

Impacts de changements d'occupation et de gestion des sols sur la dynamique des matières organiques, les communautés microbiennes et les flux de carbone et d'azote

E. Attard⁽¹⁾, X. Le Roux⁽¹⁾, F. Laurent⁽²⁾, A. Chabbi⁽³⁾, B. Nicolardot⁽⁴⁾ et S. Recous^{(5)*}

1) Laboratoire d'Ecologie microbienne, Université de Lyon I, UMR CNRS 5557, USC INRA 1193, 69622 Villeurbanne cedex, France

2) Arvalis Institut du Végétal, 91720 Boigneville, France

3) INRA, UR 0004 PF, Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, 86600 Lusignan, France

4) INRA-AGROSUP Dijon-Université de Bourgogne, UMR 1210 Biologie et gestion des adventices, 26 bd Dr Petitjean, BP 87999, 21079 Dijon cedex, France

5) INRA, UMR 614 Fractionnement des Agro-ressources et Environnement, 2 esplanade Roland Garros, 51100 Reims, France

* Auteur correspondant : sylvie.recous@reims.inra.fr

RÉSUMÉ

Les modes d'occupation des sols et de gestion des terres ont des effets importants sur la nature des restitutions organiques et, par les techniques culturales qui en découlent, sur un certain nombre de facteurs qui affectent les cycles biogéochimiques et les communautés microbiennes du sol. Dans ce contexte, le projet COSMOS-flux (programme GESSOL2), avait pour objectif d'étudier deux premiers cas d'évolution de la gestion des sols : la conversion labour-non labour (étudiée sur le site Arvalis de Boigneville, Essonne, sur des parcelles en semis direct depuis 14 ans) et la conversion prairie-rotation de cultures annuelles étudiée sur le site INRA de l'ORE de Lusignan (Vienne), dans le cadre de la problématique d'introduction de prairies temporaires dans les rotations. Les évolutions constatées pendant 18 à 36 mois après l'application des changements ont été suivies à la fois sur les compartiments organiques des couches superficielles du sol (0-20 et 0-30 cm pour Boigneville et Lusignan, respectivement), sur les biotransformations de l'azote (minéralisation, organisation, nitrification) et sur les communautés microbiennes impliquées dans la nitrification (nitratants) et la dénitrification en termes d'activité, d'effectif et de diversité. Les résultats obtenus ont tout d'abord confirmé des situations initiales bien contrastées du point de vue des compartiments organiques et des activités microbiennes et flux d'azote entre sol sous prairie âgée de 5ans et sol en rotation de cultures annuelles d'une part, sol en semis direct et sol labouré d'autre part. Ces contrastes sont dus à l'accumulation significative de matière organique en surface. Les seconds cas concernent la conversion réciproque, pour lesquels nous avons observé que le travail du sol appliqué sur les parcelles en semis direct (Boigneville) ou pour détruire la prairie (Lusignan) constitue une perturbation très forte ; celle-ci conduit à l'évolution très rapide des caractéristiques des compartiments organiques et activités microbiennes vers celles observées dans les sols annuellement labourés ou en rotation de cultures annuelles. Par contre, les changements de pratique inverses (passage du labour au non labour ou implantation d'une prairie) ne conduisent pas ou peu à l'évolution des caractéristiques du sol à l'échelle de 2 à 3 ans. Les résultats obtenus permettent aussi de discuter la hiérarchie des facteurs expliquant la réponse de la nitrification et de la dénitrification. La diversité des communautés microbiennes semble mal expliquer les niveaux d'activité. Les effectifs expliquent bien les

changements de niveaux de nitrification, mais pas ceux de dénitrification. Enfin, le carbone organique est la variable environnementale qui joue le rôle de facteur-clé pour les réponses observées sur la dénitrification.

Mots clés

Minéralisation de l'azote, carbone organique du sol, communauté microbienne, dénitrification, labour, semis direct, occupation des sols, nitrification, prairie.

SUMMARY

IMPACTS OF LAND-USE CHANGES ON SOIL ORGANIC MATTER, MICROBIAL COMMUNITIES AND C AND N FLUXES

Soils use and management have important impacts on the type of plant material recycled to the soil, and, through the agricultural practices involved, on many physical and chemical factors that affect soil C and N cycles and the microbial communities. In that context, the COSMOS-Flux project (supported by the French national program GESSOL2) aimed at studying two situations that have important environmental impacts at a larger scale: the conversion tillage ↔ no tillage at the experimental station of Arvalis (Boigneville, Paris Basin) where different tillage systems have been applied for 14 years at the start of experiment; the conversion grassland ↔ annual crop at the experimental station of INRA (ORE, Lusignan) where the introduction of temporary grassland into rotations is being studied. The characterization of upper layers of soil (0-20 cm and 0-30 cm for Boigneville and Lusignan, respectively) for C and N pools, mineralization, immobilization and nitrification of N, along with characteristics of the nitrifying and denitrifying bacterial communities (activity, size and structure) were followed during 18 to 36 months after conversion. First, the results showed that in "reference" treatments, e.g. till vs. no-till soil, grassland vs. arable soil, soils had contrasted characteristics due to the significant gradient in the accumulation of organic C in the upper layer of no-till and grassland soils. We observed that the tillage of soils untilled for 14 years, or the ploughing of the 5-year old grassland were major disturbances for the soils, which led to a very fast evolution of soil organic matter pools, N fluxes and microbial activities towards the characteristics observed for tilled and arable situations. These effects result both from the cultivation of soil and the mixing of soil layers. Conversely, the shifts from till to no-till, and the establishment of grassland on soil previously cropped with annual species did not change significantly their soil characteristics at the time scale of the study, i.e. 18 months at Boigneville and 36 months at Lusignan sites, as these treatments appear as a cessation of disturbance rather than a disturbance. The results also provided the hierarchy of factors influencing the microbial communities involved in the nitrification and denitrification processes. The genetic structure of microbial communities hardly explained changes in their activity. Community size strongly explained changes in activity level for nitrite oxidizers, not denitrifiers. Among soil environmental variables, soil organic carbon appeared as a key driver of the observed responses of denitrification.

Key-words

Denitrification, direct sowing, land use, microbial communities, N mineralization, soil organic carbon, nitrification, tillage.

RESUMEN

IMPACTOS DE LOS CAMBIOS DE USO Y DE GESTIÓN DE LOS SUELOS SOBRE LA DINÁMICA DE LA MATERIA ORGÁNICA, LAS COMUNIDADES MICROBIANAS Y LOS FLUJOS DE CARBONO Y DE NITRÓGENO

Los modos de uso y de gestión de las tierras tienen efectos importantes sobre la naturaleza de las restituciones orgánicas y por las técnicas de cultivo que derivan, sobre un determinado número de factores que afectan los ciclos biogeoquímicos y las comunidades microbianas del suelo. En este contexto, el programa COSMOS-FLUX (programa GESSOL-2), tenía como objetivo estudiar dos situaciones importantes de evolución de gestión de los suelos: la conversión laboreo- no laboreo (estudiada en la estación Arvalis de Boigneville, Essonne, en parcelas con siembra directa desde 14 años) y la conversión pradera- rotación de cultivos anuales estudiada en la estación INRA de ORE de Lusignan, en el cuadro de la problemática de introducción de praderas temporarias en las rotaciones. Se siguieron las evoluciones constatadas durante 18 a 36 meses después de la aplicación de los cambios a la vez sobre los compartimentos orgánicos de las capas superficiales del suelo (0-20 y 0-30 cm), sobre las biotransformaciones del nitrógeno (mineralización, organización, nitrificación) y sobre las comunidades microbianas implicadas en la nitrificación (nitrificantes) y la desnitrificación en términos de actividad, de efectivo y de diversidad. Los resultados obtenidos confirmaron, primeramente, situaciones iniciales bien contrastadas del punto de vista de los compartimentos orgánicos y de las actividades microbianas y de flujos de nitrógeno entre el suelo bajo pradera de 5 años de edad y el suelo en rotación de cultivos anuales de un lado por siembra directa y de otro lado por suelo arado. Estos contrastes se deben a la acumulación significativa de materia orgánica en superficie. Después conversión recíproca, observamos que el trabajo del suelo aplicado sobre las parcelas en siembra directa (Boigneville) o para destruir la pradera (Lusignan) está una muy fuerte perturbación; ella conduce a la evolución muy rápida de las características de los compartimentos orgánicos y de las actividades microbianas hacia las observadas en los suelos anualmente arados y en rotación de cultivos anuales. Por el contrario los cambios inversos de practica

(pasaje de laboreo a no laboreo y implantación de pradera) no conducen o poco a la evolución de las características del suelo a escala de 2 o 3 años. Los resultados obtenidos permiten también discutir la jerarquía de los factores que explican la repuesta de la nitrificación y denitrificación. La estructura de las comunidades microbianas parece explicar mal los niveles de actividad. Los efectivos explican bien los niveles de nitrificación, pero no los de denitrificación. En fin, el C orgánico está la variable ambiental que juega el papel de factor llave para las repuestas observadas en la denitrificación.

Palabras clave

Mineralización del nitrógeno, carbono orgánico del suelo, comunidades microbianas, denitrificación, laboreo, uso de los suelos, nitrificación, pradera.

INTRODUCTION

Les modes d'occupation et de gestion des terres furent longtemps considérés comme un facteur à retombées essentiellement locales mais, actuellement, ils apparaissent comme un facteur présentant des conséquences plus globales (Foley *et al.*, 2005). En effet, les changements de mode d'occupation et de gestion des terres liés à l'agriculture se sont produits, et se produisent encore, sur de très grandes surfaces de la planète. Il peut s'agir de conversion de forêts en terres arables ou en prairies, ou de l'intensification des cultures par exemple. Depuis plus d'une décennie et surtout depuis le sommet de Rio (2001), la prise de conscience des enjeux environnementaux liés au changement climatique résultant de l'activité humaine, du rôle des couverts végétaux et des sols, ont considérablement accéléré le questionnement sur l'impact des modes d'occupation des sols et de gestion des terres. En effet ceux-ci influencent considérablement les processus écologiques et les services rendus par les écosystèmes tels que la régulation du climat et des cycles biogéochimiques, le contrôle de l'érosion, la production de biomasse, la formation du sol, l'offre d'habitats pour les êtres vivants et la conservation du patrimoine génétique (Costanza *et al.*, 1997). Ces pratiques et leurs évolutions influencent ces services rendus par les écosystèmes soit directement *via* leurs effets sur les composantes physiques ou chimiques, soit indirectement *via* leurs effets sur la biodiversité (changement de la composition, du nombre d'espèces et/ou altération des activités des espèces) (Diaz *et al.*, 2007). Les changements de mode d'occupation et de modalités de travail du sol se retrouvent donc aussi au niveau des paysages agricoles français qui ont beaucoup varié dans les dernières décennies : ainsi entre 1992 et 2002, 6,7 millions d'hectares ont changé de destination entre prairies, cultures, espaces naturels et espaces artificiels, soit environ 12 % de la surface de la France (Lee et Slak, 2007). Concernant plus précisément les prairies, elles ont perdu 15 % de leur superficie entre 1989 et 2006 et 29 % entre 1970 et 2000 (Poux *et al.*, 2009). Cette baisse s'explique

par la fertilisation azotée minérale (permettant d'augmenter les rendements par surface) mais le principal facteur demeure le retournement des prairies pour y installer des cultures. Ainsi, entre 1992 et 2002, plus de 2 millions d'hectares de prairies ont été mis en culture alors que seulement 1,7 million d'hectares de prairies ont été implantés sur d'anciennes terres arables.

En parallèle, durant la dernière décennie, les techniques de labour ont été mises en cause dans de nombreux problèmes de gestion des agrosystèmes. Elles seraient à l'origine d'une baisse des stocks de carbone organique conduisant à des problèmes de fertilité du sol et d'érosion des terres arables dans certains contextes (Tebrügge et Düring, 1999; Machado et Silva, 2001; Wang *et al.*, 2007). Dans le cadre de la lutte contre les émissions de gaz à effet de serre, l'abandon du labour a été proposé au sein d'un ensemble de pratiques agricoles permettant aux sols de jouer leur rôle dans la séquestration du carbone (INRA, 2002, <http://www.inra.fr/actualites/rapport-carbone/synthese-francais.pdf>). La mise en place de techniques de labour réduit, voire de suppression du labour, est donc en forte augmentation au niveau mondial (FAO, 2008). En France, la technique de non labour est également en augmentation constante : en 2006, un tiers des cultures annuelles ont ainsi été implantées sans retournement préalable du sol contre 21 % 5 ans plus tôt (Chapelle-Barry, 2008). Cette tendance est particulièrement prononcée dans les grandes exploitations (>400 ha) où 58 % des surfaces ne sont pas labourées (Chapelle-Barry, 2008). Cependant, l'arrêt du labour peut présenter des inconvénients, notamment favoriser les émissions de N₂O par les sols (par exemple Oorts *et al.*, 2007), le N₂O étant un gaz à effet de serre 300 fois plus puissant que le CO₂. D'autres inconvénients sont liés à la gestion des adventices qui conduit à l'augmentation de l'emploi des pesticides et pousse les gestionnaires à introduire, au moins ponctuellement, le labour. Ainsi, même si 34 % des surfaces sont dispensées de labour en 2006, seules 11 % n'ont jamais été retournées depuis 2001 (Chapelle-Barry, 2008).

Dans ce contexte, les microorganismes jouent un rôle fondamental puisqu'ils sont impliqués dans le fonctionnement de l'écosystème notamment *via* leur rôle dans les cycles biogéo-

chimiques, dont ils sont les principaux acteurs dans les sols. Mais les connaissances sur les microorganismes responsables de ces fonctions et plus particulièrement leurs réponses aux changements de mode d'occupation et de gestion des terres sont encore limitées. En 1999, Tiedje *et al.* (1999) ont utilisé le terme de « boîte noire » pour résumer la vision traditionnelle du compartiment microbien utilisée dans beaucoup d'études scientifiques. Pourtant les communautés bactériennes (nitrifiantes et dénitrifiantes) sont largement responsables des émissions de ce gaz à effet de serre : ne pas étudier ce compartiment microbien ou le caractériser globalement permet de constater les effets des modes de gestion mais ne permet pas d'expliquer les réponses du sol observées. Une question scientifique importante est en particulier de savoir dans quelle mesure la caractérisation des communautés microbiennes intervenant dans ces processus peut améliorer notre capacité à prédire les dynamiques du fonctionnement des agro-écosystèmes soumis à des changements de gestion.

Le projet *Cosmos-Flux* avait pour ambition de répondre à cette question. Le premier objectif était d'étudier comment les caractéristiques des MOS (quantité et qualité), celles de communautés microbiennes du sol impliquées dans le cycle de l'azote (diversité, effectif, activité), et les flux de C et N, sont couplés dans les sols. Le second objectif de ce projet était d'étudier en quoi ce couplage peut être affecté par les modifications de gestion et régule effectivement la réponse du fonctionnement du sol. Plus particulièrement, observe-t-on des cinétiques synchrones ou décalées dans le temps entre ces caractéristiques, et quels enseignements peut-on tirer de la nature du couplage MOS-microorganismes-flux ? Les exemples présentés dans la suite de cet article illustrent les principaux résultats de ce projet, dont une partie est détaillée par Attard *et al.* (2010, 2011).

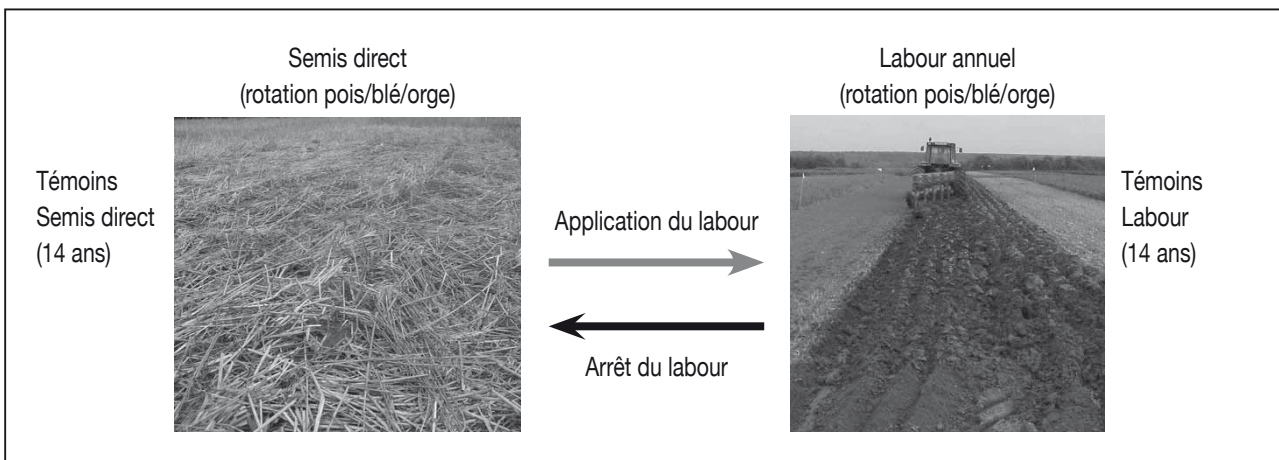
STRATÉGIE D'ÉTUDE ET MÉTHODES UTILISÉES

Description des sites expérimentaux

Cette étude s'est appuyée sur deux situations expérimentales impliquant des changements de pratiques agricoles. Le premier site expérimental étudié est localisé à Boigneville dans l'Essonne (48°33'N, 2°33'E) sur un dispositif expérimental mis en place par *Arvalis Institut du Végétal*. La température et la pluviométrie moyenne annuelle sont respectivement de 10,8 °C et de 650 mm. Le sol est un limon argileux (Haplic Luvisol) d'environ un mètre d'épaisseur, reposant sur du calcaire dur et fissuré (pH 6 dans la couche 0-20 cm). L'essai « travail du sol » de Boigneville a été mis en place en 1991, les parcelles (9x48 m) ont été différenciées avec deux modalités de travail du sol et sont conduites dans une rotation pois-blé-orge de printemps aussi bien sur le labour (sur 0-20 cm) que sur le semis direct. En parcelles labourées, les résidus sont laissés en surface du sol depuis la récolte jusqu'au moment du labour, alors que pour le semis direct, ces résidus sont toujours localisés en surface du sol. Aucun déchaumage n'est réalisé. *Pour étudier la conversion labour/semis direct*, nous avons sélectionné sur ce dispositif des parcelles cultivées, uniquement différenciées par le travail du sol : 3 parcelles avec un **labour annuel** (L) en hiver depuis 14 ans et 3 parcelles en **semis direct** (SD) depuis 14 ans¹. La conversion a été effectuée en novembre 2005 sur la moitié de ces parcelles (i) en labourant le sol des parcelles initialement sans labour (SDL) et (ii) en arrêtant le labour sur les parcelles annuellement labourées (LSD). L'autre moitié des parcelles a été maintenue avec sa gestion initiale pour servir de "témoins" (SDSD et LL) (*figure 1*).

Figure 1 - Traitements pour l'étude des changements de mode de travail du sol sur le site de Boigneville (Arvalis, Essonne).

Figure 1 - Field treatments used for studying changes in soil tillage practices, experimental site of Boigneville (Arvalis, Essonne).



¹ : dont 1 parcelle sur chaque traitement a été scindée en deux sous parcelles, afin d'obtenir 4 répétitions au champ

D'autre part, le site expérimental *INRA* de Lusignan est localisé dans la Vienne (longitude: 00°07'10 »; latitude: 46°25'03 »; altitude: 135 m) sur le dispositif de l'Observatoire en Environnement ACBB (Agroécosystèmes Cycles Biogéochimiques et Biodiversité). Ce dispositif dispose de parcelles conduites en rotation de cultures annuelles (rotation maïs-blé-orge) et de parcelles conduites en prairies temporaires (principalement fétuque, dactyle, ray-grass). Cette prairie temporaire est représentative du système polyculture élevage, conduite en fauche durant 5 années d'exploitation. Le climat est de type océanique à sécheresse estivale marquée (la température moyenne annuelle est de 12,0 °C et les précipitations de 750 mm). Le sol est de type Brunisol dans la classification FAO-UNESCO (1987). Pour étudier la conversion *cultures annuelles/prairies temporaires*: nous avons sélectionné **4 parcelles en cultures annuelles (C) et 4 parcelles en prairies (P)** depuis 5 ans. En mars 2005, la moitié de ces parcelles a subi un changement de mode de gestion pour étudier les effets de (i) **l'implantation d'une prairie sur des sols initialement en cultures annuelles (CP)** et (ii) **le retournement d'une prairie suivi de l'installation d'une rotation de cultures annuelles (PC)** (maïs/blé/orge). L'autre moitié des parcelles a été maintenue avec sa gestion initiale pour servir de « témoins » c'est-à-dire est restée en prairie ou en cultures annuelles sur la durée de l'expérimentation (CC et PP) (*figure 2*).

Ce choix de mener en parallèle les situations en conversion et leur traitement de référence (témoin), soit 4 traitements par site expérimental, est rare mais indispensable pour juger de la dynamique, sur plusieurs années, des différentes composantes et du fonctionnement des sols face à des changements de mode de gestion. Les parcelles ont été échantillonnées

cinq fois, pour Boigneville pendant 1,5 an et pour Lusignan pendant 3 ans avec des mesures plus fréquentes juste après le changement de gestion.

Etude des communautés microbiennes du sol

Le cycle de l'azote est particulièrement important dans les agrosystèmes du fait de ses implications multiples tant du point de vue agronomique que du point de vue environnemental, à court et long termes (*figure 3*). C'est pourquoi nous avons ciblé l'étude des changements de gestion sur des communautés bactériennes impliquées dans ce cycle de l'azote, et plus particulièrement dans trois des étapes de ce cycle réalisées par les microorganismes: (i) **la communauté hétérotrophe totale**, assurant la biodégradation des MOS (dont les ammonifiants réalisant la minéralisation de l'azote), (ii) **la communauté dénitrifiante**, hétérotrophe pour le carbone (donc en lien avec les MOS, dont l'activité produit des oxydes d'azote notamment (N₂O), et (iii) **la communauté nitrifiante**, essentiellement autotrophe pour le carbone mais dont le substrat, l'ammonium, est produit par la minéralisation des matières organiques ou apporté par les engrais. Ce sont donc des communautés clés qui régissent dans un sol la disponibilité relative de l'ammonium et du nitrate. Ces communautés réalisent des fonctions plus ou moins spécialisées avec dans l'ordre de spécialisation croissante: la minéralisation de l'azote < la dénitrification < la nitrification. Ces communautés sont aussi plus ou moins diverses du point de vue taxonomique avec, dans l'ordre de diversité croissante, nitrifiants < dénitrifiants < ammonifiants. De plus, leurs caractéristiques physiologiques sont également différentes: l'oxydation de l'ammonium en nitrate par la

Figure 2 - Traitements pour l'étude de la conversion culture annuelle/prairie temporaire sur le site expérimental de Lusignan (ORE ACBB, INRA).

Figure 2 - Field treatments used for studying the conversion arable crop /temporary grassland on the experimental site of ORE ACBB, at INRA Lusignan.

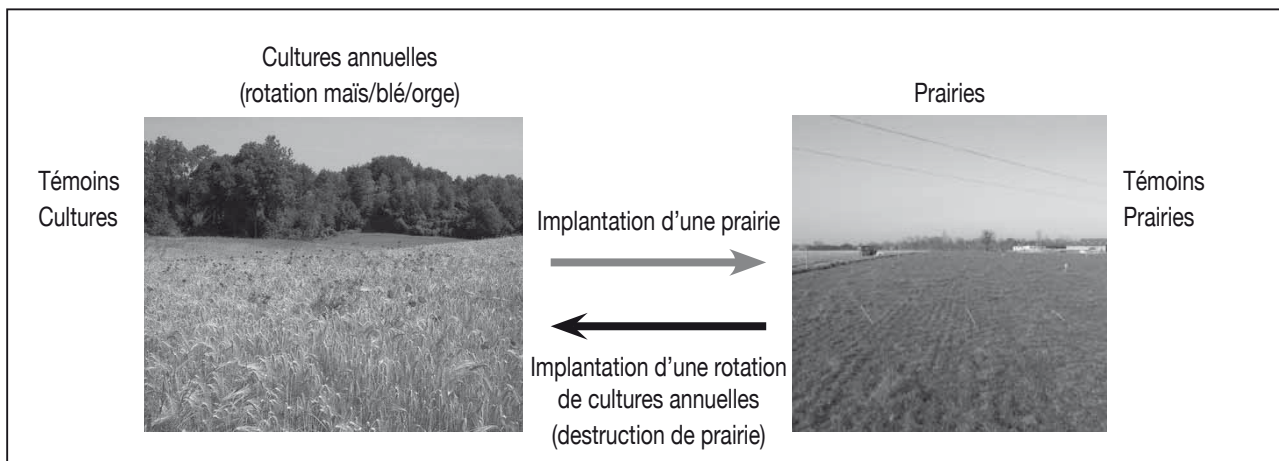


Figure 3 - Représentation simplifiée du cycle de l'azote dans les agrosystèmes.

Figure 3 - Simplified schema of the N cycle in agrosystems.

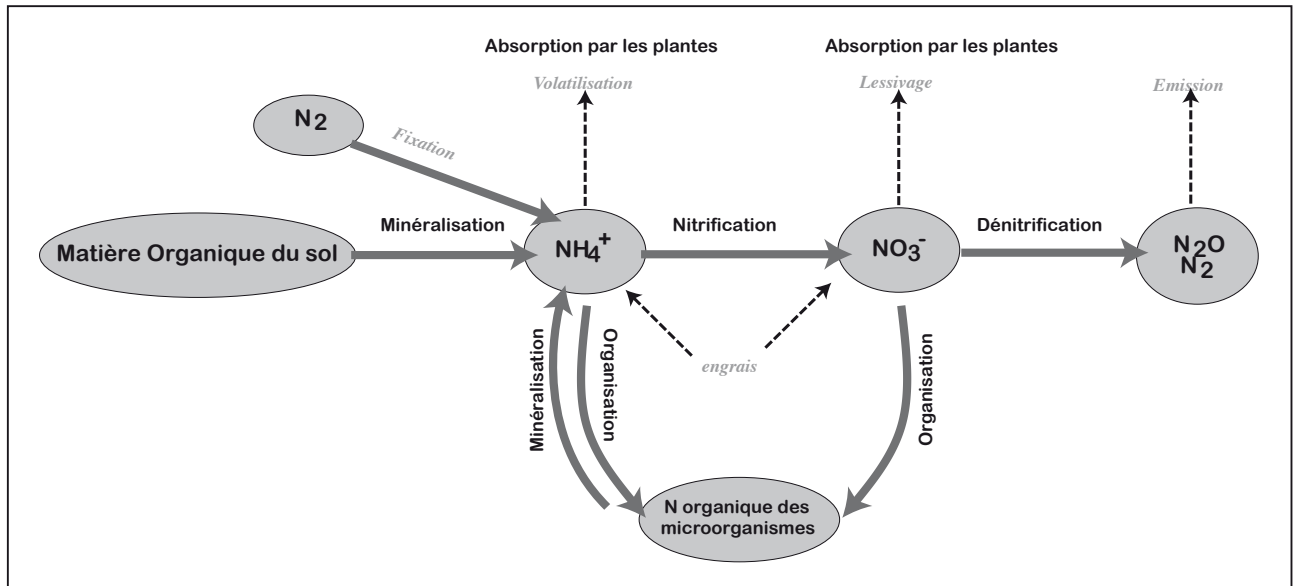
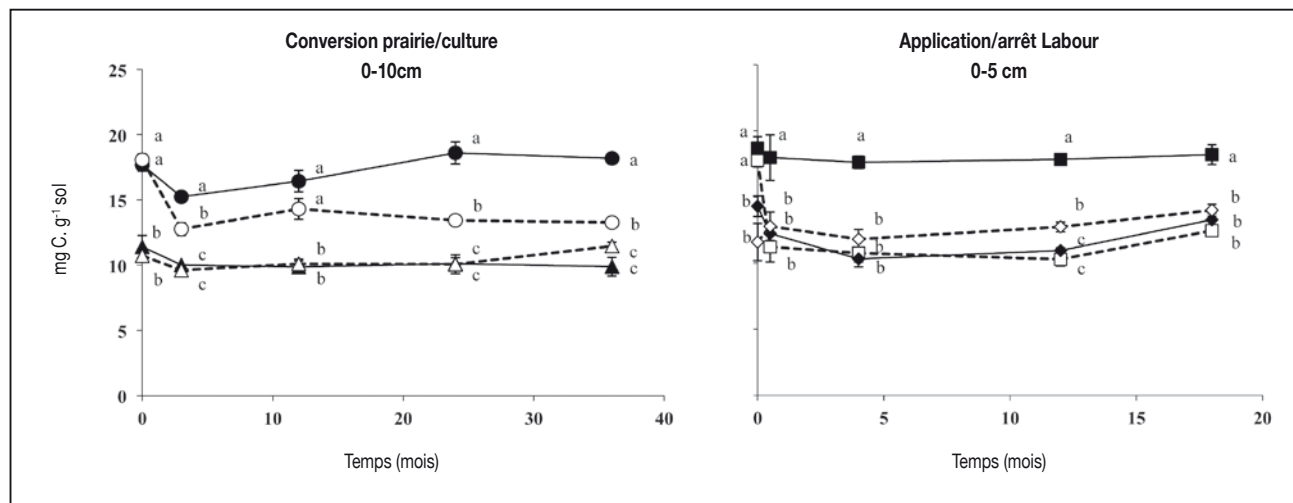


Figure 4 - Evolution de la teneur en carbone organique total (mg C g⁻¹ sol) dans le sol après changements des modes de gestion. Les points représentent la moyenne de 4 répétitions au champ. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards.

Pour la conversion prairie/culture (Lusignan) ●: témoin prairie (PP), ○: implantation cultures (PC), ▲: témoin cultures annuelles (CC), △: implantation de la prairie (CP).

Pour la conversion semis direct/labour (Boigneville) ■: Témoin semis direct (SDSD), □: application du labour (SDL), ◆: Témoin labour annuel (LL), ◇: Arrêt du labour (LSD).

Figure 4 - Change in soil organic C content after shift in land management. Each dot is the mean of 4 field replicates. Error bars are standard errors.



communauté nitrifiante correspond à une activité obligatoire pour ces bactéries qui tirent leur énergie et leur capacité de croissance de cette activité. A l'inverse, la réduction du nitrate par les bactéries dénitrifiantes correspond à une activité facultative puisque ces bactéries tirant habituellement leur énergie de la respiration aérobie, réalisent la dénitrification quand l'oxygène vient à manquer, le nitrate remplaçant alors l'oxygène et jouant le rôle d'accepteur d'électrons (Tiedje, 1983). Leurs niveaux de diversité taxonomique, leur abondance, leurs exigences écologiques étant très différents, la réponse à un changement de mode de gestion des terres pourra donc être radicalement différente selon le groupe fonctionnel étudié.

Les effectifs et la diversité génétique de chaque communauté bactérienne fonctionnelle ont été déterminés avec l'objectif d'expliquer les changements observés au niveau de l'activité bactérienne. Il faut en effet souligner que des changements d'activité d'une communauté comme les nitrifiants ou dénitrifiants peuvent s'expliquer par des changements d'effectifs de cette communauté et/ou par des changements d'activité spécifique (c'est-à-dire d'activité par cellule microbienne) et/ou par des modifications de la diversité de la communauté. L'effectif et la diversité des communautés nitrifiantes et dénitrifiantes ont été caractérisés par des techniques de biologie moléculaire ciblant les gènes spécifiquement impliqués dans ces activités de nitrification et dénitrification. Ces techniques permettent de passer outre les problèmes de cultivabilité des bactéries (moins de 1 % des bactéries de l'environnement peuvent croître dans des milieux de culture). Plus précisément, l'ADN bactérien a été extrait des échantillons de sol puis, pour obtenir les effectifs de bactéries nitrifiantes et dénitrifiantes, une quantification du nombre de copies des gènes ciblés a été réalisée par PCR dite quantitative (qPCR). L'ADN extrait a également permis d'analyser la diversité génétique des communautés par des méthodes dites d'empreintes moléculaires. Ici nous avons appliqué la technique de DGGE (Denaturing Gel Gradient Electrophoresis) qui permet de séparer les différentes séquences de gènes selon leur distance de migration dans un gel dénaturant l'ADN.

Les activités potentielles de nitrification et dénitrification ont été mesurées par incubation d'échantillons de sols frais au laboratoire dans des conditions optimales pour la réalisation de ces activités bactériennes en termes de température, oxygénation, et disponibilité en substrats. Ces mesures correspondent à l'expression d'un pool d'enzymes fonctionnelles présent dans le sol pour une activité donnée. La minéralisation et l'organisation de l'azote ont été mesurées grâce à la technique des flux bruts reposant sur une méthode d'enrichissement-dilution isotopique ^{15}N . Après apport de $^{15}\text{NH}_4$ sur les sols prélevés *in situ*, les variations d'abondance isotopique et les quantités d'ammonium, de nitrate et d'azote organique ont été mesurées et ont permis le calcul des flux de

minéralisation et organisation de l'azote à l'aide d'un modèle de calcul (Fluaz, Mary *et al.*, 1998).

Dynamique du Carbone et de l'Azote dans le sol

La dynamique des matières organiques dans les sols est très importante puisqu'elle est la principale source d'azote minéral (hors fertilisation) et aussi la ressource énergétique et trophique pour les communautés microbiennes hétérotrophes du sol, dont les dénitrifiants. Nous avons caractérisé initialement puis suivi la dynamique de plusieurs compartiments organiques dans les couches de sol superficielles : 0-5 cm et 5-20 cm pour l'étude de la conversion labour/semis direct ; 0-10 cm et 10-30 cm pour l'étude de la conversion prairie/culture. Les teneurs en C organique total, C organique soluble, et C microbien, la respiration potentielle et les formes organiques et minérales de l'azote ont été mesurées à chaque date.

IMPACT DES MODES DE GESTION ET LEURS CHANGEMENTS SUR LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES

Comparaisons prairie/culture et labour/semis direct

Nous avons observé une forte différenciation initiale entre ces traitements dans les deux couches superficielles étudiées. En effet, dans la couche 0-5 cm en semis direct et 0-10 cm en prairie, une forte concentration en C organique, en C soluble et en C microbien, ainsi que des flux plus élevés de minéralisation et d'organisation brutes d'azote ont été observés, comparés aux situations en labour et sous culture annuelle. L'exemple de l'évolution de la teneur concentration en C organique total est montré en *figure 4*. Nous avons observé aussi que la dénitrification et la nitrification potentielles ont été jusqu'à deux fois plus élevées dans les situations prairie et semis direct que dans les situations en culture (exemple de la dénitrification potentielle en *figure 5*). Ces différences entre situations témoins ont persisté tout au long des expérimentations.

Par contre, dans la couche sous-jacente étudiée (couche 5-20 cm en semis direct et couche 10-30 cm en prairie), les valeurs obtenues pour les différentes variables n'étaient pas significativement différentes entre les traitements (données non présentées). Ceci traduit l'établissement d'un gradient vertical important dans les concentrations en C et N et dans les activités microbiennes dans les deux situations sans labour (combiné, pour la prairie, à une forte accumulation de matière organique venant des litières racinaires). A l'inverse,

Figure 5 - Evolution de la dénitrification potentielle au cours du temps dans la couche superficielle après changements des modes de gestion (exprimée en $\mu\text{g N-N}_2\text{O}$ par gramme de sol sec et par heure).

Pour la conversion prairie/culture (Lusignan) ● : témoin prairie (PP), ○ : implantation cultures (PC), ▲ : témoin cultures annuelles (CC), △ : implantation de la prairie (CP).

Pour la conversion semis direct/labour (Boigneville): ■ : Témoin semis direct (SDSD), □ : application du labour (SDL), ◆ : Témoin labour annuel (LL), ◇ : Arrêt du labour (LSD). Les barres d'erreur correspondent aux SE (n=4).

Figure 5 - Kinetics of changes in potential denitrification in soils (0-10 cm layer) after grassland/annual crop conversion (Lusignan site). Each value corresponds to the mean of 4 replicates in the field per treatment. Bars are standard errors (n=4).

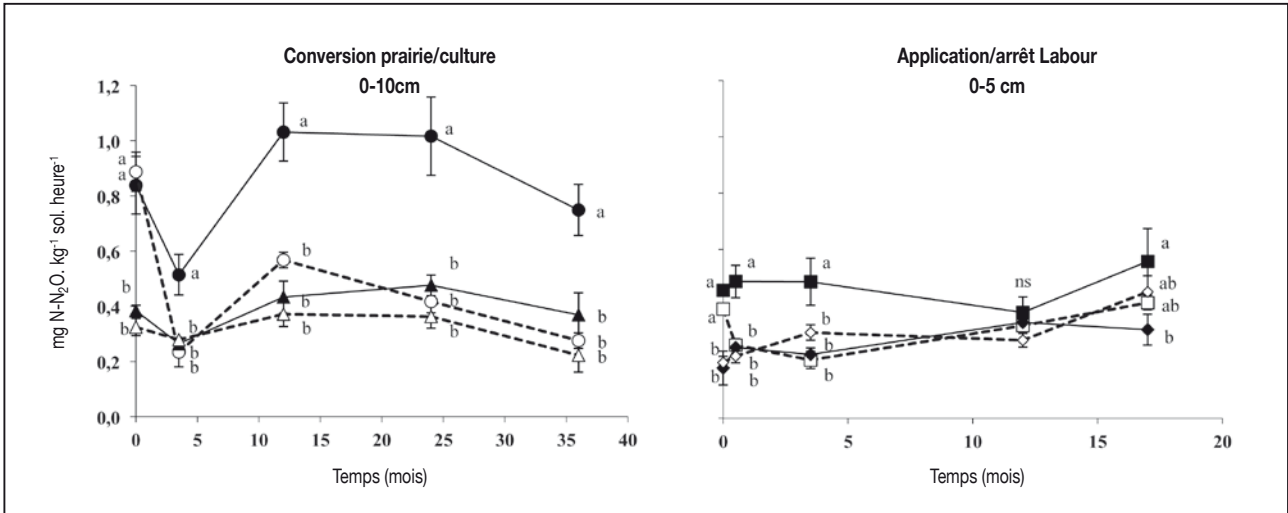


Figure 6 - Cinétique d'évolution des flux de minéralisation et organisation brutes d'azote dans les sols (couche 0-10 cm) après conversion prairie/culture sur le site de Lusignan. Les points correspondent à la moyenne de 4 répétitions (4 blocs au champ).

Les barres d'erreur correspondent aux coefficients de variations calculés par le modèle Fluaz.

Pour la conversion prairie/culture (Lusignan) ● : témoin prairie (PP), ○ : implantation cultures (PC), ▲ : témoin cultures annuelles (CC), △ : implantation de la prairie (CP).

Figure 6 - Kinetics of changes in gross N mineralization and immobilization fluxes in soils (0-10 cm layer) after grassland/annual crop conversion (Lusignan site). Each value corresponds to the mean of 4 replicates in the field per treatment. Bars are standard deviations calculated by the FLUAZ model.

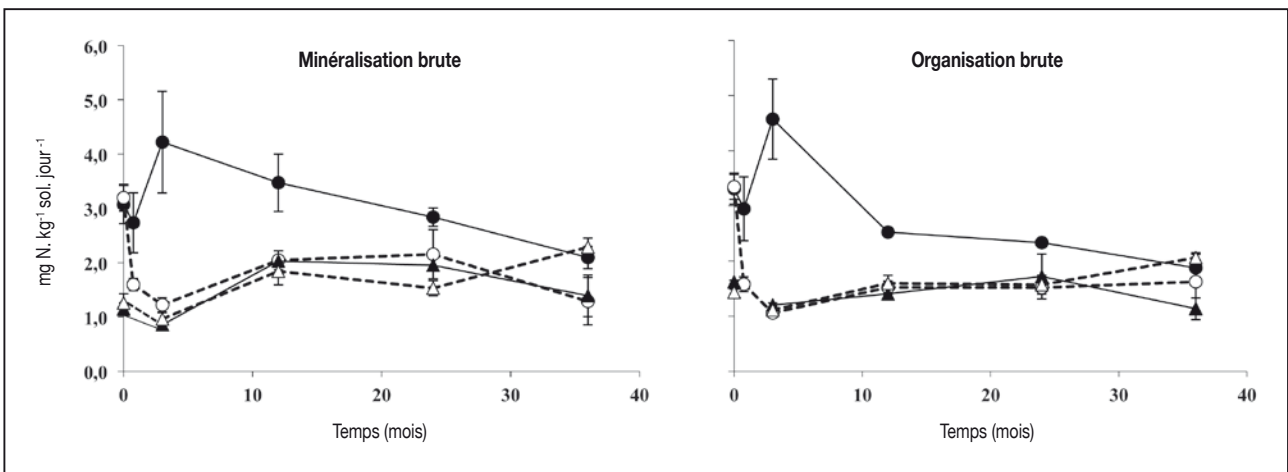
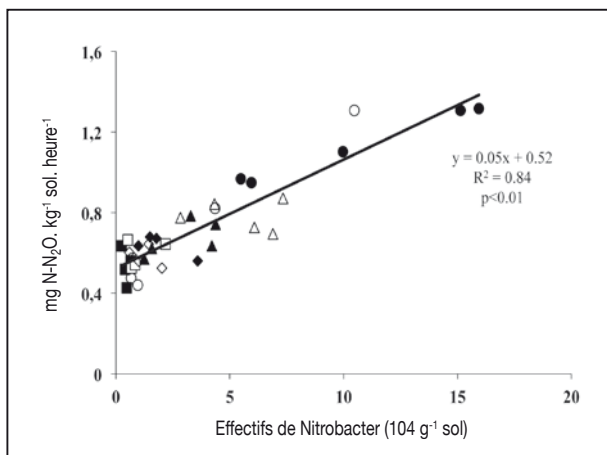


Figure 7 - Relation entre activité nitrifiante potentielle et effectifs bactériens du genre *Nitrobacter* (estimés par le gène *nrxA*) sur le site de Boigneville (couches 0-5 et 5-20 cm).

couche 0-5 cm : ● : Témoin semis direct (SDSD), ○ : application du labour (SDL), ▲ : Témoin labour (LL), △ : Arrêt du labour (LSD) et sur la profondeur 5-20 cm, ■ : Témoin semis direct (SDSD), □ : application du labour (SDL), ◆ : Témoin labour (LL), ◇ : Arrêt du labour (LSD).

Figure 7 - Relationship between potential activity of nitrification and *Nitrobacter* abundance (estimated by the number of *nrxA* gene copies, at Boigneville experimental site (0-5 and 5-20 cm layers).



on constate une homogénéité verticale entre les couches, liée au brassage annuel par le labour du sol dans les deux autres cas. Ceci est en accord avec les résultats de la littérature (par exemple, Balesdent *et al.*, 2000).

Effet des conversions prairie/culture et labour/semis direct

L'application du labour sur les parcelles en semis direct depuis 14 ans à Boigneville (SDL) et le retournement de la prairie âgée de 5 ans suivi de l'implantation d'une culture de maïs à Lusignan (PC) ont eu immédiatement des effets importants sur les différents paramètres suivis. Les teneurs en C total et C soluble, la biomasse microbienne hétérotrophe, les flux de minéralisation et d'organisation, et la dénitrification et la nitrification potentielles ont diminué fortement: les valeurs observées atteignent en moins de 3 mois celles mesurées sur les parcelles labourées témoins (LL) (figures 4 et 5). Ceci a résulté de l'effet combiné d'une forte minéralisation consécutive au travail du sol et d'une dilution par le mélange de la couche superficielle et de la couche sous jacente par le labour. L'installation de chambres de mesure automatiques

pour la mesure en continu du CO₂ émis a effectivement permis de mesurer l'accélération immédiate de la respiration du sol sur les deux situations (Léonard, 2005, Shili, 2006). Par contre, nous avons constaté que ni l'arrêt du labour (LSD) ni l'installation d'une prairie (CP) ne se sont traduits, à moyen terme (18 mois pour Boigneville et 24 mois à Lusignan) par des changements significatifs du C organique, C soluble et C microbien, des activités de nitrification et de dénitrification. Les valeurs obtenues sont restées équivalentes à celles observées sur les parcelles témoins (figures 4 et 5). Nous observons seulement au bout de trois ans, une augmentation des flux de minéralisation et d'organisation de l'azote dans la couche 0-10 cm du traitement CP qui atteignent les valeurs de celles mesurées sous la prairie (PP) (figure 6).

Ces résultats montrent donc une forte dissymétrie dans les effets des changements de mode de gestion sur les caractéristiques physico-chimiques et biologiques des sols non seulement en termes d'intensité mais également de vitesse de réponse. Finalement, on peut clairement distinguer deux scénarii de changements de mode de gestion: (i) l'application d'un nouveau mode de gestion entraînant d'intenses changements des conditions environnementales et de la disponibilité en substrats pour les microorganismes (c'est le cas ici pour le retournement de la prairie et l'installation d'une culture et pour l'application d'un labour d'un sol préalablement cultivé en semis direct pendant plusieurs années); (ii) un nouveau mode de gestion entraînant un changement progressif des conditions environnementales et de la disponibilité en substrats pour les microorganismes (c'est le cas dans cette étude pour les situations d'installation d'une prairie sur des sols portant auparavant une rotation de cultures annuelles et d'abandon du labour pour des parcelles cultivées). Cette dissymétrie temporelle des effets du labour et du non labour sur l'évolution des stocks de matière organique a déjà été clairement montrée (FAO, 2008), mais nous montrons que cette dissymétrie des réponses s'applique aussi aux activités de communautés fonctionnelles du sol.

En ce qui concerne plus particulièrement l'installation de la prairie, l'absence d'effet significatif après trois ans sur les variables relatives au carbone suggère que la « jeune » prairie met en place au cours des premières années son couvert végétal et notamment son système racinaire, avec relativement peu d'accumulation de débris organiques morts, alors que cette déposition de débris racinaires s'accélérerait avec l'âge de la prairie, expliquant les différences observées ici entre les deux traitements témoins (Pp. versus CC) et généralement entre prairies et cultures dans l'horizon superficiel (par exemple Booth *et al.*, 2005). Il est à noter par ailleurs que trois ans après le retournement de la prairie (PC), la teneur en C organique total de la couche 0-10 cm dans ce traitement reste supérieure à celle observée dans le sol en rotation de cultures annuelles (CC), suggérant qu'une fraction du C accumulé

sous la végétation prairiale est relativement stable. Cette stabilité semble confirmée par les caractérisations chimiques de cette matière organique qui restent proches de celles des sols maintenus sous prairies (Rumpel et Chabbi, 2009). En ce qui concerne le travail du sol, notre étude montre que la nitrification et la dénitrification potentielles sont augmentées dans la couche superficielle sous semis direct dans la situation étudiée, et ceci est expliqué par l'augmentation du C organique total et du flux de minéralisation d'azote.

IMPACT DES MODES DE GESTION ET LEURS CHANGEMENTS SUR LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES NITRIFIANTES ET DÉNITRIFIANTES

La **diversité génétique** de la communauté nitrifiante est rapidement modifiée (moins de 2 semaines) par l'application du labour et le mélange des couches de sol qui en découle. Elle devient similaire à celle observée dans les sols (témoins) maintenus en labour (Attard *et al.*, 2010). Après application du labour, la diversité génétique de la communauté dénitrifiante s'est, elle, différenciée à la fois de celle caractéristique de l'ancienne gestion (c'est-à-dire la diversité observée dans les sols « témoins » conduits en semis direct continu) et de celle caractéristique de la nouvelle gestion (c'est-à-dire la diversité observée dans les sols « témoins » labourés) (Attard *et al.*, 2011). Ce résultat s'applique aussi au retournement de prairie. Par ailleurs, l'activité et la diversité génétique des communautés sont peu ou pas corrélées, ceci est vrai pour les deux communautés nitrifiantes et dénitrifiantes (Attard *et al.*, 2010; 2011). Les changements de diversité génétique de la communauté, évaluée par des techniques « d'empreintes moléculaires » n'expliquent donc peu, voire pas du tout, les changements d'activité.

Des corrélations faibles mais significatives ont été observées entre la dénitrification potentielle et les effectifs des dénitrifiants, mais ces corrélations diffèrent au cours du temps ou selon le traitement : pour un effectif donné, différents niveaux d'activités peuvent être observés. Pour cette communauté, les variables environnementales (température, humidité) et de disponibilité en substrat (nitrate, carbone organique) affectent donc l'activité spécifique, c'est-à-dire l'activité par cellule, au cours du temps. Pour la communauté nitrifiante, les changements d'effectifs ont expliqué plus de 80 % des changements d'activité (*figure 7*), la relation observée étant unique pour tous les traitements et toutes les dates : à un niveau d'effectif correspond toujours un niveau d'activité, quelles que soient les conditions et la date considérées. L'effectif de bactéries nitrifiantes apparaît donc être la variable de contrôle proximal de l'activité. Il n'y a pas d'effet d'autres variables ou

alors ces autres variables agissent indirectement *via* leurs effets sur l'effectif. Plus précisément, nos résultats (Attard *et al.* 2010) montrent que ce sont les effectifs des bactéries du genre *Nitrobacter* qui expliquent l'activité nitrifiante, un basculement entre les genres *Nitrospira* et *Nitrobacter* étant observé quand on passe de sols à faible disponibilité en azote à de sols à forte disponibilité en azote. Ceci peut s'expliquer par le fait que les *Nitrobacter*, souvent considérés comme des stratèges de type *r* parmi les nitrifiants (Schramm *et al.*, 1999), pilotent l'activité de nitrification dans les conditions de plus forte disponibilité en azote, alors que les *Nitrospira*, considérés comme des stratèges *K*, seraient fonctionnellement plus importants dans les conditions de faible disponibilité en azote. Ces résultats montrent que le rapport d'effectifs entre les genres *Nitrospira* et *Nitrobacter* est très utile pour expliquer les changements d'activité nitrifiante.

Au vu des résultats précédemment commentés, nous avons déterminé l'importance relative de l'effectif des communautés microbiennes, des variables environnementales et de la disponibilité en substrats sur la réponse des activités bactériennes nitrifiantes et dénitrifiantes, et ceci par des méthodes de *path analysis* et de *GLM* (General Linear Model, Mitchell 1992). Les résultats indiquent que la dénitrification est déterminée principalement par la quantité de carbone organique, ce dernier agissant directement en tant que substrat pour les dénitrifiants et indirectement *via* une modification des effectifs de dénitrifiants et de l'humidité du sol. L'humidité intervient directement sur l'activité, procurant à certains moments les conditions d'anaérobiose nécessaires à la réalisation de la dénitrification. Concernant le substrat azoté, son importance apparaît beaucoup plus forte pour expliquer les changements de l'activité nitrifiante que de l'activité dénitrifiante. La faible corrélation que nous avons observée entre les modifications de concentrations en nitrate dans le sol et l'activité de dénitrification est aussi rapportée dans d'autres études (par exemple Barnard *et al.*, 2006). L'oxydation de l'ammonium et du nitrite par les communautés nitrifiante et nitrifiante correspond à **une activité obligatoire** pour ces bactéries qui tirent leur énergie et leur capacité de croissance de ces activités. Il est donc logique en ce cas que l'effectif et le pool enzymatique « clé » de chacune de ces communautés soient fortement liés à la disponibilité en ammonium et nitrite dans les sols. A l'inverse, la réduction du nitrate par les bactéries dénitrifiantes correspond à **une activité facultative** et inductible; hormis celles vivant en permanence dans des microenvironnements où la pression partielle d'oxygène est faible, la plupart des bactéries dénitrifiantes présentes dans un sol fonctionnent en routine comme des hétérotrophes 'classiques' et tirent leur énergie d'une respiration aérobie notamment, ne basculant sur une respiration anaérobie - telle que la dénitrification - que lorsque que l'oxygène vient à manquer et en présence de nitrate (Tiedje, 1983). Dans ce dernier cas, le nitrate remplace

alors l'oxygène et joue le rôle d'accepteur d'électrons. Il n'est donc pas surprenant que l'effectif et le pool enzymatique clé de la communauté dénitrifiante ne soient au final pas fortement liés à la disponibilité en nitrate dans les sols, d'autres variables de contrôle de leur activité et de leur croissance en tant qu'hétérotrophes (carbone organique notamment) étant alors très importantes. L'effectif et la diversité génétique de la communauté dénitrifiante ont une importance beaucoup plus faible dans les variations de l'activité dénitrifiante que dans le cas de la communauté nitrifiante : comprendre et prédire les niveaux de dénitrification nécessite donc de prendre en compte à la fois les effectifs microbiens, les variables environnementales et la disponibilité des substrats.

CONSÉQUENCES POUR LA GESTION DES AGROSYSTÈMES ET DES SOLS

Les résultats de ce projet permettent de tirer plusieurs conclusions importantes quant aux effets des changements de mode d'occupation et de gestion des sols cultivés mais aussi des transitions entre ces modes de gestion. Cette question est très fortement d'actualité, par exemple dans la pratique du semis direct qui inclut périodiquement un labour, ou dans la mise en place d'itinéraires en agriculture de conservation, ou d'insertion de prairies temporaires dans les rotations qui ont pour objectif de favoriser une gestion des nutriments basée davantage sur le recyclage des matières organiques.

Le premier résultat important concerne **la comparaison des situations contrastées** que nous avons étudiées, à savoir le labour et le semis direct d'une part, la prairie et la culture annuelle d'autre part. Les résultats obtenus confirment d'abord que la prairie, comme le semis direct, installent un gradient important de carbone organique dans les sols, l'un parce que les résidus de récolte sont laissés à la surface du sol où ils se décomposent, l'autre parce que les litières racinaires des espèces prairiales pérennes s'accumulent dans les premiers horizons sous la surface du sol (Soussana *et al.*, 2004). Indépendamment d'un accroissement possible du stock total de C organique dans le sol (notamment sous prairie), problématique qui n'était pas l'objet de ce projet, la distribution du carbone, et notamment la concentration accrue dans les systèmes non perturbés, entraîne en cascade toute une série de « propriétés » pour ces couches superficielles de sol : accroissement de la quantité de carbone soluble, accroissement de la biomasse microbienne hétérotrophe du sol et de sa respiration, des effectifs des communautés fonctionnelles nitrifiantes et dénitrifiantes, augmentation associée des transformations microbiennes de l'azote, minéralisation et organisation, nitrification, dénitrification. D'un point de vue fonctionnel, pour les agrosystèmes considérés, cette stratification du carbone a des conséquences

importantes et élargit le débat strictement lié à l'effet du travail du sol sur le stock total de C dans le sol. Notamment sous prairie et dans l'horizon de surface en semis direct (que nous avons mesuré sur les premiers 5 ou 10 cm du sol), l'activité potentielle de dénitrification est plus élevée que dans le sol sous culture annuelle ou sol labouré. Les pertes effectives par dénitrification et *a fortiori* l'émission de N_2O , vont dépendre bien sûr des conditions environnementales réelles (teneur en eau du sol, température, disponibilité de l'azote minéral) mais l'on observe que la concentration de la communauté microbienne hétérotrophe dont fait partie la communauté fonctionnelle des dénitrifiants, tout comme leur substrat carboné et azoté (révélé notamment par une intensité plus forte des flux bruts d'azote) favorisent potentiellement ces pertes. Des mesures faites sur le site de Boigneville montrent que les émissions de N_2O *in situ* y sont bien corrélées au potentiel de dénitrification dans l'horizon de sol de surface et que les émissions de N_2O sont plus fortes en semis direct qu'en système labouré (Oorts *et al.* 2007, Attard *et al.* 2011). Ceci vient confirmer des travaux ayant mesuré *in situ* des pertes accrues de N_2O en parcelle sous semis direct bien que ces mesures soient encore rares (Six *et al.*, 2004). Il apparaît donc important de tenir compte de ce potentiel à émettre davantage de N_2O des systèmes prairiaux et en semis direct dans la problématique de séquestration du C par les sols.

Le deuxième résultat important concerne **les effets des changements de gestion**. Dans les cas étudiés, labour de parcelles en semis direct depuis 14 ans et retournement de la prairie âgée de 5 ans, le point commun est d'une part l'action mécanique exercée sur l'horizon travaillé et d'autre part le mélange du sol des couches précédemment non perturbées, qui conduit à la destruction du gradient de matières organiques et des activités microbiennes. En réalité, il n'est pas possible de distinguer les deux facteurs, pourtant (i) le premier (action mécanique) a comme conséquence de rendre « accessible » à la décomposition et minéralisation des composés organiques qui ne l'étaient pas ; (ii) le mélange des couches conduit, du point de vue des matières organiques, à une dilution immédiate des compartiments organiques, microbiens et enzymatiques, qui entraîne à moyen terme une adaptation des communautés microbiennes à la ressource et aux nouvelles conditions environnementales. L'action de travail du sol a eu dans les deux situations un effet immédiat important se traduisant par une émission de CO_2 accrue (observée surtout pendant quelques heures à quelques jours après le labour) ainsi qu'un effet sur la minéralisation nette de l'azote du sol (nous n'avons pas détaillé ces résultats dans cet article). Nous avons vu que ces effets sont quasi-immédiats, les caractéristiques des sols soumis au changement s'apparentant très rapidement à celles des sols restés continuellement sous culture annuelle et annuellement labourés. Les caractéristiques acquises par plusieurs années de semis direct ou de présence de la prairie sont donc annulées quasi-immédiatement par le changement. Par contre,

lors de la conversion inverse du labour vers le semis direct, les caractéristiques spécifiques au non labour vont s'établir progressivement, en relation avec l'évolution des matières organiques et de la structure du sol à la surface. Dans la situation prairiale étudiée à Lusignan, les « bénéfiques » de l'installation de la prairie en termes de stockage de matière organique ne sont pas visibles en 3 ans. Du point de vue de la gestion environnementale, **cette forte dissymétrie temporelle dans les impacts des changements de pratiques culturales** sera à prendre en compte pour mettre au point des systèmes de culture innovants et à haute qualité environnementale.

Le troisième résultat important concerne le rôle des communautés microbiennes fonctionnelles et le lien avec la diversité et les effectifs de ces communautés. Ce travail montre tout d'abord la **faible valeur explicative de la diversité génétique** des communautés microbiennes nitrifiantes et dénitrifiantes (« quelles bactéries sont là ? ») sur les fonctions assurées pour l'écosystème (ici la nitrification et la dénitrification). Le niveau de redondance fonctionnelle à l'intérieur d'une communauté comme celle des dénitrifiants est en effet très fort. Par contre, pour les nitrifiants, une distinction genre *Nitrobacter* et *Nitrospira*, deux grands groupes dont l'écologie diffère, suffit largement dans une optique de compréhension et prédiction du fonctionnement du sol. Nos travaux montrent ensuite que **certaines fonctions du sol sont très liées aux effectifs** de la communauté fonctionnelle correspondante **quand la fonction est obligatoire** pour la survie et la croissance des bactéries (cas de la nitrification). A l'inverse, **certaines fonctions du sol sont peu liées aux effectifs** de la communauté fonctionnelle correspondante **quand la fonction est facultative** pour les bactéries (cas de la dénitrification). Ces travaux montrent enfin l'importance prépondérante du carbone organique des sols, ce carbone organique étant soit source directe du substrat des microorganismes (la minéralisation de la matière organique produit l'ammonium substrat des nitrifiants), soit support indirect de la communauté considérée (la communauté dénitrifiante est hétérotrophe, son effectif dépend fortement de la teneur en C organique, substrat carboné et source énergétique). D'autres facteurs environnementaux (notamment l'humidité et la température, la disponibilité des nutriments notamment l'azote) vont agir *in situ* pour moduler l'intensité du processus de dénitrification, mais le C organique est le premier facteur environnemental explicatif du niveau potentiel que cette fonction peut atteindre.

Ces trois grands types de résultats éclairent la façon dont les activités microbiennes du sol dépendent ou non de la diversité des communautés microbiennes, de leurs effectifs, ainsi que des variables environnementales. Ces résultats sont très importants et ouvrent des perspectives, notamment dans le domaine de la modélisation, confirment les effets des pratiques agricoles sur les cycles biogéochimiques et

soulignent l'importance des interactions entre cycles du carbone et de l'azote (à travers la quantité, la localisation et le devenir des matières organiques).

REMERCIEMENTS

Les résultats présentés dans cet article ont été obtenus dans le cadre du projet *Cosmos-Flux* coordonné par S. Recous et X. Le Roux, et financé par les programmes GESSOL2 et PNBC, et de la thèse de doctorat de E. Attard (2008) cofinancée par l'INRA et par la région Poitou-Charentes. Les auteurs tiennent à remercier les nombreux contributeurs au projet, notamment *via* la mise à disposition des sites expérimentaux par Arvalis Institut du Végétal (J. Labreuche) et de l'Observatoire de Recherche en Environnement ACBB de Lusignan (X. Charrier, C. de Berranger), les contributions de collègues du laboratoire d'écologie microbienne CNRS-Université de Lyon (F. Poly, C. Commeaux, N. Guillaumaud) et de l'unité INRA d'agronomie Laon-Reims-Mons (I. Shili, E. Gréhan, O. Delfosse, P. Thiébeau, E. Venet, G. Alavoine). Un grand merci à Gilles Lemaire, alors responsable scientifique de l'ORE à Lusignan et qui a soutenu ce projet. Nous remercions aussi A. Amblès de l'université de Poitiers, L. Philippot et D. Bru de l'UMR de Microbiologie du sol et de l'environnement de l'INRA Dijon, B. Schmid de l'université de Zurich, A. Terada et B. Smets de l'Université Technologique de Lyngby au Danemark pour leur collaboration scientifique sur certains aspects spécifiques de ce projet.

BIBLIOGRAPHIE

- Attard E., 2008 - Etude de la réponse des communautés microbiennes du sol aux changements des modes de gestion dans les agrosystèmes. Doctorat de l'université de Poitiers, 164 pages. <http://theses.edel.univ-poitiers.fr/index.php?id=559>
- Attard E., Poly F., Laurent F., Commeaux C., Terada A., Smets B., Recous S. et Le Roux X., 2010 - Shifts between *Nitrospira*- and *Nitrobacter*-like nitrite oxidizers underly the response of soil nitrite oxidizing enzyme activity to changes in tillage practices. *Environmental Microbiology*, 12, pp. 315-326.
- Attard E., Recous S., Chabbi A., De Berranger C., Guillaumaud N., Labreuche J., Philippot L., Schmid B. et Le Roux X., 2011 - Soil environmental conditions rather than denitrifier abundance and diversity drive potential denitrification after changes in land-uses. *Global Change Biology*, 17, pp. 1975-1989.
- Balesdent J., Chenu C. et Balabane M., 2000 - Relationship of soil organic matter dynamics to physical protection and tillage. *Soil and Tillage Research*, 53, pp. 215-230.
- Barnard R., Le Roux X., Hungate B.A., Cleland E.E., Blankinship J.C., Barthes L. et Leadley P.W., 2006 - Several components of global change alter nitrifying and denitrifying activities in an annual grassland. *Functional Ecology* 20, pp. 557-564.
- Booth M.S., Stark J.M. et Rastetter E., 2005 - Controls on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: A synthetic analysis of literature data. *Ecological Monographs*, 75, pp. 139-157.

- Chapelle-Barry C., 2008 - Dans le sillon du non-labour. *Agreste-primeur* 207. <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/primeur207.pdf>
- Costanza R., d'Arge R., deGroot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. et vanden-Belt M., 1997 - The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, pp. 253-260.
- Diaz S., Lavorel S., de Bello F., Quetier F., Grigulis K. et Robson T.M., 2007 - Land Change Science Special Feature: Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, pp. 20684-20689.
- FAO, - 2008. Agriculture sans labour. <http://www.fao.org/ag/ca/doc/Y3782f.pdf>.
- FAO-UNESCO, 1987 - Soils of the world, Food and Agriculture Organization and United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. Elsevier Science Publishing Co. Inc
- Foley J.A., DeFries R., Asner G.P., Barford C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin F.S., Coe M.T., Daily G.C., Gibbs H.K., Helkowski J.H., Holloway T., Howard E.A., Kucharik C.J., Monfreda C., Patz J.A., Prentice I.C., Ramankutty N. et Snyder P.K., 2005 - Global consequences of land use. *Science*, 309, pp. 570-574.
- Lee A. et Slak M.F., 2007 - Les paysages français changent entre 1992 et 2002 : artificialisation et fermeture des paysages aux dépens du mitage ou de la déprise des zones agricoles. *Agreste-cahiers* 3., pages 19-40. <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/articles07113A2.pdf>
- Léonard C. 2005 - Analyse de la dynamique de minéralisation de C et N après retournement et mise en culture d'une prairie. Mémoire de Master 2, Biosphère Continentale, INA PG - Paris VI, 35 pages + annexes.
- Machado P. et Silva C.A., 2001- Soil management under no-tillage systems in the tropics with special reference to Brazil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 61, pp. 119-130.
- Mary B., Recous S. et Robin D., 1998 - A model for calculating nitrogen fluxes in soil using N-15 tracing. *Soil Biology & Biochemistry*, 30, pp. 1963-1979.
- Mitchell R.J. 1992 - Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology*, 6, pp. 123-129.
- Oorts K., Merckx R., Gréhan E., Labreuche J. et Nicolardot B., 2007 - Determinants of annual fluxes of CO₂ and N₂O in long-term no-tillage and conventional tillage systems in northern France. *Soil & Tillage Research*, 95, pp. 133-148.
- Poux X., Tristant D. et Ramanantsoa J., 2009 - Assollement et rotations de la « ferme France ». *Agriculture Energie 2030*. Centre d'études et de Prospective — Service de la Statistique et de la prospective. Ministère de l'agriculture.
- Rumpel C. et Chabbi A., 2010 - Response of bulk chemical composition, lignin and carbohydrate signature to grassland conversion in a ley-arable cropping system. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 88, pp. 173-182.
- Schramm A., de Beer D., van den Heuvel J.C., Ottengraf S. et Amann R., 1999 - Microscale distribution of populations and activities of *Nitrosospira* / and *Nitrospira* /spp. along a macroscale gradient in a nitrifying bioreactor: quantification by *in situ* hybridization and the use of microsensors. *Applied and Environmental Microbiology*, 65, pp. 3690-3696.
- Shili I., 2006 - Effet à court terme du changement de mode de travail du sol sur les flux de carbone et d'azote. Mémoire Master 2 Sciences et Technologies du Vivant, Mention SAGEP, INA PG-INRA, 21 pages + annexes.
- Six J., Ogle S.M., Breidt F.J., Conant R.T., Mosier A.R. et Paustian K., 2004 - The potential to mitigate global warming with no-tillage management is only realized when practiced in the long term. *Global Change Biology*, 10, pp. 155-160.
- Soussana J.F., Loiseau P., Vuichard N., Ceschia E., Balesdent J., Chevallier T., Arrouays D., 2004 -- Carbon cycling and sequestration opportunities in temperate grasslands. *Soil use and management*, 20, pp. 219-230.
- Tebrügge F. et Düring R.A., 1999 - Reducing tillage intensity - a review of results from a long-term study in Germany. *Soil and Tillage Research*, 53, pp. 15-28.
- Tiedje J. M., 1983 - Denitrification. *Methods of soil analysis*. Part 2. *Agron. Monogr.* A. L. Page et al., 9 ASA, Madison WI. pp. 1011-1026.
- Tiedje J.M., Asuming-Brempong S., Nusslein K., Marsh T.L. et Flynn S.J., 1999 - Opening the black box of soil microbial diversity. *Applied Soil Ecology*, 13, pp. 109-122.
- Wang X.B., Cai D.X., Hoogmoed W.B., Oenema O. et Perdok U.D., 2007 - Developments in conservation tillage in rainfed regions of North China. *Soil & Tillage Research*, 93, pp. 239-250.

