

Stocker du C dans les sols :

Quels mécanismes, quelles pratiques agricoles, quels indicateurs ?

D. Derrien⁽¹⁾, M-F. Dignac⁽²⁾, I. Basile-Doelsch⁽³⁾, S. Barot⁽⁴⁾, L. Cécillon⁽⁵⁾, C. Chenu⁽²⁾, T. Chevallier⁽⁶⁾, G. T. Freschet⁽⁷⁾, P. Garnier⁽²⁾, B. Guenet⁽⁸⁾, M. Hedde⁽²⁾, K. Klumpp⁽⁹⁾, G. Lashermes⁽¹⁰⁾, P-A. Maron⁽¹¹⁾, N. Nunan⁽⁴⁾, C. Roumet⁽⁷⁾ et P. Barré⁽¹²⁾

- 1) Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers, INRA Nancy-Lorraine, 54280 Champenoux, France
- 2) UMR ECOSYS, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon, France
- 3) Aix Marseille Univ, CNRS, IRD, Coll France, INRA, CEREGE, Aix-en-Provence, France
- 4) UMR IEEES-Paris (CNRS, UPMC, INRA, IRD), 4 place Jussieu, 75005 Paris, France
- 5) Université Grenoble Alpes, Irstea, UR EMGR, 2 rue de la Papeterie-BP 76, 38402 St-Martin-d'Hères, France
- 6) Eco&Sols (IRD, Montpellier SupAgro, Cirad, Inra), Campus SupAgro, Bat. 12, 34060 Montpellier, France
- 7) Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, UMR 5175 (CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier - EPHE), 1919 route de Mende, 34293 Montpellier, France
- 8) Laboratoire des Sciences du Climat et de l'Environnement, LSCE/IPSL-CEA-CNRS-UVSQ, Université Paris-Saclay, 91191 Gif-sur-Yvette, France
- 9) INRA, UREP, 63039 Clermont-Ferrand, France
- 10) UMR FARE (INRA, URCA), 51100 Reims, France
- 11) Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne Franche-Comté, 21000 Dijon, France
- 12) Laboratoire de Géologie de l'ENS, PSL Research University, UMR 8538 du CNRS, 24 rue Lhomond, 75231 Paris cedex 05, France

* : Auteur correspondant : delphine.derrien@inra.fr

RÉSUMÉ

L'initiative internationale "4 pour 1 000" a pour ambition de soutenir États et acteurs non gouvernementaux dans leurs efforts vers une meilleure gestion des stocks de carbone (C) des sols. Ces stocks dépendent des entrées et sorties de C dans les sols. Ils sont la conséquence de mécanismes interconnectés, agissant à une échelle spatiale fine, qui conduisent au stockage ou déstockage du C présent dans les matières organiques (MO). Il apparaît nécessaire de fédérer les recherches sur ces mécanismes et leur action sur les stocks de C dans un contexte de changement local ou global (usage des sols, pratiques agricoles, conditions climatiques ou édaphiques, etc.), ce qui a conduit à la création du collectif de chercheurs CarboSMS.

Cet article est la synthèse d'un séminaire dédié à cet enjeu. La première partie présente les avancées récentes sur la compréhension des mécanismes de stabilisation. Les mécanismes biotiques correspondent aux effets des plantes (principale source de C, notamment à travers leurs systèmes racinaires), des micro-organismes (champignons et bactéries) et des ingénieurs de l'écosystème (vers de terre, termites, fourmis) sur les stocks de C organique du sol. Les processus abiotiques sont liés à la structure physique du sol, à l'organisation de sa porosité et à sa fraction minérale : inclusion de la MO dans les agrégats, association aux minéraux, etc. Ces mécanismes biotiques et abiotiques se déroulent de façon concomitante et en interaction.

La deuxième partie discute des effets des pratiques agricoles sur les stocks de C des sols. Le choix des espèces végétales et de leur densité de plantation, l'intensité du prélèvement des végétaux, l'amendement, la fertilisation et le travail du sol, etc. conditionnent non seulement les apports de MO au sol dans le temps et l'espace, mais aussi la sensibilité de ces MO à la minéralisation, en agissant sur les mécanismes, biotiques comme abiotiques. La complexité des interactions entre les mécanismes et leurs effets dans le temps sur les stocks de C sont mis en évidence par les méta-analyses et les études de terrain de longue durée.

Les mécanismes de stabilisation du C organique dans les sols sont étudiés à fine échelle spatiale (mm- μ m), dans des conditions spécifiques. La troisième partie de cet article discute de propositions concrètes pour aborder les questions du changement d'échelle (jusqu'à la parcelle et au niveau global) et de la validation de l'action d'un mécanisme dans différents contextes pédo-climatiques avant de le prendre en compte dans des modèles à large échelle pour améliorer les prévisions d'évolution des stocks de C des sols.

Enfin, dans une optique de mieux préserver les stocks de C, voire de les augmenter, cette revue bibliographique nous permet de faire des propositions pour les axes de recherches futures sur les mécanismes, les effets des pratiques agricoles sur ces mécanismes, et les modèles de prédiction des stocks de C.

Mots clés

C organique du sol, dynamique du C, mécanismes de stabilisation, minéralisation, pratiques agricoles, indicateurs, modèles, macrofaune, microorganismes, litières, apports racinaires, associations organo-minérales, porosité.

SUMMARY

INCREASING C STORAGE IN SOILS : MECHANISMS, EFFECTS OF AGRICULTURAL PRACTICES AND PROXIES

The aim of the international "4 per 1 000" initiative is to support States and non-governmental actors in their efforts towards a better management of carbon (C) stocks in soils. These stocks depend on the inputs and outputs of C in soils. Stocks are the result of interconnected mechanisms acting at fine spatial scales, leading to stabilisation/destabilisation of the C present in organic matter (OM). The need to federate research on these mechanisms and their effects on C stocks in a context of local and global changes (land uses, agricultural practices, climatic and soil conditions, etc.) led to the creation in 2015 of a group of french researchers, CarboSMS.

This is the synthesis of the seminar dedicated to this issue. In the first part, we present recent advances in the understanding of soil C stabilisation mechanisms. Biotic mechanisms correspond to the effects of plants (main source of C through litter and root systems), microorganisms (fungi and bacteria) and ecosystem engineers (earthworms, termites, ants) on organic C stocks in soils. Abiotic processes are related to the physical structure of soils, to the organization of their porosity and to their mineral fraction : inclusion of the OM in aggregates, association with minerals, etc. These biotic and abiotic mechanisms take place concomitantly and interact.

In the second part, we discuss the effects of agricultural practices on soil C stocks. By acting on biotic as well as abiotic mechanisms, land use and management specificities (choice of plant species and density, plant residue exports, amendments, fertilization, tillage, etc.) drive not only the spatial and temporal organic inputs into soils, but also the OM sensitivity to mineralisation. The complexity of the interactions between the different mechanisms and their effects on C stocks are evidenced by meta-analyses and long-term field studies.

Organic C stabilisation mechanisms in soils are studied at fine spatial scales (mm- μ m) under controlled conditions. The third part of this article addresses the issues of upscaling (up to the plot and to global scale) and validating the action of specific mechanisms in different soil and climatic contexts, before taking them into account in large scale models to improve predictions of the changes in soil C stocks.

Finally, this literature review highlights some perspectives for future research aiming at preserving or even increasing C stocks. These perspectives focus on the mechanisms, the effects of agricultural practices on these mechanisms, and on predictive models of C stocks.

Key-words

Soil organic C, C dynamics, stabilization mechanisms, mineralization, agricultural practices, indicators, models, macro fauna, microorganisms, litter, root inputs, organo-mineral associations, porosity.

RESUMEN**ALMACENAR C EN LOS SUELOS : QUÉ MECANISMOS, QUÉ PRÁCTICAS AGRÍCOLAS, QUÉ INDICADORES?**

La iniciativa internacional "4 por 1 000" tiene como ambición sostener Estados y actores no gubernamentales en sus esfuerzos hacia una mejor gestión de los stocks de carbono (C) de los suelos. Estos stocks dependen de las entradas y salidas de C en los suelos. Los stocks son la consecuencia de mecanismos interconectados, que actúan a una escala espacial fina, que conducen al almacenaje o al desalmacenaje del C presente en las materias orgánicas (MO). Aparece necesario federar los investigadores sobre estos mecanismos y su acción sobre los stocks de C en un contexto de cambio local o global (uso de los suelos, prácticas agrícolas, condiciones climáticas o edáficas, etc.), lo que lleva a la creación del colectivo de investigadores CarboSMS.

Este artículo es la síntesis del seminario dedicado a esta cuestión. La primera parte presenta los avances recientes sobre la comprensión de los mecanismos de estabilización. Los mecanismos bióticos corresponden a los efectos de las plantas (principal fuente de C, en particular a través de sus sistemas radiculares), de los microorganismos (hongos y bacterias) y de los ingenieros del ecosistema (lombrices, termitas, hormigas) sobre los stocks de C orgánico del suelo. Los procesos abióticos son ligados a la estructura física del suelo, a la organización de su porosidad y a su fracción mineral : inclusión de la MO en los agregados, asociación a los minerales, etc. Estos mecanismos bióticos y abióticos se desarrollan de manera concomitante y en interacción.

La segunda parte discute de los efectos de las prácticas agrícolas sobre los stocks de C de los suelos. La elección de las especies vegetales y de su densidad de plantación, la intensidad de la extracción de los vegetales, la enmienda, la fertilización y el trabajo del suelo, etc. condicionan no solamente los aportes de MO al suelo en el tiempo y en el espacio, pero también la sensibilidad de estas MO a la mineralización, actuando sobre los mecanismos bióticos y abióticos. La complejidad de las interacciones entre los mecanismos y sus efectos en el tiempo sobre los stocks de C se constata por los meta-análisis y los estudios de terreno de larga duración.

Se estudian los mecanismos de estabilización del C orgánico en los suelos a escala espacial fina (mm- μ m), en condiciones específicas. La tercera parte de este artículo discute proposiciones concretas para abordar las cuestiones del cambio de escala (hasta la parcela y al nivel global) y de la validación de la acción de un mecanismo en diferentes contextos pedo-climáticos antes de tomarlo en cuenta en los modelos a larga escala para mejorar las previsiones de evolución de los stocks de C de los suelos.

En fin, en una óptica de preservar mejor los stocks de C, incluso de aumentarlos, esta revisión bibliográfica nos permite hacer proposiciones para los ejes de investigaciones futuras sobre los mecanismos, los efectos de las prácticas agrícolas sobre estos mecanismos, y los modelos de predicción de los stocks de C.

Palabras clave

C orgánico del suelo, dinámica del C, mecanismo de estabilización, mineralización, prácticas agrícolas, indicadores, modelos, macro-fauna, microorganismos, hojarasca, aportes radiculares, asociaciones órgano-minerales, porosidad.

Les activités humaines sont responsables d'une augmentation des teneurs en gaz à effet de serre dans l'atmosphère, en particulier carbonés (CO₂, CH₄), augmentation devenue synonyme de changement climatique. Les émissions anthropiques sont partiellement compensées par la fixation du carbone (C) dans les océans, la végétation et les sols (Le Quéré et al., 2015). Les sols ont une importance cruciale pour les régulations climatiques. En effet, ils contiennent trois fois plus de C que l'atmosphère (2400 GtC vs 800 GtC), sous forme de C organique présent dans les matières organiques (MO). Des modifications positives ou négatives du stock de C organique du sol peuvent impacter la concentration en CO₂ atmosphérique, sur des pas de temps de l'ordre de la décennie (Eglin et al., 2010). Les sols peuvent se comporter comme un puits ou une source de C, en fonction de leurs propriétés, du climat, de l'usage des terres, etc.

Les modèles globaux qui relient la teneur en CO₂ atmosphérique à la température montrent qu'une baisse du C atmosphérique de 3,5 à 4 Gt/an limiterait la hausse des températures à +1,5/2 °C d'ici à 2100, seuil au-delà duquel les conséquences induites par le changement climatique seraient d'une ampleur significative (IPCC, 2013). Un des leviers majeurs pour stopper l'augmentation de la concentration de CO₂ dans l'atmosphère serait d'accroître chaque année le stock de C dans les 30 premiers centimètres du sol de 0,4 % (quatre pour mille), à l'échelle globale (Balesdent et Arrouays, 1999 ; Paustian et al., 2016).

Dans ce contexte, l'initiative "4 pour 1 000 pour la sécurité alimentaire et le climat", initiée par la France en 2015 en amont de la COP21 de Paris (<http://4p1000.org/>), vise à fédérer au niveau mondial les acteurs étatiques et non étatiques qui souhaitent s'impliquer dans une meilleure gestion des stocks de C des sols. L'objectif est d'augmenter globalement ces stocks dans les zones agricoles (cultures, prairies, forêts), avec des effets positifs attendus à la fois sur la sécurité alimentaire et sur le changement climatique (Paustian et al., 2016). Une augmentation des teneurs en MO des sols est en effet également bénéfique pour la fertilité des sols.

Augmenter les stocks de MO des sols nécessite de mettre en œuvre des pratiques agricoles, adaptées aux conditions locales, qui augmentent les flux d'entrée de C dans les sols, sans que les flux de sorties n'augmentent eux aussi, ou qui diminuent les flux de sortie. Les MO du sol ne sont pas homogènes, certaines sont minéralisées rapidement après leur entrée dans les sols, tandis que d'autres persistent très longtemps (Schmidt et al., 2011). On distingue souvent trois compartiments de MO dans les sols, en fonction de leur vitesse de dégradation (figure 1) (von Lutzow et al., 2008). Les MO labiles sont dégradées sur des échelles de temps allant de la journée à l'année. Les MO intermédiaires le sont en quelques années voire décennies. Ces deux compartiments sont majoritairement alimentés par des apports végétaux, des résidus animaux, bactériens et fongiques. Le compartiment intermédiaire est aussi alimenté par

les produits de dégradation du compartiment labile. Il correspond à un stock de MO relativement actif et régulièrement renouvelé, et donc fortement influencé par les pratiques de gestion du sol. Enfin le compartiment de MO stables se renouvelle sur des temps allant de plusieurs décennies à plusieurs siècles. Il est alimenté par les compartiments labiles et intermédiaires et comprend la majeure partie du C organique des sols sous forme de résidus végétaux, animaux ou de produits du métabolisme microbien, qui peuvent être inclus dans des agrégats et/ou adsorbés sur les surfaces minérales.

L'enjeu pour l'initiative "4 pour 1 000" est donc d'augmenter la taille des réservoirs intermédiaire et stable, afin de maximiser la durabilité du stockage additionnel de carbone. Le stockage/déstockage de C dans ces réservoirs est la conséquence de mécanismes biotiques et abiotiques se produisant à des échelles spatiales fines au sein de la structure organo-minérale du sol. C'est la connaissance de ces mécanismes et de leurs interactions qui permettra d'anticiper et d'orienter les variations de teneurs en C des sols dans un contexte en évolution (changement d'usage des sols, de pratiques agricoles, de conditions climatiques ou édaphiques, etc.). Actuellement, de nombreuses équipes de recherche travaillent sur ces différents fronts de sciences et sur les verrous scientifiques à lever sur la connaissance de ces mécanismes. Pourtant, leur assemblage à plusieurs échelles temporelles et spatiales reste difficile à réaliser, ce qui a conduit à la création d'un collectif de recherche national (à élargir à l'international) pour fédérer les forces de notre communauté scientifique sur cette thématique.

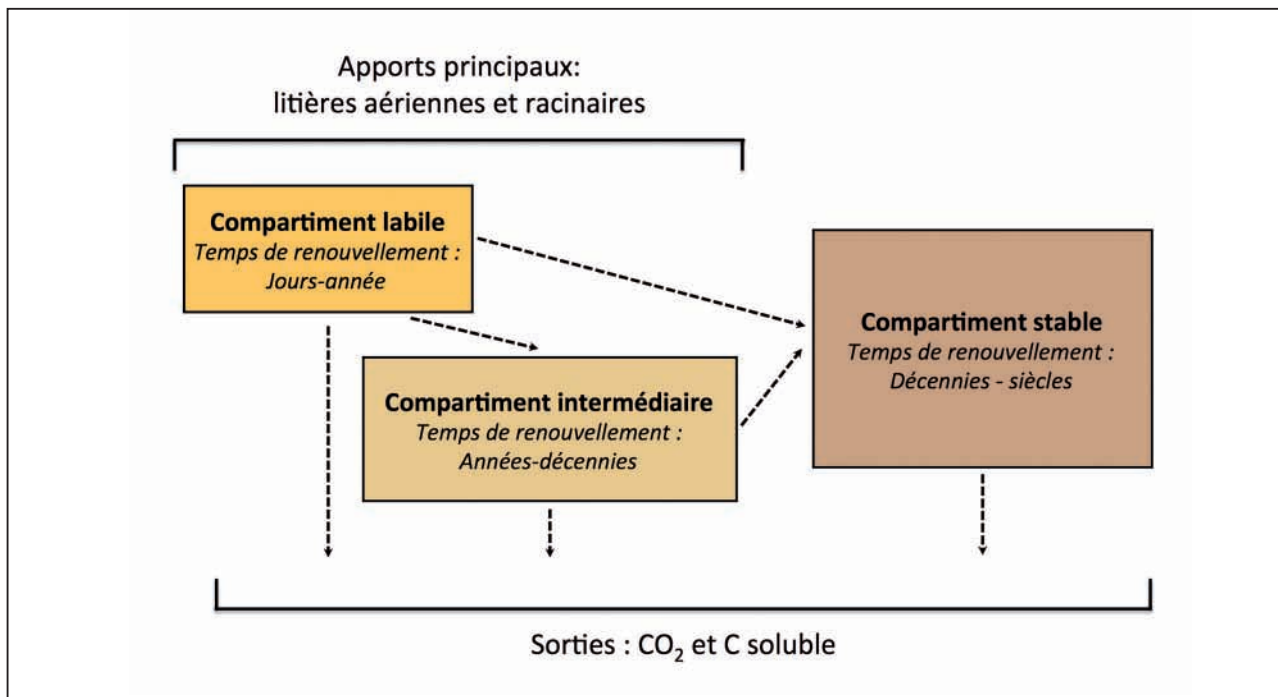
Le collectif "CarboSMS" (Carbone du Sol, Mécanismes de Stabilisation) a été lancé fin 2015. Il compte environ 110 membres. Le séminaire de lancement de ce collectif a été organisé le 10 mars 2016 à l'ENS à Paris. Ce séminaire a réuni 70 chercheurs. Cet article est la synthèse de ce séminaire. Dans une première partie, nous présentons un état de l'art des mécanismes connus impliqués dans la séquestration du C organique des sols. Puis dans une seconde partie, nous abordons les effets des pratiques agricoles sur ces mécanismes. Enfin, dans une troisième partie nous montrons comment la prise en compte de ces mécanismes dans les modèles et les indicateurs de la dynamique du C peut permettre de prédire l'évolution des stocks de C organique des sols (ou d'améliorer les prédictions).

1. ETAT DE L'ART SUR LES MÉCANISMES DE STOCKAGE DE C DANS LES SOLS

Deux grands types de mécanismes peuvent influencer la stabilisation/déstabilisation du C organique dans les sols : les mécanismes liés au vivant et à la biodiversité (plantes, faune, micro-organismes) et les mécanismes abiotiques (localisation dans la structure physique des sols et hot-spots de dégradation/stabilisation, interactions organo-minérales). Dans les sols, tous

Figure 1 - Vision conceptuelle compartimentant le C du sol en fonction de son temps de renouvellement : compartiments labile, intermédiaire et stable.

Figure 1 - Conceptual pools of soil C depending on its turnover time : labile, intermediate and stable pools.



ces mécanismes peuvent se dérouler de façon concomitante, leurs effets se combinant, s'ajoutant ou s'annulant.

1.1. Action du vivant sur la dynamique du C organique des sols

1.1.1. Plantes, rhizosphère et stockage de C organique dans les sols ; importance des systèmes racinaires

Les effets des plantes sur les MO du sol sont de deux ordres. D'une part, les plantes en tant qu'organismes autotrophes représentent la principale source de C organique au sol à travers leurs productions de litières (aériennes et racinaires), d'exsudats racinaires (mécanismes passifs et actifs) et *via* les associations symbiotiques mycorhiziennes et fixatrices d'azote. D'autre part, les plantes contribuent aux mécanismes de stabilisation des MO des sols par la production de composés difficiles à dégrader, et en favorisant la formation d'agrégats stables. En limitant les phénomènes érosifs, les plantes contribuent également au maintien des MO dans les sols.

Il existe une grande diversité de systèmes racinaires et l'influence des racines sur les MO du sol varie en fonction de

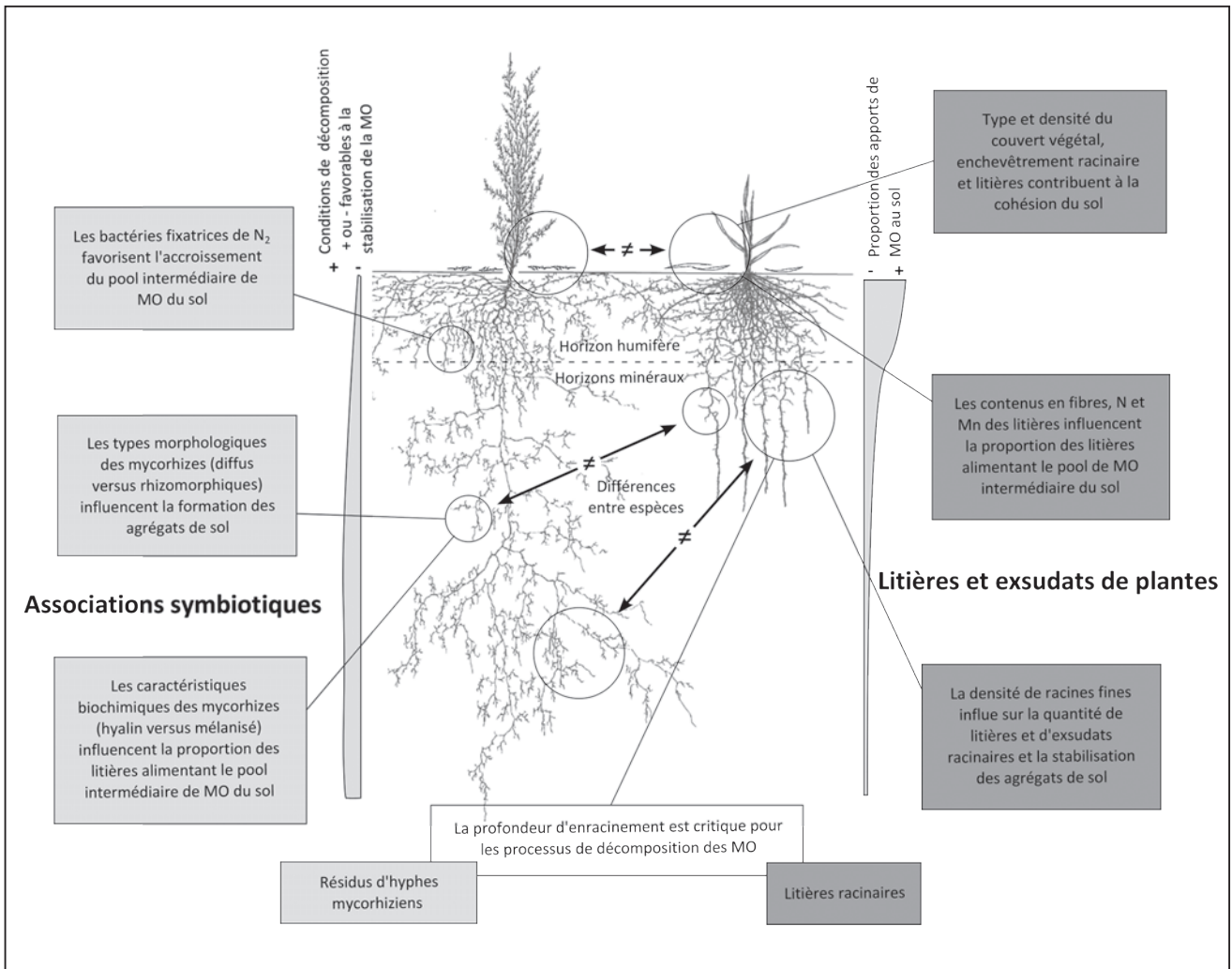
l'identité des espèces et de leurs traits fonctionnels (i.e. caractéristiques architecturales, morphologiques, chimiques, physiologiques et associations symbiotiques ; *figure 2*).

Flux de MO vers les sols : localisation et quantité

Les apports de litières racinaires représentent environ un tiers des entrées de litières en milieu prairial et la moitié en milieu forestier (Freschet *et al.*, 2013). Un certain nombre de travaux récents, qui font actuellement débat, suggèrent que ces apports végétaux souterrains contribuent très largement aux entrées de MO susceptibles d'être stabilisées dans les sols (Balesdent et Balabane, 1996 ; Kuzyakov et Domanski, 2000 ; Mendez-Millan *et al.*, 2010 ; Clemmensen *et al.*, 2015), particulièrement en profondeur (Rasse *et al.*, 2005 ; Rumpel et Kögel-Knabner, 2011 ; Mendez-Millan *et al.*, 2012), tandis que les litières aériennes seraient rapidement minéralisées. Les apports de C racinaire sont constitués de litières, mais aussi d'exsudats et de composés qui sont transférés directement vers les champignons mycorhiziens. Les apports par rhizodéposition représentent environ 11 % du C assimilé par les plantes, ou encore 27 % du C alloué aux racines (Jones *et al.*, 2009 ; Balesdent *et al.*, 2011). Parmi les plantes herbacées, les monocotylédones produisent généralement de plus fortes biomasses racinaires

Figure 2 - Influence des variations de traits fonctionnels et de cortèges d'associations symbiotiques entre espèces végétales (quel que soit leur type fonctionnel) sur la stabilisation des MO dans le sol. Adapté de Freschet *et al.*, 2016.

Figure 2 - Differences in functional traits and symbiotic associations between plant species influence OM stabilisation in soils. Adapted from Freschet *et al.* (2016).



que les dicotylédones (Poorter *et al.*, 2015) et montrent des densités de racines fines plus élevées (Craine *et al.*, 2003), ce qui suggère de plus fortes entrées de C au sol. Contrairement aux apports aériens, les apports souterrains ont lieu à différentes profondeurs. L'architecture et le profil d'enracinement des espèces sont donc des traits critiques qui déterminent la quantité et la localisation des apports de MO dans le profil de sol. Pour différentes espèces, Jobbágy et Jackson (2000) ont montré que la distribution verticale des racines est associée à celle du C organique du sol ; de fortes densités de longueur racinaire en surface semblent favoriser la biomasse microbienne, le contenu en C organique et la MO particulaire (Beniston *et al.*, 2014 ; DuPont *et al.*, 2014). Par ailleurs, les litières racinaires,

dont la décomposition est globalement 30 % plus lente que celle des litières aériennes (Birouste *et al.*, 2012 ; Freschet *et al.*, 2013), se décomposent plus lentement en profondeur qu'en surface (Garcia-Pausas *et al.*, 2012 ; Poirier *et al.*, 2014 ; Prieto *et al.*, 2016). Enfin, le type et l'intensité des associations mycorrhiziennes, et donc les transferts de C vers les hyphes mycéliens, dépendent respectivement de l'identité phylogénétique des plantes et des facteurs édaphiques, notamment la disponibilité en nutriments du sol (Soudzilovskaia *et al.*, 2015).

Le devenir de ces entrées de MO fraîches, ainsi que leurs effets potentiels sur la dynamique des MO présentes dans le sol, dépendent fortement de leur composition chimique.

Composition chimique des apports de MO végétales et impact sur leur vitesse de décomposition initiale

La composition chimique (teneurs en C, lignine, azote (N), Manganèse (Mn), etc.) des apports de litières aériennes (feuilles, branches, etc.), souterraines et des exsudats racinaires varient fortement entre espèces et influencent la cinétique de décomposition des MO des sols sur des échelles de temps allant de l'année à la décennie (*figure 2*) (Machinet *et al.*, 2011 ; Jones *et al.*, 2009 ; Birouste *et al.*, 2012). Il est couramment admis que des teneurs élevées en lignines augmentent les entrées vers le pool intermédiaire de MO (*figure 1*) (Berg, 2014). Cependant, les conditions du milieu peuvent moduler la vitesse de dégradation. Par exemple, le contenu en Mn des litières stimule la dégradation des lignines par formation de Mn peroxydases, impliquées dans l'oxydation des lignines (Berg, 2014 ; Keiluweit *et al.*, 2015a).

Par ailleurs, de fortes teneurs en N dans les litières accélèrent la cinétique initiale de décomposition des résidus végétaux, c'est le cas par exemple dans les associations symbiotiques avec des bactéries fixatrices de N₂ (Cornwell *et al.*, 2014). Ces fortes teneurs en N conduisent en revanche à une inhibition de la décomposition spécifique des lignines (Berg *et al.*, 2010 ; Dignac *et al.*, 2002), probablement par la recombinaison du N avec des molécules de lignine partiellement décomposées (Berg *et al.*, 2010). A moyen terme, Martins et Angers (2015) ont montré que la présence de légumineuses, des plantes riches en composés azotés et en lignine, conduisait à une augmentation du stock de C organique dans les sols selon deux mécanismes. En premier lieu, la présence de composés labiles azotés stimule l'activité microbienne et résulte en une accumulation de résidus microbiens qui persistent dans le sol. Ensuite, les composés lentement dégradables tels que la lignine entraînent l'accumulation de MO particuliers dans le sol (Cotrufo *et al.*, 2015).

Le type et l'intensité des associations mycorhiziennes influencent également fortement le devenir des MO dans les sols (*figure 2*) (Clemmensen *et al.*, 2013, 2015). Les racines colonisées par des ectomycorhizes, de même que les hyphes mycéliens ecto- et endomycorhiziens se décomposent plus lentement que les racines non mycorhizées (Langley *et al.*, 2006). Par ailleurs, les hyphes mycorhiziens diffèrent par leurs caractéristiques morphologiques (diffus vs rhizomorphiques) et biochimiques (hyalin vs mélanisé ; Fernandez et Kennedy, 2015). Les composés mélanisés semblent être impliqués dans la persistance des MO d'origine fongique dans le sol (Fernandez *et al.*, 2016). Toutefois, plusieurs études récentes semblent indiquer que la composition chimique des apports de MO n'expliquerait pas leur persistance dans les sols. Au-delà de la décennie, cette persistance dépendrait des conditions du milieu (Amelung *et al.*, 2008 ; Derrien *et al.*, 2006 ; Thevenot *et al.*, 2010 ; Schmidt *et al.*, 2011 ; Andreetta *et al.*, 2013 ; Lehmann et Kleber, 2015 ; Mathieu *et al.*, 2015).

Impact des apports de MO végétales sur la dégradation des MO du sol ("priming effect")

De manière critique, les apports de MO fraîches facilement utilisables par les micro-organismes décomposeurs du sol, tels que les exsudats racinaires, les lessivats et la part labile des litières, peuvent également stimuler la dégradation des MO préexistantes dans le sol. Cet effet, communément appelé "priming effect", peut s'expliquer par trois mécanismes, potentiellement co-existants (Löhnis, 1926 ; Fontaine *et al.*, 2004 ; Fontaine *et al.*, 2007 ; Blagodatskaya et Kuzyakov, 2008) : 1) un accroissement de l'activité et du développement des communautés microbiennes spécialisées dans l'acquisition des ressources labiles ("stratégie r") entraînant une augmentation des activités enzymatiques du sol avec des effets potentiellement négatifs sur les MO du sol ; 2) une stimulation des communautés microbiennes adaptées à la dégradation des substrats moins biodégradables ("stratégie K"), en fonction de la limitation en éléments nutritifs (Fontaine *et al.*, 2011 ; Derrien *et al.*, 2014) ; et 3) l'action d'exsudats racinaires (e.g. acide oxalique) désorganisant les associations organo-minérales du sol et permettant l'accès des micro-organismes à des composés organiques précédemment stabilisés (Keiluweit *et al.*, 2015b).

Stabilité des agrégats et cohésion des couches de sol

Les plantes contribuent à la formation d'agrégats stables (MO protégée de la dégradation, voir plus loin section 1.2.1) de sol par l'intermédiaire des racines fines et d'associations mycorhiziennes (Tisdall et Oades, 1982). De fortes densités de racines fines et d'hyphes mycéliens améliorent la stabilité des agrégats (*figure 2*) (Wu *et al.*, 2014 ; Erktan *et al.*, 2016) par différents mécanismes : i) une augmentation de la production d'exsudats racinaires, tels que les polysaccharides qui jouent le rôle de colle entre les particules du sol, ii) un meilleur piégeage des particules de sol facilité par l'enchevêtrement des racines et des hyphes, iii) une augmentation des alternances de cycles humectation-dessèchement du sol en relation avec l'acquisition de l'eau par les racines, iv) l'apport des résidus végétaux contenant des constituants (tels que hemicellulose, subérine ou composés phénoliques) qui participent à la stabilité des macro-agrégats et v) la stimulation de la production de métabolites microbiens qui sont impliqués dans la stabilité des micro-agrégats (Martens, 2000 ; Martins et Angers, 2015). Ces processus varient entre espèces de plantes, mais aussi entre champignons mycorhiziens (Rillig *et al.*, 2015). Ainsi les hyphes à morphologie diffuse, favorisant les interactions sol-hyphes, auraient un impact plus important sur la formation des agrégats de sol que les hyphes de type rhizomorphique (Fernandez et Kennedy, 2015). Enfin, les polysaccharides sécrétés par les bactéries fixatrices de N₂ auraient également un effet positif sur la formation d'agrégats de sol (Martins et Angers, 2015).

La végétation contribue également de façon plus indirecte au stockage/déstockage de C dans le sol, en affectant sa struc-

ture physique. La densité et la permanence du couvert aérien des plantes, ainsi que leur capacité à accumuler des litières, protègent la couche supérieure du sol de la désagrégation sous l'action des précipitations (*figure 2*) (Le Bissonais *et al.*, 2005). L'enchevêtrement racinaire de surface, qui augmente avec la densité de longueur racinaire et l'intensité de ramification racinaire, limite également l'érosion de surface et le ruissellement en favorisant le piégeage des particules de sol (Gyssels *et al.*, 2005). Ces processus contribuent à la stabilisation du C. Une densité du réseau racinaire importante et un turnover racinaire rapide favorisent en revanche la formation de galeries qui augmentent la porosité du sol et peuvent alors faciliter l'action minéralisatrice des décomposeurs (Gyssels *et al.*, 2005). Enfin, pour de fortes profondeurs d'enracinement, densité de longueur racinaire et intensité de ramification racinaire contribuent à la cohésion entre les différentes couches de sol et limitent les glissements de terrain (Stokes *et al.*, 2009).

En conclusion, les plantes influencent à la fois les pools labile, intermédiaire et le pool stable de C du sol. Les effets des plantes sur la stabilisation et le maintien des MO dans les sols semblent en majorité positifs, bien que la balance entre effets positifs et négatifs puisse changer sous l'effet d'une surminéralisation de la MO du sol ("priming effect"). Dans ce contexte, un défi majeur est de mieux appréhender le rôle de la diversité fonctionnelle des plantes et de leurs symbiotes dans les mécanismes de stabilisation et de déstabilisation des MO des sols. L'importance relative de ces deux mécanismes contradictoires et les facteurs responsables de l'équilibre entre eux restent incertains. Ce défi nécessite des interactions plus fortes entre sciences du sol et écologie végétale et microbienne et la mise en place d'études comparatives de longue durée (au laboratoire et sur le terrain) avant de tester leur pertinence au sein de modèles.

Les interactions interspécifiques, plantes-microorganismes, plantes-plantes ou plantes-animaux (lien avec l'herbivorie par exemple) sont aussi un champ de recherche dont les liens avec les mécanismes de stabilisation du C sont encore peu explorés. Par ailleurs la récalcitrance chimique, bien qu'il ait été montré qu'elle influence peu la stabilisation du C dans les sols à long terme (Marschner *et al.*, 2008 ; Dungait *et al.*, 2012), peut avoir une influence sur le pool de C dont le temps de résidence est intermédiaire (*figure 1*) et sur la consommation/transformation secondaire de ces MO par la macrofaune et les micro-organismes (Moorhead *et al.*, 2014). La recherche de nouveaux indicateurs de la dynamique du C liés à la composition chimique des tissus végétaux pourrait faire avancer les connaissances sur ce mécanisme qui n'est pas abordé ici. Enfin, en lien avec les mécanismes liés à la physique du sol qui seront présentés dans la *section 1.2*, l'utilisation de plateformes expérimentales type Ecotron et l'utilisation d'isotopes stables pour différencier les flux de C permettraient de mieux comprendre comment la distribution spatiale des racines et de leurs symbiotes peut influencer la stabilisation des MO du sol.

1.1.2. Impact de la faune sur la séquestration de C dans les sols, cas de la macrofaune

Le sol abrite une énorme diversité d'organismes en termes de tailles et de fonctions, de la mégafaune à la macrofaune, mésofaune, microfaune, jusqu'aux microorganismes. La macrofaune des sols correspond traditionnellement aux organismes qui ont une taille supérieure à 2 mm. Elle intègre une grande diversité taxonomique puisqu'elle inclut les mille-pattes (diplo-podes et chilopodes), les cloportes, les vers de terre, certains collemboles, un grand nombre d'araignées ou d'insectes (fourmis, carabes, termites) et aussi des vertébrés tels des rongeurs (mulots) ou des insectivores (taupes, musaraignes). Fonctionnellement, ces animaux peuvent être regroupés selon leur régime alimentaire (zoophages, herbivores, rhizophages, saprophages, géophages, etc.) ou en fonction de leur impact sur leur environnement physique et chimique. Le groupe le plus connu est celui des ingénieurs de l'écosystème (vers de terre, fourmis et termites). Ces organismes, qui représentent souvent une forte biomasse (individuellement pour les vers de terre ou socialement pour les termites et fourmis), ont une influence importante sur la dynamique des MO du sol (Chevallier *et al.*, 2001) (*figure 3*).

Processus favorisant la stabilisation du C

Dans les régions tropicales et tempérées, il est admis que la stabilisation de la MO sur le long terme est contrôlée par les interactions entre les micro-organismes (champignons et bactéries), les ingénieurs de l'écosystème (racines, vers de terre, termites, fourmis) et la matrice minérale du sol. Ces ingénieurs agissent en fragmentant la litière, en l'incorporant au profil de sol, en mélangeant par bioturbation le sol au sein du profil et en influençant le transport de MO sous forme dissoute (Bohlen *et al.*, 2004).

La macrofaune favorise également la stabilisation du C en formant des structures biogéniques (bio-structures comme des turricules, des galeries, des plaquages, des meules de champignons, des termitières ou encore des fourmilières). Le C au sein de ces structures peut être stabilisé par la formation d'interactions organo-minérales, en fonction de la composition chimique des MO ingérées (Vidal *et al.*, 2016). Le type, la forme, les caractéristiques des structures biogéniques varient en fonction des espèces, de l'usage du sol et de la saison (Decaëns *et al.*, 2001 ; Hedde *et al.*, 2005 ; Mora *et al.*, 2005). La répartition du C au sein de ces structures, par exemple décroissant du centre vers l'extérieur, est variable entre espèces. Pour une espèce donnée, cette répartition du C dans les structures biogéniques varie entre les différents habitats de l'espèce et en fonction de la profondeur du sol (Don *et al.*, 2008 ; Jiménez *et al.*, 2008). La vitesse de dégradation physique de ces structures influence la durée de la stabilisation du C, mais aussi le relargage de nutriments et leur disponibilité dans les sols (Le Bayon et Binet, 2006 ; Mariani *et al.*, 2007a ; Mariani *et al.*, 2007b ; Jouquet *et al.*, 2011). D'autre part, le type des MO (macro-débris, matières particulaires ou métabolites microbiens) et leur localisation (intra- ou inter-agrégats), qui diffèrent d'une espèce

à l'autre de macrofaune, sont des moteurs de la dynamique du C dans ces structures biogéniques (Six *et al.*, 2000 ; Bossuyt *et al.*, 2004 ; Six *et al.*, 2004 ; Bossuyt *et al.*, 2005).

Processus favorisant la minéralisation du C

Le passage du sol dans le tube digestif de la macrofaune favorise la mise en contact entre des microbes et des MO. De plus, en fonction des organismes, la digestion altère la structure chimique des MO (i) par digestion sélective de composés peptidiques, ce qui modifie leur stabilité (Shan *et al.*, 2010), (ii) par modifications biochimiques dues à une alternance de conditions de pH ou redox extrêmes (Brauman, 2000) ou (iii) par un remaniement physique des particules (West *et al.*, 1991). De nombreux groupes de la faune du sol sont ainsi reconnus sur le court terme comme stimulant l'activité des micro-organismes et la minéralisation (Brown, 1995 ; Winding *et al.*, 1997).

D'une manière générale l'ensemble de la faune du sol, et pas seulement la macrofaune, influence la dynamique de la MO des sols. La micro- et la méso-faune contribuent aussi à la décomposition de la litière et des débris végétaux. L'ensemble du réseau trophique du sol participe à la régulation des microorganismes (champignons, bactéries). Par exemple, les protozoaires et nématodes bactérivores tendent à diminuer la densité de microorganismes, mais stimulent aussi leur activité, ce qui tend à augmenter la minéralisation. C'est le principe de la boucle microbienne (Bonkowski, 2004).

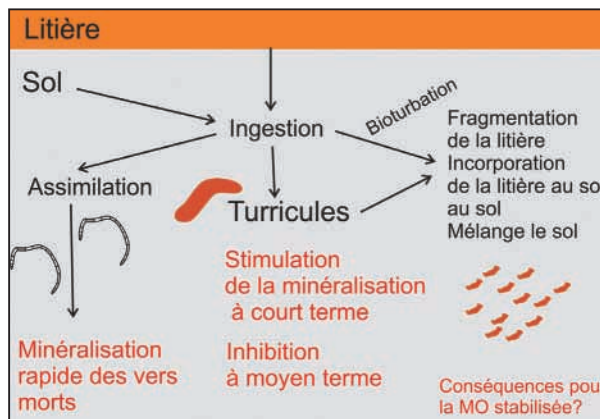
En conclusion, l'activité trophique et la production de structures par la faune du sol et plus particulièrement par les organismes ingénieurs impactent la dynamique du C des sols, mais les effets quantitatifs sont très variables (*figure 3*). La minéralisation est souvent stimulée sur le court terme, mais de la MO est aussi stabilisée à plus long terme. Pour mieux comprendre et prédire ces effets, des recherches sont encore nécessaires, en prenant mieux en compte les traits fonctionnels des organismes et leur environnement. Aux échelles spatiales et temporelles supérieures, le domaine fonctionnel défini par les propriétés des structures produites (e.g. termitosphère, myrmécosphère ou drilosphère) influence très fortement le stockage de C dans le profil de sol, ce qui se répercute sur l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème.

Il serait aussi utile de mieux connaître comment (i) la composition biochimique des MO influence leur utilisation par les organismes du sol - en effet, le choix de la MO ingérée est influencé non seulement par sa dégradabilité mais aussi par sa composition stœchiométrique, en lien avec les besoins des décomposeurs -, comment (ii) le système digestif des organismes de la macrofaune sélectionne les microorganismes et l'effet de cette sélection sur les structures biogéniques. Enfin, l'effet des variations des conditions du milieu (eau, nutriments) sur les structures biogéniques est également mal connu.

On constate également un manque de connaissances quant aux effets des pratiques agricoles (le labour, l'usage des phyto-

Figure 3 - Effets des vers de terre sur la dynamique de la matière organique par la consommation de la litière et l'ingestion du sol.

Figure 3 - Earthworm activity affects OM dynamics by the consumption of litter and the ingestion of soil particles.



sanitaires, etc.) sur la densité des animaux du sol et sur les interactions trophiques affectant la stabilisation du C dans les sols.

Enfin, dans l'étude des mécanismes de stabilisation du C organique dans les sols impliquant la macrofaune, il paraît essentiel d'évaluer et de prendre en compte le compromis entre l'effet bénéfique de ces organismes sur le stockage de C et leur effet négatif dû aux gaz à effet de serre qu'ils peuvent émettre (CH₄, N₂O) (Lubbers *et al.*, 2013 ; Chapuis-Lardy *et al.*, 2010). Sur le long terme il faudrait aussi prendre en compte la capacité de la faune du sol à influencer la production de biomasse végétale, généralement positivement (Scheu, 2003). Cela augmente probablement les apports de MO aux sol (*voir section 1.1.1*).

1.1.3. La diversité et la physiologie des microorganismes, déterminants de la dynamique du C dans les sols

Au sein des organismes décomposeurs des sols, bien qu'invisibles à l'œil nu, les microorganismes représentent la composante la plus diversifiée tant d'un point de vue taxonomique que fonctionnel (Torsvik et Øvreås, 2002 ; Curtis et Sloan, 2005). On estime en effet qu'un gramme de sol peut abriter jusqu'à 1 milliard de bactéries représentant 1 million d'espèces (Gans *et al.*, 2005) ; et jusqu'à 1 million de champignons représentant jusqu'à 10 000 espèces (Hawksworth, 1991 ; Bardgett, 2005). Pourtant, le nombre de voisins avec lesquels une bactérie donnée interagit, à une distance maximale de 20 µm environ, est relativement limité (120 cellules en moyenne) (Raynaud et Nunan, 2014).

En raison de leur activité, les microorganismes jouent un rôle très important dans la fourniture de services écosystémiques par le sol. Ainsi, à l'échelle de l'écosystème, les microorga-

nismes décomposeurs du sol déterminent à la fois (i) le recyclage des nutriments (N, phosphore (P), soufre (S), potassium (K), etc.), essentiel à la croissance des plantes et à la dynamique des écosystèmes, (ii) le stockage des MO dans le sol, indispensable au maintien de la structure et de la fertilité des sols, et (iii) le déstockage des MO du sol pouvant entraîner un bouleversement de l'équilibre climatique planétaire (changements globaux) (van der Heijden, 2008). De plus, les microorganismes sont la principale source des composés organiques stabilisés à long terme (par rapport aux végétaux), comme l'indiquent les biomarqueurs moléculaires des sucres et sucres aminés (Derrien et al., 2006), des protéines, des lipides (Miltner et al., 2012), etc.

Malgré son rôle central dans les transformations des MO des sols, la composante microbienne est encore souvent considérée, sur la base d'un postulat proposé par Beijerinck (1913) ("everything is everywhere, but the environment selects"), comme un ensemble d'organismes ubiquistes présentant une forte redondance fonctionnelle (Nannipieri et al., 2003). A ce titre, les communautés microbiennes apparaissent encore de façon récurrente dans les modèles à compartiments de dynamique du C des sols comme une "boîte noire" fonctionnelle génératrice de flux (Louis et al., 2016) dont l'intensité ne dépend que de facteurs abiotiques comme la température, l'humidité, le pH, etc. excluant l'hypothèse que la diversité et la composition des communautés microbiennes ainsi que les interactions trophiques (compétition, commensalisme, etc.) entre les populations puissent jouer un rôle fonctionnel (McGill, 1996 ; Gignoux et al., 2001).

Cette vision peut s'expliquer en partie par des limitations techniques qui ont pendant longtemps constitué un frein à la caractérisation de l'immense diversité des communautés microbiennes dans le sol, et donc à (i) l'identification des populations microbiennes impliquées dans la dégradation des MO du sol, et (ii) l'estimation du rôle de la diversité microbienne dans les transformations des MO du sol. Toutefois, des progrès importants ont été réalisés (figure 4), en particulier avec l'avènement des outils moléculaires et l'entrée dans l'ère des "OMICS", qui permettent aujourd'hui de caractériser la diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés *in situ* et sans *a priori* (Maron et al., 2011). Des travaux récents mobilisant ces outils ont montré que la diversité microbienne est un paramètre important qui peut moduler le renouvellement des MO du sol, et donc la balance entre le stockage de C dans le sol et l'émission de CO₂ (Tardy et al., 2015 ; Ho et al., 2014 ; Baumann et al., 2013 ; Bell et al., 2005). La poursuite de ces travaux permettra de mieux comprendre les mécanismes microbiens impliqués dans cette balance (complémentarité des niches, facilitation, etc.). D'autres études montrent en revanche que la diversité ne jouerait aucun rôle dans la balance entre le stockage de C et l'émission de CO₂ (Wertz et al., 2006 et 2007 ; Griffiths et al., 2001 et 2008). La conduite de travaux sur des sites expérimentaux sur le long terme, mais aussi sur des réseaux de surveillance à l'échelle nationale voire internationale (Gardi et al., 2009) contribuera à

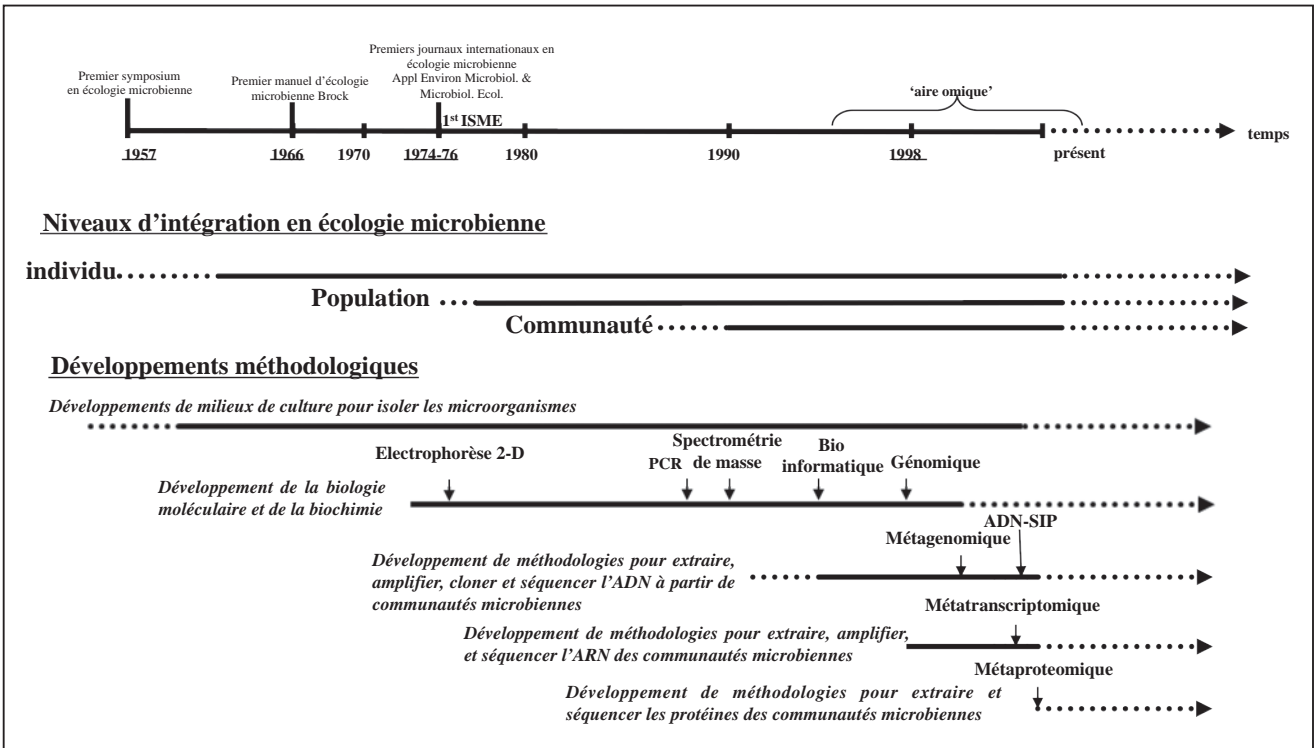
élucider la variabilité spatiale et temporelle des processus liés à la diversité microbienne et à mieux appréhender leur impact sur le stockage de C organique dans le sol.

La progression des connaissances en écologie microbienne est cruciale pour comprendre comment les microorganismes utilisent le C et impactent ainsi son devenir dans les sols à long terme (Schimel et Schaeffer, 2012). En effet, une proportion importante du C des sols proviendrait de composés labiles métabolisés par les microorganismes et stabilisés sous forme de résidus microbiens dans les associations organo-minérales (Miltner et al., 2012 ; Clemmensen et al., 2013 Cotrufo et al., 2015 ; Haddix et al., 2016). L'efficacité d'utilisation du C des microorganismes permet d'estimer, pour un substrat donné, la partition entre minéralisation et incorporation du C dans les sols. Cette efficacité d'utilisation du C varie en fonction des espèces microbiennes et de leur physiologie, de la disponibilité de la ressource en nutriments (N, P, S, etc.) nécessaires au métabolisme microbien, des interactions avec la matrice sol et des conditions de l'environnement (température, pH, humidité...) (Manzoni et al., 2012 ; Mooshammer et al., 2014 ; Geyer et al., 2016 ; Lashermes et al., 2016). Elle est de plus susceptible d'évoluer en fonction des conditions climatiques et atmosphériques (Allison et al., 2010 ; Schimel, 2013 ; Sistla et al., 2014). Des approches de modélisation permettent d'intégrer les connaissances sur le fonctionnement explicite des microorganismes du sol en interaction avec leurs substrats, la matière organique des sols et leur environnement (Schimel et Weintraub, 2003 ; Fontaine et Barot, 2005 ; Moorhead et Sinsabaugh, 2006 ; Allison, 2012). Ces modèles peuvent représenter plusieurs groupes fonctionnels de microorganismes (e.g. groupes copiotrophes et oligotrophes) ayant un fonctionnement écologique homogène. Ces nouveaux formalismes avec des processus microbiens ont gagné à la fois en cohérence par rapport aux processus réels et en généralité, étant applicables à diverses situations environnementales. Toutefois, ils sont plus complexes, souvent théoriques et non calibrés, et leurs prédictions ont perdu en précision (Guisan et Zimmermann, 2000). Un des défis actuels est d'améliorer leurs capacités prédictives en les confrontant à des observations expérimentales appropriées pour les tester (Schmidt et al., 2011). Cela requiert de mener des travaux de recherche à différentes échelles (populations, communautés, écosystèmes) afin (i) de hiérarchiser les facteurs qui sont prépondérants pour prédire la dynamique du C dans le sol et ses interactions avec les cycles des nutriments et (ii) d'intégrer des fonctions robustes et simplifiées dans les modèles à plus large échelle.

En conclusion, les communautés microbiennes jouent un rôle majeur dans les processus de stockage/déstockage de C organique dans les sols. Il est par conséquent fondamental de pouvoir évaluer et utiliser la composante microbienne comme levier pour optimiser la capacité de stockage du C organique dans les sols. Les recherches futures devront s'attacher à hiérarchiser l'influence des paramètres climat, usage des terres et

Figure 4 - Historique et évolutions méthodologiques en écologie microbienne (d'après Maron *et al.*, 2007). Reproduit avec la permission de Springer.

Figure 4 - History and methodological developments in microbial ecology. Reprinted from Maron *et al.* (2007), with permission of Springer.



diversité microbienne sur le stockage de C. Elles devront également s'attacher à améliorer les modèles intégrant explicitement la diversité et le fonctionnement écologique des microorganismes pour une meilleure prédiction de la dynamique du C organique des sols.

1.2. Mécanismes abiotiques de stabilisation du C organique dans les sols

1.2.1. Localisation dans la structure physique du sol

Le sol est un milieu hétérogène. Cette hétérogénéité impacte notamment la dynamique du C organique du sol. A l'échelle des paysages, elle est déterminée par la texture, la minéralogie du sol, et la topographie, l'aménagement et la gestion. A l'échelle de la parcelle, ce sont les pratiques culturales et les espèces végétales qui sont les déterminants de l'hétérogénéité (Etema et Wardle, 2002 ; Chevallier *et al.*, 2000). A l'échelle fine des processus, le degré d'hétérogénéité est déterminé par la structure physique du sol qui correspond à l'arrangement dans l'espace des particules solides (particules minérales, MO) et des pores dans lesquels circulent les fluides, les décomposeurs, et des

composés solubles (Chenu et Stotzky, 2002 ; Monard *et al.*, 2012). Comprendre comment la structure physique du sol agit sur la dynamique des MO est déterminant dans une optique de préservation voire d'amélioration des stocks de C organique des sols. D'une part les changements climatiques, de régime hydrique en particulier, affectent les conditions de l'environnement à l'échelle des habitats microbiens, et d'autre part l'usage des sols comme les pratiques culturales et forestières affectent fortement la structure des sols.

Comme nous l'avons vu plus haut, la structure physique des sols peut être impactée par les processus biotiques, en particulier liés à l'activité de la macrofaune. Les mécanismes abiotiques de stabilisation du C sont donc très liés aux mécanismes biotiques.

La dynamique du C organique est ralentie par son inclusion dans des agrégats

Dès le milieu du XX^e siècle, des travaux expérimentaux ont permis de démontrer que l'agrégation ralentissait la minéralisation des MO du sol (Rovira et Greacen, 1957). Le protocole visait à mesurer la production de CO₂ après broyage des agrégats de sol et à la comparer à celle émise par le même sol dont

les agrégats étaient préservés. Les résultats montraient que le broyage augmente la minéralisation du C organique du sol, et ceci d'autant plus que ce broyage est fin. Depuis, un très grand nombre de travaux basés sur des méthodes de fractionnement physique ont permis d'isoler différents types d'agrégats du sol et de comprendre leurs rôles dans la protection des MO. Pour des échantillons prélevés sur des sols ayant subi une conversion de végétation passant d'un type de photosynthèse C3 à un type C4 (ou l'inverse), et en utilisant la différence de composition isotopique en C entre des MO issues de plantes de type C3 ou C4, il a été possible de montrer (i) que le temps de résidence du C dans les débris végétaux est plus grand s'ils sont inclus dans les agrégats plutôt que libres et (ii) que le temps de résidence du C dans les micro-agrégats (< 50 µm) est supérieur à celui dans les macro-agrégats (> 50 µm) (entre autres : Golchin *et al.*, 1994 ; Besnard *et al.*, 1996 ; Six *et al.*, 1998 ; Six *et al.*, 2002 ; Chevallier *et al.*, 2004). La différence de structure entre les micro- et les macro-agrégats n'est toutefois peut-être pas le seul facteur à l'origine d'une différence de vitesse de minéralisation des MO car : (i) ces MO peuvent être de différentes natures dans ces deux entités, et (ii) les durées de vie des macro- et micro-agrégats, régulant la durée de piégeage des MO, ne sont pas les mêmes (Plante et McGill, 2002). Néanmoins, les agrégats, et surtout les micro-agrégats, sont utilisés comme fractions indicatrices du degré de protection physique du carbone.

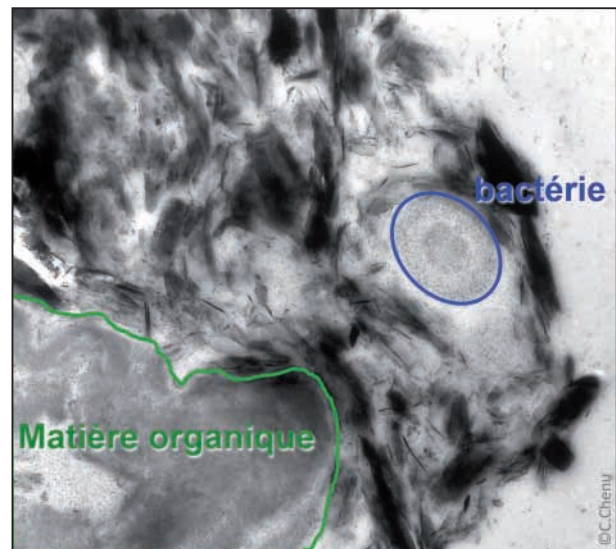
L'action des décomposeurs sur leurs substrats organiques se déroule dans le réseau de pores du sol

La minéralisation des MO nécessite qu'il y ait un contact entre les substrats et les microorganismes décomposeurs ou leurs enzymes, à l'échelle micrométrique de l'habitat microbien (Chenu et Stotzky, 2002). Il a été démontré que la co-localisation MO-décomposeurs accélère la biodégradation (Vieublé *et al.*, 2003 ; Pinheiro *et al.*, 2015 ; Don *et al.*, 2013). Cette mise en contact peut se produire par diffusion et advection des substrats et enzymes, ou par croissance et mobilité des microorganismes (*figure 5*). Il faut de plus que les conditions de l'environnement local (oxygénation, pH, teneur en eau, etc.) à l'échelle spatiale micrométrique soient favorables à l'activité des microorganismes. C'est donc à une échelle spatiale micrométrique que la structure du sol contrôle la biodégradation (Juarez *et al.*, 2013). Ainsi, la vitesse de minéralisation de substrats simples dépend de la taille des pores dans lesquels ils sont localisés (Killham *et al.*, 1993 ; Ruamps *et al.*, 2011), et pourrait être en lien avec des communautés microbiennes différentes dans ces habitats.

Plusieurs outils récemment développés devraient permettre de progresser dans la compréhension des mécanismes impliqués dans le contrôle de la minéralisation des MO dans la structure du sol. La microtomographie permet ainsi de déterminer la taille et la forme des pores et leur degré de connectivité. Les imageries nano-SIMS (nanoscale secondary ion mass spectrometry) et sous rayonnement synchrotron (scanning transmission

Figure 5 - La biodégradation des matières organiques nécessite des contacts directs entre les microorganismes ou leurs enzymes extracellulaires et le substrat organique, et des conditions locales favorables aux microorganismes. Cette observation en microscopie électronique à transmission d'une coupe mince de sol illustre le fait que même à une échelle spatiale micrométrique, les localisations de microorganismes et matières organiques peuvent être disjointes (Chenu *et al.*, 2014a).

Figure 5 - Organic matter biodegradation requires the direct contact between microorganisms or their extracellular enzymes and organic substrates, and local conditions favorable to microorganisms. This observation by transmission electron microscopy of a thin section of soil shows that even at a micrometric spatial scale, localisation of microorganisms and organic materials can be disjoint (Chenu *et al.*, 2014a).



X-ray microscope, STXM et Near edge X-ray absorption fine structure, NEXAFS) permettent de localiser MO et microorganismes à l'échelle micrométrique, apportant aussi des informations chimiques, complémentaires à celles obtenues par l'étude de lames minces en microscopie à fluorescence (Raynaud et Nunan, 2014).

Des modèles pour simuler l'impact de la structure du sol sur la minéralisation des MO

Les différentes approches présentées ci-dessus ont soutenu le développement de divers modèles de dynamique du C. Ainsi, les agrégats ont été considérés comme des fractions indicatrices de certains compartiments de modèles à compartiments développés à l'échelle de la parcelle, afin de simuler l'effet des changements de pratiques ou d'usage sur des échelles de temps pluri-annuelles (par exemple Zimmerman *et al.*, 2007 pour

RothC). Des modèles conceptuels reproduisant la dynamique du C dans les différents agrégats, en considérant les cycles de formation-destruction des agrégats, ont également vu le jour, mais leur paramétrisation n'est pour le moment pas réalisable, car complexe et pas encore assez contrainte (Stamati *et al.*, 2013).

Une nouvelle génération de modèles mécanistes prenant en compte l'effet de la structure physique du sol sur l'activité des décomposeurs et la minéralisation du C a également vu le jour. Ces modèles incluent une description explicite du réseau de pores en 2D ou 3D en se basant sur des images acquises par tomographie (Monga *et al.*, 2008, 2014 ; Falconer *et al.*, 2007, 2015 ; Pajor *et al.*, 2012 ; Resat *et al.*, 2012 ; Vogel *et al.*, 2015). Ils fonctionnent sur des pas de temps courts, et ont été validés pour des systèmes simplifiés mais ne peuvent pas être utilisés à l'échelle de la parcelle. En revanche, ils devraient permettre de hiérarchiser les variables de contrôle de la dynamique du C afin de définir des descripteurs de la structure de sol autres que ceux actuellement utilisés dans les modèles à l'échelle de la parcelle et donc permettre d'améliorer ces derniers (voir section 3.3).

Le couplage entre approche expérimentale en microcosmes, marquages isotopiques, méthodes de visualisation et modélisation devrait permettre des progrès remarquables, dans les années à venir, dans la compréhension et l'incorporation dans la modélisation des contrôles que la structure du sol exerce sur la dynamique des MO. L'étude à des échelles spatiales fines sera notamment nécessaire pour relier les mécanismes de stockage de C au concept de saturation du sol en C, qui sera évoqué dans la troisième partie de cette synthèse.

1.2.2. Mécanismes de stabilisation du C par interactions organo-minérales

La protection des MO du sol par les minéraux, une histoire ancienne

La protection des MO de l'activité minéralisatrice des micro-organismes par les minéraux du sol est une idée qui a émergé il y a plus de 200 ans (Thaer, 1811 dans Feller et Chenu, 2012). Cette protection est d'ailleurs prise en compte dans les modèles de dynamique du C dans les sols depuis plus de 70 ans (Hénin et Dupuis, 1945). Les minéraux les plus petits, principalement contenus dans la classe granulométrique "argiles" (taille inférieure à 2 μm), protègent les MO le plus efficacement. Cette classe de taille de particules accueille des minéraux très divers. On peut y trouver des minéraux argileux ou phyllosilicates mais également différentes formes d'oxy-hydroxydes métalliques et alumino-silicates mal cristallisés (type allophane ou imogolite). Ces minéraux, finement divisés, protègent la MO en l'adsorbant (par exemple Jones et Edwards, 1998) ou en la piégeant au sein d'agrégats infra-micrométriques, soustrayant physiquement cette MO à l'action des micro-organismes du sol (Chenu et

Plante, 2006). De plus la localisation des molécules organiques dans un réseau poral (10-1 000 nm) saturé en eau qui limite la diffusion du dioxygène et des enzymes, ralentit la dégradation de la MO et favorise alors sa stabilisation (Zimmerman *et al.*, 2004 ; Chevallier *et al.*, 2010).

Une diversité d'interactions chimiques difficilement observables

Plusieurs mécanismes d'interactions sont susceptibles de contrôler l'adsorption des MO sur les surfaces des minéraux du sol : l'échange de ligand anionique, l'échange de ligand cationique, le pontage cationique ou encore les interactions dites "faibles" (forces de Van der Waals, liaisons hydrogène ou interactions hydrophobes). Le type d'interactions mis en jeu dépend des phases minérales et des fonctions chimiques organiques considérées (von Lützow *et al.*, 2006 ; Kleber *et al.*, 2007). Cependant, si au plan théorique, ces différents types d'interactions sont attendus, il demeure très difficile de les observer directement et de mettre en évidence une quelconque spécificité chimique des interactions organo-minérales sur des échantillons de sol (Lutfalla, 2015).

Une distribution hétérogène des MO dans le sol

Par ailleurs, les observations directes sur échantillons naturels utilisant des techniques microscopiques couplées à des outils de caractérisation de plus en plus puissants (microscope à force atomique, nano-SIMS, STXM-NEXAFS, etc.) ont montré que les MO sont adsorbées par patches sur les surfaces minérales et ne couvrent pas l'intégralité de la surface de la particule (e.g. Ransom, 1998 ; Chenu et Plante, 2006 ; Remusat *et al.*, 2012, Theng *et al.*, 2012 ; Rumpel *et al.*, 2015). Une étude utilisant un traçage isotopique a en outre révélé que les MO nouvellement adsorbées se fixent préférentiellement aux patches déjà existants et non sur les surfaces libres (Vogel *et al.*, 2014). Ces résultats suggèrent que la capacité de différents minéraux à protéger les MO dépendrait donc de leur capacité à accueillir un grand nombre de patches. Ceci pourrait expliquer la corrélation bruitée ou inexistante entre la surface spécifique des minéraux et leur capacité à protéger les MO (Kögel-Knaber *et al.*, 2008).

Une importance prépondérante des formes mal-cristallisées

L'observation d'andosols, les résultats d'extractions chimiques ainsi que des observations à très fine échelle suggèrent que les formes minérales mal-cristallisées (oxydes pédogéniques et alumino-silicates amorphes ou cristallisés à très courtes distances) sont particulièrement efficaces pour stabiliser les MO des sols (Torn *et al.*, 1997 ; Leinweber et Schulten, 1999). Complexés aux composés organiques du sol, ils forment des nano-complexes organo-minéraux (de quelques nanomètres à quelques centaines de nm et notés "nanoCOMx") présentant de fortes teneurs en C. Ils peuvent être mis en évidence par des

analyses directes par microscopie électronique à transmission (Wen et al., 2014). Les méthodes indirectes par extractions chimiques permettent quant à elles de mettre en évidence les fortes corrélations qui existent entre teneurs en oxy-hydroxydes métalliques et teneurs en C (Bruun et al., 2010 ; Mikutta et al., 2006), démontrant ainsi l'importance des nanoCOMx en terme de stabilisation des MO dans les sols. Les nanoCOMx ont surtout été étudiés par des approches de synthèse en batch par adsorption et co-précipitation (en particulier pour le Fe et l'Al), et la mise en évidence et la quantification de ces mécanismes dans les sols restent un axe de recherche à développer (Kleber et al., 2015).

Vers un lien renforcé entre altération minérale et stabilisation des MO ?

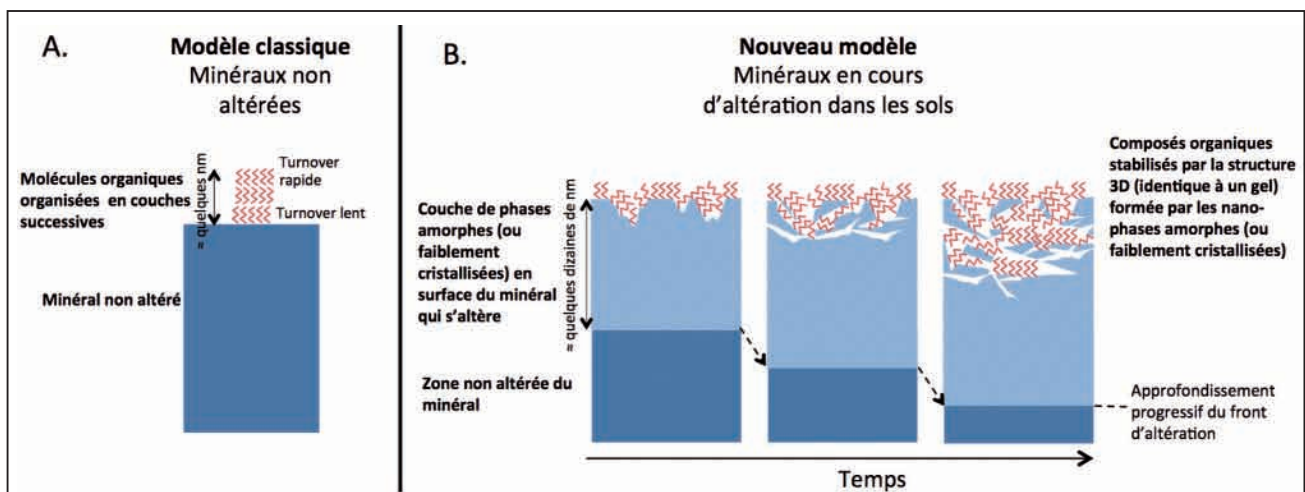
Pour étudier la formation des nanoCOMx dans les sols, les andosols, particulièrement riches en MO, représentent des systèmes de choix (Torn et al., 1997). L'altération des phases minérales primaires produit des phases cristallisées à courte distance (proto-imogolites) qui complexent la MO avant d'avoir atteint les stades de croissance cristalline attendus (imogolite et/ou allophane). Ces interactions proto-imogolites/MO ont donc un double effet par réaction : (1) elles stabilisent les composés organiques sur des durées pouvant aller jusqu'à plu-

sieurs milliers d'années (Basile-Doelsch et al., 2005), et (2) elles bloquent la croissance cristalline des phases minérales secondaires (Levard et al., 2012). Sur la base de ces mécanismes, un nouveau modèle conceptuel de stabilisation des MO du sol propose de mettre en avant la synergie entre l'altération continue des minéraux et la dynamique de formation des nanoCOMx (Basile-Doelsch et al., 2015) (figure 6). Quelques travaux réalisés sur des surfaces minérales tendent à confirmer ce modèle (Bonneville et al., 2011 ; Kawano et Tomita, 2001). Des travaux futurs devront le valider sur des phases minéralogiques variées dans différents types de sols.

Enfin, contrairement aux minéraux bien cristallisés, les minéraux mal-cristallisés ont des cinétiques d'altération qui peuvent être de l'ordre de quelques années dans les sols, c'est-à-dire du même ordre de grandeur que les échelles de temps auxquelles on considère la dynamique du C dans le cadre du changement climatique. Contrairement à ce qui est généralement considéré jusqu'à présent, la minéralisation des MO d'un complexe organo-minéral pourrait ainsi être due à la déstabilisation de la phase minérale qui ne serait plus considérée comme immuable aux échelles de temps considérées. Keiluweit et al. (2015b) montrent par exemple que certains composés des exsudats racinaires de type oxalate déstabilisent les oxy-hydroxydes métalliques et libèrent les MO "natives" initialement complexées. Ces com-

Figure 6 - Les modèles conceptuels des interactions organo-minérales s'opposent sur les propriétés de la surface minérale. (A) Dans les modèles classiques, les composés organiques forment une série de couches dont le taux de renouvellement est d'autant plus lent que la molécule est proche de la surface du minéral. (B) Le modèle proposé par Basile-Doelsch et al. (2015) considère que l'altération des minéraux génère des minéraux amorphes nanométriques. Leur réactivité et leur surface spécifique élevées favorisent les interactions avec les composés organiques (repris de Basile-Doelsch et al., 2015). Reproduit avec la permission de ACS Publications.

Figure 6 - Conceptual models of organo-mineral interactions with different mineral surface properties. (A) In the conventional models, the organic compounds form a series of layers, and the turnover rate decreases when the molecule gets closer to the mineral surface. (B) The model proposed by Basile-Doelsch et al. (2015) considers that the alteration of minerals generates nanometer amorphous minerals. Their high reactivity and specific surface area promote their interactions with organic compounds (reprinted from Basile-Doelsch et al., 2015, with permission of ACS Publications).



posés, devenant accessibles aux micro-organismes, peuvent être consommés. La déstabilisation des parties minérales des nanoCOMx a aussi été montrée dans des systèmes agricoles (Wen *et al.*, 2014), et associée dans certains cas à des pertes importantes de MO.

Les recherches futures sur les complexes organo-minéraux pourront bénéficier des progrès des méthodes analytiques, qui, jusqu'à récemment, ne permettaient pas de caractériser leur composante organique avec suffisamment de détails pour observer des différences en fonction des phases minérales auxquelles elles sont associées. Pour mieux intégrer les connaissances théoriques sur ces complexes, les études sur leur formation et leur dynamique devront passer du laboratoire à l'étude *in situ*, pour comprendre comment ces mécanismes sont impactés par les pratiques agricoles.

2. MÉCANISMES DE DYNAMIQUE DES MO EN JEU DANS LES PRATIQUES AGRICOLES

Le stock de C dans les sols dépend en premier lieu des usages. Pour la France métropolitaine, les travaux de Martin *et al.* (2011) indiquent dans les horizons minéraux compris entre 0 et 30 cm un stock moyen de 80 tC.ha⁻¹ sous forêt et prairie, de 50 tC.ha⁻¹ sous culture et de 35 tC.ha⁻¹ pour les sols viticoles (*tableau 1*). Tout changement d'usage des terres a donc un effet marqué sur le stock de C. Les méta-analyses traitant de ce sujet montrent une perte massive de C suite à la mise en culture des forêts et des prairies. La méta-analyse de Guo et Gifford (2002), basée sur 74 publications, indique que les stocks de C des sols diminuent après changement de forêt native à cultures (-42 %) et de pâturages à culture (-59 %). Elle met également en évidence une baisse des stocks lors du passage de prairie à plantation forestière (-10 %) et de forêt native à plantation (-13 %). Des entrées de C souvent moins élevées (Lal *et al.*, 2004) et des taux de minéralisation des MO plus intenses dus au travail des sols qui mélangent les horizons et détruisent une partie de l'agrégation (Wei *et al.*, 2014) expliqueraient cette décroissance rapide des stocks de C dans les sols mis en culture. En revanche, les stocks de carbone des sols augmentent après changement de forêt native à pâturage (+ 8%), de champ cultivé à pâturage (+ 19%), de culture à plantation (+ 18%), et de culture à forêt secondaire (+ 53%) (Guo et Gifford, 2002). Attard *et al.* (2016) suggèrent que l'asymétrie entre les mécanismes dans la perte rapide des stocks organiques après mise en culture de sols prairiaux et dans la reconstruction lente de ces stocks est liée à l'installation et à la croissance lentes des racines dans un auparavant cultivé.

De façon opérationnelle, ces résultats concernant l'impact des changements d'usage sur le stock de C du sol impliquent

des précautions pour la répartition spatiale des usages ou les rotations des usages. Toutefois, le stock de C du sol dépend également des pratiques agricoles mises en œuvre, qui conditionnent les flux d'entrée et de sortie de C dans les sols, en fonction des conditions pédoclimatiques. La section qui suit vise à identifier les principales pratiques agricoles et à examiner leur impact sur le stock de C du sol.

2.1. Revue non exhaustive des pratiques agricoles

Selon les usages des sols, diverses opérations de gestion (*tableau 1*) peuvent être mises en œuvre. On peut distinguer les catégories suivantes : choix des espèces végétales, densité de plantation des espèces végétales, intensité du prélèvement de végétaux (retour au sol ou exportation des résidus de récolte, pâturage/fauchage en prairie, export des rémanents en forêt, etc.), apport de MO exogènes, irrigation, fertilisation, travail du sol, etc. Ces pratiques conditionnent surtout les apports de MO au sol dans le temps et l'espace, mais aussi la sensibilité de ces MO à la minéralisation, ce qui a des effets sur le stock de MO des sols.

2.1.1. Choix des espèces végétales

Le choix des espèces végétales a un effet sur la qualité chimique des MO des sols (Rumpel *et al.*, 2009 ; Armas-Herrera *et al.*, 2016) et modifie les processus régissant la dynamique du C organique dans les sols. Par exemple, en forêt, même si la production de litières aériennes est similaire sous résineux et sous feuillus, les mécanismes de dégradation des litières sont différents (Berg et Ekbohm, 1991 ; Osono et Takeda, 2006). Sous feuillus, les litières sont généralement décomposées plus rapidement et les résidus végétaux incorporés plus profondément en raison des propriétés biochimiques de leurs tissus et de leur impact sur la chimie du sol, contrôlant notamment la présence et l'activité des vers de terre (Augusto *et al.*, 2015). Or ces organismes ont une forte influence sur la dynamique de la MO du sol, comme discuté *section 1.1.2*. Sous prairie, l'association de légumineuses à des graminées favorise le stockage de carbone dans le sol (Li *et al.*, 2016). En système agricole, on a souvent sélectionné des variétés allouant le plus possible de ressources à la partie qui est récoltée (grain) pour augmenter les rendements. Cela diminue d'autant la biomasse allouée aux parties végétales, notamment aux racines qui contribuent plus que les autres organes aux stocks de MO de temps moyens de résidence intermédiaires (*section 1.1.1*).

2.1.2. Apports aux sols de MO

L'intensité de prélèvement des végétaux agit directement sur les apports de MO végétales au sol (litière foliaire, résidus de culture, racines, etc.). En prairie, ces apports dépendent du nombre d'animaux en pâture et du nombre de fauches (Conant

Figure 7 - La distribution spatiale des MO peut être modulée par des apports localisés de compost (1. Madagascar) ou par la mise en place de rangées d'arbres dans les parcelles (2. Parcelle agroforestière, Melle, France). Crédits photos T. Chevallier et R. Cardinael.

Figure 7 - The spatial distribution of OM can be modulated by localised compost inputs (1. Madagascar) or by setting up rows of trees in the plots (2. Agroforestry, Melle, France). Credits T. Chevallier and R. Cardinael.



et al., 2001) ; en système agricole du niveau d'exportation des résidus de récolte (Saffih-Hdadi et al., 2008) ; en forêt du régime d'éclaircie ainsi que du devenir des branchages de diamètre inférieur à sept centimètres (appelés rémanents) qui sont exportés ou non lors des coupes forestières (Jandl et al., 2006) ; en milieu urbain ils sont fonction de la fréquence de tonte des espaces verts et de la collecte des feuilles mortes (Qian et Follett, 2002 ; Lal et Augustin, 2011). Des apports de MO exogènes sont parfois pratiqués afin de diminuer le recours aux intrants chimiques et valoriser les déchets. Il peut s'agir de déjections animales (Chotte et al., 2013), des composts ou boues de station d'épuration (Hargreaves et al., 2008 ; Lashermes et al., 2009), de résidus pyrogénés (biochar) (Steiner et al., 2007 ; Andrew et al., 2013).

La fréquence et la répartition/localisation des apports de MO dans les sols diffèrent selon les pratiques agricoles et forestières. Il est en effet attendu que le maintien d'un couvert végétal tout au long de l'année permette d'augmenter les entrées de MO au sol, comme c'est le cas sous les prairies permanentes, sous les bandes enherbées ou par la mise en place de cultures intermédiaires durant la saison hivernale. Les apports de MO au sol sous forêt sont aussi fonction de la durée entre l'implantation de la forêt et sa coupe. La distribution spatiale des apports de matière végétale peut être modulée (figure 7) par la densité de semis (ou de plantation), par des apports de compost localisés, par l'implantation de rangs enherbés dans les vignes, par la mise en place de haies dans les exploitations agricoles ou de rangs d'arbres en agroforesterie (figure 7), ou par l'aménagement esthétique des parcs et jardins en milieu urbain (Freschet et al., 2008 ; Strohbach et al., 2012 ; Kulak et al., 2013 ; Cardinael et al., 2015).

La mise en œuvre de ces pratiques peut permettre d'augmenter les quantités de C apportées au sol, mais on ne sait pas dans quelle mesure elles affectent également les mécanismes de stabilisation du C. Une surminéralisation de la MO du sol peut en effet être observée suite à un apport de MO fraîche (voir section 1.1.1., paragraphe dédié au "priming effect", page 199).

2.1.3. Pratiques stimulant la production primaire mais aussi l'activité des décomposeurs

Une autre catégorie de pratiques joue non seulement sur la production végétale et les apports de MO au sol, mais aussi sur la minéralisation des MO des sols et donc sur les sorties de C organique du sol vers l'atmosphère. C'est le cas des opérations de travail du sol comme le labour, la décompactation du sol après le passage d'engins lourds ou des opérations de dessouchage après la coupe d'une parcelle forestière. Ces opérations modifient les propriétés du sol donc probablement sa structure, l'activité des décomposeurs (Lienhard et al., 2013), et en conséquence, les stocks de C organique des sols (voir section 1). Les aménagements pour la conservation de l'eau et des sols dans les zones sèches, le recours aux amendements inorganiques ou à la fertilisation systématique dans certaines régions de grandes cultures ou pour la gestion des espaces verts urbains (Miller et al., 2005 ; Edmondson et al., 2012) impactent également la production primaire et l'activité des décomposeurs. En revanche, les pratiques de fertilisation sont très limitées en forêt ou dans des régions agricoles pauvres pour des raisons économiques.

Tableau 1 - Spécificités de différents usages (non exhaustifs) des terres en France métropolitaine (agricoles, urbains, prairiaux, vignes, agroforesterie et forêts) en termes de teneur en C, de contexte pédo-climatique, de végétation, de structure du sol, de gestion des résidus, d'apports de MO exogènes et autres pratiques, et leur variabilité dans le temps et dans l'espace. Tableau établi sur la base d'entretiens réalisés auprès d'une dizaine de professionnels travaillant à l'interface entre monde académique et monde agricole (instituts techniques agricoles, ONF, etc.).

Table 1 - Specificities of different land uses (non exhaustive list) in metropolitan France (croplands, urban areas, grasslands, vineyards, forests and agroforestry) in terms of C content, soil and climatic conditions, vegetation, soil structure, residue management, exogenous OM inputs and other practices, and their variability in time and space. Compiled on the basis of interviews with a dozen professionals working at the interface between academia and agriculture (agricultural technical institutes, ONF (French National Forestry Office)...).

	Forêts	Prairies	Agroforesterie	Terres agricoles	Vignes	Milieus urbains
Stocks moyens en C (t.ha ⁻¹ sur 0-30 cm, Martin <i>et al.</i> , 2011)	80	80	non renseigné	50	35	variable
Teneurs en C (g.kg ⁻¹ de sol, Joimel <i>et al.</i> , 2016) Moyennes [min-max]	33,83 [1,48-159]	29,82 [4,49-243]		16,92 [2,57-58,20]	11,21 [3,41-39,3]	82,3 [9,79-59,30]
Spécificité du contexte pédoclimatique	sols peu fertiles, acides, parfois engorgés	sols en pente, diversité de climats	variés	action anthropique marquée	souvent : sols basiques, climat chaud	artificialisation forte
Espèces végétales		forte biodiversité, dont légumineuses	éviter la compétition des espèces arborées avec les cultures	faible biodiversité	éventuel enherbement des rangs	critère esthétique
Gestion des résidus	retour au sol des rémanents (branches < 7 cm de diam.)	fonction de l'intensité de la charge en bétail pâturant et de la fauche	export de la biomasse ligneuse (sauf feuilles) et des récoltes, et parfois retour au sol des résidus	export de la récolte, parfois retour au sol des résidus	retour au sol éventuel de feuilles, de sarments broyés	export des feuilles mortes, des tontes de pelouses
Apport MO exogènes		apport d'effluent d'élevage (fumier)	éventuel	apport éventuel de MO exogènes d'origine urbaine, ou d'effluents d'élevage	éventuel	apports en grande quantité de MO exogènes d'origine urbaine
Pratiques qui modifient la structure du sol	dessouchage et travail du sol éventuel à la plantation, tassement par passage d'engins aux éclaircies (tous les 10 ans env.)	structure souvent bien agrégée, parfois labour	travail du sol, absence de labour dans les rangées d'arbres	labour ou non labour	griffage du sol, éventuellement décompacteur	compacté, imperméabilisé, volume contraint par le réseau de canalisations
Autres pratiques	fertilisation peu pratiquée, amendement si dépérissement	fertilisation, irrigation, légumineuses	fertilisation, irrigation, amendement inorganique, traitement phytosanitaire			
Spécificités temporelles	révolution forestière sur 60-200 ans	prairies parfois temporaires	dynamique du C à raisonner sur la durée rotation d'agroforesterie	cultures annuelles, parfois cultures intermédiaires		évolution rapide des propriétés physico-chimiques
Hétérogénéité spatiale	liée à la distribution racinaire, horizon organique en surface	notamment en lien avec l'intensité de pâturage	alignement d'arbres sur bandes enherbées	haies et bandes enherbées éventuelles	rangs de vigne et éventuellement inter-rangs enherbés	très hétérogène, alignement d'arbres, parcellaire, discontinu

2.2. Impact des pratiques agricoles sur le stockage de C organique dans les sols

2.2.1. Etudes de l'évolution des stocks organiques de sites expérimentaux de longues durées

De très nombreux travaux ont déjà été menés par le monde académique sur les effets des pratiques agricoles sur le stockage de carbone dans les sols. Nous avons choisi ici de présenter les résultats de trois essais récemment publiés, qui se caractérisent par un suivi sur des durées décennales à pluri-décennales. Il s'agit d'un exemple sous forêts soumises à une gestion conventionnelle, et de deux exemples en grandes cultures, impliquant des amendements en MO exogènes, ou un travail du sol réduit.

Les changements du stock de C dans les sols forestiers français ont été suivis dans le réseau RENECOFOR (Réseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers), à partir de mesures répétées à 15 ans d'intervalle sur 102 parcelles gérées de façon extensive par l'ONF (Office National des Forêts) (Jonard et al., 2017). Les observations révèlent une augmentation moyenne annuelle du stock de C de $0,34 \text{ tC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$. Elle correspond tout juste à une augmentation annuelle de 4% (les stocks moyens dans la litière et les 40 premiers centimètres du sol sont de l'ordre de $81,6 \text{ tC} \cdot \text{ha}^{-1}$: $0,34/81,6 = 0,004$). L'augmentation du stock est plus importante sous résineux que sous feuillus (Jonard et al., 2017) et n'est pas liée à une augmentation des apports aériens. Un lien faible a pu être mis en évidence avec la qualité des litières (C/N), l'historique et la conduite du peuplement (futaie régulière vs irrégulière).

L'effet des apports de matières organiques exogènes, en particulier des produits résiduels organiques (PRO), est étudié en France dans le réseau SOERE (Systèmes d'observation et d'expérimentation au long terme pour la recherche en environnement) PRO. Sur le site Qualiagro (Feucherolles, Yvelines) de cet observatoire, différents composts et un fumier sont apportés à raison de $4 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ tous les deux ans. Les teneurs en C des sols, suivies tous les deux ans depuis 15 ans, ont montré une accumulation significative de C comprise entre $0,20$ et $0,50 \text{ tC} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$ pour les sols amendés avec du fumier et des composts d'origine urbaine (Peltre et al., 2012). Ces pratiques d'amendements organiques présentent donc un bénéfice pour le stockage de C. Elles ont aussi des bénéfices économiques et agronomiques (amélioration de la fertilité et de la structure physique des sols). En revanche, des effets négatifs ont été observés, en particulier sur les flux d'éléments autres que le C. En effet, les PRO contiennent du N et du P en quantités souvent importantes, et présentent alors des risques de surfertilisation, d'émission de N_2O et de volatilisation de NH_3 . Enfin, il ne faut pas négliger les risques liés aux contaminants organiques, aux contaminants métalliques ou aux agents pathogènes qui peuvent être contenus dans les PRO (Smith, 2009). Pour mieux comprendre et prédire les effets

positifs et négatifs des amendements en PRO, il est nécessaire de mieux caractériser les MO additionnelles, la réversibilité de cette accumulation et ses effets sur la dynamique des autres éléments (N, P, etc.) (Noirot-Cosson et al., 2016).

L'effet du travail du sol sur le long terme est étudié sur un site de grandes cultures du Bassin Parisien (Boigneville) depuis 41 ans (Dimassi et al., 2013). Aucun effet significatif du travail du sol ou de la gestion des cultures n'a été observé sur les stocks de C sur 41 ans. La réduction du travail du sol a toutefois entraîné une rapide accumulation de C au cours des 4 premières années, puis le stock de C n'a guère évolué durant les 24 années suivantes ($+ 2,17 \text{ tC} \cdot \text{ha}^{-1}$ lorsque le travail du sol était réduit, $+1,31 \text{ tC} \cdot \text{ha}^{-1}$ lorsque le sol n'était pas travaillé), mais ce stockage additionnel s'est annulé par la suite. L'absence de labour a provoqué une stratification des MO du sol et des modifications dans le fonctionnement du sol, la disponibilité en nutriments, la capacité de rétention en eau du sol, la diversité microbienne, la quantité de C "frais" incorporé dans le sol et en conséquence, le "priming effect". Le régime hydrique pourrait être le facteur déterminant du stockage/déstockage de carbone dans ces situations. Les années humides ou en présence d'irrigation, la minéralisation des MO, en particulier à la surface du sol où la majorité du C s'est accumulée en l'absence de labour, serait favorisée. A l'inverse, les années sèches ont permis une accumulation de C. Cette étude souligne bien l'importance d'identifier, de quantifier et de hiérarchiser, selon les contextes pédoclimatiques, les différents mécanismes pour pouvoir modéliser et prédire les stocks de C organique du sol en fonction des pratiques agricoles et forestières.

2.2.2. Méta-analyses

Des approches par méta-analyse permettent de confronter ce type de résultats avec ceux obtenus dans d'autres essais similaires, afin de valider ou non la généralité des processus découlant de la mise en œuvre d'une pratique agricole. Nous présentons dans la suite les exemples de quelques méta-analyses publiées récemment sur l'impact de l'irrigation (Zhou et al., 2016), du travail du sol (Virto et al., 2012), du chaulage (Paradelo et al., 2015) et de la fertilisation (Han et al., 2016 ; Yue et al., 2016) sur les stocks de C du sol.

La méta-analyse de Zhou et al. (2016) indique que la disponibilité en eau modifie les allocations de carbone dans la plante et les taux de renouvellement des MO dans les sols. La sécheresse conduit à une augmentation du rapport racine/tige et à une diminution de la respiration hétérotrophique du sol, alors que l'irrigation conduit à une augmentation de la respiration du sol mais aussi à des entrées de biomasse plus élevées.

Concernant le travail du sol, la méta-analyse de Virto et al. (2012) confirme la généralité des résultats obtenus dans l'étude de Dimassi et al. (2013). Le non-labour a peu d'effet sur le stock de C organique du sol (voir aussi Luo et al., 2010). Cependant des pratiques secondaires (en lien avec le non labour, comme le

choix des espèces cultivées et le nombre de rotations) montrent des effets positifs liés aux systèmes de culture sous non-labour (Virto *et al.*, 2012).

Paradelo *et al.* (2015) compilent les résultats de 29 études ayant suivi les effets du chaulage sur les stocks de C. Leur méta-analyse ne permet pas de déduire un effet univoque du chaulage sur le stockage de C. En effet, les travaux ont été menés dans une large gamme de conditions expérimentales. De surcroît, ils ne permettent pas de quantifier simultanément les trois processus clés (voir section 1) de la dynamique du C organique des sols affectés par le chaulage : la production végétale, l'activité des décomposeurs et la structure du sol.

Yue *et al.* (2016) compilent quant à eux une soixantaine d'études menées uniquement sur l'impact de l'apport d'azote sur les stocks de C. La méta-analyse met en évidence une augmentation des entrées de C dans le sol et une absence de changement des flux de sorties suite à une augmentation des apports de N. Concernant les stocks de C organique, elle fait apparaître une augmentation du C dans les horizons organiques et dans la solution du sol, mais pas de modification de stock dans les horizons minéraux du sol, contrairement à la méta-analyse menée pour les sols forestiers par Janssens *et al.* (2010). Le fait de moyenner tous les résultats obtenus dans des contextes différents et sur des durées variables occulte toutefois les effets qui peuvent être observés sur un site donné. La méta-analyse de Han *et al.* (2016) confirme les travaux de Yue *et al.* (2016). Quand la fertilisation minérale est complétée par des amendements organiques l'augmentation des stocks de C est d'autant plus élevée, car les amendements organiques contribuent directement au stock de MO des sols.

En conclusion, il est souvent considéré que les pratiques agricoles permettant d'accroître les entrées de MO dans le sol ont un impact positif sur le stockage de C (Pellerin *et al.*, 2013 ; Chenu *et al.*, 2014b ; Paustian *et al.*, 2016). Toutefois, leurs impacts sur les mécanismes contribuant au stockage/déstockage du C du sol (voir section 1) ne sont pas encore clairement élucidés. Les méta-analyses et les études de terrain de longue durée mettent en évidence que l'intensité relative des mécanismes contribuant au stockage et ceux contribuant au déstockage peut évoluer au cours du temps. Il ressort également de ces études et des échanges avec les opérationnels qu'il est primordial de comprendre comment le contexte édaphique module les mécanismes de stockage du C organique dans les sols.

De plus, l'accent mis ici sur le cycle du C et l'augmentation des stocks de C des sols ne doit pas masquer l'importance des interactions avec les cycles des autres nutriments contenus dans les MO (N, P, etc.). Il faut enfin garder à l'esprit que quels que soient les usages du sol, l'enjeu principal pour tous les acteurs du monde agricole est de garantir une production assurant un revenu, et de maintenir l'emploi. La préservation ou l'augmentation des stocks de MO apparaît comme un des leviers d'action vis-à-vis de ces enjeux (Manlay *et al.*, 2016).

3. COMMENT UNE MEILLEURE PRISE EN COMPTE DES MÉCANISMES DE STABILISATION DES MO PEUT PERMETTRE D'AMÉLIORER LES PRÉVISIONS D'ÉVOLUTION DE STOCK DE CARBONE ORGANIQUE DU SOL ?

Travailler à l'échelle des mécanismes signifie souvent travailler à fine échelle spatiale (mm- μ m), mettre en évidence le potentiel du mécanisme considéré et étudier ce mécanisme dans des conditions spécifiques (expérience de laboratoire ou travail dans des conditions pédo-climatiques particulières). Éclairer la prévision d'évolution du stock de C organique des sols à l'aide de la compréhension des mécanismes pose au moins deux questions délicates et en partie liées que nous allons préciser et discuter dans cette partie : (1) la question du changement d'échelle (comment passer du μm^3 au dm^3 puis à la parcelle, au paysage et au-delà, jusqu'à l'échelle globale) et (2) la question de la validation (comment passer du potentiel d'un mécanisme à son expression quantitative dans différents contextes pédo-climatiques). Concernant la question du changement d'échelle, il existe au moins trois possibilités : (1) trouver un indicateur prenant en compte un ou plusieurs mécanismes, (2) introduire plus de mécanismes dans les modèles de dynamique du C organique des sols (type Roth-C ou Century), ou (3) identifier des variables mesurées à fine échelle permettant, grâce à une modélisation appropriée, de prédire des tendances macroscopiques. Chacune de ces approches doit ensuite être validée sur des jeux de données appropriés (figure 8).

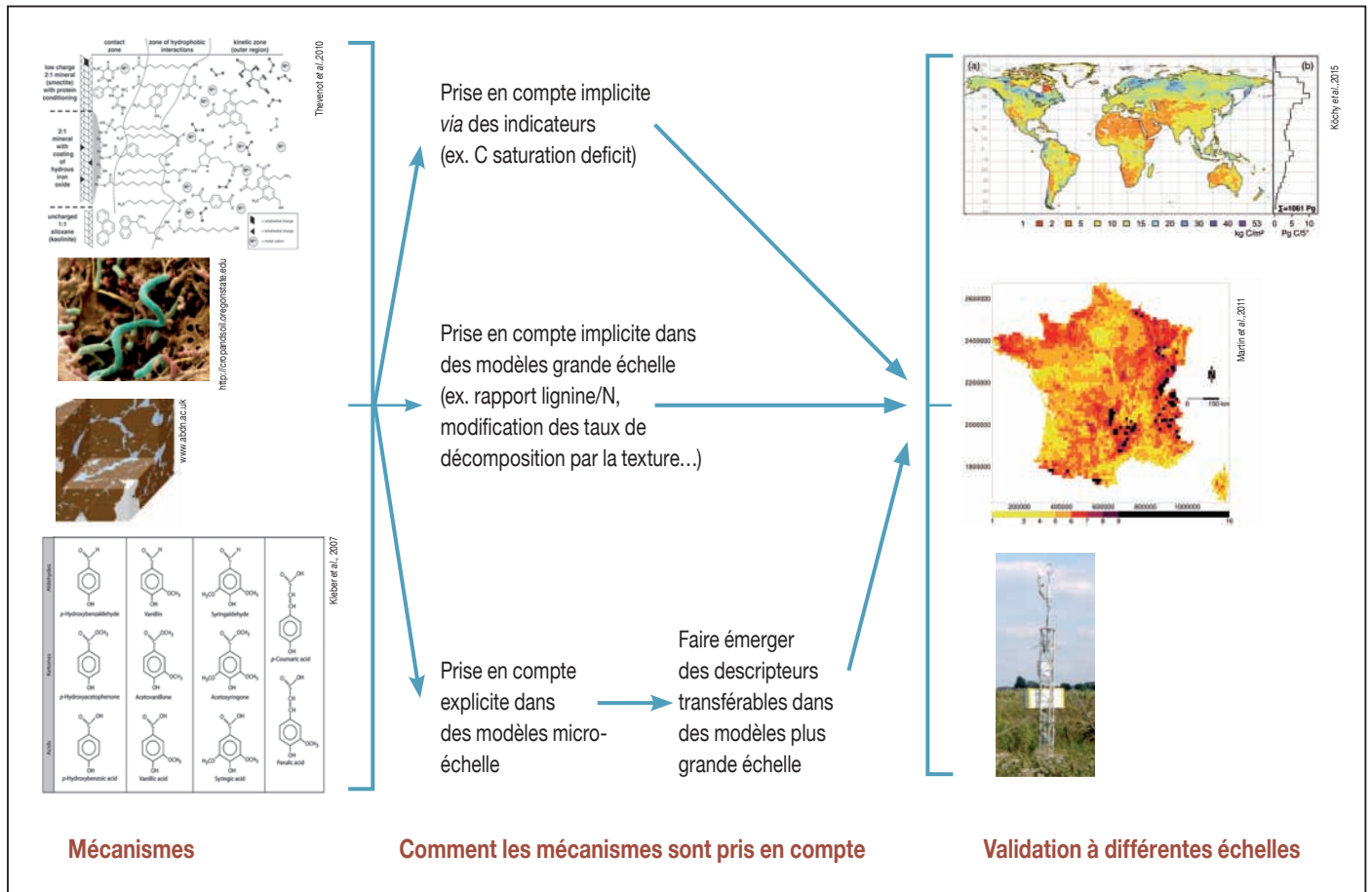
3.1. Quels indicateurs pour améliorer les prévisions d'évolution de stock de C organique du sol ?

Plusieurs indicateurs ont été développés (ou pourraient être développés) pour améliorer les prévisions d'évolution des stocks de C organique du sol, notamment dans un contexte de changement d'usage des terres ou de pratiques culturales (cf. IPCC, 2006, détaillant la méthodologie actuellement utilisée pour estimer les changements de stocks de C du sol).

L'indicateur le plus discuté actuellement est sans doute le déficit en saturation de C organique du sol. Hassink (1997) a proposé que la proportion en fraction fine (< 20 μm) d'un échantillon de sol impose une limite supérieure à sa capacité de stockage de C stable. Cette limite théorique peut être calculée (C_{sat}) à partir de mesures granulométriques ($C_{\text{sat}} = 4,09 + 0,37 \times (\text{argiles} + \text{limons fins})$) (Hassink, 1997). Cette séquestration par la fraction fine serait due à la protection physique et physico-chimique fournie par les minéraux finement divisés (voir section 1.2.). Si on soustrait à cette valeur théorique C_{sat} la concentration effective

Figure 8 - Comment passer de l'identification du mécanisme de stabilisation à sa prise en compte efficace pour améliorer les prévisions d'évolution de stock de carbone organique des sols.

Figure 8 - From the identification of the stabilisation mechanisms to their effective consideration to improve predictions of soil organic C stock evolution.



en MO de la fraction fine du sol, on obtient le déficit de saturation en C. Cet indicateur a récemment permis de réaliser la première carte des sols français en terme de potentiel de gain de C organique dans la fraction fine du sol, sur 0-30 cm (Angers et al., 2011). Toutefois, cet indicateur du potentiel de gain de C organique des sols n'a pour l'instant jamais été validé et sa pertinence pour prédire l'évolution du stock de C consécutif à une modification d'usage des terres ou des pratiques culturales reste donc à évaluer (O'Rourke et al., 2015). Une approche assez similaire à celle de Hassink a été proposée sur les sols français. Ainsi, Rémy et Marin-Lafèche (1974) ont proposé des niveaux en MO "souhaitable" en fonction des teneurs en calcaire et en argiles. Roussel et al. (2001) ont utilisé cet abaque pour estimer le déficit en MO des sols français. Pour cela, ces auteurs ont soustrait les teneurs en MO indiquées par la Base de Données Analyse de Terres (BDAT) aux teneurs en MO "souhaitables"

déterminées à l'aide de l'abaque proposé par Rémy et Marin-Lafèche. Cependant, le lien entre potentiel de gain et déficit en MO calculé à l'aide de l'abaque de Rémy et Marin-Lafèche reste à valider et le domaine de validité de cet abaque est une question qui reste assez largement ouverte (Roussel et al., 2001).

Inversement, des indicateurs de risque de perte de C organique des sols peuvent être imaginés. Par exemple, un sol riche en MO particulière pourrait être plus sujet à une décroissance rapide de son stock de C qu'un sol dont une plus grande partie du C est associé à la matrice minérale (Arrouays, 1994 ; Jolivet et al., 2003) et des méthodes normalisées existent pour quantifier les MO particulières. D'autres travaux suggèrent que la stabilité biogéochimique du C peut être reliée à sa stabilité thermique (Plante et al., 2011 ; Saenger et al., 2013 ; 2015). Dans ce cas, des mesures thermiques pourraient servir de proxy pour évaluer la quantité de C organique qui risque d'être perdue consécutivement à un changement d'usage des terres ou une modification

des pratiques culturales. L'utilisation de mesures thermiques pour évaluer le potentiel de stockage de C pourrait également être envisagée.

D'autres indicateurs basés sur des mécanismes de séquestration du C organique dans les sols liés au vivant (*voir section 1.1*) pourraient sans doute être proposés, comme le rapport bactéries/champignons ou des indicateurs basés sur la faune du sol, la végétation, la couche de litière. Le type de sol et sa minéralogie sont aussi des pistes pouvant fournir des indicateurs pertinents (Mathieu *et al.*, 2015 ; Khomo *et al.*, 2016). Il faut néanmoins garder à l'esprit que ces indicateurs doivent être suffisamment rapides à acquérir et peu coûteux à mesurer pour pouvoir être testés dans un grand nombre de contextes pédo-climatiques. Enfin, si l'indicateur intègre, par nécessité, les mécanismes de séquestration de manière parcellaire et dégradée, il doit néanmoins reposer sur des bases scientifiques solides et être soumis à un processus de validation précis, pour avoir une valeur prédictive satisfaisante. Ces conditions ne sont actuellement réunies pour aucun indicateur, ce qui ouvre des perspectives pour la recherche, la validation et l'utilisation de tels indicateurs de changement des stocks de C. Le type d'indicateur utile pour assister une démarche de stockage de C est également à réfléchir. En effet, les indicateurs peuvent porter sur le potentiel de stockage (comme ceux présentés ci-dessus) ou sur d'autres variables comme par exemple la vitesse de stockage, le flux entrant, la vitesse moyenne de minéralisation, le temps moyen de résidence dans les sols, etc.

3.2. Comment mieux intégrer les mécanismes de stabilisation des MO dans les modèles à grandes échelles de dynamique du C ?

Il existe une forte incertitude sur l'évolution du stock de C dans les modèles globaux (*e.g.* Friedlingstein *et al.*, 2006). Ainsi, une comparaison de modèles de biosphère spatialisée a montré que, pour un même scénario d'évolution des émissions de gaz à effet de serre anthropiques, ces modèles prévoient une évolution du stock de C organique dans les sols au XXI^e siècle allant de -50 à +300 GtC (Eglin *et al.*, 2010). La différence entre ces prévisions extrêmes correspond donc à environ 40 % du stock de C atmosphérique actuel ! Réduire les incertitudes sur l'évolution du stock de C du sol est donc crucial pour mieux prédire l'évolution de la concentration en CO₂ atmosphérique. La prise en compte dans les modèles grandes échelles des mécanismes de stabilisation du C dans les sols est encore assez fruste (Luo *et al.*, 2016). Par exemple, ces modèles prennent peu en compte les régulations biologiques (faune, micro-organismes) ou la structure des sols (Wieder *et al.*, 2015), que nous avons identifiées plus haut comme des facteurs prépondérants de la dynamique du C dans les sols.

De plus ces modèles, pour la plupart, ne parviennent pas à reproduire les interactions entre production primaire et temps de résidence du C organique dans les sols. Ces deux variables contrôlent la quantité de C stocké dans les sols mais indépendamment l'une de l'autre (Todd-Brown *et al.*, 2013). Cependant, la prise en compte explicite de mécanismes de stabilisation dans ces modèles est un travail conséquent. Il faut d'abord trouver un formalisme mathématique adapté au mécanisme à ajouter, l'insérer dans le modèle et tester si la performance du modèle a effectivement été améliorée.

Selon cette philosophie, divers travaux cherchent à introduire le "priming effect" dans les modèles de dynamique du C (Guenet *et al.*, 2013 ; Perveen *et al.*, 2014). Ainsi une équation reliant la quantité de MO fraîche et la vitesse de minéralisation de la MO des sols, proposée par Wutzler et Reichstein (2008) et adaptée par Guenet *et al.* (2013) a été introduite dans le modèle ORCHIDEE. L'introduction de cette fonction a effectivement permis d'améliorer les performances du modèle pour reproduire des données issues d'expériences d'incubations au laboratoire. Les simulations à l'échelle globale montrent que cette modification du modèle est relativement sensible car, en fonction des scénarios futurs appliqués au modèle, il existe un écart entre les capacités de stockage du sol prédites par les deux versions du modèle pouvant aller jusqu'à 12 Gt de C (*i.e.* 0,8 tC.ha⁻¹) sur l'ensemble du XXI^e siècle (Guenet *et al.*, soumis).

Une prise en compte explicite de tous les mécanismes de séquestration dans les modèles de biosphère spatialisée apparaît pour l'heure prématurée car ils seraient trop gourmands en temps de calcul et le formalisme adapté à la prise en compte de nombreux mécanismes n'est pas encore stabilisé. Des progrès pourraient néanmoins être réalisés rapidement en augmentant les comparaisons entre modèles statistiques et mécanistes et en testant les modèles mécanistes sur les bases de données existantes et en développement.

Cependant, le manque de données précises constitue toujours une limitation forte pour l'utilisation et l'amélioration des modèles, notamment aux plus larges échelles spatiales et sur le profil vertical (Mathieu *et al.*, 2015 ; He *et al.*, 2016 ; Balesdent *et al.*, sous presse). Il existe en effet une incertitude très forte sur les stocks de C eux-mêmes mais également sur les données d'entrées de ces modèles (paramètres pédologiques, occupation des sols, entrées de C, etc.). A ce titre, l'avancement du projet GlobalSoilMap qui ambitionne de fournir des cartes globales bien résolues des caractéristiques des sols (Arrouays *et al.*, 2014) constitue également un prérequis pour espérer mieux prendre en compte les mécanismes de séquestration dans les modèles de biosphère spatialisée.

3.3. Comment la modélisation de la minéralisation de la MO à micro-échelle pourrait permettre de décrire des flux de C macroscopiques ?

Une autre approche consiste à modéliser finement la minéralisation de la MO puis à rechercher comment ces modèles micro-échelle peuvent servir à renseigner utilement les modèles de dynamique du C opérant à des échelles plus larges (parcelles, paysage, globale). Par exemple, nous avons vu plus haut que les hétérogénéités spatiales à fine échelle, qui entraînent des conditions environnementales différentes pour les microorganismes du sol (humidité, pressions partielles de gaz), ou les distances entre micro-organismes et MO influencent grandement les vitesses de minéralisation des MO (voir section 1.2.1). S'il est connu que ces paramètres contraignent fortement la minéralisation de la MO à l'échelle microscopique (Monga et al., 2014 ; Vogel et al., 2015), ils ne sont pour l'instant pas pris en compte dans les modèles grande échelle. Cependant, la réalisation de ce changement d'échelle est une tâche difficile et constitue un vaste champ de recherche.

3.4. Quelles données existent pour contraindre les différentes approches visant à améliorer les prévisions d'évolution de stock de C du sol ?

Quel que soit le type d'approche adopté pour tenter de relier mécanismes de stabilisation et évolution des stocks de C du sol, il faut comparer les prédictions des approches à des données de terrain. L'évolution des stocks de C est ainsi difficile à détecter à court terme (< 10 ans), ce qui constitue un enjeu méthodologique pour la mise en œuvre du programme "4 pour 1 000". La détection de l'évolution des stocks de C implique actuellement des analyses répétées dans le temps sur des dispositifs de longue durée (Fornara et al., 2011) ou des chronoséquences (Pöplau et al., 2011). De surcroît, pour évaluer la généralité des prévisions d'une approche donnée, il est utile de comparer les prédictions à des données collectées pour des couverts végétaux variés dans des contextes pédo-climatiques diversifiés. A ce titre, les réseaux de sites tels le RMQS (Réseau de Mesure de la Qualité des Sols), RENECOFOR, les SOEREs, déjà évoqués plus haut, ou les réseaux de tours à flux sont particulièrement précieux. Les sites équipés de tours à flux permettent de disposer non seulement des stocks de C, des propriétés du sol et de l'historique de gestion du site, mais également des valeurs de flux de gaz entre l'atmosphère et l'écosystème considéré. De tels sites se sont développés ces dernières années et il en existe actuellement environ 600 à travers le monde pour une grande diversité d'écosystèmes. Grâce à ce nombre conséquent de sites, des synthèses de données pertinentes peuvent être réalisées.

Une étude récente a par exemple évalué l'évolution de la photosynthèse brute en prairie en fonction de la fertilisation azotée et du climat (précipitations et températures annuelles) (Gilmanov et al., 2010 ; Soussana et al., 2010). Ce même travail a également estimé la séquestration du C organique dans les sols de prairie en fonction de la fertilisation azotée, de la biomasse prélevée (pratiques culturales) et des conditions pédo-climatiques. D'autres synthèses de données sur les sites à tour à flux ont permis d'établir que les bilans de C sont plutôt contrôlés par les opérations sylvicoles dans les forêts jeunes et par les variations climatiques dans les forêts matures (Kowalski et al., 2004). Le stock de C organique dans le sol est d'autant plus grand que le nombre de jours de croissance des plantes est élevé (Granier et al., 2000).

Un autre exemple intéressant est l'utilisation des systèmes expérimentaux de type FACE (Free Air CO₂ Enrichment) qui augmentent artificiellement la concentration en CO₂ de l'atmosphère. Ce type d'essais est en place depuis maintenant plusieurs années et a apporté des informations de première importance sur la réponse des écosystèmes à l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Ainsworth et al., 2005). Concernant les sols, ils montrent que les stocks de C augmentent quand l'azote est disponible ou ne varient pas quand l'azote est limitant, et ceci malgré l'augmentation des entrées *via* la production de litière (Hungate et al., 2009). Ces données ont été confrontées à des sorties de modèle grande échelle pour différentes variables de sorties (Walker et al., 2015).

L'utilisation des réseaux de sites peut donc permettre à la fois d'estimer l'importance des mécanismes de stabilisation pour les stocks de C, de les hiérarchiser (exploration des bases de données), mais aussi de valider les approches visant à améliorer les prévisions d'évolution de stock de C du sol. Toutefois, les évolutions de stock de C du sol ne sont souvent pas observables avant plusieurs années. Ce point-clé met en exergue la nécessité absolue de pouvoir maintenir les sites de suivi sur le long terme.

En conclusion, améliorer la prise en compte dans les modèles des mécanismes de stabilisation des matières organiques des sols pour améliorer les prévisions d'évolution de stock de C du sol n'est pas une tâche aisée. Plusieurs approches ayant leurs attraits et leurs défauts peuvent être proposées. La construction d'indicateurs de stockage de C basés sur les mécanismes a la vertu de la simplicité mais si ces indicateurs reposent sur des bases scientifiques trop faibles, ils risquent d'avoir des valeurs prédictives très limitées car associées à de trop fortes incertitudes. Trouver un formalisme adapté et robuste pour implémenter la prise en compte de mécanismes dans les modèles grandes échelles est bien souvent une question de recherche à part entière. Un travail en commun des communautés scientifiques travaillant sur les mécanismes et sur la modélisation devrait permettre de mieux relier mécanismes de stabilisation et modélisation de la dynamique des stocks de C, seul moyen de

préciser les évolutions des stocks de C organique du sol dans un environnement changeant sur le moyen et long terme.

CONCLUSIONS

La solution privilégiée par l'initiative 4 pour 1 000 pour augmenter les stocks de C des sols consiste à augmenter les flux d'entrée de C dans les sols, *via* la mise en œuvre de pratiques de gestion adaptées aux conditions locales. Pourtant, les pratiques n'influencent pas uniquement les entrées, mais aussi les mécanismes de stabilisation et déstabilisation du C dans les sols et donc les sorties de C.

Les travaux récents ont permis de progresser dans la compréhension des mécanismes biotiques et abiotiques en jeu dans la stabilisation/déstabilisation du C organique du sol et de préciser leur importance relative.

Les apports végétaux souterrains ont un rôle majeur sur le stockage/déstockage du C du sol. Contrairement aux litières aériennes qui seraient très rapidement minéralisées, les apports racinaires contribueraient très largement aux entrées de C susceptibles d'être stabilisées dans les sols, mais peuvent également induire une surminéralisation des MO natives, notamment en cas de ressources nutritives limitées. Les apports végétaux alimentent et contrôlent, *via* leur composition chimique, la dynamique des compartiments labile et intermédiaire de C du sol. Ils agissent également sur le compartiment de C stable, mais indirectement, en favorisant la formation d'agrégats par l'intermédiaire de leurs racines et des associations mycorhiziennes. Les microorganismes et la faune du sol ont un rôle central dans les mécanismes de stockage/déstockage des matières organiques des sols car ils les consomment et transforment. Leur activité métabolique produit du CO₂ et CH₄ (déstockage) lors de leur consommation des matières organiques apportées (exogènes) et endogènes au sol. Cependant, il est considéré que l'action des organismes du sol produit globalement des composés secondaires qui contribuent *in fine* à la stabilisation du C dans les sols, soit par leur récalcitrance chimique, soit par les interactions qui s'établissent avec les ions et les surfaces minérales du sol. L'action des organismes est également indispensable pour recycler les nutriments, maintenir la biodiversité et l'équilibre des écosystèmes. L'ensemble de ces co-bénéfices des sols tend à privilégier les sols avec une forte activité biologique. Cependant, leur gestion repose sur un besoin de connaissance accru des mécanismes interagissant et souvent une plus grande technicité sur le plan opérationnel. Les pratiques préconisées par le 4 pour 1 000 devront tenir compte de tous les mécanismes biotiques antagonistes pour en orienter la résultante vers le stockage de C plutôt que vers sa minéralisation.

L'action des décomposeurs sur les matières organiques dépend de l'arrangement entre particules (minérales et organiques) et du réseau de pores dans lesquels circulent les

fluides, les décomposeurs et leurs enzymes. Les travaux récents ont également mis en évidence le rôle central des phases minérales qui protègent les MO. Ils ont toutefois démontré que toutes les surfaces minérales n'avaient pas la même capacité à accueillir des composés organiques et que le complexe organo-minéral évoluait au cours du temps, du fait des processus d'altération. Un certain nombre d'outils récemment développés devrait permettre des avancées importantes dans les années à venir pour la compréhension et la modélisation de l'influence de l'organisation de la matrice sol sur le stockage/déstockage de C.

L'effet des mécanismes de stabilisation des MO doit être étudié sur tout le profil de sol, y compris en profondeur (jusqu'au matériau parental), le système racinaire des plantes ayant une influence très importante. Les modèles de dynamique du C ne pourront donc pas se limiter à la couche superficielle du sol, qui n'est pas la seule impactée par les pratiques agricoles et l'usage des sols. Ces modèles devront tenter de trouver les indicateurs prenant explicitement en compte les différents compartiments du sol et ne plus considérer par exemple la composante microbienne comme une "boîte noire", et, enfin, considérer la faune du sol. La complexité de l'équation impliquant acteurs biologiques, interactions physiques, pédo-climats et pratiques rend d'autant plus primordiale la recherche et la validation d'indicateurs de ces mécanismes.

Cette synthèse a souligné trois caractéristiques essentielles pour les recherches futures sur le stockage de C dans les sols : la nécessité de sites expérimentaux sur le long terme, le besoin de données (paramètres des sols, usages et pratiques) fiables et précisément résolues, notamment aux larges échelles spatiales, et le besoin d'interactions pluridisciplinaires entre les chercheurs des champs de la science du sol et de l'écologie. En effet, il apparaît que si les différents mécanismes sont souvent étudiés séparément, dans un but de simplification indispensable, tous les mécanismes sont liés. Ce sont leurs interactions complexes qui vont déterminer la dynamique du C. Enfin, il est crucial de renforcer les interactions entre monde de l'opérationnel et monde académique afin de pouvoir identifier avec précision les verrous à étudier pour comprendre l'impact de la mise en œuvre de certaines pratiques agricoles sur le stockage de C, et pour diffuser les connaissances nouvellement acquises et les traduire en terme de recommandations pratiques.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient tous les participants à la journée du 10 mars 2016 organisée par le collectif CarboSMS : les discussions lors de cette journée ont enrichi les réflexions autour des exposés présentés. Nous remercions également les personnes interviewées sur le lien entre les pratiques et les mécanismes (Manuel Blouin, Camille Bréal, Aurélie Cambou, Patrice Canna-

vo, Marie Castagnet, Annie Duparque, Sabine Houot, Thomas Lerch, Dominique Masse, Anne-Sophie Perrin, Noémie Pousse, Thomas Turini, Laure Vidal-Beaudet). Ce travail a pu être mené grâce au soutien financier apporté par ResMO, l'ENS-PSL, le département de Géosciences de l'ENS, le CNRS, l'INSU, l'INRA, l'ANR-Dedycas et l'ANR-Soil3D. Nous remercions deux relecteurs anonymes pour leurs remarques constructives.

Nous remercions Dominique Arrouays, éditeur de *Etude et Gestion des sols* et Eric Lichtfouse, éditeur chez Springer, pour l'autorisation de préparer également une version anglaise de cet article soumise à *Environmental Chemistry Letters*.

BIBLIOGRAPHIE

- Ainsworth E. et Long S.P., 2005 - What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 165, pp. 351-71.
- Allison S.D., 2012 - A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecology Letters*, 15, pp. 1058-1070.
- Allison S.D., Wallenstein M.D. et Bradford M.A., 2010 - Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology. *Nature Geoscience*, 3, pp. 336-340.
- Amelung W., Brodowski S., Sandhage-Hofmann A. et Bol R., 2008 - Combining biomarker with stable isotope analyses for assessing the transformation and turnover of soil organic matter. *Advances in Agronomy*. Academic Press, Burlington, pp. 155-250.
- Andreetta A., Dignac M.-F. et Carnicelli S., 2013 - Biological and physico-chemical processes influence cutin and suberin biomarker distribution in two Mediterranean forest soil profiles. *Biogeochemistry*, 112, pp. 41-58.
- Andrew C.-D., Samuel A., Simon J. et Margaret S.T., 2013 - Heterogeneous global crop yield response to biochar : a meta-regression analysis. *Environmental Research Letter*, 8, pp. 44-49.
- Angers D.A., Arrouays D., Saby N.P.A. et Walter C., 2011 - Estimating and mapping the carbon saturation deficit of French agricultural topsoils. *Soil Use and Management*, 27, pp. 448-552.
- Armas-Herrera C.M., Dignac M.-F., Rumpel, C. Arbelo C.D. et Chabbi A., 2016 - Management effects on composition and dynamics of cutin and suberin in topsoil under agricultural use. *European Journal of Soil Science*, 67, pp. 360-373.
- Arrouays D., 1994 - Intérêt du fractionnement densimétrique des matières organiques en vue de la construction d'un modèle bi-compartimental d'évolution des stocks de carbone du sol. Exemple après défrichement et monoculture de maïs grain des sols de touyas. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, 318, pp. 787-793.
- Arrouays D., Grundy M.G., Hartemink A.E., Hempel J.W., Heuvelink G.B.M., Hong S.Y., Lagacherie P., Lelyk G. McBratney A.B., McKenzie N.J., Mendonca-Santos M.d.L., Minasny B., Montanarella L., Odeh I.O.A., Sanchez P.A., Thompson J.A. et Zhang G.-L., 2014 - GlobalSoilMap : Toward a Fine-Resolution Global Grid of Soil Properties. *Advances in Agronomy*, 125, pp. 93-134.
- Attard E., Le Roux X., Charrier X., Delfosse O., Guillaumeud N., Lemaire G. et Recous S., 2016 - Delayed and asymmetric responses of soil C pools and N fluxes to grassland/cropland conversions. *Soil Biology & Biochemistry*, 97, pp. 31-39.
- Augusto L., De Schrijver A., Vesterdal L., Smolander A., Prescott C. et Ranger J., 2015 - Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 90, pp. 444-466.
- Balesdent J. et Arrouays D., 1999 - Usage des terres et stockage de carbone dans les sols du territoire français. Une estimation des flux nets annuels pour la période 1900-1999. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, 85, n°6, pp. 265-277.
- Balesdent J. et Balabane M., 1996 - Major contribution of roots to soil carbon storage inferred from maize cultivated soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 28, pp. 1261-1263.
- Balesdent J., Derrien D., Fontaine S., Kirman S., Klumpp K., Loiseau P., Marol C., Nguyen C., Péan M., Person E. et Robin C., 2011 - Contribution de la rhizodéposition aux matières organiques du sol, quelques implications pour la modélisation de la dynamique du carbone. *Etude et Gestion des Sols*, 18, pp. 201-216.
- Balesdent J., Basile-Doelsch I., Chadoeuf J., Cornu S., Fekiacova et Z., Fontaine S., Guenet B., Hatté C. sous presse. *Renouvellement du carbone profond des sols cultivés : une estimation par compilation de données isotopiques*. *Biotechnologie Agronomie Société et Environnement*.
- Bardgett R.D., 2005 - *The biology of soil : a community and ecosystem approach*. OUP, Oxford, 256 p.
- Basile-Doelsch I., Amundson R., Stone W., Masiello C., Bottero J., Colin F., Masin F., Borschneck D. et Meunier J.D., 2005 - Mineral control of soil organic carbon dynamic in an allophanic soil (La Réunion). *European Journal of Soil Science*, 56, pp. 689-703.
- Basile-Doelsch I., Balesdent J. et Rose J., 2015 - Are interactions between organic compounds and nanoscale weathering minerals the key drivers of carbon storage in soils? *Environmental Science and Technology*, 49, pp. 3997-3998.
- Baumann K., Dignac M.-F., Rumpel C., Bardoux G., Sarr A., Steffens M. et Maron P.A., 2013 - Soil microbial diversity affects soil organic matter decomposition in a silty grassland soil. *Biogeochemistry*, 114, pp. 1-3.
- Beijerinck M.W., 1913 - De infusies en de ontdekking der bacterien. *In : Jaarboek van de Koninklijke Akademie van Wetenschappen (F. Müller, Amsterdam)*, pp. 1-28
- Bell T., Newman J.A., Silverman B.W., Turner S.L. et Lilley A.K., 2005 - The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature*, 436, pp. 1157-1160.
- Beniston J.W., DuPont S.T., Glover J.D., Lal R. et Dungait J.A.J., 2014 - Soil organic carbon dynamics 75 years after land-use change in perennial grassland and annual wheat agricultural systems. *Biogeochemistry*, 120, pp. 37-49.
- Berg B. et Ekbohm G., 1991 - Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest VII. *Canadian Journal of Botany*, 69, 1449-1456.
- Berg B., Davey M.P., De Marco A., Emmett B., Faituri M., Hobbie S.E., Johansson M.B., Liu C., McLaugherty C., Norell L., Rutigliano F.A., Vesterdal L. et De Santo A.V., 2010 - Factors influencing limit values for pine needle litter decomposition : a synthesis for boreal and temperate pine forest systems. *Biogeochemistry*, 100, pp. 57-73.
- Berg B., 2014 - Decomposition patterns for foliar litter - A theory for influencing factors. *Soil Biology & Biochemistry*, 78, pp. 222-232.
- Besnard E., Chenu C., Balesdent J., Puget P. et Arrouays D., 1996. Fate of particulate organic matter in soil aggregates during cultivation. *European Journal of Soil Science*, 47, pp. 495-503.
- Birouste M., Kazakou E., Blanchard A. et Roumet C., 2012. Plant traits and decomposition : are the relationships for roots comparable to those for leaves? *Annals of Botany*, 109, pp. 463-472.
- Blagodatskaya E. et Kuzyakov Y., 2008 - Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure : critical review. *Biology and Fertility of Soils*, 45, pp. 115-131.

- Bohlen J.P., Pelletier M.D., Groffman M.P., Fahey J.T. et Fisk C.M., 2004 - Influence of earthworm invasion on redistribution and retention of soil carbon and nitrogen in northern temperate forests. *Ecosystems*, 7, pp. 13-27.
- Bonkowski M., 2004 - Protozoa and plant growth : the microbial loop in soil revisited. *New Phytologist*, 162, pp. 617-631.
- Bonneville S., Morgan D.J., Schmalenberger A., Bray A., Brown A., Banwart S.A. et Benning L.G., 2011 - Tree-mycorrhiza symbiosis accelerate mineral weathering : Evidences from nanometer-scale elemental fluxes at the hypha-mineral interface. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75, pp. 6988-7005.
- Bossuyt H., Six J. et Hendrix P.F., 2004 - Rapid incorporation of carbon from fresh residues into newly formed stable microaggregates within earthworm casts. *European Journal of Soil Science*, 55, pp. 393-399.
- Bossuyt H., Six J. et Hendrix P.F., 2005 - Protection of soil carbon by microaggregates within earthworm casts. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, pp. 251-258.
- Brauman A., 2000 - Effect of gut transit and mound deposit on soil organic matter transformations in the soil feeding termite : a review. *European Journal of Soil Biology*, 36, pp. 117-125.
- Brown G.G., 1995 - How do earthworms affect microfloral and faunal community diversity. *Plant and Soil*, 170, pp. 209-231.
- Bruun T.B., Elberling B. et Christensen B.T., 2010 - Lability of soil organic carbon in tropical soils with different clay minerals. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, pp. 888-895.
- Cardinael R., Chevallier T., Barthès B., Saby N., Parent T., Dupraz C., Bernoux M. et Chenu C., 2015 - Impact of alley cropping agroforestry on stocks, forms and spatial distribution of soil organic carbon - A case study in a Mediterranean context. *Geoderma*, 259-260, pp. 288-299.
- Chapuis-Lardy L., Brauman A., Bernard L., Pablo A.L., Toucet J., Mano M.J., Weber L., Brunet D., Razafimbelo T., Chotte J.L. et Blanchart E., 2010 - Effect of the endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* on the microbial structure and activity related to CO₂ and N₂O fluxes from a tropical soil (Madagascar). *Applied Soil Ecology*, 45, pp. 201-208.
- Chenu C. et Stotzky G., 2002 - Interactions between microorganisms and soil particles : An overview. In : *Interactions between soil particles and microorganisms* (eds. P.M. Huang, J.M. Bollag & N. Senesi), pp. 3-40. Wiley and Sons, New York.
- Chenu C. et Plante A.F., 2006 - Clay-sized organo-mineral complexes in a cultivation chronosequence : revisiting the concept of the 'primary organo-mineral complex'. *European Journal of Soil Science*, 57, pp. 596-607.
- Chenu C., Garnier P., Monga O., Moyano F., Pot V., N. Nunan N. et Otten W., 2014a - Predicting the response of soil organic matter microbial decomposition to moisture. *Geophysical Research Abstracts*, vol 16, EGU2014-14981.
- Chenu C., Klumpp K., Bispo A., Angers D., Colenne C. et Metay A., 2014b - Stocker du carbone dans les sols agricoles : évaluation de leviers d'action pour la France. *Innovations Agronomiques*, 37, pp. 23-37.
- Chevallier T., Voltz M., Blanchart E., Chotte J.-L., Eschenbrenner V., Mahieu M. et Albrecht A., 2000 - Spatial and temporal changes of soil C after establishment of a pasture on a long-term cultivated vertisol (Martinique). *Geoderma*, 94, pp. 43-58.
- Chevallier T., Blanchart E., Girardin C., Mariotti A., Albrecht A. et Feller C., 2001 - The role of biological activity (roots, earthworms) in medium-term C dynamics in vertisol under a *Digitaria decumbens* (Gramineae) pasture. *Applied Soil Ecology*, 16, pp. 11-21.
- Chevallier T., Blanchart E., Albrecht A. et Feller C., 2004 - The physical protection of soil organic carbon in aggregates : a mechanism of carbon storage in a Vertisol under pasture and market gardening (Martinique, West Indies). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 103, pp. 375-387.
- Chevallier T., Woignier T., Toucet J., Blanchart E., 2010 - Organic carbon stabilization in the fractal pore structure of Andosols. *Geoderma*, 159, pp. 182-188.
- Chotte J.-L., Diouf M., Assigbetse K., Lesueur D., Rabary B. et Sall S., 2013 - Unexpected similar stability of soil microbial CO₂ respiration in 20-year manured and in unmanured tropical soils. *Environmental Chemistry Letters*, 11, pp. 135-142.
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A. et Lindahl B.D., 2013 - Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339, pp. 1615-1618.
- Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A., Stenlid J., Wardle D.A. et Lindahl B.D., 2015 - Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, 205, pp. 1525-1536.
- Conant R.T., Paustian K. et Elliott E.T., 2001 - Grassland management and conversion into grassland : effects on soil carbon. *Ecological Applications*, 11, pp. 343-355.
- Cotrufo M. F., Soong J. L., Horton A. J., Campbell E. E., Haddix M., Wall D. H. et Parton A.J., 2015 - Formation of soil organic matter *via* biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 8, pp. 776-780.
- Craine J.M., Wedin D.A., Chapin F.S. et Reich P.B., 2003 - Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology*, 165, pp. 85-100.
- Curtis T.P. et Sloan W.T., 2005 - Exploring microbial diversity— A vast below. *Science*, 309, pp. 1331-1333.
- Decaëns T., Galvis J.H. et Amezcuita E., 2001 - Propriétés des structures produites par les ingénieurs écologiques à la surface du sol d'une savane colombienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série III - Sciences de la Vie*, 324, pp. 465-477.
- Derrien D., Marol C., Balabane M. et Balesdent J., 2006 - The turnover of carbohydrates in a cultivated soil estimated by ¹³C natural abundances. *European Journal of Soil Science*, 57, pp. 547-557.
- Derrien D., Plain C., Courty P.-E., Gelhaye L., Moerdijk-Poortvliet T.C.W., Thomas F., Versini A., Zeller B., Koutika L.S., Boschker H.T.S. et Epron D., 2014 - Does the addition of labile substrate destabilise old soil organic matter? *Soil Biology & Biochemistry*, 76, pp. 149-160.
- Dignac M.-F., Kögel-Knabner I., Michel K., Matzner E. et Knicker H., 2002 - Chemistry of soil organic matter as related to C/N in Norway spruce forest (*Picea abies* (L.) Karst.) floors and mineral soils. *Journal of Plant nutrition and Soil Science*, 165, pp. 281-289.
- Dimassi B., Cohan J.P., Labreuche J. et Mary, B., 2013 - Changes in soil carbon and nitrogen following tillage conversion in a long-term experiment in Northern France. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 169, pp. 12-20.
- Don A., Steinberg B., Schöning I., Pritsch K., Joschko M., Gleixner G. et Schulze E.-D., 2008 - Organic carbon sequestration in earthworm burrows. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, pp. 1803-1812.
- Don A., Riedenberg C. et Gleixner, G., 2013 - Unexpected control of soil carbon turnover by soil carbon concentration. *Environmental Chemistry Letters*, 11, pp. 407-413.
- Dungait J.A.J., Hopkins D.W., Gregory A.S. et Whitmore A.P., 2012 - Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, 18, pp. 1781-2088.
- DuPont S.T., Beniston, J., Glover, J.D., Hodson, A., Culman, S.W., Lal R. et Ferris H., 2014 - Root traits and soil properties in harvested perennial grassland, annual wheat, and never-tilled annual wheat. *Plant and Soil*, 381, pp. 405-420.
- Edmondson J.I., Davies Z.G., McHugh N., Gaston K.J. et Leake J.R., 2012 - Organic carbon hidden in urban ecosystems. *Scientific Reports*, 2, 963.

- Eglin T., Ciais P., Piao S.L., Barre P., Bellassen V., Cadule P., Chenu C., Gasser T., Koven C., Reichstein M. et Smith P., 2010 - Historical and future perspectives of global soil carbon response to climate and land-use changes. *Tellus-B*, 62, pp. 700-718.
- Erktan A., Cécillon L., Graf F., Roumet C., Legout C. et Rey F., 2016 - Increase in soil aggregate stability along a Mediterranean successional gradient in severely eroded gully bed ecosystems : combined effects of soil, root traits and plant community characteristics. *Plant and Soil*, 398, pp. 121-137.
- Etema C. et Wardle D.A., 2002 - Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, pp. 177-183.
- Falconer R. E., Battaia G., Schmidt S., Baveye P., Chenu C. et Otten W., 2015 - Microscale heterogeneity explains experimental variability and non-linearity in soil organic matter mineralisation. *PLoS ONE*, 10, pp. 1-12.
- Falconer R.E., Bown J.L., White N. A. et Crawford J. W., 2007 - Biomass recycling : A key to efficient foraging by fungal colonies. *Oikos*, 116, pp. 1558-1568.
- Feller C. et Chenu C., 2012 - Les inter-actions bio-organo-argileuses et la stabilisation du carbone dans les sols. *Etude et Gestion des Sols*, 19, pp. 235-248.
- Fernandez C.W. et Kennedy P.G., 2015 - Moving beyond the black-box : fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils. *New Phytologist*, 205, pp. 1378-1380.
- Fernandez C.W., Langley J.A., Chapman S., McCormack M.L. et Koide R.T., 2016 - The decomposition of ectomycorrhizal fungal necromass. *Soil Biology & Biochemistry*, 93, pp. 38-49.
- Fontaine S. et Barot S., 2005 - Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation. *Ecology Letters*, 8, pp. 1075-1087.
- Fontaine S., Bardoux G., Benest D., Verdier B., Mariotti A. et Abbadie L., 2004 - Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecology Letters*, 7, pp. 314-320.
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B. et Rumpel C., 2007 - Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450, pp. 277-280.
- Fontaine S., Henault C., Aamor A., Bdioui N., Bloor J.M.G., Maire V., Mary B., Revalliot S. et Maron P.A., 2011 - Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, pp. 86-96.
- Fornara D.A., Steinbeiss S., McNamara N.P., Gleixner G., Oakley S., Poulton P.R., Macdonald A.J. et Bardgett R.D., 2011 - Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of liming to permanent grassland. *Global Change Biology*, 17, pp. 1925-1934.
- Freschet G., Masse D., Hien E., Sall S. et Chotte J.L., 2008 - Long-term changes in organic matter and microbial properties resulting from manuring practices in an arid cultivated soil in Burkina Faso. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123, pp. 175-184.
- Freschet G.T., Cornwell W.K., Wardle D.A., Elumeeva T.G., Liu W., Jackson B.G., Onipchenko V.G., Soudzilovskaia N.A., Tao J.P. et Cornelissen J.H.C., 2013 - Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101, pp. 943-952.
- Freschet G.T., Violle, C. Roumet C. et Garnier E. (sous presse). Interactions entre le sol et la végétation : structure des communautés de plantes et fonctionnement du sol. In Lemanceau P. & Blouin M. (Eds) *Les sols au cœur de la zone critique* : Ecologie.
- Friedlingstein P., Cox P., Betts R., Bopp L., Von Bloh W., Brovkin V., Cadule P., Doney S., Eby M., Fung I., Bala G., John J., Jones C., Joos F., Kato T., Kawamiya M., Knorr W., Lindsay K., Matthews H.D., Raddatz T., Rayner P., Reick C., Roeckner E., Schnitzler K.G., Schnur R., Strassmann K., Weaver A.J., Yoshikawa C. et Zeng N., 2006 - Climate-carbon cycle feedback analysis : Results from the C⁴MIP model intercomparison. *Journal of Climate*, 19, pp. 3337-3353.
- Gans J., Wolinsky M. et Dunbar J., 2005 - Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil. *Science*, 309, pp. 1387-1390.
- Garcia-Pausas J., Casals P., Rovira P., Vallecillo S., Sebastià M.-T. et Romanya J., 2012 - Decomposition of labelled roots and root-C and -N allocation between soil fractions in mountain grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 49, pp. 61-69.
- Gardi C., Montanarella L., Arrouays D., Bispo A., Lemanceau P., Jolivet C., Mulder C., Ranjard L., Rombke J., Rutgers M. et Menta C., 2009 - Soil biodiversity monitoring in Europe : ongoing activities and challenges. *European Journal of Soil Science*, 60, pp. 807-819.
- Geyer K. M., Kyker-Snowman E., Grandy A. S. et Frey S. D., 2016 - Microbial carbon use efficiency : accounting for population, community, and ecosystem-scale controls over the fate of metabolized organic matter. *Biogeochemistry*, 127, pp. 173-188.
- Gignoux J., House J., Hall D., Masse D., Nacro H.B. et Abbadie L., 2001 - Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition : the SOMKO model. *Global Ecology and Biogeography*, 10, pp. 639-660.
- Gilmanov T. G., Aires L., Barcza Z., Baron V.S., Belelli L., Beringer J., Billesbach D., Bonal D., Bradford J., Ceschia E., Cook D., Corradi C., Frank A., Gianelle D., Gimeno C., Gruenwald T., Guo H.Q., Hanan N., Haszpra L., Heilman J., Jacobs A., Jones M.B., Johnson D.A., Kiely G., Li S.G., Magliulo V., Moors E., Nagy Z., Nasyrov M., Owensby C., Pinter K., Pio C., Reichstein M., Sanz M.J., Scott R., Soussana J.-F., Stoy P.C., Svejcar T., Tuba Z. et Zhou G.S., 2010 - Productivity, respiration, and light-response parameters of world grassland and agroecosystems derived from flux-tower measurements. *Rangeland Ecology & Management*, 63, pp. 16-39.
- Golchin A., Oades J.M., Skjemstad J.O. et Clarke P., 1994 - Soil structure and carbon cycling. *Australian Journal of Soil Research*, 32, pp. 1043-1068.
- Granier A., Ceschia E., Damesin C., Dufrene E., Epron D., Gross P., Lebaube S., Le Dantec V., Le Goff N., Lemoine D., Lucot E., Ottorini J.-M., Pontailier J.-Y. et Saugier B., 2000 - The carbon balance of a young Beech forest. *Functional Ecology*, 14, pp. 312-325.
- Griffiths B.S., Hallett P.D., Kuan H.L., Gregory A.S., Watts C.W. et Whitmore A.P., 2008 - Functional resilience of soil microbial communities depends on both soil structure and microbial community composition. *Biology and Fertility of Soils*, 44, pp. 745-754.
- Griffiths B.S., Ritz K., Wheatley R., Kuan H.L., Boag B., Christensen S., Ekelund F., Sorensen S.J., Muller S. et Bloem J., 2001 - An examination of the biodiversity-ecosystem function relationship in arable soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, pp. 1713-1722.
- Guenet B., Eglin T., Vasilyeva N., Peylin P., Ciais P. et Chenu C., 2013 - The relative importance of decomposition and transport mechanisms in accounting for soil organic carbon profiles. *Biogeosciences*, 10, pp. 2379-2392.
- Guenet B., Camino-Serrano M., Ciais P., Tifafi M., Maignan F., Soong J.L., Janssens I.A., soumis. Impact of priming on global carbon emissions from soils.
- Guisan A. et Zimmermann N.E., 2000 - Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, pp. 147-186.
- Guo L.B. et Gifford R.M., 2002 - Soil carbon stocks and land use change : a meta analysis. *Global Change Biology*, 8, pp. 345-360.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. et Li Y., 2005 - Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water : a review. *Progress in Physical Geography*, 29, pp. 189-217.

- Haddix M.L., Paul E.A. et Cotrufo M.F., 2016 - Dual, differential isotope labeling shows the preferential movement of labile plant constituents into mineral-bonded soil organic matter. *Global Change Biology*, 22, pp. 2301-2312.
- Han P., Zhang W., Wang G., Sun W. et Huang Y., 2016 - Changes in soil organic carbon in croplands subjected to fertilizer management : a global meta-analysis. *Nature Scientific Reports*, 6, 27199.
- Hawksworth D.L., 1991 - The fungal dimension of biodiversity : magnitude, significance, and conservation, *Mycological Research*, 95, pp. 641-655.
- Hargreaves J.C., Adl M.S. et Warman P.R., 2008 - A review of the use of composted municipal solid waste in agriculture. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 123, pp. 1-14.
- Hassink J., 1997 - The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil*, 191, pp. 77-87.
- He Y., Trumbore S.E., Torn M.S., Harden J.W., Vaughn L.J., Allison S.D. et Randerson J.T., 2016 - Radiocarbon constraints imply reduced carbon uptake by soils during the 21st century. *Science*, 353, pp. 1419-1424.
- Hedde M., Lavelle P., Joffre R., Jimenez J.J. et Decaens T., 2005 - Specific functional signature in soil macro-invertebrate biostructures. *Functional Ecology*, 19, pp. 785-793.
- Henin S. et Dupuis M., 1945 - Essai de balance de la matière organique du sol. *Annales Agronomiques*, 1, pp. 6-26.
- Ho A., de Roy K., Thas O., De Neve J., Hoefman S., Vandamme P., Heylen K. et Boon N., 2014 - The more, the merrier : heterotroph richness stimulates methanotrophic activity. *ISME Journal*, 8, pp. 1945-1948.
- Hungate B.A., van Groenigen K.-J., Six J., Jastrow J.D., Luo Y.Q., de Graaff M.A., van Kessel C. et Osenberg C.W., 2009 - Assessing the effect of elevated carbon dioxide on soil carbon : a comparison of four meta-analyses. *Global Change Biology*, 15, pp. 2020-2034.
- IPCC, 2013 - Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel.
- IPCC, 2006 - 2006 IPCC Guidelines for national greenhouse gas inventories, prepared by the national greenhouse gas inventories programme, Eggleston H.S., Buendia L., Miwa K., Ngara T. and Tanabe K. (eds). Published : IGES, Japan.
- Jandl R., Lindner M., Vesterdal L., Bauwens B., Baritz R., Hagedorn F., Johnson D.W., Minkinen K. et Byrne K.A., 2006 - How strongly can forest management influence soil carbon sequestration?, *Geoderma*, 137, pp. 253-268.
- Janssens I. A., Dieleman W., Luysaert S., Subke J. A., Reichstein M., Ceulemans R., Ciais P., Dolman A.J., Grace J., Matteucci G., Papale D., Piao S.L., Schulze E.D., Tang J. et Law B.E., 2010 - Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, pp. 315-322.
- Jiménez J.J., Decaens T. et Lavelle P., 2008 - C and N concentrations in biogenic structures of a soil-feeding termite and a fungus-growing ant in the Colombian savannas. *Applied Soil Ecology*, 40, pp. 120-128.
- Jobbágy E.G. et Jackson R.B., 2000 - The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 10, pp. 423-436.
- Joimel S., Cortet J., Jolivet C. C., Saby N. P. A., Chenot E. D., Branchu P., Consaès J.N., Lefort C. et Schwartz C., 2016 - Physico-chemical characteristics of topsoil for contrasted forest, agricultural, urban and industrial land uses in France. *Science of the Total Environment*, 545, pp. 40-47.
- Jolivet C., Arrouays D., Lévêque J., Andreux F. et Chenu C., 2003 - Organic carbon dynamics in soil particle-size separates of temperate forest Spodosols converted to maize cropping. *European Journal of Soil Science*, 54, pp. 257-268.
- Jonard M., Nicolas M., Coomes D.A., Caignet I., Saenger A. et Ponette Q., 2017 - Forest soils in France are sequestering substantial amounts of carbon. *Science of the Total Environment* 574, pp. 616-628.
- Jones D.L., Nguyen C. et Finlay R.D., 2009 - Carbon flow in the rhizosphere : carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil*, 321, pp. 5-33.
- Jouquet P., Ngo T.P., Nguyen H.H., Henry-des-Tureaux T., Chevallier T. et Duc T.T., 2011 - Laboratory investigation of organic matter mineralization and nutrient leaching from earthworm casts produced by *Amyntas khami*. *Applied Soil Ecology*, 47, pp. 24-30.
- Juarez S., Nunan N., Duda A.-C., Pouteau V., Schmidt S., Hapca S. et Chenu C., 2013 - Effects of different soil structures on the decomposition of native and added organic carbon. *European Journal of Soil Biology*, 58, pp. 81-90.
- Kawano M. et Tomita K., 2001 - TEM-EDX, study of weathered layers on the surface of volcanic glass, bytownite, and hypersthene in volcanic ash from Sakurajima volcano, Japan. *American Mineralogist*, 86, pp. 284-292.
- Keiluweit M., Nico P., Harmon M.E., Mao J., Pett-Ridge J. et Kleber M., 2015a - Long-term litter decomposition controlled by manganese redox cycling. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, pp. 5253-5260.
- Keiluweit M., Bougoure J.J., Nico P.S., Pett-Ridge J., Weber P.K. et Kleber M., 2015b - Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5, pp. 588-595.
- Khomo L., Trumbore S., Bern C. R. et Chadwick O. A., 2016 - Timescales of C turnover in soils with mixed crystalline mineralogies, Kruger National Park, South Africa. *SOIL Discussions*, doi:10.5194/soil-2016-31.
- Killham K., Amato M. et Ladd J. N., 1993 - Effect of substrate location in soil and soil pore-water regime on carbon turnover. *Soil Biology & Biochemistry*, 25, pp. 57-62.
- Kleber M., Sollins P. et Sutton R., 2007 - A conceptual model of organo-mineral interactions in soils : Self-assembly of organic molecular fragments into zonal structures on mineral surfaces. *Biogeochemistry*, 85, pp. 9-24.
- Köchy M., Hiederer R. et Freibauer A., 2015 - Global distribution of soil organic carbon - Part 1 : Masses and frequency distributions of SOC stocks for the tropics, permafrost regions, wetlands, and the world. *SOIL*, 1, pp. 351-365.
- Kleber M., Eusterhues K., Keiluweit M., Mikutta C., Mikutta R. et Nico P.S., 2015 - Chapter One - Mineral-organic associations : formation, properties, and relevance in soil environments. *In* : Donald, L.S. (Ed.), *Advances in Agronomy*. Academic Press, pp. 1-140.
- Kögel-Knabner I., Guggenberger G., Kleber M., Kandeler E., Kalbitz K., Scheu S., Eusterhues K. et Leinweber P., 2008 - Organo-mineral associations in temperate soils : Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171, pp. 61-82.
- Kowalski A.S., Loustau D., Berbigier P., Manca G., Tedeschi V., Borghetti M., Valentini R., Kolari P., Berninger F., Rannik U., Hari P., Rayment M., Mencuccini M., Moncrieff J. et Grace J., 2004 - Paired comparisons of carbon exchange between undisturbed and regenerating stands in four managed forests in Europe. *Global Change Biology*, 10, pp. 1707-1723.
- Kulak M., Graves A. et Chatterton J., 2013 - Reducing greenhouse gas emissions with urban agriculture : A Life Cycle Assessment perspective. *Landscape and Urban Planning*, 111, pp. 68-78.
- Kuzyakov Y. et Domanski G., 2000 - Carbon input by plants into the soil. *Review. Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163, pp. 421-431.
- Lal R. et Augustin B. (Eds.) 2011 - Carbon sequestration in urban ecosystems. Springer Science & Business Media.
- Langley J.A., Chapman S.K. et Hungate B.A., 2006 - Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition : the post-mortem fungal legacy. *Ecology Letters*, 9, pp. 955-959.
- Lashermes G., Gainvors-Claisse A., Recous S. et Bertrand I., 2016 - Enzymatic strategies and carbon use efficiency of a litter-decomposing fungus grown on maize leaves, stems, and roots. *Frontiers in Microbiology*, 7, doi : 10.3389/fmicb.2016.01315.
- Lashermes G., Nicolardot B., Parnaudeau V., Thuries L., Chaussod R., Guillotin M.L., Lineres M., Mary B., Metzger L., Morvan T., Tricaud A., Villette C.

- et Houot S., 2009 - Indicator of potential residual carbon in soils after exogenous organic matter application. *European Journal of Soil Science*, 60, pp. 297-310.
- Le Bayon R.C. et Binet F., 2006 - Earthworms change the distribution and availability of phosphorous in organic substrates. *Soil Biology & Biochemistry*, 38, pp. 235-246.
- Le Bissonnais Y., Cerdan O., Lecomte V., Benkhadra H., Souchère V. et Martin P., 2005 - Variability of soil surface characteristics influencing runoff and interrill erosion. *CATENA*, 62, pp. 111-124.
- Le Quéré C., Moriarty R., Andrew R. M., Peters G. P., Ciais P., Friedlingstein P., Jones S.D., Sitch S., Tans P., Arneeth A., Boden T.A., Bopp L., Bozec Y., Canadell J.G., Chini L.P., Chevallier F., Cosca C.E., Harris I., Hoppema M., Houghton R.A., House J.I., Jain A.K., Johannessen T., Kato E., Keeling R.F., Kitidis V., Goldewijk K.K., Koven C., Landa C.S., Landschutzer P., Lenton A., Lima I.D., Marland G., Mathis J.T., Metz N., Nojiri Y., Olsen A., Ono T., Peng S., Peters W., Pfeil B., Poulter B., Raupach M.R., Regnier P., Rodenbeck C., Saito S., Salisbury J.E., Schuster U., Schwinger J., Seferian R., Segsneider J., Steinhoff T., Stocker B.D., Sutton A.J., Takahashi T., Tilbrook B., van der Werf G.R., Viogy N., Wang Y.P., Wanninkhof R., Wiltshire A. et Zeng N., 2015 - Global carbon budget 2014. *Earth System Science Data*, 7, pp. 47-85
- Lehmann J. et Kleber M., 2015 - The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528, pp. 60-68.
- Lienhard P., Terrat S., Mathieu O., Levêque J., Chemidlin Prévost-Bouré N., Nowak V., Régner T., Favre C., Sayphoummie S., Panyasiri K., Tivet F., Ranjard L. et Maron P.-A., 2013 - Soil microbial diversity and C turnover modified by tillage and cropping in Laos tropical grassland, *Environmental Chemistry Letters*, 11, pp. 391-398.
- Levard C., Doelsch E., Basile-Doelsch I., Abidin Z., Miche H., Masion A., Rose J., Borschneck D. et Bottero J.Y., 2012 - Structure and distribution of allophanes, imogolite and proto-imogolite in volcanic soils. *Geoderma*, 183-184, pp. 100-108.
- Li Q., Yu P.J., Li G.D. et Zhou D.W., 2016 - Grass-legume ratio can change soil carbon and nitrogen storage in a temperate steppe grassland, *Soil & Tillage Research*, 157, pp. 23-31.
- Löhnis F., 1926 - Nitrogen availability of green manures. *Soil Science*, 22, pp. 253-290.
- Louis B.P., Maron P.-A., Viaud V., Leterme P. et Menasseri-Aubry S., 2016 - Soil C and N models that integrate microbial diversity. *Environmental Chemistry Letters*, 14, pp. 331-344.
- Lubbers I.M., van Groenigen K.J., Fonte S.J., Six J., Brussaard L. et van Groenigen J.W., 2013 - Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nature Climate Change*, 3, pp. 1-8.
- Luo Z., Wang E. et Sun O.J., 2010 - Can no-tillage stimulate carbon sequestration in agricultural soils? A meta-analysis of paired experiments. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139, pp. 224-231.
- Luo Y., Ahlström A., Allison S.D., Batjes N.H., Brovkin V., Carvalhais N., Chappell A., Ciais P., Davidson EA, Finzi A., Georgiou K., Guenet B., Hararuk O., Harden J.W., Il Y., Hopkins F., Jiang L., Koven C., Jackson R.B., Jones C.D., Lara M.J., Liang J., McGuire A.D., Parton W, Peng C, Randerson J.T., Salazar A., Sierra C.A., Smith M.J, Tian H, Todd-Brown KEO, Déchiré M, van Groenigen K.J., Wang Y.P., Owest T.O., Wei Y., Wieder W.R., Xia J., Xia X., Xiaofeng X. et Zhou T., 2016 - Toward more realistic projections of soil carbon dynamics by Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, 30, pp. 40-56.
- Lutfalla S., 2015 - Persistence à long terme des matières organiques dans les sols : caractérisation chimique et contrôle minéralogique. Thèse de doctorat en Sciences de l'Environnement. Université Paris Saclay.
- Machinet G.E., Bertrand I., Barriere Y., Chabbert B. et 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 & Biochemistry*, 43, pp. 1544-1552.
- Manlay R.J., Freschet G.T., Abbadie L., Barbier B., Chotte J.-L., Feller C., Leroy M. et Serpantié G., 2016 - Séquestration du C et usage durable des terres en savane ouest-africaine : synergie ou antagonisme ? In Sall S., Bernoux M. et Brossard M. (Eds.) *Carbone des sols d'Afrique et de Madagascar et pratiques de gestion*.
- Manzoni S., Taylor P., Richter A., Porporato A. et Agren, G.I., 2012 - Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 196, pp. 79-91.
- Mariani L., Jimenez J.J., Asakawa N., Thomas R.J. et Decaens T., 2007a - What happens to earthworm casts in the soil? A field study of C and N dynamics in neotropical savannahs. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, pp. 757-767.
- Mariani L., Jimenez J.J., Torres E.A., Amezcua E. et Decaens T., 2007b - Rainfall impact effects on ageing casts of a tropical anecic earthworm. *European Journal of Soil Science*, 58, pp. 1525-1534.
- Maron P.A., Ranjard L., Mougél C. et Lemanceau P., 2007 - Metaproteomics : a new approach for studying functional microbial ecology. *Microbial Ecology*, 53, pp. 486-493.
- Maron P.A., Mougél C. et Ranjard L., 2011 - Soil microbial diversity : spatial overview, driving factors and functional interest. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Biologie, Série II*, 334, pp. 403-411.
- Marschner B., Brodowski S., Dreves A., Gleixner G., Gude A., Grootes P.M., Hamer U., Heim A., Jandl G., Ji R., Kaiser K., Kalbitz K., Kramer C., Leinweber P., Rethemeyer J., Schäffer A., Schmidt M.W.I., Schwark L. et Wiesenberg G.L.B., 2008 - How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171, pp. 91-110.
- Martin M. P., Wattenbach M., Smith P., Meersmans J., Jolivet C., Boulonne L. et Arrouays D., 2011 - Spatial distribution of soil organic carbon stocks in France. *Biogeosciences*, 8, pp. 1053-1065.
- Martins M.d.R. et Angers D.A., 2015 - Different plant types for different soil ecosystem services. *Geoderma*, 237-238, pp. 266-269.
- Martens D. A., 2000 - Plant residue biochemistry regulates soil carbon cycling and carbon sequestration. *Soil Biology & Biochemistry* 32, pp. 361-369.
- Mathieu J. A., Hatté C., Balesdent J. et Parent É., 2015 - Deep soil carbon dynamics are driven more by soil type than by climate : a worldwide meta-analysis of radiocarbon profiles. *Global Change Biology*, 21, pp. 4278-4292.
- McGill W.B., 1996 - in *Evaluation of Soil Organic Matter Models*, eds Powlson DS, Smith P, Smith JU. (Springer, Rothamsted), pp. 111-132.
- Mendez-Millan M., Dignac M.-F., Rumpel C., Rasse D.P. et Derenne S., 2010 - Molecular dynamics of shoot vs. root biomarkers in an agricultural soil estimated by natural abundance ¹³C labelling. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, pp. 169-177.
- Mendez-Millan M., Dignac M.-F., Rumpel C., Rasse D.P., Bardoux G. et Derenne S., 2012 - Contribution of maize root derived-C to soil organic carbon throughout an agricultural soil profile assessed by compound-specific ¹³C analysis. *Organic Geochemistry*, 42, pp. 1502-1511.
- Mikutta R., Kleber M., Torn M. et Jahn R., 2006 - Stabilization of soil organic matter : association with minerals or chemical recalcitrance? *Biogeochemistry*, 77, pp. 25-56.
- Miller A.E., Schimel J.P., Meixner T., Sickman J.O. et Melack J.M., 2005. Episodic rewetting enhances carbon and nitrogen release from chaparral soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, pp. 2195-2204.
- Miltner A., Bombach P., Schmidt-Brucken B. et Kastner M., 2012 - SOM genesis : microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111, pp. 41-55.
- Monard C., Mchergui C., Nunan N., Martin-Laurent F. et Vieublé-Gonod L., 2012 - Impact of soil matrix potential on the fine-scale spatial distribution

- bution and activity of specific microbial degrader communities. *FEMS Microbiology Ecology*, 81, pp. 673-683
- Monga O., Bousso M., Garnier P. et Pot V., 2008 - 3-D geometrical structures and biological activity : application to soil organic matter microbial decomposition in pore space. *Ecological Modelling*, 216, pp. 291-302.
- Monga O., Garnier P., Pot V., Coucheny E., Nunan N., Otten W. et Chenu C., 2014 - Simulating microbial degradation of organic matter in a simple porous system using the 3-D diffusion-based model MOSAIC. *Biogeosciences*, 11, pp. 2201-2209.
- Moorhead D., Lashermes G., Recous S. et Bertrand I., 2014 - Interacting microbe and litter quality controls on litter decomposition : A modeling analysis. *PLoS ONE* 9(9): e108769. doi :10.1371/journal.pone.0108769.
- Moorhead D.L. et Sinsabaugh R.L., 2006 - A theoretical model of litter decay and microbial interaction. *Ecological Monographs*, 76, pp. 151-174.
- Mooshammer M., Wanek W., Zechmeister-Boltenstern S. et Richter A., 2014 - Stoichiometric imbalances between terrestrial decomposer communities and their resources : mechanisms and implications of microbial adaptations to their resources. *Frontiers in Microbiology*, 5, p. 22.
- Mora P., Miambi E., Jimenez J.J., Decaens T. et Rouland C., 2005 - Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, pp. 1043-1048.
- Nannipieri P., Ascher M.T., Ceccherini M.T., Landi L., Pietramellara G. et Renella G., 2003 - Microbial diversity and soil functions. *European Journal of Soil Science*, 54, pp. 655-670.
- Noirot-Cosson P.E., Vaudour E., Gilliot J.-M., Gabrielle B. et Houot S., 2016 - Modelling the long-term effect of urban waste compost applications on carbon and nitrogen dynamics in temperate cropland. *Soil Biology & Biochemistry*, 94, pp. 138-153.
- O'Rourke S.M., Angers D.A., Holden N.M. et McBratney A.B., 2015 - Soil organic carbon across scales. *Global Change Biology*, 21, pp. 3561-3574.
- Osono T. et Takeda H., 2006 - Fungal decomposition of Abies needle and Betula leaf litter. *Mycologia*, 98, pp. 172-179.
- Pajor R., Falconer R., Hapca S. et Otten W., 2010 - Modelling and quantifying the effect of heterogeneity in soil physical conditions on fungal growth. *Biogeosciences*, 7, pp. 3731-3740.
- Paradelo R., Virto I. et Chenu C., 2015 - Net effect of liming on soil organic carbon stocks : A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 202, pp. 98-107.
- Paustian K., Lehmann J., Ogle S., Reay D., Robertson G. P. et Smith P., 2016 - Climate-smart soils. *Nature*, 532, pp. 49-57.
- Pellerin S., Bamière L., Angers D., Béline F., Benoît M., Butault J.P., Chenu C., Colenne-David C., De Cara S., Delame N., Doreau M., Dupraz P., Faverdin P., Garcia-Launay F., Hassouna M., Hénault C., Jeuffroy M.H., Klumpp K., Metay A., Moran D., Recous S., Samson E., Savini I. et Pardon L., 2013 - Quelle contribution de l'agriculture française à la réduction des émissions de gaz à effet de serre ? Potentiel d'atténuation et coût de dix actions techniques. Synthèse du rapport d'étude, INRA (France), 92 p.
- Peltre C., Christensen B.T., Dragon S., Icard C., Kätterer T. et Houot S., 2012 - RothC simulation of carbon accumulation in soil after repeated application of widely different organic amendments. *Soil Biology & Biochemistry*, 52, pp. 49-60.
- Perveen N., Barot S., Alvarez G., Klumpp K., Martin R., Rapaport A., Herfurth D., Louault F. et Fontaine S., 2014 - Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change : a modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biology*, 20, pp. 1174-1190.
- Pinheiro M., Garnier P., Beguet J., Martin-Laurent F. et Vieublé-Gonod L., 2015 - The millimetre-scale distribution of 2,4-D and its degraders drives the fate of 2,4-D at the soil core scale. *Soil Biology & Biochemistry*, 88, pp. 90-100.
- Plante A.F., Fernández J.M., Haddix M.L., Steinweg J.M. et Conant R.T., 2011 - Biological, chemical and thermal indices of soil organic matter stability in four grassland soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, pp. 1051-1058.
- Plante A.F. et McGill W.B., 2002 - Soil aggregate dynamics and the retention of organic matter in laboratory-incubated soil with differing simulated tillage frequencies. *Soil & Tillage Research*, 66, pp. 79-92.
- Poirier V., Angers D.A. et Whalen J.K., 2014 - Formation of millimetric-scale aggregates and associated retention of ¹³C-¹⁵N-labelled residues are greater in subsoil than topsoil. *Soil Biology & Biochemistry*, 75, pp. 45-53.
- Poorter H., Jagodzinski A.M., Ruiz-Peinado R., Kuyah S., Luo Y., Oleksyn J., Usoltsev V.A., Buckley T.N., Reich, P.B. et Sack L., 2015 - How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents. *New Phytologist*, 206, pp. 1188-1190.
- Pöplau C., Don A., Vesterdal L., Leifeld J., Van Wesemael B. A. S., Schumacher J. et Gensior A., 2011 - Temporal dynamics of soil organic carbon after land-use change in the temperate zone-carbon response functions as a model approach. *Global Change Biology*, 17, pp. 2415-2427.
- Prieto I., Stokes A. et Roumet C., 2016 - Root functional parameters predict fine root decomposability at the community level. *Journal of Ecology*, 104, pp. 725-733.
- Qian Y. et Follett R.F., 2002 - Assessing soil carbon sequestration in turfgrass systems using long-term soil testing data. *Agronomy Journal*, 94, pp. 930-935.
- Ransom B., Kim D., Kastner M. et Wainwright S., 1998 - Organic matter preservation on continental slopes : importance of mineralogy and surface area. *Geochimica and Cosmochimica Acta*, 62, pp. 1329-1345.
- Rasse D.P., Rumpel C. et Dignac M.-F., 2005 - Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, 269, pp. 341-356.
- Raynaud X. et Nunan N., 2014 - Spatial ecology of bacteria at the microscale in soil. *PLoS ONE*, 9(1). doi.org/10.1371/journal.pone.0087217.
- Remusat L., Hatton P.J., Nico P.S., Zeller B., Kleber M. et Derrien D., 2012 - NanoSIMS study of organic matter associated with soil aggregates : Advantages, limitations, and combination with STXM. *Environmental Science and Technology*, 46, pp. 3943-3949.
- Rémy J.C. et Marin-Lafèche A., 1974 - L'analyse de terre : Réalisation d'un programme d'interprétation automatique. *Annales Agronomiques*, 25, pp. 607-632.
- Resat H., Bailey V., McCue L. A. et Konopka A., 2012 - Modeling microbial dynamics in heterogeneous environments : growth on soil carbon sources. *Microbial Ecology*, 63, pp. 883-897.
- Rillig M.C., Aguilar-Trigueros C.A., Bergmann J., Verbruggen E., Veresoglou S.D. et Lehmann A., 2015 - Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 205, pp. 1385-1388.
- Roussel O., Bourmeau E. et Walter C., 2001 - Evaluation du déficit en matière organique des sols français et des besoins potentiels en amendements organiques. *Etude et Gestion des Sols*, 8, pp. 65-81.
- Rovira A.D. et Greacen E.L., 1957 - The effect of aggregate disruption on the activity of microorganisms in soil. *Australian Journal of Agricultural Research*, 8, pp. 659-673.
- Ruamps L. S., Nunan N. et Chenu C., 2011 - Microbial biogeography at the soil pore scale. *Soil Biology & Biochemistry*, 43, pp. 280-286.
- Rumpel C., Chabbi A., Nunan N. et Dignac M.-F., 2009 - Impact of landuse change on the molecular composition of soil organic matter. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 85, pp. 431-434.
- Rumpel C. et Kögel-Knabner I., 2011 - Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, 338, pp. 143-158.
- Rumpel C., Baumann K., Remusat L., Dignac M.-F., Barré P., Deldicque D., Glasser G., Lieberwirth I. et Chabbi A., 2015 - Nanoscale evidence of

- contrasted processes for root-derived organic matter stabilization by mineral interactions depending on soil depth. *Soil Biology & Biochemistry*, 85, pp. 82-88.
- Saenger A., Cécillon L., Sebag D. et Brun J.J., 2013 - Soil organic carbon quantity, chemistry and thermal stability in a mountainous landscape : A Rock-Eval pyrolysis survey. *Organic Geochemistry*, 54, pp. 101-114.
- Saenger A., Cécillon L., Poulernard P., Bureau F., De Danieli S., Gonzalez J.M. et Brun J.J., 2015 - Surveying the carbon pools of mountain soils : A comparison of physical fractionation and Rock-Eval pyrolysis. *Geoderma*, 241, pp. 279-288.
- Saffih-Hdadi K. et Mary B., 2008 - Modeling consequences of straw residues export on soil organic carbon. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, pp. 594-607.
- Scheu S., 2003 - Effects of earthworms on plant growth : patterns and perspectives. *Pedobiologia*, 47, pp. 846-856.
- Schimel J., 2013 - Soil carbon : Microbes and global carbon. *Nature Climate Change*, 3, pp. 867-868.
- Schimel J. et Schaeffer S.M., 2012 - Microbial control over carbon cycling in soil. *Frontiers in Microbiology* 3, p. 348.
- Schimel J.P. et Weintraub M.N., 2003 - The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil : a theoretical model. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, pp. 549-563.
- Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning M., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S. et Trumbore S.E., 2011 - Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478, pp. 49-56.
- Shan J., Brune A. et Ji R., 2010 - Selective digestion of the proteinaceous component of humic substances by the geophagous earthworms *Metaphire guillelmi* and *Amyntas corrugatus*. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, pp. 1455-1462.
- Sistla S. A., Rastetter E. B. et Schimel J. P., 2014 - Responses of a tundra system to warming using SCAMPS : a stoichiometrically coupled, acclimating microbe-plant-soil model. *Ecological Monographs*, 84, pp. 151-170.
- Six J., Elliott E.T., Paustian K. et Doran J.W., 1998 - Aggregation and soil organic matter accumulation in cultivated and native grassland soils. *Soil Science Society of America Journal*, 62, pp. 1367-1377.
- Six J., Elliott E.T. et Paustian K., 2000 - Soil macroaggregates turnover and microaggregates formation : a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology & Biochemistry*, 32, pp. 2099-2103.
- Six J. et Jastrow J. D., 2002 - Organic matter turnover. *Encyclopedia of Soil Science*, pp. 936-942.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S. et Deneff K., 2004 - A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research*, 79, pp. 7-31.
- Smith S. R., 2009 - A critical review of the bioavailability and impacts of heavy metals in municipal solid waste composts compared to sewage sludge." *Environment International*, 35, pp. 142-156.
- Soudzilovskaia N.A., Douma J.C., Akhmetzhanova A.A., van Bodegom P.M., Cornwell W.K., Moens E.J., Treseder K.K., Tibbett M., Wang Y.P. et Cornelissen J.H.C., 2015 - Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. *Global Ecology and Biogeography*, 24, pp. 371-382.
- Soussana J. F., Tallec T. et Blanfort V., 2010 - Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal*, 4, pp. 334-350.
- Stamati F. E., Nikolaidis N. P., Banwart S. et Blum W. E. H., 2013 - A coupled carbon, aggregation, and structure turnover (CAST) model for topsoils. *Geoderma*, 211-212, pp. 51-64.
- Steiner C., Blum W.E.H., Zech W., de Macedo J.L.V., Teixeira W.G., Lehmann J. et Nehls T., 2007 - Long term effects of manure, charcoal and mineral fertilization on crop production and fertility on a highly weathered Central Amazonian upland soil. *Plant and Soil*, 291, pp. 275-290.
- Stokes A., Atger C., Bengough A., Fourcaud T. et Sidle R., 2009 - Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil*, 324, pp. 1-30.
- Strohbach M. W., Arnold E. et Haase D., 2012 - The carbon footprint of urban green space - A life cycle approach. *Landscape and Urban Planning*, 104, pp. 220-229.
- Tardy V., Spor A., Mathieu O., Leveque J., Terrat S., Plassart P., Regnier T., Bardgett R.D., van der Putten W.H., Roggero P.P., Seddaiu G., Bagella S., Lemanceau P., Ranjard L. et Maron P.A., 2015 - Shifts in microbial diversity through land use intensity as drivers of carbon mineralization in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 90, pp. 204-213.
- Thaer A., 1811 - Principes raisonnés d'agriculture. Traduit de l'allemand par E.V.B. Crud, J.J. Prechoud Ed. Paris, 4 t., pp. 1811-1816.
- Theng B.K.G., 2012 - Formation and properties of clay-polymer complexes. Book series : Developments in Clay Science, vol. 4.
- Thevenot M., Dignac M.-F. et Rumpel C., 2010 - Fate of lignins in soil : a review. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, pp. 1200-1211.
- Tisdall J.M. et Oades J.M., 1982 - Organic matter and water stable aggregates in soil. *Soil Science*, 23, pp. 821-825.
- Torn M.S., Trumbore S.E., Chadwick O.A., Vitousek P.M., Hendricks D.M., 1997 - Mineral control of soil organic carbon storage and turnover. *Nature*, 389, pp. 170-173.
- Torsvik V. et Øvreås L., 2002 - Microbial diversity and function in soil : from genes to ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 5, pp. 240-245.
- Vieublé-Gonod L., Chenu C. et Soulas G., 2003 - Spatial variability of 2,4-dichlorophenoxy acetic acid (2,4-D) mineralisation potential at a millimetre scale in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 35, pp. 373-382.
- Virto I., Barre P., Burlot A. et Chenu C., 2012 - Carbon input differences as the main factor explaining the variability in soil organic C storage in no-tilled compared to inversion tilled agrosystems. *Biogeochemistry*, 108, pp. 17-26.
- Vogel C., Mueller C. W., Höschen C., Buegger F., Heister K., Schulz S., Schloter M. et Kögel-Knabner I., 2014 - Submicron structures provide preferential spots for carbon and nitrogen sequestration in soils. *Nature Communications*, 5, pp. 2947.
- Vogel L., Makowski D., Garnier P., Vieublé-Gonod L., Raynaud X., Nunan N., Coquet Y., Chenu C., R. Falconer et Pot V., 2015 - Modeling the effect of soil meso- and macropores topology on the biodegradation of a soluble carbon substrate. *Advances in Water Resources*, 84, pp. 87-102.
- van der Heijden M.G., Bardgett R.D. et van Straalen N.M., 2008 - The unseen majority : soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, pp. 296-310.
- Vidal A., Quenea K., Alexis M. et Derenne S., 2016 - Molecular fate of root and shoot litter on incorporation and decomposition in earthworm casts. *Organic Geochemistry*, 101, pp. 1-10.
- von Lützw M., Kögel-Knabner I., Ludwig B., Matzner E., Flessa H., Ekschmitt K., Guggenberger G., Marschner B. et Kalbitz K., 2008 - Stabilization mechanisms of organic matter in four temperate soils : Development and application of a conceptual model. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171, pp. 111-124.
- Walker A. P., Zaehle S., Medlyn B.E., De Kauwe M.G., Asao S., Hickler T. et Norby R.J., 2015 - Predicting long-term carbon sequestration in response to CO₂ enrichment : How and why do current ecosystem models differ? *Global Biogeochemical Cycles*, 5, pp. 1-20.
- Wei X., Shao M., Gale W. et Li L., 2014 - Global pattern of soil carbon losses due to the conversion of forests to agricultural land. *Scientific Reports*, 4, 4062
- Wen Y., L. H., Xiao J., Wang C., Shen Q., Ran W., He X., Zhou Q. et Yu G., 2014 - Insights into complexation of dissolved organic matter and Al(III)

- and nanominerals formation in soils under contrasting fertilizations using two-dimensional correlation spectroscopy and high resolution-transmission electron microscopy techniques. *Chemosphere*, 111, pp. 441-449.
- Wertz S., Degrange V., Prosser J.I., Poly F., Commeaux C., Freitag T., Guillaumaud N. et Le Roux X., 2006 - Maintenance of soil functioning following erosion of microbial diversity. *Environmental Microbiology*, 8, pp. 2162-2169.
- Wertz S., Degrange V., Prosser J.I., Poly F., Commeaux C., Guillaumaud N. et Le Roux X., 2007 - Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance. *Environmental Microbiology*, 9, pp. 2211-2219.
- West L.T., Hendrix P.F. et Bruce R.R., 1991 - Micromorphic observation of soil alteration by earthworms. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 34, pp. 363-370.
- Wieder W., Allison S.D., Davidson E., Georgiou K., Hararuk O., He Y.J., Hopkins F., Luo Y.Q., Smith M.J., Sulman B., Todd-Brown K., Wang Y.P., Xia J.Y. et Xu X.F., 2015 - Explicitly representing soil microbial processes in Earth system models. *Global Biogeochemical Cycles*, 29, pp. 1782-1800.
- Winding A., Ronn R. et Hendriksen N.B., 1997 - Bacteria and protozoa in soil microhabitats as affected by earthworms. *Biology and Fertility of Soils*, 24, pp. 133-140.
- Wu Q.-S., Cao M.-Q., Zou Y.-N. et He X.-H., 2014 - Direct and indirect effects of glomalin, mycorrhizal hyphae, and roots on aggregate stability in rhizosphere of trifoliolate orange. *Scientific Reports*, 4, 5823.
- Wutzler T. et Reichstein M., 2008 - Colimitation of decomposition by substrate and decomposers - a comparison of model formulations. *Biogeosciences*, 5, pp. 749-759.
- Yue K., Peng Y., Peng C., Yang W., Peng X. et Wu F., 2016 - Stimulation of terrestrial ecosystem carbon storage by nitrogen addition : a meta-analysis. *Scientific Reports*, 6, 19895.
- Zimmerman A.R., Chorover J., Goynes K.W. et Brantley S.L., 2004 - Protection of mesopore-adsorbed organic matter from enzymatic degradation. *Environmental Science and Technology*, 38, pp. 4542-4548.
- Zimmermann M., Leifeld J., Schmidt M.W.I., Smith P. et Fuhrer J., 2007 - Measured soil organic matter fractions can be related to pools in the RothC model. *European Journal of Soil Science*, 58, pp. 658-667.
- Zhou X., Zhou L., Nie Y., Fu Y., Du Z., Shao J., Zheng Z. et Wang X., 2016 - Similar responses of soil carbon storage to drought and irrigation inter-terrestrial ecosystems but with contrasting mechanisms : A meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 228, pp. 70-81.

