'hydrosphère et la lithosphère. Le cycle du C peut être divisé en deux composants : le C organique (COS) et C minéral ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{CaCO}_3$  etc.). Ces deux formes de C interagissent *via* différents flux tels que la photosynthèse des plantes et la respiration du sol. Les végétaux permettent l'assimilation du  $\text{CO}_2$  sous forme gazeuse, et sa transformation en Corg.

La compréhension du cycle du C est cruciale puisque le  $\text{CO}_2$  est un important GES. Le cycle du C est naturellement équilibré mais les activités anthropiques intenses, depuis la révolution industrielle, conduisent à un rejet excédentaire non négligeable de  $\text{CO}_2$  dans l'atmosphère (industrialisation, déforestation est combustion d'énergies fossiles).

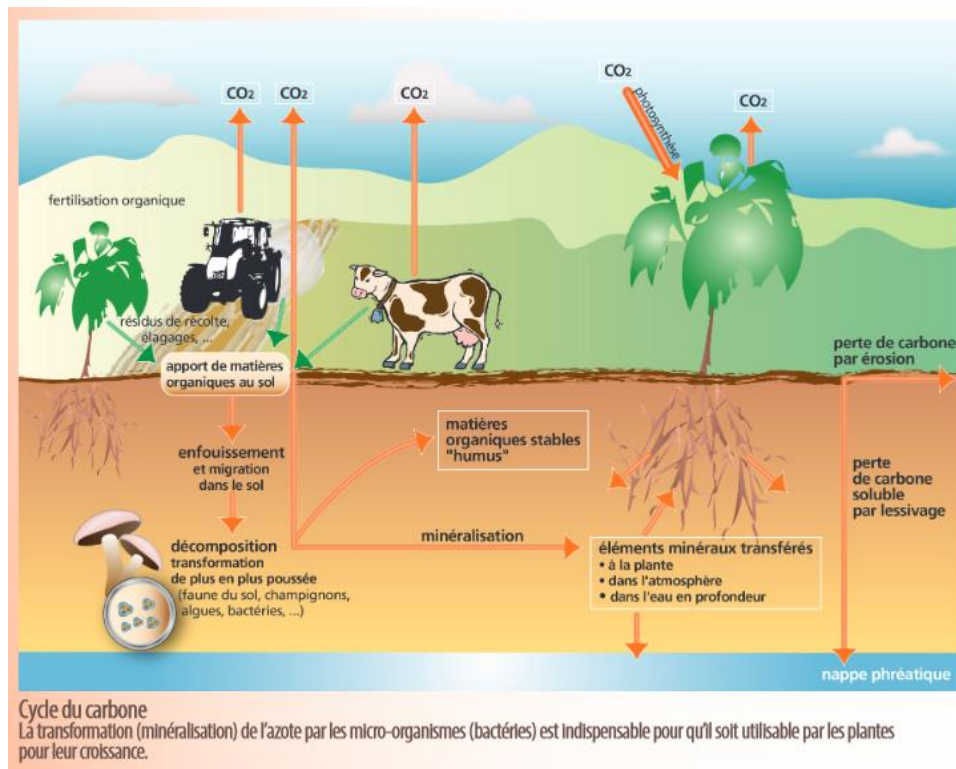


IMAGE TIRÉE DE BALESDENT ET CHENU (2009)



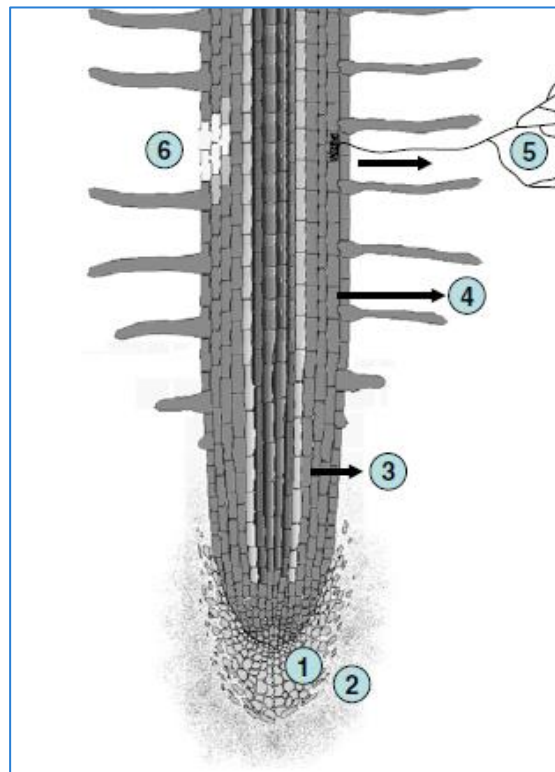
## ANNEXE 2 : LES RHIZODEPOTS

Les racines sont capables de libérer du carbone organique, produisant des changements physiques, chimiques et biologiques drastiques dans la nature du sol environnant (Jones *et al.*, 2009). Cet apport de carbone organique par les racines peut se faire sous deux formes : (1) la biomasse racinaire une fois la plante morte et (2) les rhizodépôts, qui regroupent toute forme de libération dans le sol de carbone organique par la plante vivante (Kuzyakov, 2002).

D'après Jones *et al.*, 2009, les rhizodépôts peuvent être de plusieurs types :

- (1) Coiffe racinaire et cellules de la paroi ;
- (2) Sécrétion par les cellules vivantes de polymères insolubles (mucilage) ;
- (3) Perte de solutés de cellules vivantes (exsudats racinaires) ;
- (4) Pertes gazeuses ;
- (5) Flux de C aux symbiotes racinaires (e.g. mycorhizes) ;
- (6) Mort et lyse de cellules racinaires.

Les exsudats racinaires sont le composé majoritaire des rhizodépôts, et permettent la libération de 10 à 100 fois plus de carbone que le mucilage et les cellules pariétales.

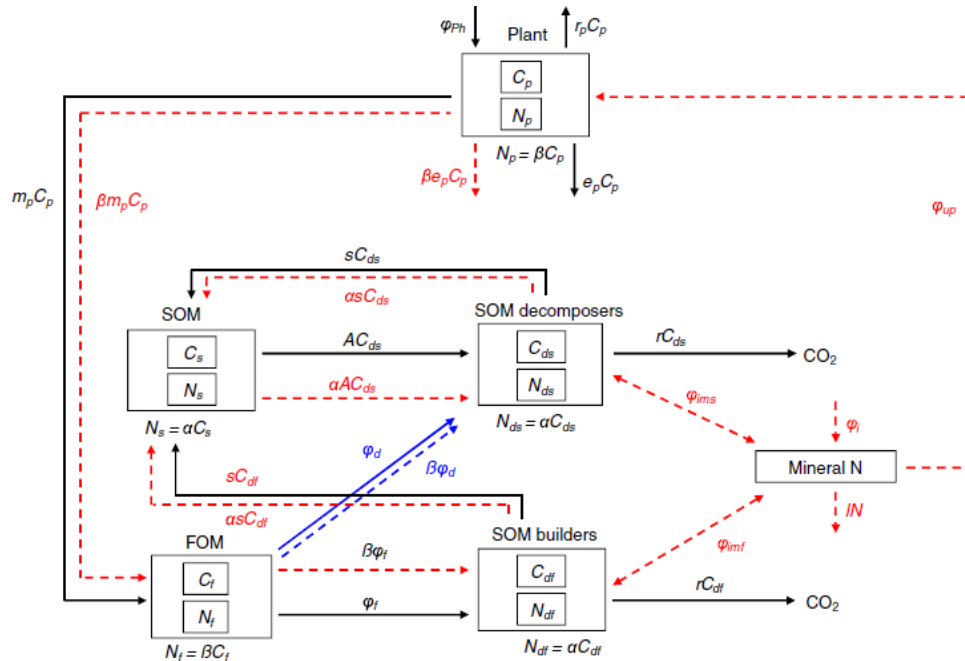


SCHEMA D'UNE SECTION LONGITUDINALE DE RACINES ET TYPES DE RHIZODEPOTS

(JONES *ET AL.*, 2009)

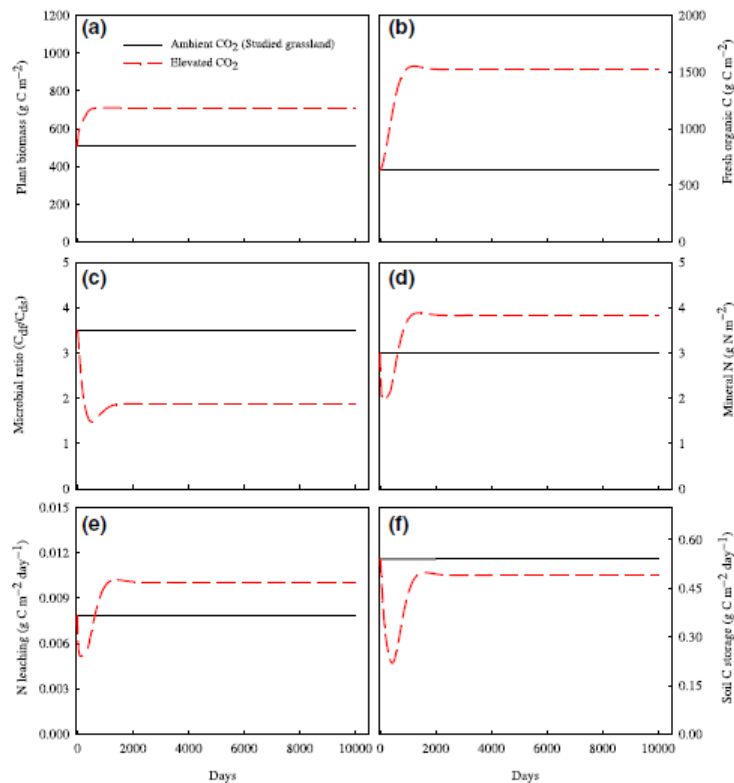
## ANNEXE 3 : MODELISATION DU MECANISME DE BANQUE

Le mécanisme de banque se traduit par le modèle SYMPHONY (Perveen *et al.*, 2014). Ce modèle considère la destruction de la MOS au travers du PE et l'interaction de deux communautés microbiennes. Cette étude s'inscrit dans le même schéma et souhaite démontrer par l'expérience les prédictions du modèle ci-dessous :

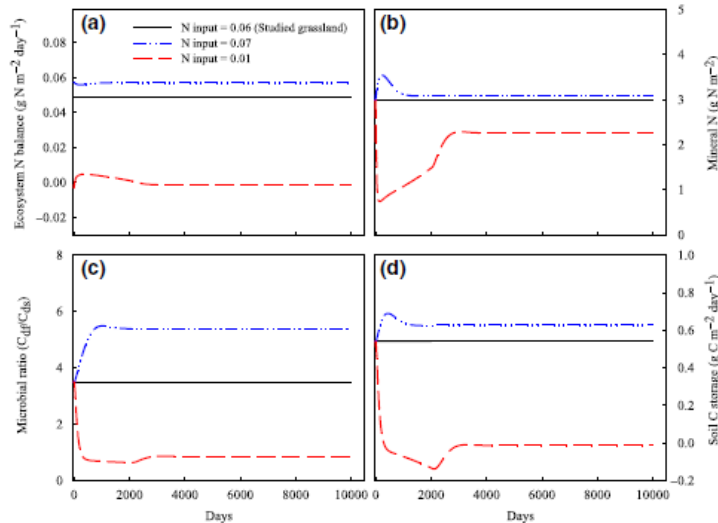


Symbol	Definition	Value	Dimension
<b>Model compartments</b>			
$C_p$	Carbon stock in plant		$g\ C\ m^{-2}$
$C_f$	Carbon stock in FOM		$g\ C\ m^{-2}$
$C_{ds}$	Carbon stock in SOM decomposers		$g\ C\ m^{-2}$
$C_{df}$	Carbon stock in SOM builders		$g\ C\ m^{-2}$
$N$	Mineral nutrient stock		$g\ C\ m^{-2}$
$C_s$	Carbon stock in SOM		$g\ C\ m^{-2}$
<b>Model fluxes</b>			
$\phi_{ims}$	N immobilization/mineralization flux induced by SOM decomposers		$g\ N\ m^{-2}\ day^{-1}$
$\phi_{imf}$	N immobilization/mineralization flux induced by SOM builders		$g\ N\ m^{-2}\ day^{-1}$
$\phi_d$	FOM decomposition by SOM decomposers		$g\ C\ m^{-2}\ day^{-1}$
$\phi_f$	FOM decomposition by SOM builders		$g\ C\ m^{-2}\ day^{-1}$
<b>Model parameters</b>			
$A$	Decomposer consumption rate of SOM	0.0317917	$day^{-1}$
$s$	Decomposer production rate of SOM	0.016906	$day^{-1}$
$r$	Decomposition respiration rate	0.0368857	$day^{-1}$
$m_p$	Rate of plant C deposition	0.00505757	$day^{-1}$
$e_p$	Plant export rate	7.98799e-4	$day^{-1}$
$r_p$	Plant respiration rate	0.00369772	$day^{-1}$
$k$	Plant photosynthesis rate	0.0121216	$g\ C\ m^{-2}\ day^{-1}\ ppm\ CO_2^{-1}$
$\alpha$	N : C ratio in SOM and in decomposers	0.0909091	dimensionless
$\beta$	N : C ratio in plant and in FOM	0.0142857	dimensionless
$i$	Immobilization rate of decomposers	0.0110068	$day^{-1}$
$l$	N leaching rate of the ecosystem	0.00262647	$day^{-1}$
$y$	SOM-decomposers consumption rate of FOM under substrate limitation	4.22868e-4	$day^{-1}$
$u$	SOM-builders consumption rate of FOM under substrate limitation	0.00929094	$day^{-1}$
$e$	Plant N uptake rate	0.0289652	$day^{-1}$
$C_a$	Atmosphere $CO_2$ concentration	400	ppm
$\phi_i$	N input to ecosystem	0.0627704	$g\ N\ m^{-2}\ day^{-1}$

Les prédictions du modèle SYMPHONY sont les suivantes :



**Fig. 2** Effects of CO<sub>2</sub> on plant biomass (a), fresh organic C (b), SOM-builders/SOM-decomposers ratio ( $C_{df}/C_{db}$ ) (c), mineral N (d), N leaching (e) and soil C storage (f). Solid black lines represent data from the study intensive pasture at ambient CO<sub>2</sub> (400 ppm), while dashed red lines represent model simulations at elevated CO<sub>2</sub> (560 ppm).

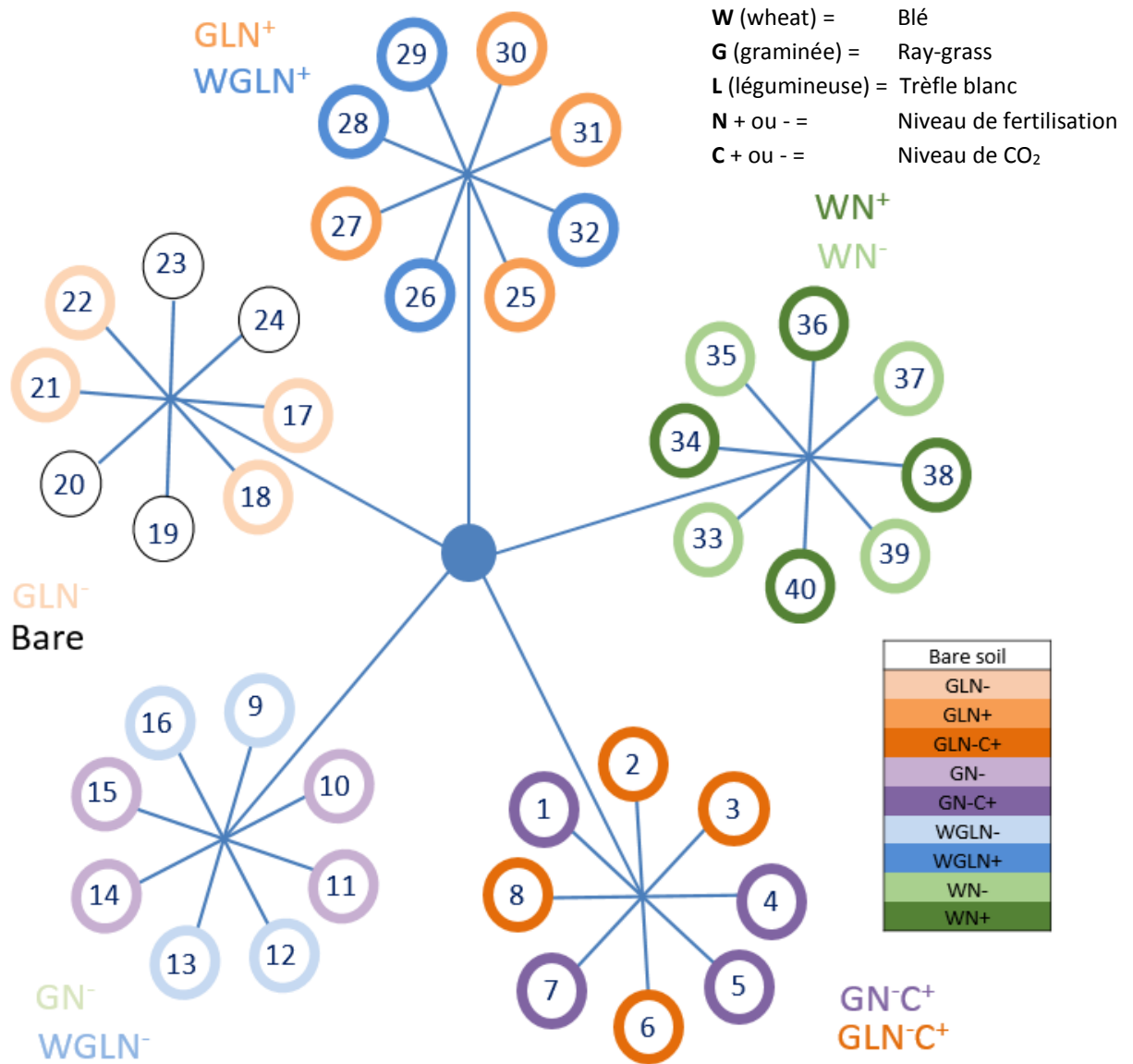


**Fig. 3** Effects of N inputs on ecosystem N balance (a), mineral N (b), SOM-builders/SOM-decomposers ratio ( $C_{df}/C_{db}$ ) (c), and soil C storage (d). Solid black lines represent data from the study intensive pasture where N inputs to the ecosystem are 0.06 g N m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>. Dashed red lines represent the model simulations when N input to ecosystem is reduced to 0.01 g N m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>. These two contrasted N treatments were used to analyze the mechanistic basis of bank functioning of soil. Blue dash-dot-dot lines represent the model simulations when N input to ecosystem is increased from 0.06 to 0.07 g N m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> to simulate enhanced atmospheric N depositions.

Les critères de validité du modèle sont :

- La coexistence des plantes et des décomposeurs,
- La résistance de l'écosystème à une diminution nette à long terme du N,
- L'accumulation à long terme de MOS (dans le cas d'une entrée nette de N dans l'écosystème),
- Eventuelle stabilité du réservoir de MOS.

ANNEXE 4 : SCHEMA DE LA PLATEFORME



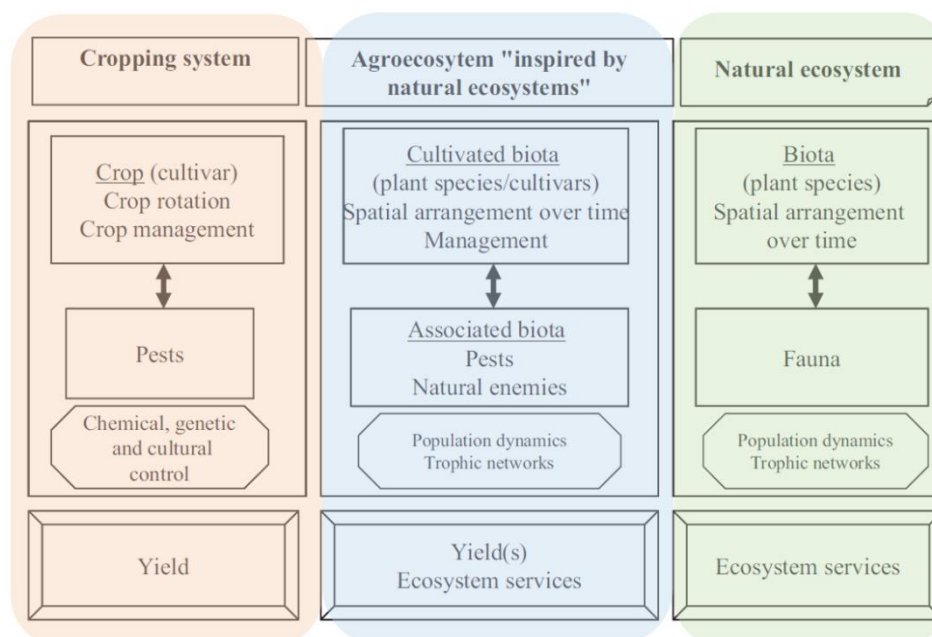
## ANNEXE 5 : IDENTIFICATION DES MODES DE GESTION

Le tableau ci-dessous regroupe les caractéristiques principales de trois modes de gestion sur lesquelles se basent cette étude. Ils suivent un gradient d'intensification (i) prairie, (ii) agroécologie, (iii) agriculture conventionnelle.

L'Agroécologie est l'utilisation intégrée des ressources et des mécanismes naturels dans l'objectif de production agricole (Ministère de l'agriculture, de l'agroalimentaire et de la forêt, 2016).

	Agriculture conventionnelle	Agroécologie (Doré et al., 2011)	Prairie (Simon et al., 1997)
Travail du sol	Travail profond : labour	Travail du sol réduit	Absence de travail du sol
Couvert	Plantes annuelles, périodes de jachères/sol nu notamment en automne/hiver : lixiviation importante.	Maximisation de la couverture végétale	Le couvert végétal est permanent (ou du moins dans la majorité des cas en place pour plusieurs années)
Espèces végétales	Mono-espèce	Cultures associées, rotation, diversité fonctionnelle	Diversité botanique
Diversité	Réduite	Biodiversité importante, promotion des ingénieurs du sol, régulation biologique.	Macrofaune et microfaune importante
Fonctions	L'objectif est la maximisation du rendement, alimentaire	Utilisations variées, rendement, services écosystémiques	Variées : fauche pour le foin ou l'ensilage, pâturage, services écosystémiques

Une comparaison de ces trois modes de gestion a également été représentée par Doré et al. (2011).



SCHEMA TIRE DE DORE ET AL (2011)

## ANNEXE 6 : FONCTIONNEMENT DU CHROMATOGRAPHE GAZ ET PICARRO

### Chromatographe en phase gazeuse (GC)

La chromatographie est une méthode basée sur les différences d'affinité des composés de l'échantillon gazeux avec la phase stationnaire (liquide) et la phase mobile ou gaz vecteur (hélium). L'échantillon gazeux est injecté dans le four, où les différents composés de l'échantillon vont être emportés et séparés suivant leur affinité avec la phase stationnaire. Le détecteur identifie l'ensemble des signaux émis par les composés. Le chromatogramme représente une série de pics, en fonction du temps de rétention dans la phase stationnaire, et dont l'intégrale permet de déterminer la quantité des différents gaz de l'échantillon.

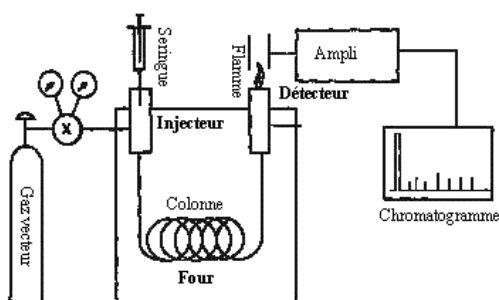


Image :

[www.masterchimie1.u-psud.fr](http://www.masterchimie1.u-psud.fr)

### Spectromètre d'absorption laser

Ce spectromètre de masse associé à un laser mesure le temps de vie des photons piégés dans une cavité optique. La lumière projetée par le laser se met en résonance via les miroirs de la cavité optique, et son temps d'absorption naturelle en situation de vide est le « ring down » ou déclin (en bas à gauche); en présence d'un échantillon gazeux, l'appareil mesure le temps d'absorption de la lumière par les diverses molécules d'un échantillon gazeux selon leur longueur d'onde d'absorbance, ce qui accélère le déclin naturel de la lumière du laser (en haut à gauche). La mesure de ce deuxième temps de « ring down » permet de déduire celle des molécules de l'échantillon et ainsi de les différencier.

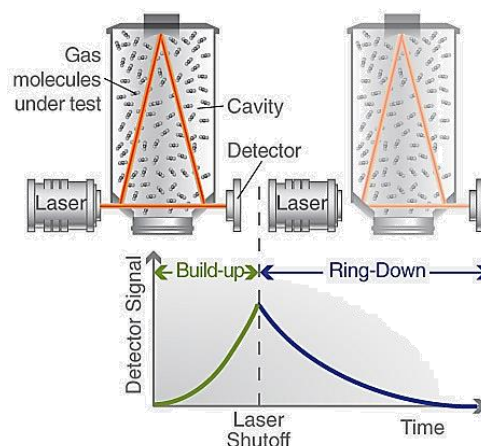


Image:

[http://www.picarro.com/technology/cavity\\_ring\\_down\\_spectroscopy](http://www.picarro.com/technology/cavity_ring_down_spectroscopy)

ANNEXE 7 : COMMENT CALCULER LE RPE A PARTIR DU  $\delta^{13}\text{C}$  ?

Grâce au Picarro, le  $\delta^{13}\text{C}$  (Delta Mean dans le tableau ci-dessous) de chaque échantillon est mesuré. Voici les données brutes en sortie du Picarro :

Run Num,	Sample Bag,	Date/Time,	Timestamp,	Delta Mean,	Delta Std,	12CO2 Mean,	12CO2 Std,	13CO2 Mean,	13CO2 Std,	H2O Mean,
1,	0,04/20/17 09:48:11,	1492674252.11333,	-16.409,	0.788,	962.702,	0.983,	10.751,	0.015,	0.023,	0.001,
2,	1,04/20/17 10:02:13,	1492675090.47960,	-43.413,	0.300,	4307.740,	9.362,	46.750,	0.103,	1.089,	0.037,
3,	1,04/20/17 10:16:17,	1492675935.14934,	-43.427,	0.274,	3798.181,	15.390,	41.221,	0.167,	1.070,	0.016,
4,	0,04/20/17 10:30:19,	1492676776.64098,	-16.814,	0.780,	971.686,	0.557,	10.847,	0.013,	0.100,	0.011,
5,	2,04/20/17 10:44:20,	1492677618.19938,	-44.232,	0.273,	5433.816,	7.634,	58.918,	0.082,	0.605,	0.012,
6,	2,04/20/17 10:58:25,	1492678465.84137,	-43.853,	0.254,	4814.770,	8.067,	52.227,	0.086,	0.615,	0.007,
7,	0,04/20/17 11:12:26,	1492679309.89248,	-16.912,	0.919,	974.922,	1.135,	10.882,	0.017,	0.082,	0.009,

Tout d'abord, plusieurs corrections sont nécessaires : correction du  $\delta^{13}\text{C}$  donné par le Picarro, à l'aide d'étalons passés entre chaque échantillon, et correction de la pression en raison d'éventuels changements de températures (dilatation et contraction de l'air). Puis, une série de calculs est alors nécessaire afin d'obtenir le RPE.

### 1. Correction avec le T0

Le T0 représente la quantité de  $\text{CO}_2$  atmosphérique présente dans les chambres opaques avant la mise en incubation. Grâce à la chromatographie en phase gazeuse, on obtient la concentration en  $\text{CO}_2$  totale (en ppm) et on peut en déduire la masse de C dans la chambre à T0 ( $m\text{C T0}$ ). Ensuite, à partir du  $\delta^{13}\text{C}$ , on calcule le rapport isotopique et l'abondance de T0 ( $A_{\text{T0}}$ ) sachant que :

$$\delta^{13}\text{C} = \left( \frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right) \text{échantillon} - \left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right) \text{PDB}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right) \text{PDB}} \right) \times 1000$$

$$\text{avec } \mathbf{13R} = \frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \text{ donc } \delta^{13}\text{C} = \left( \frac{^{13}\text{R}_{\text{échantillon}}}{^{13}\text{R}_{\text{réf}}} - 1 \right) \times 1000 \text{ ou } \mathbf{13R}_{\text{échantillon}} = \left( \frac{\delta^{13}\text{C}}{1000} + 1 \right) \times ^{13}\text{R}_{\text{réf}}$$

Avec  $\delta^{13}\text{C}$  correspondant à la composition isotopique (en ‰ PDB) et  $^{13}\text{R}$  représentant le rapport isotopique, avec d'une part le rapport isotopique de l'échantillon mesuré ( $^{13}\text{R}_{\text{échantillon}}$ ) et d'autre part le rapport isotopique de référence ( $^{13}\text{R}_{\text{réf}}$ ), défini par le PDB (référence standard internationale).

$$\mathbf{A} = \frac{^{13}\text{R}_{\text{échantillon}}}{1 + ^{13}\text{R}_{\text{échantillon}}} = \frac{^{13}\text{C}}{(^{13}\text{C} + ^{12}\text{C})}$$

Où  $\mathbf{A}$  est l'abondance isotopique fractionnaire de l'échantillon.

### 2. Calculer l'abondance isotopique des plantes (par les mesures de respiration des plantes)

Régulièrement, des feuilles sont prélevées lors des incubations des mésocosmes. Ces feuilles sont placées dans des bocaux et laissées 24h à respirer. De la même manière, le  $\delta^{13}\text{C}$  est obtenu par analyse au Picarro, et l'abondance des plantes est alors calculée (équations ci-dessus). Le  $\delta^{13}\text{C}$  des plantes peut également être obtenue par analyse du matériel plante au CNS.

Le marquage global de l'association d'espèces de plantes ( $A_{\text{plante}}$ ) étant difficile à mesurer, un ratio de l'abondance totale a été calculé en prenant le  $\delta^{13}\text{C}$  de chaque espèce ainsi que leur proportion (P en %) dans les mésocosmes :

$$A_{\text{plante}} = (A_{\text{Blé}} \times P_{\text{Blé}}) + (A_{\text{RGA}} \times P_{\text{RGA}}) + (A_{\text{TB}} \times P_{\text{TB}})$$

Où  $A$  est l'abondance isotopique (sans unité) : des plantes de blé ( $A_{\text{Blé}}$ ), de ray-grass ( $A_{\text{RGA}}$ ), et de trèfle blanc ( $A_{\text{TB}}$ ) ; et  $P$  est la proportion d'une espèce (en pourcentage de poids sec de la biomasse aérienne de l'espèce sur le poids sec de biomasse totale du pot) : proportion de blé dans le mésocosme ( $P_{\text{blé}}$ ), proportion de ray-grass ( $P_{\text{RGA}}$ ) et de trèfle ( $P_{\text{TB}}$ ).

### 3. Calcul quantification de C

A partir de la concentration en  $\text{CO}_2$  des flacons (GC), on obtient le volume de  $\text{CO}_2$  dans la chambre, puis le nombre de moles de  $\text{CO}_2$  ( $n$  avec  $PV=nRT$ ), et la masse de C dans la chambre ( $mC \text{ éch} = n \times MM$ ). Ce résultat est corrigé ( $mC \text{ éch corrigée}$ ) en soustrayant la masse de C déjà présente à T0 ( $mC \text{ T0}$ ) (air ambiant des chambres opaques avant fermeture).

### 4. Calcul du marquage

Puis, à partir du  $\delta^{13}\text{C}$  de chaque échantillon, le  $^{13}\text{R}$ éch et l'abondance de l'échantillon ( $A_{\text{éch}}$ ) sont calculés par les mêmes équations présentées en 1.

L'abondance est ensuite corrigée par rapport au T0 :

$$A_{\text{éch corrigée}} = \frac{(mC \text{ éch} \times A_{\text{éch}}) - (mC \text{ T0} \times A_{\text{T0}})}{mC \text{ éch corrigée}}$$

Avec  $mC \text{ T0}$  : masse de C dans la chambre à T0 ;  $A_{\text{T0}}$  : abondance isotopique à T0 ;  $mC \text{ éch}$  : masse de C dans la chambre ;  $A_{\text{éch}}$  : abondance isotopique de l'échantillon ;  $mC \text{ éch corrigée}$  : masse de C après correction T0 et  $A_{\text{éch corrigée}}$  : abondance isotopique après correction T0.

Vient alors le calcul de  $\alpha$ , qui correspond à la fraction de C du matériel plante.

$$\alpha = \frac{A_{\text{éch corrigée}} - A_{\text{sol de Theix réf}}}{A_{\text{plante}} - A_{\text{sol de Theix réf}}}$$

Où  $A_{\text{éch corrigée}}$  correspond à l'abondance isotopique de l'échantillon d'air après correction T0 ;  $A_{\text{sol de Theix réf}}$  est l'abondance isotopique dans le sol de Theix utilisé ; et  $A_{\text{plante}}$  est l'abondance isotopique des plantes dans les mésocosmes.

### 5. Respiration du sol

La respiration du sol ( $R_s$ ) est alors calculée :  $R_s = R_t \times (1 - \alpha)$  où  $R_t$  (respiration totale) correspond à la masse de C mesurée dans la chambre ( $mC \text{ après correction T0}$ ).

La respiration liée à la végétation et la MOF ( $R_p$ ) correspond à  $R_p = R_t \times \alpha$

Finalement, il est possible d'estimer le RPE de la façon suivante :

$RPE = (R_s \text{ du sol planté}) - (R_s \text{ du sol nu})$  (moyenne de la respiration des sols nus)

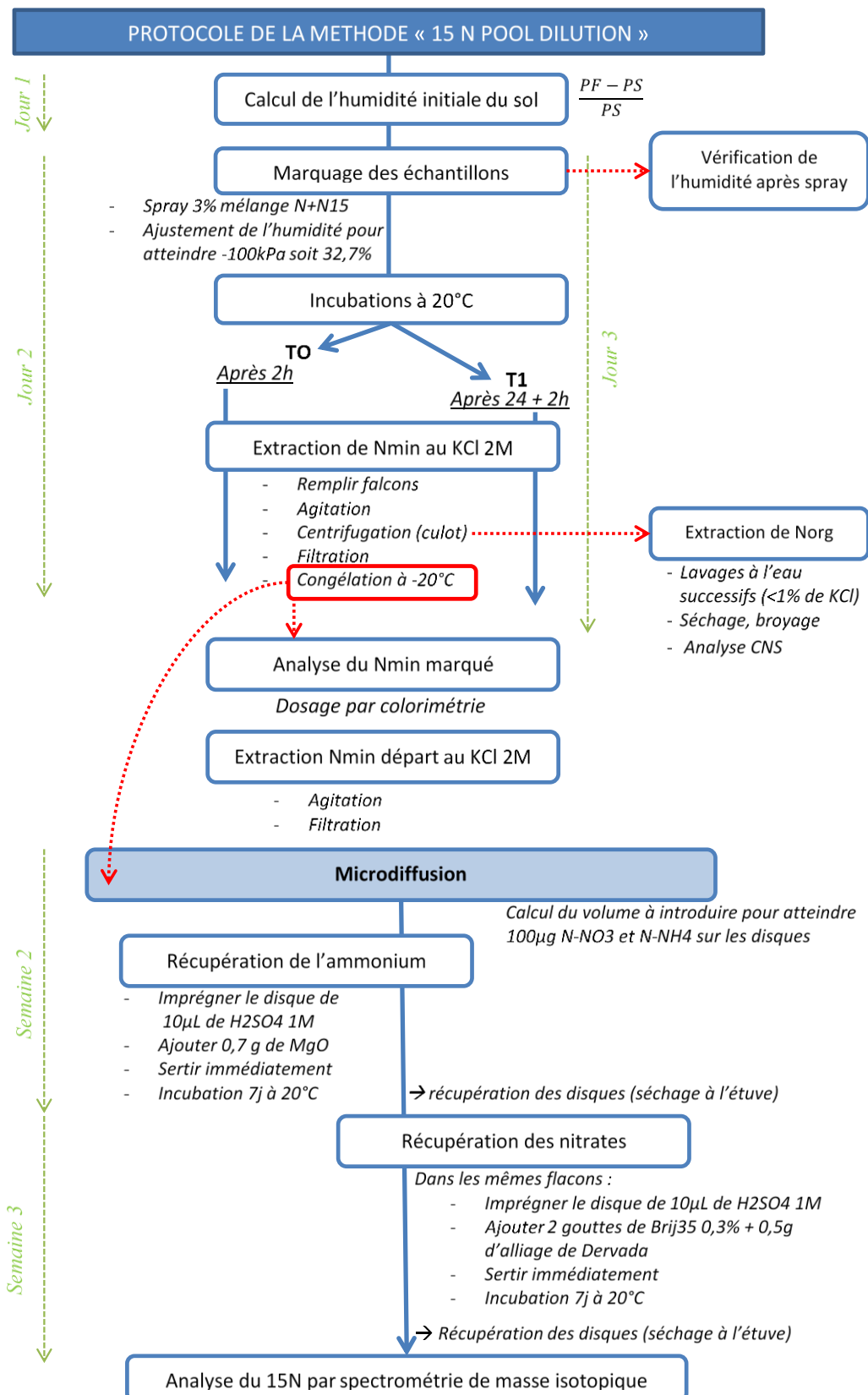
Sachant que :

$R_{\text{réf}}$  ou  $\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}}\right)_{\text{PDB}} = 0,0112372$

$A_{\text{sol de Theix réf}} = 0,0108270$  puisque la composition isotopique du sol de Theix de référence ( $\delta^{13}\text{C}$  sol de Theix) = -25,96‰, et le  $^{13}\text{R}$  sol de Theix = 0,0109455.



## ANNEXE 8 : SCHEMATISATION DU PROTOCOLE DE MICRODIFFUSION



## ANNEXE 9 : CALCULS DE MINÉRALISATION BRUTE

La **minéralisation** brute du  $\text{NH}_4^+$  (ou ammonification) est calculée grâce à l'équation suivante (Mary *et al.*, 1998) :

$$m = - \frac{\Delta A \ln(e_{A2}/e_{A1})}{\Delta t \ln(A2/A1)}$$

$m$	Minéralisation brute du $\text{NH}_4^+$
$A1$	Quantité d'ammonium initiale
$A2$	Quantité d'ammonium finale
$\Delta A$	$A2-A1$ (minéralisation nette)
$\Delta t$	Lapse de temps = 24h entre T0 et T1
$e_{A1}$	Excès isotopique par rapport au sol, initial
$e_{A2}$	Excès isotopique par rapport au sol, final

Grâce au dosage par colorimétrie du Nmin marqué au départ de la méthode du «  $^{15}\text{N}$  pool dilution », on connaît la quantité d'ammonium initiale (à T0) et finale (à T1). De plus, l'abondance est mesurée par analyse des disques issus de la microdiffusion grâce au marquage au  $^{15}\text{N}$ . Il est alors nécessaire de corriger cette abondance :

$$A_{\text{éch}} = \frac{([N]_{\text{mesurée}} \times A_{\text{mesurée}}) - ([N]_{\text{blanc}} \times A_{\text{blanc}})}{[N]_{\text{éch}}}$$

Où  $A_{\text{éch}}$  est l'abondance isotopique  $^{15}\text{N}$  de l'échantillon,  $[N]_{\text{mesurée}}$  est la concentration en N- $\text{NH}_4^+$  (en  $\mu\text{g/g}$  de sol sec) mesurée sur les disques,  $A_{\text{mesurée}}$  est l'abondance isotopique  $^{15}\text{N}$  mesurée sur les disques,  $[N]_{\text{blanc}}$  est la concentration en N- $\text{NH}_4^+$  (en  $\mu\text{g/g}$  de sol sec) des disques témoins,  $A_{\text{blanc}}$  est l'abondance isotopique  $^{15}\text{N}$  des disques témoins et  $[N]_{\text{éch}}$  est la concentration en N-  $\text{NH}_4^+$  des échantillons (corrigée grâce aux blancs, soit  $[N]_{\text{éch}} = [N]_{\text{mesurée}} - [N]_{\text{blanc}}$ )

Puis l'excès isotopique ( $e$ ) est obtenu par différence entre l'abondance de l'échantillon avec celle de référence :  $e = A_{\text{éch}} - A_{\text{réf}}$

## ANNEXE 10 : RESULTATS NON SIGNIFICATIFS : EFFET LEGUMINEUSE

	Biomasse totale (en g de poids sec)	Shoot/root ratio	C/N moyen	Nmin sol	Minéralisation brute
<b>ANOVA pvalue (log)</b>	0.00179**	0.00291**	0.00817 **	1.47e-11 ***	0.00102**
<b>Moyennes (log) et groupes significatifs</b>					
<b>GC+</b>	2.189 (a)	-0.9068 (ab)	3.722 (a)	0.2659 (c)	-2.401 (b)
<b>GLC+</b>	2.181 (a)	-1.181 (b)	3.611 (ab)	0.4876 (bc)	-2.106 (b)
<b>GC-</b>	1.809 (b)	-0.6501 (a)	3.254 (b)	0.984 (b)	-2.05 (ab)
<b>GLC-</b>	1.621 (ab)	-0.6233 (a)	3.362 (ab)	0.8062 (b)	-2.106 (ab)
<b>Sol nu</b>	/	/	/	3.91 (a)	-1.731 (a)

Pas d'effet du traitement C sur la proportion de TB (pvalue =0.63)

Respi MOS	Respi 1	Respi 2	Respi 3
<b>ANOVA pvalue</b>	5.63e-07 ***	8.04e-10 *** (bx)	5.51e-06 ***
<b>GN-C+</b>	18.08 (a)	23.03 (a)	25.27 (ab)
<b>GLN-C+</b>	19.56 (a)	24.47 (a)	30.66 (a)
<b>GN-</b>	14.59 (b)	17.61 (b)	20.68 (b)
<b>GLN-</b>	14.55 (b)	17.52 (b)	24.11 (ab)
<b>Sol nu</b>	9.792 (c)	9.792 (c)	9.218 (c)

	coupes d'entretien		1ère fauche	2nd fauche
	09/02/17	28/02/17	12/05/17	04/07/17
<b>GLN-C+</b>	1,0%	4,5%	20,8%	83,1%
<b>GLC-</b>	0,5%	1,9%	14,1%	72,6%

**ANNEXE 11 : ANALYSE DE VARIANCE SUR LES RESPIRATIONS DU SOL ET  
RESPIRATIONS DES PLANTES**

---

**I. Hypothèse 1 : Influence de la disponibilité en CO<sub>2</sub>**

1. Respiration du sol (MOS)

Respi MOS	Respi 1 14-déc.	Respi 2 08-févr.	Respi 3 15-mars	RPE cumulé
<b>ANOVA pvalue (boxcox)</b>	2.96e-08 ***	1.95e-11 ***	2.31e-06 ***	7.6e-06 ***
<b>C +</b>	18.82 (a)	23.75 (a)	27.97 (a)	1216 (a)
<b>C -</b>	14.58 (b)	17.54 (b)	22.97 (b)	727.7 (b)
<b>SOL NU</b>	9.792 (c)	9.792 (c)	9.218 (c)	/

2. Respiration des plantes (MOF)

Respi plantes	Respi 1 14-déc.	Respi 2 08-févr.	Respi 3 15-mars
<b>ANOVA pvalue</b>	0.00516 **	0.014 *	0.0231 *
<b>C +</b>	32.57 (a)	27.65 (a)	45.89 (a)
<b>C -</b>	24.58 (b)	21.62 (b)	39.91 (b)

3. RPE relatif à la Rp (ratio RPE/Rp)

RPE / Rp	Respi 1 14-déc.	Respi 2 08-févr.	Respi 3 15-mars
<b>ANOVA pvalue</b>	0.251	0.0538	0.29
<b>C +</b>	/	/	/
<b>C -</b>	/	/	/

Il n'existe pas de différence significative du RPE relatif entre les traitements CO<sub>2</sub><sup>+</sup> et CO<sub>2</sub><sup>-</sup>.

## II. Hypothèse 2 : Influence de la disponibilité en N selon les modes de gestion

### 1. Respiration du sol (MOS)

Respi MOS	Respi 1 11 –avr.	Respi 2 24-avr.	Respi 3 12-mai	Respi 4 25-mai	RPE cumulé
<b>ANOVA pvalue</b>	1.48e-09 ***	1.04e-06 ***	2.01e-10 *** (log)	0.000319 ***	6.98e-06 ***
<b>GLN-</b>	60 (b)	19.41 (bc)	3.932 (b)	51.19 (ab)	970.1 (b)
<b>GLN+</b>	88.86 (a)	44.69 (a)	4.438 (a)	51.63 (ab)	2032 (a)
<b>WGLN-</b>	31.63 (cd)	12.59 (c)	3.302 (c)	16.68 (c)	130.8 (c)
<b>WGLN+</b>	43.85 (bc)	35.35 (ab)	4.269 (ab)	49.36 (ab)	1403 (ab)
<b>WN-</b>	55.28 (b)	48.28 (a)	4.351 (a)	57.88 (ab)	1800 (a)
<b>WN+</b>	44.88 (bc)	40.06 (a)	4.356 (a)	76.22 (a)	1760 (ab)
<b>SOL NU</b>	13.39 (d)	11.93 (c)	3.0 (c)	33.64 (bc)	/

### 2. Respiration des plantes (MOF)

Respi plantes	Respi 1 11 –avr.	Respi 2 24-avr.	Respi 3 12-mai	Respi 4 25-mai
<b>ANOVA pvalue</b>	1.61e-08 ***	0.000319 ***	1.56e-08 ***	1.21e-11 ***
<b>GLN-</b>	114.1 (a)	158.3 (a)	248 (c)	214.3 (d)
<b>GLN+</b>	137.6 (a)	188 (a)	420.9 (a)	292.5 (c)
<b>WGLN-</b>	58.73 (b)	108.5 (b)	175.8 (c)	209.8 (d)
<b>WGLN+</b>	72.25 (b)	179.8 (a)	331.5 (b)	376.9 (b)
<b>WN-</b>	76.96 (b)	178.6 (a)	385.8 (ab)	503.1 (a)
<b>WN+</b>	63.43 (b)	177.8 (a)	388.6 (ab)	520.7 (a)

### 3. RPE relatif à la Rp (ratio RPE/Rp)

RPE / Rp	Respi 1 11 –avr.	Respi 2 24-avr.	Respi 3 12-mai	Respi 4 25-mai
<b>ANOVA pvalue</b>	8.82e-05 ***	2.22e-05 ***	0.00035 ***	0.000204 ***
<b>GLN-</b>	0.4037 (bc)	0.04902 (bc)	0.1246 (a)	0.08132 (a)
<b>GLN+</b>	0.548 (a)	0.1714 (a)	0.1556 (a)	0.06036 (a)
<b>WGLN-</b>	0.3009 (c)	0.00294 (c)	0.039 (b)	-0.0825 (b)
<b>WGLN+</b>	0.4167 (abc)	0.1307 (ab)	0.1572 (a)	0.0379 (a)
<b>WN-</b>	0.538 (a)	0.2013 (a)	0.1491 (a)	0.0478 (a)
<b>WN+</b>	0.4941 (ab)	0.158 (a)	0.1552 (a)	0.08056 (a)

## TABLE DES FIGURES

Figure 1 : Chiffres clés (site officiel de l'INRA,2015).....	3
Figure 2 : Volet cycle C/N et effet de serre (d'après le site officiel de l'UREP) .....	4
Figure 3 : Rôle agronomique et environnemental des MO (d'après : Biologie du sol et agriculture durable : une approche organique et agroécologique, 2015) .....	5
Figure 4 : Evolution des stocks de C dans les sols selon les changements d'utilisation des terres.....	7
Figure 5 : Tendances de l'efficacité de la fertilisation azotée sur les cultures (Tilman <i>et al.</i> , 2002) .....	7
figure 6 : Mécanisme de banque (extrait de Fontaine <i>et al.</i> , 2011) .....	9
Figure 7 : Positive and Negative Priming effect (Kuzyakov, 2002) .....	10
Figure 8 : Effet des rhizodépôts sur le RPE.....	11
figure 9 : Relation entre disponibilité en Nmin du sol et RPE (shazhad <i>et al.</i> , 2012).....	15
figure 10 : Hypothèse dominante des mécanismes du rpe selon la disponibilité en Nmin et C décomposable (Kuzyakov, 2002).....	15
Figure 11 : Schéma des dix traitements du dispositif.....	19
Figure 12 : Calendrier de la conduite des modes de gestion .....	20
Figure 13 : Etalonnages et doses de fertilisation selon les traitements.....	20
Figure 14 : Diagramme du ratio shoot/root selon le traitement CO <sub>2</sub> (Récolte de mars).....	24
Figure 15 : Diagramme de la biomasse totale récoltée selon le traitement CO <sub>2</sub> (Récolte de mars) ....	24
Figure 16 : Diagramme en barre du C/N moyen des plantes selon le traitement CO <sub>2</sub> (Récolte de mars) .....	25
Figure 17 : Diagramme de la concentration en N minéral du sol selon le traitement CO <sub>2</sub> (Récolte de mars).....	25
Figure 18 : Diagramme de la minéralisation brute selon les traitements CO <sub>2</sub> (Récolte mars) .....	26
Figure 19 : Respiration Du sol selon les traitements CO <sub>2</sub> .....	27
Figure 20 : Respiration des plantes selon les traitements CO <sub>2</sub> .....	27
Figure 21 : RPE relatif selon les traitements CO <sub>2</sub> .....	27
Figure 22 : Relation de corrélation entre la respiration des plantes (Rp) et le rpe.....	28
Figure 23 : Biomasse totale selon les traitements N et les modes de gestion (Récolte de mai) .....	29
Figure 24 : Diagramme de la quantité de N Minéral NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> et NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> en H1 (Récolte de mai).....	29
Figure 25 : Diagramme de la quantité de NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> en H3 selon les modes de gestion (Récolte de mai) ..	30
Figure 26 : Diagramme de la minéralisation brute selon les traitements N et modes de gestion (Récolte de mai) .....	30
Figure 27 : Evolution du RPE relatif.....	31
Figure 28 : Evolution du RPE .....	31
Figure 29 : Evolution de la respiration des plantes .....	31
Figure 30 : Relation de corrélation du RPE cumulé en fonction de la biomasse aérienne finale (à gauche) et de la RP cumulée (à droite) .....	32
Figure 31 : Production primaire nette aérienne au 6 juillet selon les traitements N et modes des gestion des terres.....	33

## LISTE DES TABLEAUX

---

TABLE 1 : Communautés microbiennes (D'APRES FONTAINE <i>ET AL.</i> , 2003) .....	13
TABLE 2 : Evolution du RPE au cours du temps, selon les traitements et RPE cumulé .....	26
TABLE 3 : Proportion de trefle blanc dans les prairies .....	33
TABLE 4 : Evaluation du rendement .....	33

## LISTE DES ABREVIATIONS

<b>C</b>	Carbone
<b>CO<sub>2</sub></b>	Dioxyde de carbone
<b>Corg</b>	Carbone organique
<b>COS</b>	Carbone organique du sol
<b>GES</b>	Gaz à effet de serre
<b>GL (ou RGA+TB)</b>	Mode de gestion : prairie mixte composée de ray-grass anglais et de trèfle blanc
<b>MOF</b>	Matières organiques fraîches
<b>MOS</b>	Matières organiques du sol
<b>N</b>	Azote
<b>Nmin</b>	Azote minéral
<b>Norg</b>	Azote organique
<b>PE</b>	De l'anglais : "Priming effect"
<b>RGA</b>	Ray grass anglais ou <i>Lolium perenne</i>
<b>Rp</b>	Respiration des plantes
<b>RPE</b>	De l'anglais : "Rhizosphere priming effect"
<b>Rs</b>	Respiration du sol
<b>TB</b>	Trèfle banc ou <i>Trifolium repens</i>
<b>W</b>	Blé et mode de gestion : blé seul conventionnel
<b>WGL (ou RGA+TB+W)</b>	Mode de gestion : association cultural de blé sur couverture permanente de prairie