



HAL
open science

La qualité des litières végétales : impact sur leurs modalités de décomposition dans les sols et les dynamiques carbone et azote

Isabelle I. Bertrand

► **To cite this version:**

Isabelle I. Bertrand. La qualité des litières végétales : impact sur leurs modalités de décomposition dans les sols et les dynamiques carbone et azote. Biodiversité et Ecologie. Université de Reims Champagne Ardenne, 2013. tel-02804674

HAL Id: tel-02804674

<https://hal.inrae.fr/tel-02804674>

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.



Mémoire présenté devant l'Université de Reims Champagne-Ardenne

le 4 avril 2013 en vue de l'obtention de

l'Habilitation à diriger des Recherches

La qualité des litières végétales: impact sur leurs modalités de décomposition dans les sols et les dynamiques carbone et azote

ISABELLE BERTRAND

Chargée de Recherches INRA, UMR FARE

Jean Luc CHOTTE, Directeur de Recherche, IRD — Montpellier
Stephan HÄTTENSCHWILER, Directeur de recherche, CNRS — Montpellier
Claire CHENU, Professeur, AgroParisTech — Thivernal Grignon
Jean-Philippe DELGENES, Directeur de Recherche, INRA — Narbonne
Christophe CLEMENT, Professeur, Université Reims Champagne-Ardenne

Rapporteur
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Président

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier les membres du jury pour avoir accepté de relire ce travail et d'y apporter un regard extérieur constructif: Jean Luc CHOTTE, Stephan HÄTTENSCHWILER, Claire CHENU, Jean-Philippe DELGENES et Christophe CLEMENT.

Je remercie Sylvie RECOUS et Brigitte CHABBERT pour les conseils qu'elles m'ont apportés à la relecture de ce mémoire. Elles ont été des guides scientifiques pendant mes années à Reims, répondant à toutes mes questions et sollicitations et me transmettant ainsi la plupart de mes connaissances sur les litières végétales et les cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote.

Ces dix années de recherche sont associées au travail de nombreux étudiants très motivés:

Les thésards tels Gaylord MACHINET et ses heures passées à analyser des racines de maïs; Norbert AMOUGOU un peu perdu dans les champs de miscanthus de Picardie; Bilal AMIN toujours souriant même dans les moments les plus difficiles et Marie SAUVADET qui milite pour la survie des vers de terre dans ses colonnes de sol... Sans oublier René GUENON, grand voyageur du sud...; Fiona EHRHARDT et ses incertitudes et tous les CDD, masters, DUT, BTS, Licence Pro qui ont découvert les joies et déboires de la recherche avec moi. Je les remercie tous vivement.

Je remercie tous les collègues avec qui j'ai collaboré depuis mes débuts dans le monde de la recherche. Aussi bien ceux appartenant au "monde du phosphore" que ceux travaillant sur les matières organiques des sols et/ou les cycles carbone et azote. Je ne citerai pas de noms car j'ai trop peur d'en oublier mais ils se reconnaîtront dans les différentes parties de ce mémoire. Je remercie tous les techniciens qui, par leur rigueur et leur esprit d'initiative, m'ont aidé au quotidien dans mes nombreuses expérimentations. Sans eux, ce travail n'aurait pas été aussi accompli.

A Fred, Nathan et Claire, mes lumières au quotidien.

CURRICULUM VITAE	3
BILAN DES ACTIVITES DE RECHERCHE	
I. INTRODUCTION GENERALE	19
II. LA BIODISPONIBILITE DU PHOSPHORE MINERAL	
1. Etude en conditions contrôlées à l'échelle de la rhizosphère	21
1.1 Démarche d'étude choisie	21
1.2 Principaux résultats	21
1.2.1 Interactions phosphore-minéraux	21
1.2.2 Interactions racines-minéraux	22
2. Amélioration du statut nutritionnel des céréales issues des sols alcalins du Sud de l'Australie: Etude au champ et en conditions contrôlées	22
2.1 Cadre et objectif de l'étude	23
2.2 Démarche d'étude	23
2.3 Principaux résultats	24
III. CARACTERISATION DES LITIERES VEGETALES, BIODEGRADATION ET INTERACTIONS DES DYNAMIQUES C ET N	
1. Contexte	26
2. Démarche d'étude choisie	26
3. Caractérisation de la qualité intrinsèque des résidus végétaux et impact sur la minéralisation du C	28
3.1 Hypothèses et démarche d'étude	28
3.2 Suivi histologique de la décomposition	30
3.3 Importance relative de la fraction "soluble" des litières sur le processus de décomposition	31
3.3.1 Importance quantitative de la fraction soluble	33
3.3.2 Importance qualitative de la fraction soluble	35
3.4 Importance de la chimie des parois végétales sur le processus de décomposition	37
3.4.1 Discrimination des composés pariétaux d'importance majeure	37
3.4.2 Rôle des polysaccharides et des réticulations hémicelluloses-lignines	40
3.4.2.1. Choix du matériel végétal	40
3.4.2.2. Caractéristiques chimiques et minéralisation du C des racines de 16 génotypes de maïs	42
3.4.2.3. Effet à court et moyen terme des caractéristiques pariétales sur la minéralisation du C	43
3.4.2.4. Effet à long terme des caractéristiques pariétales sur la minéralisation du C	47

3.4.2.5. Application du rapport lignine/polysaccharides pour estimer la décomposition à moyen terme de divers résidus végétaux	48
3.4.3 Impact de la colonisation initiale des résidus végétaux sur leur qualité et cinétiques de décomposition	50
4. Couplages fonctionnels entre les caractéristiques des litières en décomposition et les dynamiques des décomposeurs via l'analyse des activités enzymatiques	52
4.1 Hypothèses et démarche d'étude	52
4.2 Impact de la qualité des résidus sur l'efficacité enzymatique	53
4.3 Impact de l'ajout successif de résidus de qualité contrastée	55
5. Interactions entre disponibilité en N des résidus et des sols et le processus de décomposition	57
5.1 Hypothèses et démarche d'étude	58
5.2 Impact de la disponibilité en N sur la minéralisation du C de feuilles de Miscanthus à long terme	59
5.3 Interactions entre disponibilité en N, teneur et nature des phénols des litières et minéralisation du C à long terme	62
6. Contribution à la modélisation	64
6.1 Utilisation du module décomposition de STICS	65
6.2 Application du modèle RothC à la décomposition de 16 géotypes de racines de maïs	65
6.3 Application du modèle CANTIS: interactions entre qualité et taille des résidus	68
6.4 Le modèle GDM "Guild Decomposition Model"	69
IV. SYNTHÈSE GLOBALE	72
V. PERSPECTIVES	75
1. Impact des rapports stœchiométriques C/N/P/S sur le processus de décomposition des litières	75
2. La qualité chimique des résidus végétaux et son impact fonctionnel sur la microflore des sols	76
3. Impact de la qualité chimique des litières sur la biodiversité des sols	77
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	81

Curriculum Vitae

Dr. Isabelle BERTRAND

Chargée de Recherche

Née en 1971, mariée, 2 enfants

Coordonnées Professionnelles:

UMR FARE, 2 esplanade R. Garros,

51686 Reims, France

Tel: +33326773588

Email: .bertrand@reims.inra.fr

FORMATIONS DIPLOMANTES

1998 **Doctorat en Géosciences de l'Environnement** (Université Aix Marseille III)

Importance de la libération de protons sur la mobilisation du phosphore minéral et du fer par les racines - Etudes des minéraux modèles calcite et goethite. Laboratoire INRA Science du Sol, Montpellier (B. JAILLARD et P. HINSINGER).

1995 **DEA Géosciences de l'Environnement** (Université Aix Marseille III)

Etude morphologique et minéralogique par MEB et MET des aérosols du littoral méditerranéen. Laboratoire d'Etudes particulières aux Interfaces, Université de Toulon (PROF. Y. LUCAS).

1994 **Maîtrise Géophysique-Géochimie** (Université de Toulouse III)

Etude minéralogique par microsonde électronique et microscopies des dolomies du gisement de talc de Trimouns (09). Laboratoire de Minéralogie (PROF. J.P. FORTUNE).

PARCOURS PROFESSIONNEL

2008 **Chargée de Recherche 1^{ère} classe** (INRA-URCA, UMR FARE)

2005 **Chargée de Recherche 1^{ère} classe** (INRA UR Laon-Reims-Mons)

2002 **Chargée de Recherche 2^{ème} classe** (INRA UR Laon-Reims-Mons)

Relations entre qualité des matières organiques exogènes et leurs aptitudes à se décomposer dans les sols: Impacts sur les dynamiques du carbone et de l'azote à court et long terme.

1999 **Post Doctorat en Fertilité du sol, physico-chimie de l'environnement** (CSIRO Land&Water)

Improving phosphorus nutrition of cereals in alkaline soils. Laboratory of Sustainable Agriculture and Environmental Chemistry, Adelaide, Australie (M.J. MCLAUGHLIN).

ACTIVITES D'ENCADREMENT

THESES DE DOCTORAT

[Th. 1] BILAL AMIN: Rôle des enzymes lignocellulosiques dans le processus de biodégradation de résidus végétaux dans les sols: Influence de la qualité des résidus sur l'efficacité des enzymes et leur dynamique. Soutenue le 11/04/2012.

Encadrement: I. BERTRAND et B. CHABBERT; Direction: P. DEBEIRE (HDR)

[Th. 2] NORBERT AMOUGOU: Importance des litières de *Miscanthus x Giganteus* (feuilles sénescentes, racines et rhizomes): Impact de leur décomposition sur la minéralisation de C et N dans un sol. Soutenue le 18/03/2011.

Direction: S. RECOUS (HDR); Co-direction: I. BERTRAND

[Th. 3] GAYLORD ERWAN MACHINET: Utilisation de la variabilité génétique du maïs pour évaluer le rôle de la qualité chimique des racines sur le processus de décomposition dans les sols. Soutenue le 19/02/2009.

Encadrement: I. BERTRAND et B. CHABBERT; Direction: S. RECOUS (HDR)

POST-DOCTORATS

RENE GUENON: Quantification et caractérisation des litières issues de taillis bois-énergie à courte et très courte rotation: Impact sur les bilans C, N, P et les fonctions microbiennes des sols (01/04/2011 au 31/03/2013).

Direction: I. BERTRAND

JOHNNY BEAUGRAND: Déterminants de l'accessibilité des substrats végétaux aux microorganismes dans les sols: rôle de la qualité des substrats végétaux et des conditions hydriques à l'interface sol- résidus (01/02/07 au 31/01/08).

Direction: I. BERTRAND; S. RECOUS; P. DEFOSSEZ

CDD

FIONA EHRHARDT: Ingénieur d'Etude, dans le cadre du projet ANR BIOCRUST: Vulnérabilité des croûtes biologiques et dégradation des sols en zone sahélienne (01/04/2011 au 01/03/2012).

Direction: I. BERTRAND

THOMAS BOUCHET: Début d'une thèse puis arrêt par choix personnel, dans le cadre du projet ANR BIOCRUST: Vulnérabilité des croûtes biologiques et dégradation des sols en zone sahélienne (01/03/2009 au 31/08/2010).

Direction: I. BERTRAND et O. MALAM-ISSA

SAIDOU SALL: Ingénieur de Recherche, IRD, Dakkar dans le cadre d'un accueil pour formation à l'utilisation de traceurs isotopiques: (25/03/2002 au 01/08/2002).

Direction: S. RECOUS et I. BERTRAND

AUTRES ETUDIANTS DU 3^{EME} CYCLE OU MASTER

[M1] MAUD ROGGIA (Elève ingénieur ISARA-Lyon, 2010) Wheat residue biodegradation: impact of soil type and crop residue quality on C, N and P mineralization fluxes.

Direction: S. RECOUS et I. BERTRAND

[M2] DJAMEL TAIBI (M2, EEA, spécialité STIC, 2010). Qualité biochimique de racines issues de différents génotypes de maïs. Caractérisation et analyse par traitement d'informations contenues dans des spectres infra-rouges.

Direction: V. VRABIE, E. PERRIN, I. BERTRAND et B. CHABBERT

[M3] GEORGES MOUSSA (M2 PROVIE, URCA, 2010). Caractéristiques biochimiques de rhizomes de *Miscanthus* d'âges et de variétés contrastés: Impacts sur leurs modalités de biodégradation dans les sols.

Direction: I. BERTRAND

[M4] BILAL AMIN (M2 PROVIE, URCA, 2008). Mesures des activités enzymatiques durant les premiers stades du processus de décomposition de résidus végétaux dans les sols.

Direction: I. BERTRAND et J. BEAUGRAND

[M5] COLINE TAINE (M2 Biosphère Continentale, INAPG- Paris VI, 2005). Modélisation de la décomposition de résidus végétaux en relation avec leur qualité biochimique.

Direction: I. BERTRAND et P. GARNIER

[M6] MAXIME PREVOT (DESS Agro-ressources, URCA, 2005). La maturation du blé comme modèle de parois pour des attaques enzymatiques. Quel parallèle avec la décomposition des pailles dans le sol ?

Direction: I. BERTRAND et B. CHABBERT

[M7] ANNE VASSEUR (DEA HHGG, Université Paris Sud XI, 2003). L'effet du pH des sols et de leur teneur en carbonates sur la minéralisation de résidus végétaux.

Direction: I. BERTRAND

[M8] THÉRÈSE McBEATH (MSc, Université d'Adelaide, 2000). Comparison of sorption curves and E values of granular and liquid fertilizers.

Direction: I. BERTRAND

STAGIAIRES BTS, LICENCE PRO, DUT

M. CHAPMAN (BTS Anabiotech, 2011). Direction: B. CHABBERT et I. BERTRAND

M. FERNANDEZ (DUT MESURES PHYSIQUES, URCA, 2010) Direction: G. ALAVOINE et I. BERTRAND

M. CORDIER (Licence Pro Béthune, 2010). Direction: I. BERTRAND et B. AMIN

J. GROUX (Licence Pro Béthune, 2010). Direction: B. AMIN et I. BERTRAND

G. JAUMOTTE (DUT MESURES PHYSIQUES, URCA, 2009). Direction: N. AMOUGOU et I. BERTRAND

M. VANDIONANT (Licence Pro Béthune, 2008). Direction: G. MACHINET et I. BERTRAND

L. CARENJOT (M1, AVE, URCA, 2008). Direction: G. MACHINET et I. BERTRAND

C. BECKER (Licence Pro Béthune, 2007). Direction: G. MACHINET et I. BERTRAND

A. PATRIS (DUT MESURES PHYSIQUES, URCA, 2006). Direction: I. BERTRAND

F. BOUXIN (IUT Mesures Physiques, URCA, 2003). Direction: I. BERTRAND

C. GAULT (DEUG, URCA, 2004). Direction: I. BERTRAND

PARTICIPATION A DES PROGRAMMES NATIONAUX ET INTERNATIONAUX

COORDINATRICE

Action R2c Futurol (2011-2014) Quantification et caractérisation des litières de taillis à courte ou très courte rotation. Conséquences sur la fertilité et le stockage du C à moyen terme (Budget*: 140k€/3ans)

Projet innovant INRA EA (2005-2006) Importance de l'organisation macromoléculaire et de l'architecture tissulaire des résidus végétaux sur leur décomposition dans les sols (Budget*: 24k€/2ans)

Programme bilatéral Franco-danois (2004) How could crop residues decomposition be predicted? What are the effects of their decomposition on carbon and nitrogen cycles in soils? (Budget*: 7.5k€)

SAGIFT Project (2000-2001) New fertiliser formulations for highly calcareous soils of South Australia (Budget*: 76000 AUD, soit 65k€/2ans)

ANIMATION D'UNE TACHE AU SEIN D'UN PROGRAMME

Projet Région CA EPRC (2012-2015) "Etude Pluridisciplinaire du Robinier et de ses Co-produits" Coord. Entreprise CARBONEX. Animation tâche 2: Caractérisation des stations et suivi de l'effet du robinier sur le sol (Budget*: 135k€/3ans)

Projet ANR VMCS BIOCRUST (2008-2013) "Biological soil crusts vulnerability and soil surface disturbance in Sahelian zone" Coord. O. MALAM ISSA. Animation d'un work package: Vulnérabilité de fonctions écologiques de Biological Soil Crust (Budget*: 80k€/3ans)

PARTICIPATION

Projet ANR Agrobiosphère SOFIA (2011-2014) Agrosystèmes et biodiversité fonctionnelle des Sols. Coord. S. RECOUS, UMR FARE (Budget*: 160k€/3ans)

Projet Région CA SSELVES (2011-2013) Séparation de Spectres InfraRouges avec prise en compte des informations a priori pour l'étude de l'évolution des Litières Végétales au cours du processus de biodégradation. Coord. V. VRABIE, Crestic, URCA (Budget*: 146k€/3ans)

Projet Jeune Equipe INRA (2008-2010) Caractérisation des litières végétales et agro-matériaux, biodégradation et cycles du carbone et de l'azote dans les sols. Coord. S. RECOUS, UMR FARE (Budget*: 90k€/3 ans)

Projet Région Picardie MISCAZOTE (2008-2010) Etude du fonctionnement de la culture de miscanthus et de son métabolisme azoté : contribution à la modélisation de la réponse à l'azote limitant et mise en évidence de variabilité génotypique. Coord. M. BRANCOURT, INRA Estrées-Mons (Budget*: 8k€/3ans)

* Budget ramené au laboratoire dans lequel je travaille

Projet Région Picardie MISQUAL (2007-2009) "Qualité de la biomasse aérienne et souterraine de Miscanthus et aptitude à la valorisation en agromatériaux". Coord. S. RECOUS, UR LRM (Budget*: 55k€/3ans)

Projet ECCO DIPROTOFLUX (2004-2006) Diversité des PROducteurs primaires, réseaux TROphiques et FLUX édaphiques en milieu tropical. Coord. AM. DOMENACH, UMR EcoFog, Kourou (Budget*: 9k€/3ans)

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT

Master R P-VAR "Production et Valorisation des Agroressources", URCA (2012-2015)

Enseignement dispensé moi-même en M1: 4h de cours sur les matières organiques des sols.

Marster R PROVIE "Production Végétale et Impact Environnemental", URCA (2008-2010)

Responsable d'un module Optionnel de 14h de cours "Cycles Biogéochimiques et interactions sol/plante"

Responsable d'un module optionnel de 11h de cours "Impacts environnementaux de pratiques culturales"

Enseignement dispensé moi-même dans ce M2 (**7h cours/an**)

Master R "Production Végétale et Environnement", URCA (2005-2008)

Co-Responsable d'un module du Tronc Commun de 12h de cours "Fonctionnement biophysique des sols cultivés"

Responsable d'un module optionnel de 10h de cours "Impact de la production végétale).

Enseignement dispensé moi-même dans ce M2 (**4h cours/an**).

Vacations ENSAM (Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier) (1997-1999). Travaux Pratiques de Chimie et Fertilisation des sols (**12h de TP/an**).

ANIMATION DE LA RECHERCHE

RELECTURE D'ARTICLES DE 2000 A 2012

Australian Journal of Soil Research: 6

Biology and Fertility of Soils: 7

Bioresource Technology: 2

European Journal of Soil Science: 2

Functional Plant Biology: 2

Geoderma: 2

Plant and Soil: 10

Soil Biology and Biochemistry: 4

Soil Science Society of America Journal: 5

JURY ET COMITES DE THESE

Comité de Pilotage de la thèse de **MARIE STAUFFER** sur l'impact des TCCR de saule sur la qualité du sol et leurs incidences sur les cycles locaux du carbone et de l'azote. Bourse CIFRE, Laboratoire LIMOS, Nancy & entreprise Kinome.

Examineur thèse **HUGUES CLIVOT** (2012) Acidification et restauration d'écosystèmes forestiers: effets sur les communautés microbiennes et sur les processus fonctionnels associés, Université de Lorraine. Soutenue le 15/11/2012

Examineur thèse **BILAL AHMAD ZAFAR AMIN*** (2012) Rôle des enzymes lignocellulosiques dans le processus de biodégradation de résidus végétaux dans les sols: influence de la qualité des résidus sur l'efficacité des enzymes et leur dynamique, Université de Reims Champagne Ardenne. Soutenue le 11/04/2012

Examineur thèse **BRICE BIENVENU KEDI** (2011) Fonctionnement des phosphatases dans les sols tropicaux: Influence de la composition organo-minérale sur l'expression de l'activité enzymatique. Centre International d'études supérieures en sciences agronomiques, SupAgro, Montpellier. Soutenue le 20/12/2011

Co-directrice thèse **NORBERT AMOUGOU*** (2011) Importance des litières de *Miscanthus x Giganteus* (feuilles sénescents, racines et rhizomes): Impact de leur décomposition sur la minéralisation de C et N dans un sol. Université de Reims Champagne Ardenne. Soutenue le 18/03/2011

Rapporteur thèse **JANE LINDEDAM** (2010) Recalcitrance of plant materials. Faculty of Life Sciences, University of Copenhagen, Danemark. Soutenue le 01/06/2010

Examineur thèse **GAYLORD ERWAN MACHINET*** (2009) Utilisation de la variabilité génétique du maïs pour évaluer le rôle de la qualité chimique des racines sur le processus de décomposition dans les sols. Soutenue le 19/02/2009.

Examineur thèse **HAMID NIKNAHAD-GHARMAKER** (2008) Minéralisation du soufre associée à la décomposition des matières organiques dans les sols et relations avec les dynamiques du carbone et de l'azote. Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech). Soutenue le 04/09/2008

Examineur thèse **HAITEM BAHRI** (2006) Dynamique moléculaire et élémentaire des lignines dans un sol agricole: approche isotopique ¹³C. Université Paris VI. Soutenue le 23/10/2006

CONTRIBUTION A L'EVALUATION DE STRUCTURES ET DE PERSONNES

Expert **Evaluation AERES** Unité Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers (BEF), Nancy. Le 20/03/2012.
Présidente de jury: Chantal Gascuel, INRA Rennes

* Thèse pour lesquelles j'ai participé à l'encadrement.

Jury de **concours INRA CR2** Sciences des Matériaux et Bioprocédés 2008

Jury de **Master M2** Provie 2008-2010

EXPERTISE ET COMITES DE PROJET NATIONAUX ET INTERNATIONAUX

Membre du comité de pilotage du projet ONF-Futurool ICIF "Itinéraires de Cultures Intensives en Forêt pour la production de biomasse sur sols acides" (2011-2013). Coord. C. Richter, ONF Fontainebleau.

Expertise avec S. RECOUS d'un projet COFECUB (2011) "Comité Français d'évaluation de la coopération scientifique avec le Brésil".

COMMISSIONS ET COMITES

Membre Elu de la Commission Scientifique Spécialisée (CSS), Science de la Terre, Eau, Atmosphère (STEA) depuis 2011

Suppléante de SABINE HOUOT au Conseil Scientifique du Département Environnement et Agronomie de l'INRA depuis 2011

Membre élue du conseil scientifique du centre de Lille (2003 à 2006)

Membre nommée de la CLFP (Commission Locale de Formation Permanente) du Centre de Lille (2003 à 2008)

Correspondant formation permanente pour l'Unité de Recherche Laon Reims Mons (2002-2008).

ANIMATION INTERNE A L'UMR ET CONTRIBUTION A L'INTERACTION SCIENCE-SOCIETE

Participation à la rédaction du projet d'UMR (2012-2015)

Co-animatrice avec C. Rémond de l'axe 2 "Dynamiques microbienne et enzymatique en milieux complexes" de l'UMR FARE depuis 01/2012.

Participation à la fête de la Science, URCA, 2011. Création d'un stand et présentation de la thématique "Le sol respire avec les matières organiques".

Préparation et présentation de la thématique « Sol et Matières Organiques » au Salon de l'Agriculture 2009: 2 panneaux généraux, 8 panneaux spécifiques présentant la thématique et 4 démonstrations scientifiques. Permanence de 4 jours assurée sur le stand du SIA 2009.

Animation "Le village des Métiers" (2-5/11/2005), Centre commercial, Cora, Cormontreuil. Création de 3 stands et permanence.

Participation au forum des métiers de la FNAC (2005).

ORGANISATION DE COLLOQUES

Convenor d'une session intitulée "Soil organic matter decomposition. Does soil diversity matter?" Eurosoil (1-6/07/2012) Bari, Italie. Co-convenors: C. PLASSARD, S. RECOUS, A. BRAUMAN.

Membre du comité scientifique de LignoBiotechOne "1st Symposium on biotechnology applied to lignocelluloses" (28 Mars-01 Avril 2010, Reims, France).

Membre du comité d'organisation de l'IHSS (International Humic Substances Society), 6ème colloque organisé sous l'égide du Groupe Français de l'IHSS, « Rôle et fonction des matières organiques dans l'environnement » 13-15 octobre 2004, Reims, France.

LISTE DES PUBLICATIONS ET TRAVAUX*

Articles acceptés dans des revues internationales avec comité de lecture

- [1] Amougou N., Bertrand I., Cadoux S., Recous S. (2012) *Miscanthus x giganteus* leaf senescence, decomposition and C and n inputs to soil. *Global Change Biology Bioenergy*, 4: 698-707.
- [2] Amin B.A.Z., Beaugrand J., Debeire P., Chabbert B., Bertrand I. (2011) Impact of epiphytic and endogenous enzyme activities of senescent maize leaves and roots on the soil biodegradation process. *C. R. Biologies*, 334: 824–836
- [3] Amougou N., Bertrand I., Machet J.M., Recous S. (2011) Quality and decomposition in soil of rhizome, root and leaf from *Miscanthus x giganteus*, as affected by harvest date and N fertilization. *Plant and Soil*, 338: 83-97.
- [4] Machinet G.E., Bertrand I., Chabbert B. (2011) Assessment of lignin-related compounds in soils and Maize Roots by alkaline oxidations and thioacidolysis. *Soil Science Society American Journal*, 75: 542-552.
- [5] Machinet G.E., Bertrand I., Barrière Y. Chabbert B., Recous S. (2011) Impact of plant cell wall network on biodegradation in soil: Role of lignin composition and phenolic acids in roots from 16 maize genotypes. *Soil Biology and Biochemistry*, 43: 1544-1552.
- [6] Bertrand I., Prevot M., Chabbert B. (2009) Soil decomposition of wheat internodes of different maturity stages: Relative impact of the soluble and structural fractions. *Bioresource Technology*, 100: 155-163.
- [7] Machinet G.E., Bertrand I., Chabbert B., Recous S. (2009) Decomposition in soil and chemical changes of maize roots with genetic variations affecting cell wall quality. *European Journal of Soil Science*, 60: 176-185.
- [8] Machinet G.E., Bertrand I., Chabbert B., Watteau F., Villemin G., Recous S. (2009) Soil biodegradation of maize root residues: Interaction between chemical characteristics and the presence of colonizing microorganisms. *Soil Biology & Biochemistry*, 41: 1253-1261.
- [9] Sall S., Bertrand I., Recous S. and Chotte J.L. (2007) Separate effects of the biochemical quality and N content of crop residues on C and N dynamics in soil. *Biology and Fertility of Soil*, 43: 797-804.
- [10] Bertrand I., Delfosse O, Mary B. (2007) Carbon and nitrogen mineralization in acidic, limed and calcareous agricultural soils: apparent and actual effects. *Soil Biology and Biochemistry*, 39: 276-288.
- [11] Bertrand I., Chabbert B., Kurek K., Recous S. (2006) Can the biochemical features and histology of wheat residues explain their decomposition in soil? *Plant and Soil*, 281: 291-307.

* Les étudiants encadrés sont soulignés.

- [12] Bertrand I., McLaughlin M.J., Holloway R.E, Armstrong R.D., McBeath T. (2006) Changes in P bioavailability induced by the application of liquid and powder sources of P, N and Zn fertilizers in alkaline soils. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 74: 27-40.
- [13] Bertrand I., Holloway R.E, Armstrong R.D., McLaughlin M.J. (2003) Chemical characteristics of phosphorus in alkaline soils from southern Australia. *Australian Journal of Soil Research*, 41: 61-76.
- [14] Hamon R.E., Bertrand I., McLaughlin M.J. (2002) Use and abuse of isotopic exchange data in soil chemistry. *Australian Journal of Soil Research*, 40:1371-1381.
- [15] Bertrand I., Janik L.J, Holloway R.E, Armstrong R.D., McLaughlin M.J. (2002) The rapid assessment of concentrations and solid phase associations of macro and micronutrients in alkaline soils by Mid-Infrared diffuse reflectance spectroscopy. *Australian Journal of Soil Research*, 40: 1339-1356.
- [16] Holloway R.E., Bertrand I., Friscke A.J, Brace D.M., McLaughlin M.J., Sheppard W. (2001) Improving fertiliser efficiency on highly calcareous and alkaline soils with fluid sources of P, N and Zn. *Plant and Soil*, 236: 209-219.
- [17] Bertrand I., Grignon N., Hinsinger P., Souche G., Jaillard B. (2001) The use of secondary ion mass spectrometry coupled with image analysis to identify and locate chemical element in soils minerals. *Scanning*, 23: 279-291.
- [18] Bertrand I., Hinsinger P. (2000) Dissolution of an iron oxyhydroxide in the rhizosphere of various crop species. *Journal of Plant Nutrition*, 23: 1559-1577.
- [19] Bertrand I., Hinsinger P., Jaillard B., Arvieu J.C. (1999) Dynamics of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on synthetic, phosphated calcite and goethite. *Plant and Soil*, 211: 111-119.

Article soumis:

- [20] Amin B.A.Z., Chabbert B., Moorhead D., Bertrand I. Impact of fine litter chemistry on lignocellulolytic enzyme efficiency during decomposition of maize leaf and root in soil. *Soumis à Biogeochemistry*.

Communication orales effectuées dans des congrès internationaux avec comité de sélection ***

- [21] Guénon R., Bastien J.C., Thiebeau P., Bodineau G., Bertrand I. (2012) Impact of short and very short rotation coppices of populus and Salix species on soil C, N and P cycling. Eurosoil, Bari (Italy), 1–6/07/2012.
- [22] Lashermes G., Moorhead D., Bertrand I., Recous S. (2012) Modelling litter decomposition: Microbial and litter biochemistry controls. Eurosoil, Bari (Italy), 1–6/07/2012.

* Les étudiants encadrés sont soulignés.

** Les orateurs sont en italiques.

- [23] *Bertrand, I.*, Lashermes G., Recous S. (2011). Importance des parties souterraines des plantes sur les cycles couplés du Carbone et de l'Azote. 10èmes Rencontres de la Fertilisation Raisonnée et de l'analyse (COMIFER-GEMAS), Reims (France), 23–24/11/2011.
- [24] *Bertrand, I.* and Recous S. (2011). Litter decomposition in agricultural soils, How crop residues quality and management impact C and N cycles in soils ? 4th Sino-French seminar on Ecosystem Process and Regulation, Shenyang (China), 24/08–28/08/2011. Plenary invited conference.
- [25] *Amin, B.A.Z.*, Chabbert B., Beaugrand J., Bertrand I. (2010). Role of ligno-cellulosic enzymes in the biodegradation of maize residue in soil : Influence of plant residue quality. 1st Symposium on Biotechnology Applied to Lignocelluloses (Lignobiotech One), Reims (France), 29/03–01/04/2010.
- [26] *Amin, B.A.Z.*, Chabbert B., Beaugrand J., Bertrand I. (2010). Role of ligno-cellulosic enzymes in the biodegradation of maize residue in soil: Influence of plant residue quality. Organic matter stabilization and ecosystem functions, SOM 2010, Presqu'île de Giens (France), 19–23/09/2010.
- [27] *Amougou N.*, Bertrand I., Recous S. (2010). Impact de la disponibilité en azote sur la dynamique microbienne hétérotrophe et l'activité laccase au cours de la décomposition de feuilles de *Miscanthus giganteus* dans un sol. Colloque ECOLOGIE 2010, Montpellier (France), 2–4/09/2010.
- [28] *Bertrand, I.*, *Machinet G.E.*, Barrière Y., Chabbert B., Recous S. (2010). Can cell wall network explain crop residue decomposition and soil organic matter dynamic ? A new insight into residue quality. 19th conference of the International Soil Science Society, Brisbane (Australia), 01–06/08/2010.
- [29] *Bouchet T.*, Bertrand I., Malam-Issa O., Desprats J.F., Rajot J.L., Cerdan O., Valentin C, Fatondji D. (2010). Assessment of carbon and nitrogen losses due to water erosion on soil surface with microbiotic crusts in the Sahelian part of western Niger. Symposium "Biological Soil Crusts in Ecosystems : their diversity", Ecology and Management, Zellingen-Retzbach (Germany), 22–25/08/2010.
- [30] *Bouchet T.*, Malam-Issa O., Bertrand I., Alavoine G. (2010). Can the ecological functions of biological soil crusts from the Sahelian zone quantitatively impact on soil carbon and nitrogen cycles ? Symposium "Biological Soil Crusts in Ecosystems : their diversity", Ecology and Management, Zellingen-Retzbach (Germany), 22–25/08/2010.
- [31] *Machinet G.E.*, Bertrand I., Chabbert B., Recous S. (2008) Soil biodegradation of maize roots: relative importance of chemical characteristics and endogenous microflora. EUROSOIL, Vienne (Austria) 25–29/08/2008.
- [32] *Machinet G.E.*, Bertrand I., Chabbert B., Recous S. (2007) Rôle des composés pariétaux sur la décomposition des racines de maïs dans le sol : impact sur la minéralisation du carbone. 9^{ème} Journées Nationales d'Etude des Sols, Angers (France), 3–5/04/2007.
- [33] *Bertrand I.*, Chabbert B., *Machinet G.E.*, Recous S. (2006) Does Cell Wall Composition and Architecture Play a Key Role in Understanding and Predicting Soil Residue Decomposition ? 18th World Congress of Soil Science, Philadelphia (USA) , 9–15/07/2006.

- [34] *Bertrand I.*, Chabbert B., Kurek K., Recous S. (2004). Relations entre la qualité biochimique des résidus de culture et leur décomposition dans les sols. Impacts sur les cycles du C et N. Conférence IHSS, Reims (France) , 13–15/10/ 2004.
- [35] *Bertrand I.*, *McLaughlin M.J.*, Johnston C., Holloway R.E., Brace D.M., Armstrong, R. (2002). Determining the efficiency of fluid fertilizers on alkaline Soils (II). In: Fluid Fertilizer Foundation, 2002 Forum Proceedings, Scottsdale Arizona, pp. 151-163 (L. S. Murphy, ed.), Fluid Fertilizer Foundation, Manhattan, (USA), 17–19/02/2002.
- [36] *Holloway R.E.*, *Bertrand I.*, Brace D.M., *McLaughlin M.J.*(2002) Fluid Placement and Enhanced P Responses in Wheat. (II). 2002 Fluid Forum Proceedings, Scottsdale, Arizona. (L. S. Murphy, ed.), Fluid Fertilizer Foundation, Manhattan, (USA), 17–19/02/2002.
- [37] *Bertrand I.*, *McLaughlin M.J.*, *Holloway R.E.* (2001). Fluid and Granular Fertilizers, Differences in Efficiency on Alkaline Soils (I). In: Fluid Fertilizer Foundation, 2001 Forum Proceedings, (pp. 149-154), Scottsdale Arizona. (L. S. Murphy, ed.), Fluid Fertilizer Foundation, Manhattan, (USA), 18–20/02/2001.
- [38] *Bertrand I.*, Holloway R.E., *McLaughlin M.J.* (2001) Fluid fertilisers - a better solution for growing wheat in alkaline soils. Fourteenth International Plant Nutrition Colloquium, Hannover, (Germany), 27/07–03/08/2001.
- [39] *Holloway R.E.*, Frischke A.J. Brace D.M., *Bertrand I.*, *McLaughlin M.J.* (2001) Fluid Placement and Enhanced P Responses in Wheat. (I). 2001 Fluid Forum Proceedings, Scottsdale Arizona, Feb 18-20, (11 pp.) (L. S. Murphy, ed.), Fluid Fertilizer Foundation, Manhattan, (USA), 18–20/02/2001.
- [40] *Bertrand I.*, Janik L.J, Holloway R.E, Armstrong R.D., *McLaughlin M.J.* (2000) Can Mid-Infrared Diffuse Reflectance Spectroscopy predict nutrient and micronutrient concentrations in soils? ASSSI/NZSSS - Soil 2000 Conference, Christchurch, (New Zealand), 2–8/12/2000. Plenary invited conference.
- [41] *Bertrand I.*, Grignon N., Souche G., Jaillard B. (1997) First imaging by Secondary Ion Mass Spectrometry (SIMS) of phosphorus sorbed onto oxy-hydroxide. European Union of Geosciences, Strasbourg (France), 23–27/03/1997. Plenary invited conference
- [42] *Bertrand I.*, Grignon N., Lebeau E., Souche G., Jaillard B. (1997) Localisation par spectrométrie de masses d'ions secondaires (SIMS) du phosphore fixé sur goethite et calcite. Colloque de Microscopie Electronique Analytique. INRA Versailles, (France), 20–21/11/1997.
- [43] *Bertrand I.*, Hinsinger P. (1997) Mobilisation du phosphore fixé sur une goethite et une calcite par deux espèces végétales. AFES (Association Française pour l'Etude des Sols), Paris, (France), 13/06/1997.
- [44] *Bertrand I.*, *Hinsinger P.* (1997) Mobilisation of phosphorus and iron from a phosphated goethite in the rhizosphere of maize and oilseed rape. Conference of the Australian Society of Soil Science Inc. Geraldton, (Australia), 30/09–02/10/1997.

- [45] *Jaillard B.*, Grignon N., Bertrand I., Souche G. (1997) Corrélation d'images et techniques 'hypercubes' appliquées à la spectrométrie de masse d'ions secondaires (SIMS). Colloque de Microscopie Electronique Analytique. INRA Versailles, (France), 20–21/11/1997.
- [46] *Hinsinger P.*, Bertrand I. (1997) Dissolution of iron bearing primary and secondary minerals in the rhizosphere of various crop species. International Symposium on Iron Nutrition and interactions in Plants, Stuttgart, (Germany), 20–25/07/1997. Key-note lecture.
- [47] *Bertrand I.*, Hinsinger P. (1996) Mobilisation du fer d'une goethite par plusieurs espèces végétales. 3ème colloque des Jeunes Chercheurs du Grand Sud, Cerege, Aix-Marseille III, (France), 19–20/09/1996.

Posters présentés dans des congrès nationaux et internationaux

- [48] Bertrand I., Amougou N., Brauman A., Robin A., Recous S. (2012) Impact of N availability on heterotrophic microbial dynamic during decomposition of *Miscanthus x giganteus* leaves in a soil. Eurosoil, Bari (Italy), 1–6/07/2012.
- [49] Bertrand I., Amin B.A.Z., Chabbert B. (2012) Impact of residus quality on lignocellulolytic enzyme efficiency. Eurosoil, Bari (Italy), 1–6/07/2012.
- [50] Ehrhardt F., Alavoine G., Bertrand I. (2012) Measurement of dinitrogen fixation by Biological soil crust (BSC) from the Sahelian zone: an isotopic method. EGU, Vienne (Austria), 22–27/04/2012.
- [51] Ehrhardt F., Bertrand I., Joulain C., Valentin C., Alavoine G., Malam-Issa O. (2012) C Balance of Biological Soil Crust (BSC) from the Sahelian zone. Relationships with BSC's physico-chemical properties. Eurosoil, Bari (Italy), 1–6/07/2012.
- [52] Amin B.A.Z., Chabbert B., Bertrand I. (2011). Extracellular Enzymes: Fate and Persistence Beyond Immediate Need. 4th International Conference "Enzymes in the Environment: Activity, Ecology & Applications", Bad Nauheim (Germany), 17–21/07/2011.
- [53] Amin B.A.Z., Beaugrand J., Chabbert B., Lashermes G. and Bertrand I. (2011). Influence of plant residue quality on enzymes dynamics: Importance of enzyme distribution between soil and residue. Ecology of Soil Microorganisms, Prague (Rep Tchèque), 24/04–01/05/2011.
- [54] Amougou N., Recous S., Cadoux S., Bertrand I. (2011). Contribution des feuilles sénescentes au stockage de carbone sous couvert de *Miscanthus x giganteus*, plante pérenne à vocation énergétique. 10èmes Rencontres de la Fertilisation Raisonnée et de l'analyse (COMIFER-GEMAS), Reims (France), 23–24/11/2011.
- [55] Lashermes G, Moorhead D.L., Bertrand I, Recous S. (2011). Understanding the interacting microbial and litter quality controls on litter decay. International Symposium on Soil Organic Matter, Leuven (Belgium), 11–14/07/2011.

- [56] Moorhead D.L., Bertrand I., Lashermes G., Recous S. (2011). A modeling analysis of the transition between microbial and litter quality controls on decomposition. 96th Ecological Society of America (ESA) Annual Meeting, Austin (USA), 7–12/08/2011.
- [57] Moorhead D.L., Bertrand I., Lashermes G.; Recous S (2011). Untangling microbial & substrate controls on decomposition: a modeling analysis. Ecology of Soil Microorganisms, Prague (Rep Tchèque), 24/04–01/05/2011.
- [58] Amin B.A.Z, Chabbert B., Beaugrand J., Bertrand I. (2010). Enzyme assay for oxido-reductase activity measurement in soil and plant residue samples. Organic matter stabilization and ecosystem functions, SOM 2010, Presqu'île de Giens (France), 19–23/09/2010.
- [59] Amougou N., Bertrand I. Machet J.M., Recous S. (2010). Soil biodegradation of aerial and underground litter of Miscanthus, a perennial energy crop. 19th World Congress of Soil Science, Brisbane (Australia), 1–6/08/2010.
- [60] Amougou N., Bertrand I., Recous S. (2010). Mineralization of Miscanthus giganteus senescent leaf in soil: Impact of N availability on fungal activity. 1st Symposium on Biotechnology Applied to Lignocelluloses (Lignobiotech One), Reims (France), 29/03–01/04/2010.
- [61] Amin B., Chabbert B., Beaugrand J., Bertrand I. (2009) Impact des caractéristiques biochimiques de résidus de maïs sur les cinétiques enzymatiques au cours des premiers stades du processus de décomposition dans les sols. Colloque de l'Association Francophone d'Ecologie Microbienne (AFEM), Lyon (FR), 30/08–2/09/2009.
- [62] Amin B.A.Z., Beaugrand J., Chabbert B., Debeire P., Bertrand I. (2009) Impact of biochemical characteristics of maize residue on the enzyme kinetics during early stages of decomposition in soil. Biogeomon, Helsinki (Finland), 29/06–3/07/2009.
- [63] Amougou N., Bertrand I., Machet J.M., Recous S. (2009) Soil Biodegradation of aerial and underground litter of Miscanthus giganteus, a perennial energy crop. Biogeomon, Helsinki (Finland), 29/06–3/07/2009.
- [64] Bertrand I, Machinet G.E., Chabbert B., Recous S. (2009) Soil Biodegradation of maize roots: importance of chemical characteristics. Biogeomon, Helsinki (Finland), 29/06–3/07/2009.
- [65] Bouchet T., Issa O.M., Bertrand I. (2009) Fonctions écologiques relatives aux cycles du carbone et de l'azote des encroûtements biologiques superficiels en zone sahéenne. Colloque de l'Association Francophone d'Ecologie Microbienne (AFEM), Lyon (France), 30/08–2/09/2009.
- [66] Amougou N., Bertrand I., Recous S. (2008) Quantification and characterisation of aerial and underground litter of Miscanthus, a perennial energy crop: ability to soil biodegradation. EUROSIL, Vienne, (Austria), 25–29/08/2008.
- [67] Bertrand I., Alavoine G., Recous S., Roy J. (2008) Decomposition of tropical tree litters : Impact of litter quality on C mineralization kinetics and soil organic matter characteristics. EUROSIL, Vienne, (Austria), 25–29/08/2008.

- [68] Beaugrand J., Défossez P., Bertrand I., Recous S. (2007) Décomposition des matières organiques dans le sol : effets des processus de transfert hydrique à l'interface sol-résidu. Journées GFHN, Nantes, (France), 21–22/11/2007.
- [69] Beaugrand J., Bertrand I., Défossez P., Aguié-Béghin V., Recous S. (2007) How initial relative humidity of soil and maize leaves impacts on the C decomposition. International Symposium on Organic Matter Dynamics in Agro-Ecosystems, Poitiers, (France), 16–19/06/2007.
- [70] Bertrand I., Alavoine G., Recous S., Roy J. (2007) Influence of the intrinsic characteristics of tropical tree litters on their rate of decomposition in soils. International Symposium on Organic Matter Dynamics in Agro-Ecosystems, Poitiers, (France), 16–19/06/2007.
- [71] Bertrand I., Prévost M., Chabbert B. (2006) Etude des mécanismes de décomposition des résidus dans le sol : la maturation comme facteur de modulation de la qualité de la paille de blé. Colloque Les matières Organiques en France, Carqueiranne, (France), 22–24/01/2006.
- [72] Machinet G.E., Bertrand I., Chabbert B., Recous S. (2006) Role of Cell Wall Composition on the Decomposition of Maize Roots in Soil: Impact on C Mineralization. 18th World Congress of Soil Science, Philadelphia, (USA), 9–15/07/2006.
- [73] Bertrand I., Chabbert B., Recous S., Gault C., Kurek K. (2004) Can chemical composition of crop residues explain their decomposition in soils? EUROSOL, Freiburg (Germany), 6–12/09/2004.
- [74] Bertrand I., Nicolardot N., Recous S., Mary B. (2002) Influence of crop residues quality on their decomposition in soil: Importance of the biochemical composition. Workshop on Cell Wall and Stress. Cost Action E20, Reims (France) 30/05–01/06/2002.
- [75] Bertrand I., Holloway R.E., Brace D.M., McLaughlin M.J. (2000) Dynamic of phosphorus in highly alkaline soils from the upper Eyre Peninsula. Eyre Peninsula Agricultural Research & Information Technology Expo, Wudinna SA (Australia), 4–5/04/2000.
- [76] Bertrand I., Armstrong R.D., McLaughlin M.J. (2000) Behaviour of phosphorus in sodic alkaline soils from Victoria. Grains Research Expo 2000, Birchip, VIC (Australia), 06/07/2000.
- [77] Grignon N., Souche G., Bertrand I., Lebeau E., Jaillard B. (2000) Contrôle par analyse d'images SIMS de la compartimentation d'éléments solubles dans la feuille de soja. Congrès de la Société française de Microscopie, Toulouse (France), 20–22/09/2000.
- [78] Bertrand I., Hinsinger P., Jaillard B., Arvieu J.C. (1998) Dynamic of phosphorus in the rhizosphere of maize and rape grown on synthetic, phosphated calcite and goethite. 16th World Congress of Soil Science, Montpellier (France), 20–26/08/1998.
- [79] Sei J., Bertrand I., Jumas J.C., Olivier-Fourcade J., Stauton S. (1998) Adsorption of phosphate on kaolinite: Effect of iron oxides and pH. 16th World Congress of Soil Science, Montpellier (France), 20–26/08/1998
- [80] Hinsinger P., Bertrand I. (1997) Root-induced dissolution of a synthetic goethite in the rhizosphere of higher plants. 11th International Clay Conference, Ottawa (Canada), 15–21/06/1997.

- [81] Bertrand I., Grignon N., Souche G., Jaillard B. (1996) Premières images par spectrométrie de masse d'ions secondaires (SIMS) du phosphore sur les oxydes de fer. 3ème colloque des Jeunes Chercheurs du Grand Sud. Cerege, Aix-Marseille III (France), 19–20/09/1996.

Vidéo, communication

- [82] Bertrand I. (2009): Interview « La Science et vous », Chaîne télévisée Terres d'info SIA 2009. Thématique « Décomposition des résidus végétaux ».
[://www.terredinfostv.fr/video/iLyROoafJE2s.html](http://www.terredinfostv.fr/video/iLyROoafJE2s.html)

Documents à vocation de transfert dans périodique sans comités de lecture

- [83] Bertrand I., McLaughlin M.J. and Holloway R.E. (2002) Fluid fertilisers, what are their residual effects? Eyre Peninsula Farming Systems 2001 Summary, (Eds. S.Doudle et al.), The Printing Press, Port Lincoln SA.
- [84] Bertrand I., McLaughlin M.J. and Holloway R.E (2001) Understanding Soil / Fertiliser chemistry. Eyre Peninsula Farming Systems, 2000 Summary, (Eds. S.Doudle et al.), The Printing Press, Port Lincoln SA.
- [85] Bertrand I. (2000) Fluid fertilisers - A better solution for growing wheat in alkaline soils? John Lamb Communications, Better Soils, An Agricultural Bureau Project CSIRO Land & Water, Adelaide

Bilan des activités de recherches (1995-2012)

I. INTRODUCTION GENERALE

La géochimie et la physico-chimie ont pour objet la compréhension des réactions chimiques aux interfaces sol-plante-atmosphère et la connaissance des cycles biogéochimiques. Ces deux disciplines sont donc indispensables à une maîtrise écologique de la production agricole et de la qualité des produits. Les cycles biogéochimiques des éléments majeurs tels, C, N et P, sont régulés à l'interface sol-atmosphère par le fonctionnement biologique des sols qui, en interaction avec les composantes physiques et chimiques du sol, permettent entre autres, la dynamique de la matière organique, le recyclage des nutriments et la dynamique de l'eau, trois fonctions essentielles des sols.

Mes recherches se sont déroulées d'abord dans un contexte que je qualifierai "d'agronomique" car essentiellement conduit par des problématiques liées à la fertilité des sols et à leur capacité de production. Avec mon recrutement à l'INRA ce contexte a évolué pour prendre une connotation davantage environnementale, et plus récemment encore, écologique, mais toujours avec une contrainte forte liée à la production, que cette dernière soit à vocation alimentaire ou non. Ainsi, au fil du temps, la production a perdu son statu de "finalité" pour devenir une contrainte non ajustable. En revanche, les variables d'ajustements pour arriver à un même niveau de production se sont multipliées (rotation, travail du sol, fréquence de récolte, agroforesterie etc...). Cette multiplication des pratiques agricoles mais aussi la gestion de la biomasse végétale produite ont une influence directe sur les cycles biogéochimiques du C, N, P (exportation massive de nutriment ou recyclage dans les sols, flux de minéralisation, lessivage, maintien de la diversité biologique des sols etc...). De plus, les préoccupations "écologiques" qui animent maintenant nos thématiques mettent en exergue le rôle des litières végétales sur les services écosystémiques des sols et plus particulièrement les services de régulations (du climat, de la qualité de l'air) et le recyclage des nutriments.

Les travaux de recherche que j'ai accompli ont pour dénominateur commun ma volonté de comprendre les processus physico-chimiques mis en jeu par les plantes pour prélever des éléments nutritifs (N, P, Fe, Zn) puis leur recyclage dans les sols à travers le processus de biodégradation (C, N) et son déterminisme sur les cycles biogéochimiques et le fonctionnement microbien des sols.

Mes premiers travaux ont porté sur l'identification des phases minérales constitutives d'une carrière d'exploitation de talc et sur la compréhension de la génèse des minéraux obtenus lors d'un processus industriel, le frittage. Ces études m'ont permis de me familiariser avec la réalité du terrain, mais aussi avec les exigences de la recherche industrielle (*Entreprise Guiraud & Frères*) et universitaire (*Laboratoire de Minéralogie et de Géochimie de l'Université Paul Sabatier, Toulouse III*). Cette première expérience m'a décidé à poursuivre une carrière dans la recherche, mais avec le désir de l'appliquer à des problématiques environnementales. J'ai alors conduit, dans le cadre du DEA *Géosciences de l'Environnement (Université Aix-Marseille III)*, un projet de recherche dont l'objectif était d'étudier la fraction particulière des aérosols du littoral méditerranéen et de rechercher leur origine anthropique. J'ai ensuite été sélectionnée pour effectuer une thèse de doctorat, et j'ai choisi de m'orienter vers les interactions sol-plante. C'est ainsi que j'ai travaillé avec B. JAILLARD et P. HINSINGER, du laboratoire *INRA Science du Sol de Montpellier*, sur la biodisponibilité du phosphore minéral pour diverses espèces de plantes d'intérêt agronomique. Ce travail, réalisé sur la base d'expérimentations en milieu contrôlé, m'a

doté d'une bonne culture sur les transferts dans la rhizosphère et des connaissances de base en agronomie. Après cette thèse, j'ai souhaité utiliser et projeter mes connaissances à l'échelle de la parcelle cultivée. Mon recrutement au *CSIRO "Land & Water"* (*Adelaide, Australie*) pour travailler sur la thématique des interactions entre les sols et différentes formes de fertilisants phosphatés remplissait ce souhait.

Enfin mon recrutement à l'INRA m'a offert l'opportunité de travailler sur les matières organiques et les fonctions de recyclage des sols, ce qui constituait un sujet et une communauté scientifique totalement "neuf" pour moi. Ce changement, bien que difficile au départ a, je pense, été bénéfique. En effet, mon absence de connaissance lors de mon recrutement d'un sujet déjà très investi dans la communauté nationale et internationale travaillant sur les matières organiques des sols, m'a poussé à développer un sujet original à l'interface entre la biochimie et le fonctionnement écologique des sols.

II. LA BIODISPONIBILITE DU PHOSPHORE MINERAL

1. Etude en conditions contrôlées à l'échelle de la rhizosphère

Mon sujet de thèse portait sur l'effet des protons libérés par les racines sur la mobilisation du phosphore minéral et du fer dans la rhizosphère. J'ai réalisé mon doctorat au sein de l'UFR Science du Sol de l'INRA-ENSAM de Montpellier sous la direction de B. JAILLARD et P. HINSINGER (1995-1998).

L'objectif de mon travail de thèse était d'évaluer l'importance relative de la libération de protons par les racines sur la solubilisation des composés minéraux du phosphore du sol, d'en préciser les mécanismes et d'en quantifier les effets. Compte tenu de la complexité des sols et des réactions physico-chimiques au sein de la rhizosphère, cette étude s'est limitée aux deux principaux constituants minéraux responsables de l'insolubilisation de P en milieu calcaire: un carbonate de calcium (la calcite) et un oxyhydroxyde de fer (la goethite).

1.1 Démarche d'étude choisie

L'objectif étant la connaissance de mécanismes, j'ai choisi d'étudier un système modèle constitué d'un mélange de minéraux synthétisés au laboratoire pour éviter les impuretés et caractérisés par XRD, BET et MEB.

Les interactions entre phosphore et minéraux ont été abordées à l'échelle de la particule ou de l'agrégat de particules minérales. Plusieurs techniques microscopiques et analytiques ont été mises en œuvre (MEB, MET, AFM, SIMS, XRD, XPS) pour atteindre cet objectif.

Les interactions entre racines et minéraux ont quant à elles été étudiées à l'aide d'un dispositif de culture original dérivé de l'étude menée par Niebes et al. (1993). Ce dispositif sépare physiquement les racines du substrat minéral, ce qui permet d'établir des bilans élémentaires à partir desquels sont déduits les prélèvements effectifs de P, Fe (issu de la goethite) et Ca (issu de la calcite) par les plantes. Quatre espèces ont été comparées: colza, lupin blanc, maïs et pois. Chaque espèce présente un comportement qui lui est propre, fonction entre autre du statut nutritionnel phosphaté de la plante (carence en phosphore ou non).

1.2 Principaux résultats

1.2.1 Interactions phosphore-minéraux

Au cours de ce travail, j'ai utilisé la spectrométrie de masse des ions secondaires (SIMS) pour localiser et quantifier la distribution de P dans le mélange biphasique étudié (calcite et goethite). Il s'agissait à l'époque des premières applications de la SIMS en science du sol et la résolution spatiale était bien moindre que celle des nanoSIMS actuelles. Les techniques d'analyses d'images développées au cours de cette étude ont permis de quantifier la distribution du P sur les phases minérales en présence. Nous avons ainsi montré que le P était principalement associé à la goethite et distribué de manière homogène

à sa surface, ce qui laisse supposer un phénomène d'adsorption. A l'inverse, peu de P était présent à la surface de la calcite, et il se présentait sous forme d'amas, suggérant un phénomène de précipitation, même à des concentrations en P relativement faibles [17; 41; 42; 45; 72; 76].

1.2.2 Interactions racines-minéraux

Les observations SIMS montraient l'importance des oxydes de fer (goethite) dans la dynamique du phosphore. Cependant peu d'études ont montré que les plantes étaient capables de prélever du fer issu d'oxydes de fer bien cristallisés. Ce point me paraissait important car, si les racines étaient capables de dissoudre la goethite, elles étaient du coup capable de mobiliser le phosphore adsorbé à la surface de cette goethite. Je me suis en conséquence d'abord intéressée à l'action exercée par des plantes cultivées en nutrition non limitante en P sur la goethite seule comme substrat de culture.

Les résultats ont montré que toutes les espèces sauf le maïs ont prélevé du fer issu de la goethite. Par contre, si le lupin blanc a diminué la teneur en fer amorphe initialement présent dans la goethite, le colza et le pois ont augmenté les teneurs en fer amorphe de leur rhizosphère. Ces deux espèces sont aussi celles qui ont prélevé les quantités de fer les plus importantes. Il est donc probable qu'elles ont dissous la fraction cristalline de la goethite. Par contre, les mécanismes mis en œuvre pour dissoudre la goethite n'ont pas pu être identifiés. La comparaison des vitesses de dissolution de la goethite par les végétaux avec celles d'expériences *in vitro* réalisées à des pH proches de ceux mesurés dans la rhizosphère, a montré que l'acidification rhizosphérique ne pouvait pas être seule responsable de la dissolution de la goethite. L'activité réductrice des racines est probablement un autre mécanisme de cette dissolution [18; 44; 46; 47; 75].

La seconde étape de ce travail a consisté en l'étude de la biodisponibilité, pour le maïs et le colza, du phosphore et du fer issus d'une goethite et d'une calcite phosphatées. Les expériences ont montré que, d'une manière générale, le colza s'avère plus efficace que le maïs pour mobiliser P et ce, malgré sa plus faible biomasse. Par contre, les deux espèces ont répondu de la même manière à la carence en P en terme d'acidification de leur rhizosphère (jusqu'à 1.6 unités pH). Sur goethite phosphatée, j'ai pu mettre en évidence une dissolution de la goethite et la mobilisation concomitante de P. Sur calcite phosphatée, le maïs et le colza ont tous deux prélevé du phosphore. Mais les prélèvements sont alors en relation étroite avec l'acidification rhizosphérique et opèrent par dissolution des phases carbonatées [19; 43; 73].

2. Amélioration du statut nutritionnel des céréales issues des sols alcalins du Sud de l'Australie: Etude au champ et en conditions contrôlées

Après ma soutenance de thèse, j'ai recherché un contrat post-doctorat me donnant l'occasion de projeter sur le terrain mes acquis fondamentaux. J'ai obtenu ce contrat au *CSIRO Land & Water* à Adelaide, et j'ai commencé à travailler en Juillet 1999 sous la direction de Mike McLAUGHLIN sur un projet élaboré par le *Grain Research and Development Corporation (GRDC)* et réalisé en collaboration avec le *South Australia Research and Development Incorporation (SARDI)* et le *Victorian Institut for Dryland Agriculture (VIDA)*.

2.1 Cadre et Objectif de l'étude

Environ 40 % des régions céréalières du sud de l'Australie sont situées sous climat méditerranéen avec 300 à 450 mm/an de précipitations. Ces régions sont donc caractérisées par une forte contrainte hydrique. De plus, les sols de ces régions sont calcaires ou sodiques; ils représentent plus d'un million d'hectares et sont à l'origine de la production de 40 % du blé de l'état d'Australie du Sud. Les sols alcalins sodiques représentent plus de 50 % de la surface agricole du Victoria. Dans ces deux régions, les rendements sont faibles, de l'ordre de 0.8 tonnes/ha dans les sols calcaires, et 2.5 tonnes/ha dans les sols sodiques. Les céréales y sont, de manière endémique, déficientes en P. Des études (Wilhelm, 1998) ont montré que l'application de fertilisants phosphatés tel le phosphate de mono-ammonium (MAP), le phosphate de di-ammonium (DAP) ou le triple superphosphate (TSP) est parfaitement inefficace, et cela même à des niveaux économiquement non viables pour l'Australie (100 kg P/ha). De plus, depuis environ 50 ans, époque à laquelle l'industrie des fertilisants a développé la formulation des granulés MAP et DAP, peu de progrès ont été réalisés. De nouvelles stratégies de fertilisation semblaient donc nécessaires à la survie de l'agriculture céréalière dans ces régions. Les objectifs de mon projet post-doctoral étaient donc:

- 1) d'identifier les contraintes qui pèsent sur la nutrition minérale des céréales dans les sols alcalins du sud de l'Australie,
- 2) de préciser la dynamique et les transferts du phosphore et des éléments traces déficients comme le zinc et le manganèse dans ces sols,
- 3) de développer de nouvelles stratégies de fertilisation visant à augmenter la production céréalière tout en conservant la qualité des produits (teneur en protéines des grains).

2.2 Démarche d'étude

La démarche que j'ai adoptée reposait sur une approche à deux niveaux:

- (i) au champ, afin d'évaluer en grandeur réelle l'efficacité de nouvelles formulations et moyens d'application des engrais phosphatés,
- (ii) au laboratoire, afin de préciser, en conditions contrôlées, les processus impliqués dans les interactions phosphore/sol et leurs conséquences agronomiques.

La préparation des expériences au champ nécessitait une bonne connaissance préalable des propriétés de ces sols vis-à-vis du phosphore. J'ai donc réalisé des expériences de physico-chimie classique (sorption/désorption, mesure du phosphore isotopiquement échangeable (E value)). Par ailleurs, la détermination des teneurs en éléments nutritifs (majeurs et traces) de ces sols a fait l'objet de développements méthodologiques basés sur le moyen infrarouge en collaboration avec L. JANIK, *CSIRO Land & Water* d'Adelaide.

L'efficacité des fertilisants fluides a été comparée à celle des formulations solides actuellement sur le marché (comme MAP ou DAP) lors d'expériences au champ (collaboration Bob HOLLOWAY, *SARDI, Minnipa Research Centre*) et en milieu contrôlé. Différentes formulations de fertilisants fluides ont été proposées et comparées aux produits solides. Les fertilisants étaient appliqués en même temps que la

semence: les graines de blé étaient semées à 15 cm de profondeur et le fertilisant liquide était localisé 5 cm au dessus des graines sous forme de jets fins et continus. Par souci d'homogénéité, les fertilisants solides étaient localisés au même endroit et arrosés de la même manière avec de l'eau.

Les expériences menées en milieu contrôlé avaient pour objectif de déterminer les types de sols dans lesquels les fertilisants fluides seraient économiquement rentables. Cet objectif implique une compréhension des transferts et interactions entre fertilisant et sol. A ce stade du projet, les expériences réalisées ont fait appel au principe de dilution isotopique afin de déterminer l'origine et les quantités de P et Zn prélevées par les plantes en présence de différents fertilisants solides et liquides et pour différents types de sols.

2.3 Principaux résultats

Les analyses de sol ont montré que, dans les sols calcaires de l'Australie du sud, les teneurs en P total sont plus importantes (jusqu'à 800 mg P/kg) que celles ordinairement rapportées dans la littérature (entre 100 et 300mg P/kg dans des sols cultivés depuis plus de 45 ans (Samadi et Gilkes, 1998)). Les analyses de Cd que j'ai réalisé dans ces sols calcaires ont aussi révélé que les teneurs élevées en P total avaient pour principale origine les fertilisations passées. Les valeurs de phosphore isotopiquement échangeable étaient plus faibles dans les sols calcaires que dans les sols sodiques, ce qui confirme la capacité des sols calcaires à immobiliser P [13; 14; 70; 71].

Parce que les analyses de sol étaient consommatrices de temps et d'argent, Les JANIK, *CSIRO Land & Water* d'Adelaide, spécialiste de la spectroscopie infrarouge à transformées de Fourier, a cherché à caractériser les sols à l'aide de cette technique (Janik et al., 1995; 1998) qui a l'avantage d'être rapide, non destructive et peu onéreuse. Dans le cadre de mon travail, j'ai cherché en collaboration avec ce chercheur à étendre la méthode aux éléments traces et à certains polluants des sols. Le principe de cette méthode repose sur une déconvolution des spectres (Partial Least Square, PLS) qui caractérisent les sols et la recherche de relation entre les composantes spectrales et les compositions élémentaires des sols déterminées par ailleurs. Elle est aujourd'hui largement utilisée pour prédire des caractéristiques physico-chimiques des sols ou des matières organiques, mais en Europe, c'est essentiellement le proche infrarouge, qui a été développé bien que ces longueurs d'onde ne permettent pas d'obtenir un signal fort pour suivre la matière organique dans les sols. Le moyen infrarouge appliqué aux sols alcalins d'Australie du sud s'est révélé efficace pour prédire la teneur en CaCO_3 du sol (IC = 98 %), les teneurs totales en Fe et Al (IC = 93 %), Zn (IC = 88 %), Mn (IC = 80 %) et Cu (IC 82%), le fer et l'aluminium extractibles à l'oxalate (IC = 88 %), et, la capacité de rétention en eau (IC = 92 %). Sur 19 propriétés chimiques et physiques mesurées, 15 prédictions obtenues par cette méthode avaient un indice de confiance supérieur à 80 % [15; 40].

L'efficacité des fertilisants fluides a été évaluée au champ en 1999 et 2000. Diverses formulations de fertilisants fluides et solides ont été testées dans différents types de sols. Les résultats montrent que les fertilisants fluides augmentent les rendements de blé de plus de 40% dans les sols très calcaires, et de 20 à 30 % dans les sols de moindre teneur en CaCO_3 . L'efficacité des fertilisants fluides s'est avérée très supérieure à celle des fertilisants solides [16; 35–39].

Les résultats que j'ai obtenu en milieu contrôlé sur divers types de sols montrent que, même après un mélange uniforme des fertilisants avec le sol, les fertilisants fluides ont toujours une efficacité égale ou

supérieure aux fertilisants solides. En milieu très calcaire, mais aussi dans des vertisols, les fertilisants fluides sont apparus beaucoup plus efficaces que les fertilisants solides. Les valeurs L obtenues par dilution isotopique montrent que le blé prélève 20 à 50 % plus de P lorsqu'il est apporté sous forme liquide plutôt que solide. Les résultats que nous avons obtenus à l'échelle de la parcelle cultivée montrent que les formes de P appliquées (solide ou liquide) ont un effet majeur sur la biodisponibilité du P. Cependant, cet effet pourrait résulter soit de la localisation des engrais, avec dans ce cas, les liquides agissant comme "start up" pour les céréales, soit d'un effet chimique avec un changement des produits de réactions des fertilisants avec le sol [12; M8].

J'ai arrêté ce projet fin 2001, suite à mon recrutement à l'INRA, mais cette thématique continue encore actuellement et a pris beaucoup d'essor en Australie et Amérique du Nord (McBeath et al., 2005; 2006; 2007; 2012; McLaughlin et al., 2011).

III. CARACTERISATION DES LITIERS VEGETALES, BIODEGRADATION ET INTERACTIONS DES DYNAMIQUES C ET N

1. Contexte

Les différents agro-écosystèmes qui nous entourent (forêt, prairie, grande culture) génèrent une diversité de résidus organiques qui sont, en partie, restitués au sol. L'une des principales fonction écologique des sols est le recyclage de ces litières végétales en éléments nutritifs, et c'est en particulier le cas de l'azote. Ce recyclage biologique est réalisé majoritairement par les microorganismes des sols, véritable moteur des transformations des formes organiques des nutriments (N, P, S) en formes minérales, indispensables à la nutrition végétale.

Dans le contexte d'une agriculture durable ou l'écologie joue un rôle de plus en plus important avec les concepts d'agroécologie et d'intensification écologique de l'agriculture, les modes d'occupation des sols (rotation, labour, travail simplifié du sol...) et/ou leur gestion (exportation massive de résidus végétaux ou culture de plantes dédiées pour la production de biomasse) évoluent (Bonny et al., 2010). Ces changements peuvent modifier le processus de décomposition (Wickings et al., 2011). Pour optimiser le recyclage des éléments et diminuer les intrants, la dynamique des matières organiques et des éléments qui les constituent est centrale. Il est donc crucial de pouvoir prévoir la biodégradation des litières végétales dans les sols afin de mieux gérer les flux de carbone et de nutriments vers l'hydrosphère et l'atmosphère et d'améliorer le recyclage des résidus d'origine végétale.

La biodégradation des litières végétales dans les sols dépend de facteurs environnementaux tels que l'humidité et la température (Couteaux et al., 1995) mais aussi de leur composition intrinsèque (Swift et al., 1979; Heal et al., 1997; Cornwell et al., 2008). Par ailleurs, il existe une relation entre l'évolution de la qualité des résidus végétaux au cours de leur décomposition dans les sols et la nature et/ou fonction des micro-organismes décomposeurs (Strickland et al., 2009; Pascault et al., 2010). Cette relation causale, si elle était d'une part mieux caractérisée et d'autre part modélisée, permettrait d'estimer l'impact de la biodégradation de différentes qualités de résidus végétaux sur la diversité fonctionnelle de la microflore des sols et *vice versa*. L'étude couplée de ces relations permettrait, au-delà de l'estimation des flux de C et N, une estimation de l'évolution de la qualité biologique des sols en relation avec les principales fonctions écosystémiques des sols à savoir la production et les services de régulations qui sont influencés par la quantité, la nature et la distribution des litières.

2. Démarche d'étude choisie

Depuis mon recrutement à l'INRA il y a 10 ans, j'ai choisi d'aborder la caractérisation des litières végétales en travaillant à une **échelle spatiale** assez fine, celle *des parois végétales et de l'architecture tissulaire*, qui permet de prendre en compte à la fois la composition moléculaire et tissulaire des résidus végétaux. Cette dernière est extrêmement variable, d'une espèce végétale à une autre, et pour une même espèce en fonction des conditions de croissance, du stade de maturité, des organes considérés,

etc... Le choix de travailler avec des résidus végétaux plutôt qu'avec des molécules isolées comme on peut le voir dans certaines études (Bahri et al., 2006; Leitner et al., 2012), sous tend une hypothèse forte de mon travail qui est que la complexité des litières végétales, incluant l'agencement des macromolécules au sein des tissus, la localisation de ces tissus et leur fonctions dans les différents organes d'une plante sont déterminants pour comprendre la dynamique de biodégradation des substrats lignocellulosiques.

La question de **l'échelle temporelle** est aussi primordiale lorsqu'on s'intéresse aux processus de biodégradation, qui sont des processus dynamiques dans lesquels les effets à court terme influencent ceux à plus long terme. Il semble donc important d'établir un continuum dans la compréhension entre qualité initiale des matières organiques entrant dans un sol, cinétiques de décomposition et qualité *in fine* des matières organiques humifiées des sols. Cette dynamique de décomposition hiérarchise aussi les effets des différents composants des litières durant le processus. Ainsi, sur le court terme, j'ai davantage travaillé sur la nature et l'importance de la fraction soluble des litières végétales avec comme hypothèse de travail le fait que cette fraction se décompose rapidement et que sa taille et sa nature influencent la dynamique des décomposeurs, les fonctions enzymatiques associées et pourraient aussi impacter la décomposition de la fraction pariétale des résidus. A moyen terme, j'ai focalisé mes recherches sur l'impact de la nature des parois végétales sur la minéralisation du C et, à plus long terme, j'ai cherché à vérifier l'impact qualitatif de la composition moléculaire des litières initiales sur la nature des matières organiques des sols (MOS).

En tirant partie de la littérature existante sur la digestibilité des fourrages (Akin, 1989; Buxton et Russel, 1988; Chesson, 1988; 1997; Travis et al., 1996) où ce sont principalement les états initiaux et finaux qui ont été caractérisés, j'ai considéré qu'il était nécessaire d'avoir **des approches dynamiques** pour comprendre les processus à différentes étapes clés de la décomposition. Aussi, une part importante de mon travail a consisté à suivre en dynamique, l'évolution de la qualité chimique du substrat et/ou des enzymes les décomposant au cours du temps.

J'ai également fait le choix d'aborder les relations entre la décomposition des litières végétales et la microflore des sols via un indicateur fonctionnel, à savoir **les enzymes lignocellulolytiques**. Mon hypothèse ici est que les dynamiques enzymatiques reflètent le comportement microbien sans avoir à analyser la taille des communautés, leur diversité, leur structure par des approches lourdes telles la biologie moléculaire (Sinsabaugh et al., 1992).

Démarche expérimentale:

-Les approches mécanistes ont principalement été développées en conditions contrôlées pour m'affranchir des variations inhérentes aux expérimentations *in situ* mais des approches plus intégratives ont fait appel à des expérimentations de plein champs. La majorité des travaux qui sont décrits ci-après, ont été réalisés sur un sol agricole issu de la station expérimentale INRA d'Estrées-Mons. Il s'agit d'un limon argileux (Orthic Luvisol dans la classification FAO). Le type de sol sur lequel j'ai travaillé n'a pas été une variable d'étude de première importance dans mes expériences, à l'exception de quelques travaux spécifiques [4; 10; Th.1; Th.3] pour lesquels j'ai souhaité obtenir des sols très contrastés (sols forestiers *versus* sols agricoles ou gamme de chaulage d'un même sol).

-Nous avons vérifié que, dans nos systèmes expérimentaux d'incubation dans lesquels de la soude est utilisée pour piéger le CO₂ dégagé dans l'atmosphère d'un bocal fermé, la présence de carbonate dans les sols ne perturbait pas nos mesures [10; M7]. En effet, l'augmentation de la pression partielle en CO₂ dans l'atmosphère du bocal, ainsi que la décomposition des résidus végétaux, crée une diminution de pH du sol qui peut générer une dissolution des carbonates, ces derniers venant ensuite contribuer au CO₂ mesuré dans le piège alcalin. Il pourrait ainsi y avoir une surestimation de la minéralisation du C organique dans les sols calcaires. En utilisant le traçage isotopique (¹³C) nous avons démontré que ce phénomène avait bien lieu et était quantitativement important (jusqu'à 35% du C minéralisé) dans les sols sans ajouts de litière. Cependant, après ajout de matières organiques fraîches, les dégagements de CO₂ issus des carbonates devenaient mineurs compte tenu des flux de C élevés [10].

3. Caractérisation de la qualité intrinsèque des résidus végétaux et impact sur la minéralisation du C

3.1. Hypothèses et démarche d'étude

La qualité des litières végétales est étudiée depuis le début du 20ème siècle via l'utilisation du rapport carbone/azote (C/N) des litières (Waksman, 1924) qui traduit la richesse en N d'un résidu. Cependant, même si ce rapport est encore utilisé de nos jours, il est démontré qu'il ne peut pas rendre compte de la qualité des litières végétales, en particulier lorsque la disponibilité en N ne limite pas la décomposition (Recous et al., 1995; Henriksen et Breland, 1999). D'autres critères de qualité ont depuis été testés et les plus courants sont utilisés dans des modèles et présentés dans le Tableau 1. Cependant, ces critères sont empiriques et assez peu génériques et ne permettent pas d'améliorer la conceptualisation de la qualité des litières dans les modèles de biotransformations du C et N.

Tableau 1: Critères de qualité couramment utilisés et incorporés dans quelques modèles de décomposition

Critères de qualité	Références	Modèles C et/ou N utilisant ce critère de qualité
C/N	Brisson et al., 1998; Nicolardot et al., 2001	STICS
LCI (lignocellulose index) = (lignine/lignine+cellulose+hemicellulose)	Moorhead et Sinsabaugh, 2006	GDM
Fractions décomposable et résistante	Jenkinson et al., 1987; Coleman et Jenkinson, 1996; Molina et al., 1983	ROTHAMSTED; ROTHIC; NCSOIL
Rapport lignine/N et % lignine	Parton et al., 1987	CENTURY
Soluble et non soluble à l'eau + fraction récalcitrante	Magid et al., 1997	DAISY
Fractions Van Soest et leurs C/N (soluble, cellulose, hemicellulose, lignine)	Garnier et al., 2001; 2003	CANTIS

Pour aborder la problématique de la qualité des résidus végétaux j'ai donc fait l'hypothèse qu'une connaissance de la composition et de la structure des végétaux permettrait de mieux comprendre leur biodégradation dans les sols. Cette hypothèse est aussi la conclusion de plusieurs études menées sur cette thématique (ex : Cadisch et Giller, 1997; Kögel-Knabner, 2002). Cependant, peu de recherches avaient été entreprises en ce sens depuis. Ceci est, au moins partiellement, attribué au fait qu'approfondir nos connaissances du résidu végétal implique de s'ouvrir à une nouvelle thématique, celle de la biochimie des végétaux, qui est à la fois complexe et menée avec des objectifs différents des nôtres. J'ai profité de ma localisation sur Reims, proche de l'UMR FARE dont, à l'époque, je ne faisais pas encore partie (la fusion institutionnelle entre une partie de l'unité Laon Reims Mons et l'UMR FARE ayant eu lieu en 2008), pour entamer une collaboration avec Brigitte Chabbert, biochimiste, spécialisée dans la compréhension des relations entre structures et propriétés des parois végétales secondaires.

Cette collaboration m'a permis de comprendre que les propriétés des parois végétales sont aussi dépendantes de la typologie des plantes. J'ai donc choisi de concentrer mes recherches sur un nombre réduit d'espèces végétales qui m'ont servi de 'modèles expérimentaux' pour répondre à des questions précises concernant les propriétés de certaines molécules et/ou tissus et leur rôle possible dans le processus de biodégradation. Cette démarche se base aussi sur la typologie naturelle du monde végétal qui fait que certaines plantes ou organes vont développer des parois secondaires et d'autres pas (végétaux/fruits), vont contenir plus de faisceaux que de fibres (plantes en C3/C4), vont présenter des assemblages et des compositions différentes de pectines, hemicelluloses, lignines (monocotylédones/dicotylédones), vont avoir des architectures tissulaires variées (monocotylédones/dicotylédones, tiges/feuilles), etc. Le choix des espèces végétales à considérer a donc été crucial dans ma démarche et les modèles de résidus végétaux étudiés sont résumés dans le Tableau 2. Ma démarche générale a donc consisté à dé-corréler les variables explicatives de la décomposition des litières (composition chimique, architecture tissulaire, rapport fraction soluble/structural) pour essayer de hiérarchiser les critères génériques de la qualité chimique et leur rôle dans le processus de décomposition.

Tableau 2: Principaux résidus végétaux utilisés et programmes et publications associés

<i>Résidus végétaux étudiés</i>	<i>Programmes associés</i>	<i>Publications dans des revues internationales à comité de lectures</i>
BLE Feuille, entre-nœud et racine	Projet innovant EA INRA(2005–2006)	Bertrand et al., 2006 [11]
COLZA Tige, racine et silique enrichies en ¹³ C	Bourse d'accueil IRD	Sall et al., 2007; Bertrand et al., 2007 [9; 10]
BLE Entre-nœud à différents stade de maturité: anthèse, 20 jours après anthèse et maturité physiologique		Bertrand et al., 2009 [6]
FEUILLES D'ARBRES TROPICAUX 9 espèces de Guyane	ECCO-INSU (2004–2006) Diprotolux	
MAÏS Racines de 16 génotypes	Thèse G. Machinet: Bourse région CA et INRA (2005–2008)	Machinet et al., 2009a; 2009b; 2011a; 2011b; [4; 5; 7; 8]
MISCANTHUS Feuille, rhizome et racine	Miscazote et Misqual (programmes région picardie) et thèse N. Amougou: Bourse région CA et INRA (2008–2010)	Amougou et al., 2011; 2012 [1; 3]
MAÏS Feuille et racine	Thèse B. Amin: Bourse SFERE (2008–2012) et projet jeune équipe INRA	Amin et al., 2011; Amin et al., (soumis) [2; 20]
MAÏS Entrenœud de 3 génotypes	Programme d'échange bilatéral Research Coordination Network: Enzymes in the Environment (2010)	En préparation

3.2. Suivi histologique de la décomposition

Au sein d'une même plante, les organes (nœuds, entre-nœuds, feuilles, gaines, racines) présentent des cinétiques de décomposition dans les sols très variables (Puget et Drinkwater, 2001; Rasse et al., 2005; Abiven et al., 2005; Fujii et Takeda, 2010) et également des compositions moléculaires et des agencements tissulaires différents. En travaillant sur les feuilles, tiges et entre-nœuds de paille de blé, nous avons ainsi pu montrer que les tissus étaient affectés différemment par la décomposition dans les sols, en fonction de leur localisation et de leur fonction au sein de la paroi végétale. Ainsi, nous avons

démontré que des parois faiblement lignifiées, comme celles rencontrées dans le parenchyme médullaire des feuilles et entre-nœuds de blé et dans le parenchyme cortical III des racines (Figure 1), étaient préférentiellement dégradées pendant la décomposition [11; 33; 34; 68; 66; M6]. Par contre, il n'existe pas de relations systématiques entre l'épaisseur des parois et leur potentiel de dégradation. Par exemple, les vaisseaux sont des tissus moins épais que le sclérenchyme et n'ont pas été altérés par la décomposition, à l'inverse du sclérenchyme. Nous avons aussi montré que la présence de lignine mais aussi la nature de cette lignine (plus ou moins condensée) et la fonctionnalité des tissus (conducteurs ou non) étaient les critères déterminants pour expliquer la décomposition des résidus végétaux sur des bases histologiques. Ces résultats sont en accords avec des études antérieures sur la digestion par le rumen (Wilson, 1990; Wilson et Mertens, 1995; Chesson, 1997) et laissent penser que la proportion de parois de type primaire (peu lignifiées) et de parois secondaires, de vaisseaux et de sclérenchymes sont des facteurs déterminants de la décomposition des résidus végétaux dans les sols.

Cependant, aucune de ces variables n'est facilement mesurable et cette approche histologique, bien qu'indispensable pour comprendre les différentes étapes de la décomposition d'un résidu végétal, présente des limites. En particulier, la lenteur des acquisitions et l'absence de quantification ne permettent pas de généraliser ce type d'approche. Cependant, cette étape a été cruciale dans mon travail car elle m'a permis aussi de comprendre les limites des approches chimiques, qui, aussi fines soient-elles, ne prennent pas en compte la localisation des substrats à décomposer pour les microorganismes des sols et leur accessibilité. Il a d'ailleurs été démontré, toujours dans le contexte de la digestibilité, que des cellules isolées présentaient une digestibilité accrue comparées aux mêmes cellules localisées dans leur structure d'origine (Grabber et Jung, 1991). Ces aspects d'efficacité d'action des microorganismes et de leurs enzymes qui peuvent influencer l'accessibilité des substrats à décomposer reste l'une de mes préoccupations et j'ai essayé de les aborder via l'analyse dynamique d'activités enzymatiques que je détaillerai plus tard (§ III. 4.).

3.3. Importance relative de la fraction "soluble" des litières sur le processus de décomposition

Les résidus végétaux sont majoritairement constitués de parois, mais ils contiennent aussi une fraction dite cyto-soluble, riche en C, et qui est connue pour se minéraliser rapidement dans les sols (Trinsoutrot et al., 2000). De nombreuses publications suggèrent en effet que cette fraction soluble constitutive des résidus végétaux stimule la croissance d'une biomasse microbienne "opportuniste" et est donc un facteur prédictif de la minéralisation du C à court terme (Pianka, 1970; Webster et al., 2000; Lemma et al., 2007; Justes et al., 2009). Cette fraction est peu abondante (moins de 20% en masse) dans les organes souterrains des plantes (Rasse et al., 2005) mais elle peut dépasser 50% dans les organes aériens de certaines plantes comme la luzerne ou le colza (Trinsoutrot et al., 2000).

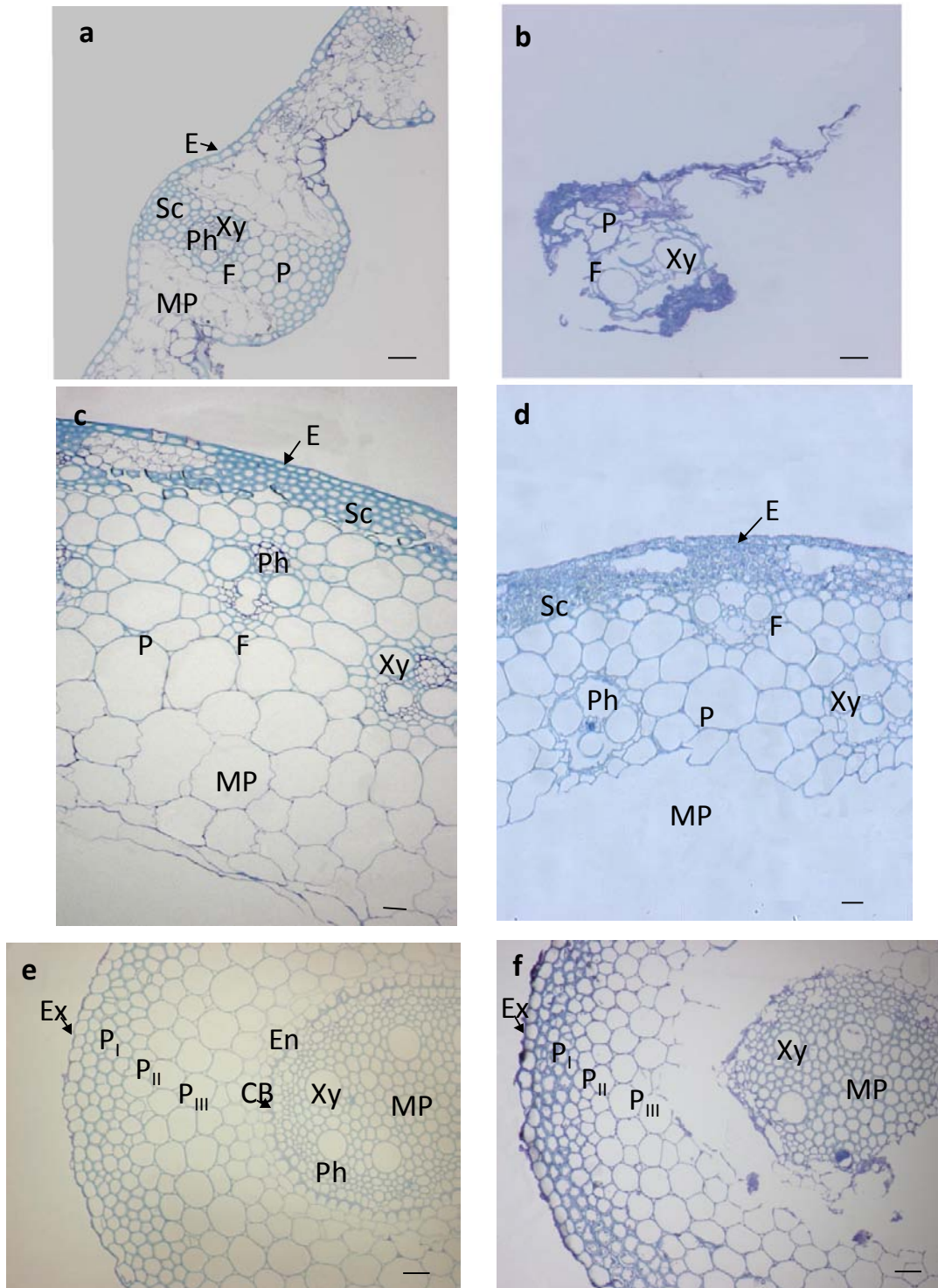


Figure 1: Feuilles (a,b), entrenoeuds (c,d) et racines (e,f) de blé avant (a,c,e) et après 120 jours de décomposition (b, d, f). Ex (exoderme); P I,II,III (parenchyme cortical); Xy (xylème); MP (parenchyme médullaire); Ph (phloème); Sc (sclérenchyme); F (Fibre perivasculaire); CB (bande de Caspary). La barre d'échelle représente 20µm.

Elle est composée de sucres solubles, de protéines et de composés phénoliques plus ou moins abondants selon les litières et les organes considérés. Elle est souvent définie comme correspondant au C et N extractibles à l'eau ou avec un détergent neutre (procédure d'extraction Van Soest, 1963). L'importance de cette fraction "soluble" sur les vitesses de minéralisation du C a principalement été étudiée pour des espèces ou des organes variés pour lesquels la taille de cette fraction, mais aussi sa qualité (teneur en phénols, C et N solubles etc.), sont susceptibles de changer. Dans ces conditions, il est difficile de séparer les effets qualitatifs de ceux plus quantitatifs, i.e. associés à la taille de la fraction "soluble", sur la minéralisation du C.

A travers une étude utilisant des entre-nœuds de blé à différents stades de maturité nous avons cherché à mesurer l'impact de la variation quantitative de la fraction soluble sur la minéralisation du C et nous avons investi les aspects plus qualitatifs de cette fraction "soluble" en travaillant sur des litières tropicales.

3.3.1. Importance quantitative de la fraction soluble

La question posée était de savoir si la proportion de soluble d'un résidu végétal pouvait influencer l'efficacité des microorganismes du sol pour hydrolyser le C plus récalcitrant des résidus, i.e. le C structural. Pour répondre à cette question, ma stratégie a été de choisir des résidus végétaux présentant des rapports soluble/parois différents tout en minimisant les variations de qualité dans chacune de ces fractions. C'est le cas des entre-nœuds de paille de blé, récoltés à différents stades de maturité à partir de l'anthèse [6; M6; 66]. Nous avons choisi 3 stades de maturité: l'anthèse (A), 20 jours après l'anthèse (B) et la maturité physiologique (PM). Les caractéristiques chimiques des résidus les plus contrastés (stades A et PM) avant et après décomposition sont illustrées dans le Tableau 3.

Comme attendu, les vitesses de minéralisation des entre-nœuds jeunes (A) se sont avérées plus rapides que celles des entre-nœuds matures (PM) mais les différences n'étaient visibles que pendant les 14 premiers jours d'incubation [6]. Les taux cumulés de C minéralisés après 111 jours étaient de $62.1\% \pm 2.2\%$ du C ajouté pour les entre-nœuds prélevés à l'anthèse (A) contre $51.6\% \pm 1.7\%$ du C ajouté pour le stade PM. L'analyse des caractéristiques chimiques des entre-nœuds avant et après décomposition dans les sols, nous a permis de montrer que la fraction soluble représente environ 20% de la matière sèche après décomposition (Tableau 3). On aurait pu penser que les entre-nœuds jeunes (A), qui étaient les plus riches en "soluble" et qui se décomposaient davantage, présenteraient une teneur en "soluble" après décomposition inférieure aux résidus matures (PM). Le résultat obtenu est différent et suggère que la fraction "soluble" est alimentée au cours du temps par la décomposition des constituants pariétaux. En revanche, cette fraction ne s'épuise pas; une alternative pourrait donc être qu'une fraction de ce pool soluble (d'environ 20% MS) ne se décompose pas ou très lentement, bien que la paille ne soit pas connue pour être riche en polyphénols ou tannins qui auraient pu inhiber la décomposition d'une partie de cette fraction soluble. L'hypothèse d'un changement de nature de la fraction soluble qui serait "réalimentée" au cours du temps par des composés d'origine pariétales semble donc la plus probable.

Des modèles mécanistes représentant la décomposition des résidus végétaux tels CANTIS (Garnier et al., 2003) considèrent un pool de matière organique soluble qui est alimenté par des constantes de

décomposition des fractions Van Soest qui décrivent la qualité du résidu végétal. Cependant, les vitesses de décomposition affectées à la fraction soluble des résidus sont élevées et entraînent la disparition rapide et complète de cette fraction.

Nos résultats montrent cependant des différences minimales dans les sucres pariétaux des résidus A et PM après décomposition, et ce indépendamment de la taille initiale de la fraction soluble (Tableau 3). Ceci démontre que la taille de la fraction soluble influence la minéralisation du C dans les premiers stades de la décomposition (2 semaines) mais n'impacte pas la minéralisation du C issu des parois végétales. Il s'agit de deux phénomènes quasi-indépendants. Sur le moyen terme, il semble donc que les dynamiques microbiennes associées aux processus de décomposition soient davantage influencées par le C récalcitrant que par le C labile comme suggéré par les études de Magid et al. (2004) et McMahon et al. (2005).

Tableau 3: Caractéristiques chimiques des entre-nœuds de blé avant et après 111 jours de décomposition dans un sol placé en conditions contrôlées (20°C, -80kPa). Deux stades de maturité sont représentés: anthèse (A) et maturité physiologique (MP). Les données sont une moyenne de 2 valeurs \pm écart type.

	<i>Non Décomposé</i>		<i>Décomposé</i>	
	A-ND	MP-ND	A-D	MP-D
C/N	165	463	38	42
Fraction Soluble (%) ^a	49.2 \pm 7.2	15.9 \pm 0.2	21.76	20.64
<i>Sucres solubles (%)^a</i>				
Glucose	17.98 \pm 0.06	4.75 \pm 0.11	0.71 \pm 0.22	0.80 \pm 0.02
Xylose	1.80 \pm 0.45	1.55 \pm 0.42	-	-
Arabinose	0.28 \pm 0.05	0.13 \pm 0.04	0.02 \pm 0.02	0.06 \pm 0.01
<i>Sucres Pariétaux (%)^a</i>				
Glucose	21.87 \pm 0.11	37.33 \pm 1.13	7.15 \pm 0.12	11.18 \pm 0.32
Xylose	11.55 \pm 0.11	19.40 \pm 0.68	4.29 \pm 0.01	6.28 \pm 0.01
Arabinose	0.99 \pm 0.02	1.73 \pm 0.05	0.33 \pm 0.00	0.49 \pm 0.00
<i>Sucres Pariétaux (%)^b</i>				
Glucose	44.07 \pm 1.75	44.52 \pm 0.98	32.81 \pm 0.43	32.80 \pm 0.19
Xylose	23.23 \pm 0.87	23.11 \pm 0.58	19.55 \pm 0.04	19.08 \pm 0.01
Arabinose	2.03 \pm 0.14	2.07 \pm 0.04	1.48 \pm 0.01	1.48 \pm 0.01
<i>Lignine</i>				
Klason Lignine (%) ^a	8.6 \pm 0.1	16.3 \pm 0.2	8.2 \pm 0.1	19.3 \pm 0.2
Klason Lignine (%) ^b	17.0 \pm 0.1	19.3 \pm 0.2	29.8 \pm 0.4	16.3 \pm 0.2
S/G	1.03 \pm 0.04	1.23 \pm 0.04	0.64 \pm 0.03	0.74 \pm 0.03

^a % Matière sèche non décomposée (ND-DM)

^b % de parois

3.3.2. Importance qualitative de la fraction soluble

Nous avons souhaité comprendre l'importance de la qualité de la fraction soluble sur les vitesses de décomposition des litières. Nous avons choisi de travailler sur des organes aériens, riches en soluble (feuilles) et présentant une gamme de teneur en polyphénols et/ou tanins étendue. Notre choix s'est orienté sur des litières provenant de Guyane grâce à une collaboration avec Jacques Roy, (CEFE, Montpellier, Projet ECCO Diprotolux 2004-2006).

L'analyse de 9 litières guyanaise a révélée une gamme étendue de teneur en soluble allant de 16 à 58% MS mais aussi une gamme étendue de teneur en lignine variant de 13 à 66% MS (Figure 2). En revanche, les C/N étaient relativement peu variables puisque compris entre 37 et 59. Les teneurs en polyphénols varient de 2.6 à 17.3% TAE alors que l'amplitude de variation des tanins condensés est moindre (Figure 2).

Les résultats montrent que les cinétiques de minéralisation du C de ces litières correspondent bien au modèle publié par Sleutel et al. (2005):

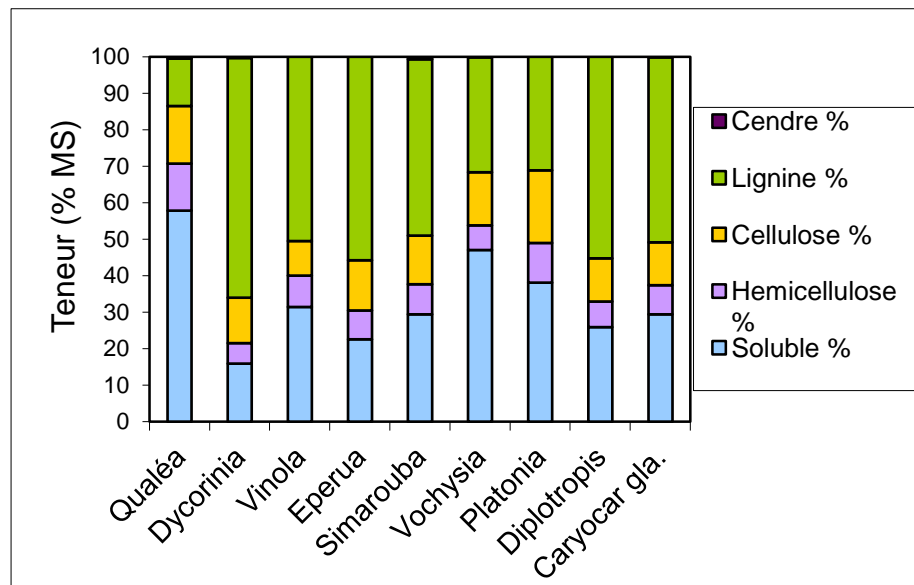
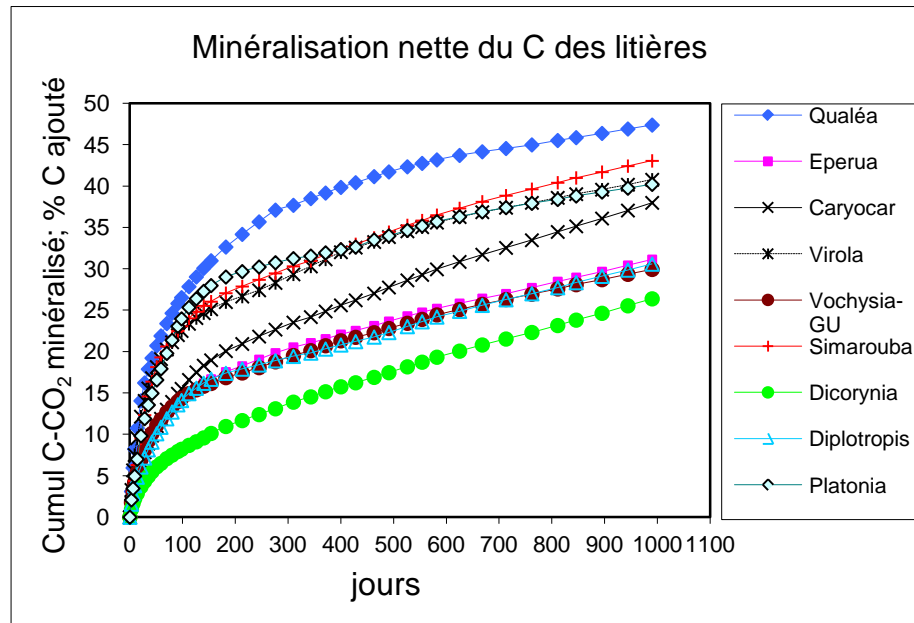
$$y(t) = a(1 - \exp(-bt)) + ct \quad \text{Eq. 1}$$

avec des RMSE variant de 99 à 3. La litière se décomposant le plus rapidement (*Qualéa*) était la plus difficile à simuler. Le paramètre "a" de ce modèle, s'est avéré être négativement corrélé ($P < 0.05$) à la teneur en lignine de ces litières et à leur LCI (lignocellulose index) mais aucunes relations avec la teneur en soluble et sa composition n'a pu être mise en évidence lorsque toute la durée de la cinétique était considérée. Cependant, en utilisant une équation très proche (équation 2) sur une durée de temps inférieure (110 jours), le paramètre "a" s'est avéré être positivement corrélé à la teneur en soluble ($P < 0.01$) bien que la nature de ce dernier ne soit pas apparue comme déterminante des vitesses de minéralisation du C [67; 70].

$$y(t) = a(1 - \exp(-bt)) \quad \text{Eq. 2}$$

Pourtant, Coq et al. (2010) ont démontré une relation entre la perte de masse de litières, similaires à celles utilisées dans notre étude, et leur concentration et degré de polymérisation en tanins condensés. Nous n'avons pas mesuré le degré de polymérisation des tanins condensés et il est possible que la gamme de litière que nous avons analysée, et qui est plus restreinte que celle analysée par Coq et al. (2010), ne soit pas suffisante pour révéler des relations significatives entre C minéralisé et nature des tanins.

Le fait de travailler sur des espèces différentes pour lesquelles, non seulement la teneur et la qualité de la fraction soluble mais aussi, la composition des parois varient peut limiter l'interprétation, lorsqu'il s'agit de tester des hypothèses très mécanistes. Ici, les variations de teneurs en lignines et en solubles ont probablement masqué les effets potentiels des phénols contenus dans cette fraction soluble. Cependant, la variabilité naturelle des substrats à décomposer est déterminante des phénomènes qui ont lieu *in situ* et ne peut être ignorée. J'expliquerai dans le paragraphe (§ III.6) mon point de vue sur ce passage entre études menées en conditions contrôlées et "réalité" environnementale.



	Qualea	Dycorinia	Virola	Eperua	Simarouba	Vochysia	Platonia	Diplotropis	Caryocar
C/N	50	43	53	48	43	48	41	37	59
Polyphenols %TAE/dry matter*	2,6 ± 0,2	4,1 ± 0,2	6,7 ± 0,3	8,1 ± 0,6	13,1 ± 0,4	4,5 ± 0,3	17,3 ± 2,0	13,3 ± 0,4	14,9 ± 0,7
Condensed tanins % CT/dry matter**	8,6 ± 0,4	8,8 ± 0,5	8,1 ± 0,9	8,8 ± 2,8	12,5 ± 1,6	8,6 ± 1,1	ND	15,2 ± 0,9	13,8 ± 0,1

*Tanic acid equivalent determined following the method Folin-Cicalteau, **Condensed tanins (CT) determined following the Buthanol-HCl method

Figure 2: Carbone minéralisé, Analyse Van Soest, rapports C/N et teneurs en polyphenols et tanins condensés de litières forestière de Guyane.

3.4. Importance de la chimie des parois végétales sur le processus de décomposition

Pour la première étude qui visait à déterminer l'impact de la chimie des parois végétales sur la cinétique de décomposition dans les sols, nous avons choisi *le blé comme plante modèle* car il est à la fois bien connu des biochimistes pour les propriétés de ses parois et il constitue une graminée très utilisée en agronomie. Nous avons choisi une approche par organe pour les raisons évoquées précédemment et qui m'ont amené à détailler l'importance de l'agencement tissulaire (§ III. 3.2); je vais donc me focaliser dans ce paragraphe sur l'importance de la chimie des parois végétales sur le processus de décomposition.

3.4.1. Discrimination des composés pariétaux d'importance majeure

Pour déterminer sur quelles variables chimiques il était nécessaire de se focaliser, deux options s'offraient à nous: i) caractériser le plus grand nombre possible de constituants biochimiques dans les litières ou ii) s'inspirer d'études antérieures réalisées dans d'autres milieux, car inexistantes à notre connaissance, dans le sol. La première option nous est apparue trop hasardeuse compte tenu de la complexité du monde végétal (nature des molécules) mais aussi de la multiplicité des types de liaisons (de niveaux énergétiques différents) et qui, pour un même composé, nécessite plusieurs types d'extraction pour accéder à ces différents types de liaisons chimiques. Nous avons donc choisi la seconde option et, en accord avec les travaux de Chesson (1997), nous avons considéré que les études menées sur la décomposition des litières végétales dans les sols sont proches, d'un point de vue conceptuel, de celles menées sur la digestibilité des fourrages par les ruminants.

En effet, dans les deux cas, la dégradation du matériel végétal résulte d'une action microbienne. Ce parallèle a d'ailleurs permis l'adaptation de la méthode de fractionnement Van Soest (1963), originellement développée pour estimer la digestibilité des fourrages, à la caractérisation des litières végétales restituées au sol (Linères et Djakovitch, 1993). Cette méthode est aujourd'hui utilisée comme référence de la caractérisation biochimique dans la plupart des laboratoires travaillant sur l'apport de matières organiques aux sols. Cependant, la prévision de la biodégradation dans les sols de résidus végétaux ainsi caractérisés reste difficile (Cadish et Giller, 1997; Henriksen et Breland, 1999; Hadas et al., 2004).

La littérature relative à la digestibilité des fourrages montre aussi que, au delà de l'importance quantitative des macromolécules constituant les parois, l'organisation de ces macromolécules pourrait être un facteur important (Barrière et al., 2004; Akin, 2008; Dobberstein et al., 2010). En effet, les différents modes de liaisons interpolymères reposent sur des liaisons (covalentes ou non) variables selon la quantité et la qualité des polymères constitutifs. Par ailleurs, des agents réticulant de petite taille, tels que les acides phénoliques, sont fortement impliqués dans l'association hémicellulose/lignine des parois de graminées (Figure 3). Nous avons donc voulu explorer l'impact des associations entre certains composés au sein des parois végétales sur le processus de décomposition dans les sols. En revanche, et contrairement aux études de digestibilité, nous souhaitons avoir une approche dynamique du processus, qui dans un premier temps, s'est limitée à une caractérisation avant et après décomposition, en partie à cause de la lourdeur des analyses biochimiques.

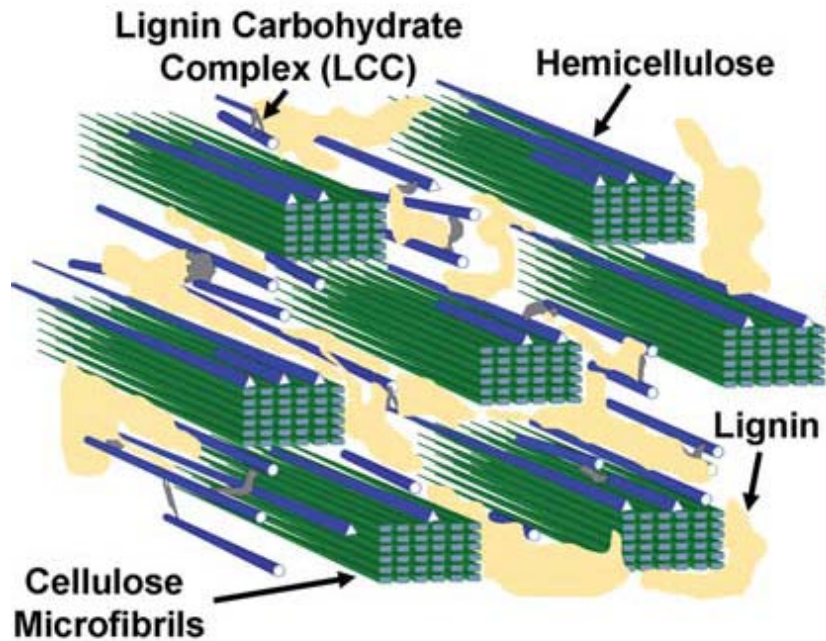


Figure 3: Représentation schématique d'une paroi végétale secondaire. D'après Chundawat et al., 2011.

L'incubation en conditions contrôlées d'entre-nœuds, racines et feuilles de blé (15°C, -80kPa) pendant environ 3 mois ainsi que l'analyse des monomères de polysaccharides, de lignines et des agents réticulant (acide p-coumarique et ferulique) ont permis de souligner [11; 33; 34; 68]:

- L'importance des substitutions au sein des hémicelluloses sur leur dégradation. Dans les graminées, les arabinoxylanes sont les composés majeurs des polysaccharides non cellulosiques. Des études de digestibilité ont montré que les arabinoxylanes très substitués (rapport arabinose/xylose, A/X) étaient moins digestibles (Vailhé et al., 2000). Dans notre étude, les résultats sont moins contrastés car, par exemple, ils montrent que les feuilles de blé, qui sont peu lignifiées, ont un rapport initial A/X plus important que les entre-nœuds et les racines et pourtant elles se décomposent plus vite (Figure 4&5). Cependant, les rapports A/X des feuilles et racines ont augmenté à la fin de la décomposition, suggérant aussi que les ramifications créées par l'arabinose sont un frein à l'hydrolyse enzymatique.
- Le rôle des acides phénoliques, qui sont des agents réticulant des parois de monocotylédones et sont responsables de la formation de complexes lignine-polysaccharides, identifiés comme récalcitrants à la décomposition dans la littérature associée à la digestibilité des fourrages. Nous avons montré que les acides féruliques liés en esters (FA) étaient très affectés par la décomposition dans les sols, ce qui contribuait à augmenter le rapport PCA/FA (Figure 4). Cependant, le faible nombre de résidus étudié ne nous a pas permis d'établir de relation mathématique entre la

présence et nature des acides phénoliques pariétaux et les cinétiques de minéralisation du C dans les sols.

- L'importance de la nature des lignines, i.e. leur composition monomérique, qui est une information complémentaire aux mesures de teneur globale en lignine (Klason, Van Soest). Nos résultats soulignent l'importance de la composition monomérique des lignines constitutives des racines. Ces dernières sont enrichies en unités G (Guaiacyl) qui sont moins facilement dégradables que les unités S (Syringyl). De plus, ces unités G sont associées à une lignine très polymérisée de type « condensée », c'est-à-dire que les liaisons inter-monomères sont de type C-C et difficilement dégradables. Ces propriétés intrinsèques aux molécules récalcitrantes à la décomposition et à leurs interactions au sein du réseau pariétal pourraient contribuer à expliquer la nature du C stabilisé dans les sols.

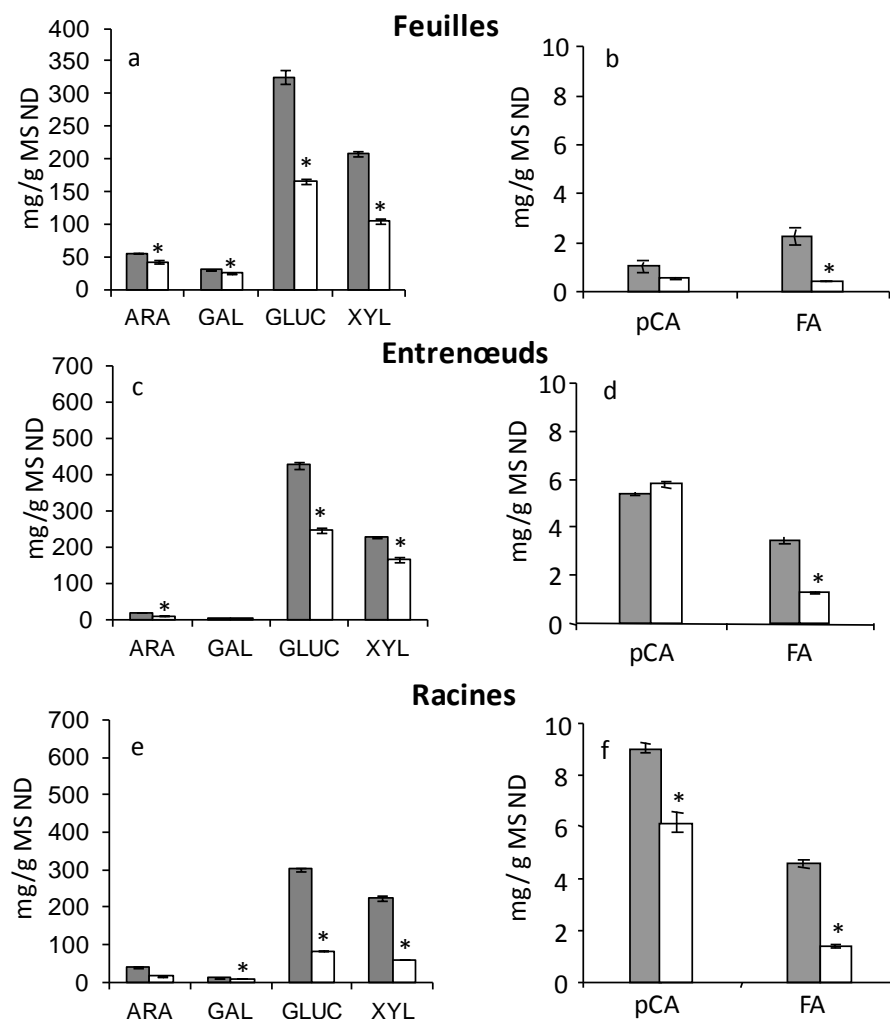


Figure 4: Monomères de sucres (arabinose, Ara; galactose, Gal, glucose, Glu; Xylose, Xyl) (a,c,e) et acides phénoliques (b,d,f) mesurés dans les feuilles, entrenœuds et racines de blé avant (barres noires) et après (barres blanches) décomposition dans un sol. L'étoile représente les différences significatives ($P < 0.01$) avant et après décomposition.

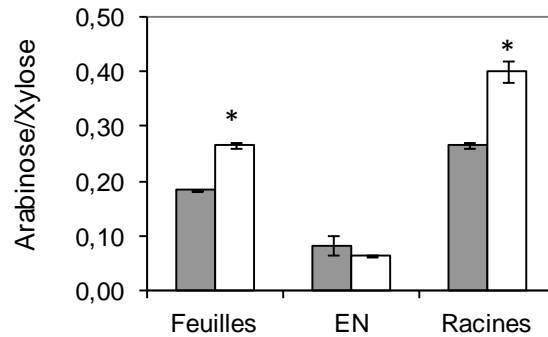


Figure 5: Evolution du rapport arabinose/xylose avant (barres noires) et après (barres blanches) décomposition de feuille, entrenœud (EN) et racines dans un sol. L'étoile représente les différences significatives ($P < 0.01$) avant et après décomposition.

3.4.2. Rôle des polysaccharides et des réticulations hémicelluloses-lignines

3.4.2.1. Choix du matériel végétal

Pour poursuivre nos recherches relatives à l'importance quantitative et qualitative des acides phénoliques et des polysaccharides sur le processus de décomposition, nous avons formulé les hypothèses suivantes:

- Une approche dynamique, avec une résolution temporelle plus fine que "avant/après décomposition" est nécessaire pour comprendre le processus de décomposition à court, moyen et long terme.
- Les interactions entre composés pariétaux constituent le principal verrou de la décomposition, lorsque les conditions environnementales (température, humidité, et disponibilité en N) ne freinent pas ce processus.

Nous souhaitons tester ces hypothèses sur un nombre suffisant (mais "gérable") de litières végétales, tout en ayant un cahier des charges assez drastique:

- architecture tissulaire invariable pour éviter de mélanger les effets potentiels de la chimie des parois et de l'architecture tissulaire (approche histologique).
- taille et nature de la fraction soluble peu variable pour être à même de tester nos hypothèses relatives à la qualité des parois végétales, en minimisant les interférences possibles de la fraction soluble.
- gamme étendue de type de réticulation entre hémicellulose et lignine.

Nous avons d'abord recherché une variabilité naturelle ou artificielle des pailles de blé. Cette recherche est restée vaine car seul le grain de blé a fait l'objet de caractérisations biochimiques poussées et les données sur les autres parties de la plante sont rares (paille), voire inexistantes (racines). Nous nous

sommes donc orientés vers *le maïs* qui possède une variabilité naturelle connue et précédemment étudiée dans le domaine de la digestibilité des fourrages (Barrière et al., 2004).

Nous avons choisi de travailler avec les racines, pour mettre en avant le rôle des composés pariétaux, car ces organes sont enrichis en parois végétales comparés aux organes aériens. L'impact de facteurs édaphiques (nature du sol, conditions climatiques, fertilisation, etc...) sur la qualité des maïs a été minimisé en utilisant des plantes provenant d'un même essai (INRA Lusignan) et récoltées à maturité physiologique (septembre 2005). Ce matériel végétal a été utilisé dans le cadre de la thèse de G.E. Machinet [Th.3] que j'ai co-encadrée avec B. Chabbert (direction S. Recous), et dans laquelle nous avons tiré profit de l'impact de la variabilité génétique de la composante pariétale de racines de maïs issues de 16 géotypes obtenus à partir d'hybrides et de deux lignées parentales avec leurs différents mutants "brown-midrib". Une étude réalisée par Méchin et al. (2005) avait démontrée que la mutation "bm" n'affectait pas l'architecture tissulaire des parties aériennes de maïs (Méchin et al., 2005). Nous avons fait l'hypothèse qu'il en était de même pour les parties racinaires.

Démarche expérimentale:

Les racines ont été lavées à l'eau puis à l'hexamétoposphate de sodium et finalement rincées à l'eau déminéralisée. Cette procédure s'est avérée nécessaire pour éliminer les minéraux restant qui faussaient les analyses chimiques [11]. Ce matériel végétal a ensuite été séché à 35°C pendant plusieurs jours et conservé à l'obscurité à une température de 15°C. Finalement, nous avons choisi de travailler sur des racines "calibrées" pour minimiser l'hétérogénéité de la taille des racines sur leur qualité. Les racines ayant un diamètre compris entre 2 et 3 mm ont été sélectionnées car elles étaient les plus représentatives (en masse) du système racinaire de l'ensemble des plantes.

L'architecture tissulaire des racines de la lignée F2 avec ses mutants (bm1, bm2, bm3 et bm4) a été observée en microscopie optique et l'épaisseur des parois des différents tissus (parenchyme cortical, endoderme et bande de Caspary, péricyle, fibre, métaxylème et parenchyme médullaire) a été mesurée.

La caractérisation chimique des 16 géotypes de racines de maïs a été réalisée avant leur incubation dans un sol en utilisant la méthode de fractionnement Van soest qui est une référence en agronomie, mais aussi en utilisant une chimie plus fine (et parallèlement plus lourde) pour accéder aux monomères de sucres (hydrolyse acide et analyse en chromatographie d'échange anionique haute performance, HPAEC), aux acides phénoliques (hydrolyse alcaline et dosage en chromatographie liquide à haute performance, HPLC), aux monomères de lignines (extraction par thioacidolyse et dosage en chromatographie gazeuse et spectrométrie de masse).

3.4.2.2. Caractéristiques chimiques et minéralisation du C des racines de 16 géotypes de maïs

Les observations des parois racinaires, réalisées en microscopie optique [Th. 3], ont démontré que, globalement les mutations étudiées (bm1, bm2, bm3 et bm4) n'affectent pas l'architecture tissulaire des racines, comme précédemment publié sur les parties aériennes (Méchin et al., 2005). En accord avec nos objectifs, ce matériel végétal de par ses propriétés, était donc adapté pour travailler sur l'importance de la chimie des parois.

Les résultats des analyses pariétales des racines des 16 géotypes de maïs sont présentés dans le Tableau 4. Dans ces racines, les teneurs en C total varient de 45.7% à 47.9% de la matière sèche tandis que les teneurs en azote sont comprises entre 0.5 et 1.3%, ce qui donne des rapports C/N allant de 37 à 97. Le soluble Van Soest varie de moins de 8% entre les 16 géotypes et représente moins de 22% MS confirmant ainsi la richesse en parois de ces organes. Comme attendu, les polysaccharides sont majoritairement représentés par la cellulose qui peut être assimilée au glucose dans les parois végétales, alors que l'hémicellulose peut être représentée par la somme du xylose, de l'arabinose et du galactose (Brett et Waldrom, 1996). Les acides phénoliques sous leur forme estérifiée et éthérifiée représentent entre 2.4 et 3.2% MS en accord avec la seule autre étude présentant ce type de données sur des racines (Hatfield et Chaptman, 2009). Les formes estérifiées (PCA et FA) se sont avérées plus abondantes que les formes éthérifiées (absence de PCA, uniquement FA), et ceci est particulièrement vrai pour l'acide p-coumarique (PCA). Le rapport PCA/FA_{esther} varie de 2.8 à 5, offrant une gamme de variation élevée et conforme à notre demande initiale. Enfin, la teneur en lignine (méthode Klason) varie de 15.2 à 19.4% MS. La fraction non condensée de la lignine (structure β -O-4) (résultats non montrés), accessible par une extraction de type thioacidolyse (Lapierre et al., 1986), représente moins de 15% de la lignine totale qui est donc plus condensée que dans les parties aériennes de matériel végétal similaire (Barrière et al., 2004). Cette lignine non condensée est riche en unités Syringyl (S) et possède des rapports S/G >1 sauf pour les géotypes affectés par une mutation de type bm3 (F2bm3, F292bm3 et F7026bm3*F2bm3) (Tableau 4).

Notre préoccupation s'est assez rapidement orientée vers la gamme de minéralisation de C que proposerait ces différents géotypes lors de leur décomposition dans un sol. Notre crainte était qu'il n'y ait pas de différence de vitesse de minéralisation compte tenu du fait que, même si les parois végétales variaient chimiquement, les teneurs globales en soluble, hémicellulose, cellulose et lignine changeaient peu entre les géotypes, comparées à des études menées sur des espèces et/ou organes différents (Trinsoutrot et al., 2000; Jensen et al., 2005). L'incubation dans un sol, en milieu contrôlé et en conditions d'azote non limitantes de ces racines, a révélé des cinétiques de minéralisation du C et des taux de C minéralisés qui varient du simple au double selon les géotypes considérés, toute chose étant égale par ailleurs (Figure 6 [Th. 3; 5; 28; 64; 67]). Ce résultat a donc conforté notre stratégie expérimentale en faisant l'hypothèse, dès le début de ce travail, de l'importance des caractéristiques pariétales sur les cinétiques de minéralisation du C.

3.4.2.3. Effet à court et moyen terme des caractéristiques pariétales sur la minéralisation du C

Comme montré précédemment (§III 3.4.1), sur le court/moyen terme (environ 100 jours), il est possible, en fin d'expérimentation de séparer les résidus végétaux du sol afin de suivre l'évolution de leur qualité chimique au cours de la décomposition. C'est la démarche que nous avons suivie pour identifier les déterminants chimiques de la décomposition sur une période de 112 jours d'incubation. Parmi les 16 génotypes étudiés, nous en avons sélectionné 4 pour étudier de façon dynamique l'impact des caractéristiques pariétales sur les vitesses de minéralisation du C. La sélection a été faite sur la base des cinétiques de minéralisation du C (Figure 5), pour obtenir des vitesses et des taux contrastés. Les génotypes choisis (F2bm1, F2, F292, F292bm3) présentaient, après 800 jours, des taux de minéralisation cumulée de 41.6, 58.5, 66.5 et 69.9% du C ajouté respectivement, tous étant significativement ($P < 0.01$) différents entre eux. Ces génotypes ont à nouveau été incubés dans le même sol et aux dates 14, 36, 57 et 112 jours retirés et analysés pour leur évolution chimique, cette dernière étant ensuite mise en relation avec la vitesse de minéralisation du C. Nous avons ainsi pu montrer que les rapports lignine Klason sur glucose (KL/Glu) et lignine Klason sur arabinoxylans (KL/AX) améliorent les relations avec les vitesses de C minéralisé comparées à celles obtenues uniquement avec le glucose, les arabinoxylans ou la lignine Klason (Figure 7).

Ces rapports semblent plus appropriés pour décrire le processus de minéralisation car ils reflètent l'association intime qui existe dans un réseau pariétal cohésif entre la lignine et les polysaccharides [7; 32]. Ainsi, cette étude dynamique a permis de confirmer notre hypothèse sur le court et moyen terme, relative au rôle des réticulations entre hémicelluloses et lignines sur la vitesse de minéralisation du C. Elle a aussi démontré que, sur ces échelles de temps, le rapport Arabinose/Xylose pourrait être un indicateur pertinent de la décomposition car il reflète la qualité des hémicelluloses.

Tableau 4: Caractéristiques chimiques des racines de 16 géotypes de maïs avant incubation dans un sol. Toutes les données sont exprimées en % de la matière sèche (MS) excepté les monomères S et G de lignines qui sont exprimés en $\mu\text{mol g}^{-1}$ MS. Les moyennes (n=3) ne partageant pas la même lettre au sein d'une même ligne sont significativement différentes (P<0.05). VS signifie Van Soest.

<i>Genotype</i>	F2	F2 bm1	F2 bm2	F2 bm3	F2 bm4	F292	F292 bm1	F292 bm2	F292 bm3	F292 bm4	F7026 bm3*F 2bm3	Mex- xal	Anjou 285	Anjou 258	Colom -bus	Manfu -sa
<i>Number</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
C	47.8e	47.9e	47.9e	47.6de	47.4d	46.9c	46.3b	46.2b	46.3b	46.6c	45.8a	45.7a	46.6c	47.1c	46.2b	46.8c
N	0.9i	1.3m	1.1l	1.0k	1.0j	0.7d	0.8h	0.8g	0.7e	0.7f	0.7f	0.6c	0.5b	0.6b	0.5a	0.5a
C/N	54d	37a	45b	47b	50c	71g	59e	60e	67f	65f	63f	78h	85i	86i	96j	97j
Soluble C 20°C	0.3c	0.3b	0.1a	0.2a	0.7h	0.3b	0.1a	0.2ab	0.2ab	0.2ab	0.4d	0.4d	0.5f	0.4e	0.3c	0.6g
VS Soluble	16.1ab	19.4cd	13.2a	15.2ab	21.2d	16.4b	16.1ab	15.0ab	14.0a	15.6ab	19.3cd	16.6b	14.8ab	15.2ab	17.1bc	18.4c
<i>Polysaccharides composition</i>																
VS Cellulose	38.5ab	36.8a	39.3ab	38.0ab	37.3ab	41.3bc	43.1bc	41.3bc	43.8bc	43.1bc	38.9ab	41.4bc	44.7c	42.9bc	43.5bc	40.9b
VS Hemicellulose	37.6a	33.8a	38.1c	39.1c	35.2a	37.5a	34.8b	38.1c	37.8c	36.8ab	36.7ab	35.2a	33.7ab	35.3ab	32.5ab	34.3ab
Glucose	31.3a	30.7a	35.1c	33.3b	31.3a	34.3b	37.9d	39.7de	39.8de	37.9cd	36.3c	37.0c	41.1e	39.4d	37.6c	36.4c
Xylose	18.5a	17.9a	20.3c	20.3c	19.6b	19.1b	20.9c	20.8c	21.2c	20.5c	19.6b	19.3b	20.5c	19.6bc	19.6bc	19.5b
Arabinose	3.5b	3.6b	4.4d	4.1c	3.2a	3.8bc	3.5b	4.1c	4.1c	3.6b	3.9bc	3.4b	3.5b	3.6b	3.5b	3.5b
Galactose	1.0c	1.2d	1.3e	1.3e	0.9a	1.1d	1.0b	1.1d	1.0b	0.9a	1.1c	1.1d	1.0b	1.1d	1.1d	1.1c
<i>Phenolic composition</i>																
VS Lignin	8.1ab	10.0b	9.4b	7.7ab	6.3ab	4.9a	5.9a	5.5ab	4.4a	4.5a	5.1a	7.1ab	6.9ab	6.6ab	6.8ab	6.4ab
Klason Lignin	17.6e	19.2f	19.4f	19.1f	17d	15.6ab	15.9b	16.3c	15.8b	16.0bc	15.2a	16.3bc	16.9d	17.1de	16.9cd	16.7cd
S unit	75.9g	41.3c	46.2cd	21.3a	48.9d	48.7d	26.4a	51.5de	24.2a	53.9d	33.7b	64.1f	55.8e	58.0ef	68.5f	59.9ef
G unit	42.7d	37.8c	27.1b	39.4cd	34.8c	37.6c	17.8a	27.5b	37.2c	35.6c	36.1c	39.1cd	44.4d	42.2d	44.9d	39.4c
S/G	1.8k	1.1d	1.7j	0.5a	1.4g	1.3f	1.5h	1.9k	0.7b	1.5h	0.9c	1.7i	1.3e	1.4g	1.5h	1.5h
Esterified PCA	2.3fg	1.3a	1.9d	1.5b	2.3f	2.2e	1.4a	2.2e	1.6c	2.4g	1.9d	3.0j	2.3ef	2.5h	2.3g	2.8i
Esterified FA	0.6e	0.4a	0.6de	0.5c	0.6e	0.5d	0.5b	0.5cd	0.6e	0.6de	0.6de	0.6f	0.7g	0.5cd	0.7g	0.6e
Etherified FA	0.1a	0.3b	0.3b	0.3b	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a	0.2a

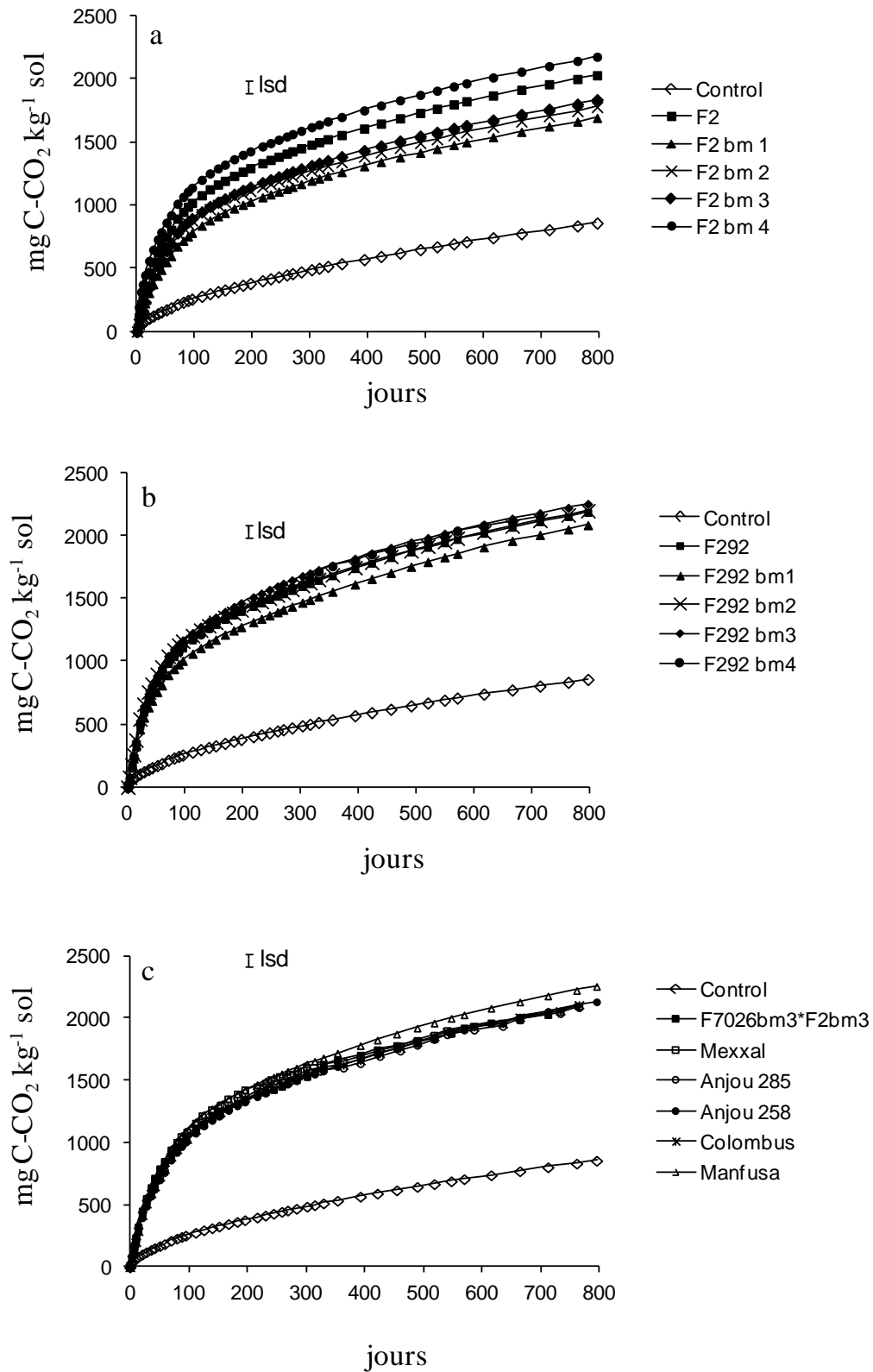


Figure 6: Cinétiques de minéralisation du C cumulées des racines de maïs issues des lignées F2 (a) et F292 (b) et leur mutants et de 6 hybrides (c). Le contrôle représente le sol sans ajout de racines.

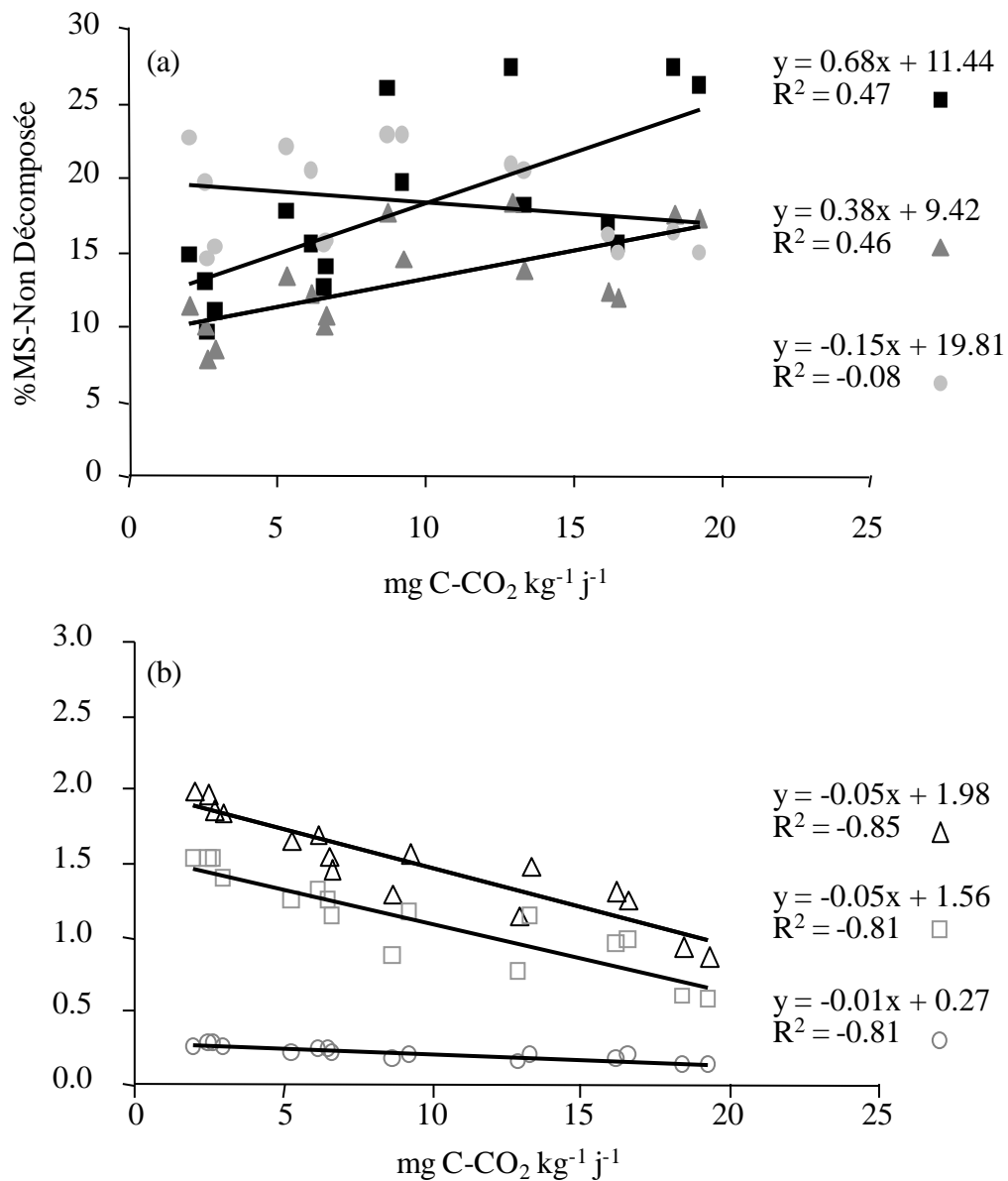


Figure 7: Relation entre les vitesses de C minéralisées mesurées aux intervalles de temps 0-14; 14-36; 36-57; et 57-112 jours d'incubation et (a) les teneurs en glucose (■), arabinoxylans (▲) et lignines Klason (●) exprimées en % matière sèche (MS) non décomposée; (b) les rapports lignine Klason/arabinoxylans (Δ), lignine Klason/glucose (□) et arabinose/xylose (○).

3.4.2.4. Effet à long terme des caractéristiques pariétales sur la minéralisation du C

Quand la durée et le taux de décomposition augmentent, les résidus végétaux sont de plus en plus difficiles à séparer de la phase minérale du sol, cette séparation étant impossible sur le long terme. Dans ce cas, pour appréhender les relations causales entre qualité des résidus végétaux et cinétiques de minéralisation du C nous avons établi des relations entre la qualité initiale des résidus et les taux de minéralisation cumulés du C, obtenus dans le cas des racines de génotypes de maïs, après environ 800 jours d'incubation. Une régression multiple pas à pas nous a permis d'obtenir l'équation 3:

$$y = 2001 - 2981 \times \left(\frac{VS \text{ Lignine}}{VS \text{ Cellulose}} \right) + 95.1 \times PCA \text{ estérifiés} - 15.06 \times VS \text{ Hémicellulose} \quad \text{Eq.(3)}$$

dans laquelle y correspond aux taux cumulés de C minéralisé après 796 jours d'incubation; VS lignine, VS cellulose et VS hémicellulose correspondent respectivement aux teneurs en lignine, cellulose et hémicellulose déterminées selon la méthode Van Soest (VS) dans les résidus initiaux et PCA estérifiés correspond aux acides p-coumarique liés en esters dans la parois.

A elle seule, cette équation explique 91% de la variance, soit 91% des taux de minéralisation du C cumulés pour les 16 génotypes. Les variables qui la constitue confirment à nouveau l'importance des interactions entre composés pariétaux sur le processus de décomposition. L'acide p-coumarique étant préférentiellement estérifié aux lignines, et la lignine apparaissant comme le premier composant des parois limitant la décomposition, cette relation positive pourrait révéler l'existence d'agencements des polymères pariétaux plus aptes à la décomposition. Le rôle des interactions entre les polymères pariétaux a, jusque là, été peu pris en compte dans les études menées sur la décomposition des résidus végétaux dans le sol [11]. L'acide férulique éthérifié est un des acteurs principaux de la réticulation des constituants pariétaux. Une relation négative entre la teneur de cet acide éthérifié et la décomposition n'a toutefois été révélée qu'aux derniers stades d'incubation des racines [5]. Le prolongement des expérimentations au-delà de la période d'étude (800 jours) permettrait d'évaluer la contribution de ces structures dans la minéralisation à plus long terme. Enfin, nous pensons qu'il serait intéressant de pouvoir tester cette équation sur une gamme plus étendue de résidus, mais à ce jour, les données disponibles dans la littérature et relatives à la qualité des résidus végétaux ne rendent pas compte de teneurs en acides phénoliques.

Nous avons aussi mesuré l'effet à long terme de la décomposition en considérant l'impact de la composition phénolique initiale des résidus sur la composition phénolique du mélange sol+résidus en fin d'expérimentation. Cette approche est classique dans les études relatives à la stabilisation de la matière organique des sols (Kogel Knabner et al., 1991; Guggenberger et al., 1994; Martens et al., 2002). Nous avons choisi l'identification de biomarqueurs de lignine dans le sol après décomposition des racines sur une période de 800 jours en utilisant l'oxydation à l'oxyde de cuivre (CuO) qui est une méthode couramment utilisée (Hedges et Ertel, 1982). La teneur en lignine totale des sols est communément représentée par la somme des teneurs en monomères V, S et C (VSC-lignine) caractérisée par l'oxydation au CuO. Cependant, la teneur en VSC-lignine ne représente en réalité qu'une fraction de la lignine totale

(principalement non-condensée) (Chen, 1992). De plus, la plupart des travaux appliquant cette méthode aux sols ne prennent peu en compte les connaissances acquises dans le domaine de la chimie des parois végétales et qui ont d'ailleurs conduit les biochimistes à développer d'autres méthodes de dosage des monomères de lignines. Ce constat nous a conduit à comparer deux méthodes de dégradation chimique permettant le recouvrement des acides hydroxycinnamiques et des monomères de lignine, méthode THA et thioacidolyse, respectivement avec la méthode d'oxydation cuprique (CuO). Ainsi, la thioacidolyse qui est communément utilisée en science du végétal (Lapierre et al., 1986) a pour la première fois été appliquée aux sols [4]. Nous avons démontré que cette méthode permettait une meilleure identification des structures non condensées de la lignine dans les sols, ces dernières ayant un turnover plus rapide que les structures condensées. La spécificité de l'extraction thioacidolyse a permis de démontrer que le rapide turnover de certains monomères de lignine mesuré dans des études de stabilisation de la matière organique (Bahri et al., 2006; 2008; Nierop et Filley, 2007), était relié à la structure non condensée de la lignine dont ces monomères étaient originaires. Des études complémentaires seraient nécessaires pour espérer relier quantitativement les structures lignifiées condensées au taux de stabilisation du C à long terme.

Nous avons aussi montré que le rapport Syringyl/Vanillin dans les sols après décomposition était très corrélé au même rapport mesuré sur les résidus avant décomposition et avec les trois méthodes testées (CuO, Thioacidolyse et THA) démontrant l'aptitude de ce rapport à prédire le devenir des phénols dans les sols, en accord avec Nierop et Filley (2007). En revanche, la méthode CuO ne permet pas le recouvrement des acides p-coumariques (PCA) alors que ces derniers, dont nous avons démontré l'importance dans le processus de décomposition des graminées, ont pu être mesuré par THA et thioacidolyse. D'ailleurs l'ensemble des unités C est sous-estimée après oxydation au CuO par rapport à l'application d'une hydrolyse alcaline totale (THA). De plus, nous n'avons pas pu mettre en évidence que les unités C étaient des biomarqueurs dans notre étude, aucune relation n'ayant pu être établie entre leur teneur dans les racines non décomposées et celles des mélanges de sol+résidus.

3.4.2.5. Application du rapport lignine/polysaccharides pour estimer la décomposition à moyen terme de divers résidus végétaux

Les acides phénoliques dans leurs formes estérifiées ou étherifiées ne sont pas des variables aisées à mesurer et sont, de fait, absents de la littérature relative à la décomposition des résidus végétaux dans les sols. Nous avons montré dans un précédent paragraphe (§ III.3.4.2.3) qu'une façon indirecte d'estimer les associations entre composés pariétaux pourrait être l'utilisation d'un rapport de type lignine/sucres. Il faut cependant noter que ce rapport, mesuré dans le cadre de la thèse de G.E. Machinet [Th. 3] (Figure 7), a été déterminé en considérant uniquement les sucres pariétaux et non les sucres présents dans la fraction soluble des résidus. Il s'agissait donc uniquement des sucres correspondant soit à la cellulose soit aux hémicelluloses (Arabinose + Xylose principalement). Nous avons essayé de tester ce type de rapport avec d'autres résidus dans le cadre de la thèse de Norbert Amougou [Th. 2] que j'ai co-dirigée avec S. Recous et plus récemment avec la thèse de Bilal Amin [Th. 1], co encadrée avec B. Chabbert.

Démarche expérimentale:

Dans le cadre de la thèse de N. Amougou qui portait sur l'importance des litières de *Miscanthus x Giganteus* sur la minéralisation du C et N dans un sol, des rhizomes, racines et rhizomes nécrosés ont été incubés dans un sol à 15°C avec une humidité maintenue constante de -80kPa pendant 263 jours. Dans le cadre de la thèse de Bilal Amin [Th. 1] des feuilles et racines de maïs ont été incubés dans le même sol que le *Miscanthus* mais pendant une courte durée (43 jours) à 15°C. Les deux études ont été menées en conditions d'azote non limitantes. Les résidus ont été caractérisés initialement pour leur teneur en soluble, en sucres neutres et en lignine Klason. Dans ces expériences, la détermination des sucres a été réalisée sur l'ensemble des résidus et pas uniquement sur les parois. Il s'agit donc des sucres totaux et non des sucres pariétaux.

Dans le cas des résidus de *Miscanthus*, la minéralisation nette du C était significativement plus importante pour les rhizomes (59.4% du C ajouté), que pour les rhizome nécrosés (50.7% du C ajouté) et les racines (30% du C ajouté). L'analyse des relations entre taux cumulés de C minéralisé après 263 jours et qualité initiale des résidus a montré que la lignine Klason et le rapport lignine Klason/sucres totaux donnait les mêmes résultats ($R^2 = 0,85$; $P < 0.001$) lorsque l'ensemble des résidus et des traitements ($n=14$) étaient considérés. Ceci a confirmé l'impact négatif de la lignine sur la décomposition (Johnson et al., 2007) et l'absence d'amélioration des relations en utilisant un rapport lignine/sucres totaux. Cependant, une analyse par type de résidus a montré que le rapport lignine Klason/sucres totaux prédisait mieux que la lignine seule, le C minéralisé des rhizomes mais pas celui des racines (Figure 8) [Th.2; 3, 59; 66]. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que la plupart des polysaccharides, dans le cas des rhizomes, sont contenus dans la fraction soluble qui représente entre 25 et 35% de MS des rhizomes, alors qu'elle ne représente que 16 à 23% MS des racines. De fait, pour le même niveau de décomposition, les sucres contribuent davantage à la minéralisation du C dans le cas des rhizomes que dans le cas des racines.

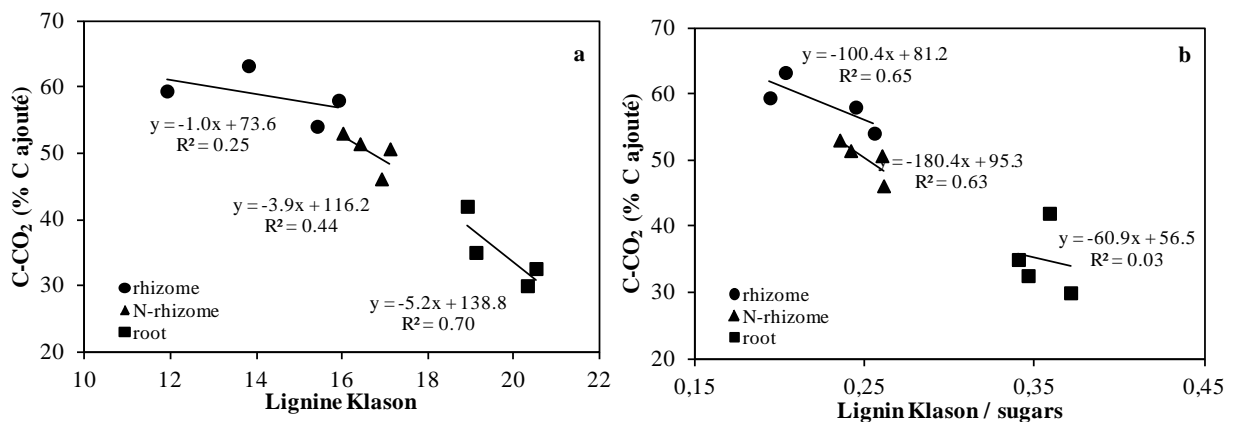


Figure 8: Relation entre le C minéralisé à 263 jours et la teneur en lignine klason (a) et le rapport Lignine klason/sucres totaux (b) pour les rhizomes, les rhizomes nécrosés (N-rhizome) et les racines de *Miscanthus*

Les rapports de type lignine/sucres ont été appliqués à des feuilles et racines de maïs incubés sur une courte période, et ce, dans le cadre de la thèse de Bilal Amin [Th. 1]. Les régressions entre les quantités de C minéralisé et les caractéristiques des résidus au cours de la décomposition, montrent une relation améliorée en utilisant le rapport lignine Klason/(arabinose+xylose) ($R^2=-0.65$, $P<0.01$) comparée à la lignine seule dans le cas des feuilles ($R^2=-0.52$ $P<0.01$). Pour les racines, qui se décomposent plus lentement, la lignine seule n'est pas significativement corrélée à la minéralisation du C alors que le rapport lignine Klason/Glucose l'est ($R^2 = -0.34$, $P<0.05$), ceci étant dû à la courte durée de l'incubation qui nécessite de prendre en compte la dynamique des polysaccharides pour expliquer les taux cumulés de C minéralisé [20].

Les rapports lignine/sucres pourraient être des indicateurs pertinents de la minéralisation du C à court et moyen terme, mais nous devons les tester sur un plus grand nombre de résidus. Malheureusement, les publications comportant à la fois des données de monomères de sucres dans les résidus végétaux et de minéralisation du C dans les sols sont rares. Une analyse bibliographique utilisant les données du fractionnement Van Soest (cellulose, hemicellulose et lignine) en fonction de la durée de la décomposition pourrait cependant être envisagée pour dégager une tendance globale de ce type d'indicateurs. Enfin, nous n'avons pas eu l'occasion de tester l'importance des interconnexions, via la présence d'acide phénoliques, entre composés pariétaux sur la minéralisation du C sur d'autres résidus que les racines de maïs.

3.4.3. Impact de la colonisation initiale des résidus végétaux sur leur qualité et cinétiques de décomposition

Dans la majorité de nos études, nous avons privilégié une analyse détaillée de la composition intrinsèque des résidus pour en comprendre les déterminants sur la minéralisation du C. Lors de nos expérimentations, nous avons été amené à nous poser la question de l'importance de la microflore endogène aux résidus, i.e. présente avant leur incubation dans un sol, et de son impact potentiel sur les vitesses de décomposition mesurées. Notre hypothèse initiale était que, aussi bien pour les organes souterrains que aériens, cette microflore, présente initialement sur les résidus, pourrait en modifier la qualité (en opérant une pré-décomposition) avant contact avec un sol et pourrait aussi influencer les microorganismes des sols et l'activité des enzymes associées.

Démarche expérimentale:

Cette hypothèse a été testée sur des feuilles et racines de maïs qui ont été stérilisées par différents moyens (rayonnement γ , solution d'hypochlorite de sodium et d'alcool). Les résidus végétaux ainsi traités ont été incubés en conditions stériles ou non et les activités enzymatiques associées à la décomposition de certains de ces résidus ont été mesurées avant et pendant l'incubation [8; 2; 31; 62]. Des images en microscopie électronique (MEB, MET) et de l'analyse EDX (collaboration avec le laboratoire LES, Nancy) ont complété nos interprétations des résultats obtenus par analyses chimiques et enzymatiques.

Nos résultats ont démontré que la teneur initiale en azote des racines résulte non seulement des conditions de nutrition azotée et du métabolisme azoté des plantes au cours de leur croissance, mais également de la présence de microorganismes colonisateurs riches en azote organique. Ces microorganismes représentent une source d'azote importante (estimée jusqu'à 37% de l'azote total dans le cas des racines de maïs les plus colonisées) qui modifie considérablement des caractéristiques globales telles le C/N des racines. En outre, les racines colonisées contenant une moindre proportion de polysaccharides pariétaux par rapport aux racines non colonisées, la présence de ces microorganismes et la teneur en azote des résidus colonisés pourraient refléter la dégradation partielle des racines par les microorganismes colonisateurs. A notre connaissance, cette question sur l'origine de l'azote dans les racines n'a jamais été soulevée dans le contexte de la décomposition des matières organiques dans les sols. Le rapport C/N est effectivement un critère qualitatif, reflétant la plus ou moins grande maturité des plantes au moment de la récolte, et qui est fréquemment utilisé dans les modèles (Vanlauwe et al., 1996; Probert et al., 1998; Nicolardot et al., 2001). Notre étude montre que l'azote microbien altère le C/N en diminuant significativement le C/N « apparent » des racines, ce qui pourrait expliquer les difficultés rencontrées lors de la simulation des biotransformations du carbone et de l'azote de ces organes (Abiven et al., 2005); j'y reviendrai plus tard (§ III.3.6).

Nous avons aussi montré que la présence de cette microflore endogène impacte les cinétiques de minéralisation du C des racines qui, de part leur contact prolongé avec les microorganismes rhizosphériques, sont probablement plus colonisées que les parties aériennes des plantes. Après 43 jours d'incubation, la minéralisation du C est augmentée de 8% (du C ajouté via les résidus) dans les racines non stérilisées comparé aux racines irradiées par rayonnement γ [2]. Les dynamiques enzymatiques mesurées suggèrent, dans le cas des racines de maïs, que la microflore se développe au dépend d'oligoglucosides présents dans la fraction soluble (activité CBH-1 diminuée dans les traitements stérilisés) (Figure 9)

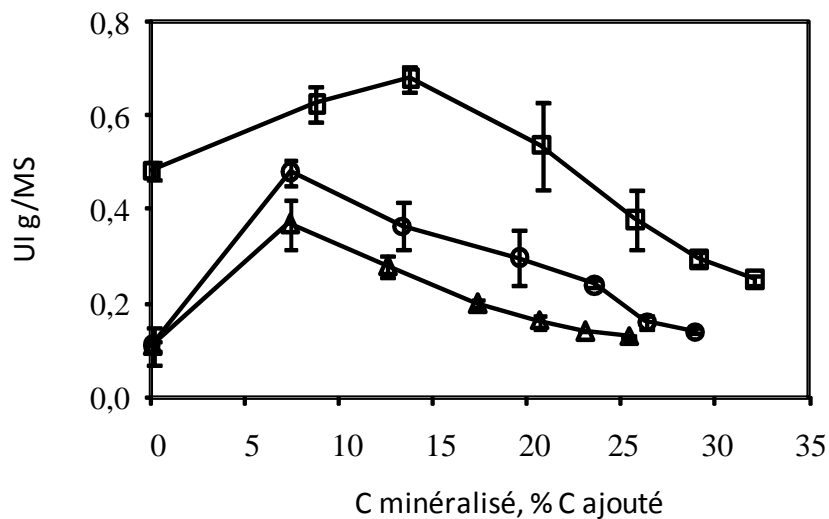


Figure 9: Activité CBH-1 mesurée sur les racines non stérilisées (□), traitées à l'hypochlorite de sodium (○) et stérilisées par rayonnement γ (Δ) pendant la décomposition ($n=3$)

4. Couplages fonctionnels entre les caractéristiques des litières en décomposition et les dynamiques des décomposeurs *via* l'analyse des activités enzymatiques

Les expérimentations relatives à cette thématique ont débuté assez récemment (2008) et, pour la plupart, sont en cours de rédaction ou de publication [20]. Elles font toutes référence à la thèse de Bilal Amin [Th. 1] soutenue en avril 2012 et co-encadrée avec B. Chabbert.

4.1. Hypothèses et démarche d'étude

Il a été montré à plusieurs reprises dans la littérature que la diversité des communautés microbiennes, impliquées dans les cycles du carbone et de l'azote, présente une très forte redondance fonctionnelle sur la biodégradation des matières organiques (e.g. Griffiths et al., 2001a et b) alors même que l'on constate des changements importants de la structure des communautés microbiennes hétérotrophes, soit à court terme associés à la décomposition des MOS (e.g. Liebich et al., 2006; Bastian et al., 2009), soit à long terme en réponse à la différenciation des systèmes (cultures et leurs modalités de gestion) (e.g. Böhme et al., 2005). Notre hypothèse, en accord avec les travaux de Sinsabaugh et al. (1992; 2002), est que les profils d'activités enzymatiques peuvent donner une vision sans équivoque du comportement microbien, sans devoir les lier nécessairement à la structure des communautés, la taxonomie, et la physiologie des décomposeurs.

En utilisant cette approche fonctionnelle, nous avons souhaité déterminer l'impact des caractéristiques chimiques des résidus sur les cinétiques enzymatiques produites par les microorganismes du sol et leur relation avec la minéralisation du C. Dans un sol, la production d'enzyme n'est pas nécessairement corrélée avec l'efficacité hydrolytique ou oxydative des enzymes; certaines enzymes peuvent subir des interactions non spécifiques avec les substrats à dégrader ou la matrice sol (Burns, 1982; Nannipieri et Gianfreda, 1998). De plus, l'accessibilité des substrats dépend aussi de la cohésion des composés pariétaux. Aussi, comme nous l'avons vu précédemment, les agents réticulant au sein des parois ainsi que le degré de lignification et la nature des tissus vont gouverner l'accessibilité aux enzymes.

Dans un second temps, nous avons formulé l'hypothèse que les enzymes, dont la production et l'efficacité sont impactées par la qualité des résidus végétaux (substrat) à décomposer, pourraient persister dans le sol et ainsi participer à la décomposition d'ajout ultérieur de litière. Autrement dit, ces enzymes ne seraient pas "perdues" d'un point de vue énergétique pour l'écosystème microbien et la qualité des litières pourrait avoir un effet à long terme sur la stratégie d'acquisition de substances nutritives par les microorganismes.

Notre démarche a consisté à manipuler les ajouts de litière, qui constituent la source énergétique des microorganismes. Ce type d'approche est développée pour déterminer le comportement de la biomasse microbienne des sols et ses paramètres (Blagodatskaya et al., 2009). De plus, dans la nature, les qualités de litières en décomposition sont la plupart du temps mélangées, que ce soit par exemple à cause du turnover des parties souterraines dans les plantes annuelles (système agricole) ou bien au mélange d'espèces dans des écosystèmes peu anthropisés (forêt). L'étude de la décomposition de ces litières dans

leur milieu d'origine ou pas, a donné lieu à des théories écologiques comme le Home-Field-Advantage (HFA) (Gholz et al., 2000; Giesselmann et al., 2011; Freschet et al., 2012). Cette théorie a été élaborée sur la base d'une observation: dans plusieurs études empiriques, les litières se décomposent plus rapidement qu'attendu quand elles sont placées dans leur milieu d'origine (Vivanco et Austin, 2008). Les écologistes expliquent ce phénomène par une spécialisation des communautés de décomposeurs, pour un type particulier de substrat (Strickland et al., 2009). Cependant, dans toutes ces études menées *in situ*, les différences de climat, de localisation des litières et de nature de sol peuvent jouer un rôle qui est difficilement quantifiable, et contribue à ce que cette théorie dépende beaucoup du contexte dans lequel elle est étudiée (Freschet et al., 2012). Nous avons voulu appréhender l'effet d'ajouts successifs de litières de qualité contrastée sur la dynamique de croissance microbienne et les activités enzymatiques associées. Cette expérience n'a pas la prétention de confirmer ou infirmer les théories écologistes de type HFA, mais il s'agissait de comprendre la réponse des microorganismes face à des sources carbonées de qualités variables prises individuellement puis mélangées, ce que nous avons considéré comme un scénario plausible dans une rotation culturale.

4.2. Impact de la qualité des résidus sur l'efficacité enzymatique

Nous avons travaillé avec des feuilles et racines de maïs. Ces résidus ont été sélectionnés car ils représentent deux types contrastés de parois végétales: i) des racines de maïs, riches en parois cellulaires secondaires contenant de la lignine et des liaisons covalentes entre les acides feruliques (FA) et les chaînes d'hétéroxylanes et aussi des liaisons de type ester-ether entre les chaînes d'hétéroxylanes et la lignine [5] et ii) des feuilles de maïs, moins riches en parois cellulaires qui sont principalement non-lignifiées et apparentées à des parois primaires peu riches en acides hydroxycinnamiques, ce qui rend la cellulose et l'hémicellulose moins résistantes aux enzymes (Huyen et al., 2010).

Démarche expérimentale:

Des racines et feuilles de maïs ont été incubées pour une courte durée (43 jours) dans un sol agricole limoneux argileux à 15°C et à un potentiel de -80kPa. A plusieurs dates, les résidus ont été séparés du sol pour être analysés chimiquement. Les activités enzymatiques ont été déterminées à chacune de ces dates sur le mélange sol+résidu. Les activités de trois enzymes lignocellulolytiques (xylanase, cellulase et laccase) ont été déterminées ainsi que la minéralisation C et l'évolution de la biomasse C par fumigation.

Cette approche nous a permis de démontrer que la qualité des résidus est un facteur qui impacte fortement les dynamiques enzymatiques via le fonctionnement des microorganismes des sols. Ce résultat avait été mis en évidence dans différentes études, dont certaines assez anciennes (Tabatabai et Bremner, 1970; Nannipieri et al., 1980; Burns, 1982; Linkins et al., 1990). L'originalité de notre travail repose davantage sur le fait qu'en suivant à la fois les dynamiques enzymatiques et l'évolution de la qualité des résidus au cours du temps, nous avons mis en avant l'importance des réticulations entre polysaccharides et lignines sur l'accessibilité des enzymes aux substrats et leur efficacité.

Sur l'échelle de temps relativement courte de cette expérience, nous avons pu confirmer que le taux de substitution des arabinoxylanes (rapport A/X) fournit une bonne explication du processus de décomposition [20]. Dans les feuilles enrichies en parois cellulaires primaires, la substitution par

l'arabinose des hémicelluloses contrôle le taux de minéralisation du C, mais limite moins la décomposition des polysaccharides que pour les racines dans lesquelles les arabinans sont associés à la lignine.

L'efficacité enzymatique a été calculée en accord avec Sinsabaugh et al. (2002) et Wickings et al. (2012); elle correspond à la pente des courbes présentées en Figure 10.

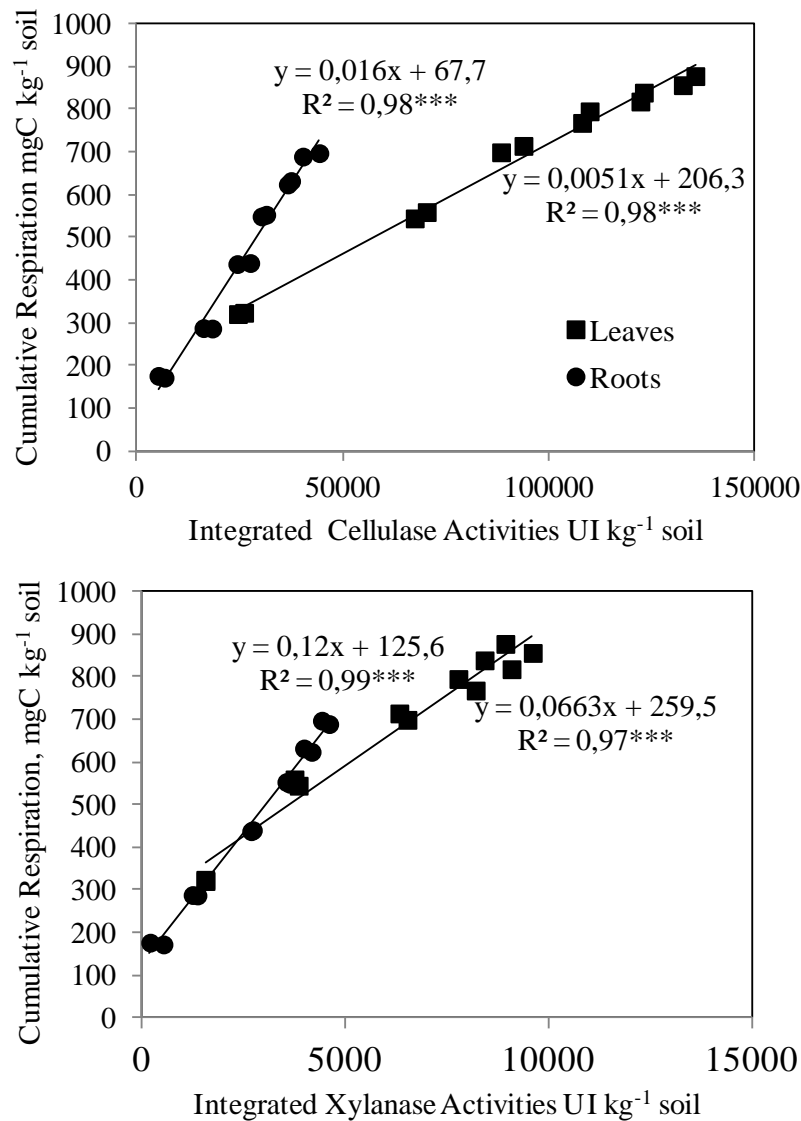


Figure 10: Relations entre la respiration cumulée (mg C kg⁻¹ soil) et l'activité enzymatique cumulée (UI kg⁻¹ soil) pendant la décomposition pour la cellulase (a), et la xylanase (b). Deux replicats sont représentés à chaque date (i.e. jours 8, 14, 21, 28, 35 et 43). L'efficacité enzymatique est donnée par la pente de ces relations.

Alors que l'activité des enzymes était systématiquement et significativement plus élevée dans les sols incubés en présence de feuilles que de racines, l'efficacité montre une tendance opposée. Pour les trois enzymes mesurées, nous avons trouvé une efficacité plus élevée en présence des racines de maïs comparé aux feuilles (Figure 10). Les évolutions de biomasse C obtenues nous permettent de penser qu'en présence de résidus de bonne qualité, comme les feuilles de maïs, les microorganismes se développent rapidement et produisent des enzymes qui ne sont pas efficaces dans la dégradation de parois cellulaires récalcitrantes tandis qu'en présence de résidus récalcitrants (racines), la biomasse microbienne croît lentement mais produit des enzymes de plus grande efficacité. L'évolution des activités laccases a montré que l'efficacité accrue, mesurée en présence de racines, pourrait être due à l'action en synergie des enzymes hydrolytiques et oxydatives, et ce, même au début (2 semaines) de la décomposition. Cette synergie est probablement plus efficace (et donc moins coûteuse d'un point de vue énergétique) pour les microorganismes agissant sur les racines, car ces dernières se sont peu décomposées et une large fraction de leurs polysaccharides (cellulose et hémicellulose) reste piégée dans le réseau pariétal lignifié. Inversement, les feuilles ont subi une dégradation rapide et moins de 15% de leur polysaccharides restent associés à la lignine après 15 jours de décomposition, rendant difficile un gain en énergie via la production d'enzyme oxydative qui "ouvrent" le réseau pariétal et permettent l'accès des hydrolases aux polysaccharides. Ces résultats suggèrent donc que la qualité des résidus ait présélectionné les communautés microbiennes en accord avec Berg et McLaugherty (2008). Cependant, l'absence de données relatives à l'évolution des communautés fongiques et bactériennes (PLFA, biologie moléculaire) ne nous a pas permis de conclure sur ce point.

4.3. Impact de l'ajout successif de résidus de qualité contrastée

Nous avons créé deux successions de qualité de litières à décomposer. Dans une première phase, nous avons mis à décomposer les deux litières de qualité contrastée étudiées précédemment: feuilles et racines de maïs qui produisent des dynamiques enzymatiques différentes. Dans une seconde phase, nous avons ajouté à chacune de ces litières en décomposition des tiges de lin connues pour être récalcitrantes à la décomposition.

Démarche expérimentale:

Des racines et feuilles de maïs ont été incubées dans un sol agricole limoneux argileux à 15°C et à un potentiel de -80kPa. Après 62 jours de décomposition, des tiges de lin marquées 13C ont été ajoutées aux feuilles et racines de maïs en décomposition et l'incubation a été prolongée jusqu'à 124 jours. Aux dates, 0, 14, 28, 62, 69, 76, 90, 104 et 124 jours, la minéralisation apparente et réelle (13C) du C des tiges de lin seules et mélangées aux résidus de maïs à été mesurée ainsi que l'évolution de la biomasse C et l'assimilation du C issu de la décomposition du lin (biomasse 13C). Les dynamiques de quatre enzymes lignocellulolytiques (xylanase, cellulase, CBH-1 et laccase) ont été déterminées à chaque date.

Les résultats montrent que pendant la première phase d'incubation, les tiges de lin se sont avérées être le résidu le plus récalcitrant. Cependant, alors que plusieurs études ont démontré une augmentation de la minéralisation du C après l'addition d'un nouvel résidu dans un sol préalablement amendé avec du C (Mondini et al., 2006; Duong et al., 2009), ce phénomène n'a pas eu lieu dans notre expérimentation. Au

contraire, la minéralisation réelle des tiges de lin était plus faible pour les sols qui avaient été préalablement amendés avec des feuilles ou racines de maïs (Figure 10) que pour un sol sans résidus préalablement ajoutés. Ce résultat suggère que le développement de microorganismes et l'excrétion d'enzymes efficaces dans la décomposition des racines, résidus pourtant récalcitrants, ne sont pas suffisamment adaptés pour la minéralisation d'un autre type de résidu particulièrement lignifié.

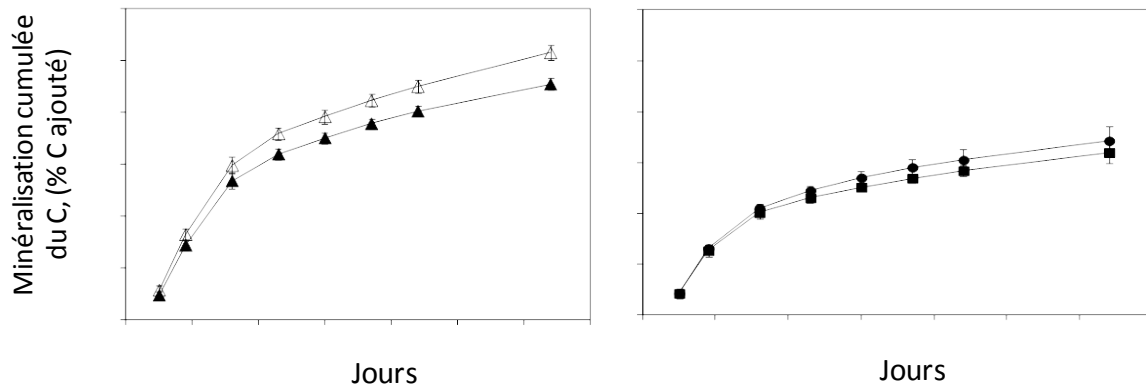


Figure 11: Minéralisation apparente (\triangle) et réelle (\blacktriangle) du carbone des tiges de Lin seules (a) et minéralisation réelle des tiges de lin mélangées aux feuilles de maïs (\blacksquare) ou au racines de maïs (\bullet) (b). Les barres d'erreur représentent l'écart type (n=4).

Le suivi des profils d'activité enzymatique montre que les activités de type oxydases sont augmentées après ajout de résidus de lin, et ce plus particulièrement pour la succession racine de maïs-tiges de lin (Figure 12). Ces résultats suggèrent que l'addition ultérieure d'un résidu récalcitrant est profitable à la décomposition en cours de résidus végétaux, notamment dans le cas de résidus lignifiés tels que les racines de maïs. Une succession de résidus de qualité proche (succession racines de maïs-tige de lin) pourrait favoriser la décomposition ce qui n'est pas le cas pour des résidus de qualités contrastées (succession feuilles de maïs-tiges de lin). Ces résultats semblent donc en accord avec la théorie du "microbial economics" qui explique la diminution de la production microbienne d'enzymes quand une ressource facilement assimilable est disponible en quantité suffisante. Ceci peut conduire à diminuer la vitesse de dégradation de substrats plus complexes (Moorhead et Linkins, 1997; Allison et al., 2007), en accord avec nos conclusions précédentes (§ III. 4.2).

Enfin, les effets de l'addition répétée de résidus sur les dynamiques enzymatiques semblent mineurs comparés à ceux induits par la qualité des litières (Figure 12). Les résultats issus des dynamiques enzymatiques suggèrent que les enzymes produites pendant la première phase de décomposition servent peu à la décomposition du résidu ajouté dans un second temps.

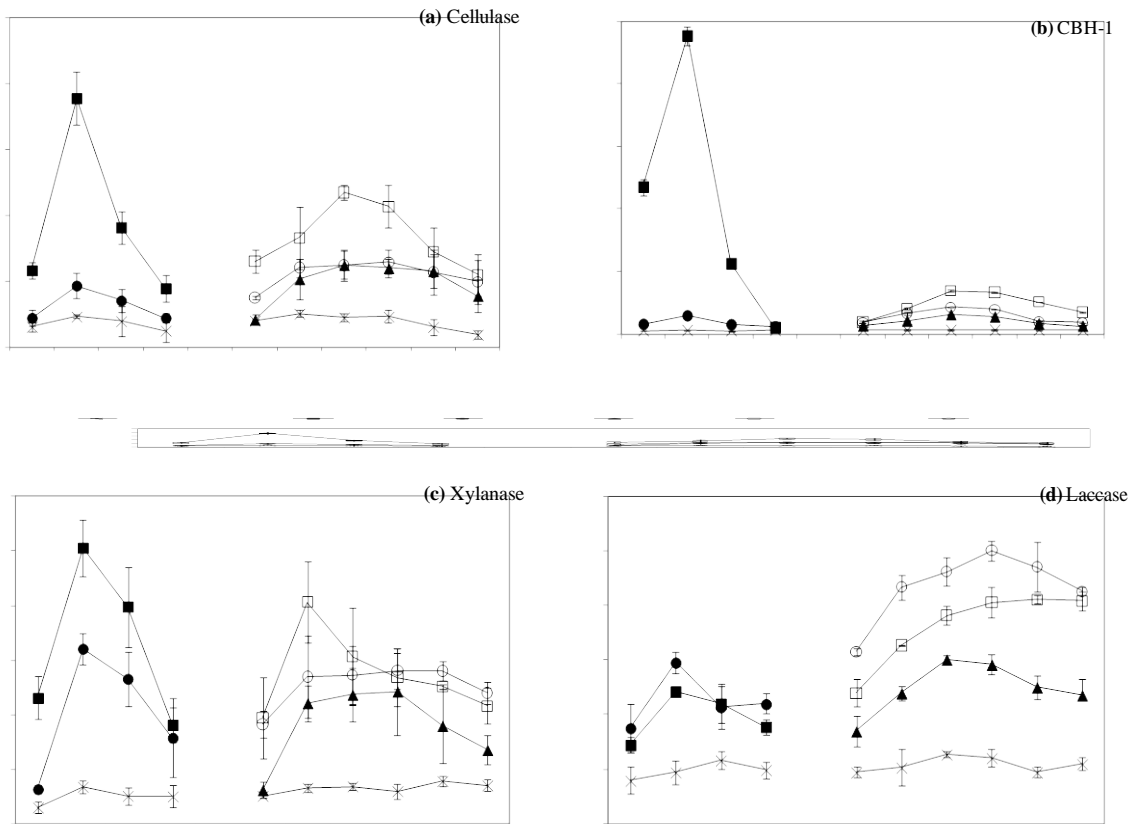


Figure 12: Cinétiques enzymatiques pour la (a) cellulase, (b) CBH-1; (c) xylanase et (d) laccase mesurées dans les sols inubés avec des feuilles (ML) ou racines (MR) de maïs ou sans amendement (control soil) pendant 0 à 62 jours d'incubation et après addition de tiges de Lin (FS) seules, ou aux feuilles de maïs (ML+FS) ou aux racines de maïs (MR+FS) pendant la seconde phase de l'incubation (62-124 jours). Les données sont une moyenne de 4 réplicats (n=4).

5. Interactions entre la disponibilité en N des résidus et des sols et le processus de décomposition

Les dynamiques du C et de N sont liées, grâce à l'assimilation simultanée de ces deux éléments par la microflore hétérotrophe des sols pendant le processus de décomposition des résidus végétaux, en raison du rapport C/N de la microflore des sols. Dans de nombreux cas, la demande microbienne en N est importante et entraîne une diminution de la disponibilité en N (N des résidus et du sol) qui devient le principal facteur limitant la décomposition dans les premiers stades (Mary et al., 1996). La qualité des résidus végétaux se traduit aussi par leur richesse relative en azote alors que la disponibilité de l'azote issu à la fois du sol et du résidu peut influencer la vitesse de décomposition. Nous avons par exemple montré, dans le cadre du travail avec S. Sall (IRD, Dakar) que, en condition d'azote non limitant, c'est

bien la qualité initiale du résidu végétal qui gouverne sa cinétique de décomposition sur des pas de temps relativement court [9]. C'est d'ailleurs suite à ce constat, que toutes les incubations que nous réalisons sont menées en condition d'azote non limitante lorsque nos objectifs sont de mesurer un effet "qualité" des litières. Cependant, alors qu'un consensus existe sur l'effet de N sur les premiers stades de la décomposition (Recous et al., 1995; Henriksen et Breland, 1999), il n'y a aucune certitude sur le contrôle par N de la décomposition à des stades ultérieurs, et les mécanismes sous-jacents.

5.1. Hypothèses et démarche d'étude

Sur le long terme la disponibilité en N pourrait inhiber la dégradation des composés lignifiés et donc diminuer le taux de minéralisation du C des résidus (Fog, 1988; Carreiro et al., 2000; Keeler et al., 2009) mais de nombreuses questions restent ouvertes. En particulier:

- Dans quelle mesure la disponibilité en N interagit-elle avec la teneur en phénols des résidus pour influencer les quantités de C minéralisées à long terme (Hobbie et al., 2012) ?
- Pourquoi une plus grande disponibilité de N inhiberait la décomposition à plus long terme? Est-ce dû à une inhibition de la dégradation des phénols et plus particulièrement de la lignine ? Est-ce parce que les micro-organismes décomposeurs (principalement des champignons) dégradent les phénols pour acquérir N ou parce que les interactions abiotiques entre N et phénols rendent les phénols plus récalcitrants à la décomposition (Fog, 1988; Hobbie, 2008)?
- Les enzymes de type phenol oxido-réductases peuvent-elles traduire la réponse physiologique des champignons à la disponibilité de N (Boberg et al., 2011) ? L'hypothèse sous jacente, et bien connue, étant que les champignons produisent des enzymes oxydatives uniquement si leur croissance est limitée par N.

Pour traiter des effets de N à long terme sur le processus de décomposition, nous avons, dans le cadre de la thèse de N. Amougou [Th. 2], choisi de travailler avec des feuilles de *Miscanthus* (photo 1) et ce pour deux raisons:

- D'abord une réalité agronomique que nous avons mesuré. La chute des feuilles lors de la sénescence chez cette plante représente environ 3 t MS/ha soit 1.4 t C/ha et 16 kg N/ha [3; 27; 59; 63; 66]. Cette quantité d'azote est faible comparée à l'azote remobilisé dans les rhizomes (environ 70% de l'azote de la plante) (Strullu et al., 2011). Cependant dans ce système, et plus généralement pour l'ensemble des plantes pérennes, seule la chute des feuilles et le turnover des parties souterraines constituent une source d'azote qui retourne au sol. De plus, nous avons constaté, *in situ*, que les feuilles de *Miscanthus* se décomposaient très lentement et s'accumulaient à la surface du sol pour former un mulch [1; 54]. Cette décomposition lente est en partie due à une limitation par l'azote, elles constituent donc un bon modèle d'étude pour traiter ce sujet.
- Une motivation plus expérimentale: les incubations sont réalisées avec des systèmes fermés avec lesquels il est très difficile d'obtenir des conditions limitantes en N; l'azote minéralisé lors de la décomposition s'accumulant dans le sol (absence de lessivage ou de prélèvement par les plantes). Après des tests préliminaires, nous avons vérifié qu'il était préférable de travailler avec des feuilles plutôt qu'avec des racines de *Miscanthus*.

Notre stratégie a consisté à créer des conditions artificielles de disponibilité en azote, soit en faisant varier la quantité d'azote minéral apportée (4 mg N/kg sol (N-) et 70 mg N/kg sol (N+)) pour une même quantité de C dans le sol, soit en faisant varier les quantités de C apportées pour augmenter la demande microbienne.



Photo 1: Illustration d'une culture de *Miscanthus Giganteus* à l'automne "prélèvement précoce" (à gauche) et en sortie d'hiver (Mars) "prélèvement tardif" (à droite).

Pour vérifier si l'effet répressif de la disponibilité en N sur la minéralisation du C des résidus était dû à une non dégradation des phénols en présence d'azote ou bien aux interactions N-phénols qui contribueraient à augmenter la récalcitrance des polymères phénoliques, nous avons, dans le cadre de la thèse de Bilal Amin [Th. 1], entamé une collaboration avec M. Weintraub (Université de Tolédo, USA). Pour répondre à nos objectifs nous avons établi comme hypothèse que les variations dans la fraction phénolique des résidus végétaux seraient affectées différemment par la disponibilité en N. Notre stratégie a donc été d'utiliser des résidus issus d'une même espèce et d'un même organe, mais présentant des teneurs et des qualités de phénols (principalement lignine) différentes. Pour ce faire, nous avons utilisé des entre-nœuds de maïs incluant des mutants "bm" précédemment décrits (§ III.3.4). Les trois entre-nœuds choisis (F2; F2bm1; F292bm3) sont connus pour leur différence en teneur et qualité de lignine (Barrière et al., 2004).

5.2. Impact de la disponibilité en N sur la minéralisation du C de feuilles de *Miscanthus* à long terme

Démarche expérimentale:

Des feuilles de *Miscanthus* ont été prélevées sur le dispositif "Biomasse&Environnement" de l'INRA d'Estrées Mons (Picardie). Elles ont été séchées à 35°C, coupées en morceaux d'environ 5*5 mm puis incubées pendant près de 600 jours. Les comportements de la biomasse C, de la biomasse fongique (ergostérol et ARN 18S), de la biomasse bactérienne (ARN 16S) et les activités enzymatiques (xylanases et laccases) ont été suivis de façon dynamique. Les approches moléculaires ont été développées en collaboration avec l'UMR Eco&Sols de Montpellier [48].

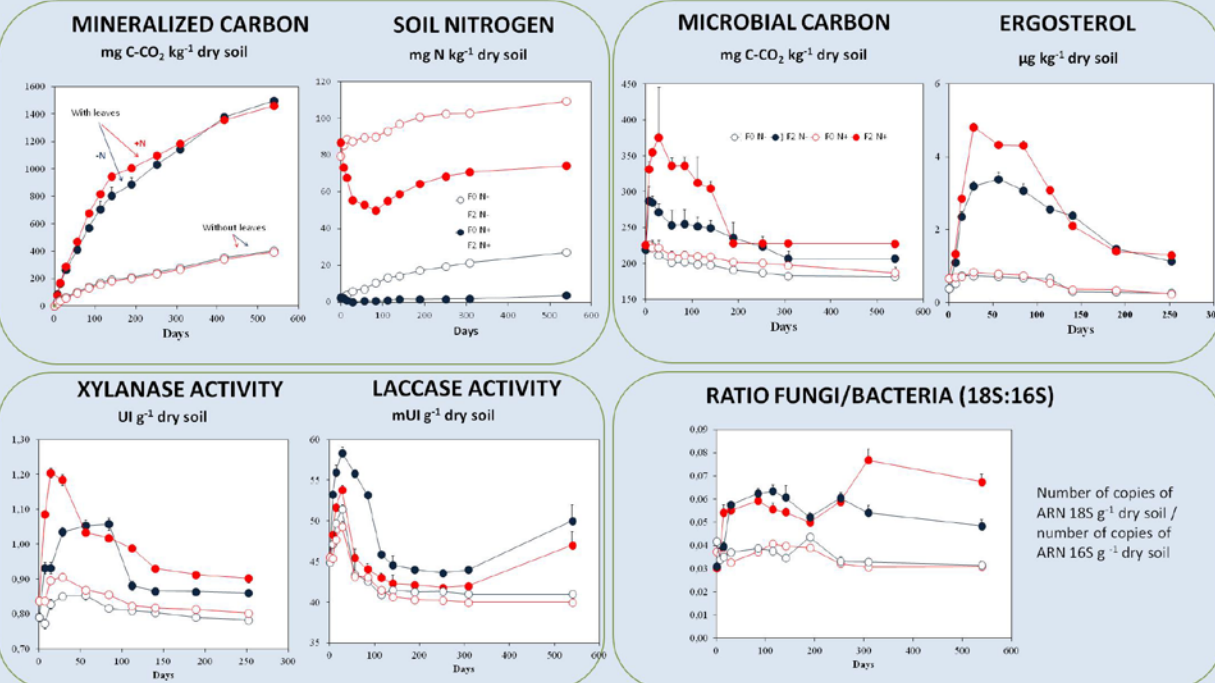
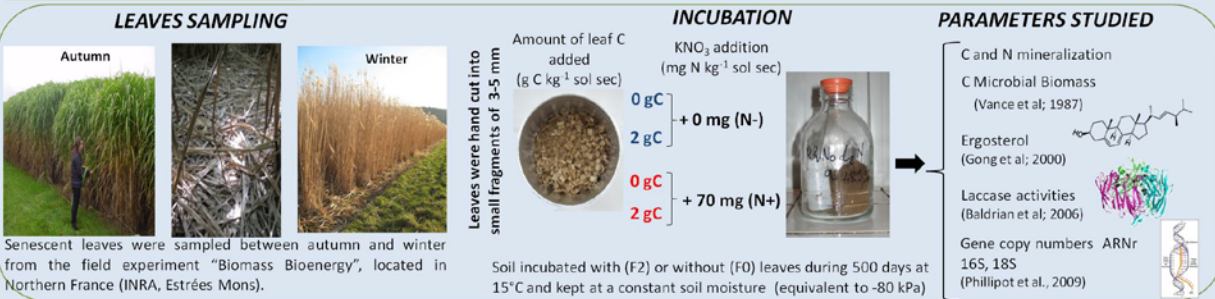
Les méthodes et principaux résultats sont résumés dans la Figure 13 pour le traitement représentant les mêmes quantités de C apportées, mais ce travail n'a pas encore fait l'objet d'une publication.

Isabelle BERTRAND¹, Norbert AMOUGOU¹, Alain BRAUMAN², Agnès ROBIN², Amélie BRUN², Sylvie RECOUS¹
¹INRA, UMR 614 Fractionnement des Agro Ressources et Environnement, 2 Esplanade Roland Garros, F-51100 Reims, France.
²IRD, UMR 210 Eco&Sols, Ecologie fonctionnelle, biogéochimie des sols, 2 place Viala, F-34060 Montpellier, France.

INTRODUCTION

Miscanthus x giganteus is a C4 perennial rhizomatous grass which appears to be a promising energy crop because of its high productivity and longevity. Senescent litterfall during winter represents 4 to 6 t DM year⁻¹ and its decomposition (at the soil surface and without N fertilization) occurred under low N availability (Amougou et al. 2012). Previous studies have shown that N availability significantly impacts residue decomposition and the humification coefficient (Keeler et al. 2009). Within this context, the objective of this work was to study the effect of N availability on C and N mineralization kinetics during the decomposition of *Miscanthus* leaves. The hypothesis underlining this experimental work was that fungal parameters such as fungal biomass, ARNr 18S gene density, and oxidative enzymes activities would be increased under low N availability.

EXPERIMENTAL WORK



DISCUSSION AND CONCLUSIONS

- ✓ The high N availability (N+) in presence of leaves containing low amount of N (initial leaves C/N = 86) favored a microbial **metabolism of growth**: soil microbial communities used leaves C for their own cellular growth. However, the increase in Ergosterol in the F2N+ treatment demonstrated a N limitation for some specific fungi group specialized in lignocellulose decomposition (recalcitrant substrate) (Carreiro et al. 2000 and Gallo et al. 2004). This suggests that the fungal communities developed with and without N are different. As previously shown by Fogg et al. (1988) and Hammel (1997) the high N availability lead to a decrease in fungal activities, which by turn explains the decrease in laccase activities.
- ✓ The low N availability (N-) in the treatment with leaves (F2N-) lead the microorganisms to adopt a strategy to **maintain their own metabolism**: the C substrate (added leaves) was in excess compared to the C demand of microorganisms growing in a low N environment (N-). The excess of C assimilated by the microflora could be used as acceptor of electrons for energy production (Schimel and Weintraub, 2003). Therefore the laccase activity which increased rapidly after N addition could result from a strategy for fungi to access the N associated with specific recalcitrant compounds of leaves (tannins, cell walls proteins).
- ✓ The low N availability of litter is often advocated to promote fungal microflora. This pattern was found in functional communities as suggested by the increase of the laccase activities in conditions of low N availability conditions, but not in total fungal communities. Altogether, these results indicated complex effects of N on fungal communities.

Figure 13: Synthèse des résultats sur l'impact à long terme de la limitation par l'azote sur la décomposition les feuille de *Miscanthus* et effets sur les fonctions microbiennes des sols (Thèse N. Amougou).

Une forte disponibilité en N (sol + résidu) tend à accélérer la minéralisation du C à long terme (Figure 13). A court terme, la forte disponibilité en N entraîne une accélération de la formation du C microbien total (biomasse microbienne) et donc une augmentation du niveau d'ergostérol, marqueur de la biomasse fongique. Cette observation est contraire à la littérature qui montre que lorsque le C organique est disponible pour les microorganismes du sol et que l'azote n'est pas limitant, ce sont les communautés bactériennes qui sont favorisées alors que, quand N est limitant les communautés fongiques sont favorisées (Hu et al., 2001 ; Carney et al., 2007). Nos résultats sont cependant en accord avec d'autres études (Bardgett et al., 1999; Rousk et Baath 2007) et pourraient s'expliquer par une croissance des communautés fongiques spécialisées dans la dégradation des substrats riches en composés cellulosiques et pauvres en N comme les feuilles sénescents (Carreiro et al., 2000 ; Gallo et al., 2004 ; Nemergut et al., 2008; Allison et al., 2010). Ceci sous-entend que les dites communautés fongiques ont des besoins en azote comparables à ceux des communautés bactériennes.

Nous confirmons dans ce travail qu'une forte disponibilité en N réprime l'activité laccase en accord avec Carreiro et al. (2000), DeForest et al. (2004), Frey et al. (2004). Ce processus a été qualifié de répression catabolique par l'azote car la présence de N minéral supprime la production d'enzymes impliquées dans la dégradation des composés phénoliques comme la lignine (Fog 1988; Carreiro et al., 2000). Ceci répond donc à l'une de nos questions: les activités oxido-réductase peuvent être utilisées pour suivre l'aptitude des champignons à dégrader les phénols avec des niveaux de disponibilité en N variables.

La limitation en N est associée à une faible croissance microbienne (Figure 13) qui se traduit par des faibles quantités de C microbien et d'ergostérol. On peut penser que la limitation en azote provoque un recyclage accru de la biomasse microbienne dans le sol, qui se traduirait par l'augmentation du quotient métabolique (qCO_2), c'est-à-dire plus de CO_2 dû à la mortalité microbienne et moins de C microbien. Nos résultats confirment l'hypothèse de Schimel et Weintraub (2003) qui stipule qu'en conditions de faible disponibilité en N et de forte disponibilité en C, le CO_2 dégagé n'est pas associé à la croissance microbienne et donc à l'assimilation du C des résidus, mais plutôt au recyclage de la biomasse microbienne qui libère alors de l'azote dans le sol. Cette hypothèse a été démontrée par d'autres auteurs (Blagodatskaya et Anderson, 1999; Krashevskaya et al., 2010) qui confirment que les microorganismes, pour s'adapter aux conditions de faible disponibilité en nutriments comme N, orientent leur métabolisme de croissance vers celui de la maintenance. Enfin, d'un point de vue quantitatif, nous avons trouvé qu'une diminution de 0.58% à 0.52% MS de la richesse relative en azote contribue à ralentir de 10% la minéralisation cumulée du C, confirmant ainsi l'effet répressif de l'azote sur la minéralisation du C des résidus à long terme.

5.3. Interactions entre disponibilité en N, teneur et nature des phénols des litières et minéralisation du C à long terme

Démarche expérimentale:

Des morceaux d'entre-nœuds (3 mm de long environ) de 3 géotypes de maïs (F2; F2bm1; F292 bm3) ont été incubés pendant 478 jours à 15°C et une humidité constante de -80kPa. Deux niveaux d'azote (sans ajout et avec ajout de 70 mg N-NO₃ kg⁻¹ sol) et deux natures de sol différentes ont été testées: un sol acide (pH=4.9) de la Kitty Todd Nature Preserve (N 41°37', W 83°47') et un sol neutre (pH=6.7) de la Oak Openings Preserve (N 41°33', W 83°50') du Nord Ouest de l'Ohio (USA). Ces deux sols sont sableux et classifiés comme "Mixed Mesic Typic Udipsamments" selon la classification USDA. Les fonctions microbiennes des sols ont été investies à travers les dosages des activités oxydo-réductases, de la biomasse microbienne et de la composition de la lignine (extraction CuO) à différentes étapes de la décomposition (0, 120, 240 et 478 jours).

Les résultats obtenus avec les courbes de minéralisation du C permettent de démontrer que l'apport d'azote a effectivement un effet répressif sur la minéralisation du C à long terme (Figure 14). Les entre-nœuds de maïs utilisés présentaient des rapports C/N très proches (45 à 49), des taux de lignines Klason variant de 6 à 10% MS et des taux de polysaccharides égaux (44 à 45% MS). En revanche, leur taux de soluble variait de 26% MS (F292 bm3) à 46% MS (F2). Ainsi, l'effet répressif d'une forte disponibilité en N dépend aussi de la nature des résidus végétaux (résultats non montrés). La comparaison de la minéralisation du C des entre-nœuds de 3 géotypes de maïs démontre un effet de la teneur en soluble des résidus sur les interactions avec la disponibilité en azote à plus long terme. Les résidus peu riches en soluble (F292 bm3) se décomposent lentement et nécessitent des délais plus long pour compenser le manque d'azote initial que ceux ayant une fraction soluble plus importante (F2 et F2bm1). Les plus fortes activités laccases relevées au cours de la minéralisation des entre-nœuds peu riches en soluble confirment l'effet de la qualité des résidus.

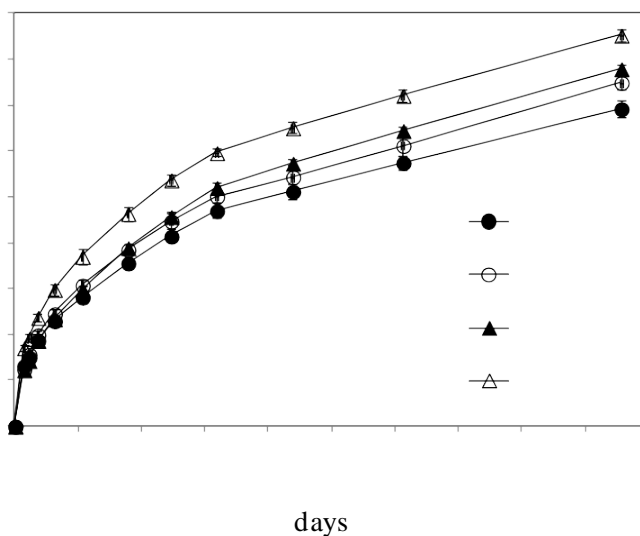


Figure 14: Minéralisation cumulée du C issu d'entre-nœuds du géotype de maïs F2 en fonction du temps. Les incubations ont été réalisées en utilisant un sol acide (Acid-S) ou un sol neutre (Neut-S) avec (+N) ou sans (-N) ajout d'azote minéral.

En revanche, l'absence de réponse significative au niveau de l'oxydation des phénols du sol après 478 jours d'incubation (Figure 15) et également à plus court terme (initial et 120 jours, non montrés), ne permet pas de conclure à des interactions N x phénols des résidus qui augmenteraient la récalcitrance de ces derniers. Nos données suggèrent donc que la stratégie des champignons filamenteux serait bien d'acquérir N, séquestré dans les composés phénoliques des résidus, et en partie originaire de produits microbiens.

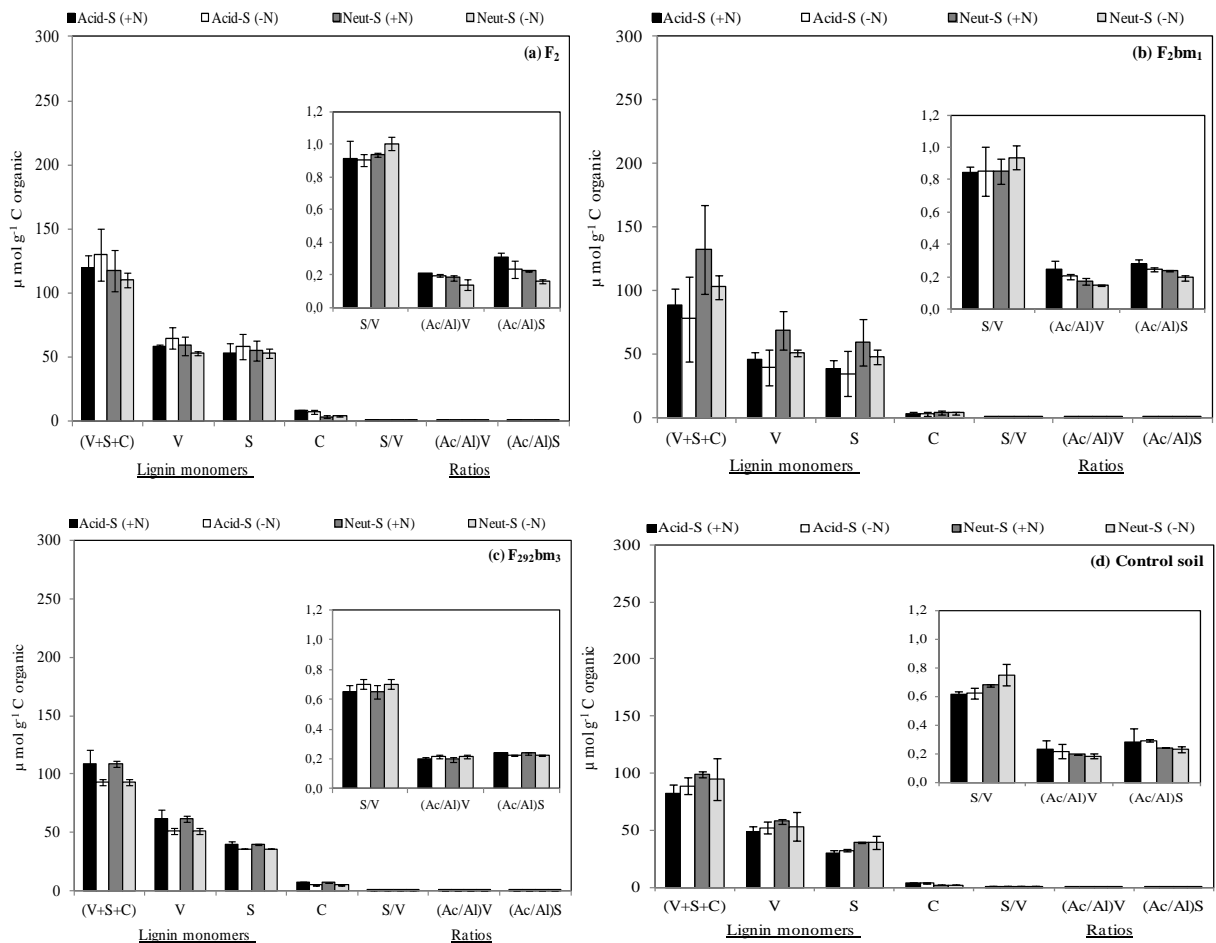


Figure 15: Dosage des monomères de lignines (S, V, C) dans un sol acide (Acid-S) ou neutre (Neut-S) amendé avec des entre-nœuds de maïs de 3 géotypes différents (F2, F2bm1; F292 bm3) avec (+N) ou sans (-N) ajout d'azote ou non amendé (control soil) et après 478 jours d'incubation. Les données représentent des moyennes (n=2).

6. Contribution à la modélisation

L'influence des facteurs climatiques (température et humidité du sol) sur la décomposition des litières végétales a fait l'objet de nombreuses études (ex : Moore, 1986; Andrén et al., 1992). Ces travaux ont permis de définir des lois d'action qui ont été intégrées dans les modèles de prévisions des flux d'azote et de carbone (Molina et al., 1983; Rodrigo et al., 1997; Nicolardot et al., 2001). Ces lois d'action sont actuellement revisitées dans un contexte de réchauffement climatique (Davidson et al., 2012; Suseela et al., 2012).

La prise en compte de la qualité des matières organiques dans les modèles de biotransformations du carbone et de l'azote a donné lieu à de nombreuses études (Tableau 1) (Jenkinson et al., 1987; Coleman et Jenkinson, 1996; Magid et al., 1997; Brisson et al., 1998; Garnier et al., 2001; 2003). Cependant, la représentation de la composante qualité dans ces modèles est très simplifiée et correspond majoritairement à des compartiments juxtaposés auxquels des composés, considérés d'un même niveau de "dégradabilité", sont affectés. Chacun de ces compartiments se dégrade ensuite avec une vitesse qui lui est propre.

Mon travail se situe en amont de la modélisation. Cependant, je suis consciente que pour rendre générique certains de nos résultats, et à ce stade principalement ceux relatifs à la qualité des résidus végétaux, il est nécessaire d'imaginer leur représentation dans un modèle. Ceci peut se faire de deux façons:

- en utilisant les concepts et modèles existants et en testant leur réponse avec nos données. C'est certainement la façon la plus simple qui permet à des novices (dont je fais partie) d'appréhender l'utilisation d'un modèle, la sensibilité de certains de ses paramètres, ses limites, etc... C'est aussi un moyen simple et "rapide" pour tester l'effet de variables ou extrapoler dans le temps des résultats afin d'aider à la conception de certaines expérimentations. Dans tous les cas, je pense qu'il est impératif de réaliser cette démarche en collaboration avec des modélisateurs qui maîtrisent les modèles concernés.
- en essayant d'améliorer les formalismes de représentation de la qualité intrinsèque des résidus végétaux qui sont proposés dans certains modèles. Il s'agit d'une étape plus complexe que je n'ai abordé que très récemment (collaboration avec S. Recous, G. Lashermes et D. Moorhead) à travers l'utilisation du modèle GDM (§ III.6.4).

Pour utiliser nos données dans différents modèles, j'ai initié plusieurs collaborations. Une collaboration avec P. Garnier (EGC, Grignon) en 2005 pour l'utilisation du modèle Cantis. Nous avons dans ce cadre co-encadré un M2 sur ce sujet [M5]. Une collaboration avec S. Recous (UMR FARE, Reims) en 2006 pour l'utilisation du modèle STICS (module décomposition) et enfin une collaboration avec D. Derrien (BEF, Nancy) en 2008 pour l'utilisation du modèle RothC dans le cadre de la thèse de G. Machinet. Plus récemment, j'ai développé une collaboration avec D. Moorhead (Université de Toledo, USA), S. Recous et G. Lashermes (recrutée en 2010 dans mon UMR) et qui souhaitent utiliser une partie des données de la thèse de G. Machinet. Les résultats que je vais présenter sont classés par ordre croissant de complexité des modèles, vis-à-vis de leur prise en compte de la qualité des résidus végétaux.

6.1 Utilisation du module décomposition de STICS

Dans le module de minéralisation du C et N de STICS (Simulateur multi-disciplinaire pour les Cultures Standards) la qualité des résidus végétaux est définie par son rapport C/N. Nous avons utilisé ce modèle à plusieurs reprises, l'illustration (Figure 16) correspondant aux expérimentations menées sur la paille de blé [11]. Les résultats obtenus, aussi bien sur blé que sur Miscanthus, et visant à comparer des organes aériens et souterrains démontrent tous une surestimation des simulations de la minéralisation du C des racines. Ces simulations réalisées sur les racines sont associées à une surestimation de l'immobilisation de N (non montré) confirmant ainsi les résultats de Abiven et al. (2005). Nous avons précédemment montré que les teneurs en N des racines de maïs étaient influencées par la présence de microorganismes, riches en N, et colonisant les racines avant leur incubation (§ III.3.4.3). Si on fait l'hypothèse que le N microbien est moins facilement disponible que le N constitutif des racines, ces microorganismes contribueraient donc à abaisser "artificiellement" le rapport C/N des organes souterrains. La conséquence serait une surestimation de la disponibilité en N des résidus et de leur potentiel de décomposition. Ainsi, l'amélioration de la prévision de la décomposition des racines avec ce type de modèle pourrait dépendre de l'identification de facteurs de correction du C/N des racines en prenant en compte l'impact de l'azote microbien.

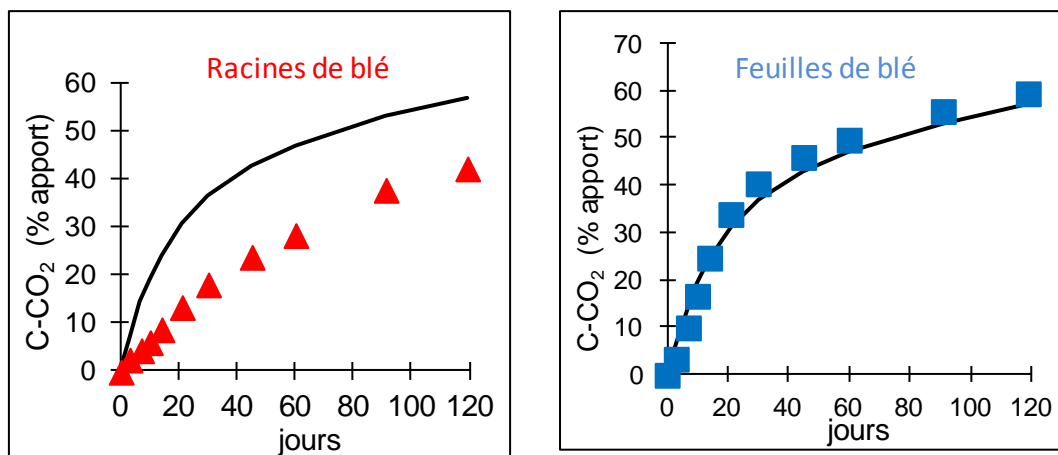
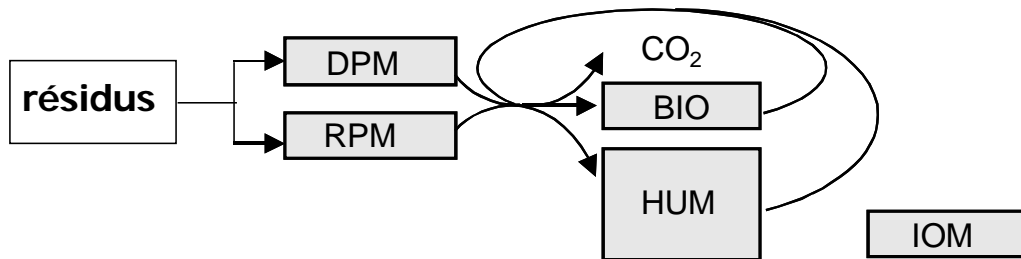


Figure 16: Simulation de la minéralisation du C de feuilles et racines de blé incubées en conditions contrôlées. Les points représentent les données expérimentales et les courbes les valeurs simulées.

6.2 Application du modèle RothC à la décomposition de 16 géotypes de racines de maïs

Le modèle RothC a été utilisé dans le cadre de la thèse de G. Machinet [Th. 3] pour sa capacité à simuler la minéralisation du C des résidus sur le long terme, et donc pour quantifier l'impact de la décomposition de racines sur le stock de C des sols. RothC est un modèle de décomposition de la matière organique des sols dans lequel le C entrant sous forme de résidus est divisé en deux compartiments: la matière organique décomposable (DPM) et résistante (RPM). Ces deux compartiments se décomposent pour

former la biomasse microbienne des sols (BIO) et la matière organique humifiée (HUM) (Figure 17). Une partie du C des résidus est minéralisée et dégagée sous forme de CO₂. Chaque compartiment se décompose par une cinétique du premier ordre dont la constante (k) dépend de la nature de la MO. Le modèle inclus aussi un pool de matière organique inerte (IOM). Les constantes de vitesse sont modifiées à chaque pas de temps par trois facteurs multiplicatifs, dépendants de la température, du déficit hydrique du sol et de la présence ou absence de végétation (Coleman et Jenkinson, 1996). La teneur en argile des sols détermine la partition du C organique entre BIO, HUM et le CO₂ minéralisé.



Paramètres standards :

Compartiments	Constantes de décomposition (k)	Temps moyen de résidence
DPM (labile)	10 an ⁻¹	1,2 mois
RPM (résistant)	0.3 an ⁻¹	3.3 ans
BIO (biomasse microbienne)	0.66 an ⁻¹	1.5 ans
HUM (humifié)	0.02 an ⁻¹	50 ans
IOM (MO inerte)		Infini

$DPM/RPM = 1.44$

DPM = 59% du résidu
 RPM = 41% du résidu

(Jenkinson & Rayner, 1977)

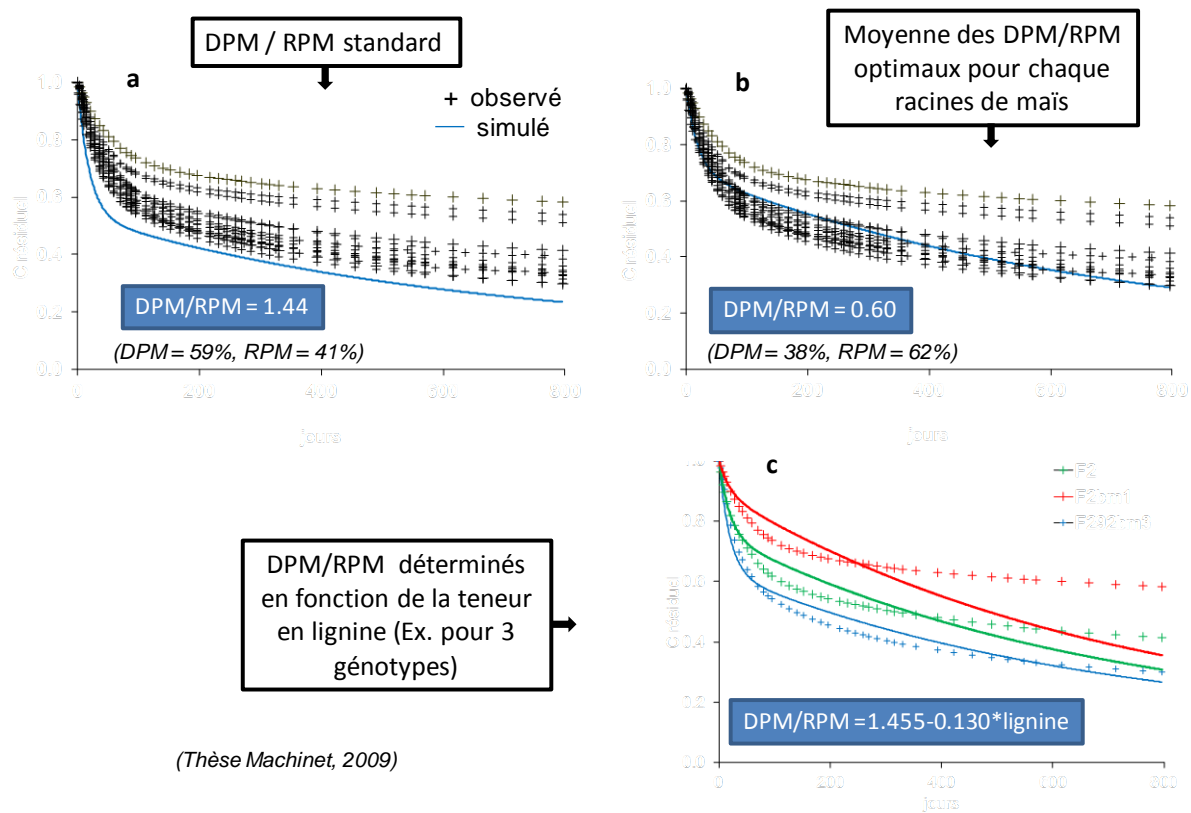
Figure 17: schéma du modèle RothC et de ses paramètres standards

Démarche de modélisation:

Nous avons utilisé la valeur par défaut de tous les paramètres à l'exception du rapport DPM/RPM. Le modèle a été utilisé sur un pas de temps journalier et le DPM/RPM a été optimisé en minimisant la somme des moindres carrés entre les valeurs observées et simulées de minéralisation du C. Ensuite, nous avons relié les DPM/RPM obtenus aux caractéristiques chimiques initiales des 16 géotypes de racines de maïs.

Les résultats montrent que nous avons simulé correctement la plupart des cinétiques de minéralisation du C en optimisant le paramètre DPM/RPM décrivant la qualité chimique des résidus végétaux dans ce modèle, sauf dans le cas des racines les plus récalcitrantes à la décomposition pour lesquelles le modèle surestime fortement la minéralisation du C après 300 jours de décomposition (Figure 18b). A nouveau, et comme discuté dans le paragraphe précédent, nous supposons que la présence de microorganismes

dans les racines pourrait biaiser la représentation de la qualité chimique des racines colonisées dans le modèle.



(Thèse Machinet, 2009)

Figure 18: Simulations de la décomposition des racines de 16 génotypes de maïs en utilisant le DPM/RPM standard (a), en optimisant le DPM/RPM (b) et en exprimant le DPM/RPM en fonction de la teneur en lignine des racines (c). Les courbes représentent les valeurs simulées, les pointillés sont les valeurs observées.

Cependant, nos résultats démontrent aussi que le paramètre DPM/RPM n'a pas vraiment de signification biologique. En effet, l'attribution du carbone des racines dans le compartiment RPM représente en moyenne 62% du C total, et peut atteindre 89% du C total dans le cas des racines les plus récalcitrantes à la décomposition. Etant donné que la fraction soluble représente environ 20% de la masse sèche des racines cela signifierait, dans l'absolu, que la totalité du carbone des parois cellulaires ainsi que la moitié du carbone de la fraction soluble constituent le compartiment RPM. De plus, l'expression du rapport DPM/RPM en fonction de critères simples représentant la qualité intrinsèque des résidus (tels la lignine) n'améliore pas les simulations (Figure 18c). Il sera nécessaire dans l'avenir de définir un rapport RPM/DPM qui soit représentatif des organes souterrains des plantes, en utilisant des jeux de données plus larges incluant d'autres espèces que le maïs. Enfin, pour améliorer les simulations des cinétiques de minéralisation du C des racines, et plus particulièrement celles des racines les plus récalcitrantes à la décomposition, il nous semble aussi nécessaire de réévaluer d'autres paramètres du modèle, tels que les constantes des vitesses de minéralisation du C.

6.3 Application du modèle CANTIS: interactions entre qualité et taille des résidus

CANTIS (Carbon and Nitrogen Transformation in Soil) permet de simuler la dynamique du carbone et de l'azote dans le sol à l'échelle d'un cycle de culture. Ce modèle considère deux types de biomasse microbienne distinctes, une biomasse autochtone adaptée à la décomposition des matières organiques humifiées et une biomasse zymogène qui est responsable de la décomposition des matières organiques fraîches apportées. Dans ce modèle, le résidu est décrit au moyen de quatre fractions : une fraction rapidement décomposable qui correspond au soluble Van Soest, les hémicelluloses, la cellulose et la lignine. Chacun de ces compartiments a un taux de décomposition qui lui est propre et se décompose selon une cinétique de premier ordre pour produire des composés solubles qui sont assimilables par la biomasse zymogène.

Démarche de modélisation:

J'ai utilisé ce modèle en collaboration avec P. Garnier et B. Mary sur des résidus de paille de blé (entre-nœud, racine, feuille), des résidus de colza, de hêtre et de seigle issus de différentes expérimentations (Trinsoutrot et al., 2000; Coppens, 2005; [11]). Nous avons d'abord modélisé la décomposition de résidus végétaux dans un sol et confronté les données expérimentales aux simulations. L'importance relative de la composition biochimique des résidus végétaux et de la disponibilité en N du milieu sur les cinétiques de minéralisation du C et N a été abordée [M5].

Un exemple de scénarii de simulations est donné en Figure 19 pour les 3 organes du blé et après optimisation de certains paramètres (taux de mortalité de la biomasse zymogène; coefficient d'humification de cette biomasse et rapport N/C de la biomasse zymogène).

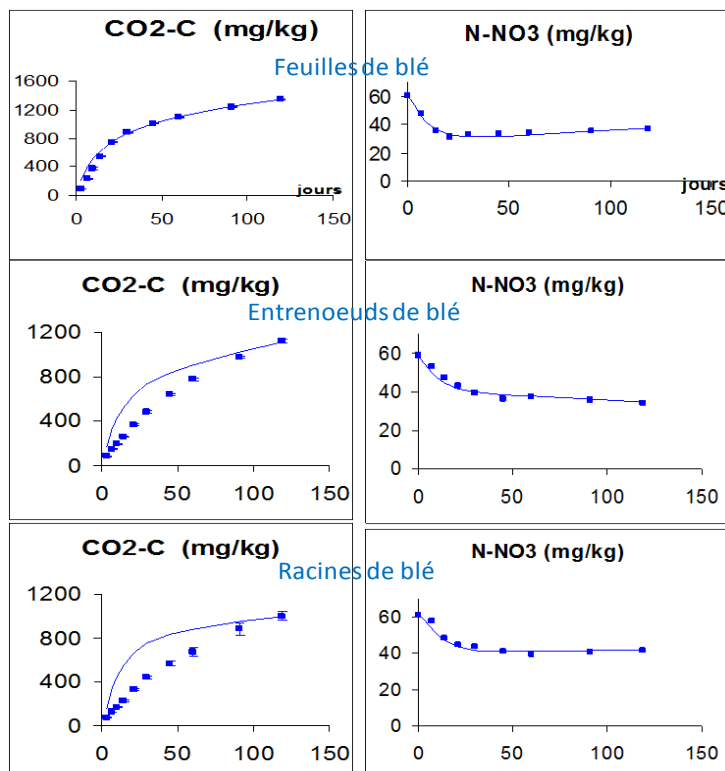


Figure 19: Exemples de simulation de la minéralisation du C et N de différents organes du blé en utilisant le modèle CANTIS. Les points sont les données et la courbe est la simulation.

d'humification de cette biomasse et rapport N/C de la biomasse zymogène). Globalement, il apparaît que pour des résidus riches en soluble et contenant relativement peu de lignine, le modèle arrive à bien simuler la dynamique du carbone et de l'azote. Le C/N de la biomasse zymogène obtenu variait de 9.7 à 12.3, ce qui est en accord avec les données fréquemment rencontrées dans la littérature. A l'inverse ce n'est pas le cas des résidus plus récalcitrants comme les racines et les entre-nœuds de blé, ainsi que les feuilles de hêtre (Figure 19). Les simulations obtenues avec ces résidus présentaient des C/N de biomasse zymogène de 27.8, 32 et 19.2 respectivement.

Ces résultats ont démontré l'existence d'une interaction entre la qualité des résidus et leur taille. Les résidus incubés broyés donnaient des simulations correctes, mis à part pour le hêtre qui est très riche en lignine, alors que ceux incubés avec des morceaux de 1cm sont difficiles à simuler, sauf pour les feuilles de blé qui étaient riches en soluble. Ceci pourrait être dû soit au paramétrage du modèle qui a été réalisé sur des résidus de paille broyés, donc dans des conditions expérimentales différentes des données que nous avons tenté de simuler, soit à une limitation en N dans l'environnement immédiat (résidusphère) des résidus de grosse taille (morceaux de 1 cm) et ce, malgré une concentration globale en N élevée. Ceci serait en accord avec une étude publiée peu de temps après nos essais (Magid et al., 2006).

Malheureusement, ces problèmes d'interactions entre taille et/ou disponibilité en N, et qualité biochimique des résidus ne nous ont pas permis d'avancer davantage sur la représentation de la qualité des résidus dans le modèle CANTIS.

6.4 Le modèle GDM "Guild Decomposition Model"

Les utilisations des trois modèles (STICS, ROTHC et CANTIS) précédemment décrites nous ont permis de confronter nos données avec les différents formalismes et de constater que les simulations avec des résidus récalcitrants étaient systématiquement mauvaises. Suite au recrutement de G. Lashermes dans notre UMR et dont le sujet de recherche est la modélisation de la biodégradation des résidus végétaux, en considérant d'une part i) la représentation de leur qualité biochimique et ii) le rôle des enzymes extracellulaires dans le processus de biodégradation, nous avons amorcé un travail en collaboration avec D. Moorhead (Université de Toledo, USA) pour utiliser puis améliorer le modèle GDM (Guild Decomposition Model) (Moorhead et Sinsabaugh, 2006).

Ce modèle propose un cadre conceptuel qui intègre de nombreux efforts de description plus fine des processus microbiens (Wallenstein et Weintraub, 2008). La dégradation est modélisée par des cinétiques de type Michaelis-Menten pour représenter le contrôle microbien de la décomposition. Les caractéristiques physiologiques des microorganismes (e.g. taux de croissance, coût de maintenance, efficacité d'assimilation) sont renseignées et les microorganismes sont regroupés en trois communautés fonctionnelles ("guildes"), chaque communauté étant associée à un substrat organique, avec des capacités métaboliques et des activités enzymatiques similaires (Figure 20).

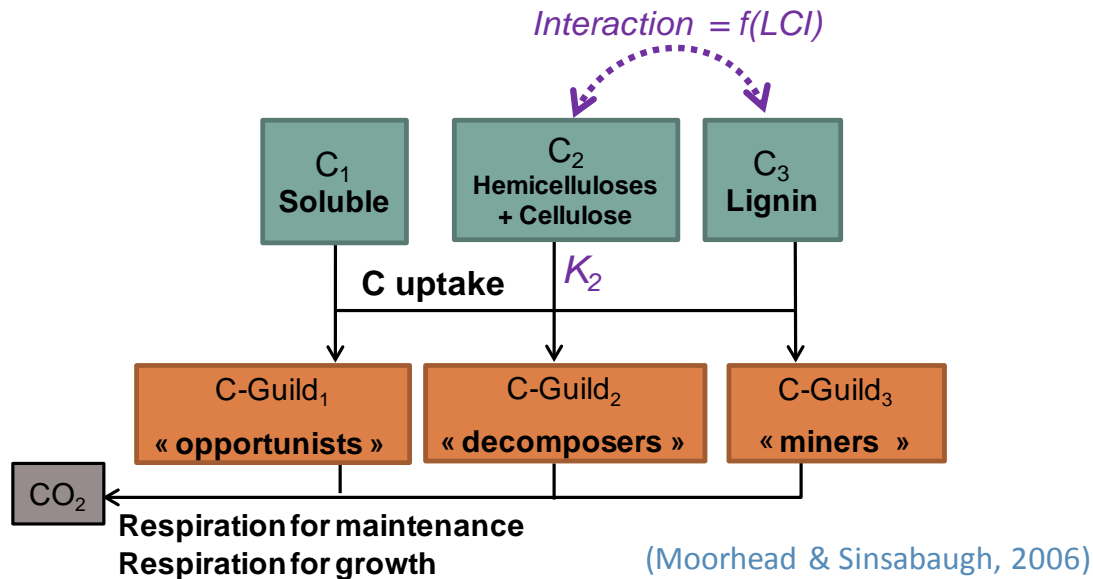


Figure 20: Schéma illustrant la représentation de la qualité et les guildes microbiennes dans le modèle GDM.

Démarche de modélisation:

Nous avons utilisé les données issues de la thèse de G. Machinet [Th. 3; 5; 7] pour tester et améliorer le formalisme de GDM. La démarche a d'abord consisté au paramétrage du modèle sur 4 mutants [7] pour lesquels nous avons un suivi dynamique de l'évolution de la qualité fine du substrat et de la minéralisation du C pendant 120 jours de décomposition. Dans un second temps, la validité du paramétrage a été testée sur un jeu de données indépendant (12 mutants de racines de maïs) pour lesquels nous avons des données de qualité fine initiale et de minéralisation du C pendant 800 jours environ [9].

Les premières simulations réalisées sur 4 racines de maïs et utilisant le modèle original étaient très mauvaises (Figure 21a). Pour simuler correctement la minéralisation du C des 4 mutants de maïs, l'activité microbienne initiale de GDM a été doublée, la dynamique des composés solubles et le contrôle de la dégradation de l'holocellulose par la lignine ont aussi été modifiés en incluant une fonction sigmoïde qui relie K2 au LCI (Lignocellulose index). Nous avons aussi considéré une fraction du pool soluble comme stable, c'est-à-dire ne pouvant pas se décomposer et nous avons utilisé uniquement la guild 1 et 2 pour nos simulations. Ces modifications ont permis de paramétrer correctement GDM sur les 4 mutants de racines de maïs (Figure 21b). Ces paramètres ont ensuite été validés sur 12 racines issues de mutants indépendants (Figure 21c).

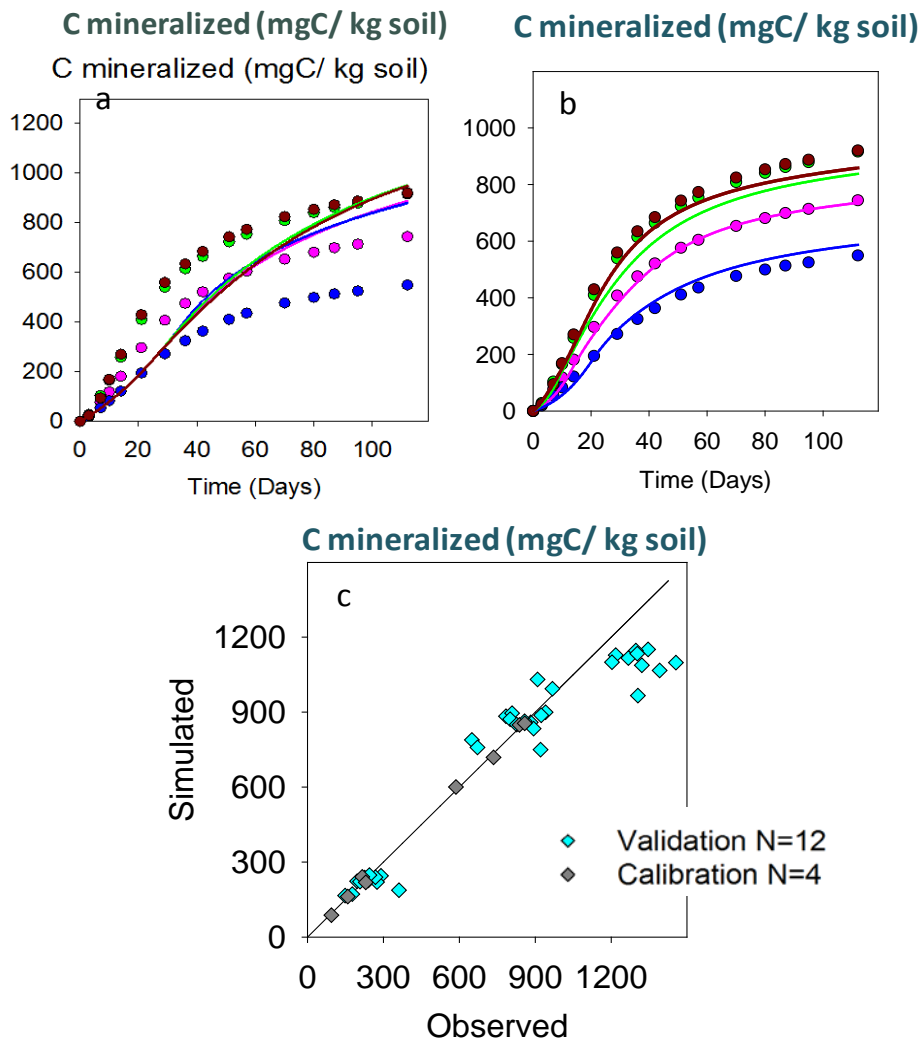


Figure 21: simulation de la minéralisation du C de 4 racines de maïs en utilisant a) le modèle GDM initial b) le modèle modifié. Le modèle modifié a été validé en utilisant un jeu de données de 12 racines de mutants de maïs indépendants. D'après Lashermes et al., 2012 [22].

Dans ce cas, il apparaît que les simulations sont tout à fait correctes sur des pas de temps allant de 0 à 120 jours d'incubation, qui correspondaient aussi aux pas de temps utilisés pour calibrer les paramètres sur les 4 mutants. Au-delà (762 jours) les simulations sous estiment la minéralisation du C. A long terme, les différences entre les données observées et simulées sont corrélées avec la teneur en acides phénoliques des racines de maïs. Ceci conforte donc nos conclusions précédentes (§ III.3.3.2) sur le rôle majeur des agents réticulant entre les polysaccharides et les lignines traduisant une sorte de force de cohésion entre composés qui modifie l'accessibilité des enzymes aux substrats à décomposer. Dans le futur, il sera donc nécessaire de réfléchir à un formalisme qui permettrait de prendre en compte ces liaisons entre composés dans un modèle. Ce travail réalisé avec le modèle GDM est actuellement en cours de rédaction.

IV. SYNTHESE GLOBALE

Mes recherches relatives à la biodisponibilité du P minéral me semblent loin aujourd'hui et pourtant toujours d'actualité car le cycle du P sera déterminant dans l'avenir compte tenu de la raréfaction des ressources, à l'inverse du C et N, qui posent des questions différentes. Aussi, avoir contribué à améliorer l'efficacité des engrais phosphatés dans des sols alcalins, qui constituent une proportion importante des sols cultivés au monde, me satisfait. Cette expérience m'a aussi permis de valider certaines de mes recherches très mécanistes sur les processus de transfert du P dans la rhizosphère vers des applications à l'échelle de la parcelle. Ce projet étant toujours en cours, aussi bien sur le plant scientifique (recrutement de Thérèse McBeath qui était l'une de mes étudiantes [M8] après sa thèse au CSIRO), que sur un plan plus opérationnel (développements d'industries nouvelles en Australie), j'ai le sentiment de lui avoir donné l'impulsion scientifique nécessaire à son commencement. Il m'apparaît maintenant important de mettre à profit mes connaissances acquises sur le P minéral pour appréhender les flux de minéralisation du P organique pendant le processus de biodégradation des résidus végétaux. J'y reviendrai dans les perspectives (§ V.).

Les travaux que j'ai mené ces dix dernières années relatifs à l'impact de la qualité des résidus végétaux sur le processus de décomposition se sont appuyés sur quelques hypothèses dont certaines ont été confirmées, et d'autres au contraire, remises en question. En particulier:

- Une hypothèse forte de mon travail était basée sur la nécessité de prendre en compte la complexité des litières végétales en incluant l'agencement des macromolécules au sein des tissus (approche histologique) et leur rôle dans les parois végétales (approche biochimique) pour comprendre la dynamique de biodégradation des substrats lignocellulosiques dans les sols. Les résultats obtenus ont permis de démontrer que, certains tissus tels les vaisseaux et fibres, jouent un rôle majeur dans la récalcitrance à la décomposition. Le taux de parois de type primaire (i.e. peu lignifiée) par rapport aux parois secondaires est aussi un critère explicatif important, mais dont l'impact à moyen terme, peut être approché via des analyses chimiques globales de teneur en lignines. Par contre, la prise en compte du degré de ramification des hémicelluloses et des interactions lignines-hémicelluloses pour expliquer la décomposition, en considérant l'accessibilité et l'efficacité des enzymes microbiennes des sols, n'aurait pas été possible sans considérer le résidu végétal tel une entité avec toute sa complexité. Ces indicateurs, qui illustrent le degré de cohésion des composés pariétaux chez les graminées, sont encore des variables explicatives qu'il serait nécessaire de transformer en variables prédictives de la décomposition en revisitant le formalisme de certains modèles des biotransformations C et N. Pour améliorer notre prédiction des flux de minéralisation du C (et parallèlement de N) des résidus récalcitrants, il est nécessaire de ne plus représenter les principaux composants des végétaux tels des entités séparées dans les modèles. Il est crucial de prendre en compte les interactions entre les composés et plus particulièrement celles existantes entre l'hémicellulose et la lignine. Ces interactions, qui dans les graminées se traduisent par la présence d'acides phénoliques régulent les vitesses de décomposition de l'hémicellulose, de la cellulose et de la

lignine dans les parois lignifiées. Il me semble donc nécessaire de poursuivre cette thématique en visant à améliorer d'une part, l'acquisition de données relatives à l'importance des interactions hémicellulose –lignine dans les végétaux et d'autre part, d'avancer sur la représentation de la qualité chimique des biomasses lignocellulosiques dans les modèles de biotransformations du C et N pour être à même de conceptualiser ces interactions et leur impact sur le fonctionnement microbien des sols.

- L'hypothèse relative au rôle de la fraction soluble des résidus était qu'elle expliquait la dégradation sur le court terme mais pouvait aussi impacter la dégradation à plus long terme. Nous avons confirmé l'importance quantitative de cette fraction sur la minéralisation du C à court terme mais aussi démontré que la dégradation des fractions solubles et pariétales sont des phénomènes quasi-indépendants infirmant ainsi notre hypothèse initiale. La qualité de cette fraction soluble est un paramètre important à prendre en compte, en particulier pour des litières d'arbres riches en composés phénoliques peu solubles, mais son importance relative à long terme reste à démontrer.
- Nous souhaitons établir un continuum dans la compréhension entre qualité initiale des matières organiques entrant dans un sol, cinétiques de décomposition et qualité *in fine* des matières organiques humifiées des sols. L'hypothèse sous jacente était que la qualité initiale des matières organiques pouvait impacter à long terme, non seulement la quantité de C stabilisée mais aussi la nature de ce C. J'ai abordé cette question en prenant en compte principalement les composés phénoliques pariétaux reconnus pour leur décomposition lente. Les résultats ont démontré que les liaisons éthers entre les acides féruliques et la lignine chez les graminées impactent négativement la minéralisation du C à long terme. L'application de méthodes d'extractions autres que l'oxydation cuprique s'est révélée pertinente pour isoler les acides hydroxycinnamiques des sols ainsi que la fraction non condensée (i.e. dont le turnover est rapide) des lignines. Le type de liaisons esthers et/ou éthers qui illustrent la fonctionnalité des acides phénoliques dans les parois végétales pourraient être de bons biomarqueurs de la qualité des plantes vasculaires à l'origine du C stabilisé dans les sols. Pour préciser ce continuum entre qualité initiale des litières et matières organiques humifiées, il faudrait coupler les méthodes d'extractions utilisées à du traçage isotopique et des techniques de spectroscopies.
- Nous avons fait l'hypothèse que les modalités de réponse de la biomasse microbienne des sols à la disponibilité en N à long terme pouvait modifier quantitativement la minéralisation du C et qualitativement la composition phénoliques de la matière organique formée. Nous avons démontré l'impact quantitatif d'une forte disponibilité en N, à savoir, un ralentissement de la minéralisation du C à long terme. La réponse fonctionnelle de la biomasse microbienne semble être une répression de la production d'enzymes oxydatives capables de dégrader les composés phénoliques des matières organiques. Cependant, nous n'avons pas mis en évidence de modification des communautés bactériennes et fongiques. Une disponibilité en N élevée ne semble pas favoriser pas un développement de communautés bactériennes mais modifierait le mode d'action des communautés fongiques. Enfin, aucun changement de la composition qualitative de la MOS n'a pu être mis en relation avec la disponibilité en N.

- Mon insertion au sein de l'UMR FARE et le contexte régional du Nord Est de la France m'a rapproché des thématiques relatives à la bioconversion des lignocelluloses mais aussi à leur système de production. Dans ce contexte, je me suis donc intéressée à des plantes pérennes comme le *Miscanthus* et plus récemment encore des taillis à courte ou très courte rotation (TCR/TTCR). Ces cultures sur sols agricoles pauvres (et/ou non fertilisés) représentent un scénario de rupture par rapport à nos systèmes de cultures classiques. Il s'agit en effet d'une forme de monoculture à mi-parcours entre un écosystème agricole et forestier. Alors que la plupart des écologistes qui travaillent sur les sols ont pour objet d'étude la forêt, étudier un système en début de différenciation pourrait être un bon modèle pour comprendre l'impact des fonctions microbiennes des sols sur les flux de C,N,P et leur recyclage. Des recherches en écologie fonctionnelle comparative sur ces écosystèmes pendant leur phase de transition (forêt "naturelle" > TCR ou TTCR; agriculture > TCR ou TTCR; agriculture > agroforesterie) et après plusieurs années d'installation pourraient permettre de relier des fonctions clés des sols telles la minéralisation du C,N,P à leur diversité fonctionnelle.

La majorité de mon travail a fait appel à des caractérisations fines et des conditions d'expérimentations en conditions contrôlées. Ces conditions de travail étaient nécessaires pour obtenir les variables explicatives de la décomposition des litières dans les sols mais elles ne sont pas suffisantes. Il est maintenant nécessaire de traduire ces connaissances fondamentales en variables prédictives dans un modèle puis de les confronter au fonctionnement d'un écosystème sol-plante. Nous devons en particulier étendre notre gamme de litières végétales en développant une approche basée sur la nomenclature du monde végétal. Ceci devrait nous permettre de classer les grands groupes de résidus végétaux de façon fonctionnelle en relation avec le processus de décomposition dans les sols.

Ce travail a nécessité une interdisciplinarité forte et une "immersion" dans la biochimie végétale. Cette interdisciplinarité n'a pas toujours été facile à gérer mais elle était indispensable pour renouveler les approches relatives à la qualité des matières organiques. Les principales difficultés étaient associées:

- à l'absence de références en biochimie végétale relatives aux organes souterrains des plantes (racines, rhizomes), qui ne sont pas étudiés car non exploitables que ce soit à des fins alimentaires ou non.
- à la variation des objets d'études (sols et végétaux) imposée par les modes d'occupation des sols et qui nous amène sans cesse à nous questionner sur la généralité de nos résultats. Dans le domaine de la biochimie végétale, et plus encore dans celui de la génétique végétale, les approches se font par "type de plante", "type de parois", "composé végétal" etc... La gamme de variation, même si elle existe, est moins importante que dans le milieu environnemental.
- à la quasi-absence de modélisation dans le domaine de la biochimie des parois végétales. A mon sens, cette faible amplitude de variation des objets d'études a contribué à ne pas ou peu développer la conceptualisation et la modélisation en biochimie végétale. Inversement, et parce que nous devons fréquemment changer de nature de résidus ou d'environnement, le nombre de modèles est très, voire trop, important quant on se réfère à la dynamique des matières organiques dans les sols.

V. PERSPECTIVES

Mes perspectives se déclinent en trois volets et ont pour ambition de coupler les cycles C,N et P lors du processus de biodégradation des litières végétales, de renouveler le formalisme de prise en compte de la qualité des résidus végétaux dans un modèle C N et de mieux comprendre les interactions fonctionnelles entre qualité des litières et biodiversité des sols (microflore, micro et méso faune et macrofaune).

1. Impact des rapports stœchiométriques C/N/P/S sur le processus de décomposition des litières

On observe au niveau international une explosion des travaux sur l'importance des rapports stœchiométriques C/N/P pour décrire les dynamiques d'acquisition des nutriments par la biomasse microbienne hétérotrophe, étape indispensable pour quantifier les dynamiques de recyclage de ces éléments y compris sous forme minérale (Sinsabaugh et al., 2008; 2009; Güsewell et Gessner, 2009). Cependant peu d'études, relatives à la biodégradation, considèrent simultanément les flux des quatre éléments nutritifs majeurs (C, N, P, et S) qui régulent les activités microbiennes et sont les principaux constituants de la matière organique des sols. La dégradation des biomasses végétales est le moteur des équilibres entre formes minérales et organiques de ces éléments et en retour, la disponibilité de ces éléments, un facteur important de contrôle des dynamiques microbiennes et enzymatiques.

Sinsabaugh et al. (2009) a souligné que le rapport des activités des enzymes responsables de l'acquisition du C sur celles hydrolysant les nutriments est relativement constant à travers les écosystèmes avec une moyenne des activités enzymatiques extracellulaires C/N/P proche de 1:1:1. Ceci reflète l'équilibre entre l'efficacité de croissance microbienne (assimilation) et la composition élémentaire des substrats à décomposer et de la biomasse microbienne. Basé sur cette théorie, Leitner et al. (2012) propose que, en présence de litières riches en N les ressources énergétiques de la biomasse microbienne des sols sont davantage allouées à la production d'enzymes pour l'acquisition du C comme des cellulases, ce qui explique un taux de dépolymérisation des glucans plus important dans ce type de litières. Cependant, Manzoni et al. (2010) démontrent que les rapports critiques C/P et C/N en dessous desquels les nutriments sont minéralisés augmentent quand les teneurs initiales en N et P des litières diminuent. Ils expliquent ceci par une diminution de l'efficacité d'utilisation du C par les microorganismes et en milieu tropical par une augmentation du ratio C/P des décomposeurs. Il n'y a donc pas à ce jour de consensus sur le comportement de la biomasse microbienne des sols lorsque l'on considère l'acquisition simultanée de C, N, P et encore moins S qui est souvent absent de ces approches stœchiométriques. De plus, ces études sont majoritairement issues de compilations de données très hétérogènes (écosystèmes différents, peu ou pas de mesure de la disponibilité et N et P des sols etc...) qui ne permettent pas de quantifier les processus mis en jeu.

La stratégie qui sera développée pour aborder ce travail concernant le couplage des cycles C, N, P et S lors du processus de biodégradation, sera de considérer que, comme pour l'élément N, la dynamique de ces éléments est sous le contrôle direct de la dynamique du carbone via les processus d'assimilation et

de minéralisation liés aux besoins des microorganismes hétérotrophes du sol, leur croissance et turnover lors de l'addition de substrats. Ceci a déjà partiellement été démontré pour S (Niknahad-Gharmakher et al., 2012) mais les interactions N, P, S restent à quantifier et formaliser.

Pour commencer sur cette thématique nous envisageons d'utiliser le traçage isotopique ^{13}C , ^{15}N et ^{34}S pour suivre la dynamique du C, N et S pendant les processus de décomposition. En revanche, pour le P il n'existe pas d'isotope stable. Dans un premier temps, nous tenterons de mesurer une minéralisation nette assez grossière basée sur l'évolution du P biodisponible, en faisant l'hypothèse que le pouvoir tampon du sol n'évolue pas, et en mesurant le P dans la biomasse microbienne. Nous avons amorcé cette thématique lors d'un stage de Master [M1] mais certaines analyses sont encore en attente. Sur ce sujet, je compte collaborer en interne avec S. Recous et en externe avec C. Morel (INRA Bordeaux) qui a appliqué la technique de dilution isotopique à la mesure de la minéralisation brute du P dans des sols forestiers (Achat et al., 2010).

2. La qualité chimique des résidus végétaux et son impact fonctionnel sur la microflore des sols

Je souhaite poursuivre nos études relatives à l'importance de la qualité biochimique des résidus sous trois angles:

Le premier vise à améliorer la représentation de la qualité chimique des biomasses lignocellulosiques dans un modèle de biotransformation du C, probablement le modèle GDM (Moorhead et Sinsabaugh, 2006) que nous avons récemment utilisé (§. III. 6.4). Ce modèle nous a, d'ores et déjà, permis de tester la validité d'indicateurs agrégés et relativement simples tels le Lignocellulose Index (LCI). Il nous faut maintenant évaluer le gain apporté par la prise en compte des interactions entre lignines et hemicelluloses sur le long terme en dégagant un schéma conceptuel de ces interactions. Ce schéma devra être valable pour toutes les graminées, qui est un des groupes les plus vastes mais aussi les plus répandus, dans les sols cultivés. Je compte mener ce travail en collaboration avec G. Lashermes récemment recrutée dans l'UMR FARE et Daryl Moorhead (Université de Toledo, USA).

Le deuxième, concerne l'acquisition de données dynamiques relatives à l'évolution de la chimie du substrat en cours de décomposition, avec un focus sur les interactions hemicelluloses-lignines. Cette étape est indispensable pour être à même de tester le nouveau formalisme d'un modèle sur un jeu de données assez important. Pour palier à la lourdeur des analyses dynamiques qui multiplie le nombre d'échantillons et à la lenteur des extractions biochimiques qui ne permet pas de traiter un grand nombre d'échantillons, nous avons décidé de tester l'infrarouge. Cette technique a d'ailleurs été utilisée dans les longueurs d'onde du proche infrarouge pour caractériser les résidus végétaux dans le modèle de décomposition de Agren et Bosatta (1998) par RICHARD JOFFRE (CNRS, Montpellier) (Joffre et al., 2001). Il nous apparaît pertinent d'identifier des marqueurs spectroscopiques discriminant les litières en fonction de leur niveau de dégradation, et des études assez récentes montrent que les acides phénoliques peuvent être quantifiés par DRIFT puis traitement statistique (PLS) (Allison et al., 2009). Cependant pour avoir un signal assez fort, y compris à des temps longs de la décomposition, et en présence d'une matrice minérale majoritaire (le sol), nous proposons de coupler des informations enregistrées en proche

InfraRouge avec celles enregistrées en moyen InfraRouge afin d'améliorer l'efficacité des signaux. Pour ce faire nous avons entamé une collaboration avec des spécialistes du traitement du signal (V. VRABIE et E. PERRIN, Crestic, URCA) dans le cadre d'un stage de Master [M2] et d'un projet récemment accepté (SSELVES). L'objectif est de construire un dictionnaire des signatures spectrales permettant d'établir les bases d'un modèle fonctionnel de déstructuration de tissus végétaux par des agents biologiques, en particulier dans un sol mais pas exclusivement. Nous espérons aussi que cette approche nous permettra d'étendre notre gamme de végétaux "modèles" en l'enrichissant de dicotylédones.

Le troisième et dernier angle d'approche de la qualité biochimique est de mesurer son impact sur les fonctions écologiques des sols, et en particulier celles liées au recyclage des nutriments. Il a été démontré que la diversité des communautés microbiennes impliquées dans la transformation des composés carbonés présente une très forte redondance fonctionnelle (eg Griffiths et al., 2001a et b) bien que l'on constate des changements importants de la structure de ces communautés microbiennes hétérotrophes à court et long termes (e.g. Wardle et al., 2004; Böhme et al., 2005; Liebich et al., 2006; Blackwood et al., 2007; Strickland et al., 2009). Ceci signifierait que regarder la structure et la diversité des communautés microbiennes des sols n'est pas forcément la bonne échelle pour appréhender des effets sur les fonctions de recyclage, en particulier celles liées au C, P et S. Dans le cas de l'azote, les relations entre structure des communautés et fonctions du cycle N sont connues et largement utilisées (nitrification, dénitrification). Une approche plus fonctionnelle des communautés microbiennes nous semble donc nécessaire (PLFA, microresp, activités enzymatiques etc...). C'est d'ailleurs ce que nous avons commencé à regarder à travers la thèse de B. Amin [Th. 1]. Cependant, au-delà d'études de cas démontrant que des litières de qualités variées vont influencer différemment les fonctions microbiennes, il serait intéressant de s'intéresser davantage à la persistance de ces phénomènes et à leur impact quantitatif sur les fonctions de minéralisation. En effet, des approches écologiques assez récentes reportent que la qualité seule des litières entrant dans les sols ne permettrait pas d'expliquer leur minéralisation car l'influence de litières précédemment ajoutées au sol aurait déjà orienté les communautés microbiennes vers une aptitude à décomposer un type de qualité de litière (Strickland et al., 2009). Cependant, cette théorie n'est pas toujours confirmée (Giesselmann et al., 2011; Freschet et al., 2012) et nous n'avons pas pu la vérifier jusqu'à présent à travers nos diverses expériences. Sur des systèmes de cultures impliquant des plantes pérennes (plantes dédiées aux biocarburants, agroforesterie, vignoble...) dont la durée de vie est généralement comprise entre 20 et 30 ans, et pour lesquelles les fonctions de recyclage sont indispensables, il nous semble nécessaire de revisiter les théories écologistes qu'il s'agissent de redondance fonctionnelle ou de HFA. En effet, sur des pas de temps aussi longs, des changements profonds à la fois de structure-diversité mais aussi fonctionnel pourraient s'opérer au niveau de la microflore des sols. De plus, ces cultures ont vocations à subir un gradient de perturbation fort (labour) lors de leur destruction, il est alors crucial de déterminer si un retour à l'état initial des fonctions microbiennes est possible ou non et ce, afin d'évaluer correctement leur impact sur la qualité des sols.

3. Impact de la qualité chimique des litières sur la biodiversité des sols

Les résidus végétaux constituent la principale ressource trophique pour l'ensemble des organismes du sol (macro, méso, et microfaune et microflore). Les modifications de certaines pratiques culturales plus économes en énergie, plus aptes à stocker du C dans les sols et favorisant le recyclage des éléments nutritifs vont influencer la nature, les quantités et la distribution de la ressource trophique. Par exemple, le travail *versus* non-travail du sol modifient la localisation de la ressource trophique (résidus en surface ou incorporés), alors que les rotations culturales modifient sa qualité et que les modalités d'exportation des parties aériennes vont influencer sa quantité. Ces pratiques sont donc susceptibles d'influencer les relations fonctionnelles entre ressource trophique et biodiversité des sols. Cependant, jusqu'à présent les études réalisées sur le recyclage des éléments nutritifs dans les sols prennent très peu en compte le fonctionnement de plusieurs groupes d'organismes du sol. Elles sont souvent centrées sur les microorganismes pour expliquer les flux nutritifs, comme mentionné précédemment (§ V. 5.2) ou sur la macrofaune comme acteur important de la redistribution spatiale des matières organiques des sols. Pourtant la question se pose encore de savoir si la biodiversité des organismes du sol a une incidence sur le fonctionnement du sol et très peu d'études ont réellement examiné cet aspect en intégrant les différents compartiments biologiques du sol (De Deyn et al., 2003; Heemsbergen et al., 2004; Hedde et al., 2010; Ladygina et al., 2010). Une revue récente (Nielsen et al., 2011) conclue même que la richesse en espèces des sols n'influe pas la dynamique du C, la décomposition des résidus étant une fonction clé de cette dynamique. Tout comme pour la microflore, il semble donc qu'il y ait une redondance fonctionnelle forte vis-à-vis du cycle du C au niveau des organismes des sols (Ruess et al., 2001) et qu'il faut davantage s'intéresser aux structures fonctionnelles des communautés plutôt qu'au nombre d'espèces (Heemsbergen et al., 2004). C'est d'ailleurs pour cela que les travaux les plus récents manipulent les espèces ou les groupes fonctionnels au sein d'une espèce plutôt que leur abondance.

Faire varier la nature, la quantité et la distribution de la ressource trophique apparaît donc comme un moyen pertinent pour influencer la structuration fonctionnelle des communautés édaphiques et mesurer son impact sur les fonctions de recyclage et de transfert des éléments nutritifs tels l'azote (e.g. Saj et al., 2009 ; Witt et Setälä, 2010). Il a déjà été démontré que la nature chimique des résidus était capable de modifier le fonctionnement et la structuration des communautés nématofauniques (Tabarant et al., 2011) et celles de la mésofaune (Szanser et al., 2011). Ainsi en favorisant des voies fongivores par la présence de litières récalcitrantes une augmentation de la diversité taxonomique des nématodes et collemboles a été observée (Szanser et al., 2011). Toutefois, il semble que manipuler la qualité des litières a un effet majeur sur l'abondance mais pas toujours sur la diversité des organismes dans la mesure où une faible proportion du C ajouté est conservée dans les réseaux trophiques supérieurs (Scharroba et al., 2012). Un moyen de déroger à ce problème pourrait être de mieux maîtriser les vitesses de décomposition (souvent non mesurées dans les études *in situ*) et de comparer les divers groupes fonctionnels pour des taux de C minéralisés proches, i.e. au même stade de décomposition.

Mes connaissances sur la qualité des litières, le processus de décomposition et les flux C et N associés me permettront d'aborder cette thématique avec le souci de quantifier les effets dus aux modifications des structures fonctionnelles des communautés du sol sur les dynamiques C et N. Pour aborder cette

thématique, qui nécessite de prendre en compte les organismes majeurs des sols, des collaborations sont envisagées avec M. CHAUVAT (Université de Rouen) spécialiste de la mésofaune; D. CLUZEAU (Université de Rennes) spécialiste des vers de terre et P.A. MARON, (INRA Dijon) spécialiste de la microflore des sols. Tous ces acteurs sont réunis au sein d'un projet ANR « Agrosystèmes et biodiversité fonctionnelle des Sols » (SOFIA) financé par l'ANR Agrobiosphère 2011 et coordonné par S. RECOUS. Ce projet se situe dans les enjeux environnementaux liés à la gestion des agrosystèmes cultivés, en matière de changement climatique et de préservation de la biodiversité. Il traite en particulier de l'impact de pratiques agricoles sur la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés vivantes du sol, et les effets sur des fonctions remplies par ces sols, notamment du point de vue de la régulation (émissions de gaz à effet de serre, stockage du carbone), de l'approvisionnement (disponibilité des nutriments pour la production agricole) et du maintien de la biodiversité (faune et flore du sol).

Dans le cadre de ce projet, j'ai obtenu une thèse dans laquelle nous allons quantifier l'impact de la quantité et de la nature des résidus végétaux, sur la diversité des réseaux trophiques des sols et les rétroactions possibles (effet de la biodiversité sur la décomposition de MO de qualités contrastées). L'hypothèse étant que l'analyse des rétroactions et de leurs effets sur les flux d'éléments nutritifs offre un cadre adéquat pour aborder le rôle respectif de la microfaune, mésofaune, microflore et macrofaune dans le processus de recyclage des matières organiques et plus spécifiquement des résidus végétaux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES*

- Abiven, S., Recous, S., Reyes, V., Oliver, R., 2005. Mineralization of C and N from root, stem and leaf-residues in soil and role of their biochemical quality. *Biology and Fertility of Soils* 42, 119-128.
- Achat, D.L., Bakker, M.R., Saur, E., Pellerin, S., Augusto, L., Morel, C., 2010. Quantifying gross mineralisation of P in dead soil organic matter: Testing an isotopic dilution method. *Geoderma* 158, 163-172.
- Agren, G.I. and Bosatta, E., 1998. *Theoretical ecosystem ecology – understanding element cycles*. Cambridge Univ. Press.
- Akin, D.E., 2008. Plant cell wall aromatics: influence on degradation of biomass. *Biofuels Bioproducts and Biorefining-Biofpr* 2, 288-303.
- Akin, D.E., 1989. Histological and physical factors affecting digestibility of forages. *Agronomy Journal* 81, 17-25.
- Allison, S.D., Gartner, T.B., Mack, M.C., McGuire, K., Treseder, K., 2010. Nitrogen alters carbon dynamics during early succession in boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 1157-1164.
- Allison, S.D., Hanson, C.A., Treseder, K.K., 2007. Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 1878–1887.
- Allison, G.G., Thain, S.C., Morris, P., Morris, C., Hawkins, S., Hauck, B., Barraclough, T., Yates, N., Shield, I., Bridgwater, A.V., Donnison, L.S., 2009. Quantification of hydroxycinnamic acids and lignin in perennial forage and energy grasses by Fourier-transform infrared spectroscopy and partial least squares regression. *Bioresource Technology* 100, 1252-1261.
- Andr n, O., Steen, E., Rajkai, K., 1992. Modeling the effects of moisture on barley straw and root decomposition in the field. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 727-736.
- Barri re, Y., Ralph, J., M chin, V., Guillaumie, S., Grabber, J.H., Argillier, O., Chabbert, B., Lapierre, C., 2004. Genetic and molecular basis of grass cell wall biosynthesis and degradability: II. Lessons from brown-midrib mutants. *Compte Rendus Biologies* 327, 847–860.
- Bahri, H., M.F. Dignac, C. Rumpel, D.P. Rasse, C. Chenu, A. Mariotti., 2006. Lignin turnover kinetics in an agricultural soil is monomer specific. *Soil Biology and Biochemistry*, 38, 1977-1988.
- Bahri, H., Rasse, D.P., Rumpel, C., Dignac, M.F., Bardoux, G., Mariotti, A., 2008. Lignin degradation during a laboratory incubation followed by C-13 isotope analysis. *Soil Biology and Biochemistry* 40, 1916-1922.
- Bardgett, R.D., Mawdsley, J.L., Edwards, S., Hobbs, P.J., Rodwell, J.S., Davies, W.J., 1999. Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands. *Functional Ecology* 13, 650-660.
- Bastian, F., Bouziri, L., Nicolardot, B., Ranjard, L., 2009. Impact of wheat straw decomposition on successional patterns of soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 262-275.
- Berg, B., McLaugherty, C., 2008. *Plant Litter: Decomposition, humus formation, carbon sequestration*, 2nd edn. Springer, New York
- Blackwood, C.B., Waldrop, M.P., Zak, D.R., Sinsabaugh, R.L., 2007. Molecular analysis of fungal communities and laccase genes in decomposing litter reveals differences among forest types but no impact of nitrogen deposition. *Environmental Microbiology* 9, 1306-1316.

* autres que celles impliquant l'auteur

- Blagodatskaya, E.V., Anderson, T. H., 1999. Adaptive responses of soil microbial communities under experimental acid stress in controlled laboratory studies. *Applied Soil Ecology* 11, 207-216.
- Blagodatskaya, E.V., Blagodatsky, S.A., Anderson, T.H., Kuzyakov, Y., 2009. Contrasting effects of glucose, living roots and maize straw on microbial growth kinetics and substrate availability in soil. *European Journal of Soil Science* 60, 186-197.
- Boberg, J.B., Nasholm, T., Finlay, R.D., Stenlid, J., Lindahl, B.D., 2011. Nitrogen availability affects saprotrophic basidiomycetes decomposing pine needles in a long term laboratory study. *Fungal Ecology* 4, 408-416.
- Böhme, L., Langer, U., Böhme, F., 2005. Microbial biomass, enzyme activities and microbial communities structure in two European long-term field experiments. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 109, 141-152.
- Bonny, B.P., Prasas, R.M., Paulose, S., 2010. Agro-ecosystem Performance Index (API) - A Quantitative Approach to Evaluate the Sustainability of Rice Production Systems. *Journal of sustainable Agriculture* 34, 758-777.
- Brett, C.T., Waldron, K.W., 1996. The molecular components of the wall. In: Black, M., Charlwood, B. (Eds.) *Physiology and biochemistry of plant cell walls* Chapman & Hall, London, pp. 4-43.
- Brisson, N., Mary, B., Ripoche, D., Jeuffroy, M.H., Ruget, F., Nicoullaud, B., Gate, P., Devienne-Barret, F., Antonioletti, R., Durr, C., Richard, G., Beaudoin, N., Recous, S., Tayot, X., Plenet, D., Cellier, P., Machet, J.M., Meynard, J.M., Delecolle, R., 1998. STICS: a generic model for the simulation of crops and their water and nitrogen balances. I. Theory and parameterization applied to wheat and corn. *Agronomie* 18, 311-346.
- Burns, R., 1982. Enzyme activity in soil: Location and a possible role in microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 423-427.
- Buxton, D.R. and Russel, J.R., 1988. Lignin constituents and cell-wall digestibility of grass and legume stems. *Crop Science* 28, 553-558.
- Cadish, G. and Giller, K.E. (Eds), 1997. *Driven by nature. Plant litter quality and decomposition*, CAB International, Wallingford, UK, pp. 47-66.
- Carney, K. M., Hungate, B. A., Drake, B. G., Megonigal, J. P., 2007. Altered soil microbial community at elevated CO₂ leads to loss of soil carbon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 4990-4995.
- Carreiro, M.M., Sinsabaugh, R.L., Rebert, D.A., Parkhurst, D.F., 2000. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology* 81, 2359-2365.
- Chen, C., 1992. Nitrobenzene and Cupric Oxide Oxidations. In: *Methods in Lignin Chemistry* (eds Lin SY, Dence CW). Springer-Verlag, New York, pp. 301-321.
- Chesson, A., 1997. Plant degradation by ruminants: parallels with litter decomposition in soils. In: Caddish, G. and Giller, K.E. (Eds) *Driven by Nature, Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 47-66.
- Chesson, A., 1988. Lignin-polysaccharides complexes of the plant cell wall and their effect on microbial degradation in the rumen. *Animal Feed Science and Technology* 21, 219-228.
- Chundawat, S.P.S., Donohoe, B.S., Sousa, L.D., Elder, T., Agarwal, U.P., Lu, F.C., Ralph, J., Himmel, M.E., Balan, V., Dale, B.E., 2011. Multi-scale visualization and characterization of lignocellulosic plant cell wall deconstruction during thermochemical pretreatment. *Energy & Environmental Science* 4, 973-984.

- Coleman, K. and Jenkinson, D.S., 1996. A model of turnover of carbon in soil. In: Powlson D.S. et al. (Eds.) Evaluation of soil organic matter models using existing, long term datasets. Springer, Berlin, pp. 237-246.
- Coppens, F., 2005. Water, carbon and nitrogen dynamics in soil. Influence of crop residue location and quality. Thèse de doctorat, pp. 203.
- Coq, S., Souquet, J.M., Meudec, E., Cheynier, V., Hattenschwiler, S., 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rain forest of French Guiana. *Ecology* 91, 2080-2091.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Perez-Harguindeguy, N., Quested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Diaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V., Westoby, M., 2008. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, 11, 1065-1071.
- Couteaux, M.M., Bottner, P., Berg, B., 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in ecology and evolution*, 10, 63-66.
- Davidson, E.A., Samanta, S., Caramori, S.S., Savage, K., 2012. The Dual Arrhenius and Michaelis-Menten kinetics model for decomposition of soil organic matter at hourly to seasonal time scales. *Global Change Biology* 18, 371-384.
- De Deyn, G.B., Raaijmakers, C.E., Zoomer, H.R., Berg, M.P., de Ruyter, P.C., Verhoef, H.A., Bezemer, T.M., van der Putten, W.H., 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature* 422, 711-713.
- DeForest, J.L., Zak, D.R., Pregitzer, K.S., Burton, A.J., 2004. Anthropogenic NO₃⁻ deposition alters microbial community function in northern hardwood forests. *Soil Science Society of America Journal* 68, 132-138.
- Dobberstein, D. and Bunzel M., 2010. Separation and Detection of Cell Wall-Bound Ferulic Acid Dehydrodimers and Dehydrotrimers in Cereals and Other Plant Materials by Reversed Phase High-Performance Liquid Chromatography With Ultraviolet Detection. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 58: 8927-8935.
- Duong, T. T. T., Baumann, K., Marschner, P., 2009. Frequent addition of wheat straw residues to soil enhances carbon mineralization rate. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1475-1482.
- Fog, K., 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 63, 433-462.
- Freschet, G.T., Aerts R., Cornelissen, J.H.C., 2012. Multiple mechanisms for trait effects on litter decomposition: moving beyond home-field advantage with a new hypothesis. *Journal of Ecology* 100, 619-630.
- Frey, S. D., Knorr, M., Parrent, J. L., Simpson, R. T., 2004. Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests. *Forest Ecology and Management* 196, 159-171.
- Fujii, S. and Takeda, H., 2010. Dominant effects of litter substrate quality on the difference between leaf and root decomposition process above- and belowground. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 2224-2230.
- Gallo, M.E., Amonette, R.N., Lauber, C.L., Sinsabaugh, R.L., ZaK, D.R., 2004. Microbial community structure and oxidative enzyme activity in nitrogen-amended north temperate forest soils. *Microbial Ecology* 48, 218-229.
- Garnier, P., Neel, C., Aita, C., Recous, S., Lafolie, F., Mary, B., 2003. Modelling carbon and nitrogen dynamics in a bare soil with and without straw incorporation. *European Journal of Soil Science* 54, 555-568.

- Garnier, P., Neel, C., Mary, B., Lafolie, F., 2001. Evaluation of a nitrogen transport and transformation model in a bare soil. *European Journal of Soil Science* 52, 253-268.
- Gholz, H.L., Wedin, D.A., Smitherman, S.M., Harmon, M.E. & Parton, W.J., 2000. Long-term dynamics of pine and hardwood litter in contrasting environments: toward a global model of decomposition. *Global Change Biology* 6, 751-765.
- Giesselmann, U.C., Martins, K.G., Brandle, M., Schadler, M., Marques, R., Brandi, R., 2011. Lack of home-field advantage in the decomposition of leaf litter in the Atlantic Rainforest of Brazil. *Applied Soil Ecology* 49, 5-10.
- Grabber, J.H.G. and Jung, A. 1991. Chemical composition of parenchyma and aclerenchyma cell-walls isolated from orchardgrass and switchgrass. *Crop Science* 31, 1058-1065.
- Griffiths, B.S., Bonkowski, M., Roy, J., Ritz, K., 2001a. Functional stability, substrate utilisation and biological indicators of soils following environmental impacts. *Applied Soil Ecology* 16, 49-61.
- Griffiths, B.S., Ritz, K., Wheatley, R., Kuan, H.L., Boag, B., Christensen, S., Ekelund, F., Sorensen, S.J., Muller, S., Bloem, J., 2001b. An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biology and Biochemistry* 33,1713-1722.
- Guggenberger, G., Christensen B.T., Zech W., 1994. Land-use effects on the composition of organic-matter in particle-size separates of soil .1. Lignin and carbohydrate signature. *European Journal of Soil Science* 45, 449-458.
- Gusewell, S. and Gessner M.O., 2009. N:P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Functional Ecology* 23, 211-219.
- Hadas, A., Kautsky, L., Goek, M., Kara, E.E., 2004. Rates of decomposition of plant residues and available nitrogen in soil, related to residue composition through simulation of carbon and nitrogen turnover. *Soil Biology and Biochemistry* 36, 255-266.
- Hatfield, R.D. and Chaptman, A.K., 2009. Comparing-Corn Types for Differences in Cell Wall Characteristics and p-Coumaroylation of Lignin. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57, 4243-4249.
- Heal, O.W., Anderson, J.M., Swift, M.J., 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In: Caddish, G., Giller, K.E. (Eds.) *Driven by nature. Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 3-30.
- Hedde, M., Bureau, F., Chauvat, M., Decaens, T., 2010. Patterns and mechanisms responsible for the relationship between the diversity of litter macro-invertebrates and leaf degradation. *Basic and Applied Ecology* 11, 35-44.
- Heemsbergen, D.A., Berg, M.P., Loreau, M., van Haj, J.R., Faber, J.H., Verhoef, H.A., 2004. Biodiversity effects on soil processes explained by interspecific functional dissimilarity. *Science* 306, 1019-1020.
- Hedges, J.I. and Ertel J.R., 1982. Characterization of lignin by gas capillary chromatography of cupric oxide oxidation products. *Analytical Chemistry* 54, 174-178.
- Henriksen, T.M. and Breland, T.A., 1999. Nitrogen availability effects on carbon mineralization, fungal and bacterial growth, and enzyme activities during decomposition of wheat straw in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1121-1134.
- Hobbie, S.E., 2008. Nitrogen effects on decomposition: A five-year experiment in eight temperate sites. *Ecology* 89, 2633-2644
- Hobbie, S.E., Eddy, W.C., Buyarski, C.R., Adair, E.C., Ogdahl, M.L., Weisenhorn, P., 2012. Response of decomposing litter and its microbial community to multiple forms of itrogen enrichment. *Ecological Monographs* 82, 389-405.

- Hu, S., Chapin, F. S., Firestone, M. K., Field, C. B., Chiariello, N. R., 2001. Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO₂. *Nature* 409, 188-191.
- Huyen, T.L.N., Remond, C., Dheilly, R.M., Chabbert, B., 2010. Effect of harvesting date on the composition and saccharification of *Miscanthus x giganteus*. *Bioresource Technology* 101, 8224-8231.
- Janik, L.J., Merry, R.H., Skjemstad, J.O., 1998. Can mid infrared diffuse reflectance analysis replace soil extractions? *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 38, 681-696.
- Janik, L.J., Skjemstad, J.O., Raven, M.D., 1995. Characterization and analysis of soils from eastern Australia using mid-infrared partial least-squares. I. Correlations with XRF determined major element chemistry. *Australian Journal of Soil Science*, 33, 621-636.
- Jenkinson, D.S. and Rayner, J.H., 1977. "turnover of soil organic-matter in some of Rothamsted classical experiments. *Soil Science* 123, 298-305.
- Jenkinson, D.S., Hart, P.B.S, Rayner, J.H., Parry, I.C., 1987. Modelling the turnover of organic matter in long-term experiment at Rothamsted. *INTECOL Bulletin* 15, 1-8.
- Jensen, L.S., Salo, T., Palmason, F., Breland, T.A., Henriksen, T.M., Stenberg, B., Pedersen, A., Lundstrom, C., Esala, M., 2005. Influence of biochemical quality on C and N mineralisation from a broad variety of plant materials in soil. *Plant and Soil* 273, 307-326.
- Joffre, R., Agren, G.I., Gillon, D., Bosatta, E., 2001. Organic matter quality in ecological studies: theory meets experiment. *Oikos* 93, 451-458.
- Johnson, J.M.F., Barbour, N.W., Weyers, S.L., 2007. Chemical composition of crop biomass impacts its decomposition. *Soil Science Society of America Journal* 71, 155-162
- Justes, E., Mary, B., Nicolardot, B., 2009. Quantifying and modelling C and N mineralization kinetics of catch crop residues in soil: parameterization of the residue decomposition module of STICS model for mature and non mature residues. *Plant and Soil* 325, 171-185.
- Keeler, B.L., Hobbie, S.E., Kellogg, L.E., 2009. Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites: Implications for litter and soil organic matter decomposition. *Ecosystems* 12, 1-15.
- Kögel-Knabner, I., 2002. The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 139-162.
- Kögel-Knabner, I., Hatcher, P., Zech, W., 1991. Chemical structural studies of forest soil humic acids: aromatic carbon fraction. *Soil Science Society of America Journal* 55, 241-247.
- Krashevskaya, V., Maraun, M., Ruess, L., Scheu, S. 2010. Carbon and nutrient limitation of soil microorganisms and microbial grazers in a tropical montane rain forest. *Oikos* 119, 1020-1028.
- Ladygina, N., Henry, F., Kant, M.R., Koller, R., Reidinger, S., Rodriguez, A., Saj, S., Sonnemann, I., Witt, C., Wurst, S., 2010. Additive and interactive effects of functionally dissimilar soil organisms on a grassland plant community. *Soil Biology and Biochemistry* 42, 2266-2275.
- Lapierre, C., Monties, B., Rolando, R., 1986. Thioacidolysis of poplar lignins : Identification of monomeric syringyl products and characterization of guaiacyl-syringyl rich fractions. *Holzforschung* 40, 113-119.

- Lemma, B., Nilsson, I., Kleja, D. B., Olsson, M., Knicker, H., 2007. Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia. *Soil Biology and Biochemistry* 39, 2317-2328.
- Leitner, S., Wanek, W., Wild, B., Haemmerle, I., Khol, L., Keiblinger, K.M., Zechmeister-Boltenstern, Richter, A., 2012. Influence of litter chemistry and stoichiometry on glucan depolymerization during decomposition of beech (*Fagus sylvatica* L.) litter. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 174–187
- Linères, M. and Djackovitch, J.L., 1993. Caractérisation de la stabilité biologique des apports organiques par l'analyse biochimique. p. 159–168. In J. Decroux and J.C. Ignazi (ed.) *Matières organiques et agricultures. Quatrièmes journées de l'analyse de terre et cinquième forum de la fertilisation raisonnée*. GEMAS-COMIFER, Paris.
- Liebich, J., Vereecken, H., Burauel, P., 2006. Microbial community changes during humification of C-14-labelled maize straw in heat-treated and native Orthic Luvisol. *European Journal of Soil Science* 57, 446-455.
- Linkins, A.E., Sinsabaugh, R.L., McLaugherty, C.A., Melills, J. M., 1990. Cellulase activity on decomposing leaf litter in microcosms. *Plant and Soil* 123, 17–25.
- Magid, J., De Neergaard, A., Brandt, M., 2006. Heterogenous distribution may substantially decrease initial decomposition, long-term microbial growth and N-immobilization from high C-to-N ratio resources. *European Journal of Soil Science* 57, 517-529.
- Magid, J., Luxhøi, J., Lyshede, O. B., 2004. Decomposition of plant residues at low temperatures separates turnover of nitrogen and energy rich tissue components in time. *Plant and Soil* 258, 351-365.
- Magid, J., Mueller, T., Jensen, L.S., Nielsen, N.E., 1997. Modelling the measurable: interpretation of field scale CO₂ and mineralization, soil microbial biomass and light fractions as indicators of oilseed rape, maize and barley straw decomposition. In: G. Cadish et K. E. Giller (eds), *Driven by Nature, Plant Litter Quality and Decomposition*, CAB International, Wallingford, pp. 349-362.
- Manzoni, S., Trofymow, J.A., Jackson, R.B., Porporato, A., 2010. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter. *Ecological Monographs* 80, 89-106.
- Martens, D.A., 2002. Identification of phenolic acid composition of alkali-extracted plants and soils. *Soil Science Society of America Journal* 66, 1240-1248.
- Mary, B., Recous, S., Darwls, D., Robin, D., 1996. Interactions between decomposition of plant residues and nitrogen cycling in soils. *Plant and Soil* 181, 71–82.
- McBeath, T.M., Armstrong, R.D., Lombi, E., McLaughlin, M.J., Holloway, R.E., 2005. Responsiveness of wheat (*Triticum aestivum*) to liquid and granular phosphorus fertilizers in southern Australian soils. *Australian Journal of Soil Research* 43, 203-212.
- McBeath, T.M., McLaughlin, M.J., Armstrong, R.D., Bell, M., Bolland, M.D.A., Conyers, M.K., Holloway, R.E., Mason, S.D., 2007. Predicting the response of wheat (*Triticum aestivum* L.) to liquid and granular phosphorus fertilizers in Australian soils. *Australian Journal of Soil Research* 45, 448-458.
- McBeath, T.M., McLaughlin, M.J., Kirby J.K., Armstrong, R.D., 2012. Dry soil reduces fertilizer phosphorus and zinc diffusion but not bioavailability. *Soil Science Society of America Journal* 76, 1301-1310.
- McBeath, T.M., Smernik, R.J., Lombi, E., McLaughlin, M.J., 2006. Hydrolysis of pyrophosphate in a highly calcareous soil: A solid-state phosphorous-31 NMR study. *Soil Science Society of America Journal* 70, 856-862.

- McLaughlin, M.J., McBeath, T.M., Smernik, R., Stacey, S.P., Ajiboye, B., Guppy, C., 2011. The chemical nature of P accumulation in agricultural soils – implications for fertilizer management and design: an Australian perspective. *Plant and Soil*, 349, 69-87.
- McMahon, S.K., Williams, M.A., Bottomley, P.J., Myrold, D.D., 2005. Dynamics of microbial communities during decomposition of carbon-13 labeled ryegrass fractions in soil. *Soil Science Society of America Journal* 69, 1238-1247.
- Mechin, V., Argillier, O., Rocher, F., Hebert, Y., Mila, I., Pollet, B., Barriere, Y., Lapierre, C., 2005. In search of a maize ideotype for cell wall enzymatic degradability using histological and biochemical lignin characterization. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 53, 5872-5881.
- Molina, J.A.E., Clapp, C.E., Shaffer, M.J., Chichester, F.W., Larson, W.E., 1983. NCSOIL, a model of nitrogen and carbon transformations in soil – Description, calibration and behavior. *Soil Science Society of America Journal* 47, 85-91.
- Mondini, C., Cayuela, M.L., Sanchez-Monedero, M.A., Roig, A., Brookes, P.C., 2006. Soil microbial biomass activation by trace amounts of readily available substrate. *Biology and Fertility of Soils* 42, 542-549.
- Moore, A.M., 1986. Temperature and soil moisture dependence of decomposition rates of hardwood and coniferous leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* 18, 427-435.
- Moorhead, D.L. and Linkins A.E., 1997. Elevated CO₂ alters belowground exoenzyme activities in tussock tundra. *Plant and Soil* 189, 321-329.
- Moorhead, D.L. and Sinsabaugh, R.L., 2006. A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs* 76, 151–174.
- Nannipieri, P., Ceccanti, B., Cervelli, S., Matarese, E., 1980. Extraction of phosphatase, urease, protease, organic carbon and nitrogen from soil. *Soil Science Society of America Journal* 44, 1011–1016.
- Nannipieri, P., Gianfreda, L., 1998. Kinetics of enzyme reactions in soil environments. In: Huang PM, Senesi N, Buffle J (eds) *Structure and Surface Reactions*. John Wiley & Sons New York, pp:449–479.
- Nemergut, D. R., Townsend, A. R., Sattin, S. R., Freeman, K. R., Fierer, N., Neff, J. C., Bowman, W. D., Schadt, C. W., Weintraub, M. N., Schmidt, S. K., 2008. The effects of chronic nitrogen fertilization on alpine tundra soil microbial communities: implications for carbon and nitrogen cycling. *Environmental Microbiology* 10, 3093-3105.
- Nicolardot, B., Recous, S., Mary, B., 2001. Simulation of C and N mineralization during crop residue decomposition: a simple dynamic model based on the C:N ratio of the residues. *Plant and Soil* 228, 83-103.
- Niebes, J.F., Hinsinger, P., Jaillard, B., Dufey J.E., 1993. Release of nonexchangeable potassium from different size fractions of two highly K-fertilized soils in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* cv Drakkar). *Plant and Soil* 155/156: 403-406.
- Nielsen, U.N., Ayres, E., Wall, D.H., Bardgett, R.D., 2011. Soil biodiversity and carbon cycling: a review and synthesis of studies examining diversity-function relationships. *European Journal of Soil Science* 62, 105-116.
- Nierop, K.G.J. and Filley T.R., 2007. Assessment of lignin and (poly-)phenol transformations in oak (*Quercus robur*) dominated soils by (13)C-TMAH thermochemolysis. *Organic Geochemistry* 38, 551-565.
- Niknahad-Gharmakher, H., Piutti, S., Machet, J.M., Benizri, E., Recous, S., 2012. Mineralization-immobilization of sulphur in a soil during decomposition of plant residues of varied chemical composition and S content. *Plant and Soil* 360, 391-404.

- Parton, W.J., Schimel, D.S., Cole, C.V., Ojima, D.S., 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in great plains grasslands. *Soil Science Society of America Journal* 51,1173-1179.
- Pascualt, N., Cecillon, L., Mathieu, O., Henault, C., Sarr, A., Leveque, J., Farcy, P., Ranjard, L., Maron, P.A., 2010. In Situ Dynamics of Microbial Communities during Decomposition of Wheat, Rape, and Alfalfa Residues. *Microbial Ecology*, 60, 816-828.
- Pianka, E.R., 1970. On r- and K-selection. *The American Naturalist* 104, 592-597.
- Probert, M.E., Dimes, J.P., Keating, B.A., Dala, R.C., Strong, W.M., 1998. Apsims's water and nitrogen modules and simulation of the dynamics of water and nitrogen in fallow systems. *Agricultural Systems* 56, 1-28.
- Puget, P., Drinkwater, L.E., 2001. Short-term dynamics of root- and shoot-derived carbon from a leguminous green manure. *Soil Science Society of America Journal* 65, 771-779.
- Rasse, D.P., Rumpel, C., Dignac, M.F., 2005. Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization. *Plant and Soil* 269, 341-356.
- Recous, S., Robin, D., Darwis, D., Mary, B., 1995. Soil inorganic N availability: effect on maize residue decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 27, 1529-1538.
- Rodrigo, A., Recous, S., Neel, C., Mary, B., 1997. Modelling temperature and moisture effects on C-N transformations in soils: comparison of nine models. *Ecological Modelling* 102, 325-339.
- Rousk, J. and Baath, E., 2007. Fungal and bacterial growth in soil with plant materials of different C/N ratios. *FEMS Microbiology Ecology* 62, 258-267.
- Ruess, L., Schmidt, I.K., Michelsen, A., Jonasson, S., 2001. Manipulations of a microbial based soil food web at two arctic sites - evidence of species redundancy among the nematode fauna? *Applied Soil Ecology* 17, 19-30.
- Saj, S., Mikola, J., Ekelund, F., 2009. Species-specific effects of live roots and shoot litter on soil decomposer abundances do not forecast plant litter-nitrogen uptake. *Oecologia* 161, 331-341.
- Samadi, A. and Gilkes, R.J., 1998. Forms of phosphorus in virgin and fertilised calcareous soils of Western Australia. *Australian Journal of Soil Research* 36, 585-601.
- Scharroba, A., Dibbern, D., Hunninghaus, M., Kramer, S., Moll, J., Butenschoen, O., Bonkowski, M., Buscot, F., Kandeler, E., Koller, R., Kruger, D., Lueders, T., Scheu, S., Ruess, L., 2012. Effects of resource availability and quality on the structure of the micro-food web of an arable soil across depth. *Soil Biology and Biochemistry* 50, 1-11.
- Schimel, J.P. and Weintraub, M.N., 2003. The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* 35, 549-563.
- Sinsabaugh, R.L., Antibus, R.K., Linkins, A.E., McLaugherty, C.A., Rayburn, L., Repert, D., Weiland, T., 1992. Wood decomposition over a first-order watershed: mass loss as a function of lignocellulase activity. *Soil Biology and Biochemistry* 24, 743-749.
- Sinsabaugh, R.L., Carreiro, M.M., Repert, D.A., 2002. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry* 60, 1-24.
- Sinsabaugh, R.L., Lauber, C.L., Weintraub, M.N., Ahmed, B., Allison, S.D., Crenshaw, C., Contosta, A.L., Cusack, D., Frey, S., Gallo, M.E., Gartner, T.B., Hobbie, S.E., Holland, K., Keeler, B.L., Powers, J.S., Stursova, M., Takacs-Vesbach, C., Waldrop, M.P., Wallenstein, M.D., Zak, D.R., Zeglin, L.H., 2008. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters* 11, 1252-1264.

- Sinsabaugh, R.L., Hill, B.H., Shah J.J.F., 2009. Eoenzymatic stoichiometry of microbial organic nutrient acquisition in soil and sediment. *Nature* 462, 795–799.
- Sleutel, S., De Neve, S., Roibas, M.R.P., Hofman, G., 2005. The influence of model type and incubation time on the estimation of stable organic carbon in organic materials. *European Journal of Soil Science* 56, 505-514.
- Strickland, M.S, Osburn, E., Lauber, C, Fierer, N., Bradford, M.A, 2009. Litter quality is in the eye of the beholder: initial decomposition rates as a function of inoculum characteristics. *Functional Ecology* 23, 627-636.
- Strullu, L., Cadoux, S., Preudhomme, M., Jeuffroy, M.H., Beaudoin, N., 2011. Biomass production and nitrogen accumulation and remobilisation by *Miscanthus x giganteus* as influenced by nitrogen stocks in belowground organs. *Field Crops Research* 121, 381-391.
- Suseela, V., Conant, R.T., Wallenstein, M.D., Dukes, J.S., 2012. Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of heterotrophic respiration vary seasonally in an old-field climate change experiment. *Global Change Biology* 18, 336-348.
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology Vol 5*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK., pp. 372.
- Szanser, M., Ilieva-Makulec, K., Kajak, A., Gorska, E., Kusinska, A., Kisiel, M., Olejniczak, I., Russel, S., Sieminiak, D., Wojewoda, D., 2011. Impact of litter species diversity on decomposition processes and communities of soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry* 43, 9-19.
- Tabarant, P., Villenave, C., Risede, J.M., Roger-Estrade, J., Thuries, L., Dorel, M. 2011. Effects of four organic amendments on banana parasitic nematodes and soil nematode communities. *Applied Soil Ecology* 49, 59-67.
- Tabatabai, M.A., Bremner, J.M., 1970. Factors affecting soil arylsulphatase activity. *Soil Science Society of America* 34, 427–429.
- Travis, A.J., Murison, S.D., Hirst, D.J., Walker, K.C., Chesson, A., 1996. Comparison of the anatomy and degradability of straw from varieties of wheat and barley that differ in susceptibility to lodging. *Journal of Agricultural Science* 127, 1-10.
- Trinsoutrot, I., Recous, S., Bentz, B., Linères, M., Chèneby, D., Nicolardot, B., 2000. Biochemical quality of crop residues and carbon and nitrogen mineralization kinetics under nonlimiting nitrogen conditions. *Soil Science Society of America Journal* 64, 918-926.
- Vailhe, M.A.B., Provan, G.J., Scobbie, L., Chesson, A., Maillot, M.P., Cornu, A., Besle, J.M., 2000. Effect of phenolic structures on the degradability of cell walls isolated from newly extended apical internode of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 48, 618-623.
- Vanlauwe, B., Nwoke, O.C., Sanginga, N., Merckx, R., 1996. Impact of residues quality on the C and N mineralization of leaf and root residues of three agroforestry species. *Plant Soil* 183, 221-23.
- Vivanco, L. and Austin A.T., 2008. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 96, 727-736.
- Van Soest, P.J., 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Agricultural Chemists* 46, 829–835.
- Waksman, S., 1924. Influence of microorganisms upon the carbon-nitrogen ratio in the soil. *Journal of Agricultural Science* 14, 555–562.

- Wallenstein, M.D. and Weintraub M.N., 2008. Emerging tools for measuring and modeling the in situ activity of soil extracellular enzymes. *Soil Biology & Biochemistry* 40, 2098-2106.
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H., 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633.
- Webster, E.A., Chudek, J.A., Hopkins, D.W., 2000. Carbon transformations during decomposition of different components of plant leaves in soil. *Soil Biology and Biochemistry* 32, 301-314.
- Wickings, K., Grandy, A.S., Reed, S.C., Cleveland, C.C., 2012. The origin of litter chemical complexity during decomposition. *Ecology Letters* 15, 1180-1188.
- Wickings, K., Grandy, A.S., Reed, S.C., Cleveland, C., 2011. Management intensity alters decomposition via biological pathways. *Biogeochemistry*, 104, 365-379.
- Wilhelm, N., 1998. Improving the efficiency of use of phosphate fertiliser in cropping systems. GRDC workshop on phosphorus fertiliser efficiency, February 16-17, Hawker Centre, Waite Campus, University of Adelaide.
- Wilson, J.R., 1990. Influence of plant anatomy on digestion and fibre breakdown. In *Microbial and Plant Opportunities to Improve the Utilization of Lignocellulose by Ruminants*. Eds. Akin, D.E., Ljungdahl, L.G., Wilson, J.R., Harris, P.J. Elsevier Science Publ. Co., New York. pp. 99-117.
- Wilson, J.R., Mertens D.R., 1995. Cell Wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop Science* 35, 251–259.
- Witt, C. and Setälä H., 2010. Do plant species of different resource qualities form dissimilar energy channels below-ground? *Applied Soil Ecology* 44, 270-278.