

Stockage de carbone dans les sols :

comprendre les controverses et les défis de recherche sur les mécanismes pour conseiller les opérationnels et les décideurs sur les pratiques de séquestration de carbone

« Sans controverse, la science n'existe plus » Dominique Arrouays, liste AFES, 12 juillet 2022

M-F. Dignac^(1*), P. Barré⁽²⁾, I. Basile-Doelsch⁽³⁾, L. Cécillon⁽²⁾, A. Chabbi⁽⁴⁾, A. Creme⁽⁴⁾, S. Fontaine⁽⁵⁾, L. Henneron⁽⁶⁾, N. Janot⁽⁷⁾, G. Lashermes⁽⁸⁾, K. Quenea⁽⁹⁾, F. Rees⁽⁴⁾ et D. Derrien⁽¹⁰⁾

1) INRAE, CNRS, Sorbonne Université, UMR iEES-Paris, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France

2) Laboratoire de Géologie, École normale supérieure, CNRS, PSL Univ., IPSL, Paris, France

3) Aix Marseille Univ, CNRS, IRD, INRAE, Coll France, CEREGE, Aix-en-Provence, France

4) UMR EcoSys, INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon, France

5) Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR Ecosystème Prairial, 63000 Clermont-Ferrand, France

6) USC ECODIV-Rouen 7603, Normandie Université, UNIROUEN, INRAE, 76000 Rouen, France

7) ISPA, Bordeaux Sciences Agro, INRAE, F-33140, Villenave d'Ornon, France

8) Université de Reims Champagne Ardenne, INRAE, FARE, UMR A 614, 51097 Reims, France

9) Sorbonne Université, CNRS, EPHE, PSL, UMR METIS, F-75005 Paris, France

10) INRAE, BEF, F-54000 Nancy, France.

* Auteur correspondant : marie-france.dignac@inrae.fr

RÉSUMÉ

Le potentiel de stockage additionnel de carbone organique dans le sol, les stratégies permettant d'y parvenir et les avantages réels pour l'agriculture et le climat font actuellement l'objet d'un intense débat. La controverse est essentielle dans le processus scientifique, mais en ce qui concerne le stockage du carbone dans les sols, elle risque de retarder la prise de décision sur les mesures de lutte contre le changement climatique. Pour faire la lumière sur ce sujet, l'originalité de cet article réside dans son intention de fournir une description équilibrée des opinions scientifiques contradictoires sur le stockage de carbone dans les sols et d'examiner comment la communauté scientifique peut soutenir la prise de décision en dépit de la controverse. Dans la première partie, nous passons en revue et tentons de réconcilier les théories apparemment contradictoires sur les mécanismes contrôlant la dynamique du carbone organique dans le sol. Nous discutons ainsi des théories divergentes sur la récalcitrance chimique, l'origine microbienne ou végétale de la matière organique persistante du sol, la contribution de la matière organique particulaire au stockage additionnel de carbone organique dans le sol, et l'inaccessibilité spatiale et énergétique de la matière organique du sol aux décomposeurs.

Comment citer cet article :

Dignac M-F., Barré P., Basile-Doelsch I., Cécillon L., Chabbi A., Creme A., Fontaine S., Henneron L., Janot N., Lashermes G., Quenea K., Rees F., et Derrien D., 2025 - Stockage de carbone dans les sols : comprendre les controverses et les défis de recherche sur les mécanismes pour conseiller les opérationnels et les décideurs sur les pratiques de séquestration de carbone *Étude et Gestion des Sols*, 32, 41-73

Dans la deuxième partie, nous examinons les avantages et les limites de la gestion et de la modélisation des big data, qui sont des outils essentiels pour relier les théories scientifiques aux actions entreprises par les parties prenantes. Enfin, nous montrons comment l'analyse et la discussion des controverses peuvent aider les scientifiques à soutenir les parties prenantes dans la conception (i) de compromis appropriés pour l'utilisation de la biomasse dans l'agriculture et la sylviculture et (ii) de pratiques de gestion intelligentes face au climat, en gardant à l'esprit leurs effets encore non résolus sur le stockage de carbone dans le sol.

Mots-clés

Matière organique, stockage de carbone, récalcitrance chimique, transformation microbienne, inaccessibilité, modélisation, big data, utilisation de la biomasse, pratique de gestion

SUMMARY

CARBON STORAGE IN SOILS: Understanding the controversies and research challenges relating to the mechanisms involved in order to advise practitioners and decision-makers on carbon sequestration practices

The potential for additional storage of organic carbon in soils, the strategies for achieving this and the real benefits for agriculture and the climate are currently the subject of intense debate. Controversy is an essential part of the scientific process, but when it comes to soil carbon storage, it might delay decision on the measures to combat climate change. In an attempt to shed light on this subject, the originality of this article lies in its intention to provide a balanced description of the conflicting scientific theories on soil carbon storage and to examine how the scientific community can support decision-making despite the controversy. In the first part, we review and attempt to reconcile the apparently contradictory theories on the mechanisms controlling soil organic carbon dynamics. We discuss the differing theories on chemical recalcitrance, the microbial or plant origin of persistent soil organic matter, the contribution of particulate organic matter to additional soil organic carbon storage, and the spatial and energetic inaccessibility of soil organic matter to decomposers. In the second part, we examine the advantages and limitations of big data management and modelling, which are essential tools for linking scientific theories to the actions taken by stakeholders. Finally, we show how the analysis and discussion of controversies can help scientists to support stakeholders in designing (i) appropriate trade-offs for biomass use in agriculture and forestry and (ii) climate-smart management practices, bearing in mind their as yet unresolved effects on soil carbon storage.

Key-words

Organic matter, carbon storage, chemical recalcitrance, microbial processing, inaccessibility, modeling, big data, biomass use, management practice

RESUMEN

ALMACENAMIENTO DE CARBONO EN LOS SUELOS: Comprender las controversias y los retos de la investigación sobre los mecanismos implicados para asesorar a los profesionales y a los responsables de la toma de decisiones sobre las prácticas de secuestro de carbono

El potencial de almacenamiento adicional de carbono orgánico en los suelos, las estrategias para conseguirlo y los beneficios reales para la agricultura y el clima son actualmente objeto de un intenso debate. La controversia es una parte esencial del proceso científico, pero cuando se trata del almacenamiento de carbono en el suelo, puede retrasar las medidas para combatir el cambio climático. En un intento por arrojar luz sobre este tema, la originalidad de este artículo radica en su intención de ofrecer una descripción equilibrada de las teorías científicas contradictorias sobre el almacenamiento de carbono en el suelo y examinar cómo puede la comunidad científica apoyar la toma de decisiones a pesar de la controversia. En la primera parte, repasamos e intentamos conciliar las teorías aparentemente contradictorias sobre los mecanismos que controlan la dinámica del carbono orgánico del suelo. Discutimos las diferentes teorías sobre la recalcitrancia química, el origen microbiano o vegetal de la materia orgánica persistente del suelo, la contribución de la materia orgánica particulada al almacenamiento adicional de carbono orgánico del suelo y la inaccesibilidad espacial y energética de la materia orgánica del suelo para los descomponedores. En la segunda parte, examinamos las ventajas y limitaciones de la gestión y modelización de big data, herramientas esenciales para vincular las teorías científicas con las medidas adoptadas por las partes interesadas. Por último, mostramos cómo el análisis y la discusión de las controversias pueden ayudar a los científicos a apoyar a las partes interesadas en el diseño de (i) compensaciones adecuadas para el uso de la biomasa en la agricultura y la silvicultura y (ii) prácticas de gestión climáticamente inteligentes, teniendo en cuenta sus efectos aún no resueltos sobre el almacenamiento de carbono en el suelo.

Palabras clave

Materia orgánica, almacenamiento de carbono, recalcitrancia química, transformación microbiana, inaccesibilidad, modelización, big data, uso de biomasa, práctica de gestión

1. INTRODUCTION

Tout au long de l'histoire, les controverses ont joué un rôle essentiel dans le progrès scientifique. Elles sont essentielles à l'émergence, au développement et à l'évaluation critique des concepts et des méthodes. Elles peuvent également stimuler de nouvelles façons d'interpréter les données et aider à intégrer différents points de vue sur un sujet (scientifiques, économiques, éthiques ou politiques) (Dunlop et Veneu, 2019). Bien que ce processus soit essentiel à l'avancement de la recherche, les controverses scientifiques sont parfois mal interprétées par les concepteurs et décideurs des politiques publiques, le grand public ou encore les parties prenantes comme le monde agricole et peuvent desservir la communauté scientifique. En effet, elles entravent la transmission d'un message scientifique clair pour éclairer la prise de décision publique.

L'exemple de la pandémie de COVID-19 a illustré la difficulté de prendre des mesures rapides dans un contexte de controverse scientifique. De la même manière, les débats en cours sur les pratiques et les mécanismes de contrôle du stockage du carbone dans le sol risquent d'entraver les stratégies d'atténuation du changement climatique. En particulier, l'initiative « 4 pour 1000 », qui vise à promouvoir des actions et des pratiques susceptibles de stocker du carbone (C) dans les sols - avec des avantages associés pour la sécurité alimentaire, la santé des sols et le climat (Soussana *et al.*, 2019) - a suscité d'intenses débats (Minasny *et al.*, 2017, et les articles de commentaire qui s'y rapportent).

Les controverses associées au 4 pour 1000 sont à la fois techniques et politiques. Les considérations techniques concernent les méthodes utilisées pour calculer les stocks de C du sol, leur éventuelle surestimation, la quantification des effets des utilisations de la biomasse, les questions liées au cycle des nutriments ou aux émissions de gaz à effet de serre et la définition des teneurs initiales en C des sols (Larrère, 2018). Sur le plan politique, l'initiative pourrait servir de prétexte pour ne pas réduire les émissions anthropiques de carbone. Débattre de certaines des controverses techniques actuelles liées à l'initiative « 4 pour 1000 » était l'objectif du deuxième séminaire du collectif CarboSMS (Carbone des Sols - Mécanismes de Stabilisation), dont cet article est issu. Le collectif CarboSMS rassemble à la fois des chercheurs et des acteurs de la communauté francophone qui travaillent sur des questions scientifiques et opérationnelles liées aux mécanismes qui affectent le stockage de C dans les sols (Dignac *et al.*, 2017 ; Derrien *et al.*, 2016).

Cet article aborde le sujet du stockage de carbone dans les sols agricoles et forestiers en adoptant une approche originale : elle met en évidence certaines divergences entre les théories scientifiques et propose des moyens de les réconcilier ainsi que des suggestions pour aider la prise de décision malgré la controverse. Notre objectif n'est pas d'être exhaustif, mais de stimuler le débat et la recherche dans des domaines cruciaux.

Figure 1 : L'avenir du piégeage du carbone dans le sol est entre nos mains (© : D. Derrien). D'après Derrien *et al.*, 2023.

Figure 1: The future of soil C sequestration is in our hands (©: D. Derrien). From Derrien *et al.*, 2023.



Figure 2 : Tout ce que nous faisons sur le sol a un impact sur le sol (crédit : J. Balesdent). D'après Derrien *et al.*, 2023.

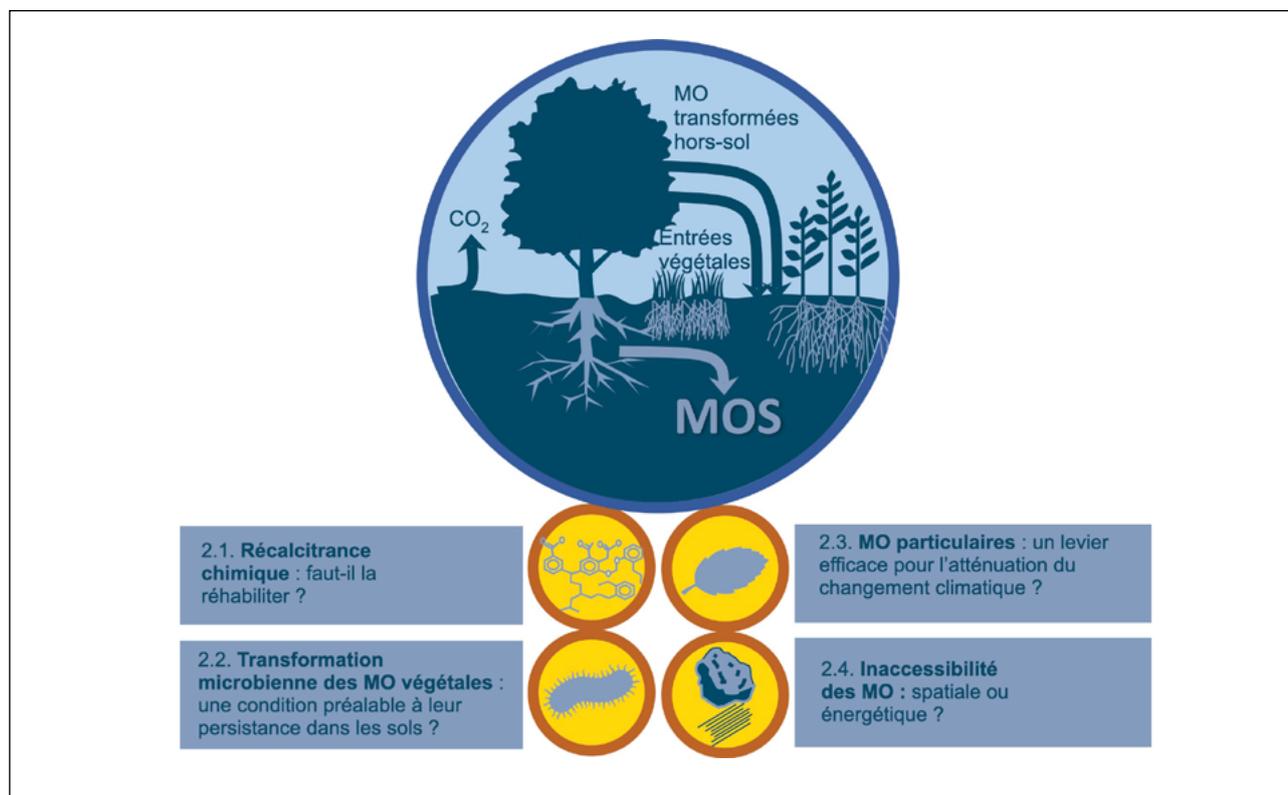
Figure 2: Everything we do on the soil has an impact on the soil (credit: J. Balesdent). From Derrien *et al.*, 2023.



Dans la première partie, nous décrivons certains désaccords actuels concernant les mécanismes d'accumulation et de perte de carbone dans les sols (*figure 3*). La deuxième partie examine les avantages et les inconvénients du traitement de données massives (ou big data) et de l'utilisation de modèles mécanistes, pour synthétiser les connaissances sur les mécanismes de stockage du carbone et générer des prévisions sur les stocks de carbone, utiles aux discussions avec les parties prenantes. La troisième section examine les principales controverses concernant la récolte de biomasse, ainsi que les pratiques de gestion agricoles et forestières recommandées pour augmenter le stock de carbone dans les sols. Elle fournit des conseils et des pistes d'orientation pour l'action scientifique afin de mieux soutenir les décisions des opérationnels et des décideurs (*figure 4*).

Figure 3 : Sujets de controverse sur les mécanismes contrôlant le stockage du carbone dans les sols (MO pour matières organiques, MOS pour matières organiques des sols). La récalcitrance a longtemps été considérée comme le principal processus à l'origine de la persistance des MO dans les sols, mais cela a été remis en question par un grand nombre de publications au cours de la dernière décennie (voir partie 2.1). Une controverse a émergé sur l'origine du C persistant. Souvent considéré comme microbien, peut-il aussi être d'origine végétale ? (voir partie 2.2). Une question récemment débattue s'interroge sur la capacité de la fraction des matières organiques particulaires (MOP), contenant du C plutôt jeune, à accumuler du C additionnel dans les sols (voir partie 2.3). Deux théories principales sont discutées dans la littérature sur les facteurs contrôlant la dynamique du C dans les sols : l'inaccessibilité spatiale et une théorie basée sur les contraintes bioénergétiques de la dégradation des MOS, que nous appellerons « inaccessibilité énergétique » (voir partie 2.4). D'après Derrien et al., 2023.

Figure 3: Controversial topics related to the mechanisms that control C storage in soils. (SOM: soil organic matter, OM: organic matter). Recalcitrance has long been considered the major process driving OM persistence in soil, but this has been questioned by a large number of publications in the last decade (section 2.1). A debate has emerged on the nature of persistent C. Often considered as microbe-derived, can it be also plant-derived (Section 2.2). The relevance of particulate organic matter (POM), which contains relatively young C, for accumulating additional C in soil has been recently debated (Section 2.3). Two main theories are discussed in the literature on the factors controlling C dynamics in soil: spatial inaccessibility and a theory based on the bioenergetic constraints of SOM degradation, which we call “energetic inaccessibility” (Section 2.4). From Derrien et al., 2023.



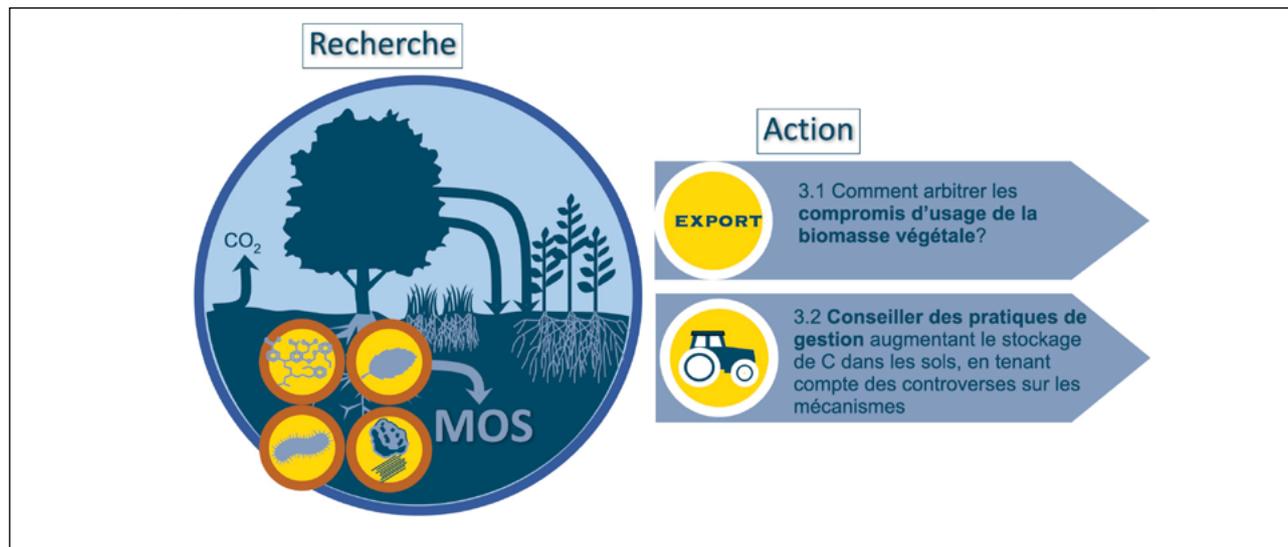
2. CONTROVERSES ET NOUVEAUX DÉFIS DE RECHERCHE SUR LES MÉCANISMES QUI CONTRÔLENT LE STOCKAGE DE CARBONE DANS LES SOLS

Le stockage additionnel de C dans les sols agricoles et forestiers peut résulter soit d'un apport additionnel augmentant les entrées de C, soit d'une préservation accrue du carbone organique du sol (COS) limitant ses pertes (Balesdent,

1996 ; Basile-Doelsch et al., 2020). Les prises de décision sur les pratiques de gestion des sols devraient privilégier les pratiques favorisant l'un, l'autre ou les deux processus, qui ont un effet positif sur le climat en réduisant la quantité de C transféré du sol vers l'atmosphère sous forme de CO₂ ou de CH₄, tout comme les pertes de C par érosion ou sous forme de C soluble. Toutefois, il n'existe pas de consensus au sein de la communauté scientifique sur la hiérarchisation des mécanismes contrôlant le stockage de C. Dans cette section, nous discutons des points de vue parfois contradictoires sur

Figure 4 : Lien entre les questions de recherche sur les mécanismes de stockage du C dans les sols et les problématiques opérationnelles. D'après Derrien *et al.*, 2023.

Figure 4: Linking research questions on C storage mechanisms to operational questions. From Derrien *et al.*, 2023.



1) la notion de récalcitrance chimique, 2) l'importance des transformations microbiennes pour la persistance du C dans les sols, 3) la contribution de la matière organique particulaire (MOP) au stockage additionnel de C, et 4) la préservation de la matière organique (MO) dans le sol en raison de son inaccessibilité spatiale ou énergétique. Nous concluons enfin en tentant de concilier les théories controversées.

2.1. Faut-il réhabiliter la récalcitrance chimique ?

Différentes définitions de la « récalcitrance » peuvent être trouvées dans la littérature. La définition la plus communément admise en science du sol, que nous adoptons ici, est la propriété chimique intrinsèque d'une molécule qui la rend résistante à la décomposition (Kleber *et al.*, 2011 ; Sollins *et al.*, 1996). On attribue généralement la récalcitrance chimique à des structures complexes et/ou polymérisées (Bertrand *et al.*, 2006 ; Marschner *et al.*, 2008). Ces structures récalcitrantes peuvent être (i) initialement présentes dans la litière végétale, comme les structures aromatiques de la lignine et certaines structures aliphatiques (e.g., Berg, 2014), (ii) formées lors de la décomposition (Stevenson, 1994) ou (iii) formées lors d'une dégradation thermique (par exemple le charbon de bois formé par les feux de forêt). La récalcitrance est l'une des théories les plus anciennes pour expliquer la persistance du carbone dans les sols (*figure 5*) et a longtemps été considérée comme le principal processus à l'origine de la persistance des MO dans les sols. Cependant, au cours des dernières décennies, ce concept a été remis en question dans un grand nombre de

publications (par exemple, Dungait *et al.*, 2012 ; Kleber, 2010 ; Kleber et Johnson, 2010). Nous discutons ici des approches qui peuvent être utilisées pour identifier les MO récalcitrantes, des limites qui ont rendu ce concept discutable, et de la possibilité de le réhabiliter.

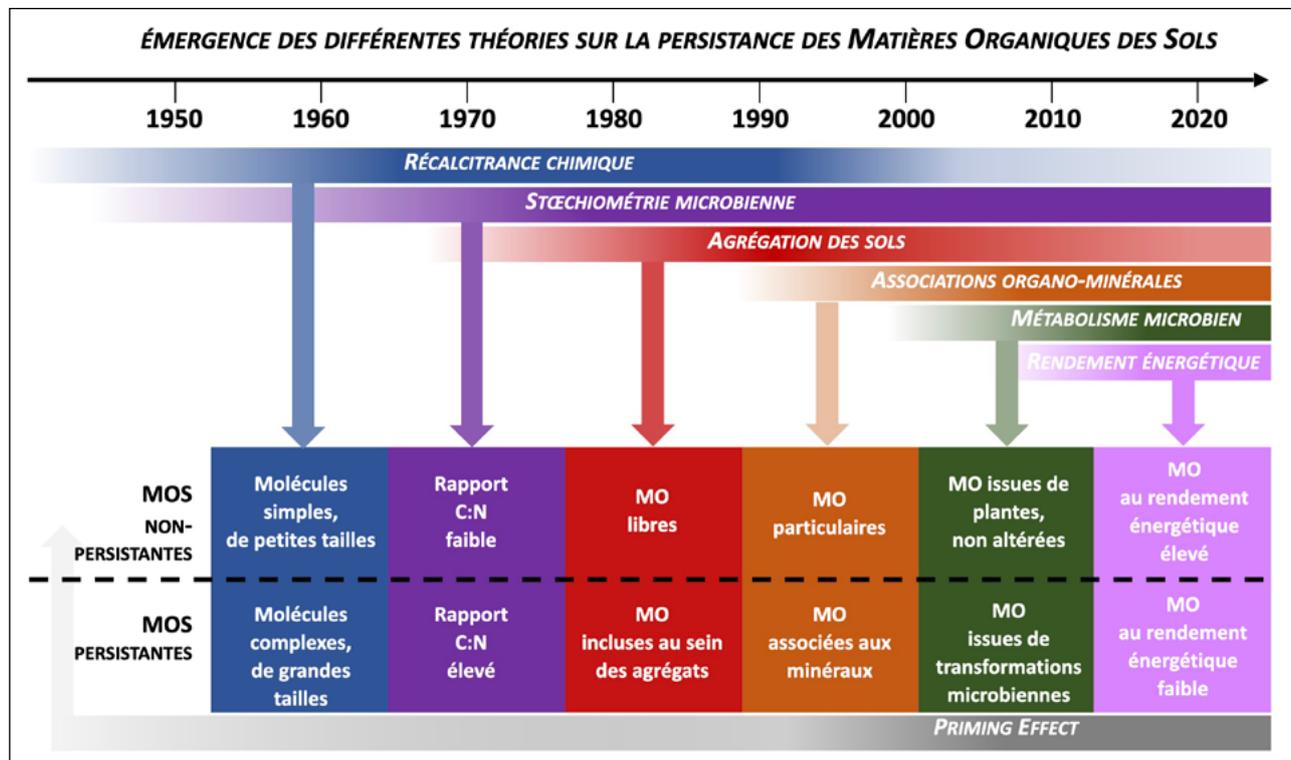
2.1.1. Un concept en partie basé sur des méthodes discutables

Deux méthodes ont été historiquement utilisées pour caractériser la récalcitrance chimique : les incubations de litière et les mesures de l'âge du carbone dans les fractions de matière organique du sol (Marschner *et al.*, 2008). Les deux méthodes ont démontré un lien entre structures chimiques et dynamique du carbone. Cependant, la méthode de l'âge du C aborde la récalcitrance par des expériences de terrain et sur une échelle de temps de plusieurs décennies voire siècles, alors que la méthode de l'incubation de litières évalue la récalcitrance sur quelques mois à quelques années, souvent dans des conditions de laboratoire. La première limite du concept de récalcitrance est donc qu'il est basé sur des méthodologies qui se réfèrent à des échelles de temps différentes, ce qui ne permet pas d'aboutir à un récit unique et cohérent.

Un débat important a vu le jour autour du concept de récalcitrance dans les années 2010 avec la critique de la théorie de l'humification. Selon cette théorie, les produits de dégradation des apports organiques au sol sont recombinaés en polymères complexes enrichis en groupes fonctionnels aromatiques, appelés substances humiques (Schulten et Leinweber, 1996). Initialement, les substances humiques ont été isolées par une technique d'extraction chimique conçue pour séparer les composés

Figure 5 : Chronologie de l'émergence des différentes théories sur la persistance des MO. Ces théories ne s'excluent pas mutuellement puisque, dans la plupart des écosystèmes, plusieurs processus agissent en même temps. En outre, l'effet de "priming" apparaît comme une théorie transversale, qui peut contribuer à la transformation des MO persistantes en MO non persistantes. Certaines théories apparaissent contradictoires, comme la persistance de produits microbiens, suggérée dans les années 2000, et la récalcitrance, selon laquelle les petites molécules simples ne sont pas persistantes (voir partie 2.2). Ces contradictions apparentes soulignent en fait l'impact majeur des conditions environnementales sur la dominance d'un processus par rapport aux autres. D'après Derrien et al., 2023.

Figure 5: Timeframe of the emergence of the different theories about OM persistence. These theories are not mutually exclusive and can, in most cases, be reconciled. In most ecosystems, several processes act at the same time. In addition, priming appears as a cross-cutting theory, which can explain the shift from persistent to non-persistent SOM. Some theories appear contradictory, such as the persistence of microbial products suggested in the 2000s and the recalcitrance theory suggesting that simple, small molecules are not persistent (see Section 2.2). This does not necessarily invalidate one or both of the theories but highlights the importance. From Derrien et al., 2023.



organiques des composés minéraux (Stevenson, 1994). La fraction isolée s'est avérée enrichie en composés aromatiques contenant du C ancien (mis en évidence par analyse ^{14}C) et a été interprétée comme récalcitrante. Ces résultats sont aujourd'hui largement remis en cause car avec ce protocole d'extraction, il est possible de générer des artefacts sous forme d'assemblages supramoléculaires qui se forment dans ces conditions chimiques très spécifiques et ne sont donc pas représentatifs des composés du sol (Myneni, 2019 ; de Nobili et al., 2020 ; Olk et al., 2019 ; Sutton et Sposito, 2005). De plus, malgré l'utilisation de techniques spectroscopiques avec une résolution à très fine échelle, l'existence de substances humiques polymériques complexes dans le sol n'a pas été prouvée. Enfin, certains auteurs suggèrent que l'investissement thermodynamique nécessaire

aux décomposeurs pour condenser d'hypothétiques « substances humiques » serait trop élevé (Kleber et Lehmann, 2019 ; Lehmann et Kleber, 2015).

Néanmoins, la théorie de la condensation des MOS a encore ses défenseurs qui soutiennent que des structures complexes peuvent naturellement se former par la condensation de certains composés organiques sous l'influence de radicaux oxygénés générés par des champignons saprotrophes dits de pourriture brune (Goodell et al., 2017 ; Yu et Kuzyakov, 2021) ou générés par des phases minérales dans des conditions spécifiques (Kleber et al., 2021). Cependant, la contribution de ces processus de condensation à la genèse des MO persistantes dans les sols reste à élucider.

2.1.2. Un concept en partie basé sur des résultats mal compris

Parallèlement à la remise en cause du concept d'humification, un nombre croissant d'études se sont attachées à quantifier le temps de séjour moyen du C dans des structures moléculaires spécifiques (aussi appelé temps moyen de résidence). Dans la plupart des molécules, le temps moyen de résidence du C est similaire ou inférieur à celui détecté dans le sol total (Amelung *et al.*, 2008 ; Schmidt *et al.*, 2011), remettant en cause l'idée d'une récalcitrance spécifique de certains composés. Même le C de la lignine, que l'on supposait persister dans le sol sur la base des incubations de litière, s'est révélé se transformer relativement rapidement (~décennies) (Amelung *et al.*, 2008 ; Dignac *et al.*, 2005 ; Gleixner *et al.*, 2002). Seul le C pyrogénique ferait exception et résiderait plus longtemps dans le sol que le C pris dans sa globalité (Schmidt *et al.*, 2011).

Ce paradoxe peut s'expliquer par plusieurs biais dans les études sur le temps de renouvellement des molécules du sol. Tout d'abord, une famille biochimique individuelle comprend un très grand nombre de molécules aux propriétés diverses. Par exemple, dans la famille des lignines, les structures chimiques des lignines du bois sont très différentes de celles des lignines des tiges des plantes annuelles. Ainsi, les temps de résidence obtenus pour les lignines extraites du maïs (turnover rapide, Dignac *et al.*, 2005) ne peuvent pas être généralisés aux molécules des lignines du bois. Ensuite, seule une partie des molécules d'une famille donnée peut être analysée, c'est-à-dire celles qui peuvent être isolées par des méthodes de préparation chimique et qui sont analytiquement détectables. On suppose généralement que leur temps de résidence est représentatif de celui de l'ensemble de la famille, ce qui est discutable. Un autre biais est lié au choix d'un modèle simple pour évaluer le temps moyen de résidence du carbone dans des composés spécifiques (Derrien et Amelung, 2011) alors qu'il faudrait travailler avec des modèles plus complexes. Typiquement, les modèles évaluant le temps moyen de résidence du C dans les composés microbiens doivent décrire le fait que le C est d'abord dans le sol sous forme de débris végétaux avant d'être sous forme microbienne, ce qui n'est pas toujours le cas. Par ailleurs, il y a souvent une confusion entre l'âge d'une molécule et l'âge du C de cette molécule. Pour comprendre ce biais, considérons un vieil arbre, âgé de plusieurs centaines d'années. Lorsqu'il meurt, les champignons qui dégradent son bois utilisent le C ancien pour créer de nouvelles molécules. Le C de ces molécules est donc plus ancien que les molécules fongiques elles-mêmes et son âge n'a rien à voir avec leur récalcitrance. De même, le temps de résidence du carbone mesuré dans les molécules qu'elles soient végétales ou microbiennes est inférieur au temps de résidence du carbone dans le sol. Il est donc erroné de considérer comme récalcitrante une molécule avec d'anciens atomes de C. Il faut donc différencier le concept de récalcitrance de l'âge du C (Kleber *et al.*, 2011) : les C anciens

d'une molécule peuvent avoir été recyclés à partir d'une autre molécule, et ce processus peut s'être produit de nombreuses fois (Derrien *et al.*, 2006).

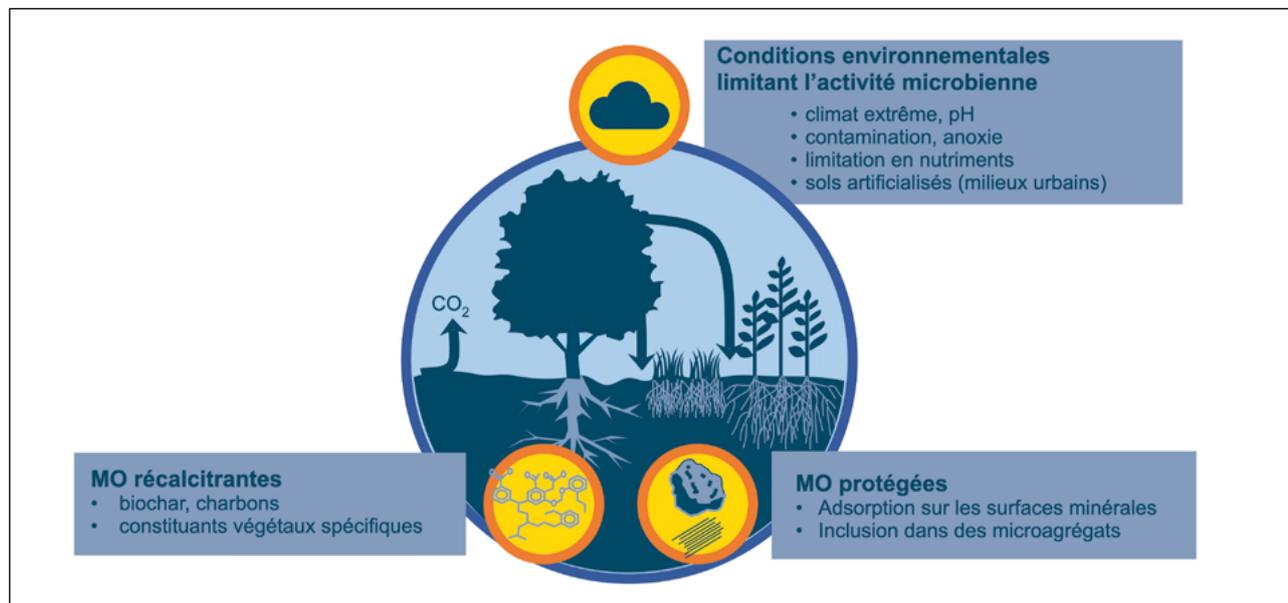
2.1.3. Repenser la récalcitrance à la lumière des autres processus de persistance

Le concept de récalcitrance chimique a également été remis en question au cours des deux dernières décennies par la publication d'un grand nombre d'études sur d'autres processus contrôlant la dynamique des MO (*figure 5*). En particulier, un effort de recherche important a été fait depuis la fin des années 1990 pour comprendre comment les MO peuvent être préservées par l'association avec des phases minérales, ce qui réduit leur accessibilité aux décomposeurs (Ekschmitt *et al.*, 2005 ; Kravchenko et Guber, 2017 ; Panettieri *et al.*, 2017 ; Virto *et al.*, 2010). Il a notamment été démontré que la nature des groupes fonctionnels des MO régit leurs interactions avec les phases minérales protectrices (Kleber *et al.*, 2021). Parallèlement, l'écologie microbienne a également apporté de nouvelles connaissances en montrant que la dégradation des MO dépend de l'interaction de différentes communautés microbiennes caractérisées par leur diversité fonctionnelle (Fanin *et al.*, 2016 ; Schneider *et al.*, 2012 ; Bardgett et van der Putten, 2014). Les MO sont dégradées par une succession de microorganismes produisant des enzymes extracellulaires qui dépolymérisent et oxydent progressivement les molécules, libérant de petits composés organiques et des nutriments disponibles pour l'absorption microbienne (Amin *et al.*, 2014 ; Sainte-Marie *et al.*, 2021 ; Schimel et Schaffer, 2012 ; Schneider *et al.*, 2012). Bien que la plupart des enzymes du sol soient redondantes en matière de classes biochimiques attaquées, elles diffèrent grandement en matière de structure. Par conséquent, chaque enzyme rompt certaines liaisons spécifiques avec une efficacité particulière. La nature des matières organiques persistantes dépend de la diversité microbienne, qui contrôle la diversité fonctionnelle des enzymes. En outre, certains microorganismes peuvent ne pas être capables de fournir l'énergie d'activation nécessaire pour accéder à une molécule et la décomposer, alors que d'autres enzymes le peuvent (*voir section 2.4*). Par exemple, les champignons des pourritures blanches et brunes produisent des enzymes capables d'attaquer les lignines de la litière, alors que la plupart des microorganismes du sol en sont incapables (Floudas *et al.*, 2012 ; Janusz *et al.*, 2017).

Il est important de noter que tous les processus de contrôle de la persistance des MOS mentionnés précédemment (*figure 5*) sont liés à la chimie des matières organiques. Les propriétés intrinsèques des molécules organiques jouent donc sans aucun doute un rôle dans la dynamique du carbone dans les sols, mais elles doivent être prises en compte en même temps que les paramètres biotiques et abiotiques de l'environnement. C'est pourquoi nous suggérons que la dynamique globale d'une

Figure 6 : Exemples de conditions et de processus favorisant la persistance des résidus végétaux. D'après Derrien *et al.*, 2023.

Figure 6: Examples of conditions and processes leading to plant residues persistence. From Derrien *et al.*, 2023.



molécule dans le sol soit décrite par le terme de persistance plutôt que récalcitrance.

2.1.4. Comment réhabiliter la récalcitrance et comment l'utiliser en pratique ?

Comme indiqué ci-dessus, la chimie d'une molécule n'est pas le facteur prédominant pour expliquer sa dynamique, en particulier dans le contexte de différents sites aux propriétés biotiques et abiotiques contrastées. Cependant, pour des conditions pédoclimatiques données, les caractéristiques des molécules ont une influence (par exemple, à Versailles, France, le renouvellement du C était différent dans les polysaccharides végétaux et les lignines, Derrien *et al.*, 2006 ; Dignac *et al.*, 2005). Le long temps de résidence des structures condensées des MO pyrogéniques dans les sols (Lehmann *et al.*, 2015) est une autre bonne raison de ne pas écarter le concept de récalcitrance.

Pour réhabiliter le concept controversé de récalcitrance chimique, nous proposons de définir des échelles de récalcitrance applicables dans des conditions pédoclimatiques particulières. Ces conditions pédoclimatiques types devraient être identifiées par la texture, les propriétés des phases minérales, la disponibilité des nutriments, les fonctionnalités des décomposeurs, etc. La quantification opérationnelle de ces échelles de récalcitrance devrait être basée sur des tests de dégradation normalisés réalisés pour diverses molécules dans les conditions pédoclimatiques sélectionnées à des échelles de temps mensuelles à pluriannuelles. S'il est validé que la récalcitrance est une variable explicative des évolutions de stock, ces échelles de récalcitrance pourraient être diffusées auprès des parties prenantes dans le but de mieux iden-

tifier les pratiques qui augmentent le stockage et de faciliter la sélection d'apports additionnels de C (voir section 4.2).

2.2. La transformation microbienne des matières organiques végétales est-elle une condition préalable à leur persistance dans les sols ?

L'origine végétale ou microbienne des MO persistant dans les sols à l'échelle multidécaennale fait encore l'objet de débats. On a longtemps supposé que les MO persistantes provenaient principalement des apports végétaux et que les mécanismes de leur formation dépendaient de la qualité biochimique de ces apports. Certains biopolymères végétaux, tels que les lignines et les lipides à longue chaîne, étaient donc considérés comme lentement dégradables ou récalcitrants (voir section 2.1). Cependant, des études menées au cours de la dernière décennie ont suggéré que les composés microbiens contribuent fortement au C organique persistant. L'opinion actuelle dominante est que la transformation microbienne est une condition préalable à la stabilisation des MOS (par exemple, Dynarski *et al.*, 2020 ; Kallenbach *et al.*, 2015 ; Liang *et al.*, 2019 ; Miltner *et al.*, 2012). Nous examinons ici comment les composés microbiens persistent dans le sol bien qu'ils soient théoriquement facilement assimilables par les décomposeurs. Nous présentons également les contextes qui conduisent à la persistance des composés végétaux et discutons de l'utilisation préférentielle des composés végétaux ou microbiens par les décomposeurs.

2.2.1. Les voies de préservation des composés microbiens dans les sols

Depuis le début des années 2000, les avancées techniques des analyses moléculaires ont permis d'améliorer nos connaissances sur la chimie des MO persistantes (Kögel-Knabner, 2002 ; Amelung *et al.*, 2008 ; Gleixner, 2013). En utilisant ces nouvelles techniques, des études ont montré que la composition moléculaire des MO persistantes est plus proche de celle des constituants microbiens que de celle des tissus végétaux (Clemmensen *et al.*, 2013 ; Kallenbach *et al.*, 2016 ; Liang *et al.*, 2017 ; Liang *et al.*, 2019 ; Miltner *et al.*, 2012 ; Wang *et al.*, 2021). En outre, il a été démontré que les MO persistantes se trouvent préférentiellement dans les fractions fines du sol (von Lützow *et al.*, 2007), qu'on sait enrichies en composés dérivés des MO microbiennes (par exemple, Kopittke *et al.*, 2018).

Pour comprendre les mécanismes qui pourraient expliquer la persistance des composés microbiens, il faut d'abord examiner leur nature chimique. Les produits du métabolisme microbien sont exsudés et excrétés par les microbes actifs ou libérés après la mort cellulaire (Hofman et Dusek, 2003). Ils vont de composés solubles de faible poids moléculaire (tels que les sucres simples, les acides organiques et les acides aminés), aux protéines et aux polysaccharides de réserve et de structure (tels que l'amidon et la chitine). En théorie, ces composés ne sont pas particulièrement « récalcitrants », c'est-à-dire peu complexes dans leur structure chimique (voir section 2.1) (Hopkins et Dungait, 2010 ; Lorenz *et al.*, 2021 ; Malik *et al.*, 2016). Des expériences de décomposition *in vitro* en conditions contrôlées ont montré qu'ils peuvent se décomposer très rapidement (parfois en moins d'une heure), probablement parce qu'ils sont riches en énergie ou en nutriments, facilement accessibles aux organismes et rapidement assimilés (Boddy *et al.*, 2007 ; Hill *et al.*, 2008).

Il existe plusieurs explications à ce paradoxe apparent de molécules non complexes demeurant très longtemps dans les sols. Tout d'abord, il faut se rappeler (section 2.1) que l'âge de C dans une molécule microbienne ne reflète pas l'âge de la molécule, qui peut être constituée de C recyclé à partir d'autres molécules. Néanmoins, il a été suggéré que la grande quantité de composés microbiens dans les sols ne peut s'expliquer que s'ils sont protégés d'une manière ou d'une autre du recyclage microbien (par exemple, Derrien *et al.*, 2006). Cette protection peut être due soit à une liaison chimique ou physique avec des minéraux, soit à une occlusion physique dans de petits agrégats, des oxydes métalliques ou des minéraux mal cristallisés (Kögel-Knabner *et al.*, 2008 ; Behre *et al.*, 2012). Les MO qui deviennent physiquement ou chimiquement inaccessibles à la suite d'une association avec des minéraux sont appelées MO associées aux minéraux (MOAM). Cette fraction se distingue des matières organiques particulaires (MOP) plus grandes et/ou plus légères. Elle constitue la majeure partie des MOS (Cotrufo *et al.*, 2019). Nous adoptons ici cette définition de la

MOAM, mais il faut souligner que d'autres auteurs utilisent une définition plus restrictive de la MOAM qui n'inclut que les MO chimiquement liées aux surfaces minérales et exclut les MO physiquement protégées dans les agrégats (voir section 2.3). Les molécules biosynthétisées par les microbes ont une affinité plus forte pour les phases minérales protectrices que les composés végétaux (principalement en raison de leur polarité, Kleber *et al.*, 2021), ce qui pourrait expliquer leur contribution importante aux MO persistantes (Cotrufo *et al.*, 2015 ; Hatton *et al.*, 2012 ; Kallenbach *et al.*, 2015 ; Kallenbach *et al.*, 2016 ; Liang *et al.*, 2017 ; Miltner *et al.*, 2012 ; Rillig, 2004 ; Traore *et al.*, 2000). Lorsqu'ils sont associés à des phases minérales, les composés microbiens deviennent moins accessibles aux enzymes et à l'absorption par les décomposeurs (voir section 2.4). De plus, les surfaces minérales accessibles sont des hot spots de croissance microbienne et, par conséquent, des hot spots de nécromasse microbienne préservée sous forme de MOAM (Sokol *et al.*, 2022 ; Uroz *et al.*, 2015 ; Witzgall *et al.*, 2021). Enfin, la persistance des composés microbiens pourrait être liée à leur contenu énergétique plus faible que celui des composés végétaux, mesuré par analyse thermique (voir section 2.4). En effet, dans des conditions anaérobies, certains lipides microbiens à faible état d'oxydation pourraient ne pas être utilisés par les décomposeurs pour des raisons de limitation énergétique (Keiluweit *et al.*, 2016).

2.2.2. Les voies de préservation des composés végétaux dans les sols

La théorie selon laquelle les MO persistant dans le sol sont principalement composées de métabolites microbiens est contredite par de nombreuses observations sur des sites expérimentaux à long terme de résidus organiques végétaux partiellement décomposés qui persistent plusieurs décennies après leur introduction dans le sol (par exemple, Amelung *et al.*, 2008 ; Barré *et al.*, 2018). Ces études démontrent que les composés d'origine microbienne et végétale contribuent à la persistance du COS.

Dans certains écosystèmes, la persistance des MO d'origine végétale dans le sol peut être due à des conditions environnementales qui limitent l'activité microbienne, comme l'anoxie, le manque d'eau, des températures basses ou un pH acide (par exemple, Keiluweit *et al.*, 2016 ; Trumbore, 2009) (figure 6). C'est le cas des sols alpins (Budge *et al.*, 2011), des sols des hautes latitudes (Kohl *et al.*, 2018), des tourbières (Leifeld et Menichetti, 2018), des pergélisols (Pengerud *et al.*, 2017 ; Schuur *et al.*, 2008) et des sols bâtis ou urbains (Allory *et al.*, 2022 ; Cambou *et al.*, 2018 ; Rees *et al.*, 2019). A titre d'exemple, dans un sol soumis à l'anoxie, la décomposition de certains lipides et composés aromatiques des végétaux pourrait être thermodynamiquement entravée - comme mentionné ci-dessus pour les lipides microbiens (Keiluweit *et al.*, 2016) (voir figure 6 et section 2.4).

La méta-analyse de Angst *et al.* (2021) indique que 50 % ou plus des MOAM seraient d'origine végétale, sur la base de la quantification des amino-sucre comme biomarqueurs des MO d'origine microbienne. La formation de MOAM d'origine végétale découle de l'inclusion directe des MO végétales particulières dans les microagrégats (Lehmann *et al.*, 2008 ; Virto *et al.*, 2010), qui est favorisée par l'activité des détritivores (Lavelle et Spain, 2001) (*figure 6*). Les MOAM d'origine végétale peuvent également se former par l'interaction de surfaces minérales réactives avec des composés solubles d'origine végétale (par exemple rhizodépôts, lixiviats de sols forestiers) (Hagedorn *et al.*, 2015) ou avec des polymères végétaux transformés par oxydation ou dépolymérisation enzymatique qui augmentent leur réactivité vis-à-vis des phases minérales (Kleber *et al.*, 2015 ; Liang *et al.*, 2017 ; Liang *et al.*, 2019 ; Wang *et al.*, 2017). Cette association avec des minéraux protecteurs peut se produire dès que les MO des plantes entrent dans le sol. En particulier, les apports souterrains des plantes sous forme de tissus racinaires ou d'exsudats sont capables de pénétrer les agrégats (Fréchet *et al.*, 2018 ; Rasse *et al.*, 2005 ; Poirier *et al.*, 2018).

Les contributions relatives des produits microbiens et végétaux aux MOS sont influencées à la fois par l'usage des terres et le type de sol (*voir section 4.2*). La contribution des composés microbiens serait plus importante dans les sols de prairies ainsi que dans les chernozems ou les luvisols fertiles (Angst *et al.*, 2021). Au contraire, les composés végétaux prédominent lorsque les conditions du sol sont moins favorables à la croissance microbienne ou dans les sols caractérisés par des complexes organo-métalliques ou des minéraux mal cristallisés, tels que les sols forestiers, les podzols, les ferralsols, les gleysols ou les alisols (Angst *et al.*, 2021 ; Hall *et al.*, 2020 ; Kögel-Knabner et Amelung, 2021). En outre, la contribution globale des MOAM au stockage de carbone varie également d'un type de sol à l'autre (*voir section 2.3*).

Ainsi, les données de la littérature sur la préservation des composés d'origine microbienne et végétale contredisent l'idée selon laquelle la transformation microbienne est une condition préalable à la préservation des MO dans le sol. Pour améliorer la compréhension de la persistance préférentielle des MO d'origine microbienne ou végétale, des études sont nécessaires sur leur utilisation préférentielle par les décomposeurs pour répondre à leurs besoins en énergie ou en nutriments (Bernard *et al.*, 2022) et sur la probabilité de rencontres aléatoires entre les substrats solubles et les décomposeurs (Don *et al.*, 2013 ; Dungait *et al.*, 2012). Il existe notamment un manque important de connaissances sur la manière dont les variations des micro-conditions environnementales affectent l'accessibilité des différentes sources de MO (Bailey *et al.*, 2020) et l'énergie retirée de leur consommation par les microbes (*voir section 2.4*).

2.3. Les matières organiques particulières (MOP) sont-elles un levier efficace pour l'atténuation du changement climatique ?

La fraction des MOP fait ici référence aux particules organiques libres du sol, qui ne sont pas associées à des minéraux. Contrairement à la définition adoptée dans cet article, certains auteurs incluent aussi dans les MOP les particules organiques libérées après rupture des agrégats après sonication. Les MOP sont constituées de débris végétaux grossiers, caractérisés par un renouvellement généralement plus rapide que celui des MOS totales et un C plutôt jeune (généralement de quelques années) (Antón *et al.*, 2022). Par conséquent, les MOP ne sont en général pas considérées comme la fraction la plus pertinente pour l'accumulation de C additionnel dans le sol (Dynarski *et al.*, 2020). Cependant, l'accumulation de MOP pourrait contribuer de manière significative à l'atténuation du changement climatique. Nous passons ici en revue les propriétés des MOP, leur contribution au stock de COS et leur temps de résidence moyen, avant d'examiner en détail les arguments concernant l'utilisation des MOP comme moyen d'atténuation du changement climatique.

2.3.1. Propriétés des MOP

Avant de discuter des propriétés des MOP, il convient de distinguer la fraction des MOP définie comme un compartiment conceptuel qui complète la MOAM (*voir section 2.2*) (Lavallée *et al.*, 2019), de celle définie comme un compartiment opérationnel (Poeplau *et al.*, 2013). Le compartiment opérationnel est isolé par séparation en fonction de la densité ou de la taille combinée à la densité, en utilisant des techniques de fractionnement physique (typiquement, densité < 1,4-1,8 g cm⁻³ et taille > 50 µm) (Hénin et Turc, 1949 ; Leifeld et Kögel-Knabner, 2005 ; Poeplau et Don, 2013 ; Poeplau *et al.*, 2018). Les difficultés liées à la mesure d'un compartiment conceptuel et à la diversité des protocoles de fractionnement (Lavallée *et al.*, 2019) ont conduit à des propriétés des MOP et MOAM très variables entre les études, et ont rendu difficile une caractérisation générale de cette fraction. Il est donc important dans les études que soit clairement expliqué comment sont définies les MOP et les MOAM (*voir également la section 2.2.1*). Dans ce qui suit, on considère que la fraction des MOP est exempte de minéraux et qu'elle est principalement constituée de fragments de plantes en décomposition. Les MOP proviennent des racines et des parties aériennes de la végétation du site ou des amendements organiques apportés. Ces fragments sont progressivement fragmentés et incorporés dans le sol sous l'action d'organismes vivants. Le C pyrogénique (par exemple, les charbons de bois issus des feux de forêt) est également majoritairement présent dans cette fraction (Paetsch *et al.*, 2017). La taille du réservoir de MOP et sa composition biochimique dépendent du type de végétation, de la biodiversité du sol et des pratiques de gestion (*section 4.2*). En effet, l'ampleur

de la récolte de biomasse a un impact direct sur les apports de résidus végétaux au sol et sur la taille du réservoir de MOP (section 4.1).

2.3.2. Contribution des MOP aux stocks de C des sols

La contribution des MOP au COS est très variable (Georgiou *et al.*, 2022) et dépend fortement du type de sol et de la profondeur (Kögel-Knabner et Amelung, 2021 ; Soucémariadin *et al.*, 2019). Elle est plus élevée dans les sols alpins, les cryosols et les sols contenant peu de minéraux réactifs (Hagedorn *et al.*, 2019 ; Kögel-Knabner et Amelung, 2021 ; Leifeld et Fuhrer, 2009) que dans les sols argileux des régions tempérées de basse altitude. La fraction des MOP dépend également de l'utilisation du sol et de la couverture végétale. À l'échelle du réseau européen de sols LUCAS, Cotrufo *et al.* (2019) ont montré que les MOP peuvent représenter plus d'un quart du COS dans la couche 0-20 cm des forêts et des prairies, alors que cette fraction est généralement plus faible dans les sols minéraux arables bien drainés (Lugato *et al.*, 2021 ; Wander, 2004). Dans les sols forestiers, l'abondance relative des MOP dépend de l'espèce d'arbre et est généralement plus faible sous les feuillus que sous les conifères (Cotrufo *et al.*, 2019). Dans les sols relativement pauvres en MO, quel que soit l'usage du sol, le C a tendance à être stocké davantage sous forme d'assemblages organo-minéraux (dans la fraction MOAM) que sous forme de MOP (Cotrufo *et al.*, 2019). Certains auteurs ont suggéré que le stockage de C dans les MOAM pourrait être limité à une valeur maximale de saturation (Cotrufo *et al.*, 2019 ; Georgiou *et al.*, 2022), alors que la fraction MOP, elle, ne serait pas limitée. Le concept de saturation de la MAOM est cependant très controversé (e.g. Begill *et al.*, 2023). La fraction MOP, en raison de sa taille illimitée, serait donc un levier intéressant pour le stockage additionnel de C et, dans les sols avec peu de phases minérales réactives, elle pourrait représenter la principale opportunité d'augmenter le stock de C. Cependant, cette capacité de la fraction MOP à contribuer à un stockage additionnel de C reste incertaine car la durée de ce stockage, avant la dégradation des MOP par les décomposeurs, peut représenter une limite pour sa contribution à l'accumulation de stocks de COS à long terme.

2.3.3. Temps de résidence du C dans les MOP

En raison de la saisonnalité des apports de litière végétale et de la fluctuation de l'activité microbienne, les quantités et la composition biochimique des MOP sont dynamiques et transitoires par nature (par exemple, Puissant *et al.*, 2017). Comme les MOP ne sont pas physiquement protégées des décomposeurs, elles sont souvent considérées comme facilement biodégradables (Baldock et Skjemstad, 2000 ; Cotrufo *et al.*, 2019 ; Paul, 2016). Cependant, les constituants biochimiques des MOP (par exemple, la cellulose, les lignines, le C pyrogénique) peuvent

présenter une gamme de propriétés de biodégradation intrinsèques (voir la section 2.1 sur la récalcitrance). En outre, l'utilisation des MOP par les décomposeurs dépend de leurs teneurs en N et en P (qui sont souvent faibles), des ressources énergétiques qu'elles fournissent aux microorganismes et de l'énergie nécessaire pour rompre les liaisons au sein des biopolymères qui les constituent (Berg, 2014 ; Schmidt *et al.*, 2011 ; Soucémariadin *et al.*, 2019) (voir section 2.4). Par conséquent, les temps de résidence du C des MOP peuvent aller de quelques mois à quelques décennies (Antón *et al.*, 2022 ; Balesdent, 1996 ; Derrien et Amelung, 2011 ; Paul, 2016). Les MOP qui contiennent des quantités substantielles de C pyrogénique, dont le temps de résidence moyen est souvent supérieur à 100 ans, font exception (Bird *et al.*, 2015 ; Chassé *et al.*, 2021 ; Lehmann *et al.*, 2015).

Le temps de résidence des MOP est en outre modulé par les conditions pédoclimatiques : il est augmenté par des conditions défavorables à la décomposition microbienne (sols gorgés d'eau, limitations en nutriments, anoxie, latitudes et altitudes élevées, zones arides, horizons profonds) (Budge *et al.*, 2011 ; Leifeld et Fuhrer, 2009) et sous des espèces végétales ayant des actions inhibitrices sur l'activité microbienne (par exemple, conduisant à l'acidification des sols). Les tourbières représentent un cas extrême où le temps de résidence du C dans les MOP peut atteindre des milliers d'années (Leifeld et Menichetti, 2018).

2.3.4. Limites et bénéfices des MOP pour le stockage de C dans les sols

Le temps de résidence généralement court du C dans les MOP limite fortement son utilité pour le stockage additionnel de C à long terme. La sensibilité des MOP aux changements environnementaux, qui affectent les apports végétaux ou l'activité des décomposeurs, entraîne également un risque de réversibilité du stockage de C par les effets du changement climatique (Hagedorn *et al.*, 2019 ; Rocci *et al.*, 2021). C'est pourquoi certaines méthodes de calcul du potentiel de séquestration du C à l'échelle régionale et nationale (par exemple, Alvarez et Berhongaray, 2021 ; Chen *et al.*, 2019) ne prennent pas en compte l'accumulation du C dans les MOP, mais s'appuient uniquement sur la capacité finie de la fraction fine du sol à séquestrer le C à long terme, comme cela a été conceptualisé pour la première fois par Hassink (1997). Cependant, il y a encore débat sur le fait d'estimer le potentiel des sols à stocker du C uniquement à partir de la capacité de stockage de la fraction fine, dans laquelle certains auteurs supposent que le C atteint la saturation, concept encore controversé. Certains travaux soutiennent que le potentiel de séquestration des sols est principalement déterminé par la possibilité d'augmenter les apports plutôt que par la capacité finie des minéraux à accumuler du C (Barré *et al.*, 2017 ; Poeplau *et al.*, 2024). D'autres auteurs décrivent les MOAM comme une fraction composite dont certaines composantes se renouvellent

rapidement à l'échelle décennale, i.e. à une échelle de temps analogue aux MOP, rendant ainsi discutable le fait de ne considérer que la MAOM pour le stockage du C dans les sols (Schrumpf *et al.*, 2020 ; Virto *et al.*, 2010).

Néanmoins, les MOP possèdent plusieurs caractéristiques qui peuvent conduire à leur accumulation dans les sols. Tout d'abord, leur réponse rapide aux changements d'utilisation et de gestion des terres (Lugato *et al.*, 2021) et la taille potentielle de leur réservoir en font un compartiment pertinent qui peut être mobilisé à court terme pour un stockage additionnel de C via la mise en œuvre (et le maintien dans le temps) de pratiques adaptées (voir la section 4.2). Deuxièmement, l'augmentation du stockage de C dans les sols sous forme de MOP ne nécessiterait pas d'immobilisation de nutriments, alors que l'accumulation de MOAM va de pair avec l'immobilisation de nutriments en raison de ses rapports C:N et C:P plus bas que ceux des MOP (voir section 4.2). Enfin, la perte des MOP libres ne signifie pas que son C a été minéralisé et est retourné à l'atmosphère sous forme de CO₂ : il peut simplement se déplacer vers d'autres compartiments des MOS. Ainsi, une augmentation des MOP constituerait une augmentation directe du stock de C du sol et la promesse d'une augmentation différée (après biotransformation) du stock de MAOM. L'activité de la faune du sol peut ainsi conduire à l'inclusion de MOP dans les agrégats du sol (Angst *et al.*, 2019 ; Le Mer *et al.*, 2020 ; Six *et al.*, 1999 ; Vidal *et al.*, 2019). Dans ces circonstances, l'âge des MOP piégées (« MOP occluses » ou « MOP intra-agrégat ») peut être supérieur à l'âge moyen du C du sol (Virto *et al.*, 2010). Une partie du C des MOP libres est également convertie en métabolites microbiens qui ont une forte affinité pour les surfaces minérales et peuvent être préservés à long terme dans les assemblages organo-minéraux (par exemple, Hatton *et al.*, 2012 ; Six *et al.*, 2006) (voir section 2.2). Les pratiques de gestion doivent favoriser, autant que possible, ce flux de C des MOP non protégées vers les MOAM protégées (Kallenbach *et al.*, 2019). Plus généralement, le fait que les MOP servent de hot spot de l'activité microbienne peut favoriser la formation d'associations organo-minérales. Les exopolysaccharides et le réseau d'hyphes produits par les microbes consommateurs de MOP collent les minéraux de taille fine et constituent un noyau pour la formation d'agrégats et la persistance du C dans les sols (Sokol *et al.*, 2022 ; Witzgall *et al.*, 2021).

2.4. La persistance des matières organiques est-elle due à une inaccessibilité spatiale ou énergétique ?

Concernant les facteurs qui contrôlent la dynamique du C dans les sols, deux grandes théories ont récemment émergé dans la littérature (figure 5) : l'une basée sur l'inaccessibilité spatiale (Chenu et Stotsky, 2002 ; Don *et al.*, 2013 ; Pinheiro *et al.*, 2015) et l'autre basée sur les contraintes bio-énergétiques de la dégradation des MOS (Fontaine *et al.*, 2007 ; Barré *et al.*, 2016 ;

Henneron *et al.*, 2022), que nous qualifierons ici d'inaccessibilité énergétique. Qu'elles soient spatiales ou énergétiques, les limitations à la dégradation des MOS découlent d'une difficulté d'utilisation du substrat par les décomposeurs. Est-il possible de concilier ces deux théories ? Dans cette section, nous définissons l'inaccessibilité spatiale et énergétique du C des sols et examinons les facteurs qui les contrôlent. Nous discutons si l'inaccessibilité spatiale peut être examinée d'un point de vue énergétique et nous considérons également l'inaccessibilité des nutriments comme un troisième facteur possible de contrôle de la dynamique du C des sols.

2.4.1. Inaccessibilité spatiale

Un substrat est spatialement inaccessible s'il est inaccessible aux enzymes de décomposition ou au prélèvement par les décomposeurs. L'accessibilité spatiale se manifeste à la fois à l'échelle nanométrique et à l'échelle microscopique, par exemple par l'adsorption de MO sur des phases minérales ou son piégeage dans des environnements à pores réduits, tels que les microagrégats de sol ou les co-précipités minéraux-organiques (Erktan *et al.*, 2020 ; Hemingway *et al.*, 2019 ; Kleber *et al.*, 2015 ; Kravchenko et Guber, 2017 ; Rowley *et al.*, 2018). Il peut également s'agir d'un phénomène à l'échelle macroscopique, par exemple dans le cas d'un paillis appliqué à la surface du sol qui n'est pas en contact avec les organismes du sol (Bleuze *et al.*, 2020). L'inaccessibilité spatiale dépend des propriétés physico-chimiques du sol qui déterminent la protection physique des MO, comme la nature des phases minérales, le pH, la composition et la force ionique de la solution du sol (Newcomb *et al.*, 2017 ; Sposito, 2008), et la teneur en eau du sol qui contrôle la diffusion des MO/des nutriments et la mobilité/motilité des organismes dans la porosité du sol (Kleber *et al.*, 2021). Elle dépend également des actions de la mésofaune et des vers de terre, qui modifient la géométrie et la connectivité des pores (Erktan *et al.*, 2020).

2.4.2. Inaccessibilité énergétique

L'inaccessibilité énergétique correspond à un équilibre défavorable entre l'énergie investie par les décomposeurs pour obtenir l'accès à un substrat et l'énergie qu'ils retirent de sa minéralisation (Fontaine *et al.*, 2007 ; Kleerebezem et Loosdrecht, 2010 ; Rovira *et al.*, 2008 ; Williams et Plante, 2018). Ce concept dépend donc des propriétés d'un substrat (diversité et nombre de monomères et force des liaisons entre eux) qui le rendent soit thermodynamiquement coûteux, soit attractif pour les décomposeurs (Lashermes *et al.*, 2014 ; Lashermes *et al.*, 2016 ; Moorhead *et al.*, 2013).

Ce rapport coût/bénéfice peut être estimé par analyse thermique (Dufour *et al.*, 2021 ; Williams et Plante, 2018). Le coût, soit l'énergie d'activation nécessaire pour franchir la barrière énergétique de minéralisation, est évalué par la stabilité d'un

composé soumis à une augmentation de température. Il peut également être évalué à l'aide d'incubations visant à quantifier le taux de décomposition du substrat à différentes températures, ce qui permet d'estimer l'énergie d'activation, utilisée comme indicateur du coût énergétique (Leifeld et von Lützow, 2014 ; Hemingway *et al.*, 2019). Le bénéfice correspond à l'énergie libérée lors de la minéralisation du composé (par exemple, par la respiration) et est mesuré par calorimétrie. Plusieurs études ont rapporté que les caractéristiques énergétiques du COS persistant sont différentes de celles du COS frais, indiquant que la préservation du COS ne s'explique pas uniquement par une inaccessibilité spatiale. Le COS persistant a tendance à être plus stable thermiquement (Barré *et al.*, 2016 ; Hemingway *et al.*, 2019 ; Plante *et al.*, 2013) et sa combustion génère moins d'énergie (Barré *et al.*, 2016 ; Plante *et al.*, 2011). Ces observations suggèrent que le COS persiste lorsque le coût de sa dégradation est trop élevé par rapport au bénéfice qu'en retirent les microorganismes. Certaines études expérimentales (Barré *et al.*, 2016 ; Cécillon *et al.*, 2021) et théoriques (La Rowe et van Cappellen, 2011 ; Manzoni *et al.*, 2012) ont indiqué que, dans des conditions oxygènes, les composés réduits fournissent plus d'énergie aux microorganismes que les composés oxydés, et favorisent ainsi la croissance microbienne. Ces études ont également suggéré que les composés dérivés des plantes fournissent plus d'énergie que les composés microbiens dans les sols bien aérés. En revanche, dans les environnements anoxiques, les composés réduits persistent parce que leur décomposition nécessiterait trop d'énergie d'activation et que leur fermentation apporterait trop peu d'avantages énergétiques (Boye *et al.*, 2017 ; Keiluweit *et al.*, 2016).

Toutefois, il est important de noter que les méthodes thermiques sont intégratives et prennent en compte la totalité des MO de l'échantillon analysé, alors qu'en conditions réelles, les décomposeurs n'ont accès qu'à une petite fraction de ces MO (Leifeld et von Lützow, 2014). Par ailleurs, l'investissement énergétique peut également être considéré comme le coût de la production d'exo-enzymes (Bosatta et Ågren, 1999). Dans ce contexte, les analyses doivent prendre en compte la dimension temporelle puisque les microorganismes produisent des enzymes en utilisant des ressources précédemment acquises (Amin *et al.*, 2014 ; Fontaine *et al.*, 2007 ; Klotzbücher *et al.*, 2011).

2.4.3. La dimension énergétique de l'inaccessibilité spatiale

L'inaccessibilité spatiale peut être modifiée par des changements dans les conditions environnementales locales. Ces modifications peuvent être le résultat d'un investissement énergétique des décomposeurs dans la production d'agents spécifiques (par exemple, protons, sidérophores - Philippot *et al.*, 2024), qui augmentent l'accessibilité des substrats associés aux

minéraux. L'ampleur de cet investissement varie en fonction du type de liaison à rompre : un investissement plus important est nécessaire pour rompre les liaisons covalentes entre les MO et les surfaces minérales que pour rompre les liaisons électrostatiques entre les ions organiques et les ions minéraux de charges opposées (Kleber *et al.*, 2015). Grâce à une meilleure compréhension des efforts menés par les microbes pour désorber les MO, il pourrait être possible de mieux prendre en compte les concepts d'accessibilité spatiale et énergétique.

2.4.4. Les éléments nutritifs, à l'origine d'un troisième mécanisme d'inaccessibilité limitant la décomposition des MOS

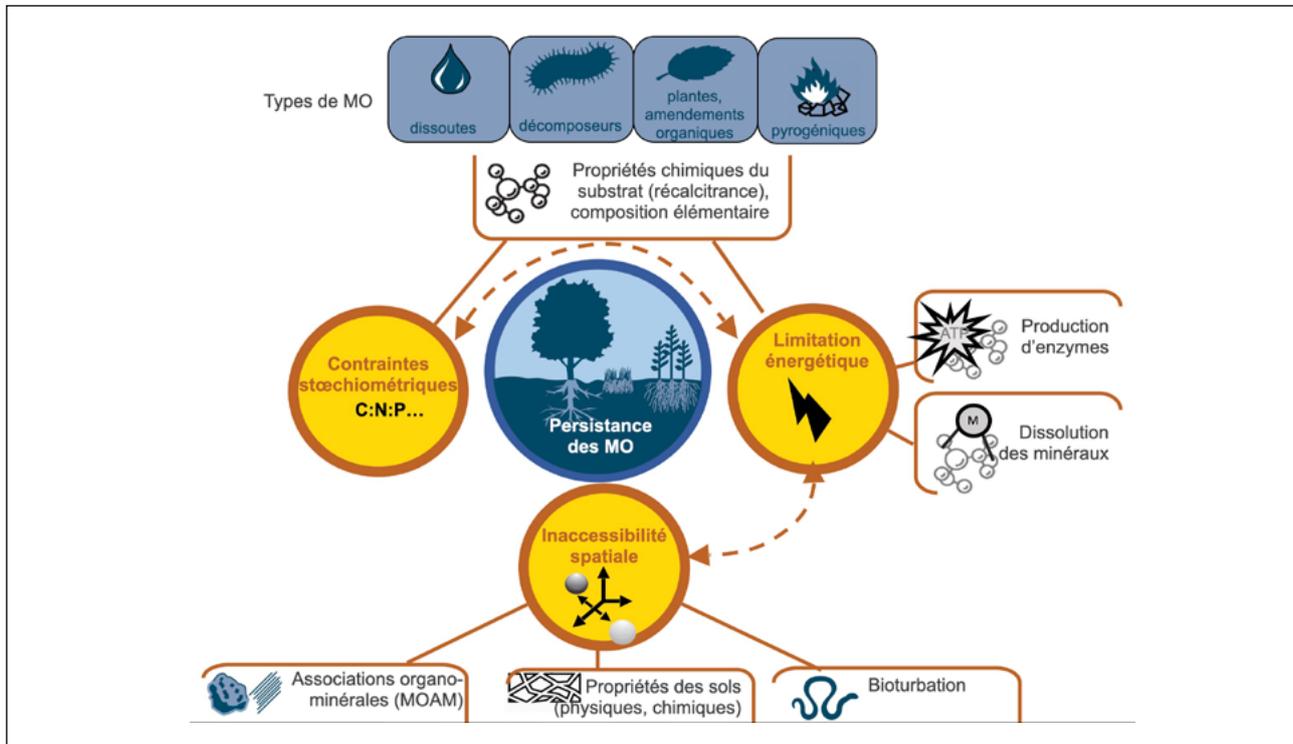
Au-delà de l'acquisition de C, l'intérêt d'un substrat organique pour les microorganismes doit également être évalué en termes d'acquisition d'éléments nutritifs (ex. N, P, Ca, Mn). En effet, les nutriments sont essentiels à la production de métabolites et à la croissance des décomposeurs (Hemkemeyer *et al.*, 2021 ; Monod, 1949 ; Saadat *et al.*, 2020). L'utilisation des MO n'est donc pas seulement une question de bilan énergétique favorable ou non pour les microorganismes, mais aussi de satisfaction des besoins stœchiométriques des microorganismes (Kleerebezem et van Loosdrecht, 2010 ; Margida *et al.*, 2020 ; Moorhead *et al.*, 2012 ; Torn *et al.*, 2005 ; Zechmeister-Boltenstern *et al.*, 2015). Les MOS stabilisées présentent des rapports C:N:P presque constants dans les écosystèmes (Bertrand *et al.*, 2019 ; Kirkby *et al.*, 2013), ce qui pourrait impliquer qu'un stockage additionnel de C serait nécessairement associé à l'immobilisation de nutriments - un coût caché de la persistance du C des MOS (Richardson *et al.*, 2014) (voir la section 4.2).

Les microbes ne sont pas complètement impuissants face à l'épuisement des nutriments du sol ; beaucoup sont capables de moduler leur métabolisme pour mieux rechercher les nutriments (Bertrand *et al.*, 2019 ; Recous *et al.*, 2019). Par exemple, les microorganismes peuvent produire une enzyme pour minéraliser les MOS contenant des nutriments, comme les MO azotées. Cette utilisation sélective entraîne une accélération (ou priming) de la cinétique de minéralisation des MOS (Bernard *et al.*, 2022 ; Craine *et al.*, 2007 ; Fontaine *et al.*, 2011 ; Shahzad *et al.*, 2015 ; Hicks *et al.*, 2021). Les microorganismes peuvent également récupérer des nutriments tels que le phosphore, le magnésium, le calcium ou le fer des phases minérales en produisant des agents d'altération tels que les sidérophores ou les acides organiques (Bailey *et al.*, 2020 ; Keiluweit *et al.*, 2015 ; Uroz *et al.*, 2009 ; Uroz *et al.*, 2020). Cependant, si ces mécanismes ne sont pas suffisamment efficaces pour répondre aux exigences stœchiométriques des microbes, l'activité microbienne diminue, ce qui limite la décomposition des MO.

En conclusion, la persistance des MO dans les sols n'est jamais purement spatiale ou purement énergétique. Il convient d'adopter une vision holistique de ces processus, en accordant

Figure 7 : Les mécanismes contrôlant la dynamique de décomposition sont dépendants. La persistance des MO résulte de la conjonction de différents mécanismes agissant sur différents types de MO (MO issues des décomposeurs ou des plantes, MO pyrogéniques, MO dissoutes, etc.) Ces mécanismes sont liés à des contraintes stoechiométriques, énergétiques ou spatiales. Les contraintes stoechiométriques et énergétiques dépendent des propriétés chimiques des MO. Les limitations énergétiques dépendent aussi de la production d'enzymes et de la dissolution des minéraux. Les limitations spatiales dépendent des associations organo-minérales, des propriétés du sol et de la bioturbation par la faune du sol. Les flèches en pointillés indiquent les liens entre les différents types de contraintes. D'après Derrien et al., 2023.

Figure 7: The persistence of OM (whatever its nature: plant-derived, decomposer-derived, pyrogenic or dissolved) results from the conjunction of different mechanisms controlling OM utilization by decomposer. These mechanisms are linked to stoichiometric, energetic, or spatial constraints. The chemical properties of OM drive stoichiometric and energetic limitations. Enzyme production and mineral dissolution drive energetic limitation. Organo-mineral associations, soil properties, and bioturbation by soil fauna drive spatial limitation. Dotted arrows indicate links between constraints. From Derrien et al., 2023.



une attention particulière à l'impact des paramètres environnementaux et des pratiques sur les processus d'inaccessibilité (figure 7).

2.5. Réconcilier les théories contraires de la persistance du carbone

Dans cette première partie, nous avons décrit comment le conflit apparent entre les théories sur les mécanismes contrôlant le stockage de carbone dans les sols ne doit pas être considéré comme un antagonisme définitif (figures 5 et 7). Nous avons montré que la récalcitrance n'est pas un concept "tout ou rien", mais qu'elle doit être considérée comme un régulateur de la persistance des MO. La récalcitrance pourrait être définie pour les contextes pédoclimatiques dominants, en utilisant un indice

quantitatif dans des conditions standardisées. La controverse sur l'importance relative de l'origine microbienne et végétale des MO persistantes peut également être résolue en tenant compte des propriétés pédoclimatiques, qui contrôlent (i) l'intensité de l'activité microbienne et la transformation des MO végétales en MO microbiennes, et (ii) la présence de phases minérales réactives cruciales pour la préservation des composés microbiens thermodynamiquement labiles. Nous avons expliqué comment les MOP pouvaient être un atout pour l'accumulation de carbone. Il est certain que leur renouvellement rapide et la taille de leur stock plus petite par rapport aux MOAM les rendent peu propices à un stockage additionnel de C sur le long terme. Néanmoins, ces limitations peuvent être compensées par leur réponse rapide aux pratiques de gestion, leur accumulation potentiellement non limitée, leur stoechiométrie qui ne nécessite

pas d'immobilisation d'azote et leur capacité à entretenir et à promouvoir le stock de C dans les MOAM. Enfin, nous avons montré que, si on tient compte des propriétés des écosystèmes à fine échelle, les théories de l'inaccessibilité des MOS - spatiale, énergétique ou liée à la disponibilité des nutriments - sont complémentaires et non contradictoires, et doivent être prises en compte conjointement pour expliquer la persistance du C dans les sols.

3. INTÉGRATION DES MÉCANISMES DANS LES BASES DE DONNÉES ET LES MODÈLES

Les bases de données et les modèles jouent un rôle important dans la synthèse et la diffusion efficaces des connaissances sur les mécanismes impliqués dans le stockage des MOS, ainsi que dans la traduction des connaissances scientifiques en recommandations pour des pratiques de gestion bénéfiques au stockage de C. Néanmoins, la prudence est nécessaire dans l'utilisation des bases de données, tandis que la communauté scientifique est encore divisée sur la pertinence d'augmenter le nombre de processus décrits dans les modèles. Nous passons ici en revue les avantages et les inconvénients 1) des grandes bases de données et 2) des modèles empiriques et des modèles basés sur les processus, et concluons par une discussion sur les bonnes pratiques pour leur utilisation en sciences du sol.

3.1. Big data : opportunité ou danger pour la recherche en sciences du sol ?

Les données en sciences du sol sont produites ou collectées massivement par les chercheurs, les opérationnels (Billings *et al.*, 2021 ; Le Bas *et al.*, 2024) ou encore les citoyens impliqués dans la science participative (Ranjard *et al.*, 2022). Ainsi en France, la Base de Données des Analyses de Terre (BDAT) rassemble les résultats d'analyses réalisées à la demande d'agriculteurs sur l'ensemble du territoire national par des laboratoires agréés par le Ministère de l'Agriculture (Lemerrier *et al.*, 2006 ; Saby *et al.*, 2014). Le big data, c'est-à-dire l'analyse de données variées générées massivement, complète les expériences de recherche sur les mécanismes qui ne sont conduites que dans un nombre limité de conditions pédoclimatiques, voire seulement sur quelques échantillons soumis à des techniques d'analyse ou de modélisation avancées, souvent coûteuses et/ou complexes à mettre en œuvre. Nous discutons ici des opportunités ouvertes par les données massives relatives aux sols et soulignons les points critiques à examiner avec prudence avant de proposer une feuille de route pour le déploiement des big data en sciences du sol.

3.1.1. Opportunités du big data

Les grands jeux de données représentent une réelle opportunité pour synthétiser et mettre à la disposition de la communauté un large éventail de connaissances obtenues à de grandes échelles spatiales (Arrouays *et al.*, 2003). Le développement des technologies de traitement des données rend désormais possible de combiner et traiter rapidement et massivement des données variées, par exemple des données pédologiques, biologiques, géologiques, géomorphologiques, écologiques, hydrologiques, climatiques, agronomiques, forestières, économiques et historiques), ce qui favorise l'interdisciplinarité. Il est aussi possible de combiner des données récemment acquises et avec des données anciennes (qu'il faut numériser), par exemple pour suivre l'évolution des stocks de carbone dans le sol et d'identifier les mécanismes impliqués.

Le big data permet ainsi d'améliorer notre connaissance des mécanismes de stockage de carbone dans les sols (Cécillon *et al.*, 2015 ; Vestergaard *et al.*, 2017) en (1) en fournissant des preuves de la généralité de certains processus ou, alternativement, en identifiant des contextes pédoclimatiques caractérisés par des processus distincts et en (2) classant l'importance ou la pertinence des mécanismes de stockage de carbone dans le sol parmi différents types de pédoclimat ou de couverture végétale.

Des méthodes statistiques telles que les "path analyses" peuvent être utilisées pour établir la dépendance et la causalité entre les variables environnementales et les mécanismes de stockage dans le sol (Cotrufo *et al.*, 2019 ; Lange *et al.*, 2015). En outre, des modèles d'apprentissage automatique ou "machine learning" peuvent être construits pour prédire directement l'intensité des mécanismes de stockage de carbone dans les sols à partir de métadonnées environnementales facilement disponibles dans les bases de données en ligne (Cotrufo *et al.*, 2019 ; Sanderman *et al.*, 2017). Des modèles d'apprentissage automatique peuvent également être développés à l'aide de données massives obtenues en appliquant des techniques analytiques simples et rapides, telles que la spectroscopie proche infrarouge, à un grand nombre d'échantillons pour prédire les caractéristiques des MO (par exemple, Dangal *et al.*, 2019 ; Viscarra Rossel *et al.*, 2019). Ces caractéristiques sont classiquement mesurées par des techniques analytiques plus précises mais complexes ou coûteuses, qui ne sont pas accessibles à tous les scientifiques. L'ampleur des données collectées compense le manque de sensibilité de ces méthodes simples massivement déployées et permet de rechercher les tendances significatives.

3.1.2. Points de vigilance associés au big data

Avec l'émergence du big data, les sciences du sol et la biogéochimie sont confrontées à une profusion de données, qui sont parfois disparates et avec peu de contrôles de qualité. En outre, les compétences nécessaires pour traiter et interpréter correctement ces données sont pour l'instant rares. Le danger est que le

bruit associé à des données mal harmonisées ou non validées empêche la détection de tendances réelles. Le déploiement et l'utilisation du big data doivent donc être associés par un certain nombre de mises en garde de la communauté scientifique. Les pièges à éviter lors de l'exploitation de bases de données massives sont les suivants : (i) ne produire que des résultats triviaux connus depuis longtemps (par exemple, le stock de MO du sol est lié à la teneur en argile) ; (ii) chercher à détecter uniquement des tendances globales, alors que des situations en dehors de la tendance globale peuvent présenter un intérêt particulier (par exemple, risque de négliger des valeurs hors normes telles qu'un sol sableux contenant beaucoup de C, qui pourrait fournir de nouvelles informations) ; (iii) agréger et comparer des données qui ne sont pas comparables parce qu'elles ont été obtenues à l'aide de méthodes différentes (par exemple, les stocks de carbone organique du sol obtenus par oxydation chimique, par oxydation thermique ou par perte au feu ne sont pas équivalents - Tivet *et al.*, 2012) ; et (iv) déduire des mécanismes ou des causalités non pertinents à partir de grands ensembles de données (par exemple, par l'apprentissage automatique utilisé à mauvais escient sans évaluation critique - Wadoux *et al.*, 2020).

L'utilisation du big data crée une distance entre les personnes qui utilisent les données et celles qui réalisent l'échantillonnage des sols, l'acquisition des données et l'archivage dans les bases de données. En biogéochimie des sols, la science des données ne doit donc pas être déployée au détriment de la pédologie et de la métrologie, qui sont et doivent rester des piliers essentiels de la discipline. Le big data représente également un risque pour la propriété et l'accès aux données. Pour éviter une exploitation incontrôlée des données, des partenariats peuvent être nécessaires, en particulier avec le secteur privé.

3.1.3. Préconisations pour un déploiement rigoureux du big data en science du sol

Notre communauté peut contribuer à plusieurs chantiers importants pour la mise en place et l'utilisation rigoureuse du big data. Le premier chantier concerne l'harmonisation des données sur les mécanismes de stockage de C (nature, unité, etc.). Pour cela, l'utilisation des normes internationales ISO est indispensable lors de la collecte des données. Notre communauté peut également contribuer au développement de nouvelles normes (Bispo *et al.*, 2017) (par exemple, directive européenne INSPIRE ; constitution de catalogues de métadonnées ; application de règles d'interopérabilité ; principes FAIR data (Findable, Accessible, Interoperable, Reusable)). Enfin, il est nécessaire de rendre les cadres des bases de données compatibles avec les futures avancées scientifiques afin de s'assurer qu'il sera possible d'intégrer de nouvelles données générées par des méthodologies innovantes (par exemple, les « -omics ») et de les associer à de nouvelles normes. Si ces préconisations sont suivies, cela permettra à la discipline de profiter des opportunités impor-

tantes offertes par l'utilisation conjointe de données abondantes et de techniques de traitement avancées.

3.2. Modèles de dynamique des MOS : l'intégration des nouvelles connaissances sur les mécanismes est-elle nécessaire ?

Un modèle est une représentation simplifiée de la réalité qui est cependant très utile pour : (i) améliorer les connaissances scientifiques sur le fonctionnement des sols, (ii) prévoir les tendances et (iii) aider les décideurs politiques et les opérationnels pour des applications ciblées.

Il existe deux grands types de modèles : les modèles utilisant un nombre réduit d'équations et de paramètres pour reproduire des observations (modèles basés sur les données, aussi appelés modèles empiriques, statistiques ou phénoménologiques), les modèles visant à assembler des connaissances ou les hypothèses sur le fonctionnement des écosystèmes qui traduisent chaque processus en une équation (modèles basés sur les processus, aussi appelés modèles mécanistes). Ces modèles mécanistes comportent un nombre beaucoup plus important d'équations et de paramètres que les modèles empiriques. En réalité, il existe une vaste gamme de modèles «pseudo-mécanistes», intermédiaires entre les modèles basés sur les données et ceux basés sur les processus (voir les exemples ci-dessous) (*figure 8*).

Les avancées techniques récentes ont permis d'acquérir un ensemble considérable de nouvelles connaissances sur les facteurs contrôlant la dynamique des MOS, notamment sur l'impact de la diversité fonctionnelle des décomposeurs ou l'importance de l'organisation spatiale de la matrice sol (Blankinship *et al.*, 2018 ; Kleber *et al.*, 2021 ; Lehmann *et al.*, 2020 ; Miyauchi *et al.*, 2020 ; Zhang *et al.*, 2016). L'intégration de ces nouvelles connaissances mécanistes dans les modèles améliorera-t-elle la précision de leurs projections ?

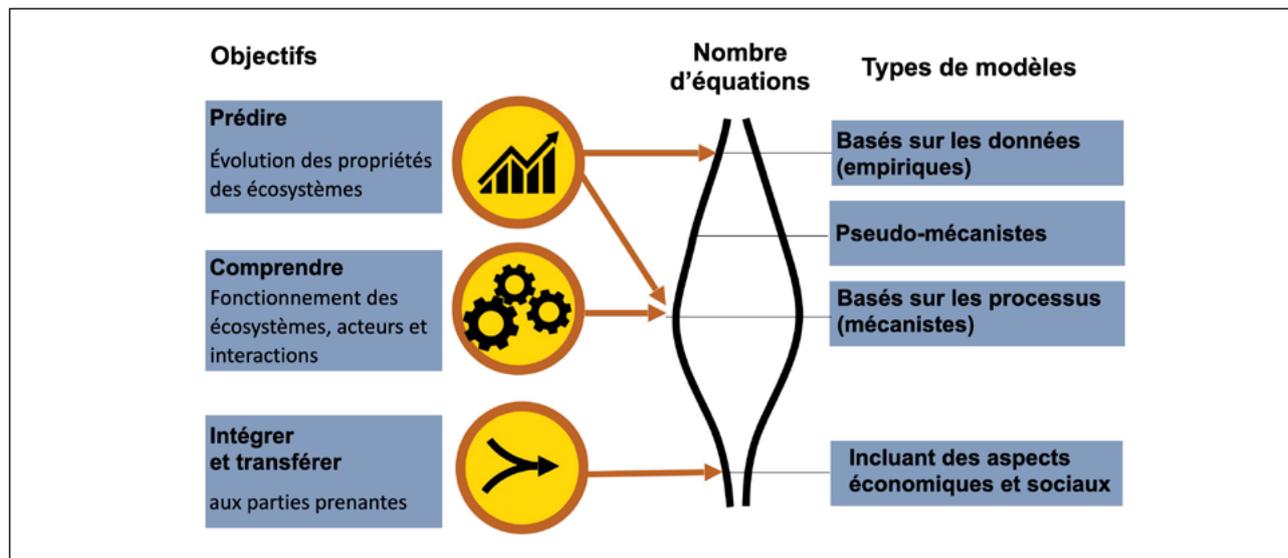
Pour tenter de répondre à cette question, nous examinons tout d'abord les avantages et les limites des modèles basés sur les processus, puis nous discutons de la manière dont les attentes de l'utilisateur final du modèle devraient être prises en compte pour déterminer avec quelle précision les processus devraient être décrits dans les modèles.

3.2.1. Bénéfices et limites des modèles basés sur les processus

La description fine des processus dans les modèles mécanistes peut s'avérer très utile lorsque les interactions entre plusieurs processus et/ou acteurs conduisent à une dynamique complexe qui ne peut être analysée à l'aide du raisonnement déductif humain (Waring *et al.*, 2020). Les modèles basés sur les processus permettent d'agréger les connaissances et de générer des simulations pour des scénarios incluant des conditions environnementales changeantes.

Figure 8 : La conception d'un modèle et le nombre d'équations qu'il inclut doivent être en premier lieu déterminés par son objectif. Il existe un continuum de modèles allant des modèles basés sur les données (empiriques), qui comprennent peu d'équations, aux modèles basés sur les processus (mécanistes), qui reposent sur de nombreuses équations mécanistes, en passant par les modèles pseudo-mécanistes. D'après Derrien *et al.*, 2023.

Figure 8: A model's purpose must be the foremost consideration in its design and the number of equations it includes. There is a continuum of models from data driven models which include few equations on the one hand to process-based models, which rely on numerous mechanistic equations on the other, and pseudo-mechanistic models. From Derrien *et al.*, 2023.



Cependant, l'augmentation du nombre de processus décrits dans un modèle augmente également le nombre de paramètres ainsi que l'incertitude associée aux prédictions (Shi *et al.*, 2018). De surcroît, certaines données nécessaires pour calibrer les paramètres et valider les modèles mécanistes sont parfois difficiles à acquérir expérimentalement (Allison, 2012 ; Blankinship *et al.*, 2018 ; Lehmann *et al.*, 2020). Pour toutes ces raisons, il est très important de respecter le principe de parcimonie lors du choix des mécanismes à inclure dans un modèle (Shi *et al.*, 2018) : un modèle ne doit être complexifié que s'il ne rend pas compte des propriétés attendues d'un système. Ce principe doit aider à trouver le juste équilibre entre les différents mécanismes à incorporer dans les modèles. Il permet d'éviter les complexités superflues qui n'auraient pour effet que d'accroître les incertitudes sur les valeurs des paramètres et sur les prédictions (Shi *et al.*, 2018).

Pour les modèles implémentés à des échelles spatiales régionales, nationales ou globales, la description de nombreux mécanismes peut nécessiter des ressources informatiques coûteuses ou tout simplement indisponibles.

Pour contourner cet obstacle, il est possible d'appliquer des modèles mécanistes à un nombre limité de sols soigneusement sélectionnés et représentatifs de conditions pédoclimatiques spécifiques afin d'identifier les facteurs émergents qui contrôlent la dynamique des MO. Ces facteurs déterminants sont alors in-

troducts dans des modèles plus simples déployés à large échelle pour le même type de sites (Lehmann *et al.*, 2020). Une autre façon de contourner les problèmes liés à la complexification des modèles mécanistes est de créer un « modèle du modèle », appelé méta-modèle (Garcet *et al.*, 2006). Le méta-modèle est construit en exécutant le modèle initial dans un large éventail de conditions et en appliquant des approches statistiques aux résultats simulés pour déterminer de nouvelles équations qui nécessitent moins de paramètres et un temps de calcul plus court. Ces méta-modèles sont toutefois plus contraints que le modèle mécaniste initial et peuvent ne pas conduire à des prédictions pertinentes dans des environnements complexes ou évoluant rapidement.

Il est également important de garder à l'esprit que les modèles reflètent les connaissances disponibles à un moment donné. Les modèles ne constituent en aucun cas une vérité absolue et sont amenés à évoluer avec le progrès des connaissances mais aussi avec les attentes changeantes des sociétés. En outre, la notion de « mécanisme » est elle-même complexe et dépend de l'échelle à laquelle le chercheur l'étudie (Arrouays *et al.*, 2003). Par exemple, les chercheurs en science du sol identifient les mécanismes du fonctionnement d'un écosystème à travers des observations qui ne sont la plupart du temps que la manifestation macroscopique de processus se déroulant à des échelles beaucoup plus fines (interactions moléculaires, phy-

sique quantique, etc.). Ces limitations suggèrent qu'en dépit des progrès considérables accomplis, la connaissance actuelle des mécanismes contribuant au fonctionnement des écosystèmes reste très partielle.

3.2.2. Vers des modèles adaptés aux besoins des utilisateurs

Le niveau de description des mécanismes dans les modèles dépend de l'objectif fixé par le modélisateur parmi les trois objectifs définis initialement dans cette section sur les modèles (meilleure compréhension, prédictions scientifiques, applications finalisées) que nous allons passer en revue (*figure 8*) :

- 1) Pour comprendre le fonctionnement d'un système, le recours à des modèles mécanistes peut représenter la meilleure option. « Jouer » avec de tels modèles (qui sont parfois appelés « toy models », conçus pour représenter une théorie ou un mécanisme de manière simplifiée) permet d'identifier le rôle des acteurs et de leurs interactions dans le fonctionnement et l'évolution du système. Des progrès importants dans la compréhension des cycles biogéochimiques ont été accomplis grâce à ce type de modèles et ont soutenu la conception d'une nouvelle génération de travaux expérimentaux (Barot *et al.*, 2014 ; Daufresne et Loreau, 2001 ; Moorhead *et al.*, 2012 ; Perveen *et al.*, 2014 ; Sainte-Marie *et al.*, 2021 ; Sulman *et al.*, 2017 ; Schimel, 2023).
- 2) Pour prédire l'évolution de certaines propriétés des écosystèmes telles que la production primaire et le stockage de C, dans un contexte de changements globaux, et pour diffuser les résultats auprès des décideurs, la pertinence d'utiliser des modèles mécanistes complexes doit être soigneusement évaluée. Pour des temps courts (quelques années à quelques dizaines d'années), les modèles empiriques ou les modèles pseudo-mécanistes n'intégrant que peu ou pas de mécanismes - tels que RothC (Coleman et Jenkinson, 1996) ou AMG (e.g., Clivot *et al.*, 2019 ; Levavasseur *et al.*, 2020) - sont sans doute les outils les plus efficaces. Dépendant de peu de paramètres et reposant sur un très grand nombre d'observations passées, ils garantissent des prédictions solides sur le court terme dans un environnement peu changeant. En revanche, dans des conditions instables, les prédictions des modèles guidés par les données peuvent être remises en question (e.g., Waring *et al.*, 2020). Lorsque l'environnement évolue en dehors du cadre pour lequel les paramètres ont été déterminés, ces modèles simples peuvent ne plus être applicables (par exemple, Georgiou *et al.*, 2017). En représentant explicitement les processus importants du système, les modèles mécanistes et pseudo-mécanistes sont plus à même de décrire les phénomènes transitoires et l'évolution vers un nouvel équilibre (Finke *et al.*, 2019 ; Keyvanshokouhi *et al.*, 2019), augmentant la confiance dans les prédictions des modèles (Bradford *et al.*, 2016). C'est la stratégie adoptée avec les modèles globaux utilisés pour les projections

du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) (par exemple, Guenet *et al.*, 2018).

Pour fournir des prédictions les plus robustes possibles aux décideurs des politiques publiques, il peut être pertinent d'utiliser plusieurs modèles mécanistes, basés sur différentes hypothèses (Wieder *et al.*, 2018). La gamme de simulations produites par la méthode dite de « modélisation d'ensemble » permet de proposer une simulation moyenne et d'y associer une incertitude (Farina *et al.*, 2020 ; Shi *et al.*, 2018 ; Sulman *et al.*, 2018).

- 3) Pour intégrer et transférer les connaissances aux parties prenantes (étudiants, citoyens, politiques, opérationnels et décideurs), les modèles doivent également inclure des volets économiques et sociologiques en plus de la description du fonctionnement des écosystèmes (par exemple, les modèles multi-agents - Bousquet et Le Page, 2004). Ils sont construits de manière à mettre en valeur les différentes options et leurs avantages, inconvénients et compromis et d'en appréhender les conséquences pour la société (e.g., Pellerin *et al.*, 2019).

Ces outils d'aide à la décision sont donc très intégratifs, et cette intégration se fait au prix d'une simplification de la description des mécanismes écosystémiques. Ces modèles doivent être co-construits avec l'ensemble des acteurs afin de répondre aux besoins des décideurs, et avec une large communauté scientifique dans le but d'objectiver au mieux les choix à faire pour une représentation simplifiée des écosystèmes. La communauté scientifique doit également estimer les incertitudes associées aux prédictions quand cela est possible et avertir les décideurs lorsque ce calcul devient impossible. Une attention particulière doit être accordée à la pédagogie et à l'ergonomie de l'outil de modélisation, avec la possibilité de mettre les acteurs en condition (par exemple, "serious game", Jouan *et al.*, 2020).

3.3. Bases de données et modèles : résumé des avantages et des pièges

Nous avons montré ici que le « big data » et les modèles offrent un énorme potentiel pour améliorer notre compréhension du fonctionnement des sols, prédire la dynamique des C et communiquer les connaissances scientifiques aux parties prenantes. Ces deux outils doivent être utilisés avec prudence, en gardant à l'esprit leurs avantages et leurs limites. Les scientifiques doivent rester vigilants lors du développement et de l'utilisation de ces ressources afin d'éviter les pièges de l'exploration de bases de données et d'optimiser la robustesse de la prédiction des modèles. Étant donné que le « big data » en science du sol n'en est qu'à ses débuts, des pratiques appropriées peuvent contribuer à son expansion et à sa mise en œuvre réussie. Pour la modélisation, une augmentation du nombre de processus décrits dans un modèle doit être justifiée

par l'objectif du modèle, car un grand nombre de paramètres peut être bénéfique pour la production de connaissances, mais préjudiciable pour l'utilisation du modèle par des non-experts. Notre communauté devrait également favoriser les échanges collaboratifs entre les modélisateurs et les chercheurs expérimentateurs ou les porteurs d'enjeux afin de soutenir l'amélioration des modèles.

4. DÉBATS SUR LES EFFETS DES PRATIQUES DE RÉCOLTE ET DE GESTION : COMMENT LA RECHERCHE PEUT-ELLE AIDER LES DÉCISIONS DES OPÉRATIONNELS ET DES DÉCIDEURS ?

Alors que la recherche se concentre sur les pratiques favorisant les apports de C au sol et leur préservation sur le long terme, la demande économique en biomasse végétale est en forte croissance. Cette concurrence économique sur l'usage de la biomasse végétale risque de faire baisser les stocks de C dans les sols. En effet, la biomasse végétale est au cœur de plusieurs défis mondiaux, tels que la sécurité alimentaire ou la dépendance à l'égard des combustibles et matériaux d'origine fossile, qui doivent être relevés simultanément. En outre, bien que les connaissances actuelles sur les pratiques de gestion bénéfiques au stockage de C aient été résumées dans plusieurs études récentes (par exemple, Amelung *et al.*, 2020 ; Chenu *et*

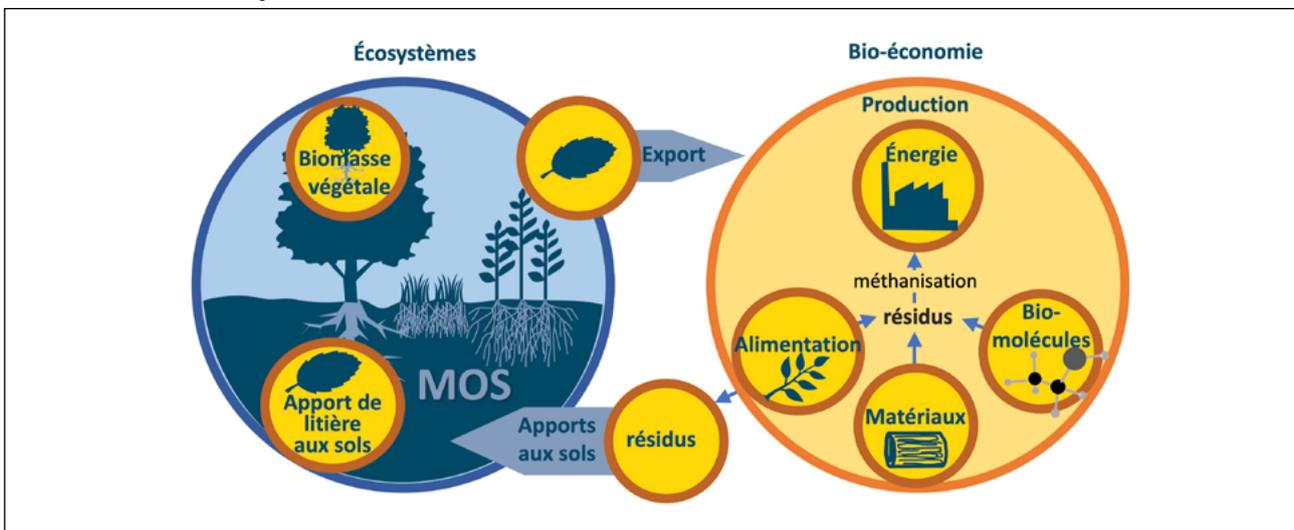
al., 2019 ; Barré *et al.*, 2020), les mécanismes à l'origine des avantages observés sont encore mal compris ou font l'objet d'un débat intense. Dans cette section, nous formulons des recommandations d'actions de recherche pour mieux soutenir les décisions des parties prenantes concernant les pratiques agricoles et sylvicoles dans ce contexte de débat. Tout d'abord, nous abordons la question de la récolte de la biomasse en analysant les compromis entre le retour au sol des résidus végétaux et leur utilisation pour l'alimentation, l'énergie ou les matériaux. Ensuite, nous analysons les points de controverse sur les pratiques de gestion agricole et forestière recommandées pour l'accumulation de C dans les sols.

4.1. Comment arbitrer les compromis d'usage de la biomasse végétale ?

Dans les agrosystèmes et les forêts gérées, la majeure partie de la biomasse végétale aérienne est récoltée par l'homme pour produire (i) des aliments, (ii) de l'énergie biosourcée ou (iii) des biomatériaux et des biomolécules (*figure 9*). La biomasse aérienne qui n'est pas exportée contribue au stockage transitoire de C dans la biomasse vivante sur pied et alimente les MOS (*figure 9*). Tout au long de l'histoire, la récolte de la biomasse s'est progressivement étendue sur de plus grandes surfaces et son intensité a augmenté. Cette récolte continue et croissante de biomasse a entraîné une diminution des stocks de C dans les sols par rapport à un monde hypothétique sans agriculture (Sanderman *et al.*, 2017). La demande actuelle de biomasse atteint un point critique. La demande alimentaire devrait augmenter de 50 % entre 2012 et 2050 (FAO, 2017), en raison de la croissance

Figure 9 : Flux de biomasse entre les écosystèmes et la bioéconomie : export vers les secteurs de l'alimentation, de la bioénergie, des biomatériaux et des biomolécules, biomasse végétale et retour au sol. D'après Derrien *et al.*, 2023.

Figure 9: Biomass fluxes among ecosystems and the bioeconomy: exports to food, bioenergy, biomaterial, and biomolecule sectors, return to the soil or standing. From Derrien *et al.*, 2023.



démographique. L'utilisation de la biomasse pour la production d'énergie biosourcée, de biomatériaux ou de biomolécules augmente également dans le but de remplacer le carbone fossile (Favero *et al.*, 2020). Ne pas augmenter l'intensité de la récolte peut conduire à l'exploitation de nouvelles terres en agriculture ou à l'intensification de la sylviculture pour répondre aux besoins croissants de la bioéconomie.

Les scientifiques peuvent fournir des indications pour soutenir la prise de décision sans influence de la compétitivité et des contraintes socio-économiques. Pour trouver un compromis entre l'exportation de la biomasse et son maintien dans l'écosystème, la première chose dont il faut tenir compte est la durée prévue du stockage du C. La durée de stockage dans les biomatériaux devrait être inférieure ou égale à celle dans le sol. En effet, l'âge moyen du C du sol est de 100 ans à 20 cm de profondeur sous les tropiques (Balesdent *et al.*, 2018), contre une durée de vie de 50 ans pour le bois d'œuvre et de 4 ans pour le papier (Valade *et al.*, 2018). La durée de stockage de C dans le sol peut être augmentée en transformant la biomasse avant de l'appliquer au sol (par exemple, en compost, biochar, résidus de méthanisation). Une deuxième considération importante est que la biomasse récoltée doit effectivement avoir remplacé du C fossile (Sathre et O'Connor, 2010 ; Amelung *et al.*, 2020), ce qui peut être confirmé par une analyse du cycle de vie qui intègre, entre autres facteurs, les émissions de C de la gestion intensifiée, les rendements de conversion de la biomasse en énergie ou en produits finis, et la transformation hors exploitation (par exemple, Valade *et al.*, 2018). Dans une perspective d'économie de C, il est bien sûr préférable d'appliquer ces pratiques à un territoire capable de transformer la biomasse et de consommer les produits de la transformation localement plutôt qu'à une région importante de la biomasse et exportant les produits générés. Enfin, la santé des sols et leur capacité de production doivent être examinées de près. En effet, l'exportation de biomasse affecte non seulement les stocks de C (Augusto, 2017), mais aussi les stocks de nutriments - ce qui peut être particulièrement préjudiciable dans les écosystèmes forestiers non fertilisés (Achat *et al.*, 2015 ; Durante *et al.*, 2019 ; Legout *et al.*, 2020). L'exportation de biomasse perturbe également la régulation des fonctions écosystémiques telles que la qualité et la quantité de l'eau, la biodiversité (voir l'expertise collective IndiQuaSol, Cousin *et al.*, 2024).

4.2. Priorités de recherche sur les mécanismes de contrôle des MOS pour soutenir la mise en œuvre de pratiques bénéfiques à l'accumulation de C dans le sol

Actuellement, certaines pratiques agricoles et forestières sont recommandées pour favoriser l'accumulation de MO dans le sol (Bernoux *et al.*, 2011 ; Chenu *et al.*, 2019 ; Dynarski *et al.*, 2020 ; Lugato *et al.*, 2021 ; Schlesinger, 2022). Toutefois, leurs

avantages dépendent des caractéristiques du sol (Amelung *et al.*, 2020), et leur effet net sur le stock de C à long terme n'a pas encore été analysé. Il est possible que ces pratiques aient finalement des répercussions négatives sur l'atténuation du changement climatique ou la qualité des sols. Beaucoup de progrès sont attendus notamment dans la compréhension des effets de la biologie du sol, par l'étude de la diversité fonctionnelle et des interactions entre organismes, y compris macro/mésosofaune et virus (Blanchart *et al.*, 2020 ; Sokol *et al.*, 2022 ; Christel *et al.*, 2022). Ces progrès pourraient prochainement enrichir les recommandations. Malheureusement, nous ne pouvons pas nous permettre d'attendre que des études à long terme aient été réalisées : des mesures immédiates sont nécessaires pour maximiser dès que possible les effets positifs des sols pour l'atténuation du changement climatique (Chabbi *et al.*, 2017).

À partir d'une base de connaissances mécanistes, le *tableau 1* résume les effets positifs et négatifs potentiels induits par les pratiques de gestion recommandées, classés en fonction de leur action ciblée : 1) augmentation de l'apport en C ; 2) augmentation de l'apport en N ; 3) amélioration de la vie du sol et 4) augmentation de l'inaccessibilité spatiale.

La communauté scientifique devrait faire un effort particulier pour aider à quantifier, avec une approche spécifique par site, les effets négatifs possibles des pratiques listées dans le *tableau 1*, en utilisant des essais à long terme pour la recherche sur les écosystèmes, l'exploration de bases de données et les outils de modélisation (voir *section 3*). Compte tenu des défis actuels que sont l'atténuation du changement climatique, la sécurité alimentaire et la croissance de la bioéconomie, nous considérons que les pratiques favorisant (i) la vie du sol et un cycle des nutriments efficace dans l'écosystème et (ii) l'apport de C dans le sol peuvent être recommandées avec plus de confiance que d'autres (Eglin *et al.*, 2021). Dans tous les cas, la mise en œuvre de ces pratiques doit être considérée comme une stratégie « gagnant-gagnant » qui favorise le stockage du C, de l'azote (N) et d'autres nutriments sous forme de MO et un meilleur couplage des cycles biogéochimiques (Drinkwater et Snapp, 2007 ; Hufnagl-Eichiner *et al.*, 2011 ; Janzen, 2005 ; 2006). Il est extrêmement important que le stockage de C dans le sol ne se fasse pas au détriment de l'apport de nutriments aux plantes, à la faune et aux micro-organismes mais qu'il soutienne l'activité biologique et participe aux cycles et aux couplages efficaces des éléments nutritifs.

En ce qui concerne les pratiques qui augmentent l'apport de C dans le sol, un point de controverse récent est de savoir si l'accumulation de C dans le sol conduit à une immobilisation additionnelle d'éléments nutritifs pour répondre aux contraintes stœchiométriques des MOS. Pour un rapport C/N de 12-15 dans les MOS, il faudrait 100 tonnes d'azote additionnel par an pour atteindre l'objectif du programme 4 pour mille (Schlesinger, 2022 ; Soussana *et al.*, 2019 ; van Groeninge *et al.*, 2017). Si cet azote était apporté par l'application d'engrais (envi-

Tableau 1 : Quatre catégories de pratiques (voir également les revues de Dignac *et al.* 2017 ; Chenu *et al.* 2019 ; Amelung *et al.* 2020) ayant des effets positifs attendus sur le stockage du C dans le sol sont distinguées en fonction des mécanismes visés : Apport de C (pratiques qui augmentent l'apport de C dans le sol) ; Apport de N (pratiques qui augmentent l'apport de N dans le sol) ; Biologie (pratiques qui visent à maintenir la vie microbiologique et biologique dans le sol) ; Inaccessibilité (pratiques qui entravent l'accès des décomposeurs à la matière organique). Effets positifs attendus et effets négatifs potentiels de ces pratiques.

Mécanisme	Pratiques de gestion	Effets positifs attendus	Impacts négatifs potentiels
Entrées de C	<p>Sylviculture : non-export des résidus de récolte</p> <p>Prairies : préférer le pâturage à la fauche</p> <p>Cultures : augmenter l'apport en MO au sol par</p> <ul style="list-style-type: none"> • retour au sol des résidus de culture • ajout de MO exogènes, y compris après transformation (pour production de bioénergie, traitement des déchets) : par exemple, amendements issus déchets organiques (Lashermes <i>et al.</i>, 2009), biochars (Naisse <i>et al.</i>, 2013 ; Hageman <i>et al.</i>, 2017) • sélection de plantes aux systèmes racinaires très développés ou avec des racines hyperexudatives (Rasse <i>et al.</i>, 2005 ; Balesdent <i>et al.</i>, 2011) <p>Associations pour augmenter la diversité et la quantité des apports de C :</p> <ul style="list-style-type: none"> • rotations avec couverture permanente du sol • prairies temporaires • agroforesterie (Cardinael <i>et al.</i>, 2017) • ylvo-pastoralisme (Francaviglia <i>et al.</i>, 2012) 	<p>Augmentation du stock de C</p> <p>C additionnel surtout sous forme de MOP, pas de limite de saturation</p> <p>Les entrées de MOP contribuent aux MOAM</p> <p>Amélioration de la fertilité physique et chimique du sol</p> <p>Amélioration de la vie du sol, amélioration du cycle des éléments (Drinkwater et Snapp, 2007)</p> <p>Les MO transformées sont plus persistantes dans les sols (Möller, 2015 ; Paolini <i>et al.</i>, 2018)</p>	<p>Accélération du turnover des MO par stimulation de la croissance microbienne et priming effect (Bernard <i>et al.</i>, 2022 ; Perveen <i>et al.</i>, 2019)</p> <p>Les MOP sont sensibles aux crises climatiques (incendies, réchauffement, etc.)</p> <p>Besoins supplémentaires en nutriments liées aux contraintes stœchiométriques des MOS (Richardson <i>et al.</i>, 2014)</p> <p>Ajout de contaminants présents dans les intrants organiques</p> <p>Déséquilibre entre la teneur en éléments nutritifs de l'apport et les besoins de la plante conduisant à une surfertilisation</p> <p>Emissions de NH₃, N₂O (Janz <i>et al.</i>, 2022 ; Lashermes <i>et al.</i>, 2022)</p>
Entrées de N	<p>Fertilisation azotée minérale</p> <p>Introduction de légumineuses fixatrices d'N</p> <p>Fertilisation par l'urine humaine</p>	<p>Augmentation de l'apport végétal au sol suite à l'augmentation de la production primaire</p> <p>Diminution de l'extraction de matières organiques riches en azote</p> <p>Soutien à la production de composés microbiens riches en azote, potentiellement persistants dans le sol</p>	<p>Diminution de l'allocation de C aux racines induisant une diminution du stockage de C dans le sol (Janssens <i>et al.</i>, 2010)</p> <p>Lessivage de nitrates et ammonium et émissions de N₂O (Lemaire <i>et al.</i>, 2021)</p> <p>Acceptation sociale de la fertilisation par l'urine (Martin <i>et al.</i>, 2020)</p>

Table 1: Four categories of practices (see also the reviews by Dignac et al. 2017; Chenu et al. 2019; Amelung et al. 2020) with expected positive effects on C storage in soil are distinguished according to the mechanisms targeted: C input (practices that increase the input of C to soil); N input (practices that increase the input of N to soil); biology (practices that aim to maintain microbiological and biological life in soil); inaccessibility (practices that impede decomposers access to organic matter). Expected positive effects and potential negative effects of these practices.

Mécanisme	Pratiques de gestion	Effets positifs attendus	Impacts négatifs potentiels
Biologie	Pratiques agro-écologiques, telles que le non-travail du sol ou l'absence de pesticides, mises en œuvre sur le long terme et favorisant le patrimoine biotique du sol (Fanin et Bertrand, 2016 ; Lu et al., 2018 ; Sauvadet et al., 2018 ; Blanchart et al., 2023),	Formation de structures biogéniques améliorant la persistance des MOS (Lubbers et al., 2017) Amélioration du recyclage des éléments (Drinkwater et Snapp, 2007) Amélioration de la production de composés microbiens, potentiellement persistants dans le sol (Kallenbach et al., 2019)	Contribution accrue de l'activité des décomposeurs à la production de CO ₂ (Lubbers et al., 2013 ; Lejoly et al., 2021)
Accessibilité spatiale	Sélection d'espèces végétales à développement racinaire profond favorisant l'apport de C dans les horizons profonds du sol, où l'activité biologique est faible (Rumpel et Kögel-Knabner, 2011)	Augmentation du temps de séjour du carbone par rapport au sol de surface (Balesdent et al., 2018)	Diminution du stockage de C due à la stimulation de l'activité des décomposeurs en profondeur par apport de MO fraîches (priming effect – Henneron et al., 2022 ; Bernard et al., 2022)
	Chaulage	Augmentation du pH qui facilite les interactions MO-minéraux	
	Ajout de déchets miniers ou de carrières	Favorise la formation d'associations organominérales	
	Labour réduit ou non labour (très controversé) (Grandière et al., 2007 ; Dimassi et al., 2014)	Limitation de l'accès des MO aux décomposeurs Meilleur contact substrat-décomposeur à l'échelle macroscopique (incorporation de paillage, broyage pour réduire la taille du substrat) (Angers et Recous, 1997) ou à l'échelle microscopique (réorganisation des agrégats) (Six et al., 2000) Contrôle de l'érosion (Sun et al., 2015)	Accumulation de grandes quantités de résidus végétaux à la surface du sol, où l'activité des décomposeurs est la plus intense, au lieu de les redistribuer dans le profil du sol Augmentation des émissions de N ₂ O (Guenet et al., 2021)

ron 210 tonnes d'azote atmosphérique sont actuellement fixées par an par l'industrie des engrais - Fowler *et al.*, 2013), cette mesure serait difficilement compatible avec une neutralité C. Les besoins supplémentaires en azote pourraient également être satisfaits par l'adoption de pratiques agro-environnementales limitant le lessivage des nutriments dans le sol, prévenant l'érosion du sol, et/ou améliorant la fixation biologique de l'azote (les estimations actuelles de la fixation biologique annuelle dans les écosystèmes terrestres vont de 52 à 120 tonnes d'azote - Davies-Barnard et Friedlingstein, 2020).

Les pratiques qui permettent d'augmenter les apports azotés sont elles aussi controversées quant à l'impact sur l'atténuation du réchauffement climatique. La fertilisation azotée peut diminuer l'allocation du C aux racines, et donc le stockage de C d'origine racinaire (Janssens *et al.*, 2010). De plus, une fertilisation minérale excessive ou l'introduction de plantes fixatrices d'azote peut, dans certains cas, induire un lessivage des nitrates et de l'ammoniac et des émissions de N₂O (Lemaire *et al.*, 2021), dont le potentiel de réchauffement climatique est 261 fois plus fort que celui du CO₂. Il est donc urgent de caractériser les liens entre fertilisation azotée, stockage additionnel de C et émissions de N₂O (Don *et al.*, 2023).

Dans l'état actuel des connaissances, nous pouvons conseiller des pratiques théoriquement favorables aux processus qui ralentissent la décomposition des MOS, mais la contribution d'autres processus non suspectés pourrait compromettre l'effet attendu. Il est urgent de développer une vision mécaniste des pratiques qui favorisent l'inaccessibilité des matières organiques et stimulent la vie du sol, car elles ont de nombreux avantages pour plusieurs fonctions du sol. Le développement de modèles mécanistes tenant compte de l'influence des conditions pédoclimatiques pourrait également améliorer notre compréhension de l'impact à long terme des pratiques de gestion sur le stockage de C (voir partie 3.2).

5. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

En adoptant une approche originale basée sur l'analyse des controverses sur les mécanismes de stockage de C dans les sols, nous avons démontré que des théories et des concepts qui semblent à première vue antagonistes peuvent souvent être réconciliés en considérant la variabilité des propriétés pédoclimatiques, les différentes fonctionnalités des décomposeurs et l'évolution des conditions environnementales.

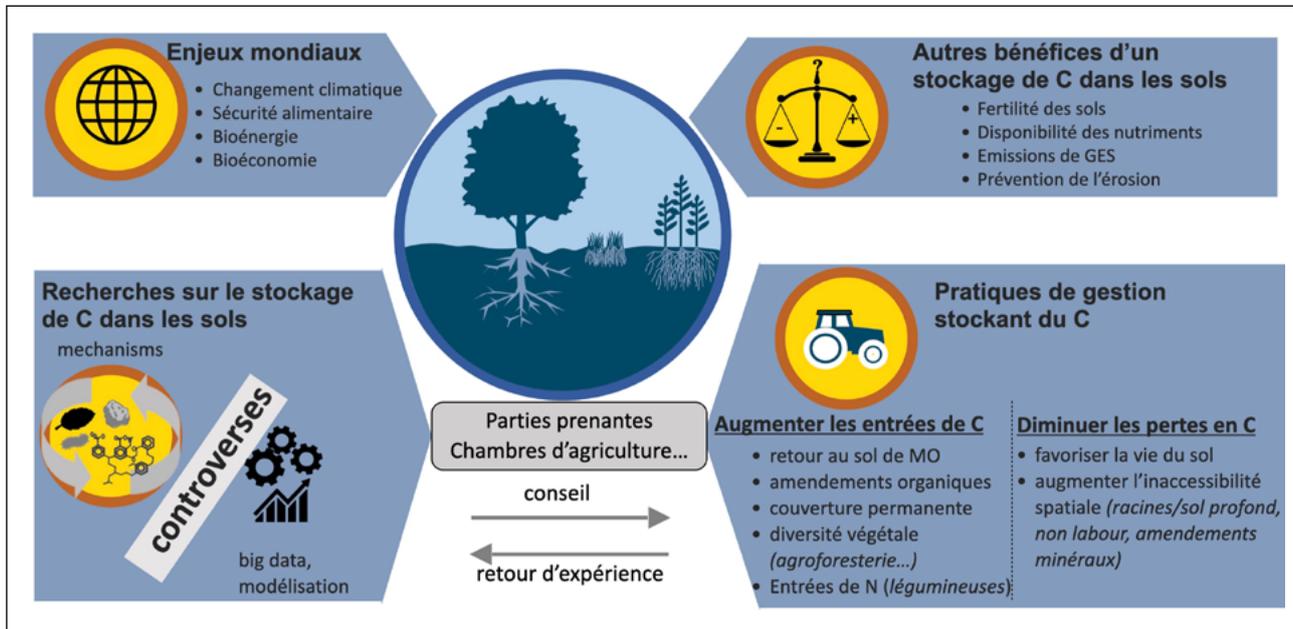
L'exploration de données massives (big data) et l'utilisation de modèles sont indispensables à la synthèse et la diffusion des connaissances sur les mécanismes contrôlant le stockage de C, ainsi qu'à leur traduction en recommandations pratiques sur les modes de gestion bénéfiques à ce stockage. Toutefois, une certaine prudence de la part de la communauté scientifique est de mise pour l'utilisation des bases de données massives, et le nombre de mécanismes inclus dans les modèles doit être soigneusement choisi en fonction des attentes de l'utilisateur final.

S'il est vrai qu'il reste encore beaucoup à apprendre sur les mécanismes de stockage de C, leurs interactions, leur importance relative dans différents environnements et la manière dont ils peuvent être intégrés dans les bases de données et les modèles, il est déjà possible de recommander et conseiller un certain nombre de pratiques de gestion qui ont des effets positifs sur le stockage de C dans les sols et sur la santé des sols (*figure 10*). La communauté scientifique doit toutefois préciser qu'il n'existe pas de stockage définitif du C dans le sol lorsqu'elle formule des recommandations de pratiques bénéfiques (Dynarski *et al.*, 2020). Une pratique peut induire un stockage de C seulement pour un temps déterminé, en fonction des capacités de l'écosystème et seulement si elle est maintenue dans le temps, face aux contraintes environnementales, sociales ou économiques. Lorsque les acteurs de terrain choisissent de mettre en œuvre une action, ils doivent être conscients de la nécessité de la maintenir sur le long terme.

En conclusion, il est essentiel que les scientifiques aient conscience des controverses en cours afin de fournir aux parties prenantes un éclairage nuancé. Pour favoriser le dialogue avec la société, les chercheurs doivent de plus veiller à utiliser un vocabulaire clair et cohérent et à clarifier les définitions et les concepts qui font débat au sein de leur communauté, comme nous avons tenté de le faire ici. Parallèlement, les opérationnels doivent être sensibilisés à la nécessité de revenir vers les chercheurs à mesure que la science évolue. Pour améliorer la traduction des nouveaux résultats de la recherche en conseils aux décideurs politiques et aux opérationnels, il est essentiel d'améliorer le dialogue entre les chercheurs et les parties prenantes (*figure 10*). Ce dialogue pourrait être renforcé à tous les stades des projets de recherche, depuis leur élaboration - qui pourrait mieux impliquer les parties prenantes et répondre plus directement aux questions du terrain (Raous *et al.*, 2020).

Figure 10 : Synthèse des problématiques liées à l'augmentation du stockage de C organique dans les sols qui sont abordées dans cet article. Les pratiques de gestion destinées à favoriser le stockage du C dans un contexte de contraintes globales peuvent être guidées par les résultats, les théories, les modèles et les débats issus de la recherche, grâce à une meilleure communication entre les chercheurs et les parties prenantes. Ces pratiques visent soit à augmenter les apports de C, soit à diminuer les pertes de C (voir également le tableau 1). D'après Derrien et al., 2023.

Figure 10: Synthesis of all the topics related to the increase of soil organic C storage that are addressed in this article. Management practices intended to promote C storage in a context of global constraints can be guided by results, theories, models, and debates arising from research, thanks to better communication between researchers and stakeholders. These practices aim to either increase C inputs or decrease C losses (see also Table 1). From Derrien et al., 2023.



- jusqu'à la communication des résultats de la recherche dans des médias accessibles. Les réseaux scientifiques réunissant chercheurs et opérationnels, tels que le collectif CarboSMS, ont un rôle important à jouer.

REMERCIEMENTS

Cette publication est issue d'un atelier organisé en décembre 2019 par le collectif CarboSMS (Carbon Stabilization Mechanisms in Soil) à l'École Normale Supérieure de Paris. Environ 70 chercheurs ont participé à l'atelier où des débats ont eu lieu sur les sujets discutés dans cet article. Nous remercions ces participants pour les discussions inspirantes sur les sujets proposés. Nous remercions INRAE (départements AgroEco-Sytem et EcoDiv), qui a soutenu le réseau CarboSMS depuis sa création en 2016 et l'École Normale Supérieure de Paris pour le soutien à l'organisation de l'atelier.

CRÉDITS

Cet article est la traduction en français de l'article Derrien, D., Barré, P., Basile-Doelsch, I., Cécillon, L., Chabbi, A., Crème, A., Fontaine, S., Henneron, L., Janot, N., Lashermes, G. and Quénéa, K., 2023. Current controversies on mechanisms controlling soil carbon storage: implications for interactions with practitioners and policy-makers. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 43(1), p.21. (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

Le texte a été légèrement modifié à de rares endroits pour adapter les références aux lecteurs francophones.

BIBLIOGRAPHIE

- Achat D.L., Fortin M., Landmann G., Ringeval B., Augusto L. (2015). Forest soil carbon is threatened by intensive biomass harvesting. *Scientific Reports*, 5. doi:10.1038/srep15991.
- Allison S.D. (2012). A trait-based approach for modelling microbial litter decomposition. *Ecology Letters*, 15, pp. 1058–1070. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01807.x
- Allory V., Séré G., Ouvrard S. (2022). A meta-analysis of carbon content and stocks in Technosols and identification of the main governing factors. *European Journal of Soil Science*, 73(1), pp. e13141.
- Alvarez R., Berhongaray G. (2021) Soil organic carbon sequestration potential of Pampean soils: comparing methods and estimation for surface and deep layers. *Soil Research*, 59, pp. 346–358.
- Amelung W., Brodowski S., Sandhage-Hofmann A., Bol R (2008). Combining biomarker with stable isotope analyses for assessing the transformation and turnover of soil organic matter. In: *Advances in Agronomy*. Academic Press, Burlington, pp. 155–250. doi:10.1016/S0065-2113(08)00606-8
- Amelung W., Bossio D., de Vries W., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Amundson R., Bol R., Collins C., Lal R., Leifeld J.J.N.C., Minasny B., (2020). Towards a global-scale soil climate mitigation strategy. *Nature communications*, 11(1), pp. 5427.
- Amin B.A.Z., Chabbert B., Moorhead D., Bertrand I. (2014). Impact of fine litter chemistry on lignocellulolytic enzyme efficiency during decomposition of maize leaf and root in soil. *Biogeochemistry*, 117, pp. 169–183. doi:10.1007/s10533-013-9856-y
- Angers D.A., Recous S., Aita C. (1997). Fate of carbon and nitrogen in water-stable aggregates during decomposition of (CN)-C-13-N-15-labelled wheat straw in situ. *European Journal of Soil Science*, 48, pp. 295-300. doi:10.1111/j.1365-2389.1997.tb00549.x
- Angst G., Mueller C.W., Prater I., Angst S., Frouz J., Jílková V., Peterse F., Nierop K.G.J. (2019). Earthworms act as biochemical reactors to convert labile plant compounds into stabilized soil microbial necromass. *Commun. Biol.*, 2, pp. 441. doi:10.1038/s42003-019-0684-z
- Angst G., Mueller K.E., Nierop K., Simpson M.J. (2021). Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 156, pp. 1-3. doi:10.1016/j.soilbio.2021.108189
- Antón S.R., Derrien D., Urmeneta H., Van der Heijden G., Enrique A., Virto I. (2022). Organic carbon storage and dynamics as affected by the adoption of irrigation in a cultivated calcareous mediterranean soil. *Frontiers in Soil Science*, 2(831775), pp. 1–18.
- Arrouays D., Feller C., Jolivet C., Saby N., Andreux F., Bernoux M., Cerri C. (2003). Estimation de stocks de carbone organique des sols à différentes échelles d'espace et de temps. *Étude et Gestion des Sols*, 10(4), pp. 347-55.
- Augusto L. (2017). Impact of forest management on organic carbon sequestration in soils. Annual meeting of IUFRO, 18-22 September 2017, Freiburg, Germany.
- Bailey V.L., Pries C.H., Lajtha K. (2020). What do we know about soil carbon destabilization? *Environmental Research Letters*, 14, pp. 083004. doi:10.1111/1462-2920.15159
- Baldock J.A., Skjemstad J.O. (2000). Role of the soil matrix and minerals in protecting natural organic materials against biological attack. *Organic Geochemistry*, 31, pp. 697–710. doi:10.1016/S0146-6380(00)00049-8
- Balesdent J. (1996). The significance of organic separates to carbon dynamics and its modelling in some cultivated soils. *European Journal of soil science*, 47, pp. 485-493. doi:10.1111/j.1365-2389.1996.tb01848.x
- Balesdent J., Basile-Doelsch I., Chadoeuf J., Cornu S., Derrien D., Fekiacova Z., Hatté C. (2018). Atmosphere–soil carbon transfer as a function of soil depth. *Nature*, 559(7715), pp. 599-602. doi:10.1038/s41586-018-0328-3
- Bardgett R.D., Van Der Putten W.H. (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515(7528), pp. 505-11. doi:10.1038/nature13855
- Barot S., Bornhofen S., Loeuille N., Perveen N., Shahzad T., Fontaine S. (2014). Nutrient enrichment and local competition influence the evolution of plant mineralization strategy, a modelling approach. *Journal of Ecology*, 102, pp. 357–366. doi:10.1111/1365-2745.12200
- Barré P., Plante A.F., Cécillon L., Lutfalla S., Baudin F., Bernard S., Christensen B.T., Eglin T., Fernandez J.M., Houot S., Kätterer T., Le Guillou C., Macdonald A., van Oort F., Chenu C. (2016). The energetic and chemical signatures of persistent soil organic matter. *Biogeochemistry*, 130, pp. 1–12. doi:10.1007/s10533-016-0246-0
- Barré P., Angers D.A., Basile-Doelsch I., Bispo A., Cécillon L., Chenu C., Chevallier T., Derrien D., Eglin T., Pellerin S. (2017). Ideas and perspectives: Can we use the soil carbon saturation deficit to quantitatively assess the soil carbon storage potential, or should we explore other strategies? *Biogeosciences Discussions*, pp. 1-12. doi:10.5194/bg-2017-395
- Barré P., Quénéa K., Vidal A., Cécillon L., Christensen B.T., Kätterer T., Macdonald A., Petit L., Plante A.F., van Oort F., Chenu C. (2018). Microbial and plant-derived compounds both contribute to persistent soil organic carbon in temperate soils. *Biogeochemistry*, 140, pp. 81-92. doi:10.1007/s10533-018-0475-5
- Barré P., Cécillon L., Chenu C., Martin M., Vidal Beaudet L., Eglin T. (2020). La séquestration de carbone dans les sols agricoles, forestiers et urbains: état des lieux des méthodes d'évaluation et de quantification. *Étude et gestion des sols*, 27, pp.305-20.
- Basile-Doelsch I., Balesdent J., Pellerin S. (2020). Reviews and syntheses: The mechanisms underlying carbon storage in soil. *Biogeosciences*, 17, pp. 5223–5242. doi:10.5194/bg-17-5223-2020
- Begill N., Don A., Poeplau C. (2023). No detectable upper limit of mineral-associated organic carbon in temperate agricultural soils. *Global Change Biology*, 29(16), pp. 4662-4669.
- Berg B. (2014). Decomposition patterns for foliar litter—a theory for influencing factors. *Soil Biology and Biochemistry*, 78, pp. 222–232. doi:10.1016/j.soilbio.2014.08.005
- Berhe A.A., Harden J.W., Torn M.S., Kleber M., Burton S.D., Harte J. (2012). Persistence of soil organic matter in eroding versus depositional landform positions. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 117(G2).
- Bernard L., Basile-Doelsch I., Derrien D., Fanin N., Fontaine S., Guenet B., Karimi B., Maron P.A. (2022). Le Priming Effect dans le sol : mécanismes, acteurs et conséquences sur les services écosystémiques dans un contexte de changement global. *Étude et Gestion des Sols*, 29, pp.239-274.
- Bernoux MA., Chenu C., Blanchart E., Eglin T., Bispo A., Bardy M., King D. (2011). Le programme GESSOL 2 : Impact des pratiques agricoles sur les matières organiques et les fonctions des sols. *Étude et Gestion des sols*, 18(3), pp.137-45.
- Bertrand I., Chabbert B., Kurek B., Recous S. (2006). Can the biochemical features and histology of wheat residues explain their decomposition in soil? *Plant and Soil*, 281, pp. 291-307. doi:10.1007/s11104-005-4628-7
- Bertrand I., Viaud V., Daufresne T., Pellerin S., Recous S. (2019). Stoichiometry constraints challenge the potential of agroecological practices for the soil C storage. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 39. doi:54.10.1007/s13593-019-0599-6
- Billings S.A., Lajtha K., Malhotra A., Berhe A.A., de Graaff M.A., Earl S., Fraterrigo J., Georgiou K., Grandy S., Hobbie S.E., Moore J.A.M., Nadelhoffer K., Pierson D., Rasmussen C., Silver W.L., Sulman B.N., Weintraub S., Wieder W. (2021). Soil organic carbon is not just for soil scientists: measurement recommendations for diverse practitioners *Ecological Applications*, 31, e02290. doi:10.1002/eap.2290
- Bird M.I., Wynn J.G., Saiz G., Wurster C.M., McBeath A. (2015). The pyrogenic carbon cycle. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 43, pp. 273-298. doi:10.1146/annurev-earth-060614-105038

- Bispo A., Andersen L., Angers D.A., Bernoux M., Brossard M., Cécillon L., Comans R.N.J., Harmsen J., Jonassen K., Lamé F., Lhuillier C., Maly S., Martin E., McElnea A.E., Sakai H., Watabe Y., Eglin T.K. (2017). Accounting for carbon stocks in soils and measuring ghgs emission fluxes from soils: do we have the necessary standards? *Frontiers in Environmental Science*, 5, pp. 41. doi:10.3389/fenvs.2017.00041
- Blanchart E., Trap J. (2020). Intensifier les fonctions écologiques du sol pour fournir durablement des services écosystémiques en agriculture. *Étude et Gestion des Sols*, 27(1), pp.121-134.
- Blanchart E., Cortet J., Gers C. (2023). La biodiversité des sols, un bien commun au service de tous. *Étude et Gestion des Sols*, 30, 75-81.
- Blankinship J.C., Berhe A.A., Crow S.E., Druhan J.L., Heckman K.A., Keilluweit M., Lawrence C.R., Marin-Spiotta E., Plante A.F., Rasmussen C., Schädel C. (2018). Improving understanding of soil organic matter dynamics by triangulating theories, measurements, and models. *Biogeochemistry*, 140, pp. 1-13. doi:10.1007/s10533-018-0478-2
- Bleuze L., Chabbert B., Lashermes G., Recous S. (2020). Hemp harvest time impacts on the dynamics of microbial colonization and hemp stems degradation during dew retting. *Ind. Crops Prod.*, 145, pp. 112-120. doi:10.1016/j.indcrop.2020.112122
- Boddy E., Hill P.W., Farrah J., Jones D.L. (2007). Fast turnover of low molecular weight compounds of the dissolved organic carbon pool of temperate grassland field soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 39, pp. 827-835. doi:10.1016/j.soilbio.2006.09.030
- Bousquet F., Le Page C. (2004). Multi-agent simulations and ecosystem management: a review. *Ecological modelling*, 176(3-4), pp. 313-332. doi:10.1016/j.ecolmodel.2004.01.011
- Boye K., Noel V., Tfaily M.M., Bone S.E., Williams K.H., Bargar J.R., Fendorf S. (2017). Thermodynamically controlled preservation of organic carbon in floodplains. *Nature Geoscience*, 10(6), pp. 415-419. doi:10.1038/ngeo2940
- Bradford M.A., Wieder W.R., Bonan G.B., Fierer N., Raymond P.A., Crowther T.W. (2016). Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nature Climate Change*, 6, pp. 751. doi:10.1038/nclimate3071
- Budge K., Leifeld J., Hiltbrunner E., Fuhrer J. (2011). Alpine grassland soils contain large proportion of labile carbon but indicate long turnover times. *Biogeosciences*, 8, pp. 1911-1923. doi:10.5194/bg-8-1911-2011
- Cambou A., Shaw R.K., Huot H., Vidal Beaudet L., Hunault G., Cannavo P., Nold F., Schwartz C. (2018). Estimation of soil organic carbon stocks of two cities., New York City and Paris. *Science of the Total Environment*, 644, pp. 452-464. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.06.322
- Cardinael R., Chevallier T., Cambou A., Béral C., Barthès G.C., Dupraz C., Durand C., Kouakoua E., Chenu C. (2017). Increased soil organic carbon stocks under agroforestry: A survey of six different sites in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 236, pp. 243-255. doi:10.1016/j.agee.2016.12.011
- Cécillon L., Barré P., Coissac E., Plante A., Rasse D. (2015). Soil biogeochemistry in the age of big data. In *EGU General Assembly Conference Abstracts*, p. 6964.
- Cécillon L., Baudin F., Chenu C., Christensen B.T., Franko U., Houot S., Kanari E., Katterer T., Merbach I., van Oort F., Poeplau C. (2021). Partitioning soil organic carbon into its centennially stable and active fractions with machine-learning models based on Rock-Eval (R) thermal analysis (PARTY (SOC) v2. 0 and PARTY (SOC) v2. 0 (EU)). *Geoscientific Model Development*, 14, pp. 3879-98. doi:10.5194/gmd-14-3879-2021
- Chabbi A., Lehmann J., Ciais P., Loescher H.W., Cotrufo M.F., Don A., San Clements M., Schipper L., Six J., Smith P., Rumpel C. (2017). Aligning agriculture and climate policy. *Nature Climate Change*, 7, pp. 307-309. doi:10.1038/nclimate3286
- Chassé M., Luftalla S., Cécillon L., Baudin F., Abiven S., Chenu C., Barre P. (2021). Long-term bare-fallow soil fractions reveal thermo-chemical properties controlling soil organic carbon dynamics. *Biogeosciences*, 18, 1703-1718. doi:10.5194/bg-18-1703-2021
- Chen S., Arrouays D., Angers D., Chenu C., Barré P., Martin N.P., Saby N.P.A., Walter C. (2019). National estimation of soil organic carbon storage potential for arable soils: A data-driven approach coupled with carbon-landscape zones. *Science of the Total Environment*, 666, pp. 355-367. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.02.249
- Chenu C., Stotsky G. (2002). Interactions between microorganisms and soil particles: an overview. In: *Interactions between soil particles and microorganisms* edited by: Huang P.M., Bollag J.M and Senesi N., Wiley & Sons, 2002.
- Chenu C., Angers D.A., Barré P., Derrien D., Arrouays D., Balesdent J. (2019). Increasing organic stocks in agricultural soils: Knowledge gaps and potential innovations. *Soil and Tillage Research*, 188, pp. 41-52. doi:10.1016/j.still.2018.04.011
- Christel A., Maron P.A., Ranjard L. (2022). Méta-analyse sur l'impact des modes de production agricole sur la qualité écologique du sol. *Étude et Gestion des Sols*, 29, pp.117-144.
- Clemmensen K.E., Bahr A., Ovaskainen O., Dahlberg A., Ekblad A., Wallander H., Stenlid J., Finlay R.D., Wardle D.A., Lindahl B.D. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339, pp. 1615-1618. doi:10.1126/science.1231923
- Clivot H., Mouny J.-C., Duparque A., Dinh J.-L., Denoroy P., Houot S., Vertès F., Trochard R., Bouthier A., Sagot S., Mary B. (2019). Modeling soil organic carbon evolution in long-term arable experiments with AMG model. *Environmental Modelling & Software*, 118, pp. 99-113. doi:10.1016/j.envsoft.2019.04.004
- Coleman K., Jenkinson D.S. (1996). RothC-26.3-A Model for the turnover of carbon in soil. In *Evaluation of soil organic matter models: Using existing long-term datasets* (pp. 237-246). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Cotrufo M.F., Soong J.L., Horton A.J., Campbell E.E., Haddix M.L., Wall D.H., Parton W.J. (2015). Formation of soil organic matter via biochemical and physical pathways of litter mass loss. *Nature Geoscience*, 8, pp. 776-779. doi:10.1038/ngeo2520
- Cotrufo M.F., Ranalli M.G., Haddix M.L., Six J., Lugato E. (2019). Soil carbon storage informed by particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 12, pp. 989-994. doi:10.1038/s41561-019-0484-6
- Cousin I., Desrousseaux M., Leenhardt S. (2024). Préserver la qualité des sols: vers un référentiel d'indicateurs. Colloque de restitution de l'étude, INRAE, Nov 2024, Paris, France. 75 p.
- Craine J.M., Morrow C., Fierer N. (2007). Microbial nitrogen limitation increases decomposition. *Ecology*, 88, pp. 2105-2113. doi:10.1890/06-1847.1
- Dangal S.R., Sanderman J., Wills S., Ramirez-Lopez L. (2019). Accurate and precise prediction of soil properties from a large mid-infrared spectral library. *Soil Systems*, 3(1), pp. 11.
- Daufresne T., Loreau M. (2001). Plant-herbivore interactions and ecological stoichiometry: when do herbivores determine plant nutrient limitation? *Ecology Letters*, 4, pp. 196-206. doi:10.1046/j.1461-0248.2001.00210.x
- Davies-Barnard T., Friedlingstein P. (2020). The global distribution of biological nitrogen fixation in terrestrial natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 34(3), pp. e2019GB006387.
- de Nobili M., Bravo C., Chen Y. (2020). The spontaneous secondary synthesis of soil organic matter components: A critical examination of the soil continuum model theory. *Applied Soil Ecology*, 154, pp. 103655. doi:10.1016/j.apsoil.2020.103655
- Derrien D., Marol C., Balabane M., Balesdent J. (2006). The turnover of carbohydrate carbon in a cultivated soil estimated by ¹³C natural abundances. *European Journal of Soil Science*, 57, pp. 547-557. doi:10.1111/j.1365-2389.2006.00811.x
- Derrien D., Amelung W. (2011). Computing the mean residence time of soil carbon fractions using stable isotopes: impacts of the model framework. *European Journal of Soil Science*, 62, pp. 237-252. doi:10.1111/j.1365-2389.2010.01333.x

- Derrien D., Dignac M.-F., Basile-Doelsch I., Barot S., Cécillon L., Chenu C., Chevallier T., Freschet G.T., Garnier P., Guenet B., Hedde M., Klumpp K., Lashermes G., Maron P.A., Nunan N., Roumet C., Barre P. (2016). Stocker du C dans les sols. Quels mécanismes, quelles pratiques agricoles, quels indicateurs. *Etude et Gestion des Sols*, 23, pp. 193-224.
- Derrien, D., Barré, P., Basile-Doelsch, I., Cécillon, L., Chabbi, A., Crème, A., Fontaine, S., Henneron, L., Janot, N., Lashermes, G. and Quénéa, K., 2023. Current controversies on mechanisms controlling soil carbon storage: implications for interactions with practitioners and policy-makers. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 43(1), p.21. doi:10.1007/s13593-023-00876-x
- Dignac M.-F., Bahri H., Rumpel C., Rasse D.P., Bardoux G., Balesdent J., Girardin C., Chenu C., Mariotti A. (2005). Carbon-13 natural abundance as a tool to study the dynamics of lignin monomers in soil: an appraisal at the Cloiseau experimental field (France). *Geoderma*, 128, pp. 3-17. doi:10.1016/j.geoderma.2004.12.022
- Dignac M.-F., Derrien D., Barré P., Barot S., Cécillon L., Chenu C., Chevallier C., Freschet G.T., Garnier P., Guenet B., Hedde M., Klumpp K., Lashermes G., Maron P.A., Nunan N., Roumet C., Basile-Doelsch I. (2017). Increasing soil carbon storage: mechanisms, effects of agricultural practices and proxies. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37, pp. 14. doi:10.1007/s13593-017-0421-2
- Dimassi B., Mary B., Wylleman R., Labreuche J., Couture D., Piraux F., Cohan J.P. (2014). Long-term effect of contrasted tillage and crop management on soil carbon dynamics during 41 years. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 188, pp. 134-146. doi:10.1016/j.agee.2014.02.014
- Don A., Rördenbeck C., Gleixner G. (2013). Unexpected control of soil carbon turnover by soil carbon concentration. *Environmental Chemistry Letters*, 11, pp. 407-413. doi:10.1007/s10311-013-0433-3
- Don A., Seidel F., Leifeld J., Kätterer T., Martin M., Pellerin S., Emde D., Seitz D., Chenu C. (2023). Carbon sequestration in soils and climate change mitigation—Definitions and pitfalls. *Global Change Biology*, 30(1), p.e16983. doi:10.1111/gcb.16983
- Drinkwater L., Snapp S. (2007). Nutrients in agroecosystems: rethinking the management paradigm. *Advances in Agronomy*, 92, pp. 163-186. doi:10.1016/S0065-2113(04)92003-2
- Dufour L., Herrmann A., Leloup J., Przybylski C., Foti L., Abbadie L., Nunan N. (2021). Energetic return on investment determines overall soil microbial activity. *Research Square*. doi:10.21203/rs.3.rs-388050/v1
- Dungait J.A.J., Hopkins D.W., Gregory A.S., Whitmore A.P. (2012). Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology*, 18, pp. 1781-1796. doi:10.1111/j.1365-2486.2012.02665.x
- Dunlop L., Veneu F. (2019) Controversies in science. To teach or not to teach. *Sci Educ* 28:689-710. doi:10.1007/s11191-019-00048-y
- Durante S., Augusto L., Achat D.L., Legout A., Brédoire F., Ranger J., Seynave I., Jabiol B., Pousse N. (2019). Diagnosis of forest soil sensitivity to harvesting residues removal—A transfer study of soil science knowledge to forestry practitioners. *Ecological Indicators*, 104, pp. 512-523. doi:10.1016/j.ecolind.2019.05.035
- Dynarski K.A., Bossio D.A., Scow K.M. (2020). Dynamic stability of soil C: Reassessing the “permanence” of soil carbon sequestration. *Frontiers in Environmental Science*, 8, pp. 218. doi:10.3389/fenvs.2020.514701
- Eglin, T., Cousin, I., Walter, C. (2021). Contribution aux réflexions sur les concepts de fonctions des sols et de services écosystémiques, et leur évaluation. *Étude et Gestion des Sols*, 28, pp.143-146.
- Ekschmitt K., Liu M., Vetter S., Fox O., Wolters V. (2005). Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability—why is dead organic matter left over in soil? *Geoderma*, 128, pp. 167-176. doi:10.1016/j.geoderma.2004.12.024
- Erktan A., Rillig M.C., Carminati A., Jousset A., Scheu S. (2020). Protists and collembolans alter microbial community composition, C dynamics and soil aggregation in simplified consumer-prey systems. *Biogeosciences*, 17, pp. 4961-4980. doi:10.5194/bg-17-4961-2020
- Fanin N., Moorhead D., Bertrand I. (2016). Eco-enzymatic stoichiometry and enzymatic vectors reveal differential C, N, P dynamics in decaying litter along a land-use gradient. *Biogeochemistry*, 129, pp. 21-36. doi:10.1007/s10533-016-0217-5
- Fanin N., Bertrand I. (2016). Aboveground litter quality is a better predictor than belowground microbial communities when estimating carbon mineralization along a land-use gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 94, pp. 48-60. doi:10.1016/j.soilbio.2015.11.007
- FAO (2017). The future of food and agriculture: Trends and challenges.
- Farina R., Sándor R., Abdalla M., Alvaro-Fuentes J., Bechini L., Bolinder M.A., Brillì L., Chenu C., Clivot H., De Antoni Migliorati M., Di Bene C. (2021). Ensemble modelling, uncertainty and robust predictions of organic carbon in long-term bare-fallow soils. *Global Change Biology*, 27(4), pp. 904-928.
- Favero A., Daigneault A., Sohngen B. (2020). Forests: Carbon sequestration, biomass energy, or both?. *Science advances*, 6(13), pp. eaay6792.
- Finke P., Opolot E., Balesdent J., Berhe A.A., Boeckx P., Cornu S., Harden J., Hatté C., Williams E., Doetterl S. (2019). Can SOC modelling be improved by accounting for pedogenesis? *Geoderma*, 338, pp. 513-524. doi:10.1016/j.geoderma.2018.10.018
- Floudas D., Binder M., Riley R., Barry K., Blanchette R.A., Henrissat B., Martínez A.T., Otilar R., Spatafora J.W., Yadav J.S., Aerts A. (2012). The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. *Science*, 336, pp. 1715-1719. doi:10.1126/science.1221748
- Fontaine S., Barot S., Barré P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C. (2007). Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature*, 450, pp. 277-80. doi:10.1038/nature06275
- Fontaine S., Henault C., Aamor A., Bdioui N., Bloor J.M.G., Maire V., Mary B., Revaillois S., Maron P.A. (2011). Fungi mediate long term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect. *Soil Biology and Biochemistry*, 43, pp. 86-96. doi:10.1016/j.soilbio.2010.09.017
- Fowler D., Coyle M., Skiba U., Sutton M.A., Cape J.N., Reis S., Sheppard L.J., Jenkins A., Grizzetti B., Galloway J.N., Vitousek P. (2013). The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1621), pp. 20130164.
- Francaviglia R., Coleman K., Whitmore A.P., Doro L., Urracci G., Rubino M., Ledda L. (2012). Changes in soil organic carbon and climate change—Application of the RothC model in agro-silvo-pastoral Mediterranean systems. *Agricultural Systems*, 112, pp. 48-54. doi:10.1016/j.agsy.2012.07.001
- Freschet G.T., Violle C., Roumet C., Garnier É. (2018). Interactions between soil and vegetation: structure of plant communities and soil functioning. *Soils as a Key Component of the Critical Zone 6: Ecology*, 6, pp. 83-104.
- Garset J.P., Ordonez A., Roosen J., Vanclooster M. (2006). Metamodelling: Theory, concepts and application to nitrate leaching modelling. *Ecological modelling*, 193, pp. 629-644. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.08.045
- Georgiou K., Abramoff R.Z., Harte J., Riley W.J., Torn M.S. (2017). Microbial community-level regulation explains soil carbon responses to long-term litter manipulations. *Nature Communications*, 8(1), pp. 1-10. doi:10.1038/s41467-017-01116-z
- Georgiou K., Jackson R.B., Vindušková O., Abramoff R.Z., Ahlström, A., Feng W., Harden J.W., Pellegrini A.F., Polley H.W., Soong J.L., Riley W.J. (2022). Global stocks and capacity of mineral-associated soil organic carbon. *Nature Communications*, 13(1), pp. 3797.
- Gleixner G., Poirier N., Bol R., Balesdent J. (2002). Molecular dynamics of organic matter in a cultivated soil. *Organic Geochemistry*, 33, pp. 357-366. doi:10.1016/S0146-6380(01)00166-8
- Gleixner G. (2013). Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies. *Ecological Research* 28, pp. 683-695. doi:10.1007/s11284-012-1022-9
- Goodell B., Zhu Y., Kim S., Kafle K., Eastwood D., Daniel G., Jellison J., Yoshida M., Groom L., Pingali S.V., O'Neill H. (2017). Modification of the nanostructure of lignocellulose cell walls via a non-enzymatic

- lignocellulose deconstruction system in brown rot wood-decay fungi. *Biotechnology for Biofuels*, 10, pp. 179. doi:10.1186/s13068-017-0865-2
- Grandière I., Razafimbelo T., Barthès B., Blanchart E., Louri J., Ferrer H., Chenu C., Wolf N., Albrecht A., Feller C. (2007). Distribution granulométrique de la matière organique dans un sol argileux sous semis direct avec couverture végétale des Hautes Terres malgaches. *Étude et Gestion des Sols*, 14(2), pp.117-33.
- Guenet B., Camino-Serrano M., Ciais P., Tifafi M., Maignan F., Soong J.L., Janssens I.A. (2018). Impact of priming on global soil carbon stocks. *Global Change Biology*, 201824, pp. 1873-1883. doi:10.1111/gcb.14069
- Guenet B., Gabrielle B., Chenu C., Arrouays D., Balesdent J., Bernoux M., Bruni E., Caliman J.P., Cardinael R., Chen S., Ciais P. (2021). Can N₂O emissions offset the benefits from soil organic carbon storage? *Global Change Biology*, 27, pp. 237-256. doi:10.1111/gcb.15342
- Hagedorn F., Bruderhofer N., Ferrari A., Niklaus P.A. (2015). Tracking litter-derived dissolved organic matter along a soil chronosequence using ¹⁴C imaging: biodegradation, physico-chemical retention or preferential flow? *Soil Biology and Biochemistry*, 88, pp. 333-343. doi:10.1016/j.soilbio.2015.06.014
- Hagedorn F., Gavazov K., Alexander J.M. (2019). Above and belowground linkages shape responses of mountain vegetation to climate change. *Science*, 365(6458), pp. 1119-1123. doi:10.1126/science.aax4737
- Hagemann N., Joseph S., Schmidt H.P., Kammann C.L., Harter J., Borch T., Young R.B., Varga K., Taherymoosavi S., Elliott K.W., McKenna A. (2017). Organic coating on biochar explains its nutrient retention and stimulation of soil fertility. *Nature communications*, 8(1), pp. 1089.
- Hall S.J., Ye C., Weintraub S.R., Hockaday W.C. (2020). Molecular trade-offs in soil organic carbon composition at continental scale. *Nature Geoscience*, 13, pp. 687-692. doi:10.1038/s41561-020-0634-x
- Hassink J. (1997). The capacity of soils to preserve organic C and N by their association with clay and silt particles. *Plant and Soil*, 191, pp. 77–87. doi:10.1023/A:1004213929699
- Hatton P.J., Kleber M., Zeller B., Moni C., Plante A.F., Townsend K., Gelhaye L., Lajtha K., Derrien D. (2012). Transfer of litter-derived N to soil mineral-organic associations: evidence from decadal ¹⁵N tracer experiments. *Organic Geochemistry*, 42, pp. 1489-1501. doi:10.1016/j.orggeochem.2011.05.002
- Hemkemeyer M., Schwalb S.A., Heinze S., Joergensen R.G., Wichern F. (2021). Functions of elements in soil microorganisms. *Microbiological Research*, 252, pp. 126832.
- Hénin S., Turc L. (1949). Essai de fractionnement des matières organiques du sol. *C. Acad. Agric. Fr.*, 35, pp. 41-43.
- Henneron L., Balesdent J., Alvarez G., Barré P., Baudin F., Basile-Doelsch I., Cécillon L., Fernandez-Martinez A., Hatté C., Fontaine S. (2022). Bioenergetic control of soil carbon dynamics across depth. *Nature Communications*, 13, 7676.
- Hemingway J.D., Rothman D.H., Grant K.E., Rosengard S.Z., Eglinton T.I., Derry L.A., Galy V.V. (2019). Mineral protection regulates long-term global preservation of natural organic carbon. *Nature*, 570, pp. 228-231. doi:10.1038/s41586-019-1280-6
- Hicks L.C., Lajtha K., Rousk J. (2021). Nutrient limitation may induce microbial mining for resources from persistent soil organic matter. *Ecology*, 102, pp. e03328. doi:10.1002/ecy.3328
- Hill P.W., Farrar J.F., Jones D.L. (2008). Decoupling of microbial glucose uptake and mineralization in soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, pp. 616-624. doi:10.1016/j.soilbio.2007.09.008
- Hofman J., Dusek L. (2003). Biochemical analysis of soil organic matter and microbial biomass composition—a pilot study. *European Journal of Soil Biology*, 39, pp. 217-224. doi:10.1016/J.EJSOBI.2003.08.002
- Hopkins D.W., Dungait J.A.J. (2010). Soil microbiology and nutrient cycling. in: Dixon, G. R. and Tilston, E. L. (ed.) *Soil microbiology and sustainable crop production* Springer, Dordrecht. pp. 59-80. doi:10.1007/978-90-481-9479-7_3
- Hufnagl-Eichiner S., Wolf S., Drinkwater L. (2011). Assessing social-ecological coupling: Agriculture and hypoxia in the Gulf of Mexico. *Global Environmental Change-human and Policy Dimensions*, 21, pp. 530-539. doi:10.1016/j.gloenvcha.2010.11.007
- Janssens I., Dieleman W., Luysaert S., Subke J.-A., Reichstein M., Ceulemans R., Ciais P., Dolman A.J., Grace J., Matteucci G., Papale D., Piao S.L., Schulze E.D., Tang J., Law B.E. (2010). Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3, pp. 315–322. doi:10.1038/ngeo844
- Janusz G., Pawlik A., Sulej J., Świdarska-Burek U., Jarosz-Wilkolazka A., Paszczyński A. (2017). Lignin degradation: microorganisms, enzymes involved, genomes analysis and evolution. *FEMS Microbiology Reviews*, 41, pp. 941–962. doi:10.1093/femsre/fux049
- Janz B., Havermann F., Lashermes G., Zuazo P., Engelsberger F., Torabi S.M., Butterbach-Bahl K. (2022). Effects of crop residue incorporation and properties on combined soil gaseous N₂O, NO, and NH₃ emissions—A laboratory-based measurement approach. *Science of The Total Environment*, 151051. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.151051
- Janzen H.H. (2005). Soil carbon: A measure of ecosystem response in a changing world? *Canadian Journal of Soil Science*, 85, pp. 467-480. doi:10.4141/S04-081
- Janzen H.H. (2006). The soil carbon dilemma: Shall we hoard it or use it? *Soil Biology and Biochemistry* 38, pp. 419-424. doi:10.1016/j.soilbio.2005.10.008
- Jouan J., De Graeuwe M., Carof M., Baccar R., Bareille N., Bastian S., Brogna D., Burgio G., Couvreur S., Cupiaf M., Dumont B., Jacquot A.-L., Magagnoli S., Makulska J., Maréchal K., Pères G., Ridier A., Salou T., Tombarkiewicz B., Sgolastra F., Godinot O. (2020). Learning Interdisciplinarity and Systems Approaches in Agroecology: Experience with the Serious Game SEGAE. *Sustainability*, 12, pp. 4351. doi:10.3390/su12114351
- Kallenbach C.M., Grandy A.S., Frey S.D., Diefendorf A.F. (2015). Microbial physiology and necromass regulate agricultural soil carbon accumulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 9, pp. 279–290. doi:10.1016/j.soilbio.2015.09.005
- Kallenbach C.M., Frey S.D., Grandy A.S. (2016). Direct evidence for microbial-derived soil organic matter formation and its ecophysiological controls. *Nature Communications*, 7, pp. 13630. doi:10.1038/ncomms13630
- Kallenbach C.M., Wallenstein M.D., Schipanski M.E., Grandy A.S. (2019). Managing agroecosystems for soil microbial carbon use efficiency: ecological unknowns, potential outcomes, and a path forward. *Frontiers in Microbiology*, 10, pp. 1146. doi:10.3389/fmicb.2019.01146
- Keilweil M., Bougoure J., Nico P., Pett-Ridge J., Weber P.K., Kleber M. (2015). Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nature Climate Change*, 5, pp. 588–595. doi:10.1038/nclimate2580
- Keilweil M., Nico P.S., Kleber M., Fendorf S. (2016). Are oxygen limitations under recognized regulators of organic carbon turnover in upland soils? *Biogeochemistry*, 127, pp. 157–171. doi:10.1007/s10533-015-0180-6
- Keyvanshokouhi S., Cornu S., Lafolie F., Balesdent J., Guenet B., Moitrier N., Nougier C., Finke P. (2019). Effects of soil process formalisms and forcing factors on simulated organic carbon depth-distributions in soils. *Science of the Total Environment*, 652, pp. 523-537. doi:10.1016/j.scitotenv.2018.10.236
- Kirkby C.A., Richardson A.E., Wade L.J., Batten G.D., Blanchard C., Kirkegaard J.A. (2013). Carbon-nutrient stoichiometry to increase soil carbon sequestration. *Soil Biology and Biochemistry*, 60, pp. 77-86.
- Kleber M. (2010). What is recalcitrant soil organic matter? *Environmental Chemistry*, 7, pp. 320–332. doi:10.1071/EN10006
- Kleber M., Johnson M.G. (2010). Advances in understanding the molecular structure of soil organic matter: implications for interactions in the environment. *Advances in Agronomy*, 106, pp. 77-142. doi:10.1016/S0065-2113(10)06003-7
- Kleber M., Nico P.S., Plante A., Filley T., Kramer M., Swanston C., Sollins P. (2011). Old and stable soil organic matter is not necessarily chemically

- recalcitrant: implications for modeling concepts and temperature sensitivity. *Global Change Biology*, 17, pp. 1097–1107. doi:10.1111/j.1365-2486.2010.02278.x
- Kleber M., Eusterhues K., Keiluweit M., Mikutta C., Mikutta R., Nico P.S. (2015). Mineral–organic associations: formation, properties, and relevance in soil environments. *Advances in Agronomy*, 130, pp. 1–140. doi:10.1016/bs.agron.2014.10.005
- Kleber M., Lehmann J. (2019). Humic substances extracted by alkali are invalid proxies for the dynamics and functions of organic matter in terrestrial and aquatic ecosystems. *Journal of Environmental Quality*, 48(2), pp. 207–216. doi: 10.2134/jeq2019.01.0036
- Kleber M., Bourg I.C., Coward E.K., Hansel C.M., Myneni S.C., Nunan N. (2021). Dynamic interactions at the mineral–organic matter interface. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2(6), pp. 402–421. doi: 10.1038/s43017-021-00162-y
- Kleerebezem R., Van Loosdrecht M.C. (2010). A generalized method for thermodynamic state analysis of environmental systems. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*, 40, pp. 1–54. doi:10.1080/10643380802000974
- Klotzbücher, T., Kaiser K., Guggenberger G., Gatzek C., Kalbitz K. (2011). A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter. *Ecology*, 92(5), pp. 1052–1062.
- Kögel-Knabner I. (2002). The macromolecular organic composition of plant and microbial residues as inputs to soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 34, pp. 139–162. doi:10.1016/S0038-0717(01)00158-4
- Kögel-Knabner I., Guggenberger G., Kleber M., Kandeler E., Kalbitz K., Scheu S., Eusterhues K., Leinweber P. (2008). Organo-mineral associations in temperate soils: Integrating biology, mineralogy, and organic matter chemistry. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171(1), pp.61–82.
- Kögel-Knabner I., Amelung W. (2021). Soil organic matter in major pedogenetic soil groups. *Geoderma*, 384, pp. 114785. doi:10.1016/j.geoderma.2020.114785
- Kohl L., Philben M., Edwards K.A., Podrebarac F.A., Warren J., Ziegler S.E. (2018). The origin of soil organic matter controls its composition and bioreactivity across a mesic boreal forest latitudinal gradient. *Global Change Biology*, 24, pp. e458–e473. doi:10.1111/gcb.13887
- Kopittke P.M., Hernandez-Soriano M.C., Dalal R.C., Finn D., Menzies N.W., Hoeschen C., Mueller C.W. (2018). Nitrogen-rich microbial products provide new organo-mineral associations for the stabilization of soil organic matter. *Global Change Biology*, 24(4), pp.1762–1770.
- Kravchenko A.N., Guber A.K. (2017). Soil pores and their contributions to soil carbon processes. *Geoderma*, 287, pp. 31–39. doi:10.1016/j.geoderma.2016.06.027
- Lange M., Eisenhauer N., Sierra C.A., Bessler H., Engels C., Griffiths R.I., Mellado-Vázquez P.G., Malik A.A., Roy J., Scheu S., Steinbeiss S., Thomson B.C., Trumbore S.E., Gleixner G. (2015). Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 6, pp. 6707. doi:10.1038/ncomms7707
- Larrère R. (2018). Considérations sur les controverses. La recherche française autour du programme international de recherche de l'initiative 4 pour 1000 : les sols pour la sécurité alimentaire et le climat, 7-8 nov 2018, Sète, France. https://4p1000sete2018.sciencesconf.org/data/pages/Controverses_version_longue_RLarrere.pdf
- La Rowe D.E., Van Cappellen P. (2011). Degradation of natural organic matter: a thermodynamic analysis. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 75, pp. 2030–2042. doi:10.1016/j.gca.2011.01.020
- Lashermes G., Nicolardot B., Parnaudeau V., Thuries L., Chaussod R., Guillotin M.L., Lineres M., Mary B., Metzger L., Morvan T., Tricaud A., Vilette C., Houot S. (2009). Indicator of potential residual carbon in soils after exogenous organic matter application. *European Journal of Soil Science*, 60, pp. 297–310. doi:10.1111/j.1365-2389.2008.01110.x
- Lashermes G., Moorhead D., Recous S., Bertrand I. (2014). Interacting microbe and litter quality controls on litter decomposition: a modeling analysis. *PLOS ONE*, doi:9.10.1371/journal.pone.0108769
- Lashermes G., Gainvors-Claissé A., Recous S., Bertrand I. (2016). Enzymatic strategies and carbon use efficiency of a litter decomposing fungus grown on maize leaves, stems, and roots. *Frontiers in Microbiology*, doi:10.3389/fmicb.2016.01315
- Lashermes G., Recous S., Alavoine G., Janz B., Butterbach-Bahl K., Ernfors M., Laville P. (2022). N₂O emissions from decomposing crop residues are strongly linked to their initial soluble fraction and early C mineralization. *Science of The Total Environment*, 150883. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.150883
- Lavallée J.M., Soong J.L., Cotrufo M.F. (2020). Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century. *Global Change Biology*, 26(1), pp. 261–273.
- Lavelle P., Spain A.V. (2001). *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Le Bas C., Brossard M., Brunet J.-F., Commagnac L., Beaudou A., Belbèze S., Bellifa M., Boukir H., Dalmasso M., Derrière N., Lattalais C., Le Martret H., Lehmann S., Pickel A., Richer-de-Forges A. C., Saby N., Schellenberger A., Taffoureau E., Toutain B., Wurlpillot S., Yahiaoui R. (2024). Le système d'information sur les sols de France : capitaliser, analyser, diffuser, aller vers l'open data - Étude et Gestion des Sols, 31, 59-73.
- Legout A., Hansson K., van der Heijden G., Laclau J.P., Mareschal L., Nys C., Nicolas M., Saint-André L., Ranger J. (2020). Chemical fertility of forest ecosystems. Part 2: Towards redefining the concept by untangling the role of the different components of biogeochemical cycling. *Forest Ecology and Management*, 461, pp. 117844. doi:10.1016/j.foreco.2019.117844
- Lehmann J., Solomon D., Kinyangi J., Dathe L., Wirick S., Jacobsen C. (2008). Spatial complexity of soil organic matter forms at nanometre scales. *Nature Geoscience*, 1, pp. 238–242. doi:doi.org/10.1038/ngeo155
- Lehmann J., Kleber M. (2015). The contentious nature of soil organic matter. *Nature*, 528, pp. 60–68. doi:10.1038/nature16069
- Lehmann J., Abiven S., Kleber M., Pan G., Singh B.P., Sohi S.P., Zimmerman A.R. (2015). Persistence of biochar in soil. In *Biochar for environmental management*, Routledge, pp. 267–314.
- Lehmann J., Hansel C.M., Kaiser C., Kleber M., Maher K., Manzoni S., Nunan N., Reichstein M., Schimel J.P., Torn M.S., Wieder W.R., Kögel-Knabner I. (2020). Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity. *Nature Geoscience*, 13, pp. 529–534. doi:10.1038/s41561-020-0612-3
- Leifeld J., Kögel-Knabner I. (2005). Soil organic matter fractions as early indicators for carbon stock changes under different land-use? *Geoderma*, 124, pp. 143–155. doi:10.1016/j.geoderma.2004.04.009
- Leifeld J., Fuhrer J. (2009). Long-term management effects on soil organic matter in two cold, high-elevation grasslands: clues from fractionation and radiocarbon dating. *European Journal of Soil Science*, 60, pp. 230–239. doi:10.1111/j.1365-2389.2008.01111.x
- Leifeld J., von Lütow M. (2014). Chemical and microbial activation energies of soil organic matter decomposition. *Biology and Fertility of Soils*, 50, pp. 147–153. doi:10.1007/s00374-013-0822-6
- Leifeld J., Menichetti L. (2018). The underappreciated potential of peatlands in global climate change mitigation strategies. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, pp. 109–126. doi:10.1038/s41467-018-03406-6
- Lejoly J., Quideau S., Laganière J. (2021). Invasive earthworms affect soil morphological features and carbon stocks in boreal forests. *Geoderma*, 404, pp. 115262. doi:10.1016/j.geoderma.2021.115262
- Lemaire G., Tang L., Béllanger G., Zhu Y., Jeuffroy M.G. (2021). Forward new paradigms for crop mineral nutrition and fertilization towards sustainable agriculture. *European Journal of Agronomy*, 125, 126248. doi.org/10.1016/j.eja.2021.126248
- Le Mer G., Barthod J., Dignac M.-F., Barré P., Baudin F., Rumpel C. (2020). Inferring the impact of earthworms on the stability of organo-

- mineral associations, by Rock-Eval thermal analysis and ¹³C NMR spectroscopy. *Organic Geochemistry*, 144, pp. 104016. doi:10.1016/j.orggeochem.2020.104016
- Lemerrier B., Walter C., Schwartz C., Saby N., Arrouays D., Follain S. (2006). Suivi des teneurs en carbone organique et en phosphore extractible dans les sols agricoles de trois régions françaises. *Étude et Gestion des Sols*, 13(3), pp. 165-80.
- Levasseur F., Mary B., Christensen B.T., Duparque A., Ferchaud F., Kätterer T., Lagrange H., Montenach D., Resseguier C., Houot S. (2020). The simple AMG model accurately simulates organic carbon storage in soils after repeated application of exogenous organic matter. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 117, pp. 215-229. doi:10.1007/s10705-020-10065-x
- Liang C., Schimel J.P., Jastrow J.D. (2017). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2, pp. 17105. doi:10.1038/nmicriol.2017.105
- Liang C., Amelung W., Lehmann J., Kästner M. (2019). Quantitative assessment of microbial necromass contribution to soil organic matter. *Global Change Biology*, 25, pp. 3578-3590. doi:10.1111/gcb.14781
- Lorenz M., Hofmann D., Steffen B., Fischer K., Thiele-Bruhn S. (2021). The molecular composition of extractable soil microbial compounds and their contribution to soil organic matter vary with soil depth and tree species. *Science of the Total Environment*, 146732. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.146732
- Lubbers I.M., van Groenigen K.J., Fonte S.J., Six J., Brussaard L., van Groenigen J.W. (2013). Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nature Climate Change*, 3, pp. 1-8. doi:10.1038/NCLIMATE1692
- Lubbers I.M., Puleman M.M., Van Groenigen J.W. (2017). Can earthworms simultaneously enhance decomposition and stabilization of plant residue carbon? *Soil Biology and Biochemistry*, 105, pp. 12-24. doi:10.1016/j.soilbio.2016.11.008
- Lu X., Lu X., Liao Y. (2018). Effect of tillage treatment on the diversity of soil arbuscular mycorrhizal fungal and soil aggregate-associated carbon content. *Frontiers in Microbiology*, doi:10.3389/fmicb.2018.02986
- Lugato E., Lavalley J., Haddix M., Panagos P., Cotrufo F. (2021). Different climate sensitivity of particulate and mineral-associated organic matter. *Nature Geoscience*, 14. doi:10.1038/s41561-021-00744-x
- Malik A.A., Roth V.N., Hébert M., Tremblay L., Dittmar T., Gleixner G. (2016). Linking molecular size, composition and carbon turnover of extractable soil microbial compounds. *Soil Biology and Biochemistry*, 100, pp. 66-73. doi:10.1016/j.soilbio.2016.05.019
- Manzoni S., Taylor P., Richter A., Porporato A., Ågren G.I. (2012). Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils. *New Phytologist*, 196, pp. 79-91. doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04225.x
- Margida M.G., Lashermes G., Moorhead D.L. (2020). Estimating relative cellulolytic and ligninolytic enzyme activities as functions of lignin and cellulose content in decomposing plant litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 141, pp. 107689. doi:10.1016/j.soilbio.2019.107689
- Marschner B., Brodowski S., Dreves A., Gleixner G., Gude A., Grootes P.M., Hamer U., Heim A., Jandl G., Ji R., Kaiser K., Kalbitz K., Kramer C., Leinweber P., Rethemeyer J., Schäffer A., Schmidt M.W.I., Schwark L., Wiesenberger G.L.B. (2008). How relevant is recalcitrance for the stabilization of organic matter in soils? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171, pp. 91-110. doi:10.1002/jpln.200700049
- Martin T.M.P., Esculier F., Levasseur F., Houot S. (2020). Human urine-based fertilizers: A review. *Critical Reviews in Environmental Science and Technology*. doi:10.1080/10643389.2020.1838214
- Miltner A., Bombach P., Schmidt-Brücken B., Kästner M. (2012). SOM genesis: microbial biomass as a significant source. *Biogeochemistry*, 111, pp. 41-55. doi:10.1007/s10533-011-9658-z
- Minasny B., Malone B.P., McBratney A.B., Angers D.A., Arrouays D., Chambers A., Chaplot V., Chen Z.S., Cheng K., Das B.S., Field D.J., Gimona A., Hedley C.B., Hong S.Y., Mandal B., Marchant B.P., Martin M., McConkey B.G., Mulder V.L., O'Rourke S., Richer-de-Forges A.C., Odeh I., Padian J., Paustian K., Pan G.X., Poggio L., Savin I., Stolbovov V., Stockmann U., Sulaeman Y., Tsui C.C., Vagen T.G., van Wesemael B., Winowiecki L. (2017). Soil carbon 4 per mille. *Geoderma*, 292, pp. 59-86. doi:10.1016/j.geoderma.2017.01.002
- Miyauchi S., Kiss E., Kuo A., Drula E., Kohler A., Sánchez-García M., Morin E., Andreopoulos B., Barry K.W., Bonito G., Bué M. (2020). Large-scale genome sequencing of mycorrhizal fungi provides insights into the early evolution of symbiotic traits. *Nature Communications*, 11, pp. 5125. doi:10.1038/s41467-020-18795-w
- Möller K. (2015). Effects of anaerobic digestion on soil carbon and nitrogen turnover, N emissions, and soil biological activity. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35, pp. 1021-1041. doi:10.1007/s13593-015-0284-3
- Monod J. (1949). The growth of bacterial cultures. *Annual Review of Microbiology*, 3, pp. 371-394. doi:10.1146/annurev.mi.03.100149.002103
- Moorhead D.L., Lashermes G., Sinsabaugh R.L., Weintraub M.N. (2013). Calculating co-metabolic costs of lignin decay and their impacts on carbon use efficiency. *Soil Biology and Biochemistry*, 66, pp. 17-19. doi:10.1016/j.soilbio.2013.06.016
- Moorhead D.L., Lashermes G., Sinsabaugh R.L. (2012). A theoretical model of C- and N-acquiring exoenzyme activities, which balances microbial demands during decomposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 53, pp. 133-141. doi:10.1016/j.soilbio.2012.05.011
- Myneni S.C.B. (2019). Chemistry of natural organic matter—The next step: commentary on a humic substances debate. *Journal of Environmental Quality*, 48, pp. 233-235. doi:10.2134/jeq2019.02.0002c
- Naisse C., Alexis M., Plante A., Wiedner K., Glaser B., Pozzi A., Carcaillet C., Criscuoli I., Rumpel C. (2013). Can biochar and hydrochar stability be assessed with chemical methods?. *Organic Geochemistry*, 60, pp. 40-44.
- Newcomb C.J., Qafoku N.P., Grate J.W., Bailey V.L., De Yoreo J.J. (2017). Developing a molecular picture of soil organic matter-mineral interactions by quantifying organo-mineral binding. *Nature Communications*, 8, pp. 396. doi:10.1038/s41467-017-00407-9
- Olk DC., Bloom PR., Perdue EM., McKnight DM., Chen Y., Farenhorst A., Senesi N., Chin Y.P., Schmitt-Kopplin P., Hertkorn N., Harir M. (2019). Environmental and agricultural relevance of humic fractions extracted by alkali from soils and natural waters. *Journal of Environmental Quality*, 48, pp. 217-232. doi:10.2134/jeq2019.02.0041
- Paetsch L., Mueller C.W., Rumpel C., Angst Š., Wiesheu A.C., Girardin C., Ivleva N.P., Niessner R., Kögel-Knabner I. (2017). A multi-technique approach to assess the fate of biochar in soil and to quantify its effect on soil organic matter composition. *Organic Geochemistry*, 112, pp. 177-186. doi:10.1016/j.orggeochem.2017.06.012
- Panettieri M., Rumpel C., Dignac M.-F., Chabbi A. (2017). Does grassland introduction into cropping cycles affect carbon dynamics through changes of allocation of soil organic matter within aggregate fractions? *Science of the Total Environment*, 576, pp. 251-263. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.10.073
- Paolini V., Petracchini F., Segreto M., Tomassetti L., Naja N., Cecinato A. (2018). Environmental impact of biogas: A short review of current knowledge. *Journal of Environmental Science and Health, Part A*, 53, pp. 899-906. doi:10.1080/10934529.2018.1459076
- Paul E.A. (2016). The nature and dynamics of soil organic matter: Plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98, pp. 109-126. doi:10.1016/j.soilbio.2016.04.001
- Pellerin S., Bamiere L., Dimassi B., Launay C., Martin R., Schiavo M., Angers D., Augusto L., Balesdent J., Basile-Doelsch I., Bellassen V. (2019). Storing carbon in French soils. Which potential regarding the 4 per 1000 objective, and to which cost? *Synthesis of the study report*, July 2019.
- Pengerud A., Dignac M.-F., Certini G., Strand L.T., Forte C., Rasse D.P. (2017). Soil organic matter molecular composition and state of decomposition in three locations of the European Arctic. *Biogeochemistry*, 135, pp. 277-292. doi:10.1007/s10533-017-0373-2

- Perveen N., Barot S., Alvarez G., Klumpp K., Martin R., Rapaport A., Herfurth D., Louault F., Fontaine S. (2014). Priming effect and microbial diversity in ecosystem functioning and response to global change: a modeling approach using the SYMPHONY model. *Global Change Biology*, 20, pp. 1174-1190. doi:10.1111/gcb.12493
- Perveen N., Barot S., Maire V., Cotrufo M.F., Shahzad T., Blagodatskaya E., Stewart C.E., Ding W., Siddiq M.R., Dimassi B., Mary B., Fontaine S. (2019). Universality of priming effect: An analysis using thirty five soils with contrasted properties sampled from five continents. *Soil Biology and Biochemistry*, 134, pp. 162-171. doi:10.1016/j.soilbio.2019.03.027
- Philippot L., Chenu C., Kappler A., Rillig M.C., Fierer N. (2024). The interplay between microbial communities and soil properties. *Nature Reviews Microbiology*, 22(4), 226-239.
- Pinheiro M., Garnier P., Beguet J., Martin-Laurent F., Vieuble Gonod L. (2015). The millimetre-scale distribution of 2,4-D and its degraders drives the fate of 2,4-D at the soil core scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 88, pp. 90-100. doi:10.1016/j.soilbio.2020.108068
- Plante A., Fernández J.M., Haddix M.L., Steinweg J.M., Conant R.T. (2011). Biological, chemical and thermal indices of soil organic matter stability in four grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 43(5), pp. 1051-8. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.01.024
- Plante A., Beaupré S., Roberts M., Baisden T. (2013). Distribution of radiocarbon ages in soil organic matter by thermal fractionation. *Radiocarbon*, 55(2), pp. 1077-1083. doi:10.1017/S0033822200058215
- Poeplau C., Don A. (2013). Sensitivity of soil organic carbon stocks and fractions to different land-use changes across Europe. *Geoderma*, 192, pp. 189-201. doi:10.1016/j.geoderma.2012.08.003.
- Poeplau C., Don A., Six J., Kaiser M., Benbi D., Chenu C., Cotrufo M.F., Derrien D., Gioacchini P., Grand S., Gregorich E., Griepentrog M., Gunina A., Haddix M., Kuzyakov Y., Kühnel A., Macdonald L.M., Soong J., Trigalet S., Vermeire M.L., Rovira P., van Wesemael B., Wiesmeier M., Yeasmin S., Yevdokimov I., Nieder R. (2018). Isolating organic carbon fractions with varying turnover rates in temperate agricultural soils – A comprehensive method comparison. *Soil Biology and Biochemistry*, 125, pp. 10-26. doi:10.1016/j.soilbio.2018.06.025
- Poeplau C., Rieffling T., Schiedung M., Anlauf R. (2024). Land use and soil property effects on aggregate stability assessed by three different slaking methods. *European Journal of Soil Science*, 75(4), pp. e13549.
- Poirier V., Roumet C., Munson A.D. (2018). The root of the matter: Linking root traits and soil organic matter stabilization processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 120, pp. 246-259.
- Puissant J., Mills R.T.E., Robroek B.J.M., Gavazov K., Perrette Y., De Danieli S., Spiegelberger T., Buttler A., Brun J.J., Cécillon L. (2017). Climate change effects on the stability and chemistry of soil organic carbon pools in a subalpine grassland. *Biogeochemistry*, 13, pp. 123-139. doi:10.1007/s10533-016-0291-8
- Ranjard, L., Sauter, J., Auclerc, A., Chauvin, C., Cluzeau, D., Mereau, D., Loiseau-Dubosc, P., Lemerrier, B., d'Oiron, E., Raous, S., Roturier, C. (2022). Sciences et recherches participatives sur les sols en France Bilan et perspectives. *Étude et Gestion des Sols*, 29, pp.381-393.
- Rasse DP., Rumpel C., Dignac M.-F. (2005). Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilisation. *Plant and Soil*, 269, pp. 341-356. doi:10.1007/s11104-004-0907-y
- Raous S., King C., Alletto L., Bougon N., Chenu C., Cortet J., Derrien D., Dictor M.C., François Y., Keller C., Perrin A.S., Pousse N., Rémy E., Rennes S., Servain F., Tournèbeze J. (2020). Recommandations méthodologiques pour le montage de projets collaboratifs entre acteurs de la Recherche et des Territoires. Rapport du Comité Scientifique Technique et d'Innovation (CSTI) du Réseau National d'Expertise Scientifique et Technique sur les sols (RNEST). doi:10.13140/RG.2.2.35757.82405
- Recous S., Lashermes G., Bertrand I., Duru M., Pellerin S. (2019). Chapter 3 - C-N-P Decoupling Processes Linked to Arable Cropping Management Systems in Relation With Intensification of Production, in: Lemaire G., Carvalho P.C.D.F., Kronberg S., Recous S. (Eds.), *Agroecosystem Diversity*. Academic Press, pp. 35-53.
- Rees F., Dagois R., Derrien D., Fiorelli J.-L., Watteau F., Morel J.-L., Schwartz C., Simonnot M.-O., Séré G. (2019). Storage of carbon in constructed technosols: in situ monitoring over a decade. *Geoderma*, 337, pp. 641-648. doi:10.1016/j.geoderma.2018.10.009
- Richardson A.E., Kirkby C.A., Banerjee S., Kirkegaard J.A. (2014). The inorganic nutrient cost of building soil carbon. *Carbon Management*, 5(3), pp.265-268.
- Rillig M.C. (2004). Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation. *Canadian Journal of Soil Science*, 84, pp. 355-363.
- Rocci K.S., Lavalée J.M., Stewart C.E., Cotrufo M.F. (2021). Soil organic carbon response to global environmental change depends on its distribution between mineral-associated and particulate organic matter: A meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 793, pp. 148569. doi:10.1016/j.scitotenv.2021.148569
- Rovira P., Kurz-Besson C., Coûteaux M.-M., Vallejo V.R. (2008). Changes in litter properties during decomposition: a study by differential thermogravimetry and scanning calorimetry. *Soil Biology and Biochemistry*, 40, pp. 172-185. doi:10.1016/j.soilbio.2007.07.021
- Rowley M.C., Grand S., Verrecchia E.P. (2018). Calcium-mediated stabilization of soil organic carbon. *Biogeochemistry*, 137, pp. 27-49. doi:10.1007/s10533-017-0410-1
- Rumpel C., Kögel-Knabner I. (2011). Deep soil organic matter—a key but poorly understood component of terrestrial C cycle. *Plant and Soil*, 338, pp. 143-158. doi:10.1007/s11104-010-0391-5
- Saadat N.P., Nies T., Rousset Y., Ebenhöf O. (2020). Thermodynamic Limits and Optimality of Microbial Growth. *Entropy*, 22, pp. 277. doi:10.3390/e22030277
- Saby N., Lemerrier B., Arrouays D., Leménager S., Louis B., Millet F., Paroissien J.B., Schellenberger E., Squidant H., Swiderski C., Toutain B., Walter C., Bardy M. (2014). Le programme Base de Données des Analyses de Terre (BDAT): Bilan de 20 ans de collecte de résultats d'analyses. *Étude et Gestion des Sols*, 21, pp. 141-50.
- Sainte-Marie J., Barrandon M., Saint-André L., Gelhaye E., Martin F., Derrien D. (2021). C-STABILITY an innovative modeling framework to leverage the continuous representation of organic matter. *Nature Communications*, 12, pp. 1-13. doi:10.1038/s41467-021-21079-6
- Sanderman J., Hengl T., Fiske G.J. (2017). Soil carbon debt of 12,000 years of human land use. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114, pp. 9575-9580. doi:10.1073/pnas.1706103114
- Sathre R., O'Connor J. (2010). Meta-analysis of greenhouse gas displacement factors of wood product substitution. *Environmental science and policy*, 13, pp. 104-114. doi:10.1016/j.envsci.2009.12.005
- Sauvadet M., Lashermes G., Alavoine G., Recous S., Chauvat M., Maron P.-A., Bertrand I. (2018). High carbon use efficiency and low priming effect promote soil C stabilization under reduced tillage. *Soil Biology and Biochemistry*, 123, pp. 64-73. doi:10.1016/j.soilbio.2018.04.026
- Schrumpf M., Kaiser K., Mayer A., Hempel G., Trumbore S. (2020). Age distribution, extractability, and stability of mineral-bound organic carbon in central European soils. *Biogeosciences Discussions*, 2020, pp. 1-32.
- Shahzad T., Chenu C., Genet P., Barot S., Perveen N., Mougin C., Fontaine S. (2015). Contribution of exudates, arbuscular mycorrhizal fungi and litter depositions to the rhizosphere priming effect induced by grassland species. *Soil Biology and Biochemistry*, 80, pp. 146-155. doi:10.1016/j.soilbio.2014.09.023
- Schimel J.P., Schaeffer S.M. (2012). Microbial control over carbon cycling in soil. *Front. Microbiol.* doi:10.3389/fmicb.2012.00348
- Schimel J. (2023). Modeling ecosystem-scale carbon dynamics in soil: the microbial dimension. *Soil Biology and Biochemistry*, 178, p.108948. doi:10.1016/j.soilbio.2023.108948
- Schlesinger W.H. (2022). Biogeochemical constraints on climate change mitigation through regenerative farming. *Biogeochemistry*, 161(1), pp. 9-17.

- Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478, pp. 49–56. doi:10.1038/nature10386
- Schneider T., Keiblinger K., Schmid E., Sterflinger-Gleixner K., Ellersdorfer G., Roschitzki B., Richter A., Eberl L., Zechmeister-Boltenstern S., Riedel K. (2012). Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions. *ISME J.*, 6, pp. 1749–1762. doi:10.1038/ismej.2012.11
- Schulten H.R., Leinweber P. (1996). Characterization of humic and soil particles by analytical pyrolysis and computer modeling. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 38, pp. 1-53. doi:10.1016/S0165-2370(96)00954-0
- Schuur E.A.G., Bockheim J., Canadell J.G., Euskirchen E., Field C.B., Goryachkin S.V., Hagemann S., Kuhry P., Laflour P.M., Lee H., Mazhitova G., Nelson F.E., Rinke A., Romanovsky V.E., Shiklomanov N., Tarnocai C., Venevsky S., Vogel J.G., Zimov S.A. (2008). Vulnerability of permafrost carbon to climate change: implications for the global. *Bio. Science*, 58, pp. 701–714. doi:10.1641/B580807
- Shi Z., Crowell S., Luo Y., Moore B. (2018). Model structures amplify uncertainty in predicted soil carbon responses to climate change. *Nature Communications*, 9, pp. 1-11. doi:10.1038/s41467-018-04526-9
- Six J., Elliott E., Paustian K. (1999). Aggregate and soil organic matter dynamics under conventional and no-tillage systems. *Soil. Sci. Soc. Am. J.*, 63, pp. 1350–1358. doi:10.2136/sssaj1999.6351350x
- Six J., Elliott E.T., Paustian K. (2000). Soil macroaggregate turnover and microaggregate formation: a mechanism for C sequestration under no-tillage agriculture. *Soil Biology and Biochemistry*, 32, pp. 2099-2103. doi:10.1016/S0038-0717(00)00179-6
- Six J., Frey S.D., Thiet R.K., Batten K.M. (2006). Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems. *Soil. Sci. Soc. Am. J.*, 70, pp. 555–569. doi:10.2136/sssaj2004.0347
- Sokol N.W., Slessarev E., Marschmann G.L., Nicolas A., Blazewicz S.J., Brodie E.L., Firestone M.K., Foley M.M., Hestrin R., Hungate B.A., Koch, B.J. (2022). Life and death in the soil microbiome: how ecological processes influence biogeochemistry. *Nat Rev Microbiol* 20, 415–430. doi:10.1038/s41579-022-00695-z
- Sollins P., Homann P., Caldwell B.A. (1996). Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*, 74, pp. 65–105. doi:10.1016/S0016-7061(96)00036-5
- Soucémarianadin L., Cécillon L., Chenu C., Baudin F., Nicolas M., Girardin C., Delahaie A., Barré P. (2019). Heterogeneity of the chemical composition and thermal stability of particulate organic matter in French forest soils. *Geoderma*, 342, pp. 65-74. doi:10.1016/j.geoderma.2019.02.008
- Soussana J.-F., Lutfalla S., Ehrhardt F., Rosenstock T., Lamanna C., Havlík P., Richards M., Wollenberg E.L., Chotte J.-L., Torquebiau E., Ciais P., Smith P., Lal R. (2019). Matching policy and science: Rationale for the 4 per 1000-soils for food security and climate initiative. *Soil and Tillage Research*, 188, pp. 3-15. doi:10.1016/j.still.2017.12.002
- Sposito G. (2008). *The chemistry of soils*. Oxford university press.
- Stevenson F.J. (1994). *Humus chemistry: Genesis, composition, reactions*. 2nd ed. John Wiley & Sons, New York.
- Sulman B.N., Brzostek E.R., Medici C., Shevliakova E., Menge D.N.L., Phillips R.P. (2017). Feedbacks between plant N demand and rhizosphere priming depend on type of mycorrhizal association. *Ecology Letters*, 20, pp. 1043-1053. doi:10.1111/ele.12802
- Sulman B.N., Moore J.A., Abramoff R., Averill C., Kivlin S., Georgiou K., Sridhar B., Hartman M.D., Wang G., Wieder W.R., Bradford M.A., Luo Y., Mayes M.A., Morrison E., Riley W.E., Salazar A., Schimel J.P., Tang J., Classen A.T. (2018). Multiple models and experiments underscore large uncertainty in soil carbon dynamics. *Biogeochemistry*, 141, pp. 109-123. doi:10.1007/s10533-018-0509-z
- Sun Y., Zeng Y., Shi Q., Pan X., Huang S. (2015). No-tillage controls on runoff: A meta-analysis. *Soil and Tillage Research*, 153, pp. 1-6. doi:10.1016/j.still.2015.04.007
- Sutton R., Sposito G. (2005). Molecular structure in soil humic substances: the new view. *Environmental Science and Technology*, 39, pp. 9009-9015. doi:doi.org/10.1021/es050778q
- Tivet F., Carlos de Moraes Sá J., Borszowski P.R., Letourmy P., Briedis C., Ferreira A.O., Burkner J., dos Santos T., Massao I.J. (2012). Soil carbon inventory by wet oxidation and dry combustion methods: effects of land use, soil texture gradients, and sampling depth on the linear model of C-equivalent correction factor. *Soil Science Society of America Journal*, 76(3), pp. 1048-1059.
- Torn M.S., Vitousek P.M., Trumbore S.E. (2005). The influence of nutrient availability on soil organic matter turnover estimated by incubations and radiocarbon modeling. *Ecosystems*, 8, pp. 352–372. doi:10.1007/s10021-004-0259-8
- Trumbore S.E. (2009). Radiocarbon and soil carbon dynamics. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37, pp. 47–66. doi:10.1146/annurev.earth.36.031207.124300.
- Traore O., Groleau-Renaud V., Plantureux S., Tubeileh A., Boeuf-Tremblay V. (2000). Effect of root mucilage and modelled root exudates on soil structure. *European Journal of Soil Science*, 51, pp. 575–581. doi:10.1111/j.1365-2389.2000.00348.x
- Uroz S., Calvaruso C., Turpault M.-P., Frey-Klett P. (2009). Mineral weathering by bacteria: ecology, actors and mechanisms. *Trends in Microbiology*, 17, pp. 378–387. doi:10.1016/j.tim.2009.05.004
- Uroz S., Kelly L.C., Turpault M.-P., Lepleux C., Frey-Klett P. (2015). The mineralosphere concept: mineralogical control of the distribution and function of mineral-associated bacterial communities. *Trends in Microbiology*, 23, pp. 751-762. doi:10.1016/j.tim.2015.10.004
- Uroz S., Picard L., Turpault M.-P., Auer L., Armengaud J., Oger P. (2020). Dual transcriptomics and proteomics analyses of the early stage of interaction between *Caballeronia mineralivorans* PML1(12) and mineral. *Environ. Microbiol.*, 22, pp. 3838–3862. doi:10.1111/1462-2920.15159
- Valade A., Luyssaert S., Vallet P., Djomo S.N., Van Der Kellen I.J., Bellassen V. (2018). Carbon costs and benefits of France's biomass energy production target. *CBM*. doi:10.1186/s13021-018-0113-5
- van Groenigen J.W., van Kessel C., Hungate B.A., Oenema O., Powlson D.S., van Groenigen K.J. (2017). Sequestering soil organic carbon: a nitrogen dilemma. *Environmental Science and Technology*, 51, pp. 4738– 4739.
- Vestergaard G., Schulz S., Schöler A., Schlöter M. (2017). Making big data smart—how to use metagenomics to understand soil quality. *Biology and Fertility of Soils*, 53, pp. 479–484. doi:10.1007/s00374-017-1191-3
- Vidal A., Watteau F., Remusat L., Mueller C.W., Nguyen Tu T.T., Buegger F., Derenne S., Quenea K. (2019). Earthworm cast formation and development: a shift from plant litter to mineral associated organic matter. *Frontiers in Environmental Science*, 7, pp. 55. doi:10.3389/fenvs.2019.00055
- Virto I., Moni C., Swanston C., Chenu C. (2010). Turnover of intra- and extra-aggregate organic matter at the silt-size scale. *Geoderma*, 156, pp. 1-10. doi:10.1016/j.geoderma.2009.12.028
- Viscarra Rossel R.A., Lee J., Behrens T., Luo Z., Baldock J., Richards A. (2019). Continental-scale soil carbon composition and vulnerability modulated by regional environmental controls. *Nature Geosciences*, 12, pp. 547–552. doi:10.1038/s41561-019-0373-z
- von Lütow M., Kögel-Knabner I., Ekschmitt K., Flessa H., Guggenberger G., Matzner E., Marschner B. (2007). SOM fractionation methods: relevance to functional pools and to stabilization mechanisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 39, pp. 2183-2207. doi:10.1016/j.soilbio.2007.03.007
- Wadoux A.C., Samuel-Rosa A., Poggio L., Mulder V.L. (2020). A note on knowledge discovery and machine learning in digital soil mapping. *European Journal of Soil Science*, 71, pp. 133– 136. doi:10.1111/ejss.12909

- Wander M.M. (2004). Soil organic matter fractions and their relevance to soil function. In: Soil organic matter in sustainable agriculture. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 67-102.
- Wang T., Tian Z., Bengtson P., Tunlid A., Persson P. (2017). Mineral surface-reactive metabolites secreted during fungal decomposition contribute to the formation of soil organic matter. *Environmental Microbiology*, 19, pp. 5117-5129. doi:10.1111/1462-2920.13990
- Wang C., Qu L., Yang L., Liu D., Morrissey E., Miao R., Liu Z., Wang Q., Fang Y., Bai E. (2021). Large-scale importance of microbial carbon use efficiency and necromass to soil organic carbon. *Global Change Biology*, 27, pp. 2039-2048. doi:10.1111/gcb.15550
- Waring B.G., Sulman B.N., Reed S., Smith AP., Averill C., Creamer C.A., Cusack D.F., Hall S.J., Jastrow J.D., Jilling A., Kenneth M., Kemner K.M., Kleber M., Xiao- Liu X.J.A., Pett-Ridge J., Schulz M. (2020). From pools to flow: The PROMISE framework for new insights on soil carbon cycling in a changing world. *Global Change Biology*, 26, pp. 6631-6643. doi:10.1111/gcb.15365
- Wieder W.R., Hartman M.D., Sulman B.N., Wang Y.P., Koven C.D., Bonan G.B. (2018). Carbon cycle confidence and uncertainty: Exploring variation among soil biogeochemical models. *Global Change Biology*, 24, pp. 1563-1579. doi:10.1111/gcb.13979
- Williams E.K., Plante A.F. (2018). A bioenergetic framework for assessing soil organic matter persistence. *Frontiers in Earth Science*, 6, pp. 143. doi:10.3389/feart.2018.00143
- Witzgall K., Vidal A., Schubert D.I., Höschel C., Schweizer S.A., Buegger F., Pouteau V., Chenu C., Mueller C.W. (2021). Particulate organic matter as a functional soil component for persistent soil organic carbon. *Nature Communications*, 12, pp. 1-10. doi:10.1038/s41467-021-24192-8
- Yu G.H., Kuzyakov Y. (2021). Fenton chemistry and reactive oxygen species in soil: Abiotic mechanisms of biotic processes, controls and consequences for carbon and nutrient cycling. *Earth-Science Reviews*, 214, pp. 103525. doi:10.1016/j.earscirev.2021.103525
- Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M., Penuelas J., Richter A., Sardans J., Wanek W. (2015). The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 85, pp. 133-155. doi:10.1890/14-0777.1
- Zhang J., Presley G.N., Hammel K.E., Ryu J.S., Menke J.R., Figueroa M., Hu D., Orr G., Schilling J.S. (2016). Localizing gene regulation reveals a staggered wood decay mechanism for the brown rot fungus *Postia placenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, pp. 10968-10973. doi:10.1073/pnas.1608454113

