

Contribution de la rhizodéposition aux matières organiques du sol, quelques implications pour la modélisation de la dynamique du carbone

J. Balesdent^{(1)*}, D. Derrien⁽²⁾, S. Fontaine⁽³⁾, S. Kirman⁽⁴⁾, K. Klumpp⁽³⁾, P. Loiseau⁽³⁾, C. Marol⁽⁴⁾, C. Nguyen⁽⁵⁾, M. Péan⁽⁴⁾, E. Personeni⁽⁶⁾ et C. Robin⁽⁷⁾

- 1) INRA UR 1119 Géochimie des Sols et des Eaux (GSE), Europôle Méditerranéen de l'Arbois - BP 80 13545 Aix en Provence cedex 04, France
- 2) INRA UR Biogéochimie des Ecosystèmes Forestiers (BEF), Centre INRA de Nancy, Rue d'Amance, 54280 Champenoux, France
- 3) INRA UR 874, Grassland Ecosystem Research (UREP), 234, Avenue du Brézet 63100 Clermont Ferrand, France
- 4) CEA DSV Institut de Biologie Environnementale et b) Botechnologie (IBEB), Service de Biologie Végétale et de Microbiologie Environnementales, Groupe de Recherches Appliquées en Phytotechnologie, UMR 6191 CNRS/CEA/Université de la Méditerranée, CEA Cadarache - Bât 158, 13108 Saint-Paul-Lez-Durance Cedex, France
- 5) INRA ENITAB UMR 1220 Transfert sol-plante et Cycles des Eléments Minéraux dans les écosystèmes cultivés (TCEM), Centre de Bordeaux, 71, Avenue Edouard Bourleaux - BP 81 - 33883 Villenave d'Ornon cedex, France
- 6) INRA, Université de Caen - Basse-Normandie, UMR950 Ecophysio. Végétale, Agronomie et nutriments (EVA), Esplanade de la Paix - 14032 Caen cedex France
- 7) Nancy-Université, INRA Agronomie et Environnement, UMR 1121 Nancy-Colmar, 2, Avenue de la Forêt de Haye - B.P. 172 - 54505 Vandœuvre les Nancy, France

* Auteur correspondant : Jerome.Balesdent@aix.inra.fr

RÉSUMÉ

La connaissance de la rhizodéposition, transfert de carbone des racines vivantes des plantes vers le sol, est un verrou pour la prévision et la modélisation du stockage de carbone dans les sols. D'une part les flux souterrains entrant dans le sol sont difficiles à quantifier, d'autre part le devenir à long terme du carbone rhizodéposé est peu connu. Notre analyse des données bibliographiques obtenues par traçages isotopiques par le ^{14}C indique que le flux de rhizodéposition s'élève en moyenne à 0,57 x la production nette de racines, avec une grande variabilité et une part d'incertitude assez élevée. Nous avons quantifié le flux de rhizodéposition dans quelques systèmes sols-plantes (sur des systèmes en blé, colza, maïs, tournesol, ray-grass, fétuque) au moyen de traçages isotopiques par le ^{13}C des photo-assimilats et enregistré des flux du même ordre, entre 0,30 et 0,55 x la production racinaire nette. Dans le cas du blé, les rhizodépôts sont en majorité des sucres, où prédomine le glucose. Ces sucres sont principalement engagés dans des polymères excrétés ou pariétaux. Les sucres simples (exsudats) libérés dans le sol sont biodégradés très vite, avec un rendement de conversion en carbone microbien est élevé. *In fine*, les rhizodépôts ont une rémanence à long terme dans les sols au moins égale à celle des autres produits végétaux. L'expression du priming effect (stimulation de la biodégradation des matières organiques du sol par l'apport de carbone dégradable)

par les exsudats d'une part et par les litières racinaires d'autre part a été évaluée par des expériences de double marquage ^{13}C ^{14}C . Les composés complexes comme la cellulose induisent un "priming effect", au contraire des exsudats de bas poids moléculaire. Ce priming par les apports racinaires concerne les matières organiques profondes, dont la dégradation est limitée par la faible densité de microorganismes. Concernant la modélisation du carbone à long terme, la stratégie de modélisation proposée est, en l'absence d'informations plus précises, d'estimer le flux de rhizodéposition entre 0,30 et 0,60 ($0,45 \pm 0,15$) x la production racinaire nette telle que mesurée par extraction et lavage des racines, et de l'allouer aux compartiments végétaux les plus biodégradables des modèles (compartiment DPM pour Roth C et META pour Century). La stratégie de modélisation de l'impact de second ordre des apports de carbone souterrain sur les matières organiques est plus complexe, non linéaire et nécessitera une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, sur la base de stratégies écologiques. La contribution quantitative importante des racines aux matières organiques du sol nous amène à vivement déconseiller la récolte des parties souterraines des cultures, qui réduirait considérablement la qualité des sols à terme.

Mots clés

Carbone du sol, rhizodéposition, exsudats, exudation, racines.

SUMMARY

CONTRIBUTION OF RHIZODEPOSITION TO SOIL ORGANIC MATTER, IMPLICATION FOR ORGANIC CARBON MODELLING

For an accurate management of soil carbon, there is need for data on the contribution of live root-derived carbon (rhizodeposition) on soil carbon storage. Due to the transient nature of rhizodeposits and the absence of separation methods, isotope labelling is required for this purpose. Our review of published datasets based on ^{14}C labelling technique reveals that rhizodeposits account on the average for more than half of the net root production. We developed a set of labelling experiments on wheat, maize, rape, sunflower, Lolium and Festuca, to investigate the amount and fate of rhizodeposits. Rhizodeposition accounted for 27 to 50 % of the net root growth. Small molecules retrieved were a minor part. Exudates are rapidly converted to microbial products with a high yield. The overall rhizodeposition-derived carbon has a high persistence in soils. We demonstrated that the input of fresh polymeric carbon induced a strong mineralization of soil carbon in deep layers, where mineralization activity is limited by the low density of decomposer communities. The incorporation of small molecules had no similar effects. As a first approximation, we suggest in the frame of current models e.g., RothC or Century, to add rhizodeposition as a proportion 0.45 ± 0.15 x the root growth and to allocate it to the metabolic plant compartments of soil C (DPM pool in Roth C and META pool in Century). Priming effects will require new generations of models, which will be non linear and based on ecological approaches. Due to the higher contribution of root-driven carbon to soil organic matter compared with shoot-derived material, we consider that the harvesting of plant rooting systems would severely decrease soil organic matter content and soil quality

Key-words

Soil carbon, rhizodeposition, exudation, roots.

RESUMEN

CONTRIBUCIÓN DE LA RIZODEPOSICIÓN A LAS MATERIAS ORGÁNICAS DEL SUELO, ALGUNAS IMPLICACIONES PARA LA MODELIZACIÓN DE LA DINÁMICA DEL CARBONO

El conocimiento de la rizodeposición, transferencia de carbono de las raíces vivas de las plantas hacia el suelo, está un bloqueo para la previsión y la modelización del almacenamiento del carbono en los suelos. De una parte los flujos subterráneos que entran en el suelo están difíciles a cuantificar, de otro lado el provenir a largo plazo del carbono rizodepositado está poco conocido. Nuestro análisis de los datos bibliográficos obtenidos por trazados isotópicos por el ^{14}C indica que el flujo de rizodeposición se sitúa en promedio a 0,57 x la producción neta de raíces, con una gran variabilidad y una parte de incertidumbre bastante elevada. Cuantificamos el flujo de rizodeposición en algunos sistemas suelos-plantas (sobre los sistemas en trigo, colza, maíz, girasol, ray-grass, festuca) con medio de trazados isotópicos por el ^{13}C de los fotoasimilados y registramos flujos de mismo orden, entre 0,30 y 0,55 x la producción neta de raíces. En el caso del trigo, los rizodepósitos están en mayoría azúcares, donde predomina la glucosa. Estos azúcares entran en los polímeros excretados o parietales. La liberación de los azúcares libres y del carbono soluble está minoritaria en relación con la de los polímeros. Los azúcares simples (exudados) liberados en el suelo se biodegradan muy rápidamente en el suelo. Sin embargo la conversión en carbono microbiano está elevada. In fine los rizodepósitos tienen una remanencia a largo plazo en los suelos a lo menos igual a la de los otros productos vegetales. La expresión del "priming effect" (estimulación de la biodegradación de las materias orgánicas del suelo en relación con el aporte de carbono degradable) por los exudados de una parte y por las literas de raíces de otra parte se evaluó por experiencias de doble marcación ^{13}C ^{14}C . Los compuestos complejos como la celulosa inducen un "priming effect", al contrario de los exudados de bajos pesos moleculares. Este "priming" por los aportes de raíces concierne las materias orgánicas profundas, cuya degradación está limitada por la pequeña densidad de microorganismos. En lo que concierne la modelización del carbono a largo plazo, la estrategia de

modelización propuesta está, en la ausencia de informaciones más precisas, estimar el flujo de rhizodeposición entre 0,30 y 0,60 ($0,45 \pm 0,15$) x la producción neta de raíces como medida por extracción y lavado de las raíces y de aloarlo a los compartimentos vegetales los más biodegradables de los modelos (compartimento DPH para Roth C y META para Century). La estrategia de modelización del impacto de segundo orden de los aportes de carbono subterráneo sobre las materias orgánicas está más compleja, no lineal y necesitara una modelización más prospectiva, de nueva generación, sobre la base de estrategias ecológicas. La contribución cuantitativa importante de las raíces a las materias orgánicas del suelo lleva desaconsejar fuertemente la cosecha de las partes subterráneas de los cultivos, que reduciría considerablemente la calidad de los suelos a largo plazo.

Palabras clave

Carbono del suelo, rizodeposición, exudados, raíces.

INTRODUCTION

Les matières organiques sont une composante majeure, gérable, de la qualité des sols (Citeau *et al.*, 2009). De nombreux travaux avancent que le carbone d'origine racinaire en est la source principale (Balesdent et Balabane, 1996; revues de Kuzyakov et Domanski, 2000; Rasse *et al.*, 2005), mais, paradoxalement, les flux ne sont pas clairement quantifiés, et encore moins caractérisés chimiquement, ce qui en fait un verrou pour la modélisation du carbone des sols. Dans une perspective de mutation des pratiques agricoles (développement de cultures énergétiques, conversions herbages-fourrages annuels, utilisation de cultures non récoltées, etc.), il est donc nécessaire de prévoir le budget carboné du sol pour différentes pratiques. Egalement, le flux de carbone souterrain est la partie la moins connue dans la représentation du cycle terrestre du carbone ou des écosystèmes terrestres. La biomasse souterraine est souvent estimée par des relations allométriques de biomasse aérienne non récoltée et de biomasse souterraine (Saffih-Hdadi et Mary, 2008). Le stockage de carbone attribuable aux apports souterrains apparaît d'ailleurs plus élevé que ne permet de l'anticiper la proportion allométrique des biomasses racinaires et aériennes. Une des explications est la vitesse de biodégradation des racines, plus faible que celles des restitutions aériennes en raison de la composition chimique et de la richesse en composés phénoliques (Abiven *et al.*, 2005). Il est également nécessaire de compléter l'estimation de la biomasse racinaire par celle du flux de rhizodéposition et d'estimer le devenir de cette dernière par le paramétrage des modèles courants du carbone organique des sols.

Au cours de leur vie, les racines des plantes libèrent des composés organiques dans leur environnement proche. Ce processus, nommé rhizodéposition, est d'importance écologique car 1/ c'est une perte de C organique pour la plante, 2/ c'est un flux d'intrant pour le compartiment de C organique du sol et 3/ il alimente la microflore du sol, qui est impliquée dans

la grande majorité de l'activité biologique des sols tels que par exemple le cycle des éléments nutritionnels et des polluants ou encore la dynamique des pathogènes du sol. Les mécanismes par lesquels les rhizodépôts majeurs sont libérés dans le sol sont principalement la production de cellules de la coiffe racinaire, la sécrétion de mucilage, la diffusion passive et contrôlée d'exsudats racinaires. Il s'agit d'une résultante de libération de carbone et de ré-assimilation de molécules organiques solubles par les racines elles-mêmes. Le flux de carbone racinaire a fait l'objet de plusieurs synthèses bibliographiques, dont celles de Nguyen (2003) et de Rasse *et al.* (2005). La littérature fait état de nombreuses incertitudes sur l'ordre de grandeur des flux, la nature du carbone rhizodéposé, son devenir à long terme, la préservation sélective de la dégradation microbienne, par rapport aux matières végétales aériennes, son impact sur le carbone préexistant du sol. La présente étude se place dans l'objectif de la modélisation de la dynamique du carbone des sols. Il s'agissait de répondre aux questions suivantes: quel est l'ordre de grandeur des flux de carbone rhizodéposé dans quelques systèmes sol-plante représentatifs? Quel sera le devenir à long terme de ce carbone? Comment représenter ce devenir dans les modèles conventionnels de dynamique du carbone des sols? Quel est l'effet de la rhizodéposition et de la libération de carbone racinaire mort sur la dégradation des matières organiques préexistantes du sol? Cette étude intègre plusieurs résultats du projet GESSOL financé par le ministère en charge de l'environnement.

Les composés rhizodéposés sont d'une part transitoires et rapidement biodégradés, d'autre part difficilement extractibles voire impossible à extraire du sol. Leur étude peut être faite en solutions stériles, mais celles-ci ne sont aucunement représentatives de la vraie rhizosphère. Plusieurs méthodes ont ainsi été développées pour estimer la production de carbone souterrain (Milchunas, 2009). La présente étude a fait systématiquement appel au traçage isotopique du carbone, soit par l'isotope stable ^{13}C soit par l'isotope radioactif ^{14}C , dans le cas de marquages simultanés de deux sources de

carbone différentes. Typiquement, les systèmes sol-plantes sont marqués en enceintes sous atmosphère contrôlée avec substitution du CO_2 par du $^{13}\text{CO}_2$. Ainsi, le carbone ^{13}C récupéré dans le sol est distingué des matières organiques préexistantes; il est quantifié et défini comme provenant de la rhizodéposition. Afin d'améliorer l'estimation du devenir du carbone rhizodéposé par rapport aux données existantes, nous avons suivi la cinétique d'allocation du ^{13}C au sol et nous avons aussi développé une méthode spécifique permettant de mesurer le rapport isotopique non seulement sur le carbone organique total du sol, mais aussi sur des classes moléculaires comme les sucres, ce qui nous a permis de déterminer la nature des principaux rhizodépôts, de certains de leurs produits et de suivre leurs transformations.

Enfin, un éventuel impact de la rhizodéposition sur les matières organiques présentes dans le sol (MOS), par stimulation de leur biodégradation (priming effect positif), pourrait conduire à minorer la contribution des apports de carbone souterrains au stockage de carbone. Nos hypothèses de travail étaient les suivantes. Une augmentation de l'activité des micro-organismes décomposant les MOS via la fourniture en substrats énergétiques a été démontrée lors d'un apport de cellulose en milieu N limitant (Fontaine et al., 2001). En revanche, un effet direct de l'apport de sucres simples tels que des exsudats sur la minéralisation des MOS n'a jamais été démontré, à l'aide d'outils isotopiques. On fait ici l'hypothèse d'une interaction entre les exsudats et la matière organique fraîche représentée par une litière racinaire d'une part, et entre litière et matière organique du sol d'autre part, et par conséquent une réaction en chaîne exsudats/litière/MOS. Enfin, on s'attend à ce que la litière provoque un « priming effect » sur la décomposition de la MOS, d'autant plus s'il s'agit d'une espèce compétitive (litière fermentescible). Nous avons donc évalué l'impact de l'apport de composés simulant les racines et les exsudats racinaires sur la minéralisation des matières organiques du sol.

QUANTIFICATION DES FLUX DE RHIZODÉPOSITION : UNE SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

Cette section reprend les termes d'une synthèse que nous avons effectuée récemment (Jones et al., 2009).

Dès la fin du XIX^e siècle, Dyer observait que des composés organiques acides étaient excrétés par les racines des plantes cultivées en solution nutritive. Ce dispositif de culture est effectivement la méthode la plus simple pour mettre en évidence la rhizodéposition. Cependant, il supprime toutes les interactions entre les racines et le sol et en conséquence, les observations doivent être interprétées en ayant conscience des limites de ce système. Il a été montré que la quantité et la composition des rhizodépôts produits dépendent de

l'environnement racinaire: contrainte mécanique, composition de la solution nutritive, température. Par exemple, la stérilité de la solution nutritive conduit à sous-estimer fortement l'exsudation racinaire car les microorganismes stimulent l'exsudation en modifiant les caractéristiques du système racinaire (nombre d'apex, vitesse de croissance, perméabilité des membranes). En outre, en consommant les exsudats, les microorganismes entretiennent le gradient de carbone entre le cytosol et la solution nutritive et limitent donc la réabsorption active des rhizodépôts par les racines. La réabsorption active des exsudats par la racine est un véritable problème pour estimer l'exsudation. Cette réabsorption peut en effet atteindre jusqu'à 80-90 % de la valeur de l'efflux pour des cultures sans renouvellement de la solution nutritive (Jones et Darrah, 1993). Afin de limiter la réabsorption active des exsudats par la racine, la solution peut être renouvelée continuellement par percolation (Hodge et al., 1996).

Traçage du C de la plante vers la rhizosphère

Le caractère artificiel des cultures en solution nutritive a favorisé le développement de méthodes permettant l'évaluation de la rhizodéposition pour des plantes cultivées dans du sol. Ces méthodes utilisent le traçage isotopique du carbone (C) photoassimilé par la plante afin de distinguer les rhizodépôts de la matière organique déjà présente dans le sol. Diverses approches ont été mise en œuvre pour suivre dans la rhizosphère le carbone dérivé de la plante.

Une approche consiste à utiliser la différence existant entre les plantes C3 et C4 pour la discrimination du ^{13}C présent naturellement dans l'atmosphère lors de la fixation photosynthétique. La signature isotopique naturelle $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) d'une plante C3 est ainsi en moyenne de -27 ‰ alors que celle d'une plante en C4 est de -13 ‰. Lorsqu'un sol est cultivé longtemps avec des plantes de type C3, la signature isotopique de la matière organique va évoluer vers une valeur voisine de -27 ‰. Lorsqu'une plante de type C4 comme le maïs est cultivée sur ce sol, le $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique du sol augmente en raison de la rhizodéposition, ce qui permet de quantifier le flux d'entrée de C en provenance de la plante en C4 (Balesdent et Balabane, 1992; Qian et al., 1997).

Il est également possible d'exposer la plante à une atmosphère dont le CO_2 est enrichi en un isotope stable (le ^{13}C) ou radioactif (le ^{14}C et plus rarement le ^{11}C). La plupart des travaux ont utilisé le ^{14}C bien que ^{13}C soit de plus en plus utilisé, en particulier en raison du coût des contraintes de radioprotection requises par la manipulation de ^{14}C . Cette opération permet de marquer les photoassimilats dont on peut suivre le devenir dans la plante et dans le sol. Les résultats sont classiquement exprimés en coefficients de répartition décrivant les quantités nettes de carbone fixé allouées entre les parties aériennes, les racines, la respiration rhizosphérique (somme de

la respiration des racines et symbiontes et des rhizodépôts) et résidus dans le sol. Les résidus dans le sol incluent les rhizodépôts, la biomasse microbienne et les métabolites dérivés des rhizodépôts (incluant les hyphes mycéliens des mycorrhizes) mais aussi les débris de racines fines qui n'ont pas pu être séparées du sol (par exemple les poils racinaires, les cellules épidermiques). La durée du marquage détermine la résolution temporelle de la mesure des flux mais également la nature des rhizodépôts qui sont marqués. Un marquage de quelques heures concernera majoritairement les exsudats, le mucilage et les cellules de la coiffe tandis qu'un marquage plus long portera en outre sur la sénescence racinaire. Les marquages courts (quelques heures) également appelés 'pulse-chase labelling' sont donc plutôt adaptés à l'étude du changement de répartition des assimilats en réponse à des facteurs environnementaux tandis que les marquages de plus longue durée (quelques semaines, mois: 'continuous labelling') sont employés pour avoir une mesure intégrée de la totalité du C racinaire qui est incorporé dans le sol (Meharg, 1994).

Combien de carbone est libéré dans le sol par la rhizodéposition ?

Depuis les années 1970, de nombreux travaux ont porté sur le suivi des photoassimilats marqués dans la plante et dans le sol en fonction de différents facteurs biotiques et abiotiques. La *figure 1* résume la répartition moyenne d'un grand jeu d'études publiées (271 données) et correspond à une mise à jour de synthèses antérieures (Bidel *et al.*, 2000, Nguyen 2003). Dans l'ensemble, la plupart des expériences de marquage ont concerné des plantes à un stade végétatif précoce (typiquement un mois ou moins). Ceci est lié à la difficulté méthodologique de faire pousser et marquer des plantes à maturité en conditions contrôlées. Néanmoins, l'âge des plantes a un effet important sur la répartition des photoassimilats dans la rhizosphère.

Par exemple, dans le cas de plantes annuelles marquées au ^{14}C , les quelques études qui ont suivi la rhizodéposition au cours du cycle de développement de la plante dans la gamme 28-600 jours de culture, montrent que l'allocation de carbone à la rhizosphère diminue clairement avec l'âge de la plante de -43 %, -28 %, -20 % pour des racines, la respiration rhizosphérique et des résidus de sol, respectivement (valeurs médianes; Nguyen 2003). Bien que la répartition ait été étudiée dans une vaste gamme d'espèces, presque la moitié des données publiées concerne le blé et le ray-grass et 76 % des études sont concernent cinq espèces cultivées ou prairiales. Pour cette raison, nous avons actuellement une image assez incomplète de la rhizodéposition du carbone, particulièrement dans des communautés de plantes en associations. En particulier les dicotylédones ont reçu peu d'attention et le flux de rhizodéposition par des arbres dans les écosystèmes naturels reste mal connu. Les études portant sur les arbres ont notamment été conduites sur de très jeunes sujets et dans des conditions expérimentales peu représentatives des systèmes forestiers naturels. Par conséquent, notre faible connaissance de rhizodéposition par les arbres est problématique lorsqu'il s'agit de chiffrer la séquestration de carbone par des forêts.

En ayant bien conscience des limites des travaux de la littérature, nous constatons que les études indiquent qu'approximativement 40 % de la fixation nette de carbone par la photosynthèse sont exportés par les parties aériennes vers les racines et libérés dans le sol. Pour des céréales et les herbacées, pour la période de végétation, cela correspond à environ 1,5-2,2 t C ha⁻¹ (Kuzakov et Domanski, 2000). La répartition de ce carbone alloué 'sous terre' est la suivante: environ 50 % sont retrouvés dans la biomasse de racines (19 % de la fixation nette), 33 % retournent à l'atmosphère en raison de la respiration de la rhizosphère (respiration des racines+symbiotes et des microorganismes libres consommant les rhizodépôts: racines 12 % de la fixation nette), 12 % se

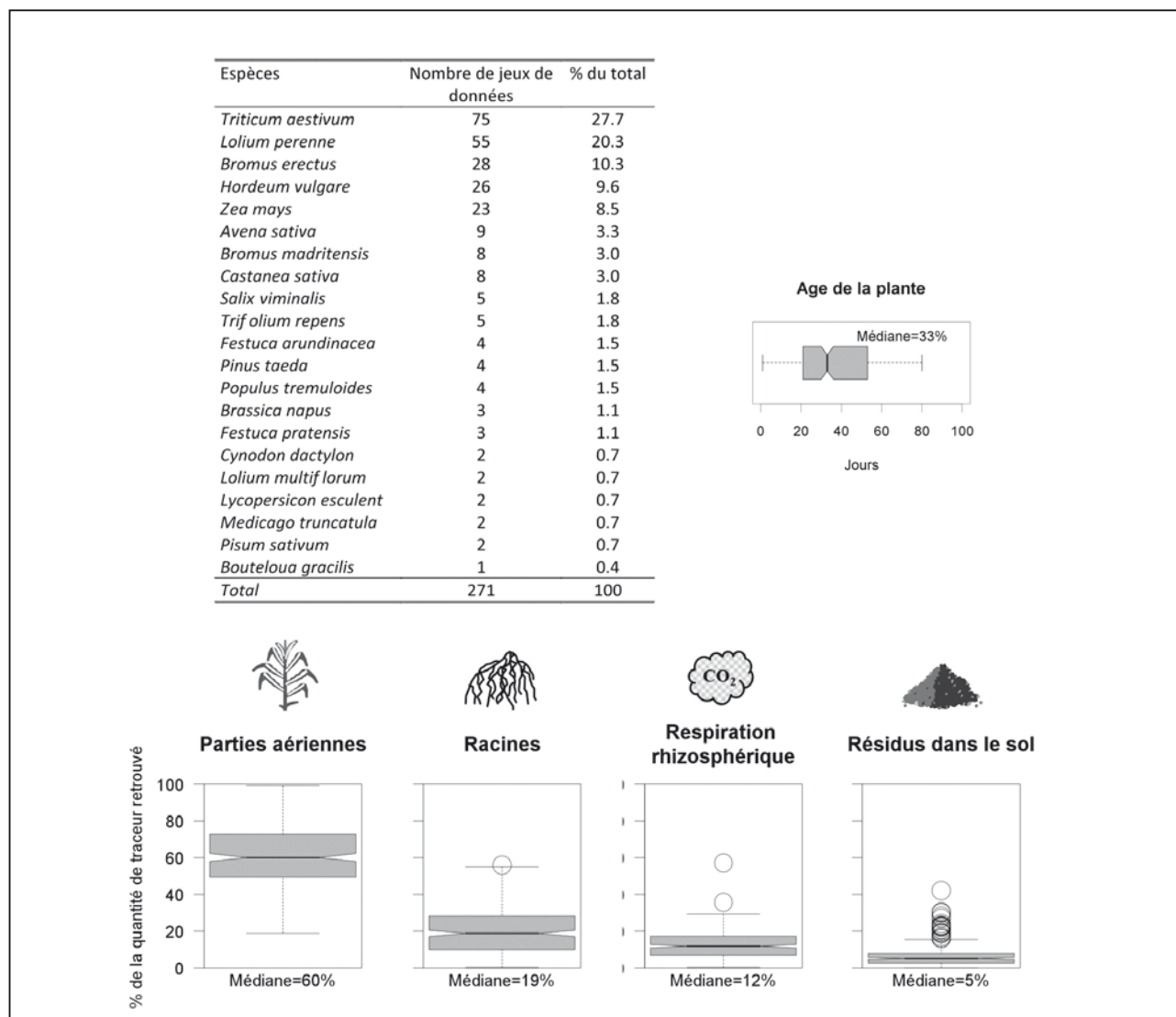
Tableau 1 : Incubation d'un sol profond en présence de cellulose marquée ^{13}C . Quantité (mg C kg⁻¹), activité en ^{14}C (pourcentage de carbone moderne, pMC) et âge ^{14}C du CO₂ (datation de référence Before Present, BP) non marqué libéré par le sol témoin, le sol avec cellulose et la sur-production de CO₂ provenant du carbone ancien pendant les 161 jours d'incubation du sol profond. Les valeurs sont des moyennes encadrées par les erreurs standard (n=3). Pour l'âge ^{14}C du CO₂, les erreurs standard sont asymétriques du fait de la désintégration exponentielle du ^{14}C .

Table 1 : Incubation of a deep soil layer in the presence of labelled cellulose. Amount, activity and apparent ^{14}C age of non-labelled CO₂ by the control soil, the soil with cellulose and the extra-mineralization of soil carbon caused by cellulose introduction, during 161 days of incubation. Standard errors of three replicates.

	Quantité (mg C kg ⁻¹)	Activité ^{14}C (pMC)	Age ^{14}C (Années BP)
Sol témoin	100 ±4	97 ±1.4	222 (+119/-117)
Sol avec cellulose	172 ±3	85 ±1.6	1,329 (+154/-152)
Sur-production CO ₂	72 ±2	73 ±2	2,567 (+226/-219)

Figure 1 : Répartition du traceur ^{14}C photoassimilé par la plante après exposition des parties aériennes à une atmosphère enrichie au $^{14}\text{CO}_2$. Pour chaque compartiment, les boîtes à moustache montrent la distribution de 271 coefficients de répartition issus d'une revue de la littérature de Nguyen (2003) mise à jour en 2007. (redessiné d'après Jones et al., 2009).

Figure 1: Review of published data of ^{14}C partitioning in plant and soil of photoassimilated ^{14}C (re-drawn from Jones et al., 2009)



retrouvent sous la forme de résidus dans le sol (5 % de la fixation nette) et une petite partie est perdue par lessivage ou ruissellement. En faisant l'hypothèse que les racines et des microorganismes contribuent en quantités égales à la respiration de la rhizosphère (Kuzakov, 2006) —une supposition qui doit être traitée avec prudence—, l'estimation approximative de la rhizodéposition moyenne observée serait autour de 11 % de la fixation nette ou 27 % du carbone alloué aux racines. Cela correspondrait à 400-600 kg C ha⁻¹ pendant la période de végétation des herbacées et des céréales. Ces valeurs fournissent seulement une approximation car elles sont associées à une forte incertitude. Il

y a plusieurs raisons à cela. Tout d'abord il est admis que les approches expérimentales ayant permis les estimations de partition de la respiration rhizosphérique entre la composante racinaire et microbienne comportent des biais possibles importants. Ensuite, les résidus retrouvés dans le sol incluent souvent de petites racines et des mycélium vivants qui ne peuvent pas être avec séparés du sol par les protocoles actuels et qui contribuent à surestimer la rhizodéposition. Cela explique probablement l'asymétrie de la distribution

du coefficient caractérisant les résidus dans le sol (*figure 1*). Finalement, il faut être conscient que la rhizodéposition peut varier largement en fonction de nombreuses variables environnementales, ce que nous ne considérons pas ici: abondance des microorganismes, texture du sol, fertilisation azotée, concentration en CO_2 atmosphérique. Une caractérisation de l'effet de ces variables a été tentée dans la synthèse bibliographique de Nguyen (2003).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Marquage pulse-chasse de microcosmes par le carbone 13

Les expériences ont concerné les plantes cultivées blé, colza, tournesol et maïs. Le sol (horizon Ap 0-28 cm d'un cambisol cultivé en blé), provenant de l'essai de longue durée des Closeaux à l'INRA de Versailles (Dignac *et al.*, 2005), tamisé au préalable à deux millimètres, est placé en pots cylindro-coniques de 5 cm de diamètre et 20 cm de haut permettant une bonne exploration racinaire, amené à une densité apparente de 1,25 et maintenu à une humidité de 140 g d'eau.kg⁻¹ de sol sec, soit pF 2,5 environ. Les plantes sont semées puis cultivées en chambre de culture automatisée pour le contrôle de l'humidité, de l'éclairement, de la température et des flux de CO_2 au Groupe de Recherche et d'Applications en Phytotechnologies du CEA à Cadarache. Le marquage a lieu 21 jours après levée. Le ratio parties aériennes (g de matière sèche)/sol sec (g) au marquage est de 1/400, semblable au ratio à maturité en champ. Pour le marquage des photoassimilats, le CO_2 des chambres de culture est remplacé par du CO_2 avec un rapport $^{13}\text{C}/\text{C}$ de 75 % et maintenu à ce rapport pendant 90 minutes, puis le CO_2 de la chambre est remplacé par du CO_2 ambiant, non enrichi en ^{13}C . Le marquage a lieu 4 heures après le début de la photopériode car il a été montré que la cinétique d'allocation a une dynamique circadienne liée au stockage concentrique dans les grains d'amidon. La quantité de ^{13}C photo assimilée est calculée comme la différence entre la quantité de ^{13}C injectée et la quantité de ^{13}C - CO_2 résiduelle en fin de marquage. L'expérience a été effectuée dans plusieurs modalités: analyse complète de la cinétique de translocation des photo-assimilats de blé ou de colza (*figure 2*); marquage de 30 minutes et analyse à 7 jours seulement dans le cas du blé, du colza, tournesol. Dans certains cas, le flux de $^{13}\text{CO}_2$ respiré par les microcosmes est quantifié, par mesure d'accumulation nocturne du $^{13}\text{CO}_2$ et estimation du flux diurne.

Mesure de la partition des photoassimilats et analyse chimique de la composition en sucres du carbone rhizodéposé et du carbone marqué dans le sol

Elle est faite par sacrifice des microcosmes, répartis entre une heure et 28 jours après marquage, en rejetant *a priori* les plantes dont la taille appartient au premier et dernier décile de la population. La séparation du sol des racines est effectuée en plusieurs étapes: désagrégation manuelle et séparation des racines, suivie du lavage de ces dernières par 50 ml de K_2SO_4 0,025 M, tamisage humide du sol à 500 μm en milieu K_2SO_4 0,025 M. La solution est stabilisée par NaN_3 0,0001 M. Le C et ^{13}C organiques solubles sont dosés dans cet extrait. Les solutions et sols sont immédiatement congelés puis lyophilisés et les matières végétales séchées à 70 °C. Les rapports isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du CO_2 sont mesurés soit par spectrométrie de masse isotopique (IRMS) soit par absorption infrarouge différentielle sur des analyseurs infrarouge de gaz (IRGA) calibrés pour cette mesure. Le $^{13}\text{C}/\text{C}$ des échantillons solides est mesuré par couplage analyse élémentaire-IRMS (EA-IRMS). Nous avons analysé plusieurs sous-ensembles chimiques du carbone 13 rhizodéposé par le blé et ses produits d'évolution: le carbone soluble, les sucres neutres totaux, les monosaccharides libres et le saccharose, les monosaccharides individuels des polysaccharides par la méthode de Derrien *et al.* (2004). Nous avons également suivi à long terme (2 ans) le devenir du carbone de sucres et d'acides aminés enrichis en ^{13}C incubés dans des sols sans plante.

Mise en évidence des effets de priming par incorporation d'exsudats ^{14}C

L'approche expérimentale a été la suivante: des litières de *Festuca ovina* et *Lolium perenne* ont été mises au contact du sol. Au début de l'incubation, un apport d'exsudats artificiels (comportant un mélange de sucres, d'acides aminés et d'acides organiques) est réalisé sur les litières enfouies par injection, pendant 8 jours, à raison de 100 $\mu\text{g/g}$ de sol et par jour pour simuler l'exsudation racinaire. Un des composés de cette solution d'exsudation synthétique, le glucose, est marqué au ^{14}C . Les traitements ont été les suivants: litière FO (*Festuca ovina*) + MOS avec ou sans apport d'exsudats; litières LP (*Lolium perenne* L.) + MOS avec ou sans apport d'exsudats; MOS sans litière, avec ou sans apport d'exsudats. Les suivis et les paramètres mesurés ont été, pendant 5 mois, la cinétique de minéralisation des litières, du glucose- ^{14}C et la détermination de la biomasse microbienne par fumigation-extraction dans la fraction de sol à proximité des litières. La minéralisation des matières organiques a été suivie par piégeage du CO_2 à l'aide de pièges à soude placés dans l'incubateur suivi du dosage des C-carbonates de la soude au COTmètre et détermination de la signature isotopique ^{13}C des

Figure 2: Devenir des photoassimilats dans les compartiments du système sol-colza après marquage par le ^{13}C . Toutes grandeurs exprimées en proportion du ^{13}C total. Le $^{13}\text{CO}_2$ (respiration totale : plante, racines et sol) a été mesuré sur l'ensemble des batchs et considéré comme identique pour toutes les plantes. Le ^{13}C total est normalisé à la valeur 1,0 et ses variations rendent compte des variations de l'assimilation par les plantes individuelles et dans le CO_2 respiré (respiration totale : plante, racines et sol). Les lignes continues correspondent à la régression des observations par des fonctions exponentielles, plus un terme constant et bi-exponentielles dans le cas du sol. Les barres correspondent à l'écart-type de trois systèmes sol-plante à chaque date.

Figure 2: Fate of ^{13}C -labelled photoassimilates in the compartments of the soil-rape- CO_2 systems after labelling. All results expressed as amounts of ^{13}C normalized to the average total ^{13}C . $^{13}\text{CO}_2$ was measured for the whole batch and assumed to be the same for all plants. Total ^{13}C are normalized to the value 1.0 and describe the variations in plant assimilation plus ^{13}C recovery. Continuous lines correspond to the non-linear regressions in by single or double exponential terms plus a constant term. Bars correspond to one standard deviation of three replicated soil-plant system at each date.

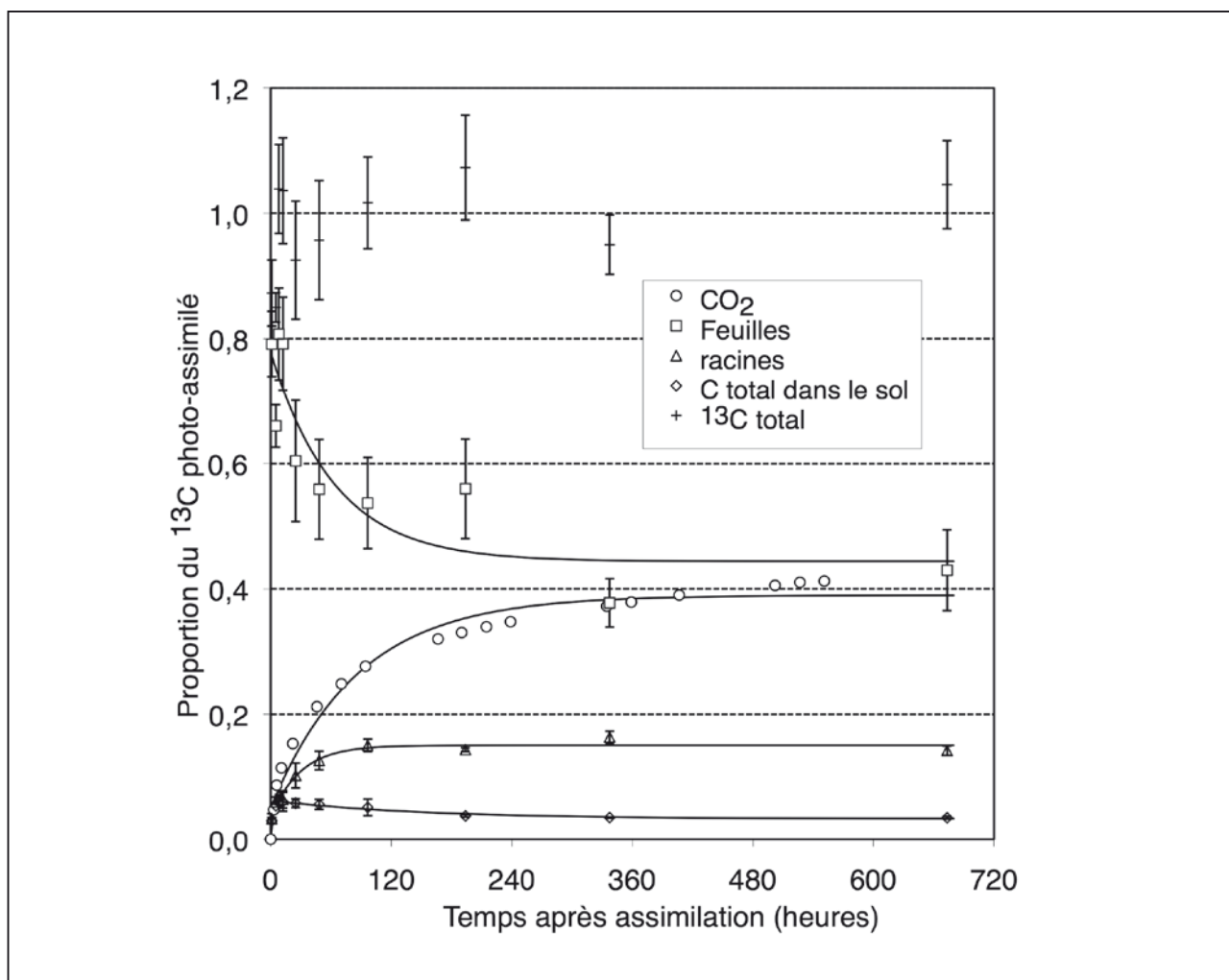
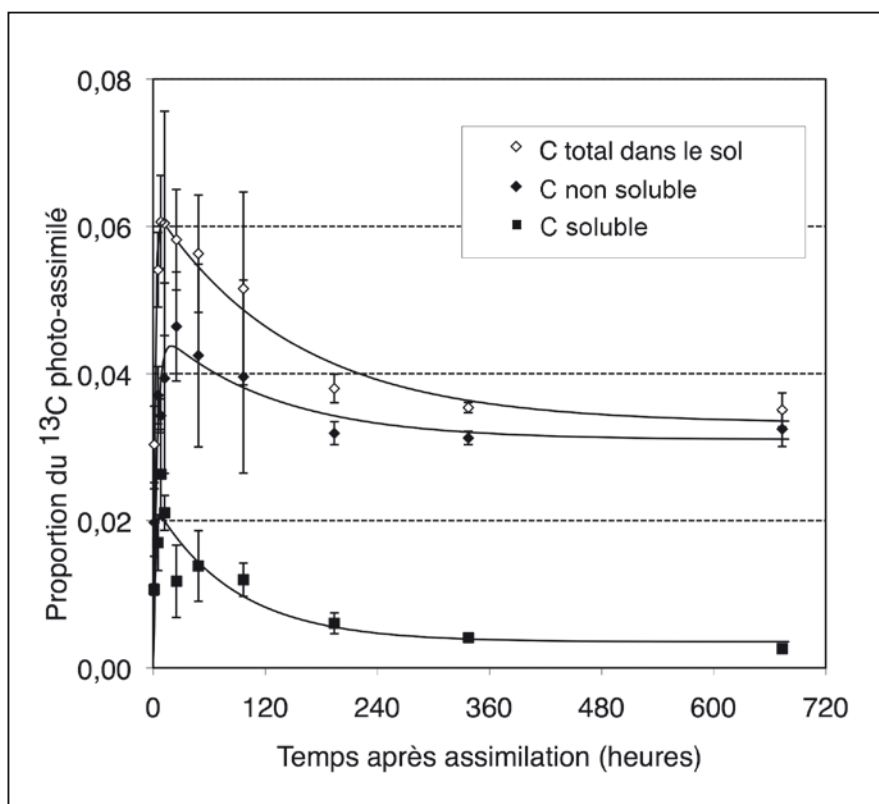


Figure 3: Cinétique du ^{13}C photoassimilé récupéré au sein du compartiment sol du système sol-colza. Même légende que pour la figure 2.

Figure 3: Fate of ^{13}C -labelled photoassimilates in the soil compartments. Same legend as in figure 2.



carbonates en spectrométrie de masse.

Mise en évidence des effets de priming par apport de cellulose- ^{13}C et mesure d'abondance naturelle en ^{14}C

La libération de carbone par les racines elles-mêmes peut affecter la dynamique du carbone par stimulation de la biodégradation des matières organiques du sol. Pour tester cette hypothèse, du sol a été prélevé dans une couche profonde (60-80 cm) du site prairial de l'Observatoire de Recherche en Environnement ACBB de Clermont-Theix et mis à incuber avec de la cellulose marquée ^{13}C (Fontaine *et al.*, 2007), la cellulose, composant principal des litières végétales notamment des racines, jouant le rôle de substrat énergétique. La technique utilisée se base sur la double analyse isotopique du ^{13}C et du ^{14}C naturel lors de l'incubation. Cette méthode innovante permet de tracer les décompositions du carbone du sol et de la cellulose, et de déterminer simultanément l'âge moyen du carbone du sol respiré par les microbes. Du sol sans cellulose a été également incubé comme témoin.

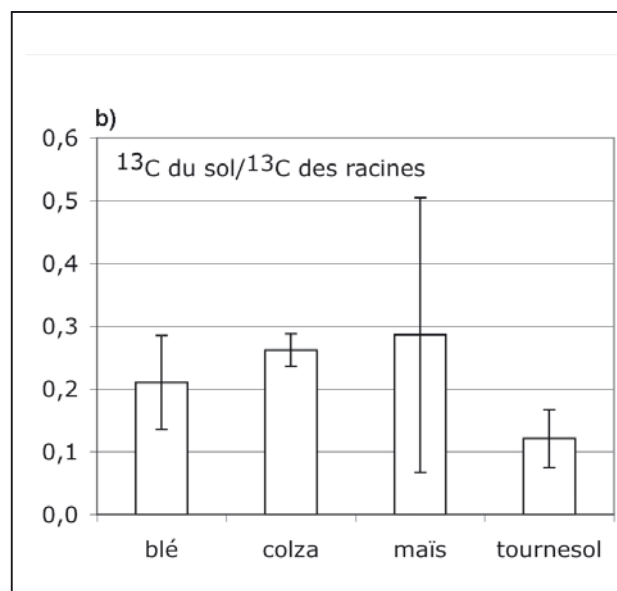
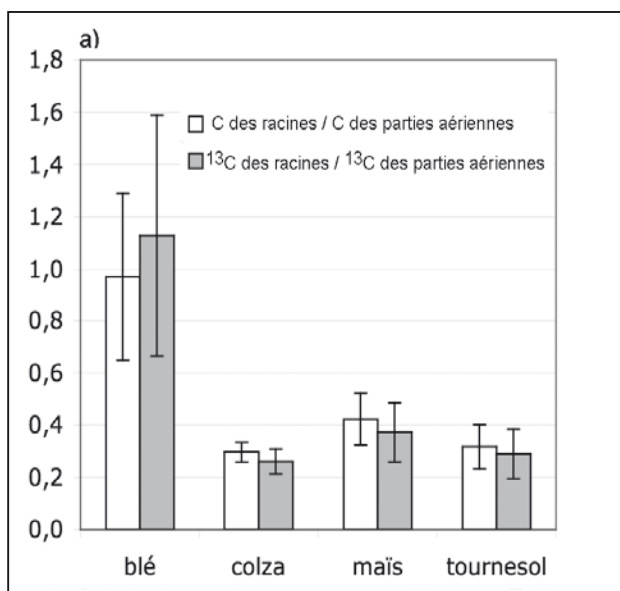
RÉSULTATS ET DISCUSSION

Estimation de flux de rhizodéposition de quelques plantes cultivées

La figure 2 et la figure 3 présentent une cinétique typique de l'allocation et de la partition du carbone photoassimilé. il s'agit ici de cultures de colza. Au départ localisé dans les feuilles, une partie du ^{13}C est ensuite alloué aux racines et au sol. Dans le même temps, le reste du carbone est retourné à l'atmosphère sous forme de CO_2 par respiration, ici la somme de la respiration des parties aériennes ou des racines (respiration autotrophe) et de la respiration des organismes du sol ayant consommé les rhizodépôts (respiration hétérotrophe). Ces deux respirations n'ont pas été séparées l'une de l'autre. Les proportions du C photoassimilé après 28 jours sont de 43 % dans les feuilles, 15 % dans les racines, 3,5 % dans le sol et 38 % dans le CO_2 . La quantité retrouvée dans le sol passe par un maximum entre la première et la seconde journée après marquage puis diminue à environ 60 % de cette quantité maximale (figure 3). La cinétique décroissante peut être attribuée à une biodégradation des rhizodépôts, qui sera confirmée par l'analyse moléculaire, à une ré-assimilation des exsudats (Jones *et al.*, 2009) ou à une diminution de la

Figure 4: a. Rapport du carbone des racines/parties aériennes (root/shoot) de cultures marquées mesuré sept jours après marquage ^{13}C des photoassimilats. En blanc le rapport des quantités totales de carbone (marqué plus non marqué), en gris le carbone marqué. La similitude montre que l'allocation du marquage est représentative de l'allocation intégrée des photoassimilats sur toute la période de croissance. La forte production racinaire du blé est liée au stade précédant le tallage. b. Rapport de la quantité de ^{13}C photoassimilé récupéré dans le sol à la quantité présente dans les racines, sept jours après marquage pour quatre espèces. Moyenne et écart-type de six systèmes sol-plante.

Figure 4: a. Ratio of root to shoot allocation seven days after labelling. In white the ratio for total (unlabelled carbon) in grey the ratio of ^{13}C -labelled assimilates. b. Ratio of the amount of ^{13}C recovered as soil residue to the amount recovered as root material. blé = wheat; colza = rape; maïs = maize; tournesol = sunflower. Mean 1 s. d. of six replicated soil plant systems.



proportion de carbone racinaire retrouvée dans le sol de façon artificielle. La figure 3 donne le détail de la partie soluble (extractible en solution saline) et de la partie non soluble. La partie soluble est toujours minoritaire et tend vers une valeur très faible une semaine après marquage. Le carbone soluble correspond aux exsudats de bas poids moléculaire mais peut inclure aussi des contenus cytoplasmiques de cellules extraits par la séparation et des métabolites microbiens produits à partir des rhizodépôts. La production de rhizodépôts est nécessairement supérieure à la quantité retrouvée dans le sol en raison de la minéralisation concomitante de leur production. L'estimation de la partie du carbone minéralisée peut cependant être bornée par le rendement de production de masse microbienne, qui est au plus de 40 % des substrats. Au final, le flux de rhizodépôt est estimé entre 1,4 et 2,0 fois la quantité de ^{13}C retrouvée dans le sol à 7 jours, ici entre 5 % et 7 % de la photo-assimilation, à comparer à la production racinaire nette, de 15 %.

Il est notable qu'après 7 jours, les proportions allouées aux différents compartiments évoluent peu. Dans les expériences simplifiées, l'allocation après 7 jours seule sera mesurée pour

calculer un flux de rhizodépôt; la séparation à cette date est de plus moins sensible au risque de lésion artificielle des racines par la séparation car l'essentiel du ^{13}C racinaire est alloué aux parties structurales des racines; de plus les éventuelles parties fragiles comme les poils absorbants ou les tissus sénescents auront été libérés dans le sol.

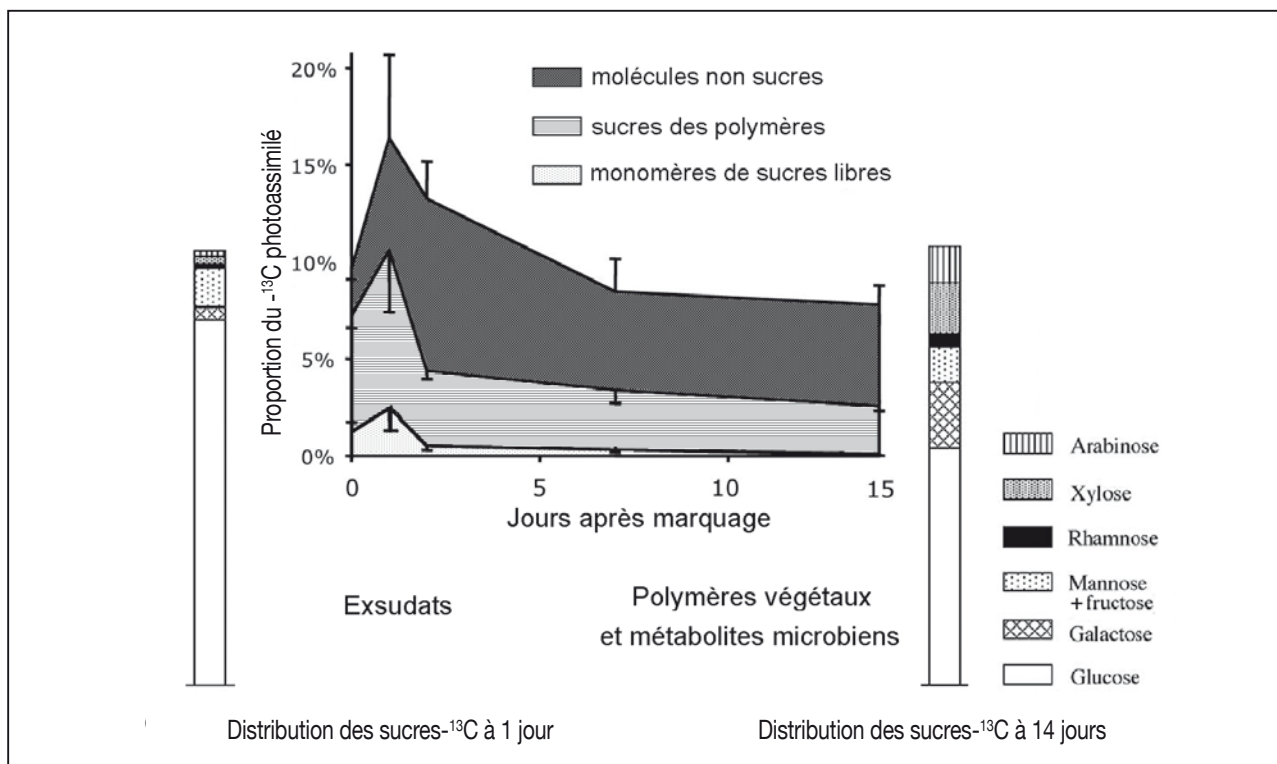
La figure 4 compare l'allocation souterraine de blé, colza, maïs et tournesol sept jours après marquage. La forte production racinaire du blé est liée au stade précédant le tallage. Pour maïs, blé et colza, la proportion de ^{13}C dans le sol, comprise entre 0,21 et 0,28 x la production nette de racines, correspond d'après la fourchette ci-dessus prenant en compte la minéralisation des exsudats, à un flux de rhizodépôt compris entre 0,29 et 0,56 x la production nette de racines. La rhizodépôt des plants de tournesol, dont les racines à ce stade sont de fort diamètre, est deux fois plus faible.

Devenir du carbone rhizodéposé

Nous avons analysé dans une étude parallèle plusieurs sous-ensembles chimiques du carbone rhizodéposé par le blé et ses produits d'évolution: le carbone soluble, les sucres

Figure 5: Représentation synthétique de la dynamique des carbohydrates (sucres neutres) du carbone rhizodéposé dans les cultures de blé au stade végétatif du tallage (d'après les données de Derrien *et al.*, 2004).

Figure 5: Dynamics of the neutral sugar fraction of rhizodeposited carbon in wheat cultures (after the data in Derrien *et al.*, 2004).



neutres totaux, les monosaccharides libres et le saccharose, les monosaccharides individuels des polysaccharides (figure 5). Les principales conclusions sont les suivantes. Les polysaccharides composés principalement de glucose, d'arabinose, de xylose et de galactose sont les composés dominants du flux de rhizodéposition. Ces derniers proviennent des mucilages et des parois et résidus cellulaires et sont non extractibles à l'eau. Les molécules solubles comme les sucres simples glucose et fructose et acides organiques sont minoritaires. Une partie importante du flux de rhizodéposition est rapidement convertie en composés microbiens, rhamnose, mannose et galactose, et en composés non-sucres (lipides et protéines par exemple). En quelques semaines, la distribution des sucres marqués tend vers celle des matières organiques totales du sol, dominée par les sucres microbiens.

Afin d'évaluer le devenir à plus long terme du carbone rhizodéposé, nous avons incubé dans le même sol, à 26 °C et 50 % de la capacité de rétention, du glucose, de la glycine, de la cellulose et de la paille de blé marqués au ^{13}C (Derrien *et al.*, 2007). Comme cela est classiquement observé, le glucose est rapidement converti en masse microbienne.

La conversion est attestée par la synthèse de molécules autre que le glucose, avec un maximum de biomasse produite 48 heures après marquage. 50 % du carbone a été minéralisé à ce stade. Après un an, il reste 17 % du carbone et après deux ans 15 %. En proportion de la masse microbienne formée, le carbone résiduel après un ou deux ans est donc de l'ordre de 30 % du carbone microbien. Ce chiffre est identique à la proportion de carbone résiduel de paille de blé un an après apport dans les mêmes conditions. Cette expérience indique qu'un produit très biodégradable comme le glucose aura un rendement en carbone résiduel dans le sol relativement élevé, en raison du fort rendement en masse microbienne et de la forte rémanence à long terme du carbone d'origine microbienne. Ce résultat confirme ceux d'incubations de très longue durée de glucose et différents substrats marqués par le ^{14}C , rapportés par exemple dans la compilation par Yang et Janssen (2000). Le fait que les composés mobiles et les composés microbiens issus de ces derniers soient en interaction plus forte avec la matrice minérale que les composés des débris végétaux est une explication possible de leur forte rémanence dans le sol.

Impact de l'apport de carbone par les racines sur la minéralisation des matières organiques du sol (effets de priming)

Cinétique de minéralisation des litières racinaires en présence d'exsudats artificiels

Le premier objectif était de déterminer l'influence de l'apport d'exsudats racinaires sur la décomposition de litières racinaires et sur la matière organique du sol. Deux espèces prairiales contrastées ont été cultivées afin d'obtenir deux types de litière, une litière d'espèce conservatrice (la fétuque ovine), supposée plus récalcitrante à la décomposition et une litière d'espèce compétitive supposée plus fermentescible (le ray-grass anglais). La présence de litière induit une faible stimulation de la dégradation du glucose marqué ^{14}C dans les premiers jours qui suivent l'injection de la solution d'exsudats artificiels. On ne constate pas d'effets de l'espèce (données non montrées) sur la respiration du glucose. La respiration du sol confirme que les quantités de C minéralisé sont plus élevées pour la litière de ray-grass que pour la litière de fétuque (figure 6). Dans les systèmes

prairiaux, la cinétique de dégradation des litières racinaires dépend plus de la composition biochimique des tissus (matériaux facilement accessibles pour la biomasse microbienne) que de la morphologie des racines. L'espèce compétitive (le ray-grass) présentant plus de composés fermentescibles est plus facilement dégradée que l'espèce conservatrice (la fétuque).

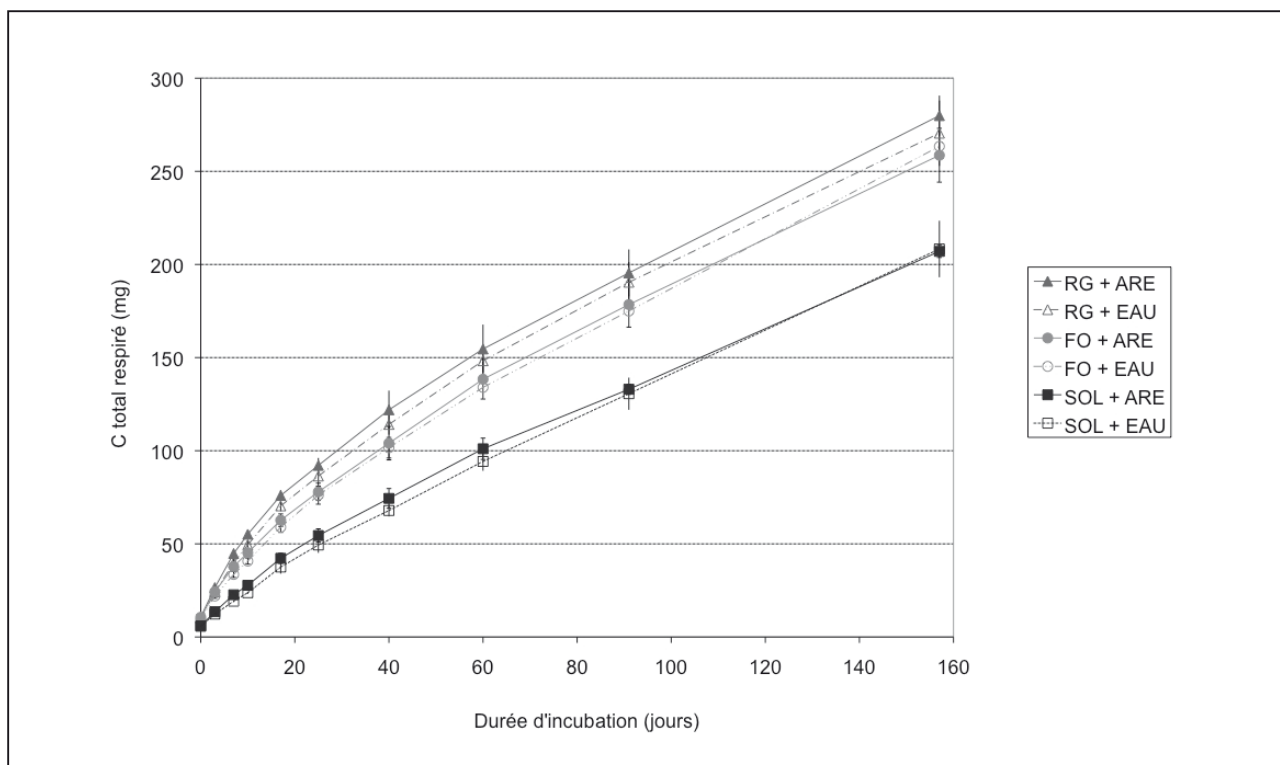
L'addition de la solution d'exsudats stimule la minéralisation uniquement dans les premiers jours suivant l'injection. Après 5 mois d'incubation, le surplus de C total minéralisé dans le traitement avec exsudats artificiels représente 10 mg C au plus par cylindre, soit moins de 4 % du total respiré (figure 6). Cette expérience permet de conclure à un effet faible ou nul de l'ajouts d'exsudats sur la minéralisation des litières racinaires, malgré l'effet de l'exsudation sur les communautés microbiennes (Haichar *et al.*, 2008).

Minéralisation des matières organiques après apport de cellulose

L'incubation de l'horizon profond du sol prairial sans cellulose induit la libération de CO_2 (figure 7). Cela montre qu'il y a des microbes métaboliquement actifs dans les couches

Figure 6 : Evolution cumulée de la quantité de C minéralisé au cours de l'incubation des litières racinaires de graminées prairiales dans le sol. (FO: Festuca ovina; LP: Lolium perenne L.; ARE fait référence à un apport supplémentaire d'exsudats artificiels contenant du glucose ^{14}C).

Figure 6 : Mineralization of carbon throughout the incubation of root litters of grassland poaceae (FO: Festuca ovina; LP: Lolium perenne L) with or without addition of synthetic exudates labelled containing ^{14}C -glucose (ARE).



profondes du sol et qu'une fraction du carbone du sol est dégradable. La datation du CO_2 libéré indique que les microbes dégradent principalement des matières organiques relativement récentes (*tableau 1*). Nous montrons clairement (*figure 7*) que l'apport de cellulose stimule fortement la respiration et la croissance des microbes. La stimulation des décomposeurs s'accompagne d'une sur-production de CO_2 non marqué provenant de la décomposition du carbone humifié du sol. De plus, le contenu en ^{14}C du CO_2 provenant du carbone du sol diminue significativement après l'apport de cellulose indiquant que les microbes stimulés dégradent du carbone très ancien (*tableau 1*). Les calculs indiquent que le pool de carbone du sol libéré par la stimulation des microbes est âgé en moyenne de 2567 ± 226 ans. Ces résultats démontrent que l'activité des microbes dans les couches profondes du sol est limitée par la disponibilité de substrat facilement décomposable (limitation énergétique). La décomposition du carbone ancien diminue significativement avec l'épuisement de la cellulose (*figure 7*). Par conséquent, bien que les microbes soient capables de dégrader le C ancien, l'acquisition d'énergie à partir de ce substrat ne permet pas de soutenir une activité biologique. Cela suggère que l'énergie requise pour dégrader le carbone humifié (par exemple, la production d'enzymes extracellulaires) est supérieure à l'énergie produite par le catabolisme de ce

substrat. Le maintien à long terme des activités microbiennes dépend d'un apport permanent de litières végétales fraîches et énergétiques.

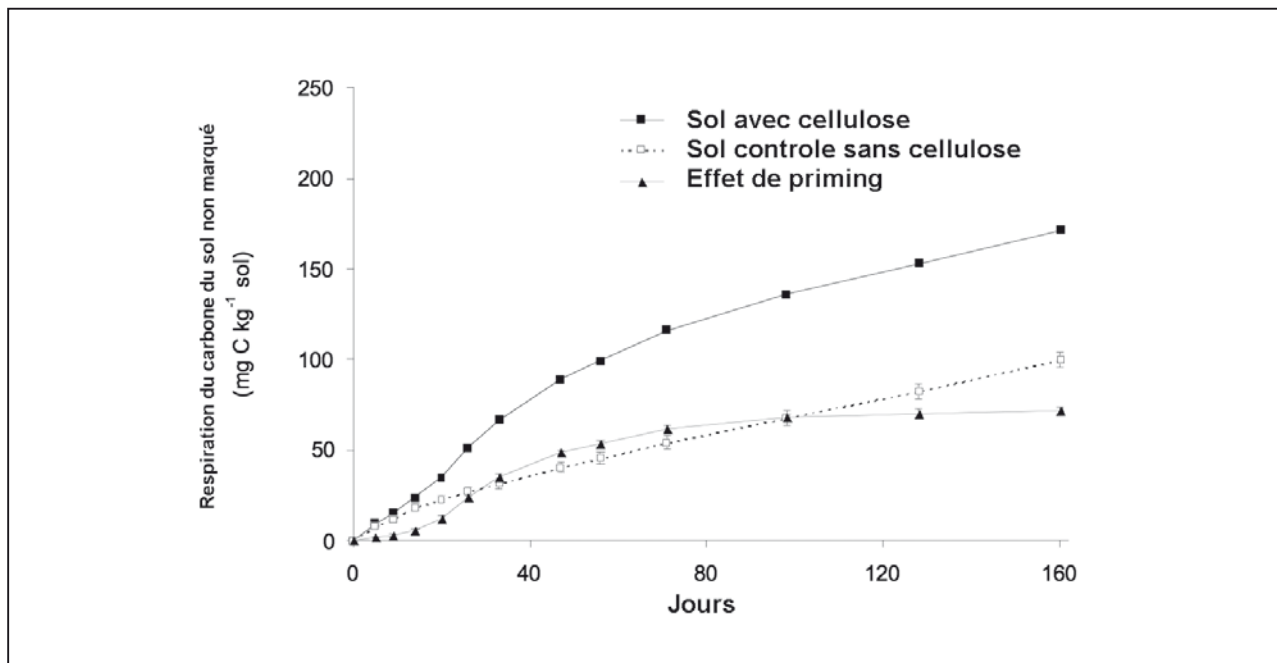
Les résultats apparemment opposés des deux expériences peuvent être conciliés par plusieurs explications. Un substrat simple comme le glucose provoque peu d'induction, alors qu'un substrat plus complexe comme la cellulose, peut stimuler des communautés ou des consortia différents, dégradant la cellulose, et étant équipés des systèmes enzymatiques appropriés à la dégradation de substrats complexes comme les matières organiques du sol. Egalement, dans le cas de biodégradations des litières, avec ou sans glucose, les populations dégradantes comme la ressource énergétique sont abondantes et c'est l'accessibilité des litières racinaires qui est le facteur limitant la vitesse de biodégradation, alors que dans le cas des matières organiques profondes, les populations microbiennes et ressources énergétiques sont limitantes.

Implications pour la modélisation et la prévision du carbone à long terme

Le projet aboutit à plusieurs résultats généraux pour la modélisation de la dynamique du carbone à long terme. Le

Figure 7: Effet d'apport de cellulose sur la respiration du carbone des matières organiques d'origine du sol. La différence de respiration du carbone du sol entre le sol témoin et le sol avec cellulose représente la surproduction de CO_2 (▲) provenant de la décomposition du carbone humifié (D'après les données de Fontaine *et al.*, 2007).

Figure 7: Effect of cellulose supply on respiration of the deep soil layer. Cumulative respiration of unlabelled soil carbon. The difference in soil carbon respiration between control and cellulose-amended soil represents the priming effect. Values are given as mean $\pm$ s.e.m. (n53).



premier concerne l'intégration du carbone des rhizodépôts dans les modèles courants du carbone des sols (Century et RothC) (Ludwig *et al.*, 2010). Nous suggérons que le flux de rhizodéposition soit proportionnel à la croissance racinaire. A partir de nos données, cette proportion serait entre 0.29 et 0.56 x cette dernière. Cependant les flux ont été mesurés ici dans le cas de plantes jeunes et la rhizodéposition de plantes matures serait plus basse. Les travaux de Swinnen *et al.* (1994) sur le blé par exemple et la synthèse de Jones *et al.* (2009) ont montré que le flux de rhizodéposition diminue au cours de la maturation des plantes. Mais, *a contrario*, les estimations de biomasse racinaires *in situ* font appel à une séparation des racines moins élaborée que celles de notre expérience et minorent la production racinaire. *In fine*, nous proposons une estimation entre 0,30 et 0,60 x la production racinaire, telle qu'évaluée par extraction et lavage des racines. Le flux de rhizodéposition doit être alloué au compartiment de C du sol dit métabolique des modèles (DPM de RothC ou META de Century). Ceci se traduit par une dégradation rapide, mais à long terme par un rendement en composés à durée de vie longue (dizaines d'années) identique à celui des litières végétales. Concernant la représentation de la variété biochimique des litières, les modèles actuels répartissant les litières en deux compartiments végétaux (DPM et RPM de RothC par exemple) en proportion dépendante de la composition biochimique sont satisfaisants en première approximation. La faible teneur en composés solubles et la forte teneur en lignines des racines par rapport aux feuilles ou aux tiges correspondent à une proportion supérieure en compartiments végétaux dits résistants (RPM Resistant Plant Material dans RothC ou STRUC dans Century). Dans ces modèles, le devenir à long terme (production de compartiment HUM direct ou *via* la production de biomasse) est indépendant du substrat initial (compartiment DPM ou RPM). L'hypothèse d'une plus grande persistance à long terme des produits de biodégradation des sources carbonées les plus dégradables mériterait des études complémentaires.

Le priming implique la non-linéarité du devenir des apports (deux fois plus d'apports ne produisent pas deux fois plus de matière organique). Les effets de priming ne sont pas majeurs dans les couches superficielles des sols recevant de façon continue des apports. L'effet d'éventuels primings serait ici implicite dans la calibration des modèles actuels et l'essentiel des racines, en masse, se trouve dans les 20 à 30 premiers cm de sol. En revanche, dans les cas pertinents comme les horizons profonds, la stratégie de modélisation de l'impact des apports de carbone souterrain sur les matières organiques est donc plus complexe, non linéaire et nécessitera une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, sur la base de stratégies écologiques. Il s'agira de construire une théorie alternative de dynamique des MOS qui prendra en compte la dynamique et la diversité des microbes du sol, le

dépôt de litières, la rhizodéposition, ainsi que la biodisponibilité des éléments nutritif, N et P notamment. Les modèles seront étudiés analytiquement et par des simulations de résultats expérimentaux afin de comprendre les conséquences des contrôles biologiques (microbe, plante) sur la dynamique des MOS et la co-existence plante-microbe. Ce travail permettra d'expliquer certains résultats empiriques sur la dynamique des MOS et de formuler des hypothèses testables.

CONCLUSIONS

L'analyse des résultats d'études de traçage du C et des valeurs de flux de C allant de la racine de la plante (analyse de 271 coefficients de partition publiés) est la suivante. En valeur médiane, 19 % du C net fixé par la photosynthèse est perdu par les racines et il est restitué dans la respiration de la rhizosphère (12 %) et dans les résidus de sol (5 %), ce qui correspond à 50 % du C exporté par les parties aériennes vers le sol. Ces valeurs sont assorties d'une forte variabilité et leur estimation assortie d'une incertitude sur la proportion des exsudats minéralisés en cours d'expérience. Nous suggérons donc qu'il faut ajouter à la production racinaire la rhizodéposition, de l'ordre de 0.45 ± 0.15 x la production racinaire nette. Les polysaccharides sont les composés dominants du flux de rhizodéposition dans le cas du blé. Ces derniers proviennent des mucilages et des parois et résidus cellulaires. Les molécules solubles comme les sucres simples et acides organiques sont minoritaires (étude sur blé et colza). Une partie importante du flux de rhizodéposition est rapidement convertie en composés microbiens. Contrairement à ce qui est couramment annoncé, les composés très biodégradables ont un rendement en matières organiques à long terme (plusieurs années) aussi important que les composés plus lentement dégradables. Nous avons aussi modulé à la baisse le potentiel de stockage de carbone dans les horizons profonds par l'enracinement profond, en raison de l'effet de priming. Il semble que les exsudats de bas poids moléculaire (glucose, acides organiques) n'induisent pas cet effet de priming, mais que les molécules complexes comme la cellulose l'induisaient.

Cette étude amène plusieurs autres recommandations techniques pour l'estimation des apports rhizosphériques. Nous recommandons que la mesure de biomasse végétale souterraine sèche fasse appel au dosage soit de la teneur en carbone soit de la perte au feu de la matière sèche de racines pesée. En effet, le dosage de carbone des racines montre que les masses de racines récupérées des sols contiennent la plupart du temps une proportion importante (plusieurs dizaines de %) de minéraux du sol, peu perceptibles en raison de leur densité très élevée et coloration faible, ceci même après lavage en laboratoire par des solutions salines. Confondre la contamination minérale avec de la matière végétale peut amener à surestimer d'autant les biomasses ou

productions primaires souterraines. Les flux de rhizodéposition posent un problème majeur de dimension et d'unités pour l'expression des résultats. Dans la littérature, des dizaines d'expressions existent, de la mole par millimètre de racine au kg/m²/an en passant par les g/plante/jour ou la proportion de la production primaire brute. Nous recommandons que le flux de rhizodéposition soit exprimé comme ratio de la production racinaire nette. D'une part, cette dernière valeur peut être mesurée à partir d'augmentation de la masse racinaire dans un intervalle de temps. D'autre part, nous suggérons que la production (croissance) racinaire est un meilleur estimateur statistique de la rhizodéposition que la production primaire totale, aérienne plus souterraine. Dans les expériences de traçage isotopique, la quantification de la quantité de traceur récupérée sous forme organique dans le sol sept jours après marquage permet de calculer des flux rhizodéposés de manière aussi fiable que les bilans d'échanges gazeux entre sol, plante et atmosphère, et pragmatique pour l'estimation du flux de production de matières organiques du sol.

Pour simuler le flux de rhizodéposition, dans l'état actuel des modèles opérationnels du carbone des sols (RothC et Century par exemple) et en l'attente de meilleures modélisations des effets de priming, une solution simple et pragmatique est d'ajouter la rhizodéposition au flux de production de biomasse souterraine. Le flux proposé est de 0.45 x la production racinaire nette, avec une incertitude de plus ou moins 0.15 x. Cet apport à est allouer au compartiment végétal le plus labile : Decomposable Plant Material DPM dans RothC ou META dans Century, plus précisément belowground Metabolic C, METABC). Ce compartiment sera rapidement dégradé mais aura le même rendement en matière organique à long terme que les autres apports. Concernant les litières racinaires elles-mêmes, les compartimentations courantes en deux sous-compartiments végétaux tenant compte de la composition biochimique sont convenables. La réalité est cependant assez différente de ce qu'indiquent les modèles linéaires. Les apports de carbone ont des effets sur la minéralisation du carbone largement dépendant de l'état énergétique et microbien du système. Plutôt que d'affiner les paramètres des précédents modèles, il sera nécessaire de développer une modélisation plus prospective, de nouvelle génération, non linéaire, sur la base de stratégies écologiques ou de variations du rendement en composés protégés.

Les restitutions souterraines contribuent au moins autant aux matières organiques à long terme que les restitutions aériennes (Rasse *et al.*, 2005). Ainsi, le rapport de la contribution souterraine à la contribution aérienne aux matières organiques est largement supérieur au rapport des biomasses correspondantes. Récolter les systèmes racinaires ou les collets des végétaux aurait pour conséquence un appauvrissement important des sols en matières organiques et donc une diminution de leur qualité.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par l'INRA, par le CEA/ Direction des Sciences du vivant, par le Ministère en charge de l'écologie (programme GESSOL), et par l'Agence Nationale de la Recherche (BIOMOS)

BIBLIOGRAPHIE

- Abiven S., Recous S., Reyes V. et Oliver R., 2005 - Mineralisation of C and N from root, stem and leaf residues in soil and role of their biochemical quality. *Biology and Fertility of Soils*, 42, pp. 119-128.
- 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.
- Bidel L., Pages L., Riviere L.M., Pelloux G. et Lorendeau J.-Y., 2000 - MassFlowDyn I: A carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Ann Bot (Lond)* 85, pp. 869-886.
- Citeau L., Bispo A., Bardy M. et King D., 2008. *Gestion durable des sols*. Quae, Paris, 336 p. ISBN: 978-2-7592-0189-1.
- Derrien D., Marol C., Balabane M. et Balesdent J., 2006 - The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ¹³C natural abundances. *Europ. J. Soil Sci.* 57, pp. 547-557.
- Derrien D., Marol C. Balesdent J., 2004 - The dynamics of neutral sugars in the rhizosphere of wheat. An approach by ¹³C pulse-labelling and GC/C/IRMS. *Plant and Soil* 267, pp. 243-253.
- Dignac M.F., Bahri H., Rumpel C., Rasse D.P., Bardoux G., Balesdent J., Girardin C., Chenu C. et Mariotti A., 2005 - Carbon-13 natural abundance as a tool to study the dynamics of lignin monomers in soil: an appraisal at the Closeaux experimental field (France). *Geoderma* 128, pp. 3-17
- 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*, 7167, pp. 277-U1. 0.
- Haichar F-Z., Christen R, Marol C., Berge O., Rangel-Castro J. I., Prosser J. I., Balesdent J., Heulin T., et Achouak W., 2008 - Plant host habitat and root exudates shape soil bacterial community structure. *The ISME Journal*, 2, pp. 1221-1230.
- Hodge A., Grayston S. J. et Ord B. G., 1996 - A novel method for characterisation and quantification of plant root exudates. *Plant and Soil*, 184, pp. 97-104.
- Jones, D.L. et Darrah, P.R., 1993 - Re-sorption of organic-compounds by roots of *Zea mays* L. and its consequences in the rhizosphere. 2. Experimental and model evidence for simultaneous exudation and re-sorption of soluble C compounds. *Plant and Soil*, 153, pp. 47-59
- 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.
- Klumpp, K., Soussana, J.F. et Falcimagne, R., 2007 - Long-term steady state ¹³C labelling to investigate soil carbon turnover in grasslands. *Biogeosciences*, 4, pp. 1-10.
- Klumpp, K. Fontaine S., Attard E., Xavier Le Roux X., Gleixner G. et Soussana J.F., 2009 - Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*, 97, pp. 876-885.
- Kuzyakov Y., 2006 - Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biol Biochem* 38, pp. 425-448.
- Kuzyakov Y., Domanski, G., 2000 - Carbon input by plants into the soil. *Review. J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163, pp. 421-431
- Kuzyakov Y., 2002 - Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 165, pp. 382-396.

- Ludwig B., Hu K.L., Niu L.A., Liu X.J., 2010 - Modelling the dynamics of organic carbon in fertilization and tillage experiments in the North China Plain using the Rothamsted Carbon Model-initialization and calculation of C inputs. *Plant and Soil*, 332, pp. 193-206.
- Meharg A.A., 1994 - A critical-review of labeling techniques used to quantify rhizosphere carbon-flow. *Plant Soil*, 166, pp. 55-62.
- Milchunas D.G., 2009 - Root Production: Comparison of 11 Methods in Shortgrass Steppe and Review of Biases. *Ecosystems*, 12, pp. 1381-1402
- Nguyen C., 2003 - Rhizodeposition of organic C by plant: mechanisms and control. *Agronomie*, 23, 375-396.
- Qian J.H., Doran J.W. et Walters D.T., 1997 - Maize plant contributions to root zone available carbon and microbial transformations of nitrogen. *Soil Biology & Biochemistry*, 29, pp. 1451-1462.
- 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.
- Saffih-Hdadi K. et Mary B., 2008 - Modeling consequences of straw residues export on soil organic carbon. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, pp. 594-607.
- Swinnen J., Van Veen J.A. et Merckx R., 1994 - ¹⁴C pulse-labelling of field-grown spring wheat: an evaluation of its use in rhizosphere carbon budget estimations *Soil Biol. Biochem.*, 26, pp. 161-170.
- Yang, H.S. et Janssen B.H., 2000 - A mono-componenet model of carbon mineralization with a dynamic rate constant. *Europ. J. Soil Sci.*, 51, pp. 517-529.